الفصل 36

شكل النبات

Plant Form

مقدّمة

قد لا تكون درجة التشابه بين نبات الصبار، والسحلبية، وشجرة الخشب القاسي واضحة من النظرة الأولى، إلا أن معظم النباتات تتوحد في أساسيات بنائها. وتظهر هذه الوَحْدة في كيفية بنائها ونموّها وتصنيع غذائها ونقله، وفي تنظيم تطورها. في هذا الفصل، سنعالج كيفية بناء نبات وعائي، وسوف نركز على الخلايا، والأنسجة، والأجزاء المكونة لنبات مكتمل النمو. إن الجذور والسيقان التي تعطي النبات المكتمل ميزاته البنائية فوق سطح الأرض وتحتها هي نتاج نهائي لمخطط أساسي للنبات تم وضعه أساسًا في أثناء مراحل تكوّن الأجنة، وهي العملية التي سنستكشفها كاملة في هذا الفصل.

موجز المفاهيم

36-1 تنظيم جسم النبات: نظرة عامة

- *للنباتات الوعائية جذور وسيقان.*
- *تتكون الجذور والسيقان من ثلاثة أنواع من الأنسجة.*
- *تُحدد الأنسجة المرستيمية خطط الجسم في أثناء حياة النبات.*

36-2 الأنسجة النباتية

- *يكوّن نسيج البشرة مع البيئة سطحًا بينيًّا واقيًا.*
- *تقوم خلايا الأنسجة الأساسية بكثير من الوظائف، بما في ذلك التخزين والبناء الضوئي والدعم.*
- *ينقل النسيج الوعائي الماء والمواد الغذائية عبر النبات.*

36-3 الجذور: تراكيب للتثبيت والامتصاص

- *تتكيف الجذور للنمو تحت الأرض، وامتصاص الماء، والمواد المذابة.*
- *تقوم الجذور المتحورة بوظائف متخصصة.*

36-4 السيقان: دعامات للأعضاء فوق سطح الأرض

- *تحمل السيقان الأوراق والأزهار، وتدعم وزن النبات.*
- *تقوم السيقان المتحورة بالتكاثر الخضري، وتخزين المواد الغذائية.*

36-5 الأوراق: أعضاء البناء الضوئي

- *تمثل التراكيب الخارجية للورقة المظهر الوعائي الخارجي.*
- *تنظم التراكيب الداخلية للورقة التبادل الغازي، والتبخر.*
- *الأوراق المتحورة أجزاء متعددة الاستعمالات.*

1-36 تنظيم جسم النبات: نظرة عامة

كما علمت في الفصل الـ 30، فإن المملكة النباتية ذات تنوع كبير، ليس فقط فيما بين قبائلها، وإنما أيضًا فيما بين الأنواع. لم تُظهر النباتات الوعائية البدائية، التي انقرض كثير منها، تمايزًا واضحًا لجسم النبات، بحيث تظهر أجزاء متخصصة مثل الجذور والأوراق.

وفي النباتات الوعائية الحديثة، يعكس وجود هذه الأجزاء زيادة في التخصص، خصوصًا فيما يتعلق باحتياجات الحياة على الأرض. فالحصول على الماء، على سبيل المثال، هو تحدٍّ على اليابسة، والجذور متكيفة لامتصاصه من التربة. تظهر الأوراق والجذور والسيقان والزهور تباينًا في الحجم والعدد من نبات لآخر. إن تطور شكل هذه الأجزاء من النبات وتركيبها يخضع لسيطرة محكمة جدًا، إلا أن بعض نواحي تطور الورقة، والساق، والجذر تبدي مرونة معقولة. ويؤكد هذا الفصل النواحي الموحِّدة لشكل النبات باستعمال النباتات الزهرية بوصفها نموذجًا.

للنباتات الوعائية جذور وسيقان

يتكون النبات الوعائي من نظامي الجذر والساق (الشكل 36-1). تنمو الجذور والسيقان عند مقدماتها التي تسمى القمم (ومفردها قمة Apex).

ويقوم **النظام الجذري Root System** بتثبيت النبات، واختراق التربة، حيث يمتص منها الماء والأيونات اللازمة لتغذية النبات. وغالبًا ما يكون النظام الجذري واسعًا، ويمكن للجذور النامية أن تعطي قوة كبيرة لتحريك المواد في أثناء استطالتها وتوسعها. وقد تطورت الجذور لاحقًا بعد السيقان (النظام الخضري) لتواكب النمو على اليابسة.

يتكون **النظام الخضري** (نظام الساق) **Shoot System** من السيقان وأوراقها. وتقوم السيقان بعمل منصة لحمل الأوراق، التي هي الأجزاء الأساسية لعملية البناء الضوئي. إن ترتيب الأوراق وحجمها إضافة لبعض الصفات الأخرى للأوراق مهمة جدًا في عملية إنتاج النبات للغذاء؛ حيث تتكون الأزهار وأعضاء التكاثر الأخرى، وأخيرًا، الثمار والبذور على الساق النامية (وسيتم الحديث عن الشكل الخارجي للزهرة، وتكاثر النبات في الفصل الـ 42).

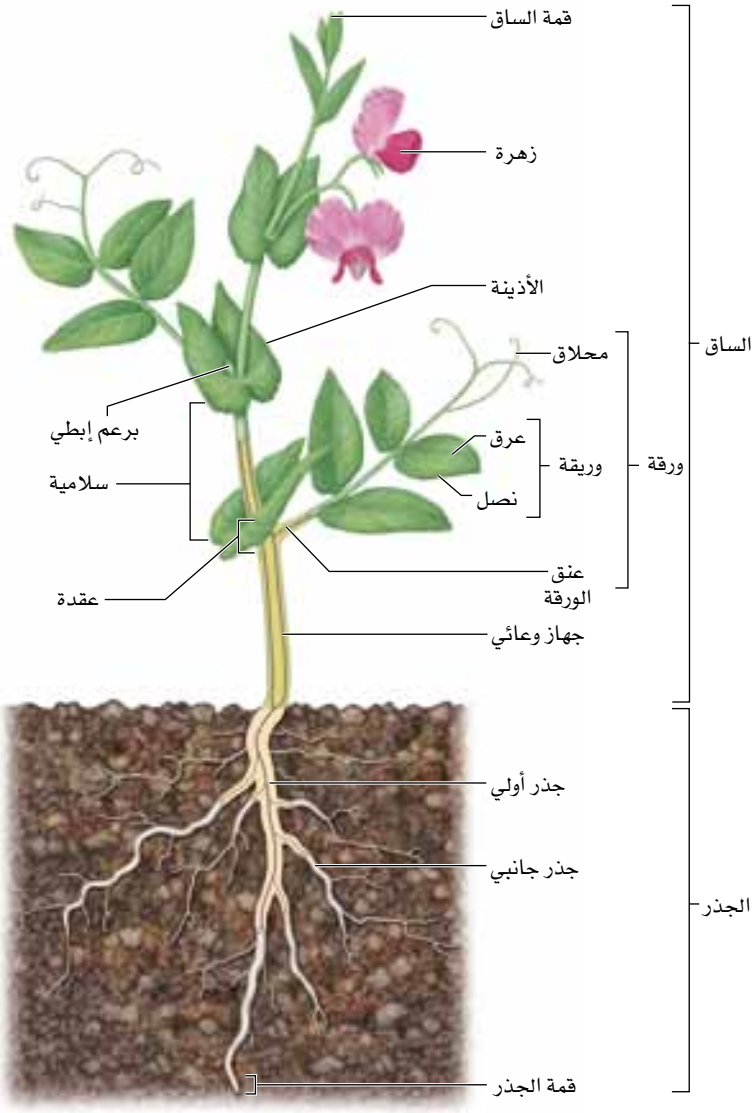
تتكون وحدة الساق الخضري من السلامية، والعقدة، والورقة، والبرعم الإبطي، ولا تشمل التراكيب التكاثرية. والبرعم الإبطي هو قمة ساق جانبية، تمكن النبات من التفرع أو تعويض الساق الرئيسة، إذا تم رعيه من قبل الحيوانات العاشبة. وللبرعم الإبطي القدرة على إعادة تكوين الساق الأولية. عند انتقال النبات للمرحلة التكاثرية من التطور، يمكن لهذه البراعم الإبطية أن تنتج زهورًا، أو سيقانًا زهرية.

تتكون الجذور والسيقان من ثلاثة أنواع من الأنسجة

تحوي الأوراق، والجذور، والسيقان ثلاثة أنواع أساسية من الأنسجة: **الأدمة Dermal**، **والنسيج الأساسي Ground**، **والوعائي Vascular**. وكما هي الحال في أعضاء أجسام الحيوانات، فإن هذه الأنسجة تتكون من نوع أو أكثر من الخلايا. وحيث إن كلًّا من هذه الأنسجة يمتد عبر الجذور والسيقان، فإنه يطلق عليها اسم **الأنظمة النسيجية Tissue Systems**.

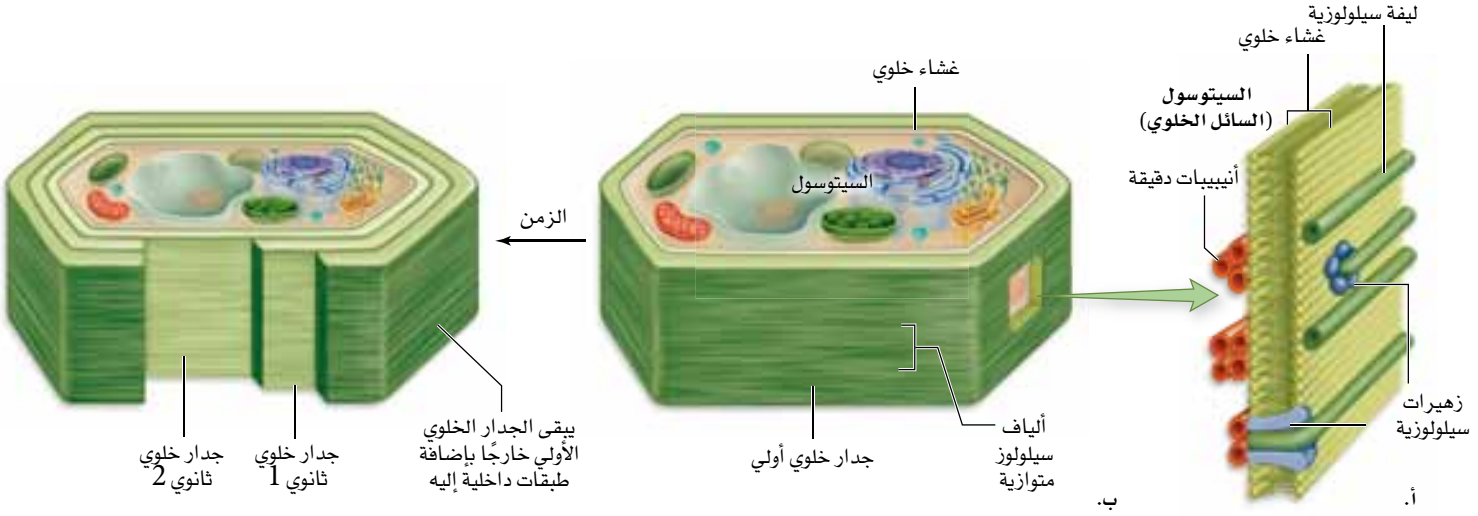
ويمكن تمييز أنواع الخلايا النباتية، سواء أكانت حية أم ميتة، من خلال حجم فجواتها عند اكتمال نموها، ومن خلال سمك الإفرازات في جدرها السيلولوزية، التي هي الصفة المميزة للخلايا النباتية (انظرالفصل الـ 4 لمراجعة تركيب الخلية). فبعض الخلايا له جدار خلوي ابتدائي من السيلولوز فقط يبنى على الغشاء الخلوي. ويتم تموضع الأنيبيبات داخل الخلية، وهي التي تحدد توجُّه الألياف السيلولوزية (الشكل 36-2أ). إن الخلايا الداعمة للنبات تحوي جدارًا خلويًّا مدعمًا بقوة بكثير من طبقات السيلولوز. ويتم ترتيب طبقات السيلولوز بزوايا مع الطبقات المجاورة لها، كما هي في حالة الخشب الرقائقي (المُطابَق)، وهذا بدوره يحسن قوة الجدار الخلوي (الشكل 36-2ب).

يتكون نسيج الأدمة، الذي هو البشرة بشكل أساسي، من طبقة واحدة من الخلايا في معظم النباتات، ويشكل طبقة خارجية واقية للنبات. وفي معظم النباتات، تتم إضافة طبقة شمعية للبشرة الخارجية للحد من فقدان الماء، وأثر الأشعة فوق البنفسجية المؤذي، وهو تكيف أساسي للحياة على اليابسة. أما النباتات



الشكل 36-1

رسم تخطيطي لجسم النبات. تشكل الجذور والسيقان المتفرعة جسم النبات. فكل جذر أو ساق له قمة للنمو. وتنشأ الأوراق عند عقد السيقان التي تحوي براعم إبطية، يمكنها البقاء كامنة أو النمو لتكون أفرعًا جانبية أو أزهارًا. ويمكن للورقة أن تكون ذات نصل بسيط أو تتكون من أجزاء عدة، كما هو مبين هنا. وترتبط الجذور والأوراق والسيقان كلها بالنسيج الوعائي (الناقل).



الشكل 36-2

بناء الجدار الخلوي النباتي. أ. السيلولوز عبارة عن مبلمر من الجلوكوز، يتم إنتاجه في زهيرات مكونة للسيلولوز في غشاء الخلية لبناء الجدار الخلوي. ويتم وضع ألياف السيلولوز موازية للأنيبيبات الدقيقة داخل الغشاء الخلوي. تضاف مواد إضافية لتدعيم الجدار الخلوي، وجعله منيعًا لمرور الماء في بعض أنواع الخلايا. ب. تعمل بعض الخلايا على تكوين طبقات إضافية من السيلولوز، ما يؤدي لزيادة القوة الميكانيكية للجدار الخلوي، ولأن السيلولوز يصنّع في الخلية، فإن الطبقات القديمة منه ستكون على خارج الجدار الخلوي. وتمتلك جميع الخلايا جدارًا خلويًّا أوليًّا، أما الطبقات الإضافية من السيلولوز واللجنين فتسهم في تشكيل الجدار الخلوي الثانوي.

الصحراوية المخزنة للماء، فلها طبقات إضافية من الشمع، وفي بعض الحالات يكون نسيج الأدمة واسع الانتشار، ويكوّن القلف في الأشجار.

وتقوم بعض خلايا النسيج الأساسي بالتخزين والبناء الضوئي والإفراز. في حين تدعم الأنسجة الأساسية الأخرى المحتوية على الألياف النبات، وتحافظ عليه. في الملابس القطنية، يتكون القماش أساسًا من ألياف نسيج القطن الأساسي.

تنقل الأنسجة الوعائية بنقل السوائل، والمواد المذابة لجميع أجزاء الجسم. وأحد هذه الأنسجة الوعائية، وهو الخشب، ينقل الماء والمعادن المذابة. أما النوع الثاني من هذه الأنسجة الوعائية، وهو اللحاء، فينقل المحلول المحتوي على المواد الغذائية، بما في ذلك السكروز، وسيتم التعرض لكل من هذه الأنسجة ووظائفها الكثيرة بشكل مفصل أكثر في الأجزاء اللاحقة.

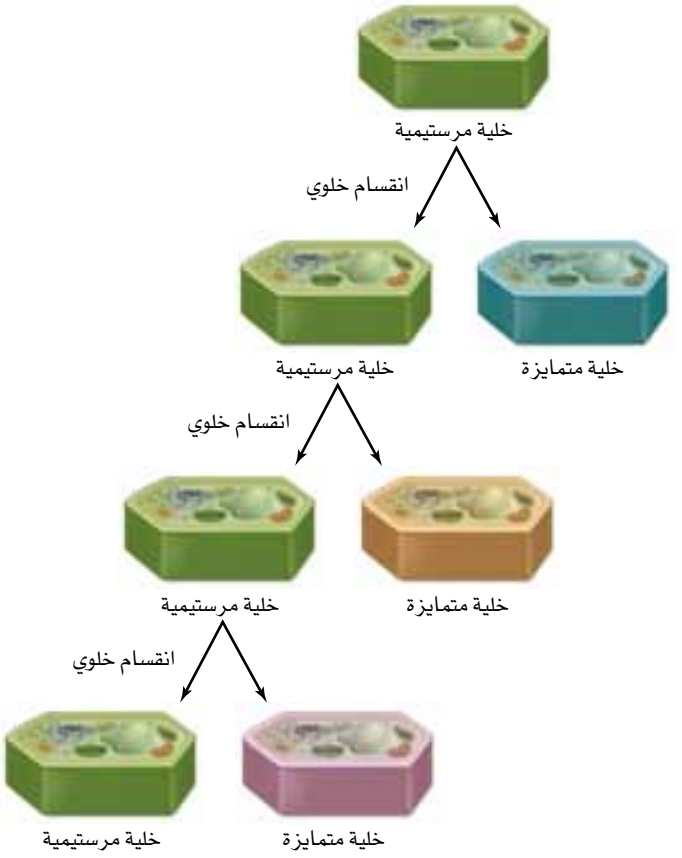
تحدد الأنسجة المرستيمية خطط الجسم في أثناء حياة النبات

عند بداية نمو البذرة، يوجد جزء صغير فقط من النبات المكتمل فيها. ومع أن خلايا الجنين يمكنها الانقسام والتمايز لتكوين كثير من أنواع الخلايا، إلا أن مصير معظم الخلايا البالغة أكثر تقييدًا. ويعتمد التطور اللاحق لجسم النبات على أنشطة المرستيم، وهي خلايا متخصصة توجد في السيقان والجذور، وفي أجزاء أخرى من النبات.

نظرة عامة على المرستيمات

تتكون **المرستيمات Meristems** من كتل من الخلايا الصغيرة ذات السيتوبلازم الكثيف، والأنوية الكبيرة نسبيًّا التي تعمل بوصفها خلايا جذعية، كما هو في الحيوان، بمعنى أن خلية واحدة تنقسم لتعطي خليتين، تبقى إحداهما مرستيمية في حين تتمايز الأخرى لتشكل جسم النبات (الشكل 36-3). وبهذه الطريقة، يتجدّد عدد الخلايا المرستيمية المولدة باستمرار.

وتدعم أدلة الوراثة الجزيئية فرضية أن الخلايا الجذعية الحيوانية والخلايا المرستيمية للنبات يمكن أن تشترك في مسارات عملية التعبير عن الجينات.



الشكل 36-3

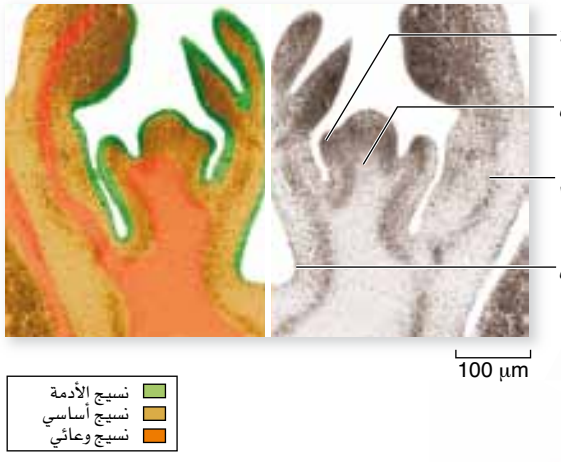
انقسام الخلية المرستيمية. تتكون المرستيمات النباتية من انقسام خلايا مكونة خلية جديدة متمايزة، وخلية أخرى تستمر بوصفها خلية مرستيمية.

يستعمل علماء الحياة كلمة الخلايا المرستيمية بدلًا من الخلايا الجذعية Stem cells لتجنب الالتباس؛ لأن كلمة Stem تعني أيضًا الساق التي تمثل النظام الخضري.

وتتم استطالة الجذور والسيقان نتيجة للانقسام المستمر للخلايا، وما يتبع ذلك من استطالة الخلايا الناجمة عن **المرستيم القمي Apical meristems**. وفي بعض النباتات الوعائية، بما فيها الأشجار والشجيرات، يزيد **المرستيم الجانبي Lateral meristems** قطري الجذر والساق.

المرستيم القمي *Apical meristems*

يقع المرستيم القمي في نهايات (قمم) السيقان والجذور (الشكل 36-4). وفي أوقات النمو، تنقسم خلايا المرستيم القمي، وتضيف باستمرار المزيد من الخلايا على هذه القمم. تسمى الأنسجة الناتجة عن المرستيم القمي **الأنسجة الأولية Primary Tissues**. إن تمدد الجذر والساق واستطالتهما يكوّن ما هو معروف



الشكل 36 – 4

المرستيم القمي. تمد المرستيمات القمية للساق والجذر جسم النبات فوق سطح الأرض وتحته. وتحمي بادئات الأوراق مرستيم الساق الغض، في حين أن مرستيم الجذر ينتج قلنسوة واقية إضافة إلى نسيج الجذر الجديد.

الجسم الأولي للنبات Primary plant body. يشمل الجسم الأولي للنبات الأجزاء الغضة، والطرية من الجذور، والسيقان للشجرة أو الشجيرة، أو كل الجسم في بعض النباتات.

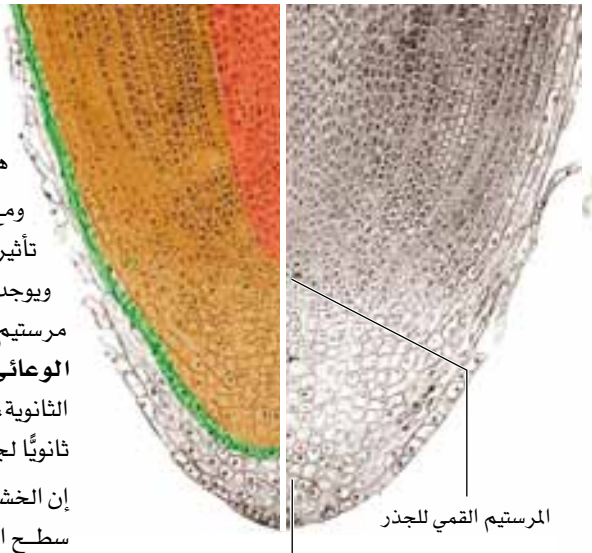
ويتكون المرستيم القمي في كل من الجذور والسيقان من خلايا طرية تحتاج إلى الحماية (انظر الشكل 36-4). ويتم الحفاظ على المرستيم القمي في الجذر بقلنسوة الجذر التي سنصف تشريحها لاحقًا. تُنتج خلايا هذه القلنسوات عن طريق مرستيم الجذر، ويتم تقشرها واستبدالها في أثناء نمو الجذر في التربة. وبالمقارنة، فإن بدايات الورقة تحمي المرستيم القمي النامي للساق الذي يكون حساسًا جدًا، وبصورة خاصة للجفاف الناجم عن تعرضه للهواء والشمس.

يكوّن المرستيم القمي ثلاثة أنظمة نسيجية من خلال المبادرة بتكوين **المرستيمات الأولية Primary Meristem**. وهذه المرستيمات الثلاث الأولية هي: **البشرة الابتدائية Protoderm** التي تكون البشرة، **والكمبيوم الأولي Procombium** الذي يكون الأنسجة الوعائية الأولية (الخشب الأولي واللحاء الأولي بشكل أساسي)، **والمرستيم الأساسي Ground Meristem** الذي يتمايز أكثر مكونًا النسيج الأساسي.

وفي بعض النباتات، مثل ذيل الحصان والذرة، يظهر **المرستيم السلامي Intercalary** في سلاميات الساق (وهي المسافات بين ارتباطات الأوراق)، ما يؤدي لإطالة السلاميات. وإذا سرت في حقل ذرة في إحدى الأمسيات الصيفية الهادئة، عندما يصل ارتفاع النبات إلى الركبة، يمكن أن تسمع حفيفًا ناعمًا، وسبب هذا الصوت هو سرعة نمو مرستيم السلاميات. حيث إن مقدار استطالة الساق الحاصل في وقت قصير جدًا مدهش حقًّا.

المرستيمات الجانبية

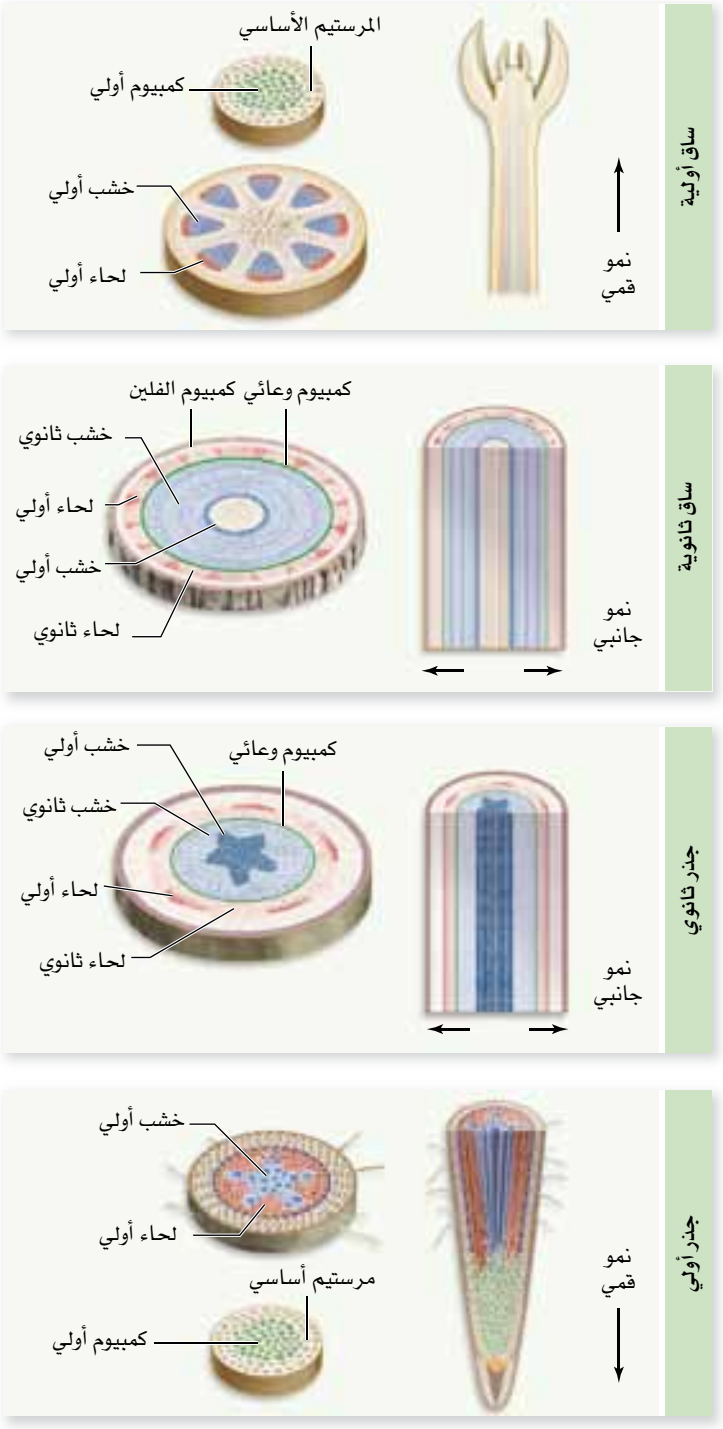
يبدي كثير من النباتات العشبية (ذات السيقان اللحمية وليس الخشبية) نموًّا أوليًّا فقط، في حين أن النباتات الأخرى تنمو **نموًّا ثانويًّا Secondary growth** ويمكن أيضًا أن يؤدي لزيادة كبيرة في قطرها. ويتم النمو الثانوي من خلال المرستيم الجانبي، وهو أسطوانات جانبية في النسيج المرستيمي في الساق، والجذور تؤدي لزيادة القطر في ذوات البذور المعراة ومعظم ذوات البذور المغطاة، بحيث تبقى نباتات وحيدة الفلقة هي الاستثناء الرئيس (شكل 36 - 5).

