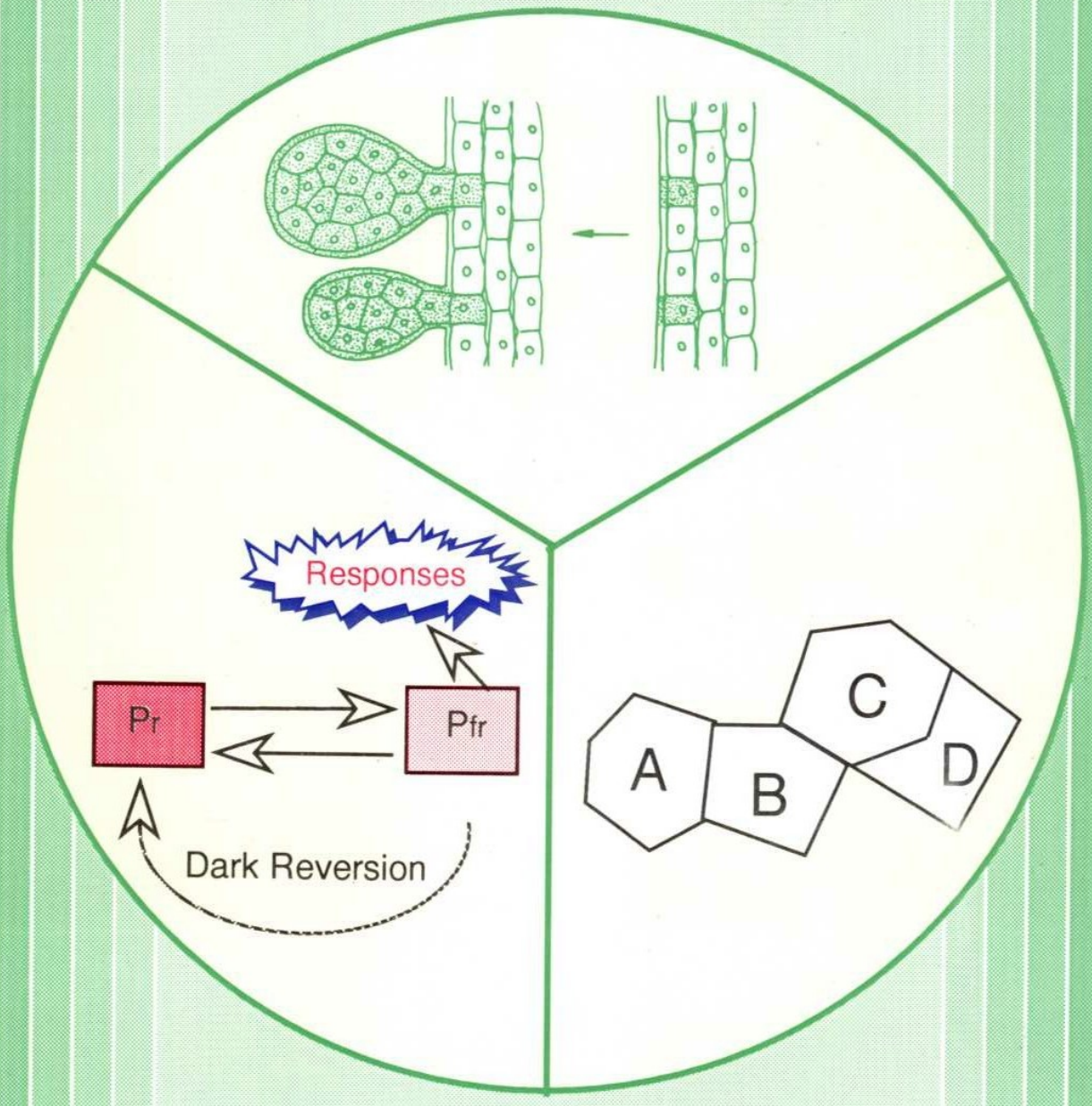
منظمات النمو النباتية والتشكل الضوئي

أمجد النقيب



الأستاذ الدكتور
محمد عمر عبد الله باصلاح
قسم النبات والأحياء الدقيقة
كلية العلوم - جامعة الملك سعود

بسم الله الرحمن الرحيم

ⓒ محمد عمر عبد الله باصلاح ، ١٤١٨ هـ

فهرسة مكتبة الملك فهد الوطنية أثناء النشر

باصلاح ، محمد عمر عبد الله

منظمات النمو النباتية والتشكل الضوئي - الرياض

٤٤٦ ص ، ٢٤ سم

ردمك ٧ - ٥٩٤-٣٤-٩٩٦٠

١ - النبات - وظائف الأعضاء ٢ - النباتات - نمو أ - العنوان

ديوي ٥٨١،١٨٣ ١٨/٣٤٢٨

رقم الإيداع : ١٨ / ٣٤٢٨

ردمك : ٧- ٥٩٤ - ٣٤ - ٩٩٦٠

حقوق الطبع والنشر محفوظة للمؤلف

الطبعة الأولى ١٤١٨ / ١٩٩٨م

منظمات النمو النباتية والتشكل الضوئي

تأليف

أ.د. محمد عمر عبدالله باصلاح

قسم النبات والأحياء الدقيقة

كلية العلوم - جامعة الملك سعود

١٤١٨هـ - ١٩٩٨م

الصفحة

المحتويات ٢

مقدمة ٩

الباب الأول النمو ١٢

الفصل الأول النمو والتكشف ١٢

(١-١) مقدمة ١٣

(١-٢) النمو ١٤

(١-٣) أنماط للنمو والتكشف:بعض مظاهرالنمو النباتي ١٨

(١-٤) خطوات نمو وتكشفها الخلية ٢١

(١-٥) التغيرات في الجدار الابتدائي أثناء النمو ٢٣

(١-٦) دورة الخليـــة ٣٠

(١-٧) فيزياء النمو : الجهود المائية ونقاط الإنتاج ٣٢

(١-٨) حركيات النمو : النمو بمرور الوقت ٤٢

(١-٩) التناظر الوظيفي للتدفق في نمو النبات ٤٩

(١-١٠) أعضاء النبات : كيفية نموها ٥٩

(١-١٠-١)الجذور : ٥٩

(١-١٠-١-١) تكوين الجذور الجانبية (العرضية) ٦٢

(١-١٠-١-٢)النمونصف القطري(الشعاعي)للجذور ٦٣

(١-١٠-٢)السيقان ٦٣

(١-١٠-٣)الأوراق ٦٦

(١-١٠-٤)الأزهار ٧٤

(١-١٠-٥)البذور والثمار ٧٨

(١-١١) العلاقات بين النمو الخضري والنمو التكاثري ٨٠

الفصل الثاني ٨٤

(١-٢) **التشكل** ٨٤

(١-٢-١) الحداثـة ٨٤

(١-٢-٢) القدرة على التطور إلى كائن حي كامل ٨٧

الفصل الثالث ٩٢
(١-٣) بعض مبادىء التميز ٩٢
المراجع ٩٧

الباب الثاني ١٠٢
منظمات النمو النباتية (المنشطة للنمو) ١٠٢
مقدمة ١٠٢
الفصل الأول ١٠٥
(٢-١) الأوكسينات ١٠٥
(٢-١-١) تاريخ الاكتشاف ١٠٢
(٢-١-٢) خصائص الأوكسينات ومميزاتها ١٠٨
(٢-١-٣) المصادر الطبيعية للأوكسينات ١١٠
(٢-١-٤) بناء أندول حمض الخل وهدمه ١١٠
(٢-١-٥) الأوكسين الحر والمقيد ١١٣
(٢-١-٦) نقل الأوكسين ١١٥
(٢-١-٧) طريقة النقل القطبي للأوكسينات ١١٨
(٢-١-٨) استخلاص الأوكسينات وتقديرها ١٢١
(٢-١-٩) العلاقة بين كمية الأوكسين والنمو ١٢٦
(٢-١-١٠) تأثير الأوكسينات في الجذور وتكوينها ١٢٩
(٢-١-١١) تأثير الأوكسين في تكشف البرعم الجانبي (السيادة القمية) ١٣٥
(٢-١-١٢) المبيدات العشبية ذات النشاط الأوكسيني ١٣٨
(٢-١-١٣) مفهوم الحساسية التفاضلية لمنظمات النمو النباتية ١٤٠
(٢-١-١٤) تأثير منظمات النمو النباتية في نشاط المورث ١٤١
(٢-١-١٥) مواقع نشاط منظمات النمو ١٤٤
(٢-١-١٦) آلية عمل الأوكسينات ١٤٨

الفصل الثاني ١٥٥

(٢-٢) الجبريللينيات ١٥٥

(٢-٢-١) تاريخ الاكتشاف ١٥٥
(٢-٢-٢) خصائص الجبريللينيات ومميزاتها ١٥٦
(٢-٢-٣) الجبريللينيات الحرة والمقيدة ١٦٣
(٢-٢-٤) أيض وبناء الجبريللينيات ١٦٣
(٢-٢-٥) الاماكن التي توجد وتبني فيها الجبريللينيات ١٦٧
(٢-٢-٦) استحثاث الجبريللينيات لنمو النباتات السليمة ١٦٨
(٢-٢-٧) استحثاث إنبات البذور ونمو البراعم الكامنة ١٧٣
(٢-٢-٨) الجبريللينيات والأزهار ١٧٤
(٢-٢-٩) استحثاث الجبريللين لنقل الغذاء والعناصر المعدنية من خلايا البذور التخزينية . ١٧٥
(٢-٢-١٠) تأثيرات الجبريللين الأخرى ١٧٩
(٢-٢-١١) الاستخدامات التجارية للجبريللينيات ١٨٠
(٢-٢-١٢) الآليات المحتملة لفعالية الجبريللين ١٨١

الفصل الثالث ١٨٥

(٢-٣) السيتوكاينينات ١٨٥

(٢-٣-١) تاريخ الاكتشاف ١٨٥
(٢-٣-٢) خصائص السيتوكاينينات ومميزاتها ١٨٩
(٢-٣-٣) بناء السيتوكاينينات وأيضها ١٩١
(٢-٣-٤) مواقع بناء السيتوكاينينات ونقلها ١٩٥
(٢-٣-٥) الانقسام الخلوي وتكوين الأعضاء المحفِّز بالسيتوكاينينات ١٩٦
(٢-٣-٦) السيتوكاينينات تؤخر الشيخوخة وتزيد من استقبال ٢٠١

المواد الغذائية .
(٢-٣-٧) تكشف البراعم الجانبية في ذوات الفلقتين المحفز بالسيتوكاينين. ٢٠٦
(٢-٣-٨) تمدد خلايا فلقات ذوات الفلقتين ٢١٠
(٢-٣-٩) تأثير السيتوكاينينات في السيقان والجذور ٢١٣
(٢-٣-١٠) تكشف البلاستيدات الخضراء وبناء الكلوروفيل المنشط بالسيتوكاينين. ٢١٧
(٢-٣-١١) آلية عمل السيتوكاينينات ٢١٩

الفصل الرابع ٢٢٥

(٢-٤) المنظمات الحديثة المستحثة للنمو ٢٢٥

(٢-٤-١) ثلاثي الأكونتانول ٢٢٥
(٢-٤-٢) البراسينات أو براسينات الاسيتروردات ٢٢٥
(٢-٤-٣) حمض الساليسليك ٢٢٦
(٢-٤-٤) عديدات الأمين ٢٢٦

المراجع ٢٢٨

الباب الثالث ٢٤٠

منظمات النمو النباتية المثبطة ٢٤٠

مقدمة ٢٤٠

الفصل الأول ٢٤١

(٣-١) الإيثيلين ٢٤١

(٣-١-١) تاريخ الاكتشاف ٢٤١
(٣-١-٢) خصائص الإيثيلين ومميزاته ٢٤٢

(٣-١-٣) الإيثيلين ونضج الثمار ٢٤٤
(٣-١-٤) بناء الايثيلين ٢٥٣
(٣-١-٥) تأثير الإيثيلين في النباتات النامية في التربة المشبعة بالماء والنباتات المغمورة . ٢٦١
(٣-١-٦) التداخل بين الأوكسين والإيثيلين ٢٦٥
(٣-١-٧) تأثير الإيثيلين في استطالة السوق والجذور ٢٦٨
(٣-١-٨) تأثير الإيثيلين في الازهار ٢٧٢
(٣-١-٩) بعض التأثيرات الأخرى للايثيلين ٢٧٣
(٣-١-١٠) علاقة الإيثيلين بتأثير الأوكسينات ٢٧٤
(٣-١-١١) تضاد عمل الإيثيلين ٢٧٥
(٣-١-١٢) آلية عمل الإيثيلين ٢٧٦

الفصل الثاني ٢٧٨

(٣-٢) **حمض الأبسيسيك** ٢٧٨
(٣-٢-١) تاريخ الاكتشاف ٢٧٩
(٣-٢-٢) بناء حمض الأبسيسيك وأيضه ٢٨٠
(٣-٢-٣) حمض الأبسيسيك الحر والمقيد ٢٨٣
(٣-٢-٤) نقل حمض الأبسيسيك ٢٨٥
(٣-٢-٥) تنظيم عمل الثغور بحمض الأبسيسيك ٢٨٨
(٣-٢-٦) تأثير حمض الأبسيسيك في الاجهادات ٢٩١
(٣-٢-٧) حمض الأبسيسيك بوصفه مدافعاً محتملاً محتمل ضد إجهاد البرودة والملوحة . ٢٩٤
(٣-٢-٨) كمون البذور وتأثير حمض الأبسيسيك في نمو الجنين ٢٩٥
(٣-٢-٩) تأثيرات حمض الأبسيسيك في كمون البراعم والبذور ٢٩٧
(٣-٢-١٠) الانفصـــال ٢٩٨
(٣-٢-١١) آلية عمل حمض الأبسيسيك ٢٩٩

الفصل الثالث ٣٠٠

(٣-٣) المنظمات الحديثة المثبطة للنمو ٣٠٠
(٣-٣-١) حمض اللونيولاريك ٣٠٠
(٣-٣-٢) الباتازينات ٣٠٣
(٣-٣-٣) حمض الجاسمين ٣٠٣

الفصل الرابع ٣٠٥
(٣-٤) دور منظمات النمو المثبطة في الشيخوخة والانفصال ٣٠٥

المراجع ٣١١
الباب الرابع : الإحساس والتشكل الضوئي ٣١٦

الفصل الأول ٣١٦

(٤-١) الإحساس ٣١٦

مقدمة ٣١٦
(٤-١-١) الحركة الشاذة (التلقائية) ٣١٦
(٤-١-٢) الحركة اللمسية ٣١٩
(٤-١-٣) الحركات التأثيرية ٣٢٢
(٤-١-٣-١) الحركة الحرة ٣٢٢
(٤-١-٣-٢) الانتحاءات ٣٢٢
(٤-١-٣-٢-١) الانتحاء الضوئي ٣٢٣
(٤-١-٣-٢-٢) الانتحاء الأرضي ٣٢٨
(٤-١-٣-٢-٣) الانتحاء المائي ٣٤٦

الفصل الثاني ٣٤٧

(٤-٢) التشكل الضوئي ٣٤٧

مقدمـــة ٣٤٧

(٤-٢-١) مميزات البادرة النامية في الضوء ٣٤٨

(٤-٢-٢) اكتشاف الفيتوكروم ٣٤٩

(٤-٢-٣) التأقت الضوئي ٣٥٢

(٤-٢-٤) الخواص الطبيعية والكيميائية للفيتوكروم ٣٥٦

(٤-٢-٥) التوزيـــــع ٣٦٢

(٤-٢-٦) الفيتوكروم والاتزان الإيقاعي اليومي الداخلي الدائري ٣٦٢

(٤-٢-٧) التعاقب اليومي داخلي التكوين ٣٦٣

(٤-٢-٨) الكريبتوكروم والضوء الأزرق ومستقبلات الإشعاعات فوق البنفسجية . ٣٤٦

(٤-٢-٩) الاستجابات وعلاقتها بالتشكل الضوئي ٣٦٨

(٤-٢-١٠) دور الضوء في إنبات البذور ٣٧٣

(٤-٢-١١) دور الضوء في نمو البادرات ٣٧٤

(٤-٢-١٢) آلية عمل الفيتوكروم ٣٨٣

المراجع ٣٨٧

الملاحق ٣٩٢

١- أهم المواد الكيميائية ٣٩٢

٢- الوحدات الدولية الأساسية والنظام العشري ٤٠٢

كشاف المصطلحات ٤٠٣

١- عربي - إنجليزي ٤٠٤

٢- إنجليزي - عربي ٤٢٣

كشاف الموضوعـــات ٤٢٤

المقدمة

الحمد لله والصلاة على رسول الله محمد صلى الله عليه وسلم ، أما بعد ، فمما لا شك فيه أن المكتبة العربية تفتقر إلى المؤلفات العلمية ، خاصة الحديثة التي يكون طلابنا في حاجة ماسة إليها .

مما لا شك فيه أن الدور المهم الذي يتم به تحسين النمو باستخدام تقنية وطرق حديثة هو زيادة الإنتاج النباتي ، وذلك عن طريق تتبع أفضل الظروف والمعاملات لإنبات البذور وتنمية النباتات وتكوين الأزهار والثمار والبذور نظراً إلي الاطراد المستمر في أعداد السكان في العالم . ويمكن أن يتحقق ذلك عن طريق تفهم ومعرفة الآليات الأيضية التي تحدث داخل خلايا النبات لتوجيهها إلى ما فيه زيادة الإنتاج ومصلحة الإنسان . يتم تحسين النمو بالإلمام بعلم فسيولوجيا النبات عن طريق دراسة العمليات التي يتضمنها النبات وسلوكه ، من حيث معرفة الآليات الأيضية الداخلية التي يستطيع بها النبات القيام بجميع عملياته البنائية المعقدة على أكمل وجه ،والكيفية التي يمكن أن تفسر بها هذه الآليات .

من أهم ما يساهم في الحصول على نمو جيد ، استعمال مواد كيميائية خاصة تعرف بمنظمات النمو النباتية ، التي يمكن بواسطتها التحكم في بعض العمليات الأيضية وفي الزهير وتشكل النبات ، وتكوين الثمار وسقوطها وتكوين الثمار اللابذرية ، بل وأن بعضاً منها يستعمل مبيدات عشبية للتخلص مما هو غير مرغوب فيه من أعشاب ضارة .

إن هذا الكتاب رُتِّبت أبوابه بطريقة معينة : حيث أعطيت الأولوية لإيضاح تأثير منظمات النمو المنشطة ثم الحديث عن تأثير منظمات النمو المثبطة ، كما ذُيِّل كل باب بالعديد من المراجع للاستفادة من المعلومات في حالة رغبة القارىء في المزيد من العلم والمعرفة ، خاصة طلاب الدراسات العليا والباحثين عند رغبتهم الاطلاع على نقطة معينة في الخضم الهائل من المعلومات.

لمزيد من الاستفادة والإلمام بالمصطلحات العلمية ، فان الكتاب يحتوي على العديد من المصطلحات العلمية الجديدة التي تم تعريبها بقدر الاستطاعة ، والتي

آمل أن تكون مفيدة . وفيما يختص بأسماء العديد من النباتات ، فإن بعضاً منها ربما يكون غير مألوف في الوطن العربي ، إلا أنني اجتهدت في تعريبها بمساعدة الأستاذ الدكتور/ محمد بن حمد الوهيبي. ولايسعني إلا أن أقدم الشكر والتقدير للدكتور/ محمد بن حمد الوهيبي أستاذ فسيولوجيا النبات بقسم النبات والأحياء الدقيقة على ما قام به من مراجعة وتحكيم جيد وتوجيهات قيمة تم الأخذ بـــها .

من الواضح أن النمو يعتمد على كثير من العلوم الأخرى فيجب الالمام بعلوم الطبيعة والكيمياء الحيوية والعضوية وفسيولوجيا النبات وعلوم النبات وغيرها . وتعتبر هذه العلوم أساسية لفهم دور منظمات النمو في إحداث التشكل الضوئي ونمو الخلايا ومفيدة في معرفة قوة ونوع الضوء وكيفية تأثيره على النمو والازهار والاثمار .

ان هذا الكتاب يحتوي على أربعة أبواب ، في الباب الأول تم مناقشة النمو والتكشف في النباتات عن طريق شرح خطوات نمو وتكشف الخلايا واعضاء النبات والتغيرات التي تحدث في الجدار الخلوي أثناء النمو مع شرح مبسط لفيزياء وحركيات النمو . وتم القاء نظرة على التشكل والقدرة على التطور الى كائن حي كامل .

في الباب الثاني تم الحديث عن منظمات النمو النباتية الحديثة المنشطة للنمو بشكل مفصل بحيث شمل كيفية اكتشافها وخصائصها ومميزات التراكيب الكيميائية والفسيولوجية وكيفية بناءها في النباتات اضافة الى شرح وافي لآلية عمل كل منظم .

أما في الباب الثالث فتم الحديث فيه عن منظمات النمو النباتية المثبطة للنمو بشكل موسع نوعاً ما ، شمل كيفية اكتشافها وخصائصها ومميزاتها الكيميائية والفسيولوجية وطرق بناءها وشرح لآلية عملها .

بينما في الباب الرابع تمت مناقشة الاحساس والتشكل الضوئي في النباتات ودور الضوء في انبات البذور والبادرات ، حيث شملت هذه المناقشة حركات النبات والانتحاءات ومميزات البادرات النامية في الضوء واكتشاف

صبغة الفيتوكروم وخواصها الطبيعية والكيميائية وآلية عملها ؛ هذا بالاضافة إلى الحديث عن التأقت الضوئي والكريبتوكروم والضوء الأزرق ومستقبلات الاشعاعات فوق بنفسجية .

آمل أن يكون الكتاب قد قدم بعض المعلومات العلمية المفيدة في مجالات علمية عديدة قد تفتقر إليها المكتبة العربية وربما تفيد في إجراء تجارب علمية في مجالات مختلفة إضافة إلى خدمة بعض المقررات العلمية التي تدرس بالجامعات ، هذا وإني لأرحب بالآراء البناءة التي تهدف إلى تسهيل المادة العلمية.

ويشرفني أن أقدم خالص الشكر لشركة وودزورث للنشر (Wadsworth Publishing Comp.) بالسماح باستخدام بعض الصور والأشكال من كتاب فسيولوجيا النبات لساليزبري و روس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م، بناء على السماح الخطي بتاريخ ١٩٩٧/٩/١٦م من الشركة .

وأخيراً أقدم شكري الجزيل إلى كل من أسهم في إخراج هذا الكتاب إلى حيز الوجود .

والله ولي التوفيق ،،،

المؤلف

رمضان ١٤١٨ هـ

يناير ١٩٩٨ م

بسم الله الرحمن الرحيم

الباب الأول : النمـــو

الفصل الأول

النمو والتّكَشُّـف

الفصل الأول

(١-١) مقدمة

يلاحظ في المملكة النباتية ، الكثير من التغيرات الطبيعية لكل من النمو الخضري والتكشف لجميع أجزاء النباتات نتيجة لمرور كل منهما بعدة مراحل متعاقبة ومتباينة التفاعلات الداخلية من الناحية الكيميائية . وتخضع كل مرحلة من مراحل النمو والتكشف لعاملين أو لجهازين مختلفين في الوظيفة؛ يعبر الأول عن الجهاز الوراثي المتميز بالتنسيق الهندسي والتنظيم المحكم ، ويمثل الثاني الجهاز الاحيائي والمسؤول عن الهيكل البنائي والتفاعل الكيميائي.

عندما نفكر في نموالنبات ، تخطر بالذهن حركة جزيئات الماء داخل الجذور عبر عناصر الخشب ، وصعودها إلى اعلى داخل خلايا الساق والأوراق حيث تتكسر الروابط الهيدروجينية ، وتتبخر بعض جزيئات الماء ، إضافة إلى تخيل جزيئات غاز ثاني أكسيد الكربون ($C O_2$) التي تنتشر عبر الثغور إلى داخل البلاستيدات الخضراء ليتم تثبيتها كسكريات لترتبط بجزيئات الماء الأخرى . يتم إمداد هذه العملية بالطاقة بواسطة ATP و NADPH التي تتكون في التفاعلات الضوئية .

يخطر بالذهن أيضاً ، حركة الغذاء الممثل والموجود في الأنابيب الغربالية إلى جميع أجزاء النبات . وكذلك الأيونات التي يتم اختبارها وامتصاصها بنشاط أو يتم إخراجها ، يتم إدخال بعضها في مركبات عضوية وبعضها الآخر يعمل كمرافقات أنزيمية . وفي الحقيقة ، إننا لا نعرف كل ما يدور داخل الخلايا النباتية ولكن بكل تأكيد فالنباتات لا تبدو مثل الشيء الساكن على الإطلاق ؛ فهي كائن حي منظم تنظيماً جيداً ويعالج المادة والطاقة ، ويحافظ على قليل من الطاقة نسبياً .

من المعروف أن اللاقحة (Zygote) – وهي خلية واحدة – تنمو وتتميز إلى كائن ذي خلايا عديدة ؛ مما يشير إلى بناء مستمر للجزئيات الكبيرة المعقدة من الأيونات الصغيرة (الجزئيات هي المواد الخام اللازمة للنمو) ؛ فالخلية تنقسم منتجة خلايا جديدة ، لا يكون العديد منها كبيراً فحسب ، بل يكون أكثر تعقيداً .

وتتغير الخلايا بطرق مختلفة لتنتج نباتاً بالغاً يحتوي على أنواع من الخلايا العديدة. وتسمى عملية التخصص الخلوي تميزاً (Differentiation) ، ويسمى نمو الخلايا وتميزها إلى أنسجة أو أعضاء أو كائنات تكشُّفاً (Development) . ويستطيع النبات عن طريق التكشف تحويلَ شكله من بيضة مخصّبة إلى شجرة عظيمة .

مما لا شك فيه ، أن المورثات تتحكم في بناء الأنزيمات التي – في المقابل– تتحكم في كيمياء الخلايا ؛ مما يفسر النمو والتكشف بزيادة البحث في مجال علم وظائف أعضاء النبات . عُرف ، حديثاً ، الكثير عما يحدث أثناء نمو النبات وتكشفه ؛ مما ساهم في معرفة مواد كيميائية معينة تسمى مواد النمو أو منظمات النمو النباتية (الهرمونات النباتية) (Plant growth regulators) التي تؤدي أدواراً مهمة في تنظيم عمليات النمو والتميز. وبالطبع فإن دراسة مواد كهذه تعدُّ خطوة مهمة في معرفة طبيعة هذه المواد وكيفية عملها في تنظيم عمليات النمو والتميز ، وتعدُّ بمثابة دفعة جديدة في علم وظائف أعضاء النبات منذ بداية القرن العشرين.

(١-٣) النمو

يعبر عن نمو النباتات بالزيادة في حجمه وظهور أعضاء جديدة له باستمرار ولو على فترات متفاوتة أثناء دورة حياته ؛ وهو أكثر العمليات الفسيولوجية تعقيداً . والتكشف مظهر من مظاهر النمو التي تصاحب انقسام الخلية وزيادة حجمها . ويسبق عملية الانقسام عملية التميز الفسيولوجي لبروتوبلازم الخلية ، ويستمر هذا التميز الفسيولوجي خلال فترة تطور الخلية الذي يبدأ أولاً بالتميز في الحجم والشكل يحدثان بصفة أساسية أثناء فترة استطالة الخلية . ويتم التميز التركيبي والكيميائي لجدر الخلايا في نهاية مرحلة النمو.

إن مصطلح التكشف (Development) في النباتات البذرية ينتج عن التكاثر الجنسي ، الذي يدل على التغيرات المتتابعة في : الحجم ، والتركيب ، والوظيفة . تتضمن مجتمعةً تحوُّل البيضة المخصبة (الزايجوت) إلى النبات

الناضج المنتج . فالتكشف يعتبر عملية تدريجية تحتاج إلى وقت لكي تصبح مفهومة تماماً ، وغالباً ما تكون مصحوبة بالزيادة في الوزن والحجم ومشتملة على ظهور تراكيب ووظائف جديدة .

بالرغم من التعبير عن النمو - بصفة عامة - على أنه زيادة في الحجم ، إلا أن ذلك يكون عادة مصحوباً بزيادة في الوزن ، وعدد الخلايا ، وكمية المادة الحية (البروتوبلاست) ودرجة التعقيد . وهذا ما يلاحظ عادة عند نمو الكائنات عديدة الخلايا من البويضة (اللاقحة).

إذاً ، فالنمو في الغالب - وبصفة عامة - يعني الزيادة في الحجم . كما يلاحظ عند نمو الكائنات عديدة الخلايا من البويضة (اللاقحة)، وعملية النمو، أنها لا تزيد في الحجم فحسب ، بل في الوزن ، وعدد الخلايا ، وكمية المادة الحية (البروتوبلاست) والتعقيد أيضاً .

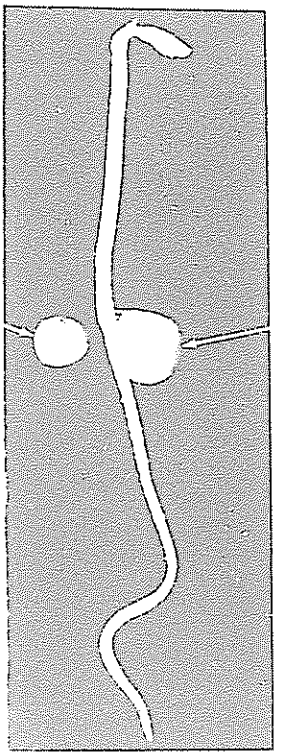
يمكن قياس النمو نظرياً باستعمال أحد مظاهر النمو السابق ذكرها ، ولكن يوجد اثنان من القياسات العامة تحدد الزيادات في الحجم أو الكتلة . كثيراً ما يتم تقديرالزيادة في الحجم بواسطة قياس التمدد في اتجاه واحد أو اتجاهين فقط ، مثل الطول (طول الساق) أو القطر (للساق) أو المساحة (للورقة). والزيادة في الكتلة كثيراً ما تحدد بواسطة حصاد كل النبات أو الجزء المراد وزنه سريعاً لتلافي تبخر ما به من ماء ، وبهذه الطريقة يمكننا الحصول على الكتلة الطازجة (Fresh mass) ، التي تعتبر متغيرة : ولزيادة الايضاح ، فإن الورقة كثيراً ما يكون لها كتلة طازجة أكبر في الصباح من تلك التي تكون في منتصف ما بعد الظهر بسبب فقدها لجزء من مائها من خلال عملية النتح .

بسبب المشكلات التي تظهر من المحتوى المائي المتغير، يفضل كثير من الباحثين استخدام الزيادة في الكتلة الجافة (Dry mass) للنبات مقياساً للنمو. ويتم الحصول على الكتلة الجافة عادة بواسطة تجفيف النبات الطازج لمدة تتراوح بين ٢٤ و ٤٨ ساعة في درجة حرارة تتراوح بين ٧٠ و ٨٠ م°. فالورقة النباتية التي لها كتلة طازجة أقل في منتصف ما بعد الظهر من المحتمل أن يكون لها كتلة جافة أكبر في نفس الآونة بسبب حدوث عملية البناء الضوئي

وإمتصاص الأملاح المعدنية من التربة أثناء الصباح ، لذلك ربما يكون استعمال الكتلة الجافة أفضل من الكتلة الطازجة في تقدير النمو. وفي كلتا الحالتين ، فإن قياسات الكتلة الجافة والطازجة ، تتطلب العديد من العينات النباتية خاصة إذا كان الهدف من إجراء التجارب الحصول على معلومات ذات أهمية احصائية .

في بعض الأوقات ، لا تعطي الكتلة الجافة دلالة كافية على النمو ؛ فعلى سبيل المثال ، عندما تنمو بذرة (رويت بالماء فقط) إلى بادرة في الظلام، نجد أن الحجم والكتلة الطازجة تزيد كثيراً ، ولكن الكتلة الجافة تقل بسبب النقص في ثاني أكسيد الكربون (CO_2) الذي ينبعث أثناء التنفس الخلوي . ومع أن الكتلة الجافة الكلية لمثل هذه البادرات النامية في الظلام تكون أقل من البذرة الأصلية، إلا أن الأجزاء النامية للساق والجذر ، تزيد في الكتلة الجافة نتيجة لانتقال المواد الممثلة من الأجزاء الخازنة إلى الأجزاء النامية (شكل١-١) .

بادرة نبـــــات البازلاء
عمرها ٦ أيام نامية عنـد
درجـــة حـــرارة ٢٠°م
الكتلة الطازجة ٧٥٠ملجم
الكتلة الجافة ٢٠٥ ملجم
الزيادة التقريبيةللكتلة
الطازجة حوالي ٥٢٠ملجم
النقص التقريبي للكتلة
الجافة = ٢٢٠ ملجم



الوزن الطازج للبذرة
المجففةالطازجة ٢٣٠
ملجم ، الكتلة الجافـة
بعـد ٤٨ سـاعـة فـــي
درجـــــة حـــــرارة
٧٠°م=٢٢٧ ملجم

(شكل ١-١) يوضح التـغـيـرات التي تطرأ على الكتلة الطازجـة والجافـة لبذرة البازلاء المتكشفة إلى بادرة في الظلام ، حيث تلاحظ الزيادة العاليـة في الكتلة الطازجة بسبب امتصاص الماء ، ولكن النقص الطفيف في الكتلة الجافة يحدث بسبب التنفس ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

يلاحظ أن المراحل المبكرة في تكشف البادرات ، تتضمن إنتاج خلايا جديدة بواسطة الانقسامات الخلوية ، إلا أن بعض البادرات -الطبيعية -يمكن الحصول عليها من بذور بعض الأنواع النباتية في غياب الانقسام الخلوي ، فعندما تعرضت بذور كل من نباتي الخس والقمح لأشعة جاما (Gamma) من مصدر الكوبلت المشع (Cobalt-60) -بمستويات عالية كافية لوقف بناء الحمض النووي (DNA) والانقسام الخلوي - يستمر إنبات البذور ونمو البادرات حتى يتم انتاج بادرات ذات خلايا عملاقة . ويطلق على هذا النوع من البادرات نبتيات جاما (Gamma Planlets) ويمكن أن تعيش هذه النبتيات إلى ثلاثة أسابيع ثم تموت ؛ لأن إنتاج الخلايا الجديدة أمر ضروري .

توضح نبتيات جاما هذه في حالة الاعتماد على قياس الزيادة في عدد الخلايا ، وربما يكون ذلك مقياس غيرمناسب للنمو. ويوجد العديد من الأمثلة لحدوث النمو دون الانقسام السيتوبلازمي (Cytokinesis) ، كنمو أوراق معينة وسيقان وثمار بعد مرحلة معينة من التكشف . هناك أيضاً أمثلة قليلة للانقسام السيتوبلازمي دون زيادة من الحجم الكلي ، كنضوج كيس الجنين ، وعلى الرغم من ذلك ، تعتبر الزيادة في الحجم المعيار الأساسي لقياس النمو حتى ولو لم تكن دائماً سهلة القياس .

(١-٣) أنماط للنمو والتكشف : بعض مظاهر النمو النباتي

ينحصر النمو في النباتات على مناطق معينة تحتوي على خلايا تم إنتاجها حديثاً بواسطة الانقسام الخلوي في النسيج الإنشائي . ولا يسبب الانقسام الخلوي وحده زيادة في الحجم ، ولكن النواتج الخلوية للانقسام تزداد مسببة النمو. فهنالك أيضاً القمم (Apiceis) الخضرية والجذرية ذات الأنسجة الإنشائية، بالإضافة إلى مناطق إنشائية وجدت في النسيج الإنشائي الوعائي مباشرة فوق العقد في النباتات ذوات الفلقة الواحدة ، أو في قواعد الأوراق للنباتات العشبية. تتكون الأنسجة الإنشائية في الجزء الخضري أو الجذري أثناء تميز الجنين في فترة تكون البذرة وتسمى هذه الأنسجة ، الأنسجة الإنشائية الأولية ، بينما يسمى النسيج الإنشائي الوعائي ، (كذلك المناطق الإنشائية لعقد النباتات ذوات الفلقة الواحدة وأوراق النباتات العشبية التي يتعذر تميزها

حتى بعد الانبات) الأنسجة الإنشائية الثانوية .

من الملاحظ ، أن بعض أعضاء النبات محدودة والأخرى غير محدودة النمو؛ فالأعضاء المحدودة تنمو إلى حجم محدد ثم تتوقف ، وأخيراً تصبح هرمة ، وتموت الأوراق والأزهار والثمار ذات التراكيب المحددة وهذا ما يعرف بالنمو المحدود (Determinate) . من ناحية أخرى فإن الساق الخضري والجذر يُعدان تراكيب غير محدودة، فهي تنمو عن طريق النسيج الإنشائي القمي الذي باستمراره تزود بالخلايا الجديدة لتبقى محافظة عبر حداثتها .

إن النباتات الصنوبرية القوية الصلبة التي يقارب عمرها حوالي ٤٠٠٠ عام، بإمكانها إنتاج عُقل (Cutting) و تكوّن جذور في طرف العقلة تستطيع إنتاج شجرة أخرى ربما تعيش لحوالي ٤٠٠٠ عام أخرى . وهكذا ، يمكن أن تُنتج عقل من هذه الأشجار ، وتستمر عملية تكوين الجذور والحصول على أشجار أخرى على التوالي ، مما يدل على إمكانية الحصول على نباتات من أجزاء منفردة. لقد أشار العديد من الدراسات إلى أن بعض أشجار الفاكهة تم استزراعها من عقل الساق لعدة قرون .

تكون النباتات إما محدودة النمو أو غير محدودة النمو : فالأصناف وحيدة الإثمار (Monocarpic) تزهر مرة واحدة فقط ثم تموت ، في حين أن الأصناف متعددة الاثمار (Polycarpic) ، تعود إلى أسلوبها اللاتزاوجي في النمو ، وتزهر على الأقل مرة أخرى قبل أن تموت . ومعظم الأصناف وحيدة الإثمار حولية (تعيش لفصل واحد أو فصلين فقط) ، حيث يلاحظ أن معظم الحوليات تنبت من بذور في فصل الربيع ، وتنمو ثم تموت قبل الشتاء ، وتحفظ نسلها كبذور فقط . إن القمح والشوفان الربيعي من الحوليات التجارية التي تزرع في الربيع، ولكن بذور القمح والشوفان الشتوي ينموان في الخريف ، وتظل البادرات فترة الشتاء تحت الجليد ثم تزهر في فصل الربيع التالي .

أما النباتات ثنائية الحول النموذجية مثل البنجر (Beta vulgaris) والجزر (Daucus carota) والبنج (Hyoscyamus niger) فتنبت في الربيع، وتنمو خلال الفصل الأول معطية أوراق خضرية الشكل وردية (Rosette) ثم تموت في نهاية الخريف .ونباتات كهذه ، تمضي الشتاء كجذور حيث تختزل

قممها النامية إلى نسيج إنشائي مضغوط محاط للحماية ببعض الأوراق الحرشفية الميتة الباقية ، وهو ما يسمى بالبرعم المعمر (Perennating bud) . وخلال فصل الصيف التالي يكون النسيج الإنشائي القمي خلايا الساق التي تستطيل بدورها وتعطي ساقاً زهرية . قد يبقى النبات المعمر كنبات القرن (Agave americana) لعشر سنوات أو أكثر قبل أن يزهر لمرة واحدة ، ومن ثم يموت ؛ ولذا يطلق على هذا النوع من النباتات ذات الإزهار الواحد النباتات المعمرة ؛ لأنها تعيش نامية لأكثر من موسمين . هذه الأنواع من النباتات – بما فيها العديد من الخيزرانيات (Bambusa) التي ربما تعيش أكثر من نصف قرن قبل أن تزهر مرة واحدة وتموت – تعتبر أمثلة جيدة لسلوك نمو النباتات ذات الإزهار الوحيد.

إن النباتات المعمرة عديدة الأزهار (غير الشجرية) لا تحول جميع أنسجتها الإنشائية الخضرية إلى أنسجة (تكاثرية) ، ولكن النباتات المعمرة الخشبية (الشجيرات والأشجار) قد تستخدم بعضاً من براعمها الطرفية لتكوين الأزهار محتفظة بالبراعم الابطية خُضرياً . وهكذا نجد أن هذه البراعم قد تزهر أحياناً ، بينما تبقى البراعم الإبطية خضرية . في بعض الأحيان ، يكوِّن البرعم النسيجي الإنشائي (المرستيم) الواحد زهرة واحدة فقط كما في بعض أنواع نبات الخزامى (Tulip)، بينما تكوِّن بعض الأنسجة الانشائية في فصيلة النجميات (Asteraceae) مجموعة أزهار أو رأساً من الأزهار (كما في دوار الشمس). إن نبات فرشاة الزجاج (The bottle brush) (Callistemon sp.) ، تكوِّن عنقوداً زهري طرفي ، ويبقى النسيج الإنشائي القمي خضرياً ويستمر في النمو للموسم التالي منتجاً أوراقاً وسيقاناً خشبية . وغالباً ما تتحول النباتات المعمرة الخشبية الى التكاثر بعد فترة طويلة من عمرها ، وحتى يحين ذلك ، يقال عنها في الطور اليافع ، المعمرات العشبية ذات الفلقتين مثل نبات لبلاب الحقول (Convolvulus arvenis) أو نبات شوك الحقول (Cirsium arvense) وتموت الأعشاب المعمرة كل عام في الأجواء الحارة في فترة الجفاف ، ما عدا واحداً أو أكثر من البراعم المعمرة القريبة من الأرض . وتكوِّن بعض النباتات المعمرة العشبية من ذوات الفلقتين إنتفاخات ، كورمات أو درنات أو ريزومات أو تراكيب أخرى تحت سطح الأرض .

تحتوي البذرة على نبات مصغر في غلاف صغير هو الجنين الذي يحتوي

على : الجذر ، والبرعم الخضري ، الجنيني وبعض الأوراق البدائية .

تعطي خلايا الجذر والقمم النامية الإنشائية للمجموع الخضري والجذر عادة خلايا أخرى تنقسم لتكون جذوراً فرعية وأوراقاً إضافية وبراعم إبطية وأنسجة جذر بما في ذلك المنشىء الوعائي (الكامبيوم) . إن العديد من الانسجة الإنشائية القمية الإبطية تكون أزهاراً في آخر الأمر. تنتج الأنسجة الإنشائية الجانبية (المنشيء الوعائي) في النباتات المعمرة الخشبية الخشب واللحاء الثانوي كل عام مما ينتج عنه النمو في قطر السيقان والجذور .

(١-٤) خطوات نمو الخلية وتكشفها

على الرغم من أن أنواعاً كثيرة من النباتات يتم إنتاجها بواسطة النمو والتكشف (حيث يوجد تقريباً ٢٨٥٠٠٠ نوع مختلف من النباتات الزهرية) ، تتم جميعها بواسطة أحداث بسيطة على المستوى الخلوي (على الأقل في مظهرها) . الحدث الأول : الانقسام الخلوي الذي يتم فيه دائماً انقسام خلية واحدة بالغة إلى خليتين منفصلتين متساويتين. الحدث الثاني : هو كبر الخلية ، حيث يزداد حجم خلية واحدة أو الخليتين الوليدتين. أما الحدث الثالث : فهو التميز الخلوي ؛ إذ إن الخلية التي وصلت إلى الحجم النهائي ، تصبح متخصصة في واحد من الكثير من الأوجه المحتملة. تفسر أنواع الطرق التي تنقسم بها الخلايا ، وزيادة حجمها وتخصصها الاختلافات في الأنسجة والأعضاء المختلفة في نوع واحد من الأنواع المختلفة من النباتات .

في البداية ، يمكن للخلايا أن تنقسم في مستويات مختلفة ، وعندما يكون الجدار الجديد بين الخليتين الوليدتين في مستوىً موازٍ للسطح المغلف للنبات تقريباً ، يقال للانقسام إنه محيطي (Periclinal) (من اليونانية "Peri" وتعني يحيط + "Kline" وتعني ميل) . إذ يتكون الجدار الجديد اختيارياً متعامداً مع السطح المقفول ، فيسمى الانقسام موازياً للسطح (Anticlinal) (شكل ١-٢).

يبدأ الانقسام الخلوي (السيتوبلازمي Cytokinesis) بتكوين صفيحة

خلوية (Cell Plate) تنشأ باندماج مئات الحويصلات الدقيقة المتحررة من نهايات حويصلات جهاز جولجي المحتوية على سكريات عديدة غير سيليلوزية ؛ مثل البكتينات . تندمج هذه الحويصلات لتكوّن الصفيحة الوسطى (Middle Lamella) الغنية بالبكتين والتي تكون محاطة بالأغشية (التي كانت في السابق جزءاً من الحويصلات) وهي الاغشية البلازمية للخلايا الجديدة (شكل١-٣) . يلي ذلك تكوين الجدار الابتدائي لكل خلية جديدة ، وذلك عن اندماج حويصلات جولجي التي تحتوي على سكريات عديدة غير سيليلوزية أخرى .

كيف تتحرك حويصلات جهاز جولوجي إلى خط استواء الخلية حيث يتكون الجدار الابتدائي الجديد في الخلية المنقسمة أثناء انقسام السيتوبلازم (Cytokinesis) ؟ للإجابة عن ذلك ، يبدو أن الحويصلات تنتقل على طول القنيات الدقيقة (Microtubules) قضيبية الشكل التي تمتد في اتجاه معاكس لأقطاب الخلية المنقسمة . في (الشكل ١-٣) ، يتضح عدد كبير من القنيات الدقيقة متوجهة مع محاورها الطويلة ومتعامدة مع خط استواءالخلية - عندما يمنع تكوين هذه القنيات الطويلة بواسطة مواد كيميائية مضادة للإنقسام الخلوي غير المباشر: مثل مادة الكولشسين (Colchicine) ، فإن حويصلات جولجي لا تتحرك إلى خط استواء الخلية في الطور الانفصالي. وعند إضافة هذه الكيماويات قرب انتهاء الطور الانفصالي تماماً ، يحدث تكوين الصفيحة الخلوية، ولا يتم الانقسام السيتوبلازمي ؛ مما ينتج عنه تكون خلية ذات نواتين .

ليس اتجاه انقسام الخلية فقط هو الذي يعمل الكثير في تكوين تراكيب مختلفة ، ولكن اتجاه (أو إتجاهات) تضخم الخلية (Cell enlargement) يعتبر عاملاً مهماً في هذا الصدد. وكما هو معروف ، فتضخم الخلية موضوع كبيريتعلق بامتصاص الماء إلى داخل الفجوة المتضخمة (الوهيبي وباصرلاح ، ١٩٩٨م). ومن الملاحظات المهمة في أعضاء النبات التي حدث بها استطالة مثل الساق والجذر، فأن التضخم يحدث غالباً في اتجاه واحد ، وهو في الحقيقة استطالة . ومما لا شك فيه، أن الخلايا الإنشائية المتكونة حديثاً كثيراً ما تتضخم في الأبعاد الثلاثة ، ولكن في السيقان والجذور ، فإن التضخم سرعان ما يصبح على هيئة استطالة .

(١-٥) التغيرات في الجدار الابتدائي أثناء النمو

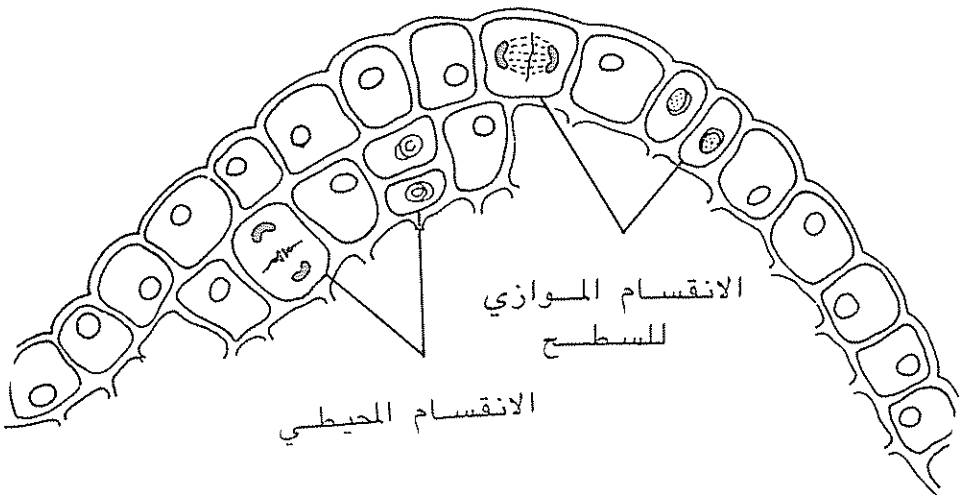
لماذا تستطيل الخلايا غالباً في اتجاه واحد أكثر من تمددها بالتساوي في جميع الاتجاهات ؟ لقد سبقت الإشارة إلى أن الجدر الابتدائية للخلايا النامية تحتوي على ألياف سيليلوزية دقيقة وبعض البروتين ومركبات أخرى . ويعمل كل ليف سيليلوزي دقيق كحبل غليظ يحد من التمدد في اتجاه المحور ، ولكن نمو الجدار يمكن أن يحدث في اتجاه يسمح لليفات الدقيقة لتتحرك جزئياً و بمرونة؛ لذلك يتم دعم النمو في اتجاه الزوايا الصحيحة لاتجاه محاور الليفات الدقيقة. وباستمرار النمو ، يتم تكوين ليفات دقيقة جديدة داخل الجدار مجاورة للنشاء البلازمي، وبالتالي يحافظ الجدار على سُمك شبه متناسقه أثناءالنمو . وتعتبر هذه الطبقة الداخلية من الليفات الدقيقة ، التي تم ترسيبها مؤخراً ، هي الأكثر تحكماً كما هو واضح . وعندما يتم تكوين جزئيات سيليلوزية جديدة أثناء النمو، فإن الليفات الدقيقة الموجودة قد تستطيل بشكل واضح سامحة بتمدد موازي لمحاورهـــا .

إذا كان وضع الليفات الدقيقة الجديدة عشوائياً ، فإن النمو سوف يكون متساوياً من جميع الاتجاهات (كما في الثمار الطرية أو الأوراق ذات الخلايا الوسطية الإسفنجية) .على أية حال، وجد في كثيرمن الخلايا الحديثة ، أن وضع الليفات الدقيقة ليس عشوائياً تماماً ، ولكن يكون بصورة سائدة على طول محورواحد (شكل١-٤أ) : بعد ذلك يتم توجيه النموفي اتجاه متعامد مع ذلك المحور كما في حالة استطالة السيقان ، والجذور والاعناق الورقية . تشير الدلائل إلى أن لشعيرات جذور البصل مرونة توجيه وضع القنيات الدقيقة ، وبالتالي الليفات الدقيقة بمعنى أنها مثل لولب زنبرك الساعة ، حيث إنها تلتف حول الخلية المستطيلة .

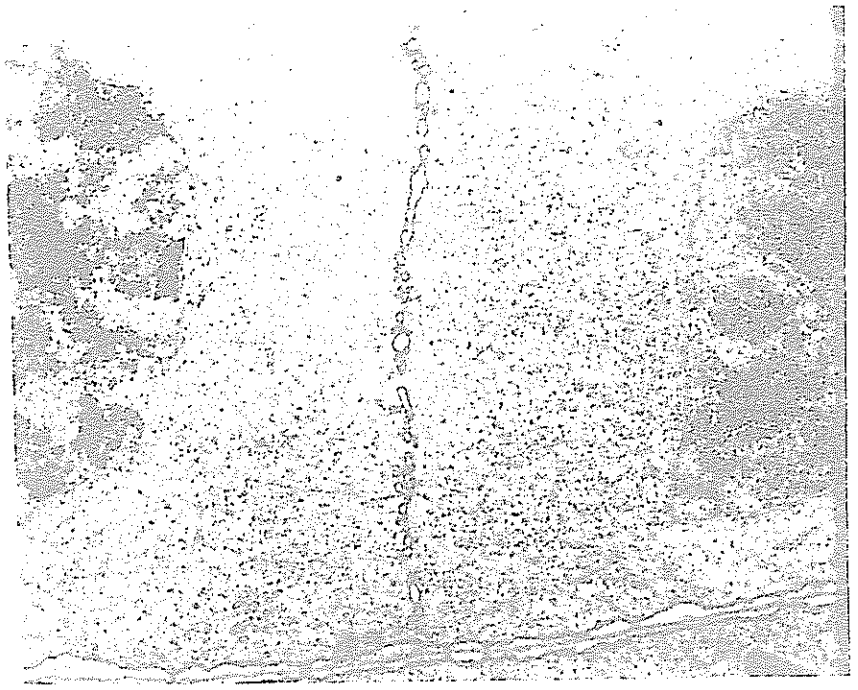
إذا كان نمط وضع الليفات السيليلوزية الدقيقة مهم في التحكم في شكل الخلية النهائي ، فماذا يحكم ذلك التوجيه ؟ عند مناقشة ديناميكية الهيكل السيتوبلازمي في تكوين الجدار الخلوي ، لوحظ أن تكوين السيليلوز ، ربما يتم التحكم فيه بواسطة أنزيمات موجودة في البلازماليما (Plasmalemma) : إذ توجد كريات (Globules) على الوجه الخارجي للغشاء والشكل الوريدي

(Rossettes) على الوجه الداخلي للغشاء . يبدو أن حركة هذه التراكيب موجهة بواسطة القنيات الدقيقة التي كثيراً ما تظهر في تجمعات متقاربة معها (شكل ١-٥). لقد ثبت الدليل على مساهمة القنيات الدقيقة في عملية التوجه هذه من استخدام كيماويات معينة تمنع تكوين القنية الدقيقة، فقد نتج عند إضافة هذه الكيماويات ، أن الليفات السيليلوزية الدقيقة الجديدة كانت ذات اتجاهات عشوائية ، ويسمح إزالة هذه الكيماويات بإنتاج متجدد من القنيات الدقيقة والليفات الدقيقة الموجهة عرضياً .

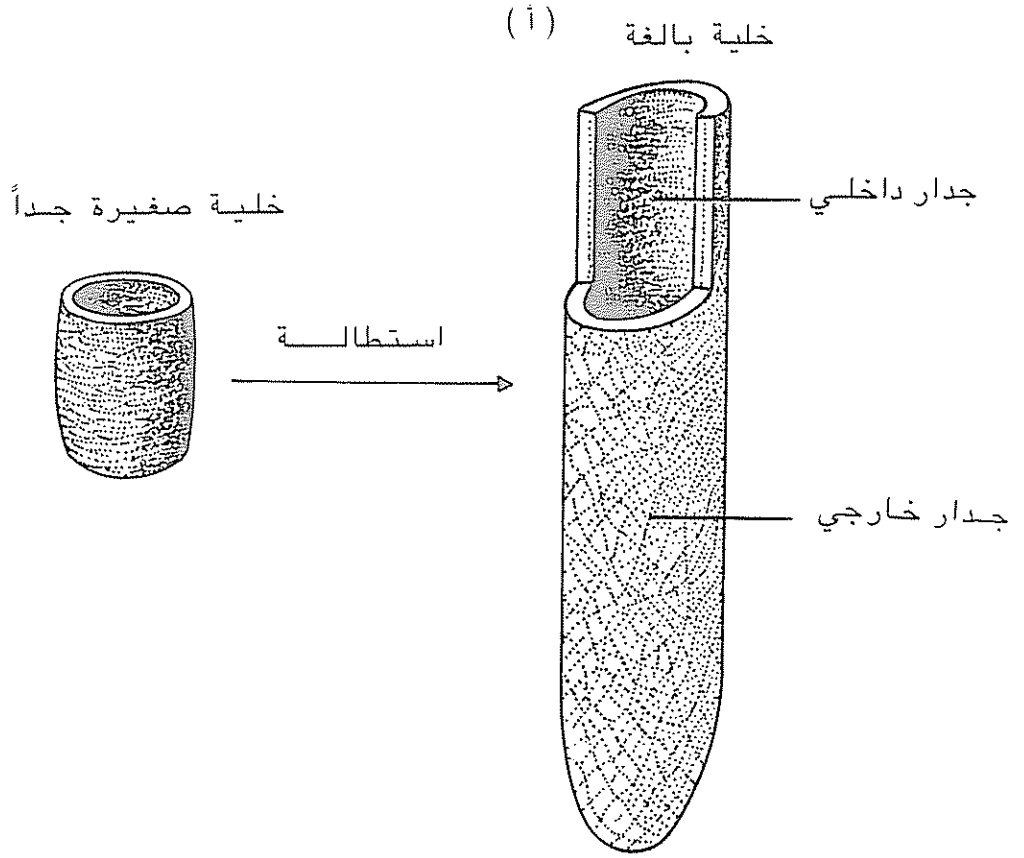
إذا كانت القنيات الدقيقة تتحكم في ترتيب الليفات الدقيقة وتنظيمها، فلا بد من معرفة وفهم الذي يتحكم في نمط تنظيم وترتيب القنيات الدقيقة .



(شكل ١-٢) يوضح العلاقة بين الانقسام الموازي للسطح (Anticlinal) والانقسام المحيطي (Periclinal) في النسيج الإنشائي لقمة المجموع الخضري.

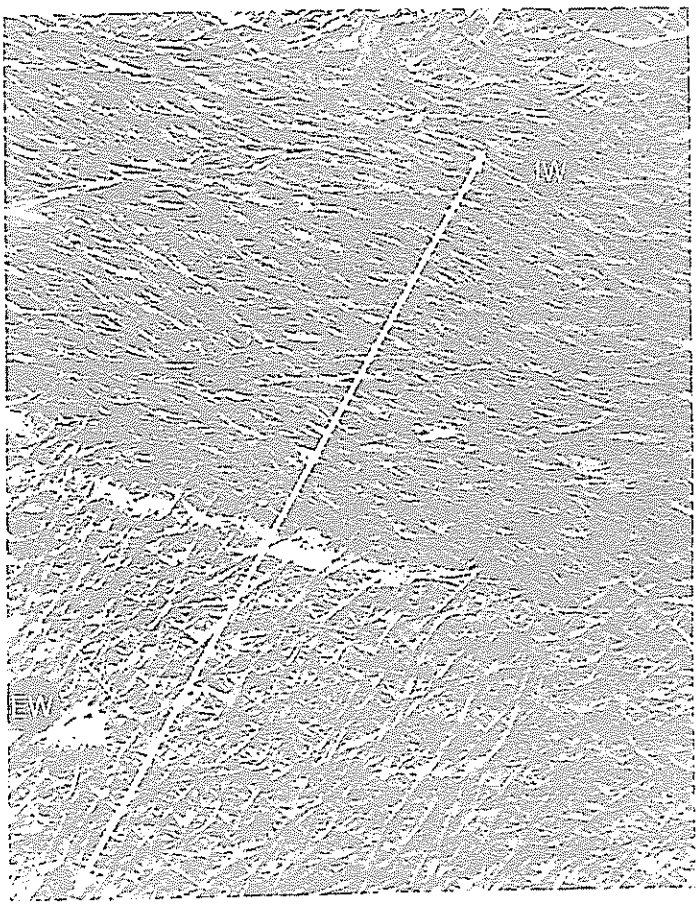


(شكل ١-٣) يوضح تكوين الصفيحة الخلوية خلال عملية الانقسام السيتوبلازمي (Cytokinesis)في قمة جذر نبات القطن . إن الحويصلات الغنية بالبكتين والمتخصرة من أجسام جولجي تندمج عند خط استواء الخلية لتكوين الصفيحة الوسطية الجديدة والغشاءين البلازميين الملتصقين بها . تشتمل عملية تكوين الجدار الابتدائي هذه ، على إفراز السكريات العديدة غير السليلوزية من كل خلية في حويصلات إضافية من جهاز جولجي وترسبها على الصفيحة الوسطية ، بينما يبدو أن السيليلوز يتكون في كل غشاء بلازمي بدون الحاجة إلى حويصلات جهاز جولجي . ربما تكون قضبان الأنيبيبات الدقيقة الضيقة المتعامدة على الصفيحة الخلوية فعالة في توجيه حويصلات جهاز جولجي إلى الصفيحة. إن تكوين غلاف النواة (ربما يكون من الشبكة الإندوبلازمية) يكتمل حول نويات كل خلية جديدة ، ويشاهد هنا كتل من الرايبوسومات (النقاط الخفيفية) عن دان هس (Dan Hess) ، كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

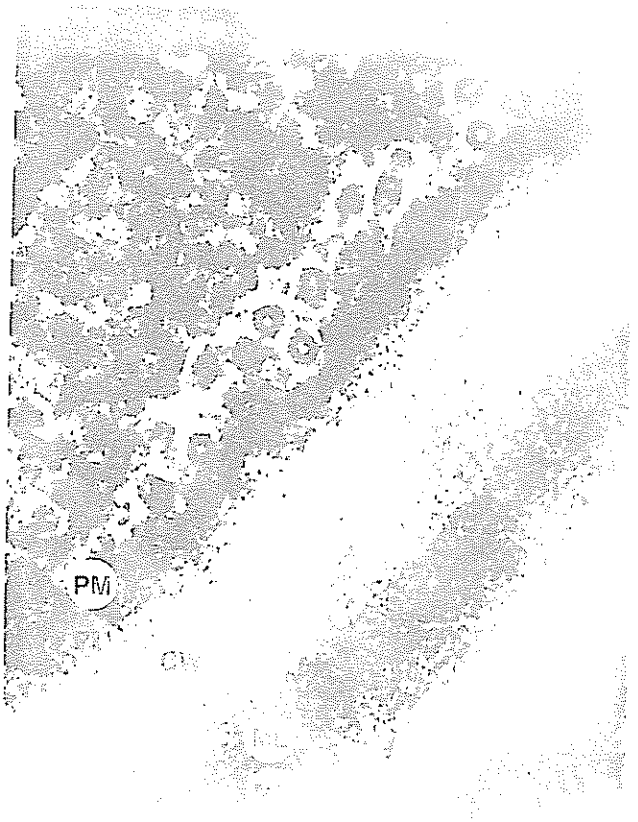


(شكل ١-١٤أ) يوضح التغيرات في توجيه الليفات السيليلوزية الدقيقة خلال عمليات استطالة الخلية . توجه الليفات الدقيقة في الخلايا الصغيرة توجيهاً عشوائياً ، ولكن يتم حدوث التمدد طولياً يعود السبب في ذلك إلى أن الليفات الدقيقة المترسبة على السطح الداخلي للجدار متجهة عمودياً على طول المحور الطولي للخلية ، بينما الليفات الدقيقة القديمة المتمركزة خارج الجدار تشد في اتجاه الاستطالة خلال النمو .

(ب)



(الشكل ١-٤ب) يوضح توجيه الليفات السيليلوزية الدقيقة في الجدار الابتدائي الداخلي (الحديثة) والخارجي (القديمة) . وهذا موضح في خلايا شعيرة الورقة لأحد نباتات الأسل (Juncus effusus) . لاحظ أن الليفات الدقيقة على الجانب الداخلي للجدار العام متعامدة على المحور الطولي للخلية (IW). بينما تلك التي على الجانب الخارجي للجدار (EW) موازية للمحور الطولي للخلية، والأخريات التي توجد في الوسط يكون اتجاهها في حالة وسط . اتجاه استطالة الخلية مشار إليه بسهم طويل . عن جينسن وبارك (Jensen and Park) ١٩٦٧م.



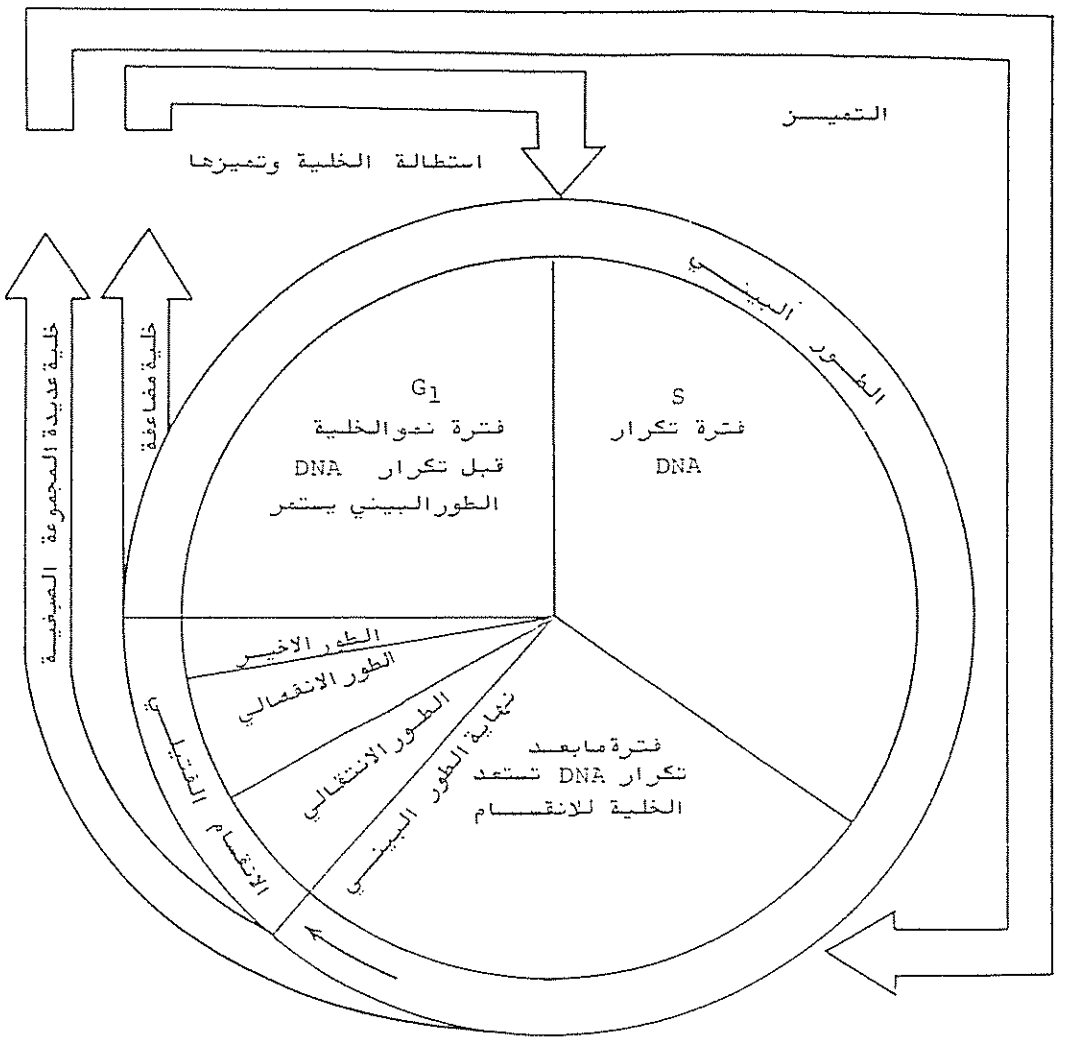
(أ)

(الشكل ١-٥) قطاع عرضي في قمة جذر نبات العرعر (Juniperus chinen sis) ، يوضح القنيات الدقيقة (دوائر صغيرة) بجوار الغشاء البلازمي (PM) . يلاحظ الجدار الابتدائي والصفيحة الوسطية (ML) بارزين بشكل خاص . توجد القنيات الدقيقة بكثرة في منطقة سمكها 0.1 um ملاصقة للبلازماليما ومرتبة على هيئة دوائر حول المنطقة الانشائية ، أعظمها كأجزاء من القلنسوة حول الأسطوانة من الداخل ، على طول كل من الجانب ونهاية الجدر لهذه الخلايا ، يكون ترتيب هذه القنيات الدقيقة مشابهاً لترتيب الليبيفات السيليلوزية الدقيقة (شكل ١-٤ ب.) عن ليدبيتر (Ledbetter) ١٩٦٥م.

(١-٦) دورة الخليـــة

يهتم علماء الخلية وعلماء فسيولوجيا النبات بدورة الخلية (Cell Cycle) الموضحة في (الشكل ١-٦) . تختص الدورة بدرجة كبيرة بالفترة الزمنية لمضاعفة الحمض النووي (DNA) ؛ خاصة فيما يتعلق بالانقسام النووي.

بعد حدوث الانقسام الخلوي غير المباشر (أو الفيتيلي) (Mitosis) توجد فترة نمو خلوي قبل مضاعفة الحمض النووي الـ DNA وهو طور يرمز له بـ (G_1)، حيث يتبعه طور آخر لمضاعفة الـ DNA يرمز له بـ (S) ، ثم يحدث نمو بعد المضاعفة يكتمل في طور الـ (G_2) ، وأخيراً يكمل الدورة الانقسام الخلوي غير المباشر . قد لا تستمر خلية من الخلايا الجديدة - التي نتجت بالانقسام غير المباشر في دورة الخلية ، ولكن تتضخم وتتميز . وإذا حدث هذا قبل مضاعفة حمض الـ DNA ، فإن الخلية المتميزة تتميز بالعدد المضاعف من الصبغيات وكمية الكروماتين (Chromatin) (المادة الوراثية) ، ولكن ليس من المعتاد في النباتات حدوث التميز بعد مضاعفة حمض الـ (DNA) ، ولذلك نجد أن الخلية المتميزة ذات كمية أكبر من ضعف كمية الكروماتين . وفي بعض الأوقات تتضاعف الصبغيات ، إضافياً ، دون حدوث عملية الانقسام الخلوي ، وتصبح الخلية المتميزة عديدة المجموعة الصبغية (Polyploid) ، وهذه الخلايا عديدة المجموعة الصبغية ، غالباً ما تكون أكبر من الخلايا المشابهة لها ثنائية المجموعة الصبغية (Diploid) . وكما يتضح من (الشكل ١-٦) فإن خلايا النبات المتميزة ربما - تعاود - في بعض الاحيان دخول دورة الحياة بواسطة عملية تسمى عكس التميز (Dedifferntiation) التي تبدأ منها المقدرة على الانقسام لتصبح مرة أخرى خلايا إنشائية .



(الشكل ١-٦) نموذج يوضح مخططاً عاماً لدورة الخلية ، حيث توجد اختلافات كبيرة بين مختلف الخلايا بطول الوقت الذي تبقى فيه الخلية في أي طور من الأطوار. غالباً ما تتسبب الجروح أو بعض المعاملات الأخرى ، في عودة الخلية النباتية المتميزة إلى إنشائية (مرستيمية) قابلة لمعاودة التميز. يعتمد دخول الخلية في الدورة على الطور الذي توقفت عنده قبل حدوث الانقسام غير المباشر ، فلو توقفت الخلية في الدورة بعد الطور S فستكون عديدة المجموعة الصبغية . عن ستار وتاجارت (Starr and Taggart) ١٩٨١م.

(١-٧) فيزياء النمو : الجهود المائية ونقاط الانتاج

إن النمو يكون في البداية نتيجة امتصاص الماء ؛ مما يجعل جدر الخلايا تتمدد ، ولكن يتم بناء مواد الجدار الخلوي الجديد والغشاء البلازمي بحيث لا تصبح رقيقة الجدر .

في حالات قليلة (مثل الشعيرات الجذرية وأنابيب اللقاح) يزيد الجدار في المساحة فقط من القمة ، ولكن في أغلب خلايا النباتات الراقية يحدث النمو خلال الأسطح الجانبية بشكل عام .

تعتبر الفيزياء الحيوية لنمو الخلية مجالاً نشطاً للبحث في السنوات الأخيرة ، حيث ظهر العديد من النظريات الجيدة في هذا المجال ، لكن معظم الأفكار الحالية تعود إلى بحث العالم جيمس ا. لوكهارت من جامعة هاواي في هونولولو ، لوكهارت (Lockhart) ١٩٦٥م.

ما الذي يجعل الخلية تمتص الماء وتتضخم؟ إنها فرضية قديمة ، افترضت بأن الجدار والبلازماليما يزداد تمددها تدريجياً بواسطة الأنشطة الأيضية للخلية، وفي كل خطوة يدخل الماء إلى داخل الخلية ليملأ المكان الخالي . إلا أن النظريات الحديثة تفترض أن ضغط الماء (الامتلاء) يقود إلى النمو عن طريق إجبار الجدار والأغشية الخلوية على التمدد . ويتحكم في معدل حركة الماء الى داخل الخلية عاملان هما : التدرج في مجال الجهد المائي ونفاذية الغشاء للماء ؛ وبالتالي فإن معدل تضخم الخلية يتناسب أيضاً مع هذه العوامل كقيمة تقريبية من الدرجة الأولى .

والمعادلة الموضحة للعلاقات الأزموزية الأساسية هي :

$$\Psi = \Psi s + \Psi p = \Psi s + P \quad (١)$$

حيث Ψ = الجهد المائي ، Ψs = الجهد الاسموزي

Ψp = جهد الضغط وهو الضغط الحقيقي ،

P تسمى ضغط الامتلاء .

الفرق بين جهد الماء ($\Delta\Psi$) داخل الخلية وخارجها هو :

$$\Delta\Psi = (\Psi se + Pe) - (\Psi si + Pi)$$

حيث ترمز (e) للخارجي و (i) للداخلي ٠
بافتراض أن الضغط الخارجي كان مهملاً ومتضمناً عامل التوصيل الهيدروليكي النسبي الغشائي للماء (L) ، فيمكن كتابة معادلة التضخم للخلية كما يلي :-

$$\frac{1}{V}\ \frac{dv}{dt} = L\ (\Delta\Psi) = L\ (\Psi se - \Psi si - Pi) \qquad (٢)$$

حيث (v) هي حجم الخلية و (dv) التغير في زيادة حجم الخلية و (dt) الزيادة اللانهائية في الزمن ٠ لذلك يصبح $\frac{dv}{dt}$ معدل زيادة حجم الخلية أو معدل النمو. غير أن النمو يعتبر فعالية لوغاريتمية للزمن ٠ وللتعبير عن هذا فإن كثيراً من الباحثين حدد قيمة $\frac{dv}{dt}$ بحجم الخلية ، ليعطي معدل النمو النسبي للخلية التي يمكن تعريفها بـ $\frac{dv}{dt}$ (r) . هناك صيغة مماثلة لمعدل النمو النسبي تستخدم اللوغاريتم الطبيعي (ln) لحجم الخلية : وبذا فهي d LnV/dt ٠

توضح المعادلتان (١) و (٢) أن هناك مسارين لجعل الجهد المائي داخل الخلية أكثر سالبية من الجهد المائي خارج الخلية ، مما يجعل امتصاص الماء والنمو ممكناً : وهي أن الذائبات (Solutes) داخل الخلايا ربما تزداد وتتراكم، مما ينتج عنها زيادة في سلبية الجهد الازموزي في الداخل ، وبعبارة أخرى ، ان الجهد المائي داخل الخلايا ربما ينخفض نتيجة لهذا التراكم . يلاحظ أن تراكيز الذائبات داخل كثير من الخلايا النامية تبقى ثابتة ، تقريباً ، وفي هذه الحالات فإن القوى التي تسيطر على النمو يجب أن تنتج عن نقص ضغط الامتلاء . ينتج الضغط في الخلية بسبب المقاومة الميكانيكية لجدار الخلية للتمدد ، فإذا انخفضت هذه المقاومة ، يصبح جدار الخلية مرتخياً ، وقابلاً للتمدد ، وتمدد الجدار سوف يؤدي إلى خفض الضغط ، وهذا يؤدي بدوره إلى خفض الجهد المائي للخلية مما ينتج عنه انحدار في مجال الجهد المائي ($\Delta\Psi$) وبذلك سوف يتحرك الماء إلى داخل الخلية ٠

لقد توصل الى هذا الافتراض (السابق) العالم الهولندي هاين (Heyn)

في بداية العقد الثالث من القرن العشرين الميلادي (١٩٣١م) ؛ حيث وضع قطعة من ساق نبات أفقياً وثبتها من جانب واحد ، ووضع وزناً في الطرف الآخر، لقد تسبب الوزن في انحناء الساق إلى أسفل ، وعندما أزال الوزن وعاد الساق إلى وضعه الطبيعي شيئاً فشيئاً . لقد عزا هاين ذلك إلى عاملين هما: أن الوزن يتسبب في تمدد جدر الخلايا بمرونة (Elastically) ، كالرباط المطاطي المرن ، (كما في حالة الانحناء القابل للعودة الى الوضع الطبيعي) ، وكذلك الى اللدونة (المطاطية) (Plastically) كما يحدث في تمدد قفاعة اللبان (العلك) دون أن تعود إلى أبعادها الأصلية (كما في حالة الانحناء غير القابل للرجوع إلى الوضع الطبيعي ، غير المرن).

لقد أشارت تجارب هاين إلى أن التمدد المرن يزداد باستعمال الأوكسينات (Auxins) ، التي تعتبر من منظمات النمو النباتية سوف يتم التطرق لها بتوسع في فصل آخر من هذا الكتاب . لذلك أدخل هاين مفهوم تمدد الجدار المرن التي تشمل كلاً من المرونة واللدونة (المطاطية).

يتم بلوغ أوج تمدد الجدار المرن عندما يتخلخل (Loosened) جدار الخلية، وبذلك تنزلق الليفات السيليلوزية الدقيقة وتعبر فوق بعضها بسهولة. يطلق على هذه العملية القص (تجرد من) (Shear) ، وهي تشمل تكسير الروابط بين الليفات الدقيقة المتقاربة ، ولكن الآلية (الطريقة) الحقيقية لتخلخل الجدر الخلوية غير معروفة بصورة كاملة حتى الوقت الحاضر .

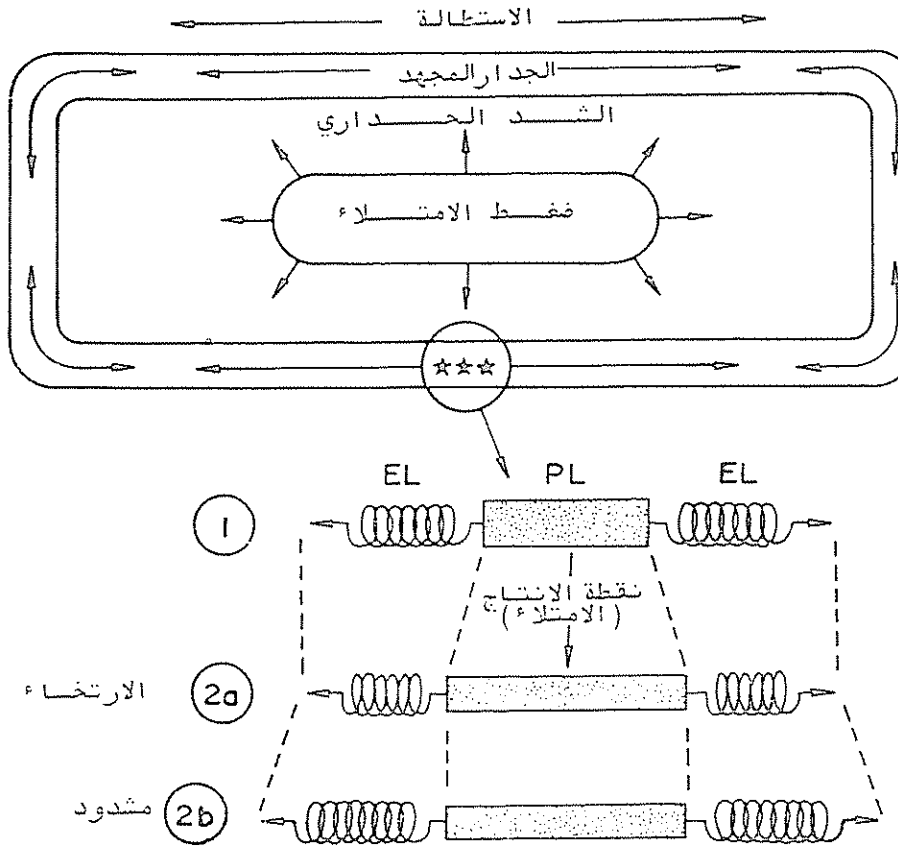
توجد العناصر اللدنة والمرنة (المطاطية) في الجدارفي صورة متسلسلة مع بعضها ، كما في (الشكل ١-٧). فعندما ترتخي العناصر المطاطية ، فهي تتمدد سامحة للعناصر المرنة بأن تكون قصيرة ، وهذا يمكن حدوثه فقط إذا ما تم تقليل شد الجدار وضغط الامتلاء . وإذا ما دخل الماء فوراً بعد تقليل الضغط كاستجابة لارتخاء العناصر المطاطية ، فإن العناصر المرنة ربما تقصر بصورة دقيقة جداً ، ولذلك يقل الضغط بصورة واضحة ، وفي هذه الحالة الثابتة يطلق على عمليات النمو العمليات الزاحفة ؛ حيث يبقى فيها شد الجدار والامتلاء ثابتين. ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

ثبت أن معدل نمو الخلية النسبي (r) متناسب مع شدة ضغط الامتلاء (P) ، ويفوق قيمة بداية الامتلاء أو نقطة الامتلاء (Y) . وتتضح هذه العلاقة التجريبية من المعادلة التالية :

$$r = \phi\ (P-Y) \qquad (٣)$$

لأن $P > Y$

المعامل المتناسب (ϕ) هو تمدد الجدار. وبسبب أن خصائص الجدار الحقيقية التي تؤدي إلى التشوة (الخصائص الانسيابية) (Rheological properties)[١] معقدة ويصعب قياسها ، فإن نقطة الامتلاء (Y) يعبر عنها بأنها أقل ضغط ضروري يتسبب في نمو الخلية . إن ضغط الامتلاء ناتج عن وجود شد جداري، من هنا فإن قياسه مرادف بصورة غير مباشرة للشد الجداري . توضح المعادلتان (٢) و (٣) السابق ذكرهما أن معدل نمو الخلية النسبي يعتمد على خمسة عوامل ذات علاقة متبادلة: توصيل الجدر والأغشية الخلوية للماء الذي يدخل للخلية والفرق في الجهد الاسموزي (الذوائب) داخل الخلية وخارجها وضغط امتلاء الخلية، واثنين من مكونات خصائص الجدار الخلوي هما : التمدد ، ونقطة بداية الإنتاج (الامتلاء) (الشكل ١-٧) .



(الشكل ١-٧) يوضح نموذجاً تطبيقياً لنموالجدار الخلوي . لضغط الامتلاء قوة ضد الجدار ومقاومة للشد في الجدار . توضح النقطة رقم (١) تحمل عنصري المرونة (EL) واللدونة (PL) للشد الجداري. تظهر عناصر المرونة وكأنها رباط مطاطي (Spring) يتناسب تمدده مع عملية الشد . في التارجح من النقطة (1) إلى النقطة (2a) ، تعطي عناصر اللدونة إرتخاء، ولكن عناصر المرونة تنكمش (تقصر) - توضح قلة من الشد الجداري - وبالتالي تصبح المحصلة النهائية عدم حدوث تغير في طول الجدار . عند النقطة (2b) يبقى الشد الجداري ثابتاً (عناصر المرونة لا تنكمش) مما يؤدي إلى تمدد الجدار وزيادة إنتاجه

(الحصول على الجدار).

من الناحية التطبيقية ، فإن ارتخاء الجدار (Wall relaxation) ما هو إلا انخفاض في الشد الجداري بصورة ثابتة على طول أبعاد الجدار الخلوي. خلال السنوات الحديثة ، تم قياس ارتخاء الجدار: في الأنسجة الحية للحصول على معلومات عن نقطة بداية الإنتاج وتمدد الجدار إذ تم إستخدمت طريقتان : في الطريقة الأولى ، عُزل النسيج النامي عن إمدادات الماء: لمنع حدوث عملية امتصاص (أخذ) الماء ، والطريقة الثانية ، تم منع امتصاص (أخذ) الماء في غرفة الضغط بواسطة زيادة الضغط الخارجي على النسيج بصورة كافية ليثبط النمو إلى ما يقارب الصفر. وفي كلتا الحالتين ، قُدر الشد الجداري بواسطة قياس ضغط الامتلاء . ومن الطرق السهلة لإجراء هذا القياس ، استخدام مسبار (مجس) الضغط (Pressure probe) ، وهذا الاسلوب في القياس يسمح أيضاً بتقدير التوصيل الهيدروليكي (L) . وقد أثبتت الدراسات صحة المعادلتين (٢) و (٣) بالقياسات المباشرة ، ولمزيد من التفاصيل يمكن الاستعانة بما فعله كوسجروف (Cosgrove) ١٩٨٥ م .

عند ارتخاء الجدار ينحدر جهد الضغط بصورة آسية (دالة) حتى يتم الوصول إلى نقطة الارتخاء عند قيمة ما فوق الصفر. ويمكن استخدام معدل انخفاض ضغط الانتفاخ لتقويم تمدد الجدار (ϕ) . لقد كان التمدد لا يتم قياسه قبل ابتكار أساليب التقنية الحديثة لقياس ارتخاء الجدار الموجود في الجسم الحي الا في الخلايا الميتة ، ويسمى الأسلوب المستخدم على نحو واسع لقياس الخصائص الميكانيكية لجدران الخلايا الميتة بأسلوب إنسترون (Instron technique) حيث يعتبر أنه الأسلوب المستعمل على نطاق واسع لقياس تمدد الأنسجة . ولإنجاز ذلك ، يتم إعداد قطاعات الساق أو العينات الأخرى عن طريق غليها في الكحول لإزالة البروتينات من جدران الخلايا وتفكيك البروتوبلاست ، ثم تخضع العينة بعد ذلك لعمليتي تمدد متتابعتين وعند معدل ثابت من التغير في الشكل (Deformation) أو الشد (Strain) ، تقاس قوة الإجهاد (Stress) على طول الجدران كفعالية للتمدد . ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م.

يحدث التمدد الأولي على مكوِّن مرن (Elastic) (قابل لأن ينعكس) ، ومكون لدن (Plastic) (غير قابل لأن ينعكس) ، لكن التمدد الثاني قابل

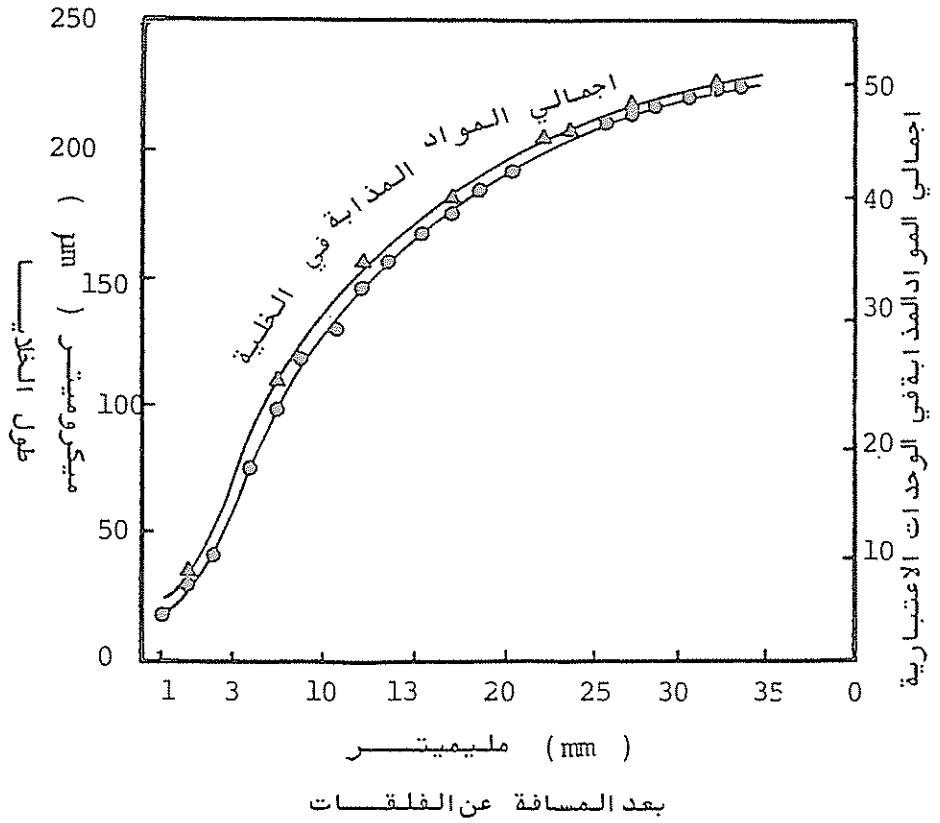
للانعكاس كلياً . ويمكن معرفة وتحديد لدونة ومرونة تمدد الجدار من ميول (Slopes) المنحنيين بعد رسمهما .

يستخدم ارتخاء الإجهاد الموجود في الجسم الحي عوامل الإجهاد الطبيعية على الجدار (امتلاء الخلية) (Cell turgor) ، بدلاً من الإجهاد والمطبق من الخارج. كما أن الامتلاء يمثل إجهاداً هيدروليكياً في جميع الاتجاهات من داخل الخلية بدلاً من تطبيق إجهاد الشد من الخارج في اتجاه واحد فقط . لقد تم بالفعل قياس المواد الأيضية المتدفقة المتحكمة في أوجه الجدر المتخلخلة ، وذلك بدلاً من قياس التمدد المحتمل أثناء تحضير النسيج فقط .

من المهم أن جميع أساليب التقنية ، بما فيها التجارب الابتدائية غير المباشرة بالإضافة إلى بعض الأساليب الحديثة التي نوقشت ، قد أظهرت بوضوح أن الاوكسينات أحدثت تمدداً مرناً على نحو ملحوظ في جدران الخلية، كما اتضح أيضاً أن نمو الخلية قد حدث بواسطة تخلخل الجدار كما سبق شرحه.

مما لا شك فيه أنه في أي من الخلايا النامية ، يقوم الماء الذي يدخلها بتخفيف المواد المذابة بسرعة ؛ وهكذا ينخفض الجهد الأسموزي (ψ_s) ؛ إذاً لم تكن المواد المذابة قد تم امتصاصها من الخلايا المحيطة أو التي صنعت (تم تمثيلها) بها.

غالباً ما يصاحب تراكم المواد المذابة النمو كما هو مبين في (الشكل١-٨).



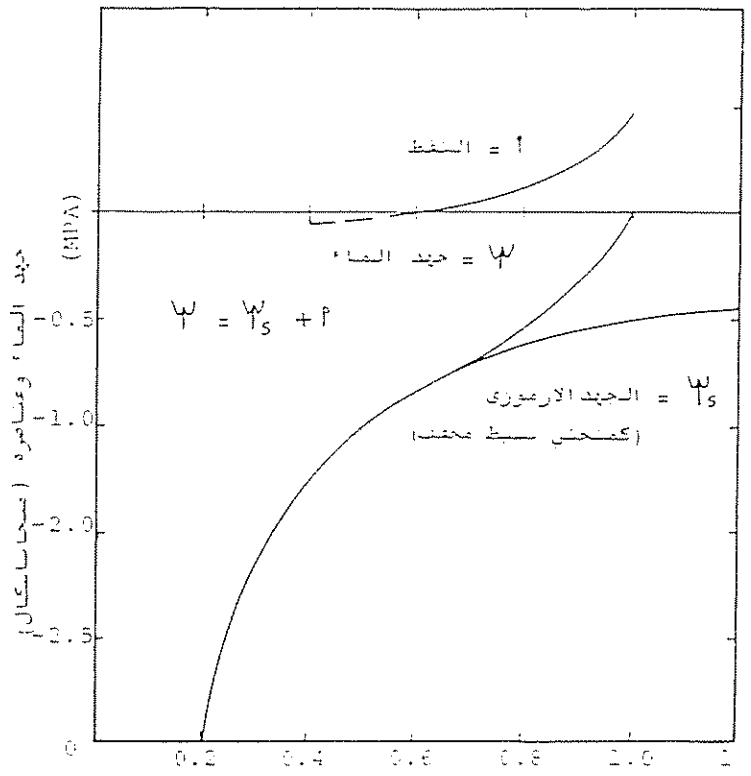
(الشكل ١-٨) يوضح العلاقة بين طول الخلية ومحتوى المواد المذابة في خلايا البشرة للسويقات الجنينية السفلى لنبات دوار (عباد) الشمس ، حيث درست الخلايا عند مراحل مختلفة من التكشف ، إلا أن الإحداثي السيني يمكن أن يسمى الزمن أو العمر بدلاً من بعد المسافة عن الفلقات. لقد كانت أعمار البادرات الشامية ٩٠ ساعة ، وتتراوح أطوالها بين ٤٥ مم و٦٠ مم . تم قياس طول خلايا البشرة النامية وعرضها باستخدام المجهر . جرى قياس تراكيز المواد المذابة من قيم البلزمة الأولية (الحدية) ، ثم حُوِّلت إلى وحدات اعتبارية عن طريق ضربها في طول الخلية (بقيت أقطار الخلايا ثابتة أثناء النمو). وزرعت النباتات في خليط من الرمل الخث (Peat) ورويت بماء الصنبور فقط عن بيسك (Beck) ١٩٤١م .

مع أن خلايا السويقات التحت فلقية لنبات دوار (عباد) الشمس الموضحة في الشكل السابق تمددت (استطالت) في الطول ١٥ مرة ، إلا أن درجات تركيز موادها المذابة ظلت ثابتة بصفة أساسية ؛ لأن المواد الذائبة الزائدة تطابق تقريباً الزيادة في الحجم . وفي دراسة حديثة عن بادرات نبات دوار (عباد) الشمس ، اتضح أن المواد المذابة المتراكمة معظمها من الجلوكوز والفركتوز وأيون البوتاسيوم (K^+) وهي من المواد المنقولة من خلايا الفلقات .

ما الذي سيحدث لنسيج مزروع في ماء نقي ، دون حصوله على مواد مذابة مثل الأملاح المعدنية من محلول التربة أو السكريات الناتجة من عملية البناء الضوئي ؟

سيُخفِّف إمتصاص الماء المواد المذابة الموجودة ، وترتفع قيمة الجهد الاسموزي (Ψs_i) إلى أن تقترب من الصفر كما هو واضح من (الشكل ١-٩). ولأن مقدار فرق الجهد ($\Delta\Psi$) الذي يمر عبر غشاء البلازما ضئيل جداً (٠,٠٠٣ ر.ميجاباسكال) فإن نقطة امتلاء الخلية (Pi) لا بد أن تتناقص . كما أن النمو سيتوقف في النهاية عندما يتم وصول نقطة البدء ما لم تنخفض نقطة البدء . يتوقف النمو عادة عند غياب مصدر التموين بالمواد المذابة ، ومن الواضح أن ذلك يكون إما بسبب أن الجدار يحتفظ بصلابته (Rigidity) ، أو أنه أصبح أقل لدونة .

من الواضح ، أن النبات يحتاج إلى الماء بصفته القوة المحركة للنمو، ولكن الامتصاص المستمر للماء ، يتطلب امتصاص أيونات معدنية ، أو سكريات وغيرها من المواد العضوية المذابة ، التي يتم تأمينها عن طريق البناء الضوئي والنقل اللحائي . إن هذه الحقيقة (بجانب الوظائف الأساسية للعناصر المعدنية والسكريات وغيرها من المواد العضوية المذابة الداخلة في العمليات الأيضية) ما هي إلا أمر أساسي لفهم الكيفية التي تؤثر بها البيئة المعدنية في النمو.



(الشكل١-٩) يوضح نموذج هوفلر (Hofler) ، حيث يلاحظ أن عناصر فرق جهد الماء موضحة بحدوث تغيرات في حجم الخلية (استخدم الاوزموميتر لمعرفة تلك التغيرات). يعتبر المنحنى المخفف للجهد الاسموزي وحسب من المعادلة :-

$$\Psi_{si} \quad V_1 = \quad \Psi s_2 \quad V_2$$

كما هو موضح في النص . يعتبر منحنى الضغط وحدات اعتبارية ، ولكن يُعبر عن الحقيقة التي تأخذ فيها الخلية الماء عند الضغط صفر.

يزداد الضغط ببطء عند البداية، ثم بعد ذلك يزداد بدرجة أكبر . ويعتبر منحنى جهد الماء المجموع الجبري لمنحني الجهد الأسموزي ، وجهد الضغط استناداً إلى المعادلة رقم (١) :

Ψ_{si}= الجهد الأسموزي قبل التخفيف.

V_1= الحجم قبل التخفيف.

Ψ_{s2}= الجهد الأسموزي بعد التخفيف.

V_2= الحجم بعد التخفيف.

يحدث فرط حساسية النمو لإجهاد الماء لأن نقطة بدء الارتخاء (Y) غالباً ما تكون قريبة جداً من نقطة امتلاء الخلية (Pi) .

عندما تجف التربة ، أو تزداد المواد المذابة في المحلول الذي يحيط بالجذور، وينخفض الجهد الاسموزي الخارجي (Ψ se) ، فإن النمو يتوقف عندما تكون نقطة امتلاء الخلية (Pi) مساوية لنقطة بدء الارتخاء (y) التي كانت في حالة جيدة قبل أن تصل نقطة بدء الارتخاء (Pi) إلى درجة الصفر ، وقبل أن يذبل النسيج . علاوة على هذا ، فإن المعادلة رقم (٣) توضح أن معدل النمو حساس بالدرجة التي ترتفع بها نقطة امتلاء الخلية (Pi) فوق نقطة بدء الامتلاء.

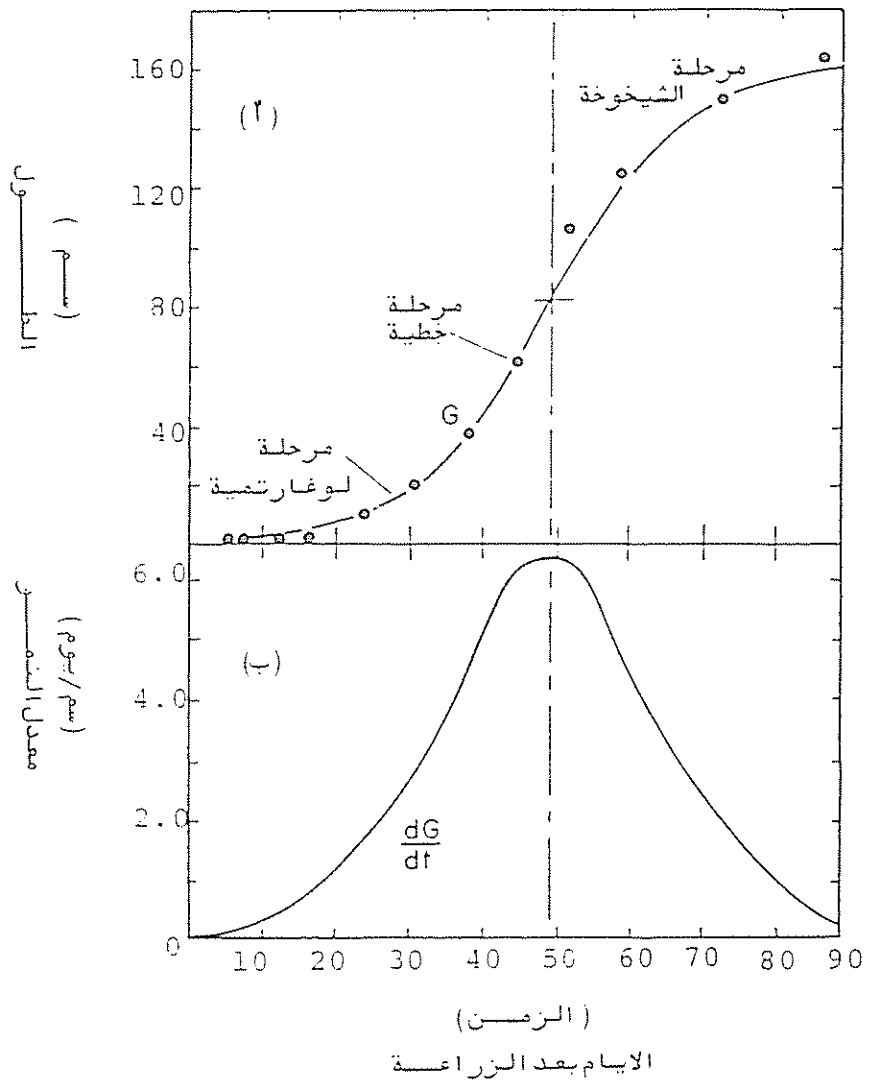
تشير المعادلتان رقم (٢) و (٣) إلى أن النمو يمكن تعديله عن طريق عمل تغيرات في قدرة التوصيل الهيدروليكي الامتدادية : ففي طحلب النيتلا (Nitella) ، تقوم الخلية -بوضوح- بتعديل نقطة بدئها (استهلالها) لتحتفظ بمعدل نمو ثابت يزيد على نطاق قيم الجهد الاسموزي الخارجي (Ψ se).

لوحظ في النباتات الراقية ، أن الأوكسينات تستطيع زيادة تمدد الجدار، كما أن السيتوكاينيات والجبريللينيات تستطيع هي الأخرى أيضاً إحداث هذه الزيادة وربما تستطيع خفض بدءالارتخاء في بعض الأنسجة الحساسة.

(١-٨) حركيات النمو : النمو بمرور الوقت

الأعضاء الكاملة ومنحنى النمو :

رسم كثير من الباحثين حجم العضو أو وزنه مقابل الوقت ، بحيث ينتج عن ذلك منحنى نمو . وفي الغالب ، يمكن تزويد المنحنى بإحدى الدوال الرياضية البسيطة ؛ مثل : خط مستقيم ، أو منحنى بسيط على شكل الحرف الإنجليزي S تقريباً . وعلى الرغم من أن العمليات الأيضية والطبيعية التي تُحدث منحنيات النمو معقدة جداً ، لدرجة تجعلها صعبة الشرح من خلال النماذج البسيطة ، إلا أن المنحنيات البسيطة تكون في الغالب مفيدة في الاستنباط من البيانات المقيسة. يضاف إلى ذلك العوامل التي يجب تقديمها بحيث تجعل المعادلات مناسبة للمنحنيات ، ويمكن استخدامها في تصنيف المعالجة التجريبية ؛ مثل نظام الري أو وضع منظم النمو على نمو النباتات أو أعضاء النبات .



الشكل (١-١٠)

(أ) يوضح منحنى النمو النموذجي ذو الشكل السيني (السيقمويدي) (S) لنبات الذرة.

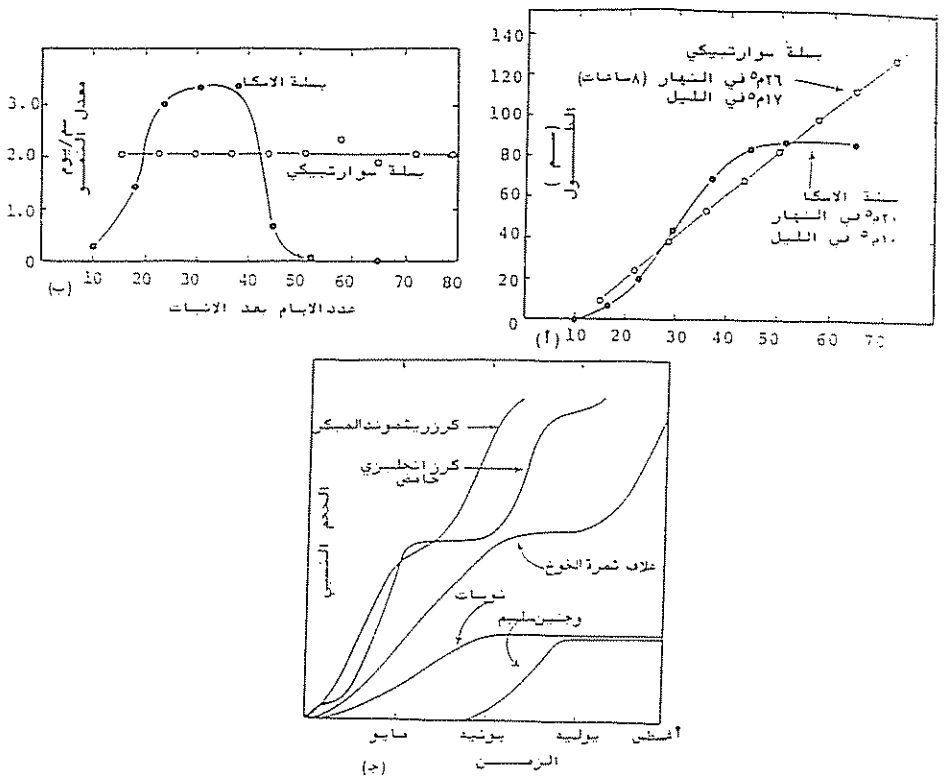
(ب) منحنى معدل النمو كدالة تم حسابه من منحنى النمو الإجمالي (أ) عن هويلي (Whaley) ١٩٦١م.

يوضح (الشكل ١-١٠ أ) منحنى نمو مثالي من النوع (السيقموديدي) (Sigmoid) ؛ أي على هيئة حرف S تقريباً في العديد من النباتات الحولية والأجزاء المفردة من كل من النباتات الحولية والمعمرة ، وذلك بالنسبة لنبات الذرة كدالة للوقت . يلاحظ من المنحنى أن هناك ثلاث مراحل للنمو : الأولى ابتدائية يمكن اكتشافها ؛ وهي الطور اللوغاريتمي (Logarithmic phase) ، والثانية الطور المستقيم (Linear phase) ، والثالثة طور الشيخوخة (Sensence pahse) .

في الطور اللوغاريتمي يزداد الحجم (V) أسّياً مع الزمن (t) ، وهذا معناه أن معدل النمو (dG/dt) يكون بطيئاً في البداية (شكل ١-١٠ب) لكن المعدل يزداد باستمرار. ويصبح المعدل متناسباً مع حجم العضو الحي، وكلما كان العضو الحي كبيراً كان النمو أسرع. كذلك تظهر مرحلة نمو لوغاريتمي في الخلايا المفردة مثل الخلية العائمة لطحلب " النيتيلا" (Nitella) وكثير من الكائنات الحية ذات الخلية الواحدة ، مثل : البكتيريا أو الخمائر التي يكون فيها كل ناتج انقسام قابلا للنمو والانقسام . فمثلاً وضع علماء الرياضيات تناظراً بين الطور اللوغاريتمي ونمو الأموال التي تعطي فوائد مركبة. والفوائد المركبة نفسها تعطي فوائد أخرى، وهكذا ينمو رأس المال أسياً . في الطور المستقيم يستمر نمو الحجم بمعدل ثابت ، وعادة ما يكون بأقصى سرعة لبعض الوقت (شكل ١-١٠ب) .

يتميز طور الشيخوخة بمعدل النمو المنخفض (لاحظ الهبوط في منحنى المعدلات) (شكل ١-١١ب) عندما يبلغ النبات مرحلة نضجه ، ويدخل في طور الشيخوخة ؛ حيث إن معدلات تفاعلات الهدم تفوق معدلات تفاعلات البناء .

يوضح معدل النمو الثابت (تحت الظروف الطبيعية) بميل منحنيات الارتفاع العليا والجزء الأفقي من منحنيات المعدلات الدنيا ، وجزء من منحنى المعدلات بالنسبة لنبات البسلة صنف ألاسكا (Alaska Pea) ، وكامل المنحنى بالنسبة لنبات البسلة صنف سوارتبيكيي (Swartbekkie Pea) كما هو موضح في (الشكل ١-١١) . ليس من الواضح دائماً ؛ لماذا يجب أن يكون معدل النمو في هذه المرحلة ثابتاً بدلاً من أن يكون متناسباً مع الحجم المتزايد عن النشاط الثابت للقمة الانشائية ؟! .



(الشكل ١-١١) يوضح منحنيات نمو مختلفة لا يظهر فيها الشكل التقليدي (السيجمويدي) (S) .

(أ) منحنيات نمو لصنفين من البسلة الطويلة - لاحظ الطور المستقيم الطويل بالنسبة لبسلة سوارتبيكي (Swartbekkie Pea) .

(ب) منحنيات معدلات النمو المشتقة من البيانات في (أ) كما في (الشكل١-١٠). المنحنى ذو الشكل الجرسي بالنسبة لبسلة ألاسكا ؛ إذ يختلف في تفاصيله فقط عن (الشكل ١-١٠ب)، لكن المنحنى ذا الشكل الجرسي لا يظهر حتى بالنسبة لبسلة سوارتبيكي ، مع معدل نموها الثابت الممتد .

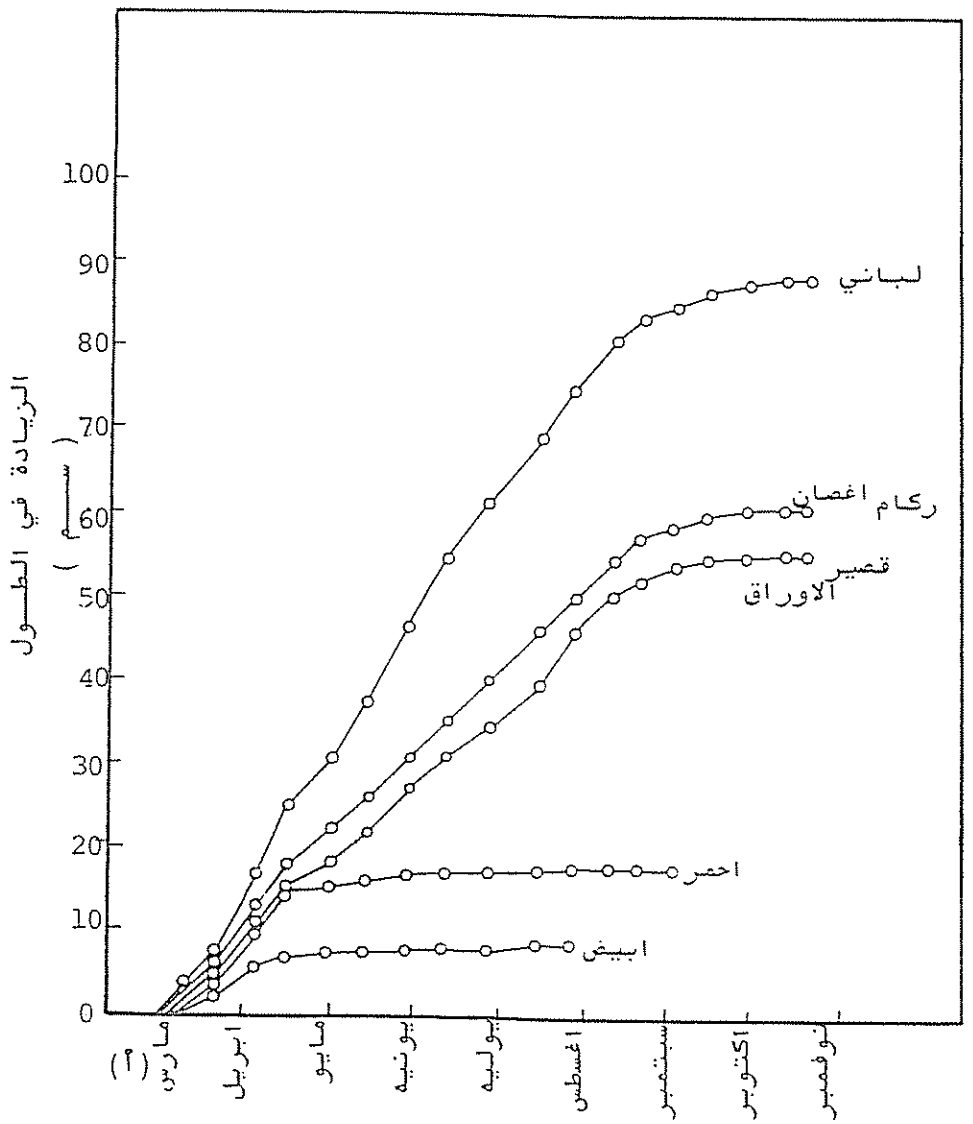
(جـ) منحنيات النمو لاثنين من نباتات الكرز (Cherries) وأحد أنواع الخوخ (Peach) ، عن توكي (Tukey) ١٩٣٤م ، كما اوردها ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

مع أن المنحنيات النموذجية كما في (الشكل ١-١٠) تمثل كثيراً من الأنواع النباتية، إلا أن منحنيات النمو للأنواع الأخرى تكون في الغالب مختلفة في الطور المستقيم (الشكل ١-١٠) ومن الصعوبة اكتشافها ؛ لذلك نجد أن الطور اللوغاريتمي وطور الشيخوخة متواصلين تقريباً ، الأكثر شيوعاً أن يكون الطور المستقيم ممتداً ، وتعتبر بسلة سوارتبيكي (Swartbekkie Pea)مثالاً واضحاً على ذلك (شكل ١-١١) : فقد ظل معدل النمو ثابتاً وبزيادة في الطول تقارب ٢١ مم لمدة شهرين (طور الشيخوخة غير موضح رغم أنه حدث بعد ذلك). أما فيما يتعلق ببسلة ألاسكا (Alaska Pea) ، وهي نوع آخر طويل، فقد أظهرت منحنى نمو يميل أكثر إلى الشكل السيني (S) ومنحنى معدل نمو جرسي الشكل مسطح عند القمة بسبب طول الطور المستقيم .

إن منحنيات نمو ثمار: التفاح ، والكمثرى ، والطماطم ، والموز، والفراولة ، والبلح ،والخيار ،والبرتقال ، والأفوكادو ، والشمام ، والأناناس تعتبر سينية، بينما ثمار كلٍ من توت العليق ، والعنب والعنبية (Blue berry) والتين ، والزيتون وجميع الفواكه ذات البذور الصلبة ، مثل : البرقوق ، والمشمش ، والكرز ، والخوخ ، ذات منحنيات نمو سينية من طورين ، وتكون فيها مرحلة الشيخوخة في البداية (الجزء المسطح من المنحنى) متبوعاً بمرحلة لوغاريتمية أخرى تقود الى جزء سيني آخر من المنحنى (شكل ١-١١جـ) .

إن المعلومات المتاحة عن ارتفاع النمو لبعض أنواع النباتات المعمرة قليلة ، خاصة الأشجار، لكن المنحنيات السينية يمكن الحصول عليها -عادة - باستخدام أعضاء منبسطة مهمة تحدث بسبب الشتاء أو فترات الجفاف.

تتوافر بعض المعلومات عن المجموع الخضري لبعض الأشجار في فصول خاصة من السنة ، حصل منها على منحنيات سينية معدلة و (الشكل١-١٢) يوضح مثل هذه المنحنيات بالنسبة لأشجار الصنوبر وأشجار الخشب الصلب. تجب ملاحظة وجود اختلافات مهمة في زيادة ارتفاع النمو العقلي والطولي في فترة النمو بين العديد من الأنواع النباتية.



(الشكل ١-١٢) :

أ- يوضح استطالة المجموع الخضري في بعض أنواع الصنوبريات .

ب- بعض أنواع الأشجار التي تطرح أوراقها سنوياً . في كارولينا الشمالية أثناءنمو فصل واحد في عام ١٩٨٣م . جميع الأشجارزرعت قبل سنوات قليلة في نفس الموقع ، لكن ليست جميعها من النباتات الأهلية في جنوب غرب الولايات المتحدة . لاحظ الفروق في معدلات النمو وفي أطوال فترات النمو النشط. عن كريمر (Kramer) ١٩٤٣م.

يلاحظ بين أنواع نباتات الخشب الصلب -بإستثناء الحور الأصفر (Yellow Poplar) - أنها توقفت بصورة جوهرية عن النمو الطولي قبل شهر أغسطس. ومن بين أنواع أشجار الصنوبر، يلاحظ أن الأنواع الحمراء والبيضاء غير المحلية تتوقف استطالتها في أواخر الربيع ، بينما الأنواع المحلية يزداد طولها على مدى فترة زمنية أطول على نحو نموذجي ، وتكون الاستطالة أسرع أثناء فترة النهار الطويل في أواخر الربيع وأوائل الصيف ، لكن هناك بعض الاستثناءات.

من المعروف ، أن بعض الأشجار تتوقف عن النمو الطولي في أواخر فصل الصيف ، وعندما تكون درجات الحرارة ما زالت دافئة ، عندما يكون النهار طويلاً نسبياً. ويعاود النمو في بعض الأحيان قبل الكمون الشتوي ، وهو سبات عميق ، ينتج جزئياً من زيادة في فترة الظلام ونقص في فترة الإضاءة، وجزئياً من درجات حرارة فصل الخريف المنخفضة. ويستمر نمو قطر الساق (من نمو الخلايا التي ينتجها المنشيء الوعائي) بمعدل متناقص إلى ما بعد توقف النمو في الارتفاع. ولأن خلايا النسيج الخشبي الناتجة في الصيف ، أصغر قطراً من الخلايا الناتجة في الربيع فإنه تتكون الحلقات السنوية من خشب ربيعي وصيفي ، يمكن منها تقدير عمر الأشجار بالنسبة لمعظم أنواع الاشجار في المناطق المعتدلة .

بالنسبة لأنواع النباتات التي تسقط أوراقها مرة كل عام ، تستمر عملية البناء الضوئي إلى أن تصبح الأوراق مصفرة وكذلك في حالة شيخوخة . أما في حالة الأنواع دائمة الخضرة ، فتستمر عملية البناء الضوئي الى أن تصبح درجات الحرارة منخفضة جداً ، ولذلك فإن الزيادة في الوزن الجاف والنمو القطري غالباً ما تستمر عدة أسابيع بعد أن تتوقف استطالة الساق . ويمكن أن يستمر نمو الجذور طالما كان الماء والعناصر الغذائية متوافرين ، وكانت درجة حرارة التربة مرتفعة إلى درجة كافية ، وهذا يعني عدم حدوث كمون في الجذور التي دُرست ، كما حدث في المجموع الخضري.

(١-٩) التناظر الوظيفي للتدفق في نمو النبات

نظراً إلى أن النباتات تنمو في صورة قمم إنشائية تكون خلايا جديدة تتضخم وتتميز، لذا فإنها تترك سجلاً يدل على تاريخ نموها ، وتعطي تصوراً للنمو المستقبلي المحتمل . نعرف أن مقداراً كبيراً من تاريخ أحد جذوع الأشجار، يمكن الاستدلال عليه عن طريق فحص الحلقات السنوية في القطاعات العرضية المأخوذة منه . ومما لا شك فيه ، أن الحلقات الضيقة تشير إلى ظروف نمو صعبة، أما الحلقات الواسعة ذات الخلايا الكبيرة فتشير الى ظروف أكثر مثالية خلال ذلك العام . ينطبق نفس المبدأ على المستوى الخلوي عند قمم الساق أو الجذور ، وفي كل لحظة تحدث بعض مراحل تكشف الخلية ، بالانقسام والتضخم ، واستطالة الخلية ، وتميز الخلية فيما بين الخلايا في الساق أو الجذر النامي . وتوجد الخلايا المنقسمة في المناطق الإنشائية القمية (Apical meristems) ، وتكون الخلايا المستطيلة (الطويلة) أبعد قليلاً عن القمة، بينما تكون الخلايا المتميزة أكثر بعداً عن القمة .

يمكن التعرف على تاريخ خلية متميزة عن طريق الخلايا الأصغر سناً والأقرب إلى القمة . على النقيض من ذلك ، يمكن التعرف على مستقبل خلية صغيرة عن طريق دراسة الخلايا الأكثر نضجاً وأكثر بعداً عن القمة . هذا صحيح أيضاً ، على نطاق أوسع، بالنسبة للأوراق على طول محور الساق : حيث يمكن التعرف على تاريخ إنتاج الأوراق عن طريق فحص النمط الذي تشكله الأوراق على طول محور الساق . فالمراحل المستقبلية لتكشف الورقة من بدائيات الأوراق الصغيرة بالقرب من قمة الساق الإنشائية ، تصبح واضحة تماماً فور فحص الاوراق الكبيرة القريبة من أسفل الساق .

توضح خصائص السيقان ، أن النمو المتوسط في ثبات الى حد ما ويعتبر عملية تدفق ولإيضاح التناظر بينه وبين أحد شلالات المياه : فطالما كان معدل التدفق ثابتاً ، يبقى شكل الشلال ثابتاً أيضاً على الرغم من أن جزئيات الماء التي تجتمع لكي تكون هذا الشكل ليست هي نفس الجزئيات التي تكون الشكل في أية لحظة أخرى . بنفس الطريقة ، نجد أن الساق العلوية لنبات البسلة ، مثلاً، تبدو ثابتة من يوم لآخر ، لكن الخلايا المفردة التي تكون القمة

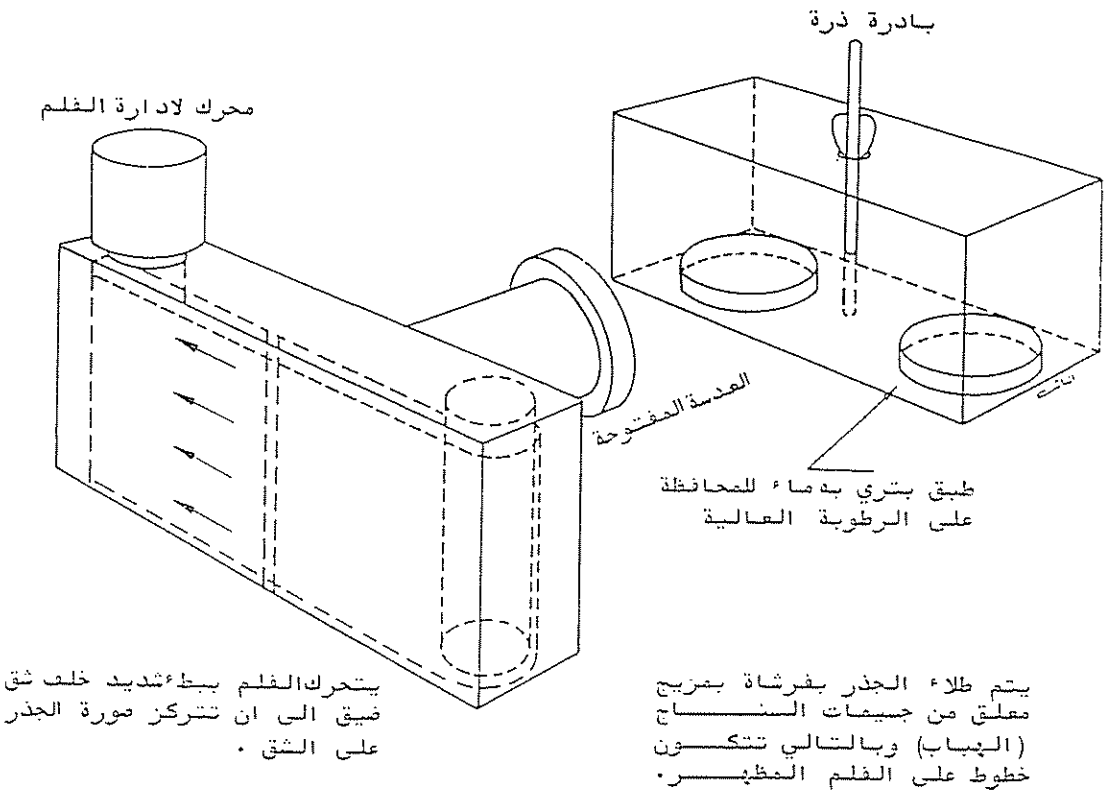
الطرفية والأوراق الأصغر سناً (الحديثة) ، تتغير باستمرار كما لو كانت تتدفق من المنطقة الإنشائية لانقسام الخلايا نحو الأجزاء الأكثر نضجاً في الساق .

(توجد أمثلة أخرى للتراكيب المتدفقة ذات الشكل الثابت ، منها، أثر السفينة الجارية على سطح الماء ، ولهب الشمعة المشتعلة) أدى التحقق من التناظر بين نمو النبات وحركيات التدفق إلى توفير بعض الوسائل الرياضية القوية لتحليل تكشف النبات .

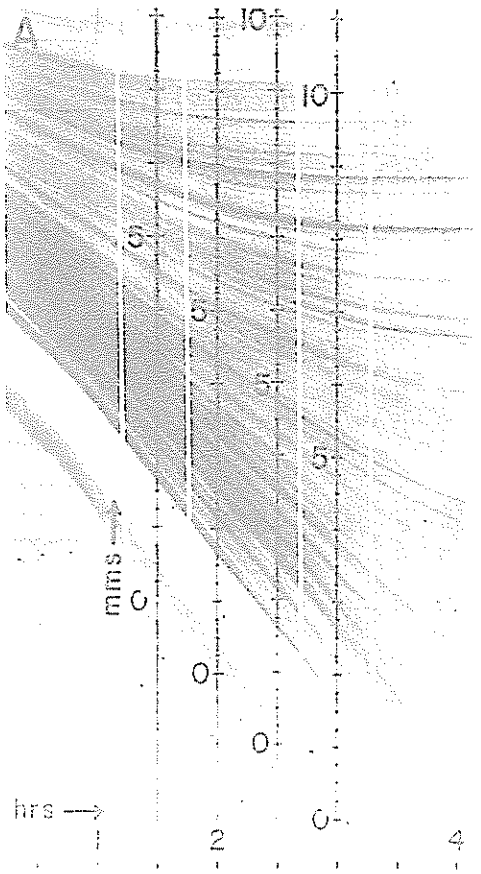
توجد طريقة تقليدية لدراسة النمو ، استخدمت مصادرها من الدراسات الواسعة التي أجراها العالم جوليس فون ساكز (J. V. Sachs)، الذي وضع علامات عرضية بالحبر الهندي على مسافات متساوية بطول قمة الجذر النامية، وبعد ذلك أجرى فحصاً للمسافات المعلمة بعد مرور فترة معينة من الزمن (غالباً ٢٤ ساعة) ، وقد وجد أن العلامات في منطقة الاستطالة أكثر بعداً بعضها عند قياسها ، أما العلامات في الجزء الذي حدث فيه التميز ، فكانت المسافات بين العلامات مساوية لما كانت عليه عند وضعها .

مما لا شك فيه ، أنه يجب إجراء تقنية عالية لقياس التغير في أطوال الخلايا (دراسة النمو) على فترات زمنية قصيرة جداً ، لدرجة يظل فيها معدل النمو ثابتاً خلال تلك الفترات الزمنية التي يجب أن تكون في حدود ثوان معدودة . وبالفعل – تم حديثاً – تطوير هذه التقنية مع الصور الفوتوغرافية الوميضة (Streak photographs) التي يتم فيها الإسقاط البؤري لصورة قمة الجذر النامية على شق طولي في مستوى آلة تصوير معينة ، ويتحرك الفيلم ببطء بالنسبة للشق ، بينما تبقى العدسة مفتوحة (شكل ١-١٣) . ولأجل تمييز النقط على العضو النامي ، يمكن دهنه ، باستخدام فرشاة ، بمزيج معلق من جسيمات السُناج (الهباب).

صندوق من البلاستيك للمحافظة
على الهواء مشبع ببخار الماء



(الشكل ١-١٣) يوضح ترتيب موضع آلة التصوير المستخدمة في التقاط الصور الفوتوغرافية الومضية للجذر النامي. يتم دهن الجذر باستخدام الفرشاة بمزيج معلق من السُناج (الهباب) ويوضع في غرفة رطبة ومن ثم يوضع أمام آلة التصوير. تترك العدسة مفتوحة ، ويتحرك الفيلم بمعدل ثابت ببطيء عبر شق رأسي ضيق مركب أمام الفيلم مباشرة. تظهر البقع السوداء الموجودة على الجذر النامي على شكل خطوط في الصور الفوتوغرافية الناتجة ؛ وهي مثل الموجودة في (الشكل ١-١٤) .

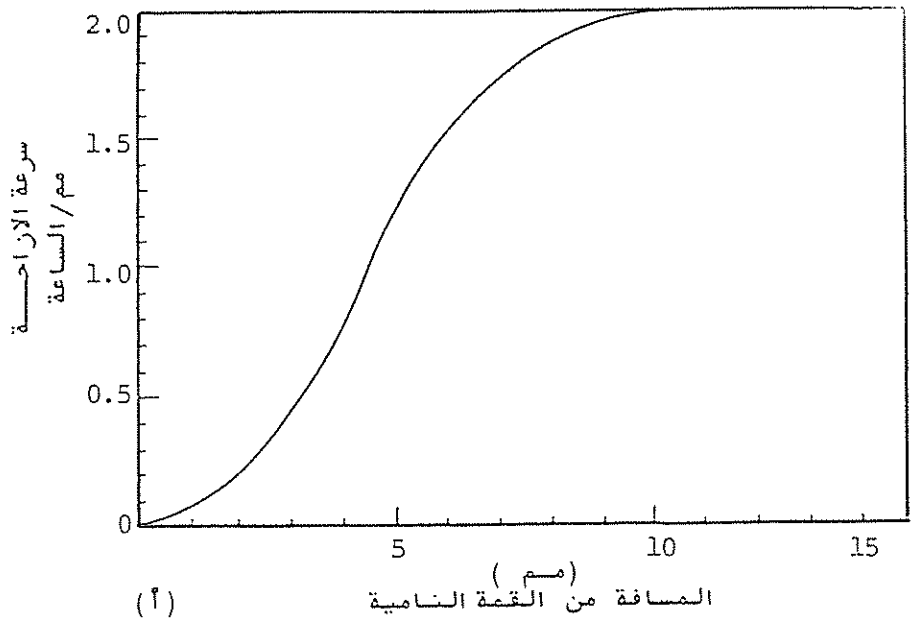


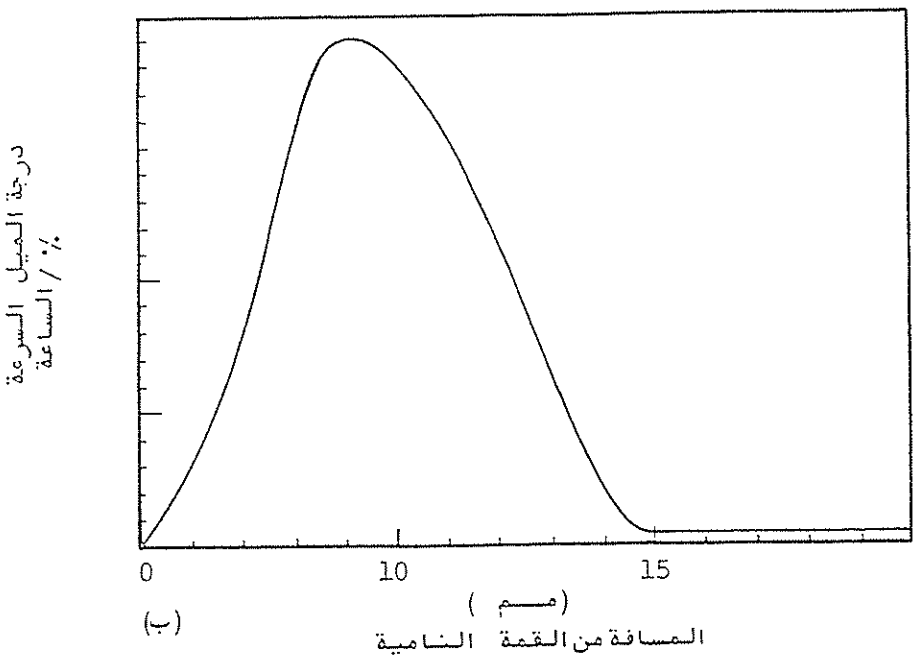
(الشكل ١-١٤) يوضح نمو أحد جذور نبات الذرة حسب ما تم تسجيله في صور فوتوغرافية وميضية (الشكل ١-١٣) . تبين الخطوط الخارجية البيضاء أوضاع الجذر بعد ١.٥ ساعة إلى ٣ ساعات. بالقرب من أعلى الصورة توقف الجذر عن النمو، وبذلك أصبحت الخطوط (Streaks) أفقية . ولأن الجذر معلق فوق قمة الصورة ، فإن القمة الإنشائية تتحرك بسرعة . إن الخطوط التي تصنعها القمة هي الأكثر انحداراً، لاحظ المنحنية التي تمثل أجزاء من الجذر كانت تنمو بسرعة عندما بدأ التصوير (أعلى يسار الصورة) وبعد ذلك بدأ نموها بالبطء كلما بدأت الخلايا في التكشف (أعلى يمين الصورة). والتداريج التي تم وضعها تتيح قياس المسافة بين أي خط من قمة الجذر على فترات زمنية مختلفة. وتم استخدام هذه البيانات في رسم منحنيات (الشكل ١-١٥) عن أريكسون وسيلك (Erickson and Silk) ١٩٨٠م.

يوضح (الشكل ١-١٤) نتائج استخدام هذه التقنية ، ويمثل انحدار الخطوط الوميضية (كل خط منها يمثل جسيماً من جسيمات السنّاج) معدل حركة هذه النقطة على الجذر. ولأن قمة النبات ثابتة في مكانها -بالنسبة لآلة التصوير - فإن حركة قمة الجذر تكون أسرع ما يمكن ، وينتج عنها أكثر الخطوط انحداراً . يلاحظ هنا أن النقاط الموجودة في منطقة التميز ، لا تتحرك قط؛ وبذلك تبدو خطوطها أفقية (شكل ١-١٤) .

يمكن تحليل هذه الأشكال بطرق مختلفة ، فإذا تصورنا أن قمة الجذر تتوقف تماماً ، فإنه يمكن رسم سرعة إزاحة أي نقطة (أي خط) بصفتها دالة (موضحة) للمسافة من القمة الإنشائية . ومن الممكن إيجاد هذه السرعة بقياس المسافة بين القمة والخط في لحظة معينة ، وبعد ذلك قياس المسافة في وقت لاحق. من الممكن أيضاً ، معرفة سرعات الإزاحة بقياس ميول الخطوط في وقت معين وعمل التعديلات الرياضية المناسبة . تعطي مثل هذه الدراسة بيانات كتلك الموضحة في شكل منحنى الإزاحة (شكل ١-١٥) ؛ حيث يتضح من الشكل المنحنى المثالي الذي يظهر بوضوح مرة أخرى ، لكنه في هذه الحالة يمثل توزيع النمو على طول الجذر .

إن قياس ميل ذلك المنحنى ، يعطي معدل النمو لأية خلية منفردة عند أية مسافة معينة من القمة (الشكل ١-١٥) وهذا يشبه -وأن كان لا يتطابق مع- المنحنى ذا الشكل الجرسي (شكل ١-١٠) . ويوضح كلا المنحنيين في (الشكل ١-١٥) ، أن الخلايا التي تبعد ١٠ مم من قمة الجذر لا زالت تنمو ، ويبين منحنى المعدلات يبين أن الحد الأعلى لمعدل النمو يحدث على مسافة تقارب حوالي ٤ مم من القمة. وتجب ملاحظة أن نمو جذور الذرة عملية تدفق ثابت ، وأن معدلات النمو المقيسة للخلايا الفردية على طول الجذر، تعطي معلومات حول معدل نمو أي خلية مفردة في شكل موضح لدور الوقت .





(الشكل ١-١٥) يوضح توزيع النمو في أحد جذور الذرة ، وإذا تم رسم سرعة الإزاحة من القمة النامية لأية نقطة على طول محور الجذر بصفتها دالة (موضحة) لبعدها عن القمة النامية كما في (شكل ١-١٥) يتم الحصول على منحنى مثالي (سيني).

وإذا رسم معدل النمو (ميل منحنى النمو) لأية نقطة على طول محول الجذر بصفته دالة للبعد عن القمة النامية كما في (الشكل ١-١٥ب)، يتم الحصول على منحنى ذي شكل جرسي تقريباً ، قارن هذا الشكل (الشكل ١-١٠) عن أريكسون وساكس (Erickson and Sax) ١٩٥٦م.

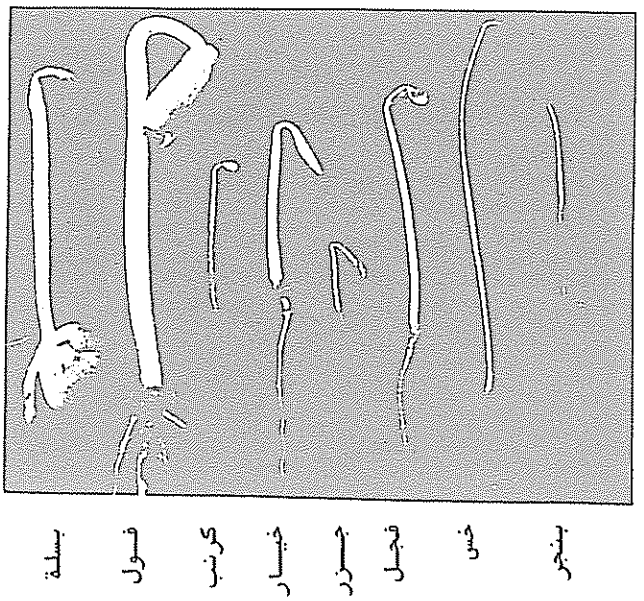
تأتي واحدة من أروع نتائج دراسة نمو الساق بصفته عملية تدفق من فحص نمو السويقة الجنينية السفلى ، أو من خطاف (Hook) السويقة الجنينية العليا التي تلاحظ في كثير من بادرات النباتات ذوات الفلقتين النامية في الظلام (شكل ١-١٦). من الواضح أن الخطاف يحمي البادرة أثناء اندفاعها من التربة إلى أعلى ، ويؤدي الضوء إلى استقامة الخطاف ، لكن يمكن ملاحظة نمو الخطاف على مدى فترات زمنية طويلة تحت أضواء خافتة ذات أطوال موجات مناسبة ، بذلك يمكن تحليل النمو عن طريق صور فوتوغرافية كالتي في (شكل١-١٧) دون الحاجة إلى استخدام السِّناج، حيث يمكن التعرف على شعرات السطح كل على حدة واستخدامها كعلامات .

هل يزداد ارتفاع الخطاف لمجرد استطالة الخلايا تحته ؟ أو هل تنشأ باستمرار خلايا جديدة في القمة الإنشائية التي تكبر وتستطيل كلما مرت بالخطاف ، ثم تتكشف في أسفل الخطاف ؟

إن فحص شعيرات السطح ، يثبت أن الواقع هو الحالة الأخيرة ؛ أي أن الخلايا تتدفق من خلال الخطاف بالضبط كما يتدفق الماء فوق أحد الشلالات ، لأن انقسامات الخلية تتوقف قبل وصول الخلية إلى الخطاف . لذلك فإن الخطاف يجب أن يتكون عندما تستطيل الخلايا الموجودة في الخارج أكثر من الخلايا الموجودة في الداخل ، وتصبح الساق مستقيمة أسفل الخطاف (أو يستقيم الخطاف) عندما تستطيل الخلايا الموجودة في الداخل بسرعة أكبر من الخلايا الموجودة في الخارج . ويعني هذا أن تكوُّن الخطاف يتحدد بعوامل داخلية متناسقة عن قرب ، وتتحكم في استطالة الخلايا على جانبين متقابلين من الساق . ويبدو أن برنامج التشكل (Morphogenetic program) الذي يحكم هذه الظاهرة مجهول تماماً. وفي هذا الصدد ، يعتبر هذا مثالاً لفهمنا لعوامل التحكم النهائية للتشكل بصفة عامة . وأياً كانت عوامل التحكم هذه ، يلاحظ أنها تخضع هي نفسها للتحكم بوساطة الضوء ذي الإشعاع والطول الموجي المناسبين ؛ بحيث

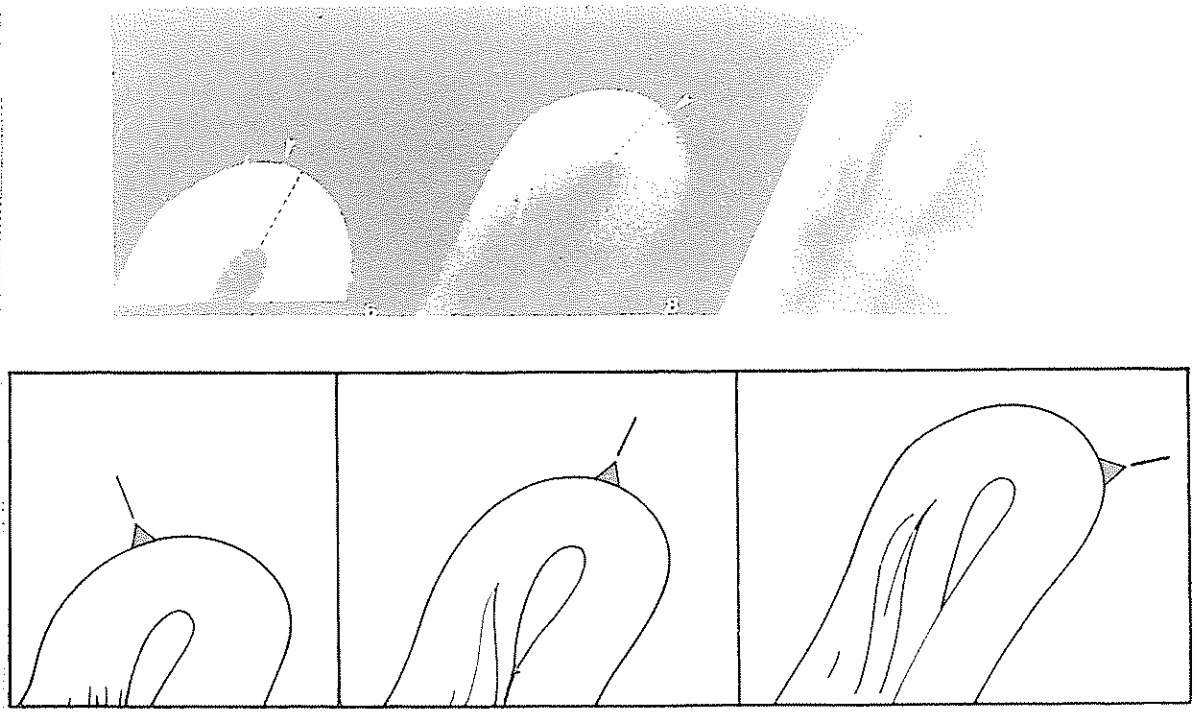
تصبح معدلات النمو التي تتحكم في تكوين الخطاف متغيرة بطريقة تجعل الخطاف يستقيم .

إن تشبيه التناظر بشلال الماء ، يتعطل عندما نناقش آليات التحكم ، فمن الواضح أن شكل الشلال يتحدد بتأثير الجاذبية الأرضية وقناة التدفق (الصخور والجروف التي تواجه مسار تدفق الماء) . على الجانب الآخر، يتم إلى حد ما ، تحديد تدفق الخلايا داخلياً خلال خطاف السويقة الجنينية العليا بأي برنامج تشكل يكون مسؤولاً عن نمو الكائن الحي .



بادرات اعمارها خمسة ايام

(الشكل ١-١٦) صورة توضح أشكال خطافات البادرات لأنواع مختلفة من نباتات ذوات فلقتين ، كما ذكرت أسماؤها تحتها . عن ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .



الشكل (١-١٧) صورة ورسمة تخطيطية توضح نمو خطاف السويقة الجنينية السفلى لبادرات نبات الخس صُوِّرت بعد نموها لمدة ٦ ، ٨ ، ١٠ ساعات. في الأسفل ، يوجد رسم تخطيطي لبادرة نبات الخس خلال فترة النمو . رأس السهم (في الصورة العلوية) أو المثلث الأسود (في الرسم التخطيطي في الأسفل) يبين كيفية نمو نقطة على الخطاف مع الزمن كما نوقشت في النص ، عن سيلك وأريكسون (Silk and Erickson) ١٩٧٨م ؛ وسيلك (Silk) ١٩٨٠م؛ ١٩٨٤م.

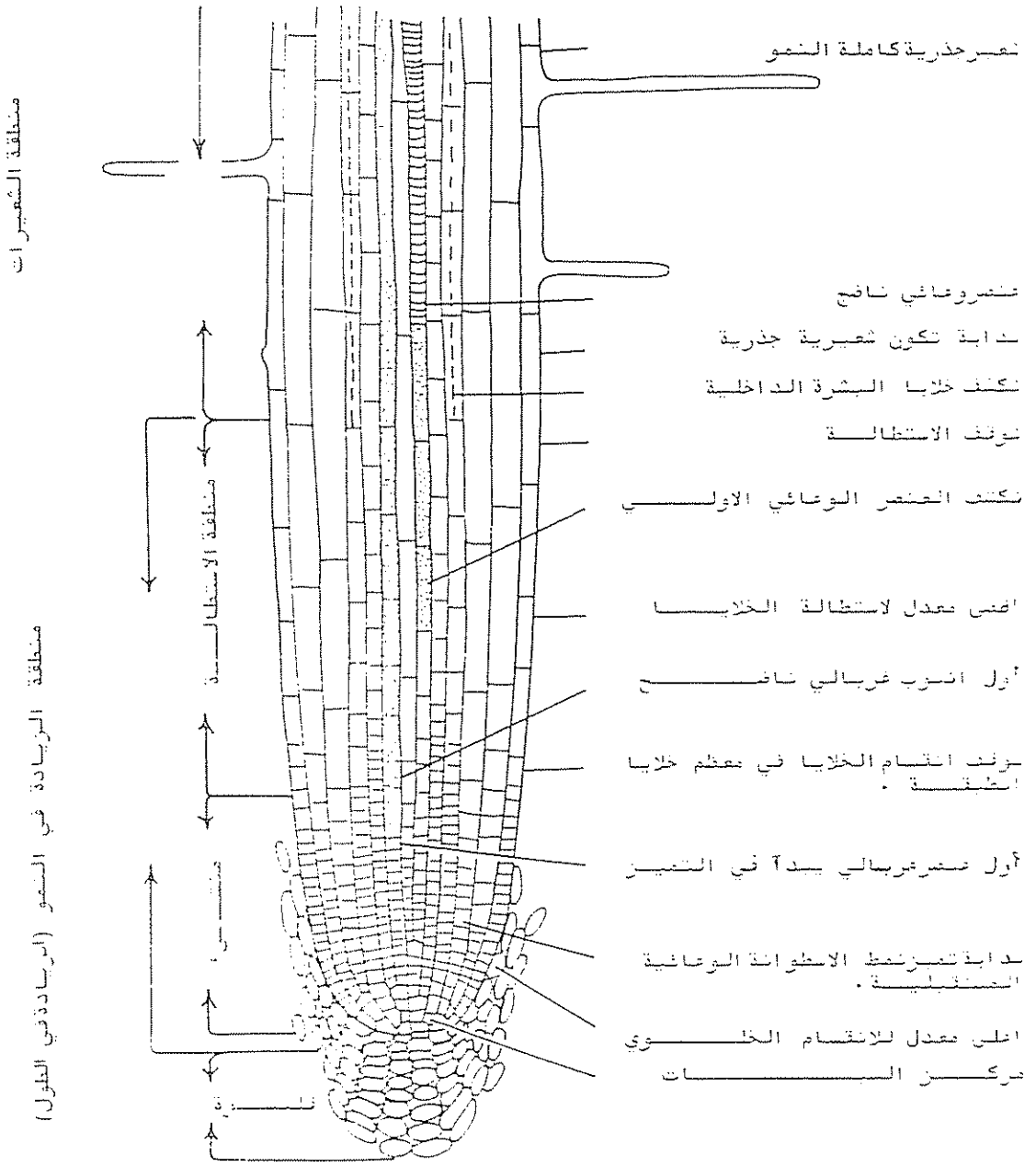
(١-١٠) أعضاء النبات : كيفية نموها

بعد استعراض العديد من المبادىء العامة لنمو النبات ، فيما يلي وصف لبعض الخصائص المتعلقة بنمو مختلف أعضاء النبات .

(١-١٠-١) الجـــذور :

يبدأ انبات البذور في الغالبية العظمى لأنواع النباتات ببروز الجذير (Radicle) (الجذر الجنيني) من خلال غطاء البذرة بدلاً من محور جنين النبات الواقع فوق الفلقات . في بعض أنواع النباتات (قصب السكر والصنوبر) يحدث الانقسام السيتوبلازمي (Cytokinesis) في الجذير قبل اكتمال الإنبات ، بينما في بعضها الآخر (الذرة والشعير والفول والخس) يحدث القليل من الانقسام الفتيلي (mitoses) قبل بروز الجذير، وتنتج الاستطالة من نمو الخلايا التي تكونت عندما كان الجنين في طور التكشف على النبات الأم. ويستلزم النمو المستمر للجذر الابتدائي للبادرات والجذور الفرعية المشتقة منه (الجذر) نشاط الأنسجة الإنشائية كما يتضح في (الشكل ١-١٨) الذي يمثل قمة جذر نموذجي.

إن أكبر خلايا القلنسوة (Root cap) عمراً توجد في الجزء البعيد عن القمة (أبعد جزء من نقطة الاتصال بباقي النبات ، أي القمة) وفي وضع أقرب من ذلك (أقرب إلى النسيج الإنشائي القمي) ، ثم الخلايا الصغيرة التي تتكون من القمة الإنشائية . إن وظيفة قلنسوة الجذر تقوم بحماية النسيج الإنشائي من الإحتكاك كلما اندفع داخل التربة ، وتعمل بمثابة موقع إدراك للجاذبية بالنسبة للجذور، علاوة على ذلك ، فالقلنسوة تفرز سكريات متعددة (Polysaccharides) لزجة على السطح الخارجي ، وتقوم بمساعدة الجذر كلما انزلق داخل التربة . ويتطلب ذلك نشاط حويصلات جهاز جولجي (الشكل ١-١٩) كلما نما الجذر ، وتستمر المادة المخاطية في تغطية سطحه أثناء كبره . وتؤوي المادة المخاطية بعض الأحياء الدقيقة ، وربما تؤثر في تكوين الجذور الفطرية (Mycorrhizae) ، أو العقد الجذرية أو امتصاص المعادن بطريقة غير معروفة.



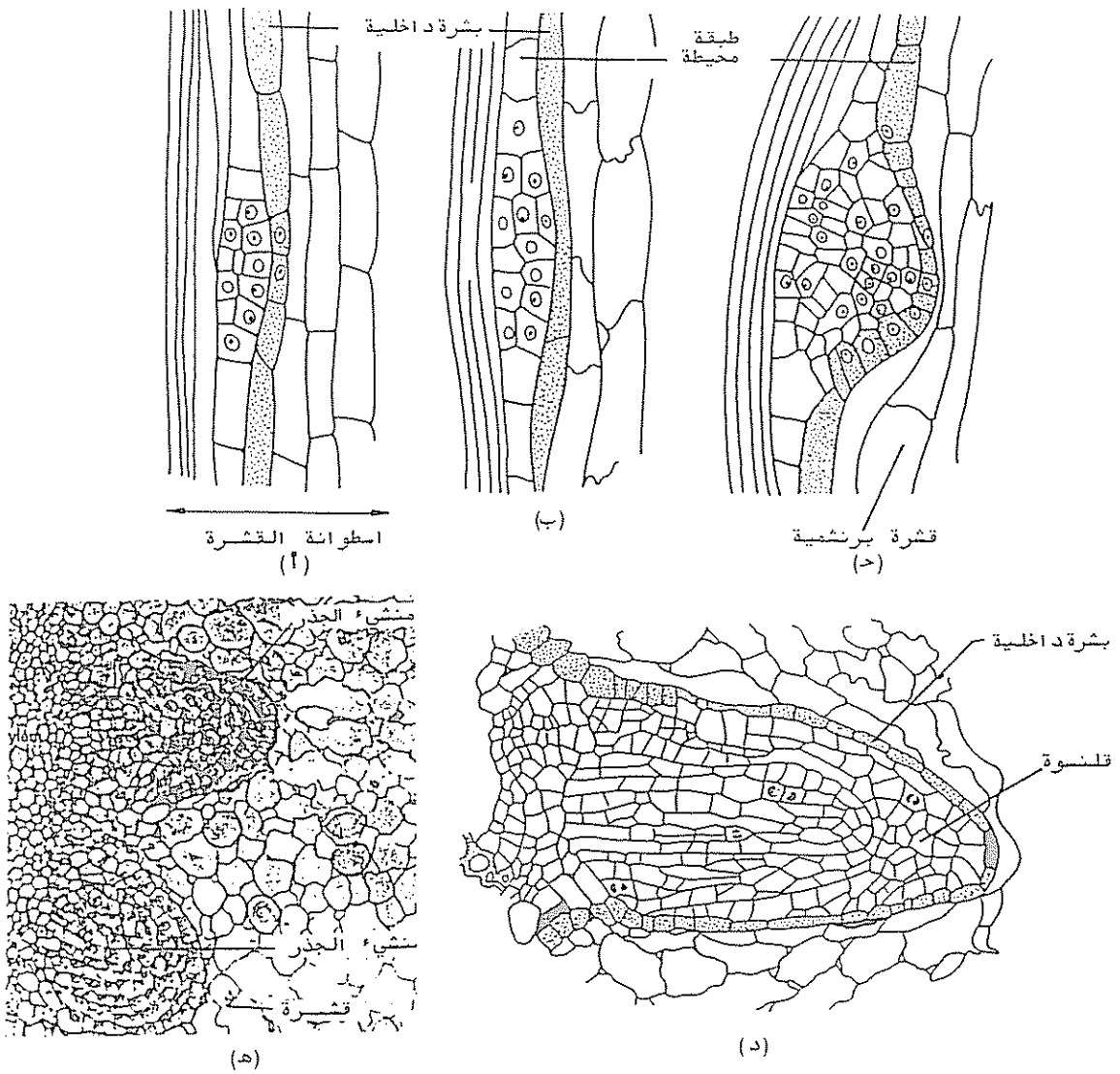
(الشكل ١-١٨) يوضح رسماً تخطيطياً مبسطاً لمنطقة نمو أحد الجذور في قطاع طولي . يكون عدد الخلايا في جذر حي -عادة- أكثر بكثير من الموضح في هذا الرسم التخطيطي . عن راي (Ray) ١٩٧٢م.

(الشكل ١-١٩) : صورة مكبرة لخلية قلنسوية لنبات الذرة توضح العضيات المختلفة بها خاصة أجسام جولجي (Golgi complex) . عن موري وآخرين (Morre et. al.) ١٩٦٧م.

الخلايا التي تنشأ من الانقسامات في النسيج الإنشائي القمي للجذر تتكشف إلى : بشرة خارجية ، وقشرة ، وبشرة داخلية ، والدائرة المحيطة ، واللحاء، والخشب. يمكن للباحث بالمجهر أن يكتشف موضع حدوث الانقسام الخلوي ؛ أي المكان الذي يوجد به النسيج الإنشائي. وبمراقبة الخلايا في أي مرحلة من مراحل الانقسام الفتيلي . ونظراً إلى تضاعف محتوى الحمض النووي ناقص ذرة الاكسجين (DNA) ، فإن هذا يعني -في العادة- أن الإنقسام الفتيلي والسيتوبلازمي سوف يحدث . ومن الاسباب الماهرة الأخرى لتحديد مكان بناء الحمض النووي (DNA) هو إمداد الخلايا بمركب الثايمدين المشع (Radioactive Thymidine) الذي سوف يدخل في تركيب الحمض النووي DNA . ويستعمل التصوير الإشعاعي الذاتي (Autoradiograph) في الكشف عن بناء الحمض النووي DNA بالقرب من منطقة القلنسوة ، وتوجد منطقة صغيرة تسمى المركزالساكن (quiescent centere) حيث لا يحدث الانقسام إلا نادراً ؛ فإذا تلف النسيج الإنشائي أو القلنسوة ، يصبح المركز الساكن نشطاً ويمكنه أن يعيد إنتاج أي جزء من هذه الأجزاء .

(١-١٠-١-١) تكوين الجذور الجانبية (العرضية) :

يتحكم تكرار وتوزيع تكوين الجذور الجانبية (العرضية) -جزئياً -في الشكل العام للنظام الجذري ، ومن ثم مناطق التربة التي يجري استغلالها بواسطة الجذور. تبدأ الجذور الجانبية أو (العرضية) ، في التطور عموماً ، على بعد يتراوح من عدة ميللميترات إلى سنتيمترات قليلة من قمة الجذر. يقع المنشأ الأصلي في الطبقة المحيطة (Pericycle) التي عادة ما تكون مقابل الخشب الابتدائي (Protoxylem) ، ثم تنمو إلى الخارج عبر القشرة والبشرة الخارجية، كما هو واضح من (الشكل ١-٢٠). وربما يتضمن هذا النمو إفراز أنزيمات محللة غير معروفة من الجذور العرضية تعمل على هضم الجدر الخلوية للقشرة والبشرة الخارجية .



(الشكل ١-٢٠) يوضح منشأ الجذور العرضية . يبدأ النمو بانقسامات في طبقة الدائرة (ب-ج) التي ينتج عنها ظهور كتل صغيرة من الخلايا التي تصبح منشيء الجذر الذي ينمو إلى الخارج عبر القشرة. تنقسم البشرة الداخلية (Endodermis) في كثير من الأحيان جنباً إلى جنب مع نمو الجذور العرضية ، وتغطيها كما في (د) حتى تبرز خارج الجذر الرئيسي (هـ). عن جينسن و ساليزبري (Jensen and Salisbury) ١٩٧٢م.

(١-١٠-١-٣) النمو نصف القطري (الشعاعي) للجذور

يتم في جذور النباتات عارية البذور ، ومعظم النباتات ذوات الفلقتين، تكوين منشىء وعائي من الخلايا الإنشائية الواقعة بين اللحاء الابتدائي والخشب الابتدائي -بالقرب أو - في منطقة الشعيرات الجذرية، ونظراً إلى أن هذا المنشىء ينتج خلايا خشب جديدة (نحو الداخل) وخلايا لحاء (نحو الخارج)، لذا فإنه مسؤول بصورة غير مباشرة عن الزيادة في سُمك هذه الجذور. ومعظم النباتات ذوات الفلقة الواحدة لا تكون منشئاً وعائياً ، ويحدث التضخم النصف قطري البسيط -الذي يمر به الجذر أساساً -من الزيادة في قطر الخلايا غير الإنشائية.

بعد بدء المنشىء الوعائي في النمو الثانوي ، يبدأ ظهور المنشىء الفليني Cork cambium (مولد الفلين Phellogen) في الطبقة المحيطة. إن هذا النوع من النمو يكون اسطوانة كاملة من الفلين نحو الخارج ، وبعد ذلك يتحول إلى ما يسمى بالقشرة الثانوية (Phelloderm) تعرف باسم اللحاء الفليني في الداخل . بعد ذلك تنسلخ البشرة الخارجية (Exodermis) إذا كانت موجودة، والقشرة الأصلية ، والبشرة الداخلية تاركة الخشب (في الوسط) والمنشىء الوعائي واللحاء والقشرة الثانوية والمنشىء الفليني وأخيراً الخلايا الفلينية في الجذر البالغ . وتترسب مادة السوبرين عادة ، في جدران الخلايا الفلينية ، وكلما نما المجموع الجذري ، أصبح مشبعاً بالسوبرين ؛ فمثلاً في الصنوبر اللباني (Pinus taeda) وشجر الحور الأصفر (Yellow poplar) تكون مساحة السطح غير المشبعة بالسوبرين -أثناء فصل النمو- أقل دائماً من حوالي ٥٪ من إجمالي النمو . ومن الواضح ، أن الجذور المشبعة بالسوبرين ، تمتص الماء والأملاح المعدنية من خلال العديسات وعبر الصدوع الدقيقة المتكونة بواسطة اختراق الجذور الفرعية ، ومن خلال الثقوب المتخلفة عن موت الجذور الفرعية .

(١-١٠-٢) السيقـــان :

ينشأ النسيج الإنشائي القمي في الجنين ، وهو المكان الذي تنشأ عليه الأوراق الجديدة والأفرع والأجزاء الزهرية . وتتشابه البنية الأساسية لقمة المجموع الخضري في معظم النباتات الراقية ، سواء كانت من كاسيات البذور أو

من عاريات البذور. ويوضح (الشكل ١-٢١) صوراً فوتوغرافية مجهرية للمجموع الخضري القمي لنباتات تمثل ذوات الفلقتين وذوات الفلقة الواحدة.

يوجد المرستيم الإنشائي في قمة كل جذر وساق وله القابلية المستمرة على الانقسام الخلوي لإعطاء النمو الطولي . ويتم النمو في طول النبات وحجمه، أو في أي عضو من أعضائه ؛ بسبب توسع الخلايا الجديدة الناتجة من الانقسامات الخلوية . ويكون نمو الساق -دائماً -مصحوباً بتغيرات في الشكل وفي النشاط الأيضي نتيجة التكشف (Differentiation) . وبذلك تتسع الخلايا المتشابهة الناتجة عن انقسام الخلية في المرستيم القمي للساق ، وتصبح مختلفة عن الخلايا المرستيمية وتتميز بحيث تكون برانشيمية أو خشباً أو لحاءً .

في السيقان النامية ، تكون منطقة انقسام الخلايا أبعد كثيراً عن القمة عما هو الحال بالنسبة للجذور. وفي كثير من عاريات البذور وذوات الفلقتين، تنقسم بعض الخلايا وتستطيل على بعد عدة سنتيمترات من القمة ، أما في النجيليات ، فيحدث النمو أيضاً أسفل الساق بكثير ، لكنه مقيد بمناطق خاصة متكررة قرب قواعد العقد ، أما بالنسبة لنباتات ذوات الفلقة الواحدة الصغيرة، فتكون البدايات الورقية قريبة جداً من بعضها ، وتتكون السلاميات فيما بعد عن طريق انقسام الخلايا ونموها بين هذه البدائيات .

تحدث هذه الانقسامات في البداية في كل مكان على طول السلامية الصغيرة ، لكن يصبح نشاط النسيج الإنشائي بعد ذلك مقيداً بمنطقة عند قاعدة كل سلامية وفوق العقدة نفسها مباشرة . تسمى هذه المناطق الإنشائية المتكررة باسم الأنسجة الإنشائية بين الخلوية (Intercalary meristems) ؛ لأنها داخلة بين مناطق أكبر سناً ، وخلاياها غير منقسمة . وتتكون كل سلامية من خلايا كبيرة في السن عند القمة ، وخلايا أصغر سناً عند القاعدة ، وهي مشتقة من النسيج الإنشائي .

(١-١٠-٣) الأوراق

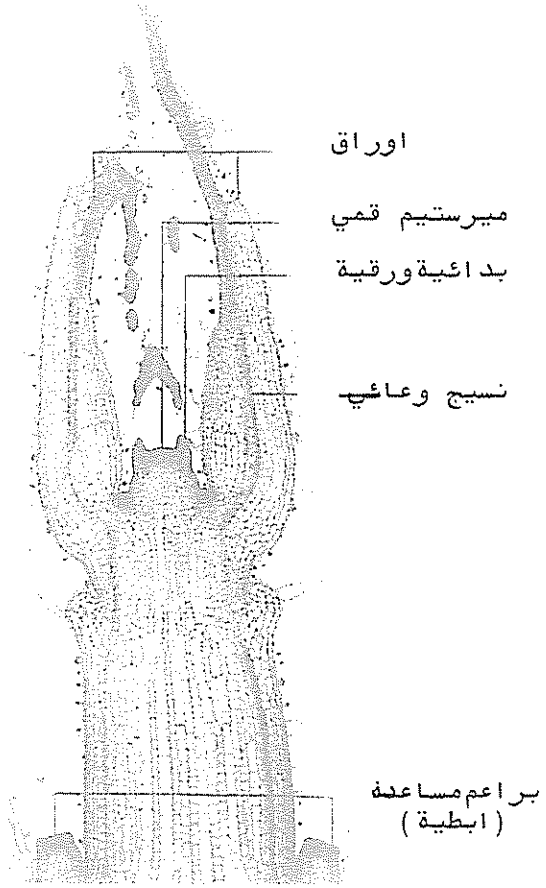
إن أولى علامات نشوء الأوراق في كل من النباتات عارية البذور وكاسية البذور ، هو أن تتكون عادة من انقسامات في إحدى الطبقات الثلاث الخارجية من الخلايا القريبة من سطح القمة الخضرية (الشكلان ١-٢و ١-٢١).

تؤدي الانقسامات المحيطية ، المتبوعة بنمو الخلايا المتولدة ، إلى تكوين بروز يمثل بداية الورقة ، بينما تؤدي الانقسامات الموازية للسطح ، إلى زيادة مساحة سطح البادئة . ولكل من هذين الانقسامين أهميته من أجل مزيد من تكشف الأوراق ونمو الأجزاء الأخرى من النبات .

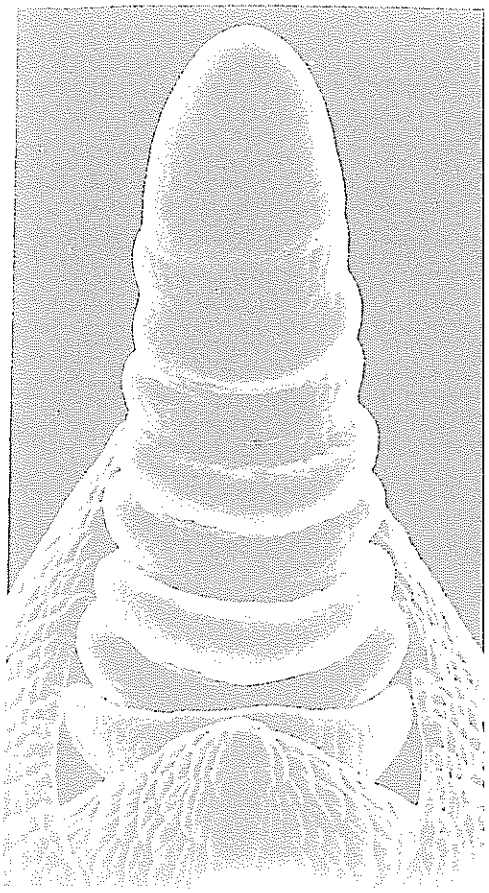
لا تنشأ البدائيات الورقية عشوائياً حول قمة المجموع الخضري ، ولكن لكل نوع من النباتات من الناحية النمطية ترتيب مميز، أو انتظام ورقي مميز؛ (Phyllotaxis) على الساق ، بحيث تكون الأوراق متقابلة أو متبادلة أو غير ذلك.

تكون الأوراق المتبادلة مرتبة بعدة طرق في أنواع مختلفة من النباتات، ويخضع كثير منها للدراسة من جانب علماء الرياضيات والتصنيف وفسيولوجيا النبات. لا أحد يعرف لماذا تتكشف البداية الورقية في المكان الذي تكشفت فيه ! لكن يوجد نموذج حديث لتشابمان وبيري (Chapman and Perry) ١٩٨٧م، يقترح بأن مادة واحدة تنتشر من القمة وأخرى من نهايات النظام الوعائي ؛ حيث تستهلك المادة الثابتة في تكوين الورقة. ومن الممكن بهذا النموذج -المبني على هذه الفرضيات - تفسير ترتيب الأوراق، بينما تتضمن النظريات التقليدية التنافس على الحيز أو العديد من المثبطات الكيميائية .

ينتج شكل البداية الورقية ينتج عن مقدار واتجاه انقساماتها الخلوية وتمدداتها . ويخضع التمدد لخصائص اللدونة في جدار الخلية ؛ لذلك فإن مستويات إنقسام الخلية ، وهي المستويات التي تترسب فيها مكونات الجدران الجديدة، تؤثر في شكل البداية الورقية.ولأن انقسام الخلية مصحوب بكمية



(أ)



(ب)

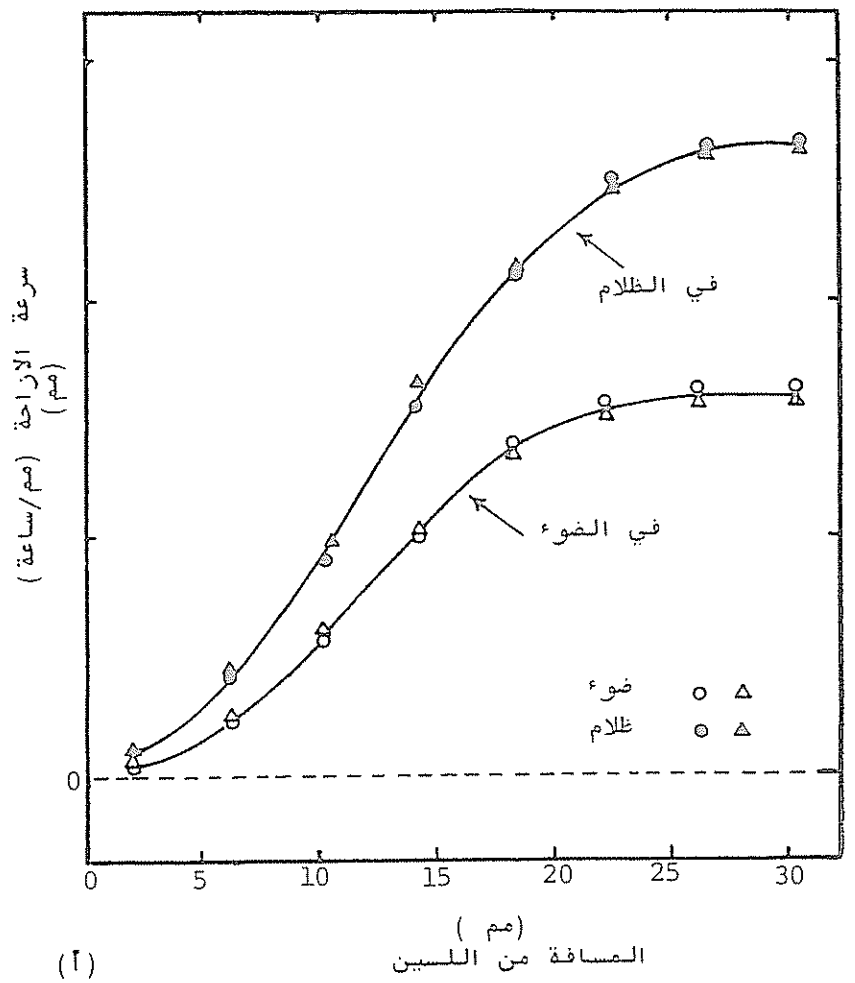
(الشكل ١-٢١)

أ- يوضح قطاعا طوليا في الجزء العلوي من المجموع الخضري لنبات من ذوات الفلقتين عن جنسن و ساليزبري (Jensen and Salisbury ، ١٩٦٢م).

ب- قطاع طويل بمجهر المسح الإلكتروني للنسيج القمي الإنشائي في نبات القمح وهو في الطور الخضري المتأخر. يلاحظ تكون بداية الأوراق في النجيليات على شكل أضلاع حول محور قمة المجموع الخضري. عن تراوتون ودونالدسون (Troughton and Donaldson) ١٩٧٢م.

منسقة من تمدد الخلية ، لذا تبدو البداية الورقية طويلة وضيقة ، ويحدث هذا عندما تكون معظم الانقسامات البدائية من النوع المحيطي، لكن عندما تكون معظم الانقسامات موازية للسطح ، فإن العضو الصغير يكون قصيراً وعريضاً .

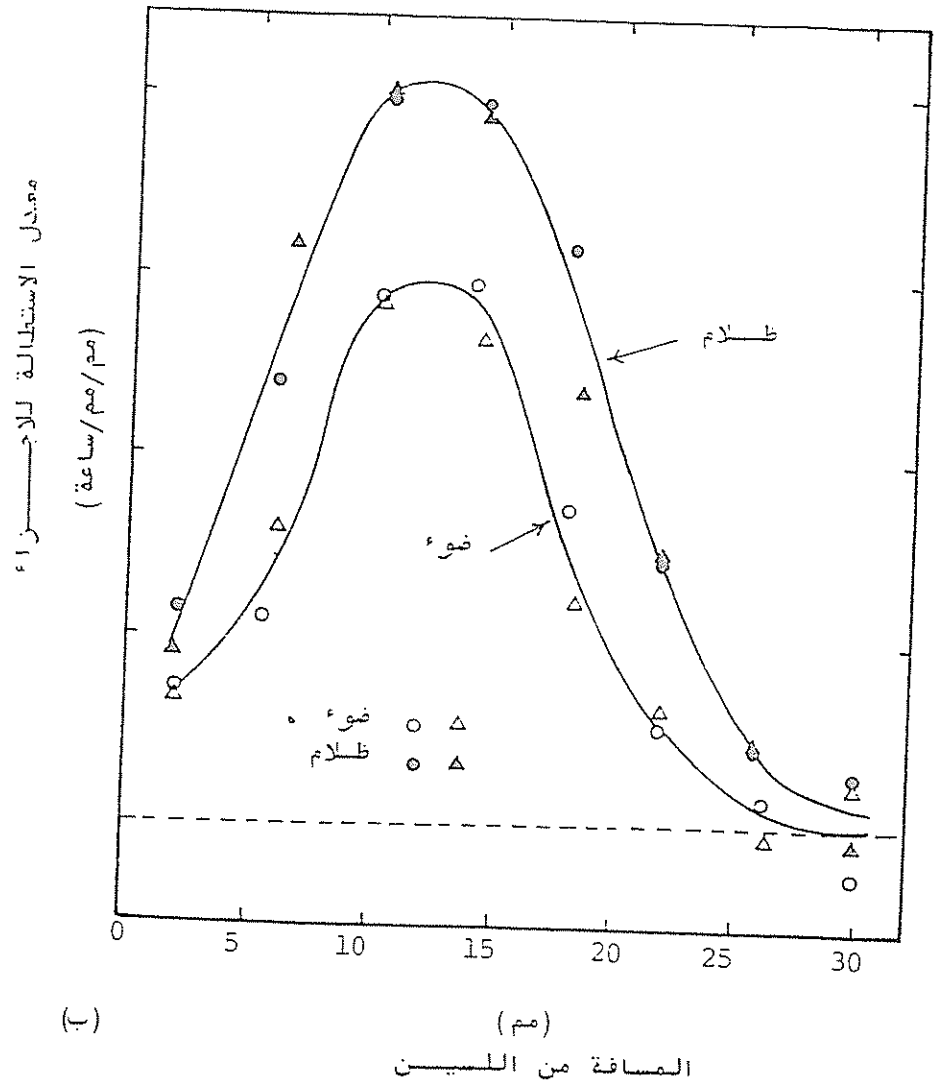
من ناحية أخرى ، فإن تكشف الأوراق بعد ذلك يكون كثير التغير، كما هو واضح من التشكيلة اللانهائية تقريباً من أشكال الأوراق. يحدث التمدد الخارجي المستمر بواسطة كل من الانقسامين المحيطي والموازي للسطح عند قمة البداية الورقية (سواء عند القمة أو النهاية الطرفية) بعد ذلك . وغالباً عندما يكون طول الورقة ملليمتراً واحداً أو نحو ذلك فإنه يبدأ نشاط النسيج الإنشائي على طول الورقة كلها . ويتوقف هذا النشاط في أوراق النباتات النجيلية والأوراق الصنوبرية الإبرية أولاً عند النهاية الطرفية . وأخيراً يستقر هذا النشاط في قاعدة الورقة . تحدث زيادة في عرض نصل الورقة في كاسيات البذور ، وهذه ناتجة من الأنسجة الإنشائية المنتجة للخلايا الجديدة على طول كل حافة من المحور الورقي ، لكنها تتوقف عن النشاط قبل نضج الورقة بكثير. أما في النجيليات فيكون النسيج الإنشائي القاعدي نسيجًا إنشائيًا بين خلوي الذي من المحتمل أن يظل على نشاطه لفترات طويلة ، حتى إلى ما بعد نضج الورقة . يمكن استحثاث النسيج الإنشائي بين الخلوي عن طريق وإزالة الأوراق التي قد تحدث بسبب رعي الحيوانات أو باستخدام آلات قطع الحشائش . ويوضح الشكل (١-٢٢) توزيع النمو في قاعدة إحدى أوراق النباتات النجيلية ، كما يوضح الشكل (١-٢٣) ورقة نجيل (ديجيتاريا سانجوينالس (Digitaria sanguinalis) مع قاعدتها المحيطة بالساق ، إحاطة ناتجة عن الانقسامات المحيطية في بدائيات الأوراق حول قمة المجموع الخضري (الشكل١-٢١ب) . غالباً ما يقع النسيج الإنشائي القاعدي لغمد الورقة في النجيليات خارج النسيج الإنشائي بين الخلوي في الساق .



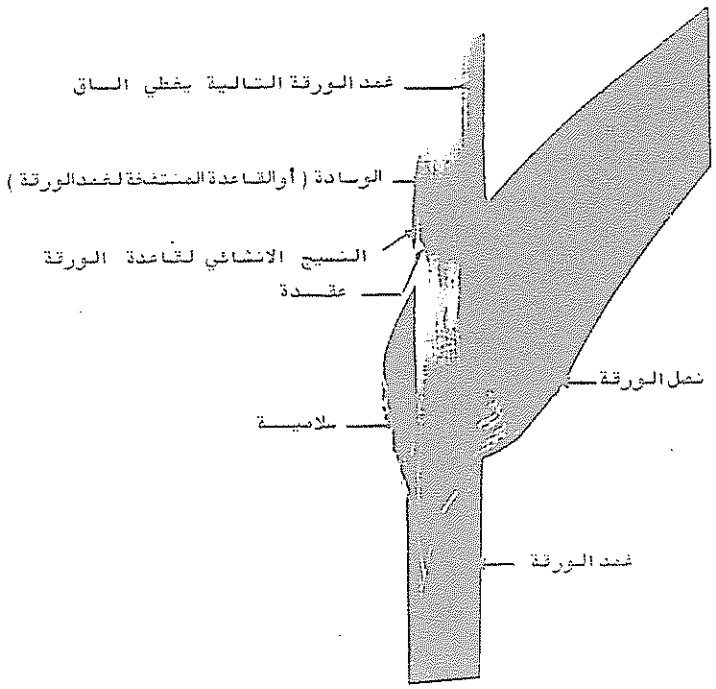
(الشكل ١-٢٢) يوضح :

أ- توزيع النمو في غمد ورقة من أوراق النجيل الفستوكة (Festuca arundinacea) النامية في الضوء والظلام. لقد عملت ثقوب على مسافات معينة في قاعدة الورقة باستخدام إبرة وتم إجراء قياسات للمسافات بين الثقوب بعد أن استطالت الأوراق إلى ما يقارب ٤مم. تم اشتقاق منحنيات المعدلات .

ب- من ميول منحنيات النمو (منحنيات سرعة الإزاحة في أ) وجد أن معدل الاستطالة في الظلام أسرع منه في الضوء . عن شنايدر ونلسون (Schnyder and Nelson) ١٩٨٨م.


معدل الاستطالة للاجزاء
(مم/مم/ساعة)
ظلام
ضوء
ضوء
ظلام
0
5
10
15
20
25
30
(مم)
المسافة من اللسين

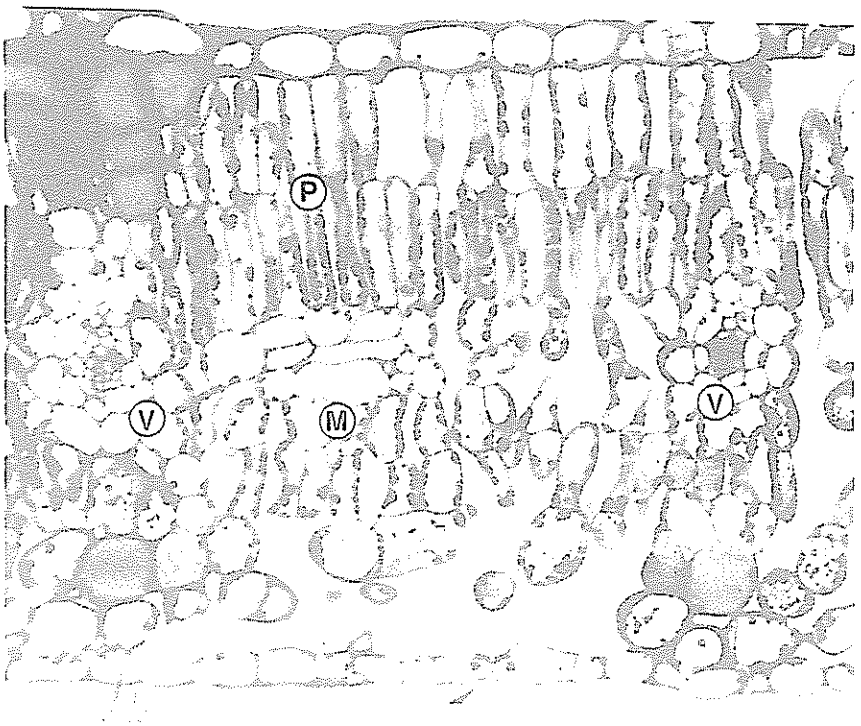
(ب)



(الشكل ١-٢٣) يوضح العلاقة بين نصل الورقة وغمدها وبين الساق في النجيل الزاحف (Carbgrass) . يحل الغمد الأسطواني للورقة، جزئياً ، محل الساق في تقديم المساندة. عن روبينز ومساعديه (Robbins, et. al.) ١٩٧٤م .

في أوراق نباتات ذوات الفلقتين ، تتوقف معظم انقسامات الخلايا قبل اكتمال نمو الورقة بكثير ، وغالباً ما يكون ذلك عندما تصبح الورقة في نصف حجمها النهائي أو أقل . يكون انقسام الخلايا كاملاً عندما تصل الورقة الأولية (Primary leaf) لنبات الفاصوليا إلى أقل بقليل من خُمس ( ) مساحتها النهائية ، لذلك فإن نسبة الثمانين في المائة (٨٠٪) الباقية من اتساع الورقة ينتج فقط بواسطة نمو الخلايا الفعّال ، ويحدث هذا النمو فوق المساحة الكلية للورقة ولكن بدون انتظام . ينطبق هذا أيضاً على العديد من نباتات ذوات الفلقتين الأخرى . تكون الخلايا متلاصقة نسبياً في الأوراق اليافعة (الصغيرة). وعندما يحدث التمدد في الورقة، يتوقف نمو خلايا النسيج الوسطي (Mesophyll) قبل أن يتوقف نمو خلايا البشرة العليا ؛ ولذلك تقوم البشرة العليا حينئذٍ بجذب خلايا النسيج الوسطى بعيداً مما يسبب نشوء نظام واسع من الفراغات البينية في النسيج الوسطي (شكل ١-٢٤) .

يمكن اكتشاف القليل من البدائيات الورقية -وأحياناً حتى بعض البدائيات الزهرية عادة -بالقرب من قمة المجموع الخضري في الجنين ، ولكن معظم البدائيات (خاصة في الأنواع المعمِّرة) تتكون بعد الإنبات ؛ ففي أشجار الصنوبر والأشجار التي تسقط أوراقها سنوياً ، يتضمن النمو المبكر في الربيع عادة تمدد البدائيات الورقية المتكونة خلال الفصل السابق ، وتتمدد السلاميات بين هذه البدائيات ، ولا تتكون البدائيات الجديدة الا في أواخر الصيف . وتكون بعض هذه البدائيات الجديدة جزءاً من البرعم الذي يكون في العادة في حالة كمون أثناء فترة الشتاء أو أثناء فترة الجفاف الطويل .

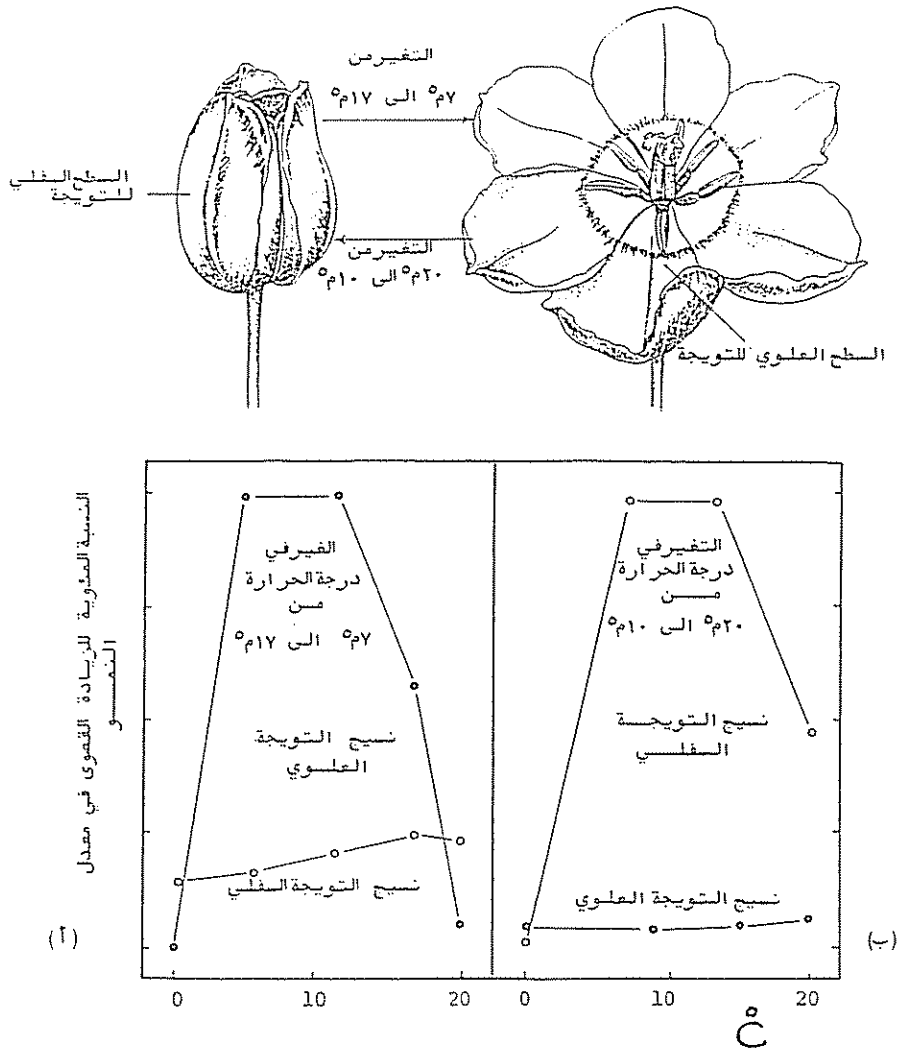


(الشكل ١-٢٤) يوضح قطاعاً عرضياً لورقة نبات فول كاملة النمو، حيث تتضح طبقة من الخلايا الحاوية على البلاستيدات الخضراء (P) في الجزء العلوي من الورقة وخلايا النسيج الإسفنجي (M) في الجزء السفلي (الخلايا الحاوية على البلاستيدات والنسيج الإسفنجي يطلق عليها النسيج الوسطي) وهي محاطة من كلا الجانبين بنسيج البشرة (E) . لاحظ وجود الفراغات الهوائية الكبيرة بين كلٍ من الخلايا الحاوية على البلاستيدات وخلايا النسيج الإسفنجي.

(١-١٠-٤) الأزهـــار

بعد نشأة الجذور والسيقان والأوراق وتوطدها ، تتكون الأزهار ، ثم الثمار والبذور، وذلك من أجل الحفاظ على نوع النبات وإكمال دورة الحياة . إن معظم أنواع كاسيات البذور تنتج أزهاراً ثنائية الجنس (كاملة في معظم الأنواع) تحتوي على أجزاء مؤنثة ومذكرة فعالة ، بينما الأنواع الأخرى مثل : السبانخ، والحور، والقطن ، والصفصاف ، والقبقب ، ونخيل البلح ، تعتبر أحادية الجنس تحتوي على أزهار غير كاملة منها ذات الأسدية (المذكرة) وذات المدقات (المؤنثة) على نباتات منفردة. إن الأنواع النباتية أحادية المسكن (Monoecious) (الأزهار المذكرة والمؤنثة توجد على نباتين مختلفين) مثل الذرة والقرع واليقطين والخيار وكثير من الأشجار الخشبية الصلبة ، تتكون فيها الأزهار ذات الأسدية والأزهار ذات المدقات في أماكن مختلفة على طول الساق الوحيدة . ويؤدي التوازن بين الأزهار المذكرة والأزهار المؤنثة إلى تحديد الإنتاج (المحصول) لزراعة نبات ما كالخيار مثلاً . من ناحية أخرى تنشأ التراكيب التكاثرية في أشجار الصنوبر على شكل مخاريط (Cones) أحادية الجنس (ثمار مخروطية) ومعظم أشجار الصنوبر أحادية المسكن ، مع أن أشجار العرعر تعتبر أحادية الجنس .

إن تفتح الزهور (Anthesis) ؛ أي إنفتاح الزهرة الذي يجعل أجزاءها جاهزة للتلقيح ، يكون في بعض الأحيان ظاهرة مثيرة ، ويصطحب ذلك في العادة تطور اللون والرائحة.بينما يظل الكثير من الازهار متفتحة حتى تتساقط (بلوغ سن الشيخوخة)، إلا أن بعضها الآخر ، مثل نبات الخزامى (Tulip) تتفتح أزهاره وتغلق في أوقات معينة من النهار على مدى عدة أيام . ينشأ التفتح عادة من النمو السريع للأجزاء الداخلية في التويجيات مقارنة بالأجزاء الخارجية ، لكن التفتح والانغلاق المستمر ، ربما يكون استجابة لتغيرات مؤقتة في ضغط الامتلاء عبر الجانبين . ويتأثر الانفتاح والانغلاق بدرجةالحرارة (شكل ١-٢٥) والضغط الجوي ، لكن العامل الرئيس غالباً هو الساعة الأحيائية (البيولوجية) الداخلية التي تضبط علامات الفجر أو الغسق اليومية . فمثلاً ، تنفتح أزهار أنواع الأخدرية (Oenothera sp.) عادة في المساء ، بعد الفجر بحوالي ١٢ ساعة ، لكن يمكن إعادة تنظيم أطوراها بحيث تنفتح في الصباح وذلك عن طريق قلب دورات الإضاءة والظلام صناعياً . ويتم امتصاص الضوء الذي يؤثر في هذه



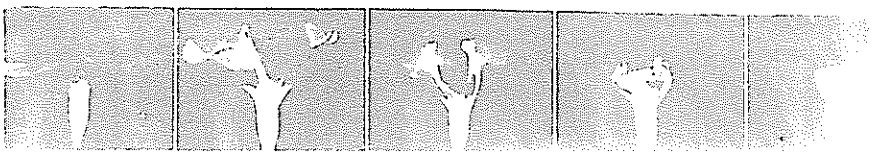
(الشكل ١-٢٥) يوضح تأثيرات تغير درجة الحرارة في انفتاح وغلق زهور نبات الخزامى (Tulip) .

(أ) بزيادة درجة الحرارة ، يزداد نمو أنسجة التويجية العلوي لمدة قصيرة ، بينما تبقى نمو أنسجة التويجية السفلية ثابتًا ؛ مما يعمل على فتح الزهرة .

(ب) عندما تنقص درجة الحرارة ، يزداد نمو أنسجة التويجية السفلية ويبقى نمو أنسجة التويجية العلوية كما هو، مما يعمل على غلق الزهرة.
عن وود (Wood) ١٩٥٣م.

الاستجابة بوساطة الأزهار نفسها . وبعد التفتح وإتمام التلقيح ، تذبل التويجيات ثم تموت وتسقط.

في بعض الأنواع ، يأتي الذبول سريعاً بعد التفتح ؛ فمثلاً ، في نبات الرجلة (Portulaca grandifolia) ، والعديد من نباتات شب النهار (Morning glories) ، يحدث تفتح الزهرة في الصباح ، وتذبل التويجية عند العصر (شكل ١-٢٦) . ويصاحب هذا الذبول في العادة انتقال كبير للمواد المذابة من الأزهار إلى بقية أجزاء النبات وفي الغالب إلى المبيض ، مع فقد سريع للماء. بعد ذلك يحدث انهيار سريع في البروتين و الحمض النووي RNA من التويجيات والكاسيات أثناء الذبول ، وتنشط الأنزيمات المحللة مثل انزيمات البروتيز (Proteases) والرايبونكليز (Ribonucleases) بصورة واضحة من خلال التغيرات الهرمونية لكي تسبب مثل هذا التحلل. أما بالنسبة للمركبات النيتروجينة مثل الحموض الأمينية والأميدات ، فتنقل عندئذ إلى البذور وغيرها من الأنسجة التي يحدث فيها النمو ؛ وبذلك يتم الحفاظ على العناصر الغذائية في النبات . على الرغم من أن الذبول واختفاء اللون منتشران في أزهار النباتات، إلا أن بعض الورود (Roses) وأنواعاً من الداليا (Dahlia sp.) تفقد تويجياتها التي لا تزال ممتلئة (turgid) ومحتويةً على معظم بروتينها .



(الشكل (١-٢٦) يوضح مـــراحل ذبول زهرة الدودية ثلاثيـــة الالوان (Ipomea tricolor) . تمثل المرحلة صفر التويج مفتوحًا تماماً ، وأما المراحل من (١-٤) فهي المراحل المتلاحقة للذبول . يبدأ تفتح الزهرة (المرحلة صفر) عند حوالي الساعة السادسة صباحاً ، بينما تبدأ الذبول والتجعد (المرحلة رقم ١) الساعة الواحدة ظهراً من نفس اليوم. وينشأ التجعد بسبب التغيرات في ضغط الامتلاء (Turgor) في خلايا العرق ، وتفقد خلايا الجانب الداخلي من العرق موادً مذابةً وماءً ، بينما تتمدد الخلايا الخارجية للضلع مسببة حدوث التجعد. عن كيندي وبومجارتنر (Kende and Baumgartner) ١٩٧٤م.

(أ-١٠-٥) البذور والثمار :

التغيرات الكيميائية في البذور والثمار النامية : تتكشف اللاقحة والكيس الجنيني والبويضة الى البذرة، بينما يتطور المبيض المحيط بها إلى الثمرة. ويحدث العديد من التغيرات التشريحية والكيميائية ، وغالباً ما يتراكم السكروز ، والجلوكوز ، والفركتوز في البويضات حتى تصبح نويات السويداء محاطة بجدران الخلايا ، عندئذ يتناقص تركيز هذه السكريات كلما تم استخدامها في تكوين الجدار الخلوي وتخليق النشاء أو الدهون. وتنشأ معظم هذه السكريات من السكروز والسكريات الأخرى التي تنتقل عبر اللحاء إلى البذور والثمار الفجة (الصغيرة). ويكون معظم النيتروجين في البذور والثمار غير الناضجة (الفجة) موجوداً في البروتينات والحموض الأمينية والأميدات على هيئة جلوتامين (Glutamine) أو أسبارجين (Aspargine) ، وتتناقص كمية الحموض الأمينية والأميدات من حيث التركيز، مع تكوين بروتينات التخزين في الأجسام البروتينية .

إن أدوار الأنزيمات والحموض النووية في تكشف البذور ذات أهمية لاستمرار حياة البذور، ومن أجل حدوث الانبات للبذور الناضجة التي بقيت حية لمدة طويلة ، يجب أن تحتوي هذه البذور على جميع الأنزيمات اللازمة للإنبات و توطيد البادرة أو تمتلك معلومات وراثية متاحة لتخليق هذه المواد . يتم إنتاج بعض هذه الأنزيمات الضرورية للأنبات في صيغة متزنة خلال تكشف البذرة ، ويأتي بعضها الآخر من ترجمة للحمض النووي الرايبوزي المرسال mRNA والناقل tRNA والرايبوسومي rRNA التي بُنيت أثناء نضج البذرة ، وبعضها الآخر نتج من عملية النسخ الجديدة لجزئيات الحمض النووي RNA بعد بذر البذرة فقط. وهكذا، فإن مختلف البذور، تتحكم في تكوين الأنزيمات بطرق مختلفة ، وتوجد آليات مختلفة حتى في نفس البذرة للتحكم في أنزيمات معينة. ويعتبر فقد الماء ، أثناء نضج البذور ، من العمليات الحرجة ، التي تؤدي إلى تغيرات مهمة وإن كانت غير مفهومة جيداً ، خاصة في الخصائص الفيزيائية والكيميائية للسيتوبلازم. ونتيجة لذلك تتنفس البذور الجافة ببطء شديد ، وتبقى حية على مدى فترات الجفاف أو البرودة الطويلة .

خضع التركيب الكيميائي للثمار الصالحة للأكل ، وكذلك تحول السكريات أثناء النضج ، لدراسات واسعة في بعض المعامل العالمية ،وقد أظهرت أن تركيز النشاء يزداد في التفاح إلى أقصى حد له ، ثم يتناقص إلى حد ما إلى أن يحين الحصاد حيث يتحول إلى سكريات . يوعتبر الفركتوز في التفاح والكمثرى من أكثر أنواع السكريات غزارة ، لكن مقادير السكروز والجلوكوز والسكريات الكحولية فيهما قليلة . ويحتوي العنب والكرز على مقادير متساوية تقريباً من الجلوكوز والفركتوز، لكن السكروز يوجد في الغالب فيهما بكميات قليلة جداً يصعب الكشف عنها . يمكن أن يصل تركيز السكريات السداسية ، مثل الجلوكوز والفركتوز في العنب عادة إلى قيم عالية جداً ؛ فقد تصل تركيزات الجلوكوز والفركتوز في بعض الأنواع الى ٦ر. حجمي لكل سكر ؛ مما يعطي الفاكهة الناضجة عادة جهداً أسموزياً سالب القيمة بالإضافة إلى المذاق الحلو.

أثناء نضج البرتقال ، وبعض الأنواع القريبة منه، والعنب والأناناس ومختلف التوتيات ، تتناقص الحموض العضوية أساساً حموض : الماليك والستريك والآيزوستريك) وتزيد السكريات، وبذلك تصبح الثمار ذات مذاق أحلى ، ففي الليمون ، علاوة على ذلك ، تستمر الحموض في الزيادة خلال عملية النضج ، لذلك يقل الرقم الهيدروجيني (PH) وتظل الثمار حامضة. ولا تحتوي ثمار الليمون في الواقع على النشاء في أي وقت أثناء تطورها بالرغم من أن الثمار الأخرى ، مثل : الموز ، والتفاح ، والخوخ ، تحتوي على الكثير من النشاء عندما تكون فجة (غيرناضجة)، والقليل من الثمار (مثل الزيتون) تخزن الدهون .

تمت دراسة العديد من التغيرات الأخرى في تركيب الثمار ، بما في ذلك تحول البلاستيدات الخضراء إلى أشباه الكاروتين الغنية في البلاستيدات الملونة.

إن تراكم صبغات الأنثوسيانين وتراكم مركبات الفلافونات قد تم التعرف عليه بإستخدام جهاز الفصل اللوني الغازي (Gas Liquid Chromatography) (G.L.C.) ، إذ عرف مئات من المواد الطيارة مثل الأسترات العطرية (الأروماتية) والدهنية (اليفاتية) والألدهيدات والكيتونات والكحولات التي تسهم في نكهة وشذا الفراولة وغيرها من الثمار. إن هذا يعطي أساساً نكهات الفواكه المختلفة

من خلال تهجين النبات وكذلك بإبتكار مواد النكهات الصناعية .

أهمية البذور لنمو الثمار

يعتمد تكشف الثمار -عادة على تعلق حبوب اللقاح على الميسم ؛ أي بالتلقيح ، بالإضافة إلى عملية الإخصاب . لقد وجد أن إضافة مستخلص حبوب اللقاح إلى بعض الأزهار المعينة تساعد في استحثاث عملية التلقيح والإخصاب الطبيعي وذلك بالعمل على نمو المبيض وذبول التويجيات وشيخوختها. ويعتبر تكشف البذور في العادة ضرورياً لنمو الثمار العادية . وإذا كانت البذور موجودة في جانب واحد فقط لثمرة تفاحة صغيرة ، على سبيل المثال ، لكان هذا الجانب وحده هو الذي يتكشف بصورة جيدة .

يسمى الانتاج العادي للثمار خالية البذور تكشف الثمار اللابذري (أو البذري) (Parthenocarbic fruit development) . وهو شائع بصفة خاصة في الفواكه التي تنتج الكثير من البويضات غير الناضجة مثل : الموز، والشمام، والتين ، والأناناس . ويحدث الاثمار اللابذري (أو البذري) نتيجة تكشف المبيض بدون حدوث عملية التلقيح ؛ كما في الحمضيات والموز والأناناس، أو من نمو الثمار المستحثة بالتلقيح بدون إخصاب مثل : بعض النباتات السحلبية (Orchids) ، أو بالإخصاب المتبوع بإجهاض الأجنة مثل : العنب ، والخوخ ، والكرز .

(ا-١١) العلاقات بين النمو الخضري والنمو التكاثري

منذ زمن طويل وعلماء البستنة يمارسون تقنية نزع براعم الأزهار من نباتات معينة للمحافظة على النمو الخضري ، ومن الأمثلة الشائعة على ذلك قطع الأجزاء العليا من نباتات التبغ مما يشجع إنتاج الكثير من الأوراق. يوضح (الشكل ١-٢٧) هذا التأثير في نبات فول الصويا.

(الشكل ١-٢٧) يوضح تأخر الشيخوخة في نبات فول الصويا بسبب إزالة البرعم الزهري يومياً. عن ليبولد وكريدمان (Leopold and Kriedmann) ١٩٧٥م .

يوجد تنافس على العناصر الغذائية بين نمو الأعضاء الخضرية ونمو الأعضاء التكاثرية . ولتكشف الازهار والثمار، خاصة الثمار الصغيرة ، قدرة كبيرة على جذب الأملاح المعدنية والسكريات والحموض الأمينية ، أثناء تراكم هذه المواد بواسطة الأعضاء التكاثرية ، يحدث في الغالب نقص في كمياتها الموجودة في الأوراق ؛ حيث أوضحت الدراسات التي استعملت المواد المشعة أن هذا التراكم للمواد الغذائية في الأزهار والثمار أو الدرنات المتكشفة يحدث معظمه على حساب المواد الموجودة في الأوراق المجاورة . ويوجد في العادة تنافس بين الثمار المفردة على نفس النبات على العناصر الغذائية .

إن الآلية التي تستطيع بها الثمار تحويل العناصر الغذائية من الأوراق إلى الأنسجة الخاصة بها ، ربما تحدث -في بعض الأحيان - على عكس ممال التركيز. وهي غير مفهومة بشكل واضح، لكن من المحتمل أن تكون محكومة بعملية تفريغ اللحاء (راجع الجزء الأول من كتاب فسيولوجيا النبات العامة ، د. الوهيبي وباصلاح).

هل تؤدي هذه العمليات المتعارضة مع النمو الخضري إلى استحثاث تكشف الأزهار ؟ في بعض الأحيان قد يحدث ذلك : إذ يؤدي التقليم الشديد والجفاف وربط الأفرع إلى الأرض ، أو غير ذلك من إجراءات البتر المختلفة ،إلى تحفيز نشوءالازهار . وعلاوة على ذلك قد تؤدي معوقات النمو التجارية إلى عملية الاستحثاث: وذلك مثل الفوسفون د (Phosphon D) أو غيره وقد تكون مرتبطة بدرجة كبيرة بوساطة العديد من منظمات النمو النباتية ، خاصة مركبات السيتوكينينات .

في الواقع، إن عملية الاستحثاث معقدة جداً ، وهي أكثر من أن تكون مجرد تنافس على المواد الغذائية : ففي نبات الأرقطيون (Cocklebur) (Xanthium strumarium) يسبب استحثاث الأزهار بواسطة الليل الطويل، شيخوخة الورقة . وعند إزالة براعم الأزهار بنفس السرعة التي تحدث بها عندما يسمح لها بالتكشف بطريقة عادية ، فربما تنتقل إلى الأعضاء الخضرية بعض المواد المثبطة التي تسبب الموت .

إن العوامل التي تحفز نمو البراعم ، ربما تعوق تكشف الأزهار والدرنات

والثمار ؛ فلقد وجد أن الأسمدة العالية من النيتروجين ، تؤدي إلى نمو وافر في سيقان نبات الطماطم وأوراقه ، ولكنها تقلل من تكشف الثمار. بالمثل ، تستحث زيادة النيتروجين ومركب ن - ثنائي ميثايل أمينو حمض السكسيناميك (N-dimethyl amino succinamic acid) تثبيط نمو السيقان، وأحياناً تكون هذه الاعاقة بالظهور المبكر لبراعم الأزهار، أو بنشوء عدد كبير من الأزهار في كل نبات . وتستخدم هذه المواد الكيميائية في إنتاج نبات الأقحوان (Chrysanthemum sp.) التجاري، مثلاً ، لكنها تعوق الأزهار في بعض أنواع النباتات الأخرى .

الفصل الثاني

(٢-١) التشكل

(٢-١-١) الحداثـــــة

إن دورة حياة كثير من أنواع النباتات المعمِّرة تشتمل على مرحلتين تكون فيها بعض الخصائص -في الشكل الظاهري والعمليات الفسيولوجية -مميزة إلى حد ما. فبعد الإنبات ، تدخل معظم بادرات النباتات الحولية والمعمرة مرحلة نمو سريع لتكوين المجموع الخضري للسيقان والأوراق ، ولا يحدث عادة ظهور أزهار تحت الظروف الطبيعية . وتحدث أحياناً خصائص مميزة في الشكل الظاهري ، وتتضح خاصة في أشكال الأوراق . أثناء هذا الطور ، يقال عن النباتات التي لها هذه الخصائص أنها في طور الحداثة (Juvenile Phase) ، وهي على النقيض من طور النضج أو البلوغ.

يتباين طور الحداثة بالنسبة لظهور الأزهار في النباتات المعمرة من عام واحد -بالنسبة لبعض الشجيرات -إلى ٤٠ عاماً كما هو في الزان (Fagus sylvatica) ، حيث تكون القيمة العادية لأشجاره من ٥ إلى ٢٠ عاماً.

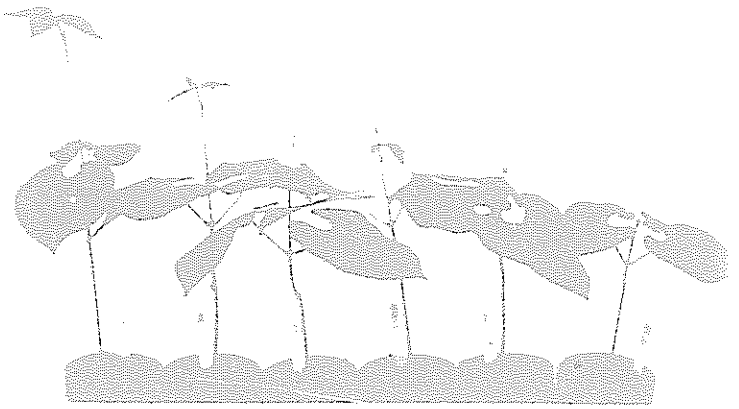
تضع فترات الحداثة الطويلة لأشجار الصنوبر وغيرها عقبات خطيرة أمام البرامج الوراثية المصممة لتحسين نوعيتها . ومن الفروق الفسيولوجية الأخرى الشائعة بين الأشجار المعمرة في فترات الحداثة والبلوغ : القدرة على قطع الساق لتكوين جذور عرضية في طور البلوغ ، حيث تتناقص القدرة على اخراج الجذور وربما تلاشت تماماً .

يعتبر الشكل الظاهري للأوراق في طوري الحداثة والبلوغ مثالاً على اختلاف الأوراق (Heterophylly) ، وهذا يتضح جيداً بالنسبة للنباتات الحولية ذات الفلقتين ، ومثال ذلك أوراق نبات الفاصوليا (Bean) ، التي تكون دائماً أوراقاً بسيطة في البداية ، وبعد ذلك تصبح أوراقاً مركبة ثلاثية الأنصال (شكل ١-٢٨). كذلك في نبات البسلة (Pea) ، التي لها أوراق حداثة

حرشفية (Scalelike Juvenile) مصغّرة تماماً .

من بين النباتات المعمرة، تقوم كثيرمن نباتات العرعر (Junipers sp.) بتكوين أوراق حداثة إبرية الشكل وأوراق بلوغ حرشفية ، ولكثير من أنواع السنط (Acacia sp.) والأيوكاليبتس (Eucalyptus) في الغالب أوراق حداثة ذات أشكال مختلفة عن أوراق البلوغ .

أجريت دراسة واسعة على اللبلاب الإنجليزي (المتسلق) (ivy) (Headera helix) ، وهو من الأنواع المعمرة. ويعتبر نموه أثناء الحداثة مثل نمو الكرم (Vine) الزاحف ، لكنه فيما بعد يصبح شبيهاً بالشجيرات ويكون أزهاراً . وتكون أوراق الحداثة فيه على شكل راحة اليد ؛ بها من ثلاثة الى خمسة فصوص ، بينما تكون أوراق البلوغ فيه صحيحة وبيضاوية . على الرغم من أن الوصول إلى مرحلة النضج يكون في العادة ذا صفة دائمة تماماً، إلا أن الحداثة في نبات اللبلاب يمكن استحثاثها من المجاميع الخضرية التي تكشفت من البراعم الجانبية للسيقان البالغة بواسطة معاملة الورقة الموجودة أعلى البرعم الجانبي بحمض الجيريلليك . ويمنع حمض الابسيسيك (ABA) هذا الانقلاب الذي يسببه حمض الجبريلليك ، مما يقترح بأن نوعاً من التوازن بين حمض الجبريليك و ABA ربما في العادة يكون ضمن عملية النقل من حالة لأخرى . على الجانب الآخر، تقوم بعض مركبات الجبريلينيات بإنتاج الأزهار، وبذلك تُنهي فترة الحداثة في كثير من عاريات البذور. وتوجد أدلة مأخوذة من دراسات زراعة الانسجة (Tissue Culture)، تدل على أن النسيج الزهري نفسه يعتبر في منتهى الحداثة . وهكذا، فإنه على الرغم من تعريفنا للحداثة بأنها عدم القدرة على تكوين الأزهار، إلا أنه ربما يكون من المعتقد أن الأزهار نفسها تكون في حالة حداثة .



(الشكل ١-٢٨) يوضح أمثلة على اختلاف الأوراق (Heterophylly) في نبات الفاصوليا ، التي تكون أوراقًا بسيطة في البداية ، وبعد ذلك تكون أوراقًا مركبة ثلاثية الأنصال .

(١-٢-٣) القدرة على التطور إلى كائن حي كامل

لاحظنا في السابق ، أنه في تمايز (Differential) النمو، تصبح الخلايا مختلفة ، حتى ولو كانت جيناتها متطابقة. فكيف نعرف أن كافة الخلايا في كائن حي واحد بها جينات متطابقة ؟ أولاً ، توحي بذلك ، بقوة ، الأحداث التي تحدث خلال عملية الازدواج (Duplication) والانفصال (Separation) الصبغي أثناء الانقسام الفتيلي (Mitosis) . ثانياً ، لأن معظم خلايا النبات قادرة على التطوير إلى كائن حي كامل (Totipotent) . وهذا يعني أن الخلايا غير الجنينية لها المقدرة لأن تتميز إلى خلية جنينية ، ومن ثم تتكشف إلى نبات كامل جديد ، إذا كانت الظروف البيئية مناسبة . فمثلاً ، خلايا الجذر (Root) البرنشيمية، ربما تبدأ في الانقسام وتعطي برعمًا عرضيًا وأخيراً مجموعًا خضريًا ناضجًا مزهرًا. يجب أن تكون كافة الجينات اللازمة لإنتاج النبات بكامله موجودة في مثل هذه الخلايا الجذرية المتميزة . ولا يحدث هذا إذا تحولت (تغيرت) الجينات تحولاً غير عكسيًا خلال عملية تكشف الجذر . تتضح القدرة على التحول الى كائن حي كامل (Totipotency) ، من خلال تكشف أنسجة الكالاس (Callus) النامية في بيئة غذائية إلى نباتات كاملة جديدة تستخدم زراعة الأنسجة . وتحدث القدرة الجزئية على التحول إلى كائن حي ، عندما تتكشف الجذور العرضية من خلايا الساق ، وحينما يتولد (ينتج) الخشب واللحاء من خلايا القشرة المجروحة (Wounded) . في الواقع ، أن القدرة على التطور إلى كائن حي كامل، ربما تكون مفيدة بصورة رئيسة للنباتات ؛ لأنها تزودها بآلية للشفاء من الجروح والتكاثر بطريقة لاتزواجية من خلال التكاثر بواسطة التنسيل (Cloning) .

في جميع هذه الأمثلة الخاصة بالقدرة على التحول إلى كائن حي كامل، تتعاون عدة خلايا لكي تُشكل (تكون) بدانيات (Primordia) ينشأ منها النبات الكامل . أوضحت تجارب فريدريك سي ستيوارد ومساعديه من جامعة كورنيل، في الخمسينات (Steward et. al.) ١٩٥٨م ، انه يمكن تكشف النباتات من خلايا أحادية (مفردة) ، وكان هذا متصلاً بأبحاثه على مركبات السيتوكاينينات . ووجد ستيوارد أن الخلايا المفردة تنفلت (تتحرر) من قطع الكالاس المشتق (الناتج) من لحاء جذر الجزر. عندما تتغير الظروف، يمكن أن تنقسم الخلايا المفردة في المعلق الخلوي أحياناً لتشكل (لتكون) أجنة متعددة الخلايا . ومن هذه تتكون النباتات

الجديدة القادرة على إنتاج البذور.

تم إنجاز التكاثر بواسطةالتنسيل (Cloning) بواسطة الخلايا المفردة. حتى بعد تجارب ستيوارد ، كان هناك بعض التساؤلات حول ما إذا كانت الخلايا المفردة قادرة على التحول إلى كائن حي كامل ؛ لأن أجنة ستيوارد كانت تتكشف في وجود كثير من الخلايا في المعلق ، بالرغم من أن كل نبات أتى ظاهرياً من خلية مفردة .أجاب فاسل وهيلدبراندت (Vasil and Hildebrandt) ١٩٦٥م عن هذا التساؤل بإنتاج نباتات كاملة من خلايا معزولة مفردة . ومع ذلك ، فإن كان بعض الخلايا قادراً على التحول إلى كائن حي كامل ، فإن ذلك لا يبرهن على أن كل الخلايا لها هذه الخاصية ؛ حيث وجد باستخدام زراعة الانسجة أن كثيراً من الخلايا لا تصبح أجنة.

تتكشف حبوب اللقاح أحادية الصبغة إلى نسيج كالاس، ثم بعد ذلك إلى نبات كامل . سندرلاند (Sunderland) ١٩٧٠م ؛ سانجوان ونوريل (Sangwan and Norreel) ١٩٧٥م . في بعض الأحيان ، تحتوي خلايا هذه النباتات -بصورة عالية -على أعداد من الصبغيات ثلاثية الصبغيات وثنائية الصبغيات، مع أن بعض هذه الخلايا أحادي الصبغة . من الواضح أن الخلايا ثنائية الصبغيات ، تنشأ من التضاعف الباطني (Endoreduplication) وهو تضاعف الصبغيات في الانقسام الفتيلي ، مع نقص في الانقسام السيتوبلازمي بعد ذلك أو من الاندماج النووي .

تطورت ملاحظات ستيوارد الأصلية الى حقل أبحاث واسع إلى حد ما ، وهو حقل يتعامل مع تكون الأجنة الجسدية (الجدارية) (Somatic embryogenesis) ، التي تتشكف فيها الخلايا الجسدية (اللاتكاثرية) الأحادية الصبغات والثنائية الصبغات إلى نبات متميز من خلال المراحل الجنينية المميزة .

تحدث العملية بصورة طبيعية في كثير من الأنواع ؛ ففي بعض الأحيان، تحدث من الخلايا المرتبطة بتكشف البذور مثل خلايا الجويزة (nucellus) أو الخلايا المتعاونة ، وفي مثل هذه الحالة ، لا يتكون الجنين في البذرة من اتحاد الأمشاج . يسمى هذا الاسلوب في التكاثر التكاثر بدون تناسل (Apomixis) ،

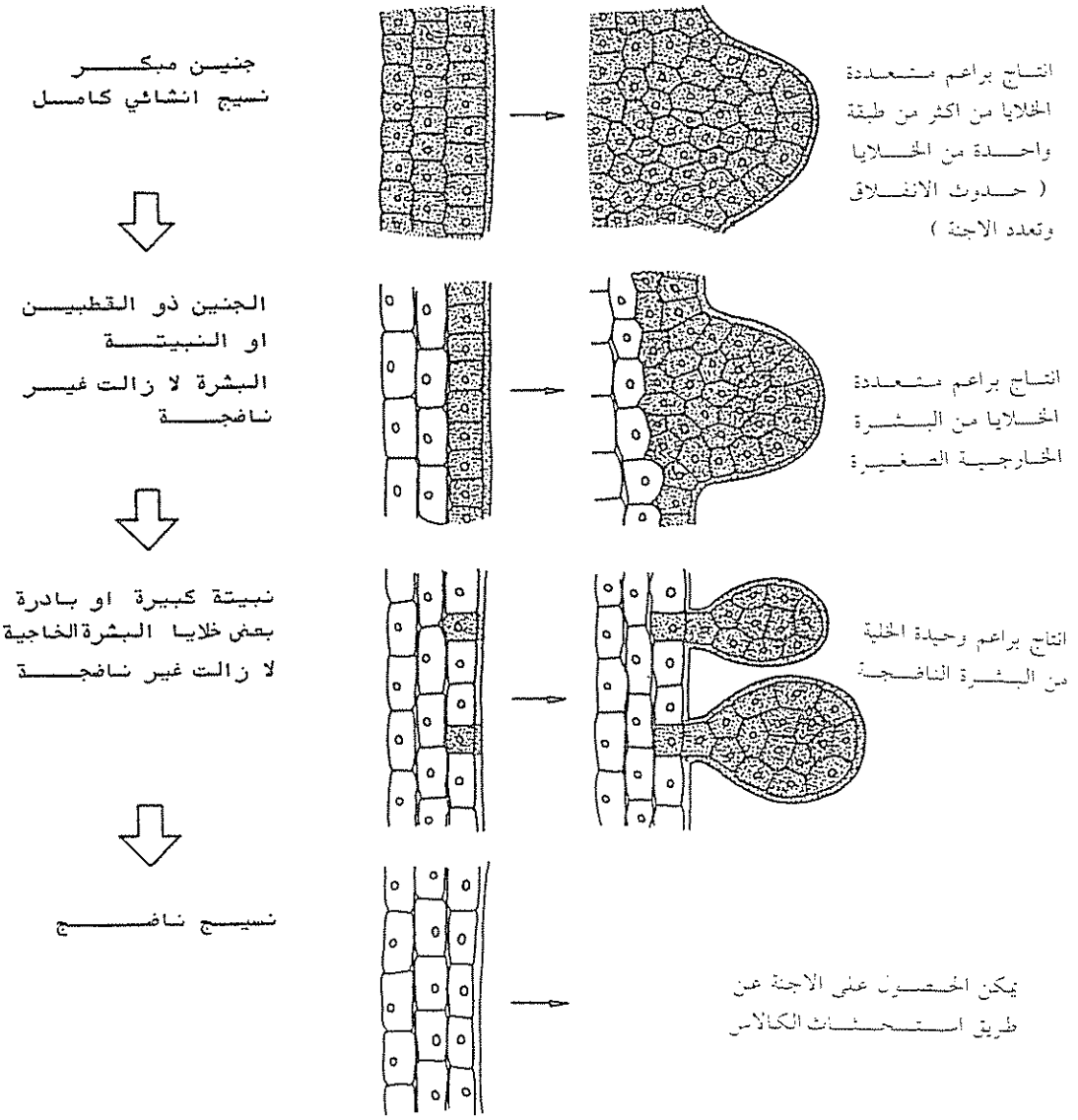
وهو شائع تماماً بين النباتات الزهرية، ويتضح فقط من خلال الدراسة المركزة؛ لأن البذور تبدو عادية . ومن الأمثلة الأخرى على الأجنة الجسدية الطبيعية النباتات الصغيرة الدقيقة التي تتكون على طول حواف ورقة البرايوثيليم (Bryothyllum) .

ما الذي تحتاج إليه الخلية أو النسيج لتكوين جنين جسدي ؟ يبدو أن هذا يعتمد -إلى حد ما -على وظيفة الخلية أو النسيج (الشكل ١-٢٩). يحدث التكوين الجنيني الجسدي بصورة أكثر سهولة في الأنسجة التي لا زالت هي نفسها جنينية إلى حد ما (ويمكن أن تقول إنها في دور الحداثة) . فمثلاً ؛ في أي جنين مبكر، يمكن أن تتعاون مجموعات كاملة من الخلايا لتكوين نسيج إنشائي جديد .

وكلما أصبح الجنين أكثر نضجاً ، تستطيع الخلايا البشرية الخارجية فقط تكوين جنين . ومع مزيد من النضج ، تستطيع خلايا البشرة المفردة وحدها أن تجتاز التكوين الجنيني . وعندما تكون الأنسجة ناضجة ، يعتبر تشكل الأجنة ممكناً بعد استحثاث الكالاس ، ومن المرجح أكثر ، إذا نتج الكالاس من أنسجة تكاثرية بما في ذلك البراعم الزهرية ، والبويضات والأنسجة الجسدية للأسدية والأجنة الناضجة أوغير الناضجة ، أو الفلقات (ويمكن التفكير فيها جميعاً على أنها في طور الحداثة) ، فضلاً عن السيقان وبراعم المجموع الخضري ، والبدائيات الورقية والبدايات الجذرية وهكذا . يوجد أيضاً أدلة ، كما اقترحها أصلاً ستيوارد، وهي أن عزل الخلية عن جيرانها (أي قطع اتصالات البلازموذرماتا) يمكن في الغالب أن تجعلها ميالة لتشكل الأجنة . ودور منظمات النمو في هذه الأحداث ليس مفهوماً فهماً جيداً حتى الآن . ومن الواضح أن الأوكسينات يمكنها استحثاث تكوين الكالاس على العديد من السيقان ، وبعض منظمات النمو الخاصة ، وعلى وجه الخصوص السيتوكينينات ، يجب في الغالب إضافتها إلى البيئة لتستحث التشكل الجنيني . إلا أنه من الواضح أيضاً أن تعرض الانسجة لهذه المعاملات يحدد أيضاً نجاحها . وهذا تفسير واضح للدور الحرج لحساسية النسيج المستهدف لمادة النمو التي سوف تتم مناقشتها في فصول أخرى .

رغم أنه لا زال هناك الكثير مما يجب أن نتعلمه حول آليات التشكل النباتي ، بصفة عامة ،والتشكل الجنيني الجسدي ،بصفة خاصة ، إلا أنه تم وسيتم

تطوير عدد من التطبيقات المهمة . وتمثل البذور الاصطناعية أحد الأمثلة الجيدة؛ إذ يمكن حفز (استحثاث) أحد النباتات المهجنة ذات الإنتاجية المرتفعة (كنبات مهجن من القمح والذرة) لكي يكون آلافاً من الأجنةالجسدية، التي ربما تُكَون من جنين غيرناضج مأخوذ من بذرة في طور النضج ، ويمكن بعد ذلك دفع هذه الأجنة لكي تصبح ساكنة . ثم تغلف بطبقات للحماية ؛ حيث تصبح جاهزة للزراعة عند الطلب .



(الشكل ١-٢٩) يوضح العلاقات المتوقعة بين أنماط البداية السطحية أومتعددة الطبقات ، وأنماط البداية وحيدة الخلية أو متعددة الخلايا في التكوين المباشر للأجنة الجسدية (الجدارية) ، عن ويليامز وماهيزواران (Williams and Maheswaran) ١٩٨٦م .

الفصل الثالث

(١-٣) بعض مبادىء التمييز

يهدف علماء الأحياء إلى فهم حقائق التشكل ،مثل تلك التي سبقت مناقشتها، عن طريق فهم ما يحدث على المستوى الخلوي وإدراك ما هي آليات التحكم المتضمنة في ذلك . يعطي (الجدول رقم ١-١) نظرة عامة على بعض المقترحات الخاصة بهذه الآليات . يجب أن يكون من الواضح تماماً عند دراسة هذا الجدول ، أن هذه الاقتراحات أو الفرضيات لا تحمل سوى علاقة مباشرة ضئيلة بالبيانات المتعلقة بالظواهر التي نوقشت . وهذا معناه انه لا توجد سوى أفكار قليلة حول كيفية التحكم في التشكل . وتوجد كمية كبيرة من المعلومات حول عمليات التشكل الوراثي ، لكن من النادر إستعمال هذه الافكار المتاحة عن آليات ضبط التشكل لمعرفة هذه الظاهرة وفهمها . ورغم ذلك ، يبقى هذا هو الهدف ، وسيكون الوصول إليه إنجازاً مكللاً بالنجاح في وقتنا الحاضر أو في أي وقت آخر.

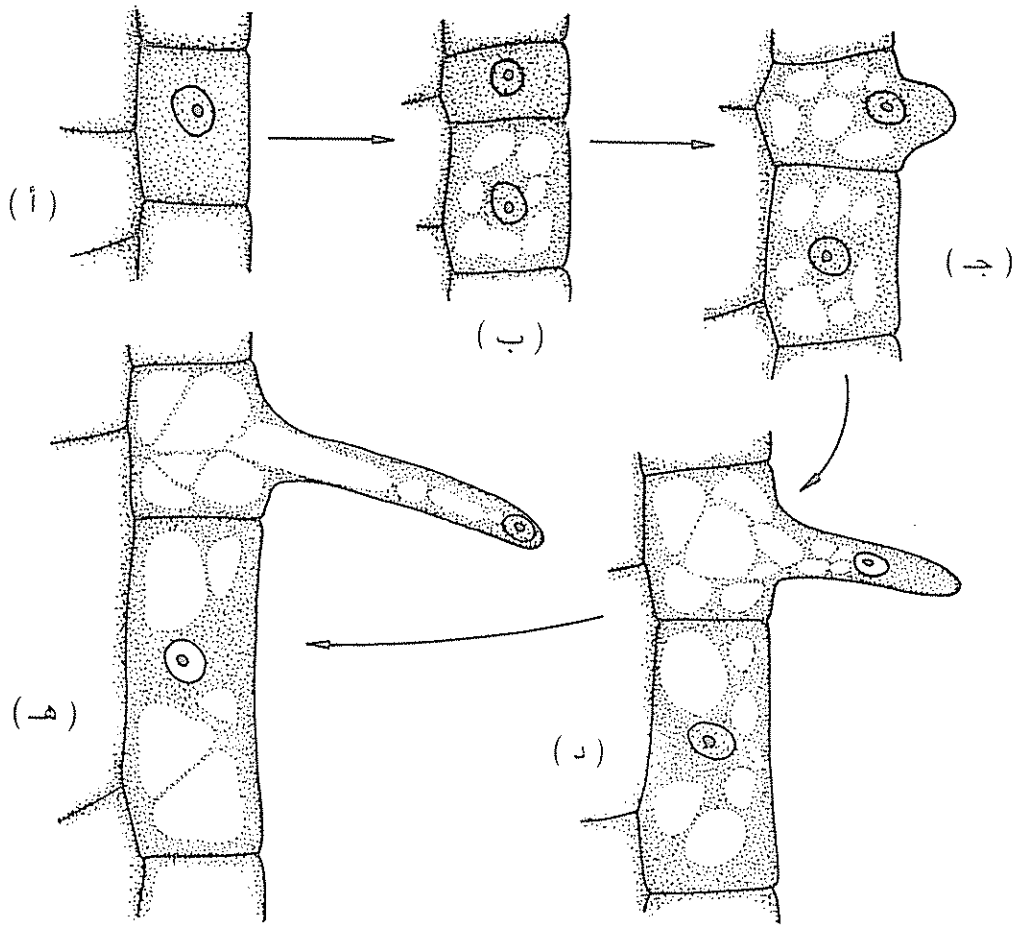
ويجب أن يكون من الواضح أيضاً ، أنه لا يمكن تحقيق مزيد من التقدم دون دراسة دقيقة لنظمات النمو النباتية .

(الجدول ١-١) يوضح بعض مبادىء التميز

المبـــــدأ	أمثلة ومناقشـــــة
١) إن كثيراً من الجزئيات الكبيرة والهياكل الأخرى، فور تخليقها بواسطة الأنزيمات، تنتظم في هياكل ثلاثية الأبعاد متوازنة تماماً عن طريق الترتيب الذاتي التلقائي	تُدخل عديدات الببتيدات بعد التخليق في طبقات معظم التراكيب توازناً من أجل بيئتها المائية، وتتجمع الريبوسومات والفينات، والفيروسات أيضاً تلقائياً من العناصر المكونة، بل إن أنواعاً معينة من الخلايا (في الإسفنجيات مثلاً) يمكن أن يعاد تجميعها بعد انحلالها .
٢) تتحكم المورثات في الأنزيمات التي يمكن أن تكونها ،الخلية لكن البيئة تحدد ما إذا كان الانزيم يعمل بفعالية أم لا .	يظهر أنزيم Nitratereductase في الجذر استجابة للنترات ، وفي الغالب تحدد درجة الحرارة نشاط الأنزيم.
٣) أحياناً ، تحدد الظروف البيئة تأثير المعلومات الوراثية وتفسيره في الأنزيمات العاملة.	إن الكرماتين (مادة وراثية) الذي يمكن الحصول عليه من القمم الإنشائية للمجموع الخضري لبادرات نبات البسلة لا يصنع الجلوبيولين (Globulin) في المعمل ،لكن الكرماتين الذي يحصل عليه من فلقات البسلة قد يعمل ذلك ، كما يحدث في النبات السليم ؛ حيث كانت الجينات اللازمة للجلوبيولين مطمورة في المجموع الخضري وليس في الفلقات .

٤) ربما يحدد وضع الخلية بالنسبة لباقي الخلايا كيفية استجابتها في التميز، فإذا كانت الخلايا الجديدة التي توجه تميزها تسمى العملية بالحث لا تجانسي (Homeogemetic induction) .	تتكون خلايا المنشىء الجديد من الخلايا القشرية المجاورة لخلايا المنشىء البدائي (Procambial) ، وتسمى العملية بإعادة التميز (Redifferentiation)، قد يكون هذا ناتجًاعن شيء معين ينطلق من الخلايا الموجودة. في بعض الحالات تعمل بعض الخلايا التي تميزت بالتوقف عن تميزها قبل أن تتميز لتصبح نوعاً جديداً من الخلايا.
٥) إذا كانت الخلية الجديدة مختلفة عن الخلايالمسببة للتغيرات تسمى العملية بالحث التجانسي (Heterogemetic induction) .	في بعض النباتات ذوات الفلقتين ، تكون شعرات الأوراق موجودة فقط فوق الحزم الوعائية ، مما يوحي بأن وجود الحزم يتحكم في تميز الخلايا الشعرية.
٦) أحياناً ، يبدو أن التميز خاضع لتأثيرات حقلية ، وفي هذه الحالة ربما يحدث التميز في الحقول المتداخلة (overlap) .	تتم المحافظة على حد أدنى للمسافة بين الشغور المتميزة على الورقة : لذلك تكون الأنماط الشغرية غير عشوائية. يمكن أن تكون منظمات النمو النباتية متضمنة في مثل تلك الحالات .

٧) عادة، يتطلب تميز الأنسجة عملاً مبدئياً لانقسام الخلايا، بعد التمايز يحدث انقسام فتيلي وسيتوبلازمي، ثم بعد ذلك يحدث التمايزفي الخلايا الوليدة،وفي الغالب،لاتكون الخليتان الوليدتان متماثلتين في الشكل الظاهر .	إن خلايا المنشىء ونفسها لا تتميز إلى خلايا خشب أو لحاء. لكن خلايا البشرة تنقسم لكي تعطي خلية واحدة كبيرة وخلية واحدة صغيرة على سطح الجذر الصغير، تعتبرالخلية الصغرى خلية شعرية (Trichoblast) وتصبح شعرة جذرية (شكل١-٣٠). هناك عمليات مماثلة متضمنة في تكوين الخلايا الحارسة ؛ الخلايا المساعدة، عناصر الانبوب الغربالي، والخلايا المرافقة. هذا ما تؤكده الملاحظات على النباتات الصغيرة المعرضة لأشعة جاما، التي لا يمكن أن يحدث فيها انقسام الخلايا بسبب المعالجة بالإشعاع ، ولا تتكون شعيرات جذرية، وشعيرات ورقية أو ثغور.عن ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م.



(الشكل ١-٣٠)

(أ) يوضح الانقسام الخلوي غير المتساوي لخلايا البشرة الخارجية الصغيرة، يسبق تكوين شعيرة جذرية وخلية البشرة الخارجية العادية .

(ب) يكون هذا الانقسام بداية خلية شعرية (Trichoblast) (الخلية الصغرى العليا) وخلية غير شعرية (الخلية الكبرى السفلى).

(جـ) ، (د) ، (هـ) تكشف الخلية الشعرية إلى شعرة جذرية . عن جينسن وساليزبري (Jensen and Salisbury) ١٩٧٢م .

المراجع العربية

الوهيبي ، محمد حمد و باصلاح ، محمد عمر ، (١٩٩٨م) .
" فسيولوجيا النبات العامة " الجزء الأول ، عمادة شؤون المكتبات ، جامعة الملك سعود ، الرياض .

References

Backe, A. 1941. Production of solutes in growing epidermal cells. Plant Physiol. 16:637-641.

Chaman, J. M. and R. Perry. 1987. A diffusion model of phyllotaxis. Ann. Bot. 60:377-389.

Cosgrove, D. J. 1985. Cell wall yield properties of growing tissue. Evaluation by in vitro stress relaxation. Plant Physiol. 78:347-356.

Erikson, R. O. and K. B. Sax. 1956. Elemental growth rate of primary root of Zea mays. Proc. Amer. Phil. Soc. 100:478-498.

Erickson, R. O. and W. K. Silk. 1980. The kinematic of plant growth. Scientific American. 242:134-151.

Heyn, A. N. J. 1931. Der Mechanismus der Zellstreckung. (The mechanism of cell elongation). Rec. Trav. Bot. Neerl. 28:113-244.

Jensen, W. A. and R. B. Park. 1967. Cell Ultrastructure. Wadsworth, Belmont, Calif.

Jensen, W. A. and F. B. Salisbury. 1972. Botany: An Ecological Approach. Wadsworth, Belmont. Calif.

Kende, H. and B. Baumgartner. 1974. Regulation of aging in flowers of Ipomipea tricolor by ethylene. Planta 116:279-289.

Kramer, P. J. 1943. Amount and duration of growth of various species of tree seedling. Plant Physiol. 18:239-251.

Ledbetter, M. C. 1965. Fine structure of the cytoplasm in relation to the plant cell wall. Journal of Agric. and Food Chem. 13:405-407.

Leopold, A. C. and P. E. Kriedemann. 1975. Plant Growth and Development. McGraw-Hill, New York.

Lockhart, J. 1965. Helical microtubular arrays in onion root hairs. Nature 305:311-313.

Morre, D. J., D. D. Jones and H. H. Mollenhauer. 1967. Gologi apparatus mediated polysaccharide secretion by outer root cap cells of Zea mays. I. Kinetics and secretory pathway. Planta (Berl.) 74:286-301.

Ray, P. M. 1972. The Living Plant. 2nd Ed. Holt, Rinehart & Winstton. New York.

Robbins, W. W., T. E. Weier and C. R. Stocking. 1974. Botany, An Introduction to Plant Biology. Wiley, New York.

Salisbury, F. B. and C. W. Ross. 1992. Plant Physiology (4th ed.). Wadsworth Publishing Company, Belemont, California.

Sangwan, R. S. and B. Norreel. 1975. Induction of plants from pollen grains of Petunia cultured in vitro. Nature 257:222-224.

Schnyder, H. and C. J. Nelson. 1988. Diurnal growth of tall fescue leaf blades. Plant Physiol. 86:1070-1076.

Silk, W. K. 1980. Growth rate patterns which produce curvature and implications for the physiology of the blue light response. Pages 643-655 in H. Senger (ed.), The Blue Light Syndrome. Springer Verlage, Berlin, Hiedelberg.

Silk, W. K. 1984. Quantitative descriptions of development. Ann. Rev. Plant Physiol. 35:479-518.

Silk, W. K. and R. O. Erickson, 1978. Kinematics of hypocotyl curvature. Am. J. Bot. 65:310-319.

Starr, C. and R. Taggart. 1981. Biology: The Unity and Diversity of Life, 2nd Ed. Wadsworth, Belmont, Calif.

Steward, F. C., M. O. Mapes and K. Mears. 1958. Growth and organized development of cultured cells. II. Organization in culture growth from freely suspended cells. Am. J. Bot. 45:705-708.

Sunderland, N. 1970. Pollen plants and their signifcance. New Scientist 47:142-144.

Troughton, J. and L. A. Donaldson. 1972. Probing Plant Structure. McGraw Hill, New York.

Tukey, H. B. 1934. Growth of embryo, seed and pericarp of the sour cherry (Prunus cerasus) in relation to season of fruit ripining. Proc. Am. Soc. of Horti. Sci. 31:125-144.

Vasil, V. and A. C. Hildebrandt. 1965. Differentiation of tobacco plant from single isolated cells in microculture. Science 150:889-892.

Whaley, W. G. 1961. Growth as a general process. Pages 71-112 in W. Ruhland (ed.), Encyclopedia of Plant Physiology. Vol. 14: Growth and Growth Substances. Springer-Verlag, Berlin, New York.

Williams, E. G. and G. Mahesearan. 1986. Somatic Embryogenesis: Factors influencing coordinated behaviour of cells as an embryogenic group. Ann. Bot. 57:443-462.

Wood, W. M. L. 1953. Thermonasty in tulip and crocus flowers. Exp. Bot. 4:65-77.

الباب الثاني

منظمات النمو النباتية (المنشطة للنمو)

مقدمة

يعتبر النمو عملية منظمة ثابتة الخطوات ، وتعد منظمات النمو النباتية عوامل مهمة جداً في إحداث فعاليات النمو، ولها دور فعّال ومهم في استجابة النباتات لعوامل البيئة الخارجية . وتحدث العوامل الخارجية في الغالب تأثيرات واضحة بإظهار التغيرات في أيض المنظمات وتوزيعها داخل الخلايا النباتية ، وتعتبر أيضاً عوامل رئيسة في تنظيم الجينات في النباتات .

عند الحديث عن منظمات النمو النباتية لا بد من التعرض لفعاليتها الحيوية ودورها في تنظيم عمليات النمو وضبطها .

في الفصل السابق ، تم استعراض النمو في النبات ، وفي هذا الفصل والفصول التي تليه ، سوف نستعرض دور منظمات النمو النباتية وعلاقتها بالنمو والتمييز. عموماً ، توجد مجموعات من منظمات النمو النباتية التي تشتمل على أربعة أوكسينات وكثير من الجبريللينيات (٨٤ جبرالينًا حتى اليوم) والعديد من السيتوكاينينات وحمض الأبسيسيك والأيثيلين وبعض المنظمات الحديثة .

يمكن تعريف منظمات النمو بأنها مركبات عضوية تتكون في المناطق الإنشائية وعند انتقالها إلى الأجزاء الأخرى من النبات تحدث أثراً فسيولوجياً (تسبب استجابة فسيولوجية) بتراكيز قليلة جداً .

إن فكرة تأثر النمو والتكشف بالمواد الكيميائية خاصة ليست فكرة جديدة؛ فمنذ حوالي ١٠٠ عام ،اقترح العالم الألماني المشهور جوليوز فون ساكس (Julius Von Sachs) أن العضو الأساسي المكون للمواد موجود النباتات ، وافترض أن مادة واحدة تسبب نمو الساق والأوراق والجذور والأزهار والثمار. ولم تعرف هذه المواد الكيميائية الخاصة آنذاك بنمو الأعضاء . وبسبب قلة

تراكيز منظمات النمو في النباتات ، لم يكتشف أول منظم نمو (وهو أندول حمض الخل) الا في الثلاثينات من القرن العشرين . خلال تلك الفترة، تم اكتشاف أندول حمص الخل من البول (urine) وتنقيته . وحيث أن أندول حمض الخل يؤدي الى الكثير من الاستجابات الفسيولوجية عندما يضاف خارجياً إلى النباتات ، اعتبره كثير من العلماء بأنه منظم نمو نباتي ، وبالفعل برهن على ذلك كثير من الابحاث التي دلت على وجوده في كثير من النباتات.

ومنذ تلك الفترة بدأ التعرف على كثير من منظمات النمو وتأثيراتها ودرست تراكيزها الداخلية ، وأصبح معروفاً أن استجابات منظم النمو تؤثر في أكثر الأجزاء ، ولكن هذه الاستجابات تعتمد على الأنواع النباتية والجزء النباتي المدروس ، ومراحل تكشفه، وتركيز المنظم ، وتفاعل هذا المنظم مع منظمات نمو أخرى ، بالإضافة إلى العديد من العوامل البيئية ؛ لذلك فمن الخطورة تعميم تأثيرات منظمات النمو النباتية على عمليات النمو والتكشف في ذلك العضو النباتي أو النسيج . ومع ذلك ، فإن فكرة جوليوز فون ساكس التي تشير إلى أن الأنسجة المختلفة تستطيع أن تظهر استجابات مختلفة للمواد الكيميائية المختلفة لا تزال مقبولة بالتأكيد .

يمكن تقسيم منظمات النمو النباتية إلى مجموعتين مختلفتين تبعاً للنشاط الفسيولوجي والتأثير الحيوي داخل الخلايا الحية والتغير الظاهري خارجياً ، وذلك كما يلي :-

أ) مجموعة منشطات النمو النباتية :

تشمل هذه المجموعة منظمات النمو الطبيعية التي تتكون من مراكز خاصة في النباتات المختلفة والصناعية التي يتم إنتاجها صناعياً وهي كما يلي :-

الأوكسينات والجبريلينيات والسيتوكاينينات .

ب) مجموعة مثبطات النمو النباتية :

يتكون أفراد هذه المجموعة أيضاً من منظمات النمو الطبيعية والصناعية ، ويمكن تقسيمها إلى :-

١) حمض الأبسيسبك.
٢) الأيثيلين.
٣) الفينولات.
٤) المثبطات الحديثة الاكتشاف .

وسوف نناقش بالتفصيل أفراد كل مجموعة من منظمات النمو من حيث الاكتشاف ، والمصدر، والتركيب الكيميائي ، ودورها الأحيائي والفسيولوجي وآلية عملها .

الفصل الأول

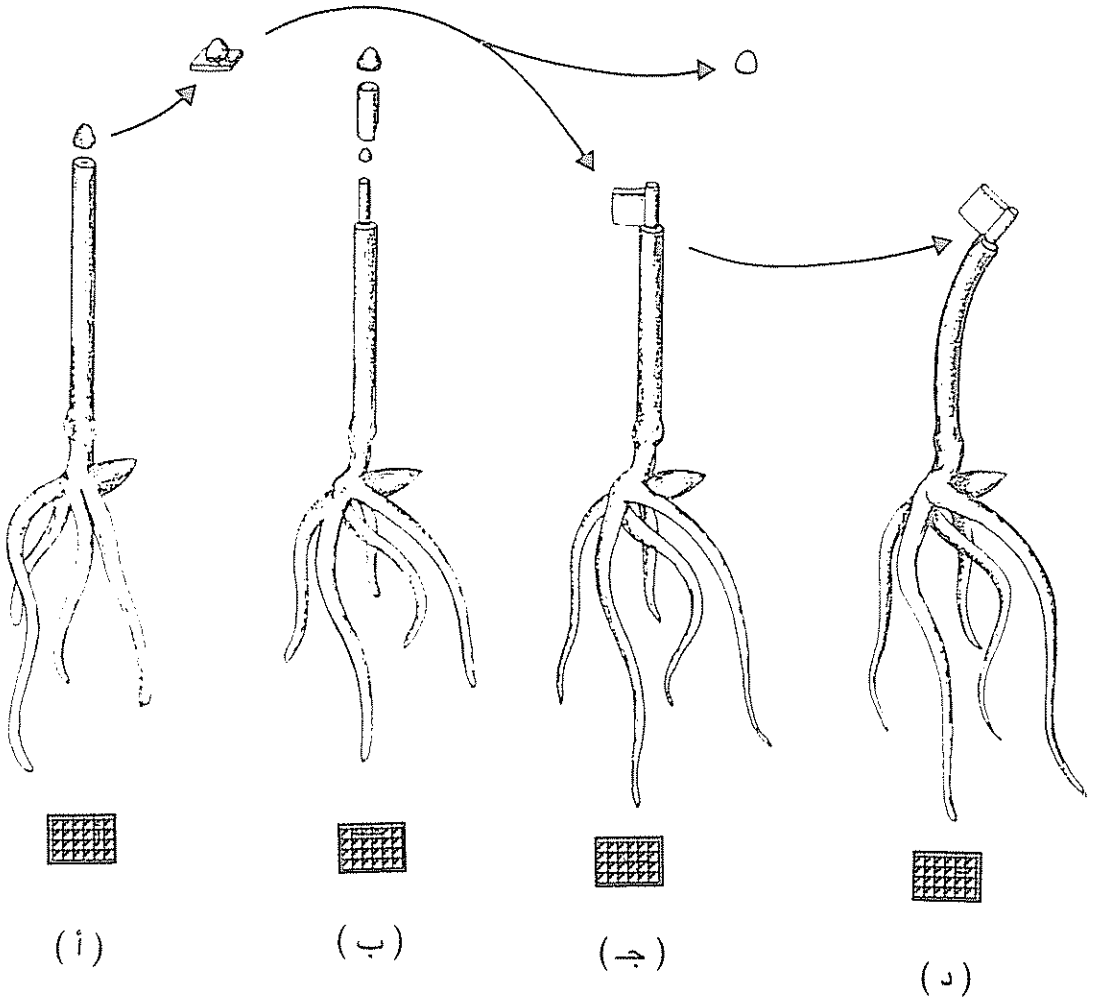
(٢-١) الأوكسينات

(٢-١-١) تاريخ الاكتشاف

كان اكتشاف الأوكسينات نتيجة تجارب على حركات النبات . ويعتبر شارلز داروِن (Charles Darwin) أول من بحث في حقل الأوكسينات واهتم بحركات النبات، خاصة الانتحاء الضوئي . وقد نشر أبحاثه في عام ١٨٨٠م في كتاب سماه " قوة الحركة في النباتات " (The power of movement in plant) الذي قاد في النهاية إلى الاكتشاف النهائي للأوكسين .

المصطلح أوكسين (Auxin) تعني باليونانية الزيادة ، وأول من استخدم هذه الكلمة هو العالم ونت (Went) عندما كان طالب دراسات عليا عام ١٩٢٦م في هولندا ، حيث اكتشف بعض المركبات غير المعروفة آنذاك ، وتتسبب في انحناء بادرات نبات الشوفان نحو الضوء ، وعرفت هذه الظاهرة بالانتحاء الضوئي .

وُجد المركب الذي تعرف عليه العالم ونت بكميات ملموسة في قمم الاغماد الورقية لبادرات نبات الشوفان ، والشكل (٢-١) يوضح وجود هذا المركب في قمم الأغماد الورقية لنبات الشوفان . يلاحظ من تجارب العالم ونت، سهولة انتشار المركب من قمة الغمد بعد قطعها إلى مكعب من الآجار، ويمكن التعرف على نشاط هذا الأوكسين بإنحناء الأغماد الورقية لبادرات الشوفان (شكل ٢-١) بسبب استحثاث الأوكسين لاستطالة الجزء من الغمد الموضوع عليه مكعب الآجار المحتوي على الاوكسين أكثر من الجزء الآخر .



(شكل ٢-١) : يوضح هذا الشكل خطوات تجربة ونت (Went) على الاغماد الورقية لنبات الشوفان .

أ) إزالة قمة الغمد، ووضعها على مكعب من الجيلاتين .

ب) بادرة اخرى ازيلت قمة غمدها ، ثم تركت لفترة من الزمن ثم ازيلت القمة الفسيولوجية الجديدة التي يعاد تكوينها أحياناً .

جـ) سحبت الورقة من داخل الغمد ، ووضع المكعب الجيلاتيني المحتوي على الأوكسين على قمة الغمد في وضع لا مركزي (جانبي) .

د) لقد انحنى الغمد في الاتجاه البعيد عن المكعب بعد نقل الأوكسين إلى داخل الغمد في جانب واحد .

كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م.

يعرف الأوكسين الذي اكتشفه ونت باسم أندول حمض الخل (IAA) (Indole acetic acid) (شكل ٢-٢) ، ولا زال بعض علماء فسيولوجيا النبات يساوون (Equate) IAA بالأوكسين. وعلى الرغم من ذلك ، فالنباتات تحتوي ثلاثة مركبات أخرى متشابهةمن حيث التركيب لمركب حمض الخل الأندولي IAA، وتسبب نفس الاستجابات التي يسببها الهرمون IAA ، واعتبرت هذه المركبات أوكسينات منظمة للنمو (شكل ٢-٢).

أحد هذه المركبات هو ٤-كلوروأندول حمض الخل ، 4-Chloro indole acetic acid (4Chloro IAA) ويوجد في كثير من بذور النباتات البقلية. والمركب الآخر هوفينيل حمض الخل (Phenyl acetic acid) (PAA) ، ويوجد في كثير من النباتات بكميات أكثر من أندول حمض الخل ، مع أنه أقل فعالية في إحداث الاستجابات من IAA. والمركب الثالث الذي تم اكتشافه حديثاً هو أندول حمض البيوتيرك (IBA) (Indole butyric acid) ، الذي كان يعتقد بأنه أوكسين صناعي فعّال ، ولكنه وجد في أوراق نبات الذرة وكثير من نباتات ذوات الفلقتين ، وربما يوجد في معظم النباتات .

أصبح المصطلح أوكسين أكثر شمولاً منذ اكتشاف العالم ونت لأندول حمض الخل (IAA) ، وذلك لاستعماله لمركبات كثيرة مشابهة في التركيب الكيميائي لأوكسين (IAA) وتعطي نفس الاستجابات . وعلى الرغم من ذلك ، وبدون تعريف دقيق للأوكسين ، لا بد من التأكيد والتدقيق على أي مركب عرف بأنه أوكسين يشبه مركب أندول حمض الخل (IAA) بأن به مجموعة كربوكسيلية متصلة بذرة كربون تحتوي مجموعة ($-CH_2-$) التي بدورها تتّصل بحلقة عطرية (حلقة البنزين).