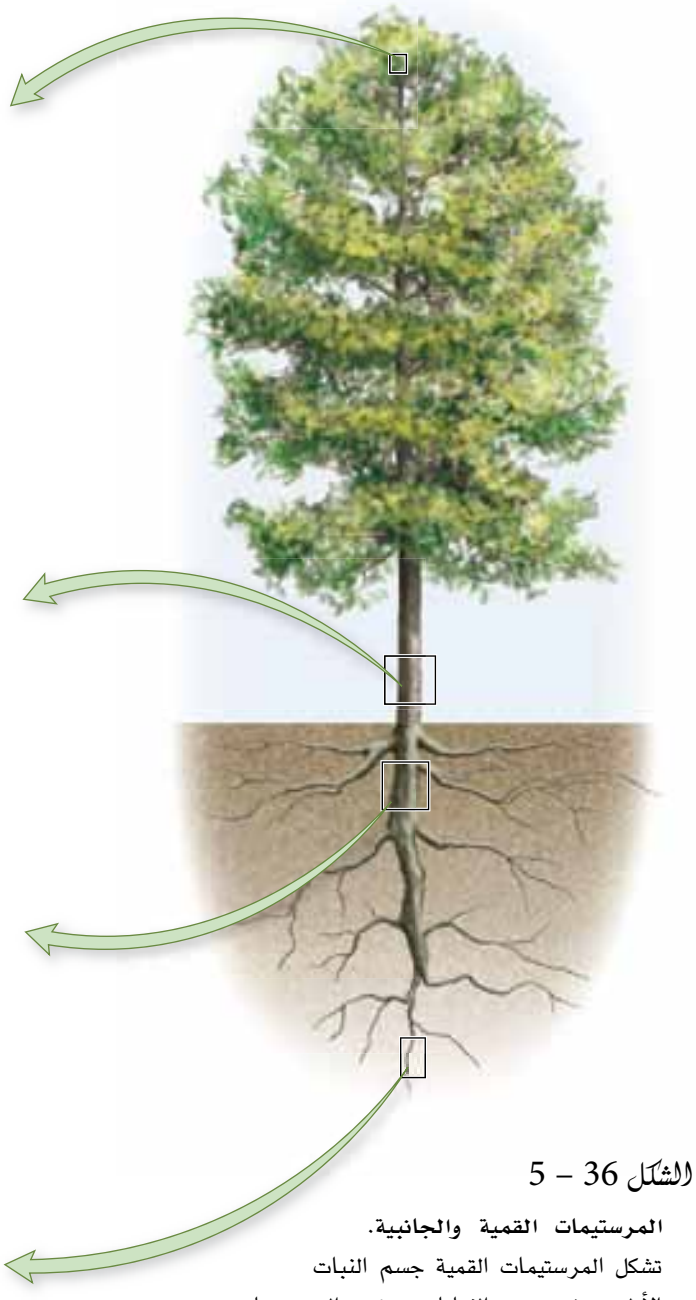


ومع أن النمو الثانوي يزيد القطر في بعض النباتات غير الخشبية، إلا أن تأثيره أكبر في النباتات الخشبية، التي تحوي اثنين من المرستيمات الجانبية. ويوجد في لحاء الساق الخشبية **كمبيوم الفلين Cork cambium**، وهو مرستيم جانبي ينتج القلف الخارجي للشجرة، ونجد تحت القلف **الكمبيوم الوعائي Vascular cambium**، وهو مرستيم جانبي ينتج الأنسجة الوعائية الثانوية، ويتكون بين الخشب واللحاء في الأسطوانة الوعائية مضيفًا نسيجًا وعائيًّا ثانويًّا لجانبي الأسطوانة.

إن الخشب الثانوي هو المكون الرئيس للخشب، واللحاء الثانوي قريب جدًا من سطح الساق الخشبية، وإزالة طبقة القلف عن الشجرة يؤدي لإيذاء اللحاء، وقد يقضي على الشجرة في النهاية. تُعرف الأنسجة المتكونة من المرستيم الجانبي، والمكونة لمعظم جذع الشجرة وفروعها، والجذور القديمة للأشجار والشجيرات **بالأنسجة الثانوية Secondary tissues** وتسمى، بمجموعها، **الجسم الثانوي للنبات Secondary plant body**.

تحدّد المرستيمات أنظمة السيقان والجذور لجسم النبات الأولي والثانوي، وتتمايز الخلايا المشتقة من المرستيمات في الجذور والسيقان لتعطي أحد ثلاثة أنظمة نسيجية، هي: نسيج الأدمة، والنسيج الأساسي، والنسيج الوعائي.





الشكل 36 – 5

المرستيمات القمية والجانبية.
تشكل المرستيمات القمية جسم النبات الأولي. في بعض النباتات، تؤدي المرستيمات الجانبية لزيادة قطر النبات، ويُعدّ هذا النوع من النمو ثانويًّا؛ لأن المرستيمات الجانبية، لم يتم إنتاجها مباشرة من المرستيمات القمية. وتمتلك النباتات الخشبية نوعين من المرستيمات الجانبية، هما: الكمبيوم الوعائي الذي ينتج أنسجة الخشب واللحاء، وكمبيوم الفلين الذي ينتج قلف الشجرة.

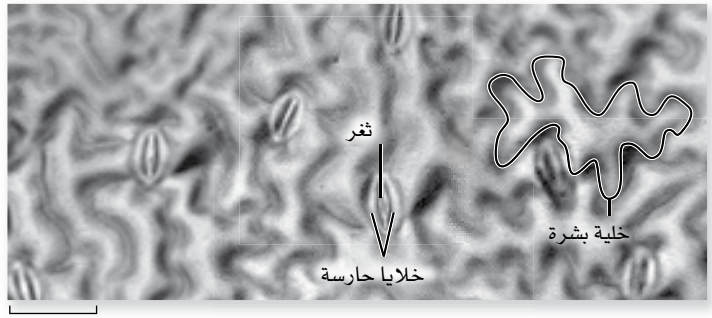
2-36 الأنسجة النباتية

يمكن تمييز ثلاثة أصناف من الأنسجة في جسم النبات، هي: (1) نسيج الأدمة على السطوح الخارجية، ويقوم بوظيفة وقائية. (2) النسيج الأساسي الذي يكون أنواعًا عدة من الأنسجة الداخلية التي تشارك في عملية البناء الضوئي، وتقوم بوظائف التخزين، أو توفير دعامة لبنية النبات. (3) النسيج الوعائي الذي ينقل الماء والمواد الغذائية.

يكوّن نسيج البشرة مع البيئة سطحًا بينيًّا واقيًا

يكوّن نسيج الأدمة المشتق من الجنين أو المرستيم القمي **البشرة Epidermis**. هذا النسيج مكون من طبقة واحدة من الخلايا في معظم النباتات، ويشكل الطبقة الخارجية الواقية لها. وفي أجزاء النباتات اليافعة المكشوفة، تكون البشرة مغطاة بطبقة من **الكيوتين** (الجليدين) **Cutin** الدهنية، المكونة من الكيوتيكل

أ.



ب.

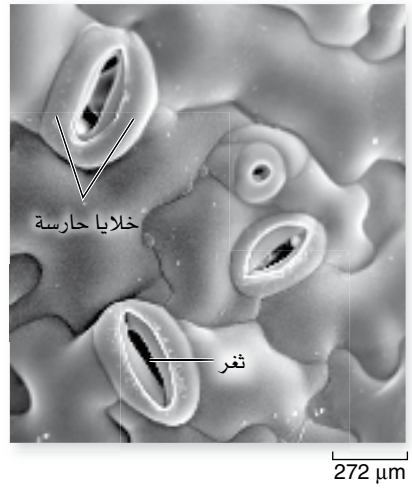
(الجُليد) **Cuticle**. ففي النباتات العصارية الصحراوية، يمكن إضافة طبقات عدة من الشمع للكيوتيكل؛ لمنع فقدان الماء، والحماية من الأذى الذي تسببه الأشعة فوق البنفسجية. وفي بعض الحالات يكون نسيج الأدمة أكثر امتدادًا، ويشكل قلف الشجرة.

تغطي **خلايا البشرة Epidermal Cells**، التي تنشأ من البشرة الأولية، كل أجزاء الجسم الأولي للنبات، ويوجد عدد من أنواع الخلايا المتخصصة في البشرة، من بينها الخلايا الحارسة، والشعيرات، والشعيرات الجذرية.

الخلايا الحارسة

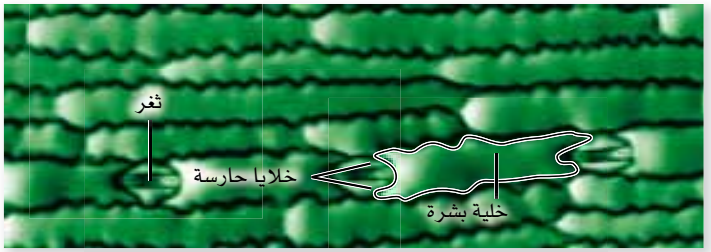
الخلايا الحارسة Guard Cells أزواجٌ من الخلايا تشبه النقانق، وتحيط بجانبي الثغر، وهو فتحة تشبه الفم في البشرة. وتحوي الخلايا الحارسة البلاستيدات الخضراء بخلاف خلايا البشرة.

وتوجد الثغور في خلايا بشرة الورقة (الشكل 36-6أ)، وأحيانًا في أجزاء أخرى من النبات مثل السيقان والثمار. وتتم عمليات مرور الأكسجين، وثاني أكسيد الكربون، وكذلك انتشار الماء على هيئة بخار عبر هذه الثغور بصورة حصرية. وهناك ما بين 1000 إلى أكثر من مليون ثغر لكل سم مربع من سطح الورقة. وفي كثير من النباتات، نجد أن الثغور ذات وجود أكبر في البشرة السفلى منها في البشرة العليا، ما يساعد على تقليل فقدان الماء إلى حده الأدنى. وإن بعض النباتات تحوي ثغورًا



الشكل 36-7

الطفرة متعددة الأفواه (الفتحات) في الثغور. تفتقر هذه الطفرة من نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* إلى إشارة ضرورية لتباعد الثغور. وعادة ما يقوم زوج من خلايا الثغور قيد التمايز بتثبيط تمايز الخلية المجاورة لتصبح خلية حارسة.



جـ.

الشكل 36-6

الثغور. أ. الثغر هو فراغ بين خليتين حارستين، تنظمان حجم الفتحة. تتوزع الثغور بالتساوي في البشرة في ذوات الفلقة وذوات الفلقتين، إلا أن النمط مختلف. ب. ورقة بازيلاء ذات توزيع عشوائي للثغور. جـ. ورقة ذرة (فلقة واحدة) حيث تتوزع الثغور بصفوف وبالتساوي. وتبين هذه الصورة المأخوذة بالمجهر الإلكتروني تنوع أشكال الأوراق في النباتات، حيث إن بعض خلايا النبات تشبه الصندوق، كما في الذرة (ج)، في حين بعضها الآخر غير منتظمة الشكل، كما في أشكال قطع الأحجية، ومثال ذلك خلايا بشرة نبات البازيلاء (ب).

في البشرة السفلى فقط، و في القليل من النباتات تكون الثغور في البشرة العليا فقط، كما هي الحال في زنابق الماء، وذلك لتعظيم التبادل الغازي إلى حده الأقصى.

إن تكوّن الخلية الحارسة ناجم عن انقسام غير متناظر للخلية، منتجًا خلية حارسة وأخرى مساعدة، لفتح الثغور وإغلاقها. لقد أثار هذا النمط من الانقسام غير المتناظر الذي أدى لتوزيع الثقوب، حيرة علماء بيولوجيا التشكل (الشكل 36-6ب وجـ). وتقدم الطفرات «المرتبكة» في تحديد مكان الثغور، معلومات عن زمن بدء تكوين الثغور، وعن نوع التواصل بين الخلايا، الذي يؤدي لتكوين الخلايا الحارسة للثغور. فعلى سبيل المثال، نجد أن الطفرات متعددة الأفواه *TMM* الحاصلة في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*، تعطل النمط الطبيعي لانقسام الخلية الذي يؤدي لتباعد الثغور مكانيًّا (الشكل 36-7). وقد بينت الدراسات على هذا الجين، وعلى جينات أنماط توزيع الثغور، وجود شبكة منظمة من الاتصال بين خلية وأخرى تبين موقع الخلية بالنسبة إلى الخلايا الأخرى، ومن ثم تحديد مصيرها. إن الجين *TMM* يشفِّر مستقبلًا مرتبطًا بالغشاء، وهذا المستقبِلُ جزءٌ من عملية الترميز التي تسيطر على عملية انقسام الخلية غير المتناظر.

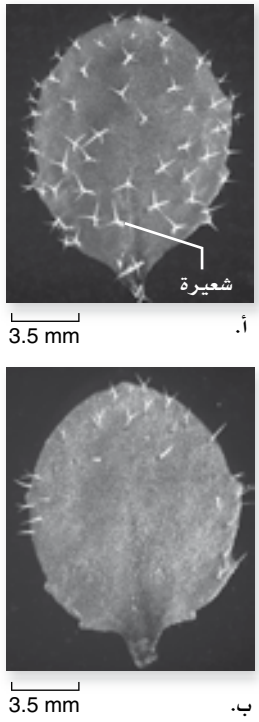
الشعيرات *Trichomes*

الشعيرات عبارة عن نموات خلوية أو متعددة الخلايا، تنشأ من البشرة، وتشبه الشعرة (شكل36-8). وهي تكثر على السيقان، والأوراق، وأعضاء التكاثر. وإن

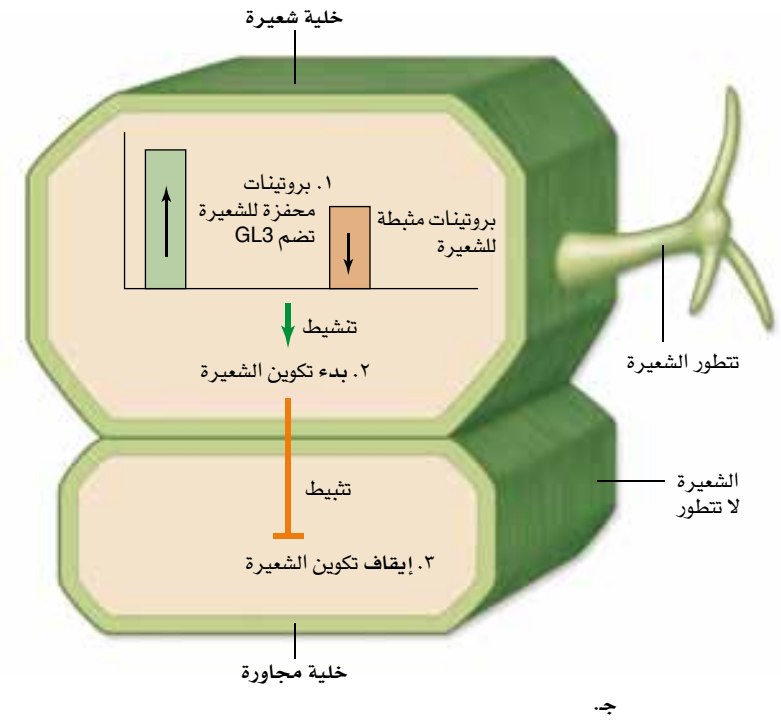
الشكل 36-8

الشعيرات. هذه الشعيرات ذات اللون البني، والرؤوس المنتفخة في نبات البندورة، شعيرات غدية، تفرز مواد تؤدي لالتصاق الحشرات بها.

الشكل 36 – 9



أنماط الشعيرات. بينت الطفرات في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* وجود جينات ذات دور في تنظيم توزيع الشعيرات وتشكلها. أ. الطراز البري. ب. طفرة *glaborous3*، وهي طفرة فشلت في بدء تشكيل الشعيرة. جـ. عند وجود ما يكفي من مادة GL3 في الخلية، ويكون مستوى البروتين المثبط لتكوين الشعيرة منخفضًا جدًا، فإن الخلية سوف تكوّن الشعيرة. وعند بدء الخلية بتكوين الشعيرة، فإنها تؤشر للخلايا المجاورة، وتمنعها من تكوين الشعيرات.



جـ.

الورقة الزغبية أو الصوفية تكون مغطاة بالشعيرات التي يمكن مشاهدتها بوضوح باستعمال العدسة الصغيرة في مجهر. وتحافظ هذه الشعيرات على برودة سطوح الأوراق، وتقلل التبخر من خلال تغطيتها لفتحات الثغور. وقد تختلف الشعيرات بدرجة كبيرة في الشكل، فبعضها يتكون من خلية واحدة، في حين أن بعضها الآخر متعدد الخلايا، وبعض منها غدية، وغالبًا ما تفرز مواد لزجة أو سامة لمقاومة تغذية الحيوانات آكلة العشب عليها.

لقد تم التعرف إلى الجينات المنظمة لتكوين الشعيرات بما فيها *GLABROUS3 (GL3)* (شكل 36–9). عند وصول البروتين المحفِّز لتكوين الشعيرة مثل GL3 إلى مستوى العتبة مقارنة بالبروتين المثبط لتكوينها، تتحول خلية البشرة إلى شعيرة، حيث تقوم إشارات من هذه الشعيرة الخلوية بمنع الخلايا المجاورة من تفعيل جينات إنشاء شعيرة جديدة (انظر الشكل 36–9).

الشعيرات الجذرية

الشعيرات الجذرية هي امتدادات أنبوبية للخلايا المفردة من البشرة، توجد في منطقة خلف قمم الجذور الصغيرة النامية (الشكل 36–10). ببساطة، الشعيرة الجذرية امتداد لخلية البشرة، وهي ليست خلية منفصلة، فليس هناك أي حاجز يفصل الشعيرة عن بقية الخلية. وتقوم الشعيرات الجذرية بتوفير الاتصال الحميم مع حبيبات التربة المحيطة، وتزيد بدرجة كبيرة المساحة السطحية للجذور، وفعالية الامتصاص.

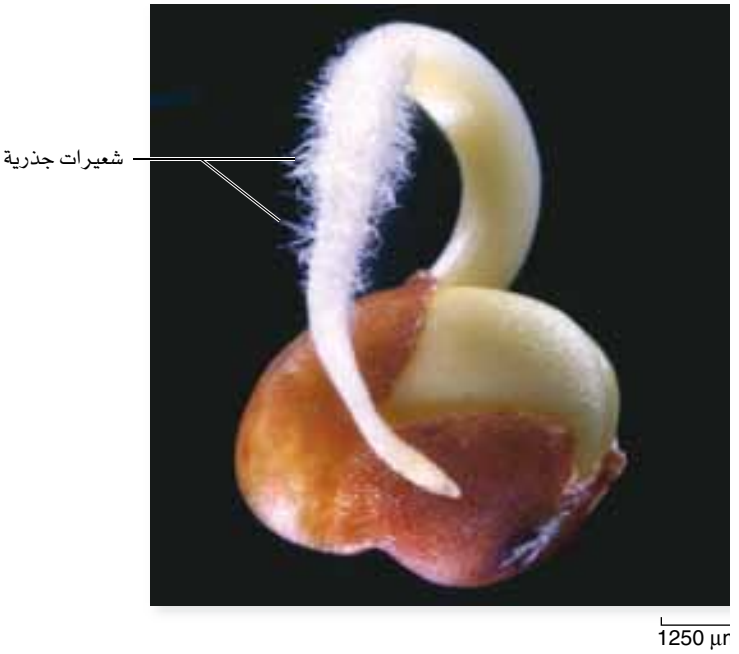
ومع تقدم الجذر في النمو، يبقى مدى منطقة الشعيرات الجذرية ثابتًا تقريبًا، حيث يتم التخلص من الشعيرات القديمة، في حين تتكون شعيرات جديدة عند القمة النامية. ويتم امتصاص معظم الماء والمعادن عبر الشعيرات الجذرية خصوصًا في النباتات العشبية. ويجب عدم الخلط بين الشعيرات الجذرية، والجذور الجانبية المكونة من تراكيب متعددة الخلايا ومتأصلة في عمق الجذر.

لقد افتقرت النباتات اليابسة الأولى للجذور التي تشكلت من السيقان فيما بعد. وبالنظر إلى هذا الأصل العام، فليس من المدهش أن تؤدي بعض الجينات التي يحتاج إليها تمايز الشعيرات والثغور في خلايا بشرة السيقان دورًا في تشكل الشعيرات الجذرية.

تتعدم الشعيرات الجذرية، عندما يتوسع جهاز نسيج البشرة ليكون كمبيوم الفلين الذي يسهم في البشرة المحيطية (القلف الخارجي) لجذع الشجرة أو الجذر. وتقوم البشرة المحيطة Periderm مقام البشرة، عند تمددها وتكسرها بسبب التمدد الشعاعي للمحور عن طريق الكمبيوم الوعائي. وتتكون البشرة المحيطة من:

استقصاء

حدد ثلاثًا من صفات أنسجة الأدمة القابلة للتكيف مع نمط العيش على اليابسة، وبيّن لماذا تعد هذه الصفات ذات فائدة؟



الشكل 36–10

الشعيرات الجذرية. نوع من خلايا البشرة، التي تزيد المساحة السطحية للجذر لتحسين امتصاص الماء والمعادن.

خلايا الفلين، وكمبيوم الفلين، والخلايا البرنشيمية المسماة الفيلوديرم التي ينتجها كمبيوم الفلين.

تقوم خلايا الأنسجة الأساسية بكثير من الوظائف، بما في ذلك التخزين والبناء الضوئي والدعم

يتكون النسيج الأساسي بشكل رئيس من خلايا برنشيمية رقيقة الجدار، وتقوم بوظائف التخزين والبناء الضوئي والإفراز. وإن بعض النسيج الأساسي المكون من خلايا كولنشيمية وسكلارنشيمية يعمل على توفير الدعم والوقاية.

النسيج البرنشيمي *Parenchyma*

إن **الخلايا البرنشيمية Parenchyma cells** هي الأكثر شيوعًا في الخلايا النباتية. وهي تمتلك فجوات كبيرة وجدرًا رقيقة. في البداية، تكون ذات شكل كروي تقريبًا، ومن ثُمّ تتدافع هذه الخلايا المحتوية على البروتوبلاست الحي ضد بعضها مباشرة بعد تكوينها، فتتخذ أشكالًا أخرى، وغالبًا ما تنتهي بأحد عشر إلى سبعة عشر ضلعًا.

يمكن للخلايا البرنشيمية أن تعيش سنوات عدة، وتعمل على تخزين الماء والغذاء وفي البناء الضوئي والإفراز. وهي الأكثر وجودًا في الأنسجة الأولية، وإنها توجد بنسبة أقل في الأنسجة الثانوية (الشكل 36-11أ). تمتلك معظم الخلايا البرنشيمية جدرًا أولية، بُنيت في أثناء نضج الخلايا. الخلايا البرنشيمية أقل تخصصًا من خلايا النبات الأخرى، مع أن هناك كثيرًا من درجات التنوع، لتأدية وظائف خاصة مثل إفراز الرحيق، والراتنج، أو تخزين المواد الحليبية، والبروتينات، والمخلفات الأيضية.

يوجد في الخلايا البرنشيمية أنوية فعالة قادرة على الانقسام، وهي تبقى في العادة حية بعد اكتمال نضجها. وفي بعض النباتات (الصبار مثلًا) قد تعمر مدة تزيد على مئة سنة. إن الجزء الأكبر من الخلايا في الفواكه مثل التفاح هي برنشيمية، ويحوي بعضها البلاستيدات الخضراء، خصوصًا في الأوراق، وفي الأجزاء الخارجية من السيقان العشبية. ويسمى مثل هذا النسيج البرنشيمي القادر على البناء الضوئي النسيج الكلورنشيمي *Chlorenchyma*.