وتعتبر الأوكسينات أول نوع من منظمات النمو النباتية المكتشفة. ومن الصعب وضع توضيح شامل وخاص للأوكسينات . وقد عرفت لجنة علماء فيسيولوجيا النبات في عام ١٩٥٤م ، أن " الأوكسين " إصطلاح نوعي للمركبات التي تتصف بمقدرتها على إحداث الاستطالة في خلايا الساق . وأكدو أن الأوكسينات تشبه أندول -٣-حمض الخل (IAA) (Indole-3- acetic acid) وأن هذه الأوكسينات -بجانب احداثها للاستطالة -تؤثر في عمليات أخرى.

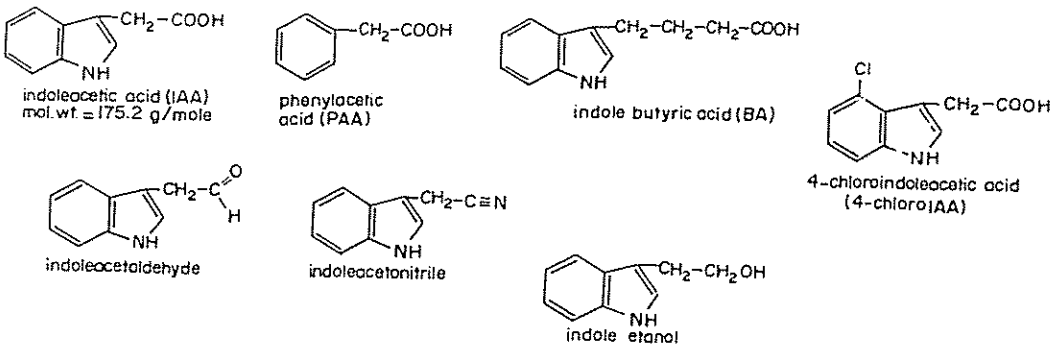
أوضح ثيمان (Thimann) ١٩٦٩م أن " الأوكسينات " تعتبر مواد عضوية تعمل بتراكيز قليلة جداً على تنشيط النمو (توسع الخلايا) في اتجاه المحور الطولي ؛ عندما تضاف إلى سيقان النباتات الخالية من مستحثات النمو الموروثة ؛ كما أن لهذه المركبات المقدرة في تثبيط استطالة الجذور اذا استخدمت بتراكيز عالية . عن مور (Moore) ١٩٦٩م.

(٢-١-٢) خصائص الأوكسينات ومميزاتها

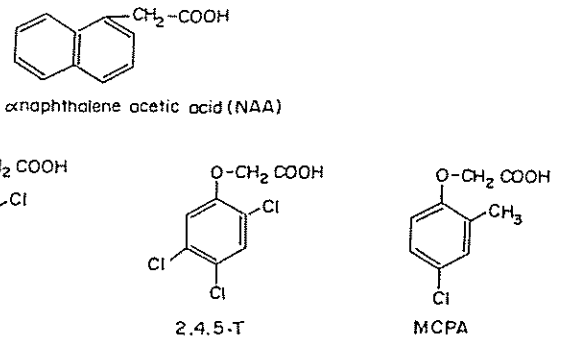
عرفت بعض المعلومات البسيطة جداً عن خصائص نقل كل من هرمونات IAA و 4-chloro IAA و PAA وIBA ومميزاتها وكذلك حول فعاليتها كمنظمات نمو نباتية . ولقد اضيفت ثلاثة مركبات إلى المركبات السابقة، حيث إنها قد وجدت في العديد من النباتات، ولها نشاط مثل نشاط الأوكسين ، و يمكن تأكسدها بسهولة في الخلية إلى أندول حمض الخل، وربما تصبح هذه المركبات فعّالة بعد حدوث عملية التحول . ولا تعتبر هذه المركبات أوكسينات ، ولكنها من مولدات الأوكسين. والمركبات الثلاثة هي أندول اسيتاألدهيد (Indole acetaldehyde) ، وأندول اسيتونيترايل (Indole acetonitrile) وأندول إيثانول (Indole ethanol) (شكل ٢-٢) ، وكل واحد من هذه المركبات ذو شكل تركيبي مشابه لأندول حمض الخل (IAA) ، لكنه يفتقر إلى المجموعة الكربوكسيلية .

يتم بناء مركبات معينة كيميائياً فقط ، ولها كثير من الاستجابات الفسيولوجية التي تشابهة إستجابة (IAA) ، وتعتبر بصفة عامة من الاوكسينات، وهي كثيرة ومتعددة ومن أفضلها: نفثالين حمض الخل (NAA) (Naphthalene acetic acid) ، و ٢ ، ٤ ثنائي كلورو فينوكسي حمض الخل (2,4-dichlorophenoxy acetic acid) ورمزه (2,4 - D) ، و ٢-ميثايل ٤-كلوروفينوكسي حمض الخل (2-methyl- 4-chlorophenoxy acetic acid) ورمزه (MCPA) ، (شكل ٢-٢) ، ونظراً إلى عدم بناء هذه المركبات بواسطة النباتات فهي لا تصنف كهرمونات ، وإنما تصنف كمنظمات نمو نباتية ، وهناك أيضاً الكثير من المركبات التي يمكن ادراجها تحت هذا التصنيف .

أ- أكسينات ومولدات أوكسين طبيعية .



ب - أوكسينات مصنعة كيميائياً .



(الشكل ٢-٢) :

أ) يوضح التركيب الكيميائي لبعض المركبات الموجودة طبيعياً ولها نشاط مثل نشاط الأوكسين .

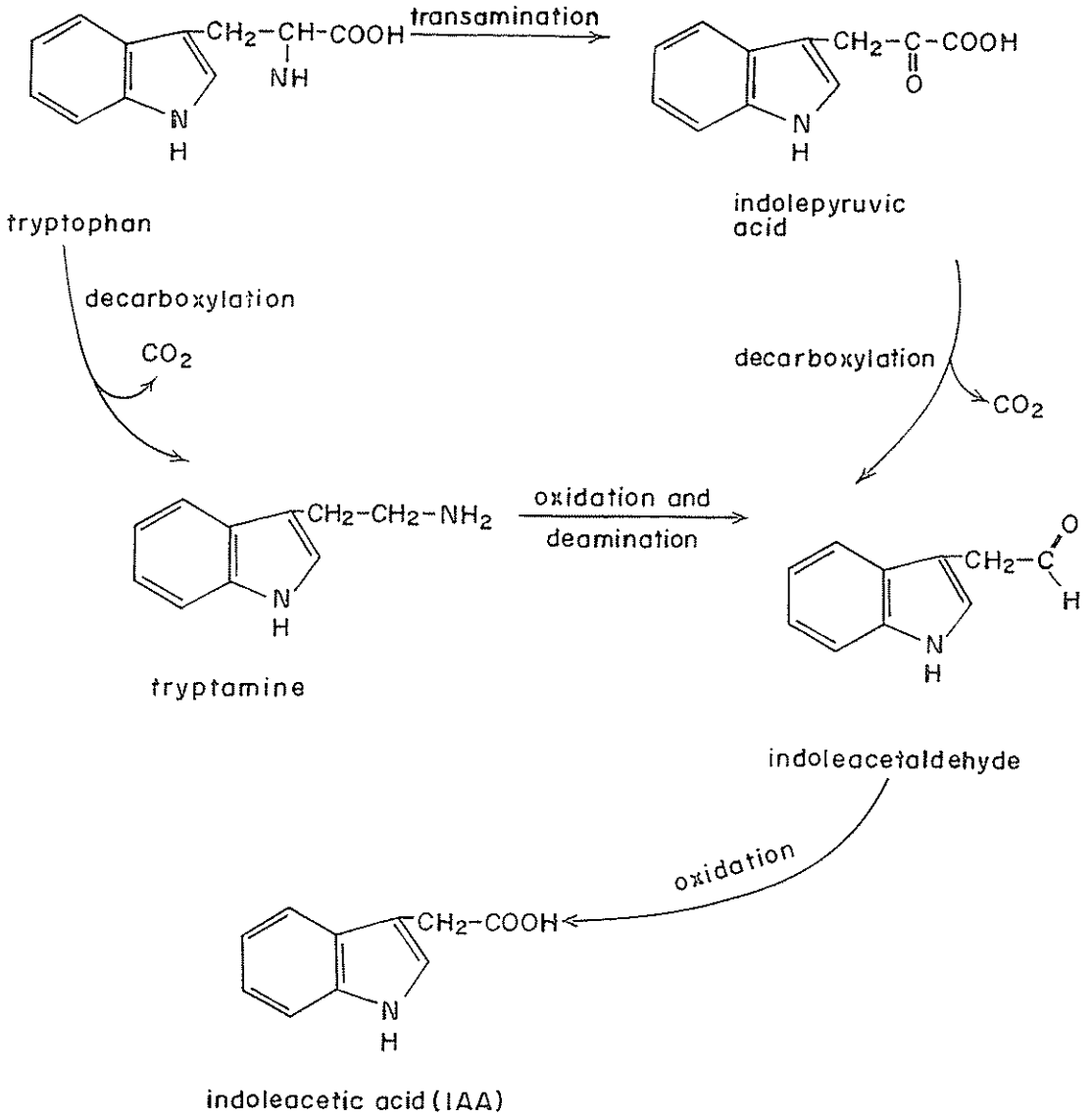
ب) يوضح التركيب الكيميائي للمركبات الأخرى المصنعة كيميائياً فقط. كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م.

(٢-١-٣) المصادر الطبيعية للأوكسينات

يبنى أندول -٣- حمض الخل (IAA) في كثير من أنواع النباتية البذرية واللابذرية بالإضافة الى كثير من البكتيريا والفطريات والأشنات . وتعتبر المناطق الإنشائية مثل قم السوق، والجذور، والأوراق الصغيرة أماكن لبناء الأوكسينات . وأشار كثير من الأبحاث إلى وجود مواد أخرى في النباتات بالإضافة إلى IAA تُظهر مقدرة مشابهة لنشاط النمو عند إجراء التقدير الحيوي للأوكسين . بعض هذه المواد مشابه بوضوح جداً لـ IAA ، ويعتقد كثير من العلماء أنها تمثل مصادر أخرى أو منشئآت للـ IAA وتعتبر فعالة ولها دور في ضبط النمو . ويلكنز (Wilkins) ١٩٦٩م .

(٢-١-٤) بناء أندول حمض الخل وهدمه :

يشبه أندول حمض الخل (IAA) -كيميائياً -الحمض الأميني التربتوفان (مع أنه موجود بتراكيز ضئيلة جداً تقدر بأكثر من ١٠٠٠ مرة في التخفيف) ، ومن المحتمل انه يبنى منه . ويُبنى IAA عن طريق أليتين (شكل ٢-٣) ، وتشمل كلتاهما حذف مجموعة الحمض الأميني والمجموعة الكربوكسيلية النهائية من السلسلة النهائية للترتبوفان. وربما يعتبر أفضل مسار لعملية البناء في معظم الأنواع النباتية هو طريق نقل المجموعة الأمينية إلى مركب حمض ألفا كيتو (Keto acid - «) وذلك عن طريق تفاعلات حذف المجموعة الأمينية لتكوين مركب أندول حمض البيروفيك ، ثم بعد ذلك تحدث إزالة للمجموعة الكربوكسيلية لمركب أندول بيروفيت لتكوين أندول أسيتالدهيد ، وأخيراً ، يتأكسد أندول اسيتالدهيد الى أندول حمض الخل (IAA) . وتعتبر الأنزيمات الضرورية لعملية تحويل الحمض الأميني التريبتوفان إلى أندول حمض الخل (IAA) نشطة جداً في الانسجة الفتية ، مثل المناطق الإنشائية القمية للمجموع الخضري ، والأوراق والثمار النامية. إن محتوى الأوكسين في هذه الأنسجة عال جداً ؛ مما يشير إلى بناء هذا الهرمون (IAA) فيها . تبدأ الآلية الثانية بنزع مجموعة الكربوكسيل من التربتوفان ليتكون التربتامين، ثم نزع مجموعة الأمين من التربتامين لتكوين أندول أستالدهيد الذي يتأكسد إلى اندول حمض الخليك (IAA) ،ويلاحظ من ذلك أن أندول أستالدهيد هو الناتج الوسطي لكلتا الآليتين.



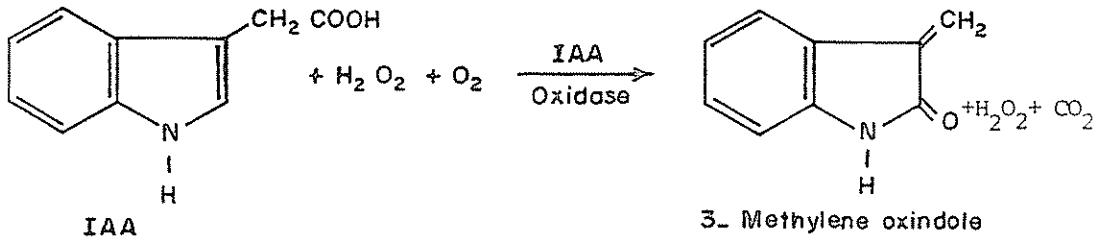
(شكل ٢-٣) :

يوضح الآليات المحتملة لبناء أندول حمض الخل (IAA) في الأنسجة النباتية .

كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م.

بصفة عامة، تستطيع النباتات تحرير الهرمون (IAA) من المركبات المرتبطة به بواسطة أنزيمات التحلل المائي ، مما يدل على أن هذه المركبات المتحدة خُزنت على شكل الهرمون (IAA) . وتعتبر هذه الأشكال مهمة في بادرات نباتات الحبوب ، حيث إن هرمون (IAA) يستطيع أن ينتقل بسهولة -خاصة من سويداء الحبة- عبر نسيج الخشب إلى قمم الأغماد الورقية والأوراق الصغيرة .

يوجد مساران لهدم أندول حمض الخل (IAA) : المسار الأول هو عملية الأكسدة بالأكسجين (O_2) وفقد المجموعة الكربوكسيلية بإطلاق ثاني اكسيد الكربون (CO_2). والنواتج النهائية لهذه الطريقة متغيرة ، ولكن مركب ٣-ميثيلين أوكسي أندول (3-methylene oxindole) يعتبر عادة المركب الأساسي ويسمى الأنزيم الذي يساعد على إتمام هذا التفاعل بأنزيم أندول حمض الخل أوكسيديز (IAA-oxidase) .



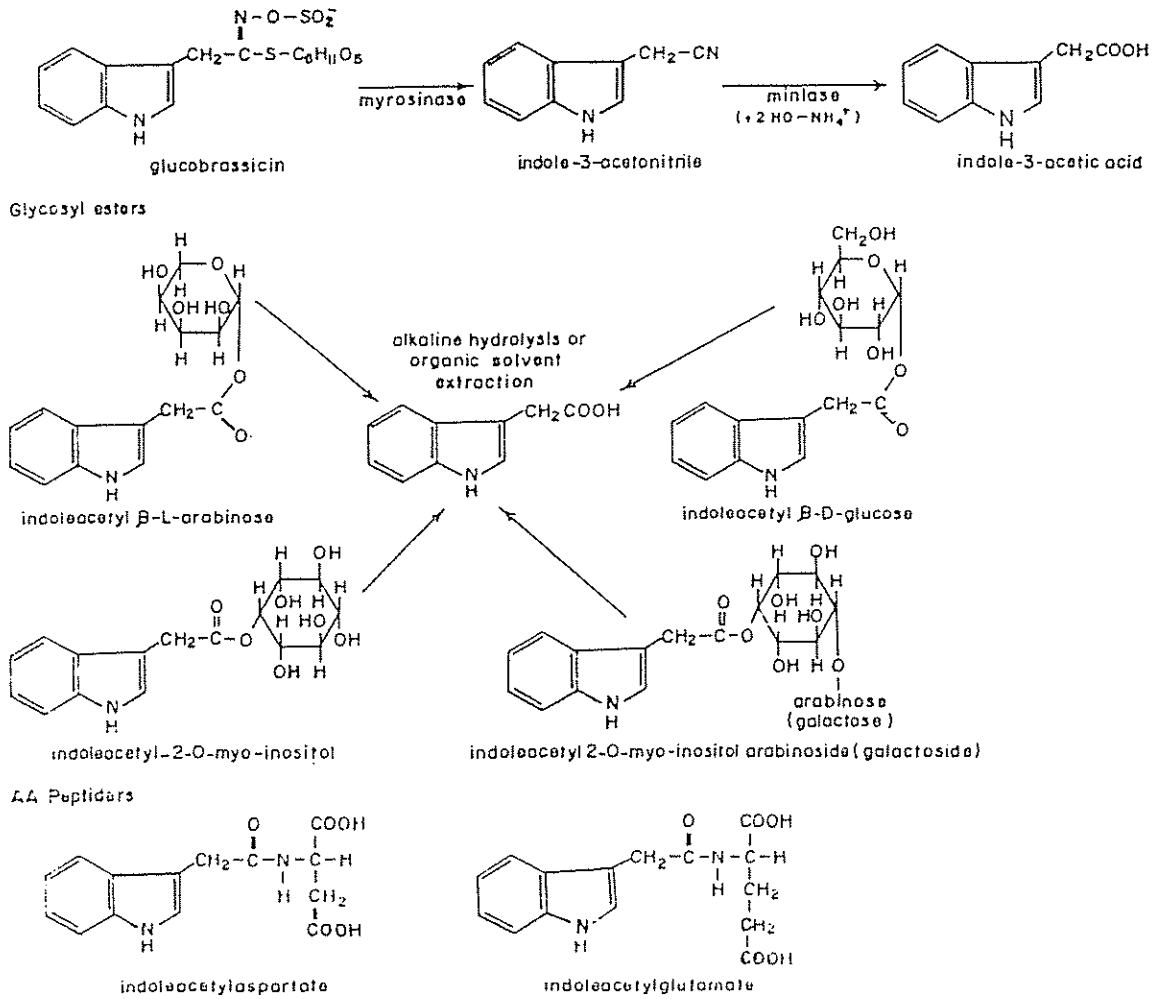
يوجد العديد من أنزيمات IAA أكسيديز أيزوزايم (IAA-oxidase isozymes)،كلها-تقريباً-لها نشاط مماثل لأنزيم البيروكسيديز؛ فعلى سبيل المثال ، أوضحت الدراسات التي أجريت على نبات الكمثرى ونبات الفجل (Horneradish) وجود أكثر من ٢٠ أنزيماً من أنزيمات البيروكسيديز أيزوزايم وجميعها ذات نشاط أنزيمي يماثل أنزيم IAA أوكسيديز.

تتميز الأوكسينات المصنعة بأنها لا تهدم بواسطة الأنزيمات المؤكسدة (Oxidases) ، وبذلك فإن هذه الأوكسينات تبقى في النباتات مدة أطول بالمقارنة بتلك الأوكسينات الطبيعية . أما الأوكسينات المرتبطة (Conjugated auxins) فهي الأخرى تستطيع مقاومة أنزيمات أندول حمض الخل أوكسيديز (IAA Oxidases) .

المسار الثاني ، لهدم أندول حمض الخل (IAA)، عرف حديثاً في نباتات ذات الفلقتين والفلقة الواحدة . وفي هذا المسار لا تحذف المجموعة الكربوكسيلية لمركب أندول حمض الخل (IAA) ، ولكن تتأكسد الحلقة غير المتجانسة (حقلة البيرول) لتكون أوكسي أندول -٣- حمض الخل (Oxindole-3-acetic acid). إضافة إلى ذلك ، وجد في كثير من الأجناس مركب آخر هو ثنائي أوكسي أندول -٣-حمض الخل (Di-oxindole-3- acetic acid) ، وكلا المركبين تتم اكسدتهما عند ذرة الكربون رقم (٢) و(٣) من الحلقة غير المتجانسة . ولا زالت تفاصيل الهدم عبر هذا المسار غير معروفة تماماً ، ولكن ربما يبرهن على أن هذا المسار أكثر أهمية من المسار الأول (الهدم بواسطة IAA أوكسيديز).

(٢-١-٥) الأوكسين الحر والمقيد

يوجد الأوكسين الطبيعي أندول -٣- حمض الخل (IAA) بأشكال كيميائية كثيرة في الأنسجة النباتية ويستعمل رأساً في النمو حالما يتكون . ويعتبر الاوكسين الحر ، الأوكسين القابل للانتشار الذي يمكن استخلاصه بالمذيبات العضوية [مثل المعاملة بالداي إيثيل إيثر (Diethyl ether) لمدة ساعتين عند درجة الصفر المئوي في الظلام] : بينما يعد الأوكسين المقيد المرتبط مع مكونات الخلية ، الأوكسين الذي يتحرر من الأنسجة عندما يتعرض للانزيمات أو للتحلل المائي أو للتجزئة . يوجد الأوكسين المقيد بأشكال كيميائية مختلفة ، وتختلف هذه باختلاف الأنواع (شكل ٢-٤) . وبصورة عامة ، تعتبر الأوكسينات المقيدة مركبات خازنة ، يتحرر منها أندول-٣- حمض الخل (IAA) أو مركبات غيرسامة ، تتكون عادة من IAA الزائد أو من المستويات العالية من الأوكسينات الصناعية ، وهي غير نشيطة: ومن الأمثلة عليها أسترات أوكسين جلايكوسيل (Auxin glycosyl esters) الذي ينتشر في البذور وأعضاء التخزين، ويتحرر منه IAA بفعل الانزيمات. ويعد مركب جليكوبراسيسين (Glucobrassicin) شكلاً مقيداً من الأوكسينات يوجد في بعض أنواع العائلة الصليبية (Crucifierae) أو الخردلية (Brassicaceae) (شكل ٢-٤).وتعتبرالأوكسينات الببتيدية (Auxin Peptides) مثل أندول أستيل حامض الأسبارتك (Indole acetyl asparatic acid) من النواتج التي تعمل ضد التسمم، ويتكون بصورة عكسية لحماية الأنسجة من تراكم الأوكسين الفائض .



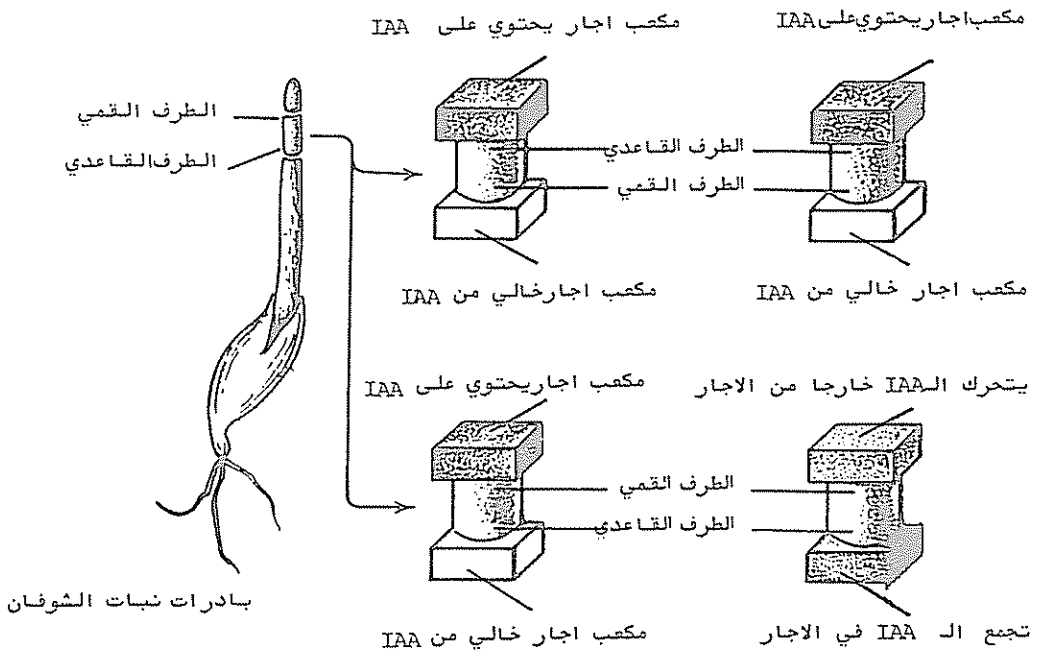
(الشكل ٢-٤) :

يوضح هذا الشكل بعض أنواع الأوكسين المقيد ، كما أورده مور (Moore) ١٩٧٩م .

(٢-١-٦) نقل الأوكسين

إن الشيء المدهش حول مقدرة أندول حمض الخل (IAA)، بالعمل كمنظم، نمو هي طريقة انتقاله من عضو أو نسيج إلى عضو أو نسيج آخر، وهذا على النقيض من حركة (انتقال) السكريات والأيونات وبعض المحاليل المعينة الأخرى، حيث إن IAA لا ينتقل عادة عبر الأنابيب الغربالية في نسيج اللحاء، أو عبر نسيج الخشب، ولكن يتم نقله عبر الخلايا البرنشيمية الملاصقة للحزم الوعائية (نسيج اللحاء والخشب). ينقل هرمون أندول حمض الخل (IAA) في الانابيب الغربالية إذا وضعت كمية كافية منه على سطح ورقة كاملة النمو لها المقدرة على نقل السكريات إلى مناطق أخرى تحتاج اليها، ولكن نقله العادي في السوق والاعناق يكون من الأوراق الصغيرة ، ثم بعد ذلك ينتقل إلى أسفل النبات على طول الحزم الوعائية . كما أن أندول حمض الخل (IAA) المصنع يتحرك مثل نظيره الطبيعي (IAA) عند رش النباتات خارجياً . لهذا النقل خصائص مختلفة عن النقل اللحائي ؛ حيث يلاحظ أولاً ، أنه بطيء ومعدله يقارب ١سم/الساعة في كلٍ من الجذور والسيقان ، ولكن هذا المعدل يعتبر أسرع بـ ١٠ مرات من معدل الانتشار. وثانياً ، أن الأوكسين له خاصية النقل القطبي (Polar)، ويحدث هذا دائماً في السوق في الاتجاه القاعدي (Basipetal) (يتجه الأكسين إلى أسفل النبات)، آخذين في الاعتبار وضع النبات حتى ولو قلب وضعه رأساً على عقب. أيضاً يتم النقل في الجذور قطبياً ، ولكن في الاتجاه القمي (Acropetal) أي (في اتجاه قمة النبات). وثالثاً ، يتطلب انتقال الأوكسين طاقة أيضية ، ويتضح ذلك من استعمال مثبطات ATP ونقص كمية الأكسجين . توجد مثبطات للنقل القطبي مثل ٢ر٣ر٥ ثلاثي أيودو حمض البنزويك (2,3,5-Tri-iodobenzoic acid) (TIBA) ، والفا-نفثايل حمض الثالاميك (α -naphthylthalamic acid) (NPA)) ، وهذه المركبات تعيق نقل الاوكسين ولكنها لا تؤثر في الطاقة الأيضية ،ولها تأثير مثبط للنقل القطبي للأوكسين (IAA) عند معاملة أجزاء من النبات أو النبات السليم بها، إلا أن الأيضيات المفسفرة لا تتأثر. تسمى هذه المركبات بمضادات الأوكسينات (Anti-auxins) .

أوضح ونت (Went) ١٩٢٨م ، أن حركة الأوكسين الداخلي في المقاطع المفصولة من أغماد الشوفان مستقطبة سفلياً بصورة سائدة من القمة إلى القاعدة . وأن هذه الحركة المستقطبة تتوقف إذا قطعت قطعة صغيرة تحت القمة النامية، ثم قلب وضعها بين القمة والجزء القاعدي (شكل ٢-٥)، ويمكن لحركة الأوكسين أن تستمر إذا أعيد الجزء المقطوع إلى وضعه الطبيعي (شكل ٢-٥). وأشار كثير من الابحاث إلى أن الحركة السفلية القطبية تحدث ليس في قطع أغماد الرويشات أو سيقان نبات الكوليس (النجرة) (Coleus) الخالية من النسيج الوعائي فحسب ، ولكنها تحدث أيضاً في عروق الأوراق ، مما يدل على أن كلاً من الانسجة الوعائية والبرنشيمية قادرة على النقل القطبي . عن ويلكنز (Wilkins) ١٩٦٩م . ويتضح من هذا أن حركة الأوكسين الجانبية قليلة .



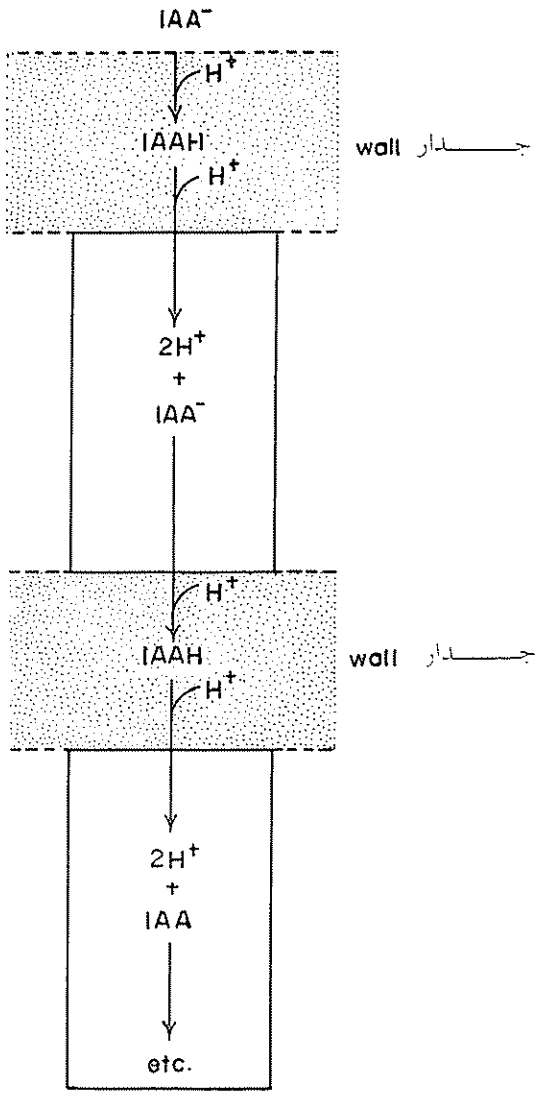
(الشكل ٢-٥) :

يوضح هذا الشكل تجربة ونت (Went) التي تدل على حدوث الانتقال القطبي للأوكسين الداخلي في المقاطع المفصولة من أغماد بادرات نبات الشوفان كما أورده ويلكنز (Wilkins) ١٩٦٩م .

(٢-١-٧) طريقة النقل القطبي للأوكسينات

ان آلية انتقال الأوكسينات كانت مدار نقاش ، فبعض الفرضيات الاكثر شيوعاً تشير إلى أن في البداية (المرحلة الأولى) تستخدم الخلايا أنزيمات الطاقة؛ مثل أنزيم ATPases لضخ بروتون (H^+) من داخل الخلية إلى الجدار الخلوي مما يؤدي إلى انخفاض الرقم الهيدروجيني للجدار الخلوي (يصبح الرقم الهيدروجيني في الجدار حوالي ٥) وهذا يجعل المجموعة الكربوكسيلية لهرمون أندول حمض الخل (IAA) اقل انفصالاً بالمقارنة بوجود الأوكسين في داخل الخلية، حيث الرقم الهيدروجيني مرتفع نوعاً ما ويتراوح من (٧-٥ر٧) . بعد ذلك يتحرك الأوكسين غير المشحون (ليس به شحنة كهربائية) من الجدار الخلوي إلى داخل الخلية عن طريق النقل المرافق (Co-transport) مع البروتون (H^+) .في الواقع، أشارت الدراسات التي أستخدمت فيها أوعية أو حويصلات مفصولة من الغشاء البلازمي، إلى أن عملية النقل المرافق تشتمل على امتصاص بروتون واحد (H^+) لكل جزء من أندول حمض الخل (IAA) .

يتسبب الرقم الهيدروجيني العالي في داخل الخلية إلى انفصال المجموعة الكربوكسيلية لهرمون الأوكسين وكسبها؛ أي حصولها على شحنة سالبة، وحالما يتراكم تركيز الأوكسين المشحون بشحنة سالبة على مجموعته الكربوكسيلية داخل الخلية يصبح سهل النقل إلى الخارج من الناحية الديناميكية الحرارية ، علاوة على أن النقل القطبي خلال العضو يتطلب خروج الأوكسين فقط من الطرف القاعدي للخلية المقابل للطرف الذي دخل منه. هذا الخروج المفضل من الطرف القاعدي ، يفترض بأن بعض الحامل في منطقة الغشاء تنقل أوكسيناً مشحوناً إلى الخارج في اتجاه الجدار الخلوي ، بينما ينتج عن نخفاض الرقم الهيدروجيني مرة أخرى هرمون الأوكسين غير المشحون . وفرضية الأزموزية الكيميائية (Chemiosmotic) لنقل هرمون (IAA) موضحة في (الشكل ٢-٦).



(الشكل ٢-٦) :

يوضح الرسم التخطيطي لنموذج الآزموزية الكيميائية، وذلك لشرح النقل القطبي لهرمون (IAA) في الخلايا الحية . يضخ بروتون بواسطة المركب الناقل للطاقة (ATP) في الغشاء الخلوي (غير واضح هنا) لخفض قيمة الرقم الهيدروجيني للجدار الخلوي عن تلك القيمة داخل الخلية، ثم يتبع ذلك خروج اثنين من المستقبلات البروتينية لهرمون (IAA) (غير موضحين في الشكل)، ومستقبل واحد ينقل الهرمون ذا البروتين IAA (مركب IAA به المجموعة الكربوكسيلية غير منفصلة) إلى قمة الخلية بواسطة النقل المرافق مع البروتونات (Protons) ضد ممال (منحدر) تدرج الطاقة ، والمستقبل الآخر في الطرف النهائي من الخلية ينقل هرمون IAA إلى خارج الخلية .كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

أوضحت فرضيات النقل القطبي ، أن نقل الأوكسينات المشحونة يتم خارجياً عند نهاية قواعد الخلايا ، لأن مثل هذا النوع من عمليات النقل يتطلب خلايا مستقطبة لحدوث عملية الامتصاص من جانب والإفراز من الجانب الآخر. إن الدلائل المباشرة على أهمية الأماكن المستقطبة لنقل الأوكسين عند النهايات القاعدية لخلايا سوق نبات البسلة قد تم الحصول عليها من تجارب كلاً من ، جاكوبز وجلبرت (Jacobs & Gilbert) ١٩٨٣م ، حيث يتضح من أبحاثهما أن هذا النوع من النقل القطبي يوقف باستعمال نفثايل حمض الثالاميك (NPA)، الذي يفسر كيفية منع مضادات الأوكسين للنقل القطبي القاعدي للأوكسين ، هذا بالإضافة إلى أن ٢-٣-٥ ثلاثي أيودو حمض البنزويك (TIBA) هو الآخر يوقف النقل القطبي القاعدي للأوكسين في نفس المناطق.

لا زال النقل القطبي للأوكسينات يحتاج إلى دراسة أكثر لمعرفة آليته ، ولكن بالتأكيد فإن النقل القطبي يحدث إلى أسفل الساق من الأوراق الصغيرة أو الخلايا الإنشائية لقمة المجموع الخضري.

لقد قام جاكوبز وروبيري (Jacobs and Rubery) ١٩٨٨م بضبط هذه المشكلة الشيقة، إذ حصلا على بعض المركبات الفلافونويدية المعينة (Flavonoids) و بكميات كبيرة في الخلايا النباتية ، وبالأخص مركبات مثل كيورسيتين (Quercetin) وأبيجينين (Apigenin) وكيمبفيرول (Kaempferol) كمثبطات قوية للنقل القطبي القاعدي الذي يتسبب في خروج الأوكسين من الخلايا ، وربما تعمل مثل هذه المركبات جزئياً لضبط نظام النقل الأوكسيني . إن هذا النقل قد يكون مهماً لتنظيم بعض العمليات، كما يحدث في تجديد نشاط المنشىء الوعائي (الكامبيوم) في النباتات الخشبية في بداية فصل الربيع، أو بتمييز الخشب واللحاء عند قواعد الأوراق، أو نمو خلايا الساق وربما تثبيط تكشف البراعم الجانبية . إن النقل الذي يحدث مباشرة إلى خلايا الأغماد الورقية الموضوع فوقها مكعب الأجار وبه الأوكسين كما في (الشكل ٢-١) ، ينتج عنه الاستطالة، ويتسبب كذلك في عملية الانحناء الموضحة في الشكل .

(٢-١-٨) استخلاص الأوكسينات وتقديرها

السؤال الذي يطرح نفسه باستمرار هو ما إذا كان منظم النمو يساعد على ضبط العمليات الفسيولوجية في الخلية من عدمه . في معظم الحالات ، يوجد شك في ضبط هذه العمليات لأن إضافة منظم النمو (والأوكسين الصناعي) خارجياً بتراكيز بسيطة ، يستحث العمليات الفسيولوجية. والمطلوب تقديره داخل الخلايا، يتطلب استخلاص منظم النمو من النسيج النباتي، ومن ثم نستطيع أن نعزو هذا التركيز إلى الاستجابة الفسيولوجية . والملاحظ، علاوة على ذلك ، أن هذه الفرضية في مثل هذه الدراسة ما هي -في الحقيقة- إلا استجابة محدودة للزيادة في تركيز منظم النمو الداخلي (Endogenous) الموجود أساساً في الخلية كتلك الواردة في بحوث كل من ياكوتا ومساعديه (Yakota et al.).١٩٨٠م و برنر (Brenner) ١٩٨١م و مورجان ودورهام (Morgan and Druham) ١٩٨٣م وهورقان (Horgan) ١٩٨٧م.

إن مستويات (تراكيز) منظمات النمو النباتية صعبة القياس والتقدير، ولا تزال طريقة أو طرق تقدير منظمات النمو في مراحلها الابتدائية. فمن أجل قياس منظمات النمو وتقديرها، لا بد من استخدام طريقة ليست حساسة جداً فحسب ، ولكن يجب أن تكون متخصصة . لتلافي حدوث تعارض مع بعض المكونات الخلوية الأخرى . ولتذليل صعاب هذه المشكلة، لا بد من تعاون علماء الفسيولوجي وعلماء البساتين والزراعة والكيمياءو الكيمياء الحيوية.

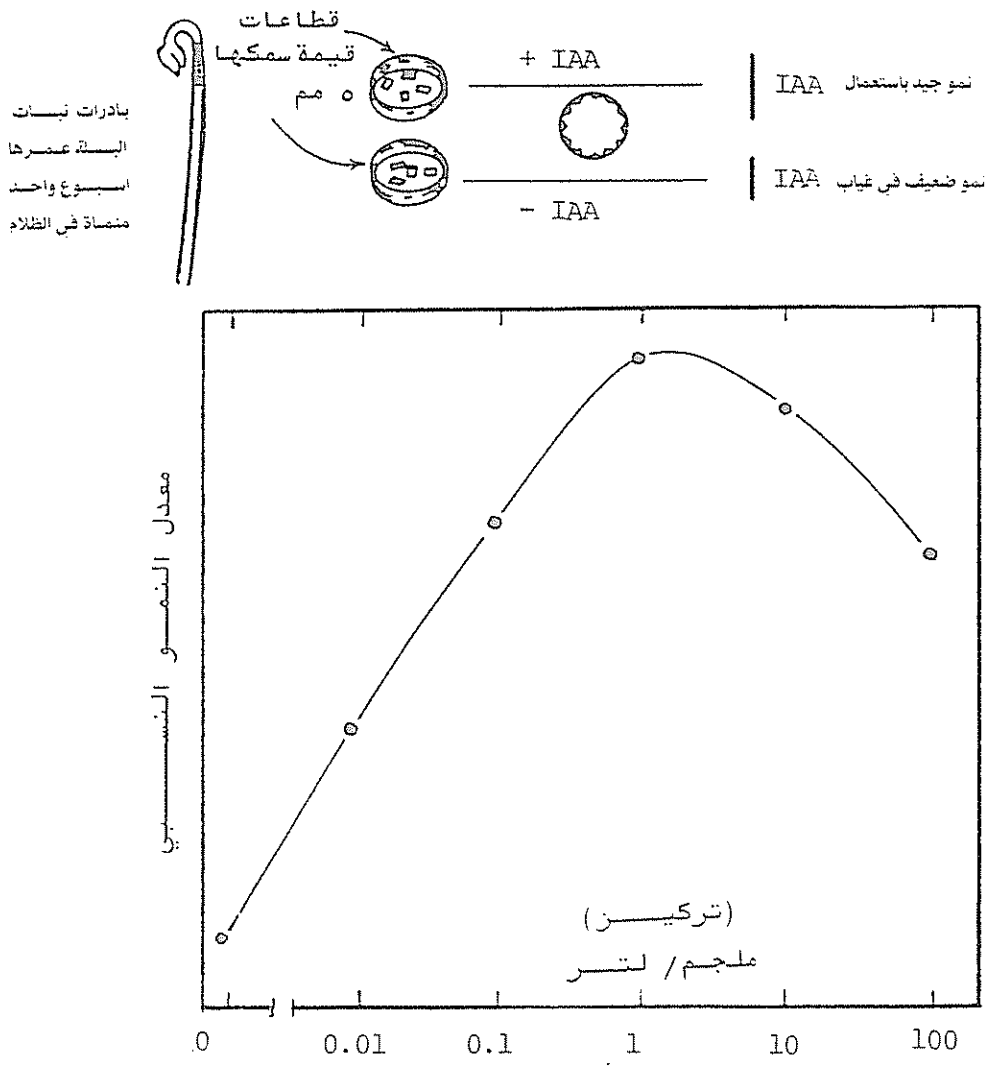
يعتمد نجاح البحث عن الأوكسين على الطريقة الصحيحة لاستخلاص الاوكسين وقياس الكمية المستخلصة . وتتلخص الخطوة الأولى ، في استخلاص منظم النمو بواسطة المذيب العضوي الذي يشترط فيه عدم إستخلاص كميات كبيرة من المركبات الملونة، ولا يحطم منظم النمو المراد الحصول عليه . بتجزئة منظم النمو في مذيبات غير قابلة للامتزاج، أو باستخدام طرق الفصل اللوني (Chromatography) ، ثم ينقى المنظم بعد ذلك بطرق مختلفة حديثة بعد هذه المرحلة ، فالطريقة المتبعة بكثرة هي بقياس كمية المنظم النقي (Purified) جزئياً بواسطة طريقة التقدير الحيوي (Bioassay) .وطريقة التقدير الحيوي هذه لها مميزات: حيث إنها حساسة جداً ومتخصصة لبعض أجزاء النبات ، أو

الطفرات أحادية المورث الذي تنقصه بعض المنظمات (مثل ، نقص - الجبريلين في الذرة القزمية). لمزيد من التفصيل ، يوجد شرح كامل لجميع الطرق المستخدمة لتقدير منظمات النمو حيوياً في كتاب يوب وآخرين (Yobb et al.) ١٩٨٦م .

لقد واجهت علماء فسيولوجيا النبات ، صعوبات جمة في استخدام طريقة التقدير الحيوي لمنظمات النمو ، ولكن بعد عناء ومشقة استطاعوا إجراء عمليات التحليل والتقدير لهذه المركبات باستخدام طريقة العالم ونت (Went) في قياس انحناء الأغماد الورقية (شكل ٢-١) ، عن طريق قياس درجة الانحناء الناتج من انتشار الأوكسين من مكعب الاجار. بعد ذلك تطورت طرق تقدير حيوية أخرى اسهل ولكنها أقل حساسية، وأقل تخصصية لتقدير الأوكسين حيوياً . ومن هذه الطرق ، استحثاث استطالة ونمو قطاعات من أجزاء مفصولة من الأغماد الورقية أو من سيقان نباتات ذوات الفلقتين العشبية عن طريق تنمية هذه القطاعات في أطباق بتري تحتوي على كميات من الأوكسين المستخلص والمنقى، وبعض المواد المغذية الأخرى الضرورية بالإضافة إلى الماء المقطر (شكل ٢-٧) .

يلاحظ أن الاستطالة تزداد في حدود معدل معين مع زيادة تركيز الأوكسين (شكل ٢-١) . وهذا الاختبار الحيوي الممثل في الزيادة الطولية -للجزء النباتي المستعمل- عرضة لكثير من التداخلات خاصة من المركبات المثبطة مثل حمض الابسيسيك والعديد من المركبات الفينولية المستخلصة بالمذيب العضوي المستخدم في استخلاص الأوكسين .

تثبط السيتوكاينينات هي الأخرى، استطالة قطاعات السوق ، ومع ذلك فهذا نادراً ما يحدث في طريقة الاختبار الحيوي لأن مركبات السيتوكاينينات تختلف كيميائياً عن الأوكسينات في كونها لا تتلوث ويمكن إستخلاصها وتنقيتها بشكل جيد تحت ظروف معينة . وللأوكسينات تأثير طفيف على استطالة قطاعات الاغماد الورقية ، وهذا يجعل التقديرمتخصصاً نسبياً (أي أن الأوكسينات متخصصة لهذا النوع من التقدير الحيوي) . ومع ذلك نجد أن معظم اختبارات الاستطالة أقل تخصصية وحساسية من الاختبارات والطرق الفسيولوجية الكيميائية (Physiochemical) .



(الشكل ٢-٧)

يوضح استعمال الأوكسين في التقدير الأحيائي باستخدام القطاعات العلوية من ساق بادرة نبات البسلة المنماة في الظلام (السويقة الجينية العليا) (Epicotyls) ، حيث وضعت القطاعات في أطباق بتري تحتوي على محلول من السكروز وبعض الأملاح المعدنية . غالباً ، ما يقاس النمو بعد ١٢ إلى ٢٤ ساعة من المعاملة . يوضح الجزء السفلي من الشكل (٢-٧) تأثير تركيز أندول حمض الخل (IAA) في معدل نمو قطاعات من ساق بادرة البسلة . لاحظ أن تراكيز الأوكسين رسمت في المنحنى باستخدام القيم اللوغاريتمية، ومنها عرفت قيمة التركيز الأمثل ، وذلك بعد حدوث انحناء للمنحنى ؛ مما يدل على النقص في قيم النمو لبادرات نبات البسلة النامية في الظلام. استخدمت السلامية العليا الثالثة لإجراء التقدير الحيوي للأوكسين ، كما هو واضح من الشكل (٢-٧) ، عن جلاستون (Glaston) ١٩٦٤م .

في الوقت الحاضر، حل مكان التقدير الحيوي للأوكسينات استخدام أجهزة الفصل والتقدير الكمي الحديثة، مثل جهاز الفصل اللوني السائل العالي الفعالية، (H.P.L.C.)(High-Performance Liquid Chromatography)وجهاز فصل اللون الغازي (G.L.C.) (Gas Liquid Chromatography) ، وجهاز طيف الكتلة (M.S.) (Mass Spectrometry) وذلك للحصول على الشكل الكيميائي للمركب .

توجد طريقة حساسة جداً للكشف عن المنظمات تسمى التقدير المناعي (Immuno assay) تستخدم فيها مضادات الهرمونات (Antihormone) وهي مضادات للأجسام المصنعة بواسطة الخلايا الحيوانية للتفاعل مع الهرمونات في أنبوب اختبار يسمى (cuvette assay) . ويعتبر التقدير المناعي تقديراً سريعًا لمنظمات النمو النباتية وهو حساس جداً ، حيث إن حساسيته غالباً ما تعادل ١٠.٠٠٠ مرة حساسية أي تقدير أحيائي (Bioassay) ، ولكن غالباً ما يعطي التقدير المناعي نتائج سالبة أو موجبة إلا إذا نقي الهرمون المستعمل تنقية جيدة قبل الاستعمال في التقدير المناعي، علاوة على أنه يجب شراء أو تحضير مضادات الجسم التي ليس من السهل الحصول عليها فهي غير متيسرة لكل باحث .

لماذا لا نستطيع معاملة الساق السليمة أو غمد الورق السليم ثم قياس استجابة نموه بالتقدير الأحيائي فقط ؟ هذا سؤال مهم بالطبع ، حيث يؤخذ في الاعتبار ما اذا لم تكن استطالة قطاعات الاغماد الورقية والسيقان لذوات الفلقتين والمخروطيات عادة يحدها توفر مواد من أعلى (قمة) النبات مثل أحد الاوكسينات الاربعة المعروفة . إن الفرضية المعروفة منذ عدة سنوات، تنص على أن كميات كافية من الأوكسين الداخلي (Endogenous) تنقل عادة إلى السوق والنباتات السليمة بواسطة النقل القطبي القاعدي (Basipetal transport) من قمم الأغماد الورقية لنباتات الحشائش أو من الاوراق الصغيرة الموجودة في قمم بعض النباتات ، لذلك فإن الأوكسين الداخلي لا يستحث النمو. ومع ذلك ، فسيقان بعض الأنواع النباتية السليمة تستطيل أسرع حينما يضاف الأوكسين خارجياً في غضون ساعات قليلة . يوضح هذا النوع من التجارب استطالة أجزاء من السوق لبعض الأنواع النباتية وهذا في الواقع ما هو إلا عجز أوكسيني فقط ، وليس عجز في المستقبلات الأوكسينية أو بعض العوامل الأخرى .

إن التقديرات الحيوية للأوكسين، مثل فحص انحناء الغمد الورقي وفحص النمو الطولي ، قد تعتمد على ازالة الجزء المستجيب (الأوراق الصغيرة) التي هي في العادة المصدر الرئيسي للأوكسين.

على العموم يجب أن يُخلق (يبني) نقص منظم النمو عملياً ، (مثل ازالة الأوراق الصغيرة) ، ليوضح أن إضافة المنظم له تأثير مباشر. علاوة على ذلك، فإن نقص مركبات الجبريللينيات وحمض الأبسيسيك - وربما السيتوكاينينات في بعض النباتات الطافرة وراثياً قد تكون فقيرة في هذه المنظمات . إن هذه الطافرات تعطي معلومات أكثر حول أهمية المنظمات للنمو والتطور، خاصة بالنسبة لمركبات الجبريللينات كما سوف يناقش في موضوع آخر من هذا الكتاب. لقد اكتشفت طافرات نباتية غير مفيدة حيث فشلت في بناء الأوكسينات ولها تأثير بطيء في استطالة الساق (ريد Reid.١٩٩٠م) . علاوة على أنه يوجد العديد من الطافرات النباتية التي تحتوي على مستويات عادية من الأوكسين ، لكنها تسلك في بعض الأحيان طرقًا أخرى تظهر بأن بها عجزاً أوكسينياً . أحد هذه الطافرات طافرة تسمى ثنائية الانتحاء الأرضي (Diageotropica)(dgt) ، ناتجة عن موروثة ذات فعالية كيميوحية يطلق عليها الصفة المكبوتة لطافرة الطماطم ، ويلاحظ في النباتات ذات البويضة الملتحمة المتماثلة المورثات ذات (طفرة ثنائية الانتحاء الأرضي) (dgt) . ان المجموع الخضري ينمو بصورة افقية تقريباً وهذه النباتات قد فشلت في الاستجابة للأوكسين المضاف خارجياً ، وذلك بعدم انتاجها لغاز الايثلين بصورة سريعة، أو بالاستطالة السريعة للقطاعات المفصولة من السويقة الجنينية السفلى ، اضافة إلى أن هذه النباتات بها أنسجة وعائية غير عادية وذات سيقان نحيفة وأوراق ذات أشكال مختلفة . ولا توجد في الجذور العرضية تفرعات ، لكن هناك ما يؤيد أن هذه النباتات تنقل الاوكسين قطبياً إلى أسفل الساق . ويوجد في سيقان هذه النباتات وليس في جذورها ، نقص (يبدو أنه مهم) في مستقبل الأوكسين (Auxin receptor) قد يكون مركباً بروتينياً في الشبكة الآندوبلازمية، وقد يمنع هذه النقص استجابة المجموع الخضري لتأثير الأوكسين. ولو تم ذلك ، فسوف يكون بإمكان الباحثين معرفة الشكل التركيبي للمستقبل البروتيني وكيف يعمل المورث المشفر له، ومن ثم -ربما- يتضح ما الذي يضبط نشاط هذا المورث ، علاوة على أن الباحثين سوف يكون بمقدورهم فهم ومعرفة آلية عمل وضبط الأوكسينات الحقيقي .

(٢-١-٩) العلاقة بين كمية الأوكسين والنمو :

توجد عوامل كثيرة تؤدي دوراً مهماً في تحديد كميات الأوكسين الداخلي في جزء معين من النبات، وفي وقت محدد . ولعل من أهم العوامل التي تم شرحها سابقاً ، الحصول على الأوكسين عن طريق المناطق الرئيسية لبنائه وفقدانه عبر الانتقال القطبي . وكما هو معروف، يُبنى الأوكسين بكميات كبيرة نسبياً في مناطق قليلة محددة فقط ، وينتقل خلال جميع الأنسجة الحية في النباتات . وتعتبر قمم السيقان، التي تشمل الأوراق الصغيرة مناطق لبناء الأوكسين بكميات كبيرة في النباتات ، بالإضافة إلى بعض المصادر الغنية الأخرى مثل: الأوراق العريضة، والأزهار، والثمار، والبذور . توجد في الغالب بعض الأنزيمات التي تحول الحمض الاميني التربتوفان (Tryptophan) إلى أندول -٣-حمض الخل (IAA) وهي فعالة -بشكل خاص- في المراكز ذات النشاط الأيضي العالي مثل منشئات القمم النامية (الميرستيمات)، وقمم الجذور، والأوراق العريضة، والثمار . هذا بالإضافة إلى عوامل أخرى سبق الحديث عنها وهي : المركز الأصلي للبناء ، والهدم الأنزيمي، والتكوين العكسي وغيرالعكسي للأوكسين المقيد، وتحرير الأوكسين الحر .

أشار بعض الأبحاث إلى وجود ترابط جيد ومعقول بين محتوى الأوكسين النسبي والنمو النسبي في الأعضاء المختلفة للنباتات البذرية ؛ حيث دلت هذه الأبحاث على حاصل البناء النسبي للـ IAA من التربتوفان في مستخلصات أنزيمية من الخلايا الحرة من مختلف أجزاء بادرات نبات البسلة (نوع الاسكا) . والبذور غير الناضجة للبسلة (جدول ٢-١). في هذا النوع من التجارب ، اتضح تحول التربتوفان إلى الـ IAA في المستحضرات الأنزيمية لجميع أجزاء بادرات نبات البسلة النامية في الضوء وكذلك في مستحضرات البذور غير الناضجة لنبات البسلة . ويعبر عن محصول الأوكسين بأنه كمية الإشعاع الصادر من التربتوفان المشع (DL-[2-^{14}C] tryptophan) الذي يُضمن (أدخل) في الـ IAA، ويصبح ^{14}C-IAA لكل جرام من الوزن الطري للنسيج . وتعتبر وحدة الوزن الطازج (الطري) من الناحية الفسيولوجية ذات دلالة كاملة . وبناء عليه ، فإن المناطق الأكثر فعالية في إنتاج الأوكسين بصورة واضحة هي البرعم القمي ، والساق الفتي الموجود تحت البرعم القمي ، والأوراق اليافعة . ويحدث البناء

الحيوي للأوكسين الحر بكميات قليلة في مستحضرات أنزيمية محضرة من السيقان والأوراق وقمم الجذر الأكثر عمراً . ويوضح (الجدول ٢-١) بشكل عام كميات الأوكسين " الحر " الذي يمكن الحصول عليه بطريقة الانتشار والاستخلاص من البادرات الفتية لنبات البسلة النامية في الضوء . كما يلاحظ من (الجدول ٢-١) أن بذور نبات البسلة النامية تظهر القابلية على بناء الأوكسين بكميات مقاربة أو أكثر من تلك الكمية المتكونة في البرعم القمي . عن مور (Moore) ١٩٧٩م .

(الجدول ٢-١) يوضح مقارنة البناء الحيوي النهائي لأندول حمض الخليك IAA المشع [^{14}C] في مستخلصات خالية من الخلايا من أجزاء مختلفة لنباتات البسلة . (١)

أجزاء النبات	عدد ذرات الكربون المشع/دقيقة المتضمن في IAA المشع لكل جرام من الوزن الطري في كل ساعتين	معدل الوزن الطري للأجزاء بالنسبة للنبات (ملغم)	ملغم نتروجين لكل جرام من الوزن الطري
البرعم النهائي	٦١ر١٦٦	٢٤	٦ر٣١
الساق فوق العقدة الخامسة	٤٠ر١٨١	٩٨	١٥٩
الأوراق فوق العقدة الخامسة (٢)	٥١ر٧٧٦	٧٧	٤ر٩٦
قمة الساق (كل ماهو فوق العقدة الخامسة)	٣٨ر٩٣٣	٣٠٥	٣ر٥٥
الساق تحت العقدة الخامسة	١٩ر٢٠٠	٤٧٨	٠ر٦٨
الأوراق تحت العقدة الخامسة	١٠ر٢٤٠	٥٤٥	١ر٦٢
الـ (٢سم) القمية من الجذر الابتدائي	٧ر٨٧٦	٣٤	٠ر٩٨
البذور النامية (٣)	٥٦ر٠٠٠	١٧١	٣ر٢٢
البذور النامية (٤)	٨٩ر٢٦٦	-	-

(١) جمعت الأرقام من ثلاث تجارب منفصلة .

(٢) مشتملة على الأذينات ومحاور الأزهار والوريقات والحوالق .

(٣) بذور البسلة (من نوع الاسكا) نصف النامية تقريباً .

(٤) بذور البسلة من نوع التلفون (Telephone) نصف النامية تقريباً ، كما أورده مور (Moore) ١٩٧٩م .

(٢-١-١٠) تأثير الأوكسينات في الجذور وتكوينها

من المعروف أن الجذور أكثر الأعضاء حساسية للأوكسين مقارنة بالسيقان . ومن الملاحظ أن أندول حمض الخل (IAA) يوجد في الجذور بتركيزات مشابهة لتلك الموجودة في كثير من أجزاء النبات الأخرى . وهذه التراكيز سبق إيضاحها إبان العقد الثالث من القرن العشرين (١٩٣٠م) وذلك باستحثاث استطالة الجذور المقصوصة أو الجذور السليمة لكثير من الأنواع النباتية عند معاملتها بالأوكسينات وخاصة باستخدام تراكيز منخفضة جداً في حدود $١٠^{-٧}$ إلى $١٠^{-١٣}$ جزيئي حجمي وهذا -بدون شك- يعتمد على نوع النبات وعمر الجذور .

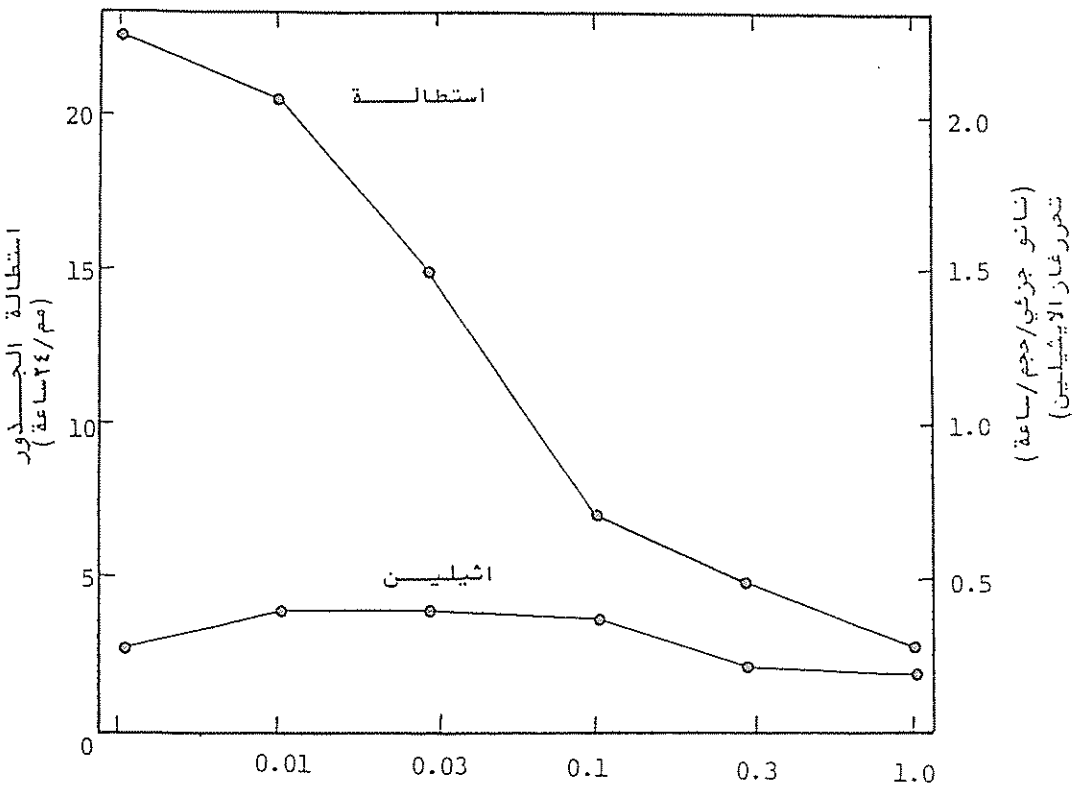
غالباً ما تُثبط الاستطالة بالتراكيز العالية في حدود ١ إلى ١٠ ميكروجزيئي حجمي أو أكبر. ينص الافتراض المعروف والسائد على أن خلايا الجذور غالباً ما تحتوي على كمية كافية من الأوكسين لإحداث الاستطالة العادية؛ وفي الواقع معظم أجزاء الجذور المفصولة تنمو لعدة أيام أو أسابيع في المختبر (في أطباق بتري) دون إضافة أوكسين خارجي ، مما يشير الى أن أي احتياج لمنظم النمو ربما تتطلبه هذه العملية يمكن بسهولة الحصول عليه بواسطة مقدرة هذه الجذور ، على بنائه (الأوكسين) . إن أفضل التجارب الحديثة المهتمة بمستويات الاوكسين في الجذور قد ناقشت فقط احتواء الجذور على الهرمون (IAA) أو عدم احتوائها عليه ، وماذا إذا كان هذه التركيز من IAA يستحث عادة نمو الجذور أم لا . على أية حال ، اعتماداً على ما نعرفه الآن حول وجود أربعة من الأوكسينات في المملكة النباتية ، لا بد من التأكد والاستفسار مرة اخرى عن جميع أوكسينات الجذور باستخدام الطرق والتحاليل الحديثة .

إن أحد الاسئلة الكثيرة التي تطرح حول كيفية عمل الاوكسينات هو كيف تستطيع الاوكسينات تثبيط نمو الجذور باستعمال تراكيز منخفضة جداً ؟ لقد افترض أن جزءاً من هذا التثبيط يكون بسبب تراكم الإيثيلين (Ethylene)، لأن جميع أنواع الأوكسينات تستحث أنواعاً عديدة من الخلايا النباتية لإنتاج الإيثيلين ، خاصة عندما تضاف كميات كبيرة من الاوكسين . لقد وجد في معظم الأنواع النباتية أن الإيثلين يؤخر استطالة كلٍ من الجذور والسوق كما سوف

يناقش في فصل لاحق. علاوة على ذلك، أوضحت نتائج التجارب المقدمة من إلياسون ومساعديه (Eliasson et. al.) ١٩٨٩م، على أن هرمون الاوكسين (IAA) يستطيع تثبيط استطالة جذور بادرات نبات البسلة المتصلة بالبادرة ، لكنه فشل في التأثير في إنتاج الإيثيلين من نفس الجذور بعد فصلها (excised) مباشرة (شكل ٢-٨) .

تشير هذه النتائج، بالإضافة إلى نتائج أخرى، إلى أن الأوكسينات تثبط نمو جذور نبات البسلة ، وذلك على الأقل عن طريق آليات غير معروفة تعتمد على تكوين الإيثيلين . لذا يجب أن ننتظر إجابات المستقبل حول كيفية ومدى استطاعة الأوكسينات في احداث التثبيط ، أو ما قيم التراكيز المنخفضة الأوكسينية التي ينتج عنها استحثاث استطالة الجذور . بالرغم من ذلك ، تدل مقدرة نمو الجذور المفصولة، في بيئة زراعة الأنسجة (Tissue culture) لمدة أسابيع أو شهور، على أن مثل هذه الجذور يحتاج إلى عدم الاعتماد على إنتاج أوكسينات من المجموع الخضري للنمو. وربما يعني هذا أنه حالما تُجرى عملية فصل الجذور ، فإن الجذور تكيف نفسها فوراً لتكوين الأوكسينات التي تحتاج إليها، وربما يعني أيضاً ، أن الجذور دائماً لها المقدرة على بناء أوكسينات بكميات كافية من أجل نموها .

لقد درس علماء الفسيولوجي أيضاً ما إذا كانت الأوكسينات تؤثر في عمليات تكوين الجذور التي تساعد على توازن نمو المجموع الجذري والخضري . وقد اتضح وجود دليل جيد على أن أوكسينات الساق تؤثر بقوة في بدء تكوين الجذور ، وأن إزالة الأوراق والبراعم الصغيرة ، التي تعتبر غنية بالأوكسينات ، تثبط نمو الجذور الجانبية المتكونة ؛ حيث وجد أن إحلال الأوكسينات بدلاً من هذه الأعضاء (البراعم والأوراق الصغيرة) غالباً ما يجدد مقدرة النبات على تكوين الجذور. وهكذا نجد أن هناك فرقًا مهمًا في تأثير المعاملة بالاوكسين خارجياً (Exogenous) على استطالة الجذور ، التي يلاحظ فيها -عادة- حدوث تثبيط لاستطالة الجذور التي بدأ تكوينها، وعملية التكشف المبكرة التي يتضح فيها حدوث الاستحثاث .



تركيز هرمون الاوكسين IAA (ميكروجزيئي حجمي) مقياس لوغاريتمي ٠

تركيز هرمون الأوكسين IAA (ميكروجزيئي حجمي) مقياس لوغاريتمي .

(الشكل ٢-٨) :

يوضح تثبيط استطالة جذور نبات البسلة بواسطة الهرمون الأوكسيني (IAA) دون استحثاث لإنتاج الإيثيلين. نمّيت البادرات بجذور يصل طولها إلى حوالي ٣ سم لمدة ٢٤ ساعة بغمر الجذور في محلول أوكسيني ذي تراكيز منخفضة جداً ٠,١ ميكروجزيئي حجمي . لقد تم أخذ قطاعات من الجذور طولها ١ سم ووضعت في أنبوب محكم الغلق بحيث تكون هذه القطاعات ملاصقة لورقة مبللة بمحلول الهرمون الأوكسيني (IAA) ، ثم بعد ذلك جُمع الإيثيلين بعد ساعتين (عن إلياسون ومساعديه) (Eliasson et. al.) ١٩٨٩م.

إن نمو جذور أنواع عديدة من النباتات في مزارع الأنسجة المفصولة عن المجموع الخضري، يوضح أن هذه الجذور -تحت هذه الظروف- إما أنها لا تحتاج إلى أوكسين، أو أنها تبني كمية كافية من الأوكسين داخلياً . تستحث الأوكسينات أيضاً تكشف الجذور العرضية (Adventitious roots) على الساق النباتية ، حيث عرف كثير من الانواع النباتيةالخشبية التي لها المقدرة على تكوين بدائيات (Primordia) جذور عرضية مسبقاً على الساق والتي تبقى ساكنة عن النمو لفترة من الزمن إلا إذا استُحثت بواسطة هرمون الأوكسين . غالباً ما توجد هذه البدائيات عند العقد أو على الجانب السفلي من الأفرع بين العقد .

يعتبر تكوين الجذور العرضية على قطاعات الساق أساساً للتجارب العامة للإنتاج اللاتزاوجي باستخدام العقل للعديد من الأنواع النباتية خاصة نباتات الزينة .

لقد حصل العالم جوليس فان ساكس (Julius Von Sachs) في القرن التاسع عشر الميلادي على دلائل توضح أن الأوراق الصغيرة ،والبراعم النشطة تستحث بدء تكوين الجذور ، واقترح أن المواد المنقولة (المنظمات في الوقت الحاضر) لها دور في هذا الاستحثاث . وأوضح كلٌ من ونت (Went) وكينث (Kenneth) في الثلاثينات من القرن العشرين أن هرمون أندول حمض الخل (IAA) يستحث بدء تكوين الجذور من قطع الساق (العقل). ثم توالت الأبحاث بعد ذلك في هذا المجال، وتوافر الكثير من المعلومات عن منظمات النمو الأخرى . يعتبر مركب نفثالين حمض الخل (Naphthalene acetic acid) (NAA) (شكل ٢-٢) أكثر فعالية من الهرمون الأوكسيني (IAA) ، وهذا قد يفسر على أن هذا المركب لا يهدم بواسطة أنزيم أندول حمض الخل - أوكسيديز (IAA-Oxidase) الموجود في الخلايا الحية أو بواسطة الانزيمات الأخرى، وبالتالي فإن المنظم (NAA) يقاوم لفترة أطول من هرمون (IAA) . من ناحية أخرى، يستخدم مركب أندول حمض البيوتيريك (Indole butyric acid) (IBA) في استحثاث تكوين الجذور تجارياً أكثر من استخدام الهرمون الاوكسيني أو أي أوكسين آخر . ويعتبر مركب IBA فعّالاً بالإضافة إلى أنه سريع التحول إلى أنزيم (IBA-aspartate) ويرتبط بالببتيدات (Piptides) .وايزمان وآخرون (Wiesman et. al.) ١٩٨٩م . واقترح أن هذا الارتباط ينتهي بتخزين مركب

أندول حمض البيوتيريك (IBA) تدريجيًا لمركب IBA مما يجعل تركيز IBA في المستوى المناسب ، خاصة في المراحل الأخيرة من تكوين الجذور .

تحتوي البودرة التجارية (المسحوق) التي تُغمس فيها أطراف العُقل الساقية لاستحثاث تكون الجذور المنظم IBA أو NAA المخلوط بالبودرة غير الفعالة بالإضافة إلى واحد من فيتامينات B أو أكثر (شكل ٢-٩) ويمكن باستخدام طريقة زراعة الأنسجة استحثاث تكوين الجذور من القطاعات الورقية باستعمال الاوكسينات . يقل تكوين الجذور (يصل تكوينها الى الحد الأدنى) باستعمال الأوكسينات أو حتى بدون استعمالها . هذا علاوة على أنه عرف في وقتنا الحاضر أن الكثير من حالات فشل تكوين الجذور عند استخدام الأوكسينات متعلق باستعمال العقل النباتية المسنة . لكن عندما لا تكون عُقل الأشجار والشجيرات في مراحل الحداثة ، فإنها تكون الجذوربسهولة باستعمال الأوكسينات ، وخاصة عند استخدام الهرمون المصنع (IBA) .

تعتبر منطقة تكوين الجذور العرضية -من الناحية الفسيولوجية- مكانًا سفليًا بعيدًا عن قمة الساق . وحتى إذا قُلب وضع السوق المقطوعة (العقل) في الظروف الرطبة ، تتكون الجذور بالقرب من القمة بعيداً عن قمم الساق الأصلية في المناطق التي يفترض أن بتجمع فيها الأوكسين بالنقل القطبي . تتكون الجذور العرضية في كثير من الأنواع النباتية بالقرب من قواعد سيقان النباتات السليمة ، وأحياناً تتكون كبدائيات (Primordia) فقط ، وأحياناً تبزغ كما تفعل الجذور الأساسية من العقد كما في سيقان الذرة . وغالباً ما تتسبب إضافة الأوكسين إلى بزوغ العديد من الجذور العرضية في السلامية السفلية من منطقة عقدة الساق ، كما في نبات الطماطم . إن تكوين الجذور العرضية ليس منحصراً على قواعد السيقان فقط، ولكن يمكن أن تتكون على الأسطح السفلية من السيقان النباتية الموضوعة في وضع أفقي مع وجود رطوبة نسبية عالية . يتم بناء كميات كبيرة من هرمون الأوكسين في منطقة تكوين الجذور قبل حدوث تكشف كامل للجذور . في الطبيعة، ربما يسمح هذا للسيقان الضعيفة بتكوين جذور عرضية مساعدة وتكشفها لمساندة المجموع الجذري الأساسي لإبقاء النبات في وضع رأسي لاقتناص الطاقة الضوئية واستمرار نمو النبات لأطول فترة ممكنة ما دامت الظروف الأخرى مواتية (مناسبة).

(الشكل ٢-٩) :

يوضح استحثاث نمو الجذور من القطاعات (العقل) باستعمال الأوكسينات. عن كروموندي ومساعديه (Kromondy et. al.) ١٩٧٧م.

(٢-١-١١) تأثير الأوكسين في تكشف البرعم الجانبي (السيادة القمية)

يحدث البرعم القمي في سيقان معظم الأنواع النباتية ، تأثيراً مثبطاً في نمو البراعم الجانبية وهو ما يسمى بالسيادة القمية (Apical dominance) حيث ينتج تثبيط لتكشف البراعم الجانبية على الساق . ويمكن التغلب على هذا التثبيط بعدة حالات، فعلى سبيل المثال، عندما يتوقف نمو البرعم القمي أو يزال بوساطة حيوانات الرعي، أو بعاصفة هوائية قوية، نجد أن البرعم الجانبي ينمو ويصبح في مكانة البرعم القمي لتكملة نمو المجموع الخضري . إن السيادة القمية معروفة ومنتشرة بكثرة في جميع نباتات المملكة النباتية وكتبت عنها مقالات علمية كثيرة، وللمزيد من المعلومات يمكن مراجعة تاماس (Tamas) ١٩٨٧م ، ومارتن (Martin) ١٩٨٧م .

هناك تأثير آخر للسيادة القمية للمجموع الخضري، وهو حدوث تفرع في الجزء السفلي من المجموع الخضري ، حيث ينمو هذا الجزء المتفرع أفقياً ، وهذا النمو الأفقي يحجب الضوء عن الأفرع التي تحته (الأفرع السفلى) ويزيد من إنتاج عملية البناء الضوئي في جميع أجزاء النبات الأخرى .

لقد أزال العالم جاردنرز (Gardeners) -في تجربة علمية- البراعم القمية والأوراق الصغيرة بهدف زيادة التفرع. ويطلق على هذا النوع من التقنية " الشذب " (Pinching) ، وقد سمح للفروع الاخرى بأن تنمو عمودية، خاصة على الفرع الرئيس للنبات .

لقد وجد في كثير من الأنواع النباتية ، أن استمرار إزالة الأوراق الصغيرة المرئية يعطي نفس تأثير إزالة البرعم القمي الكامل ، مما يشير إلى وجود عامل سائد هو عامل التثبيط في هذه الأوراق الصغيرة . وعند إضافة الأوكسين إلى الساق المقطوعة قمتها يلاحظ تأخر تكشف البرعم الجانبي ونمو الأفرع الجانبية . إن عملية إحلال الأوكسين مكان البرعم القمي، في كثير من الأنواع النباتية، يقترح أن المركب المثبط الذي ينتجه البرعم القمي هو أندول حمض الخل (IAA) أو أوكسين آخر . مع أن مقالة العالم تاماس (Tamas) ١٩٨٧م، تشير إلى أن الأوكسين الداخلي يعتبر مثبطاً لنمو البراعم الجانبية، إلا

أن بعض الباحثين الآخرين يشككون في صحة ذلك ، حيث إن كمية أندول حمض الخل (IAA) التي يجب إضافتها إلى قمة الساق المقطوعة (بدل البرعم القمي المزال) لمنع تكشف البرعم الجانبي، تعادل في الغالب حوالي ١٫٠٠٠ مرة أو أكثر عما يوجد في البرعم القمي نفسه . تسبب مثل هذه الجرعات العالية التركيز انقسامات خلوية واستطالة خلايا الساق المقطوعة قمته ، والتي تجعل منها (القمة المقطوعة) مكاناً لتجمع المواد الغذائية (Nutrient sink) حيث تنقل إليها معظم المواد الغذائية من البرعم الجانبي . تحول المواد الغذائية من البرعم الإبطي الى القمة المعاملة بالأوكسين، يؤدي إلى منع نمو البراعم الجانبية مباشرة ويمنع تكشفها ، حيث قد أشارت الدراسات التي استعملت فيها مركبات الكربون المشع (^{14}C) إلى أن منظمات النمو تنتقل الى أسفل الساق من القمة المقطوعة ، ولكنها لا تدخل إلى البراعم الإبطية بتراكيز ملموسة .علاوة على ذلك ، فإن معاملة البراعم الجانبية المباشرة بالأوكسين (IAA) لا تثبط نموها وإنما أحياناً قد تستحث نموها . أكدت مقالة هيلمان (Hillman) ١٩٨٤م ، وجود المصاعب الناتجة عن محاولة معرفة مستويات الأوكسين في البرعم ، حيث إن معرفة هذه المستويات يعتبر ضرورياً جداً لعلاقتها بدرجة تثبيط النمو ، وتلخيص المشكلة يمكن في أنه من الناحية التقنية، يصعب تحليل براعم صغيرة جداً ومعرفة ما تحتويه من مستويات أوكسينية .

وتعتبر مستويات الأوكسين المقيسة في الأنسجة أو الأعضاء الكاملة غير ملموسة بدون الحصول على معلومات جيدة (غير قابلة للشك) عن مستويات الأوكسين في هذه الخلايا أوخلايا الأعضاء . مع ذلك أوضح العالم هيلمان ومساعدوه (Hillman et al.) ١٩٧٧م ، أنه عندما درس تركيز هرمون IAA في حوالي ما يتروح بين ١٫٥٠٠ إلى ٥٫٠٠٠ برعم جانبي كامل لبادرات نبات الفول ، التي قسمت إلى مجموعتين من النباتات؛ مجموعة أزيلت البراعم النامية منها ، وبقيت الأخرى سليمة الرأس (لم تزل البراعم النامية فيها)، وجد تركيزاً عالياً في هرمون IAA في النباتات النامية (التي لم يزل البرعم النامي فيها) أكثر من النباتات التي أزيلت منها البراعم النامية بعد ٢٤ ساعة من الإزالة ، وهذا يوضح الرأي الذي ينص على أن هرمون IAA ليس المثبط الذي يمنع نمو البراعم الجانبية .

حديثاً ، استخدم العالم جوكال ومساعدوه (Gocal et al.) ١٩٩٠م ، تقنية جديدة باستخدام جهاز الفصل اللوني الغازي (Gas liquid Chromatography) (G.L.C.) لقياس تراكيز هرمون (IAA) في البراعم الجانبية لنبات الفول (كما فعل هيلمان ومساعدوه ، ١٩٧٧م) ولكن باختبار بعض الأيونات المشعة كدليل على قياس عملية التحليل ، أعطت هذه الطريقة تقديراً كمياً لهرمون IAA في أقل مستوى وفي حدود استخدام ٦٠ برعماً جانبيًا . وقد أوضحت الدراسات المتعلقة بالفترة الزمنية (من ٢ إلى ٢٤ ساعة) إلى أنه بعد إزالة البرعم القمي ومنطقته الخضرية ، استحث نمو البرعم الجانبي الكبير في محور واحد من الأوراق الابتدائية الثنائية، وصاحب ذلك زيادة في محتوى هرمون IAA وتركيزه في هذا البرعم . وقد وجد بعد ٨ ساعات من إزالة البرعم القمي ومنطقته الخضرية، أن تركيز هرمون IAA في البرعم الجانبي يقدر بحوالي ١٠ أضعاف ما كان عليه قبل الإزالة مع ملاحظة أن نمو البرعم بطيء في النباتات المقارنة. تتفق هذه النتائج مع نتائج هيلمان ومساعديه ، ١٩٧٧م، التي حصلوا عليها بعد إجراء التجربة في فترة زمنية واحدة فقط (أي الزيادة في محتوى هرمون IAA في البرعم الجانبي بعد ٢٤ ساعة من إزالة البرعم القمي) . لقد زادت كمية هرمون IAA في البرعم الجانبي بعد عملية الإزالة ، وهذا على نقيض ما كان متوقعًا ، حيث يفترض أن كمية هرمون (IAA) يجب أن تنقص عندما يزال البرعم القمي. أوضحت نتائج قوكال ومساعديه (Gocal et. al.) ١٩٩٠م أيضاً الحساسية الدقيقة في تقدير محتوى هرمون (IAA) باستخدام جهاز الفصل اللوني (G.L.C) لاختبار الايونات المشعة. والخلاصة ، أن احدى التفسيرات لهذه الحالة هو أن البراعم الجانبية تكون حساسة لتراكيز معينة من الأوكسينات ، ومن التفسيرات الأخرى هو وجود تنافس على المغذيات بين البرعم الطرفي والبراعم الجانبية، وهذا التنافس يكون مسؤولاً عن السيادة القمية .

كما سوف يناقش في هذا الباب ، فالأسباب التي اقترحت بأن كبح البراعم الجانبية يعود إلى النقص في السيتوكاينينات ، ولكن هذه الفرضية لم تدعم إلى الآن بتحاليل جيدة لمستويات السيتوكاينينات . وقد درس حديثاً مستويات حمض الأبسيسيك (ABA) والإيثلين ($H_2C=CH_2$) وحمض الجبريلليك (GA_3)وعلاقتها بالسيادة القمية (Apical dominance)،وتم الحصول على

معلومات قليلة جداً تشير إلى أن هذه المركبات تعمل كمثبطات أو مستحثات متنقلة. توجد منظمات نموأخرى في النباتات، وقد يكون أحدها مهماً في إحداث السيادة القمية، ولكن كما ذكرنا سالفاً ، فإن الدلائل التي تشير إلى ذلك قليلة جداً. توجد فرضيات أخرى غيرمرضية لشرح السيادةالقميةفي كثيرمن المقالات العلمية، وعلى سبيل المثال انظر فيليبس (Phillips) ١٩٧٥م وروبنشتاين وناقو (Rubenstein and Nagao) ١٩٧٦م ، وهيلمان (Hillman) ١٩٨٤م.

(٢-١-١٢) المبيدات العشبية ذات النشاط الأوكسيني

أوضح العمل الذي أجري في معهد بويس تومبسون في نيويورك في العقد الرابع من القرن العشرين ، أن مركب (Dichlorophenoxy Acetic Acid) (2,4-D) له نشاط أوكسيني. أيضاً هناك أعمال أخرى في الولايات المتحدة وبريطانيا ، أوضحت أن مركبات 2,4-D ونفثايل حمض الخل NAA (Naphthyl Acetic Acid) ومركبات أخرى ذات علاقة ، تعتبر مبيدات عشبية فعالة، بحيث تعتبر مركبات قاتلة لبعض النباتات. من هذه المبيدات العشبية المستعملة بكثرة كمبيدات مركبات مثل (2,4-D) و٢، ٤، ٥ ثلاثي كلورو فينوكسي حمض الخل (2,4,5-Trichloro Phenoxy acetic acid) أو اختصاراً (2,4,5-T) ، و ٢-ميثايل -٤- كلورو فينوكسي حمض الخل واختصاره (MCPA) (شكل ٢-٢) أو مشتقاتها من حمض البيكولينيك (Picolinic acid) مثل بيكلورام (Picloram) الذي يباع تجارياً تحت الاسم التجاري توردون (Tordon) .

يشتق معظم هذه المركبات من مركبات سامة ذات أسعار منخفضة، وخاصيتها من التأثير في نباتات ذوات الفلقتين أكثر بكثير من التأثير في نباتات ذوات الفلقة الواحدة . ومن أجل هذه الخاصية الاختيارية، تستعمل غالباً هذه المركبات لقتل النباتات ذات الأوراق العريضة من أعشاب نباتات ذوات الفلقتين الضارة بمحاصيل نباتات الحبوب ، أما أعشاب الرعي التي غالباً ما تكون من الأعشاب المعمرة ، والنباتات الشائكة النامية فيما بينها، فيستخدم مركب 2,4,5-T لفعاليته المتخصصة في إبادة مثل هذه الأعشاب الضارة ، لكن منظمة حماية البيئة الامريكية منعت تداوله في الأسواق لاحتوائه على مواد

سامة بكميات قليلة تدعى ديوكسين (Dioxin) . إن الكثير من مشتقات حمض البنزويك؛ مثل مركب ثنائى كامبا (Di-camba) له نشاط أكسيني ويعتبر أكثر فعالية من المركبات الأخرى في التخلص من معظم الأعشاب الحولية عميقة الجذور .

على الرغم من أن هناك أبحاثًا كثيرة أجريت في سبيل معرفة كيفية عمل المبيدات ذات النشاط الأوكسيني المستخدمة في قتل بعض الأعشاب الضارة فقط ، إلا أن آلية عملها غير معروفة بصورة واضحة . إن جزءاً من اختيارها لقتل النباتات ذات الأوراق العريضة والأعشاب ، يأتي من امتصاص هذه المركبات بشكل جيد بواسطة الأوراق مقارنة بأوراق نباتات الحشائش ، لكن هناك عامل مهم في هذه العملية، حيث يفترض -في بعض الأحيان -أن هذه المركبات تجعل النبات نفسه ينمو إلى حد الموت ، لكن هذا الافتراض مشكوك فيه. بالتأكيد هناك بعض أجزاء الاعضاء النباتية ينمو معاً بصورة أسرع كثيراً من الأجزاء الأخرى ، لذلك نرى التفاف الأنصال الورقية وإعادتها إلى أشكالها الطبيعية ، ويحدث هذا كذلك في الأعناق والسوق على حد سواء مما يسبب عدم التماثل في النمو. وبالطبع يرجع السبب في عدم تماثل النمو إلى ما يسمى بإرتخاء الأوراق إلى الأسفل (Epinasty) (شكل ٣-٩) ، الذي يعزى إلى الصفة العامة لجميع الأوكسينات التي تستحث إنتاج غاز الإيثيلين الذي يتسبب بدوره في إحداث تشوه النمو .

أما المحصلة العامة لنمو النباتات ، فسوف تتأخر بالتأكيد وبالتالي ستتوقف إذا امتصت وانتقلت كمية كافية من المبيد العشبي .

إن الفرضيات الحديثة تقترح أن هذه المركبات تغير من نسخ الحمض النووي (DNA) ومن ترجمة الحمض النووي (RNA) ، وبالتالي نجد أن الأنزيمات اللازمة المساهمة في عملية النمو لا يتم الحصول عليها بشكل جيد وتام، (كما سوف يتم شرحه بالتفصيل عند الحديث عن آليات عمل المنظمات).

(٢-١-١٣) مفهوم الحساسية التفاضلية لمنظمات النمو النباتية :

في بداية العقد الثامن من القرن العشرين ، اتضح أن مفهوم الحساسية التفاضلية في خلايا النبات يعتبر عاملاً مهماً جداً ، خاصة في تعيين تأثيرات المنظمات فضلاً عن تراكيزها . وعلى الرغم من أن كثيراً من الأبحاث طرحت مناقشات تناقض ما توصل إليه أنثوني تري ويفز ، إلا أن نشراته العلمية أرغمت الباحثين الآخرين على الأخذ بالاعتبار قياس الحساسية التفاضلية في الأنسجة النباتية لمنظمات النمو النباتية . تري ويفز (Trewaves) ١٩٨٢م . في الوقت الحاضر، يؤخذ بالاعتبار -ويُدرس بعناية واسعة- كلّ من الحساسية التفاضلية وتركيز منظم النمو، وخاصة عندما تدرس فعالية منظم النمو النباتي في الخلايا النباتية .

من المعروف الآن ، أن وجود منظم النمو بتركيز طفيف جداً (ميكرو جزيئي حجمي أو أقل من ذلك) يعتبر نشطاً وفعالاً . ولا بد من توفر ثلاثة أنواع أساسية من نظام الاستجابة ، أولاً : يجب توافر المنظم بكمية كافية وفي خلايا مناسبة ، ثانياً : يجب أن يكون المنظم معروفًا ومرتبطاً ارتباطاً قوياً بكل مجاميع الخلايا التي تستجيب له (لخلايا المستهدفة) (Target cells) . ولدى جزئيات البروتين تركيب معقد ضروري للتعرف، ولاختبار الجزئيات الصغيرة الكثيرة ، ومبني هذا التركيب على معرفة فعالية الهرمونات في الحيوانات . إن ارتباط منظم النمو (الهرمون) والبروتينات في الغشاء البلازمي لخلايا النبات يكون متماثلاً (كذلك في الحيوان) ، ويسمى هذا النوع من البروتينات بالبروتينات المستقبلة (Receptor Protein) ، ثالثاً : البروتين المستقبل (الذي يتغير شكله أثناء ارتباط المنظم) يجب أن يسبب بعض التغيرات الأيضية الأخرى التي تؤدي إلى تضخم في الإشارة الهرمونية (أو زيادة الرسل الهرمونية) . في الواقع، ربما تحدث زيادة في العمليات في تسلسل معين قبل حدوث استجابة للمنظم .

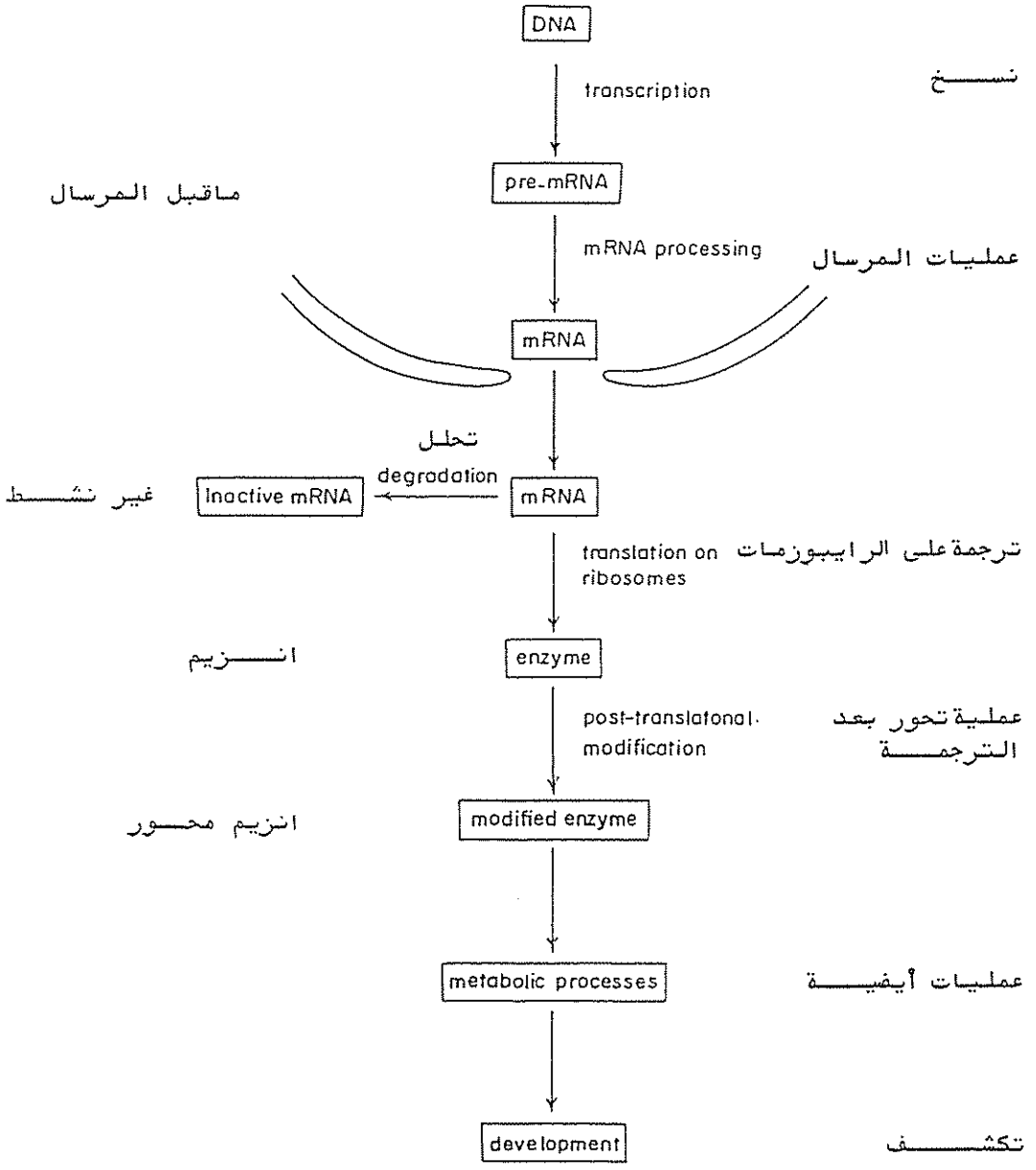
على ضوء مثل هذا النظام من الاستجابة ، يلاحظ أن استجابة الأعضاء المختلفة لمنظمات النمو، التي تضاف خارجياً لهذه الأعضاء

(Exogenous application) تعتبر مميزة لتغيرات التكشف حتى في النسيج الواحد في الأنواع النباتية ، وغالباً ما يصاحب ذلك تغيرات ليس في تراكيز المنظم فقط ولكن أيضاً في كلّ من قابلية البروتينات المستقبلة ، والمقدرة في زيادة إشارات المنظم . وربما بعض الأنواع الأخرى من النباتات أو أجزائها تستجيب بطريقة مختلفة .

(٣-١-١٤) تأثير منظمات النمو النباتية في نشاط المورث

يوجد في الوقت الحاضر دليل مقنع على أن منظمات النمو يمكنها التحكم في نشاط المورثات ، ولكن كيفية التحكم الكيموحيوي لا زالت غير معروفة . لقد أشار كثير من الدراسات إلى أن تنشيط المورث يؤدي إلى عمليات توسع كبيرة نتيجة لاعادة نسخ الحمض النووي (DNA) إلى الحمض النووي المرسال (mRNA) ثم ترجمة هذا الحمض أي (mRNA) إلى أنزيمات ذات نشاط كبير حيث إن هذه الأنزيمات تستطيع أن تؤدي إلى المساهمة في عمليات خلوية مهمة وبتراكيز منخفضة . وتحدد هذه النواتج ، ما يتألف منه الكائن ، وبالتالي تحدد نمطه الظاهري (شكل ٢-١٠) . وقد أوضحت الدراسات الحديثة أن هناك نقاط تحكم مختلفة في مسار المعلومات الوراثية من الحمض النووي (DNA) إلى النواتج الجزئية ، إحداها ، وربما الأكثر أهمية في عملية النسخ (Transcription) ، أما نقطة التحكم الأخرى ، فتتعلق بالنواة ، وتختص بمعاملات الحمض النووي المرسال m RNA لأن أغلب جزئيات هذا الحمض m RNA تتفكك جزئياً ثم يعاد ترتيب بعض القطع قبل أن تخرج من النواة . يتم التحكم في خطوات هذه المعاملات بواسطة الأنزيمات التي يُنظم عملها بوساطة منظمات النمو النباتية . بعد ذلك ينتقل الحمض النووي المرسال (m RNA) من النواة ، ويُحتمل أن يتم ذلك عبر الثقوب النووية . ويترجم الحمض النووي المرسال (m RNA) في السيتوسول على الرايبوسومات ، أو يتحلل بفعل الأنزيمات المفككة ؛ وهي الرايبونيوكليز (Ribonucleases)، وإذا ترجم الحمض النووي المرسال (m RNA) إلى أنزيمات، فإنه يحدث تعديل للأنزيم بعد الترجمة بواسطة عمليات اضافة المجموعة الميثيلية (methylation) ، أو الفسفرة (Phosphorylation) ، أو إضافة المجموعة الأستيلية (Acetylation) وما إلى ذلك من العمليات الكيميائية .

قد تكون هذه العمليات هي الأخرى متأثرة بمنظمات النمو النباتية ، أو بواسطة الإضاءة أو بعض الظروف البيئية .



(الشكل ٢-١٠) : يوضح أماكن تأثير منظم النمو في نشاط المورث ، كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

(٢-١-١٥) مواقع نشاط منظمات النمو

أوضح الكثير من الدراسات الفسيولوجية والكيموحيوية أن معظم الهرمونات الحيوانية ، خاصة الهرمونات الببتيدية ، لا تعمل في البداية في النواة، لكنها تعمل في الغشاء البلازمي حيث توجد البروتينات المستقبلة. علاوة على أن عملية استقبال الهرمون في الحيوانات يسبب حدوث واحدة أو اثنتين وبصورة سريعة من عمليات الانتقال الرئيسة لبدء عملية الحركة . تشمل إحدى هذه العمليات ، التي من المستحيل حدوثها في النباتات، تنشيط الانزيم الذي يطلق عليه أدينيل سيكليز (Adenyl cyclase) الذي يكون دورة احادي فوسفات الأدينوزين (AMP) من ثلاثي فوسفات الأدينوزين (ATP) . إن دورة أحادي فوسفات الأدينوزين (AMP) تنشط العديد من الأنزيمات في الحيوانات ، خاصة أنزيمات بروتينات الكاينيز (Protein Kinases) التي تفسفر معظم الأنزيمات وتعدل نشاطها. هذا علاوة على أن دورة أحادي فوسفات الأدينوزين (AMP) ليست ضرورية في النباتات ، ويعتقد أن هذه الدورة ضرورية، ولكنها لم تكن واضحة في النباتات وبالتقنيات المتوفرة في الوقت الحاضر. لذلك فلن تتم مناقشة هذا النظام في الوقت الحاضر.

حظي نظام الانتقال الثاني في الحيوانات بدعم جيد من علماء النبات ، مع أنه لم يبرهن بعد على أن هذا النقل يحدث بسبب منظمات النمو النباتية أو بسبب مؤثرات بيئية . وسوف نتحدث عن الانتقال الثاني باستخدام مصطلح علمي عام يساهم في تفسير كيفية عمل الكثير من منظمات النمو النباتية وفعاليتها .

تبدأ العملية باتحاد الهرمون الأول بالمستقبل البروتيني في الغشاء البلازمي (على السطح الخارجي) للخلية المستهدفة (الشكل ٢-١١) بعد ذلك يتم تنشيط المركب المعقد الناتج (المستقبل الهرموني) بواسطة أنزيم غشائي يسمى أنزيم فوسفوليبيز (Phospholipase C) (PLC) ، ثم بعد ذلك يحلل أنزيم الفوسفوليبيز واحدة من المجموعات الفوسفاتية الدهنية الغشائية غير المرتبطة التي تدعى فوسفو أنو سيتيدات (Phosphoinositides) وتتكون فوسفات الدهون التي تحتوي أينوزيتول (Inositol) مثل مركب فوسفايتدايل أينوزيتول

(Phosphatidyl inositol) الذي رمز له بالرمز (PI) في (الشكل٢-١١) ، أوتتكون دهون مشابهة تحتوي على مجموعات من الهيدروكسيل للأينوزيتول التي حدثت لها عملية استرة الى مجموعة أو مجموعتين فوسفاتيين (على ذرة الكربون رقم ٤ أو ذرات الكربون رقم ٤ و ٥). يحلل أنزيم الفسفوليبيز من نوع (C) (Phospolipase C hydrolyzes) مركب فوسفاتيدايل الآينوزيتول ٤ و ٥ ثنائي الفوسفات (Phosphatidyl inositol 4,5 biphosphate) (PIP_2) بين الجليسرول والفوسفات المتصلة بذرة الكربون رقم (١) لمركب بروتين فوسفات الآينوزيتول ، وينتج عن ذلك مركب آينوزيتول ١ر٤ر٥ ثلاثي الفوسفات (Inositol 1,4,5-triphosphate) (IP_3) ومركب ثنائي أسيل الجليسرول (DAG) (Diacylglycerol) يمثل مركب (DAG) الناتج الجليسرول حيث يحدث له استلة فقط (في الوقت الحاضر) ويحول إلى اثنين من الحموض الدهنية.

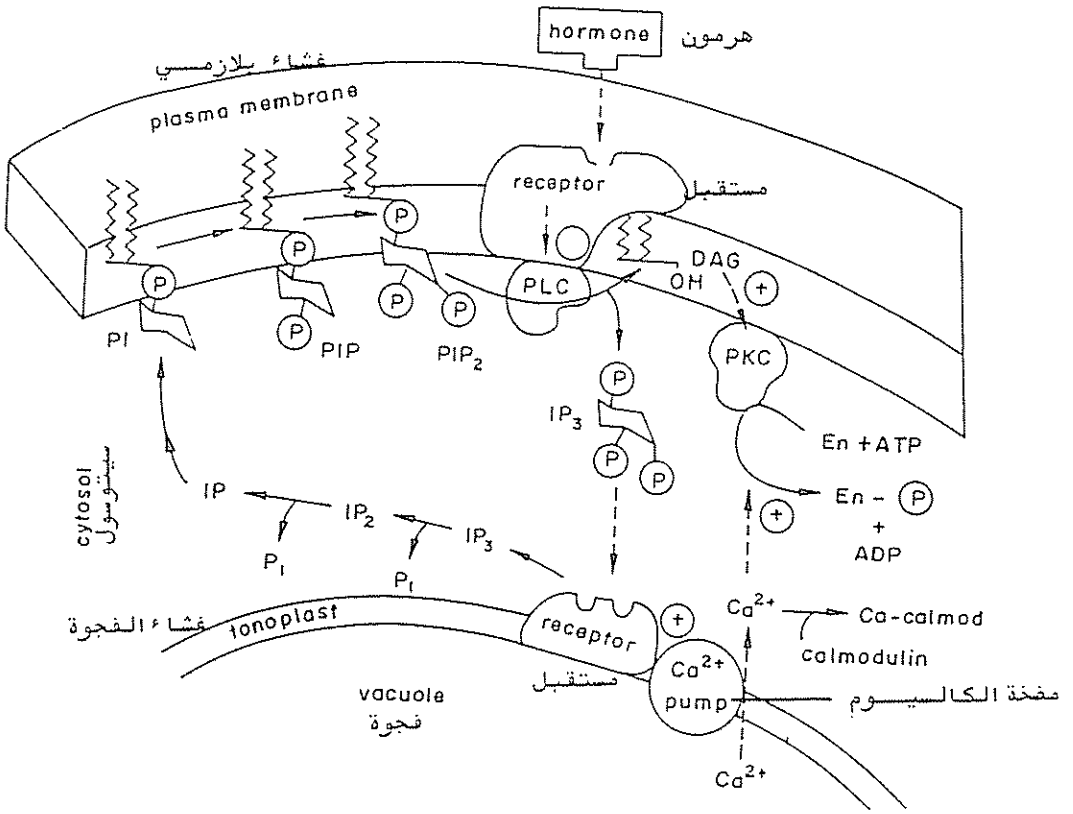
لكل من (IP_3) و (DAG) نشاط آخر باستطاعتهما أن يتسببا في إنخفاض في الاستجابة، إن مركب (IP_3) سهل الذوبان في الماء مما يسهل انتقاله الى الشبكة الإندوبلازمية، خاصة في الخلايا الحيوانية، ويتسبب هذا عن تحرر أيون الكالسيوم المخزون نتيجة لانتقاله الى السيتوسول (Cytosol) . وللخلايا البرنشيمية النباتية فجوات عصارية كبيرة ، ويلاحظ أن معظم أيونات الكالسيوم لا يخزن في الشبكة الإندوبلازمية ولكن في الفجوة العصارية حيث أن معدل تركيزه غالباً في معدل الميليجزئي (mM) .

توجد دلائل جيدة وحديثة تشير إلى أن مركب (IP_3) يستحث تحرير الكالسيوم في الفجوة العصارية إلى السيتوسول ؛ مما يدل على أن أماكن تحرر الكالسيوم قد تختلف في الخلايا النباتية عنها في الخلايا الحيوانية وهذا مبني على اختلاف تركيب كلٍ من الخلايا النباتية والحيوانية وفعاليتها.

لا تذوب مادة (DAG) في الماء لاتصالها بحامضين أمينين ، لذلك فإن فعاليتها تكون خلال الغشاء البلازمي ، حيث إنها سهلة الحركة (في الغشاء) ، وتنشط مادة (DAG) بعض الأنزيمات في الغشاء خاصة الأنزيمات التي تسمى بروتين كاينيز سي (Protein Kinase C) (PKC) . ويستغل هذا الأنزيم مركب

الطاقة (ATP) لكي يفسفر بعض الأنزيمات التي تنظم بعض المراحل المختلفة من عمليات التمثيل الغذائي ، وينتج عن استخدام عملية الفسفرة في بعض الأنزيمات نشاط للعمليات الايضية ، لكن في بعض العمليات الأخرى (البعض الآخر من الأنزيمات) ينتج عنها كبح للعمليات الأيضية . وبناء على ذلك نجد أن النواتج النهائية للعمليات الايضية غير ثابتة باستعمال الأنزيمات المفسفرة ، وكذلك بالنسبة لسلوك الخلايا ونمط النمو .

إن زيادة مستويات أيون الكالسيوم في السيتوسول بسبب مادة (IP3) ينتج عنه أيضاً نشاط لبعض الأنزيمات ؛ مثل أنزيمات البروتين كاينيز . وتتطلب بعض أنزيمات البروتين كاينز تنشيطاً بواسطة أيونات الكالسيوم ، والبعض الآخر ينشط باستخدام كالسيوم – كالموديولين (Ca-Calmodulin) عندما يبدأ تركيز أيونات الكالسيوم في الارتفاع في السيتوسول ؛ إذ تتحد أربعة أيونات كالسيوم مع الكالموديولين غير النشط لتكوين معقد نشط يسمى كالسيوم – كالموديولين (Ca-Calmodulin Complex) ، وهذا المركب المعقد النشط الناتج ينشط بعض الأنزيمات . وحالياً تعتبر هذه الأنزيمات منشطة بهذا المركب المعقد (معقد الكالسيوم – كالموديولين) في النباتات بما فيها العديد من أنزيمات بروتينات الكاينيز (NAD^+ Kinase) الأنزيم الذي يستعمل ATP لفسفرة NAD^+ إلى $NADP^+$ وأنزيم ATPase من الأغشية البلازمية هي التي تنقل أيونات الكالسيوم الزائدة إلى خارج الخلايا ، وبذلك فهي المنظم الابتدائي المستحث إذ تقوم باجراء تحورات على نشاط الانزيم ، مما يؤدي إلى حدوث تغيرات في عمليات التمثيل الغذائي ، وينعكس هذا على التغيرات والاختلافات الفسيولوجية والشكلية . تحفز مثل هذه التغيرات ، التي تحدث بسبب العديد من منظمات النمو والظروف البيئية داخل الخلية تفاعلات وتداخلات متعددة تساعد على خلق انسجة أو أعضاء أو نباتات مختلفة عن الأصل .

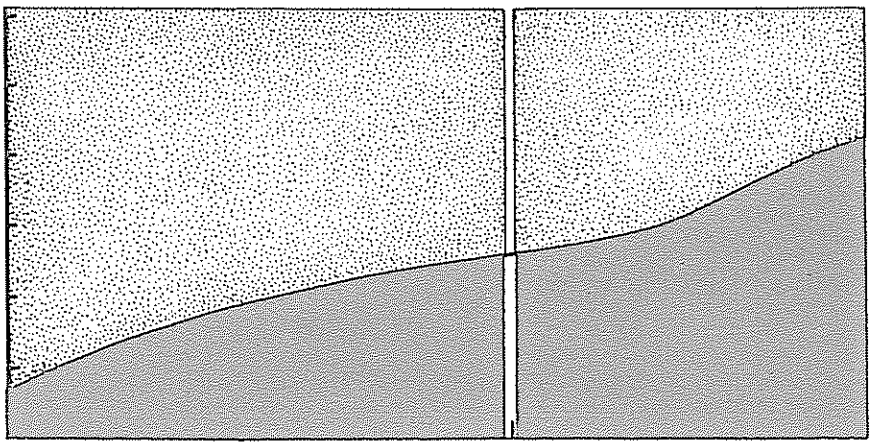


(الشكل ٢-١١) : يوضح نموذجاً لانتقال منظم النمو الاولي على الغشاء البلازمي ، حيث يتضح من الشكل ان ارتباط الهرمون على مستقبله يسبب تنشيطاً لأنزيم الفسفوليبيز سي (PLC) المحلل للغشاء الدهني فوسفاتيدايل اينوزيتول ٤، ٥ ثنائي الفوسفيت (PIP_2) لتحرير مركب اينوزيتول ١ ، ٤ ، ٥ ثلاثي الفوسفات (IP_3) ومركب ثنائي أسيل الجليسرول (DAG). يتحرك مركب (IP_3) إلى غشاء الفجوة (Tonoplast) في الخلية النباتية ، حيث يتحد مع المستقبل الذي ينشط (+) مضخة الكالسيوم مما يساهم في نقل الكالسيوم من الفجوة السيتوسول. ينشط أنزيم البروتين كاينتيز سي (PKC) هو الآخر بواسطة أيون الكالسيوم المتحرر من الفجوة ، وبذلك يصبح كثير من الأنزيمات مفسفرة بواسطة (PKC) . ينشط الكالسيوم أيضاً أنزيمات البروتين كاينتيز الأخرى وكثيراً من الأنزيمات الحرة أو المرتبطة مع مركب كالموديولين. في الغشاء البلازمي، يفقد مركب (IP_3) الفسفرة بواسطة التحلل المائي ليعطي مركب (IP_3)و (IP_1) الذي يتحول مرة أخرى إلى مركب الفوسفاتيدايل انيوزيتول (PI) وبعض الفوسفو أينوزيتايد الدهنية (PIP and PIP_2) في الغشاء البلازمي ، (النموذج عن ساليزبري وروس Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

(٢-١-١٦) آلية عمل الأوكسينات

أكد الكثير من الباحثين على أنه -إلى وقتنا الحاضر- لا يعرف كيف يعمل منظم النمو أحيائياً . ومع أن هذا صحيح ، لكن هناك العديد من العمليات الكيميائية الأحيائية والفسيولوجية التي ضُبطت بمنظمات النمو ، علاوة على أن تأثير المنظم في بداية هذه العمليات لم يتضح بعد . إن أحد هذه التأثيرات التي درست دراسة مكثفة هو تأثير الأوكسينات في استحثاث استطالة قطاعات الأغماد الورقية لنبات الشوفان والذرة وحتى سيقان العديد من ذوات الفلقتين. في هذا النظام من الاختبارات وأنظمة الاختبارات الأخرى ، يرغب الباحثون في معرفة سرعة حدوث استجابة ملموسة باستخدام الأوكسينات (أو أي منظم نمو آخر) ؛ لأن السرعة في الاستجابة تدل على أنه من الممكن أن يكون ذلك له علاقة بتأثير المنظم .

توضح التغطية الشاملة من المقالات العلمية كيفية فعالية الأوكسينات، حيث أشارت الابحاث إلى أن استحثاث نمو قطاعات الأغماد الورقية أو السيقان المعاملة بالأوكسين ، حدث بسرعة وبشكل مفاجيء . أن هذا الاستحثاث يمكن حدوثه في خلال ١٠ دقائق يستمر لعدة ساعات ، وخلال تلك الفترة ، يمكن زيادة معدل النمو من خمسة إلى عشرة أضعاف (شكل ٢-١٢) . حيث أوضح إيفان و ري (Evans and Ray) ١٩٦٩م ، كيفية قياس التغير المفاجيء في استحثاث الاستجابات السريعة بواسطة الأوكسين بواسطة جهاز جهز خصيصاً لقياس النمو وقياس استجابات الاستطالة السريعة للخلية ، ولمعرفة كيفية عمل هذا الجهاز نقترح الاطلاع على مور (Moore) ١٩٧٩م . ويمكن باستعمال هذا الجهاز، قياس الاستطالة بدقة في فترات قصيرة من الزمن في شريط من عدة قطع من الساق أو غمد الرويشه التي تسمح بحصول التغيرات السريعة في المحاليل الحاضنة لهذه القطع (شكل ٢-١٢) .



(دقائق)
الزمـــــن

(الشكل ٢-١٢) :

يوضح التسجيل الناتج من جهاز قياس النمو الذي ابتكره إيفان و ري (Evans and Ray) ١٩٦٩م لإيضاح نمو الأغماد الورقية لنبات الشوفان ، حيث يلاحظ تغير النمو مع الزمن من ماء إلى ٣ مايكروجرام/مليلتر IAA عند الزمن المطابق المماثل للخط الأبيض العمودي . والاستطالة التي حصلت في بداية التسجيل، كانت نتيجة لمس مقاطع الأغمدة الورقية بحوافز عندما كانت منتصبة داخل الجهاز ، كما أورده مور (Moore) ١٩٧٩م .

يتطلب نمو هذه القطاعات -في وجود الأوكسين أو غيابه- إلى امتصاص الماء ، وهذا يعني أنه لا بد وأن تبقى الخلايا محافظة على جهد ماء أكثر سالبية من ذلك للمحلول المحيط بها . ومن أجل أن يستحث الأوكسين النمو ، ليس من الضروري أن يبقى جهد الماء أكثر سالبية من ذلك للمحلول المحيط فحسب ، لكن أكثر سالبية من المحلول المحيط بقطاعات المقارنة أيضاً .

يحدث هذا لأن الجدران الخلوية للخلايا المعاملة بالأوكسين تتمدد بسهولة أكثر، لذا لا بد من وجود جهد ضغط يجبر التمدد الخلوي لهذه الخلايا بما فيه الكفاية ، وليس ضرورياً أن يكون أعلى من ذلك للخلايا غير المعاملة . يقود هذا إلى الخلاصة بأن الأوكسينات تسبب خلخلة الجدار (Wall loosening) ، ويستعمل هذا المصطلح في وصف قابلية الجدر الخلوية للتمدد السريع أو طبيعة الجدران المرنة نوعاً ما للخلايا المعاملة بالأوكسينات .

في مقالة علمية شاملة بخصوص هذا الموضوع ، وصف ري (Ray) ١٩٨٧م ، ثلاث آليات لتفسير تخلخل الجدار الخلوي ، وقد أخذت في الاعتبار في الثلاثين سنة الماضية ، لكن جميع هذه الآليات قد رفضت تقريباً في الوقت الحاضر، أما آخر آلية يجب ذكرها هنا وأشهرها، لأن لها دلائل تسندها ولأنها ظهرت من تجارب قليلة فقط ؛ مما سبب لها الرفض بصفة عامة . فهي الآلية التي عرفت بنظرية النمو الحمضي (Acid growth hypothesis) وتذكر أن الأوكسينات تجعل الخلايا المستقبلة في قطاعات الأغماد الورقية أو السيقان تفرز أيون البروتون (H^+) إلى داخل الجدران الابتدائية المحيطة بها، وأن هذه الأيونات تخفض ، حينئذٍ ، الرقم الهيدروجيني لذلك يحدث تخلخل الجدار والنمو السريع. إنه لمن المحتمل أن يعمل تغير الرقم الهيدروجيني على السماح لزيادة فعالية بعض الأنزيمات المحللة للجدار التي كانت غير نشطة عند الرقم الهيدروجيني العالي ، ومن المحتمل أن يؤدي ذلك إلى تكسير الروابط الكيميائية لسكريات الجدار العديدة ، مما يسمح للجدران أن تمتد بسهولة أكثر .

نوقشت نظرية النمو الحمضي بشكل جدي وذلك بالنسبة لحدوث الاستطالة في سيقان نباتات ذوات الفلقتين ، وذلك حينما وجد فاندرهوف ومساعدوه (Vanderhoef et. al.) ١٩٨٠م (توجد تغطية شاملة لهذا الموضوع

في مقالة فاندرهوف) ، أن الرقم الهيدروجيني pH المنخفض من خلايا قطاعات السويقة الجنينية السفلى لفول الصويا يعطي سرعة استطالة في فترة زمنية تتراوح بين ساعة وساعتين، بينما تنمو القطاعات بسرعة في الأوكسين لمدة يوم أو يومين. كذلك تستطيل قطاعات ساق البسلة بسرعة عند اضافة الأوكسين في وجود أو غياب الاضافة الخارجية للأملاح ، مثل اضافة كلوريد البوتاسيوم (Kcl)، لكن اذا وجدت مثل هذه الأملاح فهل يستحث الأوكسين تغير الرقم الهيدروجيني للجدر الخلوية ؟ . لقد استنتج العديد من الباحثين حديثاً أن الأوكسينات لا تستحث استطالة قطاعات الأغماد الورقية لنبات الذرة عن طريق تغير حمضية الجدران . وتوضح نتائج الباحثين أنه حتى لو خفض الأوكسين الرقم الهيدروجيني للجدار الى رقم ٥ ، فإنه يتطلب خفضاً في الرقم الهيدروجيني ربما من ٤ إلى ٥ر٣ لكي تحدث زيادة في خلخلة الجدار في غياب الأوكسين. ويعتبر هذا طريقاً آخر للفصل جزئياً بين تأثير الأوكسينات في النمو وتأثير انخفاض الرقم الهيدروجيني للجدار في النمو. مع ذلك ، ربما تفسر مقدرة الأوكسينات على خفض الرقم الهيدروجيني لخفض PH للجدار إلى استحثاث النمو لفترات زمنية قصيرة .

إن فصل استحثاث النمو (المصاحب لخلخلة الجدار) وحمضية الجدار ظهرت من تأثيرات السيتوكاينينات في نمو فلقات الخيار في دراسة أجراها كل من روس ورايلي (Ross and Rayle) ١٩٨٢م ، حيث أشارت الدراسة إلى امكانية خلخلة الجدران الخلوية بالمنظمات النباتية دون انخفاض في الرقم الهيدروجيني للجدار . بالإضافة إلى ذلك ، أكدت أبحاث باستخدام كل من فلقات الخيار والأغماد الورقية لنبات الذرة، أن مستحث النمو القوي المأخوذ من الفطريات وهو الفيوزيكوكسين (Fusicoccin) ، يستطيع أن يخفض درجة حموضة الجدران الخلوية بكفاية تامة ؛ مما تؤدي إلى استحثاث نموها. يعتبر الفيوزيكوكسين -من الناحية التركيبية- جليكوسيد ثنائي التربين (Diterpene glucoside) الذي تعرف عليه علماء أمراض النبات في العقد السادس من هذا القرن (١٩٦٠م) بأنه مادة سامة أساساً ومسؤولة عن أعراض أمراض ناتجة عن الفطريات كفطرة (Fusicoccum amygdali) التي تصيب الخوخ. وجد لمركب الفيوزيكوكسين مقدرة قوية على تنشيط أنزيم الغشاءالبلازمي (ATPase) الذي ينقل البروتونات H^+ من السيتوسول إلى

الجدار، وذلك لخفض الرقم الهيدروجيني للجدار لاستحثاث خلخلته ولاستحثاث النمو الخلوي . ومع ذلك يستطيع الفيوزيكوكسين زيادة نمو الأغماد الورقية والفلقات مثلما يستحث تدفق البروتون، ولكن الأوكسينات لا تستطيع استحثاث تدفق البروتونات بقوة كافية لاستحثاث نمو الغمد الورقي لنبات الذرة ، لا تستطيع السيتوكاينينات أيضاً استحثاث تدفق البروتون لاستحثاث نمو الفلقات . ماذا تعني هذه النتائج ؛ وهل يجب أن تسبب الأوكسينات والمنظمات الأخرى خلخلة الجدار والتمدد الخلوي في بعض أو معظم الانواع النباتية ببعض من الآليات غير المعروفة ؟

سبق أن ذكرنا في بداية هذا الباب أن جميع الخلايا لا تستجيب إلى منظم نمومعين ، لذلك لا بد من طرح السؤال التالي : ما الخلايا التي تستجيب للأوكسينات؟ في حالة قطاعات الأغماد الورقية وسيقان ذوات الفلقتين ، تستطيل طبقة خلايا البشرة العليا (Epidermis) عند المعاملة بالاوكسين . وفي العادة تحوي الطبقات التي تحت البشرة ،مثل البشرة السفلى (Hypodermis) (إذا وجدت)، والقشرة والنخاع خلايا تعتبر تحت ضغط وقابلة للاستطالة. إن استطالتها مفيدة لأنها متحدة عن طريق سلاسل طويلة من عديدات السكريات في الجدار الخلوي إلى خلايا البشرة العليا التي لا تستطيع التمدد بسرعة. الخلاصة العامة لهذه النتائج هي أن الطبقات تحت البشرة (Subepidermal) تستطيل فقط بدرجة كافية ، لجعل نمو الجدران الخلوية لطبقة البشرة البطيء تحت شد خفيف. من الواضح ، أن خلايا البشرة العليا ذات جهد ضغط موجب ؛ (أي أنها في حالة ضغط الامتلاء) ، وبالتالي تتمطط جدرها الخلوية ويبدو أن الضغط الداخلي والتمطط (التمدد) الخارجي أو الشد الى الخارج يجبر خلايا البشرة العليا لكي تنمو سريعاً بصورة غير عادية ، إلا أن جدرانها لا تتمطط بسرعة إلا إذا عوملت بأوكسين أكثر لجعل جدرها مخلخلة.

يؤدي وضع قطاعات السيقان أو الأغماد الورقية -في محلول من الأوكسين إلى بدء خلخلة الجدران الخلوية ، ثم إلى استطالة خلايا البشرة العليا بصورة سريعة ، مما يسمح أيضاً باستطالة الخلايا التي تحت البشرة المتصلة بها، لذلك يستطيل الغمد الورقي أو الساق بصورة أسرع .

يتضح من المناقشة السابقة أن طبقة البشرة العليا هي التي تستجيب أولاً للمعاملة بالأوكسين ، ويبدو أن طبقة البشرة العليا مهمة، خاصة فيما يتعلق بالفترة الزمنية اللازمة لإحداث الاستطالة والسرعة التي تتم بها أحداث هذه الاستطالة . لذا بدأت محاولات لفهم ما إذا كانت الأوكسينات تنشط المورثات في خلايا طبقة البشرة العليا . ديتز ومساعدوه (Dietz et. al.) ١٩٩٠م . لكن حتى قبل تركيز علماء الفسيولوجي على الطبقات الخلوية الخاصة في الساق ، أوضحت كثير من الأبحاث التي أجريت في أواخر الثمانيات في جامعة جورجيا بالولايات المتحدة الأمريكية، أن الأوكسين يسبب تغيرات سريعة في نشاط المورثات في قطاعات السويقة الجنينية السفلى لنبات فول الصويا .

لقد قورن هذا العمل بنتائج تم الحصول عليها من تجارب أجريت على قطاعات من ساق نبات البسلة ، حيث أكدت هذه المقارنة، بصفة عامة، القاعدة التي تنص على أن الأوكسينات تستطيع إحداث تغير بسيط في إنتاج المورث بالسرعة التي تستحث بها الاستطالة . ويعتبر هذا العمل مهماً لأنه يوضح أن الاوكسينات لا تؤثر فقط في نوعية البروتين المتكون، لكنها تحدث ذلك بصورة سريعة (وهذا يحدث قبل أوحالما يبدأ استحثاث النمو) كي (Key) ١٩٨٧ و ١٩٨٩م .

يحتاج هذا التأثير المؤكد للأوكسينات إلى مناقشة نسبةً إلى النموذج الموضح سابقاً في (شكل ٢-١٠) لمعرفة مكان حدوث الضبط . لقد أشار الكثير من الإيضاحات إلى أن الضبط الأساسي لهذه العملية يحدث عند عملية النسخ ، لكن ضبط ثبات الحمض النووي الرسول mRNA لم يحدد بعد. كي (Key) ١٩٨٩م . علاوة على ذلك ، لم يبرهن حتى الآن أن البروتين المستحث بواسطة الأوكسينات له دور مباشر في النمو . ومع ذلك ، فالأبحاث الحديثة المتعلقة بجميع التأثيرات المبكرة الملموسة لأي أوكسين سواء كان طبيعياً أو صناعياً خاصة فيما يتعلق بما ذكر في (الشكل ٢-١١) ، قد أكد فيها على وجود مستقبلات لمنظمات النمو وفعاليتها .

هل توجد مستقبلات لمنظمات النمو في النباتات ؟ يدل المصطلح مستقبل (Receptor) ضمنياً على أن الفعالية الحيوية يجب أن تربط المنظم في

الخلية، وإلا فقد يُحدث هذا الارتباط تغيرات فسيولوجية طفيفة ملموسة . إن العديد من البروتينات المتحدة غير متخصصة، سواء أيونياً أو بواسطة روابط فان دير فال (Van der Waales force) إلى جزئيات صغيرة ؛ لذلك لا بد أن يوضح أساساً لمستقبل الأوكسين الحقيقي . يحدث هذا الارتباط عند تراكيز فسيولوجية من الأوكسين معقولة ومنخفضة، ولا يتحد هذا البروتين مع الجزئيات بنفس التركيب الذي يفتقر له نشاط الأوكسين . ولقد تم تنقية القليل من البروتينات المرتبطة مع الأوكسينات، وعملت مضادات حيوية معاكسة. إن إضافة المضاد الحيوي بتراكيز منخفضة إلى أجزاء النبات المفصولة يوقف في بعض الحالات فعالية الأوكسين الفسيولوجية ، ويدل هذا على أن البروتين المتحد الذي يسبب مضاداً حيوياً خاصاً هو حقاً مستقبل هرموني .

حديثاً ، يعتبر تسلسل تعاقب المستقبل الأوكسيني المعني [بصورة غير مباشرة، بواسطة تسلسل الحمض النووي (DNA) المشفر له] بوضوح المنتج الضعيف لاثنين من عديد البيبتيدات بحيث يكون ما يقارب من ٢٠ كيلو دالتون من كل منهما . يوجد هذا المستقبل المعني بصورة كبيرة في الشبكة الإندوبلازمية (ER) (ربما نفس المستقبل الذي سبق شرحه في فصل سابق عند الحديث عن طفرة نبات الطماطم ثنائية الانتحاء الأرضي) ، لكن يوجد المستقبل الأوكسيني أيضاً بالقرب من السطح الخارجي للغشاء البلازمي . نابيير و فينز (Napier and Venis) ١٩٩٠م . الآن ، بلغة النموذج الموضح في (الشكل٢-١١) نحتاج إلى معرفة ماذا يحدث بعد ذلك ؟ وهذا يعني كيف يحدث تضخم الخلايا؟ تقترح المعلومات المتاحة حالياً أن الأوكسينات تؤثر في الغشاء البلازمي لتسبب تغيرات في أيض دهون الآينوزيتول الفوسفاتية (inositol phospholipids) وفوسفات الآينوزيتول (Inositol phosphates) التي تعتبر متفقة بشكل واسع مع النموذج الموضح في (شكل ٢-١١).

الفصل الثاني

(٢-٢) الجبريلليـنيـــات

(٢-٢-١) تاريخ الاكتشاف

تم التعرف على الجبريلليـنيات لأول مرة في اليابان في العقد الثالث من القرن العشرين الميلادي ، وذلك من دراسات استخدم فيها نباتات الأرز المصابة التي نمت نمواً طولياً بشكل ملفت للنظر (لمزيد من المعلومات عن التاريخ الاكتشافي لهذه المركبات يقترح الرجوع إلى فيني (Phinney) ١٩٨٣م؛ أو ثيمان (Thimann) ١٩٨٠م . لا يستطيع هذا النوع من النباتات المصابة في الغالب بمرض ما أن يقف ويدعم نفسه، وبالتالي نجد انه يموت بسبب الضعف والتلف الحاصل في أنسجته نتيجة للاصابة بالمرض . في أواخر القرن التاسع عشر (١٨٩٠م) اطلق اليابانيون على نباتات الأرز المصابة التي تنمو نمواً ضعيفاً اسم "البادرات الغبية " "Foolish seedling" (Bakanae disease) ويعود السبب في نمو البادرات بهذا الشكل إلى الاصابة بالفطرة جبريليلا فوجيكارو (Gibberella fujikuroi) . لقد وجد علماء أمراض النبات في عام ١٩٢٦م، أن مستخلص الفطر المقدم لبادرات الأرز السليمة يعطي نفس الأعراض الملاحظة على البادرات المصابة بالفطرة ، مما يشير إلى أن هناك مادة كيميائية مسؤولة عن المرض .

وفي حوالي العقد الثالث من القرن العشرين ، عزل كلٌ من ت. يابوتا (T. Yabuta) ، و ت. هياشي (T. Hyashi) مركباً نشطاً من الفطريات أطلقا عليه اسم جبريللين (Gibberellin) نسبة للفطر، وهكذا نجد أن أول مركب من مركبات الجبريللين تم اكتشافه مبكراً في الفترة التي تم فيها اكتشاف مركبات الأوكسينات ، وبسبب قلة الاتصالات باليابانيين ، وظروف الحرب العالمية الثانية، لم يهتم العلماء في الغرب بتأثير مركبات الجبريلليـنيات حتى بداية العقد الخامس (١٩٥٠م) .

أجريت بحوث كثيرة منذ عام ١٩٥٠م إلى وقتنا الحاضر عن تأثير حمض الجبريلليك ذي الأصل الفطري على النباتات البذرية ، وخلال نفس الفترة

اكتشفت مواد مشابهة للجبريللينات توجد طبيعياً في النباتات البذرية. وعزلت مواد مشابهة تعود إلى تسع فصائل تمثل سبع عوائل من نباتات مغطاة البذور عزلها فيني ومساعدوه (Phinney et. al.) ١٩٥٧م ؛ ومن سيقان بادرات نبات البسلة .

ويعتبر كلٌ من ماك ميلان وآخرين (Mac Millan et. al.) ١٩٦١م أول من عزل ووصف كيمياً الجبريللين الطبيعي من النباتات البذرية ؛ مور (Moore) ١٩٧٩م .

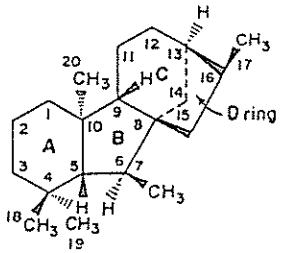
لقد اكتشف حتى الآن حوالي أربعة وثمانين مركباً من مركبات الجبريللينيات حتى نهاية سنة ١٩٩٠م في العديد من الفطريات والنباتات . تاكاهاشي ومساعدوه (Takahashi et. al.) ١٩٩٠م . لقد وجد حتى الآن ثلاثة وسبعون من هذه الجبريللينيات في النباتات الراقية ، وخمسة وعشرون في الفطرة جبريلليلا (Gibberella) وأربعة عشر في كلٍ من النباتات الراقية والفطريات .

إن بذور أحد النباتات القرعية (Sechium edule) تحتوي على، عشرين مركباً على الأقل من الجبريللينيات ، أما بذور نبات الفاصولياء (Phaseolus vulgaris) فتحتوي على ستة عشر مركباً منها على الأقل ، لكن معظم الانواع النباتية قد تحتوي على مركبات قليلة من الجبريللينيات .

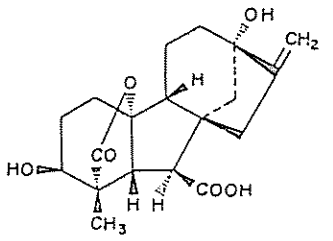
(٢-٢-٢) خصائص الجبريللينيات ومميزاتها

تشتق جميع الجبريللينيات من الهيكل العضوي إنت-جبريلين كما هو موضح في (الشكل ٢-١٣) بالإضافة إلى نظام الحلقات المرقمة وتركيب ستة من مركبات الجبريللينيات النشطة . إن جميع الجبريللينيات حمضية ، ويرمز لها بـ (GA) اختصاراً لاسم حمض الجبريللين (Gibberellic acid) مع إعطاء أرقام مختلفة بعد حرف (A) للتمييز بينهما . إن جميع مركبات الجبريللين ذات ١٩ أو ٢٠ ذرة كربون مترتبة في نظام حلقي يتكون إما من أربع أو خمس حلقات . إن نظام الحلقة الخامسة (غير موجود في مركب إنت-جبريلين

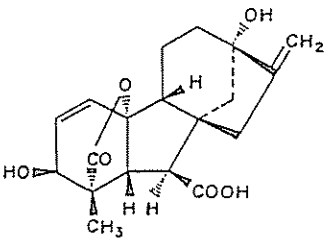
(Ent-gibberellin) عبارة عن حلقة لاكتون متصلة بالحلقة (A) في الجبريللينيات كما في (الاشكال ٢-١٣ر١٤ر١٥) .



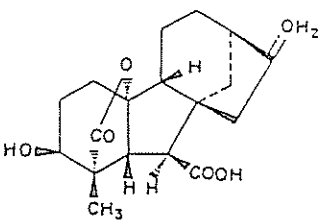
ent-gibberellane skelton



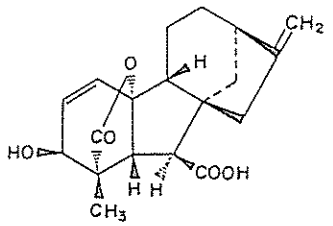
GA_1



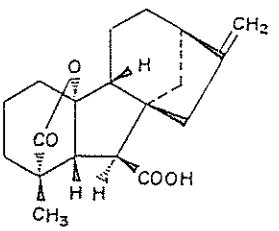
GA_3



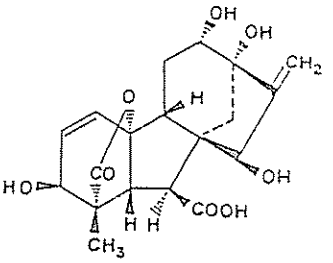
GA_4



GA_7



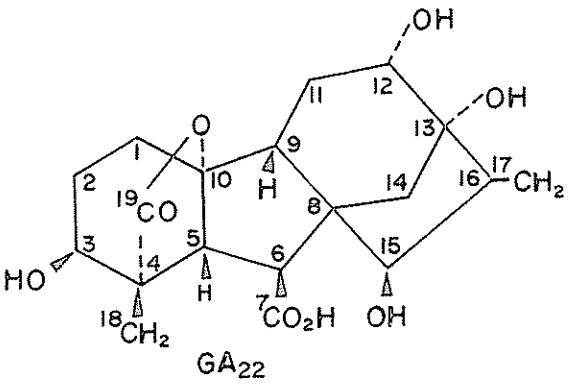
GA_9

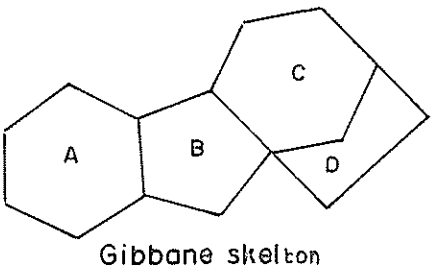


GA_{32}

(الشكل ٢-١٣) :

يوضح التركيب الكيميائي لمركب إنت-جبريللين (Ent-gibberellane) ، وستة من مركبات الجبريللينيات النشطة . إن هذه المركبات ، مرقمة كما في حالة المركب إنت-جبريللين، ما عدا ذرة الكربون رقم (٢٠) والمجموعة الميثيلية ($-CH_3$) لمركب انت-جبريللين تأكسدت وتحرر منها غاز ثاني أكسيد الكربون (CO_2) ونتج عن ذلك تكوين ذرات الكربون التسع عشرة المكونة لشكل الجبريللينيات الموجودة في الشكل .علاوة على ذلك ، ففي هذه المركبات (بالإضافة إلى بعض المركبات الأخرى) تأكسدت بها ذرات الكربون ١٩ للمجموعة الميثيلية في إنت-جبريللين إلى مجموعة كربوكسيلية لتكوين حلقة لاكتون ، كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م.





(الشكل ٢-١٤) :

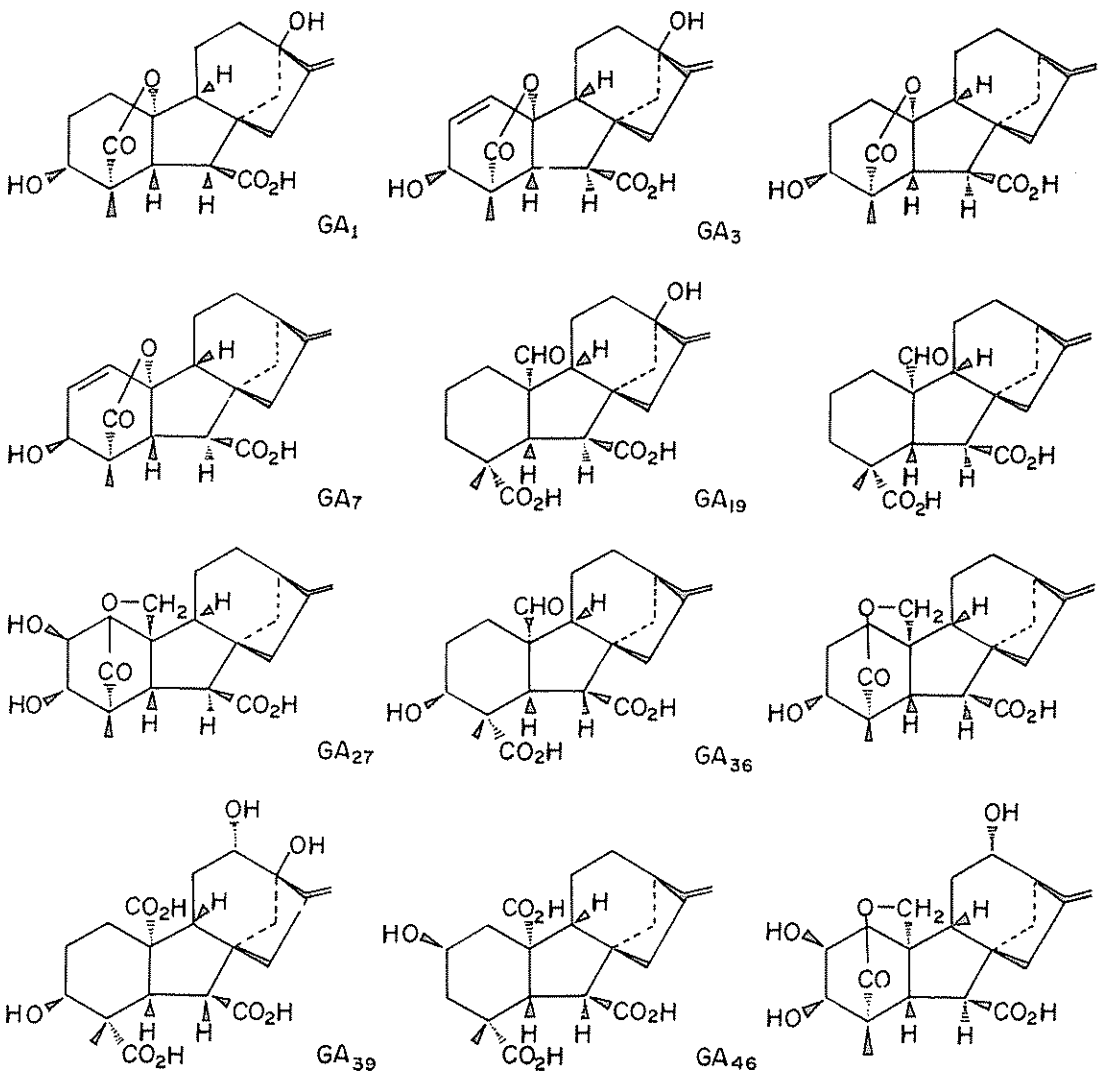
يوضح الصيغة التركيبية للهيكل جيبان موضحاً عليه توزيع مجاميع الهيدروكسيل ، كما أورده هوبكنز (Hopkins) ١٩٩٥م .

لجميع مركبات الجبريلليينيات مجموعة كربوكسيلية واحدة متصلة بذرة الكربون رقم (٧) ، ولدى بعضها الآخر مجموعة كربوكسيلية اضافية متصلة بذرة الكربون رقم (٤) ، وبذلك يمكن تسميتها حموض الجبريللين (شكل ٢-١٥).

علاوة على أن حمض الجبريللين ٣ (GA_3) يعتبر أول مركب نشط وفعّال جداً ويستعمل منذ فترة طويلة نظراً لتوفره بكثرة تجارياً ، ويمكن الحصول عليه (عن طريق تنقيته باستعمال البيئة المغذية) من الفطريات، خاصة فطرة جبريلليلا فوجيكارو (G. fujikouroi) حيث يطلق عليه اسم حمض الجبريللين (GA_3) . إن عدد مجاميع الهيدروكسيل (-OH) على الحلقات (A) و (C) و (D) مرتب من صفر من مجاميع الهيدروكسيل كما في حالة GA_9 إلى أربعة مجاميع (كما في حالة GA_{32} (الشكل ٢-١٣) مع إمكانية ادخال مجموعة الهيدروكسيد إلى ذرة الكربون رقم ثلاثة أو رقم ثلاثة عشر أو كليهما عن طريق إضافة المجموعة الهيدروكسيلية (شكل ٢-١٥) .

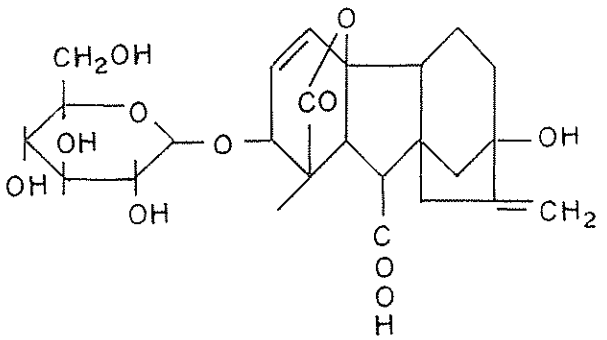
توجد الجبريلليينيات في كاسيات وعاريات البذور والسرخسيات، وربما أيضاً في الحزازيات والطحالب، وعلى الأقل في نوعين من الفطريات. وقد وجدت هذه المركبات حديثاً في نوعين من البكتيريا. ويجب أن نتذكر أن حوالي ٨٤ مركباً من الجبريلليينيات المعروفة فقط يحتمل اعتباراها نشطة من الناحية الفسيولوجية لإنتاج وتكوين مركبات أخرى نشطة ، وبعضها الآخر لا يزال غير نشط في شكل نواتج هيدروكسيلية .

ليس من الواضح أن أي نبات يعتمد على جميع الجبريلليينيات التي يحتويها ، لكن إلى وقتنا الحاضر لم تدرس هذه الحالة دراسة كافية للبت والتأكد منها . علاوة على أن الخمسة والعشرين جبريلليينياً في الفطرة جبريلليلا فوجيكارو (Gibberella fujikuroi) ليس لها فعالية معروفة (الا أنه من الممكن الافتراض بأنها تزيد من استحثاث الأنزيمات المحللة للنشاء إلى سكريات في النبات العائل وذلك باستحثاث تكوين أنزيمات الأميليز، مما ينتج عنه الحصول على مصدر غذائي سكري) روبرت ديفلين وفرانسيس و يزام (١٩٨٥م).



(الشكل ٢-١٥):

يوضح بعض الصيغ التركيبية لبعض مركبات حمض الجبريلليك ، كما ورد عن ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م ، وهوبكنز (Hopkins) ١٩٩٥م .



الجبريللين المتحد (Gibberellin Glycosides)

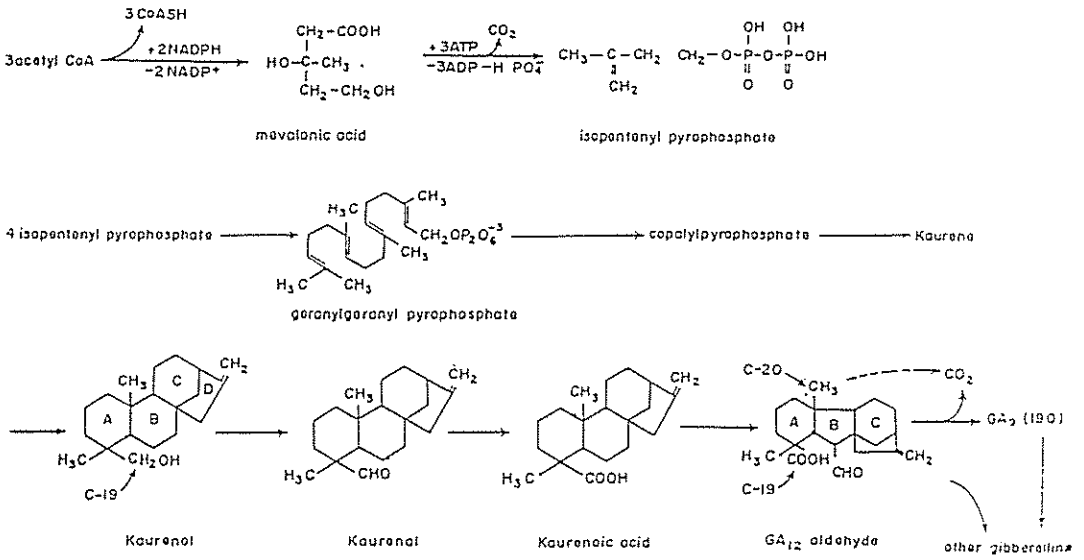
(الشكل ٢-١٦) : يوضح هذا الشكل الجبريللين المتحد وكمثال ، الجبريللين المتحد بالجلوكوز (جليكوسيدات الجبريللين).

(٢-٢-٣) الجبريللينات الحرة والمقيدة

يوجد العديد من مركبات الجبريللينيات الحرة (الأشكال ٢-١٣ . ١٥) التي تعتبر أكثر فعالية في تنظيم النمو من مركبات الجبريللين المقيد (شكل ٢-١٦). ووجد في بعض النباتات بعض من مركبات الجبريللين المقيد (المتحد) وبصورة خاصة في بعض البذور ، واتضح أن هذه المركبات منها ما هو مقترن بالجلوكوز (*B* -D-Glucose) جليكوسيدات الجبريللين (Gibberellin glycosides) (شكل٢-١٦) ومنها ما هو على شكل أسترات الجليكوسيل لحمض الجبريلليك .

(٢-٢-٤) أيض وبناء الجبريللينيات

كما هو معروف فالجبريللينيات هي مركبات من أشباه الآيزوبرين (Isopreniod) ثنائية التربينات (Diterpenes) وتُبنى من وحدات الخلات (Acetate Units) عن طريق مسار حمض الميفالونيك. تعمل مركبات جيبرانيل جبيرانيل بيروفوسفيت (شكل ٢-١٧) وهي عشرون مركباً كربونياً ، كمركبات مانحة لجميع ذرات الكربون الداخلة في تركيب الجبريللينيات . وتتحول هذه المركبات إلى مركب كوباليل بيروفوسفيت (Copalyl pyrophosphate) ، الذي له نظامان حلقيان، حيث تتحول الحلقة الأخيرة الى مركب الكيورين (Kaurene)، الذي به أربع حلقات . وتتم عملية تحويل الكيورين عبر مسار حمض الميفالونيك بالأكسدة في الشبكة الإندوبلازمية، حيث تتكون المركبات الوسطية، مثل كيورينول (Kaurenol) (مركب كحولي) و كيورينال (Kaurenal) (مركب ألدهيدي) وحمض الكيورينويك (Kaurenoic acid) وذلك بتأكسد كل من هذه المركبات تماماً ولعدة مرات .



(الشكل ٢-١٧) :

يوضح بعض تفاعلات بناء مركبات الجبريللينيات. يلاحظ من الشكل أن هنالك العديد من الخطوات في مسار بناء الجبريللينيات عبر مسار حمض الميفالونيك يشترك فيها أكثر من أنزيم مساعد لتكملة التفاعل ، خاصة بالنسبة للمركبات التي قبل الكيورين (Kaurene) ، كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

إن المركب الأول الحقيقي الذي له نظام حلقي جبريللليني هو ألدهيد حمض الجبريلليك ١٢ (GA_{12}) ، جزيئه ذو ٢٠ ذرة كربون . ينتج من هذا المركب مركبان جبريللينيان ؛ يحوي الاول ٢٠ ذرة كربون ويحوي الآخر ١٩ ذرة كربون ، وهذه من المحتمل بنائها في الشبكة الإندوبلازمية .

يتكون ألدهيد حمض الجبريلليك ١٢ (GA_{12}) بواسطة حذف ذرة كربون من الحلقة (B) لمركب حمض الكيورينويك (شكل ٢-١٧) وتقلص الحلقة (B) . ومن المحتمل أن تستعمل جميع النباتات نفس التفاعلات لتكوين ألدهيد حمض الجبريلليك ١٢، لكن من هذه النقطة، وفي نفس المسار، تستعمل أنواع مختلفة من النباتات على الأقل ثلاثة مسارات لتكون جبريللينيات مختلفة . في جميع الحالات ، علاوة على أن مجموعة الألدهيد تمتد (Extending) (تبرز) إلى أسفل من الحلقة (B) في الدهيد حمض الجبريلليك ١٢، إلا أنها تتأكسد إلى مجموعة كربوكسيلية ، وهذا ضروري جداً من أجل النشاط الاحيائي لجميع الجبريللينيات.

بصفة عامة، تعتبر مركبات الجبريللينيات المحتوية على ١٩ ذرة كربون أكثر نشاطاً من مركبات الجبريللينيات المحتوية على ٢٠ ذرة كربون ، والكربون المفقود من جزئيات المركبات المحتوية على ٢٠ ذرة كربون هو كربون المجموعة الميثيلية المتصلة بين الحلقة (A) والحلقة (B) لألدهيد حمض الجبريلليك ١٢. سوف يتأكسد هذا الكربون إلى مجموعة كربوكسيلية ومن ثم سوف ينطلق كغاز ثاني أكسيد الكربون . يتكون في معظم مركبات الجبريلينيات ، النظام الحلقي الخامس (اللاكتون) من ذرة الكربون ١٩ للمجموعة الكربوكسيلية، لألدهيد حمض الجبريلليك ١٢ لإنتاج GA_9 . لكنه يمكن احداث بعض التعديلات المهمة للنظام الحلقي ، فعلى سبيل المثال ، GA_1 انظر (الشكل ٢-١٣) ، به مجموعة كربوكسيلية واحدة متصلة بالحلقة (A) ومجموعة كربوكسيلية أخرى متصلة بين الحلقتين (C) و (D) . وكما سوف يوصف ويشرح في هذا الفصل ، فإن حمض الجبريلليك GA_1 يبدو ذا أهمية خاصة في إحداث الاستطالة لخلايا السيقان النباتية .

يعزى تأثير بعض معوقات النمو التجارية التي تثبط استطالة الساق، وتتسبب في إعاقة للمحصلة العامة للنمو، إلى أنها -جزئياً - تتسبب في تثبيط

بناء الجبريللين . وتشتمل هذه على المركبات المسماة تجارياً فوسفون د (Phosphon D) أو مركب (AMO - I6I8) أو سيكوسيلين سيميدول) (CCC) (Cycocelancymidol) وباكلو بيوترازول (Paclobutrazol) . ويمنع كل من المركب الأول والثاني عملية تحويل مركب جيرنايل جيرنايل عديد الفوسفات (geranyl geranyl pyrophosphate) إلى مركب كوباليل عديد الفوسفات (Copalyl Pyrophosphate) (شكل ٢-١٧). أما الفوسفون د فيثبط أيضاً التكوين التتابعي لمركب الكيورين (Kaurene) ، بينما يوقف كلّ من أنسيميدول (Ancymidol) وباكلوبيوترازول (Paclobutrazol) تفاعلات الأكسدة بين مركب الكيورين وحمض الكيورينويك (Kaurenoic acid) .وربما يحدث تثبط النمو في العديد من النباتات كلياً بواسطة أي مركب من هذه المركبات التي تستطيع التغلب على تأثير الجبريللين (GA_3) ، مما يشير الى أن تأثيرها يكمن في تثبيط بناء الجبريللين بدرجة كبيرة. علاوة على أن مركبات فوسفون د AMO-I6I8 و CCC تثبط بناء الستيرول (Sterol) في نبات التبغ (Tobacco sp.) ، مما يدل على أن هذه المركبات ليست متخصصة في تثبيط بناء الجبريللينيات . إن استعمال منظمات النمو المعوقة (المثبطة) بما فيها تلك المركبات التي تعمل عن طريق إيقاف بناء الجبريللين، قد لخص في مقالة علمية بواسطة العالم قروسمان (Grossmann) .١٩٩٠م .

المركب الشائع الاستعمال، هو حمض الجبريللين الثلاثي (GA_3) ، لا يتسكر بصورة كاملة ، لكن خلال عمليات النمو النشطة، فإن معظم الجبريللينيات سريعة التحول بعمليات التحول الهيدروكسيلي (Hydroxylation) إلى نواتج غير نشطة أيضياً ، ومن الممكن تحويل هذه المركبات بسهولة إلى مركبات جبريللين متحدة (Conjugates) التي تعتبر -بشكل عام- غير نشطة، وربما تخزن هذه المركبات المتحدة أو تنقل قبل تحررها في الوقت والمكان المناسب . تشتمل الجبريللينات المتحدة المعروفة على مركبات مثل الجليكوسيدات (Glycosides)، التي يرتبط فيها جزيء من الجلوكوز، إما برابطة إيثر مع واحدة من المجاميع الهيدروكسيلية (-OH) أو برابطة استرية بالمجموعة الكربواسيلية لمركب الجبريللين . ومن العمليات الأيضية المهمة الأخرى، تحويل الجبريللينيات عالية النشاط إلى جبريللينيات أقل نشاطاً .

(٢-٢-٥) الأماكن التي توجد وتبنى فيها الجبريللينيات

إذا وُجدت مركبات الجبريللين في العضو النباتي ، فهي تكون قد بُنيت في ذلك العضو أو انتقلت إليه من عضو آخر. ويلاحظ أن البذور غير الناضجة تحتوي نسبياً على كميات كبيرة من الجبريللينيات بالمقارنة بالأجزاء النباتية الأخرى . وباستعمال المستخلصات الخلوية - الحرة من بذور بعض الأنواع النباتية يمكن الحصول على الجبريللينيات وهي تدل على أن معظم محتوى البذور من الجبريللينيات ينتج من عمليات البناء الأحيائية، وليس من عمليات النقل ، كما تدل المعلومات المتوافرة، في الوقت الحاضر على أن مقدرة بعض الأجزاء النباتية الأخرى على بناء الجبريللينيات أقل بسبب نقص النتائج الكيموحيوية المباشرة المتوفرة من البحوث في هذا المجال ، ومع ذلك ، فإنه من الممكن أن تكون معظم خلايا النبات الصغيرة ذات قدرة على بناء الجبريللينيات. ومن المعتقد أن الأوراق الصغيرة هي الأعضاء الرئيسة لبناء الجبريللينيات ، كما هو الحال بالنسبة للأوكسينات . تتفق هذه الفرضية مع الحقيقة التي تنص على أنه عندما تقطع قمم المجموع الخضري والاوراق الصغيرة ومن ثم تعامل الأجزاء المقطوعة إما بالجبريللين أو بالاوكسين، فإن ذلك يستحث استطالة الساق مقارنة بالسوق المقطوعة غير المعاملة بهذه المركبات . تتضمن الفرضية أن الأوراق الصغيرة تستحث استطالة الساق عادة وذلك لأن هذه الاوراق تنقل المنظمات النباتية إلى الساق . ويعتبر هذا لافت للنظر؛ لأن الأوراق الصغيرة تعتبر مورداً للمواد الغذائية عبر نسيج اللحاء ، وليست عضواً مصدراً لها. ففي حالة الأكسينات فالمعروف ان نقل هذه المركبات لا يحدث عادة عن طريق اللحاء، ولكن يحدث قطبياً عن طريق خلايا متصلة بالحزم الوعائية ، لذلك لا توجد مشكلة في تفسير هذا النقل ؛ لكن في حالة الجبريللينيات ، يحدث نقل بالإضافة إلى الانتشار عبر كلٍّ من الخشب واللحاء ، ولا يعتبر حدوث النقل للجبريللينيات بصورة أساسية قطعياً . كيف تستطيع مركبات الجبريللينيات أن تنتقل بفاعلية من الأوراق الصغيرة لتعطي استطالة الساق ؟ ! وإن حدث ذلك فهو غير معروف.

تبنى الجبريللينيات أيضاً في الجذور، ولكن المعاملة الخارجية بالجبريللينيات لها تأثير بسيط في نمو الجذور، وهي مع ذلك تشبط تكوين

الجذور العرضية . ويمكن الكشف عن هذه المنظمات في العصارة الخشبية للجذور والسيقان عند قطع هذه الأعضاء وإرغام العصارة الخشبية على الخروج، ويساعد في ذلك ظاهرة الضغط الجذري . ويقلل تثبيط بناءالجبريلليينيات من كميات الجبريلليينيات في هذه العصارات، ولو أن اعادة قطع جزء من المجموع الجذري يتسبب في انخفاض حاد في تركيز جبريلليينيات المجموع الخضري؛ مما قد يوحي بأن كميات كبيرة من إمدادات الجبريللين تأتي من الجذور عبر الخشب أو أن الجذور التي أعيد قطعها لا تستطيع القيام بالإمداد بالماء والأملاح المغذية بكميات كافية للمحافظة على مقدرة المجموع الخضري لبناء المركبات الجبريللينية.

أشار كثير من الابحاث إلى أن مركبات الجبريللينات ،والمواد المشابهة لها توجد في كثير من كاسيات وعاريات البذور، والحزازيات ،والطحالب ، والفطريات، والبكتيريا . ويوضح (الجدول ٢-٢) الأجزاء النباتية الخضرية وبعض أنواع البذور التي عزلت منها مركبات معينة من الجبريللينات ؛ حيث يتضح من الجدول أن العضو النباتي أو النسيج يحتوي على نوعين أو أكثر من الجبريللينات ؛ منها ما هو حر وما هو مقيد . ويوضح (الجدول ٢-٣) الطرق التي استعملت في معرفة تراكيز الجبريللينات والتقدير الحيوي لها في أنسجة النبات المختلفة ، حيث يتضح أن تراكيز مركبات الـ GA_5 في البذور الغير الناضجة أكثر بمقدار الضعف مما هو عليه في الأعضاء الخضرية . روبرت ديفلين وفرانسيس و يزام (١٩٨٥م) .

(٢-٢-٦) استحثاث - الجبريلليينيات لنمو النباتات السليمة

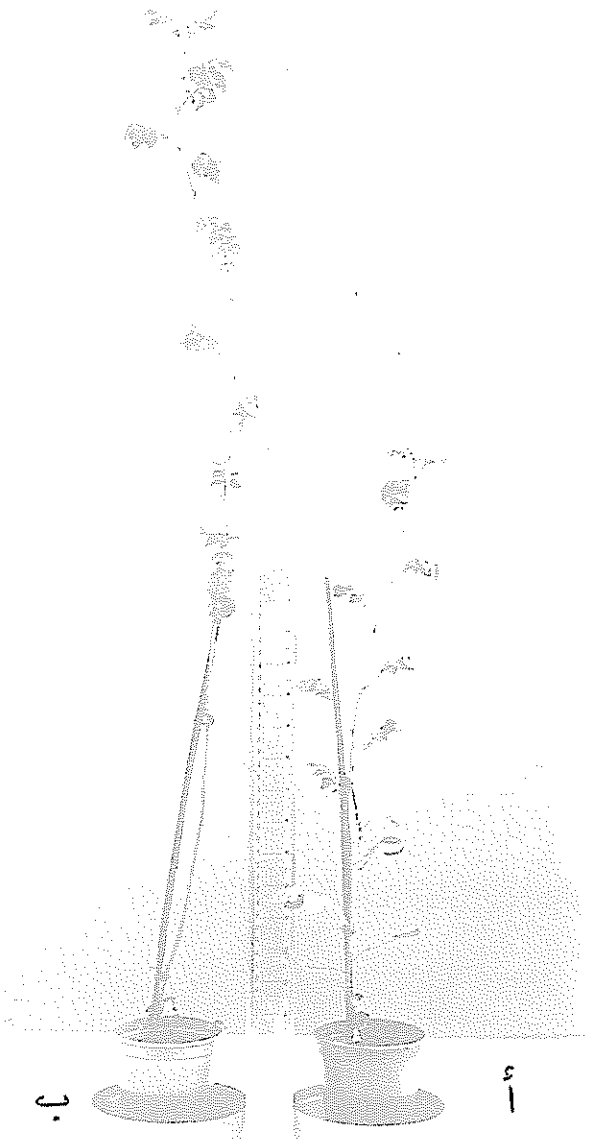
للجبريلليينيات مقدرة فذة من بين منظمات النمو النباتية في استحثاث نمو العديد من أنواع النباتات السليمة ، خاصة القزمية منها أو الأنواع الحولية ذات الشكل الورديي (Rossette) . وعموماً ، تحدث الاستطالة في السوق النباتية السليمة أكثر منها في قطاعات السوق المفصولة المقصوصة، ولذلك نجد أن تأثير الجبريلليينيات مناقض لتأثير الأوكسينات في هذ الصدد . تشير الدلائل الأولية للاستطالة الناتجة عن المواد الذائبة في المركب العضوي ، االذي استعمل لاستخلاص منظمات النمو من درنات نبات البطاطس (Solanum andigena) إلى أن هناك مادة تذوب في الاثير مسؤولة عن هذه

(الجدول ٢-٢) يوضح أمثلة لبعض الثمار والبذور التي وجدت بها أنواع معينة من الجبريللينات. عن مور وأيكلند (Moore and Ecklund) ١٩٧٥م، كما أورده مور (Moore) ١٩٧٩م .

نوع النبات Species	الجبريللينات GAs
نبات الخيار البري Marah macroarpus	A_1, A_3
بذور ناضحة	A_4, A_7
الفاصوليا من نوع Phaseolus coccineus	A_1, A_3, A_5, A_6
بذور غير ناضجة	A_8, A_{17}, A_{19}
نبات وردة الصباح اليابانية Pharbitis nil Chois.	A_3, A_5, A_{20}
بذور غير الناضجة	A_{26}, A_{27}
نبات الخيار Cucumis sativus L.	A_1, A_3, A_4
بذور غير ناضجة	A_7
نبات الترمس الأصفر (الدرباس) Lupinus luteus L.	A_{18}, A_{19}
ثمار وبذور غير ناضجة	A_{23}, A_{28}
نبات التفاح Malus sylvestris L.	A_3, A_4, A_7
ثمار وبذور	

(الجدول ٢-٣) يوضح بعض نتائج التحليل الكمي لبعض مركبات الجبريللينات في الأنسجة النباتية ، كما أورده مور (Moore) ١٩٧٩م .

المادة النباتية	تركيز الجبريللينات	طرق التقدير
الغصن الزهري غير الناضج لنبات الزيوان Lolium perenne	٢٥٦ مايكروغرامًا من الـ GA_3 مكافئة لكل كغم من الوزن الجاف	كروموتوكرافيا والتقدير الاحيائي للجزء تحت الفلقي لنبات الخس
البذور غير الناضجة لنبات البسلة Pisum sativum L.	١٤٠٠ مايكروغرام من الـ GA_3 مكافئة لكل كغم من الوزن الطري ٤٣ . . مايكروغرام لكل بذرة.	كروموتوكرافيا والتقدير الاحيائي لنبات البسلة القزمية ونبات الذرة القزمي
الثمار العذرية غير الناضجة لنبات التفاح Malus sylvestris Mill.	١٤٣ مايكروغرامًا من الـ GA_3 مكافئة لكل كلغم من الوزن الطري	كروموتوكرافيا ، كروموتوكرافيا الغاز السائل GLC لتقدير الاحيائي لنبات البسلة القزمية ونبات الخيار
الثمار الفتية للبرتقال Citrus sinensis Osbeck (٩ أيام بعد سقوط الكأس)	ما يقارب ١٠٥ مايكروغرامًا من GA_3 مكافئة لكل كغم من الوزن الطري، ما يقارب ٤ مايكروغرامًا مكافئة لكل ثمرة.	كروموتوكرافيا والتحليل والتحليل الفلوروميتري
البادرات الشاحبة بعمر (٧)أيام لنبات البسلة Pisum sativum L.	٨٨ مايكروغرامًا من الـ GA_3 مكافئة لكل كغم من الوزن الجاف ٣٣. . . مايكروغرام لكل نبات .	كروموتوكرافيًا ، والتقدير الاحيائي لنبات الذرة القزمية



(الشكل ٢-١٨) :

يوضح استحثاث نمو بادرة نبات البطاطس (Solanum andigena) بواسطة رش مستخلص جبريللين (٥٠ جزءاً في المليون) من درنات نبات البطاطس على النبتة ؛ (ب) بعد أربعة أسابيع من المعاملة ، ويلاحظ أن النبتة (أ) غير معاملة ، بحث غير منشور لباصلاح .

الاستطالة (شكل ٢-١٨) . كما هو معروف من الأبحاث أن كثيراً من بذور النباتات -بما فيها البقولية- تعتبر مصدراً غنياً لمركبات الجبريللينات .ربما تكون الاستطالة التي حدثت لبادرة نبات البطاطس سببها هذه المركبات (شكل ٢-١٨).

معظم نباتات ذوات الفلقتين، وذوات الفلقة الواحدة تستجيب وتنمو سريعاً عندما تعامل بمركبات الجبريللينيات، لكن أنواعاً عديدة من الفصيلة الصنوبرية لا تستجيب عندما تعامل بحمض الجبريلليك (GA_3) ، ومع ذلك فهي تستجيب جداً إلى خليط من مركبات جبريللينيات مثل (GA_4 , GA_7). روبرت ديفلين وفرانسيس و يزام (١٩٨٥م) .

يوجد في نبات الكرنب وبعض الأنواع الأخرى ذات الشكل الوريدي سلاميات قصيرة أحياناً . تنمو هذه السلاميات إلى طول يقارب ٢ ميلليمتر، عند معاملة هذه الأنواع النباتية بمركبات الجبريللينيات ، يلاحظ أنها تزهر، مع ملاحظة أن النباتات غير المعاملة تبقى قصيرة (متقزمة).روبرت ديفلين وفرانسيس و يزام (١٩٨٥م) .

الأنواع المتقزمة من البسلة (peas) حساسة حتى لتراكيز أقل من $١٠^{-٩}$ جم من هرمون GA_3 ، كذلك الانواع المتقزمة من نبات الأرز ، تستجيب لتراكيز أقل من ٥ر٣×$١٠^{-١٢}$ جم من هرمون GA_3 .

هناك خمس طفرات مختلفة من نبات الذرة القزمية تستجيب للمعاملة بالجبريللين وتستطيل كمالوكانت نباتات عادية، وتحتوي كلّ من هذه الطفرات على مورث مختلف، وتتحكم كل طفرة في أنزيم مختلف ضروري في مسار بناء الجبريللينيات . وتعتبر هذه النباتات طافرات لبناء -الجبريللينيات (Gibberellin-synthesis mutants) ، التي يعتبر معظمها قليل التقزم. وقد أوضحت بعض الدراسات أن ضبط استطالة الساق في الذرة القزمية، وجميع الطفرات المتقزمة، ينقصها أنزيمات لتحويل الجبريللينيات الأخرى إلى هرمون GA_1 .

إن الذرة الهجين ذات القدرة العالية على النمو، لا تحفزها الجبريلليينيات ؛ لأنها تحتوي على كمية كافية من GA_1 تسمح لها بالنمو ، مع أن النوع البري لا يستجيب إلى المعاملة بهرمون GA_3 لتحدث الاستطالة السريعة. لقد أوضح الكثير من البراهين أن GA_1 هو الجبريللين الاولي اللازم لاستطالة البسلة القزمية، والأرز، والطماطم وغيرها. وعندما تعامل النباتات بهرمون GA_3 أو الجبريلليينيات الاخرى، تحدث الاستطالة . وقد يعزى ذلك الى تحويل هذه الجبريلليينيات إلى هرمون GA_1 النشط .

ربما يتطلب بعض أنواع من النباتات هرمون GA_1 لاستطالة الساق مع أن مجرد وجود هذا المركب غير كاف في بعض الحالات، لذلك عُرف كثير من التغيرات أو الطفرات الحساسة للجبريلليينيات ، خاصة في نباتات الذرة والبسلة والقمح . ريد (Reid) ١٩٩٠م وسكوت (Scott) ١٩٩٠م.

تحتاج هذه الطفرات إلى مستوى (تركيز) معين من هرمون GA_1 ، لكنها لا تستطيع الاستجابة له . ويعتبر النقص في المستقبل البروتيني من بين الأسباب العديدة المحتملة والواضحة ، وهو لا يزال قيد الدراسة . يوجد بين بعض النباتات القزمية وشبه القزمية أنواع من نبات القمح تستجيب جيداً للأسمدة، وتعطي زيادة في إنتاج الحبوب ، مما جعل هذه الأنواع تستخدم في تجارب عدة مثل تجارب تربية النباتات .

(٢-٢-٧) استحثاث إنبات البذور ونمو البراعم الكامنة

تصبح براعم الأشجار والشجيرات، التي تنمو في أوقات معينة من السنة، ساكنة عادة في أواخر فصل الصيف، أو في بداية فصل الخريف . وتصبح هذه البراعم ضئيلة النمو نسبياً أثناء فصل الشتاء القارص، أو أثناء فترات الجفاف . كما تصبح بذور كثير من الأنواع النباتية غير المزروعة كامنة عند إزالة القشرة ، ولا تنمو حتى لو تعرضت إلى رطوبة كافية وحرارة مناسبة.

ومن الممكن كسر هذا الكمون بزيادة فترة البرد في الشتاء مما يسمح لحدوث عملية النمو في فصل الربيع عندما تكون الظروف البيئية مناسبة .

يمكن كسر كمون البذور في بعض الأنواع النباتية عن طريق اطالة فترة الإضاءة التي تحدث في أواخر فصل الشتاء ؛ وفي بعضها الآخر يمكن كسر فترة الكمون بتعريض البذور المبللة بالماء لمدة قليلة والتعريض للضوء الاحمر .

جميع حالات كمون البذور، التي ذكرت إضافة إلى كمون البراعم، يمكن التغلب عليها في كثير من الأنواع النباتية باستخدام الجبريلليينيات ، حيث إن هذه المركبات تعمل بديلاً لدرجة الحرارة المنخفضة (أي أنها تحل محل المعاملة الباردة) ، أو طول فترة النهار والتعريض للضوء الأحمر. يوجد في حالة البذور، تأثير واحد لمركبات الجبريلليينيات ، ألا وهو استحثاث استطالة الخلايا مما يساعد الجذير على الاندفاع عبر السويداء وغلاف البذور. أما بالنسبة للبراعم ، فإن دراستها كانت قليلة ولكنها ما زالت مستمرة ، وغير معروف الى الآن ما اذا كان استحثاث الانقسام الخلوي بالإضافة إلى الاستطالة ضروريتين لحدوث عملية كسر الكمون ، ولو أنها محتملة في هذه الحالة .

(٢-٢-٨) الجبريلليينيات والأزهـــار

كما سوف يناقش في هذا المتن ، فإن الوقت الذي يكون فيه النبات أزهاراً يعتمد على العديد من العوامل، بما في ذلك عمر النبات وبعض الخصائص البيئية . وكمثال : تعتبر الفترة النسبية بين فترة الإضاءة والظلام ذات تأثير هام في كثير من الأنواع النباتية ؛ حيث لوحظ أن بعض الأنواع النباتية تزهر فقط اذا كانت فترة الإضاءة في النهار تزيد على فترة حرجة وفي أنواع اخرى من النباتات تزهر فقط اذا كانت فترة الاضاءة في النهار أقل من طول تلك الفترة الحرجة . وتستطيع الجبريلليينيات أن تعمل بدلاً من متطلبات طول فترة الإضاءة النهارية في بعض الأنواع النباتية ، وهي بذلك تعطي عملاً متداخلاً مع الضوء، كذلك يمكن أن يتغلب الجبريللين على متطلبات مرور الفترة الباردة لحدوث عملية الإزهار، أو لحدوث عملية الإزهار وهذا ما يعرف بعملية الأرتباع .

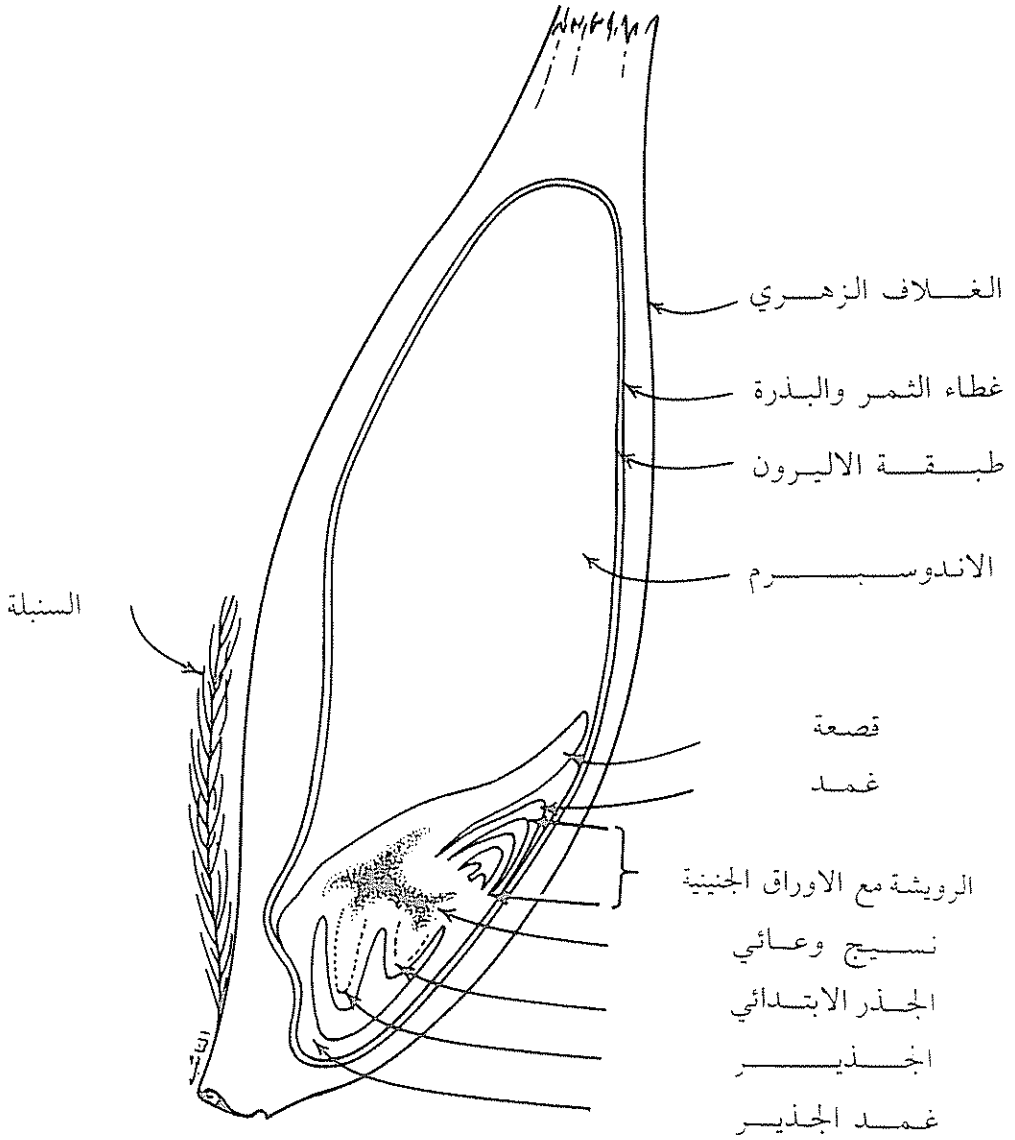
تشير جميع الإيضاحات والمعلومات إلى أن بعض مركبات الجبريللينيات أكثر فعالية في استحثاث الأزهار من المركبات الأخرى .

(٢-٢-٩) استحثاث الجبريللين لنقل الغذاء والعناصر المعدنية من خلايا البذور التخزينية

يبدأ المجموع الخضري والجذري، بعد الانتهاء من عملية الانبات مباشرة ، في استعمال المواد الغذائية والدهون والنشاء والبروتينات الموجودة في مناطق تخزينها في البذرة ؛ حيث تعتمد البادرات الصغيرة على هذا الغذاء المخزون قبل أن تستطيع امتصاص الأملاح المعدنية من التربة وقبل أن يتكشف المجموع الخضري ويتمدد فوق سطح التربة ويستقبل الضوء .

إذا كانت الأملاح المعدنية قابلة للانتقال ،فهي تنقل بسهولة عبر نسيج اللحاء خلال المجموع الجذري والخضري اليافعين . ومن المعروف أن البادرات الصغيرة تواجه صعوبة بالغة في انتقال الجزئيات الكبيرة مثل الدهون ، عديدات التسكر، والبروتينات لكونها عديمة الانتقال ، ولكن كيف يمكن التغلب على هذه المشكلة ؟

أشار الكثير من الدراسات إلى أن معظم المركبات الكبيرة المتعددة الوحدات المخزونة تتحول إلى سكروز وحموض أمينية أو اميدات قابلة للانتقال (متحركة) ؛ ووجد أن الجبريللينيات تستحث هذا التحول خاصة في النباتات النجيلية (مثل القمح) ،ومن المعروف أن جنين بذور نبات القمح وما شابهه يحاط بالغذاء المخزون الموجود في شكل خلايا غير نشطة يطلق عليها أيضاً السويداء . وتحاط السويداء بطبقة حية رقيقة يتراوح سمكها من ٢-٤ خلايا سمكية، وتسمى بطبقة الاليرون (Aleurone Layer) (شكل ٢-١٩) . بعد حدوث عملية الإنبات استجابة للزيادة في الرطوبة ، في بداية الأمر ، تتحرر الأنزيمات المحللة من خلايا الاليرون لتهضم النشاء والبروتينات والحمض النووي (RNA) وبعض مواد الجدار الخلوي الموجودة في خلايا السويداء. ويعتبر أنزيم ألفا أميليز (α - Amylase) من الأنزيمات الضرورية لحدوث عمليات هدم النشاء؛ فعند إزالة الجنين من بذرة القمح، لا تنتج ولا تفرز معظم الأنزيمات المحللة، بما



(الشكل ٢-١٩) :

يوضح هذا الشكل مقطعاًطولياً في بذرة نبات الشعير لتوضيح النسج الرئيسة ، وضع الشكل أساساً لارسين (Larsen) من جامعة ولاية كلورادو، كما أورده هوبكنز (Hopkins) ١٩٩٥م .

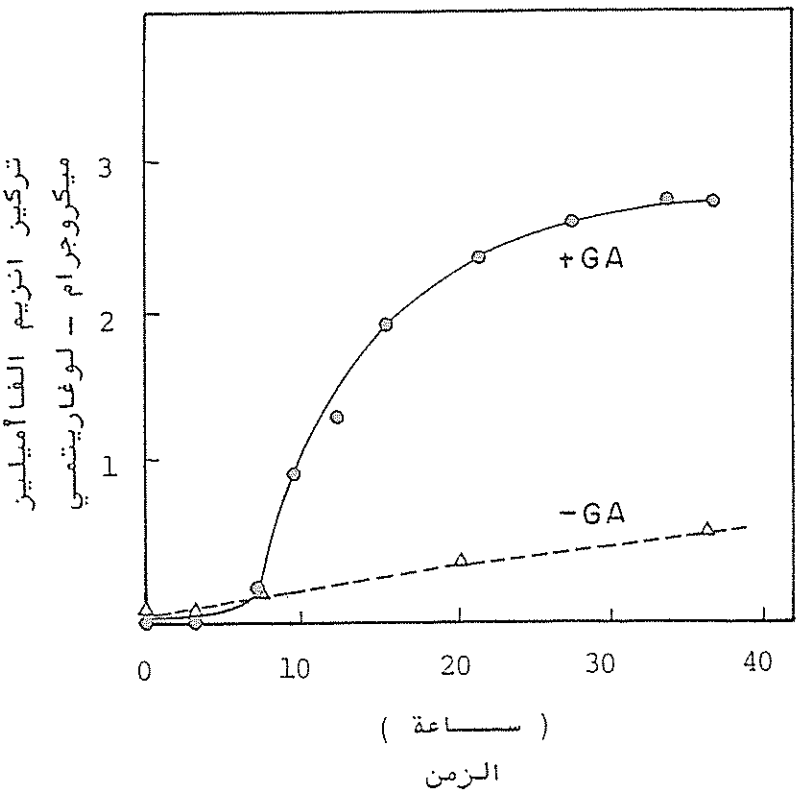
في ذلك أنزيم الفا أميليز ويشير هذا إلى أن جنين القمح يكّون عادة بعض الهرمونات التي تنقل إلى طبقة الأليرون ، وأن هذه الهرمونات (الجبريللين) تستحث خلايا الاليرون لتصنيع هذه الأنزيمات المحللة .

يستحث إفراز الأنزيمات المحللة أيضًا إلى طبقة السويداء ، التي يتم فيها تحليل الغذاء المخزون، وجدران الخلايا ، وبذا تصبح العناصر الغذائية المخزونة أيضا متوفرة بسهولة نتيجة لفعالية الجبريللين (شكل ٢-٢٠). أشارت الأبحاث إلى هضم طبقة السويداء في أنصاف حبوب المحاصيل (من الحبوب التي أزيل منها الجنين) ، وذلك استجابة لتزايد بسيط من حمض الجبريلليك (GA_3) .

يمكن استخدام الزيادة في تركيز ألفا أميليز في طبقة الأليرون لأنصاف الحبوب لتقدير كمية حمض الجبريلليك (GA_3) حيوياً ، وهي ناتجة أساساً من استحثاث نسخ المورث المستخدم كشفرة لأنزيم ألفا أميليز .

من المعتقد أن الجبريللين يبنى في قصعة (Scutellum) بذور نباتات الحشائش ، بما فيها نبات القمح، وقد يبنى أيضاً في أجزاء أخرى من الجنين. ومن المحتمل أن تعتمد أنواع الجبريللين المبنية على نوع النبات، ولكن في بذور نبات القمح، يبدو أن حمضي الجبريللين (GA_1)(GA_3) ذوا أهمية.ومع أن طبقات الأليرون في الشعيروالقمح والشوفان البري تستجيب لحمض الجبريلليك (GA_3) -المضاف خارجياً ، أو لبعض مركبات الجبريللين المعنية ببناءأنزيم ألفا أميليز (α -Amylase) وبعض الانزيمات الأخرى- الا أن بعض أنواع الشوفان الزراعية ومعظم أنواع الذرة الزراعية لاتستجيب (أي لا تحدث زيادةفي أنزيم ألفا أميليز).وعلى الرغم من أن طبقة الأليرون تعتبرمسؤولة عن الأنزيمات المحللة لبعض المواد الغذائية المخزونة في السويداء، الا أن هناك دلائل منذ أكثرمن ١٠٠ عام تشير إلى أن القصعة (Scutellum) تفرزأنزيمات تهضم الغذاء المخزون أيضاً .

يتركب جزء القصعة المواجهة للسويداء من طبقة واحدة من الخلايا العمودية التي يكون تركيبها الداخلي غنيًا بالشبكة الأندوبلازمية (Endoplasmic reticulum)والدكتوسومات (Dictyosomes) مثلها مثل الخلايا



(الشكل ٢-٢٠) :

يوضح هذا الشكل تأثير حمض الجبريلليك ٣ (GA_3) في انتاج أنزيم ألفا أميليز (α -Amylase) بواسطة سويداء الشعير. حُضّنت عشرة أنصاف من سويداء بذور الشعير في محلول منظم (Buffer) يحتوي 10^{-6} جزيء حجمي ($10^{-6}M$) (GA_3) عن فارنر ومساعديه (Varner et. al.) ١٩٦٥م. كما أورده ويلكنس (Wilkins) ١٩٦٩م .

الإفرازية.وتشير الدلائل إلى أن القصعة ربما تكون أكثر أهمية من طبقة الأليرون في الإمداد بالانزيمات المحللة للمواد المخزونة في السويداء في الكثير من الأنواع النباتية . ويبدو هذا واضحاً خاصة خلال اليومين الأولين، عندما يكتشف نشاط بسيط لطبقة الأليرون، مع أن طبقة الأليرون تعمل بفعالية بعد إنبات البذور.

لا يوجد للجبريللينيات تأثير مهم في عملية الهضم المستحث بواسطة القصعة ، مع أنه يعتقد أن القصعة تنتج جبريللينيات تنشط طبقة الأليرون ؛ وهذا في الواقع مثير للدهشة . للجبريللينيات تأثير أقل لتحرك المواد الغذائية المخزونة في نباتات ذوات الفلقتين وعاريات البذور من ذلك الذي يحدث في نباتات المحاصيل ، مع أنه -في بعض الأنواع -يعتبر وجود محور الجنين أساسياً لحدوث عملية الهضم للمواد الغذائية المخزونة في الخلايا التخزينية في بذور الخروع الناضجة التي يظهر فيها تكشف السويداء بصورة واضحة . ولا يتطلب هضم الدهون وجود الجنين، ومع ذلك يزداد تكسير الدهون بالإضافة الخارجية للجبريللينيات. ومن غير المعروف حتى الآن ما إذا كان هذا يعني أن الجبريللينيات توجد بكميات كافية في السويداء لكي يؤدي هذا الدور.

(٢-٢-١٠) تأثيرات الجبريللين الأخرى

تتسبب مركبات الجبريللينيات، وخاصة حمضي (GA_4) و (GA_7) في تكوين الثمار اللابذرية في بعض الأنواع النباتية؛ مما يشير إلى حدوث فعالية طبيعية في نمو الثمار. وربما يجدد الجبريللين المتكون في الأوراق الصغيرة نشاط المنشىء الحزمي في النباتات الخشبية .

من التأثيرات المهمة الأخرى للجبريللينيات، تأخير الشيخوخة (الاصفرار) في الأوراق النباتية وثمار الموالح، بالإضافة الى تأثيرها في أشكال الأوراق. أما من ناحية التحكم في عملية الإزهار بواسطة الجبريللينيات، فلا زالت المعلومات المتوافرة في السنوات الأخيرة قليلة جداً ، ولكن عرف حديثاً أن لها تأثيراً قوياً جداً في نمو البتلات في بعض الأنواع النباتية ، كما سوف يناقش في هذا الكتاب .

(٢-٢-١١) الإستخدامات التجارية للجبريلينيات

عند الأخذ في الاعتبار التأثيرات العديدة للجبريللينيات، فإنه من المنطق محاولة استخدامها في التطبيقات التجارية .

توجد عوامل كثيرة محددة مكلفة ومستحثة للوزن الطري وليس للوزن الجاف، خاصة عندما يؤخذ في الاعتبار التطبيقات الممكنة في نمو نباتات المحاصيل. ولا يزال إلى الآن يعتمد على الفطر جبريلليلا (Gibberella sp.) في بناء مركب حمض الجبريللين ٣ (GA_3) بتكلفة معقولة ، حتى من أجل التجارب الفسيولوجية. وبالرغم من ذلك، فإن حمض الجبريللين ٣ (GA_3) يستخدم بكثرة في مزارع كاليفورنيا للحصول على زيادة في حجوم ثمار العنب، ولزيادة المسافة بين عناقيد العنب .

عندما تعامل مزارع العنب بالجبريللين في الوقت المناسب والتراكيز الملائمة ، فإنه يحدث بها استطالة العناقد العنب ، مما يؤدي الى أن يصبح العنب غير متراص تماماً عندما يعبأ ، بالإضافة إلى أنه يصبح أقل عرضة للإصابة الفطرية . من أجل ذلك ترش النباتات بالجبريللين مرتين ، الأولى عند مرحلة الإزهار والثانية عند مرحلة تكوين الثمار .

يستخدم حديثًا خليط من حمض الجبريللين ٤ (GA_4) و ٧ (GA_7) لاستحثاث انتاج البذور في نباتات الصنوبر أو السحلبيات (Orchids) وإحداث غير ذلك من التأثيرات .

ترش هذه المركبات أيضاً ، على ثمار نبات البرتقال وأوراقه (خاصة عندما تفقد الثمار لونها الأخضر) من أجل حماية القشرة من التشوه الذي يظهر خلال عملية التخزين . وحالياً ، تستخدم الجبريللينيات تجارياً في هاواي (Hawaii) لزيادة نمو قصب السكر ، وبالتالي زيادة إنتاج السكر. وللوقوف على جميع هذه التأثيرات التجارية، يمكن الرجوع إلى مزيد من التفاصيل عنها في المقالة العلمية لكلٍ من مارتن (Martin) ١٩٨٣م و كارلسون وكروفيت (Carlson and Crovetti) ١٩٩٠م.

(٢-٢-١٢) الآليات المحتملة لفعالية الجبريللين

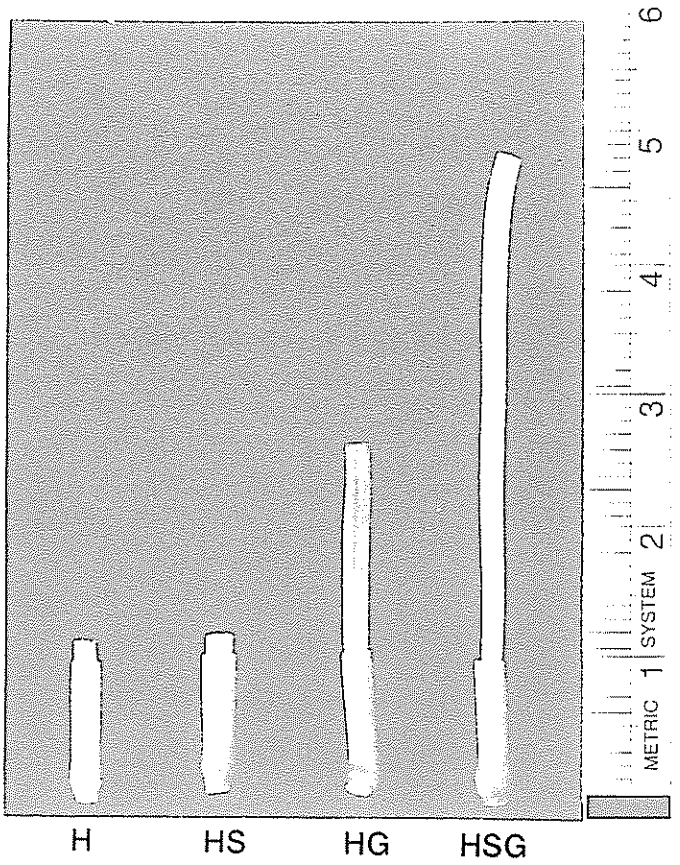
تشير التأثيرات العديدة للجبريللينيات، إلى أن لها أكثر من فعالية أولية. ومن الملاحظ أن الأبحاث على مستقبلات المنظم لم تؤكد أو تنف هذه الفكرة . ومن الواضح أن التأثير المفرد ، مثل استحثاث استطالة الساق في جميع النباتات، ينتج عن ثلاث عمليات مشتركة على الأقل .

أولاً ؛ يستحث انقسام الخلية في قمة المجموع الخضري ، في الخلايا القاعدية الإنشائية التي ينكشف منها صفوف طويلة من خلايا البشرة والقشرة. أوضح عمل دقيق لكلّ من ليو ولوي (Liu and Loy) ١٩٧٦م ، أن الجبريللينيات تستحث انقسام الخلايا؛ لأنها تحفز الخلايا في طور من أطوار الانقسام الخلوي ورمزه (G_1) لتدخل في طور S ولأنها تقصر الفترة الزمنية لطور S . وتؤدي زيادة عدد الخلايا إلى نمو أسرع للساق ؛ لأن كل خلية من الخلايا تستطيع النمو.

ثانياً ؛ تستحث الجبريللينيات نمو الخلية -أحياناً - لأنها تزيد من التحلل المائي للنشاء والفركتانات (Furctans) والسكروز إلى جزئيات جلوكوز وفركتوز. وتقدم هذه الهكسوزات الطاقة عن طريق التنفس ، كما تساهم في تكوين الجدار الخلوي ، وتجعل جهد ماء الخلية أكثر سالبية في أي لحظة . ونتيجة لانخفاض جهد الماء ، فإن الماء يدخل بسرعة أكبر، مسبباً توسعًا في الخلية وتخفيف تركيز السكريات ؛ ففي سيقان نبات قصب السكر ، ينتج جزء من استحثاث الجبريللين للنمو من زيادة بناء أنزيم الانفرتيز (Invertase) الذي يحلل مائياً السكروز إلى جلوكوز وفركتوز. وفي نبات البسلة القزمية ، يزيد نشاط كلّ من أنزيمي الانفرتيز وألفا أميليز بزيادة النمو. ويحدث نفس النمط لأنزيم الفا أميليز، في الذرة القزمية . وقد أوضح قليل من التحاليل الكمية لأنواع أخرى من النباتات أن استحثاث الجبريللين لنمو الساق يكون مرتبطاً بزيادة نشاط أنزيم الأميليز في نباتات الماء الصغيرة وبعض الأشجار ، مما يشير إلى أن هذه النتائج عامة ، وإن كان إلى يومنا هذا لا توجد معلومات عن الصنوبريات . توضح نتائج القمح الشتوي أن الجبريللينيات تحفز التحلل المائي للفركتانات بواسطة أنزيمات التحلل للفركتان . زهانق (Zhang) ١٩٨٩م ،

مما يشير إلى أن هذه الأنزيمات تمثل نوعاً آخر من أنزيمات التحلل المحفزة بالجبريللينيات .

ثالثاً ؛ في الغالب، تزيد الجبريللينيات من مرونة الجدر الخلوية ، وأفضل مثال على ذلك ما يحدث لسلاميات نبات الشوفان ، حيث يلاحظ أن استحثاث النمو للخلايا الصغيرة الناتجة من المنشىء بين السلامي (Interclary meristem) يكون كبيراً كبراً غير عادي ، ولا يحدث هنا استحثاث لانقسام الخلايا . وتكون الاستطالة الناجمة عن المعاملة بحمض الجبريللين ٣ (GA_3) أكبر ١٥ مرة من الجزء غير المعامل (شكل ٢-٢١) ، بشرط وجود السكروز والأملاح المعدنية لتوفير الطاقة، ولمنع التخفيف الشديد لتركيز محتويات الخلية (يمنع هذا ارتفاع الجهد الأزموزي) . توضح الزيادة الحادثة في مرونة الجدار الخلوي والظواهر المشابهة ، استحثاث الجبريللين للنمو في السويقات الجنينية السفلى لبادرات نبات الخس والسويقات الجنينية السفلى الكاملة لبادرات نبات الخيار. ولا يستحث الجبريللين استطالة الساق فحسب ، بل يحفز أيضاً النمو الكامل للنبات بما في ذلك الأوراق والجذور . إن وضع الجبريللين على الأوراق مباشرة ، يستحث نموها قليلاً ويؤثر في أشكالها، وإلى وقتنا الحاضر لا تؤثر المعاملة المباشرة بالجبريللين على نمو الجذور. لكن عند اضافة الجبريللينيات بأي طريقة فإنها تؤدي إلى قدرتها على الانتقال إلى قمة المجموع الخضري ، فإن زيادة الانقسام الخلوي، ونمو الخلية يؤديان بوضوح إلى استطالة الساق . وفي بعض الانواع النباتية يؤدي ذلك الى زيادة تكشف الأوراق الصغيرة في الأنواع التي يحدث فيها تكشف سريع للورقة ويستحث هذا معدل البناء الضوئي، ثم يزداد النمو في جميع أجزاء النبات بما في ذلك الجذور.



(الشكل ٢-٢١) :

يوضح هذا الشكل تأثير حمض الجبريللين ٣ (GA_3) في نمو قطع من ساق نبات الشوفان طولها ١سم . توضع القطع بعد ٦٠ ساعة من المعاملة في محلول هوجلاند المغذي (H) ، وهوجلاند + ١ر٠ جزيئي حجمي سكروز (HS) ، وهوجلاند +٣٠ ميكروجزيئي من حمض الجبريللين (HG) وهوجلاند +سكروز + ٣٠ ميكروجزيئي حمض الجبريللين (HSG) . تدل المسطرة على الطول الحقيقي للقطاعات . لم تحدث استطالة للأغماد الورقية ، لكن اتضح حدوث نمو للخلايا من المنشىء البيني وعزيت إليه الاستطالة في الساق . عن آدمز ومساعديه (Adams et. al.) ١٩٧٣م.

كيف يمكن أن تسبب الجبريللينيات خلخلة الجدر الخلوية وزيادة تكوين الأنزيمات المحللة لكي تؤدي إلى استطالة الساق ؟. لا يوجد أي دليل عن آلية خلخلة الجدر الخلوية، فيما عدا أن هناك تناقضاً مع بداية اندفاع النمو الابتدائي الناتج عن الأوكسينات، فإن أيونات H^+ لا تدخل في العملية . ولمعرفة المزيد عن هذه العملية، يقترح الرجوع الى ميتروكس (Metraux) ١٩٨٧م. توجد فترة تباطؤ لمدة تقارب ساعة واحدة في سلاميات الشوفان قبل حدوث استحثاث الاستطالة وملاحظتها. وسوف يتيح هذا التأخير متسعاً من الوقت للجبريللينيات لتزيد من نشاط المورث المحفز لبناء الأنزيمات المحددة التي تسبب العمليات الفسيولوجية . وتحدث فترة تباطؤ لأقل من ٢٠ دقيقة ، في قطاعات الساق الجنينية السفلى للخس . ووجد أن نباتات البسلة القزمية السليمة تستطيل بصورة أسرع وفي مدة لا تتجاوز ١٠ دقائق بعد المعاملة بالجبريللين . في هذه الحالة، وجد أن أنزيمات التحلل المائي التي تكسر عديدات تسكر الجدار الخلوي ربما تُبنى بسرعة أو أنها تصبح أكثر نشاطاً في الخلايا المعاملة بالجبريللين. واتضح في كلّ من بادرات الذرة القزمية (كل المجموع الخضري) وسيقان بادرات البسلة ، أن حمض الجبريللين ٣ (GA_3) يحفز تغيرات معينة في أنواع البروتينات المبنية ؛ إذ حدثت هذه التغيرات قبل استحثاث النمو بالهرمون ، فبعض من البروتينات المستحثة ربما تكون أنزيمات مستحثة (Growth-Promoting enzymes) . وهذه الحالة مشابهة لحالة الأوكسينات التي سبق الحديث عنها في شرح آلية عمل الأوكسينات .

الفصل الثالث

(٢-٣) السيتوكاينينات

(٢-٣-١) تاريخ الاكتشاف

اكتشف هابرلانت (Haberlandt) عام ١٩١٣م ،وجود مركبات غير معروفة في النسيج الوعائي للنباتات المختلفة تستحث انقسام الخلايا؛ مما ينتج عنها تكوين المنشىء الفليني والتئام الجروح في درنات البطاطس المقطوعة . يعتبر هذا الاكتشاف الأول المثبت لهذه المركبات .

عد ذلك وجد أوفربيك ومساعدوه (Overbeek et. al.) عام ١٩٤١م ، أن السويداء اللبنية، في بذرة جوز الهند غير الناضجة، غنية بمركبات السيتوكاينينات. وفي بداية العقد الخامس من القرن العشرين ، وجد فولك سكوج وفريقه (Folke Skoog et. al.) من المهتمين بدراسة الأوكسينات المنشطة لنمو النباتات في زراعة الأنسجة ، أن الخلايا في الجزء اللبني من سيقان نبات التبغ، تنقسم بسرعة كبيرة عند وضع قطعة من النسيج الوعائي على قمة اللب .

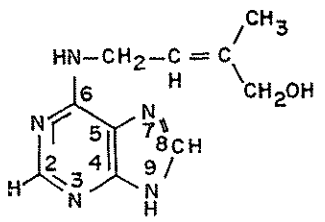
حاول سكوج وفريق عمله المشترك التعرف على العامل الكيميائي المنتقل من الأنسجة الوعائية والمستحث لهذا الانقسام، مستخدمين نمو الخلايا اللبنية للتبغ كنظام تقدير حيوي لهذه المركبات . تزرع هذه الخلايا في بيئة آجار تحتوي على سكر وأملاح معدنية وفيتامينات وحموض أمينية وأوكسين أندول حمض الخل (IAA). يزيد أندول حمض الخل (IAA) النمو، ويتسبب في تكوين خلايا ضخمة ولكنها لا تنقسم. ومن خلال البحث عن المواد التي تستحث الانقسام الخلوي ، وجد مادة عالية النشاط تشبه مركباً في مستخلصات الخميرة هي الادينين. لقد دفع هذا العلماء إلى الاستفسار عن مقدرة الحمض النووي (DNA) على استحثاث الانقسام السيتوبلازمي (Cytokinesis) (لأن الحمض النووي _DNA-يحتوي على أدينين). كتشف ميلرومساعدوه (Millar et. al.) ١٩٥٥م، مركبات نشطة جداً تتكون بواسطة التكسير الجزئي للسائل النووي DNA المعقم لسمك الرنكة المسن وسميت هذه المركبات بالكاينيتين (Kinetin) .

أول من أعطى اسم كاينيتين (Kinetin) لمركب سادس فير فيورل أمينو بيوريين (6-Furfuryl amino purine) هو العالم ميلر ومساعدوه (Millar et. al.) ١٩٥٥م عندما أوضحوا -لأول مرة- طريقة عزل هذه المادة من الـ DNA ، واعتمد في تسمية هذه المادة على خاصيتها في كونها مسببة للانقسام الخلوي أو الانقسام " السيتوبلازمي " "Cytokinesis" في أنسجة نخاع نبات التبغ . اقترح سكوج ومساعدوه، أن " السيتوكاينين " يمكن أن يستعمل للدلالة على جميع المركبات التي تشجع الانقسام الخلوي، وله نشاطات أخرى في تنظيم النمو تشابهه فعاليات مركب الكاينيتين .

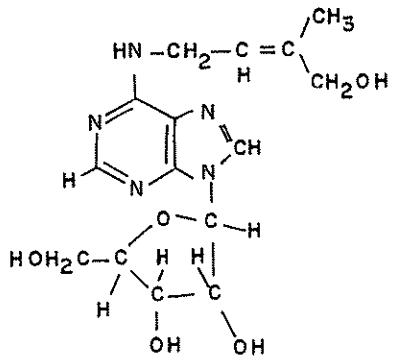
على الرغم من أن الكاينيتين نفسه غير موجود في النباتات، وليس هو المادة الفعالة التي كشفها هابرلانت في اللحاء إلا أنه يرتبط بالسيتوكاينينات الموجودة في النباتات . استخدم ستيوارد (Steward) في بداية الخمسينات ، تقنية زراعة الانسجة ووجد سيتوكاينينات عديدة في لبن جوز الهند لديها قدرة على استحثاث الانقسام الخلوي في جذور نبات الجزر. واكتشف المركبات النشطة من هذه المواد ليثم (Letham) عام ١٩٧٤م وسميت زياتين (Zeatin) وزياتين رايبوسايد (Zeatin riboside) .

تعرف كل من ليثم وكارلوس ميلر على مادة الزايتين في البداية عام ١٩٦٤م باستخدام العصارة اللبنية لحبة الذرة الصفراء (Zea mays) كمصدر لها .

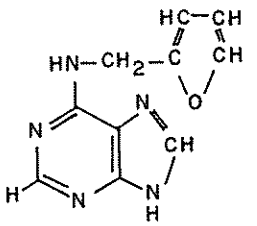
ويعتبر ليثم وميلر (Letham and Miller) ١٩٦٥م ، أول من عزل السيتوكاينين الطبيعي على هيئة بلورات من العصارة اللبنية لنبات الذرة ، واقترحا أيضاً أن تركيبه الكيميائي المتوقع عبارة عن بيورين (Purine) . وأوضحا بصورة لا تقبل الشك، أن المادة المفصولة هي الزياتين، والزياتين رايبوسايد والرايبونيوكليوتايد التابعة له . وأشار ليثم (Letham) ١٩٦٧م ، إلى أن الزياتين رايبوسايد، المادة الرئيسية التي تشجع الانقسام الخلوي في حليب جوز الهند ؛ وعرفت قبل ما يقارب من ٢٧ عاماً على أن لها خصائص مشجعة للنمو . وبعد مرور فترة على اكتشاف الزياتين، فصلت عدة سيتوكاينينات أخرى من مصادر طبيعية مختلفة (شكل ٢-٢٢) و (جدول ٢-٤) .



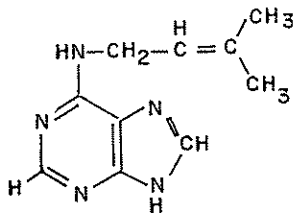
zeatin
mol. wt. = 219.2 g/mole



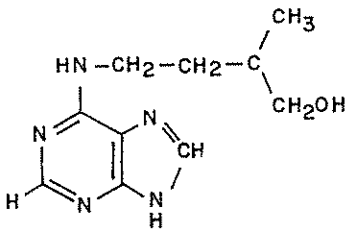
zeatin riboside or
ribosyl zeatin



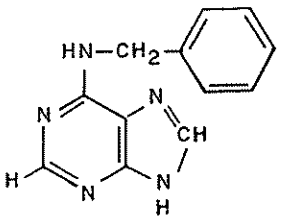
Kinetin



isopentenyl adenine or
6-(γ-γ-dimethylallyl)amino purine



dihydrozeatin

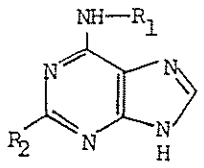


benzyladenine

(الشكل ٢-٢٢) :

يوضح هذا الشكل مركبات السيتوكاينينات الطبيعية والصناعية (الكاينيتين) ، تعتبر جميع هذه المركبات من مشتقات الأدينين التي رُقمت حلقات البيورين فيها بأرقام متسلسلة، كما هو واضح في مركب الزياتين (الصف العلوي على اليسار). يمكن أن يوجد الزياتين، والزياتين ريبوساييد في مجاميع مرتبة حول الروابط المزدوجة للسلسلة الجانبية، إما في الوضع ترانس (Trans) كما في الشكل، أوفي الوضع سيس (Cis) (مع مجاميع CH_3 وC_5H_9OH الداخلة في التغير) . يعتبر الشكل سيس (Cis) السائد في السيتوكاينينات المرتبطة بالحمض النووي الناقل (t RNA) ، ولكن يوجد الشكل ترانس (Trans) في الزياتين الحر، والزياتين رايبوساييد ، كما اورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

(جدول ٢-٤) يوضح بعض القواعد الحرة للسيتوكاينينات الطبيعية ، عن فارنر وهو (Varner and Ho) ١٩٧٦م ، كما أورده مور (Moore) ١٩٧٩م.



الاسم العام مع مختصره Common name or abbreviation	الاسم الكيميائي Chemical name	R_2	R_1
trans-Zeatin زاتين - ترانس	6-(4-Hydroxy-3-methyl-*trans*-2-butenyl)aminopurine ٦(٤-هيدروكسي-٣-ميثيل ترانس-٢ بيوتينيل) امينوبيورين	H	$-CH_2-CH=C(CH_3)-CH_2OH$
cis -Zeatin سيس - زايتين	6-(4-Hydroxy-3-methyl-*cis*-2-butenyl)aminopurine ٦(٤-هيدروكسي-٣-ميثيل سيس-٢ بيوتينيل) امينوبيورين	H	$-CH_2-CH=C(CH_2OH)-CH_2OH$
Dihydrozeatin ثنائي هيدروزايتين	6-(4-Hydroxy-3-methylbutyl)aminopurine ٦(٤-هيدروكسي-٣ ميثيل بيوتيل) امينوبيورين	H	$-CH_2-CH_2-C(H)(CH_2OH)-CH_3$
IPA	6-(3-methyl-2-butenyl)aminopurine ٦(٣-ميثيل -٢ بيوتينيل) امينوبيورين	H	$-CH_2-CH=C(CH_3)-CH_3$
CH_3 S-Zeatin (*cis or trans*) سيس او ترانس	6-(4-Hydroxy-3-methyl-2-butenyl)2-methyl thioaminopurine ٦(٤-هيدروكسي-٣-ميثيل -٢ بيوتينيل)٢ميثيل ثيو امينوبيورين	CH_3S-	$-CH_2-CH=C(CH_2OH)-CH_3$
CH_3 S-Zeatin (*cis or trans*) سيس او ترانس	6-(4-Hydroxy-3-methyl-2-butenyl)2-methyl thioaminopurine ٦(٤-هيدروكسي-٣-ميثيل -٢ بيوتينيل)٢ميثيل ثيو امينوبيورين	CH_3S-	$-CH_2-CH=C(CH_3)-CH_2OH$
CH_3-S-IPA	6-(3-methyl-2-butenyl)2-methyl thioaminopurine ٦(٣-ميثيل -٢ بيوتينيل) ٢ ميثيل ثيو امينوبيورين	CH_3S-	$-CH_2-CH=C(CH_3)-CH_3$
—	6-(Threonyl Car bamoyl) purine ٦(ثرونيل كاربامويل) بيورين	H—	$-C(=O)-NH-CH(HOOC)-CH(OH)-CH_3$

لقد عرفت في أجزاء عديدة من النباتات البذرية سيتوكاينينات أخرى مشابهة لتركيب الأدينين وتشبه الكاينتين والزياتين . ولا يوجد أي من هذه المركبات في الحمض النووي (DNA) ، ولا في نواتج تحطيمه ، ولكن بعضاً منها يوجد في الحمض النووي الناقل (t RNA) وأحياناً في الريبوزومي (r RNA) للنباتات البذرية والخمائر والبكتيريا. لقد وجد أكثر من ٣٠ مركباً من السيتوكاينينات حراً وغير مرتبط .

(٢-٣-٢) خصائص السيتوكاينينات ومميزاتها

موضح في هذا الفصل أكثر من مركب من السيتوكاينينات الحرة غير المرتبطة ولها استجابة فسيولوجية ، ولكن بعضها خاصة المركبات الموجودة في الحمض النووي الناقل (r RNA) ، من المحتمل أن تكون فعاليتها مجهولة .

يوضح الشكل (٢-٢٢) تراكيب القواعد الحرة لثلاثة مركبات من مركبات السيتوكاينينات الشائعة النشيطة فسيولوجيا في العديد من النباتات وهي الزياتين (Zeatin) ، وثنائي هيدروزياتين (Di-Hydro Zeatin) ،والايزوبنتينيل أدينين (IPA) (Isopentenyl adenine) ؛ ويتضح في الشكل أيضاً مركب الكاينيتين (Kinetin) ، وبنزايل أدينين (Benzyl adenine) وكلاهما من المركبات غير الطبيعية لكنها فعالة فسيولوجيًا . من المحتمل عدم تكوين الكاينيتين بواسطة النباتات ، لكن يوجد تقريران يشيران إلى وجود البنزايل أدينين أو البنزايل أدينين رايبوساید في النباتات .

يلاحظ أن جميع مركبات السيتوكاينينات ذات سلسلة جانبية غنية بالكربون والهيدروجين ، ومتصلة بذرّة النيتروجين الخارجة في قمة حلقة البيورين (Purine Ring) .

يمكن أن يوجد كل سيتوكاينين في حالة القاعدة الحرة الموضحة في الشكل أو نكليو ساید (Nucleoside) الذي به مجموعة الرايبوز (السكر الخماسي) متصلة بذرة النيتروجين في موضع رقم (٩) [لاحظ نظام ترقيم حلقة الزياتين في الشكل٢-٢٢].

إن مركب الزياتين ريبوسايد متوافر في أنواع كثيرة من النباتات، علاوة على أن النكليوسيدات (Nuclosides) يمكن أن تتحول إلى نكليدات (Nuclotides) ، حيث يتم في هذه العملية أسترة (Esterfied) الفوسفات الى مركب ٥-كربون الرايبوز (5-Carbon of ribose) كما في مركب ٥-أحادي فوسفات الادينوزين (Adenosine-5-mono phosphate) أو يعرف اختصاراً (AMP) . في حالات قليلة ، يمكن أن يتكون ثنائي وثلاثي فوسفات النكليوسايد بطريقة مشابهة لتكوين أحادي فوسفات الأدينوزين (ADP) وثلاثي فوسفات الأدينوزين (ATP) ، ولكن يبدو أن جميع هذه النكليدات أقل توفراً من مركبات القاعدة-الحرة أو النكليوسيدات .

ما السيتوكاينينات ؟ وهل يمكن اعتبار مركبات القاعدة - الحرة والنكليوسيدات والنكليدات من السيتوكاينينات ؟

لا يوافق كل مختص على ذلك ، لكن الشيء المعقول لا بد أن يعتمد على الاكتشافات المبكرة ؛ فالسيتوكاينينات تستحث الانقسام السيتوبلازمي (الانقسام الخلوي) في الأنسجة النامية في المختبر مثل زراعة أنسجة نبات التبغ المأخوذة من النخاع أو لحاء الجزر أو سيقان فول الصويا .

في الواقع، عرف هورجان (Horgan) عام ١٩٨٤م مركبات السيتوكاينينات بأنها المواد التي تؤدي إلى استحثاث انقسام الخلية في وجود تراكيز عالية من الأوكسين مثلما يحدث لنخاع نبات التبغ أو أي فحص حيوي مماثل يجري في وسط غذائي معروف . يفضل بعض المؤلفين أن يشتمل التعريف على الحقائق التي تشير إلى أن هذه المركبات من مشتقات الأدينين، وبالتالي فإنها ذات تأثيرات شائعة ومهمة، بالإضافة إلى استحثاث انقسام السيتوبلازم . سوف نتعرض لشرح هذه التأثيرات خلال هذا الباب ؛ ولكن لأن جميع هذه المركبات تستحث انقسام السيتوبلازم ، فيبدو من المعقول تعريف السيتوكاينينات بأنها مركبات الأدينين التي تستحث الانقسام الخلوي في بيئة نخاع التبغ أو أي نظام بيئي غذائي مشابه . والسؤال الذي يطرح نفسه هو : هل شكل القاعدة - الحرة أو النكليوسايد أو النكليوتايد شكل نشط ؟ إلى وقتنا الحاضر تعد الاجابة عن هذا السؤال غير معروفة .

تشير معظم الدلائل إلى أن شكل القاعدة - الحرة هو الشكل النشط ، فان دير كركين ومساعدوه (Van der Krieken et. al.) ١٩٩٠م .

لقد وصف ماتسوبارا (Matsubara) ١٩٩٠م ، النشاط الكيميائي الاحيائي لأكثر من ٢٠٠ مركب من مركبات السيتوكاينينات الطبيعية والمصنعة في مقالة علمية حيث أعطت هذه المقالة أفكاراً جيدة عن التركيب الكيميائي الضروري لنشاط السيتوكاينينات ، وعامة القواعد - الحرة (شكل ٢-٢٢) و(جدول ٢-٤) يظهر لها تقريباً تركيب متشابه .

توجد السيتوكاينينات في النباتات الراقية والدنيا ومنها الحزازيات وفي الطحالب البنية والحمراء، في الدياتومات وأيضاً ، وفي بعض الأحيان، يلاحظ انها تستحث نمو الطحالب . ويبدو أن هذه المركبات منتشرة في المملكة النباتية، ولكن عرف القليل عن فعاليتها ما عدا كاسيات البذور وبعض الصنوبريات والحزازيات . وتحتوي بعض البكتيريا والفطريات المسببة للأمراض على مركبات السيتوكاينينات التي يعتقد أنها تؤدي إلى الأمراض المتسببة بواسطة هذه الكائنات وبسبب إنتاج السيتوكاينين بواسطة البكتيريا والفطريات غير الممرضة التي يعتقد أيضاً أنها تؤدي إلى تأثير في العلاقات المتبادلة مع النباتات ؛ مثل تكوين الجذور الفطرية (Mycorrhizae) وعقد الجذور .

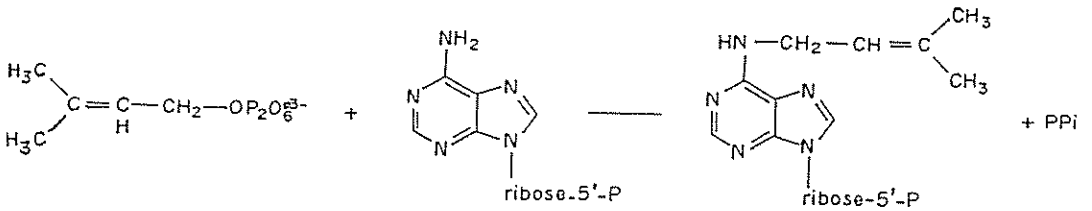
(٢-٣-٣) بناء السيتوكاينينات وأيضها

يوجد سؤالان حول أيض مركبات السيتوكاينينات ، وهما : كيف تبنى مركبات السيتوكاينينات ؟ وكيف تنظم النباتات كميات السيتوكاينينات التي توجد بها ؟ .

هناك اعتقاد بأن بناء مركبات السيتوكاينينات طبيعياً عرف من خلال تجارب شونج ماو شن وميلتز (Chong-Maw Chen and D.K. Melitz) ١٩٧٩م . وتشير هذه التجارب إلى أن أنسجة التبغ تحتوي على أنزيم يسمى ايزوبنتينيل أحادي فوسفات الأدينوزين سينثيتيز (Isopentenyl AMP Synthetase)

(اكتشف مبكراً في الأنسجة الرخوة والرطبة) الذي يكون ايزوبنتينيل -٥-فوسفات الأدينوزين (Isopentenyl adenosine-5-phosphate) أو إختصاراً بـ (isopentenyl AMP) من أحادي فوسفات الأدينوزين (AMP) ومن شبيه (isomer) الأيزوبنتينيل بيروفوسفات Isopentenyl pyrophosphate). ينتج المركب الأخير من مسار الميفالونيت الذي يعتبر المسار المهم في بناء الستيرولات والجبريللينيات والكاروتينات وبعض مركبات أشباه الايزوبرين ، يعتبر مركب دلتا-٢ ايزوبنتيل بيروفوسفات isopentenyl 2-Δ) pyrophosphate) المركب الشبيه (isomer) الذي يدخل في المسار، حيث يعني الرمز دلتا (Δ) أن الجزيء به رابطة ثنائية بين ذرة الكربون رقم (٢) و (٣) . ويوضح (الشكل ٢-٢٣) التفاعلات التي تحدث في أنسجة نخاع نبات التبغ ، ويلاحظ أن عديد الفوسفات (Pyrophosphate) (PPi) يتحرر من مجموعة الأيزوبنتينيل وان هذا المركب الأخير يضاف إلى مجموعة الامينو نيتروجين (Amino nitrogen) المتصلة بذرة الكربون رقم (٦) من حلقة البيورين.

يمكن أن يتحول الأيزوبنتينيل أحادي فوسفات الأدينين المتكون ، إلى أيزوبنتينيل الأدينوزين عن طريق إزاحة مجموعة الفوسفات باستخدام أنزيم الفوسفاتيز . ويمكن أيضاً تحويل مركب أيزوبنتينيل الأدينوزين إلى ايزوبنتينيل أدينين عن طريق ازالة مجموعة الرايبوز، علاوة على انه يمكن الحصول على مركب الزياتين بأكسدة الايزوبنتينيل أدينين واحلال مجموعة الهيدروكسيل (OH -) مكان ذرة الهيدروجين (H) في مجموعة الميثيل الموجودة على السلسلة الجانبية لمركب الايزوبنتينل (الشكل ٢-٢٣). ثم بعد الحصول على الزياتين، يمكن الحصول على مركب ثنائي هيدروزياتين (Dihydrozeatin) عن طريق اختزال الروابط الثنائية الموجودة على السلسلة الجانبية لمركب أيزوبنتينيل في وجود مركب فوسفات ثنائي نكليدتي النيكوتياميد والأدنين كمصدر للهيدروجين (NADPH) .



Δ 2-IPP ايزوبنتينيل بيرو فوسفات

AMP احادي فوسفات الادينوزين

isopentenyl AMP ايزوبنتينيل احادى فوسفات الادينوزين

(الشكل ٢-٢٣) :

يوضح هذا الشكل تكوين مركب أيزوبنتينيل أحادي الفوسفات الأدينوزين (Isopentenyl AMP) من المركبين دلتا-٢ أيزوبنتينيل فوسفات (IPP- 2) وأحادي فوسفات الأدينوزين (AMP) . يعتبر المركب الناتج عن هذا التفاعل وهو أيزوبنتينيل أحادي فوسفات الأدينوزين، أساسًا لبناء مركب أيزوبنتينيل الأدينين ، كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

تعتبر هذه التفاعلات من التفاعلات المكونة لمركبات السيتوكاينينات الثلاثة الأساسية ، لكن من الممكن أن يكون هناك طرق بناء احيائية أخرى .

يتأثر مستوى السيتوكاينينات في الخلية عن طريق تكسرها وتحولها إلى مشتقات غير نشطة غير النكليوسيدات والنكليدات، لوجود أنزيم السيتوكاينين أوكسيديز (Cytokinin Oxidase) ؛ حيث يزيح هذا النظام الأنزيمي ذرات الكربون الخمسة للسلسلة الجانبية ، ويحرر الأدينين الحر (أو حينما يؤكسد الزياتين رايبوسايد ويتحرر الادينوسين).

تعد عمليات تكوين مشتقات السيتوكاينين معقدة جداً بسبب تكون مركبات مرتبطة. وتحتوي معظم هذه المركبات المرتبطة الشائعة على الجلوكوز أو الالانين (Alanin) ، ويطلق على المركبات التي تحتوي على سكر الجلوكوز جلوكوسيدات – السيتوكاينين ؛ إذ ترتبط ذرة الكربون رقم (١) من الجلوكوز، في نوع واحد من الجلوكوسيدات بمجموعة هيدروكسيد السلسلة الجانبية لكل من الزياتين أو زياتين رايبوسايد، أو ثنائي هيدروزياتين، أو ثنائي هيدروزياتين رايبوسايد . وفي النوع الثاني من الجلوكوسيدات ، تتحد ذرة الكربون رقم (١) من الجلوكوز بذرة نيتروجين (عن طريق الرابطة (C-N) عند الموقع (٧) أو (٩) للنظام الحلقي لمركب الأدينين في مركبات السيتوكاينينات الثلاثة الأساسية .

يرتبط الألانين في مركبات الألانين المتحدة (المرتبطة) برابطة ببتيدية إلى النيتروجين بين المجموعة الأمينية مع الكربون عند الموقع (٩) لحلقة البيورين. ولا يعرف اي فعالية أو وظيفة لأي من هذه المركبات المتحدة ، ولكن تمثل الجلوكوسيدات أشكالاً تخزينية ؛ حيث قد تتحول إلى السيتوكاينين الذي ينخفض تركيزه في الخلية ، أو في بعض الحالات أشكال نقل خاصة للسيتوكاينينات . استناداً إلى أبحاث ماكجاو (McGaw) ١٩٨٧م، ليس بالضرورة أن تمثل مركبات الالانين المتحدة الأشكال التخزينية ، ولكن بدلاً من ذلك تكون نواتج غير عكسية من السيتوكاينينات المنقولة . ومن المستحيل أن تمثل هذه المركبات المتحدة سيتوكاينينات نشطة فسيولوجياً .

(٢-٣-٤) مواقع بناء السيتوكاينينات ونقلها

لوعلمنا كيف تتم التفاعلات النشطة التي تكون الأيزونبتينيل أحادي فوسفات الأدينوزين، والأيزونبتينيل أدينين ،والزياتين، وثنائي هيدروزياتين في مختلف الأعضاء والأنسجة، لعرفنا معلومات حيوية جيدة عن أماكن بناء السايتوكاينين الحيوي.

إن هذه المعلومات -لسوء الحظ -ليست متوافرة ، وكذلك الطرق المباشرة لتقدير مكان تكوين السيتوكاينينات قليلة . عموماً ، توجد مستويات عالية من السيتوكاينينات في الأعضاء الصغيرة (البذور والثمار والأوراق) وفي قمم الجذور. ويبدو منطقياً أن هذه المركبات تبنى في هذه المناطق، لكن في معظم الحالات لا نستطيع أن نصرف النظر عن احتمالية الانتقال من مصادر بناء أخـــرى .

اتضح -بكل تأكيد- أن السيتوكاينينات تبنى في القمم الجذرية ، وذلك لأنه لو كانت الجذور تعمل في وضع أفقي ، لخرجت السيتوكاينينات (بواسطة الضغط الجذري) من خشب الجزء السفلي المتبقي خلال فترة تقدر بأربعة أيام . سكين (Skene) ١٩٧٥م ، وتوري (Torrey) ١٩٧٦م. من المستحيل أن تستطيع هذه الأجزاء السفلية تخزين كمية كافية من السيتوكاينينات التي أتت من بعض المصادر الأخرى لتعمل كامدادات طويلة المدى لنسيج الخشب . قادت مثل هذه الإيضاحات إلى فكرة واسعة الانتشار الآن ،وهي أن نهايات الجذور تبني السيتوكاينينات ثم تنقل عبر نسيج الخشب إلى جميع أجزاء النبات ؛ وربما يفسر ذلك تراكمها في الأوراق الصغيرة والثمار والبذور التي يحدث بها النقل الخشبي ، ومن ناحية أخرى، يعتبر اللحاء، بصفة عامة، أكثر نظام فعّال لهذه الأجزاء التي بها كمية النتح محدودة .

مع أن قمم الجذر تمثل مصدراً مهماً للسيتوكاينينات لأجزاء كثيرة من النبات، إلا أن نبات التبغ عديم القمم الجذرية الصغيرة يحول الأدينين المشع بفعالية إلى سيتوكاينينات مختلفة . وعلاوة على ذلك ، يحول الادينين المشع الى العديد من السيتوكاينينات ليس بواسطة جذور نبات البسلة فحسب ، ولكن

بواسطة السوق والأوراق أيضاً . لقد درست جذور الجزر بالمثل ، وأوضحت النتائج أنه في البداية يبدأ بناء هذه المركبات في مناطق المنشىء للجذر. وأوضحت هذه النتائج -مع دراسات أخرى- أن المجموع الخضري يستطيع بناء بعض من مركبات السيتوكاينينات التي يحتاج إليها.

يحدث -بالتأكيد- إنتقال أنواع مختلفة من مركبات السيتوكاينينات في الخشب ، لكن الانابيب الغربالية تحتوي على السيتوكاينينات ؛ كما اتضح ذلك من وجود هذه المركبات في حشرة المن التي تتغذى بالمحلول المنقول عبرها. ويوجد دليل آخر لنقل هذه المركبات في نسيج اللحاء، اتضح من تجارب أجريت على أوراق مفصولة لنباتات ذوات فلقتين ، فحينما فصلت الأوراق الكبيرة لبعض الأنواع النباتية من النبات الأم وتركت رطبة انتقلت السيتوكاينينات إلى قاعدة العنق وتجمعت فيها . ربما يحدث هذا النقل عبر اللحاء وليس عن طريق الخشب، لأن عملية النتح تحدث بقوة في الخشب من العنق الى نصل الورقة . أدى تجمع السيتوكاينينات في عنق الورقة إلى أن أنصال الأوراق الكبيرة تستطيع إمداد الأوراق الصغيرة وبعض الأنسجة الأخرى الصغيرة بالسيتوكاينينات عبر نسيج اللحاء . وبالطبع، ثبت أن هذه الأوراق يمكن أن تبني السيتوكاينينات أو تستقبلها من الجذور .وبرغم ذلك ، اذا اضيف سيتوكاينين مشع الى سطح الورقة ، ينتقل الى الخارج كمية بسيطة من هذا المركب الممتص . دلت هذه النتائج بالاضافة الى نتائج أخرى كثيرة الى أن السيتوكاينينات لا تنتشر بسهولة في اللحاء . ومما لا شكل فيه أن الأوراق الصغيرة والثمار والبذور التي تعتبر موارد (Sinks) لا ينقل منها السيتوكاينين المصنع بها الى مكان آخر عن طريق الخشب أو اللحاء بسهولة . والخلاصة أن نقل مركبات السيتوكاينينات خلال المجموع الخضري محدود نوعاً ما.

(٢-٣-٥) الإنقسام الخلوي وتكوين الأعضاء المحفّز بالسيتوكاينينات

تعزى الفعالية الأساسية لمركبات السيتوكاينينات إلى استحثاثها للانقسام الخلوي . لقد وجد سكوج وطلبته أنه إذا قطع نخاع ساق نبات التبغ أو فول الصويا ونُمّي ، خاصة على بيئة آجار تحتوي على الأوكسين والمواد الغذائية

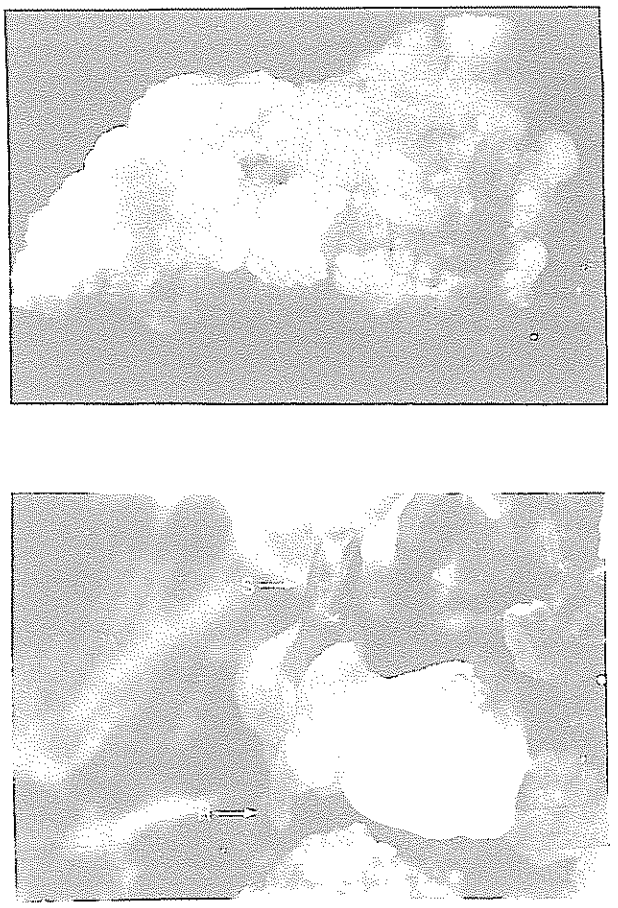
الضرورية للنمو ، تتكون كتلة من الخلايا غير المتخصصة عديدة الصبغيات (Polyploid) تدعى كالاس (Callus) .

يوضح شكل (٢-٢٤ أ) الشكل الظاهري للكالاس . لقد وجد أن إضافة السيتوكاينين إلى البيئة المغذية تزيد من استحثاث تكوين الكالاس . يستعمل تكوين كمية من خلايا جديدة نامية (عملية تكوين الكالاس) كاختبار (Bioassay test) حيوي حساس ومتخصص لمركبات السيتوكاينينات وهو مهم في تعريف هذه المركبات .

لقد وجد سكوج ومساعدوه أيضاً أن استعمال نسبة عالية معينة من السيتوكاينين إلى الأوكسين يعطي خلايا انشائية في الكالاس ، تنقسم هذه الخلايا وتتكشف إلى براعم ثم سيقان وأوراق ، ولكن إذا كانت نسبة السيتوكاينين الى الأوكسين منخفضة (أقل من النسبة السابقة) ، يصبح ذلك في مصلحة تكوين الجذور . وباختيار النسب الصحيحة والمناسبة، فإن الكالاسات (Calli) الناتجة من أنواع كثيرة من النباتات -خاصة ذوات الفلقتين- يمكن أن تتطور وتتكشف الى نبات جديد كامل . وتمثل مقدرة الكالاسات على انتاج نباتات متكاملة أداة لإختيار نباتات مقاومة للجفاف، وللإجهاد الملحي، والبكتيريا الممرضة، أو أي نباتات لها خصائص أخرى مفيدة .

تختلف الطرق التي يكون بها الكالاس النبات الكامل ، أحياناً باستعمال نسبة عالية نسبياً من السيتوكاينين إلى الأوكسين يتكشف المجموع الخضري في البداي،ة ثم تتكون الجذور العرضية تلقائياً من الساق.

يطلق على عملية تكوين المجموع الخضري، والجذور العرضية باستعمال الكالاس، اسم تكوين الأعضاء (Organogenesis) . علاوة على ذلك -في بعض الأحيان- تصبح الكالاسات جنينية (شكل ٢-٢٤ب) ويطلق على عملية تكشف الجنين إلى جذر ومجموع خضري تكوين الأجنة (Embryogenesis) .



(أ)

(ب)

(الشكل ٢-٢٤) :

يوضح هذه الشكل (أ) نمو الكالاس (Callus) من قصعة (Scutellum) بذرة الأرز . (ب) يوضح الكالاس الجنيني المكون للمجموع الخضري الصغير (S)، والمجموع الجذري (R) . عن م.نابورس و ت. دايكس (M. Nabors and T. Dykes) ؛ كما أورده عن سالزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م.

يوضح (الشكل ٢-٢٥) تكوين النباتات الصغيرة من الكالاسات ، حيث لا بد من إضافة كلّ من السيتوكاينينات والأوكسينات إلى البيئة المغذية للحصول على تكوين الجنين ، لكن المعلومات التي تدل على كيفية عملهم كعوامل متحكمة في الحصول على عملية تكوين الاجنة قليلة جداً .

يعتبر كلاً من السيتوكاينين والأوكسين مهمين في ضبط تكوين وتطور النمو الخارجي للأورام (نمو غير طبيعي) على السوق للعديد من نباتات ذوات فلقتين وعاريات البذور ، ويطلق عليها حالة الورم التاجي (Crown gall) . ينتج هذا المرض (الورم التاجي) بسبب بكتيريا تسمى (Agrobacterium tumefaciens) لها علاقة وثيقة بالنباتات المثبتة للنيتروجين من أفراد الرايزوبيم (Rhizobium) . يمكن أن تنمو الأورام (Galls) في بيئة غذائية معقمة دون إضافة السيتوكاينين أو الأوكسين، حيث إن هذه الخلايا ذاتية التوليد (البناء) (Autonomous) لهذه المنظمات. تحتوي البكتيريا (A. tumefaciens) على العديد من البلازميدات (Plasmids) (دوائر صغيرة من الحمض النووي DNA) التي يمكن أن توجد دون الاعتماد على جزيئي الحمض النووي (DNA) الخاص بالبكتيريا. يسمى واحد من هذه البلازميدات ببلازميد Ti (Ti-Plasmid) ويحتوي على جزء من الحمض النووي (DNA) الذي ينتقل إلى خلايا ساق النبات العائل أثناء العدوى وهو المسؤول عن النمو السريع وغير العضوي لمثل هذه الأورام . يطلق على هذا الجزء من الحمض النووي (DNA) اسم الخيط T للانتقال (T-DNA) . يحتوي الـ T-DNA من بين المورثات الأخرى على مورث واحد يعطي شفرة (Code) لبناء أنزيم أيزوبنتينيل أحادي فوسفات الأدينوزين (AMP) سينثيتيزالذي يعمل في التفاعل الموضح في (الشكل ٢-٢٥). تستعمل هذه الشفرة للأنزيمات التي تحول الحمض الأميني التريبتوفان إلى هرمون أندول -٣- حمض الخل (IAA) .

(أ)　　(ب)

(الشكل ٢-٢٥) :

يوضح هذا الشكل (أ) تكشف نبات الطماطم ، (ب) ونبات البتونيا من الكالاس . مقدم من نابورس ور.س. سانق وان (Murray Nabors and R.S. Sang Wan). كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

تسبب طفرات هذه المورثات المختلفة تغيرات في مستويات السيتوكاينينات و أكسين أندول حمض الخل (IAA) و تغيرات أيضاً في الشكل الظاهري للمجموع الخضري، إذا حدثت طفرة لكل ثلاثة مورثات، فإن نشاط هذه المورثات سوف يتوقف ، وبالتالي لا تتكشف الأورام ،وينخفض مستوى الهرمونات . وإذا توقف نشاط مورث أنزيم أيزوبنتينيل أحادي فوسفات الأدينوزين سينثيتيز فقط ،فإن مستوى السيتوكاينينات يقل، وتنمو الأورام ببطء ويتكون العديد من الجذور بطريقة تكوين الأعضاء (Organogenesis). وعند توقف نشاط البناء الحيوي لمورثات الأوكسين ، تنمو الأورام ببطء وتتكون كمية من إندول حمض الخل (IAA) ، مما ينتج عنها مجموع خضري ورقي يحتوي على جذور قليلة جداً أو عديمة الجذور. جميع هذه النتائج -كما هو متوقع- مبنية على أساس تأثير نسبة السيتوكاينين إلى الأوكسين وكان أول من أشار إليها واكتشفها العالم سكوج.

(٢-٣-٦) السيتوكاينينات تؤخر الشيخوخة وتزيد من نشاط استقبال المواد الغذائية

عندما تقطع ورقة خضراء ناضجة (كاملة النمو) ولا زالت نشطة ، فإنها تبدأ في فقد الكلورفيل والحمض النووي (RNA) والبروتينات والدهون من أغشية البلاستيدات الخضراء بسرعة أكثر مما لو كانت لم تقطع من النبات ؛ حتى لو جرى إمدادها بأملاح معدنية وماء من خلال نهاية القطع . تتضح هذه الشيخوخة أو الاصفرار بواسطة اصفرار الأوراق الذي يحدث بصورة سريعة إذا تركت الأوراق في الظلام . غالباً ما تتكون في كثير من نباتات ذوات الفلقتين جذور عرضية من قاعدة العنق، ومن ثم يتأخر بشكل واضح اصفرار النصل الورقي . يبدو أن الجذور تقدم بعض المركبات للورقة تجعلها تبدو من الناحية الفسيولوجية صغيرة . بالتأكيد أن من أهم تلك المركبات هرمون السيتوكاينين الذي ينتقل إلى النصل خلال نسيج الخشب من الجذور.

يوجد دليلان أساسيان يشيران إلى أن السيتوكاينينات تؤدي دوراً في المحافظة على نضارة الأوراق ، وسوف يحل العديد من مركبات السيتوكاينينات جزئياً محل الحاجة إلى جذور من أجل تأخير الاصفرار، ويلاحظ أن محتوي السيتوكاينين يرتفع تدريجياً في نصل الورقة عندما تتكون الجذور العرضية؛

ففي نبات دوار (عباد) الشمس ، يرتفع محتوى السيتوكاينين في عصارة الخشب خلال فترة النمو السريعة، ثم بعد ذلك يقل بدرجة كبيرة عندما يتوقف النمو وتبدأ مرحلة الإزهار ؛ مما يشير إلى حدوث اختزال في نقل السيتوكاينين من الجذور إلى المجموع الخضري؛ وربما يسرع هذا الاختزال في النقل من حدوث عملية الاصفرار .

درس ثيمان (Thimann) ١٩٨٧م ، في كاليفورنيا كيفية تأخير الاصفرار في أوراق الشوفان المفصولة بواسطة السيتوكاينينات دراسة مستفيضة ؛ فعندما تقطع أوراق نبات الشوفان، وكثير من الأنواع النباتية الأخرى، وتترك طافية على محاليل أملاح مخففة (محلول مغذي) ، تبدأ الأوراق في الاصفرار؛ حيث يبدأ تكسر البروتينات أولاً إلى حموض أمينية، ثم أخيراً يبدأ فقد الكلورفيل. وتحدث عملية الاصفرار بصورة أسرع في الظلام أكثر منها في الضوء ، وإن إضافة السيتوكاينينات إلى المحلول الذي عليه الأوراق الطافية تحل محل تأثير الضوء في تأخير عملية الاصفرار بشكل واضح .وجد ثيمان أن مركبات السيتوكاينينات تعمل ذلك بواسطة المحافظة على صلابة (أو تماسك) الغشاء المغلف للفجوة العصارية (Tonoplast) . ومن ناحية أخرى ، فان أنزيمات البروتيز (Proteases) الموجودة في الفجوة سوف تتسرب (Leak) إلى داخل السيتوبلازم وتحلل كلاً من البروتينات الذوابة، والبروتينات الموجودة في البلاستيدات الخضراء، وجدران الميتوكوندريا في غياب السيتوكاينينات. وتمشياً مع هذه الفكرة ، وجد ليشم ومساعدوه (Leshem) ١٩٨٨م دلائل كثيرة تشير إلى أن السيتوكاينينات تحمي الأغشية من التحلل ؛ حيث أوضحت نتائجهم -بشكل جيد- أن مركبات السيتوكاينينات تعمل على منع أكسدة الحموض الدهنية غير المشبعة في الاغشية الخلوية ، وربما يحدث مثل هذا المنع لأن السيتوكاينينات تثبط كلاً من تكوين وسرعة تكسر الشقوق الحرة (Free Radicles) مثل شق السوبر أكسيد (O_2 - Super oxide وشق الهيدروكسيل (OH) التي -من ناحية أخرى- تؤكسد دهون الغشاء الخلوي .

يبدو أن تأخير الاصفرار بواسطة مركبات السيتوكاينينات ظاهرة طبيعية ، حيث إن الجذور تتحكم في هذه الظاهرة جزئياً ، إضافة إلى أن هذه

الظاهرة تكون مصحوبة بظواهر أخرى مهمة . تتسبب السيتوكاينينات في نقل الكثير من المحاليل من الأجزاء المسنة (الكبيرة) من الورقة إلى المناطق المعاملة في الورقة المسنة .

الشرح التفصيلي لهذه العملية موضح في الشكل (٢-٢٦) ؛ حيث يلاحظ من الشكل أن الأوراق المسنة (الأولية) لنبات الفول صُبغت على فترات أربعة أيام منفصلة بواسطة سيتوكاينين مصنع هو بنزايل أدينين . تصبح هذه الأوراق صفراء ، عادة ، بسرعة أكثر من الأوراق الثلاثية (Trifoliate) العلوية ، ولكن في المثال السابق وجد أن نمط الاصفرار قد انعكس. لقد سحبت الأوراق الابتدائية المواد الغذائية من الأوراق الثلاثية الملاصقة لها ، مسببة لها حدوث الاصفرار أولاً . (لاحظ أن مركب البنزايل أدينين لا يتحرك ظاهرياً بنشاط من الأوراق المعاملة الى الأوراق الثلاثية الصغيرة العلوية .

أوضحت دراسات أخرى أجريت على نبات الفول، أنه باستخدام نوعين من المعاملات يمكن تأخير الاصفرار بدرجة عالية في الأوراق الابتدائية، ويمكن عكس اصفرارها عندما تصبح أوراقاً خضراء مصفرة باهته . إحدى هاتين المعاملتين يتم عن طريق قطع الأوراق والساق من أعلى ، والمعاملة الأخرى تتم بغمس الاوراق الابتدائية مرة واحدة في محلول بنزايل أدينين .

أوضحت دراسات أخرى أجريت على نباتات عديدة، من ذوات فلقتين وذوات الفلقة الواحدة، أنه في حالة معاملة جزء من الورقة بهرمون السيتوكاينين، وتغذية الجزءالآخر من نفس الورقة بمواد أيضية مشعة أو تغذية ورقة أخرى ملاصقة لها فإن المواد الأيضية سوف تنتقل عبر نسيج اللحاء إلى المنطقة المعاملة وتتجمع فيها. يتضح من هذا أن الأوراق الصغيرة تستطيع سحب المواد الأيضية الغذائية من الأوراق الكبيرة ،وهذا يعزى جزئياً الى أن الأوراق الصغيرة غنية بمركبات السيتوكاينينات ، وبعبارة أخرى يتضح أن وجود السيتوكاينينات يجعل تلك المنطقة مورداً.

(الشكل ٢-٢٦) :

يوضح هذا الشكل اصفرار ورقة الفول الثلاثية بسبب معاملة الورقة المسنة الأولية للعقلة بـ ٣٠ ملجم/لتر من بنزايل أد ينين (سيتوكاينين صناعي) على فترات متقطعة لمدة ٤ أيام .عن ليبولد وكاواسي (Leopold and Kawase) ١٩٦٤م.

وعلاوة على ذلك ، فإن السيتوكاينينات تستحث مقدرة الأنسجة الصغيرة للعمل كمورد (Sink) للمواد الغذائية المنقولة عبر نسيج اللحاء . هل تؤدي المنظمات النباتية دوراً في النقل اللحائي للمركبات الغذائية المتحركة الى الأفرع الصغيرة (Twigs) والافرع الكبيرة في النباتات الخشبية قبل سقوط الأوراق في فصل الخريف ؟ هذا -في الواقع -سؤال جيد ومثير ، فقد وجد أن مركبات السيتوكاينينات في تراكيب التكاثر، ربما تكون ذات تراكيز ملموسة وربما تستحث حركة السكريات والحموض الأمينية، وبعض الذائبات من الأوراق الناضجة إلى البذور والأزهار والثمار . وتعتبر هذه فرضية جيدة ومثيرة وجديرة بالاهتمام أيضاً .

حينما تصيب الأوراق النباتية فطريات معينة، تحدث بها أمراضاً مثل: الصدأ ، والعفن الفطري ، وتظهر مناطق وخلايا ميتة . وعندما تصفر هذه الأوراق، فإن المناطق الميتة غالباً ما تحاط بالعديد من الخلايا الغنية بالنشاء حتى ولو أصبحت بقية الورقة صفراء وهرمة .تسمى هذه المناطق بالجزر الخضراء (Green islands) وهي غنية بهرمونات السيتوكاينينات التي ربما تبنى بواسطة الفطريات . ومن المحتمل أيضاً أن تساعد السيتوكاينينات في المحافظة على المخزون لتتغذى به الفطريات وبالتالي تؤثر في تتابع المرض .

إن مقدرة السيتوكاينينات على تأخير الاصفرار طبقت أيضاً على زهور معينة مقطوفة وخضراوات طازجة . يوجد مرجع مهم وجيد يتناول اصفرار بتلات الزهرة ، كتبه كل من بوروشوف و ودسون (Borochov and Woodson) ١٩٨٩م. يقل تركيز السيتوكاينينات في بتلات الوردة بتقدمها في العمر، لكن المعاملة بالسيتوكاينينات تبطيء من عمليات التقدم في العمر . لقد درست عمليات الإزهار بكثرة ، ووجد في بعض الأنواع النباتية أن المحاليل المحتوية على ثنائي هيدروزياتين (Dihydrozeatin) أو بنزايل أدينين (Benzyladenine) تكون أكثر فعالية . فان ستادين ومساعدوه (Van Staden et. al.) ١٩٩٠م. علاوة على أن معظم الأزهار المقطوفة والمعاملة بالسيتوكاينينات لا تستطيع أن تتغلب على التأثيرات المؤدية إلى الاصفرار بسبب الإيثيلين الناتج من الزهور نفسها. يمكن زيادة فترة تخزين كل من الكرفس (Celery) والكرنب (Brussel) نسبياً باستعمال مركبات سيتوكاينينات تجارية غير مكلفة مثل مركب بنزايل

أدينين ، ولكن مثل هذه المعاملة غير مسموح بها في أسواق بيع الأطعمة في بعض الدول ، وإننا لنتعرض باستمرار إلى السيتوكاينينات الطبيعية في مصادرنا الغذائية الطازجة من النباتات . لقد لخص لودفورد (Ludford) ١٩٨٧م، تأثير السيتوكاينينات وبعض منظمات النمو الأخرى في الخضراوات والفاكهة المخزونة في نشرة علمية .

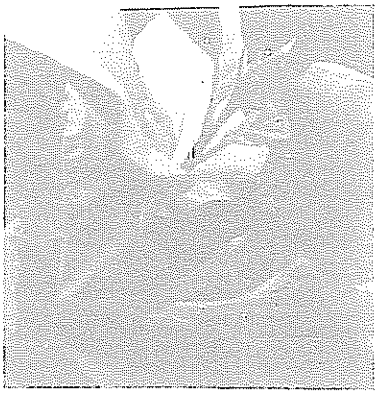
(٢-٣-٧) تكشف البراعم الجانبية في ذوات الفلقتين المحفز بالسيتوكاينين

عند إضافة السيتوكاينين إلى برعم جانبي غير نامٍ ومسيطر على نموه البرعم القمي ، (ما يعرف بالسيادة القمية Apical dominance) ، في هذه الحالة يلاحظ أن البرعم الجانبي نادراً ما ينمو. واستُعمل الكاينيتين كمركب أساسي لدراسة السيادة القمية ولوحظ أن نمو البراعم الجانبية يستمر فقط لأيام قليلة ولا تحدث الاستطالة (النمو) للبرعم الجانبي إلا عند رشه بأوكسين أندول حمض الخل (IAA) أو حمض الجبريللين ٣ (GA_3) . تتسبب -أحياناً -منظمات أخرى، مثل بنزايل أدينين، في استطالة (نمو) أكثر للبرعم الجانبي من الكاينيتين حيث درس ذلك في أنواع قليلة من النباتات .

أوضحت بعض الدراسات أن البنزايل أدينين والرياتين يستحثان استطالة البراعم الجانبية في نبات البسلة لمدة لا تقل عن أسبوعين ، بينما مركبات الأيزوبنتينيل أدينين والكاينيتين يستحثان الاستطالة لمدة قصيرة فقط. وسبب مثل هذه التأثيرات المختلفة التي تحدث من منظمات النمو ذات العلاقة المتقاربة جداً (مثل الزياتين والأيزوبنتينيل أدينين) غير معروف ، لكن يفترض بيلي و ريلتن (Pillay and Railton) ١٩٨٣م، أن مركب الأيزوبنتينيل أدينين ضعيف النشاط لأن عملية إضافة الهيدروكسيد تتم ببطء، وتحوله إلى مركب الزياتين الأكثر نشاطاً في البرعم . أوضحت نتائج كنج وفان - استادن (King and Van-Staden) ١٩٨٨م بصورة عامة، دعمها لأهمية عملية اضافة الهيدروكسيل ؛ هذا بالإضافة إلى أن تقارير أخرى قد أشارت إلى أن البراعم الجانبية الكافية لا تستطيع بناء مركبات السيتوكاينينات ، ولكن لا يوجد تأكيد واضح حول علاقة السيتوكاينينات المهمة، وبعض منظمات النمو الأخرى وعوامل

التغذية في ضبط عملية تكشف البرعم الجانبي .