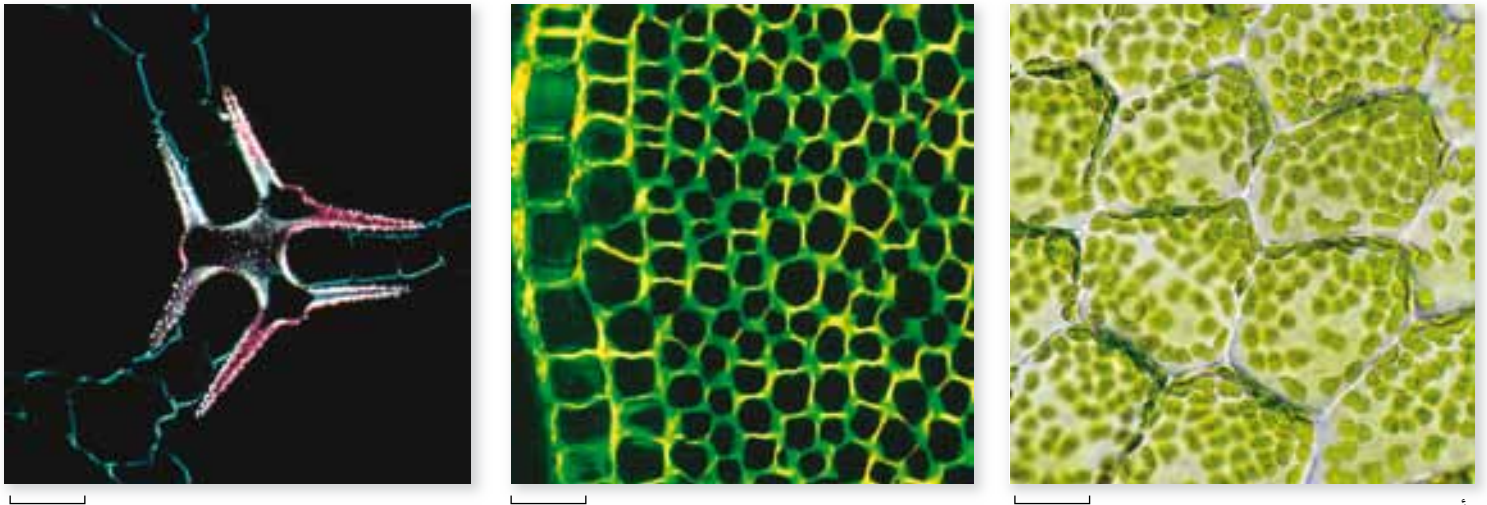
النسيج الكولنشيمي *Collenchyma*

إذا ما علقت ألياف الكرفس بين أسنانك يومًا ما، فسيكون مألوفًا لديك درجة قوة الخلايا الكولنشيمية ومرونتها. كما الحال في الخلايا البرنشيمية، تحوي الخلايا الكولنشيمية البروتوبلاست الحي، ويمكنها أن تعيش سنوات عدة. وهذه الخلايا، التي عادة ما يكون طولها أكبر من عرضها، ذات جدر تختلف في سمكها (شكل36-11ب). وتوفر الخلايا الكولنشيمية المرنة دعامة لأعضاء النبات، ما يتيح لها الانحناء دون أن تتكسر. وغالبًا ما تكوِّن أشرطة أو أسطوانات مستمرة تحت بشرة الساق أو حوامل الأوراق، وكذلك على طول العروق في الأوراق. وتوفر أشرطة الكولنشيما المزيد من الدعم للساق في جسم النبات الأولي.

النسيج السكلارنشيمي *Sclerenchyma*

تمتلك **الخلايا السكلارنشيمية** جدرًا متينة وسميكة، وبخلاف الخلايا الكولنشيمية والبرنشيمية، فليس فيها بروتوبلاست حي عند اكتمالها. وغالبًا ما تكون جدرها الخلوية الثانوية مشبعة بمادة **اللجنين Lignin**، وهي مادة عالية البلمرة والتشعب، ما يؤدي لجعل الجدار الخلوي أكثر متانة. فعلى سبيل المثال، نجد أن اللجنين مكون أساسي في الخشب، ويشار للجدر الخلوية المحتوية على اللجنين بأنها ملجننة. اللجنين ذو وجود عام في جدر الخلايا النباتية التي تقوم بوظيفة تركيبية أو ميكانيكية، ونجد بعض الخلايا تحوي اللجنين مخزونًا في الجدر الخلوية الأولية والثانوية أيضًا.

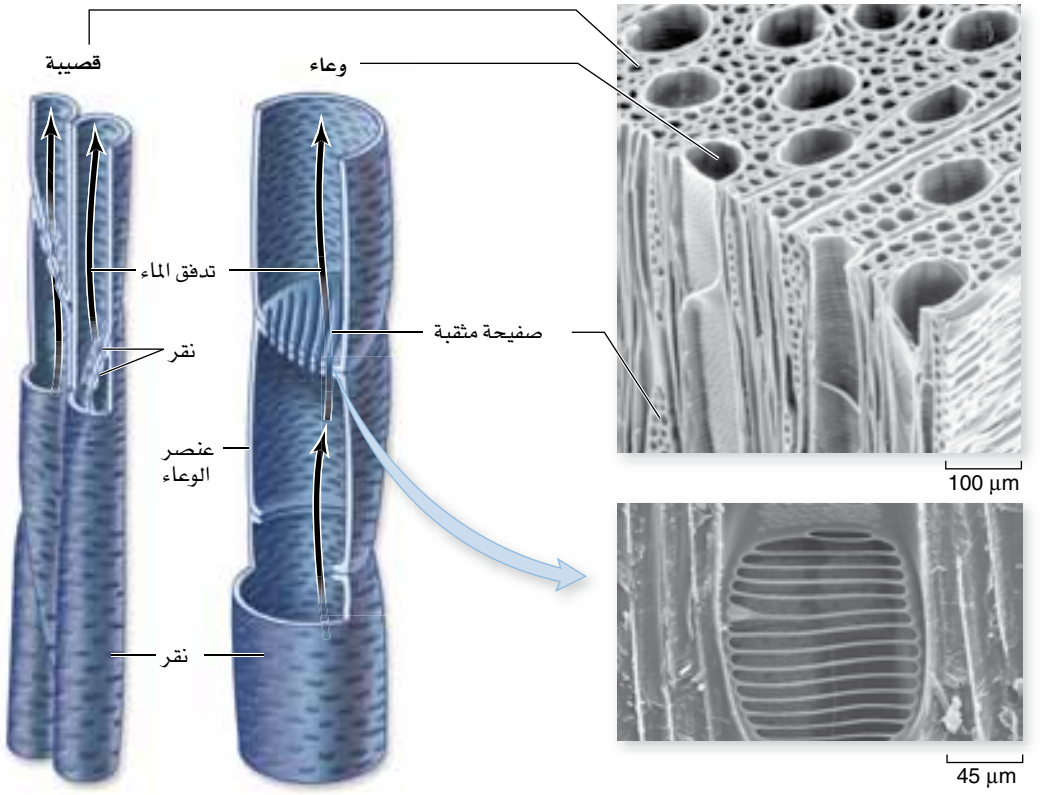
وتوجد السكلارنشيما على شكلين عامين، هما: الألياف *Fibers*، والخلايا الصخرية *Sclereids*؛ فالألياف خلايا طويلة مغزلية، تتجمع عادة على هيئة أشرطة. فالقماش مثلًا، يتم نسجه من خيوط من الألياف السكلارنشيمية الواقعة في اللحاء في نبات الكتان. *Linum spp*. أمّا الخلايا الصخرية فهي تتنوع في شكلها، إلا أنها غالبًا متفرعة. ويمكن أن تكون مفردة أو على شكل مجموعة؛ وهي ليست متطاولة،



أ. ب. جـ.

الشكل 36-11

الأنواع الثلاثة من النسيج الأساسي. أ. الخلايا البرنشيمية. تشاهد هنا فقط الجدر الابتدائية للخلايا في المقطع العرضي للخلايا البرنشيمية من نبات عشبي. ب. الخلايا الكولنشيمية. تشاهد الجدر الجانبية السميكة في مقطع عرضي لخلايا من ساق صغيرة من نبات البيلسان *Sambucus*. وفي الأنواع الأخرى من الخلايا الكولنشيمية نجد المناطق السميكة في زوايا الخلايا، أو في أنواع أخرى من الأشرطة. جـ. الخلايا الصخرية. في هذه العينة من لب الإجّاص، تم صبغ تجمعات من الخلايا الصخرية (الخلايا الحجرية) بالأحمر. وتبين الخلايا ذات الجدار الرقيق المصبوغة بالأخضر الخلايا البرنشيمية. وتعطي هذه التجمعات الإجّاص قوامه الحبيبي. والخلايا الصخرية هي نوع واحد من النسيج السكلارنشيمي الذي يضم الألياف أيضًا.



الشكل 36 – 12

مقارنة بين القصيبات وعناصر الأوعية. يمر الماء في القصيبات من خلية إلى أخرى عن طريق النقر. وفي عناصر الأوعية يمر الماء عن طريق قضبان الصفائح المثقبة لمادة الجدار (كماهو مبين في صورة المجهر الإلكتروني في الشكل). في خشب معراة البذور، تنقل القصيبات الماء وتوفر دعامة، وفي معظم أنواع مغطاة البذور تكون الأوعية موجودة إضافة للقصيبات. هذان النوعان من الخلايا ينقلان الماء، وتوفر الألياف دعامة إضافية. إن خشب القيقب الأحمر *Acer rubrum* يحوي قصيبات وأوعية، كما هو مبين في صورة المجهر الإلكتروني في هذا الشكل.

بل يمكن أن تتخذ أشكالًا عدة شاملة الشكل النجمي. يتسبب وجود هذه الخلايا الصخرية في القوام الحبيبي الخاص بالإجّاص، حيث تنتشر في الطبقة اللحمية الناعمة من الثمرة (الشكل 36-11جـ). وتقوم هذه الأنواع من الخلايا الصلبة، وذات الجدار الخلوي السميك بتقوية الأنسجة التي توجد فيها.

ينقل النسيج الوعائي الماء والمواد الغذائية عبر النبات

كما ذكرنا سابقًا، يحتوي النسيج الوعائي نوعين من الأنسجة الناقلة: الخشب *Xylem* الذي ينقل الماء والمعادن المذابة، واللحاء *Phloem* الذي ينقل محلول الكربوهيدرات، وبشكل رئيس السكروز المستعمل غذاءً من قِبل النبات. وينقل اللحاء الهرمونات والأحماض ومواد أخرى ضرورية لنمو النبات، ويختلف الخشب واللحاء في كلّ من التركيب والوظيفة.

الخشب Xylem

الخشب، وهو المكون الأساس الناقل للماء في الأنسجة النباتية، يحوي عادة خليطًا من الأوعية *Vessels*، هي عبارة عن أنابيب مكونة من خلايا أسطوانية جوفاء ميتة مرتبة على التوالي، ومن القصيبات *Tracheids* التي هي خلايا ميتة تستدق عند نهايتها، وتتجمع مع بعضها (الشكل 36-12). والخشب الأولي مشتق من الكمبيوم الأولي الذي ينتجه المرستيم القمي، وأما الخشب الثانوي فيكوّنه الكمبيوم الوعائي، وهو مرستيم جانبي. ويتكون ما يسمى الخشب بلغة العامة من الخشب الثانوي المتراكم.

في بعض النباتات (غير مغطاة البذور)، القصيبات هي الخلايا الوحيدة الناقلة للماء، حيث يمر الماء في جريان مستمر عبر الخشب من الجذور صاعدًا في السيقان، ومن ثم إلى الأوراق. عند وصول الماء الأوراق، فإن الكثير منه ينتشر على شكل بخار في الفراغات بين الخلايا، ثم يخرج من الأوراق إلى الهواء المحيط، وعبر الثغور بصورة رئيسة. ويسمى انتشار بخار الماء من النبات **عملية النتح Transpiration** (الفصل الـ 38). إضافة لنقل الماء والمعادن المذابة، والأيونات غير العضوية مثل النترات والفوسفات، يوفر الخشب دعامة لجسم النبات.

تكون عناصر الأوعية أقصر وأعرض من القصيبات. وعند ملاحظتها، باستعمال المجهر، نجدها تشبه علب المشروبات الغازية بعد إزالة نهاياتها. وتمتلك عناصر الأوعية والقصيبات جدرًا ثانوية سميكة وملجننة، وليس فيها بروتوبلاست حي عند اكتمالها. ويتم إنتاج اللجنين من الخلايا، ويفرز لتقوية الجدار الخلوي السيلولوزي قبل موت البروتوبلاست مخلفًا الجدار الخلوي فقط.

تحوي القصيبات نقرًا *Pits*، هي عبارة عن مساحات صغيرة إهليجية إلى دائرية، حيث لا يوجد أي ترسب لخشب ثانوي. تكون نقر الخلايا المتجاورة مواجهة لبعضها، ويمر تيار الماء المستمر عبر هذه النقر من قصيبة إلى أخرى. في المقابل، فإن عناصر الوعاء المتصلة عند نهاياتها يمكن أن تكون مفتوحة بالكامل تقريبًا، ويمكن أن يكون هناك قواطع أو قطع من مادة الجدار الخلوي عبر النهايات المفتوحة (انظر الشكل 36-12). ويبدو أن الأوعية تنقل الماء بفعالية أكثر من خطوط القصيبات المتراكبة. ونعرف ذلك جزئيًا؛ لأن عناصر الأوعية قد تطورت من القصيبات بصورة مستقلة في كثير من المجموعات النباتية، ما يشير إلى تفضيلها بالانتخاب الطبيعي.

إضافة للخلايا الناقلة، يحتوي الخشب بصورة نموذجية أليافًا وخلايا برنشيمية (خلايا النسيج الأساسي)، ويحتمل أن بعض أنواع الألياف تطورت من القصيبات، وأصبحت متخصصة للتقوية، وليس للنقل. أما الخلايا البرنشيمية، التي تنتج من قبل طلائع الأشعة *Ray initials* في الكمبيوم الوعائي فتتشكل عادة على شكل صفوف أفقية تدعى الأشعة *Rays*، وتعمل على النقل الجانبي وخزن الغذاء. (وكلمة طلائع مصطلح آخر للخلية المرستيمية، حيث تنقسم لإنتاج طلائع أخرى وخلية قادرة على التمايز).

وفي مقطع عرضي للجذور والسيقان الخشبية، يمكن رؤية امتداد الأشعة من وسط الخشب، كما في أشعة العجلة. الألياف متوافرة بشكل كبير في بعض أنواع الخشب، كما في البلوط *Quercus spp.*، حيث يكون الخشب كثيفًا وثقيلًا. إن ترتيب هذه الخلايا وخلايا أخرى في الخشب يجعل من الممكن التعرف إلى معظم أجناس النبات.

قبل أكثر من 2000 سنة، كان الورق كما نعرفه الآن يصنع في الصين من خلال طحن نباتات عشبية في الماء، ومن ثم عزل طبقة رقيقة من أنسجة اللحاء على شاشة. ولم يتم التعرف إلى سر صناعة الورق خارج الصين قبل القرن الثالث. وفي هذه الأيام ولتزايد الطلب على الورق، تتم تلبية الاحتياجات من خلال استخلاص ألياف الخشب من أخشاب البيسية الطرية نسبيًّا والمحتوية على ألياف شعاعية بنسبة أقل من البلوط. ويُنتج الجدار الخلوي الغني باللجنين الورق البني الذي غالبًا ما يتم تبييضه. إضافة إلى ذلك، فإن نباتات أخرى متعددة تم تطويرها بوصفها مصادر للورق بما في ذلك التِّيل والقنّب. ويتكون ورق العملة الأمريكية من 75% من القطن و 25% من الكتان.

اللحاء *Phloem*

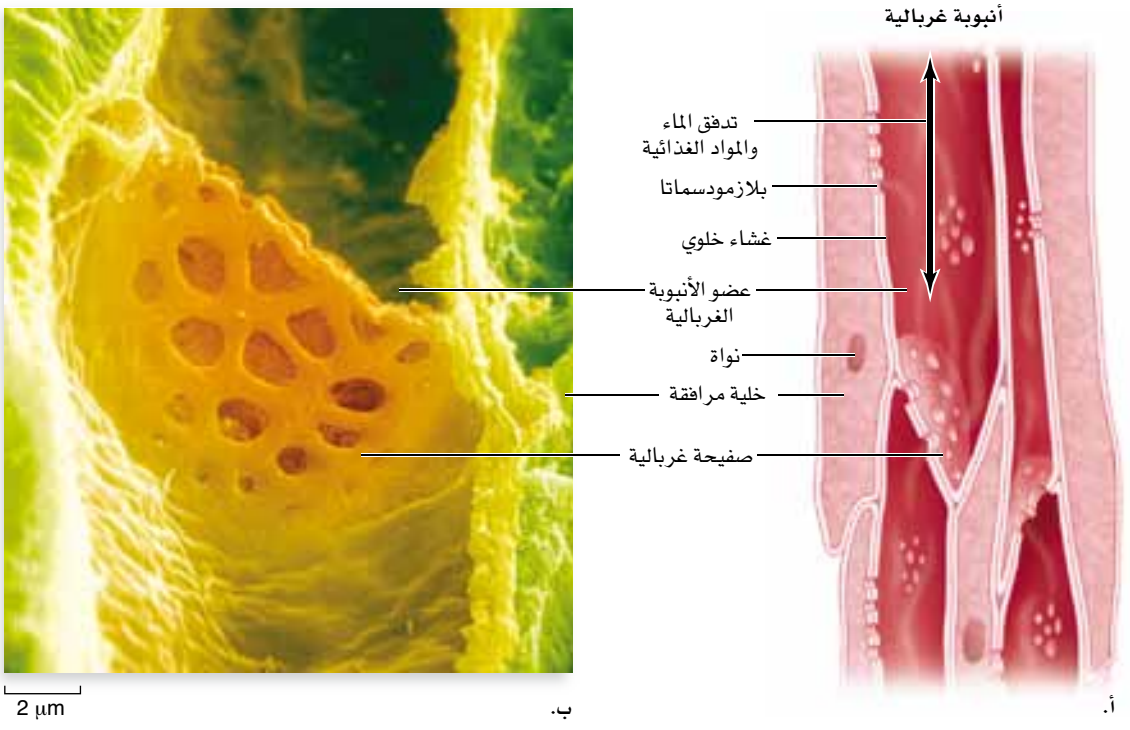
يشكل اللحاءُ، الواقع في الجزء الخارجي من الجذور والسيقان، النسيج الأساسي لنقل الغذاء في النباتات الوعائية. وإذا تمت إزالة حزام كبير من القلف (حلقة اللحاء) نزولًا إلى الكمبيوم الوعائي، فإن النبات سيموت حتمًا بسبب تجويع الجذور. تتم عملية نقل الغذاء في اللحاء من خلال نوعين من الخلايا المستطيلة؛ الخلايا الغربالية وأعضاء الأنبوبة الغربالية. تحوي النباتات الوعائية عديمة البذور، ومعراة البذور خلايا غربالية فقط؛ ومعظم مغطاة البذور تحوي أعضاء الأنابيب الغربالية. وكلا النوعين من الخلايا يحوي مجاميع من الثقوب تعرف بالمساحات الغربالية؛ لأن الجدر الخلوية تشبه الغرابيل. توجد المناطق الغربالية بوفرة في النهايات المتراكبة للخلايا، وهي تصل البروتوبلاست في الخلايا الغربالية المتجاورة وأعضاء الأنابيب الغربالية. هذه الأنواع من الخلايا جميعها حية، إلا أن معظم الخلايا الغربالية، وأفراد الأنابيب الغربالية تفتقر للنواة عند نضجها.

وفي أعضاء الأنابيب الغربالية، يلاحظ أن بعض المناطق الغربالية ذات ثقوب كبيرة، وتسمى الصفائح الغربالية (الشكل 36-13). وتترتب أفراد الأنابيب الغربالية طرفًا لطرف على التوالي، مكونة بذلك سلسلة طولية تسمى الأنابيب الغربالية. والخلايا الغربالية أقل تخصصًا من الأنابيب الغربالية، والثقوب في كل مساحاتها الغربالية ذات قطر متشابه تقريبًا. أما الأنابيب الغربالية فمتخصصة أكثر، ويفترض أنها أكثر فعالية من الخلايا الغربالية.

إن كل واحدة من الأنبوبة الغربالية مرتبطة بالخلية البرنشيمية المتخصصة المسماة الخلية المرافقة *Companion cell*. وتقوم الخلايا المرافقة على ما يبدو ببعض الوظيفة الأيضية اللازمة للحفاظ على الأنابيب الغربالية المرتبطة بها. ففي مغطاة البذور، تقوم خلية عادية بدائية بانقسام غير متناظر لإنتاج خلية أنبوبة غربالية وخليتها المرافقة. وتحتوي الخلية المرافقة كل مكونات الخلية البرنشيمية العادية، بما فيها الأنوية، والكثير من **البلازمودسماتا Plasmodesmata** (التي تشكل الاتصال السيتوبلازمي بين الخلايا المتجاورة) تصل السيتوبلازم بها بالخلايا الأنبوبية الغربالية المرتبطة بها.

تحوي الخلايا الغربالية في النباتات اللازهرية خلايا ألبومينية، تعمل عمل الخلايا المرافقة، ولكنها، بخلاف الخلية المرافقة، ليست بالضرورة مشتقة من الخلية الأم نفسها، التي تعطي الخلية الغربالية المرتبطة بها. ويلاحظ أن الألياف والخلايا البرنشيمية غالبًا ما تكون موجودة بكثرة في اللحاء.

تتكون أنظمة الأدمة، والنسيج الأساسي، والوعائي من كثير من أنواع الخلايا. وتوفر أنسجة الأدمة الوقاية، في حين أن الأنسجة الوعائية تحسن النقل عبر النبات. أما النسيج الأساسي فيقوم بوظائف أيضية وتركيبية، وفي عملية التخزين كذلك.



الشكل 36-13

الأنبوبة الغربالية. أ. خلايا الأنبوبة الغربالية مكدسة، حيث توفر الصفائح الغربالية الاتصال، وتشكل الخلية الضيقة ذات النواة على يمين الأنبوبة الغربالية الخلية المرافقة. تغذي هذه الخلية الأنابيب الغربالية التي لها غشاء بلازمي وتفتقر للنواة. ب. عند النظر من الأعلى للصفيحة الغربالية في لحاء القرع، يتبين وجود ثقوب يمر عبرها السكروز والهرمونات. الصور من الدكتور ريتشارد كسل والدكتورة جين شيه (المرئيات غير المحدودة).

3-36 الجـذور: تراكيب للتثبيت والامتصاص

للجذور نمط تنظيمي وتطوري أبسط من ذلك الذي للسيقان، وسوف ندرسها أولًا. ويجب أن نتذكر، مع ذلك، أن الجذور ظهرت بعد السيقان، وأنها تشكل ابتكارًا للعيش على اليابسة.

تتكيف الجذور للنمو تحت الأرض وامتصاص الماء والمواد المذابة

هناك أربع مناطق يمكن النظر إليها عمومًا عند دراسة الجذور النامية هي: قلنسوة الجذر، ومنطقة انقسام الخلايا، ومنطقة الاستطالة، ومنطقة النضج (الشكل 36-14). وتكون الحدود بين المناطق الثلاثة الأخيرة غير واضحة تمامًا.

وعند انقسام بادئات القمة، تشكل الخلايا الجديدة التي ستنتهي عند قمة الجذر خلايا قلنسوة الجذر. أما الخلايا التي ستبقى في الاتجاه المعاكس، فتمر عبر المناطق الثلاث الأخرى، قبل أن تنتهي من عملية التمايز. وعند النظر في هذه المناطق المختلفة، تخيل دائمًا أن قمة الجذر تتعمق في التربة نحو الأسفل، وتنمو بفعالية. إن هذا يعاكس الانطباع الثابت للجذر الذي تنقله لنا الصور والأشكال.

قلنسوة الجذر *Root cap*

ليس هناك في الساق ما يقابل قلنسوة الجذر. إنها مكونة من نوعين من الخلايا: الخلايا العمودية الداخلية *Columella cells* (التي تشبه الأعمدة)، والخارجية، وهي خلايا قلنسوة الجذر *Root cap cells* الجانبية، التي تستمر في التكون من المرستيم القمي للجذر. وفي بعض النباتات ذات الجذور الكبيرة، تبدو القلنسوة بوضوح، ووظيفتها الرئيسة حماية الأنسجة الطرية خلفها، عندما يؤدي النمو لامتداد الجذر عبر حبيبات التربة المحرشة غالبًا. تفرز أجسام جولجي الموجودة في الخلايا الخارجية للقلنسوة مادة مخاطية، وتطلقها عبر جدر الخلايا إلى الخارج. وتتجدد خلايا القلنسوة من الداخل؛ لأنّ معدل حياتها أقل من أسبوع، وتكون هذه العملية مصحوبة بتكون مادة مخاطية مقللة للاحتكاك، وتسهل تحرك الجذر في التربة. هذه المادة اللزجة، توفّر أيضًا وسطًا لنمو البكتيريا المفيدة والمثبتة للنيتروجين في جذور نباتات مثل البقوليات. وتتكون قلنسوة جذرية جديدة عندما تتم إزالة الموجودة قصدًا أو بصورة عارضة.

تعمل القلنسوة على إدراك الجاذبية. وتكون الخلايا العمودية عالية التخصص، وذات شبكة أندوبلازمية في الأطراف، وتكون النواة متموضعة في وسط الخلية أو أعلاها. وهي لا تحتوي فجوات كبيرة. تحتوي الخلايا العمودية البلاستيدات النشوية *Amyloplasts* (المحتوية على حبيبات النشا) التي تقوم بالتجمع على جوانب الخلايا التي تواجه فعل الجاذبية. وعند وضع نبات مزروع في وعاء على جانبه، تندفع البلاستيدات النشوية للأسفل في الاتجاه الأقرب لمصدر الجاذبية، وتنحني الجذور في ذلك الاتجاه.

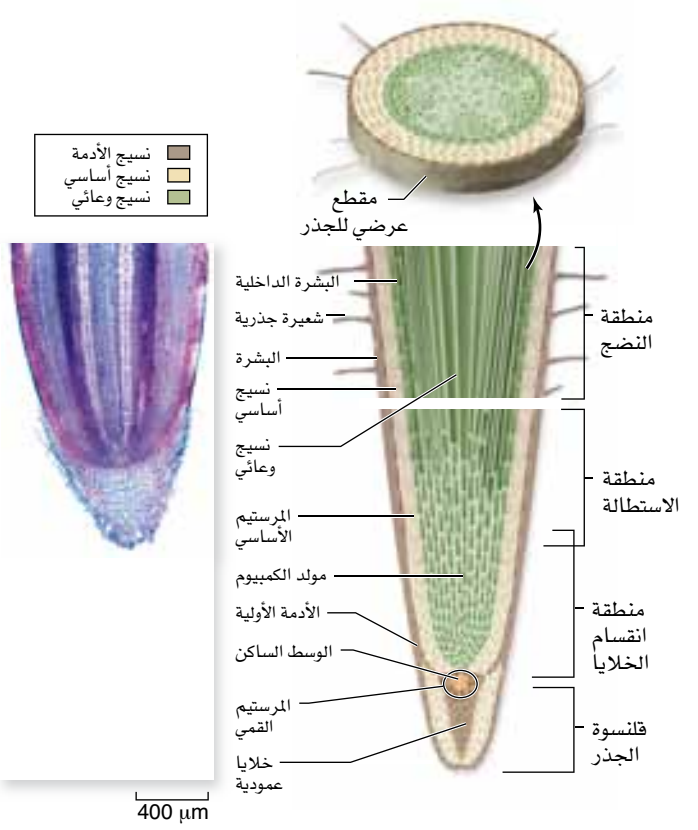
وقد استعمل الليزر لقتل خلايا عمودية منفردة في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*. لقد وجد أن خليتين فقط كافيتان للإحساس بالجاذبية! إن طبيعة الاستجابة للجاذبية غير معروفة بالضبط، إلا أن بعض الأدلة تشير إلى أن أيونات الكالسيوم في البلاستيدات النشوية تؤثر في توزيع هرمونات النمو (الأكسين في هذه الحالة) في الخلايا. وقد توجد آليات ترميز عدة، حيث لوحظ أن انحناء الجذور يتم بغياب الأكسين. والفرضية الحالية تقول: إن إشارة كهربائية تتحرك من الخلايا العمودية في اتجاه الخلايا في منطقة الاستطالة (وهي المنطقة الأقرب لمنطقة الانقسام في الخلية).