وجد في التجارب الحديثة للهندسة الوراثية (Genetic-engineering) أن مستويات السيتوكاينين تزداد في نبات التبغ البالغ باستخدام تقنية جديدة ، ميدفورد ومساعدوه (Medford et. al.) ١٩٨٩م. يلاحظ أساساً أن المورث البكتيري المستعمل لشفرات (Codes) أنزيم أيزوبنتينيل أحادي فوسفات الأينوزين سينثيز (Isopentynyl AMP Synthase) يدخل في التركيب الوراثي للخلايا المجروحة في الأقراص الورقية عند الاصابة البكتيرية. تتكشف هذه الخلايا المجروحة إلى كالاس (Callus) يحمل المورث الجديد ، ومن ثم فإن هذا الكالاس سوف يكون نباتات جديدة عن طريق توليد الأعضاء (Organogenesis). يدخل مع هذا المورث التركيبي مورث آخر مستحث ومنشط له ، وينشط هذا المورث المستحث فقط عند درجة حرارة عالية نسبياً (تتراوح من ٤٠ إلى ٤٥ °م). عندما تتعرض نباتات التبغ لصدمة حرارية تحدث فيها بعض التغيرات في المحتوى الكيميائي. ولإجراء ذلك ، تترك النباتات المنقولة تتكشف عند درجات حرارة نمو طبيعية، وبعد ذلك تعطى صدمات حرارية لمدة ١٥ دقيقة ثم توضع في درجات حرارة عادية مرة أخرى . بعد أكثر من أربع ساعات، وجد أن أوراق نبات التبغ المعاملة بصدمة حرارية تحتوي نسبياً على ستة أضعاف من أنزيم أيزوبنتينيل أحادي فوسفات الأدينوزين سينثيز، و ٢٣ ضعفاً من مركب زياتين رايبوسايد أحادي الفوسفات و ٦٤ ضعفاً من زياتين رايبوسايد و ٨٠ ضعفاً من مركب الزياتين . مقارنة بالنباتات المنقولة ولم تعرض للصدمة الحرارية، لم يتم قياس مستويات السيتوكاينينات في نبات Analidopsis thaliama ، ولكن أوضح أن هناك تغيرات شكلية متعددة في كلّ من Analidopsia thaliama ، ونبات التبغ عند التعرض للمعاملة من التغيرات الشكلية الواضحة عند المعاملة بمستويات السيتوكاينين العالية ، تكشف البراعم الجانبية (شكل ٢-٢٧). أوضحت هذه التجارب الشيقة تأثيرات غيرعادية بالمعاملة بمستويات عالية من السيتوكاينين، وساندت الفكرة التي تفترض أن مركبات السيتوكاينينات تستطيع أن تقوم مقام السيادة القمية ، ولكن دون السماح بعمل مقارنة بين النباتات ناقصة السيتوكاينين (Cytokinin-deficient) والنباتات العادية. لإجراء مثل هذه المقارنة، نحتاج إلى نباتات مطفرة بها نقص في محتوى السيتوكانينيات .



(أ)

(ب)

(الشكل ٢-٢٧) :

يوضح هذا الشكل استحثاث البرعم الجانبي باستعمال مستويات عالية من السيتوكاينين في نبات التبغ المطفر. يوضح الشكل (أ) البرعم الإبطي في النوع البري. (ب) يوضح البرعم الإبطي في النوع المطفر. عن ميدفورد ومساعديه (Medford, et. al.) ١٩٨٩م .

في مثال آخر لنبات التبغ المنقول إلى بيئة مغذية ، يلاحظ أنه يمكن الحصول على النباتات التي بها نقص في أندول حمض الخل (IAA) وذلك بإدخال المورث الذي ينسخ الشفرات اللازمة للأنزيم الذي يحول أندول حمض الخل (IAA) إلى مركب متحد (Conjugate) وغير نشط وذلك بالاتحاد مع الحمض الأميني اللايسين. لا تستطيع نباتات التبغ هضم هذا المركب المتحد بسهولة ، وبذلك يصبح مركب أندول حمض الخل (IAA) غير متوافر لهذه النباتات . وبالمثل عندما تنتج كميات كبيرة من السيتوكاينينات ، فإن النباتات تصبح كثيرة التفرع بالمقارنة بالنباتات الضابطة وغير المنقولة إلى بيئة مغذية. تدل هذه النتائج على أن نسبة السيتوكاينين إلى الأوكسين مهمة في التحكم في السيادة القمية (عدم نمو البرعم الجانبي)، حيث إن النسب العالية تؤدي إلى تكشف (نمو) البرعم ، وتؤدي النسب المنخفضة إلى السيادة القمية.

يحدث أيضاً استحثاث التفرع الجانبي في نوعين من الأمراض البكتيرية التي تقوم فيها البكتيريا ببناء السيتوكاينين ؛ الأول يطلق عليه مرض تشوه الساق (Fasciation) وتسببه البكتيريا (Corynebacterium fascians) في العديد من النباتات ذوات الفلقتين مثل فاصوليا الحدائق والفاصوليا الحلوة. ويلاحظ في النباتات المصابة بمرض تشوه الساق، أن الساق المستديرة العادية تصبح مسطحة، ويتكون العديد من البراعم الجانبية حيث تنمو وتتفرع على شكل مقشة . وفي فاصوليا الحديقة ، يمكن أن تتضاعف أعراض في هذا المرض بتزويد السيتوكاينين النباتات الصغيرة بسيتوكاينين إضافي. تحتوي السلالات البكتيرية المسببة للمرض على بلازميدات (Plasmids) مثيرة بينما يقل عدد هذه البلازميدات في السلالات البكتيرية غير الممرضة .تبني السلالات البكتيرية الممرضة العديد من مركبات السيتوكاينينات حيث تفرز إلى البيئة المغذية ، وهذا ما يسبب مرض تشوه الساق .

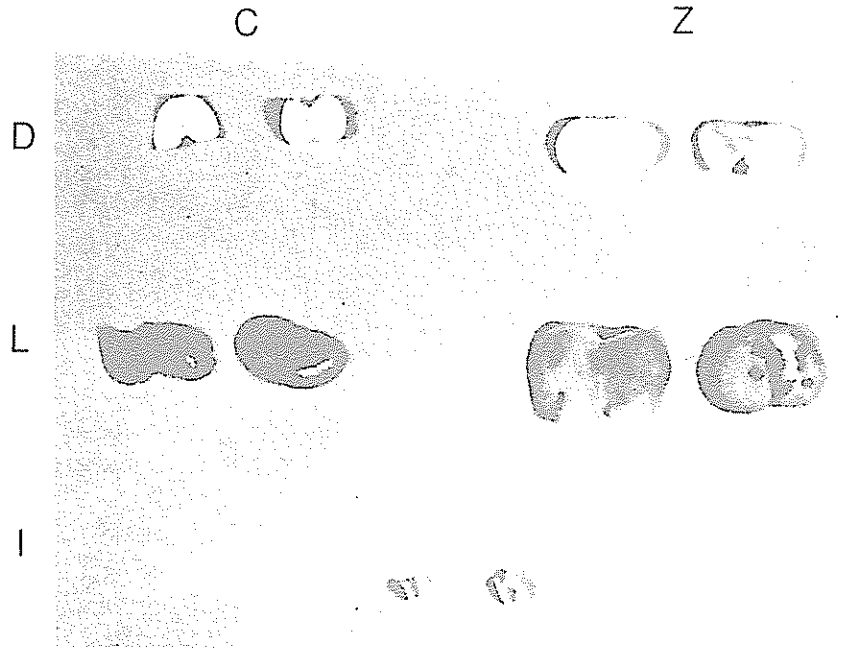
تسبب البكتيريا (Corynebacterium fascians) أيضاً أنواعاً معينة من مرض أطلق عليه مقشة الساحرات (Witches brooms) (وهو عبارة عن كتلة من تفرعات رقيقة تنمو على فرع النبات نتيجة للإصابة البكتيرية).في هذا النوع من المرض، تتكون براعم جانبية كثيرة تعطي تفرعات عديدة . يوجد نوع من البكتيريا هو (Exobasidium spp.) أوكسوبازيديم يتسبب في حدوث

مرض مقشة الساحرات وينتج عنه أيضاً بعض من مركبات السيتوكاينينات ، في هذه الحالات، يوعتقد أن السيتوكاينينات تسبب أيضاً ظهور أعراض المرض .

(٢-٣-٨) نمدد خلايا فلقات ذوات الفلقتين والأوراق المستحثة بالسيتوكاينين

عند إنبات بذور العديد من نباتات ذوات الفلقتين تبزغ الفلقات من الأرض،ولكنها تظل صفراءصغيرة نسبياً.فإذا ما تعرضت الفلقات للضوء، فإن النمويزداد ازدياداً كبيراً حتى وإن كانت الطاقة الضوئيةالمعطاة ضعيفة جداً لكي تسمح بالبناء الضوئي . يتم التحكم في عملية التشكل الضوئي (Photomorphogenesis) جزئياً بصبغة الفيتوكروم(Phytochrome) ولكن من المحتمل أن يتدخل أيضاً في هذا التحكم مركبات السيتوكاينينات . إذا ما تم استئصال الفلقات واستزراعها في وجود السيتوكاينينات فإن معدل النمو الظاهري يتضاعف مرتين أو ثلاث مرات بالنسبة إلى التجربة الضابطة التي لا تحتوي على منظم نمو، وهذا يحدث سواء في الضوءأو في الظلام ، ويحدث النمو بالكامل نتيجةالامتصاص بالماءالذي يحدث تمدد للخلايا،فأن الوزن الجاف للأنسجةالمعاملة وغيرالمعاملة لا يزداد.ويحدث هذا الاستحثاث للنمو في كثير من الأنواع النباتية مثل: الفجل، وقصب السكر، والخس، والبنجر، وعباد (دوار)الشمس، والخردل الأبيض، والخيار، والقرع ،واليقطين، والشمام ،والحلبة وغيرها. إن أغلب هذه الأنواع تحتوي على دهون كاحتياطي رئيس للغذاء في الفلقات؛ إضافة إلى ذلك عادة ما تبزغ الفلقات فوق سطح التربةوتقوم بعملية البناء الضوئي.لا توجد استجابة للأنواع التي تظل فلقاتها تحت سطح التربة بعد الإنبات، وكذلك، نبات الفول الذي تبزغ فلقاته فوق سطح التربة، ولكنها لاتصبح ورقية Leafy).

يوضح (الشكل٢-٢٨) استحثاث الزياتين لاستطالة فلقة نبات الفجل في الضوء أو الظلام ، ويوضح الشكل أيضاً أن الضوء فعّال في غياب أحد مركبات السيتوكاينينات (الزياتين).لا تستحث الأوكسينات نمو الفلقات ، وللجبريللينيات أيضاً تأثير قليل عندما تنمى الفلقات في بيئة مائيةمغذية سواء في الضوء أو في الظلام ، وهكذا فإن هذه الاستجابة تعطي تقديراً حيوياً جيداً لمركبات السيتوكاينينات .



(الشكل ٢-٢٨) :

يوضح هذا الشكل استحثاث تمدد فلقة نبات الخيار المفصولة باستعمال الزياتين والضوء . تمثل الفلقات الموضوعة أسفل الشكل الفلقات الأولية المفصولة من بادرات عمرها يومين منماة في الظلام قبل دراسة النمو. عملت قطاعات من الفلقات وحُضنت الفلقات المفصولة لمدة أربعة أيام على ورق ترشيح في طبق بتري يحتوي على ٢ ميلليجزيئي من فوسفات البوتاسيوم عند الرقم الهيدروجيني ٦ر٤، وهذا يعتبر الضابط (C) ، أو يحتوي أيضاً على ٥ر٢ ميكروجزيئي من الزياتين (Z). الصف العلوي (D) يمثل الفلقات المحضنة لمدة أربعة أيام في الظلام ، بينما الصف الأوسط (L) يمثل الفلقات المعرضة للإضاءة المستمرة من إشعاع فلورسنتي قرب نقطة الإضاءة الحدية الحرجة للبناء الضوئي.[عن ساليزبري وروس (Sasisbury and Ross) ١٩٩٢م، عمل غير منشور لكل من أ. كيه. هوف و سي.دبليو. روس A.K. Huff and C. W. Ross)].

هل تنشط السيتوكاينينات نمو الفلقات فقط بزيادة تمدد الخلايا الموجودة بالفعل؟ أو هل تنشط منظمات النمو هذه إنقسام الخلايا وتمدد الخلايا الناتجة ؟.

تدل جميع النتائج على أن منظمات النمو تزيد كلاً من الانقسام السيتوبلازمي وتمدد الخلايا ، وبصفة خاصة التمدد الخلوي . يجب أن يؤخذ في الاعتبار أن الانقسام السيتوبلازمي لا يزيد من نمو أي عضو ذاته، ويعود ذلك إلى أن الانقسام السيتوبلازمي مجرد عملية انقسام فقط . علاوة على أن المحصلة النهائية للنمو تتطلب تمدداً خلوياً واستحثاثاً لعملية النمو بواسطة مركبات السيتوكاينينات مما يؤدي إلى حدوث تمدد خلوي سريع وإنتاج خلايا أكبر.

نظراً لأن الفلقات التي يستحث فيها النمو، بواسطة السيتوكاينينات، تصبح أعضاء للبناء الضوئي في بعض النباتات، فإننا نتساءل عن حقيقة ما اذا كانت الاوراق تتطلب أيضاً سيتوكاينينات للنمو . بالتأكيد تحدث تأثيرات مستحثة لنمو أوراق نباتات ذوات الفلقتين بعد تكرار تطبيقات السيتوكاينينات، ولكن في العادة نجد أن هذه التأثيرات قليلة ، وقد تحدث بصورة غير مباشرة بانتقال المواد الأيضية من أعضاء أخرى . فاذا قطعت أقراص من الأوراق بالثاقب الفليني، وتركت رطبة، فإن المعاملة بالسيتوكاينينات تزيد من تمدد الأقراص الورقية من خلال استحثاث نمو الخلية ، وهذا ويشير مرة أخرى إلى فعالية عادية للسيتوكاينينات المنتقلة من بعض الأعضاء الأخرى ، ربما من الجذور.

هناك دليل آخر على أن السيتوكاينينات المنتقلة من الجذور تنشط نمو الأوراق وقد تم استنتاج هذا الدليل من التجارب التي أزيلت فيها بعض من الجذور أو كلها من نبات الفول و الشيلم الشتوي (Secale cereale) ؛ فسرعان ما يتباطأ نمو الورقة في النباتات عديمة الجذور في كلا النوعين، إلا أن إضافة السيتوكاينين للأوراق أعاد إليها النمو بصورة كبيرة . وإلى وقتنا الحاضر ، لم تجر دراسات على نمو الأوراق الإبرية الصنوبرية .

(٢-٣-٩) تأثير السيتوكاينينات في السيقان والجذور

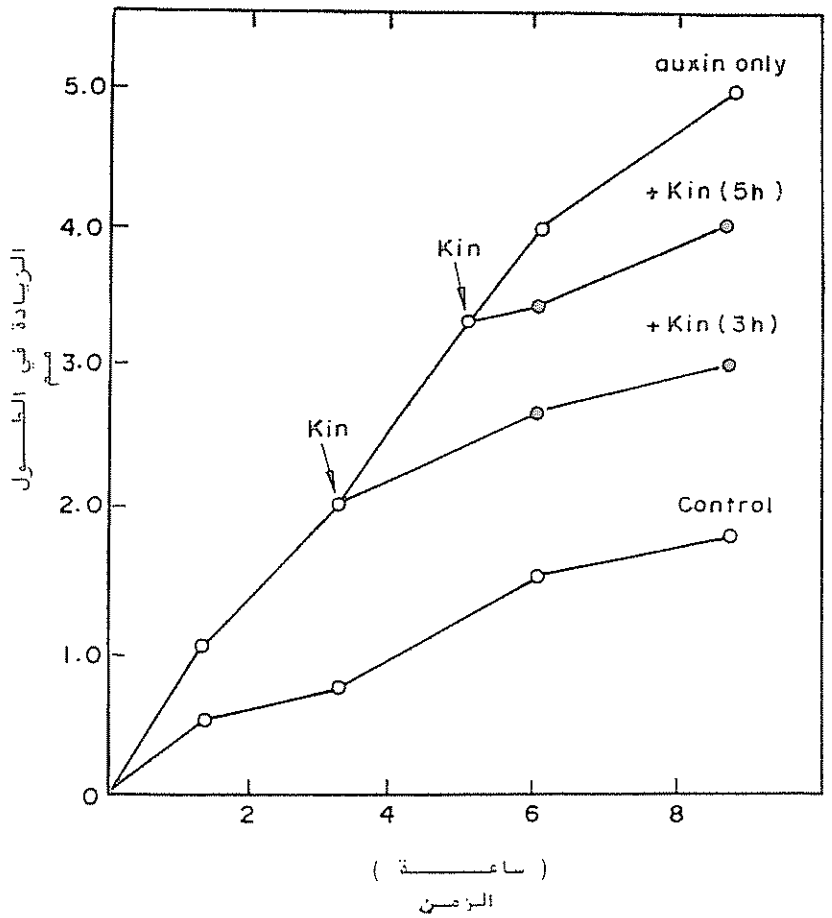
يعتقد أن النمو العادي للسيقان والجذور، يتطلب وجود السيتوكاينينات ولكن المحتوى الداخلي(Endogenous) من هذه المركبات محدود نتيجة لإضافة السيتوكاينينات خارجياً (Exogenous) ؛ فقد فشل أيضاً في زيادة نمو هذه الأعضاء.ولوحظت هذه النتائج أيضاً في نباتات التبغ في تجربة الهندسة الوراثية الموصوفة سابقاً التي ارتفعت فيها مستويات السيتوكاينينات الداخلية ارتفاعاً ملحوظًا في النباتات المحَولة (Transformed plants) .

افترض أننا أوقفنا إضافة السيتوكاينينات (والجبريللينيات) من الجذور إلى المجموع الخضري بإزالة الجذور ، هل نستطيع الآن إضافة السيتوكاينينات والجبريلينيات واستعادة نمو البراعم وبخاصة استطالة الساق؟ في نبات دوار (عباد) الشمس والبسلة لم تتم استعادة النمو ، ولكن نجح ذلك في نبات فول الصويا . على أية حال، لم تؤد النتائج المتضاربة في الفصائل القليلة التي درست لنباتات ذوات الفلقتين إلى خلاصة عامة . من هنا فقد صممت تجارب إضافية لتقديم مزيد من الإجابات عن هذا السؤال ، ويبدو انها تسير قُدماً .

من ناحية أخرى، لتحديد أهمية السيتوكاينينات للنمو الطبيعي للسوق والجذور، فقد تم عمل قطاعات عرضية من هذه الأجزاء (السوق والجذور) وتنميتها في المختبر كما سبق إجراؤه في التجارب على الأوكسينات والجبريللينيات . ويفترض في مثل هذه التجارب أن القطاعات العرضية المفصولة عن مصدر السيتوكاينينات سيتم استنزاف السيتوكاينينات منها عند فصلها من قمم المجموع الخضري أو قمم المجموع الجذري التي من المفترض أنها مصادر لمنظمات النمو .

عند تنمية الجذور أو السيقان في المختبر، في وجود السيتوكاينين خارجياً ، فإنه يحدث دائماً تراجع (قصر) في الاستطالة بشكل نسبي بالمقارنة بالتجربة الضابطة . على سبيل المثال، يتضح من (الشكل ٢-٢٩) التأثيرات

المضادة للأوكسين والكاينيتين على استطالة قطاعات السويقة الجنينية العليا (Hypocotyl) لنبات فول الصويا . وعلى الرغم من تثبيط الاستطالة، إلا أن قطاعات الساق العرضية عادة ما تصبح أكثر سمكًا عن طريق التمدد القطري (Radial) للخلايا ، وبالتالي فإن الوزن الطازج الكلي للقطاعات المعاملة لا يختلف كثيراً عن القطاعات الضابطة .



اوكسين فقط

اوكسين + كاينتين

اوكسين + كاينتين

التجربة الضابطة

(الشكل ٢-٢٩) :

يوضح هذا الشكل تثبيط الاستطالة المستحثة بالأوكسين في قطاعات السويقة الجنينية العليا لنبات فول الصويا بإضافة ٤ ميكروجزيئي من الكاينتين في فترات تحضينية مختلفة . عن فاندر هويف ومساعديه (Vanderhoef et. al.) ١٩٧٣م.

ماذا نستخلص من هذه النتائج التي تبين تثبيط الاستطالة ليس إلا ؟. يمكن أن نستخلص من ذلك أن استطالة الساق والجذور لا تتطلب سيتوكاينينات. على النقيض من ذلك ، وعلى الرغم من أن تلك الاعضاء قد تتطلب منظمات النمو للاستطالة ، إلا انها قد تحتوي على كميات كافية. على أية حال ، في كلتا الحالتين، علينا أن نناقش أن السيتوكاينينات المضافة خارجياً تثبط النمو بإحداث تراكيز داخلية زائدة . ومن الواضح أنه لا توجد طريقة سهلة لحل هذه المشكلة دون قياس التراكيز الداخلية للستوكاينينات في القطاعات المفصولة، وبخاصة في خلايا البشرة التي من المحتمل أن تحد من المعدل الكلي للاستطالة . أضف إلى ذلك أن هناك حالتين معروفتين يتم فيهما استحثاث الاستطالة باستخدام السيتوكاينينات المضافة خارجياً . الطريقة الأولى يستخدم فيها قطع من الاغماد الورقية الصغيرة لنبات القمح ، والثانية تستخدم فيها السويقات الجينية العليا (Hypocotyl) لبادرات نبات الشمام غير المقطوعة (Intact) ، خاصة النوع القزمي منها. ففي حالة الأغماد الورقية للقمح يحدث استحثاث للنمو إذا كانت الأنسجة لا تزال صغيرة والانقسام الخلوي لا يزال مستمراً ، ولكن وجد أن السيتوكاينينات تحدث النمو باستحثاث استطالة الخلايا وليس عن طريق الانقسام الخلوي . أما في حالة الأنواع القزمية من الشمام، فيحدث استحثاث استطالة للسويقة الجنينية العليا استجابة للمعاملة الخارجية بالسيتوكاينينات ، ويرجع السبب في ذلك أساساً إلى الاستجابة للمعاملة الخارجية بالسيتوكاينينات عن طريق المجموع الخضري أو عن طريق الجذور .

والخلاصة ، يمكن بالمعاملة الخارجية بمركبات السيتوكاينينات استحثاث حدوث التمدد الخلوي من الأوراق الصغيرة والفلقات والاغماد الورقية للقمح والسويقات الجنينية العليا للشمام ، إلا أنه لا يزال هنالك الكثير الذي يجب فهمه، خاصة عن الدور الطبيعي الذي تقوم به هذه المنظمات في تمدد الخلية، وبصفة خاصة في الساق والجذور . وعموماً ، فإن ما عرف ودرس عن الأشجار قليل جداً .

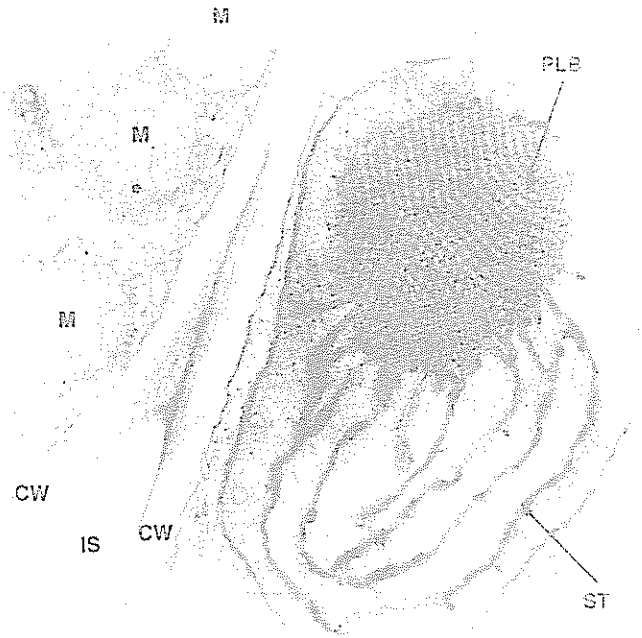
(٢-٣-١٠) تكشف البلاستيدات الخضراء وبناء الكلوروفيل المنشط بالسيتوكاينين

إذا نُميت بادرات من نباتات كاسيات البذور في الظلام ، فإنه بالامكان إزالة ورقة أو فلقة من البادرة واختبار ما إذا كانت إضافة السيتوكاينين إليها ذات أي تأثيرفي تكشف البلاستيدات الخضراء أو بناء الكلوروفيل ، وهذه التجربة ممكنة لأنه لا يتكون الكلوروفيل في الظلام ، ويتوقف تكشف البلاستيدات الخضراء حيث يتوقف تكشف البلاستيدات عند مرحلة البلاستيدات الأولية (Proplastids) أو في الغالب عند مرحلة البلاستيدات الشاحبة (Etioplastis) .

تتكون البلاستيدات الشاحبة عند نمو البادرات في الظلام، حيث تكون البادرات شاحبة اللون، إذ تكون صفراء اللون بسبب وجود أشباه الكاروتينات (Caroteniods) في البلاستيدات التي تحتوي على نظام مدهش من الأغشية الداخلية المرتبة بصورة متقاربة داخل النظام الشبكي الداخلي الذي يطلق عليه الجسم الصفائحي الأولي (Prolamellar body) (شكل ٢-٣٠) . وعند التعرض للضوء ، يتحول الجسم الصفائحي الأولي إلى نظام الثايلاكويد (Thylakiod system) الموجود في البلاستيدات الخضراء العادية ، ويكون هذا التكشف مصحوباً بتكوين بروتينات ثايلاكويدية خاصة تصبح ملتصقة (متصلة) (Attached) بالكلورفيلات في النظامين الضوئيين والمركبات الضوئية المعقدة الناتجة .

إن إضافة السيتوكاينين للأوراق أو الفلقات الشاحبة (البادرات النامية في الظلام) لعدة ساعات قبل تعريضها للضوء له تأثيران مهمان؛ الأول حدوث استحثاث التكشف اللاحق (في الضوء) للبلاستيدات الشاحبة إلى بلاستيدات خضراء ، خاصة باستحثاث تكوين الجرانا (Grana) . والثاني زيادة معدل تكوين الكلوروفيل.

من المحتمل أن يكون السبب الرئيسي لكليهما هو أن السيتوكاينينات تستحث تكوين واحد أو أكثر من البروتينات التي يرتبط بها الكلوروفيل ويصبح ثابتاً . وتوجد بعض الشكوك في أن السيتوكاينينات الداخلية تزيد عادة



(الشكل ٢-٣٠) :

يوضح هذا الشكل البلاستيدة الشاحبة من فلقة بادرة نبات الفجل النامية في الظلام ، حيث يلاحظ الجسم الصفائحي الأولي (Prolamellar body) (PLB) وثايلاكويدات الحشوة (Stroma thylakoids) (ST) مشعة منها. ويتضح أيضاً جدارا خليتين متجاورتين ، ويلاحظ وجود فراغات بينية (IS) بين الجدار والميتوكوندريا (M) في الخلية على الجهة اليسرى من الشكل . عمل غير منشور عن نيكولاس كاربيتا (Nicholas Carpita) .كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

من تكشف البلاستيدة الخضراء في الأوراق بطريقة مماثلة (مثلما حدث عند إضافة السيتوكاينينات خارجياً) . وسوف يناقش الكثير عن قابلية السيتوكاينينات في تنشيط بناء البروتينات التي ترتبط بالكلوروفيلات أ و ب وذلك فيما يختص بآلية عمل السيتوكاينين .

(٢-٣-١١) آلية عمل السيتوكاينينات

تدل الاختلافات في تأثير السيتوكاينين على أن يكون هناك آليات عمل مختلفة في مختلف الأنسجة النباتية ، ومع ذلك فالفكرة المبسطة هي أن التأثير الأولي العام يتبعه العديد من التأثيرات الثانوية التي تعتمد على الحالة الفسيولوجية للخلية الهدف . وكما هو الحال في منظمات النمو الأخرى، فإن التأثير الابتدائي لا بد أن يحدث لأن السيتوكاينين موجود داخلياً بتراكيز قليلة جداً (١٠ر٠-١) ميكرومول .

قد يكون للسيتوكاينينات تأثير محفز لتكوين الحمض النووي (RNA) والانزيمات ، ويعود ذلك إلى أنه من الممكن حجب تأثير السيتوكاينينات الى حد ما بواسطة مثبطات بناء الحمض النووي (RNA) أو البروتين، ولا يوجد تأثير محدد على بناء الحمض النووي (DNA) ، كما أن إضافة السيتوكاينين خارجياً يزيد -في الغالب -من انقسام الخلية ، وقد يتطلب وجوده طبيعياً لهذه العملية . حاول العديد من الباحثين تحديد ما إذا كان في النباتات مستقبلات بروتينية خاصة ترتبط بالسيتوكاينينات، وبالتالي تؤدي إلى حدوث تأثيرات فسيولوجية مختلفة حسب نوع الخلية . لقد وجد في أجزاء نباتية مختلفة العديد من البروتينات التي ترتبط بالسيتوكاينينات متخصصة نوعا ما، لكن جميع هذه البروتينات لا ترتبط بتخصصية عالية، ولا بألفة كافية مع السيتوكاينين النشط . ويستثنى من ذلك البروتين المرتبط الموجود في أوراق الشعير الذي يربط مركب الزياتين بألفة عالية غير معقولة كما يربط سيتوكاينينات أخرى بعلاقة مقاربة لنشاطها الحيوي. ولكي نعرف ما إذا كان هذا البروتين يعتبر مستقبل هرمون ذا أهمية فسيولوجية، لا بد من إجراء أبحاث على أنواع نباتية أخرى . وفي الوقت الحالي هناك عدة طرق يمكن أن تستخدم لمعرفة كيفية عمل السيتوكاينينات .

يعتبر استحثاث الانقسام السيتوبلازمي واحداً من أكثر أنواع الاستجابة للسيتوكاينين أهمية ؛ لأنها تساعد في التكاثر الدقيق (Micropropagation) لعدة أنواع من نباتات المحاصيل بشكل تجاري ، وذلك عن طريق تقنية مزارع الأنسجة (Tissue Cultures).وقد درست الأوجه الكيموحيوية لهذه الاستجابة بواسطة العالم فوسكت ومساعديه (Fosket et. al.) ١٩٨١م، الذين استنتجوا أن السيتوكاينينات تحفز إنقسام الخلايا في مزارع الأنسجة عن طريق زيادة معدل الترجمة من الحالة G_2 (النمو بعد تضاعف الحمض النووي DNA) إلى حالة الانقسام الفتيلي Mitosis ، وذلك بزيادة السيتوكاينينات لمعدل بناء البروتينات (راجع نمط النمو والتكشف) . بعض هذه البروتينات ربما تكون أنزيمات أو بروتينات تركيبية يحتاج اليها في الانقسام الفتيلي . وبالطبع، فإن بناء البروتينات ربما يزداد عن طريق استحثاث تكوين الحموض النووية الرسولية ($m\ RNA_S$) التي تحمل بالشفرة الخاصة بهذه البروتينات ، لكن لم تلاحظ أي زيادة في إنتاج الحمض النووي المرسال (m RNA) . لقد استنتج فوسكت ومساعدوه أن السيتوكاينينات تعمل بشكل خاص على الترجمة. يعتبر أحد البراهين على ذلك في الخلايا المعاملة بالسيتوكاينين ، تجمع الريبوسومات (Ribosomes) في أجسام عديدة (Polysomes) كبيرة من البروتين المبني بدلاً من أن تتجمع في أجسام عديدة صغيرة أو ريبوسومات أحادية حرة (وتعتبر الأخيرة صفة للخلايا بطيئة الانقسام).

لا يوجد حتى الآن أي تفسير لزيادة ترجمة الأجسام الريبوسومية العديدة وتكوينها بواسطة السيتوكاينينات كما لم يكتشف أي أنزيم أو بروتين آخر قد يؤدي إلى حالة الانقسام الفتيلي في الخلايا المعاملة بالسيتوكاينين .

أخيراً توصل هوسا ومساعدوه (Houssa et. al.) ١٩٩٠م، في دراسة على الخلايا الانشائية القمية التي حفز فيها الانقسام بالسيتوكاينين إلى نتائج تتفق بدرجة كبيرة مع ما توصل اليه فوسكت ومساعدوه . ووجدوا أن البنزايل أدينين سبب نقصاً كبيراً في طول المرحلة S (تضاعف الحمض النووي DNA) من دورة الخلية (من المرحلة G_2 إلى مرحلة الانقسام الفتيلي خلال الفترة التي يتم فيها بناء الحمض النووي DNA وبروتينات انقسام الخلية) . لقد رأى هؤلاء

العلماء أن بعض البروتينات النووية تكون أهدافاً للسيتوكاينين، ومن المحتمل أن ذلك البروتين يزيد من انقسام الخلية في الحال إلى حد ما عن طريق التحكم في بناء الحمض النووي (DNA) . يجب أن نتذكر علاوة على ذلك ، أن البروتينات النووية التي تعمل كأهداف لتأثير السيتوكاينين أو الهرمونات الأخرى بداخل النواة، يتم بناؤها في السيتوبلازم أثناء الترجمة. علاوة على أن السيتوكاينينات قد يكون لها ما يسمى تأثير الهدف في النواة فقط بعد التحفز الأول لإنتاج واحد أو أكثر من بروتينات النواة عن طريق الترجمة في السيتوبلازم.

توجد حالات أخرى مؤكدة لتأثير السيتوكاينين (على سبيل المثال تحفيز النمو) ، ويبدو أن التأثير يتعلق بالترجمة ، كما هو واضح من زيادة مستوى الأجسام العديدة والاندماج السريع للحموض الأمينية المشعة إلى بروتينات وتثبيط الاستجابة الفسيولوجية بمثبطات بناءالبروتين . أكدت هذه الاكشتافات المفهوم الشائع أن الأوكسينات والجبريللينيات تحفز النسخ في النواة بشكل رئيس ، أما السيتوكاينينات فتحفز الترجمة في السيتوبلازم ، وعلى الرغم من ذلك فقد تكون هذه الأحداث غير صحيحة . ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م.

أوضح شين ومساعدوه (Chen et.al.) ١٩٨٧م ، أن البنزايل أدينين يغير الحموض النووية الرسولية ($m\ RNA_s$) المكونة بواسطة قطع من فلقات نبات اليقطين (Pumpkin) المعاملة بهذا المركب ، حيث إن المعاملة تحفز تمدد الخلايا والانقسام الخلوي وبناء الكلوروفيل . وعند استعمال البنزايل أدينين، تستحث كمية من بعض الحمض النووي الرسول ($m\ RNA_s$) بينما تثبط بعض المركبات الأخرى يُحدث التغير المبكر للحمض النووي الرسول (mRNA) بعد ساعة واحدة من إضافة السيتوكاينين ، ويتضح عمل السيتوكاينين -بشكل عام- في هذه الأعضاء وفي أجزاء النبات الاخرى حتى ولو بعد مرور فترة من الوقت مقارنة بتأثير الأوكسينات أو الجبريللينيات في أجزاء النبات التي تستجيب لهذه المنظمات .

التفسير البسيط للتغيرات في مستوى الحمض النووي الرسول

(mRNA) الناتجة عن المعاملة بالسيتوكاينيات، يعود الى أن النسخ لبعض المورثات يُحفز وبعضها الآخر يُثبطَ (أعطِي نفس التفسير بالنسبة للأوكسينات والجبريللينيات على أساس نتائج مماثلة) . يجب أن نتذكر علاوة على ذلك ، أن وجود جزئي الحمض النووي الرسول (mRNA) المستقل، يعتمد جزئياً على معدل تكوينه خلال النسخ وجزئياً على معدل هدمه (وهذا هو ثباته) (شكل ٢-١٠). ربما تعمل السيتوكاينينات على مستوى النسخ فقط ، أو بتحفيز ثبات الحمض النووي الرسول (mRNA) فقط أو بكليهما. وجد في دراسات أخرى على فلقات مفصولة أن استحثاث تكوين الأجسام الريبوزومية العديدة ينتج عن سرعة بناء الحمض النووي الرسول (mRNA) ويعود ذلك إلى زيادة نشاط أنزيم الحمض النووي RNA بوليميريز (RNA Polymerase) .

يؤثر السيتوكاينين، في ثلاث حالات على الأقل في مستويات جزئيات الحمض النووي الرسول (mRNA)التي تُشَفَر بروتينات معروفة . هناك نوعان من البروتينات والحموض النووية الرسولية ($mRNA_S$) الخاصة بهما تكون شديدة التنظيم (Upregulated) (تتكون بسرعة أو تهدم ببطء) ، وهذان البروتينان هما البروتين المرتبط مع كلورفيل أ و ب (الذي يصبح جزءاً من معقد اقتناص الضوء الثاني (LHCIL) في أغشية الثايلاكويد (Thylakoids) والبروتين الممثل تحت الوحدة البروتينية الصغيرة لأنزيم ثنائي فوسفات الريبولوزكربوكسيليز/أوكسيجنيز . وعند تعريض الأوراق النامية في الظلام (الشاحبة) للسيتوكاينينات في الظلام أو للضوء -بدون سيتوكاينين- فإن هذين البروتينين والحموض النووية الرسولية (mRNAs) الخاصين بهما يصبحان أكثرتوافراً مما هو موجود في الأوراق الشاحبة التي لم تعامل بالسيتوكاينين ولا بالضوء . وكلا الحمضين النوويين (mRNAs) مشفران بواسطة مورثات نووية ، وهذا يوضح بأن عمل السيتوكاينينات على مستوى النسخ في النواة . لقد أوضح كلٌ من فلوريس وتوبن (Flores and Tobin) ١٩٨٧م ، أن السيتوكاينينات تعمل بدلاً من ذلك بزيادة ثبات هذين الحمضين النوويين الرسوليين (mRNAs) مما يسمح بترجمة أسرع لرسائلهما الوراثية الى بروتينات .

المثال الثالث على سيطرة السيتوكاينينات على بروتينات معروفة

والحموض النووية الرسولية (mRNAs) الخاصة بها، يتعلق ببروتين الفيتوكروم (الفيتوكروم هو معقد صبغة – بروتينية يتحكم في العديد من عمليات التكشف في حياة النباتات) . توكوين هذا البروتين والحمض النووي الرسول (mRNA) الخاص به بطيء (ربما ضعيفة التنظيم) (Down regulated) أو أنه يتراكم بكميات ضئيلة بواسطة السيتوكاينين والزياتين وبواسطة الضوء الاحمر الممتص بواسطة الفيتوكروم نفسه . وسواء كان عمل الزياتين تثبيط مورث الفيتوكروم في النواة أو بتحفيز هدم الحمض النووي المرسال (mRNA) الخاص بالفيتوكروم فإن ذلك غير معروف إلى الآن . وتُلقي هذه النتائج المثيرة للاهتمام الضوء على التأثيرات المشتركة على بروتينات محددة وحموضها النووية الرسولية (mRNA) لكل من السيتوكاينينات والضوء الأحمر الممتص بواسطة الفيتوكروم. علاوة على ذلك ، وجد براكيل ومساعدوه (Bracale et. al.) ١٩٨٨م، أن الضوء ومركب بنزايل أدينين يسببان تغيرات متشابهة في عديدات الببتيد وفي الشكل الظاهري للبلاستيدات أثناء تحول البلاستيدات الشاحبة إلى بلاستيدات خضراء . ومن هذه التأثيرات المتعددة، يمكن حصر عمل السيتوكاينينات في التالي : بما أن الادلة لا تسمح بمعرفة قاطعة بما إذا كان عمل السيتوكاينينات يتم على مرحلة النسخ أو على ثبات الحمض النووي الرسول (mRNA) أو على مستوى الترجمة ؛ لأن البرهنة على أي منها ممكن ، فربما تؤثر السيتوكاينينات في العمليات الثلاث في أنواع نباتية مختلفة أو في أجزاء نباتية مختلفة .

حينما نعرف في النهاية كيف تؤثر السيتوكاينينات في بناء البروتينات ، تبقى مشكلة يطرحها السؤال التالي : كيف تسبب الأنزيمات أو البروتينات الأخرى المترجمة من جديد انقسام السيتوبلازم وتوسع الخلية والتأثيرات الأخرى ؟.

جرت محاولات لمعرفة كيف يزداد تمدد الخلايا في الفلقات المفصولة دون معرفة نوع الأنزيم الداخل في العملية . فقد وجد أنه بمعاملة فلقات الفجل والخيار بالسيتوكاينين فإنها تزيد من لدانة (وليس مرونة) الجدار الخلوي ؛ حيث تصبح الجدر رخوة فتتمدد سريعاً تمدداً غير رجعي تحت تأثير ضغط الامتلاء. تنمو الفلقات المعاملة بالسيتوكاينين في وجود حوالي ١٥ر. ميجا باسكال من

ضغط الامتلاء (0.15 MPa) مقارنة مع ٩ر. ميجا باسكال (0.9 MPa) في الفلقات غير المعاملة . وقد وجد أيضاً أنه مهما كانت الآلية التي تصبح بها جدر الخلايا لدنة (رخوة) ، فإنها بالتأكيد لا تحدث بسبب حمضية الجدار الخلوي (انخفاض الرقم الهيدروجيني pH) ، لذلك فإن آلية النمو الحمضي غير ملائمة. وكما في حالة الأوكسينات والجبريلليتيات ، فإن السيتوكاينينات تؤدي إلى أن تعدل الخلايا جدرها بطريقة ما ، مما يجعلها أكثر مرونة ، لكن طبيعة هذا التعديل وكذلك الأنزيم أو الأنزيمات التي تسببه لا زالت تنتظر الاكتشاف . سواءاً كانت السيتوكاينينات، بشكل عام، تعمل على الغشاء البلازمي أو بواسطة تحويل يؤدي الى زيادة مستوى الكالسيوم - كالموديولين (Ca-calmodulin) (شكل ٢-١١) فهذا موضوع لم يحل بعد حيث ما زال يخضع للأبحاث العلمية الفعالة.

(٢-٤) المنظمات الحديثة المستحثة للنمو

اكتشفت حديثاً بعض منظمات النمو ذات تأثير منشط للنمو منها مايلى :-

(٢-٤-١) ثلاثي الأكونتانول

ثلاثي الأكونتانول (Triacontanol) كحول أولي مشبع يحتوي على ٣٠ ذرة كربون ، عزل في البداية من المجاميع الخضرية للبرسيم (Alfalfa) . وهو عديم الذوبان في الماء (ذوبانه في الماء يقل عن ٢×١٠$^{-١٦}$ جزيئي حجمي أو ٩×١٠$^{-١٤}$ جم/لتر) . مع ذلك ، فإن المعلقات الغروية لهذا المركب تستحث -بصورة ملموسة- نمو نباتات الذرة، والطماطم والأرز، وذلك عند رش أوراقها بتراكيز منخفضة في حدود ١ر. نانوجرام لكل لتر.

لقد وجد أن الذرة والأرز يستجيبان بحدوث زيادة في النمو في غضون ١٠ دقائق من المعاملة . ولا يعرف عن آلية عمل هذا المركب إلا القليل ، إلا أنه يمثل أهمية جوهرية في زيادة مردود المحاصيل .

(٢-٤-٢) البراسينات أو براسينات الإستيرودات

البراسينات (Brassins) أو براسينات الإستيرودات (Brassinosteriods) اكتشفت حديثاً كمركبات ستيرويدية منشطة للنمو ؛ حيث عزلت أولاً من حبوب اللقاح لنبات اللفت ، ولكن في الوقت الحاضر فأنها توجد في العديد من الأصناف النباتية . وقد سبق شرح طبيعة هذه المركبات حيث عرف أنها ذات تأثيرات عديدة في نمو النبات، وتعمل بصورة جزئية بواسطة زيادة الحساسية للأوكسينات.

(٢-٤-٣) حمض الساليسليك

حمض الساليسليك (Salicylic acid) (٢-هيدروكسي حمض البنزويك) (2-hydroxybenzoic acid) يعتبر المادة الفعّالة في الأسبرين (أستيل حمض الساليسليك (Acetyl-Salicylic acid) ويتميز بأهميته كمنظم نمو لبعض الاستجابات الفسيولوجية المعروفة عنه .

من تأثيرات حمض الساليسليك استحثاثه لمقاومة بعض الممرضات النباتية ، بما في ذلك الإصابة بفيروس التبغ الفسيفسائي ،وفيروس تبرقش التبغ (Tobacco necrossis) ، والمرض الفطري (كوليتوترايكوم لاجيناريوم) (Collectotrichum Lagenarium) .

أشارت بعض التقارير إلى أن حقن (Inoculation) الأوراق بالفيروسات أو الفطريات الممرضة تنتج عنه زيادة جوهرية في تراكيز حمض الساليسليك في الأنسجة (أو في الأنابيب الغربالية) . وأدى هذا المركب إلى إنتاج واحد أو أكثر من البروتينات ذات العلاقة بالممرضات (PR) (Pathogenessis-related) التي تزيد من مقاومة المرض في الأوراق المصابة بالعدوى والأوراق المجاورة.

اتضح وضوحاً لا يقبل الجدل أن حمض الساليسليك يفي بمعايير منظمات النمو النباتية ، وهو بالتأكيد يؤدي أدواراً فسيولوجية لم يكشف عن الكثير منها بعد .

(٢-٤-٤) عديدات الأمين

تعتبر عديدات الأمين (Polyamines) من الكاتيونات عديدة التكافؤ التي تضم مجموعة أو أكثر من الحموض الأمينية ، بما في ذلك الحمضين الأمينين، اللايسين والأرجينين . ومن بين عديدات الأمين المتوفرة والنشطة فسيولوجياً مركب بوتريسين (Putrescine) $[NH_2 (CH_2)_4 NH_2]$ و

الكادافيرين (Cadaverine) [$NH_2(CH_2)_3\ NH_2$] والسبيرميدين (Spermidne) [$NH_2\ (CH_2)_3\ NH(CH_2)_4\ NH_2$] والسبرمين (Spermine) [$NH_2\ (CH_2)_3\ NH(CH_2)_4\ NH(CH_2)_3\ NH_2$] .

توجد هذه المركبات حرة أو متحدة مع مركبات فينولية متعددة مثل الكومارايل (Coumaryl) ومجاميع الكافيول (Caffeoyl) . وعلى النقيض من منظمات النمو النباتية التي توجد غالباً في الأنسجة النباتية بتركيزات قليلة تقدر بالميكروجزيئي (Micromolar) فإن مركبات عديدات الامين توجد بتراكيز الميلي جزيئي (Millimolar) . ومن التأثيرات الفسيولوجية العديدة لهذه المركبات ، استحثاثها للانقسام الخلوي وتثبيت الأغشية ، وتثبيت البروتوبلاست المعزولة (ربما يحدث ذلك بتأثيرها في الأغشية) واستحثاثها لنمو بعض الثمار، وتقلل من الإجهاد المائي في أنواع متعددة من الخلايا وتأخر اصفرار الأوراق المفصولة .

لا يعرف إلا القليل عن الآلية الأولية لعمل عديدات الأمين ، لكن مجموعات الأمين الموجبة الشحنة الموجودة بهذه المركبات تجعلها تتحد مع مجموعات الفوسفات سالبة الشحنة في الحموض الأمينية (DNA) و (RNA) في النويات وفي الرايبوسومات . ونتيجة لهذا الاتحاد، يزداد نسخ الحمض النووي (DNA) وترجمة الحمض النووي (RNA) في خلايا النبات والحيوان . وقد استنتج كلّ من إيفانز ومالمبيرج (Evans and Malmberg) ١٩٨٩م أن عديدات الأمين ليست من الهرمونات (ضعيفة الحركة والنقل ومتوافرة بكثرة) ، لكن ربما تؤخذ في الاعتبار بأنها من منظمات النمو النباتية أو على الأقل واحدة من أنواع الأيضيات التي يحتاج إليها في بعض عمليات النمو المعنية . وربما -في الفترة القادمة- تتضح بصورة جيدة فعالية هذه المركبات في النبات والحيوان .

المراجع العربية

ديفلين ، روبرت م. ، و ويزام ، فرانسيس هـ . (١٩٨٥م) . فسيولوجيا النبات (الطبعة الرابعة).
ترجمة محمد محمود شراقي ، عبد الهادي خضر ، علي سعد الدين سلامة ، نادية كامل ، المجموعة العربية للنشر .

References

Adams, P. A., P. B. Kaufman and H. Ikuma. 1973. Effect of gibberellic acid and sucrose on the growth of oat (Avena) stem segments. Plant Physiol. 51:1102-1108.

Bracale, M., G. P. Longo, G. Rossi and C. P. Longo. 1988. Early changes in morphology and polypeptide pattern of plastids from water-melon cotyledons induced by benzyladenine or light are very similar. Physiol. Plant. 72:94-100.

Brenner, M. L. 1981. Modern methods for plant growth substance analysis. Ann. Rev. of Plant Physiol. 32:511-538.

Borochov, A. and W. R. Woodson. 1989. Physiology and biochemistry of flower petal senescence. Horti. Rev. 11:15-43.

Carlson, R. D. and A. J. Crovetti. 1990. Commercial uses of gibberellins and cytokinins and new areas of applied research. Pages 604-610 in R. P. Pharis and S. W. Rood (eds.), Plant Growth Substances, 1988. Springer-Verlag, Heidelberg.

Chen, C. M., J. Ertl, M. S. Yang and C. C. Chang. 1987. Cytokinin induced changes in the population of translatable mRNA excised pumpkin cotyledons. Plant Science 52:169-174.

Darwin, C. 1881. The Power of Movements in Plants. D. Appleton and Company, New York.

Dietz, A., U. Kutschera, and P. M. Ray. 1990. Auxin enhancement of mRNAs in epidermis and internal tissues in the pea stem and its significance for control of elongation. Plant Physiol. 93:432-438.

Eliasson, L., G. Bertell and E. Bolander. 1989. Inhibitory action of auxin on root elongation not mediated by ethylene. Plant Physiol. 91:310-314.

Evans, M. L. and P. M. Ray. 1969. Timing of the auxin response in coleopitiles and its implications regarding auxin action. J. Gen. Phyiol. 53: 1-20.

Evans, P. T., and R. L. Malmberg 1989. do polyamines have roles in plant development? Ann. Rev. Plant Physiol. and Plant Molecular Biol. 40:235-269.

Flores, S. and E. M. Tobin. 1987. Benzyl-adenine regulation of the expression of two nuclear genes for chloroplast proteins. Pages 123-132 in J. E. Fox and M. Jacob (eds.), Molecular Biology of Plant Growth Control. Alam R. Liss, New York.

Fosket, D. E., L. C. Morejohn and K. E. Westerling. 1981. Control of growth by cytokinin. An examination of tubulin synthesis during cytokinin-induced growth in cultured cells of Paul's scarlet rose. Pages 193-211 in J. Guern and C. Peaud Leonel (eds.), Metabolism and Molecular Activities of Cytokinins. Springer-Verlag, Berlin.

Galston, A. W. 1964. The Life of the Green Plant. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J.

Cocal, G. F. W., R. P. Pharis, E. C. Yeung, and D. Pearce. 1990. Changes after decapitation in concentration of indole-3-acetic acid and abscisic acid in larger axillary buds of Phaseolus vulgaris L. cv. Tender Green. Plant Physiol. 94: (in press).

Grossmann, K. 1990. Plant growth retardants as tools in physiological research. Physiol. Plant. 78:640-648.

Haberlandt, G. 1913. Zur Physiologie der Zellteilung. Sitzber. K. Preuss. Akad. Wiss, 318-345.

Hillman, J. R. 1984. Apical dominance. Pages 127-148 in M. B. Wilkins (ed.), Advanced Plant Physiology. Pitman, London.

Hillman, J. R., V. P. Math, and G. C. Medlow. 1977. Apical dominance and the levels of indole acetic acid in Phaseolus lateral buds. Planta 134:191-193.

Hopkins, W. G. 1995. Introduction to Plant Physiology. John Wiley and Sons. Inc. New York.

Horgan, R. 1984. Cytokinins. Pages 53-75. in M. B. M. Wilkins (ed.), Advanced Plant Physiology. Pitman, London.

Horgan, R. 1987. Hormone analysis: Instrumental methods of plant hormone analysis. Pages 222-239 in P. J. Davies (ed.), Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development. Martinus Nijhoff Publishers, Boston.

Houssa, C., A. Jacqmard and G. Bernier. 1990. Activation of replicon origins as a possible target for cytokinins in shoot meristems of Sinapis. Planta 181:324-326.

Jacobs, M., and S. F. Gilbert. 1983. Basal localization of the presumptive auxin transport carrier in pea stem cells. Science 220:1297-1300.

Jacobs, M. and P. H. Rubery. 1988. Naturally occuring auxin transport reulators. Science 241:346-349.

Key, J. L. 1987. Auxin regulated gene expression. A. historical perspective and current status. Pages 1-21 in J. E. Fox and M. B. Jacob (eds.), Molecular Biology of Plant Growth Control. Alan R. Liss, New York.

Key, J. L. 1989. Modulation of gene expression by auxin. Bio Essays 11:52-58.

King, R. A. and J.Van Staden. 1988. Differential responses of buds along the shoot of Pisum sativum to isopentenyladenine and zeatin application. Plant Physiol. and Biochem. 26:253-259.

Kormondy, E. J., T. F. Sherman, F. B. Salisbury, N. T. Spartt, Jr., and G. McCain. 1977. Biology. The Intergrity of Organisms. Wadsworth, Belmont, Calif.

Leopold, A. C. and M. Kawase. 1964. Benzyladnine effects on bean leaf growth and senescence. Am. J. Bot. 51:294-298.

Leshem, Y. Y. 1988. Plant senescence processes and free radicals. Free Radical Biology and Medicine 5:39-49.

Letham, D. S. 1974. Regulators of cell division in plant tissues. XX. The cytokinins of coconut milk. Physiol. Plant. 32:66-70.

Letham, D. S. 1967. Chemistry and Physiology of Kinetin-like compunds. Ann. Rev. Plant Phsiol. 18:349-364.

Letham, D. S. and C. O. Miller. 1965. Identity of kinetin-like factors from Zea mays. Plant Cell Physiol. 6:355-359.

Liu, P. B. W. and J. B. Low. 1976. Action of gibberellic acid on cell proliferation in the subapical shoot meristem of watermelon seedings. Am. J. Bot. 63:700-704.

Ludford, P. M. 1987. Post harvest hormone changes in vegetables and fruit. Pages 574-592 in P. J. Davies (ed.), Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development. Martinus Nijhoff, Boston.

MacMillan, J., J. C. Seaton, and P. J. Suter. 1961. Isolation and structure of gibberellins from higher plants. Adv. Chem. Ser. 28:18-25.

Martin, G. C. 1983. Commercial uses of gibberellins. Pages 395-444 in A. Crozier (ed.), The Biochemistry and Physiology of Gibberellins, vol. 2. Praeger, New York.

Martin, G. C. 1987. Apical dominance. Hort-Science 22:824-833.

Matsubara, S. 1990. Structure activity relationships of cytokinins. Plant Sci. 9:17-57.

Millar, C. O., F. Skoog, F. S. Okumura, M. H. von Saltza and F. M. Strong. 1955. Structure and Synthesis of Kientin. J. Am. Chem. Soc. 77:2662-2663.

McGaw, B. A. 1987. Cytokinin biosynthesis and metabolism. Pages 76-93 in P. J. Davies (ed.), Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development. Martinus Nijhoff, Boston.

Medford, J. I., R. Horgan, Z. El-Sawi and H. J. Klee. 1989. Alteration of endogenous cytokinins in transgenic plants using a chimeric isopental transferase gene. The Plant Cell 1:403-413.

Metraux, J. B. 1987. Gibberellins and plant cell elongation. Pages 296-317 in P. J. Davies (ed.), Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development. Martinus Nijhoff Publishers, Boston.

Moore, T. C. 1969. Comparative net biosynthesis of indoleacetic acid from tryptophan in cell-free extracts of different parts of Pisum sativum plants. Phytochemistry 8:1109-1120.

Moore, T. C. 1979. Biochemistry and Physiology of Plant Hormones. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.

Moore, T. C. and P. R. Ecklund. 1975. Role of gibberellins in the development of fruits and seeds. In: Krishnamoorthy, H. N., (ed.) Gibberellins and Plant Growth. Wiley Eastern Limited, New Delhi, pp. 145-182.

Morgan, P. W. and J. I. Durham. 1983. Strategies for extracting purifying and assaying auxins from plant tissue. Botanical Gazette. 144:20-31.

Napier, R. M. and M. A. Venis. 1990. Receptors for plant growth regulators: Recent advances. J. Plant Growth Regulation 9:113-126.

Overbeek, J. van, M. Conklin, and A. Blakeslee. 1941. Factors in coconut milk essential for growth and development of Datura embryos. Science 94:350-351.

Phillips, I. D. J. 1975. Apical dominance. Ann. Rev. Plant Physiol. 26:341-367.

Phinney, B. O. 1983. The history of the gibberellins. Pages 19-52 in A. Crozier (ed.), The Biochemistry and Physiology of Gibberellins, Vol. I. Praeger, New York.

Phinney, B. O., C. A. West, M. Ritzl, and P. M. Neely. 1957. Evidence of "gibberellins-like" substances from flowering plants. Proc. National Acad. of Sci. U.S.A. 43:398-404.

Pillay, I. and I. D. Railton. 1983. Complete release of axillary buds from apical dominance in intact light-grown seedlings of Pisum sativum L. following a single application of cytokinin. Plant Physiol. 71:972-974.

Ray, P. M. 1987. Principles of plant cell growth. Pages 1-17 in D. J. Cosgrove and D. P. Knievel (eds.), Physiology of Cell Expansion During Plant Growth. Am. Soc. Plant Physiol. Rockville, Md.

Reid, J. B. 1990. Phytohormone mutants in plant research. J. of Plant Growth Regulation 9:97-111.

Ross, C. W. and D. L. Rayle. 1982. Evaluation of H. secretion relative to zeatin-induced growth of detached cucumber cotyledons. Plant Physiol. 70:1470-1474.

Rubenstein, B. and M. A. Nagao. 1976. Lateral bud outgrowth and its control by the apex. The Bot. Rev. 42;83-113.

Salisbury, F. B. and R. V. Parke. 1964. Vascular Plants. From and Function. Wadsworth, Belmont, Calif.

Salisbury, F. B. and C. W. Ross. 1992. Plant Physiology . Wadsowrth Publishing Company, Belmont, Calif.

Scott, I. M. 1990. Plant hormone response mutants. Physiol. Plant. 78:147-152.

Skene, K. G. M. 1975. Cytokinin production by roots as a factor in the control of plant growth. Pages 365-396 in J. G. Torry and D. T. Clarkson (eds.) The Development and Function of Roots. Academic Press, New York.

Takahashi, N., B. O. Phinney and J. MacMillan (eds.) 1990. Gibbereelins. Springer-Verlag, Berlin.

Tamas, I. A. 1987. Hormonal regulation of apical dominance. Pages 393-410 in P. J. Davies (ed.), Plant Hormones and Their Role in Plant Growth and Development. Martinus Nijhoff Publishers, Boston.

Thimann, K. V. 1969. The auxins. In: Wilkins, M. B. (ed.), The Physiology of Plant Growth and Development. McGraw-Hill Publishing Company Limited, London, pp. 1-45.

Thimann, K. V. 1980. The development of plant hormone research in the last 60 years. Pages 15-33 in F. Skoog (ed.), Plant Growth Substances, 1979. Springer-Verlag, Berlin.

Thimann, K. V. 1987. Plant senescence: A proposed integration of the constituent processes. Pages 1-19 in W. W. Thomson, E. A. Nothnagel and R. C. Huffaker (eds.), Plant Senescence: Its Biochemistry and Physiology. American Society of Plant Physiologists, Rockville, Md.

Torry, J. G. 1976. Root hormones and plant growth. Ann. Rev. Plant Physiol. 27:435-459.

Trewavas, A. J. 1982. Growth substance sensitivity: The limiting factor in plant development. Physiol. Plant. 55:60-72.

Vanderhoef, L. N. 1980. Auxin-regulated elongation: A summary hopothesis. Pages 90-96 In F. Skoog (ed.), Plant Growth Substances, 1979. Springer-Verlag, Berlin.

Vanderhoef, L. N., C. Stahl, N. Siegel and R. Zeigler. 1973. The inhibition by cytokinin of auxin-promoted elongation in excised soybean hypocotyl. Physiol. Plant. 29:22-27.

Van der Krieken, W. M., A. F. Croes, M. J. M. Smulders and G. J. Wullems.1990. Cytokinins and flower bud formation in vitro in tobacco. Plant Physiol. 92:565-569.

Van Staden, J., A. D. Bayley, S. J. Upfold and F. E. Drewes. 1990. Cytokinin in cut carnation flowers VIII. Uptake, transport and metabolism of benzyladenine and the effect of benzyladenine derviatives on flower longevity. J. Plant Physiol. 135:703-707.

Varner, J. E., G. Ram Chandra, and M. J. Chrixpeels. 1965. Gibberellic acid-controlled synthesis of α-amylase in barley endosperm. J. Cell Comp. Physiol. 66, Suppliment 1:55-68.

Varner, J. E. and D. T. Ho. 1976. In: Bonner, J. E. Varner. eds. Plant Biochem. 3rd ed. Academic Press, New York. pp. 713-770.

Went, F. W. 1926. On growth-accelerating substances in the coleoptile of Avena sativa. Proc. Kon Nederl. Akad. Wetensch. (Amsterdam) 35:723.

Went, F. W. 1928. Wuchstoff und Wachstum. Rec. Trav. Bot. Neer. 25:1-116.

Wiesman, Z., J. Riov, and E. Epstein. 1989. Characterization and rooting ability of indole-3-butyric acid conjugates formed during rooting of mung bean cuttings. Plant Physiology 91:1080-1084.

Wilkins, M. B. (ed.) 1969. Physiology of Plant Growth Development. McGraw-Hill, London.

Yokota, T., N. Murofushi, and N. Takahashi. 1980. Extraction, purification and identification. Pages 113-201 in J. MacMillan (ed.), Hormonal Regulation of Development. I. Molecular Aspects. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, vol. 9. Springer-Verlag, Berlin.

Yopp, J. H., L.H. Aung, and G. L. Steffens. (ed.). 1986. Bioassays and Other Special Techniques for Plant Hormones and Plant Growth Regulators. Plant Growth Regulator Society of America, Beltsville, Md.

Zhang, Y. 1989. The influence of GA, on Fructosyl Carbohydrates in Wheat Plant. M. S. Thesis. Colorado State University.

الباب الثالث

منظمات النمو النباتية المثبطة

مقدمة :

نوقش دور منظمات النمو النباتية المنشطة للنمو في الفصول السابقة؛ مثل: الأوكسينات، والجبريللينيات، والسيتوكاينينات وبعض منظمات النمو الأخرى . وفي هذا الفصل سوف يتم الحديث عن منظمات النمو النباتية التي تقوم بدور في إعاقة النمو، مثل: غاز الإيثيلين ،وحمض الأبسيسيك وبعض المثبطات الأخرى .

تعتبر مقدرة التغلب على نقص الماء وحالات الظروف البيئية الصعبة من حرارة عالية، وجفاف ، وما يتبعها من تغيرات فسيولوجية سريعة نوعاً ما، من الميزات التي تحدث غالباً في تكيف النباتات الأرضية التي بيئاتها الطبيعية متغيرة بصورة كبيرة . إن توقف النمو تدريجيًا أو انخفاضه إلى مستويات قليلة جداً من مداه البعيد يدعى " الكمون " . والكمون ظاهرة لها أهمية حيوية عظمى ؛ لأنها توفر السبل التي تستطيع بواسطتها النباتات العيش لفترات في الظروف البيئية التي ربما تكون قاسية أو مهلكة للنباتات في طور نموها الفعّال .

يطلق مصطلح الكمون، بصورة عامة، على أي توقف وقتي للنمو النشيط. وتوجد عدة أنواع من الكمون ؛ فالكمون الذي يمكن التحكم فيه بالعوامل البيئية الطبيعية غير الملائمة مثل درجات الحرارة المنخفضة أو شدة الرطوبة والذي ينعكس غالباً –وفي الحال– عندما تعود الظروف المناسبة ، يدعى "السكون" "Quiescence" أو الكمون المفروض " Imposed dormancy " أو الكمون الوقتي "Temporary dormancy" ويدعى النوع الآخر ، "الكمون الحقيقي" "True dormancy" أو دور الراحة ، الذي يتوقف فيه النمو الوقتي الناتج عن الظروف الداخلية. وفي حالة الكمون الحقيقي أو دور الراحة، فإن النمو يتوقف حتى تحت الظروف البيئية الطبيعية الملائمة للنمو بصورة

واضحة . ويطلق على الكمون الحقيقي فيما بعد " الكمون " خاصة للبراعم والبذور . ومن المهم جداً دراسة التغيرات التي تحصل في العوامل الداخلية التي تتحكم بدرجة ما في النمو والكمون ، ومن بينها التغيرات ذات العلاقة بتوازن منظمات النمو النباتية .

الفصل الأول

(٣-١) الإيثيلين

(٣-١-١) تاريخ الاكتشاف

عرف الإيثيلين (Ethylene) في الماضي بأنه غاز هيدروكربوني بسيط ($H_2C = CH_2$) ، وقد اعتبر هرموناً نباتياً حديثاً . وعرف تأثير غازات معينة في نضج الثمار منذ القدم، حتى أن الصينيين القدماء عرفوا أن الفاكهة المقطوفة تنضج سريعاً إذا ما وضعت في غرفة بها موقد للحرارة .

صدر في العقد الأول من القرن التاسع عشر الميلادي تقرير من كوسين (H. H. Cousine) إلى وزارة الزراعة بجامايكا ، يوصي بألا تُخزن ثمار البرتقال مع الموز في السفن؛ لأن بعض الغازات المنبعثة من البرتقال تؤدي إلى نضج الموز قبل الأوان (البرتقال السليم لا ينتج في الغالب غاز الإيثيلين، وبالتالي يُحتمل أن مصدر هذا الغاز من البرتقال المصاب ببعض الفطريات). يعتبر هذا التقرير المؤشر الأول الذي يفيد أن الفاكهة تطلق غازاً يعمل على نضج الثمار .ولم يحدث أي تقدم في هذا الصدد حتى عام ١٩٣٤م عندما اتضح أن الإيثيلين تصنعه النباتات وهو مسؤول عن تعجيل النضج.

أول من كتب عن تأثير الايثيلين في النباتات نيجيبو (Neijubow) من العلماء الروس . وفي عام ١٩٠١م عرف أن الإيثيلين أحد مكونات غاز الإضاءة .

من الممارسات التاريخية الأخرى التي توضح دوراً آخر يؤديه الإيثيلين

يتمثل في إشعال النار في الأخشاب (Bonfires) بالقرب من المحاصيل وهذا عمل يقوم به مزارعو الأناناس في بورتو ريكو (Puerto Rico) ومزارعو المانجو في الفلبين ، حيث يعتقد هؤلاء المزارعون أن الدخان يساعد في تعجيل عملية الإزهار، وأن غاز الإيثيلين يسبب هذه الآثار في كلتا الحالتين ، وهو بالتأكيد أكثر عنصر نشط في الدخان . ويعتبر الإسراع في تحفيز نضج الفاكهة، ظاهرة واسعة الإنتشار ، بينما يبدو تنشيط الإزهار مقصوراً على المانجو وبعض الأصناف الأخرى ومنها الأناناس .

هناك تقارير أخرى قديمة ترجع الى عام ١٨٦٤م ، تشير إلى أن لغاز الإيثيلين تأثيرات أخرى تتلخص في أن المدن الأوروبية كانت تضيء الشوارع الرئيسة بغاز الإنارة قبل استخدام المصابيح الكهربائية . وحدث تسرب للغاز في بعض المدن الألمانية من الأنابيب الموصلة، مما أدى إلى تساقط أوراق الأشجار . واتضح أن السبب الرئيس في حدوث تساقط الأوراق واصفرارها يرجع إلى غاز الإيثيلين المستخدم في إنارة الشوارع الرئيسية .

(٣-١-٢) خصائص الايثيلين ومميزاته

أوضح الفسيولوجي الروسي ديمتري إن . نيجيبو (Dimitry N. Neijubow) ١٨٧٦-١٩٢٦م أن الإيثيلين يؤثر في نمو النباتات . ففي عام ١٩٥١ استطاع التعرف على أن هذا الغاز يحدث استجابة ثلاثية (Triple response) في بادرات البسلة، تتمثل في اعاقة استطالة الساق وزيادة سمكه، وحدوث النمو الأفقي ، هذا بالإضافة إلى أن هذا الغاز يعوق تمدد الأوراق، ويؤخر من التفتح للخطاف في السويقة الجنينية العليا (Epiocotyl) .

أشارت بعض الأبحاث إلى أن الايثيلين يشجع نضج الثمار (وتكوين مواد نباتية عديدة) وبصورة خاصة الثمار اللحمية؛ مما دعا بعض الباحثين إلى الافتراض بأن الايثيلين ربما يكون منظماً للنمو داخلي التكوين، وربما يعتبر هرمون النضج . ونظراً لعدم توفر التقنية لتحليل كميات قليلة نسبياً من الغاز في الأنسجة النباتية ، لم يحظ الإيثيلين باهتمام العلماء إلا بعد مرور فترة تقدر

بحوالي ٢٤ عاماً.

في نهاية الخمسينات من القرن العشرين، زادت الاهتمامات وتوسعت في الكيمياء الحيوية للإيثيلين وفسلجته، مما أدى إلى معرفة أن الإيثيلين يعتبر مكوناً طبيعياً لأيض النبات الذي يتكون في الأنسجة الانشائية (الصغيرة)، والمسنة، والمصابة بالمرض، وله تأثير منظم ، أوتأثير في نمو النبات وتكوينه بصورة عامة خلال حياة النبات . ومن أهم التأثيرات الفسيولوجية للإيثيلين :-

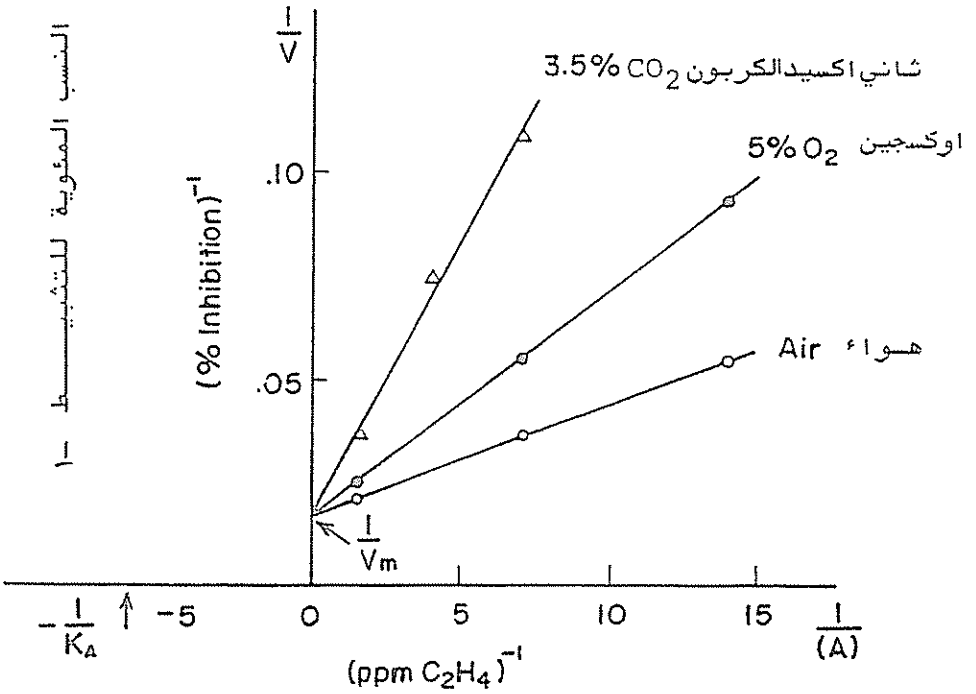
١) "الاستجابة الثلاثية " لبادرات الفول الشاحبة ؛ أي تقليل استطالة الساق والورم الفطري (الانتفاخ) للساق والانتحاءات الأرضية السالبة للسيقان (Diageotropism of stems) .
٢) استحثاث نضج الثمار(خاصة اللحمية).
٣) استحثاث انفصال الأوراق .
٤) استحثاث تكوين الجذور العرضية .
٥) تثبيط نمو الجذر.
٦) زيادة نفاذية الأغشية .
٧) استحثاث الإزهار خاصة في نبات الأناناس .
٨) يتسبب في انحناء الأوراق إلى الاسفل (Epinasty) .
٩) تكوين القمة الخطافية (Hook) لبادرات نبات الفول .
١٠) تثبيط تكشف البراعم الجانبية (الإبطية) .
١١) يسبب قلة اللون في بعض أنواع الأزهار .

حديثاً ، اهتم علماء الفسيولوجي، مثل بيرج (Burg) ، بدراسة الخواص الفسيولوجية والتركيب الكيميائي لغاز الايثيلين بتطبيق التقنية المكتشفة حديثاً لعمل جهاز الفصل اللوني الغازي (G.L.C.) للكشف عن الإيثيلين والتعرف عليه . وتعتبر هذه خطوة متقدمة للكشف عن الإيثيلين بزيادة حوالي مليون مرة على التقنية المانوميترية القديمة التي استعملت سابقاً . وباستعمال الـ G.L.C. يمكن قياس كمية جزء من المليون أو أي كمية قليلة بحدود $١٠^{-٣}$ جزء بالمليون .

(٣-١-٣) الإيثيلين ونضج الثمار

أوضحت أبحاث علمية كيفية حفظ الثمار بالغاز (Gas storage) أو جو الخزن المنظم (Controlled atmosphere) لحفظ الثمار كد و وست (Kidd and West) ١٩٣٣م . وعرف أن الأوكسجين ضروري لتأثير الإيثيلين، وأن غاز ثاني أكسيد الكربون يثبط عمل هذا الغاز . وتتضمن عملية الحفظ تحت ظروف غازية التحكم فيها بصورة رئيسة بخزن الثمار في جو غني بغاز ثاني أكسيد الكربون (٥ الى ١٠٪) و محتوى منخفض من الأوكسجين (١ الى٣٪) ، وكمية قليلة جداً من الايثيلين . أما فيما يختص بعملية حفظ الثمار تجاريًا فإنها تتم بخزن الثمار في غرفة معزولة عن الهواء، وبدرجات حرارة منخفضة ومحتوى منخفض من الأوكسجين . ويلاحظ أن نسبة غاز ثاني أكسيد الكربون تزداد نتيجة لتنفس الثمار . ويمتص الإيثيلين المتكون من الثمار بواسطة مرشحات حاوية على الفحم والبرومين. ويتضح تأثير جو الحفظ المنظم على أساس أن الأوكسجين ضروري لعمل الإيثيلين (شكل ٣-١) ، بينما يعتبر غاز ثاني أوكسيد الكربون مثبطًا قويًا لتكوين الإيثيلين (شكل ٣-٢) .

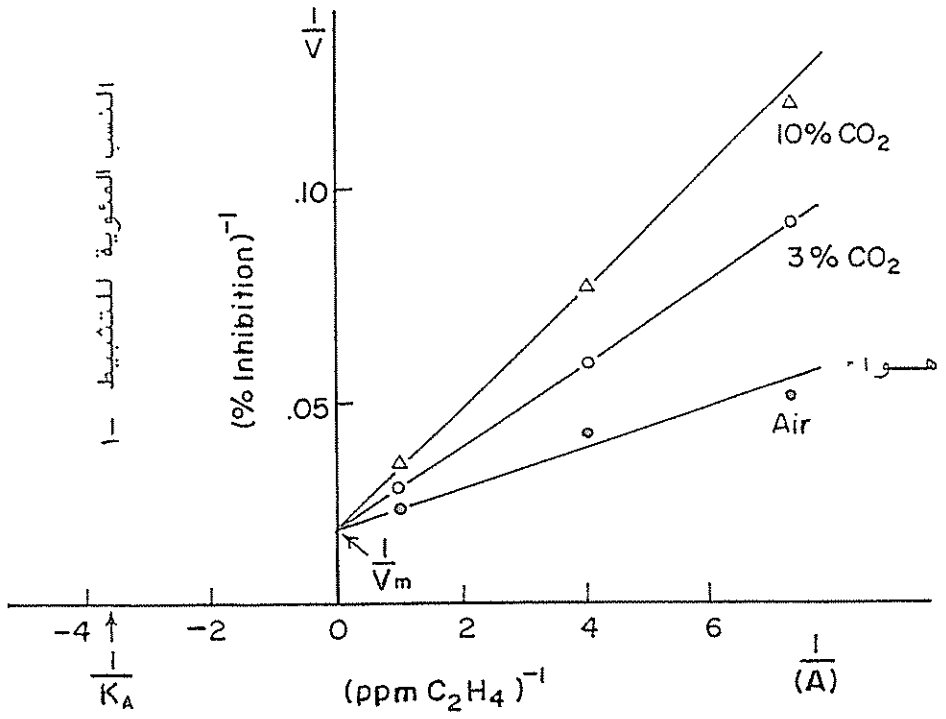
تحدث تغيرات كثيرة تلازم حالة نضج الثمار اللحمية؛ وتشمل: الليونة ، والتحلل المائي للمواد المخزونة، وتغيرات في اللون والطعم وتغيرات في معدل التنفس ، ولا تمثل جميع هذه التغيرات الهدم . وفي أنواع كثيرة من الثمار، اتضح حدوث تغيرات واضحة في معدل التنفس بعد نضج الثمار (عندما تصل إلى حجمها النهائي) ؛ فقد وجد أن معدل التنفس في بعض الأنواع ينخفض في الثمرة الناضجة ، تعقبه زيادة كبيرة في التنفس خلال فترة النضج (الطور الحرج للتنفس Respiratory climatic) ، وانخفاض حاد في معدل التنفس حينما تدخل الثمرة مرحلة الشيخوخة (شكل ٣-٣) .



جزء في المليون
تركيز غاز الإيثيلين

(شكل ٣-١) :

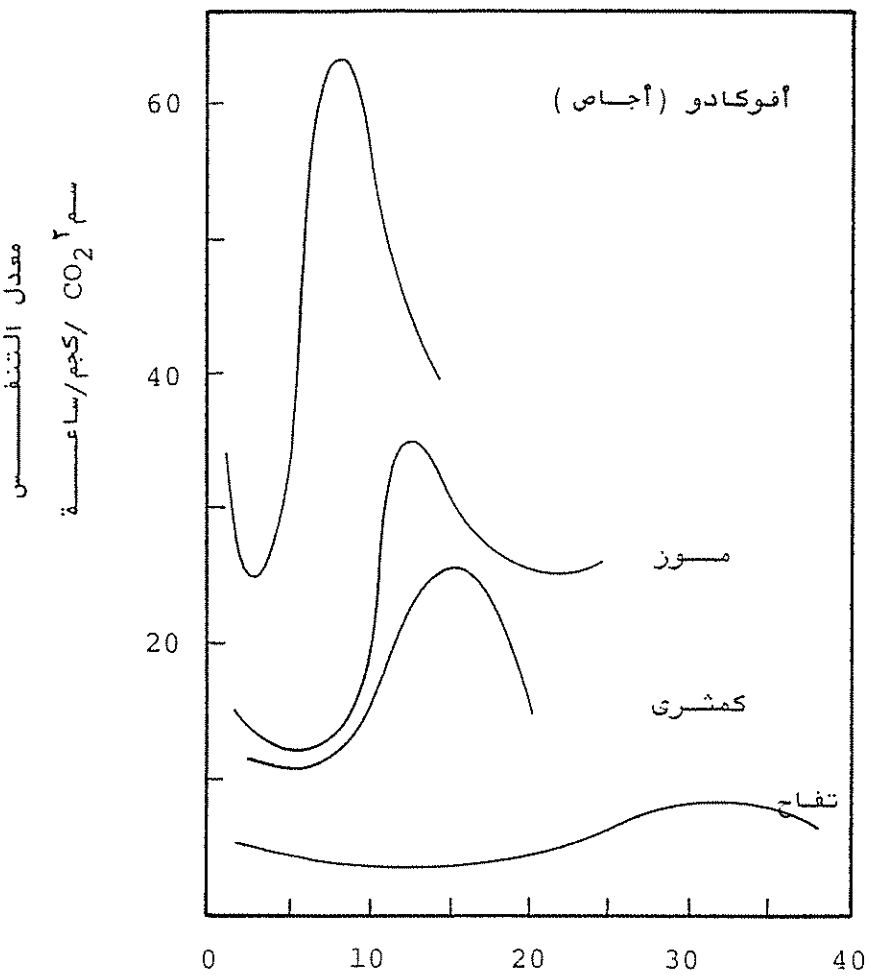
يوضح هذا الشكل النسبة المئوية للتثبيط ضد تركيز الإيثيلين ، في مستويات مختلفة لغاز الأوكسجين ؛ حيث يتضح التأثير الموجب لغاز الأوكسجين في فعالية الإيثيلين ، اعتمد الحصول على هذه القيم على أساس تثبيط مقاطع جذر الفاصوليا بواسطة الايثيلين . عن بورج وبيرج (Burg and Burg) ١٩٦٧م، كما أورده مور (Moore) ١٩٧٩م.



جزء في المليون
تركيز غاز الإيثيلين

(شكل ٣-٢) :

يوضح هذا الشكل النسبة المئوية للتثبيط ضد تركيز الإيثيلين ، في تراكيز مختلفة لغاز ثاني أكسيد الكربون؛ حيث يتضح التثبيط المنافس لعمل الإيثيلين بواسطة ثاني أكسيد الكربون . اعتمد الحصول على هذه النتائج على أساس تثبيط نمو مقاطع جذر البسلة بواسطة الإيثيلين ؛ عن شادويك وبيرج (Chadwick and Burg) ١٩٦٧م ، كما أورده مور (Moore) ١٩٧٩م.



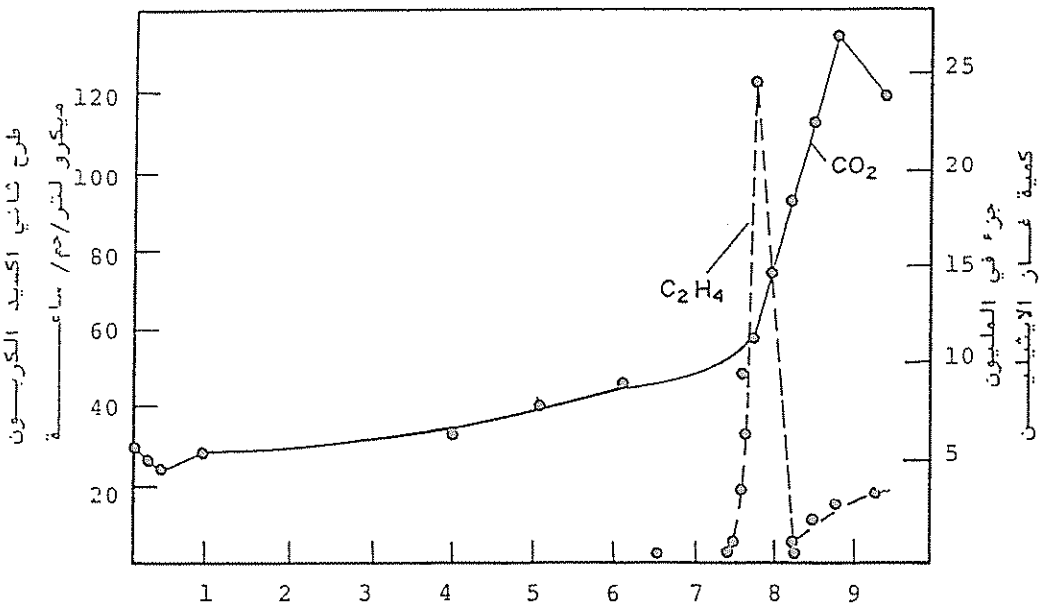
(الشكل ٣-٣) :

يوضح زيادة معدل الطور الحرج للتنفس في الثمار خلال فترة ما قبل القطف ، كما أورده مور (Moore) ١٩٧٩م .

تُستحث معظم التغيرات خلال عملية النضج والشيخوخة في أنواع متعددة من الثمار بواسطة الايثيلين ، مما يدل على أن الإيثيلين يؤدي دوراً في أيض الثمار ، ولكن هذا الدور لم يتضح إلا بعد عام ١٩٦٠م . ويعود السبب في ذلك إلى استعمال بعض الباحثين -خلال تلك الفترة - أجهزة علمية مانوميترية غير حساسة؛ مما جعلهم يستنتجوا أن الإيثيلين يعتبر ناتجاً عرضياً أكثر من كونه مسبباً لعملية النضج ، وأن الغاز ليس موجوداً دائماً بكميات كافية وكبيرة قبل الطور الحرج للتنفس ليستحث النضج .

أوضح العالم بيرج (Burg) ١٩٦٢م ، حقائق مقنعة ، وهي أن الإيثيلين يستحث نضج الثمار ، معتمداً في تقدير الإيثيلين بطريقة جهاز الفصل اللوني الغازي (G.L.C.) بالإشعاع المتأين ، وأوضح أنه حتى في الثمار التي لا تسلك حالة الطور الحرج للتنفس ، يمكن أن تُستحث لتكوين ثمار ذات الحالة نفسها عند معاملتها بالإيثيلين (مثل البرتقال والليمون) . كما أوضح أن الثمار ذات الطور الحرج للتنفس، تعطي ارتفاعاً في محتوى الإيثيلين داخل الخلايا الى مستوى يؤدي إلى استحثاث هذه الثمار للنضج بشكل جيد قبل فترة متقدمة من حصول حالة الطور الحرج للتنفس (شكل ٣-٤) إلا أنه في الواقع توجد اختلافات كبيرة بين أنواع الثمار .

استناداً لدراسة كلّ من برات وجيوزشل (Pratt and Goeschl) ١٩٦٩م، فإنه يمكن تصنيف الثمار اللحمية إلى عدة أصناف تبعاً لاستجابتها للنضوج بالإيثيلين . ووجد في معظم الثمار اللحمية ، أن أحد عوامل النضج يبدأ بزيادة تكوين الإيثيلين، وفي قليل من الأنواع مثل: الأفوكادو (Avocado) والمانجو ، ربما توجد تراكيز كبيرة من الإيثيلين في وقت لا بأس به قبل النضج ، الا أن الاستجابة للإيثيلين تبقى مثبطة حتى إلى ما بعد جني الثمار. وفي كثير من المحاصيل (مثل الطماطم والبطيخ) فإن تكوين الإيثيلين والنضج والشيخوخة يحدث تقريباً في الفترة نفسها من بعد الإخصاب، دون الاعتماد على عمر الثمرة عند جني المحصول . ويتضح من ذلك، أنه في مثل هذه الثمار، توجد آليات تكوين الايثيلين الاساسية التي تعمل على مستوى منخفض ، ولكنها لا تنشط تماماً إلا بعد أن تصل الثمار عمراً فسيولوجياً حرجاً .



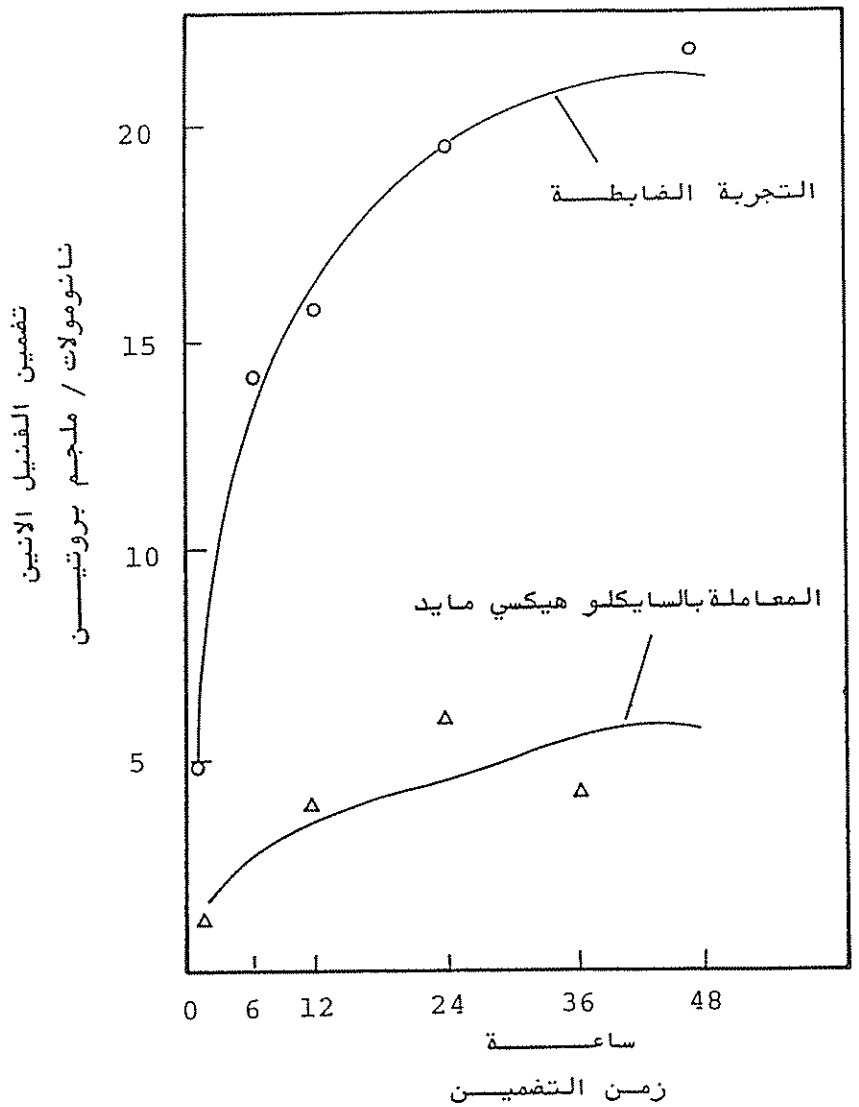
(الشكل ٣-٤) :

يوضح العلاقة بين محتوى الإيثيلين الداخلي ومعدل التنفس في الموز؛ كما أورده مور (Moore) ١٩٧٩م .

في الواقع ، يُحدث الإيثيلين نوعين رئيسين من التأثيرات الكيموحيوية في عملية نضج الثمار . وتشير الأبحاث القديمة أن أحد هذين التأثيرين يتمثل في التغيرات التي تحدث في نفاذية الأغشية قبل، أو خلال، عملية النضج ؛ مما يؤدي إلى تغيير في الترتيب الداخلي للمواد، وتحرر للأنزيمات المرتبطة التي تؤثر في عمليات النضج ؛ كالتنفس وتكسير الحموض ومكونات الجدار الخلوي. ويتمثل التأثير الآخر، في الزيادة في الفراغات الحرة ، وامتلاء الفراغات الخلوية بالعصير .

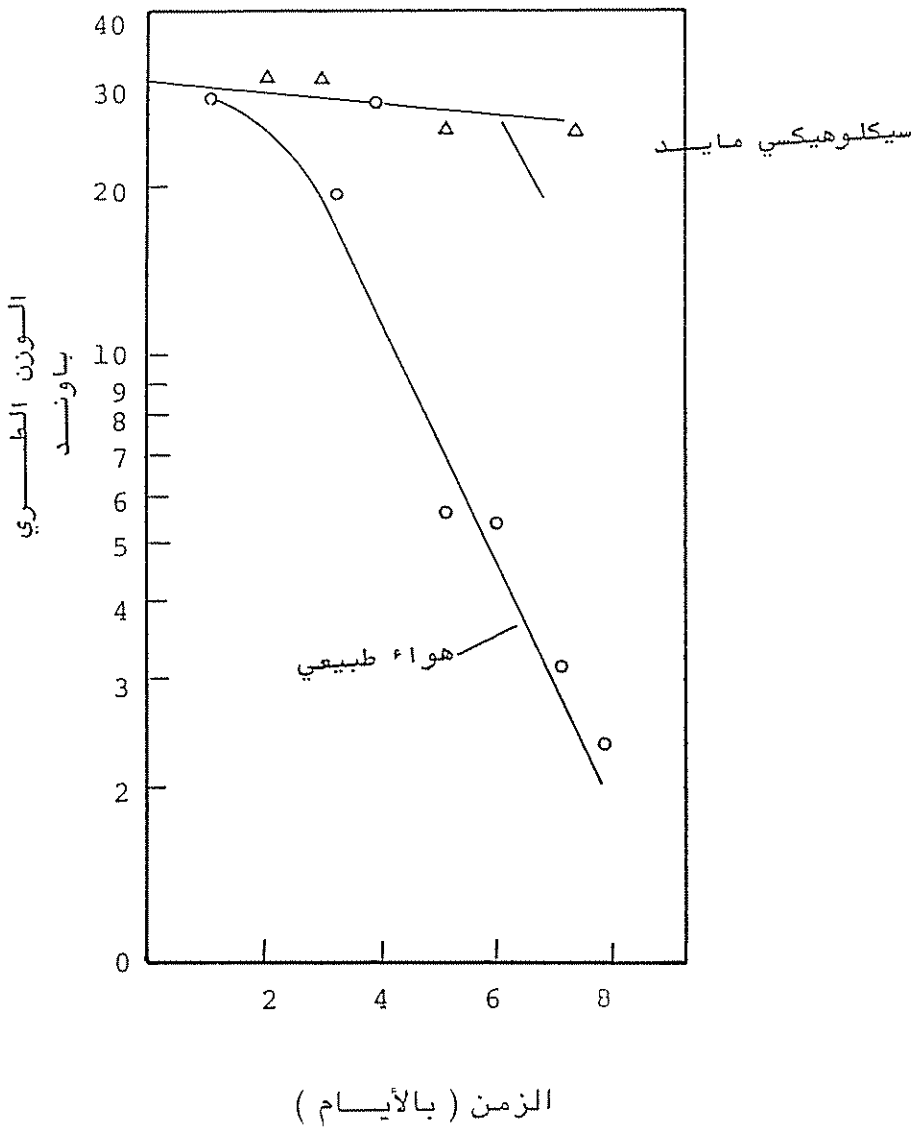
كيف يحدث الإيثيلين التغيرات في نفاذية الأغشية ؟ لا توجد إجابة لهذا السؤال إلى الآن ، ولكن ربما يؤثر الايثيلين مباشرة في نفاذية الأغشية بحيث يشمل هذا التأثير نوعيات معينة من المحاليل فقط ، بالإضافة إلى الزيادة العامة في النفاذية .

وخلال زيادة نفاذية الأغشية (ذات العلاقة بنضج الثمرة) وجد أن التغير في النفاذية ربما يساعد العمليات الحيوية داخل الثمرة ويشمل ذلك جميع عمليات النضج . ومن أهم هذه العمليات ، عملية التغيرات الكيميائية الحيوية المرافقة للزيادة الملحوظة في بناء البروتين (الأنزيمات) التي تحدث خلال ذروة النضج (شكل ٣-٥) . ولوحظ أن عمليات نضج الثمار مرتبطة بتكوين الأنزيمات التي تساعد في التغيرات الكيموحيوية التي تحدث خلال عملية النضج ؛ فإذا عوملت أنسجة الثمرة الناضجة بمثبطات بناء البروتين ، فإن عملية النضج تمنع بصورة موازية لانخفاض عملية بناء البروتين (شكل ٣-٦) . ويعتمد بناء الإيثيلين نفسه، بصورة عامة ، على بناء البروتين في الأدوار الأولى من ذروة النضج ، ولكنها تقل حالما تصل إلى الأدوار الأخيرة منه .



(الشكل ٣-٥) :

يوضح تأثير مركب السايكلوهيكسي مايد (Cycloheximide) ١٠.×١$^{-٤}$ مولر، على شمول (تضمين) الفنيل الانين المشع (^{14}C) في البروتين في ثمار الكمثرى متوسطة الطور الحرج للنضج ، عن فرنكل ومساعديه (Frenkel et. al.) ١٩٦٨م، كما أورده مور(Moore) ١٩٧٩م.



(الشكل ٣-٦) :

يوضح تأثير مركب السايكلوهيكسي مايد في نضج الكمثرى ، عن فرانكل ومساعديه (Frenkel et. al.) ١٩٦٨م ، كما أورده مور (Moore) ١٩٧٩م .

(٣-١-٤) بناء الإيثيلين

يمكن الكشف عن الإيثيلين الذي تنتجه العديد من الكائنات الحية بسهولة بواسطة جهاز الفصل اللوني الغازي (Gas Liquid Chromatography) (G.L.C) ؛ لأن جزئيات الغاز يمكن سحبها من الأنسجة النباتية تحت التفريغ (Under Vacuum) ولأن جهاز الفصل اللوني الغازي (G.L.C.) شديد الحساسية في الكشف عنه . تستطيع أعداد قليلة من البكتيريا إنتاج الإيثيلين ، ولا يعرف عن الطحالب أنها تستطيع إنتاجه ، علاوة على أن تأثيره ضئيل في نموها. من ناحية أخرى عرف أن العديد من أنواع الفطريات تنتج الإيثيلين ، بما في ذلك الأنواع التي تنمو عادة في التربة . وتوجد شكوك في أن الإيثيلين المنطلق من فطريات التربة يساعد في تنشيط إنبات البذور، والتحكم في نمو البادرات ومنع الأمراض الناتجة عن الكائنات الحية الموجودة بالتربة .

في الحقيقة، تُنتج كل أجزاء النباتات البذرية الإيثيلين ، حيث تعتبر قمة المجموع الخضري للبادرات أهم موقع لإنتاج الايثيلين . تُنتج عقد بادرات السوق لبادرات ذوات الفلقتين إثيلينًا أكثر مما تنتجه السلاميات عند مقارنة أوزان متساوية من الأنسجة ، وكذلك تنتج السوق النباتية إثيلينًا أكثر إذا ما تمددت أفقياً . ووجد أن الجذور تحرر كميات قليلة نسبياً من هذا الغاز، الا أن معاملتها بالأوكسين تُسبب -في العادة- زيادة معدل تحرر الغاز . ويزداد إنتاج الغاز في الأوراق عامة ببطء ؛ حتى تصبح الأوراق هرمة وتسقط . وتبنى الأزهار أيضاً مركب الإيثيلين وخاصة قبل أن تذبل وتتساقط. وقد عرف في معظم الأنواع النباتية أن هذا الغاز يؤدي إلى شيخوخة الأزهار وتساقطها . وأعلى معدل لانطلاق غاز الإيثيلين من الأزهار الذابلة يقدر بحوالي ٣ر٤ ملليلتر/ساعة/ للكيلوجرام ($3.4\ mlh^{-1}\ Kg^{-1}$) على أساس الوزن الطازج .

ينتج قليل من الإيثيلين في العديد من الثمار حتى قبل مرحلة التحول الحرجة في التنفس التي تعطي مؤشراً على نضجها ، وذلك عندما يرتفع محتوى هذا الغاز في الفراغات البينية الهوائية بشكل ملحوظ؛ من كميات قليلة لا يمكن قياسها تقريباً ، إلى حوالي ١ر٠ إلى ١ ميكروليتر لكل لتر، وتحفز هذه

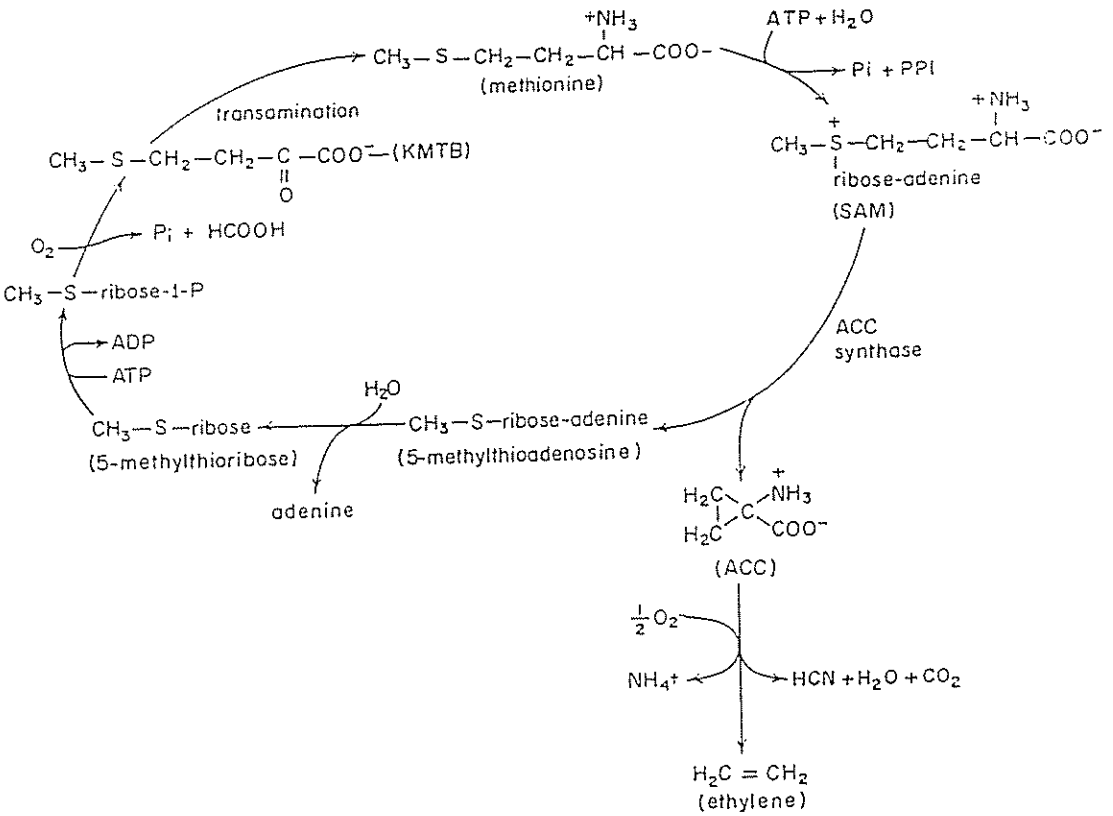
التراكيز، بصفة عامة ، نضج الثمار اللحمية وغير اللحمية التي تظهر ارتفاعاً حرجاً في التنفس إذا ما كانت الثمار حساسة للغاز بقدر كاف .

غالباً ما تستخدم قطاعات من التفاح الناضج، أو ثمار الكمثرى، أو حتى قشر التفاح كمصدر للإيثيلين في المختبرات . تبنى الثمار غير الحرجة قليلاً من الإيثيلين، ولا تحثها هذه الكمية على النضج . ومن الواضح أن معظم الثمار الحرجة، بما في ذلك الثمار اللحمية، تنضُج جزئياً استجابة للإيثيلين الذي تنتجه، أما في الثمار غير الحرجة مثل: الكرز، والعنب ،والحمضيات فيبدو أن الإيثيلين لا يؤدي دوراً في النضج الطبيعي بالرغم من استعماله تجارياً في إزالة اللون الأخضر من ثمار البرتقال والليمون .

من المثير للدهشة أن التأثيرات الآلية والاجهادات العديدة كالحك الخفيف للساق أو للورقة ، وزيادة الضغط ووجود الكائنات الحية الدقيقة الممرضة، والفيروسات ، والحشرات ،والتشبع بالماء، والجفاف تزيد جميعها من إنتاج الإيثيلين . لقد استفادت الحضارة المصرية القديمة من ميزة ازدياد إنتاج الإيثيلين الناجم عن ثمار التين المجروحة في استحثاث نضج الثمار؛ فعندما يبلغ عمر الثمرة ١٦ يوماً فقط ، يتم جرحها مما يؤدي إلى نضجها في فترة قصيرة لا تتجاوز أربعة أيام.

أوضح كثير من الباحثين القدامى أن الإيثيلين يشتق من ذرتي الكربون الثالثة والرابعة من الحمض الاميني الميثيونين (Methionine) . وحديثاً ، أجريت تجارب مهمة ومتقدمة في مختبرات شانج- فا -يانج (Shang-Fa-Yang) بجامعة كاليفورنيا ، ديفز ، أوضحت أن المركب الشبيه بالحمض الاميني المسمى ١- أمينو - سيكلوبروبان-١- حمض الكربوكسيليك (ACC) (1-Amino-cyclopropane-1-carboxylic acid) يعتبر المركب المخلق والمهم للإيثيلين . كما قدم يانج ومساعدوه تفاعلات أخرى عديدة توضح مسار تكوين الإيثيلين .

يوضح الشكل (٣-٧) هذا المسار ، حيث يلاحظ أن ذرة الكبريت في الحمض الاميني الميثيونين محفوظة بحلقة لعمليات الاسترداد ، حيث بدون



(الشكل ٢-٧) :

يوضح هذا الشكل مسار بناء الإيثيلين ، كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م.

عملية الاسترداد، فإن كمية الكبريت المختزل قد تحد من مقدار الميثيونين ومن معدل بناء الإيثيلين. ومن السمات الأخرى الملاحظة في هذا المسار أن مركب ثلاثي فوسفات الأدينوزين (ATP) ضروري لتحويل الميثيونين إلى إس-أدينوسيل ميثيونين (S-Adenosyl methionine) (SAM) ، وأن الأوكسجين مطلوب في التحول النهائي لمركب (ACC) إلى الإيثيلين (الحاجة إلى وجود الـ ATP و O2 تقريباً أوضحت لماذا أوشك إنتاج الإيثيلين على أن يتوقف تحت ظروف نقص الأوكسجين) . تجدر الإشارة إلى أن أربعاً من ذرات الكربون في وحدة الرايبوز للمركب (SAM) تسترد وتعاود الظهور في الميثيونين ، والمركب الأوسط الفا-كيتو- واي -ميثيل حمض ثيوبيوتيرك (α -Keto-Y-methyl-Thiobutyric Acid) مهم في استرداد هذا الكربون .

اكتشفت مادتان قويتا التثبيط لبناءالإيثيلين ، وكلاهما من المواد النافعة في دراسة ومعرفة مسار تكوين الإيثيلين ، ودراسة إنتاج الإيثيلين المختزل في الأنسجة . وهذه المركبات هي: أمينو إثوكسي فينيل جليسين (AVG) (Amino ethoxy vinyl glycine) وأمينو اكسي حمض الخل (AOA) (Amino oxy acetic acid) وهي مركبات معروفة جداً كمثبطات للأنزيمات التي تتطلب فوسفات البيرويدوكسال (Pyridoxal Phosphate) كمساعدات أنزيمية . ويعمل كل من مركب AVG و AOA على إيقاف تحويل مركب SAM إلى ACC ، ولكن لا توجد لهما تأثيرات أخرى مهمة في المسار . توضح هذه الدراسة وغيرها من الدراسات التي تناولت الأنزيم النقي، أن أنزيم ACC سينثيز (ACC Synthase) أنزيم يعتمد على فوسفات البيريدوكسال ، ويحفز التفاعل النهائي -في مسار تحويل ACC إلى إيثيلين - بانزيم مؤكسد يعرف بالانزيم المكون للايثيلين (EFE) (Ethylene-forming enzyme). وهذا الأنزيم لم تتم تنقيته تنقية جيدة، ويحتمل أن يكون ذلك راجعاً إلى ارتباطه الشديد داخل أو على الغشاء . لقد أوضحت دراسات أجريت على الفجوة العصارية لنبات الفول (Vicia faba) ، أن تلك العضية تحتوي على معظم مركب ACC في الخلايا، وأنها تكون معظم الإيثيلين . ساليزبري وروس (Salsbury and Ross) ١٩٩٢م .

يشير هذا إلى الاعتقاد بأن الأنزيم المكون للإيثيلين (EFE) يقع على الغشاء المغلف للفجوة العصارية (Tonoplast) أو بداخله للخلايا. علاوة على أن العمل على ثلاثة أنواع نباتية أخرى، أوضح أن كلاً من الغشاء البلازمي (Plasmamembrane) والغشاء المغلف للفجوة العصارية ، ربما يؤديان إلى بناء الإيثيلين بوازياين ومساعدوه ، (Bouzyayen et. al.) ١٩٩٠م.

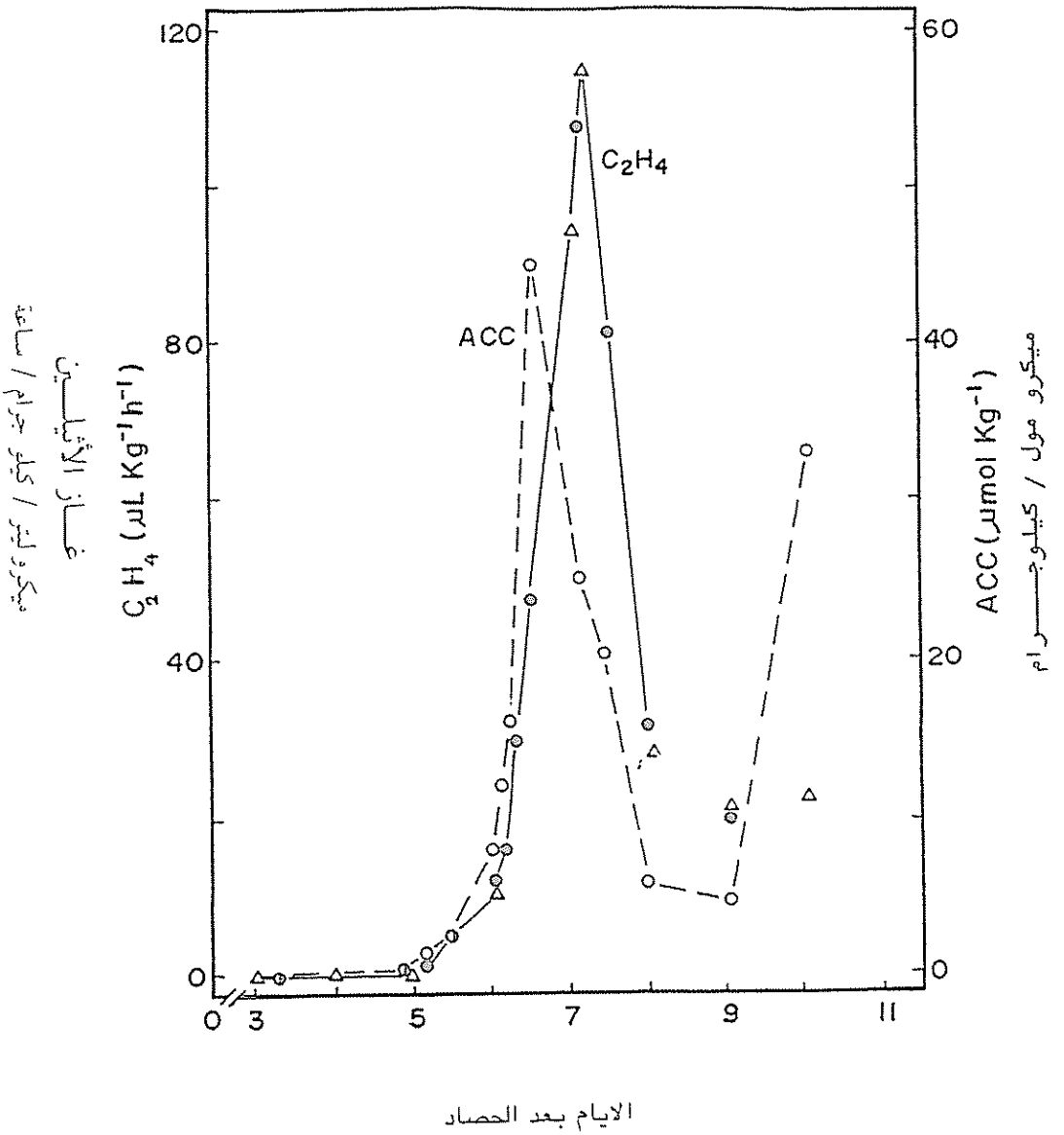
من المثير للدهشة أنه يصاحب عملية تكوين الإيثيلين (بنسبة ١ إلى١ حجماً) تكوين مركب سيانيد الهيدروجين (HCN) (Hydrogen Cyanide) . وللنباتات القدرة على التخلص من سيانيد الهيدروجين (HCN) عن طريق طرحه خارج جسمها بطرق تحافظ على النيتروجين والكربون ، وإذا لم يتم التخلص منه ، فإن السيانيد ربما يحدث تسمماً لمركبات السيتوكروم المؤكسد (Cytochrome oxidase) في الميتوكوندريا، وبالتالي سوف يثبط مسار سلسلة نقل الإلكترونات الحساس للسيانيد في عملية التنفس. ساليزبري وروس (Salsbury and Ross) ١٩٩٢م .

درست عملية بناء الإيثلين دراسة مستفيضة ، خاصة فيما يتعلق باستحثاث (تنشيط) تأثير الأوكسينات، والجروح ،وإجهادات الجفاف ، وأوجه مرحلة نضج الثمرة ، وأصبح الآن معروفاً ومقبولاً أن الخطوة المحددة لمعدل تكوين الإيثيلين يتم تحفيزها عادة بواسطةانزيم ACC سينثيتيز (ACC. Synthetase).

يزيد أندول حمض الخل (IAA) من تكوين الإيثيلين بكميات كبيرة تصل إلى مئات الأضعاف في سيقان بادرات نبات الفاصوليا والبسلة، حيث تستحث الأوكسينات ، في مثل هذه الأنسجة وأنسجة نباتات أخرى ، تكويناً إضافياً لأنزيم ACC سينثيتيز ، ونتيجة لتأثير هذا الأنزيم، يستحث تكوين مركب ACC الذي يقود إلى زيادة إنتاج الإيثيلين.

تزيد الجروح أيضاً من إنتاج الإيثيلين ، وذلك باستحثاث تكوين أنزيم ACC سينثيتيز. في فترة النضج الحرج للثمار ، يُحدد تكوين ACC أيضاً تكوين الايثيلين . ففي ثمار الافوكادو (Avocado fruits) على سبيل المثال ، يرتفع تركيز الـ ACC من الصفر تقريباً إلى ٤٠ ميكرومول/كيلوجرام في نسيج

الثمرة قبل دروة بناء الإيثيلين على الفور (شكل٣-٨) ، ويتبع ذلك مرحلة النضج. تنخفض مستويات مركب ACC والايثيلين إنخفاضاً كبيراً تقريباً لمدة تقرب من يومين بعد بلوغ الذروة، لكن مستوى مركب ACC لا يلبث أن يرتفع مرة أخرى دون حدوث بناء إضافي للإيثلين.



(الشكل ٢-٨) :

يوضح هذا الشكل التغيرات في محتوى مركب ACC ومعدل إنتاج الإيثيلين في ثمار الأفوكادو الناضجة ، (عن هوفمان و يانج (Hofman and Yang) ١٩٨٠م .

ولا تؤدي إضافة مركب (ACC) للثمار قبل المرحلة الحرجة إلى زيادة في الإيثيلين المتحرر ، مما يشير إلى أن المرحلة الحرجة لا تكون مصحوبة بزيادة إنتاج مركب ACC من مركب SAM فحسب، ولكن بزيادة القابلية لتحويل مركب ACC إلى إيثيلين .

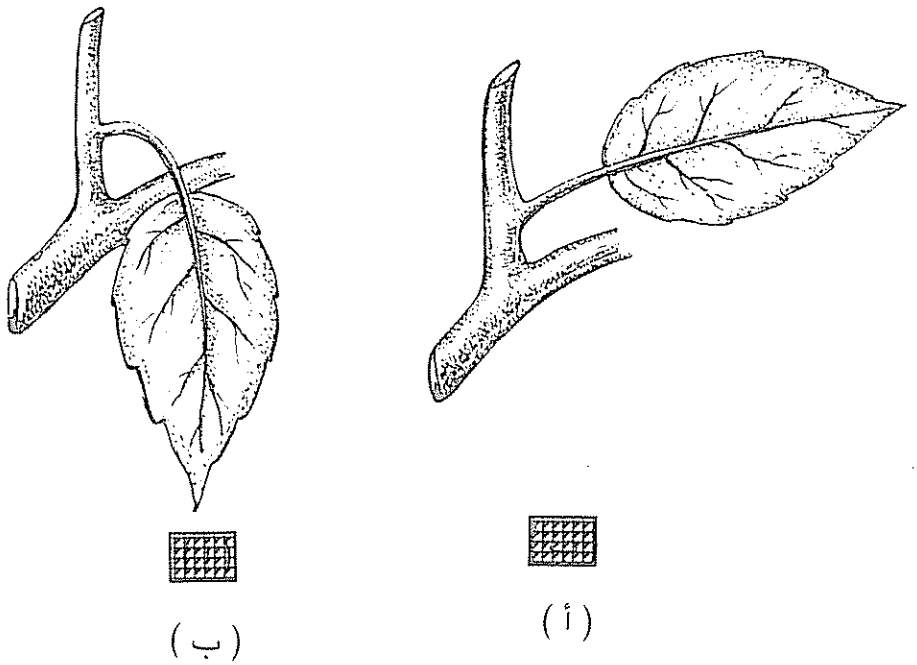
يتطلب إنتاج الإيثيلين بواسطة الثمار الناضجة حدوث زيادة كبيرة في نشاط كلّ من أنزيم ACC سينثيتيز والأنزيم المكون للإيثيلين EFE ، في بعض الثمار، يصبح الأنزيم المكون للإيثيلين (EFE) الأنزيم المحدد لمعدل البناء. تُحدث مقدرة الإيثيلين لعملية التحفز التلقائي (تغذية عكسية إيجابية) لاستحثاث تكوينه (الإيثيلين) في كثير من الأعضاء المسنة، بما في ذلك الأوراق، وبتلات الأزهار، والثمار زائدة النضج . ينتج هذا التأثير في البداية عن تحفيز الإيثيلين لنشاط الأنزيم المكون للإيثيلين (EFE) ، ويتبع ذلك زيادة كبيرة جداً في نشاط أنزيم ACC سينثيتيز. ومن المحتمل أن توضح زيادة تكوين مركب (ACC) بفعل ذلك الانزيم قابلية تفاحة واحدة معطوبة " مُتعفنة " ولإفساد بقية التفاح السليم الموجود معها في الصندوق ، والأهم من ذلك أن انتشار الإيثيلين خلال الفراغات بين الخلوية داخل الثمرة من المحتمل أن يعمل على تنسيق نضج أنسجة مختلفة تماماً داخل الثمرة .

يؤثر الأوكسجين والضوء وثاني أكسيد الكربون، وبقية العوامل البيئية، في بناء الإيثيلين في الأوراق النباتية ؛ فالضوء يعيق بناء الإيثيلين في خلايا البناء الضوئي بتداخله مع تحويل مركب (ACC) الى الايثيلين . أما بالنسبة لثاني أكسيد الكربون، فإنه يحفز البناء عن طريق تنشيط تحويل مركب (ACC) إلى الإيثيلين. يبدو منطقياً أن الآثار المضادة للضوء وثاني أكسيد الكربون يمكن شرحها باستهلاك عملية البناء الضوئي لثاني أكسيد الكربون أثناءالنهار ، ووجد أن هذا مطابق للواقع تماماً ؛ فثاني أكسيد الكربون لا يعمل على تنشيط أنزيم مكون الإيثيلين (EFE) في الأوراق فحسب، ولكنه يستحث بناءه أيضاً.

(٣-١-٥) تأثير الإيثيلين في النباتات النامية في التربة المشبعة بالماء والنباتات المغمورة

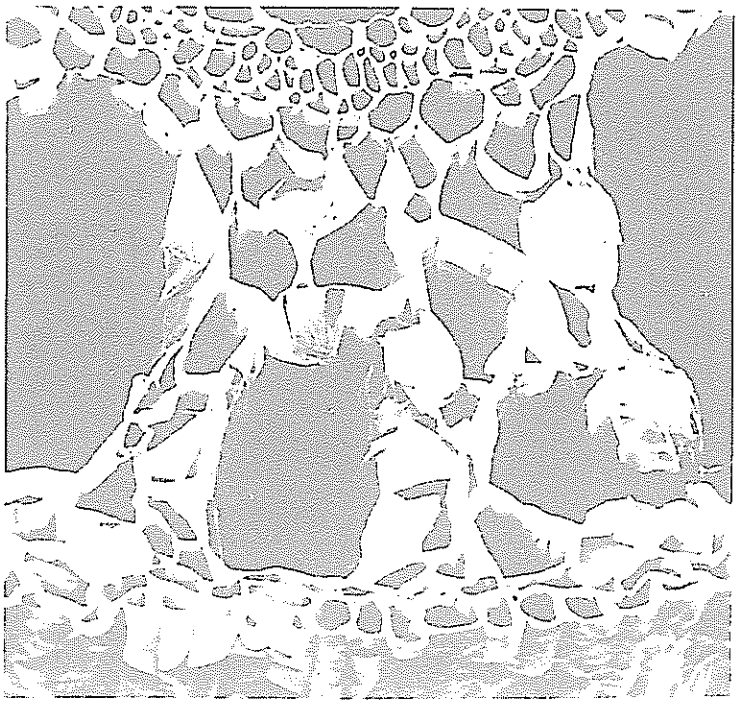
نظراً إلى ضرورة توفر الأوكسجين لتحويل مركب (ACC) إلى إيثيلين، نتوقع أن تنتج الجذور المشبعة بالماء إيثيلينًا أقل . وهذا حقيقي ، لكن نبات الطماطم المشبع بالماء يظهر على الرغم من ذلك أعراض التسمم بالإيثيلين . بعض من هذه الأعراض يكون مميزاً لأنواع نباتات أخرى مثل شحوب الأوراق (اصفرارها) (Chloroisis) ونقص استطالة الساق مع زيادة سمكها، والذبول ، وانحناء الأوراق للأسفل (Epinasty) (شكل ٣-٩) المؤدي إلى سقوطها، والنقص في استطالة الجذور الذي غالباً ما يصاحب بتكوين جذور عرضية ، وزيادة الحساسية للإصابة بأمراض الأحياء الدقيقة . في كثير من الأصناف النباتية، بما في ذلك الطماطم، تتكون خلايا هوائية (Aerenchyma) في قشرة الجذور (الشكل ٣-١٠) تزيد من حركة الأوكسجين للجذور من المجموع الخضري. علاوة على أنه يقل نقل السيتوكاينينات والجبريللينيات من الجذور إلى المجموع الخضري عبر نسيج الخشب .

تصبح التربة المشبعة بالماء بسرعة شحيحة في الأوكسجين (Hypoxic) ، لأن الماء يملأ الفراغات الهوائية فيها، ويقل الوجود المثالي للأوكسجين حول الجذور نتيجة للحركة البطيئة جداً للغاز خلال الماء ، وهذا بالتالي يعيق عملية بناء الإيثيلين؛ لأن الأوكسجين متطلب لتحويل مركب (ACC) الى الايثيلين ، لكن الإيثيلين الذي تم بناؤه حُجز (Trapped) في الجذور لأن هروبه من خلال الماء يقل بعامل يصل لحوالي ١٠.٠٠٠ مرة مقارنة بالهواء ، بالتالي يستحث هذا الإيثيلين بعضاً من الخلايا القشرية (Cortical) لبناء أنزيم السيليوليز (Cellulase) ، وهو أنزيم يسبب تحللاً مائيًا (Hydrolyzes) للسيليلوز ويعتبر مسئولاً جزئياً عن تحلل جدران الخلايا . تفقد خلايا القشرة محتواها من البروتوبلاست أيضاً ، ومن ثم تختفي مكونة نسيجًا مملوءًا بالهواء يسمى بالنسيج الهوائي (Aerenchyma tissue) .



(الشكل ٣-٩) :

يوضح هذا الشكل (أ) وضع الورقة في الحالة الطبيعية، (ب) يوضح انحناء الورقة للأسفل (Epinasty) ، وذلك عندما يعامل النبات بتراكيز عالية من الأوكسينات (مثل المعاملة بـ ١ مل مول نفثالين حمض الخل لحوالي يومين) إن إنحناء الأوراق للأسفل يحدث استجابة للإيثيلين بالمعاملة الخارجية بالأوكسين .(رسمة توضيحية).



(الشكل ٣-١٠) :

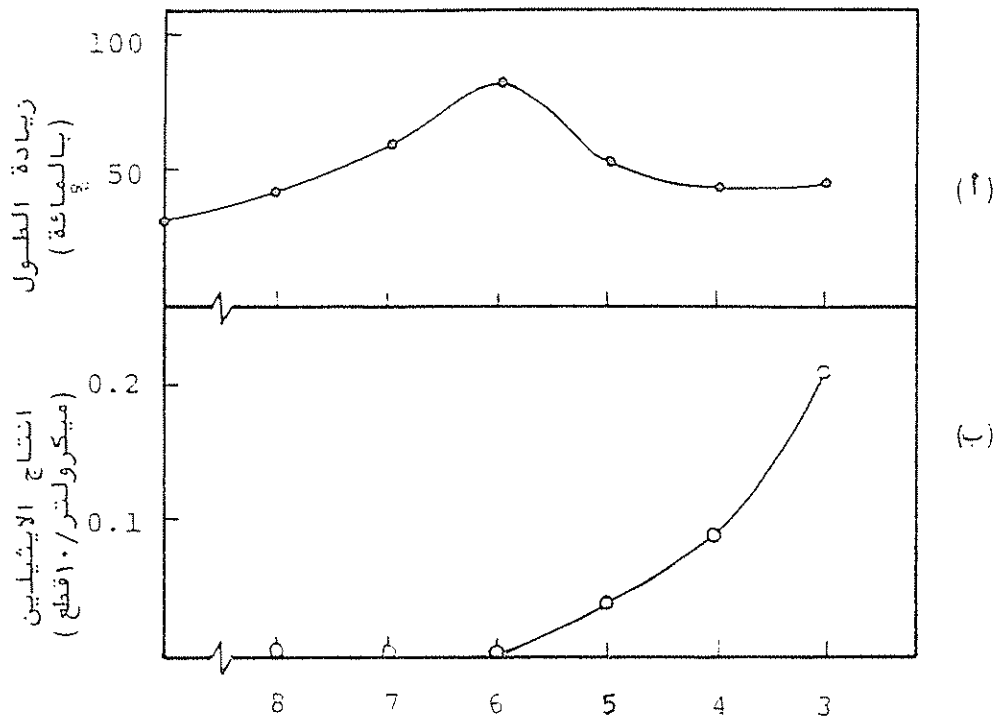
يوضح هذا الشكل صورة بمجهر المسح الإلكتروني توضح تكوين الخلايا الهوائية في قشرة جذر الذرة المحتوي على كمية شحيحة من الأوكسجين. عن كامبل و درو (Campbell and Drew) ١٩٨٣م.

حتى قبل تطور النسيج الهوائي وتكوينه ، يتجمع مركب (ACC) وينتقل من نسيج الخشب إلى المجاميع الخضرية ، ومن ثم تحول المجاميع الخضرية جيدة التهوية مركب (ACC) إلى إيثيلين الذي يُحدث بدوره إنحناء الأوراق إلى الأسفل (Leaf Epinasty) (شكل ٣-٩) . يحدث انحناء أعناق الأوراق بسبب استطالة الخلايا البرنشيمية على الجانب العلوي من العنق في وجود الإيثيلين ، بينما لا يحدث نفس الشيء على الجانب السفلي من العنق . إن هذا الاختلاف الفسيولوجي في الشكل الظاهري لخلايا متشابهة غير مفهوم ، لكنه يؤكد مرة أخرى أن بعض الخلايا تكون هدفاً لمنظم النمو المعطى. يؤخر الإيثيلين أيضاً استطالة الساق، ويزيد من تمددها الفطري، ويسبب إصفرار (شيخوخة) الأوراق، ويستحث تكوين جذور عرضية على الساق (وبخاصة في نبات الطماطم).

(٣-١-٦) التداخل بين الأوكسين والإيثيلين

يرجع الفضل في معرفة أن الأوكسين المضاف من الخارج يشجع إنتاج الإيثيلين في كثير من النباتات، إلى العالمين زيمرمان ويلكوكسن (Zimmermann and Wilcoxon) ١٩٣٥م. ووجد أن أندول حمض الخل (IAA) وأكسينات أخرى، تشجع تكوين الإيثيلين في جذور تلك النباتات وسيقانها، وأوراقها، وأزهارها، وثمارها. وأكدت الأبحاث الحديثة أن معظم التأثيرات العديدة للأوكسينات يعود إلى تأثيرها في إنتاج الإيثيلين .

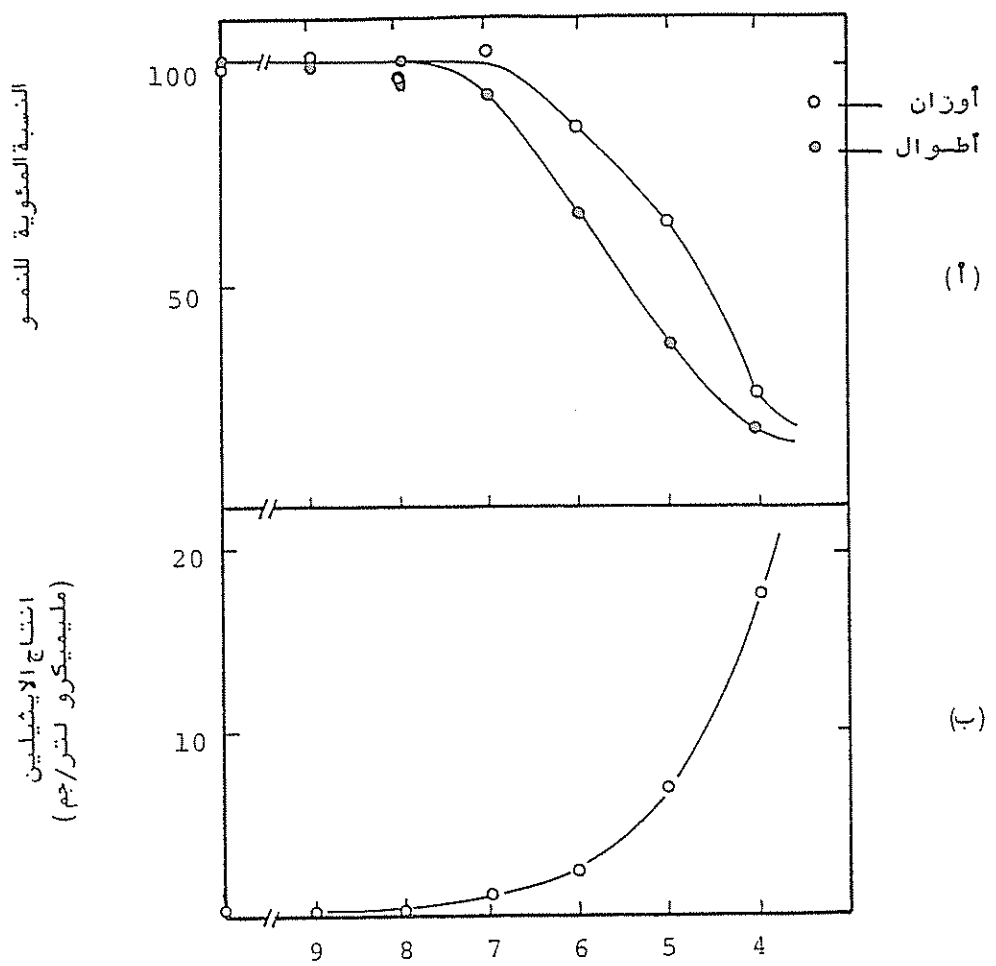
مما لا شك فيه أن استجابة الانسجة النباتية للأوكسين، تختلف باختلاف الأوكسين المضاف ؛ حيث لوحظ أن وجود التركيز الأمثل للأوكسين، مع التراكيز القليلة للإيثيلين، يكون مشجعاً لعملية ما ، وأن التراكيز العالية للإيثيلين تكون مثبطة لتلك العملية، أو على الأقل أعلى من التركيز الأمثل له (شكل ٣-١١) . ولم يكن سبب تثبيط النمو واضحاً في بداية الستينات من القرن العشرين ، إلا أنه منذ عام ١٩٦٦م أوضح بيرج (Burg) ، ١٩٦٦م ، انه في بعض النباتات، يكون الأوكسين نفسه مشجعاً للنمو ، وأن هذا الأوكسين لا يكون مثبطاً مطلقاً . والذي يحدث هو انه في التراكيز الحرجة المعينة من الأوكسين ، والتي تختلف باختلاف الأنسجة ، يكون إنتاج الايثيلين مؤثراً ، إن هذا الإيثيلين هو الذي يثبط النمو بصورة مباشرة (شكل ٣-١١) . وهكذا ، فإن تثبيط النمو ، في بعض الحالات ، مثل استطالة قطع ساق نبات البسلة الشاحبة (شكل ٣-١١) وقطع ساق نبات دوار(عباد) الشمس الشاحبة وجذوره (شكل ٣-١٢) بالتراكيز العالية من IAA ، إنما يعزى -في واقع الأمر- إلى حالة تشجيع إنتاج الإيثيلين بالأوكسين .



(الشكل ٣-١١) :

(أ) يوضح استجابة النمو في مقاطع ساق نبات البسلة الشاحبة المعاملة بتراكيز مختلفة من أندول - ٣- حمض الخل (IAA) خلال ١٨ ساعة.

(ب) إنتاج غاز الإيثيلين في مقاطع ساق البسلة الشاحبة المعاملة بتراكيز مختلفة من (IAA) خلال ١٨ ساعة وموضوعة في دوارق مسدودة بإحكام . عن بيرج وبيرج (Burg and Burg) ١٩٦٦م .كما أورده مور (Moore) ١٩٧٩م.



(الشكل ٣-١٢) :

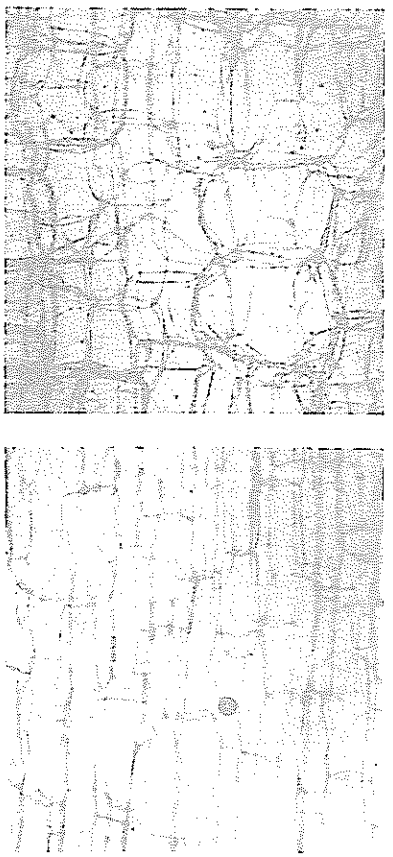
(أ) يوضح تثبيط النمو في المقاطع القمية لجذور البسلة المعاملة بتراكيز مختلفة من IAA .

(ب) يوضح إنتاج غاز الإيثيلين في المقاطع القمية لجذور البسلة المعاملة بتراكيز مختلفة من IAA ، عن شادويك وبيرج (Chadwick and Burg) ١٩٦٧م . كما أورده مور (Moore) ١٩٧٩م .

(٣-١-٧) تأثير الإيثيلين في استطالة السوق والجذور

على الرغم من أن الإيثيلين يُحدث نمواً شاذاً للأوراق (Epinasty) (نوم أو ارتخاء إلى الأسفل) باستحثاث استطالة خلايا العنق العلوية ، إلا أنه عادة ما يعيق استطالة السوق والجذور ، خاصة في نباتات ذوات الفلقتين (يشكل تثبيط استطالة الساق في نبات البسلة Peas جزءاً من الاستجابة الثلاثية). وعند إعاقة الاستطالة، تصبح السوق والجذور أكثر سمكًا بفعل التمدد القطري للخلايا. تحدث في سوق ذوات الفلقتين أشكال متغيرة من الخلايا بفعل توجيه طولي أكثر لليفيات السليلوز(microfibrils) المترسبة بالجدران ، مانعاً حدوث تمدد موازٍ لهذه الليفيات السيليولوزية ، لكنها تسمح بالتمدد عمودياً عليها . ولمعرفة المزيد حول هذا الموضوع، يفضل الاطلاع على مقالة إيسنجر (Eisinger) ١٩٨٣م. ويبدو أنه لم تُجر دراسات مقارنة في أشكال الخلايا أو الليفيات السيليولوزية على الجذور ، إلا أن هذه التغيرات تكون متشابهة على الأرجح.

إن سُمك الجذور والسيقان الناشئة عن تأثير الإيثيلين ذو قيمة حية (survival) لبادرات ذوات الفلقتين المنبثقة من التربة . في هذه الأنواع، يتكون خطاف في السويقة الجنينية العليا أو السويقة الجنينية السفلى استجابة للايثيلين الداخلي (شكل ٣-١٣) بعد حدوث الإنبات بفترة قصيرة ، ثم يندفع الخطاف إلى أعلى مخترقاً التربة ويصنع ثقباً تتمكن الفلقات أو الأوراق الصغيرة البزوغ بأمان من خلاله . فإذا كانت التربة متماسكة جداً ، يصبح الخطاف والجذر الأولى سميكاً جدًا ، ويحتمل أن يكون سبب ذلك أن الإيثيلين يتم بناؤه بصورة أسرع عند تعرض الخلايا المضغوطة لمزيد من الضغط الآلي ، ولأن الإيثيلين يتسرب بسرعة أقل في التربة المتماسكة . ويزيد هذا السمك من قوة كلٍّ من السوق والجذر مما يسمح لهما بالاندفاع خلال التربة المتماسكة ، ويكون النمو متأخراً بسبب الاستطالة المتقهقرة (Retarted).



(الشكل ٣-١٣) :

يوضح تأثير الايثيلين في استطالة الخلية والتمدد الشعاعي (العمودي) (Radial) في السلامية العليا لبادرات نبات البسلة. نميت النباتات لمدة أربعة أيام في الظلام ، ثم عوملت بـ ٥ر ميكرولتر/لتر ايثيلين (الصورة العليا) أو دون معاملة (التجربة الضابطة) (الصورة السفلى) ، عن ستيوارت ومساعديه (Stewart et. al.) ١٩٧٤م .

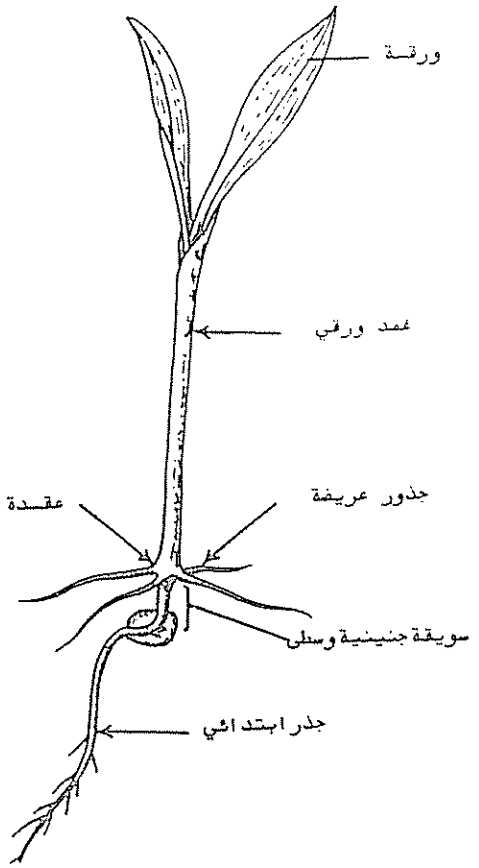
للإيثيلين في محاصيل الحبوب؛ كالذرة، والشعير، والشوفان تأثيرات على السويقة الجنينية الوسطى (Mesocotyl الناشئة من أول سلامية شكل ٣-١٤) مشابهة لتلك التأثيرات في سيقان ذوات الفلقتين ؛ من حيث تثبيط الاستطالة وزيادة السمك . وفيما يختص بتعميم هذا التأثير على جميع النباتات النجيلية ، فهو إلى وقتنا الحاضر غير معروف ، إلا أن ميزة البادرات في التربة المتماسكة، يجب أن تكون مشابهة لميزتها بالنسبة لذوات الفلقتين .

ويمكن أيضاً الافتراض بأن فقدان الحساسية للجاذبية الأرضية (Gravitropic) بواسطة سيقان بادرات ذوات الفلقتين يعتبر ميزة في التربة المتماسكة ؛ لأن النمو الأكثر -أفقياً - للساق يكون مسؤولاً كثيراً عن الشق (Crack) الذي يحدث بالتربة أكثر من النمو العمودي المستقيم .

على الرغم من أن إعاقة استطالة الساق أمر شائع بين النباتات على اليابسة ، إلا أن بعضًا من ذوات الفلقتين والسرخسيات التي تنمو لبعض الوقت على الأقل بجذورها وسيقانها تحت الماء، تستجيب للإيثيلين باستحثاث الاستطالة . ومن هذه الأنواع، على سبيل المثال، ما يلي :

كاليتراكي بلاتيكاربا	Callitriche platycarpa
رانكيولس سليراتس	Ranunculus sceleratus
نيمفويدس بلتاتا	Nymphoides peltata
السرخس المائي ريجناليديوم دايفيلوم	Regnellidium diphyllum

تستطيل سوق هذه النباتات بسرعة عند غمرها ؛ بحيث تظل الأوراق والأجزاء العلوية من الساق عند سطح الماء . ويؤدي الغمر إلى تجمع الإيثيلين بالسوق مما يقود إلى الاستطالة السريعة . ويستطيل الساق في بعض الأنواع استجابة للإيثيلين، وفي أنواع أخرى تستطيل الأعناق الورقية (Petioles). وفي كلتا الحالتين تظل الأزهار أو الأوراق فوق الماء ، وهو ما يسمح بحدوث عملية البناء الضوئي والتلقيح الهوائي . وتحدث ظاهرة مشابهة في سيقان الارز المغمورة في ماء عميق حيث تصبح أطوال السلاميات في هذه الأنواع أكثرمن ٦٠ سم ، وتنمو النباتات منتجة سوقًا طولها عدة أمتار تحت الماء. تحتوي السوق الجوفاء (Hollow)على العديد من الفراغات الهوائية في طبقة



(الشكل ٣-١٤) :

يوضح بعض الصفات والميزات الظاهرية لبادرة نبات الذرة الصفراء النامية في الضوء لمدة أسبوع . يلاحظ أن الغمد الورقي (Coleoptile) توقفت استطالته وخرجت منه ورقتان ، كذلك يتضح المجموع الخضري عند العقدة التي تبدأ فيها الجذور العرضية ، ويلاحظ أن السويقة الجنينية الوسطى عبارة عن السلاميات الأولى المتكونة فوق الأنسجة التخزينية للبذرة والقصعة (الفلقات) في البذرة . كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

القشرة، ومن المحتمل أن تساعد هذه الخصائص الأجزاء الواقعة فوق الماء للعمل كنظام للتنفس تحت الماء .

تتعارض هذه الأمثلة مع تلك الخاصة في غالبية الأنواع ، حيث يعوق الإيثيلين استطالة الساق ، لكن هذه الأمثلة تؤكد الاستجابات المختلفة لبعض الخلايا المتشابهة نوعاً ما لنفس منظم النمو .

(٣-١-٨) تأثير الإيثيلين في الأزهار

إن استحثاث عملية الإزهار في المانجو (Mango) والبروميليات (Bromeliads) بواسطة الإيثيلين (كما ذكرت الأبحاث السابقة) عمل غير مألوف في معظم الأنواع النباتية؛ لأن هذا الغاز يثبط الإزهار . بالرغم من ذلك فإن الاستخدام غير المباشر للإيثيلين في استحثاث عملية الإزهار يستخدم بكثرة في صناعة الأناناس بهاواي ؛ ففي العقد الخامس من القرن العشرين ، كانت الحقول ترش في الغالب بالأوكسين نفثالين حمض الخل (NAA) ، والمعروف حالياً بأنه يساعد في بناء الإيثيلين في النباتات . نتيجة لذلك ، فإن حقول الأناناس تزهر بشكل أسرع . والأهم من ذلك ، تظهر الثمار الناضجة في وقت واحد تقريباً ، وهو ما يسمح بجمع المحصول بطريقة آلية مرة واحدة ، وهذا -بلا شك - له مردود اقتصادي جيد .

تتوافر في المحلات الزراعية مادة كيميائية تحرر الإيثيلين يطلق عليها اسم إيثريل (الاسم الشائع) (Ethrel) أو إيثيوفون (الاسم التجاري) (Etheophon) . وهذه المادة عبارة عن ٢-كلورو إيثيل حمض الفوسفونيك (2-chloro ethyl phosphonic acid) ورمزها الكيميائي ($Cl-CH_2-CH_2-PO_3H_2$) ويسهل تحللها بسرعة في الماء عند رقم هيدروجيني (PH) متعادل أو قلوي لتعطي الإيثيلين وأيون الكلور (CL) والفوسفات ثنائية الهيدروجين (H_2PO_4) .ولأن مادة الإيثيوفون تستطيع التحرك (النقل) عبر النبات، فإنها تحل محل نفثالين حمض الخل (NAA) كمادة مستحثة للإزهار في الأناناس .

تستخدم هذه المادة في صور أخرى متعددة في أعمال البستنة، كإنتاج الثمار على سبيل المثال؛ فهذه المادة ترش على بعض حقول الطماطم في وقت متأخر من فصل النمو لكي تُحدث نضجاً منتظماً في الثمار، وبالتالي يمكن استخدام الحصاد الآلي الأكثر كفاءة . وفي الغالب تستخدم هذه المادة أيضاً في الأبحاث كمصدر للإيثيلين .

(٣-١-٩) بعض التأثيرات الأخرى للإيثيلين

يُحدث الإيثيلين آثاراً أخرى متعددة في النبات ، والعديد من تلك الآثار لم يأخذ قدراً كافياً من الدراسة . ومن الأمثلة القليلة التي درست جيداً ، استحثاث شيخوخة (اصفرار) الأزهار . فكما في ثمار الفترة الحرجة ، يسلك العديد من الأزهار ارتفاعاً حرجاً في التنفس في إنتاج الإيثيلين ؛ ففي هذه الأزهار يحدث الإيثيلين شيخوخة (Senesence) واضحة.

في الحقيقة ، كما في الثمار ، يوجد دليل على أن خلايا البتلات تصبح على قدر عالٍ من الحساسية للإيثيلين ، فهي تستجيب لانطلاق الإيثيلين المحفز، كما تستحث بناء أنزيم (ACC) سينيثيتيز . وبعد ذلك تبدأ البتلات في الحال في الذبول استجابة للزيادة في نفاذية الغشاء البلازمي والغشاء حول الفجوة العصارية ، التي يعقبها فقدان للذائبات، ومن ثم الماء، إلى جدران الخلية ومن المحتمل إلى الفراغات البينية .

في بعض الأنواع ، يزيد التلقيح من معدل إنتاج الإيثيلين ، ويعد مركب (ACC) ، أحد المواد التي تنتقل من الميسم (Stigma) مؤدية إلى تحرير الإيثيلين والشيخوخة .

يوجد تأثير آخر للايثيلين في بعض الأنواع النباتية هو تشجيع تكوين الجذور العرضية ، وهو التأثير الذي يحدث أيضاً (بصورة مستقلة) بواسطة الأوكسينات . ويؤثر الإيثيلين أيضاً في جنس الزهرة ،وفي الأنواع أحادية المسكن، ومن الأمثلة على ذلك ، القرعيات: كالقرع (Squash) ، واليقطين (Pumpkin) ، والبطيخ (Melon) . كما يستحث الإيثيلين بقوة تكوين الأزهار

المؤنثة في هذه النباتات وفي نباتات أخرى لعائلات مختلفة .

يعمل الإيثيلين على كسر سكون البذور في بعض الأنواع ، وفي التربة الطبيعية، ربما تقدم الفطريات بعضاً من هذا الإيثيلين .

(٣-١-١٠) علاقة الإيثيلين بتأثير الأوكسينات

إن مقدرة هرمون أندول حمض الخل (IAA) -وجميع الأوكسينات المصنعة- في زيادة إنتاج الإيثيلين تطرح سؤالاً ،عما إذا كانت تأثيرات الأوكسين المتعددة تحدث حقيقة بفعل الإيثيلين بدلاً من ذلك ؟ في الحقيقة ، يبدو أن الإيثيلين مسؤول عن بعض الحالات ، وهذه الحالات تشمل انحناء الأوراق إلى الأسفل (Leaf Epinasty) ، وتثبيط استطالة الساق والأوراقو واستحثاث الإزهار في المانجو، وتثبيط تفتح خطاف السويقة الجنينية العليا أو السفلى في بادرات ذوات الفلقتين، وزيادة نسبة الأزهار المؤنثة في النباتات ثنائية المسكن.

إضافة إلى ذلك ، فإن تحرير الأوكسين باستنبات حبوب اللقاح، يزيد من إنتاج الإيثيلين في الميسم ، وهذا ما تعزى إليه شيخوخة الأزهار (اصفرارها) في بعض الأنواع النباتية .

وكما سبق شرحه، فإن تساقط الأوراق، والأزهار، والثمار يرجع إلى التفاعلات المتداخلة بين الأوكسينات ،والإيثيلين، والسيتوكاينينات، وحمض الأبسيسيك . وبالرغم من ذلك ، فإن استحثاث النمو والمراحل الأولية لإنتاج الجذور العرضية، والعديد من التأثيرات الأخرى للأوكسينات ، يبدو أنها مستقلة عن انتاج الايثيلين . في أجزاء معينة من النبات ، وعندما يصبح تركيز الأوكسين مرتفعاً نسبياً ، يكون إنتاج الإيثيلين بقدر يكفي لكي يكون مسؤولاً عن تأثيرات أوكسينية معينة .

(٣-١-١١) تضاد عمل الايثيلين

تثبط التركيزات العالية من غاز ثاني أكسيد الكربون (٥-١٠٪) الكثير من تأثيرات الإيثيلين ، وقد يعتبر تأثير ثاني أكسيد الكربون تثبيطاً منافساً لفعالية الإيثيلين . وفي الثمار الناضجة، يتداخل ثاني أكسيد الكربون مع مقدرة الإيثيلين لتحفيز تكوين نفسه (تحرر الإيثيلين الحرج) وربما ينتج مثل هذا التداخل عن إعاقة تحول مركب (ACC) إلى إيثيلين ، وبالتالي فإن هذه الحالة تؤدي إلى مقدرة ثاني أكسيد الكربون على تثبيط فعالية الإيثيلين وإلى النقص في إنتاج الإيثيلين . وبسبب هذا التثبيط، غالباً ما يستخدم ثاني أكسيد الكربون في منع الزيادة في نضج الثمار المقطوفة وبعض الخضراوات بتعريضها لجو به تركيز عال من ثاني أكسيد الكربون .

من الملاحظ أن الثمار تخزن في غرفة محكمة الهواء أو حاوية يتم فيها التحكم في تركيب الغازات . يحتوي المناخ المثالي لكثير من الفواكهة على ٥-١٠٪ غاز ثاني أكسيد الكربون ، و١-٣٪ أوكسجين وبدون إيثيلين . تعتبر إزالة بعض الأوكسجين مهمة لأنها تبطيء من بناء الإيثيلين ، علاوة على أنه ، إذا أزيلت كمية من الأكسجين أكثر، فسوف تحفز عملية التحلل السكري (Glycolysis) بواسطة تأثير باستير (Pasteur effect) مما يتسبب عنها تحلل كميات كبيرة من السكر. وهناك أسلوب آخر مفيد في تخزين الفاكهة وذلك بتفريغ الحاوية جزئياً ، وهذا يؤدي إلى إزالة غالبية الأوكسجين والإيثيلين من الأنسجة إلى الجو.

مع أن إعاقة فعالية الإيثيلين بغاز ثاني أكسيد الكربون شائعة ، إلا أنها غير عامة ، ويعود ذلك إلى سبب واحد ، وهو فقد خاصية ثاني أكسيد الكربون المثبطة بالأنسجة عندما يقترب تركيز الإيثيلين -أو يزيد- عن واحد ميكرولتر/لتر (1ul/L) ، وهو التركيز الذي يعطي حوالي نصف الحد الأقصى للنشاط في كل استجابة تمت دراستها للإيثيلين تقريباً . لهذا السبب، وبسبب التراكيز العالية من ثاني أكسيد الكربون ، فإنه يبدو من المستحيل أن يعمل غاز ثاني أكسيد الكربون داخل الكائن الحي (In vivo) كعامل مضاد لفعل الإيثيلين .

يعتبر أيون الفضة (Ag^+) ، من العوامل الفعالة جداً لمقاومة فعل الإيثيلين؛ حيث وجد أن هناك عدة تأثيرات للايثيلين تثبطها أو توقفها أيونات الفضة (المضافة كنترات فضة $AgNO_3$) . وهي الاستجابات الثلاثية للشحوب الظلامي (Etiolation) لبادرات نبات البسلة واستحثاث تساقط الأوراق، والأزهار، والثمار في نبات القطن ؛ واستحثاث الشيخوخة لأزهار النبات السحلبية (Orichid). ولقد وجد أن كبريتات الفضة (Thiosulfate) أكثر فعالية في تأخير الشيخوخة للأزهار المقطوعة من نترات الفضة (Silver nitrate) ، ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢.

وجد حديثاً أن العديد من المركبات المصنعة المتطايرة الأوليفينية (Olefin compounds) ذات قدرة قوية على تثبيط فعالية الإيثيلين ، ومنها مركب ترانس سيكلواوكتين و ٢ر٥-نور بورن ادين وهي الأكثر فعالية بشكل خاص (Transcycloctene and 2,5 nor bornadiene) .

على سبيل المثال، يمكن تعطيل استحثاث الإيثيلين لشيخوخة بتلات نبات القرنفل (Carnation Petals) بدرجة كبيرة باستعمال مركب ٢ر٥-نوربورن ادين (2,5-norbornadiene)، وهذا المركب يرتبط بالمستقبلات العادية للإيثيلين وبالتالي يمنع فعل الإيثيلين .

(٣-١-١٢) آلية عمل الإيثيلين

تُصاحب العديد من تأثيرات الإيثيلين زيادة في بناء أنزيمات يعتمد نوعها على الأنسجة المتأثرة بالايثيلين (الانسجة الهدف) . فعلى سبيل المثال ، عندما يحفز الايثيلين سقوط الأوراق، فإنه يلاحظ وجود أنزيم السيليوليز (Cellulase) وأنزيمات تحلل الجدار الأخرى في طبقة الانفصال . عند نضج الثمار أو عند شيخوخة الأزهار ، يتم إنتاج عدة أنواع من الأنزيمات الضرورية للنضج ، كذلك عند اصابة الخلايا ، يلاحظ وجود أنزيم فينيل الانين أمونيا ليز (Phenyl alanine amonia layse) وهو أنزيم مهم في تكوين المركبات الفينولية التي يعتقد أن لها علاقة بالتأم الجروح. عندما تحدث إصابة للخلايا

بفطريات معينة فإن الايثيلين يحفز النبات لتكوين أنزيمين يعملان على تحلل جدر خلايا الفطر ، وهذان الإنزيمان هما بيتا -١و٣- جلوكانيز (B -1,3-Glucanase) وأنزيم كايتنيز (Chitinase) . استنتج العلماء من ذلك أن الايثيلين يعتبر إشارة للنباتات لتنشيط آليات مضادة للمهاجمة الفطرية ؛ حيث وجد في عدة حالات زيادة في كميات الحمض النووي الرسول m RNA التي تحمل الشفرة لهذه الأنزيمات بعد المعاملة بالإيثيلين . وهذا ما يؤكد في الغالب أن الإيثيلين يعزز نسخ مورثات نووية مختلفة؛ حيث يعتمد نوع المورث المستحث على النوع النباتي والعضو والنسيج وعوامل أخرى .

والسؤال المهم الذي لم توجد له اجابة حتى الآن هو: أين يعمل الإيثيلين داخل الخلية ؟

أشار كثير من الأبحاث إلى أن الإيثيلين يرتبط مع واحد أو أكثر من البروتينات المستقبلة ، وهذه المستقبلات توجد في الأغشية ، لكن لا يعرف ما إذا كانت هذه المستقبلات موجودة في الغشاء البلازمي أم لا. تشير دلائل مهمة إلى أن هذه المستقبلات تحتوي على نحاس في المواقع النشطة . إذا كان المستقبل الاولي يوجد في الغشاء البلازمي، فربما نتوقع وجود نظام نقل مشابه لذلك الموجود في (الشكل ٢-١١) .

وجد حديثاً حدوث العديد من طفرات الإيثيلين بعد معاملة البذور بمواد كيميائية مثل إيثيل ميثين سلفونيت (Ethyl methane sulfonate) ، بعضها طفرات مصنعة وبعضها الآخر طفرات استجابة . وجميع الطفرات المصنعة -ما عدا واحدة- تعتبر مفرطة في إنتاج الإيثيلين كما في البسلة ونبات (Arabidopsis thaliana) والطماطم . وعموماً ، تظهر هذه الطفرات (غير المعرضة للإيثيلين) استجابة ثلاثية، كما ذكر سابقاً ، وتلاحظ مبكراً عندما تكون النباتات في طور البادرات ، وعندما تصبح أكبر، فإنها تظهر استجابة أخرى مماثلة للنباتات المعاملة بالإيثيلين. وتوجد ثلاث طفرات نباتية معروفة غير حساسة للإيثيلين في نوع (Arabidopsis) . سوف يساعد التعرف على المورثات وجزئيات الحمض النووي الرسول m RNA المتأثرة على تحديد المستقبل البروتيني المعدل ، على افتراض أن المورثات لا تتحكم في بعض

خطوات مسارات النقل بعد اتحاد الإيثيلين بالمستقبل .

من أفضل الطفرات المدروسة غير الحساسة للإيثيلين، طفرة في نوع Arabidopsis تدعى etr ، تفتقر إلى العديد من الاستجابات للإيثيلين، وتوجد في الأنواع البرية من النباتات ، وتشمل تثبيط الجذور، واستطالة السويقة الجنينية السفلى، وانخفاض المحتوى الكلورفيلي للأوراق ،وتحفيز نشاط مشابهات أنزيم البيروكسيديز (Peroxidase isozymes) ، والتعجيل من شيخوخة الأوراق، وتحفيز الإنبات في البذور الكامنة جزئياً .

الفصل الثاني

(٣-٢) حمض الأبسيسيك

ومما لا شك فيه أن أعداداً لا بأس بها من المواد المختلفة التركيب كيميائياً تعمل كمثبطات للنمو ، عزلت من النباتات . ويعتبر حمض الأبسيسيك (Abscisic Acid) مثبطًا قويًا يعمل كهرمون نباتي، ويوازي في أهميته الأوكسينات، والجبريللينيات، والسيتوكاينينات كعامل منظم في العمليات الفسيولوجيـــة .

أشارت المناقشة السابقة عن الايثيلين بطرق متعددة إلى إمكانية اعتباره منظم نمو نباتياً ؛ لأنه ينتج بكميات كبيرة جداً عند تعرض النباتات لأنواع عديدة من الإجهادات ، لكن لا يزال هناك منظم نمو آخر يدعى حمض الأبسيسيك (ABA) (Abscisic Acid) ، غالباً ما يعطي أعضاء النبات اشارة بأنه واقع تحت اجهاد فسيولوجي . ومن بين هذه الإجهادات، قلة الماء، والتربة المالحة، ودرجات الحرارة الباردة والصقيع .

يسبب حمض الأبسيسيك (ABA) -غالباً - استجابات تساعد في حماية النباتات من هذه الإجهادات ، كما سوف يناقش لاحقاً ، علاوة على أنه يساعد أيضاً في إحداث تكوين أجنة عادية، وتشكيل بروتينات مخزنة في البذور ، ويمنع إنبات الكثيرمن البذور والبراعم ونموها قبل اكتمال نموها .

(٣-٢-١) تاريخ الاكتشاف

اكتشف حمض الأبسيسيك (ABA) والتعرف عليه وعلى خواصه الكيميائية لأول مرة عام ١٩٦٥م بواسطة أديكوت (Addicott) ١٩٦٥م في كاليفورنيا ، الذي درس مركبات مسؤولة عن تساقط ثمار القطن ؛ حيث أطلق اسم أبسيسين 1 على أحد هذه المركبات النشطة، وأطلق اسم أبسيسين 11 على المركب الثاني الأكثر نشاطاً . وقد ثبت فيما بعد أن مركب أبسيسين 11 هو حمض الأبسيسيك (ABA) .

اكتشفت مجموعتان بحثيتان، في نفس السنة أيضاً ، حمض الأبسيسيك . ترأس عمل إحدى هاتين المجموعتين الباحث الإنجليزي فيليب إف . ويرينج (Phillip F. Wareing) من ويلز، حيث درسوا المركبات التي تسبب كمون النباتات الخشبية، وبصفة خاصة أحد نبات القيقب (Acer pseudoplatanus) ؛ وسموا المركب الأكثر نشاطاً دورمين (Dormin) . قاد المجموعة الأخرى إف . إم . فان ستيفينينك (F.M. Van Steveninick) أولاً في نيوزيلنده ثم في إنجلترا، حيث درسوا المركب (أو المركبات) الذي يعجل بتساقط الأزهار والثمار في نبات الترمس الأصفر (Lupinus luteus) . وسموه لوبين (Lupin) ، ونظراً لأنه تم في عام ١٩٦٤م اثبات أن مركب الدورمين واللوبين (Lupin) مشابهان لمركب الأبسيسين 11 ، قرر مكتشفو هذه المركبات تسمية هذا المركب بإسم حمض الأبسيسيك (ABA) . ومن الطبيعي أن ينشأ إختلاف حول مصطلح " الدورمين والأبسيسيك 11 " ؛ لذا فإن الباحثين في جماعتي Addicott's و Wareing's وشركة شل ، اجتمعوا في المؤتمر العالمي السادس للمواد المنظمة لنمو النبات ، الذي عقد في أوتاوا (Ottawa) في صيف عام ١٩٦٧م واقترحوا له تسمية قياسية كما يلي :

" نحن نقترح الآن مصطلح حمض الأبسيسيك Abscisic acid حلاً وسطاً معقولاً ومفيداً ... " ونقترح على الباحثين أن يميزوا بين حمض الأبسيسيك من النوع الراسيمي (Racemic abscisic acid) وتسميته بـ (RS)-abscisic acid وما يماثله من حمض الأبسيسيك المتكون طبيعياً بتسميته

(S)-abscsic acid ، وذلك عندما يكون ضرورياً الاهتمام بالكيمياء التركيبية لهما (شكل ٣-١٦). واقترحوا اختصاراً لكلمة حمض الأبسيسيك مصطلح "ABA". وبناء عليه فإن جميع الإشارات التي تدل على الـ ABA في هذا الكتاب تعود بصورة خاصة إلى الـ (S)-ABA ما عدا بعض الحالات التي سوف يشار إليها في مكانها .

أوضحت الأبحاث وجود الـ ABA بصورة أساسية في أوراق النباتات الخشبية مثل : نبات القيقب ونبات البتولا (الثامول) في ثمار القطن ، بالاضافة إلى الكثير من النباتات البذرية الأخرى . كما أشارت الأبحاث إلى أن هذا المنظم يوجد في جميع نباتات مغطاة (كاسيات) البذور وعاريات البذور التي دُرست، ويوجد أيضاً يوجد في السرخسيات والحزازيات وفي بعض الطحالب الخضراء وبعض الفطريات، ولا يوجد في البكتيريا .

(٣-٢-٢) بناء حمض الأبسيسيك وأيضه

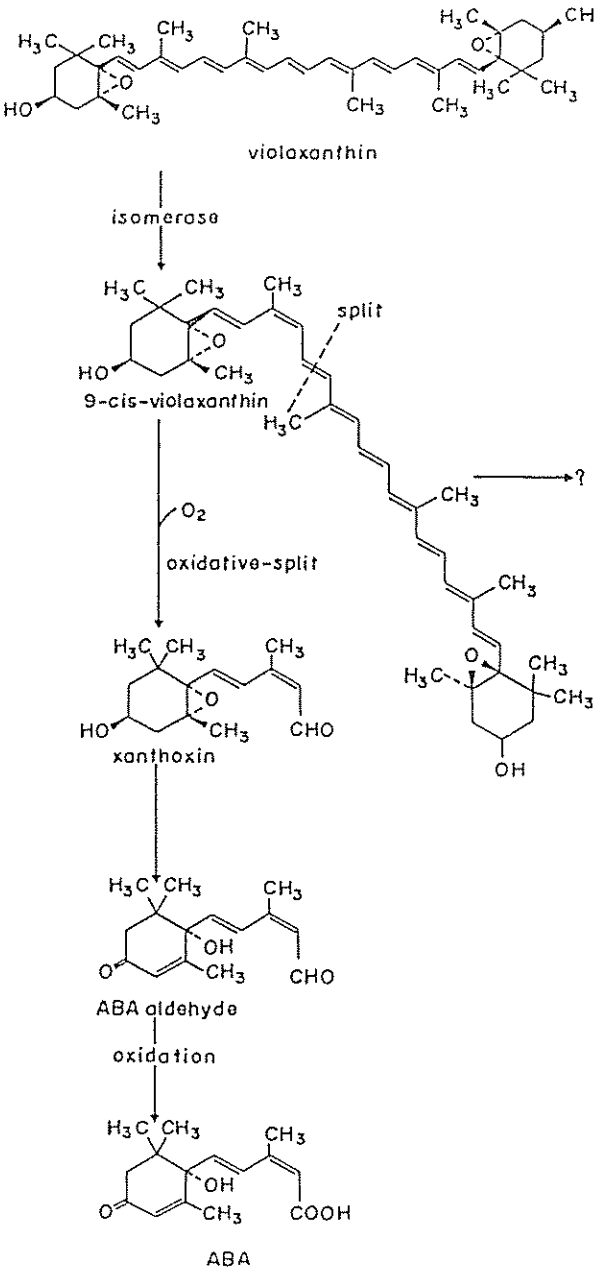
يعتبر حمض الأبسيسيك (ABA) من مركبات السيسكويتربين (Sesquiterpene) ، ويحتوي على خمسة عشر ذرة كربون، ويتميز بحلقة سداسية التكوين ومركز غير متناظر وست من ذرات الكربون الاستبدالي غير المشبع . يتم بناؤه جزئياً في البلاستيدات الخضراء وبعض البلاستيدات الاخرى بواسطة مسار حمض الميفالونيك (Mevalonic Acid Pathwy) ، وهكذا نجد أن التفاعلات المبكرة في بناء حمض الأبسيسيك (ABA) مماثلة لتفاعلات بناء الايزوبرينويدات (Isoprenoids) مثل الجبريللينيات والستيرولات والكاروتينات .

يحدث البناء الحيوي لمركبات حمض الأبسيسيك (ABA) في معظم (أو ربما في كل) النباتات بشكل غير مباشر بواسطة تكسير (Degradation) كاروتينويدات معينة (٤٠ ذرة كربون) موجودة في البلاستيدات.

تم التعرف على هذه العملية مؤخراً عن طريق عمل مجموعتين بحثيتين نشطتين في هذا المجال ، قاد احداهما الباحث أ.د. زيفارت (A.D. Zeevaart)

بجامعة ولاية ميتشيجان ، وقاد الأخرى دانيال سي والتون (Daniel C. Walton) بجامعة ولاية نيويورك في سيراكوس . سيندهو ومساعدوه (Sindhu et. al.) ١٩٩٠م . تحتوي البلاستيدات الخضراء في الأوراق على الكارويتنيويدات التي ينتج منها حمض الأبسيسيك (ABA) ، بينما توجد في الجذور والثمار وأجنة البذور وبعض أجزاء النبات الأخرى المعنية الكاروتينويدات الضرورية في البلاستيدات الملونة (Chromoplastids) أو البلاستيدات عديمة اللون (Leucoplastids) أو البلاستيدات الأولية (Proplastids) .

لقد أمكن التعرف فقط على بعض من التفاعلات التي تنتج حمض الأبسيسيك (ABA) من الكاروتينويدات ويوضح الشكل (٣-١٥) مسار البناء المفترض . ومن المحتمل أن تحدث جميع التفاعلات التي تعطى زانثوزين (Xanthoxin) في البلاستيدات، بينما يبدو أن الخطوات اللاحقة تحدث في مكان ما في السيتوبلازم .



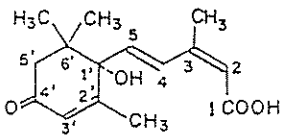
(الشكل ٣-١٥):

يوضح التفاعلات المفترضة لبناء حمض الأبسيسيك (ABA) من الكاروتينويد فيولازانثين (Carotenoid violaxanthin). كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

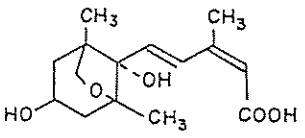
من المحتمل أن يتحول الكاروتينويد فيولازانثين (Violaxanthin) -ذو الهيئة ترانس (Trans) عند جميع الروابط المزدوجة بواسطة أنزيم غير معروف- إلى ٩-سيس-فيولازانثين (9-Cis-Violaxanthin)، الذي له نفس الهيئة سيس (Cis) مثل حمض الأبسيسيك (ABA) عند ذرتي الكربون رقم (٣) و (٤) الشكل (٣-١٦) ، ثم يتأكسد المركب ٩-سيس- فيولاز انثين بطريقة ما بواسطة الأوكسجين ، وينقسم ليتحرر إلى مركب أو مركبات غير معروفة (تحتوي في مجموعها على ٢٥ ذرة كربون) ومركب زانثوزين (Xanthoxin) ، الذي يعتبر أيبواكسيد (Epoxide) يحتوي على ١٥ ذرة كربون ويشبه تركيبه تركيب حمض الأبسيسيك (ABA) . ويتحول الزانثوزين إلى الدهيد حمض الأبسيسيك بفتح حلقة الايبواكسيد (Epoxide) وبواسطة الأكسدة (باستعمال $NADP^+$ أو NAD^+) لحلقة مجموعة الهيدروكسيل إلى مجموعة كيتو (C = O) . وأخيراً تتأكسد مجموعة الألدهيد الموجودة بالسلسلة الجانبية لمركب ألدهيد حمض الأبسيسيك (ABA) إلى مجموعة كربوكسيلية لحمض الأبسيسيك (ABA). من الملفت للانتباه ، أن هذا التأكسد الأخير غالباً ما يتطلب أنزيماً مساعداً يحتوي على عنصر الموليبدنيم (molybdenum) ، وهو ما يعطي أهمية أخرى لعنصر الموليبدنيم في النباتات .

(٣-٢-٣) حمض الأبسيسيك الحر والمقيد

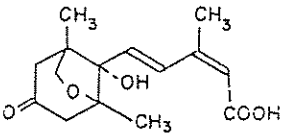
يحدث نشاط حمض الأبسيسك (ABA) بطريقتين؛ في الطريقة الأولى يتحد الجلوكوز بمجموعة الكربوكسيل لتكوين مركب ABA- جلوكوز-إستر (ABA-Glucose-ester) شكل (٣-١٦) . ويبدو أن وجود هذا الإستر مقتصر على الفجوة العصارية ، مع ملاحظة أن عملية عدم النشاط الذي ينتج من اتحاد الجلوكوز ، يحدث أيضاً مع منظمات النمو الأخرى مثل: أندول حمض الخل (IAA) والجبريللينيات والسيتوكاينينات . أما عملية عدم النشاط الثانية فتتمثل في حدوث الأكسدة لتكوين حمض الفاسيك (Phaseic Acid) وحمض ثنائي هيدرو الفاسيك (Dihydro Phaseic Acid) (شكل ٣-١٦) .



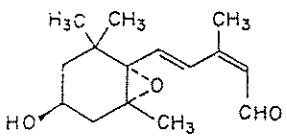
(+) abscisic acid
mol.wt. = 264.3 g/mol



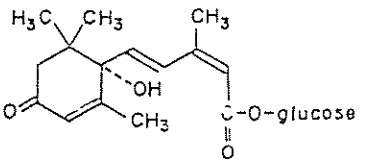
4'-dihydrophaseic acid



phaseic acid



xanthoxin (2-cic form)



glucose ester of ABA

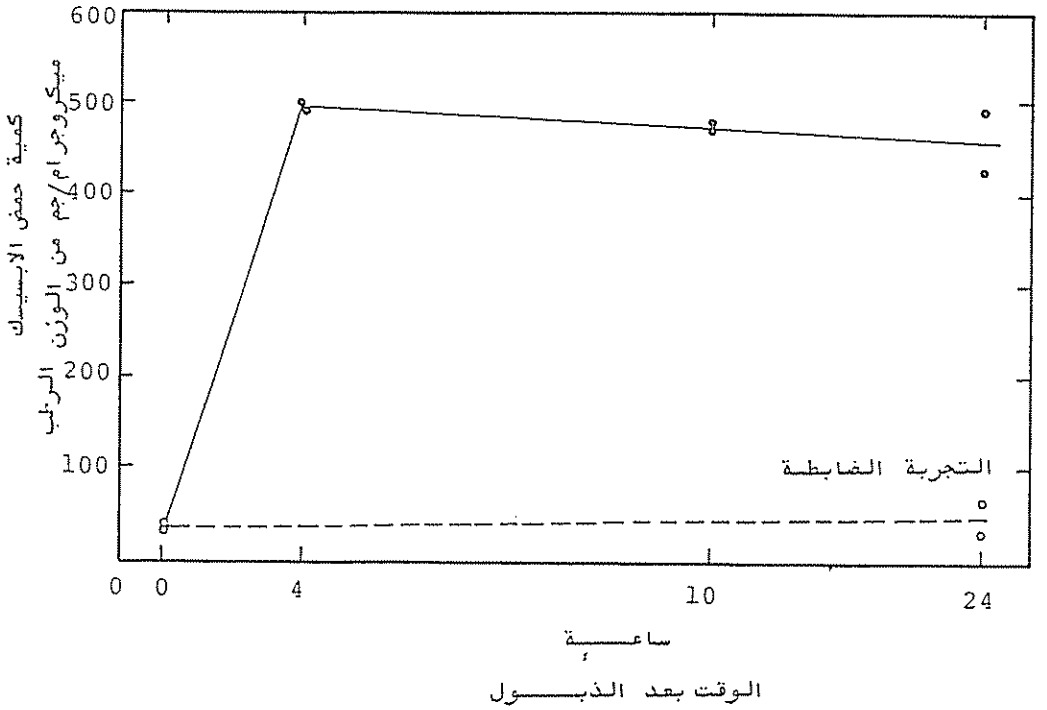
(الشكل ٣-١٦) :

يوضح الشكل التركيبي لحمض الأبسيسيك (ABA) وبعض المركبات الأخرى ذات العلاقة ، حيث يلاحظ أن حمض الابسيسيك (ABA) (في الجزء العلوي على الشمال) به ذرة كربون واحدة غير متماثلة (Asymmetiric) (ذرة الكربون رقم 1 في الحلقة) ، يعتبر الشكل المبني بواسطةالنباتات يميني الدوران (+) (Dextrorotatory)؛ وتعطي أشكال المركبات الأخرى المشابهة دوران يساري (-) (Sinister) لذرات الكربون غير المتماثلة ، يعتبر حمض الأبسيسيك التجاري خليطاً من الشكلين (اليميني واليساري) وهما نشيطان حيوياً . كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م.

من المظاهر المهمة الملاحظة في أيض الـ ABA ، الزيادة الكبيرة والسريعة في المستويات الداخلية عندما تعرض أوراق النباتات البرية الزهرية لأي من الحالات المتنوعة التي تستحث الجهد التي تشمل نقص الأملاح المعدنية والانغمار بالماء، والتلف الميكانيكي والجفاف (شكل ٣-١٧) . تبدأ الزيادة في مستوى الـ ABA الحر بعد دقائق من بداية الذبول ، وربما تصبح عشر مرات أو أكثر من التركيز الموجود عادة في الأوراق غير الذابلة . وتنخفض مستويات الـ ABA العالية بسرعة عند ري النباتات الواقعة تحت جهد مائي (شكل ٣-١٨) ، ويزداد كل من حمض الفاسيك (Phaseic Acid) والداهيدروفاسيك (4-Dihydro Phaseic acid) في أوراق النباتات التي تحت الجهد المائي .

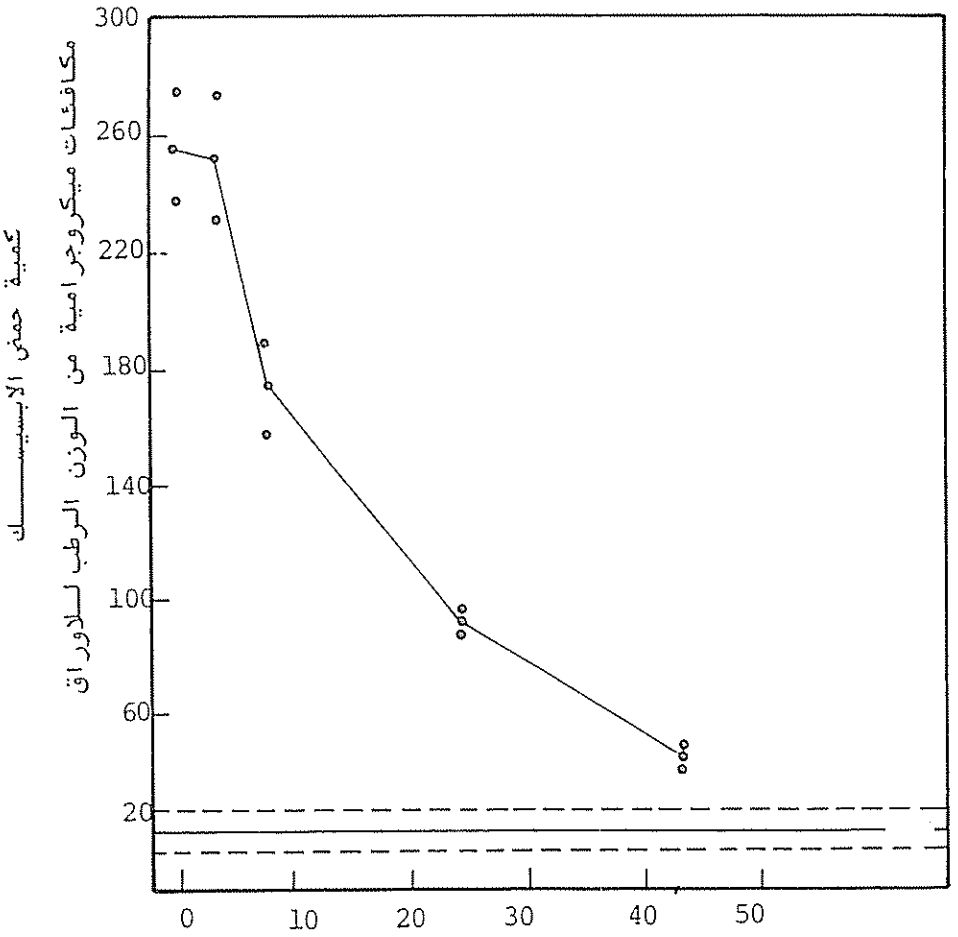
(٣-٢-٤) نقل حمض الأبسيسيك

يحدث نقل حمض الأبسيسيك (ABA) بسهولة في نسيج الخشب، واللحاء، وأيضاً في الخلايا البرنشيمية خارج الحزم الوعائية . ولا توجد، عادة ، قطبية (Polarity) في الخلايا البرنشيمية (على النقيض من حالة الأوكسينات) وبالتالي فحركة انتقال مركبات حمض الأبسيسيك (ABA) داخل النباتات مشابهة لمركبات الجبريللينيات .



(الشكل ٣-١٧) :

يوضح الزيادة في محتوى الـ ABA في أوراق الفاصوليا الذابلة بالمقارنة بالتجربة الضابطة الخط ..... . عن هاريسون و والتون (Harrison and Walton) ١٩٧٥م . كما اورده مور (Moore) ١٩٧٩م .



(الشكل ٣-١٨) :

يوضح الانخفاض في محتوى الـ ABA في بعض أنواع نباتات الصنوبر عند بداية تفرعها ، وذلك عند تخلصها من الذبول (فقد ٤٤٪ من الماء). يتضح من الشكل أيضاً معدل محتوى حمض الأبسيسيك في النباتات غير الذابلة (جـ) عن رايت وهيرون (Wright and Hiron) ١٩٧٢م . كما أورده مور (Moore) ١٩٧٩م .

(٣-٢-٥) تنظيم عمل الثغور بحمض الأبسيسيك

اتضح في أواخر الستينات من القرن العشرين أن الـ ABA يؤدي دوراً رئيساً في تنظيم غلق الثغور ، مما يؤدي إلى الحفاظ على عملية نقص الماء. وبرزت الدلائل التي أدت إلى ذلك من رش حمض الأبسيسيك (ABA) الخارجي بتراكيز منخفضة جداً على النباتات ، حيث أدت هذه المعاملة إلى قلة النتح . وعرف بعد ذلك أن قلة النتح تعزى إلى غلق الثغور ؛ مما أدى إلى احتمال اشتراك حمض الابسيسيك (ABA) الداخلي في تنظيم عمل الثغور وتأثيره في علاقة الماء بالنبات .

عرف لأول مرة ، أن لحمض الابسيسيك دوراً باعتباره هرموناً إجهادياً عام ١٩٦٩م ، وقد توصل إلى ذلك كل من رايت و هيرون بكلية واي في جامعة لندن ، (Wright and Hiron) حيث وجد أن محتوى الأبسيسيك ABA في أوراق القمح ارتفع ارتفاعاً ملموساً خلال نصف الساعة الأولى من الذبول . ولقد أوضحت كثير من الدراسات بعد ذلك، أن اضافة حمض الابسيسيك ABA خارجياً ، يسبب غلق الثغور في كثير من الأنواع النباتية، وأن الثغور تبقى مغلقة في الضوء أو الظلام لعدة أيام .

يرتفع محتوى حمض الأبسيسيك ABA في أوراق نباتات ذوات الفلقة الواحدة وذوات الفلقتين ارتفاعاً كبيراً عندما تتعرض الأوراق إلى الإجهاد المائي؛ وذلك عندما تفصل الأوراق من الجذور، أو عندما تترك سليمة . ولقد أصبح من الممكن الآن ، قياس تركيز حمض الأبسيسيك (ABA) في خلية حارسة مفردة باستعمال خلايا منفصلة وطريقة التقدير المناعي المرتبط بالأنزيم.

يسبب الاجهاد المائي زيادة في محتوى حمض الأبسيسيك (ABA) بمقدار يصل -على الأقل-إلى ٢٠ ضعفاً ،وربما يصل إلى ٨ فيمتوجرامات (Femtograms) لكل خلية (١ فيمتوجرام =١٠$^{-١٥}$ جم) (1 Fg equals 10^{-15}g). تكوّن الجذور المجهدة مائياً أيضاً مزيداً من حمض الأبسيسيك (ABA) الذي ينقل بدوره عبر نسيج الخشب إلى الأوراق، حيث يؤدي إلى غلق الثغور. ويوجد الآن

دليل على أن هذه الإمدادات الجذرية لمركب حمض الأبسيسيك (ABA) تأتي من قمم جذور سطحية أو قليلة العمق مجهدة مائياً ، معطية اشارات للأوراق بأن ماء التربة أصبح نافذاً .

تغلق الثغور استجابة لحمض الأبسيسيك (ABA) الوارد من الاوراق أو من الجذور ؛ وبهذا تحمى النبات من الجفاف . وبالطبع ، تتوقف عملية البناء الضوئي تقريباً ، ويصبح نمو البراعم والأفرع الخضرية محدداً (فقد الماء أقل كثيراً) ، لكن يمكن أن يستمر نمو الجذور العميقة حتى تصبح جافة هي الأخرى .

يؤدي حمض الأبسيسك (ABA) إلى غلق الثغور بإعاقة ضخ البروتون (Proton) المعتمد على الطاقة من مركب (ATP) في الغشاء البلازمي للخلايا الحارسة . ينقل هذا الضخ، في العادة البروتونات خارج الخلايا الحارسة ، مؤدياً إلى تدفق وتراكم سريع لأيون البوتاسيوم (K^+) ، وبالتالي يحدث تدفق للماء إلى الخلايا الحارسة مما يؤدي إلى فتح الثغر . بالإضافة إلى ذلك ، فإن حمض الأبسيسيك (ABA) -الذي يعمل في الفراغات البينية على السطح الخارجي لأغشية بلازما الخلايا الحارسة- يقلل من تدفق أيون البوتاسيوم (K^+) مما يؤدي إلى تسرب الماء و (K^+) إلى الخارج ، وبالتالي يقل امتلاء الخلايا الحارسة ويغلق الثغـــــر .

تم بحذر تقصي حقيقة كيفية حدوث إنتاج حمض الأبسيسيك (ABA) في الأوراق المجهدة مائياً ، حيث اتضح أن الاشارة الأولية هي فقد في ضغط الامتلاء (Turgor pressure) وليس جهداً أسموزياً سالباً .ربما يسبب فقد الامتلاء إشارة غير معروفة من الغشاء البلازمي لتنشيط مورثات نووية معينة تؤدي إلى استحثاث بناء حمض الابسيسيك (ABA) ، حيث أشار كثير من الأبحاث إلى أن الغشاء البلازمي هو الذي يستجيب للنقص في ضغط الامتلاء ، ويتم ذلك بانتقال أيونات الكالسيوم (Ca^{++}) الى داخل الخلية بمعدل متزايد .

أشير حديثاً ، إلى أن أيونات الكالسيوم Ca^{++} والفوسفو أنوزيتولات (Phosphoinositols) تعمل في سلسلة تحويل الاشارة ، الشكل (٢-١١) وذلك

لتنشيط المورثات المطلوبة لبناء حمض الأبسيسيك (ABA) . وزيادة على ذلك ، يبدو أيضاً أن أيونات الكالسيوم Ca^{++} والفوسفو انوزيتولات مسؤولة عن فعل حمض الأبسيسيك (ABA) عندما يحدث غلق الثغور بسرعة ، لكن في هذه الحالة لا يحدث تنشيط للمورثات .

أوضحت أبحاث حديثة، استخدمت فيها طفرات ليست قادرة على تكوين كمية كافية من حمض الأبسيسيك ABA ، أن مورثات وأنزيمات متعددة ضرورية لبناء حمض الأبسيسيك (ABA) ،ومنها إيقاف عملية بناء حمض الأبسيسيك (ABA) في الشعير المطفر لعدم مقدرته على تحويل الدهيد حمض الأبسيسيك (ABA) إلى حمض الأبسيسيك (ABA) (الشكل ٣-١٥) .

يتوقف تحول الكاروتينويد (Caroteniod) إلى مركب وسطي يحتوي على (١٥) ذرة كربون (ربما زانثوزين) (Xanthoxin) في طفرة واحدة لنبات الطماطم (notalilis, or not) ، وفي طفرتين أخريين من الطماطم (Flacca, or flc and sitiens, or sit) وطفرة دروبي (droopy) في البطاطس حيث لا تستطيع هذه الطفرات تحويل الدهيد حمض الأبسيسيك (ABA) إلي حمض الأبسيسيك (ABA) . ويتوقف البناء الحيوي للكاروتينويد في ثلاث طفرات لنبات الذرة التي بها عجز في تكوين حمض الأبسيسيك (ABA) ، وهذه هي طفرة ألبينوز (Albinose) التي تنقصها الحماية ضد الأكسدة الضوئية للكلوروفيل، وطفرة البسلة الذابلة ويلتي Wilty (Wil) وطفرة الأرابيدوبسيس (Arabidopsis) (aba) وكل واحدة منها ذات مستوى منخفض من حمض الأبسيسيك (ABA) ، لكن تأثيرها في مراحل بناء حمض الأبسيسيك (ABA) لم يتم اكتشافه بعد . وتذبل طفرات الطماطم الثلاثة ، وطفرة دروبي للبطاطس عندما تتعرض إلى إجهاد مائي ضعيف، ويعود ذلك إلى عدم وجود كميات كافية من حمض الأبسيسيك (ABA) لجعل الثغور تغلق . وفي الحقيقة ، تبقى طفرة دروبي ذابلة جزئياً في النهار والليل ، ولكن عند رش أوراق النباتات المطفرة بمركب حمض الأبسيسيك (ABA) فإن ذلك يوقف ذبولها .

(٣-٢-٦) تأثير حمض الأبسيسيك في الإجهادات

حينما تذبل أوراق النبات، يزداد محتوى حمض الأبسيسيك فيها فجأة وقد تصل هذه الزيادة إلى ٤٠ مرة بالمقارنة ببعض منظمات النمو الأخرى .

وسنتعرض في هذا الفصل لوصف العوامل التي تؤدي إلى إحداث هذه الاستجابة (التغيرات) .

في العقود الماضية، عرف تأثير نقص الماء في معدل النتح في الأوراق النباتية ؛ فعند قياس معدل فقد الماء في عملية النتح ، وقياسات معدل البناء الضوئي ومعدل النمو ، وجد أن هذه المعايير الثلاثة تنخفض بانخفاض المحتوى المائي في النبات . وقد عرف حديثاً تدخل حمض الأبسيسيك في تنظيم العمليات السابقة واعتبر ذلك حدثاً جديداً. ولاحظ الكثير من العلماء أن حمض الأبسيسيك يخفض معدل النتح في الأوراق ، وأشاروا إلى الكيفية التي تتم بها حماية الأوراق من فقد قدر كبير من الماء يؤدي إلى ذبولها . ذلك أن حمض الأبسيسيك يتسبب في قفل الثغور وهي الممر الذي يسلكه الماء إلى خارج النبات، وبذلك اعتبر المركب الأساس المسبب لنقص معدل العمليات الثلاث ؛ ففي تجارب أجراها رايت (Wright) ١٩٦٩م لاحظ أن سوق نباتات القمح المعرضة للإجهاد المائي يزداد فيها محتوى المركبات المثبطة للنمو التي عرفت فيما بعد بأنها هي حمض الأبسيسيك .

أدى الإجهاد الناتج من ارتفاع درجة الحرارة، ونقص محتوى الماء في نباتات الفول والطماطم والقمح، إلى زيادة محتوى هذه النباتات من حمض الأبسيسيك ، وكان الذبول الناتج عن الجفاف ذا تأثير جيد في زيادة محتوى الحمض .

لوحظ أن بادرات نبات الارز (Oryza sativa) (هذا النوع ينمو عادة برمته مغموراً في الماء) لم تتأثر عندما عوملت بزيادة الماء ، ولكن عندما حجبت التهوية عن الجذور بتغطية سطح الماء بطبقة من سائل البارافين، وجد أن هذه البادرات وبادرات نباتات أخرى (القمح والطماطم والفول) زاد فيها محتوى حمض الأبسيسيك، كما زادت مقاومة أوراقها للنتح ؛ مما يدل على أن الثغور

كانت مقفلة ويبدو أن حجب التهوية عن التربة يؤدي دوراً مهماً في تنظيم مقاومة الأوراق للنتح، وكذلك في زيادة محتواها من حمض الأبسيسيك ؛ سواء كان هذا التحكم قد نشأ من التأثير في نفاذية الجذور وبالتالي أثر في إمداد الماء للأوراق ، أو بواسطة بعض المركبات الكيميائية المحررة من الجذور والمحمولة إلى الأوراق عن طريق تيار العصارة ، ولا يزال هذا الموضوع قيد الدراسة. وقد عزا العالم أوبرتين ومساعدوه (Aubertin, et. al.) ١٩٦٦م ذلك إلى تكون كحول الإيثانول بسرعة في جذور النباتات التي حصل لها فجأة زيادة في المحتوى المائي، ولكن هيرون ورايت (Hiron & Wright) ١٩٧٣، اعتبرا أن التأثير في نفاذية الجذور تفسيرٌ أكثر قبولاً ؛ لأنه من الصعب إهمال تأثير المركبات الكيميائية المتنقلة من الجذور إلى الأوراق خلال عمليات النقل .

عندما أخضع بادرات نبات الفول للذبول بإمرار تيار من الهواء الساخن عليها ثم سمح لها بالشفاء من الذبول ، ومع إجراء هذه التجربة يومياً لمدة سبعة أيام ، لوحظ أن كمية حمض الأبسيسيك لم ترجع أبداً لمستواها الأصلي بعد كل معاملة، ولكن في المعاملة الأخيرة (بعد اليوم السابع) وجد أن محتوى الحامض ارتفع من ٣٠ إلى ٧٠ ميكروجراماً لكل جرام من وزن النبات ($\mu g\ Kg^{-1}$) كما لوحظ أن الذبول يقل بعد كل حالة شفاء؛ مما يدل على أن البادرات تكيفت للاجهاد الساخن هيرون ورايت (Hiron and Wright) ١٩٧٣م. وقد وجد بيردسل وكوهين (Beardsell and Cohen) ١٩٧٥م أن النقص في تركيز حمض الأبسيسيك يبطؤ تدريجياً بعد الساعتين الأوليين من غمر نباتات الذرة الذابلة في الماء ، وأن هذه النباتات تحتاج إلى ثلاثة أيام لكي ترجع إلى وضعها الطبيعي.

قاس فيشر (Fisher) ١٩٧١م ، انفتاح الثغور بطريقة مباشرة وغير مباشرة وذلك بقياس نفاذية الورقة بواسطة بورومیتر، فوجد أن الثغور في كلتا الحالتين تنفتح ببطء بعد حصول حالة الامتلاء بعد المعاملة بتأثير بالإجهاد المائي، وباستمرار الإجهادات المائية الشديدة، لم يسجل أي تأثير دائم في سلامة الثغور وأجريت تجارب على أنواع من النباتات الصحراوية التي تموت إذا جفت فجأة خلال نموها ، ولكنها تكون قادرة على التكيف مع الجفاف الشديد إذا جففت تدريجياً ؛ فعند إضافة حمض الأبسيسيك لمثل هذه النباتات -خلال نموها-

ساعدها ذلك ليس على مقاومة الجفاف الفجائي فحسب، ويلسون Wilson ١٩٧٦م ولكن أيضاً في زيادة المقاومة ضد البرودة (ريفكن ورتشموند Ritfkin & Richmond ١٩٧٦م). وحتى وقتنا الحاضر لا يعرف إلى ماذا يعزى ذلك التأثير ، هل إلى انغلاق الثغور المبكر المحكم أو إلى تأثيرات أخرى جانبية مثل ثبات البروتوبلازم.

وهناك آراء كثيرة تقول إن حمض الأبسيسيك له تأثير مباشر وثابت في البروتوبلازم ، وذلك من خلال التجارب العديدة التي أجريت على بادرات نبات الشوفان ؛ فعند معاملة قطاعات من الفلقات بتركيزات مختلفة من الأوكسين (أندول حمض الخل) ، وجد أن النمو يثبط في التراكيز العالية (أكثر من ملليجرام واحد في اللتر mg/L^{-1} 1.0) ، وفي المعاملة بتراكيز أعلى من ٥٠ ملجم في اللتر(mg/L^{-1} 50) ، يتغير لون هذه القطاعات وتجف، علاوة على أنه في وجود تركيز ٢ ملجم في اللتر من حمض الأبسيسيك ($2\ mg \pm ABA.L^{-1}$)مع تركيز ١٠٠ ملجم في اللتر أندول حمض الخل ($100\ mg\ IAAL^{-1}$) تبقى القطاعات في حالة جيدة . وتنمو بنفس معدل نمو القطاعات غير المعاملة . وإلى الوقت الحاضر لا يعرف التأثير الخاص المستمر لحمض الأبسيسيك ضد المركبات السامة الأخرى، أو ضد التأثيرات الهادمة للبروتوبلازم . بيليج وأسبينال (Paleg and Aspinall) ١٩٨١م .

من المتوقع أن تعكس النباتات بيئتها في فسلجة الثغور وتنظيم محتوى حمض الأبسيسيك ؛ فالنباتات المائية لا تحتوي على الثغور أو تحتوي على عدد قليل منها على السطح المغمور في الماء من الورقة . وغلق هذه الثغور قد يكون له تأثير في فقد الماء، ويعود السبب إلى رقة طبقة الكيوتين . ومعروف أن محتوى حمض الابسيسيك في النباتات المائية منخفض، وفي حالة الذبول يزداد هذا المحتوى زيادة طفيفة . وعلى النقيض من ذلك في البيئة الصحراوية، فتتابع النباتات يعتمد على استعمال الماء بدرجة كبيرة . وقد ناقش لوفيس وكريدمان (Loveys & Kriedemann) ١٩٧٤م ، فوائد الشفاء السريع من الجفاف في النباتات الصحراوية ومساوىء تراكم حمض الأبسيسيك ؛ ففي بعض النباتات الصحراوية، في جنوبي استراليا، وجد أن حمض الأبسيسيك كان بنفس

المعدل الموجود به في نباتات البيئة الوسطية ، وخلال فترة اجهاد دامت أربع ساعات وفقد للماء (من ١٥ إلى ٣٠٪)، زاد معدل حمض الأبسيسيك من ٢-٦ أضعاف نسبته في النباتات الوسطية .

(٣-٢-٧) حمض الأبسيسيك بوصفه مدافعاً محتملاً ضد إجهاد البرودة والملوحة

تتوافر الآن دلائل مقنعة مفادها أن مستويات حمض الأبسيسيك (ABA) تزداد ليس عندما تكون النباتات مجهدة نتيجة إمداد غير كاف من الماء فحسب ، ولكن أيضاً بفعل التربة المالحة، وبفعل درجات الحرارة الباردة ، والصقيع ، وفي بعض الأنواع النباتية يزداد هذا المستوى حتى بفعل درجات الحرارة العالية . في معظم هذه الأمثلة (وربما في جميعها) ، يتمثل الإجهاد الحقيقي في نقص الماء في البروتوبلاست . لقد أشير سابقاً أن الاجهاد المائي المؤدي إلى فقد ضغط الامتلاء، يعمل على تنشيط المورث الذي يتحكم في بناء حمض الأبسيسيك (ABA) ، ويبدو أن الاجهادات الأخرى أيضاً تستحث بناء حمض الابسيسيك (ABA) بتأثيراتها في عملية النسخ (Transcription) . وفي كثير من الحالات ، يستطيع حمض الأبسيسيك المضاف خارجياً أن يختزل جزئياً تفاعل النبات لعامل الاجهاد . ومثال على ذلك ، يعمل حمض الأبسيسيك (ABA) على تصلب (Hardens) النباتات ضد التلف بالصقيع وزيادة الملوحة. جاي (Guy) ١٩٩٠م، سكرايفر ومونديي (Skriver and Mundy) ١٩٩٠م .

من الدراسات المهمة التي أجريت على الإجهاد الملحي ، تلك التي أجريت بجامعة بوردو (Purdue) لدراسة دور الملح (كلوريد الصوديوم) وحمض الابسيسيك (ABA) على خلايا نخاع نبات التبغ المزروع في بيئة مغذية ؛ وعلى النبات الكامل . هاسيجاوا ومساعدوه (Hasegawa et. al.) ١٩٨٧م.

يؤدي الاجهاد الملحي الى تكوين بروتينات جديدة عديدة ؛ خاصة بروتين وزنه الجزئي منخفض يسمى أوزموتين (Osmotin) يتجمع بوفرة ويشك في أنه يساعد في الوقاية من الإجهاد . يتكون مركب أوزموتين أيضاً في العديد من

الأنواع النباتية الاخرى عند تعرضها للإجهاد المائي . ويستحث كلّ من الإجهاد الملحي وحمض الأبسيسيك (ABA) في نبات التبغ تكوين الاوزموتين وذلك بتأثيرهما على النسخ .

لقد اتضح أن وجود الملح مطلوب للحفاظ على بناء الأوزموتين ، لكن عندما يضاف حمض الأبسيسيك (ABA) خارجياً (Exogenous) ويختفي الملح ، تكون المستويات العالية من الأوزموتين انتقالية . ولمزيد من المعرفة ، ينبغي علينا أن نعرف كيف يستطيع حمض الأبسيسيك (ABA) ومركب الأوزموتين حماية الخلايا من الاجهاد الملحي ، وإذا كانت حقاً تلك البروتينات واقية بصورة حقيقية ، هذا ما سوف توضحه الأبحاث الجارية .

(٣-٢-٨) كمون البذور وتأثير حمض الأبسيسيك في نمو الجنين

لا ينبت كثير من بذور نباتات عديدة من كاسيات البذور وعاريات البذور بعد النضج ، حتى إذا كانت تحت ظروف الرطوبة ودرجة الحرارة وكمية الأوكسجين الملائمة للنمو . وينتج كمون البذور من ظروف معينة تتوافر داخل البذرة ، وعرفت عوامل كثيرة تسبب الكمون منها ما يلي :-

١- عدم نفاذية غلاف البذرة للماء والغازات .
٢- عدم النضج التام للأجنة .
٣- الاحتياج إلى " فترة بعد النضج (After ripening) " للخزن في الظروف الجافة .
٤- المقاومة الميكانيكية لأغلفة البذرة .
٥- وجود المثبطات سواء في أغلفة البذرة ، أو في التراكيب المساعدة الجافة، أو في حالة البذور المحتوية في داخل الثمرة اللحمية في الانسجة المحيطة بالبذور .
٦- الحاجة الخاصة إلى الضوء أو عدمه .
٧- الحاجة إلى درجات الحرارة المنخفضة في الظروف المائية .

أجريت دراسة مكثفة على نمو الأجنة بعد التلقيح بازالة الأجنة ناقصة النمو وتنميتها في بيئة مغذية باستخدام تقنية زراعة الانسجة . ودُرست

التأثيرات الوراثية وتأثيرات منظمات النمو في تطور نمو الجنين في كثير من الأنواع النباتية ، ووجد أن تطور نمو الجنين ينقسم إلى ثلاث مراحل رئيسة :

الانقسام الفتيلي (Mitosis) والتميز الخلوي (Cell differentation)، وتمدد الخلية، وتجمع الغذاء المخزون من بروتينات ودهون ونشاء ... الخ ؛ ومرحلة اكتمال النمو (Maturation) التي تجف خلالها البذور وتمر بمرحلة السكون (الراحة) أو الكمون .

إذا أزيلت عدة أجنة من النباتات الأم، وهي في مرحلة متوسطة خلال نموها، وزرعت في المختبر باستخدام بيئات زراعة الأنسجة ، فإنها تكون قادرة على الانبات والتكشف إلى بادرات . والسؤال المثير للدهشة هو: ما أسباب فشل انبات مثل تلك الأجنة في الثمار الرطبة على النبات الأم ، لتعطي بذوراً بها أجنة حية لها المقدرة على الانبات (To exhibit Vivipary) قبل أن تبدأ في الجفاف والنضج ؟ .استخدم حمض الأبسيسيك (ABA) لمعرفة أبعاد هذه المشكلة، ويعود ذلك بشكل رئيس لمقدرته على تثبيط الإنبات في كثير من البذور الناضجة . ولذلك، استخدمت ثلاث طرق لاختبار دور حمض الأبسيسيك (ABA): (١) قياس تأثير حمض الأبسيسيك (ABA) المضاف خارجياً في تكشف الأجنة المزروعة ونموها في بيئات مغذية ؛ (٢) تحديد المستويات الداخلية من حمض الأبسيسيك (ABA) في أوقات مختلفة اثناء التكشف و(٣) دراسة مستويات حمض الأبسيسيك (ABA) في بذور الذرة التي تعطي أجنة لها القدرة على الانبات (viviparous) ، وطافرات بناء حمض الأبسيسيك مثل الذرة وأرابيدوبسس (Arabidopsis) التي بها مستويات منخفضة من حمض الأبسيسيك (ABA) في جميع أجزاء النبات .

أشارت بعض الأبحاث إلى أن حمض الأبسيسيك (ABA) الداخلي (Endogenous) يعمل بشدة لبدء مسار اكتمال النمو العادي ولتثبيط الانبات المبكر للأجنة الحية ذات المقدرة على الانبات (vivipary) . علاوة على انه في العديد من الأنواع النباتية ، يستطيع حمض الأبسيسيك (ABA) المضاف خارجياً أن يسبب أو يعمل على تكوين مجموعات خاصة من بروتينات البذور المخزنة في الأجنة المزروعة في بيئات مغذية ، إما أن تفشل في بناء هذه البروتينات أو تكونها (البروتينات) بشكل بطيء . إن حدوث مثل هذا يدل على أن الزيادة

العادية في مستويات حمض الأبسيسيك (ABA) خلال المراحل المبكرة والمتوسطة لتكشف البذور، تتحكم في ترسيب البروتينات المخزونة ، وأن تنشيط عملية النسخ هو السبب الشائع لهذا التأثير من حمض الأبسيسيك (ABA) . ومن غير المعروف في الوقت الحاضر ما إذا كان تحكم حمض الأبسيسيك (ABA) هو السبب في ترسيب النشاء والدهون في الاجنة المتكشفة أم لا ، حيث إن ذلك يتطلب المزيد من الدراسة .

(٣-٢-٩) تأثير حمض الأبسيسيك في كمون البراعم والبذور

تتشمل الاستجابة الأكثر شيوعاً (ولكنها ليست الأكثر عمومية) لحمض الأبسيسيك في إعاقة نمو الخلايا .

لقد أوضحت النتائج الأولية للعالم ويرنج ومساعديه ، التي أدت الى اكتشاف الدورمين؛ أي (ABA) ، ان مستويات هذا المركب ازدادت ازدياداً كبيراً في الأوراق والبراعم عندما حدث كمون البراعم في الايام القصيرة نسبياً خاصة في أواخر فصل الصيف ، ووجد ويرنج ومساعدوه أيضاً أن الإضافة المباشرة لحمض الأبسيسيك (ABA) على البراعم غير كامنة يسبب لها الكمون . وتشير هذه النتائج إلى أن حمض الأبسيسيك (ABA) يعتبر منظم نمو يؤدي الى كمون البراعم ، ويبني في الأوراق المتكشفة وينتقل إلى البراعم ليستحث الكمون (Dormancy) . علاوة على أن تجارب أخرى على نباتات خشبية تعارض بشدة الدور المثبط لهذا المنظم .

ربما تتمثل النتيجة الأكثر إقناعاً في أن الإضافة المباشرة لحمض الابسيسيك (ABA) للبراعم يبطيء أو يوقف النمو لكنه لا يسبب تكشف حراشف (Scales) البرعم أو الخصائص الأخرى للبراعم الكامنة طبيعياً ؛ توضح النتائج الأخرى المستخدم فيها الكربون المشع C^{14} لحمض الأبسيسيك أن جزءاً بسيطاً من المادة المشعة يتحرك من الأوراق إلى البراعم عندما يبدأ الكمون. علاوة على أن معاملات النهار القصير تحفز الكمون في العديد من الأنواع النباتية ، ولا تسبب ارتفاعاً في مستويات حمض الأبسيسيك (ABA)

الموجودة في براعم كثير من النباتات .

خلال العقدين السابع والثامن من القرن العشرين ، أجريت دراسات عديدة تتعلق بالأهمية المحتملة لحمض الأبسيسيك (ABA) في إحداث كمون البذرة . ويعتبر حمض الأبسيسيك (ABA) المضاف خارجياً عاملاً فعالاً في تثبيط انبات البذور في كثير من الأنواع النباتية . علاوة على ذلك ، اشارت بعض الدراسات إلى أن مستويات حمض الأبسيسيك (ABA) تقل في البذور بأكملها عندما يكسر الكمون بفعل بعض المعاملات البيئية (على سبيل المثال، التعرض للضوء أو للحرارة الباردة وغيرها) ، لكن أظهرت دراسات أخرى، باستعمال أنواع أخرى من النباتات، عدم حدوث انخفاض حمض الأبسيسيك (ABA) . يُستخلص من هذه النتائج أن حمض الأبسيسيك (ABA) يسبب كمون البذور في بعض الأنواع النباتية ولا يفعل الشيء نفسه في أنواع أخرى . يبدو أن هذا معقول ؛ لأن هناك مركبات أخرى كثيرة تشارك في كمون البذور ، خاصة (فيما يتعلق بدور كسر الكمون) باستعمال مركبات الجبريللينيات. علاوة على انه يُشك فيما اذا كانت التحاليل للبذور بكاملها، بما في ذلك أنسجة التخزين ، تستطيع أن توفر المعلومات المهمة المطلوبة بخصوص التغيرات في مستويات حمض الأبسيسيك (ABA) في خلايا الجذير (Radicle) الذي ينمو ويعطي الانبات عند التغلب على مرحلة الكمون .

(٣-٢-١٠) الانفصال

عند قياس حمض الابسيسيك (ABA) بجهاز الفصل اللوني الغازي السائل (H.P.L.C.) في ثمار القطن (Gossypium hirsutum) وجد أن المستويات العالية للـ ABA تتسبب في العلاقة المباشرة باجهاض وانفصال الثمار الفتية ، وبشيخوخة الثمار الناضجة وتفتحها . ووجد أن الثمار الفتية التي تنفصل في وقت متأخر في موسم نضوج الثمار، تحتوي على كمية من الـ ABA تعادل ضعف الكمية في الثمار الفتية التي تنفصل في بداية الموسم .

مما لا شك فيه، أن دور حمض الأبسيسيك (ABA) في حدوث انفصال الأوراق والازهار والثمار مثير للجدل ؛ حيث تناول كثيرمن المقالات العلمية

توضيح النتائج المنشورة بطرق مختلفة ؛ فعلى سبيل المثال أوضح اديكوت (Addicott) ١٩٨٣م ، أهمية حمض الأبسيسيك (ABA) ودوره الداخلي (Endogenous) في إحداث الانفصال ، وبخاصة مقارنة بأهمية الإيثيلين. واستنتج ميلبورو (Milborrow) ١٩٨٤م ، أن حمض الأبسيسيك ABA الخارجي (Exogenous) يسبب الانفصال ، لكنه أقل من تأثير الإيثيلين الخارجي .

أشارت بعض الأبحاث حديثاً إلى حدوث تأثيرات للايثيلين ولحمض الأبسيسيك ABA في الانفصال، واستخلص أنه من المحتمل ألا يكون لحمض الأبسيسيك دور مباشر في إحداث الانفصال ، فضلاً ، عن أنه يعمل بطريقة غير مباشرة بإحداث شيخوخة (Senescence) للخلايا في العضو الذي يسقط ، والذي بدوره يحفز زيادة إنتاج الايثيلين . واستناداً لمقالة أوزبورن (Osborne) ١٩٨٩م ، فإن الإيثيلين -وليس حمض الأبسيسيك (ABA) - هوالعامل البادىء لعملية الانفصال الحقيقية بوضوح .

(٣-٢-١١) آلية عمل حمض الأبسيسيك

إن الأنسجة الكامنة أنسجة حية ، تتنفس وفي بعض الحالات، تنموببطء شديد ، إلا أن هذه الأنسجة الكامنة -أو الأعضاء- تكون متكاملة بصورة واضحة ، ولا تنمو عادة ، وفي الواقع توجد آلية معينة تقيد نموها .

تنص نظرية بونر وتوان (Bonner and Tuan) ١٩٦٤م ، " على وجود مادة وراثية في الخلية الكامنة هي الـ DNA تكبتُها (Repressed) كلياً أو جزئياً" . واستناداً إلى هذه النظرية (الفرضية) تثبط جميع عمليات نسخ DNA وانتاج الـ m RNA (لمرسال) وتكوين الأنزيمات والبروتينات التركيبية الضرورية للنمو والأيض .

يبدو أن لحمض الأبسيسيك ABA ثلاثة تأثيرات عامة في النسيج الهدف تتلخص فيما يلي :-

١) التأثير في الغشاء البلازمي في الجذور .
٢) تثبيط بناء البروتينات .

٣) تنشيط وتثبيط متخصص لمورثات معينة (تأثير في عملية النسخ).

إن التأثير على أغشية الجذور يجعل الشحنة فيها موجبة أكثر، وبالتالي يزيد من قابلية قمم الجذور المستأصلة إلى الالتصاق بأسطح الزجاج السالبة الشحنة . يحتمل أن يتعلق هذا التأثير بسرعة فقد أيون البوتاسيوم (K^+) من الخلايا الحارسة (الذي له علاقة بتثبيط أنزيم ATP ase الموجود في الغشاء البلازمي) وربما في مقدرة حمض الأبسيسيك (ABA) على التثبيط السريع للنمو المحفز بالأوكسين . ربما يساعد التداخل مع بناء البروتينات والأنزيمات الأخرى في توضيح التأثيرات طويلة المدى في النمو والتكشف ، متضمناً الدور المقترح في كمون البذور، وتثبيط نشاط أنزيمات التحلل المائي في بذور حبوب المحاصيل المحفزة بالجبريللين. علاوة على ذلك ، فإن مقدرة حمض الأبسيسيك (ABA) على التحكم المتخصص في عملية النسخ لمورثات معينة بالاعتماد على نوع الخلية، يظهر التحكم القوي في عمليات التكشف .

ستوضح أبحاث السنوات القليلة القادمة كيفية التحكم في عملية النسخ بواسطة حمض الأبسيسيك (ABA) ، ومنظمات النمو الأخرى ، والعوامل البيئية .

الفصل الثالث :

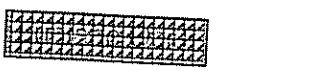
(٣-٣) المنظمات الحديثة المثبطة للنمو

يعتبر حمض الأبسيسيك (ABA) منظم نمو واسع الانتشار، وغالباً ما يعمل بمثابة مثبط بالإضافة إلى الإيثيلين ، لكن تم اكتشاف العديد من المركبات التي عادة ما تثبط النمو في الآونة الأخيرة . ووجد أن هناك تشابهات قليلة في التراكيب الكيميائية لهذه المركبات شكل (٣-١٩) ومن أهمها ما يلي :-

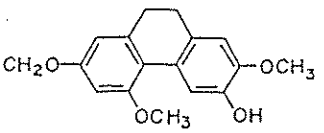
(٣-٣-١) حمض اللونيولاريك

يوجد حمض اللونيولاريك (Lunularic acid) (شكل -١٩) في

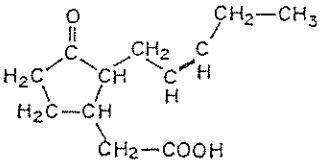
الحزازيات الكبدية (Liver worts) خاصة في البراعم (أزرة) (Gemmae) وهي نتوءات قطرها ١ ملم، تتكون في القمم البرعمية على السطح العلوي لثالوس النبات الأم .وتشير بعض الأبحاث الحديثة إلى أن حمض اللونيولاريك يمنع إنبات هذه البراعم (Gemmae) حتى تسقط من ثالوس النبات الأم حيث يغسل هذا الحمض إلى الخارج . علاوة على أن ، نمو الثالوس الكامل يبدو انه يضبط جزئياً بواسطة حمض اللونيولاريك استجابة لطول فترة النهار ، حيث يصبح تركيز المثبط قليلاً أثناء فترة النهار القصير وينمو الثالوس بسرعة ، بينما يحدث نقيض ذلك أثناء فترة النهار الطويل . إن حمض اللونيولاريك يوجد في العديد من الأنواع النباتية الدنيا (lower plants) لكنه لا يوجد في الطحالب (ولا في النباتات الوعائية حتى الآن) .



Lunlaric Acid



Batasin



Jasmonic Acid

الشكل (٣-١٩) :

يوضح التركيب الكيميائي لمركبات حمض اللونيولاريك باتازين ١ وحمض الجاسمين . كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م.

(٣-٣-٢) الباتازينات

توجد الباتازينات (Batasins) في نباتات اليام (Yam) (نوع من البطاطا الحلوة) (Discorea batatus) التي يبدو أنها تسبب الكمون للبصيلات (bulbils) (تراكيب خضرية تكاثرية) التي تنتج من انتفاخات البراعم الجانبية الهوائية . يوضح الشكل (٣-١٩) التركيب الكيميائي لمركب الباتازين ١ . ويتركز هذا الباتازين في قشرة الأبصال ، وهو غير موجود في اللب (Core) .

يؤدي التعرض الطويل لدرجات الحرارة الباردة، الذي يكسر الكمون ، إلى اختفاء الباتازينات ، بينما تزداد كمياتها أثناء التكشف الأولي للبصيلات الساكنة ، ومع ذلك ، لا يعرف ما اذا كانت الباتازينات تنتقل داخلياً أو تتجمع في خلايا البرعم الذي يؤدي فشله في النمو -حقيقة- لإحداث الكمون .

(٣-٣-٣) حمض الجاسمين

يوجد حمض الجاسمين (Jasmonic acid) والإيستر الميثيلي له ميثيل جاسمينيت (methyl Jasmenate) شكل (٣-١٩) في العديد من الأنواع النباتية وفي زيت الجاسمين . بارثير (Partheir) ١٩٩٠م . وجدت الجاسمينات في ١٥٠ عائلة و ٢٠٦ أنواع من النباتات (بما في ذلك الفطريات والحزازيات والسراخس)، وبالتالي فإنها ربما تكون موجودة في معظم النباتات . وتتكون هذه المركبات بواسطة البناء الحيوي من حمض اللينولينيك الحر (جدول ٣-١)، نتيجة لفعالية أنزيم ليبوأوكسجينيز (Lipoxygenase) . وتثبط هذه المركبات نمو بعض أجزاء معينة من النبات، وتستحث -بشدة- شيخوخة الأوراق ، ولا تزال هذه المهام بحاجة إلى إثبات ، لكن يبدو أن دورها في استحثاث الشيخوخة واضح لا جدال فيه .

الجدول (٣-١) :

يوضح العديد من الحموض الدهنية الشائعة الموجودة في النباتات . كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م.

اسم الحمض الدهني	عدد ذرات الكربون عدد الروابط المزدوجة	الشكل التركيبي	درجة الانصهار م°
Lauric ليوريك	١٢	$CH_3(CH_2)_{10}COOH$	٤٤
Myristic ميرستيك	١٤	$CH_3(CH_2)_{12}COOH$	٥٨
Palmitic باليتيك	١٦	$CH_3(CH_2)_{14}COOH$	٦٣
Stearic ستياريك	١٨	$CH_3(CH_2)_{16}COOH$	٧١٠٢
Oleic اوليك	١٨:١ عند م° ٩:١٠	$CH_3(CH_2)_7C(H) = C(H) - (CH_2)_7COOH$	١٦٠٣
Linoleic لينوليك	١٨:٢ عند م° ٩ر١٠ر١٢ر١٣	$CH_3(CH_2)_4C(H) = C(H) - CH_2 - C(H) = C(H) - (CH_2)_7 - COOH$ (13 12 10 9)	٥-
Linolenic لينولينيك	١٨:٣ عندم ٩ر١٠ر١٢ر١٣ر١٥ر١٦	$CH_3CH_2C(H)=C(H)-CH_2C(H)=C(H)-CH_2C(H)=C(H)-(CH_2)_7-COOH$	١١٠٣-

الفصل الرابـــع :

(٣-٤) دور منظمات النمو المثبطة في الشيخوخة والانفصال

تعرف عملية التدهور التي تصاحب التقدم في العمر (Aging) وتؤدي إلى موت العضو أو الكائن الحي بالشيخوخة . وبالرغم من أن المنشئات (الميرستيمات) لا تشيخ ، فإن جميع الخلايا المتميزة الناتجة من المنشىء ذات أعمار محدودة ، وبالتالي فإن الشيخوخة تحدث في جميع الخلايا غير الإنشائية ، لكن في أوقات متباينة . ويحتفظ العديد من الأنواع النباتية مستديمة الخضرة بأوراقها خضراء لعامين أو ثلاثة قبل أن تموت وتتساقط ، ما عدا أشجار الصنوبر ذي المخروط الشوكي (Pinus aristata) فتحتفظ بأوراقها الابرية لمدة قد تصل إلى ٣٠ عاماً .

من الشائع في الأشجار والشجيرات، أن الأوراق تموت كل عام ، لكن السيقان والمجموع الجذري تبقى حية لعدة أعوام ، بينما تموت الأجزاء التي فوق الأرض في الأعشاب والحشائش الحولية مثل البرسيم (Alfalfa) كل عام ، لكن الجزء العلوي (التاجي) (Crown) والجذور تبقى حية . أما في حالة الحوليات العشبية، فقد وجد أن شيخوخة الأوراق تتطور من الأوراق الأقدم إلى الأوراق الأحدث ، ثم يتبعها موت الساق والجذور والأزهار ، وتبقى البذور فقط على قيد الحيـــاة .

ما الذي يسبب الشيخوخة ؟ يجب الأخذ في الاعتبار أن الشيخوخة مبرمجة وراثياً في كل نوع، وفي كل عضو ونسيج نباتي بصورة مستقلة قائمة بذاتها ؛ فشيخوخة الأوراق مصحوبة بفقدان مبكر في محتوى الكلوروفيل و الحمض النووي (RNA) والبروتينات بما في ذلك العديد من الأنزيمات ؛ ذلك لأن هذه وغيرها من المكونات الخلوية، يتم بناؤها و تحللها بشكل ثابت ، وربما ينتج فقدها عن بطء عملية البناء ، أو من سرعة عملية التحلل، أو من كلاهما.

إن بطء عملية البناء متوقع عندما تحُول المواد الغذائية التي تصل ذلك

العضو في الظروف الطبيعية إلى مكان آخر ، مثال ذلك ، عندما يحدث تكوين الزهرة والثمرة . تفيد إحدى نظريات شيخوخة الأوراق ، بأن تكشف الزهرة والثمرة يُحدث تنافساً على المواد الغذائية ؛ حيث عرف أن التنافس بين الأعضاء الخضرية والتكاثرية على المواد الغذائية أساسي وضروري للنمو ، إذ لوحظ أن إزالة البراعم الزهرية يومياً ينتج عنه تأخير في شيخوخة الأوراق في نبات فول الصويا . كما أكد نودين وجويامت (Nooden and Guiamet) ١٩٨٩م، أن السمة الغالبة للنباتات أحادية الإثمار (Monocarpic) (النبات الذي يثمر مرة واحدة في حياته ثم يموت) هي إزاحة حادة في مدخرات (investment) مصادر المواد الغذائية (مثل المعادن والسكريات) بعيداً عن الأجزاء الخضرية وفي اتجاه الأجزاء التكاثرية . ويقل نمو الجذور والسيقان وإنتاج أوراق جديدة، وغالباً ما تتوقف مبكراً في مرحلة التكاثر ؛ ويعود هذا جزئياً إلى بطء -أو توقف- نشاط انقسام الخلايا في المناطق الإنشائية الخضرية .

إن إزالة المواد الغذائية بواسطة الأزهار أو الثمار لا يعتبر شرحاً كافياً لعملية الشيخوخة ، بما في ذلك حالة فول الصويا ، لأن الأزهار الحديثة يحتمل ألا تستطيع تحويل مواد غذائية كافية لتسبب موت الأوراق ؛ ففي نبات الأرقطيون العشبي (Cocklebur) الذي ينمو في حقول القمح، يستحث فيه الأزهار والشيخوخة في ظروف النهار القصير والليل الطويل، وتحدث شيخوخة الأوراق حتى ولو أزيلت جميع البراعم الزهرية منه. علاوة على ذلك ، يحدث تكشف الأزهار المذكرة على نباتات السبانخ ذات الأسدية، وتستحث الشيخوخة بفعالية عالية، كما هو الحال بالنسبة لتكشف كل من الأزهار والثمار بالنباتات المؤنثة ، مع أن الأزهار السدائية تجذب كميات من المواد الغذائية أقل بكثير مما تفعله الثمار والبذور.

استنتج كيلي وديفز (Kelly and Davies) ١٩٨٨م ، في مقالة علمية، أن تحول المواد الغذائية إلى نمو الثمرة ، أمر لا يقبله معظم البحاث كمنظم قوي لعملية الشيخوخة ، وافترض بدلاً من ذلك ، أن تكشف المرحلة التكاثرية نفسها يسبب -إلى حد ما- تحول المواد الغذائية إلى الأزهار والثمار وبطء في النمو الخضري ، ومن ثم حدوث المراحل الأخيرة من الشيخوخة. أكد كيلي وديفز على أن التراكيب التكاثرية تصبح مورداً (Sink) قوياً للمواد الغذائية ، بينما تكون

الأعضاء الخضرية أضعف إلى حد ما في الاستيراد. وفي الجذور ، يصاحب فقد قوة الاستيراد نقص في نقل العناصر المعدنية ، والمغذيات والسيتوكاينينات إلى أعلى النبات خلال نسيج الخشب ، ومن المحتمل أن نقص إمداد السيتوكاينين إلى الأوراق مسؤول -جزئياً - عن بدء شيخوخة الأوراق .

على النقيض من تأثيرات السيتوكاينينات ، فإن الإيثيلين و حمض الأبسيسيك (ABA) يستحثان الشيخوخة . ويتضح تأثير الإيثيلين في الثمار بالنضج السريع متبوعاً بالانفصال . وفي الأزهار ، تكون النتيجة الشائعة الذبول وشحوب اللون ، ثم الانفصال . بينما يلاحظ في الأوراق ، نقص في محتوى الكلوروفيل والحمض النووي (RNA) والبروتين ، إضافة إلى أن نقل المواد الغذائية يقل، ومن ثم يحدث الانفصال . يبدو أن تأثير الإيثيلين في حدوث الشيخوخة والانفصال أكثر قوة من تأثير حمض الأبسيسيك (ABA) .

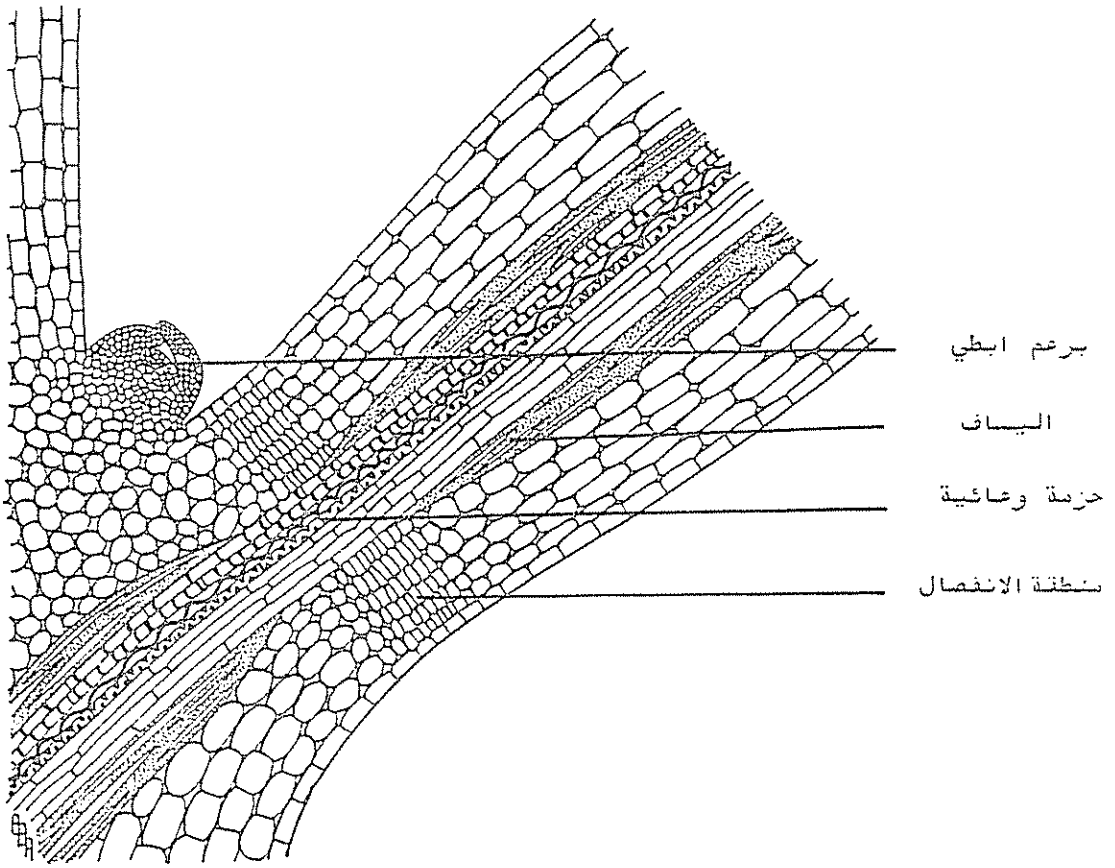
من المناقشة السابقة تبرز بعض الاستفسارات عن معرفة إلى أي مدى يعزى الارتفاع الطبيعي في مستويات حمض الابسيسيك (ABA) للإسهام في حدوث الشيخوخة والانفصال ، وهذا، بالطبع، لا يزال غير مؤكد . أما كيف يستطيع التغير من المرحلة الخضرية إلى المرحلة التكاثرية أن يعطي اشارة لحدوث تكون تدريجي لحمض الأبسيسيك (ABA) ؟ فهو الآخر غير واضح .

ما مزايا انفصال الأوراق والأزهار والثمار الهرمة ؟ يمكن حصر هذه المزايا في أن الثمار تحتوي على البذور؛ لذا فإن أهميتها تتمثل في الحفاظ على الأنواع ، أما بالنسبة للأزهار، فإنه من المعتقد أن السبب في إزالة العضو غير النافع ، ربما يعود الى أن هذا العضو يعمل لدخول الإصابة عن طريقه ، وفي بعض الأنواع، تظل الأوراق إلى موسم النمو التالي . وعند حدوث الشيخوخة تتحلل البروتينات إلى حموض أمينية متحركة (متنقلة) وأميدات بشكل عام ، كما تتحلل أيضاً جزئيات أخرى كبيرة (ماعدا تلك التي في الجدار الخلوي) الى جزئيات صغيرة وفي أشكال سهلة الحركة، لذا يمكن لهذه المواد المخزونة أن تتخزن في أجزاء أخرى من النبات ويساعد هذا الاقتصاد في المواد الغذائية أشجار الغابات في العيش في تربة غير خصبة ، والأوراق التي تسقط ، لا يمكنها الصمود في مواجهة مواسم الشتاء شديدة البرودة وقلة الإضاءة .

يكون انفصال الأوراق أو الأزهار أو الثمار، في جميع الأنواع النباتية ، مسبوقاً بتكوين منطقة انفصال (Abscission Zone) أو طبقة انفصال (Abscission Layer) عند قاعدة العضو المعني . تتكون هذه المنطقة في الأوراق عبر العنق بالقرب من ارتباطه بالساق الشكل (٣-٢١) . ولقد لوحظ في العديد من الأوراق المركبة، أن كل وريقة (Leaflet) تكون أيضاً منطقة انفصال بمفردها. وتتكون طبقة الانفصال هذه من طبقة أو أكثر من خلايا برنشيمية رقيقة الجدر ناتجة عن انقسامات موازية للسطح (Anticlinal) عبر العنق (ماعدا الحزمة الوعائية). وفي بعض الأنواع النباتية، نجد أن هذه الخلايا تتكون حتى قبل أن تنضج (تكبر) الورقة . وقبل مرحلة السقوط مباشرة ، غالباً ما تتحلل الصفائح الوسطية (Middle Lamella) بين خلايا معينة في المنطقة البعيدة (وهي المنطقة الابعد عن الساق) من منطقة الانفصال . وتشمل عملية التحلل بناء أنزيمات تحلل السكريات العديدة ، وأهمها ، السليوليز (Cellulase) والبكتينيز (Pectinases) ، متبوعاً بإفرازها من السيتوبلازم الى داخل الجدر . ويصاحب تكوين هذه الأنزيمات ارتفاع سريع في تنفس خلايا المنطقة القريبة من منطقة الانفصال . وهذا الارتفاع مشابه لذلك الذي يحدث في الثمار الحرجة ، ويشمل أيضاً زيادة في عديدات الرايبوسومات (Polyribosomes) ، التي هي من خصائص الخلايا النشطة لبناءالبروتينات . بالإضافة إلى ذلك ، يزداد حجم طبقة واحدة أو أكثر من هذه الخلايا القريبة (زيادة في كلٍّ من الطول أو القطر)، بينما لا يزداد حجم خلايا منطقة الانفصال القريبة من نقطة الكسر.

يصاحب عملية هضم الجدر ضغط ناشيء عن نمو غير متساوٍ في الخلايا القريبة والأخرى البعيدة الشائخة من منطقة الانفصال؛ مما يتسبب في حدوث الكسر. وطالما أنصال الأوراق احتفظت بتراكيز مرتفعة من الأوكسين ، فإن عملية التساقط تتأخر . وتقود الشيخوخة إلى نقص في مستويات الأوكسين في هذه الأعضاء ، وغالباً ما يصاحب ذلك زيادة في تركيز الإيثيلين. ويعتبر الإيثيلين مركبًا قويًا ومستحثًا للانفصال واسع الانتشار في كثير من أعضاء أنواع كثيرة من النباتات ، ويعمل على تمدد الخلية واستحثاث بناء وإفراز أنزيمات تحلل الجدر الخلوية وهدمها . وهذه الفعالية ناتجة من التأثير في عملية النسخ ، لأن جزئيات الحمض النووي الرسول m RNA تعطي شفرة

لأنزيمات التحلل (على الأقل أنزيم السليوليز) (Cellulase) لتصبح أكثر وفرة بعد المعاملة بالإيثيلين .



الشكل (٣-٢٠) :

يوضح طبقة الانفصال . عن أديكوت (Addicott) ١٩٦٥م .

References

Addicott, F. T. 1965. Physiology of Abscission. Pages 1094-1126 in W. Ruhland (ed.), Encyclopedia of Plant Physiology, Vol. 15, Part 2. Springer-Verlage, Berlin.

Addicot, F. T. (ed.) 1983. Abscissic Acid. Praeger, New York.

Aubertin, G. M., R. W. Rickman and J. Letey. 1966. Plant ethanol content as an index of the soil-oxygen status. Agron. J. 58:305-307.

Beardsell, M. F. and D. Cohen. 1975. Relationship between leaf water status, abscisic acid levels and stomal resistance in maize and sorghum. Plant Physiol. 56:207-212.

Bouzayen, M., A. Latche and J. C. Pech. 1990. Subcellular localization of the sites of conversion of 1-amino-cyclopropane-1-carboxylic acid into ethylene in plant cells. Planta 180:175-180.

Burg, S. P. 1962. The physiology of ethylene formation. Ann. Rev. Plant Physiol. 13:265-302.

Burg, S. P. and E. A. Burg. 1966. The interaction between auxin and ethylene and its role in plant growth. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 55: 262-269.

Burg, S. P. and E. A. Burg. 1967. Molecular requirements for the biological activity of ethylene. Plant Physiol. 42:144-152.

Campbell, R. and M. C. Drew. 1983. Electron microscopy of gas space (aerenchyma) formation in adventitious roots of Zea mays L. subjected to oxgen shortage. Planta 157:350-357.

Chadwick, A. V. and S. P. Burg. 1967. An explanation of the inhibition of root growth caused by indole-3-acetic acid. Plant Physiol. 42:415-420.

Eisinger, W. 1983. Regulation of pea internode expansion by ethylene. Ann. Rev. Plant Physiol. 34:225-240.

Fisher, R. A. 1971. Role of potassium in stomatal opening in the leaf of Vicia faba. Plant Physiol. 47:555-558.

Frenkle, C., I. Klein, and D. R. Dilley. 1968. Protein synthesis in relation to ripening of pome fruits. Plant Physiol. 43:1146-1153.

Guy, C. L. 1990. Cold acclimation and freezing stress tolerance. Role of protein metabolism. Ann. Rev. Plant Physiol. and Plant Molecular Biol. 41:187-233.

Harrison, M. A. and D. C. Walton. 1975. Abscisic acid metabolism in water-stressed bean leaves. Plant Physiol. 56:250-254.

Hasegawa, P. M., R. A. Bressan and A. K. Handa. 1987. Cellular mechanism of salinity tolerance. Horti. Sci. 21:1317-1324.

Hiron, R. W. P. and S. T. C. Wright. 1973. The role of endogenous abscisic acid in the response of plants to stress. J. Exp. Bot. 24: 769-781.

Hoffman,N.W. and S. F. Yang. 1980. Changes of 1-aminocyclopropane 1-carboxylic acid content in ripining fruits in relation to their ethylene production rates. J. Am. Soc. Hroti. Sci. 105:492-495.

Kelly, M. O. and P. J. Davies. 1988. The control of whole plant senscence. CRC. Critical Reviews in Plant Sciences 7:139-173.

Kidd, F. and C. West. 1933. The influence of the composition of the atmosphere upon the incidence of the climacteric in apples. Rep. Food Invest. Board 51-57.

Loveys,B.R. and P.E. Kriedemann. 1974. Internal control of stomatal physiology and photosynthesis. 1. Stomatal regulation and associated changes in endogenous levels of abscisic and phaseic acid. Aust. Journal of Plant Physiol. 1:407-415.

Milborrow, B. V. 1984. Inhibitor. Pages 76-110 in M. B. Wilkins (ed.) Advanced Plant Physiology Pitman, London.

Moore, T. C. 1979. Biochemistry and Physiology of Plant Hormones. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.

Nooden, L. D. and J. J. Guiamet. 1989. Regulation of assimilation and senscence by the fruit in monocarpic plants. Physiol. Plant. 77:267-274.

Osborne, D. J. 1989. Abscission. CRC Critical Rev. Plant Sci. 8:103-129.

Paleg, B. R. and D. Aspinall (eds.), 1981. The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants. Academic Press.

Parthier, B. 1990. Jasmonates: Hormonal regulators or stress factors in leaf senescence? J. Plant Growth Regulation 9:57-63.

Pratt, H. K. and J. D. Goeschl. 1969. Physiological role of ethylene in plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 20:541-584.

Ritfin, A. and A. E. Richmond. 1976. Amelioration of chilling injuries in cucumber seedlings by abscisic acid. Physiol. Plant. 38:95-97.

Salisbury, F. B. and C. W. Ross. 1992. Plant Physiology. Wadsworth Publishing Company, Belmont, Calif.

Sindhu, R. K., D. H. Griffin and D. C. Walton. 1990. Abscisic aldehyde is an intermediate in the enzymatic conversion of xanthoxin to abscisic acid in Phaseolus vulgaris L. leaves. Plant Physiol. 93:689-694.

Skriver, K. and J. Mundy. 1990. Gene expression in response to abscisic acid and osmotic stress. The Plant Cell 2:503-512.

Stewart, R. N., M. Lieberman, and A. T. Kunishi. 1974. Effect of ethylene and gibberellic acid on cellular growth and development in apical and sub-apical regions of etiolated pea seedlings. Plant Physiol. 54:1-5.

Tuan, D. Y. H. and J. Bonner. 1964. Dormancy associated with repression of genetic activity. Plant Physiol. 39:768-772.

Wilson, J. M. 1976. The mechanism of chill and droght hardening of Phaseolus vulgaris leaves. New Phytologist 76:257-270.

Wright, S. T. C. 1969. An increase in the "inhibition B" content of detached wheat leaves following a period of wilting. Planta 86:10-20.

Wright, S. T. C. and R. W. P. Hiron. 1969. (+) -Abscisic acid, the growht inhibitor involved in detached wheat leaves following a period of wilting. Planta 86:10-20.

Wright, S. T. C. and R. W. P. Hiron. 1972. The accumulation of abscisic acid in plant during wilting and under other stress condtion. In: Carr, D. J. (ed.), Plant Growth Substances 1970. Springer-Verlag, New York, pp. 291-298.

Zimmerman, P. W. and F. Wilcoxon. 1935. Several chemical growth substances which cause initiation of roots and other responses in plants. Contrib. Boyce Thompson Institute 7:209-229.

الباب الرابع :

الإحساس والتشكل الضوئي

الفصل الأول :

(٤-١) الإحساس

مقدمة :

تحدث الأنواع المختلفة من الحركات، التي تلاحظ على أعضاء النبات ببطء شديد جداً ، ويمكن باستخدام آلة التصوير السينمائي إيضاح حركات الأعضاء النباتية إيضاحًا لا يقبل الشك ؛ فعند تصوير نبات نام على فترات متباعدة منتظمة -لعدة أسابيع- ثم عرض الفيلم بالسرعة البطيئة ، فإنه يمكن مشاهدة جميع الحركات التي حدثت أثناء النمو وكأنها حدثت في بضع دقائق . وبهذه الطريقة يمكن إيضاح الحركات الذاتية لجميع الأعضاء النباتية . ومما لا شك فيه أن النباتات تتعرض بين فترة وأخرى لمؤثرات خارجية مختلفة: كالحرارة والضوء والاحتكاك .. إلخ ؛ فيستجيب النبات لها بصورة أو بأخرى على الرغم من أنها ليست لديها أنسجة عصبية كالحيوان . ولقد اتضح من دراسات عديدة أن النمو في النباتات يتضمن استجابات مختلفة لمحفزات خارجية تؤدي إلى الإحساس والاستجابة للمؤثرات ؛ مما ينتج عنه حركات مختلفة تتضمن الحركات الشاذة (Nastic movements) والحركات التأثرية (Paratonic movements) .

(٤-١-١) الحركات الشاذة (التلقائية)

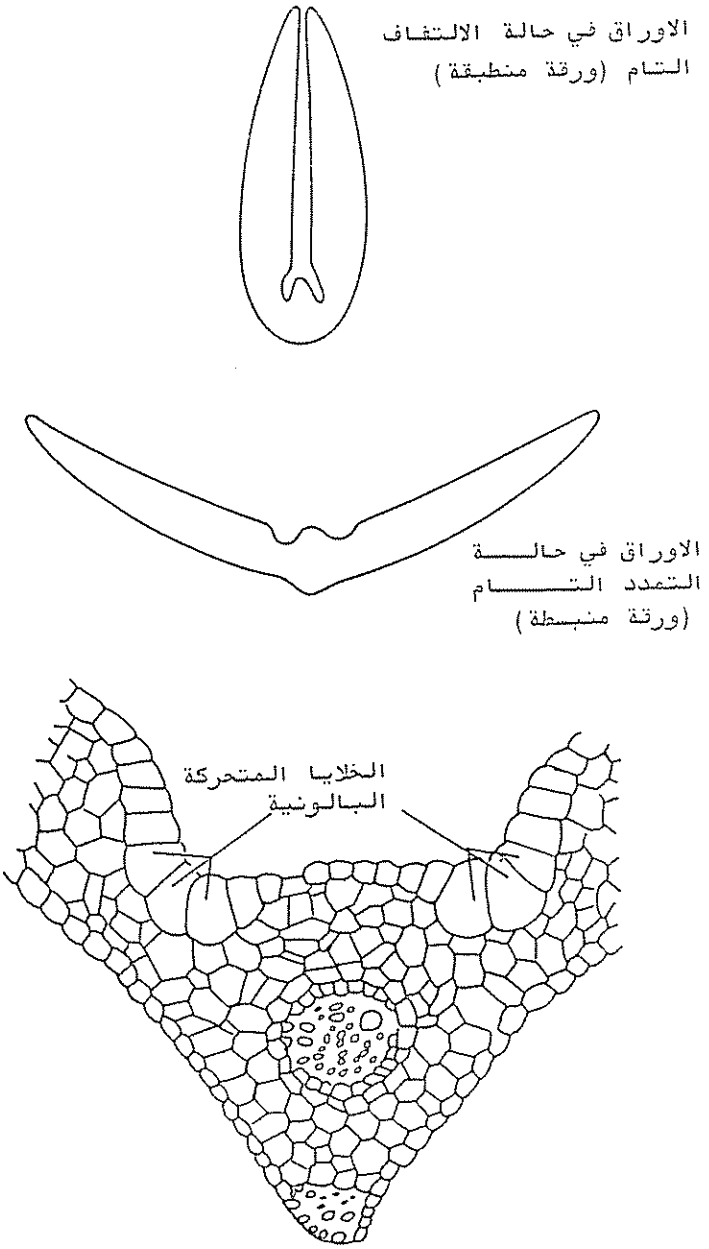
تحدث هذه الحركة بدون فعل أي مؤثر خارجي: مثل حركة كثير من الأوراق النباتية (مثل الفاصولياء والبرسيم) حيث يلاحظ أن أنصال هذه الأوراق النباتية تأخذ أشكالاً رأسية في المساء ووضعاً مائلاً في الصباح

استجابة للإضاءة والاستفادة منها .

استخدمت بعض المصطلحات العلمية لهذه الحركات؛ حيث أطلق على نمو الأوراق (أو أي عضو) في اتجاه علوي "الحركة المنتصبة" (Hyponasty) ،وإذا نمت إلى أسفل اطلق عليها "ارتخاء الأوراق" إلى أسفل (Epinasty) ، وغالباً ما تحدث هذه الحركات بسبب دخول الماء وخروجه من خلايا معينة في الأعناق ، أو الأنصال، أو الوريقات . ويطلق على هذا النوع من الخلايا اسم الخلية الحركية (Motor cell) ويكوّن مجموع هذه الخلايا عضو يسمى بالعضو المنتفخ (Pulvinus) (شكل ٤-١) . غالباً ما يسبب حركات الأوراق الشاذة انتفاخها عند قاعدة العنق أو النصل ، ولكن يمكن حدوث هذه الحركات الشاذة في العديد من النباتات بدون انتفاخ ؛ فعلى سبيل المثال ، إن ارتخاء الأوراق (Epinasty) يحدث عندما تنمو خلايا عنق الورقة العلوي (أو النصل) وتستطيل استطالة غير قابلة للانعكاس أكثر من عنق الورقة السفلى .

كما يطلق على الحركة التي يكون فيها معدل نمو أكبر على السطح السفلي حركة نمو تلقائية (Hyponasty). ويوجد العديد من حركات النمو التلقائية (الشاذة) ؛ منها حركة نمو تلقائية أرضية (Geonastic) ، وحركة نمو تلقائية ضوئية (Photonastic) ، وحركات نمو تلقائية حرارية ، (Thermonastic) ، وحركات نمو تلقائية لمسية (Haplonastic) وحركات نمو تلقائية كيميائية (Chemonastic) . وتحدث أيضاً حركات نمو تلقائية ذاتية (Autonastic) (نمو غير متساو على جهتي العضو) مستقلة عن الظروف الخارجية ؛ فعلى سبيل المثال، حركة النمو التي تسبب التفاف الأوراق الصغيرة في البراعم والنورات الصغيرة ، كما في نبات الدورسيرا (Drsoera) .

بصفة عامة ، اتضح أن الحركات الشاذة (Nastic movements) قابلة للانعكاس ؛ سواء كانت تضبط بواسطة الانتفاخ أو بتغيرات في معدلات النمو النسبية في قمة العضو أو أسفله .



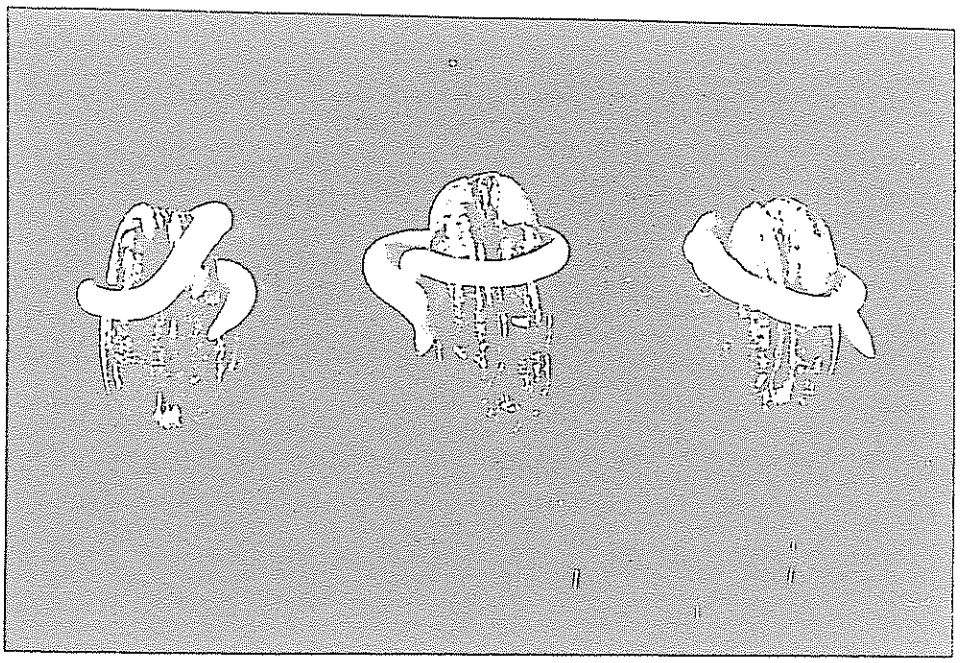
(شكل٤-١) : يوضح الخلايا الحركية وكيفية عملها استجابة للإجهاد المائي ؛ حيث تتحكم تغيرات امتلاء الأوراق على انطباق الورقة وانبساطها . عن ماير وأندرسون (Meyer and Anderson) ١٩٥٢م.

(٤-١-٢) الحركة اللمسية

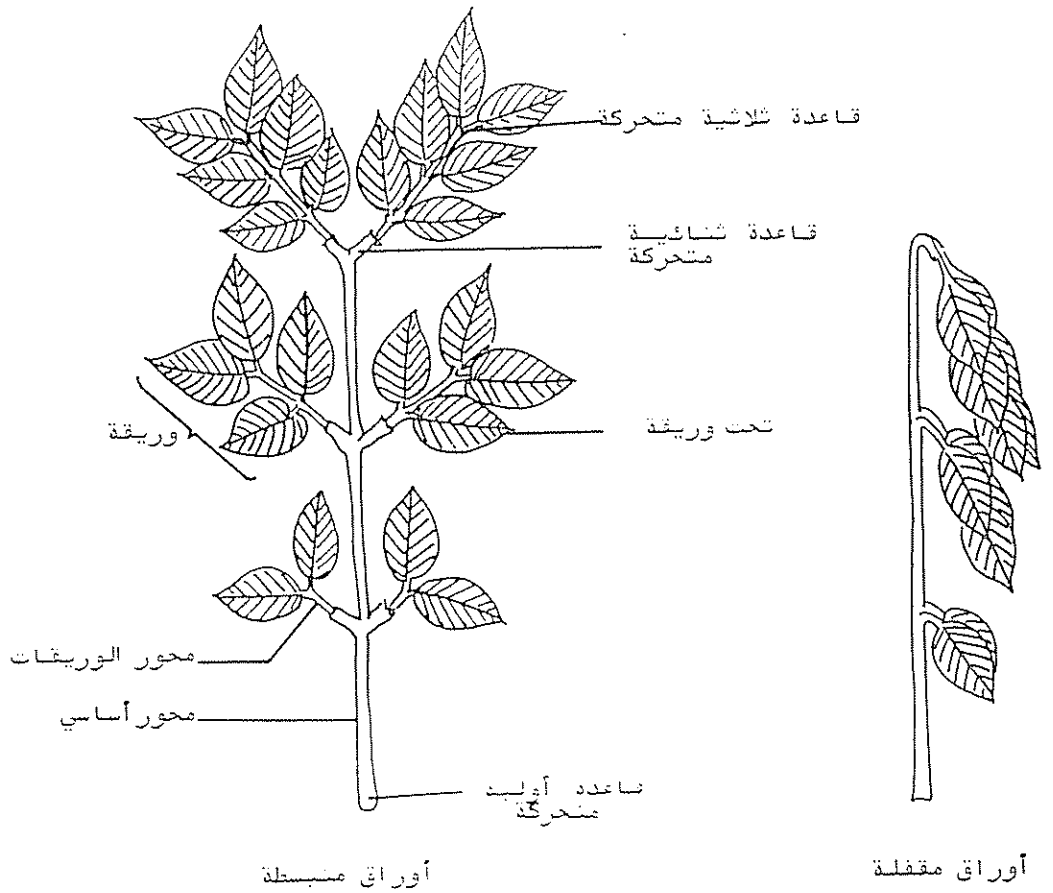
يطلق على الحركة الشاذة الناتجة من الملامسة حركة اللمس (Thigmonasty) (كلمة Thigma تعني اللمس باللغة الإغريقية) . عرف هذا النوع من الحركات في بعض أعضاء تحت الفصيلة الفراشية (Mimosodieae) التابعة للفصيلة القرنية Fabaceae (Leguminosae) بول (Ball) ١٩٦٩م.