منطقة انقسام الخلية

يقع المرستيم القمي في وسط قمة الجذر في المنطقة المحمية بالقلنسوة الجذرية. يحدث معظم النشاط في **منطقة انقسام الخلية Zone of cell division** هذه تجاه أطراف المرستيم، حيث تنقسم الخلايا كل 12-36 ساعة، وغالبًا بصورة دورية، حيث تصل أعلى درجة انقسام مرة أو مرتين في اليوم.

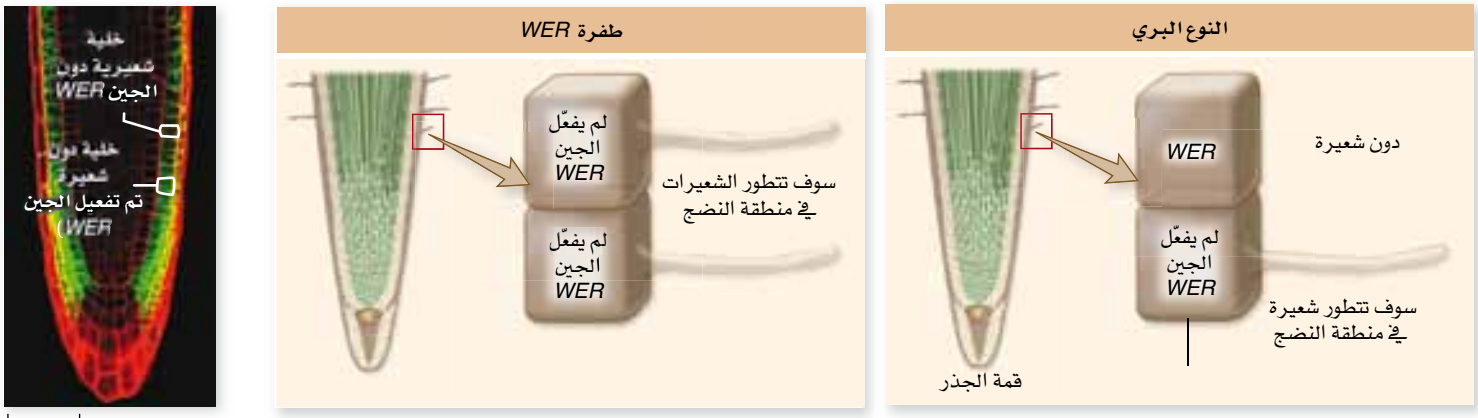
إن معظم هذه الخلايا مكعبة الشكل أساسًا، وبها فجوات صغيرة ونواة وسطية كبيرة نسبيًّا. والخلايا سريعة الانقسام هذه هي خلايا جديدة ناتجة عن المرستيم القمي. وهناك مجموعة من الخلايا في وسط مرستيم الجذر القمي، تسمى الوسط الساكن *Quiescent center*، إذ قليلًا ما تنقسم. إن وجود هذا الوسط الساكن مفهوم، إذا فكرنا في كرة صلبة تتمدد، حيث يترتب على السطح الخارجي أن يتمدد بسرعة أكبر من الوسط. تنقسم خلايا المرستيم القمي الجديدة دون تأخير، مكونة الأنسجة الأولية الثلاثة التي نوقشت سابقًا، وهي: الأدمة الأولية، والكمبيوم الأولي، والمرستيم الأساسي.

وقد تم التعرف إلى جينات في الجذور البسيطة لنبات رشاد الجدران مسؤولة عن تنظيم أنماط هذه الأجهزة النسيجية. ويبدأ تحديد أنماط هذه الخلايا في هذه المنطقة، إلا أن التعبير التشريحي والشكلي الخارجي لهذه الأنماط لا يتم الإفصاح عنه إلا عند وصول الخلايا منطقة النضج.



الشكل 36-14

تركيب الجذر. قمة الجذر في الذرة *Zea mays*.



الشكل 36 – 15

تفعيل (التعبير عن) الجين النسيجي المتخصص. أ . يتم تفعيل جين *WEREWOLF* في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* في بعض خلايا البشرة، وليس في كلها، فيمنع تكون الشعيرة الجذرية، وتكوّن طفرة *wer* مغطاة بالشعيرات الجذرية. ب. يرتبط مثير *wer* بعملية تشفير الجين المسؤول عن بروتين أخضر متوهج، ويستعمل لإنتاج نباتات عابرة جينيًّا. ويبين التوهج الأخضر خلايا البشرة غير الشعيرية، حيث يُفعّل الجين. ويبين اللون الأحمر حدود الخلايا.

فعلى سبيل المثال، نجد أن الجين *WEREWOLF (WER)* ضروري لتنميط نوعي خلايا بشرة الجذر، تلك الحاملة للشعيرات الجذرية، والأخرى الفاقدة لها (الشكل 36-15). وتحمل النباتات الحاملة للطفرة *wer* المزيد من الشعيرات الجذرية؛ لأن *WER* ضروري لمنع تكون الشعيرة الجذرية في النباتات الفاقدة لهذه الشعيرات في خلايا البشرة. وبالصورة نفسها، فإن جين *SCARECROW (SCR)* ضروري في تمايز الخلايا الأساسية (الشكل 36-16). تخضع خلية مرستيمية أساسية لانقسام غير متناظر، يؤدي لظهور أسطوانتين من الخلايا من واحدة، إذا وُجد جين *SCR*. وتصبح طبقة الخلايا الخارجية النسيج الأساسي، وتعمل على وظيفة التخزين. أما الطبقة الخلوية الداخلية فتكوّن البشرة الداخلية التي تنظم حركة الماء والمواد المذابة عبر المحور الوعائي للجذر (انظر الشكل 36-5). تكوّن الطفرة *scr* في المقابل طبقة واحدة من الخلايا، التي تحوي صفات خلايا البشرة الداخلية والخلايا الأساسية.

ويوضح *SCR* أهمية توجه انقسام الخلية. وإذا تغيّر مكان الخلية بسبب خطأ في انقسامها أو قتل خلية أخرى، فإن الخلية تتشكل اعتمادًا على موضعها الجديد.

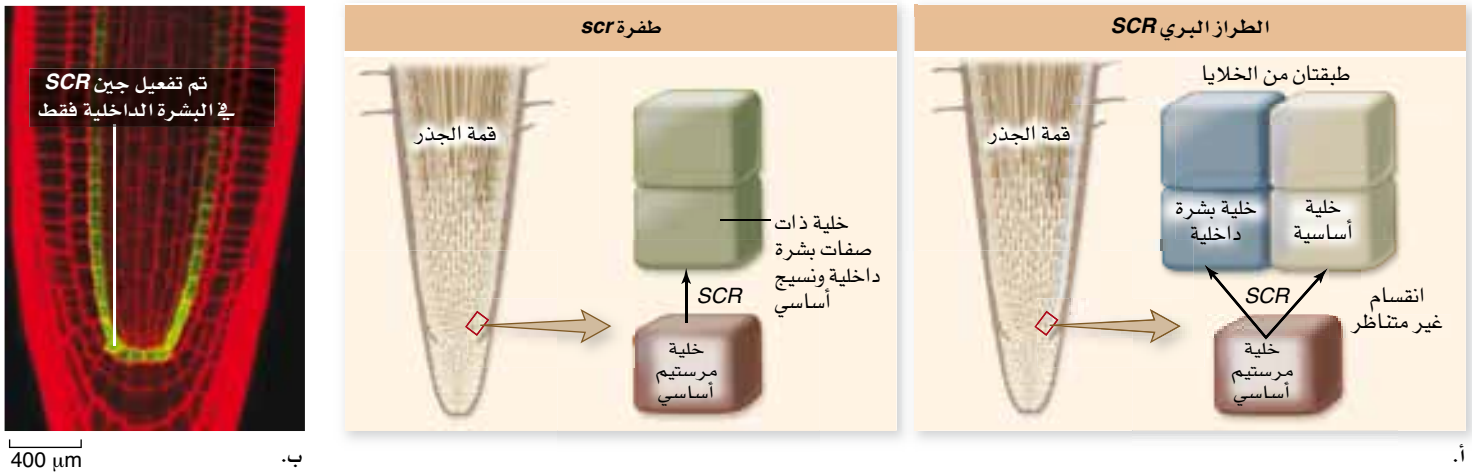
ويتحدد مصير معظم الخلايا النباتية من خلال مكانها نسبة إلى الخلايا الأخرى.

منطقة الاستطالة *Zone of elongation*

تستطيل الجذور في منطقة الاستطالة؛ لأن طول الخلايا الناتجة عن المرستيم الأولي يصبح أكبر مرات عدة من عرضها، ويزداد عرضها قليلًا كذلك. وتتحد الفجوات الصغيرة، وتنمو لتشكل 90% أو أكثر من حجم كل خلية. ولا تحدث بعدها أي زيادة في حجم الخلايا فوق منطقة الاستطالة. وتبقى الأجزاء المكتملة الناضجة ساكنة طوال حياة النبات باستثناء زيادة في القطر.

منطقة النضج *Zone of maturation*

تتمايز الخلايا التي تمت استطالتها في منطقة الاستطالة، لتصبح أنواع خلايا متخصصة في منطقة النضج (الشكل 36-14). وتنضج خلايا أسطوانة سطح الجذر لتعطي خلايا البشرة، التي تحتوي على كيوتيكل رقيق جدًا، وتشمل خلايا شعيرات جذرية وأخرى دون شعيرات. ومع أن الشعيرات الجذرية غير مرئية حتى



الشكل 36–16

ينظّم جين SCARECROW انقسام الخلية غير المتناظر. أ. هناك حاجة لجين *SCR* لإتمام الانقسام الخلوي غير المتناظر المؤدي لتمايز الخلايا الجديدة، إلى خلايا بشرة داخلية وخلايا أساسية. ب. تم إلحاق محفز الجين *SCR* لجين مسؤول عن بروتين أخضر متوهج. فُعِّلَ الجين *SCR* فقط في خلايا البشرة الداخلية، وليس في الخلايا الأساسية.

هذه المرحلة من التكون، فإن مصيرها قد تحدد من قبل كما رأيت في أنماط تفعيل *WER* (انظر الشكل 36-15).

ويمكن أن تغطي الشعيرات الجذرية أكثر من 37,000 سم مربع من سطح الجذر، وتصل بلايين عدة للنبات الواحد. وهي تؤدي لزيادة كبيرة في المساحة السطحية للجذر، ما يؤدي لزيادة القدرة الامتصاصية له. وتدخل البكتيريا المثبتة للنيتروجين الجوي إلى النبات من خلال الشعيرات الجذرية، محولة النيتروجين لنوع قابل للاستعمال من قبل البقوليات. وعند دخول هذه البكتيريا للنبات، فإنها توجهه لبناء عقد حولها لتثبيت النيتروجين (انظر الفصل الـ 39).

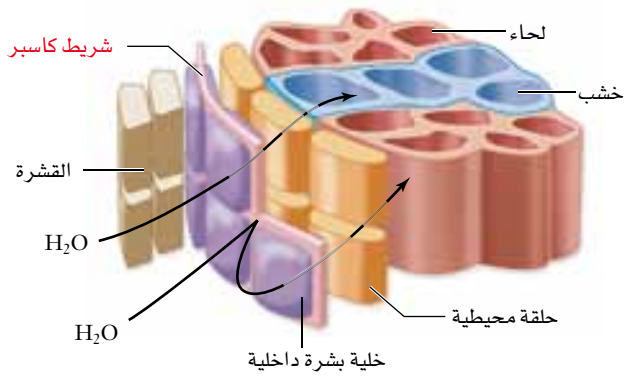
تُنتج الخلايا البرنشيمية عن طريق المرستيم الأساسي الواقع مباشرة في داخل البشرة. يسمى هذا النسيج **القشرة Cortex**، ويمكن أن يكون عرضه طبقات عدة من الخلايا التي تعمل على تخزين الغذاء. وكما تم وصفه، فإن الحد الداخلي للقشرة يتمايز مكونًا أسطوانة من طبقة واحدة من **البشرة الداخلية Endodermis**، بعد عملية انقسام غير متناظرة، تم تنظيمها عن طريق جين *SCR* (الشكل 36-16 والشكل 36 – 17).

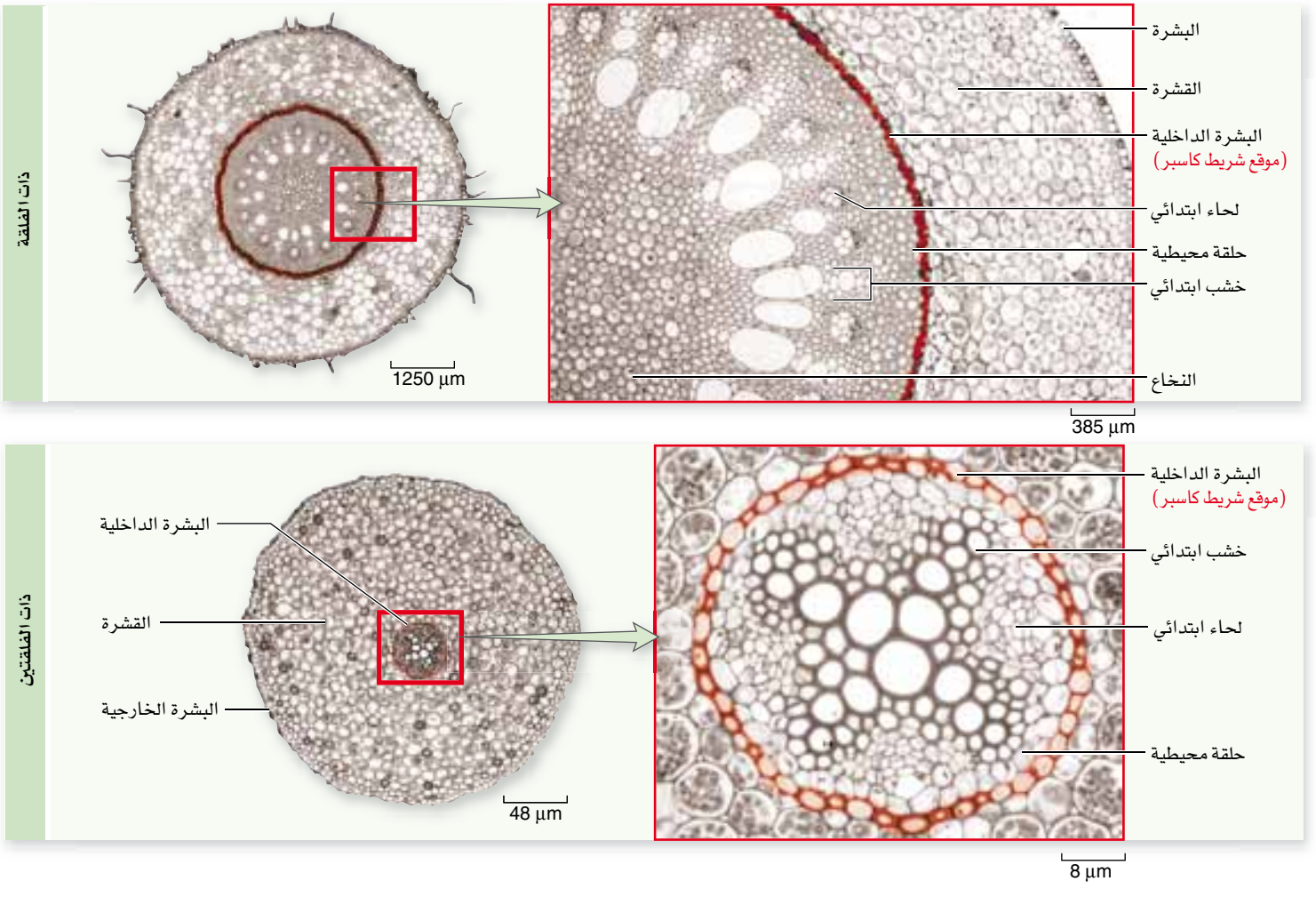
ويتم ترصيع (تشبيع) الجدر الأولية للبشرة بمادة سوبرين *Suberin*، وهي مادة دهنية غير نفاذة للماء. ويتم إنتاج هذا السوبرين على شكل حلقات، تسمى **شريط كاسبر Casparian strip**، الذي يحيط كل جدار خلية بشرة مجاورة بشكل عمودي على سطح الجذر (انظر الشكل 36-17). وتمنع هذه الخطوط عملية النقل بين الخلايا، ويكون السطحان الموازيان لسطح الجذر الطريقَ الوحيد نحو النسيج الوعائي للجذر، حيث يسيطر الغشاء الخلوي على كل ما يمر خلاله.

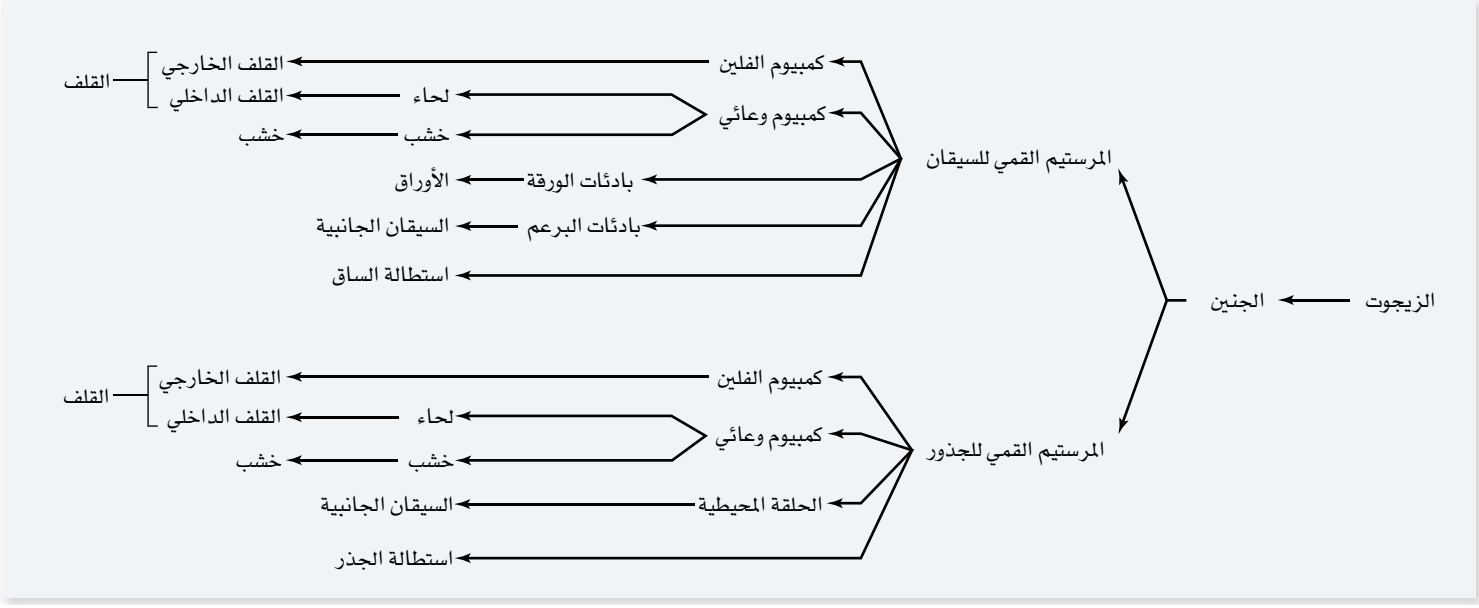
ويُشار إلى كل الأنسجة الموجودة داخل البشرة الداخلية عمومًا **بالأسطوانة Stele**. نجد بجانب البشرة الداخلية مباشرة، وإلى الداخل منها أسطوانة من الخلايا

الشكل 36-17

مقطع عرضي في منطقة النضج في الجذر. تحوي ذوات الفلقة وذوات الفلقتين أشرطة كاسبر، كما هو مبين في المقطع العرضي لنبات البربار الأخضر (العليق) *Smilax* وحيد الفلقة ونبات الحوذان *Ranunculus* ثنائي الفلقة. شريط كاسبر هو حلقة مقاومة للماء، تجبر الماء والمعادن على العبور عبر الأغشية البلازمية، وليس عبر الفراغات في الجدر الخلوية.







الشكل 36 – 18

مراحل التمايز في الأنسجة النباتية

البرنشيمية التي تعرف **بالحلقة المحيطية** (البريسيكل) **Pericycle**. وتنقسم خلايا الحلقة المحيطية حتى بعد نضجها، ويمكنها أن تعطي جذورًا جانبية، وفي ذوات الفلقتين، المرستيمين الجانبيين، أي الكمبيوم الوعائي وكمبيوم الفلين.

تتمايز الخلايا الناقلة للماء في الخشب الأولي، لتكون محورًا صلبًا في وسط جذور ذوات الفلقتين الصغيرة. وفي مقطع عرضي لجذر ذوات الفلقتين الحقيقية، يشكل المحور الوسطي للخشب الابتدائي غالبًا شكلًا نجميًّا، وله ما بين ذراعين إلى أذرع عدة شعاعية، تشير في اتجاه الحلقة المحيطية (انظر الشكل 36-17). وأمّا في جذور ذوات الفلقة الواحدة، وبعض ثنائية الفلقة، فنلاحظ الخشب الابتدائي في حزم وعائية محددة، تترتب على شكل حلقة تحيط بالخلايا البرنشيمية التي تسمى النخاع *Pith* في وسط الجذر تمامًا (انظر الشكل 36 - 17). ويتكون اللحاء الابتدائي من خلايا منشغلة في نقل الغذاء، وتتمايز في مجموعات من الخلايا مجاورة للخشب في جذور ذوات الفلقة وذوات الفلقتين.

وفي ذوات الفلقتين الحقيقية، ونباتات أخرى ذات نمو ثانوي، يصبح جزء من الحلقة المحيطية والخلايا البرنشيمية بين اللحاء والخشب الكمبيوم الوعائي للجذر الذي يبدأ إنتاج الخشب الثانوي إلى الداخل واللحاء الثانوي إلى الخارج. وفي النهاية، نجد أن الأنسجة الثانوية تتخذ شكل أسطوانات متحدة المركز، ويتحطم اللحاء الابتدائي والقشرة والبشرة، ويتم التخلص منها بإضافة الأنسجة الثانوية الجديدة.

وفي الحلقة المحيطية في النباتات الخشبية، يسهم كمبيوم الفلين في تكوين القلف الخارجي، حيث سيتم بحث ذلك بالتفصيل عند النظر إلى السيقان. وفي حالة النمو الثانوي في ذوات الفلقتين الحقيقية، فإن كل شيء خارج الأسطوانة يتم فقده، والاستعاضة عنه بالقلف. ويلخص (الشكل 36-18) عملية التمايز التي تحدث في نسيج نباتي.

الشكل 36 – 19

خمسة أنواع من الجذور المتحورة. أ. الجذور الإسنادية للذرة التي تنشأ من الساق، وتحفظ النبات قائمًا. ب. ترتبط السحلبيات الهوائية بالأشجار بعيدًا عن التربة الاستوائية. وجذورها متكيفة للحصول على الماء من الهواء، وليس من التربة. جـ. الحوامل التنفسية هي نموات خارجية إسفنجية تنمو من الجذر السفلي. د. جذر خازن للماء يزن أكثر من 25 كجم. هـ. الجذور الدعامية لشجرة التين الاستوائي.

أ.

ب.

تقوم الجذور المتحورة بوظائف متخصصة

تُنتج معظم النباتات إما مجموعًا جذريًّا رئيسًا يتميز بجذر كبير منفرد مع جذور فرعية صغيرة، أو مجموعًا جذريًّا ليفيًّا مكونًا من كثير من الجذور الصغيرة ذات الأقطار المتشابهة. ومع ذلك، فإن بعض النباتات تحمل جذورًا متحورة لأداء وظائف متخصصة، إضافة إلى تلك الوظيفة المتعلقة بعملية التثبيت والامتصاص.

ولا تتكون كل الجذور من جذور موجودة أصلًا. فكل جذر يظهر على طول الساق أو في مكان غير مكان جذر النبات، يطلق عليه **الجذر العرضي Adventitious**. فعلى سبيل المثال، نجد النباتات المتسلقة، مثل اللبلاب، تنتج جذورًا من سيقانها، ما يمكنها من تثبيت السيقان على الجذوع أو الجدران. ويعتمد تكوين الجذور العرضية في نبات اللبلاب على المرحلة التطورية للسيقان، فعند دخول السيقان مرحلة النضج التطوري، لا تعود قادرة على إنشاء هذه الجذور، وسنبحث فيما يأتي وظائف الجذور المتحورة.

الجذور الإسنادية Prop Roots تنتج بعض وحيدة الفلقة مثل الذرة جذورًا عرضية من الأجزاء السفلى في الساق، وهذه الجذور الدعامية تنمو في اتجاه التربة، وتساعد النبات على مقاومة الرياح (الشكل 36-19أ).

الجذور الهوائية Arial Roots السحلبيات الهوائية التي تتعلق على أغصان الأشجار، وتنمو غير متصلة مع التربة (إلا أنها غير طفيلية)، لها جذور تمتد في الهواء (الشكل 36-19ب)، وتحمل بعض هذه الجذور الهوائية بشرة سميكة مكونة من طبقات عدة من الخلايا، وهذا تكيف لتقليل فقدان الماء. ويمكن لهذه الجذور أن تكون خضراء وقادرة على القيام بعملية البناء الضوئي، كما هي الحال في نبات الفانيلا *Vanilla planifolia*.

الجذور التنفسية Pneumatophores يمكن لبعض النباتات التي تنمو في المستنقعات والأماكن الرطبة الأخرى أن تنتج من جذورها المغمورة تحت الماء نموات إسفنجية خارجية تسمى الحوامل التنفسية *Pneumatophores*. وتمتد هذه الأجسام عادة سنتمترات عدة فوق سطح الماء، ما يساعد على توفير الأكسجين للجذور تحتها (الشكل 36-19جـ).