تتمثل هذه الحركات في أحسن أشكالها في نمو المحاليق، وتظهر أيضاً في أعناق الأوراق والسوق وغيرها من الأعضاء في بعض النباتات . وتمثل المحاليق أعضاء رفيعة في تركيبها سوقاً و أوراقاً أو وريقات متحورة. ومن الأنواع النباتية التي تحمل المحاليق العنب والخيار والبسلة ، حيث تنثني قمم محاليق هذه النباتات نتيجة اختلاف معدلات النمو، وتتحرك في الفضاء حركات دائرية بطيئة أثناء استطالتها ، وحال ملامسة المحاليق لجسم صلب تبدأ تفاعلات سريعة في النمو، وينتج عنها انخفاض في الاستطالة للخلايا الموجودة على الجانب الملامس للجسم الصلب، واستطالة للخلايا الموجودة على الجانب المقابل بسرعة؛ مما يؤدي إلى التفاف المحلاق حول الدعامة . وتحدث هذه الحركة عادة في دقائق قليلة جداً .

كما تحدث الحركة اللمسيةفي الفصيلةالنخلية (Palmae Arecaceae)، حيث يلاحظ التفاف جذور نخلة التمر عند ملامستها لطبق بتري (شكل ٤-٢) باصلاح (Basalah) ١٩٩٠م. من الأمثلة الملاحظة، أن نبات الست المستحية (Mimosa)عند معاملته بمستحث تنطبق الأوراق بسرعة (شكل٤-٣) ،ولا يعرف بالضبط سبب الاستجابة . وقد درس كل من روبلن (Roblin) ١٩٨٢م ، ويمراث وكاستبرجر (Umrath and Kastberger) ١٩٨٣م الاشارات المبثوثة من نبات الست المستحية درست دراسة مستفيضة واتضح أن هناك آليتين متميزتين مسؤولتان عن هذا الالتفاف ؛ احداهما كهربائية، والأخرى كيميائية ، ولمعرفة مزيد من المعلومات عن هاتين الآليتين يقترح الرجوع لسالسبزبري وروس (Sallsbury and Ross) ١٩٩٢م .



(شكل ٤-٢) : صورة توضح التواء جذور نبات النخيل على البذرة (حركة لمسية) . عن باصلاح (Basalah) ١٩٩٠م .



(شكل ٤-٣) : يوضح التفاف الأوراق لنبات الست المستحية على بعضها . كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

(٤-١-٣) الحركات التأثيرية

يكمن أساس معظم الحركات في النمو الخلوي ، وقد صنفت هذه الحركات تبعاً لطبيعة المؤثر أو المنبه (Simuls) واستجابة العضو النباتي الذي يتأثر باتجاه هذا المنبه، والمستوى الخلوي لمنظمات النمو النباتية ، (يتم هذا النوع من الحركات بفعل مؤثر خارجي) ، وأنواع هذه الحركات متعددة منها:-

(٤-١-٣-١) الحركة الحرة

يلاحظ هذا النوع من الحركة في بعض النباتات المائية، مثل، طحلب اليوجلينا والكلاميدوموتاس؛ حيث تسبح هذه الطحالب باتجاه مصدر الضوء الخافت مما يؤدي إلى تغير لون المياه في البحيرات الساكنة التي تعيش فيها . ومن الملاحظ أن هذه الكائنات الحية (الطحالب) تسبح وتتجمع قرب سطح البحيرات في الصباح الباكر عندما يكون ضوء الشمس خافتاً ، ويؤدي هذا إلى اخضرار لون ماء البحيرة، بينما تغوص اذا ازدادت شدة ضوء الشمس ، بعيداً عن سطح ماء البحيرة فيقل بذلك اخضرار لون الماء .

(٤-١-٣-٢) الانتحاءات

توجد في النباتات ظاهرتان طبيعيتان؛ تظهر إحداهما على المجموع الخضري، وتظهر الأخرى على المجموع الجذري ؛ الظاهرة الأولى مسؤوليتها توجيه الأجزاء النباتية هوائياً في اتجاه الشمس في وضع رأسي ، ويطلق عليها الانتحاء الضوئي (Phototropism) ؛ والثانية مسؤوليتها توجيه الأجزاء النباتية الأرضية في اتجاه الجاذبية الأرضية، وتُعرف بالانتحاء الأرضي (Geotropism) . يتضح في حالات الجذور، أنواع مختلفة من الانتحاء الأرضي ؛ فإذا نمت الجذور في اتجاه مركز الكرة الأرضية، سُمي ذلك بالانتحاء الأرضي الموجب (Positive geotropism) مثل نمو الجذور الرئيسة والأولية ؛ وإذا كان عكس ذلك أطلق عليه الانتحاء الأرضي السالب (Negative geotropism) . أما إذا نمت الجذور نمواً مائلاً غير متعامد مع الجاذبية الأرضية سمي ذلك بالانتحاء

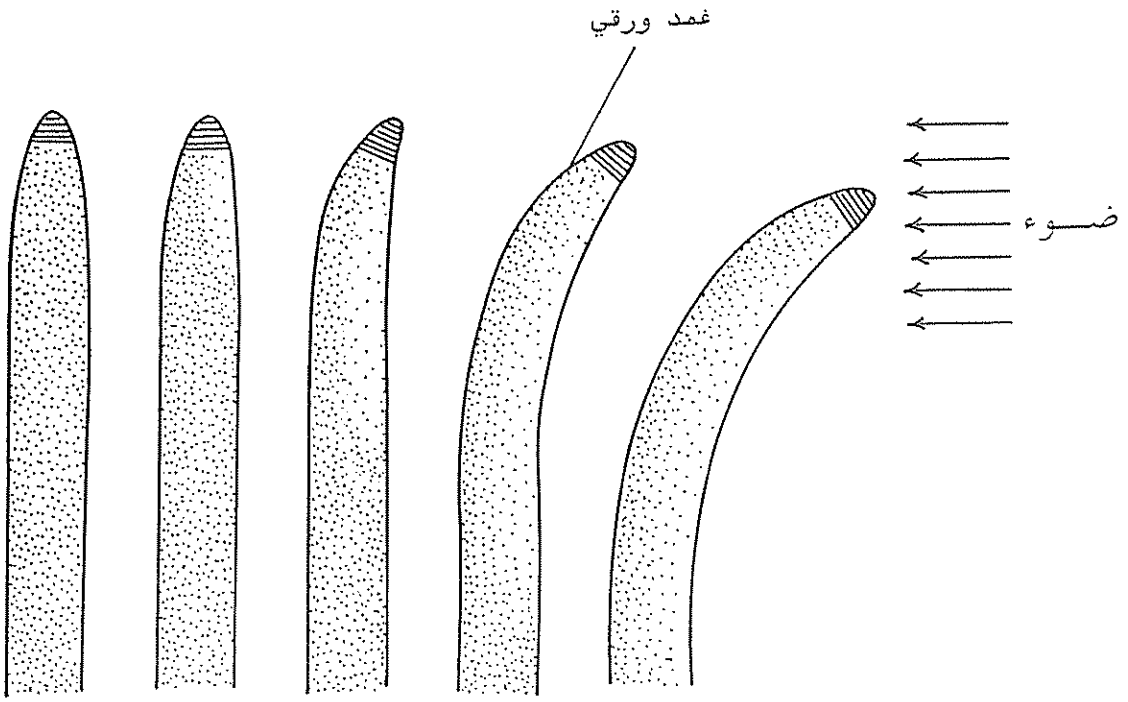
الأرضي المائل (Plagiogeotropic) كما في الجذور الثانوية . وإذا نمَت أفقياً متعامدة على الجاذبية، أطلق علي الانتحاء الأرضي الأفقي (Diageotropic) مثل الجذور التنفسية في نبات الشورا .

وقد تحدث الاستجابة للانتحاء الضوئي والأرضي بسبب تداخل عوامل كثيرة سوف نتطرق لها فيما بعد، ومن أهمها الاستجابة لاتجاه تدفق المنبه البيئي . وعادة يتأثر اتجاه الاستجابة مباشرة بهذا المنبه والحالة الفسيولوجية للخلايا وعلى مدى اتساع العلاقة بين المنبه والجزء النباتي المستجيب ، هذا بالإضافة إلى تأثير المحتوى الأوكسيني ومراكز إنتاجه ونشاطه الحيوي ، لذا فإنه من المفيد القاء بعض الضوء لتوضيح هاتين الظاهرتين وتفسير آلية عملها بقدر المستطاع على النحو التالي :-

(٤-١-٣-٢-١) الانتحاء الضوئي

وصف داروين (Darwin, 1881) وكثير من العلماء العديد من التجارب في مجال انتحاء النباتات ، إذ لوحظ من هذه التجارب أن نباتات الحشائش -وخاصة الأغماد الورقية- لها انتحاء باتجاه الضوء ، وشملت دراستهم أيضاً نباتات من ذوات الفلقة الواحدة والفلقتين . لقد أشار داروين الى أن تأثير كلّ من الضوء والجاذبية الأرضية على انحناء الجذور والمجموع الخضري راجع إلى تأثير منبه في القمة ، وهذا التأثير من الممكن انتقاله إلى أجزاء أخرى في النبات . لقد توصل داروين إلى أنه عند تعريض البادرات -على وجه الخصوص غمد الرويشة (Coleoptile) - إلى ضوء جانبي ينتج عن ذلك أن " المؤثر" ينتقل من الجزء العلوي الى الجزء السفلي (غمد الرويشة) مسبباً انحناء الغمد (شكل٤-٤). لقد وجد داروين أن الغمد الورقي لنبات الشوفان ينحني باتجاه الضوء إذا غطي الغمد الورقي ، ويعني هذا وجود منطقة حساسة للضوء تحت القمة مباشرة مسؤولة عن هذا الانحناء .

مما لا شك فيه، أن الانحناء الضوئي ينشأ في النباتات الخضراء من القمة الطرفية للمجموع الخضري التي تعتبر واحداً من مراكز تكوين منظمات النمو النباتية ؛ لذا تعتبر المناطق الطرفية (القمية) مهمة لظاهرة الانتحاء



(شكل ٤-٤) يوضح انحناء الأغماد الورقية لبادرات نبات الشوفان باتجاه الضوء . كما اورده باصلاح (Basalah) ١٩٩٠م .

الضوئي. وهذا ما دفع علماء فسيولوجيا النبات إلى دراسة تأثير بناء منظمات النمو النباتية بالضوء ودراسة الضوء، بأنواعه المختلفة لإيضاح آلية الانتحاء الضوئي في النباتات ومعرفتها .

لقد اتضح من تجارب الانتحاء الضوئي ، أن الموجات القصيرة من الضوء لها أثر واضح في الانتحاء الضوئي مقارنة بالموجات الطويلة ، ويعود ذلك إلى أن الضوء الأزرق ربما له فعالية أكبر من الأشعة فوق البنفسجية ، وقد اتضح أيضاً أن شدة الضوء لها تأثيرات مختلفة ؛ فمثلاً عند تعريض بادرات نبات الشوفان النامية في الظلام للضوء الخافت ، ربما تنتحي سوقها إلى مصدر الضوء المسلط عليها بعد مرور فترة أكثر من أربعين ساعة تقريباً ، بينما عند تعريض نفس البادرات إلى ضوء شديد الكثافة، فإن سوقها تنتحي بعد مرور دقائق قليلة فقط .

أوضح كثير من العلماء أن آلية الانتحاء الضوئي تعزى إلى عدم تساوي سرعة الانقسام الخلوي والنمو على جانبي المجموع الخضري نتيجة لعدم توزيع هرمون الأوكسين بالتساوي على الجانبين (شكل ٤-٤) (الجانب المواجه المقابل للضوء، والآخر المظلم البعيد عن الضوء) ؛ حيث تصبح المحصلة النهائية لعملية الانتحاء الضوئي ، أن يكون الجانب المظلم أسرع في النمو من الجانب المضيء ؛ مما ينشأ عنه حدوث الانحناء في اتجاه مصدر الضوء .

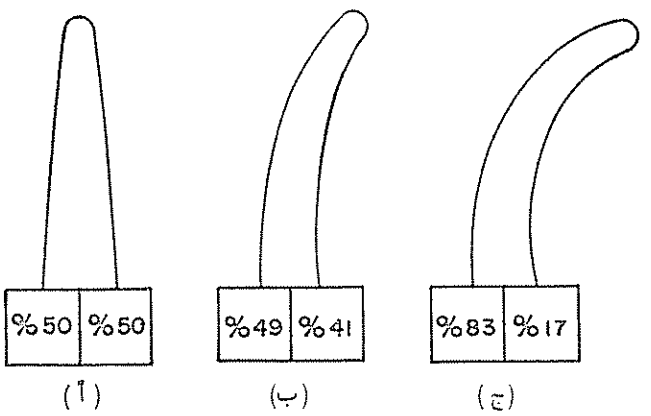
لقد أشار كثير من الأبحاث إلى بعض الأدلة التي تفسر آلية حدوث ظاهرة الانتحاء الضوئي وتوضحها ، ومنها ما يلي :-

أولاً : إن الجزء المواجه للضوء من العضو النباتي أقل سرعة في النمو من الجزء البعيد عن الضوء ، ويعود هذا إلى تحرك هرمون الأوكسين من الجزء المواجه للضوء إلى الجزء البعيد عن الضوء؛ مما يزيد في تركيز هرمون الأوكسين في الجزء البعيد عن الضوء (شكل ٤-٤) ، وبالتالي تزداد فعالية الأوكسين الحيوية لاستطالة خلايا الجزء الأكثر بعداً من خلايا الجزء المواجه للضوء مسبباً حدوث انحناء العضو في اتجاه مصدر الضوء .

ثانياً : يعمل الضوء على تكسير الأوكسين وتحطيمه وتحويله إلى مركبات غير نشيطة أيضياً بواسطة الأكسدة الضوئية في الجزء المواجه للضوء للعضو النباتي عن الجزء البعيد عن الضوء .

ثالثاً : يعمل الضوء على زيادة سرعة انتقال هرمون الأوكسين جانبياً من الجزء المضاء للعضو النباتي إلى الجزء البعيد عن الضوء ويعود ذلك إلى توافر مركب الكاروتين الذي يستقبل بدوره الأشعة الضوئية، ويزيد من سرعة حركة الأوكسين إلى الجزء البعيد عن الضوء مما يزيد من تركيزه وزيادة فعاليته في احداث الانقسامات الخلوية، وحدوث الاستطالة للجزء البعيد عن الضوء مسبباً بذلك حدوث الانحناء .

إن دراسة نظام انتحاء النبات للضوء، عملية معقدة ، وذلك لأن الاستجابة تختلف باختلاف كثافة الضوء . ولقد أشار كثير من الدراسات إلى أنه عند تعريض الأغماد الورقية لبادرات نبات الشوفان بكثافات مختلفة من الضوء من جانب واحد، ينتج عنه انتحاء سالب واحد وثلاثة انتحاءات موجبة ، واذا استعملت الكثافة الضوئية المناسبة (في حدود ٣-٢٥ لوكس - ثانية) فإن الغمد ينحني بعيداً عن مصدر الضوء . وأوضح كثير من التجارب أن قمة أغلفة أغماد بادرات الحشائش والأعشاب حساسة جداً لإدراك أشعة الشمس الساقطة عليها، ويتم الانحناء في منطقة الاستطالة التي تلي القمة مباشرة . وعند إزالة القمة الطرفية لبادرات نبات الشوفان، ووضع مكعبين متساويين من هلام الآجار أسفل كل قطعة من القمة الطرفية ، وتعريض الأولى (شكل ٤-٥أ) للضوء من جميع الجوانب ، والأخرى للضوء من جانب واحد (شكل ٤-٥ ج،ب) ، ثم تقدير كمية هرمون الأوكسين حيوياً في كل مكعب من الآجار عند درجات مختلفة من الانحناء للقمة الطرفية (كما في شكل ٤-٥) . يلاحظ أن كمية الأوكسين في كل مكعب من الآجار تكون متساوية عندما تتعرض للضوء من جميع الجهات، ودرجة الانحناء للقمة الطرفية تساوي صفراً ، كما يلاحظ في حالة الأغماد المعرضه لجانب واحد من الإضاءة، أن كمية الأوكسين في كل مكعب من الآجار مختلفة ، هذا بالإضافة إلى أنه كلما زادت درجة الانحناء في القمة الطرفية، زادت كمية الأوكسين في مكعب الآجار المظلم البعيد عن الضوء.



الغمد (أ) معرض للضوء من جميع الجوانب

الأغماد (ب & ج) معرضة للضوء من جانب واحد فقط

(الشكل٤-٥) يوضح تركيز الأوكسين في جانب الغمد البعيد عن الضوء، وحدوث درجة كبيرة من الانحناء في (ج) وقليلة في (ب) ومنعدمة في (أ) . عن ونت (Went) ١٩٢٨م .

لقد قدمت نظريات لشرح آلية الانتحاء الضوئي في النباتات؛ من أهمها نظرية كولودني - ونت (Cholodny-Went) التي تشير إلى وجود تركيز أعلى من الأوكسين في الجانب المظلم عن الجانب المضيء لغمد الريشة المعرضة للضوء من جانب واحد . ويمكن أن يكون هذا التوزيع غير المنتظم للأوكسين نتيجة لأن الضوء يحفز عدم نشاط الأوكسين في الجانب المضاء، أو أن الضوء يعمل على انتقال الأوكسين من الجانب المضاء إلى الجانب المظلم، أو تثبيط الانتقال القاعدي للأوكسين . إن الملاحظات حول تفسير آلية الانتحاء الضوئي لا تميل إلى الايضاح بأن الضوء يعمل على عدم نشاط الأوكسين ، ولكن تشير الدلائل إلى أن الضوء يعمل على انتقال الأوكسين من الجانب المضاء الى الجانب المظلم أو أن يعمل على تثبيط الانتقال القاعدي ، ويعتبر هذا أكثر قبولاً لشرح آلية توزيع الأوكسين في السيقان والأغماد . ولمعرفة المزيد عن آلية حدوث الانتحاء الضوئي والأجزاء النباتية التي يحدث فيها يقترح قراءة كتاب فسيولوجيا النبات لساليزبري وروس Salisbury and Ross (1992) .

(٤-١-٣-٢-٢) الانتحاء الأرضي

يصبح حدوث الانتحاء الأرضي (Geotropism) في جذور البادرات الموضوعة أفقياً ، واضحاً بعد ٣٠ إلى ٦٠ دقيقة ؛ حيث تتجه القمة نحو الأسفل ، ويحدث الانحناء في المنطقة الأكثر نمواً .

يحدث الانحناء الأرضي في منطقة استطالة الخلية على مسافة قصيرة من قمم الجذور والسيقان ، ومع ذلك فإن منطقة الإدراك الحسي لتحفيز الجاذبية توجد في قمم الجذور وغمد الرويشات . ويعقب التحفيز نقل الرسالة إلى منطقة الاستجابة ، وتكون الحساسية في سيقان البادرات لذوات الفلقتين أكثر من القمم كما تمتد أيضاً لمسافة قصيرة من المشنىء القمي .

عند إزالة قمة العضو، مع ترك منطقة الاستطالة، غالباً ما يُقضى على الاستجابة والجاذبية أو على الأقل يقللها بشدة .

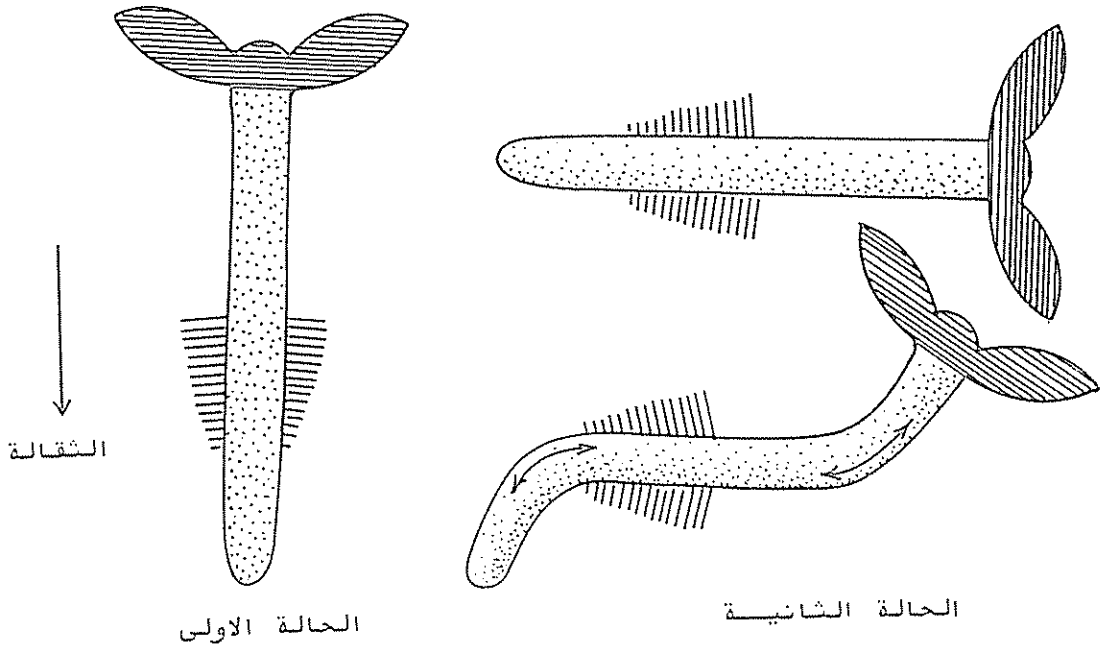
وُجد في كثير من النباتات ؛ مثل الذرة Zea mays والبسلة Pisum Sativum أن قلنسوة الجذر (Root cap) هي منطقة الإدراك الحسي ، يعتقد أن إزالة القمة، تسبب فقدان القابلية للاستجابة بسبب تأثير صدمة الجرح ، ولكن اتضح -في كثير من الحالات -أن النمو لا يثبط بإزالة القلنسوة على الرغم من فقدان الحساسية للجاذبية الأرضية .

تستجيب قلنسوة الجذر الى الضوء أو الجاذبية الأرضية عن طريق بناء مثبطات النمو أوتراكمها ، ويعتقد العلماء في الوقت الحاضر أن المثبطات تنتج في الجزء السفلي من القلنسوة استجابة للجاذبية ، ثم تنتقل في اتجاه قاعدة الجذر إلى منطقة الاستطالة حيث تثبط استطالة الخلايا في الجانب السفلي من الجذر ، وبناء على مثل هذا النمو المتباين والمتفاوت في الجذر (بسبب زيادة تركيز المثبطات على الجانب السفلي) يحدث الانتحاء في الاتجاه السفلي (الأرضي) . وعندما ينتقل حمض الأبسيسك (ABA) الموجود في قلنسوات جذور نبات الذرة (Zea mays) في اتجاه القاعدة ، يتسبب في إحداث الاستجابة الموجبة للجاذبية مما يؤدي إلى الانتحاء الأرضي للجذر . إضافة إلى دور فرضية مثبطات النمو النباتية في استحثاث الاستجابة الموجبة للجاذبية، قدم كثير من النظريات والفرضيات منها ما يلي :-

أ- **نظرية الأوكسين والانتحاء الأرضي للجذور**

The Auxin Theory and the Geotropic Response of Roots

عند وضع علامات منتظمة بالحبر الصيني على جذور بادرات الفول مثلاً بمسافة ١ ملم، ثم وضع البادرات بعد ذلك في وضعها الطبيعي؛ أي يكون الجذير متجهاً إلى أسفل ، فإن الجذير سينمو إلى أسفل باتجاه الجاذبية الأرضية (شكل٤- ٦) .



(شكل٤-٦) : يوضح الخطوات المختلفة لتوضيح تأثير الأوكسين في استجابة الجذور للانتحاء الأرضي . عن ايفنس وهارنشتاين (١٩٨٨م).

في نهاية التجربة ستكون المسافة بين بعض العلامات أكبر من الأصل (١ملم)، ويفسر ذلك بأن النمو يقتصر على منطقة تبلغ مساحتها مليميترات قليلة خلف القلنسوة يطلق عليها اسم منطقة الاستطالة (Region of elongation) ، وهذه المنطقة هي الجزء الوحيد من الجذر الذي يستطيع أن ينمو باستطالة الخلايا (شكل ١-١٨) .

إذا وضعت علامات على بادرات أخرى مماثلة، وأُبقي على الجذر في وضع أفقي إلى خط قوة الجاذبية فإن الجذير سينحني إلى أسفل في اتجاه قوة الجاذبية إلى أن يصبح عمودياً ، ويستمر النمو في هذا الاتجاه لأن الانحناء مقتصر على منطقة الاستطالة .

لتفسير ماسبق : في الجذور، تسبب الزيادة في تركيز الأوكسين -فوق التركيز المثالي- اعاقة لاستطالة الخلايا ، بينما يستحث النقص في التركيز (أي كون التركيز أقل من التركيز المثالي) استطالة الخلايا .

في الجذور الموضوعة في وضع رأسي " الحالة الأولى " ، يمر الأوكسين بالتساوي من القمة إلى الجذور، وفي منطقة الاستطالة يتوزع الأوكسين توزيعاً متساوياً لذلك تنمو الجذور إلى أسفل (شكل ٤-٦) .بينما في الجذور الموضوعة أفقياً " الحالة الثانية " وجد أن الأوكسين يصبح غير موزع بالتساوي في منطقة الاستطالة، ومن ثم تكون هناك زيادة في تركيز الأوكسين باتجاه الطبقة السفلى. أما في الطبقة العليا ، فيكون تركيز الأوكسين أقل من التركيز المثالي؛ لذلك تكون ثمة زيادة واستطالة في الخلايا ، بينما يكون تركيز الأوكسين في الطبقة السفلى أكثر من التركيز المثالي ، لذلك يعمل الأوكسين على تثبيط استطالة الخلايا وتكون قليلة جداً . ويصبح معدل النمو باتجاه الطبقة العليا أكثر من الذي في اتجاه الطبقة السفلى ، ولهذا السبب نجد أن الجذور تنحني إلى أسفل باتجاه الجاذبية الأرضية وتستمر في النمو ، وذلك كما في الحالة الأولى. ويكون الأوكسين موزعاً بالتساوي في قمة الجذر، ويمر إلى الخلف بالتساوي على جميع جوانب منطقة الاستطالة (شكل ٤-٦) .

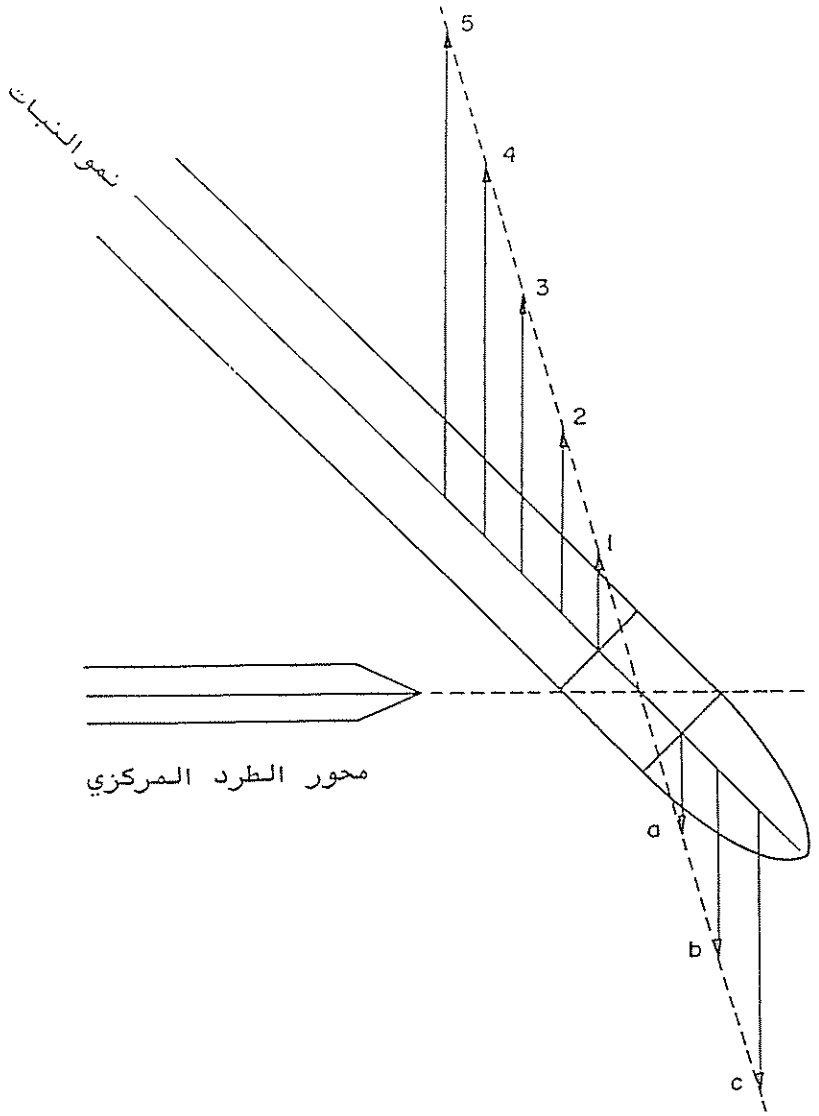
من ذلك يتضح أن الاستجابة لعملية الانتحاء الأرضي تحدث في مراحل،

وعلى فترات زمنية منفصلة ، حيث تتضح هذه الخطوات في حدوث الادراك الحسي المحفز بالجاذبية الأرضية الذي ينتج عنه تغيرات أيضية في المنطقة الحساسة وانتقال التأثير الفسيولوجي (أو المحفز) إلى المنطقة التي يحدث بها رد الفعل للانتحاء الارضي والتي يعبر عنها باختلاف النمو على جانبي العضو.

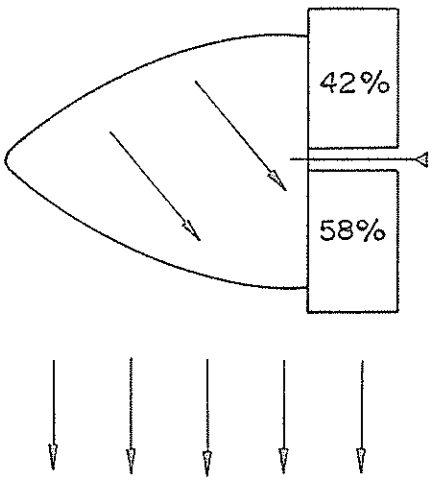
أوضحت بعض التجارب العلمية أهمية القمة للإدراك الحسي للجاذبية، وذلك من خلال تجارب على جذور سليمة (لم تستأصل قممها) ؛ حيث خضعت قمم هذه الجذور ومناطق استطالتها عندما وضعت بترتيب ملائم على جهاز دوار (كلينوستات) (Klinostat) لقوى طاردة (Centrifugal force) باتجاهين متعاكسين (شكل ٤-٧) .

ب- من النظريات الأخرى التي وضعت لتفسير آلية الانتحاء الأرضي ، نظرية كولودني - ونت (Cholodny-Went) ، التي تفترض أنه في حالة نمو العضو النباتي -في الوضع الطبيعي- يحدث معدل نمو متباين بسبب الاختلاف في تركيز الأوكسين المحفز ، وأن استطالة الخلايا تنظم للعضو النباتي بالأوكسين المنقول من منطقة بناء الأوكسين وذلك في كلّ من الساق والجذر. شريطة أن يكون تركيز الأوكسين الذي يصل إلى الخلايا النامية متساوياً في جميع الجهات . ووجد عند وضع العضو النباتي (جذر أو ساق) أفقياً ، أن كمية الأوكسين تكون أكثر في الجزء السفلي مما هي عليه في الجزء العلوي (شكل ٤-٨).

من المعروف أن الأوكسين يبنى في منطقة المنشىء القمي للساق، وينتقل بعيداً عن القمة إلى منطقة الاستطالة. وينتج عن ذلك اختلاف في تركيز الأوكسين في الجزء السفلي وفي الجزء العلوي . ويوجد اختلاف حول أماكن بناء الأوكسين في الجذور ؛ حيث وجد أن بعض الأوكسينات تنقل إلى الجذور من قمم الساق إضافة إلى إحتمال بناء إضافي من الأوكسينات المحفزة للنمو من الجهات السفلية من الجذور. ولقد أوضح كثيرمن العلماء، أن سبب الاختلاف في استجابة الجذر والساق يعود إلى اختلاف حساسية خلايا الجذور والسيقان للأوكسين؛



(شكل ٤-٧) : يوضح تحفيز الطرد المركزي لقمة الجذر وقاعدته باتجاهين متعاكسين. تشير الأسهم a,b,c إلى اتجاهات القوى العاملة على القمة التي تبرز خارج محور الطرد المركزي وتمثل الأسهم 1-5 القوى العاملة على الجزء السفلي، أطوال الأسهم متناسقة مع القوى. إذا سمح ٥ر١ إلى ٢ ملم من القمة أن تظهر خارج المحور، فإن الجذر يسلك كما لو كانت القمة لوحدها مضاءة (رغم أن القوى العاملة على القاعدة بالاتجاه المعاكس أقوى بكثير. عن لارسين (Larsen) ١٩٦٢م.



(شكل ٤-٨) : يوضح تجربة العالم دولك (Dolk) التي يتضح منها انحراف الأوكسين المنتشر إلى الجزء السفلي عند وضع قمة غمد الرويشة أفقياً على مكعبات من الآجار ، ويلاحظ أيضاً أن كمية أكبر من الأوكسين المنتشر من قمة الغمد الأفقية موجودة في مكعب الآجار السفلي عنها في مكعب الآجار العلوي المفصول بينها بواسطة شفرة حلاقة ، كما أورده ستريت و أوبيك (Street and OPik) ١٩٧٠م.

حيث أشاروا إلى أن خلايا الجذر أكثر حساسية لتراكيز الأوكسين المنشطة لنمو الساق، بينما تعتبر في حد ذاتها مثبطة لنمو الجذر ، وافترضوا أن الزيادة في تركيز الأوكسين في هذا النصف يسبب انحناء الساق في الاتجاه الأعلى، بينما يزداد الأوكسين في الجهة السفلي في الجذور الأفقية (شكل ٤-٦) مسبباً تثبيط النمو والانحناء نحو الاتجاه السفلي .

وقد افترض أنه ربما يكون تأثير الأوكسين في عملية الانتحاء الأرضي للجذر غير مباشرة ، وذلك عندما يتم تثبيط النمو بالإيثيلين الذي يزيد من الاستجابة لزيادة تركيز الأوكسين ، إضافة إلى تدخل بعض مثبطات النمو الأخرى مثل حمض الأبسيسيك (ABA) . لقد وجد حديثاً أن الجبريللينات والأوكسينات تتوزع توزيعاً غير متناظر في الانتحاءات الأرضية للجذور والسيقان المحفزة ، وكما وجد أن محتوى حمض الجبريلليك في الجذور أعلى على السطح العلوي منه على السطح السفلي ، أما في السيقان فيتجمع الجبريللين على الجزء السفلي ، وفي كل حالة يكون المحتوى الأعلى للجبريللين على الجهة التي تظهر معدل نمو أعلى . وبصفة عامة وجد أن المحتوى العام للجبريللين يزداد في الجزء الخضري بصورة ملموسة .

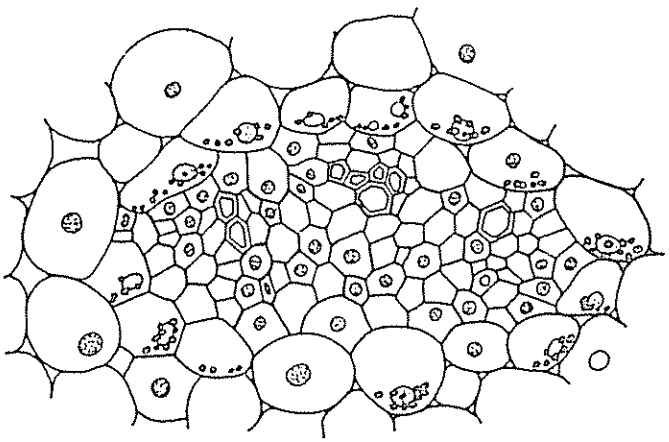
لم تدرس أهمية هذه التغيرات في كمية وتوزيع الجبريللينات في حدوث الانتحاء الأرضي إلى وقتنا الحاضر، حيث إن مثل هذه التغيرات ربما تؤثر في حساسية الخلايا بالنسبة للأوكسين، وربما أيضاً على نقل الأوكسين ، وعموماً تشير الأبحاث الحديثة إلى أن علاقة منظمات النمو والانتحاء الأرضي أعقد بكثير مما صور في نظرية كولودي – وينت الأصلية ، ويبقى معروفاً بما لا يدع مجالاً للشك أن سبب حدوث الانتحاء الأرضي يعود إلى توزيع منظمات النمو توزيعاً غير متساوٍ في العضو المعني (جذر أو ساق).

مما لا شك فيه أن قمة الجذر أو الساق تؤدي دوراً مزدوجاً في استحثاث عملية الانتحاء الأرضي؛ حيث إنها تعتبر منطقة إنتاج منظمات النمو والمنطقة الرئيسة لإدراك (Perception) المحفز ، وقد أوضحت بعض التجارب أن القمم المدركة هي مصدر منظمات النمو التي ينتج عنها تباطؤ النمو على السطح السفلي خلال الاستجابة للجاذبية الأرضية .

في بعض نباتات الحشائش ، تتسبب إزالة غمد الرويشة في فقدان الحساسية للانتحاء الارضي ، ويمكن استعادة الاستجابة بوضع مكعب من الاجار يحتوي على أوكسين على النهاية المقطوعة من الغمد ؛ فيظهر أن الادراك يمكن أن يتم خلف القمة ، وعادة يتم تحويل الأوكسين الى السطح السفلي ضمن القمة نفسها .

جـ- عرف ، حديثاً ، أن الادراك الأولي للجاذبية الأرضية، يتضمن حركة بعض المواد الموجودة في الخلايا الحساسة ، وتعتبر الطريقة الوحيدة التي يمكن فيها أن تعمل القوة الفيزيائية للجاذبية الأرضية على الخلية ، غير أن جزئيات الأوكسين صغيرة جداً ، وتتحرك بصورة ملموسة تحت تأثير الجاذبية . ونتج عن ذلك أن وضع كلّ من هابرلاندت ونيميك (Haberlandt and Nemec) في الخمسينات ، نظرية حصاة الموازنة (Statolith) للجاذبية الأرضية .

تفترض هذه النظرية وجود كيس موازنة (Statocytes) في بعض الخلايا، فتتحرك الحبيبات النشوية (حصى الموازنة) القابلة للحركة تحت تأثير الجاذبية، وتستقر في الأجزاء السفلى من الخلايا (شكل ٤-٩) . ولهذا السبب ، نجد أن الأجزاء العلوية والسفلية من الخلية تختلف من حيث اكتساب القطبية . هذا ولا بد من الإشارة إلى أن جميع الحبيبات النشوية في الخلايا ليست قابلة للحركة تحت تأثير الجاذبية، ولها العمل كحصى موازنة . ووجد أن الأعضاء الحساسة للجاذبية الأرضية يوجد بها النشاء كحصاة الموازنة وتفتقر الأعضاء التي لا تستجيب للانتحاء إلى حبيبات النشاء . فعلى سبيل المثال، يوجد في جذور بعض النباتات نشاء بكثرة في قلنسوة الجذر يعمل كحصاة موازنة ، كما تحتوي البشرة الداخلية (Endodermis) على حبيبات نشوية متحركة . ولقد لوحظ في كثير من التجارب أن هذه الحبيبات النشوية تعمل كحصى للموازنة . وأوضحت بعض الأبحاث أن المعاملة الباردة أو المعاملة بالجبريللينات في بعض النباتات تؤدي إلى اختفاء الحبيبات النشوية مما يؤدي إلى فقدان الحساسية للانتحاء الأرضي. وعند السماح للخلايا باستعادة حبوبها النشوية، تظهر الحساسية للانتحاء الأرضي مرة أخرى .



(شكل ٤-٩) : مقطع عرضي لقاعدة الفلقة لبصلة فتية (أليم سيبا Allium cepa) يوضح تكون أكياس الموازنة حول الحزمة الوعائية، حيث تلاحظ حبيبات النشاء الموازنة (بالاسود) تتجمع على الجهات السفلى من الخلايا . عن هوكر (Hawker) ، كما أورده ستريت وأوبيك (Street and OPik) ١٩٧٠م.

توجد أدلة أخرى تشير إلى أنه يوجد في بعض العضيات (Organelles) بلورات أو أوكزلات الكالسيوم تعمل كحصى موازنة . وأشارت بعض الأبحاث إلى أن نظرية حصى الموازنة تجابه بعض الصعوبات بسبب عدم معرفة كيفية تأثير حركة أجسام الموازنة (الاستاتوليثات) (Statoliths) في عملية الانتقال الجانبي للأوكسين : اضافة الى أن عملية ترسيب هذه الأجسام الموازنة، وعلاقة ذلك بتوزيع منظمات النمو لم يتضح تماماً وبشكل مقبول . برزت حديثاً بعض الأفكار لشرح آلية الانتحاء الأرضي تعزى إلى عملية توزيع المنظمات : فعلى سبيل المثال تفترض بعض الآراء أن الجاذبية الأرضية ربما تسبب استقطاباً للأغشية الجانبية مما يؤدي إلى الانتقال الجانبي للمنظم، وبالتالي ينتج عنه انسياب أو تدفق لهذا المنظم من اتجاه واحد من خلية إلى أخرى ، هذا بالإضافة إلى إقتراح آخر يشير الى أنه أثناء عملية إعادة ترتيب أو توجيه الخلايا لمؤثر الجاذبية الأرضية، فإن الفجوة الخلوية ربما تطفو في سيتوبلازم الخلية وأن الطبقة السميكة من السيتوبلازم، ربما تكون في اتجاه القاعدة مما يؤدي إلى زيادة تركيز الأوكسين في الطبقة السفلى للعضو النباتي الموضوع أفقياً .

إضافة إلى هذه الفرضيات في تفسير آلية الانتحاء الأرضي، يوجد العديد من الفرضيات الأخرى التي وضعت لشرح هذه الظاهرة باستخدام تقنيات حديثة.

أشارت إحدى هذه الفرضيات إلى أن تفسير عمل حصى الموازنة في إحداث الانتحاء الارضي مرتبط بمعرفة عمل حصى الموازنة في إعادة توزيع الأوكسين ، دون حدوث تناظر في الجهة العلوية – السفلية في كيس الموازنة نتيجة لحركة حصى الموازنة ، مما قد يحدث تغيراً ملموساً في وظائف الخلية في منطقة الاتصال مع الخلايا الأخرى على طول خط قوة الجاذبية . قد يؤدي هذا إلى توجيه حركة الأوكسين على خط القوة . وربما تحدث تغيرات وظيفية في حصى الموازنة نفسها ، أو ربما يكون حصى الموازنة ذا وظيفة آلية لإزاحة العضيات الخلوية الأخف إلى الأعلى. إن هذه العضيات فعالة في التفاعلات الفسيولوجية التي تؤدي إلى حركة الأوكسين .

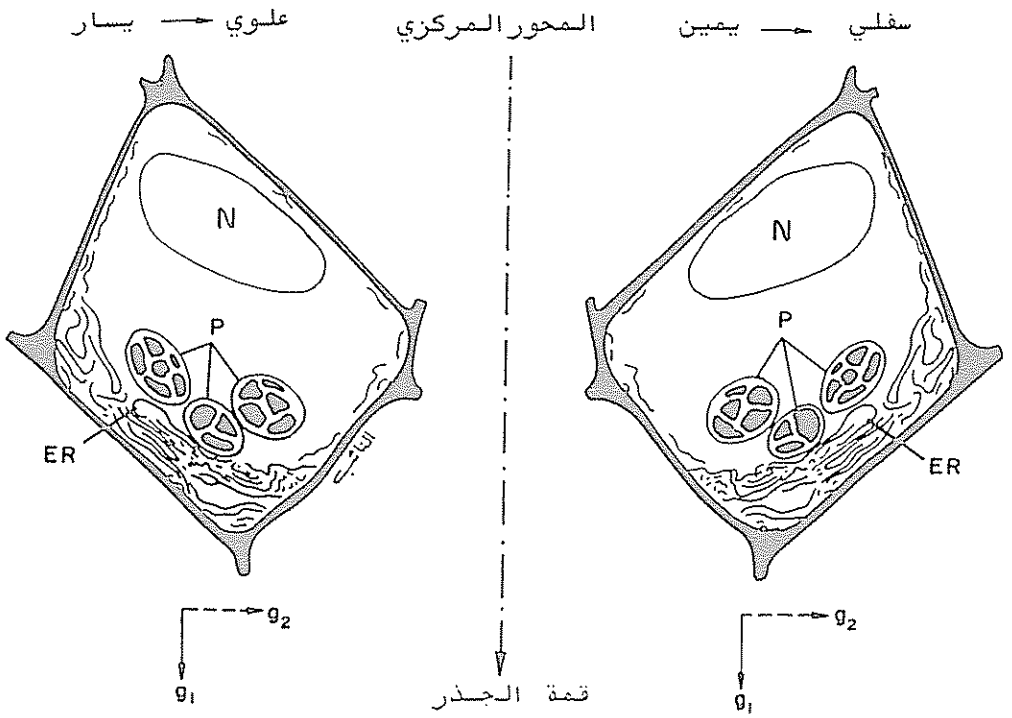
أوضح استخدام المجهر الإلكتروني في قمم جذور بعض النباتات، مثل

بادرات نبات الذرة الشاحبة، أن تراكيز أعلى للشبكة الإندوبلازمية على الأجزاء العلوية للخلايا الحاوية على كيس الموازنة، بينما لوحظ في غمد رويشة الشوفان ترسيب لأجسام جولجي والميتوكوندريا .

لإيضاح التأثير المباشر لحصى الموازنة ، اقترح حدوث تغيرات في خواص نفاذية الأغشية الخلوية عند ارتطام حصى الموازنة بها ، ويعتقد بأن الغشاء الخلوي الأول الذي يتأثر هو البلازما (Plasmalemma) . لقد اتضح أن التغيرات في الضغط على الشبكة الإندوبلازمية ربما يكون مهماً ؛ فالخلايا الحساسة يوجد بها طبقات من الشبكة الإندوبلازمية بالقرب من الجدار الخلوي مرتبة بطريقة دقيقة (شكل ٤-١٠) ، كذلك وجد في هذه الخلايا الحساسة أن أشكالها وترتيب الأغشية في وضع مميز بحيث تتخذ الجذور وضعاً عمودياً : فتضغط البلاستيدات النشوية (Amyloplasts) بصورة متساوية ضد الشبكة الإندوبلازمية في الخلايا الموجودة على جانبي محور الجذر . وعند وضع الجذر أفقياً تنزلق البلاستيدات عن الشبكة الإندوبلازمية ، فيزال عنها الضغط كثيراً وذلك في الخلايا العلوية (أي في الخلايا التي فوق المحور المركزي للجذر) أما في الخلايا السفلى فقلما يتغير الضغط (شكل ٤-١٠) .

نتيجة لاختلاف الضغط بعد التحفيز في الخلايا العلوية والسفلية، يحدث اختلاف في تركيز منظمات النمو التي تمر عائدة من الأنصاف العليا والسفلى من القلنسوة . ويعتقد أن وقت الإدراك في بعض الأنسجة النباتية أقصر بكثير من المتوقع لسرعة حركة البلاستيدات النشوية إلى الجوانب السفلية، في حين تأخذ البلاستيدات النشوية عدة دقائق لتصل إلى وضع تعادل جديد ؛ فعند وضع الجذور في وضع أفقي ، يزول الضغط فوراً .

لوحظ في خلايا قلنسوة جذور أنواع نباتية أخرى، تعقدات للشبكة الإندوبلازمية بالقرب من جدر الخلايا ، على الرغم من عدم ظهور ترتيب للعضيات (Organelles) بصورة منتظمة في جميع الحالات .والسؤال هو: كيف تؤثر تغيرات الضغط في الأغشية في نقل و/ أو بناء منظمات النمو ؟ . إلى وقتنا الحاضر ، لا يزال هذا السؤال مطروحاً . لقد أشارت بعض الأبحاث إلى أن تغيرات الضغط بمقادير معينة قد تؤدي إلى حركةالبلاستيدات وربما تؤثر



(شكل٤-١٠) :يوضح رسمًا تخطيطيًا على ورقة شفافةمن صوربالمجهر الالكتروني لخليتين على جهتي محور الجذر لقمة نبات ليبيديم ساتيفم (Lepidium sativum) في الوضع العمودي كما رسم هنا (تعمل الجاذبية باتجاه g) . البلاستيدات عديمة اللون (P) تضغط بصورة متساوية على الشبكة الإندوبلازمية (ER) : في الخليتين، وعند وضع الجذر أفقياً (تعمل الجاذبية باتجاه g_2) أوتترسب البلاستيدات عديمة اللون فيتحرر الضغط بصورة كبيرة في الجزء الأعلى من الخلية عن الشبكة الإندومبلازمية ER المرسومة (على الجهة اليسرى) ولكن في الخلية السفلية (على الجهة اليمنى) ستتحرك البلاستيدات عديمة اللون أقل، وتبقى على الأكثر بصورة ملامسة للشبكة الإندوبلازمية (N=النواة) . عن سيفرز وفولكمان (Sievers and Volkman) كما أورده ستريت وأوبيك (Street and OPik) ١٩٧٠م.

في بعض فعالية الأنزيمات.وبالإضافةإلى ذلك توجد صعوبات أخرى تتلخص في تصوركيفيةانحراف الهرمون إلى الجهة السفلى من العضو خارج أكياس الموازنة.

يولد الجذر النباتي الموضوع أفقياً جهداً كهربائياً في حدود ٥-٣٠ ميليفولت بين السطوح العلوية والسفلية، ويطلق على هذه الظاهرة تأثير الكهربائية الأرضية(Geoelectric effect) التي ربما تعتبر من الأسباب الأولية لحركة الأوكسين حيث افترض أن أيونات أندول حمض الخل (IAA) السالبة الشحنة تتحرك نحو الجهة السفلى ذات الشحنة الموجبة العالية . ويظهر تأثير الظاهرة الكهربائية بعد مرور فترة على حدوث عمليات الحث الأولية؛ مما ينتج عنه توزيع للأوكسين غير المتناظر. ويمكن إحداث تأثير كهربائي أرضي اصطناعي باستعمال أوكسين على جهة واحدة من العضو .

حتى وقتنا الحاضر، لم تفسر الآلية التي بموجبها ينتقل منظم النمو جانبياً بصورة أساسية .ويولد التوزيع المتباين لمنظم النمو في جهة العضو المحفز اختلافاً في الرقم الهيدروجيني (pH) ، وفي تركيز السكريات المختزلة ، وفي الضغط الازموزي، وفي معدل التنفس وفي فعالية بعض الأنزيمات مثل أنزيم الكاتاليز (Catalase) . ويتضح من هذا أن استحثاث الجاذبية الأرضية يحدث تغيرات معقدة في عمليات الأيض للأنسجة النباتية على الجهات العلوية والسفلية للعضو المستجيب .

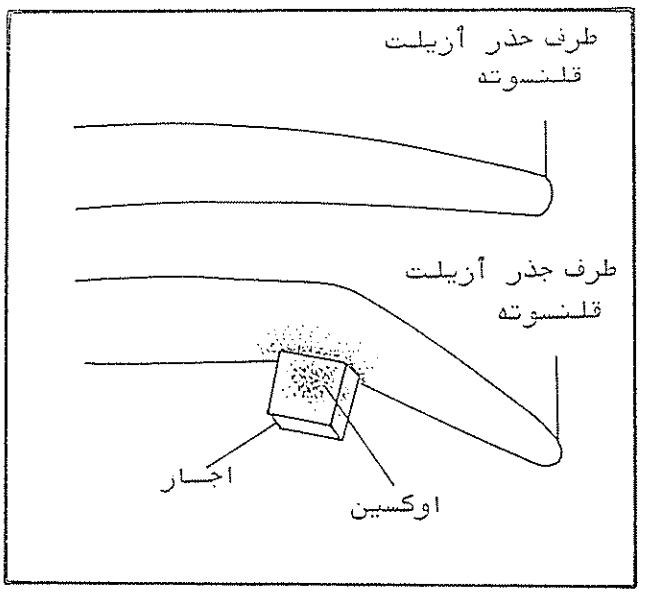
د- رأى كثير من الباحثين في أواخر الثمانينات أن القسم الذي يتلقط الثقالة " الجاذبية الأرضية " في القلنسوة هو المنطقة المركزية المسماة " العميد" (Columella) التي تتألف من خلايا غنية بـ " صانعات النشاء " (Amyloplasts) الكثيفة ، وهي عضيات محشوة بحبات النشاء. وتحتل صانعات النشاء في الجذور الموجهة رأسياً النهاية السفلى في كل حلقة من خلايا العميد باتجاه طرف الجذر ، وما أن تتنبه الجذور بالجاذبية، حتى تتهاوى صانعات النشاء في العميد (Columella) سريعاً خلال ثوان من موقعها السابق وتترسب على امتداد الجذر السفلى الجديد لكل خلية .

وجد أن الأوكسين يتحكم بانحناء الجذور المتأودة بالجاذبية، ويوجد

الأوكسين بصورة طبيعية في الجذور، وهو مثبط قوي لنموها ، وإن كان ذلك بتركيزات منخفضة جداً .

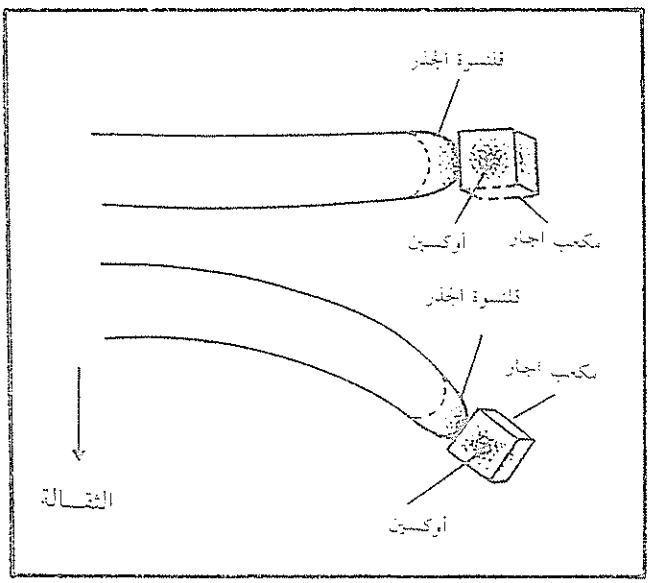
إذا ما عوملت الجذور التي جعلت غيرحساسة للجاذبية " بإزالة القلنسوة" بوضع جرعة من الأوكسين على أحد جوانب منطقة الاستطالة، فإن الأوكسين يستطيع أن يحرف الجذور على الانتحاء باتجاه الجانب الذي وضع عليه الأوكسين (شكل ٤-١١) . وهذا اكتشاف يوحي بأن تزايد الأوكسين يؤدي إلى تأثير فسيولوجي طفيف يكون كافياً لاحداث الانحناء نحو الأسفل .

من المعطيات الحديثة، اتضح أن ترسب صانعات النشاء يفجر تحرير أيونات الكالسيوم (Ca^{++}) من عضيات تقع على امتداد الوجه السفلي لخلايا العميد ، وينشط الكالسيوم المتحرر بدوره " أنظمة النقل " التي تحرك الكالسيوم والأوكسين نحو الأسفل من خلية إلى أخرى وباتجاه وجه القلنسوة السفلي . وعرف أن الكالسيوم المتحرك الحر في قلنسوة الجذر ضروري من أجل التأود بالجاذبية الأرضية في الجذر (شكل ٤-١٢) .



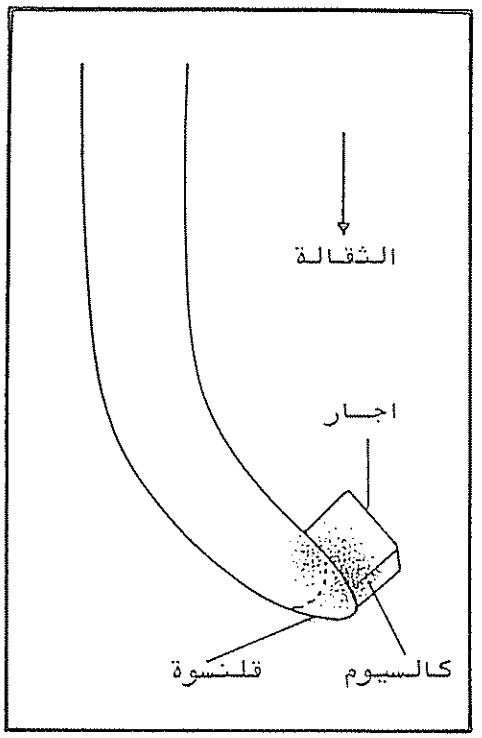
الشكل (٤-١١)

وقد تساعد جذور بادرات الذرة الشامية المزالة قلنسواتها ، على إيضاح أن التوزيع غير المتساوي للأوكسين يمكن أن يكون مسؤولاً عن النمو غير المتناظر في منطقة الاستطالة في الجذور المنبهة ثقالياً ، وإزالة القلنسوة تجعل الجذور عديمة الاستجابة للثقالة (في الأعلى) غير أنه إذا وضع الأوكسين في كتلة من الآجار المليئة بالهرمون على جانب من جوانب الجذر المزال القلنسوة (في الأسفل)، فإن الجذر ينمو ببطء أكبر على امتداد هذا الجانب، وينحني في النهاية باتجاه الهرمون الموضوع .عن ايفنس وهازنشاين ١٩٨٨م .



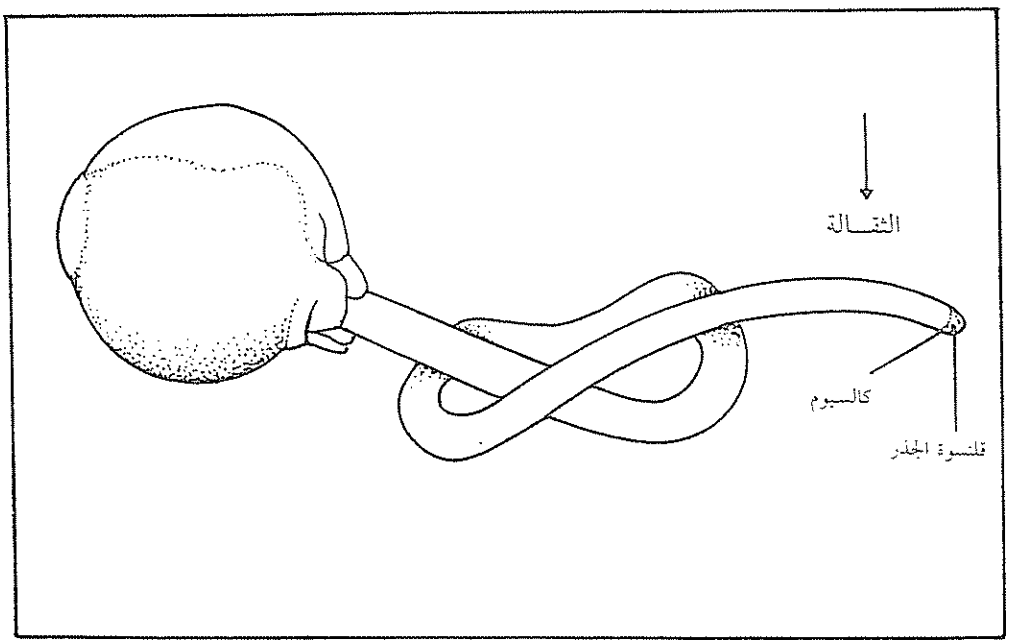
الشكل (٤-١٢)

تنمو جذور الذرة الشامية، التي تعرضت قلنسواتها إلى عامل رابط للكالسيوم (شكل ٤-١٢) ، نمواً أفقياً اذا ما قلبت على جانبها (في الأعلى) لأن العامل الرابط يمنع إعادة توزيع الكالسيوم استجابة للثقالة، فإذا وضع موضع كتلة الآجار الحاوية على العامل الرابط كتلة تحتوي على الكالسيوم، فإن التأود الثقالي للجذر يتحدد (في الأسفل) وتشير مثل هذه النتائج إلى أن حركة الكالسيوم في القلنسوة أساسية لمقدرة الجذور على الاستجابة للثقالة (الجاذبية الأرضية). عن ايفنس وهازنشاين ١٩٨٨م .



الشكل (٤-١٣)

تنحني جذور الذرة الشامية، التي عولجت بالكالسيوم، باتجاه الجانب المعالج (شكل ٤-١٣) لينحني الجذر نحو اليمين فوراً بعد وضع كتلة الآجار الحاوية على الكالسيوم على الجانب الأيمن لقلنسوة جذر رأسي، وكذلك في التجارب طويلة المدى التي بدل فيها موضوع معالجة القلنسوة بالكالسيوم بصورة دورية . عن إيفنس وهازنشاين ١٩٨٨م .



الشكل (٤-١٤)

قد تنشأ التفافات متعددة للجذر، تتنامى كل منها عند تقوس الجذر باتجاه الكالسيوم (شكل ٤-١٤) وتشير هذه النتائج إلى أن التوزيع غير المتساوي للكالسيوم في جذر منبه ثقلياً، وخاصة الزيادة على الوجه السفلي للقلنسوة، يسهم في الانحناء نحو الأسفل في منطقة الاستطالة. عن إيفنس وهازنشاين (١٩٨٨م).

عندما درست الجذور التي لم تكن منبهة بالجاذبية الأرضية،، أكتشف أن للكالسيوم تأثيراً قوياً في اتجاه نموها ؛ فعندما وضع الكالسيوم على القلنسوة بصورة غير متساوية ، انحنى الجذر باتجاه الرقعة ذات التركيز الأعلى بالكالسيوم (شكل ٤-١٣) . عندما يصل تركيز الكالسيوم إلى مستوى معين، فإن الأيونات تنشط الكالموديولين (Calmodulin) وهو بروتين صغير معروف بأنه منشط قوي لكثير من الأنزيمات ذات الأهمية في الوظيفة الخلوية ، وهو متوافر في قلنسوة الجذر ، ويعادل تركيزه في القلنسوة أربعة أمثال تركيزه في منطقة الاستطالة. ووجد أن الكالموديولين في القلنسوة قد يكون ضرورياً لتأود الجذور بالجاذبية الأرضية . وجد أن الكالموديولين المنشط بالكالسيوم في خلايا العميد ، لا ينشط مضخات الكالسيوم وحدها، وإنما ينشط مضخات الأوكسين أيضاً .

(٤-١-٣-٢-٣) الانتحاء المائي

إن الحركةالمائية الشاذة (Hydronasty) عبارة عن التفاف الأوراق النباتية استجابة للإجهاد المائي (Water Stress) بدلاً من الاستجابة للضوء (كما سبق الحديث عنه في هذا الفصل) . وهذا النوع من الحركة يقلل من تعرض سطح الأوراق الى الهواء الجاف عن طريق قفل الثغور للتقليل من عملية نتح الماء هذا بالإضافة إلى أن الاختزال (في مساحة الورقة) يقلل من التشبيط الضوئي . إن حركات التفاف الأوراق وثنيها ينتج عنها فقد الماء (فقد امتلاء الخلية) من الجدر الرقيقة للخلايا الحركية ، ويسمى هذا النوع من الخلايا بالخلايا الحركية (البالونية) (Bulliform Cells) (شكل ٤-١). تتميز الخلايا الحركية بوجود طبقة رقيقة جداً من الأدمة (Cuticle) أو بعدم وجود طبقة الأدمة مما يساعد على فقد الماء بسرعة أكبر من خلايا البشرة ، وينتج عن خروج الماء من الخلايا الحركية قلة في ضغط الامتلاء بها؛ مما يساعد على التفاف خلايا الطبقة السفلية .

(٤-٢) التشكل الضوئي

مقدمة

يعتبر الضوء من أهم العوامل التي تؤدي دوراً في ضبط عمليات النمو والتكشف ، ولعل من أهم الأسباب التي تجعله يقوم بهذا الدور دوره الأساسي في عملية البناء الضوئي علاوة على تأثيره في التمييز والعمليات الانتحائية والتحكم في التشكل النباتي (Morphogenesis) . يسمى التحكم في التشكل النباتي بواسطة الضوء بالتشكل الضوئي (Photomorphogenesis) ، ولحدوث هذا التشكل الضوئي لا بد من أن يمتص النبات الضوء، حيث يوجد أربعة أنواع من مستقبلات الضوء Photoreceptors تؤثر في التشكل الضوئي في النباتات وهي :-

١- الفيتوكروم (Phytochrome)

وهي الصبغة التي تمتص الضوء الأحمر والأحمر-البعيد امتصاصًا جيداً.

٢- الكريبتوكروم (Cryptochrome)

مجموعة متشابهة ، لصبغات غير معروفة حتى الآن تمتص الضوء الأزرق والموجات الطويلة من الضوء فوق البنفسجي (طيف الامتصاص من ٣٢٠ الى ٤٠٠ نانومتر).

٣- مستقبلات الضوء فوق البنفسجي-ب (UV-B Photoreceptor)

مركب واحد أو أكثر غير معرف حتى الآن (ليس من الصبغات) يمتص الإشعاع فوق البنفسجي (طيف الامتصاص من ٢٨٠ إلى ٣٢٠ نانوميتر).

٤- **البروتوكلوروفيليد أ** (Protochlorophyllide a)

صبغات تمتص الضوء الأحمر والأزرق وتختزل إلى كلوروفيل أ .

سوف يتم في هذا الفصل مناقشة هذه المستقبلات الضوئية مع التأكيد على صبغة الفيتوكروم لتوافر كثير من المعلومات عنها، ولأنها، كما يبدو، من أهم المستقبلات الضوئية في النباتات الوعائية . عموماً ، فإن هذه المستقبلات الضوئية تساهم في ضبط الأشكال الظاهرية، وإنبات البذور، وتميز البادرات إلى مرحلة إنتاج الأزهار والبذور وتكوينها . وسبق التعرض لتأثير الضوء في التحكم في أطوار مختلفة من عمليات النمو خصوصاً في عمليات النمو والتكشف ، حيث يتضح فيه التحكم في عمليات النمو والتكشف بواسطة منظمات النمو النباتية .

(٤-٢-١) مميزات البادرات النامية في الضوء

يمكن -بسهولة- تمييز تأثير التشكل الضوئي وملاحظته بمقارنة النباتات المنماة في الضوء بالنباتات المنماة في الظلام . يطلق على البادرات النباتية المنماة في الظلام البادرات الشاحبة (Etiolated seedling) ويلاحظ على هذا النوع من البادرات الاصفرار والضعف . ويمكن حصر أهم ما تتميز به هذه البادرات النباتية المنماة في الضوء بما يلي :-

١- **استحثاث إنتاج الكلوروفيل .**

٢- **استحثاث نمدد الأوراق** (Leaves expansion) ، مع ملاحظة قلة هذا الاستحثاث في نباتات ذوات الفلقة الواحدة : مثل (الذرة Maize) عماهو في ذوات الفلقتين: مثل (الفول Bean) .

٣- **تثبيط استطالة السوق النباتية .**

٤- استحثاث تكشف الجـــــذر .

تعتبر جميع هذه الاختلافات مهمة جداً وذلك لأجل بزوغ الساق من التربة واستقبال الأوراق للضوء ، ولحدوث ذلك ،لا بد من استهلاك كمية كبيرة من الغذاء المخزون في نسيج السويداء (الإندوسبيرم): مثل الذرة، أو من الفلقات : مثل الفســول.

(٤-٢-٢) اكتشاف الفيتوكروم

يعتبر اكتشاف الفيتوكروم وعزله وتوضيح دوره كصبغ بضبط استجابات التشكل الضوئي من أهم الموضوعات التي انجزها المهتمون في هذا المجال ، حيث أجرى العديد من الدراسات في الولايات المتحدة خلال الفترة من ١٩٤٥م إلى ١٩٦٠م .

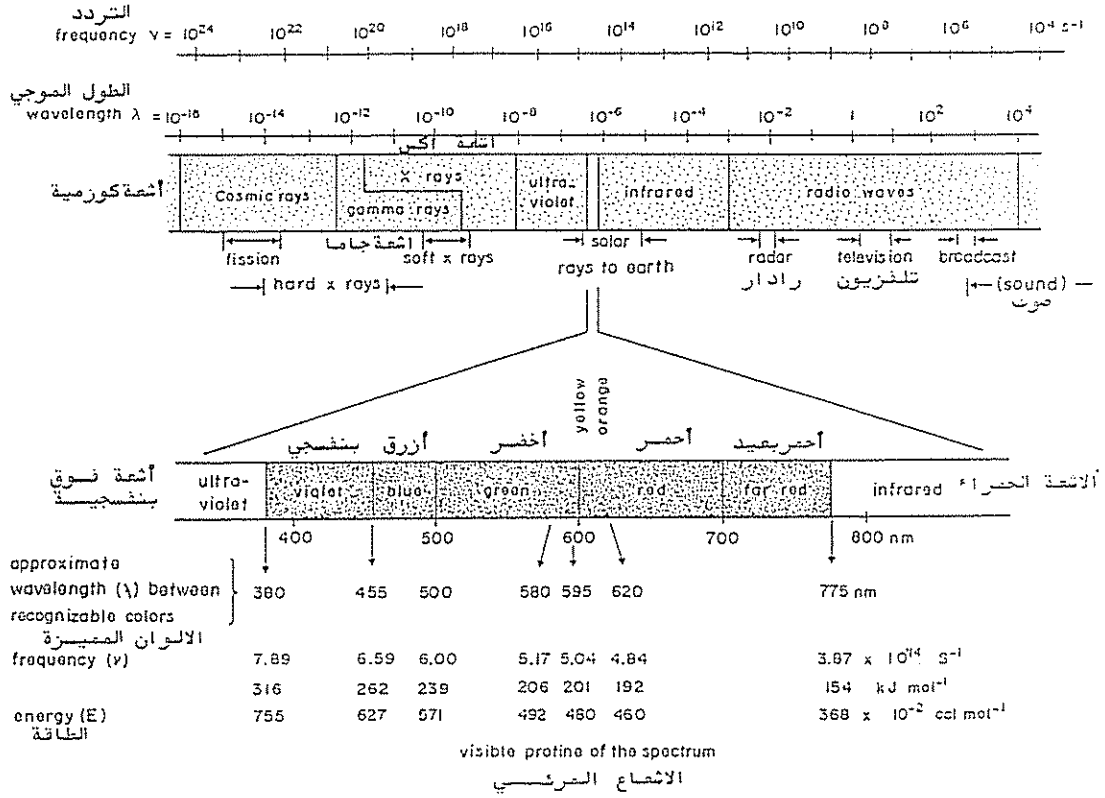
من الملاحظات المهمة حصول العالمين جارنر (Garner) وألارد (Allard) في حوالي عام ١٩٢٠م ، على أن فترات من الضوء والظلام تؤدي دوراً في التحكم في إزهار بعض النباتات .وهذا ما أوضحه علماء آخرون : فأن نبات الأرقطيون (Cocklebur) وهو من النباتات قصيرة النهار يحتاج إلى فترة ليل طويل أكثر من الفترة القصيرة الحرجة المتطلبة لكي يزهر . وأن هذا النبات يتوقف ازهاره اذا قطعت فترة الظلام بومضة ضوئية قصيرة ، حيث أظهر الضوء الأحمر نتائج أفضل في منع الإزهار من الأطوال الموجية الأخرى ، إضافة إلى أن هذه الومضة من الضوء الأحمر أدت إلى استحثاث تمدد أوراق نبات البسلة .

لقد بذل العالمان بورثويك وهندريكز (Borthwick and Handricks) جهداً كبيراً في مجال تأثير الضوء في إنبات البذور وكمونها ووحدا خبراتهما الجيدة في مجال التشكل الضوئي: خاصة فيما يتعلق بكمون البذور في العديد من الأنواع النباتية ، حيث حصلا على أعلى قيم لاستحثاث الإنبات السريع لبذور نبات الخس في مجال طيف امتصاص الضوء الأحمر ، بينما النسبة المئوية للإنبات في الظلام لا تتجاوز ٥ - ٢٠٪ ،وبهذا يكون واضحاً إثبات

استحثاث نسبة انبات بذور الخس بالضوء الأحمر منذ الثلاثينات من القرن العشرين ، هذا على النقيض من استخدام الضوء الأزرق والضوءالأحمر - البعيد حيث اتضح أن تأثيرهما مثبط للانبات إلى درجة أقل من النسب المئوية المتحصل عليها في حالة الظلام.

يتراوح الطول الموجي لمعدل طيف الامتصاص للضوء الأحمر - البعيد (Far red Light) مع الأطوال الموجبة الأطول من الضوء الأحمر من ٧٠٠ إلى ٨٠٠ نانومتر.

تعتبر الأطوال الموجبة الأطول من حوالي ٧٦٠ نانومتراً غير مرئية للإنسان وقريبة من منطقة طيف الأشعة تحت الحمراء (Infra red) كما هو موضح في (شكل ٤-١٥) .



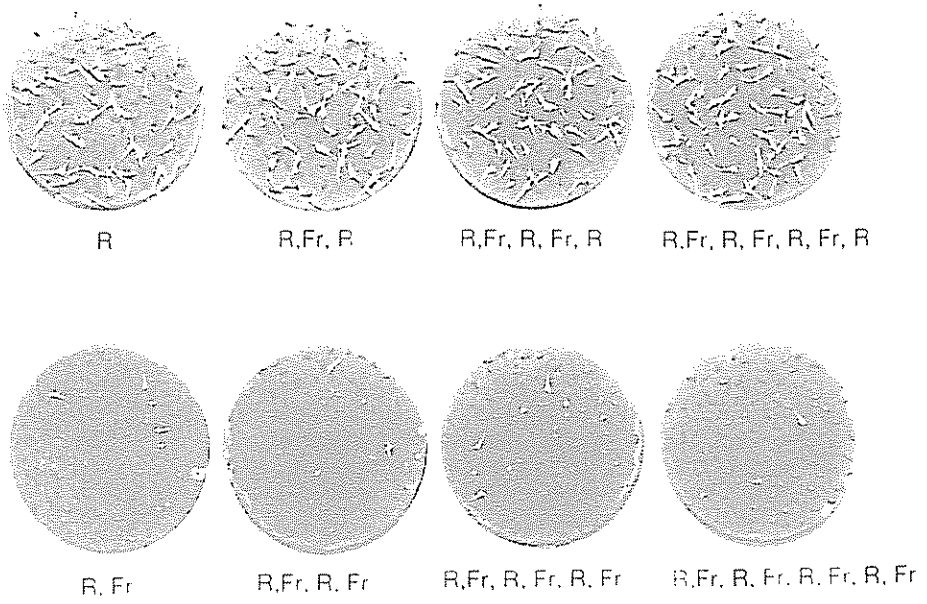
(شكل ٤-١٥) :يوضح الطيف الكهرومغنطيسي ، باستخدام كلٍّ من التردد (ν) والطول الموجي (λ) نانومتر ، حيث يلاحظ معظم الطيف والجزء المرئي مكبراً لوصف المناطق التي تظهر للمشاهد بأنها ذات ألوان عدة . كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

يُلغى استحثاث إنبات البذور عند تعريضها للضوء الأحمر - البعيد بعد استخدام الضوء الأحمر مباشرة ، ولكن إذا استخدم الضوء الأحمر بعد الضوء الأحمر-البعيد يحدث استحثاث للإنبات . وبتتابع معاملة البذور بالضوء الأحمر ثم بالأحمر البعيد، وجد أن الضوء المعطى الأخير هو الذي يحدد انبات البذور من عدمه ؛ حيث إن الضوء الأحمر مستحث للانبات، والضوء الأحمر - البعيد يلغي هذا الاستحثاث (شكل ٤- ١٦) . يوحي هذا بأن المادة المستقبلة للضوء (Photoreceptor) موجودة بهيئتين معكوستين تمتص إحداهما الضوء الأحمر (Pr) ، وعندها تتغير إلى الشكل الثاني (Pfr) الذي له أقصى امتصاص في الضوء الاحمر-البعيد ، وعرفت هذه الصبغة بالفيتوكروم .

(٤-٢-٣) التأقت الضوئي

تسمى استجابة النبات للإزهار نتيجة طول اليوم (طول الفترة الضوئية أو فترة الظلام) بالتأقت الضوئي (Photoperiodism) . لقد لوحظ في بعض أنواع نبات التبغ، أنها لا تزهر ولا تعطي ثماراً إذا نُميت في ظروف النهار الطويل حتى لو تركت تنمو إلى أطوال طويلة (١٥قدماً)،ولكن إذا نميت في ظروف النهار القصير(في أشهر الشتاء) فإنها تزهر وتثمرعند طول قدره حوالي خمسة أقدام، ويستنتج من ذلك أن طول اليوم له تأثير على الازهار والاثمار .

لقد وجد فيما بعد أن هذه النباتات تزهر فقط عندما يكون نموها في ظروف نهار قصير (أقل من ١٤ ساعة ضوء في اليوم) ، ولا تزهر إذا نميت في ظروف نهار طويل (أكثر من ١٤ ساعة ضوء في اليوم) ، ولذلك فقد سميت تلك النباتات بنباتات النهار القصير (Short day Plants) . يحدث تثبيط الإزهار في نباتات النهار القصير إذا قطعت ومضة ضوئية من الضوء الأحمر ليل طويل، ويستحث الازهار إذا أعقبت الومضة الضوئية الحمراء حالاً بضوء أحمر-بعيد (أي أن تثبيط الازهار المستحث باستخدام الضوء الأحمر يزال باستخدام الضوء الأحمر - البعيد مباشرة بعد الأحمر). لقد أدى هذا النوع من التجارب إلى معرفة وجود صبغة زرقاء تمتص الضوء الأحمر تسمى الفيتوكروم (Pr) ، وأن هذه الصبغة ربما تتحول باستعمال الضوء الأحمر إلى شكل آخر يعرف بصبغة (Pfr) التي تمتص الضوء الأحمر - البعيد (الشكل الذي اتضح أن لونه أخضر

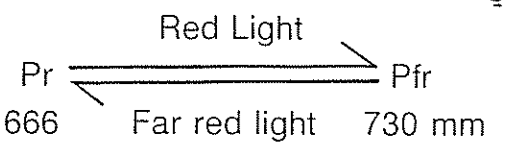


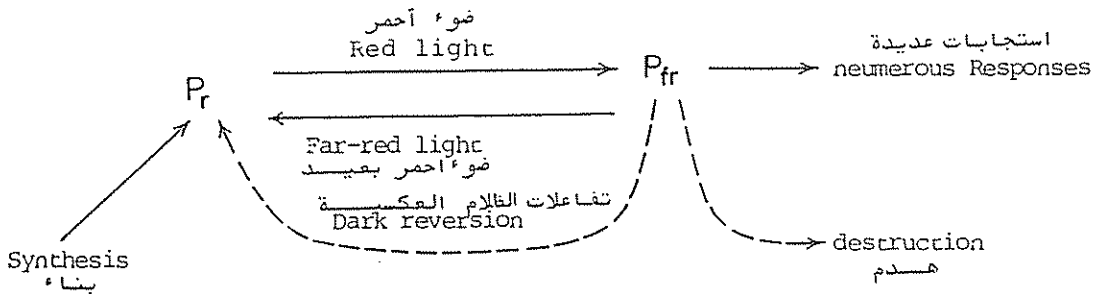
(الشكل ٤-١٦): يوضح تأثير انعكاسات الضوء الأحمر (R) والضوء الأحمر -البعيد (Fr) في إنبات بذور الخس ؛ حيث يلاحظ أن فترة التعرض للضوء الأحمر لمدة دقيقة واحدة والأحمر - البعيد لمدة ٤ دقائق . تنبت البذور إذا كانت فترة التعرض للضوء الأحمر هي الأخيرة ، أما إذا كانت فترة التعرض الأخيرة هي للضوء الأحمر- البعيد فتبقى البذور كامنة. كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

زيتوني) والتي (الصبغة الزرقاء) يعاد بناؤها (Regenerated) باستعمال الضوءالأحمر-البعيد، واستنتج أن الشكل الزيتوني الناتج باستعمال الضوء الأحمرشكل نشط وفعّال ، بينما الشكل الأزرق غير نشط.

لقد بنيت هذه الاستنتاجات على أساس دراسات فسيولوجية وكيموحيوية باستعمال بذور أو نباتات شاحبة النمو تحتاج إلى مزيد من المعرفة والايضاح باستخلاص صبغاتها ودراستها في المختبر ويستعمل هذا النمط من البحث لجميع الصبغات بما فيها الكلوروفيلات والكاروتينات (الخاصة بالبناء الضوئي) والسيتوكرومات (الخاصة بالتنفس).

نقى بعض الكيميائين في الستينات من القرن العشرين الفيتوكروم من المستخلصات المتجانسة من بادرات الحبوب باستعمال الفصل العمودي اللوني (Column chromotography) وبعض التقنيات الروتينية الأخرى المستعملة في تنقية البروتينات، وأوضحوا أن الفيتوكروم المفصول يتغير لونه -بالعكس- عند تعريضه لضوء أحمر أو ضوء أحمر بعيد . يمكن تلخيص هذه المتغيرات وإيضاحها كما يلي :-



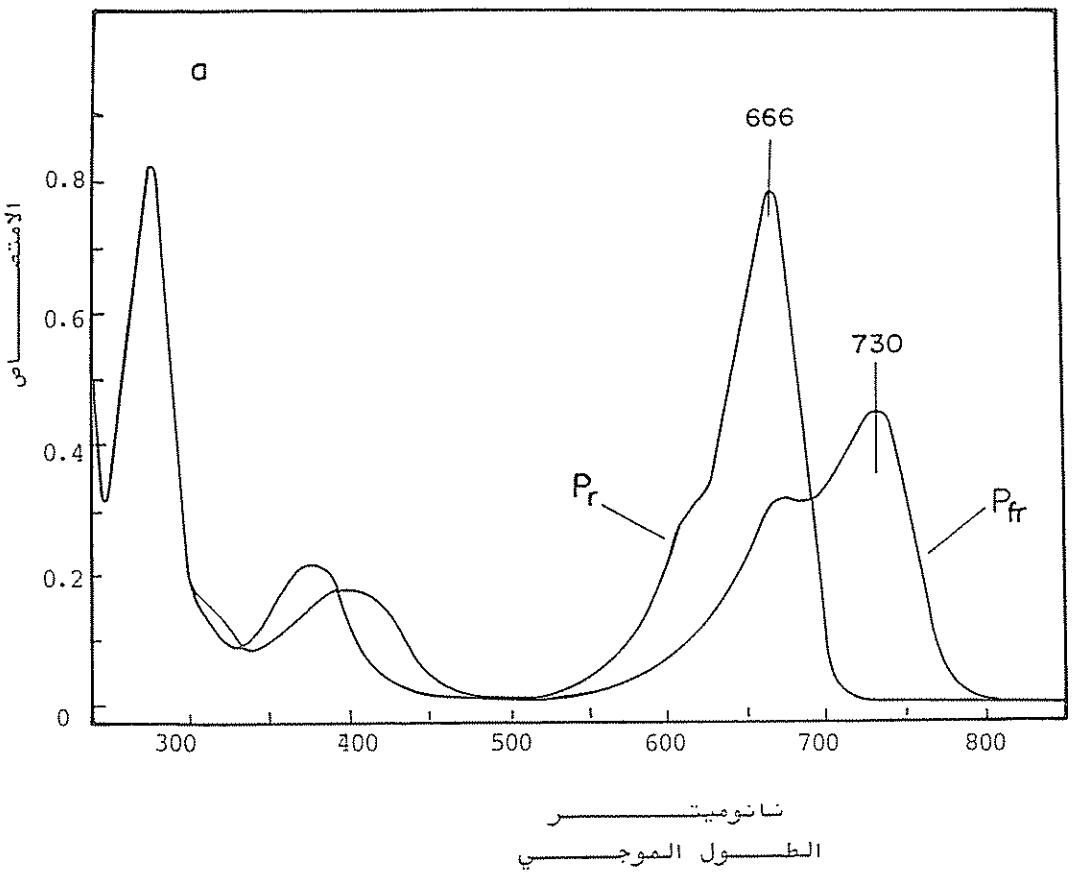


ملخص ، يوضح الرسم أعلاه لبعض تحولات الفيتوكروم ، حيث إن الخط المتقطع يدل على التحولات والعمليات الهدمية التي تحدث في الظلام والتي لا يبدو أنها تحدث في جزيئات النوع Pfr.

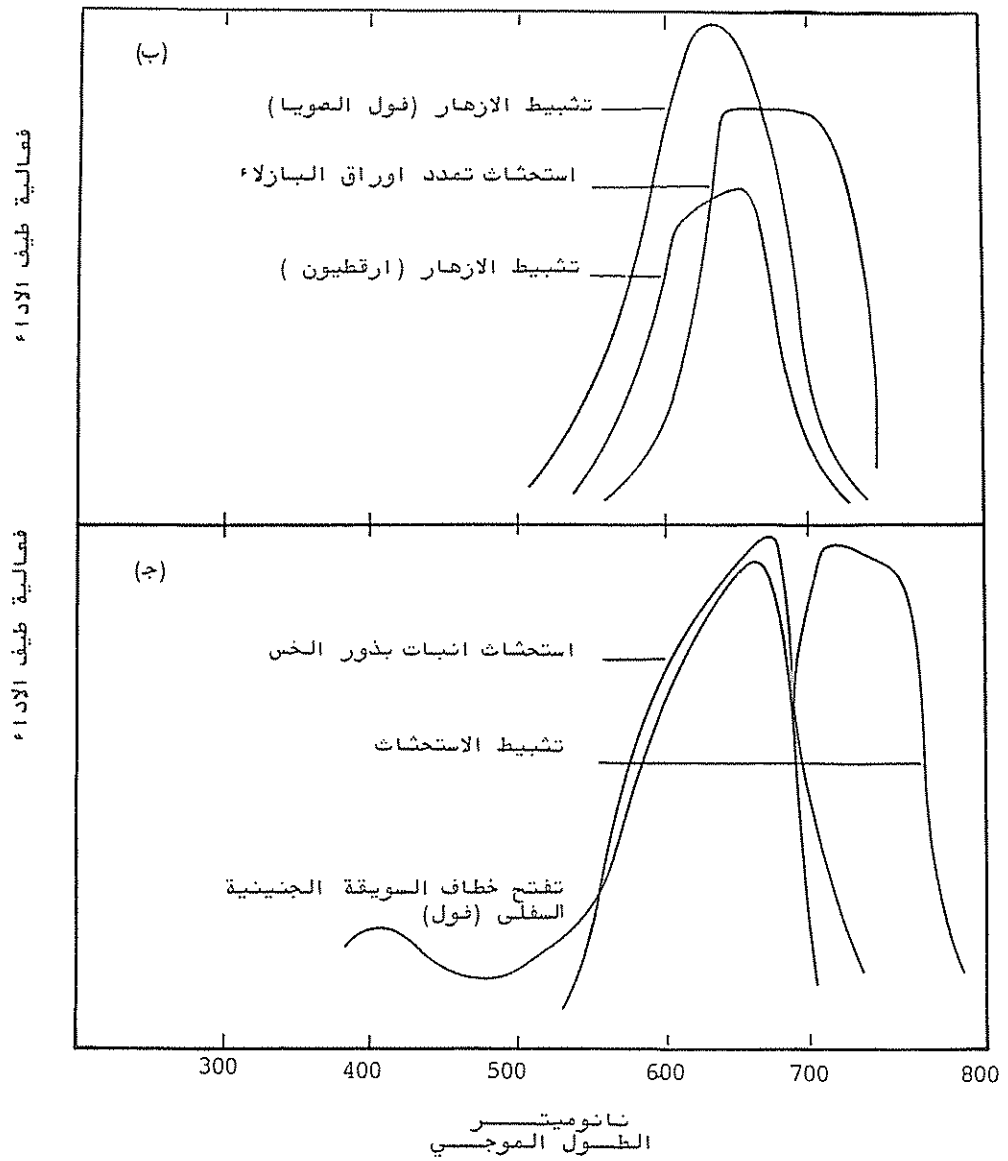
(٤-٢-٤) الخواص الطبيعية والكيميائية للفيتوكروم

استخدم في جميع الدراسات التي أجريت على الفيتوكروم صبغات منقاة من بادرات نامية نمواً شاحباً ، ويعود ذلك إلى سببين : الأول : أن البادرات النامية في ظلام تام (كلي) تحتوي على كمية من الفيتوكروم تتراوح كميتها بين ١٠ و ١٠٠ مرة أكثر من فيتوكروم البادرات النامية في الضوء، وثانياً ، لا تحتوى البادرات النامية في الظلام التام على كلوروفيل يمتص الضوء الأزرق والأحمر، ويتعارض مع قياس صبغة الفيتوكروم بمقياس شدة الضوء النسبية (المطياف) (Spectrophotometer) (الشكل ٤-١٧أ).

لصبغة الفيتوكروم النقية المستخلصة من النباتات هيئتان، تكون ذروة امتصاص إحداهما في المنطقة الحمراء عند الطول الموجي ٦٦٦ نانومتراً ، ويطلق عليها الهيئة الزرقاء (Pr) (Blue form) والأخرى ذروة امصاصها في المنطقة الحمراء - البعيدة عند الطول الموجي ٧٣٠ نانومتراً ، ويطلق عليها الهيئة الزيتونية (Olive form) (Pfr). ويوضح (الشكل ٤-١٧أ) مثالاً لطيف امتصاص هذه الأطوال الموجية ، حيث يلاحظ أن طيف الامتصاص (Pfr) يتداخل في المنطقة الحمراء (بالقرب من ٦٦٦ نانومتر) ويعود هذا إلى وجود (Pr) وليس إلى (Pfr): لانه من المستحيل تحويل أكثر من ٨٥ ٪ من (Pr) إلى (Pfr) في عينة الفيتوكروم ، ولا يمكن الحصول على تحويل من (pr) الى (Pfr) أكثر فعالية ، لأن جزءاً من (Pfr) يتحول مرة أخرى إلى (Pr) عند امتصاص (Pfr) نفسه للضوء الأحمر . يوضح الشكلان (٤-١٧ب ، ٤-١٧جـ) فعالية طيف الامتصاص في المنطقة الحمراء والحمراء - البعيدة للعديد من الاستجابات الفسيولوجية ، حيث يلاحظ في الأوراق والسيقان ، تغير طيفي الأداء لاستجابة الفيتوكروم الناتجة عن (Pfr) وكمية الضوء (الممتص بواسطة Pr) المتطلب للاستحثاث. تحدث إزاحة (Shift) لقمم (Peaks) امتصاص طيف الأداء في إتجاه الأطوال الموجية القصيرة بالقرب من ٦٣٠ نانومتراً (يمتص عندها الكلورفيل بقلة)، وتحتاج الاستجابة إلى طاقة أكثر . ويمكن ملاحظة قمم طيف الأداء المثبطة لإزهار نباتي فول الصويا (Soybean) و الأرقطيون (Cooklebur) (الشكل ١٧ب). يمتص كلٌ من (Pr) و (Pfr) الضوء البنفسجي (Violet) والأزرق (Blue) ، ولكن مستويات الإشعاع لهذه الأطوال الموجية أقل فعالية من الضوء الأحمر ومن



(الشكل ٤-١٧أ) يوضح مقارنة لطيف الأداء لكلٍ من شكلي الفيتوكروم مع فعالية طيف الأداء للعديد من العمليات الفسيولوجية. عن فيرسترا وكويل (Vierstra and Quail) ١٩٨٣م.

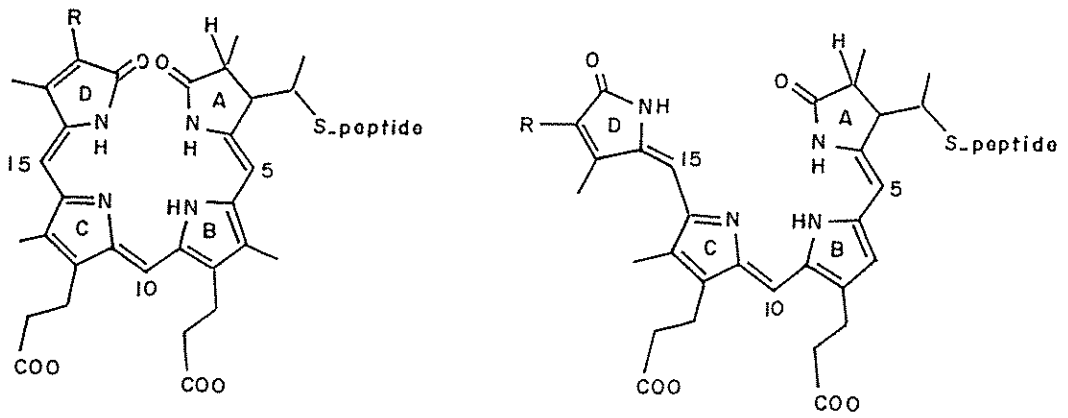


(الشكل ٤-١٧ب) : يوضح فعالية طيف الأداء؛ أخذت نتائجه من تجارب باركر ومساعديه (Parker et. al.) ، و(الشكل جـ) يوضح فعالية طيف لاستحثاث تفتح خطاف السويقة الجنينية السفلى . عن ويثرو ومساعديه (Withro et. al.) ١٩٥٧م ، وفعالية طيف الأداء لاستحثاث وتثبيط نبات الخس. عن بورث ويك ومساعديه (Borth Wick et. al.) كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

الضوء الأحمر- البعيد للعمليات الفسيولوجية التي سبق أن وصفت؛ لأنه لا (Pr)ولا (Pfr) يمتصان الضوء الأخضر (green) بفعالية ، ويعود ذلك إلى أن عين الإنسان حساسة خاصة للضوء الأخضر ، ومصافي (Filter) الضوء الآمن (Safelight) التي تنفذ فقط الضوء الأخضر ذا الشدة المنخفضة تستعمل في تجارب علم الفسيولوجيا التي لها علاقة بالفيتوكروم . بصفة عامة ، إن الضوء الأخضر الآمن ، و مصافي الضوء الأخضر تستعمل بكثرة في دراسات الفيتوكروم، ولكن يجب أن تعطى إشعاعات منخفضة وأن تفحص للتأكد من أنها لا تعطي استجابة . في بعض الاستجابات الخاصة الحساسة، التي سوف نتطرق إليها فيما بعد، لا يستخدم الضوء الأخضر الآمن قط .

من الناحية الكيميائية ، الفيتوكروم عبارة عن هيئتين متجانستين من عديد الببتيدات (Polypeptides) المتشابهة ، والوزن الجزئي لكل واحدة منهما حوالي ١٢٠ كيلو دالتون (120 K Da) . لكل واحد من هذه الببتيدات العديدة مجموعة إضافية تدعى الحامل الصبغي (Chromophore) الكروموفور. وهذه الصبغة متصلة بعديد الببتيد عن طريق ذرة الكبريت لجزيء الحمض الأميني السيستين (Cysteine) ؛ وهي سلسلة تترابيرول (Tetrapyrrole) مفتوحة مشابهة لصبغة الفيكوبيلين (Phycobilin) الموجودة في الطحالب الحمراء والبكتيريا المزرقة (Cynobacteria) . والتأثيرات الفسيولوجية للفيتوكروم ناتجة عن امتصاص هذه الصبغة للضوء وليس عن امتصاص البروتين للضوء . فحينما يحدث تحول للـ (Pr) إلى (Pfr) بواسطة الضوء، الأحمر نحصل على تشابه يميني ويساري في الصبغة (شكل ٤-١٨) ، وعند حدوث تعديل في صبغة الفيتوكروم يؤدي ذلك إلى حدوث تغيرات عديدة ودقيقة غير معروفة في تركيب بروتين الفيتوكروم . ويعتبر هذا التغير في شكل البروتين مسؤولاً عن نشاطات العمليات الفسيولوجية للـ (Pfr) وعدم نشاطات العمليات الفسيولوجية للـ (Pr) .

لقد نشرت في منتصف الثمانينات من القرن العشرين تقارير تشير إلى الصفات والمميزات الكيميائية و المناعية والطيفية للفيتوكروم ، وأصبح الآن واضحاً تماماً أن هناك نوعين رئيسين من الفيتوكروم ،هما: النوع الأول والنوع الثاني.



(الشكل ٤-١٨) : يوضح تركيب الحامل الصبغي للشكل Pr من الجهة اليسرى، وللشكل Pfr من الجهة اليمنى. عن رودجر (Rudiger) ١٩٨٧م ، وكذلك عن رودجر (Rudiger) ١٩٨٦م.

إن النوع الأول (Pr) سائد في البادرات المنماة في الظلام ، والنوع الثاني (Pfr) سائد في النباتات الخضراء والبذور (بذور الشوفان Oats) . ويعتبر النوع الثاني المأخوذ من بادرات نبات الشعير الخضراء أقل -نوعاً ما-في وزنه الجزئي (١١٨ كيلو دالتون) من النوع الأول المأخوذ من بادرات نبات الشوفان المنماة في الظلام (١٢٤ كيلو دالتون) ، ولكن النوع الثاني يوجد بكمية أقل في الخلية الحية (Vivo) ، وله خصائص طيفية (Spectral) مشابهة لكنها غير مطابقة للنوع الأول (البادرات المنماة في الظلام) . يوجد طيف أداء واحد مهم ومختلف في كلٍّ من النوعين الأول والثاني لنبات الشوفان، وهو أن الشكل (Pfr) للنوع الثاني يكون لديه أعلى امتصاص بالقرب من الطول الموجي ٦٥٤ نانومتر ، نقيض ذلك بالنسبة للشكل (Pr) من النوع الأول: حيث له قمة إمتصاص في حدود ٦٦٦ نانومتراً. عندما تكون أعلى قيمة امتصاص للشكل (Pr) من النوع الثاني عند طول موجي ٦٥٤ نانومتراً ، تساعد على توضيح الاختلافات في طيف الأداء للنباتات المنماة في الظلام والنباتات الخضراء الموضحة في (الأشكال ٤-١٧أ،ب،جـ) ، علاوة على أن الشكل (Pr) من النوع الثاني لبادرات نبات البسلة (Pea) الخضراء، له قمة امتصاص عند الطول الموجي ٦٦٧ نانومتراً ، وكما في النوع الأول للبادرات المنماة في الظلام ، فإن للشكل (Pfr) للنوع الثاني لكلا من بادرات نباتي البسلة الخضراء والشوفان أعلى قمة امتصاص في المختبر عند الطول الموجي ٧٢٤ نانومتراً، بينما هناك امتصاص معاكس ٧٣٠ نانومتراً لفيتوكروم، النوع الأول من نباتات مختلفة على أساس تفاعلات المناعة . وقد وجد أن بروتين الفيتوكروم ،النوع الأول والثاني مختلف تماماً وذلك علاوة على وجود بعض التشابهات المهمة . هذا إضافة إلى أنه ضمن النباتات الخضراء المفردة يوجد أكثر من شكل واحد من النوع الثاني ، فعلى سبيل المثال ، وجد كلٌ من شاروك وكويل (Sharrock and Quail,) ١٩٨٩م ، دلائل تشير الى وجود أربعة أو خمسة مورثات مختلفة في نبات (Arabidopsis thaliana) ثلاثة منها (واحد من النوع الأول واثنان من النوع الثاني) لها نشاط في الخلية (Vivo) ، لذلك ربما تتجمع في مجاميع مما يسمح بعزل كاف للحمض النووي "DNA" وذلك من أجل الاختبارات الكيميائية . ولقد وجد أن المورثات الثلاثة ذات نمط من النكليدات المختلفة ، مما يشير إلى أن كل مورث يعمل على ضبط تكوين بروتين الفيتوكروم المختلف . والاختلاف بين فيتوكرومات النوع الثاني عظيم جداً إلى درجة أكبر مما هو كائن بين النوع

الثاني والنوع الأول (حوالي ٥٠٪) من نمط الحموض الأمينية المتشابهة يمكن التكهن بها باستعمال الاشارات (Code) الوراثية في جميع المقارانات . تجرى الآن دراسة مكثفة لمعرفة تركيب هذه المورثات والفيتوكرومات المعلمة (Code For) المعروفة الآن . وعندما نتحدث عن الفيتوكروم ، نتحدث عن مجاميع من البروتينات التي لها علاقة بالاستحثاث . ان فعالية الأعضاء المعزولة في هذه المجموعة من المستحيل أن تختلف ، وإلا فإنه من الممكن ألا تعطي النباتات أكثر من نوع واحد . عن ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

(٤-٢-٥) التوزيع

يوجد الفيتوكروم في كثير من أصناف النباتات، وربما يكون عاماً في النباتات الخضراء ، حيث عزل من بعض النباتات الخضراء مثل: الذرة ، والفاصوليا، والشوفان، والتبغ، ومن بعض الطحالب . لقد اكتشف الفيتوكروم أيضاً في الجذور، والسويقات، والسيقان، والأغماد الورقية، والفلقات ،والأغماد الريشية، وأنصال الأوراق، والأعناق، والبراعم الخضرية، والثمار النامية .

(٤-٢-٦) الفيتوكروم والاتزان الإيقاعي اليومي الداخلي الدائري

أوضح العديد من التجارب أن التحول الداخلي للفيتوكروم يعتبر جزءاً من تجسيد لآلية قياس الزمن في النبات ليس إلا . وقد أشارت بعض التجارب العلمية إلى أن الفيتوكروم -خاصة مستوى Pfr - يعبر عن وقت حدوث فترة الظلام التي تتفاعل مع الإيقاع الداخلي أو العمليات الإيقاعية النباتية . وهذه العمليات الإيقاعية المتزنة أو ضبط الوقت (الزمن) ما هي إلا تجسيد وانعكاس للساعة البيولوجية (Biological clock).

إن كثيراً من العمليات تحدث بإيقاع دائري، وتعكس تأقلم الكائنات المختلفة للظروف البيئية الخارجية مثل : انقسام الخلايا، والحركة في اتجاه الضوء، وقفل الثغوروالزيادة أوالنقص في المحتويات الأيضية، وتحرك الأوراق

والنمو.. إلـخ .

تعتمد الإيقاعات الفسيولوجية الداخلية -أساساً -على الدورة التقريبية عادة للمتغيرات التي تساوي من ٢٤ إلى ٢٦ ساعة؛ لذلك تدعي الإيقاع الداخلي (Endogenous circadian) . ويمكن ملاحظة عمل العديد من الإيقاعات اليومية والتي تتحكم في الساعة الأحيائية ، وكمثال على ذلك، إذا أخذت بعض النباتات من بيئاتها الطبيعية الدائرية للضوء والحرارة فإنها سوف تستمر في اظهار الاستجابة الطبيعية الكيميائية والتغير التشكلي الظاهري تحت ظروف مخالفة تماماً للعوامل الدائرية الطبيعية التي كانت تعيش فيها، كما لو كانت تعيش تحت هذه الظروف الدائرية الطبيعية "للضوء والحرارة" . ولكن عندما تعرض معظم الأنواع النباتية إلى مدى نظام متغير جديد لحث بيئي " الضوء والحرارة مثلاً " فإن الساعة الأحيائية ربما يعاد تركيبها أو تكيفها مع الزمن لكي تتوافق مع النمط البيئي الجديد . روبرت ديفلين وفرانسيس ويزام (١٩٨٥م).

(٤-٢-٧) التعاقب اليومي داخلي التكوين

عرف عن النباتات ضبطها للوقت بدقة في الظلام . وعملية تحول الصبغة التي يشترك فيها الفيتوكروم لا تعتبر بمفردها قياساً لفترة الظلام ؛ حيث إن هناك عاملاً رئيسًا مشتركًا يؤدي فعلاً دوراً في التداخل المعقد بين نظام الفيتوكروم والتعاقب المنتظم داخلي التكوين (الساعة الأحيائية).

يعتبر التعاقب المنتظم داخلي التكوين، من خصائص جميع الكائنات الحية ما عدا البكتيريا ، وبالإضافة إلى التأقت الضوئي ، لوحظت عدة أحداث أخرى يضبط فيها النبات الوقت بدقة متناهية ، مثل إرتخاء الأوراق النباتية إلى الأسفل ليلاً ، وحركة اجزاءالزهرة (خاصة البتلات) ...إلخ .

إن معظم هذه الأحداث تتبع نظامًا ثنائيًا ؛ بمعنى أن قمة النشاط للعمليات الحيوية تكون في الضوء، وتكون قلة النشاط في الظلام ، واحداث اخرى تكون قمتها في الظلام وقلتها في الضوء وهكذا .

لقد أدت هذه الملاحظات إلى اقتراح وجود تبادل في أنشطة النبات المختلفة متأثرة بالضوء (ليل - نهار) ، ومن أمثلة ذلك أزهار النباتات ذات النهار الطويل، والنباتات ذات النهار القصير،وتأثرها بكمية الضوءوطول وقته.

إن هذا التبادل المنتظم في أنشطة النبات المختلفة، لا بد أن يكون له ضابط داخلي ؛ والضابط الداخلي هنا هو ما يعرف بالساعة الأحيائية .

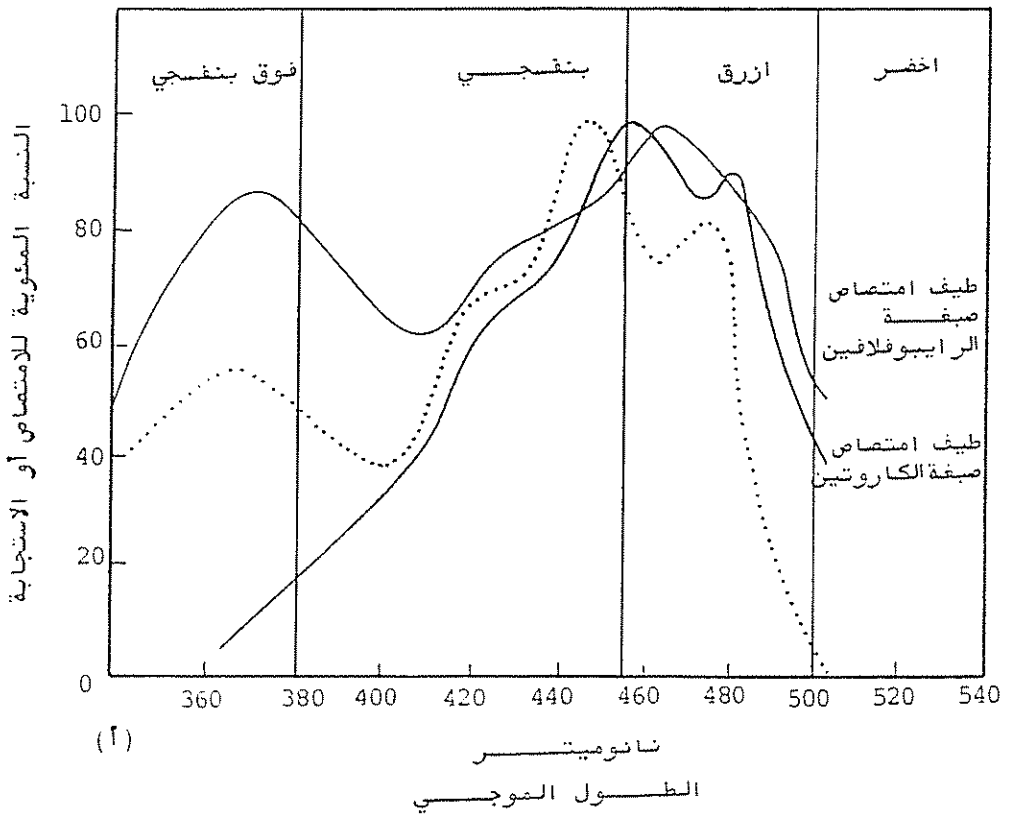
إن وجود مثل هذه الساعة الأحيائية في الخلايا غير معروف بالضبط، ولا تعرف أيضاً طبيعتها الكيميائية ، ولكن توجد اقتراحات معينة لتفسير ذلك؛ منها أن الانزيمات لها دور في ضبط الساعة ، وذلك بوجود عدة أنظمة أنزيمية تعمل بطريقة مضبوطة معينة ، ولكنها في نفس الوقت متأرجحة ، وأن التأقت المنتظم يحتاج إلى طاقة . ولقد اتضح أن التعاقب المنتظم داخلي التكوين يؤدي دوراً أساسياً ومهماً في توقيت فترات الضوء والظلام بصورة عامة في مغطاة البذور.

(٤-٢-٨) الكريبتوكروم والضوء الأزرق و مستقبلات الإشعاعات فوق البنفسجية

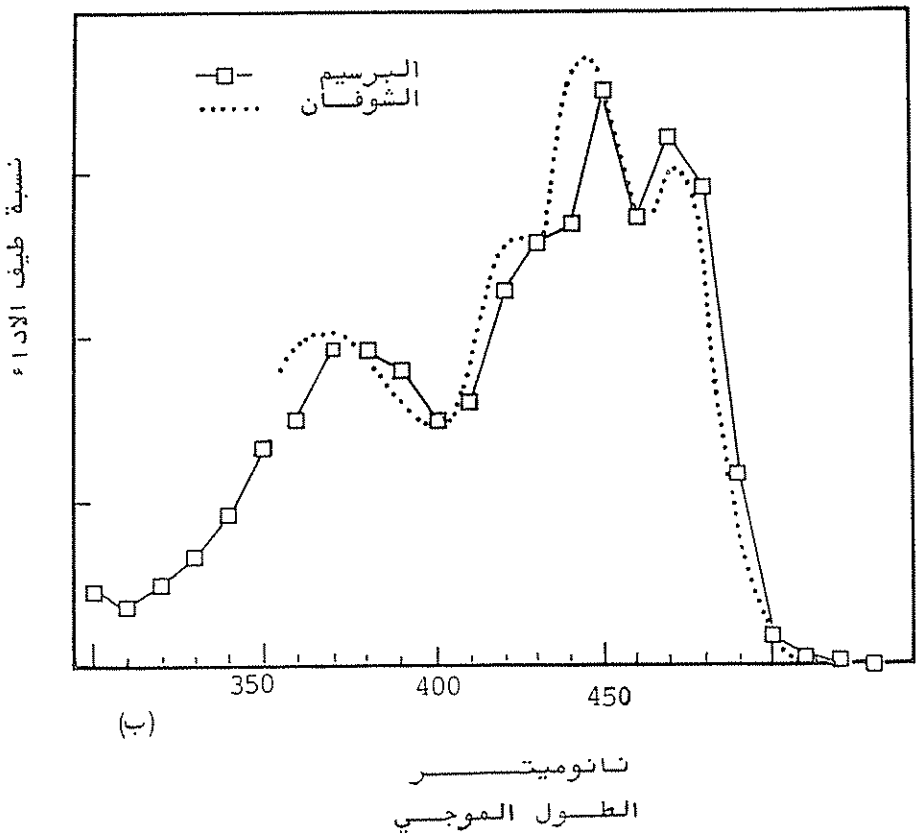
لقد اكتشف تأثير الضوء الأزرق في النباتات في عام ١٨٦٤م، حيث عرف في تلك الفترة أن الانتحاء الضوئي يحدث بسبب الطول الموجي للضوء الأزرق فقط (أوالبنفسجي) ، ومنذ ذلك التاريخ اكتشفت تأثيرات كثيرة للضوء الأزرق في النباتات والفطريات . ونشر حديثاً ملخص (Review) لكلٍّ من سنجر وشميت (Senger and Schmidt) ١٩٨٦م وضحا فيه فعالية الطيف وخواص الإشعاع الأزرق (البنفسجي) والإشعاع القريب من الأشعة فوق البنفسجية (UV).

يتكون الإشعاع القريب من الأشعة فوق البنفسجية من أطوال موجية أقصر من مدى مقدرة رؤية عين الانسان. وعامة، يطلق على هذا النوع من الأشعة فوق البنفسجية (UV-Aradiation) ، ويتراوح الطول الموجي لها من ٣٢٠ - ٤٠٠ نانومتر . ويتراوح الطول الموجي للاستجابات الفسيولوجية التي نحن بصدد دراستها من ٣٢٠-٥٠٠ نانومتر.

إن فعالية طيف الاداء لاستجابة الكريبتوكروم (الانتحاء الضوئي) موضحة في (الشكلين ٤-١٩أ و ٤-١٩ب) ، حيث يلاحظ أن فعالية طيف الاداء والامتصاص الكلي للفوتونات المتدفقة المطلوبة للاستحثاث متغيرة حسب العضو النباتي والاستجابة . وربما تستحث هذه الاستجابات



(الشكل٤-١٩ أ) : يوضح فعالية طيف الأداء لعملية الانتحاء الضوئي للأغماد الورقية لبادرات نبات الشوفان مقارنةبطيف الامتصاص للرايبوفلافين والكاروتين .عن ثيمان وكوري (Thimann and Curry) ١٩٦٠م ودينسن (Dennison) ١٩٧٩م.



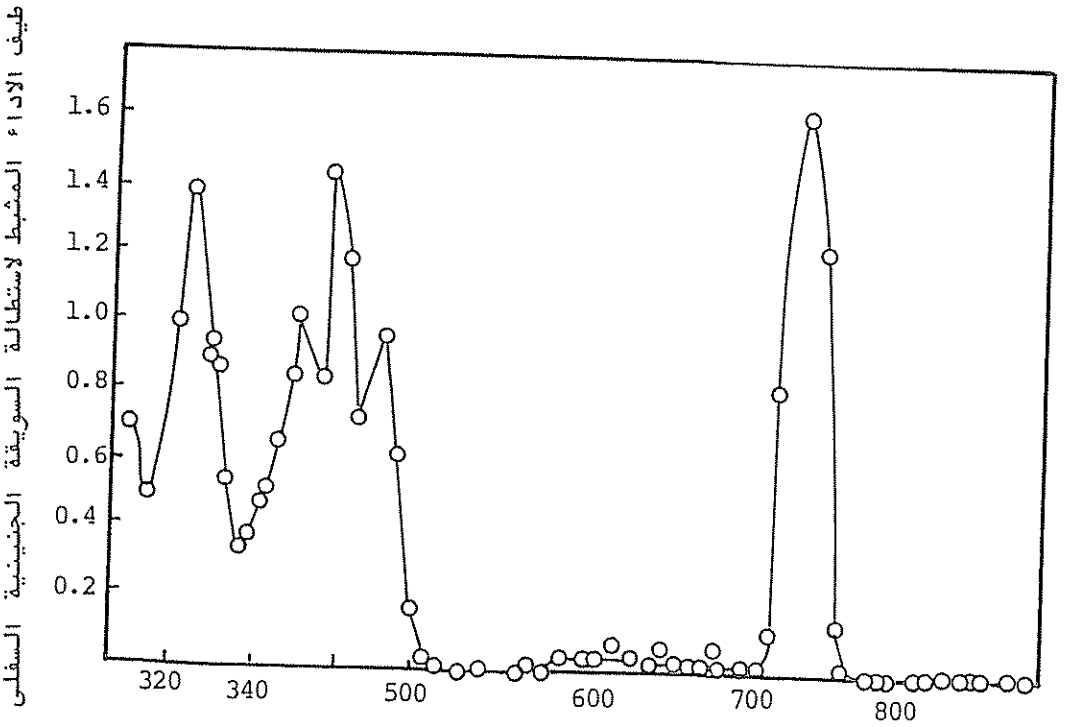
(الشكل ٤-١٩ب): يوضح فعالية طيف الأداءفي السويقة الجنينية السفلى لبادرات نبات البرسيم (Medicago sative) alfalfa مقارنة بفعالية طيف الأداء للأغماد الورقية لبادرات نبات الشوفان (Oats) ، حيث يلاحظ طيفا أداء متماثلان عن باسكن ولينو (Baskin and lino) ١٩٨٧م.

الفسيولوجية العديد من المستقبلات الضوئية للاشعاعات الزرقاء /فوق البنفسجية (Blue/UV-A photoreceptors) . ويطلق على هذه الإشعاعات كريبتوكروم ، ولم يعرف أي منها بعد . والكريبتوكروم ، عبارة عن فلافوبروتين (Flavoprotein) (بروتين متصل به رايبوفلافين)، وربما يوجد متحداً مع بروتين السيتوكروم في الغشاء البلازمي . تجدر الإشارة هنا إلى أن الكريبتوكروم يمتص الأشعة فوق البنفسجية (UV-A-radiation) ، وقمة فعالية طيف الأداء عادة في المنطقة الزرقاء - البنفسجية بالقرب من الطول الموجي ٤٥٠ نانومتراً ، إضافة إلى أن معظم الفوتونات البعيدة عن الضوء الأزرق والبنفسجي تنفذ عادة داخل النباتات بالمقارنة بفوتونات الضوء فوق البنفسجي ، وإن معظم المستقبلات الضوئية (Photoreceptors) المتسببة عن الكريبتوكروم ناتجة من امتصاص الأطوال الموجية للضوء الأزرق والبنفسجي، والتي يطلق عليها ببساطة فيما بعد الزرقاء .

(٤-٢-٩) الاستجابات وعلاقتها بالتشكل الضوئي

في أواخر الخمسينات من القرن العشرين ، وبعد اكتشاف خواص الفيتوكروم ، بدا واضحاً أن فعالية طيف الأداء مختلفة عن العديد من العمليات الفسيولوجية للبادرات المنماة في الظلام ، يعتمد ذلك على كيفية إعطاء الضوء للبادرات، هل يحدث خلال فترة قصيرة (عادة يقصد بالفترة أقل من خمس دقائق) أم يحدث خلال عدة ساعات . إن التعرض لفترات قصيرة للإشعاعات ، على سبيل المثال ، استحثاث الضوء لصبغة الأنثوسيانين (Anthycyanin) الأرجوانية (Purple) في بادرات نبات الخردل (Mustard) (Sinapis alba) يعطى قمة امتصاص بالقرب من الطول الموجي ٦٦٠ نانومتراً التي يمتص فيها (Pr) بفعالية كبيرة : علاوة على أن التعرض لعدة ساعات للإشعاعات يعطي قمة امتصاص كبيرة بالقرب من الطول الموجي ٧٢٥ نانومتراً في المنطقة الحمراء - البعيدة (Far-red) ، وهناك قمة امتصاص صغيرة في المنطقة الزرقاء. ويلاحظ أيضاً عند إعطاء بادرات نبات الخس (Lettuce) المنماة في الظلام فترة زائدة من الضوء ، فإن هذا يثبط استطالة السويقة الجنينية السفلى (Hypocotyl) (شكل ٤-٢٠) ، مما يشير الى أن فعالية طيف الأداء لها قمة امتصاص مميزة في المنطقة الحمراء - البعيدة بالقرب من الطول الموجي ٧٢٠ نانومتراً ، أما القمم

الأخرى فتحدث في المنطقة الزرقاء ومنطقة الإشعاع فوق البنفسجي (UV-A) ، ولكن لا توجد فعالية في المنطقة الحمراء التي يمتص فيها (Pr) (شكل ٤-٢٠) .



(الشكل٤-٢٠) : يوضح طيف الأداء المثبط لاستطالة السويقة الجنينية السفلى في بادرات نبات الخس الشاحبة (Etiolated) . النتائج معبر عنها نسبياً إلى التثبيط بواسطة الضوء الأزرق عند الطول الموجي ٤٤٧ نانومتراً . أعطى الضوء بصورة مستمرة للبادرات الكاملة لمدة ١٨ ساعة ، ثم قيست استطالة السويقة الجنينية السفلى عند نهاية الفترة الضوئية . عن هارتمان (Hartmann) ١٩٦٧م.

إن استجابات النبات التي تتطلب مستويات عالية نسبياً من الإشعاع، والتي لها طيف أداء غير قياسي عادة تفسر استجابتها للفيتوكروم، أصبحت تعرف الآن بتفاعلات الاشعاع العالي (High Irradiance reactions) أو باستجابات الإشعاع العالي (High irradiance responses) (HIR) . لقد استنتج العالم مانسينيلي (Mancinelli) ١٩٨٠م أنه بالاعتماد على نوعية النبات المستعمل، والاستجابة الفسيولوجية المدروسة، يمكن أن يكون لتفاعلات الإضاءة العالية (HIR) عادة ثلاثة أنواع من طيف الأداء ، في أحد هذه الأطياف، توجد قمة امتصاص في منطقة أداء مفردة في منطقة الأزرق /والاشعاع فوق البنفسجي (Blue/UV-A) عادة، والأمثلة عليها كثيرة، ومنها ، استحثاث بناء صبغات الأنثوسيانين (Anthyocyanin) في بادرات نبات الذرة المنماة في الظلام وعدم التفاف (Unrolling) أوراق بادرات نبات الأرز، والتفاف محاليق بادرات نبات البسلة، والانتحاءات . أما في حالة النوع الثاني، فنجد أن قمم فعاليات امتصاص طيف الأداء تحدث في منطقتين من مناطق طيف الاداء هي في العادة في المنطقة الزرقاء/الإشعاع فوق البنفسجي، وفي المنطقة الحمراء (Blue/UV-A and red)، حيث يشاهد في هذا النوع الاستجابة في البادرات التي نُميت تحت ظروف إضاءة مستمرة، أو نُميت لفترة قصيرة في الظلام ثم أتبعت بفترة ضوء أخضر ونُميت في الضوء لإزالة تأثير الشحوب (De-etiolation) .

يلاحظ في النوع الثالث، أن فعاليات طيف الأداء تتضح في المناطق الثلاثة من طيف الأداء؛ وهي الزرقاء /الإشعاع فوق البنفسجي، والأحمر، والأحمر-البعيد ، (Blue/UV-A, red and Far-red) حيث تعتبر هذه الاستجابات من خواص العديد من البادرات الشاحبة (Etiolated) .

يوضح (الشكل٤-٢٠) فعاليات طيف الأداء لتفاعلات (أو استجابات) الاشعاع العالي (HIR) لبادرات نبات الخس ، حيث إن فعالية طيف الأداء لـ (HIR) غير عادية، مع أنها توضح قمم امتصاص في منطقتين عامتين، لا تشمل منطقة طيف الأشعة الحمراء، ولكن تشمل منطقة طيف الأشعة الحمراء-البعيدة، على أية حال، يعتبر هذا شائعاً بالنسبة للأشعة الحمراء -البعيدة التي تعمل في حالة البادرات المنماة في الظلام عنه بالنسبة للأشعة الحمراء . وعندما تتعرض

البادرات للضوء وتتحول إلى نباتات خضراء (المحتوية على الأقل على نوع واحد من الفيتوكروم غير الثابت) تفقد معظم أو جميع حساسيتها للضوء الأحمر-البعيد بسبب تفاعلات أو استجابات شدة الإشعاع العالي (HIR) (وليس من أجل عمليات التكوين الشكلي الضوئي الأخرى) ، بالإضافة إلى متطلبات البادرات إلى مستويات من شدة الاشعاع العالية؛ فتتميز (HIR) بأنه ليس لها التفاعل القابل للانعكاس للأشعة الحمراء - البعيدة والأشعة الحمراء .

للحصول على استجابات فسيولوجية في بادرات نباتات كاسيات البذور، استنتج العالم موهر (Moher) في عام ١٩٨٦م أنه لا بد من تنشيط الكريبتوكروم (عادة للحصول على تفاعلات HIR) بحيث تصبح البادرات منافسة للاستجابة لفعالية الضوء الأحمر من خلال الفيتوكروم ، وذلك أن الكريبتوكروم يسمح للشكل (Pfr) أن يتمثل كاملاً .