الجذور الانقباضية Contractile Roots إن الجذور في أبصال الزنابق، وفي كثير من النباتات الأخرى مثل الهندباء تنقبض من خلال اتخاذ شكل الحلزون؛ لشد النبات لعمق أكثر في التربة كل عام إلى أن تصل إلى منطقة ذات حرارة ثابتة. ويمكن للجذور الانقباض بما يعادل طولها الأصلي من خلال تحلزنها كبرغي، نتيجة لزيادة سمك الخلايا وانقباضها.

الجذور المتطفلة Parasitic Roots تنتج سيقان بعض النباتات المفتقرة للكلوروفيل، كما في نبات الهالوك *Cuscuta* spp جذورًا تشبه الأوتاد، تسمى الماصات *Haustoria*، وتخترق النبات العائل الذي تلتف حوله. وتقيم الماصات اتصالًا بالأنسجة الناقلة للعائل، وتتطفل عليه فعليًّا.

الجذور الخازنة للغذاء Food Storage Roots يُنتج الخشب في الجذور المتفرعة للبطاطا الحلوة والنباتات المشابهة، وعلى فترات، كثيرًا من الخلايا البرنشيمية الإضافية التي تخزن كميات كبيرة من النشويات. وتحوي نباتات مثل: الجزر، والبنجر، والفجل، والقرع، والجزر الأبيض تشكيلات من السيقان والجذور التي تقوم بوظيفة خزن الغذاء أيضًا. وتبين قطاعات عرضية في هذه الجذور تعدد حلقات النمو الثانوي.

جذور خزن الماء Water Storage Roots يقوم بعض أفراد العائلة القرعية (القثائية)، خصوصًا تلك التي تنمو في المناطق الجافة بإنتاج جذور لخزن الماء، يصل وزنها إلى 50 كجم أو أكثر (الشكل 36-19د).

الجذور الدعامية Buttress Roots يلاحظ في بعض أنواع التين والنباتات الاستوائية الأخرى إنتاج جذور دعامية ضخمة عند قاعدة الجذع، وتوفر هذه درجة عالية من الثبات (الشكل 36-19هـ).

يتكون النظام الجذري من المرستيم القمي المحمي بقلنسوة الجذر، وتقوم الجذور الجانبية والشعيرات الجذرية بزيادة كمية الماء والمعادن التي يمكن نقلها عبر الأنسجة الوعائية لبقية أجزاء النبات. وتحسّن الجذور المتحورة واحدة أو أكثر من الصفات الرئيسة للنظام الجذري.

جـ.

د.

هـ.

4-36 السيقان: دعامات للأعضاء فوق سطح الأرض

تتشكل التراكيب الداعمة للنظام الخضري في النباتات الوعائية من كتلة السيقان الممتدة من النظام الجذري تحت سطح التربة إلى الهواء، حيث تصل أحيانًا إلى ارتفاعات كبيرة. ومعروف أن السيقان الصلبة القادرة على الارتفاع عكس الجاذبية تشكل تكيفًا قديمًا مكّن هذه النباتات من الانتقال إلى الأنظمة البيئية لليابسة.

تحمل السيقان الأوراق والأزهار وتدعم وزن النبات

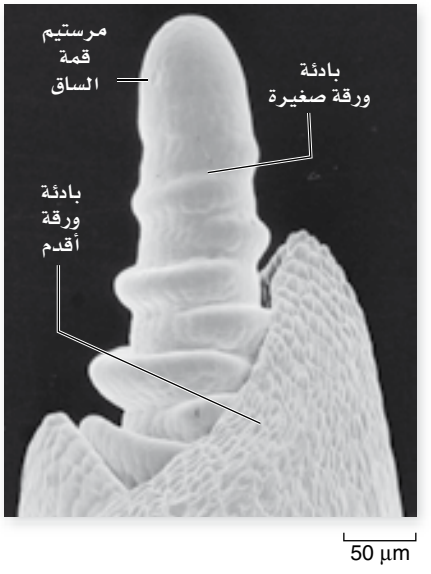
كما هي الحال في الجذور، تحوي السيقان ثلاثة أنواع من الأنسجة النباتية. وتخضع السيقان أيضًا للنمو الناتج عن انقسام الخلايا في المرستيم الجانبي والقمي. ويمكن النظر للساق، على أنه المحور الذي تنمو منه السيقان أو الأعضاء الأخرى. وتكون المرستيمات القمية للساق قادرة على إنتاج هذه السيقان والأعضاء الجديدة.

التركيب الخارجي للساق

ينشئ المرستيم القمي الخضري أنسجة الساق، وينتج بصورة مستمرة انتفاخات (البادئات) قادرة على التشكل لتعطي الأوراق وسيقانًا أخرى أو حتى زهورًا (الشكل 36-2). ويمكن أن تترتب الأوراق على شكل حلزون حول المحور، أو أن تتكون في أزواج متقابلة، أو متبادلة مع بعضها، وقد توجد على شكل دوائر من ثلاث أو أكثر (الشكل 36-21). الترتيب الحلزوني هو الأكثر شيوعًا، فلأسباب غير مفهومة، يميل تسلسل الأوراق إلى التموضع على زوايا 137.5 فيما بينها.

وهذه الزاوية ترتبط بالوسيط الذهبي، وهي نسبة رياضية موجودة في الطبيعة. فهي زاوية التفاف الأصداف في بعض الرخويات. وقد تم استعمال الوسيط الذهبي هذا في فن العمارة التقليدي اليوناني (كما هي الحال في أبعاد جدران هيكل الآلهة في اليونان)، وكذلك في الفن الحديث (على سبيل المثال في لوحات موندريان). في النباتات، يمكن أن يوفر هذا النمط لترتيب الأوراق، المسمى **تصنيف ترتيب الأوراق Phyllotaxy**، الوضع الأمثل لتعرض الأوراق لضوء الشمس.

إن منطقة ارتباط الورقة بالساق تسمى **العقدة Node** ومنطقة الجذر بين عقدتين تسمى **السلامية Internode**. وعادة ما يكون للورقة نصل منبسط، وأحيانًا عنق، والزاوية بين العنق أو النصل والساق تسمى **الإبط Axil**. وينتج



الشكل 36-20

قمة الساق. صورة بالمجهر الإلكتروني الماسح للمرستيم القمي للقمح *Triticum*.

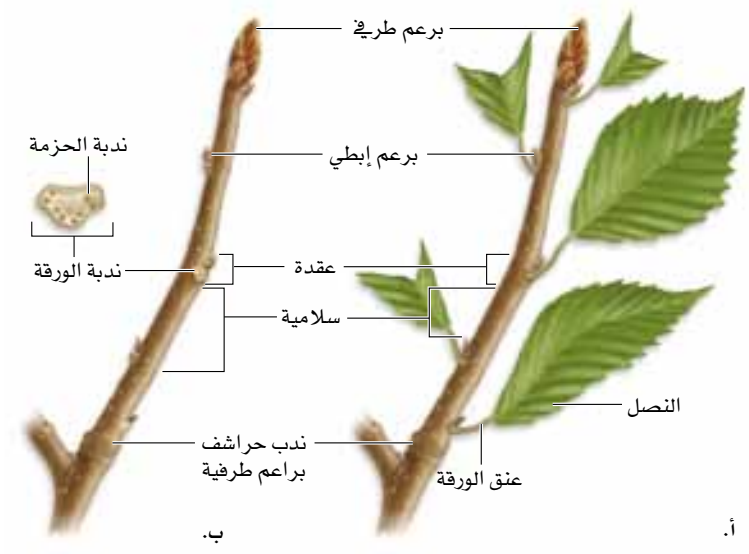
الشكل 36-21

أنواع ترتيب الأوراق. الأنواع العامة الثلاث لترتيب الأوراق، هي المتبادلة والمتقابلة والحلقية.

كل إبط **برعمًا إبطيًّا Axillary Bud**. وهذا البرعم هو نتاج المرستيم القمي الخضري الابتدائي، وهو نفسه مرستيم قمي خضري. وغالبًا ما تتشكل البراعم الإبطية لتكوّن أغصانًا تحمل الأوراق أو قد تكوّن الزهور.

لا تنتج سيقان ذوات الفلقة الواحدة ولا ذوات الفلقتين العشبية الكمبيوم الفليني. فالساق في هذه النباتات عادة ما تكون خضراء وقادرة على البناء الضوئي، على الأقل في الخلايا الخارجية للقشرة المحتوية على البلاستيدات الخضراء. وفي العادة، فإن السيقان العشبية تحوي الثغور، ومن المحتمل أن تحوي كثيرًا من أنواع الشعيرات.

ويمكن للسيقان الخشبية الاستمرار عددًا من السنين، وتطور علامات مميزة، إضافة إلى الأعضاء الأصلية المتكونة (الشكل 36-22). وعادة ما تسبب البراعم الجانبية استطالة النظام الخضري خلال موسم النمو. إن بعض البراعم مثل تلك التي



الشكل 36 - 22

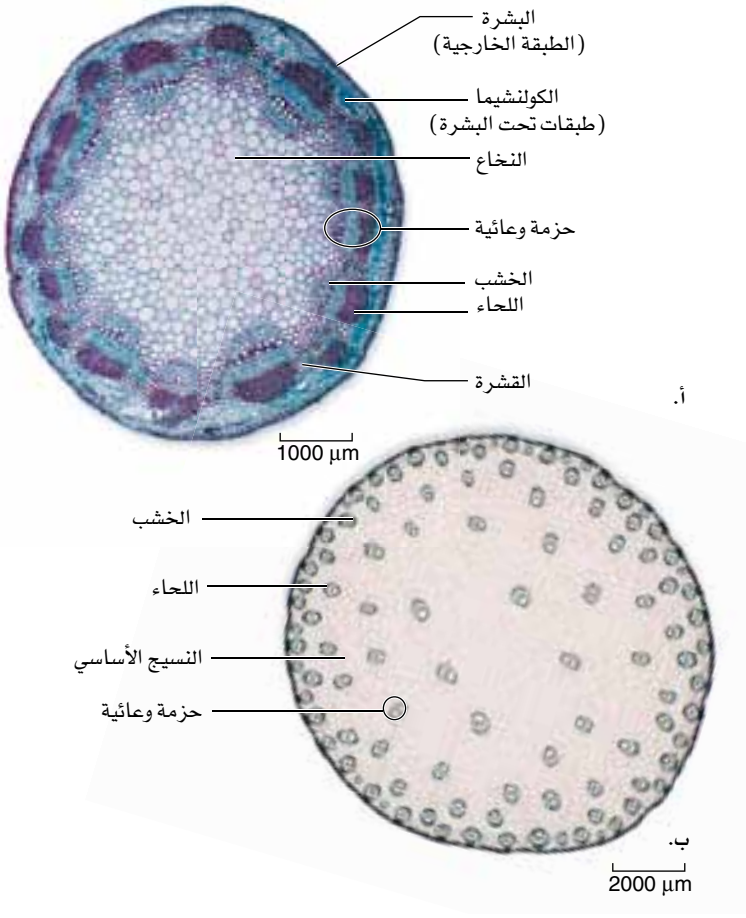
غصن نبات خشبي. أ. في الصيف. ب. في الشتاء.

في الجيرانيوم (إبرة الراعي) غير محمية، إلا أن معظم براعم النباتات الخشبية (غير العشبية) محمية بحراشف البرعم الشتوي التي تسقط تاركة ندبًا صغيرة لحراشف البراعم في أثناء تمدد البراعم وقت النمو.

تحمل بعض الأغصان الصغيرة ندبًا صغيرة ذات أصول مختلفة. يتطور زوج من الزوائد الشبيهة بالفراشة، والمسماة الأذينات *Stipules*، عند قاعدة بعض الأوراق. ويمكن لهذه الأذينات أن تسقط تاركة ندب الأذينات. وعند تساقط أوراق النبات في الخريف، فإنها تترك ندبًا ورقية مع ندب حزم صغيرة، مشيرة إلى مكان الارتباط الوعائي. ويمكن الاعتماد على الشكل، والحجم، وبعض الصفات الأخرى لندب الأوراق للتعرف إلى أنواع النباتات متساقطة الأوراق عند تعريتها (انظر الشكل 36-22).

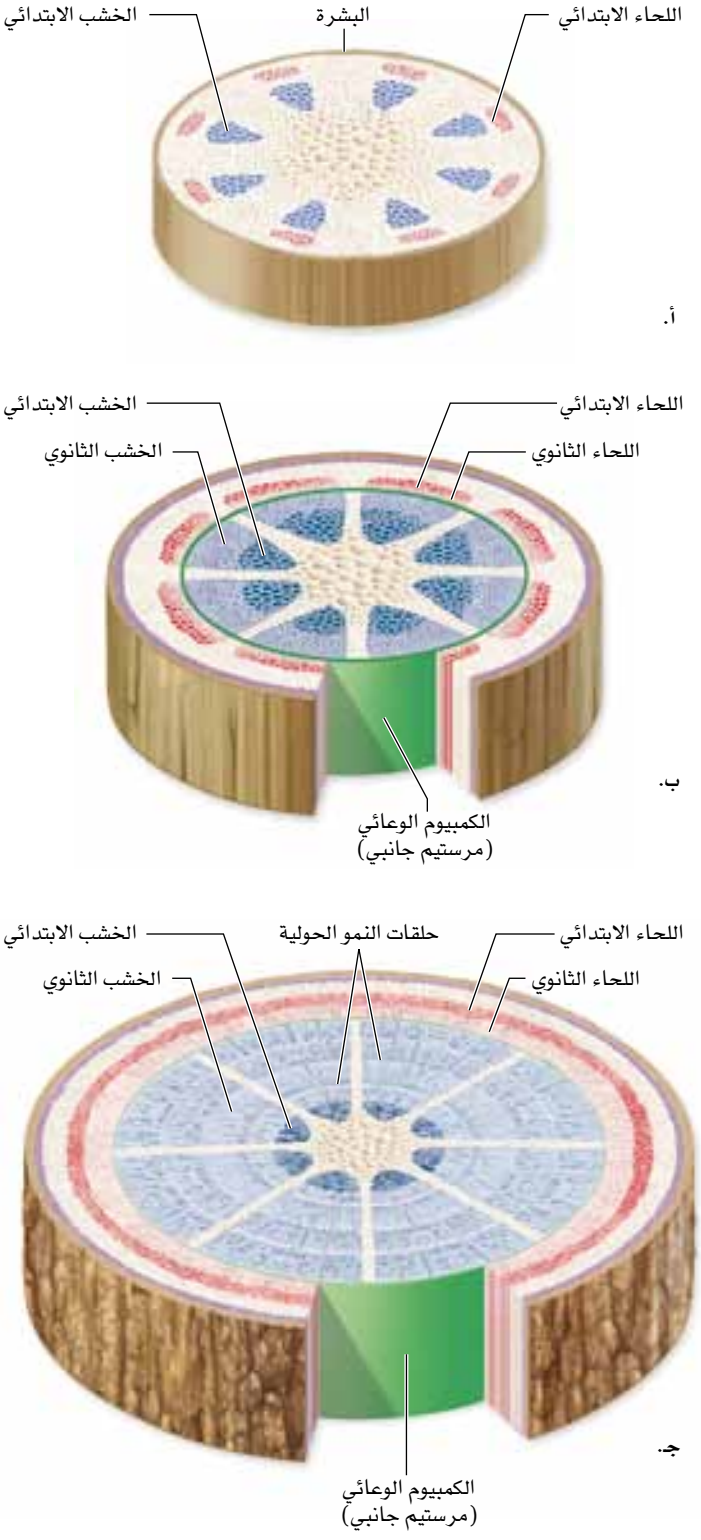
التركيب الداخلي للساق

الصفة الرئيسة المميزة لساق ذوات الفلقة وذوات الفلقتين الحقيقية هي ترتيب نظام النسيج الوعائي (الشكل 36-23). معظم الحزم الوعائية في ذوات الفلقة متناثرة عبر النظام النسيجي الأساسي، في حين أن النسيج الوعائي في ذوات الفلقتين الحقيقية يكون مرتبًا في حلقة ذات نسيج أساسي داخلي (النخاع)، ونسيج أساسي خارجي (القشرة). ويرتبط ترتيب النسيج الوعائي مباشرة بقدرة الساق على النمو الثانوي. ففي ذوات الفلقتين الحقيقية، يتكون الكمبيوم الوعائي بين الخشب الابتدائي واللحاء الابتدائي (الشكل 36-24).



الشكل 36 – 23

السيقان. مقطع عرضي لساقٍ صغيرة في (أ) ثنائي الفلقة حقيقي، نبات دوار الشمس المعروف *Helianthus annus*، حيث تترتب الحزم الوعائية حول الجزء الخارجي من الساق. **ب.** وحيد الفلقة *Zea mays*، الذرة، حيث تتبعثر الحزم الوعائية.

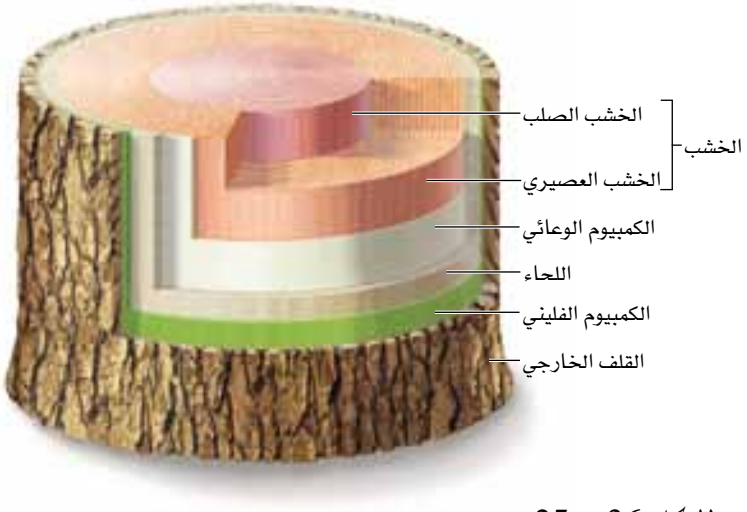


الشكل 36 – 24

النمو الثانوي. أ. يستمر النسيج الابتدائي في الاستطالة في ذوات الفلقتين، قبل بدء النمو الثانوي، لينتج المرستيم القمي نموًّا ابتدائيًّا. **ب.** عند ابتداء النمو الثانوي، ينتج الكمبيوم الوعائي أنسجة ثانوية، ويزداد قطر الساق. **جـ.** في هذه الساق ذات الأربع سنوات عمرًا، تستمر الأنسجة الثانوية في النمو العرضي، ويزداد الجذع سمكًا وتخشبًا. لاحظ أن الكمبيوم الوعائي يكون أسطوانة، تمتد محوريًّا (أعلى وأسفل) في الجذور والسيقان التي تحويها.

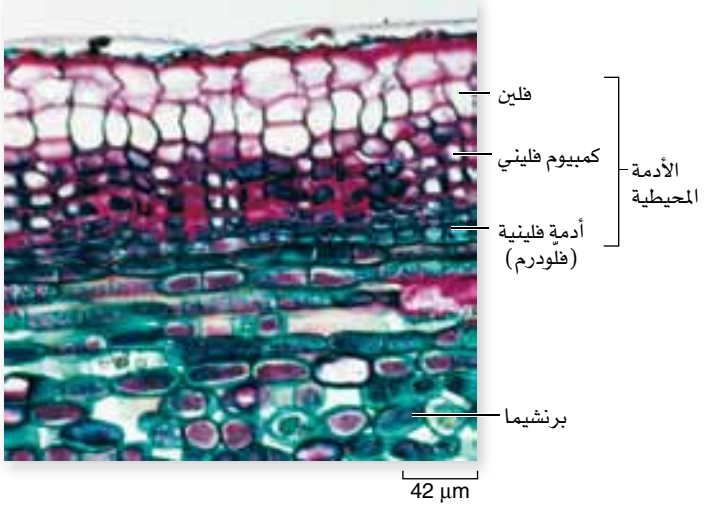
في الكثير من الحالات تشبه هذه لعبة وصل النقاط، حيث إن الكمبيوم الوعائي يربط حلقة الحزم الوعائية الابتدائية. ليس هناك طريقة منطقية لربط النسيج الوعائي الابتدائي لذوات الفلقة بصورة تسمح بزيادة موحدة في نموها المحيطي. وبافتقار ذوات الفلقة للكمبيوم الوعائي، فلا يتم بها نمو ثانوي.

وتدلل الحلقات في جذع الشجرة على أنماط النمو الحولي في الكمبيوم الوعائي؛ حيث يتغير حجم الخلايا اعتمادًا على ظروف النمو (الشكل 36-25). تتكون الخلايا الكبيرة تحت ظروف نمو جيدة مناسبة، كما في أشهر الصيف في المناطق المعتدلة. وتشير الحلقات ذات الخلايا الصغيرة للفصول ذات النمو المحدود. وفي ذوات الفلقتين الخشبية ومغطاة البذور، يظهر كمبيوم ثانٍ، وهو كمبيوم الفلين في القشرة الخارجية (أحيانًا في البشرة أو اللحاء)؛ وينتج خلايا فلينية صندوقية للخارج، ويمكنها إنتاج خلايا الفلّودرم التي تشبه الخلايا البرنشيمية نحو الداخل (الشكل 36-26).



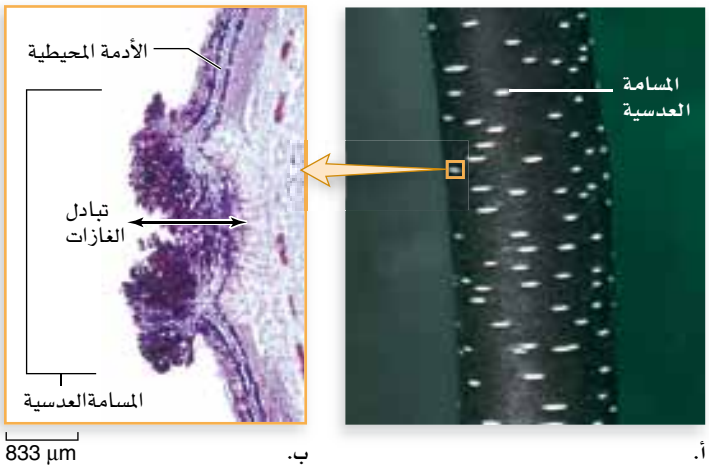
الشكل 36 – 25

ساق شجرة. يكوّن الكمبيوم الوعائي حلقات من الخشب (الخشب العصيري، والخشب الصلب غير الناقل) واللحاء، في حين ينتج كمبيوم الفلين الفلين.



الشكل 36 – 26

مقطع من الأدمة المحيطية. مرحلة مبكرة في تطور الأدمة المحيطية في الحور القطني *Populus* sp.



الشكل 36 – 27

المسامات العدسية أ. المسامات العدسية، وهي المناطق المتعددة الصغيرة الباهتة اللون والمرتفعة، مبينة هنا على قلف شجرة الكرز *Prunus cerasifera*، وهي تسمح بتبادل الغاز بين الجو المحيط، والنسيج الحي مباشرة تحت القلف في النباتات الخشبية. ب. مقطع عرضي في العديسة في ساق نبات البيلسان *Sambucus canadensis*.

ويشار بشكل عام لكل من الكمبيوم الفليني، والفلين، والأدمة الفلينية بالأدمة المحيطية *Periderm* (انظر الشكل 36-26). ويشكل النسيج الفليني، الذي ترصعت خلاياه بمادة طاردة للماء وهي السوبرين، القلف الخارجي *Outer bark*. ونسيج الفلين يمنع الماء والغذاء عن البشرة، حيث تموت وتنفصل. في السيقان الصغيرة، يتم تبادل الغازات بين أنسجة الساق والهواء خلال الثغور إلا أنه مع إنتاج كمبيوم الفلين، فإنه ينتج أيضًا كميات من الخلايا التي تفتقر للسوبرين تحت الثغور. تسمح هذه الخلايا المفتقرة للسوبرين باستمرار تبادل الغازات، ويطلق عليها المسامات العدسية *Lenticels* (الشكل 36-27).

تقوم السيقان المتحورة بالتكاثر الخضري، وتخزين المواد الغذائية

مع أن معظم السيقان تنمو قائمة، إلا أن بعضها يتحور لخدمة أغراض خاصة، تشمل التكاثر الخضري الطبيعي. وفي الحقيقة، فإن الانتشار الواسع لعمليات التكثير التجاري والخاص للنباتات، غالبًا ما يتضمن قطع سيقان متحورة إلى قطع صغيرة، حيث تتم بعدها زراعتها لتنتج نباتات جديدة. وعندما تصبح السيقان المتحورة اللاحقة مألوفة لديك، فعليك أن تتذكر أن السيقان عليها أوراق عند العقد مع سلاميات بينها، وبراعم على إبط الأوراق، في حين أن الجذور ليس لها أوراق أو براعم إبطية.

الأبصال Bulbs للأبصال والزنابق سيقان منتفخة تحت الأرض، وهي في الحقيقة براعم كبيرة ذات جذور عرضيّة في قواعدها (شكل36-28أ). ويتكون معظم البصلة من أوراق لحمية مرتبطة بساق صغيرة. وفي نبات البصل، تكون الأوراق اللحمية محاطة بأوراق حرشفية رقيقة، وتشكل قواعد للأوراق الطويلة الخضراء فوق سطح التربة.

الكورمات (السيقان الكعبية) Corms تُنتج نباتات مثل الزعفران، والجلاديولا، ونباتات الحديقة العشبية الأخرى الكورمات التي تشبه الأبصال. عند قطع الكورمة هذه إلى نصفين، فإنها لا تحمل أوراقًا لحمية، وبدلًا من ذلك، فإن غالبية الكورمات تتكون من الساق مع القليل من الأوراق البنية غير الفاعلة، على الخارج، وتحتها بعض الجذور العرضية.

الشكل 36-28

أنواع السيقان المتحورة.

الرايزومات Rhizomes تنتج النباتات المعمرة، والخنشارية، والسوسن الملتحي، وكثير من النباتات الأخرى الرايزومات، التي هي سيقان أفقية تنمو تحت الأرض، وغالبًا قريبة من السطح (الشكل 36 - 28ب). ولكل عقدة ورقة حرشفية صغيرة جدًا مع برعم إبطي؛ وهناك أوراق أكبر قادرة على البناء الضوئي يمكن إنتاجها عند قمة الرايزوم. تنتج الجذور العرضية على طول هذه الساق العرضية، وبصورة رئيسة على السطح السفلي.

السيقان الزاحفة والهوائية Runners and Stolons تنتج نباتات الفراولة سيقانًا أفقية، ذات سلاميات طويلة، التي لا تشبه الرايزومات في أنها تنمو على سطح الأرض، وليس تحتها. ويمكن لزاحفات عدة أن تتوزع خارجة من نبات واحد (الشكل 36-28جـ). ويستعمل بعض علماء الحياة كلمة الساق الهوائية Stolon ملازمة للزاحفات Runner، وبعضها الآخر يستخدم السيقان الهوائية لوصف سيقان ذات سلاميات طويلة (لكن دون جذور) تنمو تحت الأرض، كما في البطاطا *Solanum sp.*، مع أن البطاطا نفسها نوع آخر من السيقان المتحورة، وهي الدرنات.

الدرنات Tubers يمكن أن تتجمع النشويات في نبات البطاطا في قمم الرايزومات التي تنتفخ مكونة الدرنات، وتموت الرايزومات بعد نضج الدرنات (الشكل 36-28د). وعيون البطاطا هي براعم إبطية، تتكون في إبط الأوراق الحرشفية. وأمّا الأوراق الحرشفية الموجودة عند بدء تكون البطاطا فتسقط في الحال، تاركة ندبًا ورقية مجاورة لكل عين بطاطا ناضجة.

المحاليق (اللوالب) Tendrils تنتج كثير من النباتات المتسلقة مثل العنب واللبلاب الإنجليزي سيقانًا تعرف بالمحاليق، تلتف على الدعامات، وتساعد على التسلق (الشكل 36-28هـ). وإن بعض المحاليق الأخرى مثل تلك التي في البازيلاء والقرع، هي في الحقيقة أوراق أو وريقات متحورة.

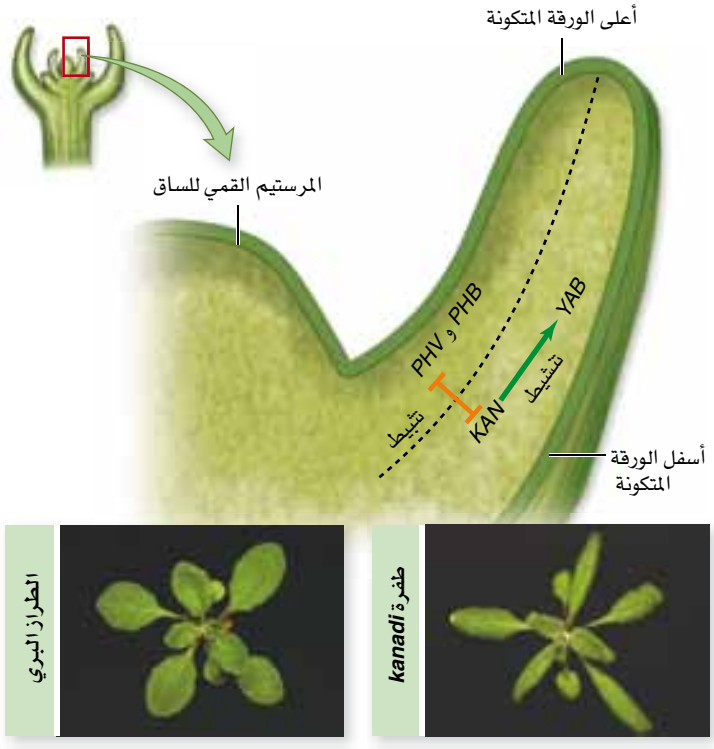
السيقان الورقية Cladophylls تنتج الصباريات وكثير من النباتات الأخرى سيقانًا منبسطة قادرة على البناء الضوئي تسمى السيقان الورقية، وهي تشبه الأوراق (شكل36- 28و). وفي الصباريات تكون الأوراق الحقيقية أشواكًا متحورة (انظر القسم الآتي).

يوسع نظام الساق (النظام الخضري) الجسم الابتدائي والثانوي للنبات بإنتاج سيقان إبطية وأعضاء تشمل الأوراق والمحاليق والأزهار. ويمكن للسيقان المتحورة أن تزيد القدرة التخزينية والبناء الضوئي.

5-36 الأوراق: أعضاء البناء الضوئي

إن الأوراق التي تبدأ على شكل بادئات بالمرستيم القمي (انظر الشكل 36-20) أساسية للحياة، كما نعرفها؛ لأنها المركز الأساسي لعملية البناء الضوئي على اليابسة، موفرة بذلك أساسًا للسلسلة الغذائية. وتنتشر الأوراق بتوسع الخلية وانقسامها. وكما هي الأذرع والأرجل في الإنسان، فالأوراق تراكيب محددة، وهذا يعني أن نموها يتوقف بعد النضج. وحيث إن الأوراق ذات أهمية للنبات، فإن صفات مثل كيفية ترتيبها، وشكلها، وحجمها، وتركيبها الداخلي تُعدّ ذات أهمية عالية، ويمكن أن تختلف كثيرًا. إن الأنماط المختلفة لها القيم التكيفية نفسها في البيئات المختلفة.

والأوراق هي امتدادات للمرستيم القمي للسيقان ولتطور الساق. وعند ظهورها أولًا على شكل بادئات، تكون غير ملتزمة بتكوين الأوراق. فقد بينت تجارب مخبرية صحة ذلك، حيث تم عزل بادئات أوراق صغيرة من الخنشار ونباتات أخرى، وتم تنميتها نسيجيًّا. فإذا كانت البادئات صغيرة جدًا، فإنها سوف تكون ساقًا كاملة بدلًا من الورقة. ويحدث تموضع بادئات الأوراق وانقسام الخلايا الأولي، قبل أن تصبح هذه الخلايا ملتزمة بمسلك التكوين الجنيني للورقة.



الشكل 36 – 29

تكون الجزأين العلوي والسفلي في الأوراق. إن كثيرًا من الجينات تشكل ورقة نبات رشاد الجدران ذات السطحين العلوي والسفلي المتميزين. هذه الجينات تشمل *PHAVOLUTA (PHV)* , *KANDI (KAN)* , *YABBY (YAB)* , *PHABULOSA (PHB)*. إن *RNA* لكل من *PHB* و *YAB* محدِّد للجزء العلوي من الورقة، في حين أن *KAN* و *YAB* يتم تفعيلها في خلايا الجزء الأسفل من الورقة. وتوجد علاقة تضادية بين *PHB* و *KAN*، ما يؤدي لتحديد تفعيل كل واحد منهما لمنطقة منفصلة من الورقة. يؤدي *KAN* لتفعيل *YABBY* ولتطور الجزء السفلي من الورقة. ودون وجود *KAN*، فإن كلًّا من سطحي الورقة سيتطور ليعطي الجزء العلوي منها.

تمثل التراكيب الخارجية للورقة المظهر الوعائي الخارجي

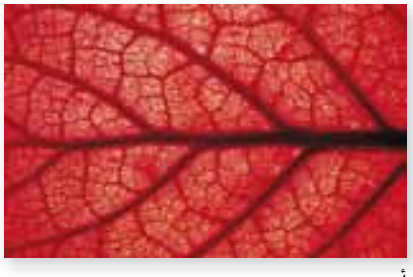
تقع الأوراق في مجموعتين مختلفتين في المظهر الخارجي، ما يمكن أن يعكس فروقًا في الأصل التطوري. **فالورقة الدقيقة Microphyll** هي ورقة بعرق واحد، يتفرع من الأسطوانة الوعائية للساق، ولا يمتد على طول الورقة. الأوراق الدقيقة غالبًا ما تكون صغيرة ومرتبطة مبدئيًّا مع اللحاء (انظر الشكل 30)، ومعظم النباتات لها أوراق تسمى **الأوراق الكبيرة Megaphylls** التي تمتلك كثيرًا من العروق.

لغالبية أوراق ذوات الفلقتين الحقيقية نجد نصلًا *Blade* مسطحًا، وعنقًا رفيعة *Petiole*. ويعكس تسطح النصل انتقالًا من التماثل الشعاعي إلى التماثل الظهري–البطني (القمة–القاعدة). ويؤدي تسطح الورقة لزيادة سطح منطقة البناء الضوئي، ويبدو أن علماء الحياة على وشك بداية فهم كيفية هذا الانتقال من خلال دراسة طفرات، تفتقر للقمة والقاعدة المميزتين، وتحليل هذه الطفرات (الشكل 36-29).

إضافة إلى ذلك، فإن زوجًا من الأذينات يمكن وجوده عند قاعدة العنق، وهذه الأذينات يمكن أن تكون شبيهة بالورقة، أو على هيئة شويكات متحورة (كما في الجراد الأسود) *Robinia pseudo-aracia* أو غدد كما في شجرة الخوخ ذات الأوراق الأرجوانية *Prunus cerasifera*، وتختلف كثيرًا في حجمها من المجهرية إلى ما يوازي نصف حجم نصل الورقة.

تفتقر الأعشاب وذات الفلقة الواحدة عادة للعنق، وتميل هذه الأوراق لتغليف الساق في اتجاه القاعدة. وتتكون العروق (مصطلح يستعمل لوصف الحزم الوعائية في الأوراق) من كل من الخشب واللحاء، وتتوزع في كل نصل الورقة. إن العروق الرئيسة متوازية في معظم ذوات الفلقة، في حين أن عروق ذوات الفلقتين تكوِّن شبكة منظمة دقيقة على الأغلب (الشكل 36-30).

يكون نصل الورقة على أشكال عدة؛ تتباين من البيضوي إلى المفصص بعمق، بحيث تظهر بوصفها وريقات منفصلة. ففي **الأوراق البسيطة Simple Leaves** (الشكل 36-31أ) كتلك التي في البنفسج، أو شجرة البتولا يكون النصل غير مقسم، إلا أن الأوراق البسيطة يمكن أن تكون مسننة، ومبعجة، أو مفصصة



أ.

ب.

الشكل 36 – 30

أوراق ذات الفلقتين الحقيقية وذات الفلقة الواحدة. أ. لأوراق ذات الفلقتين الحقيقية، مثل البنفسج الإفريقي من سريلانكا عروق شبكية. ب. لأوراق ذات الفلقة الواحدة مثل البلّميط (ضرب من النخل) عروق متوازية. ورقة ذات الفلقتين عوملت بالكيماويات؛ لجعلها شفافة، ثم صبغت بصبغة حمراء لتوضيح العروق بشكل تام.

أ. ب. جـ.

الشكل 36-31

الأوراق البسيطة والمركبة. أ. ورقة بسيطة، حافتها مفصصة بشكل كبير، مأخوذة من شجرة بلوط *Quercus robur*. ب. ورقة مركبة ريشية مأخوذة من نبات السدر الجبلي *Sorbus sp*. الورقة المركبة ترتبط مع برعم جانبي واحد موجود، حيث يتصل عنق الورقة مع الساق. جـ. أوراق مركبة راحية لمتسلق فرجينيا *Parthenocissus quinquefolia*.

بأحجام مختلفة، كما في شجر البلوط والقيقب.

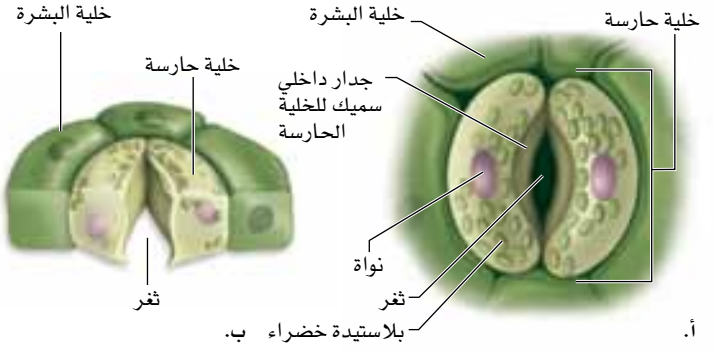
وفي **الأوراق المركبة Compound Leaves** (شكل36-31ب، جـ) كما في السدر، أو البيلسان الصندوقي، والجوز، فإن النصل مقسّم إلى وريقات، وتبقى العلاقة بين تطور الورقة المركبة والبسيطة سؤالًا مفتوحًا. لقد تمت مناقشة تفسيرين: الأول أن الورقة المركبة هي ورقة بسيطة عالية التفصص، أما الثاني فهو أن الورقة المركبة تستخدم برنامجًا تطوريًّا للسيقان، وكل وريقة كانت في مرحلة ما ورقة. ولمعالجة هذا السؤال، يستعمل الباحثون طفرات منفردة معروفًا عنها القدرة على تحويل الأوراق المركبة إلى أوراق بسيطة.

فإذا تم ترتيب الوريقات في أزواج على طول محور مركزي عام، فإن الورقة تبدو مركبة ريشية (الشكل 36 - 31 ب). أما إذا خرجت الوريقات من نقطة مشتركة عند نهاية النصل في العنق، فتكون الورقة مركبة راحية (شكل36-31جـ). وتوجد الأوراق الراحية المركبة في كستناء الحصان *Aesculus spp.* وفي متسلق فيرجينيا *Parthenocissus quinquefolia*. ويمكن أن يحمل نصل الورقة نفسها ترتيبات لعروقها مشابهة لترتيب النصل، وتسمى عندها معرّقة راحية أو ريشية.

تنظيم التراكيب الداخلية للورقة التبادل الغازي والتبخر

تغطي مجمل سطح الورقة بشرة شفافة، ولا تحوي معظم هذه الخلايا أي بلاستيدات خضراء. كما تم وصفه سابقًا، فإن للبشرة كيوتيكلًا شمعيًّا، ويمكن وجود أنواع مختلفة من الغدد والشعيرات. كذلك تحوي البشرة السفلى (وأحيانًا البشرة العليا) في معظم الأوراق كثيرًا من الشقوق أو الثغور الشبيهة بالفم، والمحاطة بالخلايا الحارسة (الشكل 36-32).

يسمى النسيج بين البشرتين العليا والسفلى **النسيج المتوسط Mesophyll**.



الشكل 36-32

ثغر. أ. منظر سطحي ب. منظر في مقطع عرضي.

وينتشر في هذا النسيج المتوسط كثير من العروق ذات الأحجام المختلفة. تحتوي معظم أوراق ذوات الفلقتين الحقيقية نوعين مميزين من النسيج المتوسط. بالقرب من البشرة العليا، نجد صفًّا واحدًا إلى صفوف عدة (اثنين في العادة) من الخلايا الكلورنشيمية (برانشيما بها بلاستيدات)، ذات شكل أسطواني متراصة بشدة، التي تكون النسيج المتوسط العمادي (الشكل 36-33). وتحوي بعض النباتات، مثل الأوكاليبتوس، أوراقًا تتدلى إلى الأسفل بدلًا من امتدادها أفقيًّا، ولها نسيج متوسط عمادي على جانبي الورقة؛ فليس هناك سطح علوي، في الواقع.

تقريبًا، نجد أن كل أوراق ذوات الفلقتين لها خلايا نسيج متوسط إسفنجي بين النسيج الوسطي العمادي والبشرة السفلى، وبوجود كثير من الفراغات البينية في كل النسيج. وتقوم الثغور والفراغات بين الخلوية المتصلة بعملية التبادل الغازي ومرور بخار الماء من الخلايا.

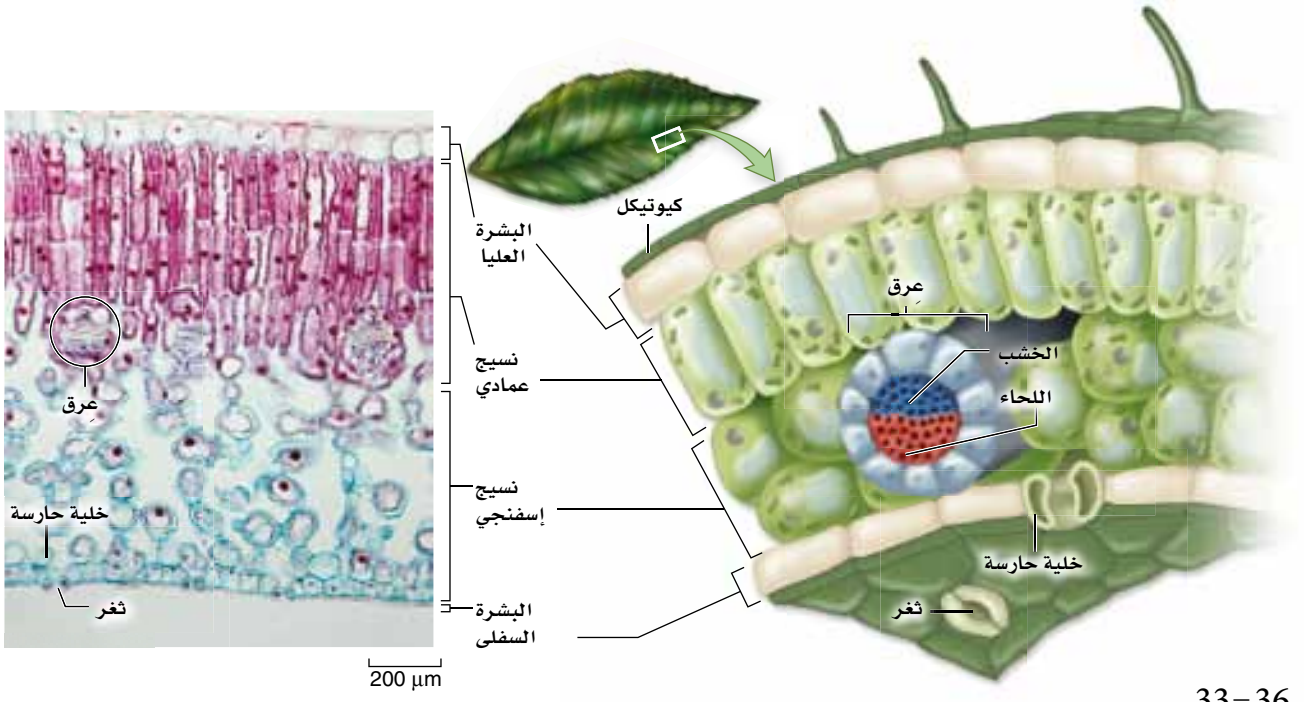
أما النسيج الوسطي في ذوات الفلقة الواحدة، فيكون غير متطور إلى نسيج وسطي عمادي وإسفنجي غالبًا. وهنا نجد القليل من التمييز بين البشرتين العليا والسفلى. بدلًا من ذلك، نجد أن الخلايا المحيطة بالنسيج الوعائي مميزة، وهي مركز تثبيت الكربون. وهذا الفرق التشريحي يتفق مع عملية بناء ضوئي معدَّلة كثيرًا، وهو البناء الضوئي رباعي الكربون، الذي يعمل على تعظيم كمية ثاني أكسيد الكربون إلى حدّها الأعلى، نسبةً إلى الأكسجين لتقليل فقدان الطاقة في أثناء التنفس الضوئي (انظر الفصل الـ 8). يرتبط تشريح الورقة مباشرة بدورها المتأرجح، للموازنة بين فقدان الماء والتبادل الغازي، ونقل منتجات عملية البناء الضوئي لمختلف أجزاء النبات.

الأوراق المتحورة أجزاء متعددة الاستعمالات

استعمرت النباتات كثيرًا من أنواع البيئات من الصحاري إلى البحيرات إلى الغابات المطيرة، وقد ظهرت تحورات الأعضاء النباتية؛ كي يتكيف كل نبات مع بيئته الخاصة. والأوراق بشكل خاص، طوّرت تكيفات مذهلة، وسنبحث فيما يأتي بعض هذه التحورات:

الأوراق الزهرية (القنابات). تحمل نباتات مثل البونسيته، والقرانيا أزهارًا صغيرة خضراء مصفرة نسبيًّا. إلا أن كلا النباتين يُنتج أوراقًا متحورة كبيرة تسمى القنابة *Bract* تكون غالبًا حمراء في البونسيته وبيضاء في القرانيا. تحيط هذه القنابات الزهرة الحقيقية، وتقوم بعمل البتلات الزُّخرفية نفسه. وفي نباتات أخرى، نجد أن هذه القنابات صغيرة جدًا وغير واضحة.

الأشواك المحورية. تتحور أوراق كثير من نباتات الصبار والباربري، ونباتات أخرى على شكل أشواك *Spines* (انظر الشكل 36-28و). ففي الصباريات يؤدي صغر مساحة الأوراق إلى تقليل فقدان الماء، وتعمل الأشواك الحادة على ردع المفترسات. ويجب عدم الخلط بين هذه الأشواك الصغيرة والأشواك *Thorns* الموجودة في نبات جراد العسل *Gleditsia triacanthos*، التي هي سيقان متحورة، أو الإبر الثاقبة الموجودة في توت العليق، وهي



الشكل 36-33

الورقة في مقطع عرضي. مقطع عبر الورقة، يبين ترتيب النسيج المتوسط العمادي، والإسفنجي، والحزمة الوعائية، أو العرق والبشرة مع أزواج خلايا حارسة تحيط بجانبي الثغر.

ببساطة نتوءات من البشرة أو القشرة الواقعة تحتها.

الأوراق التكاثرية. ينتج كثير من النباتات، وبالذات نبات الكلانشو، أوراقًا صغيرة، إلا أنها ممتدة على طول أطرافها. عند فصل كل واحد من هذه النباتات الصغيرة عن الورقة يتمكن هذا النبات من النمو والاستقلال ليصل إلى حجم نبتة كاملة. وتنتج نبتة الخنشار المتحرك *Asplenium rhizophyllum* نباتات صغيرة جديدة في أعلى سعفاتها. ومع أن كثيرًا من الأنواع قادرة على إعادة بناء نبات بالكامل من أنسجة أوراقها، إلا أن هذا التجديد يوجد في أنواع قليلة فقط.

أوراق النافذة. ينتج كثير من الأنواع النباتية التي تنمو في المناطق الجافة أوراقًا عصارية مخروطية، وذات قمم شفافة. تصبح هذه الأوراق مطمورة غالبًا في الرمل الذي تذروه الرياح، إلا أن أطرافها الشفافة ذات البشرة والجُليد السميكين تسمح بمرور الضوء للفراغات الداخلية. وتوفر هذه الخاصّيّة إتمام عملية البناء الضوئي تحت سطح الأرض.

أوراق الظل. تميل الأوراق المتكونة في الظل التي تتعرض للقليل من ضوء الشمس لأن تكون مساحتها السطحية كبيرة، وأقل سمكًا، وذات نسيج متوسط أقل من الأوراق على الشجرة نفسها التي تتعرض لضوء مباشر أكثر. ويلاحظ أن هذه المرونة في التكيف مذهلة، حيث يمكن أن تؤدي المؤشرات البيئية دورًا رئيسًا في التطور.

الأوراق آكلة الحشرات. من المعروف أن هناك ما يقارب 200 نوع من النباتات الزهرية، لها القدرة على امتلاك أوراقٍ صائدة للحشرات، وبعضها يهضم الأجزاء الطرية منها. وتنمو النباتات ذات الأوراق الصائدة للحشرات غالبًا في المستنقعات التي تفتقر للعناصر التي يحتاج إليها النبات، أو أنها تحوي القليل من هذه العناصر، يضعف هذا الأمر قدرة النبات على استكمال عملياته الأيضية اللازمة للنمو والتكاثر. لذا، فهو يستكمل احتياجاته من خلال عمليات امتصاص المواد الغذائية الإضافية القادمة من المملكة الحيوانية.

نباتات الدورق (مثل سراسينيا *Sarracenia* ودارلنجتونيا *Darlingtonia* ونيبنثس *Nepenthes*) ذات أوراق مخروطية، يتجمع فيها ماء المطر. يكون الجزء الداخلي من هذه الأوراق أملس جدًا وقويًّا، ولكن توجد على جوانب هذه الأوراق شعيرات صلبة متجهة للأسفل. وعند سقوط حشرة ما داخل هذه الأوراق ستجد صعوبة في الخروج والنجاة، ومن ثم تسقط داخلها، تمتصّ الورقة المواد الغذائية الناتجة عن تحليل الحشرة عن طريق أنزيمات النبات نفسه، وبفعل البكتيريا أيضًا. ولبعض النباتات، كما في نبات ندى الشمس *Drosera* غدد تفرز مادة مخاطية لزجة تعمل على اصطياد الحشرات التي تُهضم فيما بعد عن طريق الأنزيمات.

إن مصيدة حشرات فينوس *Dionaea muscipula* تنتج أوراقًا تبدو منفصلة عند العرق الوسطي، بحيث إذا استثيرت شعيرات صغيرة على نصل الورقة عن طريق حشرة متحركة، فإن نصفي الورقة ينطبقان على الحشرة، وتقوم الأنزيمات بتحليل الأجزاء الطرية إلى مواد غذائية يمكن امتصاصها عبر سطح الورقة.

يُعَدُّ النيتروجين أكثر العناصر المطلوبة، ومن المدهش أن مصيدة حشرات فينوس لا يمكنها العيش في بيئة غنية بالنيتروجين. وربما يعزى هذا إلى مادّة كيميائية معقدة تكونت في أثناء عملية التطور أدت إلى قدرتها على اصطياد الحشرات وهضمها.

للأوراق أشكال عدة؛ لتعظيم القدرة على البناء الضوئي، وفي بعض الحالات لتوفير الحماية، أو للحصول على بعض المواد الغذائية. ولا بد من توازن دقيق في الأوراق بين التبادل الغازي لعملية البناء الضوئي وفقدان الماء من الثغور. في هذا الفصل، ركّزنا على تركيب جسم النبات شاملًا الشكل الخارجي بمجمله، والتركيب النسيجي. في الفصول اللاحقة سوف نقدم وظائف النبات بالتفصيل، حيث نبدأ في تطور النبات الخضري في الفصل المقبل.

36-1 تنظيم جسم النبات: نظرة عامة (شكل 36-1)

تمتلك النباتات الوعائية الحديثة كثيرًا من التراكيب المتخصصة التي هي تكيفات للحياة في بيئة اليابسة.

- تتكون النباتات الوعائية من نظامي الجذر والساق.
  - يقع النظام الجذري تحت سطح الأرض، وهو يثبت النبات، ويحصل له على الماء والمواد الغذائية.
  - يقع نظام الساق فوق سطح الأرض، ويتكون من سيقان للدعامة، وأوراق قادرة على البناء الضوئي، وأزهار للتكاثر.
- تحوي الجذور والسيقان والأوراق ثلاثة أنسجة أساسية، هي: الأدمة، والنسيج الأساسي، والنسيج الوعائي (سيتم بحثه في الجزء المقبل).
- يحوي المرستيم خلايا جذعية تعمل مثل الخلايا الجذعية الحيوانية، حيث تبقى إحدى الخلايا مرستيمية عند انقسامها، وتتمايز الأخرى إلى نسيج معين.
  - المرستيم القمي يوجد في أطراف الساق وبالقرب من أطراف الجذر، ويعطي ثلاثة أنسجة مرستيمية ابتدائية؛ الأدمة الابتدائية، والكمبيوم الابتدائي، والمرستيم الأساسي.
  - توجد المرستيمات الجانبية في النباتات القادرة على النمو الثانوي، وتعطي الكمبيوم الوعائي والكمبيوم الفليني، ما يؤدي لزيادة سمك الساق.