من هذا يتضح أن الكريبتوكروم والفيتوكروم يتعاونان معاً لحدوث التشكل الضوئي في معظم النباتات ، إضافة إلى أن معظم النباتات يمكنها تمييز قسم كبير من أشعة الشمس باستخدام مميزات كلّ من الكريبتوكروم والفيتوكروم ، ومع ذلك في معظم الحالات ، لا يعرف إلى أي مدى يستطيع الفيتوكروم نفسه امتصاص الأطوال الموجبة الزرقاء والإشعاعات فوق البنفسجية (UV-A) التي تسبب تفاعلات (استجابات) تفاعلات الاشعاع العالي (HIR) .

تستجيب النباتات النامية في الظلام ليس إلى معدلات منخفضة وعالية من التدفق فحسب ، بل إلى ما يعرف الآن بالاستجابات التأثيرية المنخفضة جداً (Very low fluence responses) (VLFR) ، وإحدى هذه الاستجابات ، هي تثبيط استطالة السويقة الجنينية السفلى لبادرات نبات الشوفان الذي سوف سيناقش في هذا الفصل وقد قام باكتشاف ذلك بلاو ومساعدوه (Blaauw et. al.,) ١٩٦٨م بمساعدة أبحاث الطالبة ديانا ماندولي (Dina Mandoli) .

(٤-٢-١٠) دور الضوء في انبات البذور

عرفت أهمية الإضاءة في إنبات البذور منذ مئات السنين ، حيث نشرت دراسات مكثفة للعالم رولين (Rollin) ١٩٧٢م ، توضح دور الضوء وأهميته في عمليات الإنبات . تعرف بذور النباتات التي تحتاج إلى إضاءة في استحثاث إنباتها بالبذور الكامنة ضوئياً (Photodermant) ؛ حيث يستخدم مصطلح (Dormancy) لكمون كلّ من البذور والبراعم عند فشلهما في النمو على الرغم من توافر جميع الظروف الملائمة من درجة حرارة، ورطوبة، وتهوية وغيرها .

تعتبر البذور التي تُنمى في الظلام ولكنها تثبط عند تعريضها للضوء، بأنها كامنة ، وهذا التصنيف استخدمه مؤلفا كتاب فسيولوجيا البذور بيولي وبلاك (Bewley and Black) ١٩٨٣م، ١٩٨٥م . وأوضح كينزل (Kinzel) في دراسات قديمة منذ عام ١٩٠٧م ، أن من بين ٩٦٤ نوعًا من النباتات، قد استحث إنبات ٦٧٢ نوعاً باستخدام الضوء ، وفي دراسات حديثة أجريت على أنواع النباتات غير الزراعية، أوضح باسكن وباسكن (Baskin and Baskin) ١٩٨٨م انه من بين ١٤٢ نوعاً استحث انبات بذور ١٠٧ نوع بالضوء ، واثنان وثلاثون نوعاً لم تستجب بذورها للإنبات، وتثبط إنبات ثلاث بذور باستخدام الضوء .

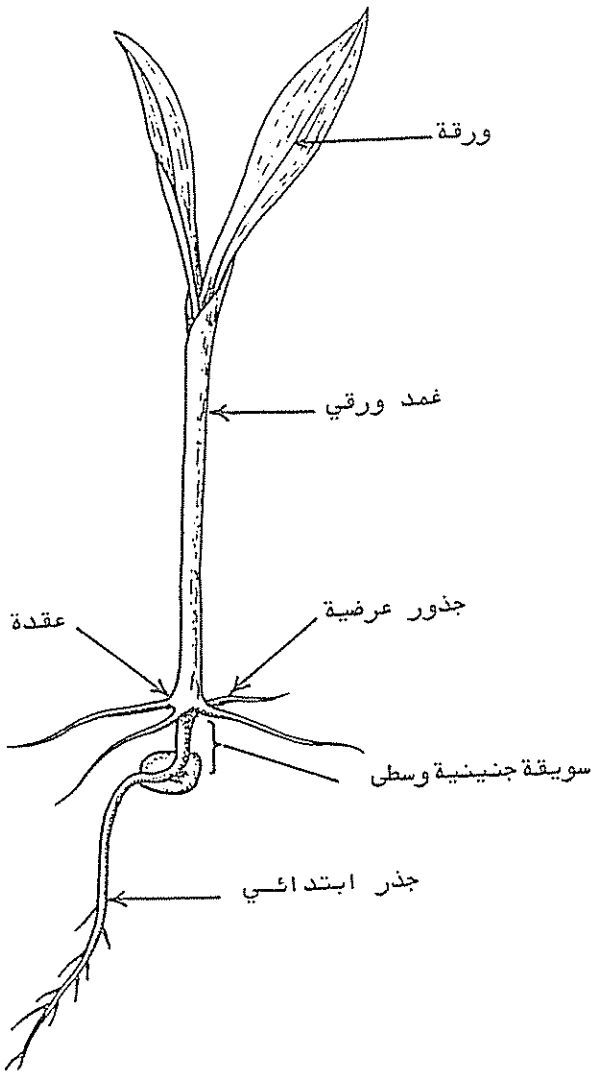
لقد عرف أن معظم أنواع البذور الزراعية المختارة من قبل الإنسان، لا تتطلب الإضاءة لكي تنبت ، مع أن بعض أنواع النباتات البرية يثبط إنبات بذورها أحياناً بالضوء ، وقد يعزى ذلك إلى الضوء الأزرق، ولكن ربما يعود أيضاً إلى وجود الضوء الأحمر - البعيد . إن الطول الموجي للضوء الأحمر-البعيد الذي مصدره ضوء الشمس قريب جداً من الضوء المثبط للإنبات ، وربما يعود السبب في هذا إلى أن ضوء الشمس يقلل من كمية (Pfr) في البذور إلى مستوى أقل من الموجود والمحتاج إليه في عملية الانبات ، هذا مع أن الضوء الأزرق مثبط في بعض الأحيان. ولكن لا يعرف إلى وقتنا الحاضر ما إذا كان يمتص بصبغة الفيتوكروم أو بصبغة الكريبتوكروم ؛ فالأبحاث في هذا المجال قليلة جداً ، وتحتاج إلى مزيد من العمل لإيضاح هذا التأثير ما إذا كان ناتجًا من الفيتوكروم أو من الكريبتوكروم .

(٤-٢-١١) دور الضوء في نمو البادرات

عندما تنتهي مراحل إنبات البذور، تبدأ مراحل تكشف أعضاء البادرة، ويتم ضبط هذا التكشف بالإضاءة . ولمعرفة دور الإضاءة في هذا الضبط لا بد من استعراض دور الفيتوكروم والكريبتوكروم وفعاليتهما وكذلك دور مستقبلات الإشعاع فوق البنفسجي (UV-A) في تكشف أعضاء البادرة . من الملاحظ أنه عند انتهاء مرحلة انبات بذور أو حبوب بعض نباتات الحشائش ، يستطيل غمد الرويشة (Coleoptile) إلى أن تظهر قمته من التربة ، ويتضح من (الشكل ٤-٢١) وجود سلامية تدعى السويقة الجنينية الوسطى (Mesocotyl) (السلامية الأولى) وتوجد هذه السلامية في معظم أنواع نباتات الحشائش (القمح ، الشعير، والقصب) وتستطيل بسرعة بعد بذر البذور في التربة ، حيث تظهر واضحة في الاجنة .

مما لا شك فيه، أن استطالة السويقة الجنينية الوسطى، والأغماد الورقية، والأوراق ضرورية جداً لحمل الأوراق إلى منطقة الضوء ولتكوين جذور عرضية بالقرب من سطح التربة في العقدة التي تقع فوق السويقة الجنينية الوسطى (شكل٤-٢١). لذا فقد تركزت الأبحاث على استطالة السويقة الجنينية الوسطى لأكثر من ٤٠ سنة ، ويعود السبب في ذلك إلى أن السويقة الجنينية الوسطى حساسة جداً للإضاءة. وكما هو معروف يجب أن تتساوى استطالة الأغماد الورقية أكثر مما هي عليه في الأوراق ، وإلا فسوف تنمو الأوراق إلى خارج الغمد الورقي، وربما تسقط في التربة . لذا لا بد أن يكون معدل نمو هذين العضوين متناسقين إلى أن يصلا الى سطح التربة ومن ثم يتعرضا للضوء ، عندئذ تأخذ الأوراق في الظهور من خلال قمم الأغماد الورقية .

يحدث بروز الأوراق بسبب استحثاث الضوء لاستطالة الأوراق مع النقص في استطالة الأغماد الورقية (يلاحظ أن الضوء يزيد من سرعة استطالة الأوراق خاصة عندما تكون صغيرة) . هذه العمليات المتمثلة في استحثاث نمو الأوراق ، وزيادة سرعة استطالة الأغماد الورقية الصغيرة، وتثبيط الاستطالة النهائية للاغماد الورقية، تعتبر استجابة للفيتوكروم لضوء الشمس .



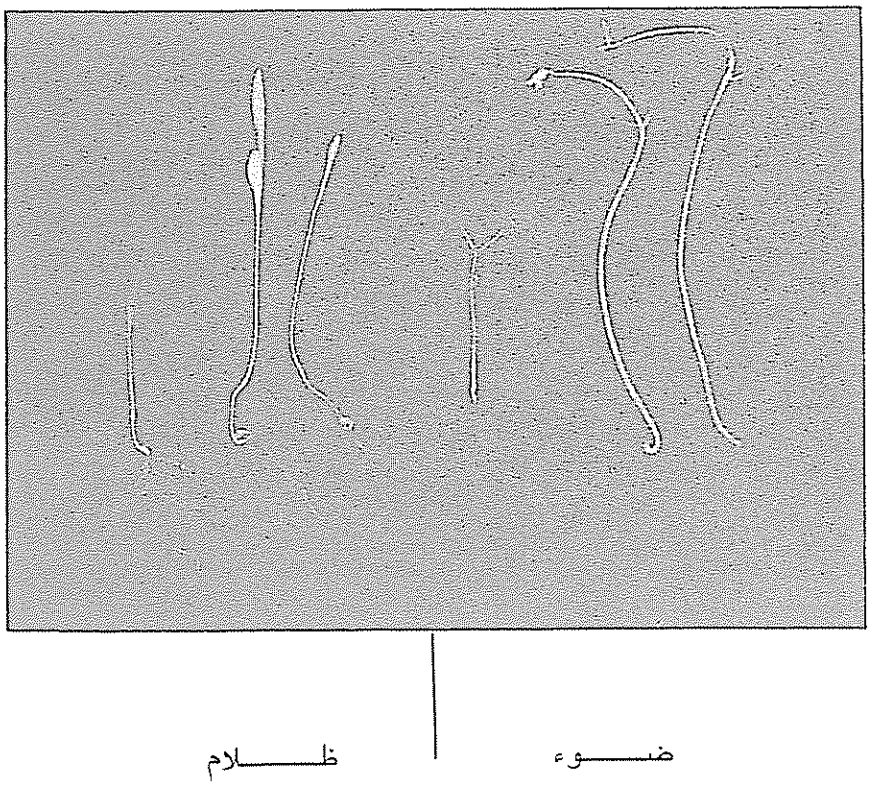
(الشكل٤-٢١) : يوضح بعض الصفات والمميزات الظاهرية لبادرة نبات الذرة (Maize) النامية في الضوء .يلاحظ أن الغمد الورقي (Coleptile) توقفت استطالته وخرجت منه ورقتان منبسطتان ، كذلك يتضح المجموع الخضري عند العقدة (node) التي تبدأ فيها الجذور العرضية (Adventitious roots) . ويلاحظ أن السويقة الجنينية الوسطى عبارة عن السلاميات الأولى المتكونة فوق الأنسجة التخزينية للبذرة والقصعة (الفلقات) في البذرة . كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م.

في حالة إنبات بادرة نبات الذرة (Maize) من بذرة بالقرب من سطح التربة تشاهد استطالة السويقة الجنينية الوسطى استطالة قليلة جداً (شكل٤-٢٢) وبزوغ الورقتين الأوليتين من الغمد الورقي . ويلاحظ أن جميع الأوراق ملتفة إلى أعلى (Rolled-up) بداخل الغمد الورقي ويكون هذا الالتفاف واضحاً عند بداية تفتح الغمد الورقي ، ولكن بتعرضها للضوء تبدأ الأوراق في الانبساط (Un-rolled) ، وتضبط عملية انبساط الأوراق، في بادرات نباتات الحشائش، بواسطة استجابة الفيتوكروم ، حيث يلاحظ استحثاث الضوء الأحمر لهذا الانبساط وقلة التأثير بمتابعة الضوء الأحمر - البعيد مباشرة بعد الضوء الأحمر (الشكل٤-٢٣) . كما يلاحظ عدم تأثير الضوء الأحمر-البعيد المنخفض ، وقلة في الاستحثاث نتيجة استخدام الضوء الأزرق، ما عدا في بادرات نبات الأرز وقد تعتبر استثناء للقاعدة .

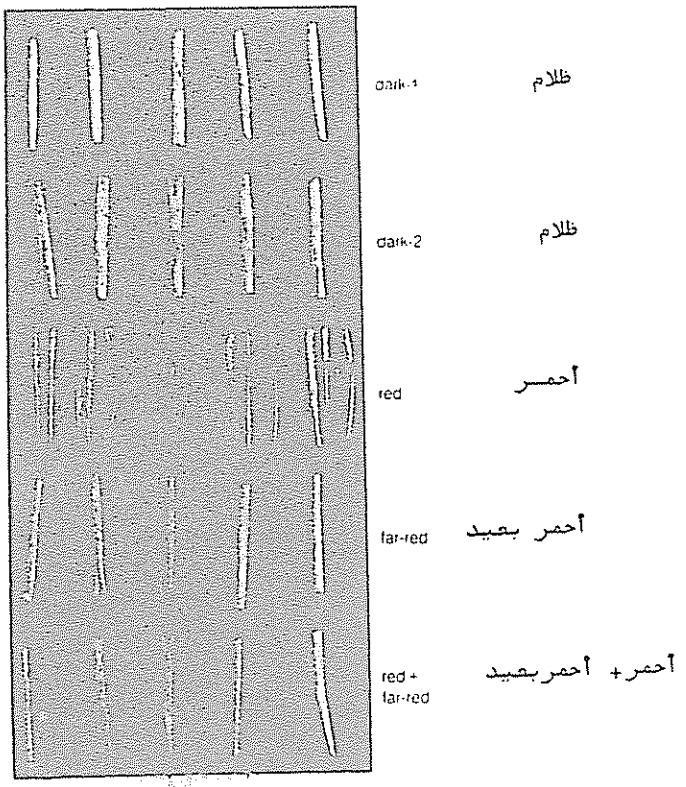
إذا عرضت أوراق بادرات نبات القمح والشعير للضوء الأحمر المعتم فإنها لا تنبسط (الأوراق) ، وذلك بسبب كلّ من الاستجابة التأثيرية المنخفضة (Low-fluence responce)(LFR) والاستجابة للإشعاع العالي (High (HIR) irradiance responce) ، وينتج عدم الانبساط بسبب النمو السريع (نتيجة لتحلل الجذر الخلوية) . لقد وجد أيضاً أن المعاملة بالجبريللينيات، أو في بعض الأنواع النباتية بالسيتوكاينينات، تحل مكان المعاملة بالضوء . من هذه النتائج اقترح أن (Pfr) يتسبب في التفاف الأوراق لتكوين الجبريللينيات أو السيتوكاينينات؛ حيث تتحرر هذه المركبات من البلاستيدات الصغيرة قبل أن تنبسط هذه الأوراق . ولا توجد معلومات في الوقت الحاضر توضح تأثير الضوء في محتوى السيتوكاينينات للأوراق الملتفة (غير المنبسطة)، وهذا ما جعل المختصين حذرين في استنتاج أن الضوء ربما يستحث عدم التفاف الأوراق بسبب إنتاج الجبريللينيات في الخلايا المقعرة (Concave) .

أوضح العالم هارتمان (Hartmann) ١٩٦٧م ، أن قمة امتصاص صبغة الأنثوسيانين، الناتجة من نبات الخردل الأبيض (White mustcrd) تكون في حدود الطول الموجي القريب من ٧٢٠ نانومتراً، وأن هذا الامتصاص ناتج عن

فعالية الفيتوكروم (Pfr) ، وللحصول على تفاعلات (HIR) ، لا بد من وجود (Pfr) لفترة طويلة نسبياً، وتكون هذه الفترة لعدة ساعات عادة، ولكن يجب وجود (Pfr) بكميات قليلة نسبياً (نسبة مئوية قليلة من الفيتوكروم الكلي).



(الشكل ٤-٢٢) : يوضح تأثير الضوء في تكشف بادرات نبات من ذوات الفلقة الواحدة (الذرة) (Maize) ونبات من ذوات الفلقتين (الفول) (Pean). نبت ونمي النبات في الجهة اليسرى في الصوبة الزجاجية ، بينما النبات الآخر، الممثل لكلّ من الذرة والفول ، نُمي في الظلام التام لمدة ثمانية أيام (الصورة مأخوذة من قبل ساليزبري (Salisbury) ، كما أورده ساليزبري وروس (Salisbury and Ross) ١٩٩٢م .

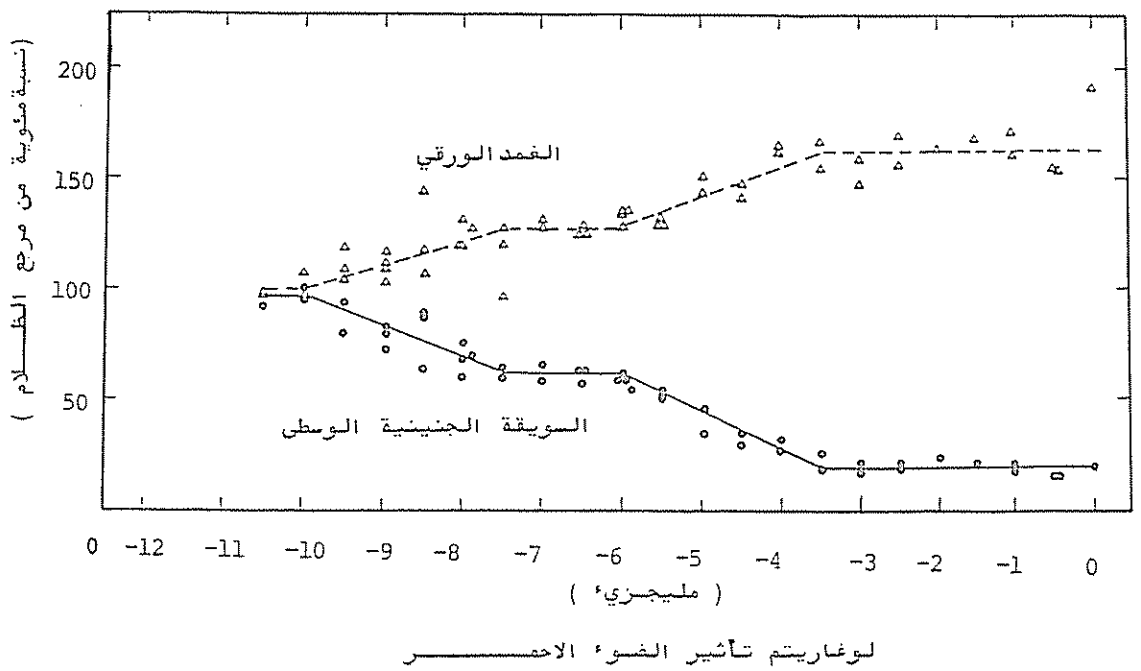


(الشكل٤-٢٣) : يوضح تأثير المعاملة بالضوء الأحمر والضوء الأحمر-البعيد في انبساط قطاعات الأوراق المأخوذة من بادرات الذرة الشاحبة ، الضوء الأحمر يستحث تفتح (انبساط) الأوراق ، بينما المعاملة بعد ذلك بالضوء الأحمر-البعيد تلغي هذا التأثير . عن كلين ومساعديه (Klein et. al.) ١٩٦٣م.

لقد أنبتت الباحثة ديانا ماندولي ونمت نباتات الشوفان في الظلام لمدة ٣ و٤ أيام، ثم سلطت عليها الأضواء الآتية : الأحمر ، الأخضر أو الأحمر-البعيد لفترات مختلفة وقاست النمو بعد يوم واحد من المعاملة بالضوء . وقد وجدت أن جميع الأطوال الموجية المستعملة في هذه التجربة قد ثبطت استطالة السويقة الجنينية السفلى، واستحثت استطالة الغمد الورقي ،إضافة إلى أن الضوء الأحمر ساهم بقسط وافر من النشاط في كلتا الحالتين (التثبيط والاستحثاث) كما هو واضح من (الشكل٤-٢٤) . يتضح هذا من الشكل أن هناك منطقتين متميزتي التأثيران؛ المنطقة الحساسة ، ويتضح بها التأثيران ولها حوالي ١٠ مول من الفوتونات في المتر المربع الواحد من المنطقة المعرضة للإضاءة (وهذا يعادل الفوتونات المرئية في حوالي الثانية الواحدة من ضوء القمر الكامل). إن هذه المنطقة مشبعة من هذا التأثير بحوالي ٣٫٠٠٠ مرة ، وتعتبر هذه المناطق أكثر حساسية للاستجابات الضوئية النباتية . ولا يمكن إلغاء (إبطال) هذه الاستجابات التأثيرية المنخفضة جداً (VLFR) للضوء الأحمر -البعيد ، لأن الضوء الأحمر-البعيد لايمكن أن يؤثرعند هذه التأثيرات المنخفضة، ولكن عند التأثيرات العالية، يعطى نفس الاستجابات . ربما تحدث هذه الاستجابات المتشابهة لأن الضوء الأحمر-البعيد يكوِّن كمية أكبر من الفيتوكروم (Pfr) كما ذكر سابقاً .

في حالة الاستجابة الثانية ، يتطلب لكل عضو تأثيراً (fluence) يقدر بحوالي ١٠٫٠٠٠ مرة أكثر، وتمثل هذه الاستجابات المنخفضة التأثيرات (Low-fluence responces) (LFR) استجابات الفيتوكروم بوحدات الفوتون، ويمكن الغاؤها بواسطة الضوء الأحمر-البعيد .

عندما زاد التأثير لتفاعلات (LFR) بواسطة كل من ماندويل وبريقز (Mandoil and Briggs) ١٩٨١م ، حدثت حالة أخرى تتسم بالاستقرار النسبي ، ولم يحدث تثبيط آخر؛ مما يعني بأنه لم يتضح حدوث تأثير تفاعلات (HIR) . علاوة على أن حدوث تفاعلات (HIR) لاحظه العالم سكافرومساعدوه (Schafer et. al.) ١٩٨٢م في التجارب التي استخدموا فيها الضوء الأحمر أو الأحمر -البعيد باستمرار لمدة ٢٤ ساعة ، ومع ذلك وجد أن التأثير الكلي لا يزيد على ذلك التأثير الذي حصل عليه كلّ من ماندولي وبريقز (١٩٨١م) (الشكل ٤-٢٤) ، وتجب ملاحظة أن حدوث استجابة تفاعلات (HIR) يتطلب فترات تعريض أطول.



(الشكل٤-٢٤): يوضح هذا الشكل العديد من تأثيرات الضوءالأحمر في استطالة الغمد الورقي والسويقة الجنينية الوسطى لبادرات نبات الشوفان. عن ماندولي وبريقز (Mandoli and Briggs) ١٩٨١م .

هذه الكمية القليلة من (Pfr) ، لا يمكن أن تدوم في البادرات النامية في الظلام والمعاملة باستمرار بالضوء الأحمر، وذلك يعود إلى أن (Pfr) المتكون بالضوء الأحمر يتحطم ويرجع ببطء إلى الشكل (Pr) ، علاوة على أن الضوء الأحمريقفل (Shut-down) امدادات النوع الأول من (Pr) الشكل السائد في البادرات النامية في الظلام . وبالاستمرار في إعطاء الضوء الأحمر، يرجع (Pfr) ويبدأ يتكون ببطء ، علاوة على أن استمرار اعطاء الضوء الأحمر-البعيد ينتج عنه دائماً كميات قليلة من (Pfr) بسبب امتصاص (Pr) لجزء من الضوء الأحمر - البعيد وتحويله إلى (Pfr)، وبالتالي نجد أن (Pfr) يبقى فعالاً وتدوم فعاليته مما ينتج عنه استجابات للضوء الأحمر -البعيد بواسطة تفاعلات (HIR) في البادرات النامية في الظلام .

في حالة البادرات النامية في الضوء ، يلاحظ أن الضوء الأحمر أكثر فعالية من الأشعة الحمراء - البعيدة في الاستجابة للإشعاع العالي (HIR) ، ربما يعود هذا إلى أن النوع الثاني من الشكل (Pfr) أكثر استقراراً ، ولأن الضوء الأحمر يكون كميات من (Pfr) أكثر من تلك التي تتكون من الضوء الأحمر-البعيد، سميث و وايتلام (Smith and Whitelam) ١٩٩٠م .

تستجيب النباتات النامية في الظلام ليس إلى انخفاض أوزيادة معدلات التأثيرات أو زيادتها فحسب ، وإنما أيضاً إلى ما أصبح يعرف بالاستجابات التأثيرية المنخفضة جداً (Very low fluence (VLFR) responces)، ومن هذه الاستجابات تثبيط استطالة السويقة الجنينية الوسطى (السلامية الاولى) في بادرات نبات الشوفان . وقد اكتشف الشكل الظاهري لهذا التأثير والعالم بلاوو ومساعدوه (Blaauw et. al.) ١٩٦٨م بمساعدة أبحاث الطالبة ديانا ماندولي (Dina Mondoli) ، التي أوضحت الأوجه الكمية لاثنتين من (VLFR) وكيفية عمل تأثيراتها الواسعة . ومن الملاحظ من هذه التقارير، أن الكثير من العلماء العاملين في مجال الفيتوكروم يستعملون الضوء الأخضر الآمن (Green safe lights) عند ريهم أو نقلهم للنباتات . ولا يوجد شك في أن ذلك لا يسبب أي مشكلة بالنسبة للحصول على كثير من الاستجابات ، ولكن وجد أن كلاً من السويقة الجنينية الوسطى والغمد الورقي لبادرات نبات الشوفان حساسان جداً لهذا النوع من الضوء الأخضر الآمن .

تعتبر كل هذه النتائج مهمة؛ لأنها توضح كمياً ثلاث مناطق حساسة مميزة ، ولأنها تشرح لماذا لا يمكن الغاء (إبطال) بعض الإشعاعات-عدا النوع (VLFR) - بالضوء الأحمر-البعيد ، علاوة على أن هذه النتائج أجبرت الباحثين للبحث بصورة أكثر في خاصة مجال (VLFR) ، وتحاشي استخدام ضوء الأمان الأخضر الذي ربما يشبع هذه الاستجابات قبل بدء التجربة وحتى قبل الشروع فيها .

(٤-٢-١٢) آلية عمل الفيتوكروم

لقد عرف أن الشكل الفعال من الفيتوكروم هو الـ Pfr ، وأن تحول Pr ، إلى Pfr بالضوء، سوف ينتج استجابة معينة معتمدة على موضع الفيتوكروم، وحالة تخصص الخلايا المستجيبة . ويعتقد وجود نوع فعال جداً من الصبغة Pfr* (الحالة المتحفزة) وهو أشد فعالية من الـ Pfr (الحالة المستقرة) ، ويزداد الشكل الفعال بازدياد شدة الإضاءة . ويحتمل وجود عدة خطوات بين العمل الأولي لصبغة الـ Pfr والاستجابة النهائية، ولا يعرف بالضبط مدى طبيعة الخطوات التالية وتسلسلها :

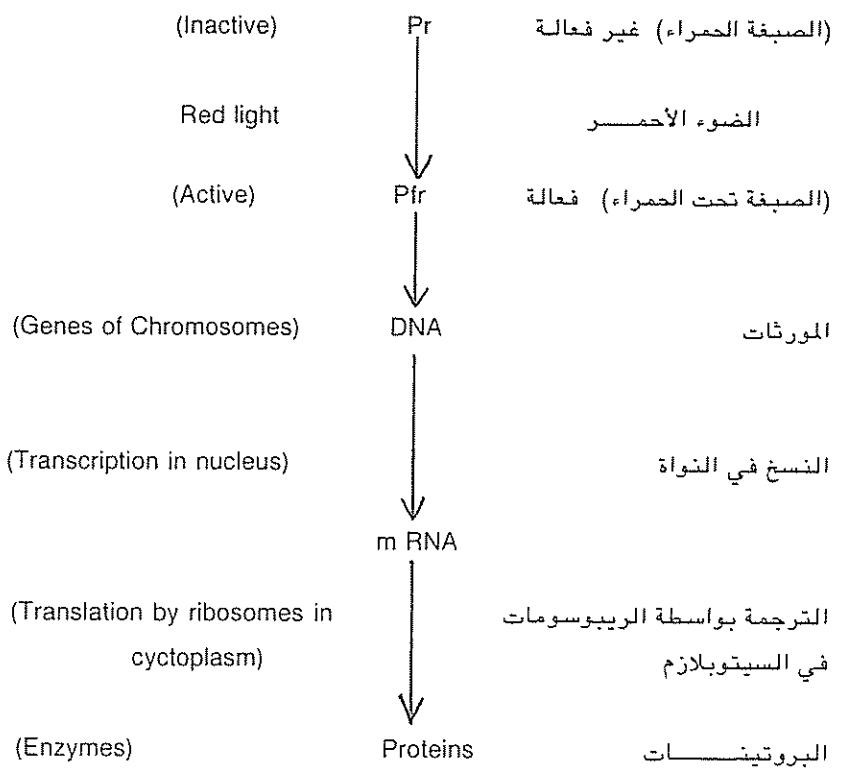
$$A \xrightarrow{Pfr} B \longrightarrow C \longrightarrow D$$ استجابة

وقد افترض بأن صبغة الفيتوكروم تسيطر على التغيرات الكيموحيوية نظراً لاحتمال تعقب الخطوات إلى الخلف وحتى بداية فعل الشكل Pfr . فلقد لوحظ على سبيل المثال، أن انعكاسات وتحولات الضوء (الاحمرالبعيد ـــ الأحمر) تتعلق بتكوين الصبغات كالكلوروفيل والكاروتينات والفلافونيدات ، كما أن الصبغة تسيطر على هدم السكريات في بادرات النباتات ، وعند تعرض بادرات نبات الذرة إلى الضوء الأحمر، يبدأ النشاء المخزون بالانتقال .

لقد فرضت عدة فرضيات لآلية عمل الفيتوكروم ومنها :

ا) تأثير الفيتوكروم في التعبير الوراثي

من المعروف أن جميع الخلايا الحية لنبات معين، تحتوي على المعلومات الوراثية على شريط الحمض النووي ناقص ذرة أكسجين (DNA) الخاصة بذلك النبات ؛ وعرف أيضاً أن الاختلافات بين الخلايا تنشأ من الاختلافات في فعالية المورثات ، فبعض المورثات قد تنشط أو تثبط أثناء نشوء النبات ، وقد افترض أن الفيتوكرومات ربما تسيطر على فعالية المورثات ؛ أي أن الشكل Pfr له المقدرة على تنشيط بعض المورثات غير الفعالة أو إعاقة بعض المورثات الفعالة كما في (الشكل ٤-٢٥) .



(الشكل ٤-٢٥) : يوضح تأثير الفيتوكروم في تعبير المورثات .

استخدمت بعض المثبطات الحيوية من أجل معرفة مكان عمل شكل الفيتوكروم Pfr ، حيث وجد أن المثبط أكتينوميسين -د (Actinomycin-D) يعوق حدوث بعض الاستجابات المعتمدة على الفيتوكروم ، وعادة ما تكون هناك زيادة في تكوين الـ r RNA مصحوباً بحدوث استجابة النمو المعتمدة على الفيتوكروم ، هذا بالإضافة إلى أن ظهور عديدات الريبوسومات (Polyribosomes) في الأوراق المعرضة للضوء (المنماة في الظلام) يمكن أن يعزى إلى تكوين الحمض النووي mRNA .

هناك بعض الاستجابات المعتمدة على الفيتوكروم ، ولكنها غير حساسة لمثبطات تكوين الحمض النووي RNA ، لكن هذه الاستجابات يمكن أن تثبط باستعمال مثبطات تكوين البروتينات؛ مثل مركب السيكوهكسامايد ، مما يشير إلى أن الفيتوكروم ربما يعمل على مستوى عملية الترجمة (Translation) (تكوين البروتينات) وليس على مستوى النسخ (Transcription) (تكوين mRNA) .

٣) تأثير الفيتوكروم في تكوين الأنزيمات

لوحظ تغيرات فعالية بعض الأنزيمات إعتماداً على التفاعلات العكسية للضوء الأحمر والأحمر- البعيد (Pfr) (Pr) ، مما يدل على أن الفيتوكرومات تؤدي دوراً مهماً في تغير فعالية بعض الأنزيمات . فعلى سبيل المثال ، وجد أن أنزيم فينيل الأنين أمونيا ليز (Phenyl alanin ammonia layse) يساعد في تحويل الحمض الأميني فينيل الأنين الى حمض السينميك (Cinnamic acid) ، ويدل هذا على أن مسار العمليات الحيوية يتغير من تكوين البروتينات إلى مسار تكوين المركبات الفينولية مثل تكوين الكيومارين والفلافونيدات .

أوضحت بعض التجارب التي أجريت على بادرات نبات الخردل النامية في الظلام والضوء أن الضوء يؤدي إلى زيادة تركيز في بعض الأنزيمات.

٣) تأثير الفيتوكروم في نفاذية الأغشية

من الصعب تصور أن بعض الاستجابات الضوئية السريعة تتعلق بفعالية المورثات وتكوين البروتينات . وتتعلق مثل هذه الاستجابات المعتمدة على الفيتوكروم باختلاف الضغط الانتفاخي (ضغط الامتلاء) في خلايا الوسادة (Pulvinus) الموجودة في قاعدة الوريقة، كما أن اختلافات الضغط الانتفاخي تعتمد على حركة الأيونات ، كالبوتاسيوم (K^+) وغيرها إلى داخل الخلايا وخارجها، أي أن العمل الأولى للفيتوكروم ،يحدث في نفاذية الأغشية الخلوية .

المراجع العربية

ايفنس م.ل. ، مـور ، ر ، هازنشتاين ، ك ، هـ (١٩٨٨م/١٤٠٩هـ)
" كيف تستجيب الجذور للثقالة " مجلة العلوم - المجلد ٤ ، العـدد ٥ ، ص ٤٢ - ٤٩ .

ديفلين روبرت م. ، و ويذام فرانسيس هـ (١٩٨٥م) فسيولوجيا النبات (الطبعة الرابعة). ترجمة : محمد محمود شراقي - عبد الهادي خضر - علي سعد الدين سلامـة ، نادية كامـل .المجموعة العربية للنشر .

باصلاح ، محمد عمر عبدالله (١٩٩٠م/١٤١١هـ)
" فسيولوجيا النمو والتميز العملي " ، عمادة شؤون المكتبات ، جامعة الملك سعود ، الرياض .

الوهيبي ، محمد حمد وباصلاح ، محمد عمـر (١٩٩٨م).
" فسيولوجيا النبات العامة " الجزء الأول ، عمادة شؤون المكتبات ، جامعة الملك سعود ، الرياض .

Reference

Ball, N. G. 1969. Nastic responses. Pages 277-300 in M. B. Wilkins (ed.), Physiology of Plant Growth and Development. McGraw Hill, New York.

Baskin, T. I. and M. Iino. 1987. An action spectrum in the blue and ultraviolet for phototropism in alfalfa. Phytochem. and Photobiol. 46:127-136.

Baskin, C. C. and J. M. Baskin. 1988. Germination ecophysiology of herbaceous plant species in a temperate region. Am. J. Bot. 75:286-330.

Bewley, J. D. and M. Black. 1983. Physiology and Biochemistry of Seeds, vol. 2, Viability, Dormancy and Environmental Control. Springer-Verlag, London.

Blaauw, O. H., G. Blaauw-Jansen, and W. J. van Leeuwen. 1968. An irreversible red-light-induced growth response in Avena. Planta 82:87-104.

Darwin, Charles, assisted by Francis Darwin. 1881. The power of movements in plant. Murray, London.

Dennison, D. 1979. Phototropism. Pages 506-508 in W. Haupt and M. E. Feinleib (eds.), Physiology of Movements, vol. 7 of A Pirson and M. H. Zimmermann (eds.) Encyclopedia of Plant Physiology (New Series), Springer-Verlag, Berlin, Beidelberg, New York.

Hartmann,K.M. 1967. Ein Wirkungsspektrum der photomorphogenese untre Hochenergiebedingungen und seine Interpretation auf der Basis des Phytochroms (Hypokotylwachstumshemmung bei Lactuca sativa L.). Zeitschrift fur Naturforschung 22b: 1172-1175.

Klein, W. H., L. Price, and K. Mitrakos. 1963. Light stimulated strach degradation in plastids and leaf morphogenesis. Phytochem. and Photobiol. 2:233-240.

Larsen, P. 1962. Geotropism. An Introduction. In Encyclopedia of Plant Physiology, ed. Ruhland, W., 17/2, 34-73. Springer-verlag, Berlin.

Mancinelli, A. L. 1980. Yearly Review. The Photoreaptor of high irradiance responses of plant photomorphogenesis. Phycochem. and Photobiol. 32: 853-857.

Mandoli, D. F. and W. R. Briggs. 1981. Phytochrome control of two low irradiance responses in etiolated oat seedlings. Plant Physiol. 67:733-739.

Meyr, B. S. and D. B. Anderson. 1952. Plant Physiology, Second Edition Van Nostrand, New York.

Moer, H. 1986. Coaction between pigment system. Pages 547-564 in R. W. Kendrick and G. H. M. Kronenberg (eds.), Photomorph-ogenesis in Plants. Martinus Nijhoff, Boston.

Roblin, G. 1982. Movements and bioelectrical events pulvinus of Mimosa pudica. Zeitschrift fur pflanzenphysiologie 106:299-303.

Rollin, P. 1972. Phytochrome control of seed germination. Pages 229-254 in K. Mitrakos and W. Shropshire, Jr. (eds.), Phytochrome. Academic Press, New York.

Rudiger, W. 1986. The chromophore. Pages 17-34 in R. E. Kendrick and G. H. M. Kronenberg (eds.), Photomorphogenesis in Plants. Martinus Nijhoff, Boston.

Rudiger, W. 1987. Biochemistry of the phytochrome chromophore. Pages 127-137 in M. Furuya (ed.), Phytochrome and Photoregulation in Plants. Academic Press, New York.

Salisbury, F. B. and C. W. Ross. 1992. Plant Physiology. Wadsworth Publishing Company, Belmont, California.

Schafer E., T. U. Lassig, and P. Schopfer. 1982. Phytochrome-controlled extension growth of Avena sativa L. seedlings. II. Fluence rate response relationships and action spectra of mesocotyl and coleoptile responses. Planta 154:231-240.

Senger,H. and W. Schmidt. 1986. Cryptochrome and U. V. receptors. Pages 137-158 in R. E. Kendrich and G. H. M. Kronenberg (eds.), Photomorphogenesis in Plants. Martinus Nijhoff, Boston.

Sharrock, R. A. and P. H. Quail. 1989. Novel Phytochrome sequences in Arabidopsis thaliana: Structure, evolution and differential expression of a plant regulatory photoreceptor family. Genes and Development 3:1745-1757.

Smith, H. and G. C. Whitelam. 1990. Phytochrome, a family of photoreceptors with multiple physiological roles. Plant Cell and Enriontent 13:695-707.

Street, H. E. and H. Opik. 1970. The Physiology of Flowering Plants: Their Growth and Development. Edwards Arnolds (Publishers) Ltd., London.

Thimann, K. V. and G. M. Curry. 1960. Phototropism and phototaxis. Pages 243-309 in M. Florkin and H. S. Mason (eds.), Comparative Biochemistry: A comparative Treatise. vol. I, Sources of Free Energy. Academic Press, New York.

Umrath, K. and Kastberger. 1983. Action potentials of the high-speed condition in Mimosa pudica and Neputnia plena. Phyton 23:65-78.

Vierstra, R. D. and P. H. Quail. 1983. Photochemistry of 124 Kilodalton Avena phytochrome in vitro. Plant Physiol. 72:264-267.

Went, F. W. 1928. Wuchstoff und Wachstum. Rec. Trav. Bot. Neer. 25:1-116.

Withrow, R. B., W. H. Klein and V. Elstad. 1957. Action spectra of Photomorphogenic induction and its photoinactivation. Plant Physiol. 32:453-462.

الملاحق

ملحق (أ)

فهرس أهم المواد الكيميائية

إنجليزي - عربي

A

Abscisic acid (ABA)	حمض الأبسيسيك
Abscisic acid glucose-ester	إستر جلوكوز حمض الأبسيسيك
Acetyle-salicylic acid	أستيل حمض السلسليك
Actinomycin -D	أكتينو ميسين -د
Adenosine di-phosphate (ADP)	أدينوزين ثنائي الفوسفات
Adenosine mono-phosphate (AMP)	أدينوزين احادي الفوسفات
Adenosine triphosphate (ATP)	أدينوزين ثلاثي الفوسفات
(S-Adenosyl methionine) (SAM)	إس - أدينوسيل ميثيونين
Adenyl cyclase	أدينيل سيكليز
Alanin	اللأنين
(1-Amino-cycloprpane- -1- carboxylic acid) (ACC)	١-أمينو-سيكلوبروبان-١-حمض الكربوكسيليك
Ammonium(5-hydroxy carvacryl) trimethyl chloride piperdine carboxylate (AMO 1618)	أمينو (٥-هيدروكسي كارافاسيريل) ثلاثي الميثايل كلورايد بيبيريدين كاربوكسيليت (أي أم أو ١٦١٨)
Amino ethoxy vinyl glycine (AVG)	أمينو أثيوكسي فينيل جليسين
Amino oxy acetic acid (AOA)	أمينو اكسي حمض الخل
1-Amino-cyclopropane-1-carboxylic synthetase (ACC Synthetase)	أنزيم أيه سي سي سينثيتز
- Anylase	انزيم الفاميليز
Ancymidol	الأنسيميدول

Anti-auxins	مضادات الاوكسينات
Asparagine	الأسباراجين
Apigenin	الأبيجينين
Auxins	الأوكسينات
Auxin glycosyl esters	أسترات الأوكسين جلايكوسيل
Auxin peptides	اوكسين ببتيد

B

Batasins	الباتازسينات
Benzyle adenine	بنزايل ادينين
Brassinosteriods	براسينات الاستيرودات
Brassins	البراسينات
Bromeliads	البروميليات

C

Ca-Calmodulin complex	كالسيوم كالموديولين
Cadaverine	كادافيرين
Caffeoyl	الكافيول
Calmodulin	الكالموديولين
Carotenoid	الكاروتينويد
Carotenoid violaxanthin	الكاروتينويد فيولازانثين
Catalase	أنزيم كاتاليز
Cellulase	انزيم السيليوليز
Chitinase	انزيم كايتنيز
4-Chloroindole acetic acid	اربعة كلورو-اندول حمض الخل
Cobalt-60	الكوبلت -٦٠ (المشع)
Colchicine	الكوليشيسين
Copalyl pyrophosphate	الكوباليل بيروفوسفيت

Coumaryl	الكومارايل
Cyclocelancymidol (CCC)	السيكلو سيلين سيميدول
Cycloheximide	السايكلو هيكسي ماید
Cytochrome oxidase	السيتوكروم المؤكسد
Cytokinins	السيتوكاينينات
Cytokinin oxidase	أنزيم السيتوكاينين أوكسيديز
Cysteine	السيستين

D

Deoxyribonucleic acid (DNA)	حمض ديوكسي رايبونيكلويك
Diacyl glycerol (DAG)	ثنائي أسيل الجليسرول
Di-camba	ثنائي كامبا
2,4-Dichlorophenoxy acetic acid (2,4-D)	٢ ر ٤ ثنائي كلورو فينوكسي حمض الخل
Diethyl ether	ثنائي ايثيل الايثر
Dihydrophaseic acid	ثنائي هيدرو حمض الفاسيك
Dihydrozeatin	ثنائي هيدرو زايتين
N-dimethyl amino succinamic acid	ن-ثنائي ميثايل امينوحمض السكيناميك
Dioxin	دوكسين
Di-oxindole -3- acetic acid	ثنائي اوكسي اندول -٣- حمض الخل
Diterpenes	ثنائي التربينات
Di-terpene glucoside	جليكوسيد ثنائي التربين

E

Ent-gibberellin	انت - جبريللين
Etheophon	الإيثيوفـــون
Etherl	الإيثريـــل

Ethylene	الإيثيلين
Ethylene-forming enzymes (EFE)	الأنزيم المكون للايثيلين
Ethyl methane sulfonate	الإيثيل ميثين سلفونيت

F

Flavonoids	الفلافونويدات
Flavoprotein	الفلافوبروتين
Fructans	الفركتانات
Fusicoccin	الفيوزيكوكسين

G

Geranyl geranyl pyrophosphate	الجيرنايل جيرنايل عديد الفوسفات
Gibberellic acid	حمض الجبريلليك
Gibberellin glycosides	جليكوسيدات الجبريللين
Globulin	الجلوبيولين
β-I-3 Glucanase	أنزيم بيتا ١، ٣- جلوكانيز
Glucobrassicin	الجليكوبراسيسين
Glucose	الجلوكوز
Glutamine	الجلوتامين

H

Hydrogen cyanide (HCN)	سيانيد الهيدروجين
6-(4-Hydroxy-3-methyl-cis-2-butenyl) amino-purine	٦(٤-هيدروكسي-٣-ميثيل سيس-٢ بيوتينيل) امينوبيورين
6-(4-Hydroxy-3-methyl butyl) aminopurine	٦(٤-هيدروكسي -٣-ميثيل بيوتيل) أمينوبيورين
6-(4-Hydroxy-3-methyl-2-butenyl) 2-methyl thioaminopurine	٦(٤-هيدروكسي -٣-ميثيل-٢- بيوتينيل)، ميثيل ثيو أمينو بيورين

٦(٤-هيدروكسي -٣-ميثيل ترانس -٢ بيوتينيل) أمينو بورين	6-(4-Hydroxy-3-methyl-trans-2 butenyl) aminopurine

I

أندول -٣- حمض الخل	Indole -3- acetic acid (IAA)
اندول -٣- حمض الخل (المشع)	Indole-3- acetic acid (labbelled)
اندول اسيتايل بيتا-ال -ارابينوز	Indole acetyl β-L arabinose
اندول اسيتايل اسبراتيت	Indole acetyl aspartate
اندول استيل حمض الأسبارتيك	Indole aceyl asparatic acid
اندول اسيتالدهيد	Indole acetaldehyde
اندول اسيتو نيترايل	Indole acetonitrile
اندول انسيتايل جلوتاميت	Indole acetyl glutamate
اندول اسيتايل-٢- .-ميو- اينوزيتول	Indole acetyl-2-0-myo-inositol
اندول اسيتايل-٢-.-ميو-اينوزيتول ارابينوسايد (جالاكتوسايد)	Indole acetyl 2-0-myo-inositol arabno-side (galactoside)
اندول حمض البيوتيرك	Indole butyric acid (IBA)
انزيم اندول حمض البيوتيريك اسبارتيت	Indole butyric acid aspartate
اندول اسيتايل -بيتا-دي-جلوكوز	Indole acetyl-*B*-D-glucose
أندول ايثانول	Indole ethanol
اينوزيتول	Inositol
فوسفات الاينوزيتول	Inositol phosphate
فوسفات الاينوزيتول الدهنية	Inositol phospholipids
مركب اينوزيتول ١ . ٤ . ٥ ثلاثي الفوسفات	Inositol 1,4,5-Trisphosphate (IP3)
أنزيم الإنفرتيز	Invertase
أيزوبنتينيل أدينين	Isopentenyl adenine
أيزوبنتينيل أحادي فوسفات الادينوزين	Isopentenyl AMP
ايزوبنتينيل أحادي فوسفات الادينوزين سينثيتيز	Isopentynyl AMP synthetase

Δ- Isopentenyl Pyrophosphate (Δ -2IPP)	دلتا-٢ أيزوبنتينيل بيروفوسفات
Isopreniod	أشباه الأيزوبرين

J

Jasmonic acid	حمض الجاسمين

K

Kaempferol	الكيمفيرول
Kaurenal	الكيورينال
Kaurenol	الكيورينول
Kaurene	الكيوريـــن
Kaurenoic acid	حمض الكيورينويك
Kinetin (6 fur furyl amino purine)	الكاينتين

L

Lauric acid	حمض الليوريك
Linoleic acid	حمض اللينوليك
Linolenic acid	حمص اللينولينيك
Lipoxygenase	أنزيم ليبو أوكسجينيز
Launularic acid	حمض اللونيولاريك

M

Methionine	الميثيونيـــن
6-(3-methyl -2-butenyl)aminopurine	٦-(٣-ميثيل-٢-بيوتينيل) أمينوبيورين

6-(3-methyl -2-butenyl) 2-methyl thioaminopurine	٦-(٣-ميثيل-٢-بيوتينيل) ٢-ميثيل ثيو امينوبيورين
2-Methyl-4 chlorophenoxy acetic (MCPA)	ثنائي ميثيل -أربعة كلورو فينوكسي حمض الخل
Methyl jasmenate	ميثيل جاسمينيت
α- keto-y-methyl thiobutyric acid	ألفا-كيتو-واي-ميثيل حمض ثيو بيوتيرك
Mevalonic acid	حمض الميفالونيك
Myristic acid	حمض الميرستيك

N

Naphthalene acetic acid (NAA)	نفثالين حمض الخل
α- naphthyl thalamic acid(NPA)	الفا-نافثايل حمض الثالاميك
Nicotine amide adenine dinucleotide (NAD$^+$) (oxidized form)	نيكوتين اميد ادينين ثنائي النيكلوتيد (الشكل المؤكسد)
Nicotine amid adenine dinucleotide phosphate (oxidized form) (NADP+)	نيكوتين اميد ادينين ثاني النيكلوتيد فوسفات (الشكل المؤكسد)
Nicotine amid adenine dinucleotide phosphate (reduced form) (NADPH)	نيكوتين أميد ادينين ثنائي نيكوتين اميد ادينين ثنائي النيكلوتيد فوسفات (الشكل المختزل)
Nitrate reductase	أنزيم نيتريت ريدكاتيز
Norbornadiene	٢ . ٥- نوربورن أدين

O

Olefin compounds	المركبات الأوليفينية
Oleic acid	حمض الأوليك

Oxindole-3- acetic acid	أوكسي اندول حمض الخل

P

Paclobutrazol	الباكلو بيوترازول
Palmitic acid	حمض الباليتيك
Phaseic acid	حمض الفاسيك
Phenyl alanine amonia layse	أنزيم فينيل الانين أمونيا لييز
Phenyl acetic acid (PAA)	فينيل حمض الخل
Phosphatidyl inositol (PI)	الفوسفايتدايل اينوزيتول
Phosphatidyl inositol 4,5 bis phosphate (PIP_2)	فوسفاتيدايل اينوزيتول ٤ . ٥ ثنائي الفوسفات
Phosphon - D	الفوسفون -د
Phosphoinositides	الفوسفو انو سيتيدات
Phosphoinositols	الفوسفو انو زيتولات
Phospholipase C (PLC)	انزيم فوسفوليبيز سي
Polyamines	عديد الامين
Polyribosomes	عديد الرايبوسومات
Polysaccharide	سكريات عديدة
Picloram (Tordon)	بيكلورام
Picolinic acid	حمض البيكولينيك
Plant growth regulators	منظمات النمو النباتية (الهرمونات النباتية)
Proteases	انزيم البروتيزز
Protenases	البروتينيزز
Protein kinase C	انزيم بروتين كاينيز سي
Protein kinase enzymes	انزيمات بروتينات الكاينيز
Protochlorophyllide a	بروتوكلور فيليد أ
Putrescine	البوتريسين

Purine	البيوريـــن
Pyridoxal phosphate	فوسفات البيرويدوكسال
Pyrophosphate (PPi)	عديد الفوسفـــات
Pre-massenger Rihonucleic acid	حمض ريبونيكلويك ما قبل المرسال

Q

Quercetin	الكيورسيتين

R

Racemic abscisic acid	حمض الأبسيسيك الراسيمي
massenger Ribonucleic acid (mRNA)	حمض الرايبونيكلويك المرسال
transfer Ribonucleic acid (tRNA)	حمض الرايبو نيكلويك الناقل
Ribonucleic acid (RNA)	حمض الريبو نيكلويك
ribosomal Ribonucleic acid (rRNA)	حمض الرايبونيكلويك الرايبوسومي
Ribose -5- phosphate	رايبوز-٥- فوسفات
Radioactive thymidine	الثايمدين المشع
Ribonucleases (RNA ases)	أنزيمات الرايبو نيكليويز

S

Salicylic acid (2-hydroxy benzoic acid)	حمض السلسيليك
Sesquiterpene	السيسكويتربين
Sliver nitrate	نترات الفضة
Spermine	السبرمين
Strach	النشـــاء
Stearic acid	حمض الاستياريك
Sterol	الستيـــرول
Sucrose	سكروز

T

Thiosulphate	كبريتات الفضة
6(Threonyl carbamoyl) purine	٦(ثرونيل كارباميل) بيورين
Trans-cyclooctene and 2,5 norbornadiene	ترانس سيكلو اوكتين و ٢ . ٥ نور بورن أديـــن
Triacontanol	ثلاثي الأكونتانـــول
2,4,5-Trichloro phenoxy acetic acid (2,4,5-T)	ثلاثي كلور فينوكسي حمض الخل
2,3,5 Tri-iodobozoic acid (TIBA)	٢ . ٣ . ٥ ثلاثي آيودو حمض البزويك
Tryptophan	تربتوفـــان
DL-[2-C^{14}] tryptophan	التربتوفان المشع

V

9-cis-Violaxanthin	٩-سيس - فيولازانثين

X

Xanthoxin	الزانثوزين

Z

Zeatin	الزايتين
cis-Zeatin	سيس - زايتين
trans-Zeatin	ترانس -زايتين
Zeatin riboside	الزايتين رايبوساييد

ملحق (٣)

الوحدات الدولية الأساسية والنظام العشري

الكميـــــة	الوحدة	الرمـــــز
ـ الطول	متر	م (m)
ـ الكتلة (ليس الوزن)	كيلوجرام	كجم (Kg)
ـ الزمـن	ثانيـة	(S)
ـ التيار الكهربائي	أمبيـر	(A)
ـ درجة الحرارة الديناميكية الحرارية	كالفـن	(K)
ـ شدة الاضائـة	قنديلة	(Cd)
ـ كمية المادة	المول	mol

هذه هي الوحدات الأساسية ويمكن استخدام وحدات عشرية أكبر أو أقل بثلاثة أرقام عشرية كما يلي :-

الكميـة	القيمة	الرمز
الكيلو*	$١٠^{٣}$	(K)
الميجـا	$١٠^{٦}$	(M)
الجايجا	$١٠^{٩}$	(G)
تتـــرا	$١٠^{١٢}$	(T)
الميللي **	$١٠^{-٣}$	(m)
الميكرون	$١٠^{-٦}$	(μ)
نانو	$١٠^{-٩}$	(n)
بيكو	$١٠^{-١٢}$	(p)

* مثل كيلومتر وتساوي الف متر

** مثل ميللمتر وتساوي ١٠٠ر٠ من المتر وهكذا .

(الوهيبي و باصـــلاح) ١٩٩٨م.

كشاف المصطلحات

(أ)

فهرس أهم المصطلحات العلمية

عربي-إنجليزي

أ

الأبيجينين	Apigenin
أجسام جولجي	Golgi complex
أجسام عديدة	Polysomes
الأجنة الجسدية (الجدارية)	Somatic embryogenesis
إجهاد	Stress
الإجهاد المائي	Water stress
اختلاف الاوراق	Heterophylly
الأخضر	Green
الأدمة	Cuticle
أدينوزين احادي الفوسفات	Adenosine mono-phosphate (AMP)
أدينوزين ثلاثي الفوسفات	Adenosine triphosphate (ATP)
أدينوزين ثنائي الفوسفات	Adenosine di-phosphate (ADP)
أدينيل سيكليز	Adenyl cyclase
أربعة كلورو -اندول حمض الخل	4-chloro indole acetic acid
ارتخاء الجدار	Wall relaxation
ازالة تاثير الشحوب الظلامي	De-etiolation
أس-ادينوسيل ميثيونين	(S-Adenosyl methionine) (SAM)
الأسباراجين	Asparagine
استجابات عديدة	Neumerous responces
استجابة ثلاثية	Triple response
أسترات الاوكسين جلايكوسيل	Auxin glycosyl esters
أستر جلوكوز حمض الابسيسيك	Abscisic acid glucose-ester
الأسترة	Esterfied

Acetyl - Salicylic acid	أستيل حمض السلسليك
Instron technique	أسلوب انسترون
Chemiosmatic	الأسموزية الكيميائية
Isopreniod	أشباه الأبزوبرين
Bonfires	اشعال النار في الاخشاب
Acetylation	إضافة المجموعة الاستيلية
Methylation	إضافة المجموعة الميثيلية
Regenerated	إعادة البنـــاء
Redifferentiation	إعادة التميز
Twigs	الأفرع الصغيرة
Actinomycin-D	اكتينوميسين -د
α- keto-y-methyl thiobutyric acid	ألفا-كيتو-واي-ميثيل حمض ثيوبيوتيرك
α-naphthyl thalamic acid (NPA)	ألفا-نافثايل حمض الثالاميك
Cell turgor	امتلاء الخلية
Amino ethoxy vinyl glycine (AVG)	أمينو اثيوكسي فينيل جليسين
Amino oxy acetic acid (AOA)	أمينو اكسي حمض الخل
(1-Amino-cyclopropane-1-carboxylic acid) (ACC)	١-أمينو-سيكلوبروبان -١- حمض الكربوكسيليك
Ammonium (5-hydroxy carvacryl) trimethyl chloride piperidine carboxylate (AMO 1618)	أمونيوم (٥-هيدروكسي كارافاسيريل) ثلاثي الميثايل كلورايد بيبيريدين كاربوكسيليت
Diageotropism of stems	الانتحاءات الارضية السالبة
Geotropism	انتحاء أرضي
Negative geotropism	انتحاء أرضي سالب
Plagiogeotropic	انتحاء أرضي مائل
Positive geotropism	انتحاء أرضي موجب
Phototropism	انتحاء ضوئي
Epinasty	انحناء الأوراق النباتية إلى اسفل
Indole acetaldehyde	أندول أسيتالدهيد

Indole acetyl aspartate	أندول أسيتايل اسبراتيت
Indole acetyl *B* -L arabinose	أندول أسيتايل بيتا-ال-أرابينوز
Indole acetyl *B* -D-glucose	أندول اسيتايل -بيتا-دي- جلوكوز
Indole aetyl glutamate	أندول اسيتايل جلوتاميت
Indole acetyl-2-0-myo- inositol	أندول اسيتايل -٢-.-ميو- اينزيتول
Indole acetyl-2-0-myo-inositol arabinoside	أندول اسيتايل-٢-.-ميو-اينزيتول ارابينوسايد(جالاكتوسايد)
Indole acetonitrile	أندول اسيتونيترايل
Indole acetyl asparatic acid	أندول استيل حمض الاسبارتيك
Indole ethanol	أندول ايثانول
Indole butyric acid (IBA)	أندول حمض البيوتيرك
Indole-3-acetic acid (IAA)	أندول -٣-حمض الخل
Indole-3-acetic acid (Labbelled)	أندول-٣-حمض الخل (المشع)
Protein kinase enzymes	انزيمات بروتينات الكالينيز
Ribonucleases (RNA ases)	انزيمات الرايبونيكليويز
Growth promoting enzymes	انزيمات مستحثة للنمو
Indole butyric acid aspartate	انزيم اندول حمض البيوتيريك اسبارتيت
α– Amylase	انزيم الفا اميليز
Invertase	انزيم الانفرتيز
1-Amino-cyclopropane-1-carboxydic acid synthetase (ACC Synthetase)	انزيم ايه سي سي سينثيتز
Proteases	انزيم البروتيزز
Proteikinase c	انزيم بروتين كاينيز سي
B-1-3 Glucanase	انزيم بيتا ١، ٣-جلوكانيز
Cytokinin oxidase	انزيم السيتوكاينين اوكسيديز
Cellulase	انزيم السيليوليز
Phospho lipase c (PLC)	انزيم فوسفوليبيز سي
Phenyl alanine amonia layse	انزيم فينيل الانين امونيا ليز
Catalase	انزيم كاتاليز
Chitinase	انزيم كايتنيز
Lipoxygenase	انزيم ليبواوكسجينيز

Ethylene-forming enzymes (EFE)	الانزيم المكون للأيثيلين
Nitrate reductase	انزيم نيتريت ريدكاتيز
Ancymidol	الأنسيميدول
Intercalary meristem	الإنشائي بين الخلوي
Separation	الانفصال
Abscission	الانفصال
Cytokinesis	الانقسام السيتوبلازمي
Mitosis	الانقسام الغير مباشر (الفتيلي)
Periclinal division	انقسام محيطي
Anticlinal division	انقسام موازي للسطح
Trifoliate	الاوراق الثلاثية
Scale like Juvenile	أوراق حداثة حرشفية
Osmotin	أوزموتين
Oxindole-3- acetic acid	أوكسي أندول حمض الخل
Auxins	الأوكسينات
Conjugated auxins	الأوكسينات المرتبطة
Auxin peptides	اوكسين ببتيد
Ethyl methane sulfonate	الإيثيل ميثين سلفونيت
Ethylene	الإيثيلين
Etheophon	الأيثيوفون
Isoprenoids	الآيزبرينويدات
Isopentenyl AMP	أيزوبنتينيل احادي فوسفات الادينوزين
Isopentynyl AMP synthetase	أيزوبنتينيل احادي فوسفات الادينوزين سينثيتيز
Isopentenyl adenine	أيزوبنتينيل ادينين
Etherl	الأيثريل
Inositol	أينوزيتول
Inositol 1,4,5-Trisphosphate (IP3)	أينوزيتول ١ ، ٤ ، ٥ ثلاثي الفوسفات

ب

Batasins	الباتازيتات
Etiolated seedling	بادرات شاحبة
Paclobutrazol	الباكلو بيوترازول
Leaf primordia	بداية ورقية
Primordia	بدائيات
Endodermis	البشرة الداخلية
Hypodermis	البشرة السفلى
Epidermis	البشرة العليا
Gemmae	براعم (أزرة)
Brassins	البراسينات
Brassinosteriods	براسينات الاستيرودات
Perennating bud	البرعم المعمر
Morphogenetic program	برنامج التشكل
Protochlorophyllide a	بروتوكلورفيليد أ
Protenases	البروتينيزز
Bromeliads	البروميليات
Bulbis	البصيلات
Plasmalemma	بلازماليما (الغشاءالمغلف لمحتويات البروتوبلازم)
Plasmids	بلازميدات
Ti-Plasmid	بلازميد تي اي
Proplastids	البلاستيدات الأولية
Chromoplastids	البلاستيدات الحمراء
Etioplasts	البلاستيدات الشاحبة
Amyloplasts	البلاستيدات النشوية
Leucoplastids	البلاستيدات عديمة اللون
Synthesis	بناء
Benzyl adenine	بنزايل ادينين
Putrescine	البوتريسين
Peroxidase	البيروكسيديز
Picloram	بيكلورام (الاسم التجاري Tordon)
Purine	البيورين

ت

Pasteur effect	تأثير باستير
Geoelectric effect	تأثير الكهربائية الارضية
Tetra pyrrole	تترا بيرول
Nutrient sink	تجمع(استيراد) المواد الغذائية
Subepidermal	تحت البشرة
Glycolysis	التحلل السكري
Hydrolysis	تحلل مائي
Totipotency	التحول الى كائن حي كامل
Hydroxlation	التحول الهيدروكسيلي
Loosened	تخلخل
Trans-zeatin	ترانس-زايتين
Trans-cyclooctene and 2,5 nor bornadiene	ترانس سيكو اوكتين و٢ . ٥ نور بورن أدين
Tryptophan	تربتوفان
DL-[2-^{14}c] tryptophan	التربتوفان المشع
Translation	الترجمة
Frequency	التردد
Rheological properties	التشوه (الخصائص الانسيابية)
Fasciation	تشوه الساق
Harden	تصلب
Autoradiograph	التصوير الاشعاعي الذاتي
Endoreduplication	التضاعف الباطني (تضاعف الصبغيات في الانقسام الفتيلي)
Cell enlargement	تضخم الخلية
Deformation	التغير في الشكل
Bioassay test	تقدير حيوي

Immuno assay	التقدير المناعي
Anthesis	تفتح الزهور
Apomixis	التكاثر بدون تناسل
Cloning	التكاثر بواسطة التنسيل
Micropropagation	التكاثر الدقيق
Development	تكشف
Embryogenesis	تكوين الاجنة
Organogenesis	تكوين الاعضاء
Leaf expansion	تمدد الأوراق
Elastically	تمدد جدر الخلايا بمرونة
Differentiation	تميز
Cell differentation	التميز الخلوي
Phyllotaxis	تنظيم ورقي

ث

Stroma thylakoids	ثايلاكويدات الحشوة
Radioactive thymidine	الثايمدين المشع
6 (Threonyl carbamoyl) purine	٦ (ثرونيل كارباميل) بيورين
Triacontanol	ثلاثي الاكونتانول
2,3,5 Tri-iodobezoic acid (TIBA)	٢ ، ٤ ، ٥ ثلاثي أيودو حمض البزويك
2,4,5-Trichloro phenoxy acetic acid (2,3,5 - T)	ثلاثي كلورو فينوكسي حمض الخل
Diacyl glycerol (DAG)	ثنائي أسيل الجليسرول
Di-oxindole-3- acetic acid	ثنائي أوكسي أندول -٣-حمض الخل
Diterpenes	ثنائي التربينات
Diploid	ثنائي المجموعة الصبغية
2-Methyl-4 chlorophenoxy acetic acid (MCPA)	ثنائي ميثيل -أربعة كلورو فينوكسي حمض الخل
Diethyl ether	ثنائي ايثيل الأيثر
N-dimethyl amino succinamic acid	ن-ثنائي ميثايل أمينوحمض

السكيناميك	
Dihydro phaseic acid	ثنائي هيدرو حمض الفاسيك
Di-camba	ثنائي كامبـــا
2,4-Dichlorophenoxy acetic acid (2,4-D)	٢ ، ٤ ثنائي كلورو فينوكسي حمض الخل
Dihydrozeatin	ثنائي هيدرو زايتين
Parthenocarric fruit	الثمار اللابذرية

ج

Conjugated Gibberellin	الجبريللين المرتبط
Primary cell wall	الجدار الابتدائي
Cell wall	جدار خلوي
Adventitious roots	جذور عرضية
Mycorrhizae	الجذور الفطرية
Radical	الجذيـــر
Grana	الجرانـــا
Wounds	الجـــروح
Green islands	الجزر الخضراء
Prolamellar body	الجسم الصفائحي الأولي
Glucose	الجلوكـوز
Globulin	الجلوبيوليـــن
Glutamine	الجلوتاميـــن
Glucobrassicin	الجليكوبراسيسين
Gibberellin glycosides	جليوكوسيدات الجبريللين
Di-terpene glucoside	جليكوسيد ثنائي التربين
Mass spectrometry (M.S)	جهاز طيف الكتلة
High-Performance Liquid Chromatography (H.P.L.C.)	جهاز الفصل اللواني السائل العالي الفعالية
Gas Liquid Chromatography (G.L.C.)	جهاز الفصل اللوني الغازي
Geranyl geranyl pyrophosphate	الجيرنايل جيرنايل عديد الفوسفات

Chromophone	الحامل الصبغي
Scales	حراشف
Paratonic movements	الحركات التأثيرية
Nastic movements	الحركات الشاذة
Hydronasty	الحركات المائية الشاذة (الانتحاءالمائي)
Geonastic	حركة نمو تلقائية أرضية
Thermonastic	حركة نمو تلقائية حرارية
Autonastic	حركة نمو تلقائية ذاتية
Photonastic	حركة نمو تلقائية ضوئية
Chemonastic	حركة نمو تلقائية كيميائية
Haplonastic	حركة نمو تلقائية لمسية
Thigmonasty	حركة نمو لمسية
Liver worts	الحزازيات الكبدية
Statolith	حصاة الموازنة (أوأجسام الموازنة)
Gas storage	الحفظ بالغاز
Inoculation	حقـــن
Abscisic acid (ABA)	حمض الأبسيسيك
Racemic abscisic acid	حمض الأبسيسيك الراسيمي
Stearic acid	حمض الاستياريك
Oleic acid	حمض الأوليـك
Palmitic acid	حمض الباليتيك
Picolinic acid	حمض البيكولينيك
Jasminic acid	حمض الجاسمين
Gibberellic acid	حمض الجبريلليك
Ribonucleic acid (RNA)	حمض الريبونيكلويك
Ribosomal Ribonucleic acid (rRNA)	حمض الرايبونيكلويك الرايبوسومي

Pre-massenger Ribonucleic acid	حمض ريبونيكلويك ما قبل المرسال
Massenger Ribonucleic acid (mRNA)	حمض الرايبونيكلويك المرسال
Transfer Ribonucleic acid (tRNA)	حمض الرايبونيكلويك الناقل
Salicylic acid (2-hydroxybenzoic acid)	حمض السلسليك
Phaseic acid	حمض الفاسيك
Kaurenoic acid	حمض الكيورينويك
Lunularic acid	حمض اللونيولاريك
Linoleic acid	حمض اللينوليك
Linolenic acid	حمض اللينولينيك
Lauric acid	حمض الليوريك
Myristic acid	حمض الميرستيك
Mevalonic acid	حمض الميفالونيك

خ

Protoxylem	الخشب الابتدائي
Hook	خطـــاف
Streaks	الخطـوط
Streak photographs	خطوط فوتوغرافية (ومضية)
Buliform cells	الخلايا البالونية (الحركية)
Pulvinus cells	الخلايا البالونية (المنتفخة)
Cortical	خلايا قشرية
Nucellus	خلايا الجويزة (أو الخلايا المتعاونة)
Aerenchyma	خلايا هوائيـــة
Target cells	الخلايا المستهدفة
Turgid cell	خلايا ممتلئة
Mesophyll	خلايا النسيج الوسطي
Wall loosening	خلخلة الجدار
Motor cell	الخلية الحركية (المتحركة)
Tricohlast	خلية شعريـــة

د

الدكتوسومـــات	Dictyosomes
دلتا -٢ أيزوبنتينيل بيروفوسفات	Δ-Isopentenyl pyrophosphate (Δ -2 IPP)
دورة الخليـــة	Cell cycle
دوكسين	Dioxin
ديوكسي حمض الرايبونيكلويك	Deoxyribonucleic acid (DNA)

ذ

الذائبـات	Solutes
ذاتية التوليد (البناء)	Autonomous

ر

رايبوز-٥-فوسفات	Ribose-5-Phosphate
روابط فان دير فال	Van der Waales force
الريبوسومـــات	Ribosomes

ز

الزانثـــوزين	Xanthoxin
الزايتين	Zeatin
الزايتين رايبوسايد	Zeatin riboside
زراعة الأنســـجة	Tissue cultures

س

السايكلوهيكسي مايد	Cycloheximide

Spermine	السبرمين
Sterol	الستيرول
Sucrose	سكروز
Poly saccharide	سكريات عديدة
Quiescence	السكون (الكمون)
Epicotyl	السويقة الجنينية العليا
Hypocotyl	السويقة الجنينية السفلى
Mesocotyl	السويقة الجنينية الوسطى
Apical dominance	السيادة القمية
Hydrogen cyanide (HCN)	سيانيد الهيدروجين
Cytosol	السيتوسول
Cytokinins	السيتوكاينينات
Cytochrome oxidase	السيتوكروم المؤكسد
Cis-Zeatin	سيس - زايتين
9-Cis-violaxanthine	٩-سيس-فيولاز انثين
Cyclocelan cymidol	السيكلو سيلين سيميدول

ش

Endoplasmic reticulum	الشبكة الإندوبلازمية
Chloroisis	شحوب الأوراق (اصفرارها)
Etiolation	الشحوب الظلامي
Strain	الشد
Upregulated	شديدة التنظيم
Pinching	الشذب
Radial	الشعاعي (أو العمودي)
Free radicles	الشقوق الحرة
Senesence	الشيخوخة

ص

Anthocyanin	صبغة الانثوسيانين
Phytochrome pigment	صبغة الفيتوكروم
Phycobilin	صبغة فيكوبيلين
Middle lamella	الصفائح الوسطية
Rigidity	الصلابة (الجدار)
Cell plate	صفيحة خلوية

ض

Down regulated	ضعيفة التنظيم

ط

Gibberellin-Synthesis mutants	طافرات لبناء – الجبريللينيات
Diageotropic (dgt)	طافرة ثنائية الانتحاء الأرضي
Aleuron layer	طبقة الأليرون
Abscission layer	طبقة الانفصال
Pericycle	الطبقة المحيطة
Arabidopsis (etr)	طفرة
Juvenile phase	طور الحداثة
Respiratory climatic	الطور الحرج للتنفس
Sensence phase	طور الشيخوخة
Logarithmic phase	الطور اللوغاريتمي
Linear phase	الطور المستقيم

ع

Unrolling	عدم الالتفاف
Dedifferntiation	عدم التميز
Polyribosomes	عديدات الرايبوسومات

Polycarpic	عديد الاثمار
Polyamines	عديد الأمين
Polyribosomes	عديد الرايبوسومات
Polypeptides	عديد الببتيدات
Polyploid	عديد الصبغيات
Pyrophosphate (PPi)	عديد الفوسفات
Organelles	العضيـــات
Duplication	عملية الازدواج
Heterogametic induction	عملية الحث التجانسي
Homeogametic induction	عملية الحث اللاتجانسي
Phosphorylation	عملية الفسفرة
Columella	العميد

غ

Tonoplast	الغشاء المغلق للفجوة العصارية
Coleoptile	غمد الرويشة (أو الغمد الورقي)

ف

Vacuole	فجـــوة
Fructans	الفركتانات
Column chromatography	الفصل العمودي اللوني
Flavoprotein	الفلافوبروتين
Flavoniods	الفلافونويدات
Inositol phosphate	فوسفات الاينوزيتول
Inositol phospholipids	فوسفات الاينوزيتول الدهنية
Pyridoxal phosphate	فوسفات البيرويدوكسال
Phosphatidyl inositol (Pi)	فوسفايتدايل أينوزيتول
Phosphatidyl inositol 4,5 bisphosphate (PIP_2)	فوسفاتيدايل اينوزيتول ٤ . ٥ ثنائي الفوسفات

Phosphoinositols	الفوسفو انوزيتولات
Phosphoinositides	الفوسفو أنو سيتيدات
Phosphon-D	الفوسفون -د
Physiochemical	الفيسولوجية الكيميائية
In vivo	في الكائن الحي
Phenyl acetic acid (PAA)	فينيل حمض الخل
Fusicoccin	الفيوزيكوكسين

ق

Phelloderm	القشرة الثانوية
Shear	القص (تجرد من)
Scutellum	قصعـــة
Polarity	قطبيـة
Root cap	قلنسوة الجذر
Hypoxic	قلة الاوكسجين
Peaks	قمـــم
Apiceis	قمم (قمم النبات الخضرية)
Apical meristem	القمة الإنشائية
Microtubules	القنيات الدقيقة
Centrifugal force	قوة طاردة

ك

Cadaverine	كادافيرين
Caroteniods	الكاروتينات
Caroteniod	الكاروتينويد
Carotenoid violaxanthin	الكاروتينويد فيولازانثين
Caffeoyl	الكافيول
Callus	كالاس
Ca-Calmodulin complex	كالسيوم كالموديولين

Calmodulin	الكالموديولين
Kinetin (6 furfuryl amino purine)	الكاينتين
Repressed	كبت
Thiosulphate	كبريتات الفضة
Dry mass	الكتلة الجافة
Fresh mass	الكتلة الطازجة
Chromatin	الكروماتين
Cali	الكلاسات
Dormancy	الكمون
True dormancy	الكمون الحقيقي
Cobalt -60	الكوبلت -٦٠ (المشع)
Cobalyl pyrophosphate	الكوباليل بيروفوسفيت
Colchicine	الكوليشسين
Coumaryl	الكومارايل
Kaempferol	الكيموفيرول
Quercetin	الكيورسيتين
Statocytes	كيس الموازنة
Kaurene	الكيورين
Kaurenal	الكيورينال
Kaurenol	الكيورينول

ل

Zygote	اللاقحة
Alanin	الأنين
Plastic	لدن
Plastically	اللدونة (المطاطية)
Microfibrils	الليفيات السيليوزية

Mycigel	مادة مخاطيـــة
Endogenous	المحتوى الداخلي للأوكسين
Investment	مدخـرات
Quiescent centers	المراكز الساكنة
Ent-gibberellin	مركب أنت - جبريللين
Conjugate compound	مركب متحد
Olefin compounds	المركبات الأوليفينية
Elastic	مـــرن
Pressure probe	مسبار الضغط
Stumuls	المستحث (أو المنبه)
Auxin receptor	مستقبل الأوكسين
Sink	مستـورد
Cork cambium (phellogen)	المنشيء الفليني (مولد الفلين)
Filter	مصفـي
Anti-auxins	مضادات الأوكسينات
Spring	مطاطـــي
Exogenous treatment by auxin	المعامل بالأوكسين خارجياً
Vivipary	المقدرة على الانبات
Pathogenessis	المُمرضـات
Sigmoid curve	منحنى من النوع على هيئة حرف S (أو السيقمويدي)
Procambial	المنشيء البدائي
Perception	منطقة الادراك
Region of elogation	منطقة الاستطالة
Abscission zone	منطقة انفصال
Plant growth regulators	منظمات النمو النباتية (الهرمونات النباتية)
Anticlinal	موازي للســـطح
Gene of chromosomes	المورثـات
6-(3-methyl-2-butenyl) aminopurine	٦-(٣-ميثيل-٢-بيوتينيل) أمينوبيورين
Methyl Jasmenate	ميثيل جاسمينيت

Methionine	الميثيونيـــن
Stigma	الميســـم
6-(3-methyl-2- butenyl) 2-methyl thio aminopurine	٦-(٣-ميثيل-٢-بيوتينيل) ٢-ميثيل ثيو امينوبيورين
Slopes	ميـــول

ن

Monoecious	نباتات أحادية المسكن
Intact plants	نباتات سليمة (غيرمعاملة)
Transformed plants	النباتات المحولة
Gamma planlets	نبتيات جاما
Silver nitrate	نترات الفضة
Transcription	النســـخ
Strach	النشـــاء
Maturation	النضـــج
Thylakoid system	نظام الثايلاكويد
Acid growth hypothesis	نظرية النمو الحمضي
Naphthelene acetic acid (NAA)	نفثالين حمض الخل
Cytokinin-deficient	نقص في محتوى السيتوكاينين
Auxin transport	نقل الأوكسين
Basipetal trasport	النقل القطبي القاعدي
Acropetal transport	النقل القطبي القمي
Co-transport	النقل المرافق
Nucleotides	نكليـــدات
Nucleosides	النكليوسيدات
Hyponasty	نمو الأوراق في الاتجاه العلوي (منتصبة) أو تلقائية
Norbornadiene	٢ . ٥-نوربورن أدين
Nicotine amide adenine dinucleotide (NAD$^+$) (Oxidized form)	نيكوتين اميد ادينين ثنائي النيكلوتيد (الشكل المؤكسد)

Nicotine amide adenine dinucleotide Phosphate (Reduced form) (NADPH)	نيكوتين أميد ادينين ثنائي النيكلوتيد فوسفات (الشكل المؤكسد)
Nicotine amide adenine dinucleotide Phosphate (Oxidized form) ($NADP^+$)	نيكوتين أميد أدينين ثنائي النيكلوتيد فوسفات (الشكل المؤكسد)

و

Monocarpic	وحيد الاثمار
Primary leaf	الورقة الأولية
Crown gall	الورم التاجي
Rossette	وريدية الشكل
Leaflet	وريقة
Pulvinus	الوسـادة

هـ

Genetic Engineering	الهندسة الوراثية
6-(4-Hydroxy-3-methyl butyl) aminopurine	٦(٤-هيدروكسي-٣-ميثيل بيوتيل) أمينوبيورين
6-(4-Hydroxy-3-methyl butenyl) thio aminopurine	٦(٤-هيدروكسي-٣-ميثيل بيوتينيل) ميثيل ثيو أمينوبيورين
6-(4-Hydroxy-3-methyl trans-2-butenyl) aminopurine	٦(٤-هيدروكسي-٣-ميثيل ترانس-٢ بيوتينيل)أمينوبورين
6-(4-Hydroxy-3-methyl -Cis-2-butenyl) aminopurine	٦(٤-هيدروكسي-٣-ميثيل سيس-٢ بيوتينيل) أمينوبيورين
Gibban skelton	هيكـل جيبان
Ent-gibberellane skelton	هيكل مركب انت جبريللين

Dextorotatory

يميني الدوران

(٣)

فهرس

أهم المصطلحات العلمية

إنجليزي-عربي

A

Abscission	الانفصال
Abscission layer	طبقة انفصال
Abscission zone	منطقة انفصال
Acetylation	إضافة المجموعة الأستيلية
Acid growth hypothesis	نظرية النمو الحمضي
Acropetal transport	النقل القطبي القمي
Adventitious	جذور عرضية
Aerenchyma	خلايا هوائية
Aleuron layer	طبقة الأليرون
Amyloplasts	البلاستيدات النشوية
Anthesis	تفتح الزهور
Anticlinal	موازي للسطح
Anticlinal division	انقسام موازٍ للسطح
Apical dominace	السيادة القمية
Apical meristems	القمة الإنشائية
Apiceis	قمم (قمم النبات الحفزية)
Apomixix	التكاثر بدون تناسل
Anabidopsis	طفرة
Autonastic	حركة نمو تلقائية ذاتية
Autonomous	ذاتية التوليد (البناء)
Autoradiograph	التصوير الإشعاعي الذاتي
Auxin receptor	مستقبل الاوكسين
Auxin transport	نقل الأوكسين

B

Basipetal transport	النقل القطبي القاعدي
Bioassay test	تقدير حيوي
Bonfires	إشعال النار في الاخشاب
Bulbis	البصيلات
Buliform cells	الخلايا البالونية (الحركية)

C

Cali	الكلاسات
Callus	كالاس
Careteniods	الكاروتينات
Cell cycle	دورة الخلية
Cell differentation	التميز الخلوي
Cell enlargement	تضخم الخلية
Cell plate	صفيحة خلوية
Cell turgor	امتلاء الخلية
Cell wall	جدار خلوي
Centifugal force	قوة طاردة
Chemiosmotic	الأسموزية الكيميائية
Chemonastic	حركة نمو تلقائية كيميائية
Chloroisis	شحوب الأوراق (اصفرارها)
Chromatin	الكروماتين
Chromophore	الحامل الصبغي
Chromoplastids	البلاستيدات الحمراء الملونة
Cloning	التكاثر بواسطة التنسل
Coleoptile	غمد الرويشة (أو الغمد الورقي)
Column chromatography	الفصل العمودي اللوني
Columella	العمود

Conjugated Gibberellen	الجبريللين المرتبط
Conjugated auxins	الأوكسينات المرتبطة
Conjugate compound	مركب متحد (مرتبط)
Cork cambium (Phellogen)	المنشىء الفليني (مولد الفلين)
Cortical	خلايا قشرية-اللحاء
Co-transport	النقل المرافق
Crown gall	الورم التاجـــي
Cuticle	الأدمـة
Cynobacteria	البكتيريا المزرقة
Cytokinesis	الانقسام السيتوبلازمي
Cytokinin-deficient	نقص في محتوى السيتوكاينين
Cytosol	السيتوسول

D

Dedifferntiation	عدم التميز
De-etiolation	إزالة تأثير الشحوب الظلامي
Deformation	التغير في الشكل
Development	تكشـف
Dextrorotatory	يميني الدوران
Diageotropica (dgt)	طافرة ثنائية الانتحاء الأرضي
Diageotropism of stems	الانتحاءات الأرضية السالبة
Dictyosomes	الدكتوسومات
Differentiation	تميـز
Diploid	ثنائي المجموعة الصبغية
Distribution	التوزيـع
Down regulated	ضعيفة التنظيم
Dry mass	الكتلة الجـافـة
Duplication	عملية الازدواج

E

Elastic	مـــرن
Elastically	تمدد جدر الخلايا بمرونة
Embryogenesis	تكوين الاجنـة
Endodermis	البشرة الداخلية
Endogenous auxin	المحتوى الداخلي للأوكسين
Endoplasmic reticulum	الشبكة الإندوبلازمية
Endoreduplication	التضاعف الباطني
	(تضاعف الصبغيات في الانقسام الفتيلي)
Ent-gibberellane skelton	هيكل مركز إنت جبريللين
Epicotyl	السويقة الجنينية العليا
Epidermis	البشرة العليا
Epinasty	انحناء الاوراق النباتية الى أسفل
Esterfied	الاستـرة
Etiolated seedling	بادرات شاحبة
Etiolation	الشحوب الظلامي
Etioplastis	البلاستيدات الشاحبة
Exodermis	البشرة الخارجية
Exogenous treatment by auxin	المعاملة بالأوكسين خارجياً

F

Fasciation	تشوه الســاق
Free radicles	الشقوق الحرة
Frequency	التــردد
Fresh mass	الكتلة الطازجة

G

Gamma planlets	نبتيات جاما
Gamma rays	أشعة جامـــا
Gas liquid chromatography (G.L.C.)	جهاز الفصل اللوني الغازي
Gas storage	الحفظ بالغاز
Geoelectric effect	تأثير الكهربائية الأرضية
Geonastic	حركة نمو تلقائية أرضية
Geotropism	انتحاء أرضي
Gemmae	برعـم (أزرة)
Gene of chromosomes	المورثات
Genetic engineering	الهندسة الوراثية
Gibban skelton	هيكل جيبان
Gibberellin-stynthesis mutants	طافرات لبناء - الجبريللينيات
Glycolysis	التحلل السكري
Golgi complex	أجسام جولجي
Grana	الجرانـا
Green islands	الجزر الخضراء
Growth promoting enzymes	أنزيمات مستحثة للنمو

H

Haplonastic	حركة نمو تلقائية لمسية
Harden	تصلب
Heterogementic induction	عملية الحث التجانسي
Heterophylly	اختلاف الأوراق
High-Performance Liquid Chromatography (H.P.L.C.)	جهاز الفصل اللوني السائل العالي الفعالية
Homeogemetic induction	عملية الحث اللاتجانسي
Hook	خطـــاف

Hydrolyzes	تحلل مائي
Hydronasty	الحركة المائية الشاذة (الانتحاء المائي)
Hydroxlation	التحول الهيدروكسيلي
Hypocotyl	السويقة الجنينية العليا
Hypodermis	البشرة السفلى
Hyponasty	نمو الأوراق في الاتجاه العلوي(منتصبة) أوتلقائية
Hypoxic	قلة الأوكسجين

I

Immuno assay	التقدير المناعي
Imposed dormancy	الكمون المفروض
Inoculation	حقـــن
Instron technique	أسلوب أنسترون
Intact plant	نباتات سليمة (غير معاملة)
Inter calary meristem	الانشائي البين خلوي
Investment	مدخـــرات
Invivo	في الكائن الحـي
Isoprenoids	الأيزبرينويدات

J

Juvenile phase	طور الحداثـــة

L

Leaflet	وريقـــة
Leaf primordio	بداية ورقية
Leucoplastids	البلاستيدات عديمة اللون
Linear phase	الطور المستقيم

Liver worts	الحزازيات الكبدية
Logarithmic phase	الطور اللوغاريتمي
Loosened	يتخلخل

M

Mass spectrometry (M.S)	جهاز طيف الكتلة
Maturation	اكتمال النمو
Mesocotyl	السويقة الجنينية الوسطى
Mesophyll	خلايا النسيج الوسطي
Methylation	اضافة المجموعة الميثيلية
Microfibrils	الليفيات السيليولوزية
Micropropagation	التكاثر الدقيق
Microtubules	القنيات الدقيقة
Middle lamella	الصفائح الوسطية
Mitosis	الانقسام غير المباشر (الفتيلي)
Mono carpic	وحيد الاثمـــار
Monoecious	نباتات أحادية المسكن
Morphogenetic program	برنامج التشكل
Motor cell	الخلية الحركية (المتحركة)
Mycigel	مادة مخاطية
Mycorrhizae	الجذور الفطرية

N

Nastic movements	الحركات الشاذة
Negative geotropism	انتحاء أرضي سالب
Nucellus	خلايا الجويزة (أو الخلايا المتعاونة)
Nuclosides	النكليوسيدات
Nuclotides	نكليـدات

Nutrient sink	تجمع (استيراد) المواد الغذائية

O

Organelles	العضيـــات
Organogenesis	تكوين الأعضاء
Osmotin	أوزموتين

P

Paratonic movements	الحركات التأثيرية
Parthenocarpic fruits	الثمار اللابذرية
Pasteur effect	تأثير باستيـــر
Pathogenessis	الممرضـــات
Perception	منطقة الأدراك
Perennating bud	البرعم المعمـــر
Periclinal division	انقسام محيطي
Pericycle	الطبقة المحيطة
Peroxidase	البيروكسيديز
Phelloderm	القشرة الثانوية
Phosphorylation	عملية الفسفرة
Photonastic	حركة نمو تلقائية ضوئية
Phototropism	انتحاء ضوئي
Phyllotaxis	تنظيم ورقي
Physiochemical	الفسيولوجية الكيميائية
Phytochrome pigment	صبغة الفيتوكروم
Pinching	الشذب
Plagiogeotropic	انتحاء أرضي
Plasmalemma	بلازماليما (الغشاء المغلف لمحتويات البروتوبلازم)

Plasmids	بلازميدات
Plastic	لـــدن
Plastically	اللدونة (المطاطية)
Polarity	قطبيـــة
Polycarpic	عديد الاثمار
Polyploid	عديد الصبغيات
Polyribosomes	عديدات الرايبوسومات
Polysomes	أجسام عديدة
Positive geotropism	انتحاء أرضي موجب
Pressure probe	مسبار الضغط
Primary cell wall	الجدار الابتدائي
Primary leaf	الورقة الأولية
Primordia	بدائيات
Procambial	المنشىء البدائي
Prolamellar body	الجسم الصفائحي الأولي
Proplastids	البلاستيدات الأولية
Protoxylem	الخشب الابتدائي
Pulvinus	الوســادة
Pulvinus cells	الخلايا البالونية (المنتفخة)

Q

Quiescence	السكون (الكمون)
Quiescent centers	المراكز الساكنة

R

Radial	الشعاعي (العمودي)
Radical	الجذيـــر
Redifferentiation	اعادة التميز

Red light (Pr)	الضوء الأحمر
Regenerated	اعادة البنـــاء
Region of elongation	منطقة الاستطالة
Repressed	كبـــت
Respiratory climatic	الطور الحرج للتنفس
Rheologcal properties	التشوه (الخصائص الانسيابية)
Ribosomes	الريبوسومـــات
Rigidity	الصلابة (الجدار)
Root cap	قلنسوة الجـــذر
Rossette	وريدية الشكل

S

Scale like juvenile	أوراق حداثة حرشفية
Scales	حراشف
Scutellum	قصعـة
Senesence	الشيخوخـــة
Sensence phase	طور الشيخوخة
Separation	الانفصـال
Shear	القص (تجرد من)
Sigmoid curve	منحنى من النوع على هيئة حرف S (أوالسيقمويدي)
Sink	مســـتورد
Slopes	ميـــول
Solutes	الذائبات
Somatic embryogenesis	الأجنة الجسدية (الجدارية)
Spring	مطاطي
Statocytes	كيس الموازنـــة
Statolith	حصاة الموازنة (أو اجسام الموازنة)
Stigma	الميسم
Stimulus	المستحث (أو المنبه)
Strain	الشـــد

Streaks	الخـــطوط
Streak photographs	خطوط فوتوغرافية (وميضة)
Stress	إجـــــهاد
Stroma thylakoids	ثايلاكويدات الحشوة
Stimulus	المستحث (أو المنبه)
Subepidermal	تحت البشرة

T

Target cells	الخلايا المستهدفة
Thermonastic	حركة نمو تلقائية حرارية
Thigmonasty	حركة نمو لمسية
Thylakoid system	نظام الثايلاكويد
Ti-plasmid	بلازميد تي آي
Tissue cultures	زراعة الانسجة
Tonoplast	الغشاء المغلف للفجوة العصارية
Totipotency	التحول الى كائن حي كامل
Transcription	النســـخ
Transformed plants	النباتات المحولة
Translation	الترجمـــة
Tricoblast	خلية شعرية
Trifoliate	الأوراق الثلاثية
Triple response	استجابة ثلاثية
True dormancy	الكمون الحقيقي
Turgid cell	خلايا ممتلئة
Twigs	الأفرع الصغيرة

U

Upregulated	شديدة التنظيم

V

Vacuole	فجـــوة
Van der Waales force	قوة فان دير فال
Vivo	في الخلية الحية
Visible light	الضوء المرئي
Vivipary	المقدرة على الإنبات

W

Wall loosening	خلخلة الجدار
Wall relaxation	ارتخاء الجدار
Water stress	الاجهاد المائي
Wave length	الطول الموجي
Wounds	الجـروح

Z

Zygote	اللاقحـــة

كشاف الموضوعات

(أ)

أبيجينين ١٢٠
أجسام الجولجي ٢٦، ٦١
أحادي فوسفات الادينوزين ١٤٤
الاحساس ٣١٦، ٣١٧، ٣١٨، ٣١٩، ٣٢٠، ٣٢١، ٣٢٢، ٣٢٣، ٣٢٤، ٣٢٥، ٣٢٦، ٣٢٧، ٣٢٨، ٣٢٩، ٣٣٠، ٣٣١، ٣٣٢، ٣٣٣، ٣٣٤، ٣٣٥، ٣٣٦، ٣٣٧، ٣٣٨، ٣٣٩، ٣٤٠، ٣٤١، ٣٤٢، ٣٤٣، ٣٤٤، ٣٤٥، ٣٤٦، ٣٤٧
الاحساس والتشكل الضوئي ٣١٦
أدينوزين ثلاثي الفوسفات ١٣، ١١٩
ارتخاء الجدار ٣٧، ٣٨، ٤١، ٤٢
الأزموزية الكميائية ١١٨، ١١٩، ١٢٠
استجابات الاشعاع العالي ٣٧٠، ٣٧٢، ٣٧٦، ٣٧٧، ٣٨٠، ٣٨١
الاستجابات التأثيرية المنخفضة ٣٧٢، ٣٧٦، ٣٨٠
الاستجابات التأثيرية المنخفضة جداً ٣٨٢، ٣٨٣
الاستجابات وعلاقتها بالتشكل الضوئي ٣٦٨، ٣٦٩، ٣٧٠، ٣٧١، ٣٧٢
استحثاث انتاج الكلوروفيل ٣٤٨
استحثاث تكشف الجذر ٣٤٩
استحثاث تمدد الأوراق ٣٤٨
استحثاث الجبريللين لنقل الغذاء والعناصر المعدنية من خلايا البذور التخزينية ١٧٥، ١٧٦، ١٧٧، ١٧٨، ١٧٩
استحثاث الجبريللينات لانبات البذور والبراعم الكامنة ١٧٣، ١٧٤
استحثاث الجبريللينات لنمو النباتات السليمة ١٦٨، ١٦٩، ١٧٠، ١٧١، ١٧٢، ١٧٣
الاستخدامات التجارية للجبريللينات ١٨٠
استخلاص الأوكسينات وتقديرها ١٢١، ١٢٢، ١٢٣، ١٢٤، ١٢٥
أشعة جامـــا ١٨
الاصفرار (شيخوخة) ٣٧٣
اكتشاف الأوكسينات ١٠٥
اكتشاف الايثيلين ٢٤٠، ٢٤١
اكتشاف الجبريللينات ١٥٥، ١٥٦

اكتشاف حمض الأبسيسيك ٢٧٩، ٢٨٠
اكتشاف السيتوكاينينات ١٨٥، ١٨٦، ١٨٧، ١٨٨، ١٨٩
اكتشاف الفيتوكروم ٣٤٩، ٣٥٠، ٣٥١، ٣٥٢
الاليات المتحملة لفعالية الجبريللين ١٨١ ، ١٨٢، ١٨٣، ١٨٤
آلية عمل الأوكسينات ١٤٨، ١٤٩، ١٥٠، ١٥١، ١٥٢، ١٥٣، ١٥٤
آلية عمل الايثيلين ٢٧٦، ٢٧٧، ٢٨٧
آلية عمل حمض الابسيسيك ٢٩٩، ٣٠٠
آلية عمل السيتوكاينينات ٢١٩، ٢٢٠، ٢٢٢، ٢٢٣، ٢٢٤
آلية عمل الفيتوكروم ٣٨٣
آلية عمل مستحثات النمو الحديثة ٢٢٧
الأماكن التي توجد وتبنى فيها الجبريللينات ١٦٧، ١٦٨
امتلاء الخلية ٣٧، ٣٨ الانابيب الغربالية ١٣ الانتحاءات ٣٢٢
الانتحاء الأرضي ٣٢٨، ٣٢٩، ٣٣٠، ٣٣١، ٣٣٢، ٣٣٣، ٣٣٤، ٣٣٥، ٣٣٦، ٣٣٧، ٣٣٨، ٣٣٩، ٣٤٠، ٣٤١، ٣٤٢، ٣٤٣، ٣٤٤، ٣٤٥، ٣٤٦
الانتحاء الضوئي ٣٢٣، ٣٢٤، ٣٢٥، ٣٢٦، ٣٢٧، ٣٢٨
الانتحاء المائي ٣٤٦
انحناء الأوراق إلى الأسفل ١٣٩، ٢٤٣، ٢٦١، ٢٦٢، ٢٦٣، ٢٦٨، ٢٧٤، ٣١٧
اندول اسيتاالدهيد ١٠٨، ١٠٩، ١١١
اندول اسيتونيترايل ١٠٨، ١٠٩
اندول إيثانول ١٠٨، ١٠٩
اندول حمض البيروفات ١١١
اندول حمض البيوتيرك ١٠٧، ١٠٨، ١٠٩، ١٣٢، ١٣٣
اندول-٣-حمض الخل ١٠٧، ١٠٨، ١٠٩، ١١٠، ١١١، ١١٢، ١١٣، ١١٦، ١١٧، ١١٨، ١١٩، ١٢٠، ١٢١، ١٢٢، ١٢٣، ١٢٤، ١٢٥، ١٢٦، ١٢٧، ١٢٨، ١٢٩، ١٣٠، ١٣١
اندول حمض الخل أكوسيديز ١١٢
انزيم بروتين كاينيز سي ١٤٥، ١٤٦، ١٤٧
انزيم فوسفوليبيز سي ١٤٤، ١٤٥، ١٤٦، ١٤٧
الانفصال ٢٩٨، ٢٩٩
الانقسام الخلوي غير المباشر (الفيتيلي) ٣٠، ٣١، ٥٩
الانقسام السيتوبلازمي ١٨، ٢١، ٢٢، ٢٦، ٥٩، ١٩٠، ٢١٢
الانقسام الخلوي وتكوين الأعضاء ١٩٦، ١٩٧، ١٩٨، ١٩٩، ٢٠٠، ٢٠١، ٢٠٧

الانقسام الفتيلي ٢٢٠
انقسام محيطي ٢١، ٢٥
الانيبيبات الدقيقة ٢٦
الأوكسينات ٣٤، ٣٨، ٤٢، ١٠٢، ١٠٣، ١٠٥، ١٠٦، ١٠٧، ١٠٨، ١٠٩، ١١٦، ١١٧، ١١٨، ١١٩، ١٢٠، ١٢١، ١٢٢، ١٢٣، ١٢٤، ١٢٥، ١٢٦، ١٢٧، ١٢٨، ١٢٩، ١٣٠، ١٣١، ١٣٢، ١٣٣، ١٣٤، ١٣٥، ١٣٦، ١٣٧، ١٣٨، ١٣٩، ١٤٠، ١٤١، ١٤٢، ١٤٣، ١٤٤، ١٤٥، ١٤٦، ١٤٧، ١٤٨، ١٤٩، ١٥٠، ١٥١، ١٥٢، ١٥٣، ١٥٤
الأوكسينات الصناعية ١٠٨، ١٠٩، ١١٠
الأوكسينات كمبيدات أعشاب ١٣٨، ١٣٩
الأوكسينات الطبيعية ١٠٨، ١٠٩، ١١٠
الأوكسين الحر والمقيد ١١٣، ١١٤، ١٢٦، ١٢٧
الأوكسين الداخلي ١٢٤، ١٢٦
أهمية البذور لنمو الثمار ٨٠
ايثريـــل ٢٧٢
الايثيلين ١٠٢، ١٠٣، ١٠٤، ١٣١، ١٣٧، ٢٤١، ٢٤٢، ٢٤٣، ٢٤٥، ٢٤٦، ٢٤٧، ٢٤٨، ٢٤٩، ٢٥٠، ٢٥١، ٢٥٢، ٢٥٣، ٢٥٤، ٢٥٥، ٢٥٦، ٢٥٧، ٢٥٨، ٢٥٩، ٢٦٠، ٢٦١، ٢٦٢، ٢٦٣، ٢٦٤، ٢٦٥، ٢٦٧، ٢٦٨، ٢٦٩، ٢٧٠، ٢٧١، ٢٧٢، ٢٧٣، ٢٧٤، ٢٧٥، ٢٧٦، ٢٧٧، ٢٧٨
الايثيلين ونضج الثمار ٢٤٤، ٢٤٥، ٢٤٦، ٢٤٧، ٢٤٨، ٢٤٩، ٢٥٠، ٢٥١، ٢٥٢
ايثيوفون ٢٧٢
أيض وبناء مركبات الجبريللينات ١٦٣، ١٦٤، ١٦٥، ١٦٦

(ب)

الباتازينات ٣٠٢، ٣٠٣
البراسينات ٢٢٥
براسينات الأستيرودات ٢٢٥
البروتوكلورفيليد أ ٣٤٨
بعض مباديء التميز ٩٢، ٩٣، ٩٤، ٩٥، ٩٦
بناء اندول حمض الخل وهدمه ١١٠، ١١١، ١١٢، ١١٣، ١٢٨
بناء الايثيلين ٢٥٣، ٢٥٤، ٢٥٥، ٢٥٦، ٢٥٧، ٢٥٨، ٢٥٩، ٢٦٠
بناء وايض السيتوكاينينات ١٩١، ١٩٢، ١٩٣، ١٩٤
بناء حمض الأبسيسيك وايضه ٢٨٠، ٢٨١، ٢٨٢، ٢٨٣

بناء مثبطات النمو الحديثة ٣٠٣، ٣٠٤
بوتريسين ٢٢٦
بيكلورام ١٣٨

(ت)

التأثيرات الأخرى للايثيلين ٢٧٣
تأثيرات الجبريللين الأخرى ١٧٩
تأثيرات مثبطات النمو الحديثة ٣٠٣
تأثيرات مستحثات النمو الحديثة ٢٢٧
تأثير الأوكسين في تكشف البراعم الجانبي (السيادة القمية) ١٣٥، ١٣٦، ١٣٧، ١٣٨
تأثير الأوكسينات في الجذور وتكوينها ١٢٩، ١٣٠، ١٣١، ١٣٢، ١٣٣، ١٣٤
تأثير الايثيلين في الأزهار
تأثير الايثيلين في استطالة السوق والجذور ٢٦٨، ٢٦٩، ٢٧٠، ٢٧١، ٢٧٢
تأثير الايثيلين فى النباتات النامية في التربة المشبعة بالماء والنباتات المغمورة ٢٦١، ٢٦٢، ٢٦٣، ٢٦٤
تأثير حمض الأبسيسيك في الاجهادات ٢٩١، ٢٩٢، ٢٩٣، ٢٩٤
تأثير حمض الأبسيسيك في كمون البراعم والبذور ٢٩٧، ٢٩٨
تأثير السيتوكاينينات في السيقان والجذور ٢١٣، ٢١٤، ٢١٥، ٢١٦
تأثير الفيتوكروم في تكوين الانزيمات ٢٨٥
تأثير الفيتوكروم في التعبير الوراثي ٣٨٤، ٣٨٥
تأثير الفيتوكروم في نفاذية الأغشية ٣٨٦
تأثير منظمات النمو النباتية في نشاط المورث ١٤١، ١٤٢، ١٤٣
التأقت الضوئي ٣٥٢، ٣٥٣، ٣٥٤، ٣٥٥
تثبيط استطالة السوق النباتية ٣٤٨
تجمع المواد الغذائية ١٣٦
تخلخل الجذر ٣٤، ٣٨، ١٥٠، ١٥١، ١٥٢
التداخل بين الأوكسين والايثيلين ٢٦٥، ٢٦٦، ٢٦٧
ترجمة ٣٨٥
تريبتامين ١١١
تريبفتوفان ١١١، ١٢٦
تشكل ٨٤، ٨٥، ٨٦، ٨٧، ٨٨، ٨٩، ٩٠، ٩١، ٩٢، ٩٣، ٩٤، ٩٥، ٩٦

تشكل ضوئي ٢١٠، ٣٤٧، ٣٤٨، ٣٤٩، ٣٥٠، ٣٥١، ٣٥٢، ٣٥٣، ٣٥٤، ٣٥٥، ٣٥٦، ٣٥٧، ٣٥٨، ٣٥٩، ٣٦٠، ٣٦١، ٣٦٢، ٣٦٣، ٣٦٤، ٣٦٥، ٣٦٦، ٣٦٧، ٣٦٨، ٣٦٩، ٣٧٠، ٣٧١، ٣٧٢، ٣٧٣، ٣٧٤، ٣٧٥، ٣٧٦، ٣٧٧، ٣٧٨، ٣٧٩، ٣٨٠، ٣٨١، ٣٨٢، ٣٨٣، ٣٨٤، ٣٨٥، ٣٨٦
تضاد عمل الايثيلين ٢٧٥، ٢٧٦
تضخم الخلية (استطالة الخلية) ٢٢، ٣١، ٣٦
التطور إلى كائن حي كامل ٨٧، ٨٨، ٨٩، ٩٠، ٩١، ٩٢، ٩٣، ٩٤، ٩٥، ٩٦
تعاقب يومي داخلي التكوين ٣٦٣، ٣٦٤
التغيرات في الجدار الابتدائي أثناء النمو ٢٣، ٢٤
التغيرات الكيميائية في البذور والثمار النامية ٧٨، ٧٩
تفاعلات الاشعاع العالي ٣٧٠، ٣٧١، ٣٧٢، ٣٧٦، ٣٧٧
تقدير حيوي ١٢١، ١٢٢، ١٢٣، ١٢٤، ١٢٥
تقدير مناعي ١٢٤
تكاثر دقيق ٢٢٠
تكشف ١٣، ١٤، ١٥، ١٨، ٣٩، ٤٢، ٤٣، ٤٤، ٤٥، ٤٦، ٤٨، ٤٩، ٦٤، ٦٨، ٨٠، ٨٤، ٨٥، ٨٦، ٨٧، ٨٨، ٨٩، ٩٠، ٩١، ٩٢، ٩٣، ٩٤، ٩٥، ٩٦
تكشف البراعم الجانبية في ذوات الفلقتين المحفز بالسيتوكاينينات ٢٠٦، ٢٠٧، ٢٠٨، ٢٠٩، ٢١٠
تكشف البلاستيدات الخضراء وبناء الكلوروفيل المنشط بالسيتوكاينينات ٢١٧، ٢١٨، ٢١٩
تكوين الاعضاء ١٩٧، ١٩٨، ١٩٩، ٢٠٠، ٢٠١
تكوين الجذور الجانبية ٦٢، ٦٣
تمديد خلايا فلقات ذوات الفلقيتين والاوراق المستحثة بالسيتوكاينينات ٢١٠، ٢١١، ٢١٢
تميز ١٤، ٣٠، ٣١
التناظر الوظيفي للتدفق في نمو النبات ٤٩، ٥٠، ٥١، ٥٢، ٥٣، ٥٤، ٥٥، ٥٦، ٥٧، ٥٨
تنظيم عمل الثغور بحمض الابسيسيك ٢٨٨، ٢٨٩، ٢٩٠
توردون ١٣٨
التوزيع ٣٦٢

(ث)

ثلاثي الأكونتانول ٢٢٥

٢ . ٣ . ٥- ثلاثي أيودو حمض البنزويك ١١٥، ١٢٠
ثلاثي فوسفات الادينوزين ١٣، ١٤٤، ١٤٦، ٢٨٩، ٢٩٩
٢ . ٣ . ٥ -ثلاثي كلورو فينوكسي حمض الخل ١٠٩، ١٢٠، ١٣٨
ثمار لا بذرية ٨٠
٢ . ٤- ثنائي كلورو فينوكسي حمض الخل ١٠٨، ١٠٩، ١٣٨

(ح)

جبريلليني ات ٤٢، ١٠٢، ١٠٣، ١٠٤، ١٣٧، ١٥٥، ١٥٦، ١٥٧، ١٥٨، ١٥٩، ١٦٠، ١٦١، ١٦٢، ١٦٣، ١٦٤، ١٦٥، ١٦٦، ١٦٧، ١٦٨، ١٦٩، ١٧٠، ١٧١، ١٧٢، ١٧٣، ١٧٤، ١٧٥، ١٧٦، ١٧٧، ١٧٨، ١٧٩، ١٨٠، ١٨١، ١٨٢، ١٨٣، ١٨٤
جبريلليني ات حرة ١٦١، ١٦٣
جبريلليني ات متحدة ١٦٢، ١٦٣
الجبريلليني ات والازهار ١٧٤، ١٧٥
جدار خلوي ٣٢، ٣٦
جهد ازموزي ٣٢، ٣٣، ٣٨، ٣٩، ٤٠، ٤١، ٤٢

(ج)

حداثة ٨٤، ٨٥، ٨٦
حركة تأثيرية ٣٢٢
حركة حركة ٣٢٢
حركة شاذة (التقليائية) ٣١٦، ٣١٧، ٣١٨
حركة لمسية ٣١٩، ٣٢٠، ٣٢١
الحركة المنتصبة ٣١٧
حركيات النمو ٤٢، ٤٣، ٤٤، ٤٥، ٤٦
حمض الابسيسيك ٨٥، ١٠٢، ١٠٣، ١٠٤، ١٣٧، ٢٧٨، ٢٧٩، ٢٨٠، ٢٨١، ٢٨٢، ٢٨٣، ٢٨٤، ٢٨٥، ٢٨٦، ٢٨٧، ٢٨٨، ٢٨٩، ٢٩٠، ٢٩١، ٢٩٢، ٢٩٣، ٢٩٤، ٢٩٥، ٢٩٦، ٢٩٧، ٢٩٨، ٢٩٩، ٣٠٠
حمض الابسيسيك الحر ٢٨٣، ٢٨٤، ٢٨٥، ٢٨٦
حمض الابسيسيك كمدافع محتمل ضد اجهاد البرودة والملوحة ٢٩٤، ٢٩٥
حمض الابسيسيك المرتبط ٢٨٣، ٢٨٤، ٢٨٥، ٢٨٧
حمض الجاسمين ٣٠٢، ٣٠٣

حمض السليسليك ٢٢٦
حمض اللونيولاريك ٣٠٠، ٣٠١، ٣٠٢
الحمض النووي الدايوكسي ٣١، ٦٢، ١٣٩، ١٤١، ١٤٣، ١٥٤، ١٨٩، ٢٢٠، ٢٢١، ٢٢٧، ٢٩٩، ٣٨٤
الحمض النووي الرايبوزي ٧٨، ١٣٩، ١٤١، ١٤٣، ١٧٥، ١٨٩، ٢٠١، ٢١٩، ٢٢٠، ٢٢١، ٢٢٢، ٢٢٣، ٢٢٧، ٢٧٧، ٢٩٩، ٣٠٥، ٣٠٧، ٣٨٤، ٣٨٥

(خ)

خصائص الاوكسينات ومميزاتها ١٠٨
خصائص الايثيلين ومميزاته ٢٤٢، ٢٤٣
خصائص الجبريللينات ١٥٦، ١٥٧، ١٥٨، ١٥٩، ١٦٠، ١٦١، ١٦٢
خصائص السيتوكاينينات ١٨٩، ١٩٠، ١٩١
الخواص الطبيعية والكيميائية للفيتوكروم ٣٥٦، ٣٥٧، ٣٥٨، ٣٥٩، ٣٦٠، ٣٦١، ٣٦٢

(د)

دورة الخلية ٣٠
دور الضوء في انبات البذور ٣٧٣
دور الضوء في نمو البادرات ٣٧٤، ٣٧٥، ٣٧٦، ٣٧٧، ٣٧٨، ٣٧٩، ٣٨٠، ٣٨١، ٣٨٣
دورة منظمات النمو المثبطة في الشيخوخة والانفصال ٣٠٥، ٣٠٦، ٣٠٧، ٣٠٨، ٣٠٩، ٣١٠

(ز)

زراعة الانسجة ١٣٠، ١٣٣، ١٩٧، ١٩٨، ٢٠٠، ٢٢٠

(س)

سبرمين ٢٢٧
سبيرميدين ٢٢٧
سكريات ١٣، ٢٢، ٤٠، ٥٩، ٧٨، ٧٩
سيادة قمية ٢٠٦

السيتوكاينينات ٤٢، ١.٢، ١.٣، ١.٤، ١٨٥، ١٨٦، ١٨٧، ١٨٩، ١٩٠، ١٩١، ١٩٢، ١٩٣، ١٩٤، ١٩٥، ١٩٦، ١٩٧، ١٩٨، ١٩٩، ٢٠٠، ٢٠١، ٢٠٢، ٢٠٣، ٢٠٤، ٢٠٥، ٢٠٦، ٢٠٧، ٢٠٨، ٢٠٨، ٢٠٩، ٢١٠، ٢١١، ٢١٢، ٢١٣، ٢١٤، ٢١٥، ٢١٦، ٢١٧، ٢١٨، ٢١٩، ٢٢٠، ٢٢١، ٢٢٢، ٢٢٣، ٢٢٤، ٢٢٥، ٢٢٦
السيتوكاينينات تاخر الشيخوخة وتزيد من نشاط استقبال المواد الغذائية ٢٠١، ٢٠٢، ٢٠٣، ٢٠٤، ٢٠٥، ٢٠٦
السيتوكاينينات الحرة ١٨٧، ١٨٨، ١٨٩
السيتوكاينينات الصناعية ١٨٧، ١٨٩
الستيوكاينينات الطبيعية ١٨٦، ١٨٧، ١٨٨
السيتوكاينينات المرتبطة ١٨٧، ١٨٩

(ش)

شعيرات جذرية ٣٢، ٦٠

(ص)

صبغة الفيتوكروم ٢١٠
صفيحة خلوية ٢٢
صفيحة وسطية ٢٢، ٢٩
صلابة الجدار ٤٠

(ض)

ضغط الامتلاء ٣٢، ٣٣، ٣٤، ٣٥، ٣٦، ٣٧، ٤١، ٤٢، ٣٨٦
ضوء أحمر ٣٥٦، ٣٥٧، ٣٥٨، ٣٥٩، ٣٦٠، ٣٦١، ٣٧٩، ٣٨٠، ٣٨١، ٣٨٢، ٣٨٣، ٣٨٤، ٣٨٥
ضوء أحمر بعيد ٣٥٦، ٣٥٧، ٣٥٨، ٣٥٩، ٣٦٠، ٣٦١، ٣٧٣، ٣٧٦، ٣٧٧، ٣٧٩، ٣٨٠، ٢٨٢، ٣٨٣، ٣٨٤، ٣٨٥

(ط)

طيف الاداء ٣٥٦، ٣٥٧، ٣٥٨، ٣٥٩

(ع)

عديدات الأمين ٢٢٦، ٢٢٧
العلاقات بين النمو الخضري والنمو التكاثري ٨٠، ٨١، ٨٢، ٨٣
علاقة الايثيلين بتأثير الاوكسينات ٢٦٥، ٢٦٦، ٢٦٧
العلاقة بين محتوى الاوكسين والنمو ١٢٦، ١٢٧
عملية النسـخ ١٤١، ١٤٣

(غ)

غشاء بلازمي ٢٣، ٢٩، ٣٢، ٢٥٦
غشاء الفجوة العصارية ٢٠٢، ٢٥٦

(ف)

فحص حيوي ١٩٧
فعاليات طيف الاداء لتفاعلات الاشعاع العالي ٣٧٠، ٣٧١، ٣٧٢
فيتوكروم ٣٤٧، ٣٥٦، ٣٥٧، ٣٥٨، ٣٥٩، ٣٦٠، ٣٦١، ٣٦٢، ٣٦٣، ٣٧٢، ٣٨٥، ٣٨٦
الفيتوكروم والاتزان الايقاعي اليومي الداخلي الدائري ٣٦٢، ٣٦٣
فيزياء النمو : الجهود المائية ونقاط الانتاج ٣٢
فينيل حمض الخل ١٠٧، ١٠٨، ١٠٩

(ق)

قلنسوة الجذر ٥٩، ٦٠، ٦١، ٦٢
قنيات دقيقة ٢٢، ٢٤، ٢٩

(ك)

كادافيرين ٢٢٧
كتلة جافة ١٥، ١٦، ١٧
كتلة طازجة ١٥، ١٦، ١٧، ١٢٦
كريبتوكروم ٣٤٧، ٣٦٤، ٣٦٥، ٣٦٦، ٣٦٧، ٣٦٨، ٣٧٢

الكريبتوكروم والضوء الأزرق ومستقبلات الاشعاعات فوق بنفسجية ٣٦٤،
٣٦٥، ٣٦٦، ٣٦٧، ٣٦٨، ٣٧٢
٤-كلورو اندول حمض الخل ١٠٧
كمون ٢٤٠، ٢٧٣
كمون البذور وتأثير حمض الابسيسيك في نمو الجنين ٢٩٥، ٢٩٦، ٢٩٧
كيمبفيرول ١٢٠
كيوزسيتين ١٢٠

(ل)

لاقحة ١٣، ١٥
لدونة (المطاطية) ٣٤، ٣٦، ٣٧، ٤٠
الليفيات الدقيقة ٢٧، ٢٨
الليفيات السليلوزية ٢٦٨
الليفيات السليلوزية الدقيقة ٢٨، ٢٩

(م)

مثبطات النقل القطبي ١٢٠
مثبطات النمو الحديثة ١٠٤
المحتوى الداخلي للسيتوكاينينات ٢١٣، ٢١٦
مستقبلات الضوء فوق البنفسجي-ب ٣٤٧
مركب ثنائي كامبا ١٣٩
مرونة ٣٤، ٣٦، ٣٧، ٣٨
المعاملة بمنظم نمو خارجي ١٣٠، ١٣١، ٢٦٥
مضادات الأوكسينات ١١٥
المعاملة الخارجية بالسيتوكاينينات ٢١٣، ٢١٥، ٢١٦
مفهوم الحساسية التفاضلية لمنظمات النمو النباتية ١٤٠، ١٤١
مميزات البادرة النامية في الضوء ٣٤٨
منحنى النمو ٤٢، ٤٣، ٤٤، ٤٥، ٤٦، ٤٧، ٥٢، ٥٣، ٥٤، ٥٥، ٥٦، ٦٩، ٧٠
منحنى النمو السيني ٤٢، ٤٣، ٤٤، ٤٥، ٤٦، ٤٧، ٥٤، ٦٩
منطقة الاستطالة ٥٠
منظمات حديثة مثبطة للنمو ٣٠٠، ٣٠١، ٣٠٢، ٣٠٣

المنظمات الحديثة المستحثة للنمو ٢٢٥، ٢٢٦، ٢٢٧
منظمات النمو النباتية ١٤، ١.٢، ١.٣، ١.٤، ١.٨، ١.٩، ١٢١
منظمات النمو النباتية المثبطة ٢٤٠
مواقع بناء السيتوكاينينات ونقلها ١٩٥، ١٩٦
مواقع نشاط منظمات النمو ١٤٤، ١٤٥، ١٤٦، ١٤٧
مورث ١٤، ١٢٥، ١٤١، ١٤٢، ١٥٣، ١٥٤، ٢.١، ٢.٧، ٢٧٧، ٢٩٠، ٣٨٦
مورد ٣.٦
٢-ميثايل-٤-كلوروفينوكسي حمض الخل ١.٨، ١.٩، ١٣٨
٣-ميثيلين اوكسي اندول ١١٢

(ن)

نبتيات جاما ١٨
نسيج هوائي ٢٦١، ٢٦٣
نفثالين حمض الخل ١.٨، ١٣٢، ١٣٣، ١٣٨، ٢٧٢
الفا-نفثايل حمض الثالاميك ١١٥، ١٢٠
نقل الاوكسين ١١٥، ١١٦، ١١٧، ١١٨، ١١٩، ١٢٠
نقل حمض الابسيسيك ٢٨٥
نقل قطبي ١١٥، ١١٦، ١١٧، ١١٨، ١١٩، ١٢٠
نقل قطبي قاعدي ١١٥، ١١٦، ١١٧، ١١٨، ١١٩، ١٢٠، ١٢٤
نقل قطبي قمي ١١٥
النقل المرافق ١١٨، ١١٩
نمـــو ١٣، ١٤، ١٥، ١٨، ١٩، ٢٠، ٢١، ٢٢، ٢٣، ٣٠، ٣٢، ٣٣، ٣٤، ٣٧، ٣٨، ٣٩، ٤٠، ٤١، ٤٢، ٤٣، ٤٤، ٤٥، ٤٦، ٤٧، ٤٨، ٤٩، ٥٠، ٥١، ٥٢، ٥٣، ٥٤، ٥٥، ٥٦، ٥٧، ٥٨، ٦٢، ٦٣، ٦٤، ٦٥، ٦٦، ٦٧، ٦٨، ٦٩، ٧٠، ٧١، ٧٢، ٧٣، ٧٤، ٧٥، ٧٦، ٧٧، ٧٨، ٧٩، ٨٠، ٨١، ٨٢، ٨٣، ٨٤، ٨٥، ٨٦، ٨٧، ٨٨، ٨٩، ٩٠، ٩١، ٩٢، ٩٣، ٩٤، ٩٥، ٩٦
نمو الازهار ٧٤، ٧٥، ٧٦، ٧٧
نمو أعضاء النبات ٥٩، ٦٠
نمو الأعضاء الكاملة ٤٢، ٤٣، ٤٤، ٤٥، ٤٦، ٤٧، ٤٨
نمو الأوراق ٦٦، ٦٧، ٦٨، ٦٩، ٧٠، ٧١، ٧٢، ٧٣
نمو الجذور ٥٩، ٦٠، ٦١، ٦٢، ٦٣
نمو الخلية وتكشفها ٢١، ٢٢، ٣٩
نمو السيقان ٦٤

نمو نصف القطري للجذور ٦٤
نمو والتكشف ١٢، ١٣، ١٨، ٢١، ٢٢، ٢٣، ١٠٢

(هـ)

هرمونات نباتيـة ١٤

المؤلف

أ. د. محمد عمر عبد الله باصلاح

تاريخ ومكان الولادة: مكة المكرمة سنة ١٣٦٦ هـ

- تلقى تعليمه الأبتدائي والمتوسط والثانوي بمكة المكرمة ثم التحق بجامعة الرياض (جامعة الملك سعود حالياً)
- حصل على درجة البكالوريوس في النبات والكيمياء سنة ١٣٩٠ هـ
- عمل معيداً بقسم النبات - كلية العلوم - جامعة الملك سعود خلال الفترة من ١٣٩٠ - ١٣٩٢ هـ.
- حصل على درجة الدكتوراة في فسيولوجيا النبات من جامعة شيفلد ببريطانيا سنة ١٣٩٨ هـ (١٩٧٨ م).
- يدرس عدة مقررات في فسيولوجيا النبات لطلاب مرحلة البكالوريوس إضافة إلى بعض المقررات لمرحلة الدراسات العليا .

الأبحاث والمساهمات

- عمل عدة أبحاث وبعض المؤلفات في مجال فسيولوجيا النبات ويساهم في الإشراف على رسائل طلاب الدراسات العليا .
- عضو الجمعية السعودية لعلوم الحياة والجمعية السويدية لعلوم فسيولوجيا النبات.
- عمل رئيساً لقسم النبات والأحياء الدقيقة في الفترة من ١٤٠٩ - ١٤١٠ هـ

دار رهام للطباعة
هاتف ٦٨٧٠٣٩٥ - ٦٨٠٧١٧٥ - ٦٨٠٦٢٠٨ - فاكس ٦٨٧٩٥٣٧
رقم الإيداع : ٣٤٢٨ / ١٨
ردمك : ٧- ٥٩٤ - ٣٤ - ٩٩٦٠