36-2 الأنسجة النباتية

تحتوي النباتات على ثلاثة أنظمة أساسية من الأنسجة، هي: الأدمة، والنسيج الأساسي، والنسيج الوعائي.

- يتكون نسيج الأدمة عادة من طبقة واحدة من الخلايا، ويكوّن البشرة الواقية المغطاة بالكيوتيكل (الجُليد) الدهني لمقاومة فقد الماء. وتشمل الخلايا المتخصصة في البشرة مايأتي:
  - الخلايا الحارسة المحيطة بالثغور، وتنظم مرور الماء والغازات.
  - الشعيرات، وهي نموات من بشرة الساق تشبه الشعرة وتحافظ على برودة الأوراق وتقلل التبخر، وبعضها غدي، ويفرز مادة تمنع التغذي على النباتات.
  - الشعيرات الجذرية، وهي امتدادات للبشرة الجذرية، وتؤدي لزيادة المساحة السطحية، وفعالية الامتصاص.
- تقوم الأنسجة الأساسية بوظائف متعددة مثل الدعم، والخزن، والبناء الضوئي.
- تتكون الأنسجة الوعائية من الخشب، واللحاء، وكلاهما ينقل المواد للنبات.
  - الخلايا الخشبية ميتة، وهي الناقل الرئيس للماء والمعادن في النبات.
  - خلايا اللحاء حية، وهي النسيج الناقل الأساس للغذاء في النباتات الوعائية (الشكل 36-13).

36-3 الجذور: تراكيب للتثبيت والامتصاص

تشكل الجذور التكيف الرئيس للحياة على البيئة اليابسة، وتقوم بتثبيت النبات وامتصاص المواد الغذائية والماء (الشكل 36-14).

- تحوي الجذور النامية أربع مناطق، هي: قلنسوة الجذر، ومنطقة انقسام الخلايا، ومنطقة الاستطالة، ومنطقة النضج.
- ينتج المرستيم الأساسي داخل البشرة الخلايا البرنشيمية لخزن الغذاء، ويكوّن البشرة الداخلية المشبعة بالسوبرين، أو بشريط كاسبر.
- كل الأنسجة الواقعة داخل البشرة الداخلية تدعى الأسطوانة الوعائية.
- يوجد بين البشرة الداخلية واللحاء أسطوانة من الخلايا المسماة الحلقة المحيطية، التي تكوّن الجذور الجانبية في ذوات الفلقة الواحدة أو الكمبيوم الوعائي والكمبيوم الفليني في ذوات الفلقتين الحقيقية.
- غالبًا، تمتلك نباتات ذات الفلقتين جذرًا وسطيًّا وتديًّا، يمتد عميقًا في التربة، في حين أن ذوات الفلقة الواحدة لها نظام جذري ليفي ضحل.
- غالبًا، تتكون الجذور العرضية من الساق، وليس من الجذر، وتساعد على تثبيت النبات.
- الجذور عالية التحور تكون للدعم والتثبيت، أو للحصول على الأكسجين، أو لخزن الماء والغذاء، أو للتطفل على نبات عائل.

36-4 السيقان: دعامات للأعضاء فوق سطح الأرض

تمتد السيقان في الهواء فوق سطح الأرض، وتدعّم الكتلة النباتية ضد الجاذبية.

- يُنتج المرستيم القمي للساق أنسجة الساق، وبادئات الأوراق، وبادئات البراعم التي تتطور مكونة الأوراق، والسيقان، والأزهار.
- ترتبط الأوراق بالسيقان عند العقد، وتسمى المسافات بين العقد السلاميات.
- الإبط هو المنطقة بين عنق الورقة والساق، ويتكون البرعم الإبطي في إبط ذوات الفلقتين.
- تحتوي ذوات الفلقة وذوات الفلقتين العشبية بلاستيدات خضراء وثغورًا، ويمكن أن توجد شعيرات، ولكنها لا تنتج الفلين.
- تحتوي السيقان الخشبية براعم جانبية على طولها، أما الأشجار متساقطة الأوراق، فتتكون لها أذينات عند فقدان الأوراق في الخريف.
- تتناثر الحزم الوعائية لذوات الفلقة الواحدة عشوائيًّا خلال النسيج الأساسي، في حين أنها في ذوات الفلقتين تترتب في حلقة، حيث يتكون الكمبيوم الوعائي بين الخشب الداخلي واللحاء الخارجي، ما يمكن من النمو الثانوي.
- يشير النخاع إلى الخلايا البرنشيمية الواقعة في مركز الساق.
- تحوي الأدمة المحيطية الكمبيوم الفليني، والفلين المشبع بمادة السوبرين الطاردة للماء.
- ينتج الكمبيوم الفليني المسامات العدسية وفيها خلايا لا تحوي السوبرين، وتسمح بتبادل الغازات.
- السيقان المتحورة تشمل: الأبصال، والكورمات، والرايزومات، والسيقان الزاحفة والهوائية، والدرنات، والمحاليق، والسيقان الورقية. تتكاثر هذه السيقان خضريًّا، وتخزن المواد الغذائية.

36-5 الأوراق: أعضاء البناء الضوئي

تشكل الأوراق المواقع الأساسية للبناء الضوئي، وتتضمن كثيرًا من التكيفات المختلفة في الشكل الخارجي (الشكل 36-33).

- هناك نوعان أساسيان من الأوراق: صغيرة وكبيرة.
- العروق والحزم الوعائية متوازية في ذوات الفلقة، وتشكل شبكة في ذات الفلقتين.
- تحوي أوراق معظم ذوات الفلقتين نصلًا مسطحًا وعنقًا رفيعًا، في حين أن ذوات الفلقة عادة لا تحوي عنقًا، بل تغلف الساق.
- يمكن أن يكون نصل الورقة بسيطًا غير مقسم، أو يكون مقسمًا إلى وريقات مرتبة في أنماط مختلفة.
- يشمل نسيج الورقة البشرة، وخلايا حارسة تحوي الكلوروفيل، والنسيج الوعائي وطبقتين من الخلايا الكلورنشيمية (النسيج المتوسط العمادي والإسفنجي) وتقعان بين البشرتين: العليا والسفلى.
- تكيفت الأوراق بصورة مدهشة للقيام بكثير من الوظائف: القنابات الزهرية، والأشواك، والوحدات التكاثرية، والوقائية، وصائدة الحشرات.

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. قبل خمس عشرة سنة علّق والداك أرجوحة بساق منخفضة على شجرة كبيرة في ساحة منزلك. عندما تذهب للجلوس فيها اليوم، فإنك تحس بالارتفاع نفسه عن الأرض تمامًا كما كانت عندما جلست عليها أول مرة منذ خمس عشرة سنة. السبب في أن الأرجوحة ليست أعلى مما كانت عليه على الرغم من نمو الشجرة يعود إلى:
   أ. أن جذع الشجرة يبين فقط النمو الثانوي.
   ب. أن جذع الشجرة جزء من نظام النمو الابتدائي للنبات، ولا تحدث أي استطالة في ذلك الجزء من الشجرة.
   جـ. أن الشجرة تفتقر للمرستيم القمي، وبذلك لا تنمو طولًا.
   د. أنك تهذي؛ لأنه من المستحيل أن تبقى الأرجوحة في مكانها، ولا ترتفع عن الأرض مع نمو الشجرة.
2. من ميزات النباتات النمو غير المحدود، وهذا النمو غير المحدود ممكن؛ لأن:
   أ. المنطقة المرستيمية للنمو الابتدائي تنتشر عبر كل جسم النبات.
   ب. كل أنواع الخلايا في النبات تعطي أنسجة مرستيمية على الأغلب.
   جـ. الخلايا المرستيمية تحل محل بعضها بصورة مستمرة.
   د. كل الخلايا في النبات تستمر في الانقسام بصورة لانهائية.
3. لو أتيح لك وضع الحلقة المحيطية لجذر نبات في مكان طبقة البشرة، فإن أثر ذلك في نمو الجذر هو:
   أ. لن يحدث نمو ثانوي في المنطقة المكتملة النضج من الجذر.
   ب. سيقوم المرستيم القمي للجذر بإنتاج نسيج وعائي بدلًا من نسيج البشرة.
   جـ. لا شيء يتغير؛ لأن الحلقة المحيطية توجد عادة بالقرب من طبقة البشرة في الجذر.
   د. سوف تنمو جذور جانبية من المنطقة الخارجية للجذر، وتفشل في الارتباط مع النسيج الوعائي.
4. الفرق الوحيد بين نظامي الجذور والسيقان في النباتات الوعائية هو:
   أ. لا يتمكن النظام الجذري من النمو الثانوي.
   ب. ينمو النظام الجذري نموًّا ثانويًّا، إلا أنه لا يكوّن القلف.
   جـ. تحوي الأنظمة الجذرية مناطق مهمة لاستطالة الخلايا، في حين أن السيقان لا تحوي ذلك.
   د. يمكن للأنظمة الجذرية خزن احتياطات الغذاء، في حين أن السيقان لا تقوم بذلك.
5. عند تقشير البطاطا للعشاء، فإنك تزيل معظم:
   أ. نسيج البشرة. ب. النسيج الوعائي.
   جـ. النسيج الأساسي. د. أ + ب.
6. يمكنك تحديد عمر شجرة البلوط من خلال عدِّ الحلقات السنوية لـ _____ والمكونة عن طريق _____
   أ. الخشب الابتدائي/المرستيم القمي.
   ب. اللحاء الثانوي / الكمبيوم الوعائي.
   جـ. نسيج البشرة / الكمبيوم الوعائي.
   د. الخشب الثانوي / الكمبيوم الوعائي.
7. يمكن الآن تنمية كثير من الخضروات بالزراعة المائية، حيث توجد جذور النبات مبدئيًّا في وسط مائي. واحد من التراكيب الجذرية الآتية لم يعد ذا فائدة في الزراعة المائية:
   أ. البشرة. ب. الخشب.
   جـ. قلنسوة الجذر. د. الشعيرات.
8. تتشابه الشعيرات الجذرية والجذور الجانبية في الصفات كلها ما عدا:
   أ. كليهما يزيد المساحة السطحية الامتصاصية للجذر.
   ب. كليهما معمر عادة.
   جـ. كليهما متعدد الخلايا.
   د. ب و جـ.
9. واحد مما يأتي غير صحيح فيما يتعلق بسيقان النباتات الوعائية:
   أ. تتكون السيقان من قطع متكررة تحوي العقد والسلاميات.
   ب. يحدث النمو الابتدائي فقط في المرستيم القمي للسيقان.
   جـ. يمكن أن تترتب الأنسجة الوعائية خارج الساق أو تنتشر خلاله.
   د. يمكن للسيقان أن تحوي ثغورًا.
10. تتكون أعضاء النبات من خلال:
   أ. انقسام الخلية في النسيج الجاميتي.
   ب. انقسام الخلية في النسيج المرستيمي.
   جـ. هجرة الخلية إلى الموقع المناسب من النسيج.
   د. ترتيب المادة الوراثية في الخلايا المولدة، بحيث يتم تنشيط الجينات المتخصصة في ذلك العضو.
11. واحد من أنواع الخلايا النباتية الآتية في غير موقعه من حيث الوظيفة:
   أ. الخشب ونقل المواد الغذائية المعدنية.
   ب. اللحاء، حيث يعمل بوصفه جزءًا من القلف.
   جـ. الشعيرات تقلل التبخر.
   د. الكولنشيما تقوم بعملية البناء الضوئي.
12. عند النظر لأنواع الخلايا في شجرة بلوط، حيث نبدأ من وسط الشجرة متجهين إلى الخارج، التسلسل الصحيح هو:
   أ. النخاع، الخشب الثانوي، الخشب الابتدائي، الكمبيوم الوعائي، اللحاء الابتدائي، اللحاء الثانوي، كمبيوم الفلين، الفلين.
   ب. النخاع، الخشب الابتدائي، الخشب الثانوي، الكمبيوم الوعائي، اللحاء الثانوي، اللحاء الابتدائي، الكمبيوم الفليني، الفلين.
   جـ. النخاع، الخشب الابتدائي، الخشب الثانوي، الكمبيوم الوعائي، اللحاء الثانوي، اللحاء الابتدائي، الفلين، الكمبيوم الفليني.
   د. النخاع، اللحاء الابتدائي، اللحاء الثانوي، الكمبيوم الوعائي، الخشب الثانوي، الخشب الابتدائي، الكمبيوم الفليني، الفلين.
13. قمتَ بشراء منزل مطل بشكل رائع على الجبال، ولكن جارك قام بغرس مجموعة من الأشجار تحجب عنك هذا المنظر. وفي محاولة لإزالة الأشجار دون أن تكون مسؤولًا عن العمل، بدأت بتدريب عدد من حيوانات النيص للدخول إلى الساحة في الليل للقيام بعملية سرية، ولكي تكون عملية قتل الأشجار فعالة جدًا، فعليك بتدريب هذه الحيوانات للقيام بالإزالة الكلية لـ:
   أ. الكمبيوم الوعائي. ب. الكمبيوم الفليني.
   جـ. الفلين. د. اللحاء الابتدائي.

أسئلة تحدٍّ

1. تقوم النباتات بكثير من التحورات للتعامل مع التحديات البيئية، عرّف الجذر والساق والورقة المحورة المحببة لديك، وابنِ قضية للدفاع عن أيها أحسن مثالًا لعضو نبات متحور.
2. لقد عرفت طفرة من نبات الذرة التي لا تتمكن من تمايز الخلايا الوعائية، كيف سيؤثر هذا في قيام النبات بوظائفه؟
3. إن الزيادة السكانية على كوكبنا تؤثر في قدرتنا على إنتاج الغذاء اللازم لهؤلاء، ولو كان بإمكانك هندسة نبات يتضمن مجموعة من المحاصيل، فما الصفات التي يمكن أن تدخلها إليه؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 37

التّشكّل الخضري في النباتات

Vegetative Plant Development

مقدّمة

كيف تتطوّر البيضة المخصّبة إلى نبات كامل النضج؟ لأن الخلايا النباتية غير قادرة على الحركة، فإنّ توقيت كلّ انقسام خلوي واتجاهه يجب أنْ يُنَظَّمَ بعناية فائقة. تحتاج الخلايا إلى معلومات حول موقعها نسبة إلى الخلايا الأخرى. وبذلك فإنّ تخصصَ الخلايا عمليةٌ منظمةٌ. يكون الجنين المتّكون غضًّا، ولذلك تطورت مجموعة من التراكيب الواقية منذ أن بدأت حياة النباتات على اليابسة.

فعليًّا، يتكوّن جزء واحد من النّبات، عندما يظهر على سطح التربة، وتتشكّل الأجزاء الجديدة خلال مدة حياة النّبات.

موجز المفاهيم

37-1 تكوين الجنين

- *تتقسم خليّة واحدة لتكون خطة جسم النّبات ثلاثي الأبعاد.*
- *تنتج خطة جسم النّبات خلال عملية التّكوين الجنينيّ.*
- *تتشكّل المغذيات المخزونة خلال عملية التّكوين الجنينيّ.*

37-2 البذور

- *تحمي البذور الجنين.*
- *التكيفات الخاصة بالبذور تحسّن فرص الحياة.*

37-3 الثّمار

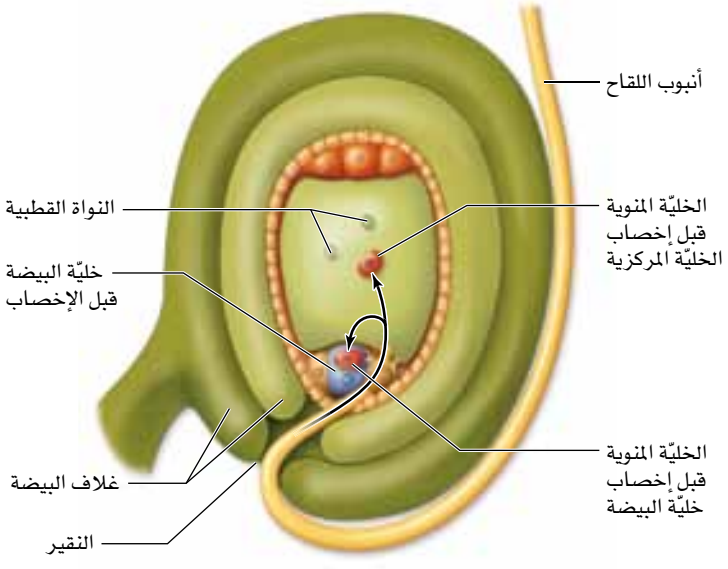
- *يبدي شكل الثّمرة التكيفات البيئيّة.*
- *تُمكن الثّمار النباتات الزّهريّة من الوجود في مناطق شاسعة.*

37-4 الإنبات

- *تحفّز إشارات وظروف خارجية عملية الإنبات.*
- *يدعم الغذاء المخزون حياة البادرة النامية.*
- *تأخذ النباتات الحديثة موقعها في البيئة، وتبدأ بعملية البناء الضّوئي.*

1-37 تكوين الجنين

يبدأ تطوّر الجنين بعد أنْ يتمّ إخصاب خليّة البيضة. وكما تم وصفه باختصار في (الفصل الـ 30)، يدخل أنبوب اللقاح خلال نموه إلى الكيس الْجنينيّ عبر واحدة من الخلايا المساعدة، حيث تخرج منه خليتان منويتان (الشكل 37-1). تخصب واحدة من الخلايا المنوية الخليّة المركزية بأنويتها القطبية، وتنقسم لتنتج تركيبًا غذائيًّا للجنين يُسمّى **الإندوسبرم Endosperm**. أما الخليّة المنوية الثانية فتخصب البيضة، وينتج **الزّيجوت Zygote** حيث ينقسم بعد ذلك مكونًا **الجنين Embryo**.



الشكل 37-1

الإخصاب يحفز التّكوين الْجنينيّ. تخصب خليّة البيضة داخل الكيس الْجنينيّ من إحدى الخلايا المنوية التي تخرج من أنبوب اللقاح، وتُخَصِّبُ الخليّةُ المنويةُ الثانيةُ الخليّةَ المركزيةَ لتكوين الإندوسبرم. يبين الشكل الخليّة المنوية قبل الإخصاب بقليل.

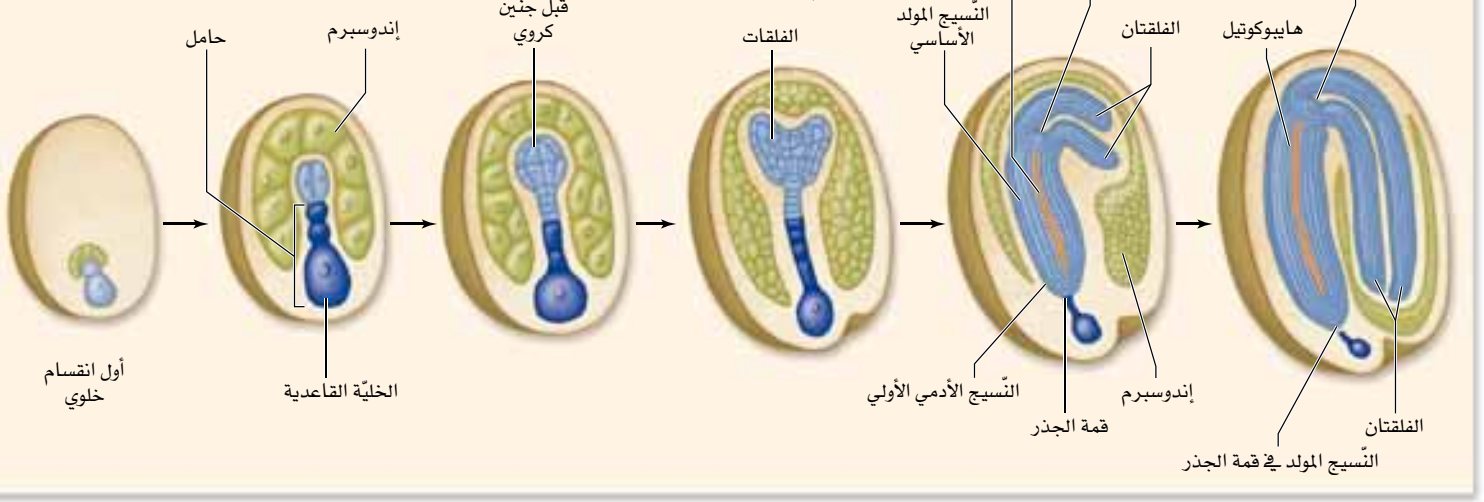
تنقسم خليّة واحدة لتكوّن خطة جسم النّبات ثلاثي الأبعاد

يكون الانقسام الأول للزيجوت (البويضة المخصبة) في النباتات الزّهريّة غير متناظر، ويُنتج خلايا ذات مصيرين مختلفين (الشكل 37-2). واحدةٌ من الخلايا الناتجة عن الانقسام صغيرةٌ، وذات سيتوبلازم كثيف. هذه الخليّة التي مصيرها موجه لتكوين الجنين تبدأ بالانقسام بشكل متكرر، وفي مستويات مختلفة مكوِّنة كرة من الخلايا. الخليّةُ الثانيةُ الناتجة عن الانقسام كبيرةُ الحجم، تدخل انقسامات متلاحقة مكوِّنة تركيبًا طويلًا يُسمّى **الحامل** (المعلِّق) **Suspensor** الذي يوصل الجنين بالنّسيج المغذي للبذرة. ويوفر الحامل كذلك مسارًا لانتقال الغذاء إلى الجنين خلال تكوينه. ويتكوّن محور الجذر والمجموع الخضري في هذا الوقت. تكون الخلايا المجاورة للحامل مهيأة لتكوين الجذر، في حين تشكّل الخلايا الموجودةُ في الطرف الآخر من المحور المجموعَ الخضريَّ في النهاية.

البحث في الآليات التي تشكّل عدم تناظر في الانقسامات خلال تكوين الجنين النباتي عملية صعبة؛ لأن الزّيجوت يكون منغرسًا في الطّور الجاميتي الأنثوي، ومحاطًا بأنسجة الطّور البوغي (البويضة وأنسجة الخباء أو الكربلة) (الفصل الـ 30). ولفهم بيولوجية الخليّة خلال الانقسام الأول غير المتناظر للزيجوت، درس علماء الأحياء الطحلب البني المسمى فيوكس *Fucus*. ويجب الحذر عند مطابقة النتائج التي يتمّ الحصول عليها من الطحالب البنية، مع تلك التي تحصل في النباتات الزّهريّة خلال الانقسام غير المتناظر؛ لأنّ الأسلافَ المشتركةَ الأخيرةَ للطحالب البنية والنباتات الزّهريّة مخلوقاتٌ وحيدةُ الخليّةِ. ومَعَ هذا، فإنّ الانقسامات غير المتناظرة تعود إلى مراحل قديمة جدًا في شجرة الحياة وحتى في البكتيريا.

تطوّر الزّيجوت في الفيوكس

تخرج البيضة في الطحلب البني فيوكس *Fucus* قبل الإخصاب. لذا، لا توجد أنسجة إضافية تحيط بالزّيجوت، ما يسهل ملاحظة تطوره. يؤسس البروز الذي يظهر على أحد أطراف الزّيجوت للمحور العمودي. عندما يحصل الانقسام الخلوي،



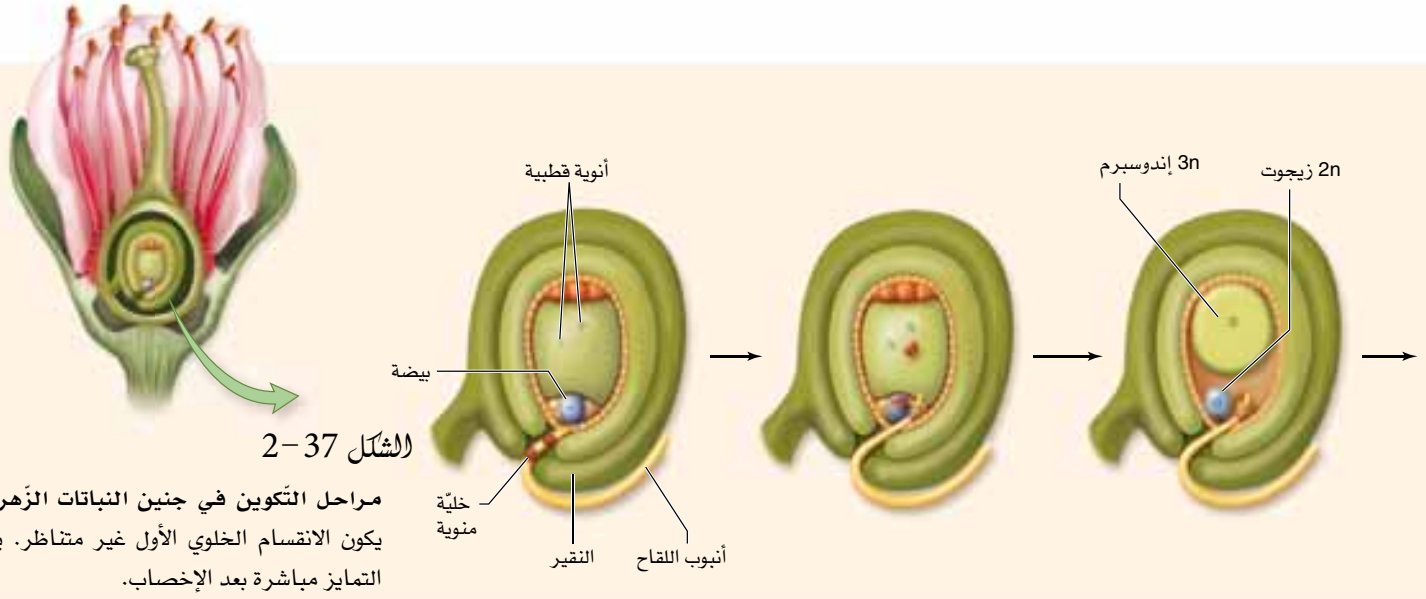
يصبح هذا البروز الخليّة الابنة الأصغر حجمًا. تتطوّر هذه الخليّة الصغيرة لتكوّن الزّوائد الْجذريّة التي تثبت الطحلب، في حين تشكّل الخليّةُ الكبيرة الجزءَ الأساسيّ في جسم الثالوس البوغي (الشكل 37-3).

يبدأ تكوّن هذا المحور في نقطة دخول الخليّة المنوية. ولكن يمكن تعديل هذا الموقع من خلال مؤثرات بيئية، وبشكل خاص الضّوء والجاذبية التي تضمن توجيه الزّوائد الْجذريّة (أشباه الجذور) نحو الأسفل والثالوس إلى الأعلى. إنّ تشكّل تدرجات تركيز داخلية مختلفة تؤدي إلى تحديد موقع تكوين أشباه الجذور استجابة للمؤثّرات الْبيئيّة.

تعتمد القدرة على «تذكر» مكان تكون أشباه الجذور على وجود جدار الخليّة. ففي بعض التجارب التي تمّت فيها إزالة أنزيمية لجدران خلايا فيوكس *Fucus* التي كان من المفروض أن تصبح إما أشباه جذور أو جسم النّبات، قامت هذه الخلايا بتكوين أيٍّ من هذه الأجزاء. يحتوي جدار الخلايا على أصناف مختلفة من السّكريّات والبروتينات المرتبطة بالتركيب الليفي للجدار. وقد أصبحت دراسة هوية المؤثرات التطورية في جدران الخلايا مجالًا مهمًّا في الأبحاث العلمية.

دراسة الطّفرات المتعلقة بالتّكوين الْجنينيّ

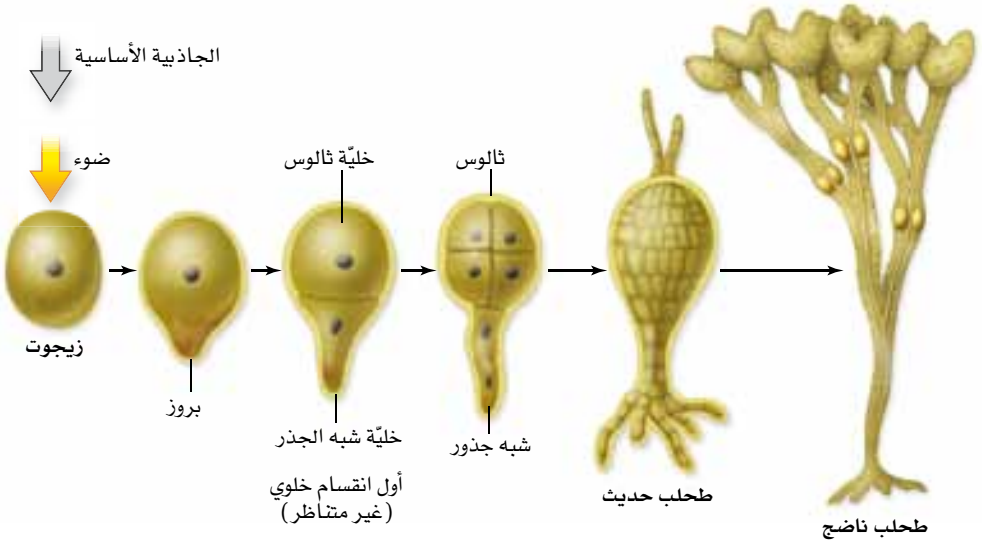
مكنت الأساليب الْوراثيّة من دراسة التطور غير المتناظر في النباتات الزّهريّة. فلقد أوضحت دراسةُ الطّفراتِ الأخطاءَ التي يمكن أنْ تحصل خلال التّكوين الْجنينيّ، التي تمكّن عادة من التّوصّل إلى آليات التّكوين الْجنينيّ الطّبيعيّ. فمثلًا الطّفرة في الحامل لنبات رشاد الجدران *Arabidopsis* تُحْدِثُ خللًا في التّكوين الْجنينيّ، وحصول تكوين شبه جنيني في الحامل (الشكل 37-4). لقد أدى



الشكل 37-2

مراحل التّكوين في جنين النباتات الزّهريّة. يكون الانقسام الخلوي الأول غير متناظر. يبدأ التمايز مباشرة بعد الإخصاب.

الشكل 37-3



الانقسام غير المتناظر في زيجوت الفيوكس. إنّ التّوزيع غير المتناظر للمواد في الزّيجوت يؤدي إلى ظهور بروز في الموقع الذي سيحصل فيه الانقسام الأول. يؤدي هذا الانقسام إلى تكوين خليّة صغيرة تنقسم، وتكون أشباه الجذور، في حين تكوّن الخليّةُ الكبيرةُ بعد انقسامها الثالوسَ أو الجسمَ الأساسيَّ للطحلب. يحدد موقع دخول الخليّة المنوية المكان الذي ستتشكّل فيه الخليّة الصغيرة المكونة لأشباه الجذور، ولكن يمكن لكلّ من الضّوء والجاذبية تعديل هذا المكان للتأكد من أنّ أشباه الجذور ستخرج نحو الأسفل لتثبت الطحلب البنيّ. تُحْدِثُ تيارات كهربائية يدفعها الكالسيوم فرقًا في تركيز الجزيئات المشحونة التي تؤدي إلى إضعاف جدران الخليّة في الموقع الذي ستخرج منه أشباه الجذور. ويتمّ «خزن» مصير هاتين الخليّتين الناتجتين في ذاكرة مكونات الجدار الخلوي.

تحليل هذا النوع من الطّفرات إلى استنتاج أنّ وجود الجنين الطبيعي يمنع الحامل من تكوين جنين آخر.

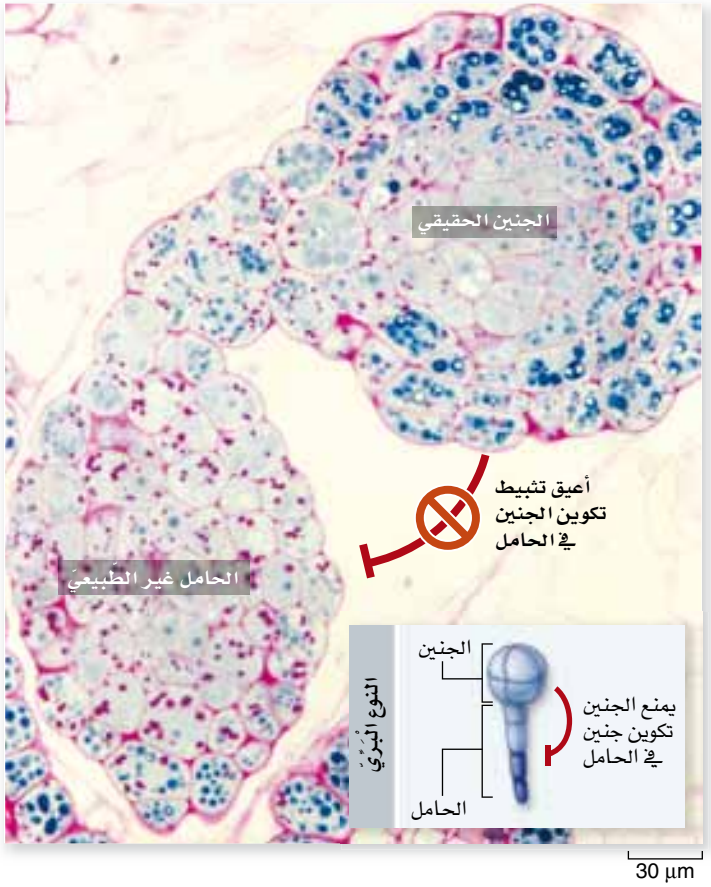
تنتج خطة جسم النبات خلال عملية التّكوين الْجنينيّ

يتكوّن الشكل والمظهر ثلاثي الأبعاد في النباتات من خلال تنظيم مستويات وأنماط الانقسام الخلوي. ولقد بينا قبل قليل كيف يظهر المحور العمودي (الجذري-الخضرى) خلال المراحل الأولى، وهذا ينطبق أيضًا على ظهور المحور القطري (المحور الداخلي - الخارجي) (الشكل 37-5). ومع أنّ الانقسام الأول يؤدى إلى تكوين صفّ واحد من الخلايا، إلا أنّ هذه الخلايا تبدأ بالانقسام في اتجاهات مختلفة منتجة جسمًا كرويًّا مصمتًا من الخلايا بأبعاد ثلاثية. ويزداد المحور الجذري- الخضري في الطول كلما انقسمت الخلايا مع تكوين جدران خلوية موازية للسطح.

ولتكوين المحور القطري؛ تتبادل الخلايا الانقسامات المتزامنة منتجة جدرانًا خلوية موازية ثم عمودية على سطح الجنين (الشكل 37-5). ويجب أنْ تنقسم الخلايا في اتجاهين في المستوى القطري لتحافظ على المحيط في بداية التّكوين. ويبدو مستوى الجسم المتكون كما هو موضح في (الشكل 37-6). ينتج النّسيج المولد الْقُمِّيّ المكون من الخلايا ذات الانقسام المتسارع والموجودة في قمم الجذور والسيقان المحور الجذري- الخضري في المرحلة الكروية والأنسجة الأساسية الثلاث: الأدمي *Dermal* والأساسي *Ground* والوعائي *Vascular*. (انظر الفصل الـ 36) وتترتب هذه الأنسجة قطريًّا حول المحور الجذري- الخضري.

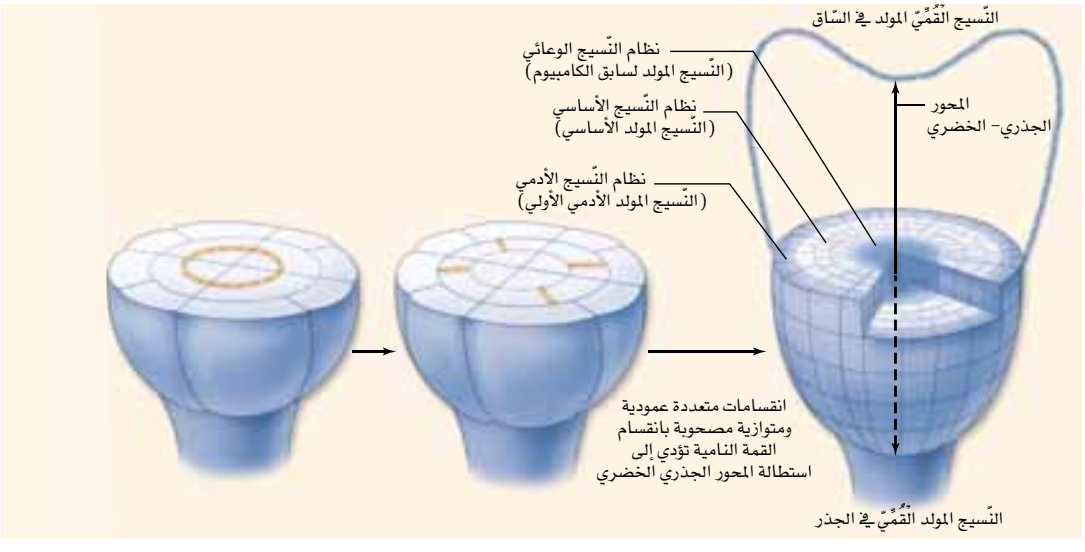
تكوين السّاق والجذور

كلّ من الأنسجة المولدة للجذر والسّاق عبارة عن نسيج مولد قمّيّ، ولكن التحكّم بهما يتمّ بشكل منفصل. ويدعم هذا الاستنتاج دراسة طفرة في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* غير المحتوي على النّسيج المولد للساق *Shootmeristemless (stm)* ويفشل في تكوين مجموع خضري حيّ، ولكنه ينتج مجموعًا جذريًّا (الشكل 37-7). لذا، فإنّ *STM* ضروريٌّ لتكوين النّسيج المولد للساق، ولا دور له في تشكيل النّسيج المولد للجذور.



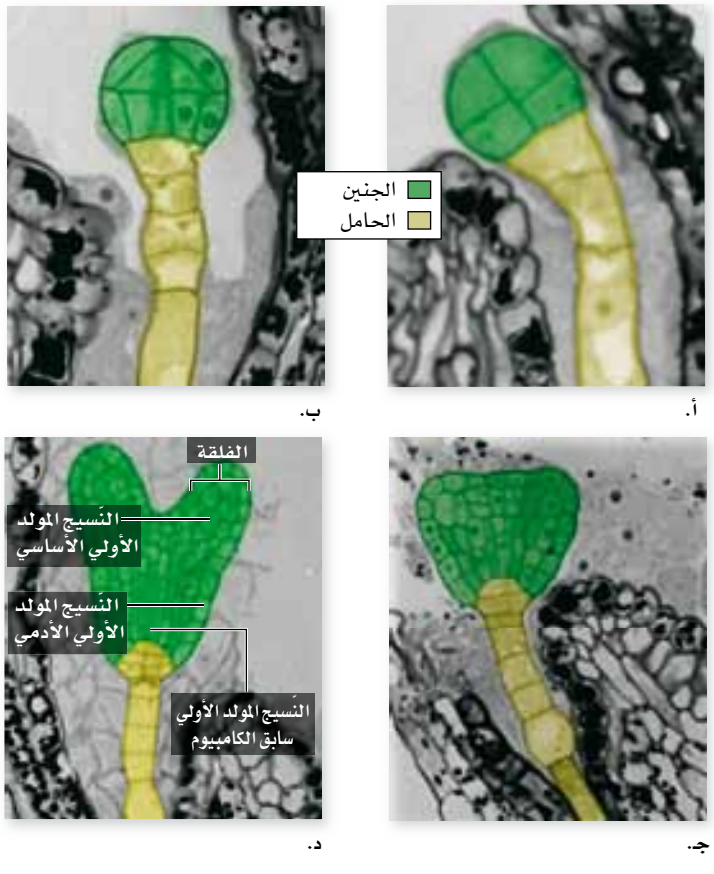
الشكل 37-4

يمنع الجنين تكوين جنين آخر من الحامل. هذه الطّفرة في الحامل (*sus*) في نباتات رشاد الجدران *Arabidopsis* تُحْدِثُ خللًا خلال تكوين الجنين. إجهاض تكوين الجنين يؤدي إلى تكوين شبه جنين من الحامل. هناك حاجة إلى *SUS* لمنع تكوين الجنين من خلايا الحامل.



الشكل 37-5

تَشَكُّلُ محورين خلال التّكوين الْجنينيّ. يكونُ المحورُ الجذريّ - الخضريّ عموديًّا. ويُكوّن المحور القطري مستويين موازيين لسطح التربة. تصبح نهاياتُ المحور الجذري - الخضري الأنسجةَ المولدةَ للجذور والقمة النامية. تتكون ثلاثة أنظمة نسيجية حول المحور الجذري - الخضري العمودي. يُشكّل الجنين حلقات متحدة المركز من الخلايا حول المحور الجذري - الخضري من خلال تنظيم مستوى الانقسام في الخليّة. تتبادل الخلايا في مراحل التّكوين الْجنينيّ المبكرة بين انقسامات منسقة تنتج جدرانًا خلوية جديدة موازية لسطح الجنين، وانقسامات خلوية تنتج جدرانًا خلوية عمودية على سطح الجنين. يوضح الخطّ البرتقاليّ الجدران الجديدة المتشكلة. ويبين الشكل مستوى واحدًا من الخلايا الموازية للسطح. تضيف عملية الانقسام الخلوي مجموعة من الخلايا أسفل هذا المستوى وفوقه كلما ازداد طول المحور الجذري - الخضري.

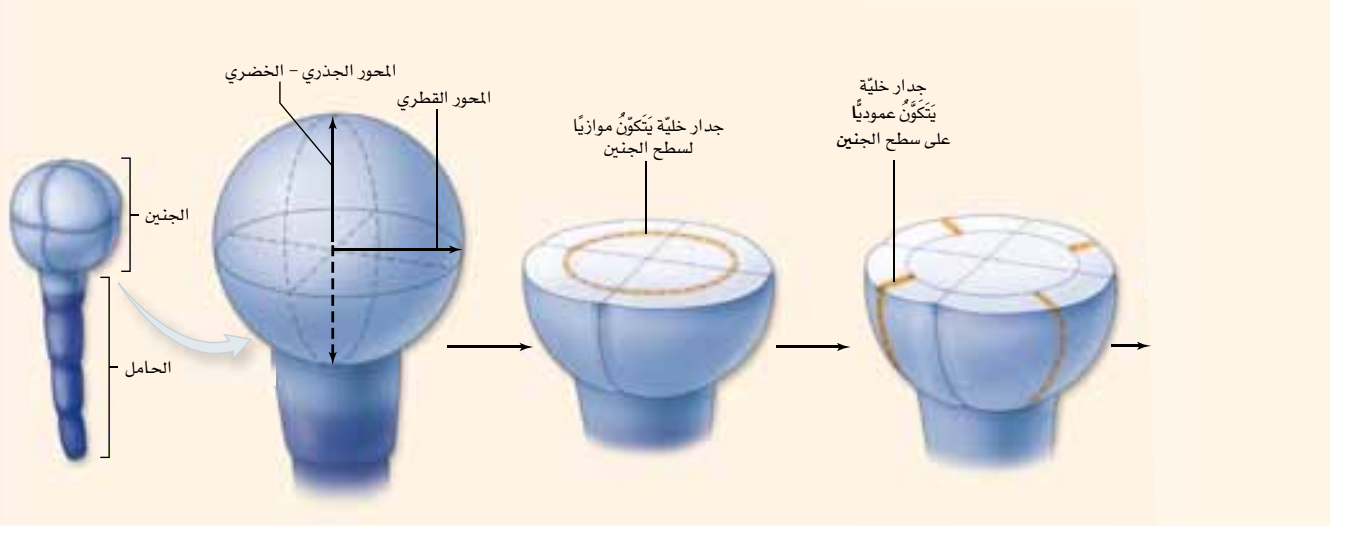


الشكل 37-6

المراحل الأولى في تكوين نبات رشاد الجدران *Arabidopsis thaliana*.
أ . تنتج مراحل الانقسام الأولى الجنين والحامل. ب. تُنْتَجُ المرحلةُ الكرويةُ من انقسامات في المحور الجذريّ- الخضريّ والمحور القطريّ. يحدث تمايز الخلايا مع تكوين النّسيج القمي المولد للجذور والسّاق، خلال هذه المرحلة جـ، د. مرحلة شكل القلب: تبدو الفلقات (أوراق البذرة) الآن واضحة، وتستمر أنظمة الأنسجة الثلاث في التمايز.

الشكل 37-7

الطّفرات عديمة النّسيج المولد للساق ضرورية لتكوين السّاق. هناك جينات خاصة بالمجموع الخضري تحدد تكوين النّسيج المولد القُمِّيّ في السّاق، ولكنها ليست ضرورية لتكوين الجذور. الطّفرة *stm* لنبات رشاد الجدران *Arabidopsis* (موضح في الأعلى) له نسيج مولد للجذر، ولكنه يفشل في تكوين النّسيج المولد للساق بين الفلقتين. النوع البَرِّيّ *STM* مبين أسفل الطّفرة *stm* للمقارنة.



تحدد جينات *STM* إنتاج عامل استنساخ ضمن جينات تسمى الصّندوق الذّاتيّ Homeobox وبذا تشترك في الأساس التطوري للجينات *Hox* المهمة في تكوين خطة الجسم في الحيوانات (انظر الفصلين الـ 19 و 25). ولكن، وبالمقارنة مع الحيوانات، فإنّ الجينات المشابهة لـ *Hox* لها دور محدود في تنظيم مستوى جسم النّبات. هناك عائلات أخرى من الجينات المنتجة لعوامل الاستنساخ تمّ التعرف إليها التي لها دور أساسي في تحديد الأنماط في النباتات.

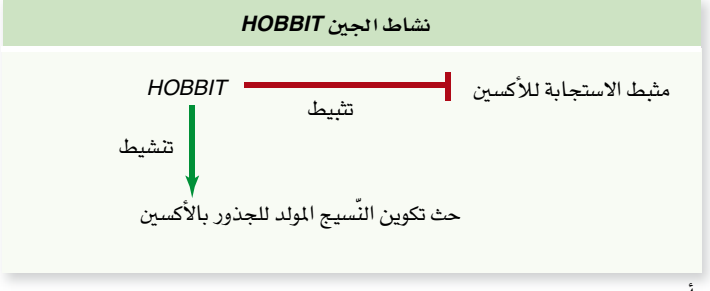
وبعكس *STM*، فإنّ *HOBBIT* ضروريٌّ لتكوين النّسيج المولّد للجذر، وليس للساق في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* (الشكل 37-7). الانقسام الخلوي في جنين النّبات hobbit يحدث في الاتجاه الخطأ، وبذلك لا يَتَكَوَّنُ نسيجٌ مولدٌ للجذر. يتراكم في النباتات نوع طفرة *hobbit* مثبط بيوكيميائي يمنع نشاط الجينات التي يحفزها الأكسين (أحد الهرمونات النباتية). وبالاعتماد على شكل النباتات

الشكل 37-8

التنظيم الْجنينيّ لتكوين المجموع الجذري الْجنينيّ في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*. أ . HOBBIT ينشط تكوين الجذور المستحث عن طريق الأكسين، ويمنع تثبيط الاستجابة للأكسين. ب. لا يستطيع MONOPTEROS العمل كأحد عوامل الاستنساخ عند ارتباطه بالمثبط. يقوم الأكسين بإزاحة المثبط من Monopteros وبذلك تنشط الجينات المسؤولة عن تكوين الجذور. الآلية المتعلقة بإزالة المثبط من Monopteros والمرتبط بالأكسين هي آلية معقدة وللتفاصيل (انظر الشكل 41-23). جـ. البادرة، من النوع الْبَرِّيّ، تعتمد على الجينات التي تنشطها الأكسينات لتكوين الجذور الطبيعية خلال التّكوين الْجنينيّ. د . بادرات النوع *hobbit* لديها جُذامة (عقب أبتر) بدلًا من الجذور لأن الانقسامات غير الطبيعية تمنع تكوين النّسيج المولد للجذور. هـ. بادرات النوع *Monopteros* لديها مثبت سفلي، ولا جذور لها.

استقصاء

بالرجوع إلى (هـ)، اشرح سبب عدم قدرة هذه الطّفرة على إنتاج جذور خلال التّكوين الْجنينيّ.

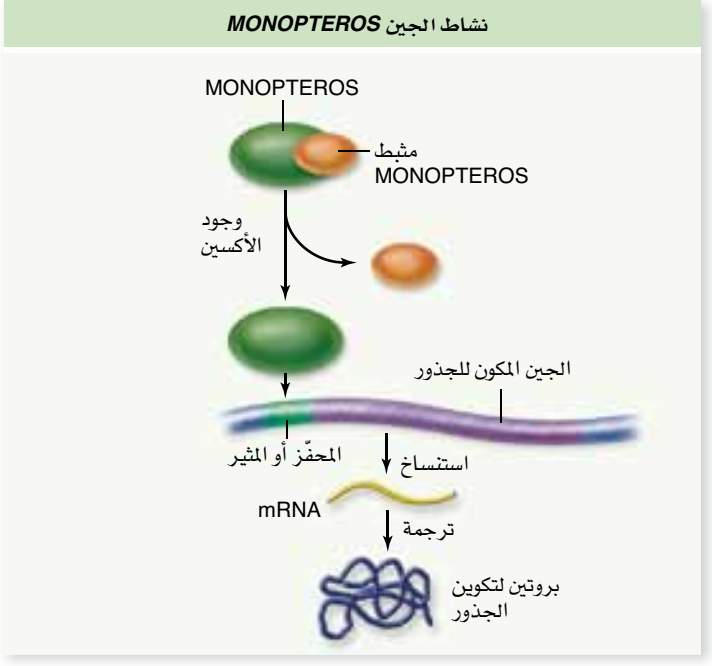


أ.

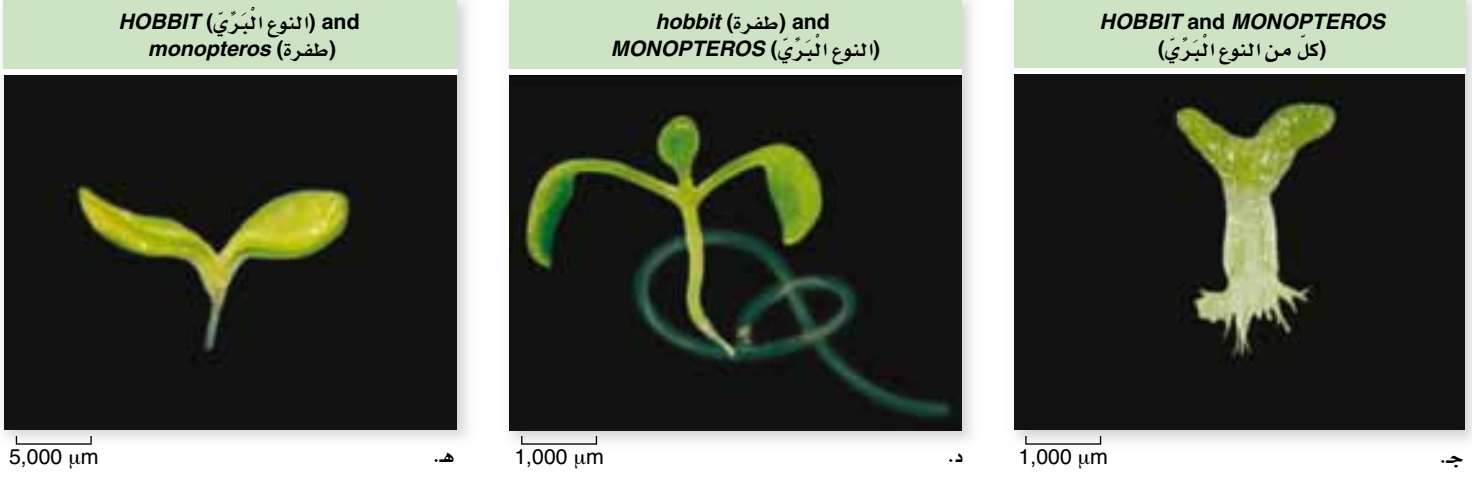
الطافرة، فإنّ دور *HOBBIT* يبدو مانعًا لتكوين المثبط للجينات التي تحفزها الأكسينات، أو بشكل أبسط بروتينات *HOBBIT* تمكن الأكسين من تحفيز، أو التعبير عن جين، أو مجموعة من الجينات الضرورية لحصول الانقسام الخلوي الصحيح لتكوين النّسيج المولد للجذور (الأكسيناتُ صنفٌ من سبعة أصناف من الهرمونات التي تنظم الوظيفة والتّكوين الْجنينيّ في النباتات، وسوف نوضح هذه المجموعة من الهرمونات النباتية في الفصل الـ 41). إنّ واحدة من الطرق التي يحثّ فيها الأكسين تعبير الجينات هي من خلال تنشيط عوامل الاستنساخ. يحدد الجين إنتاج عامل استنساخ مرتبط بالأكسين (انظر الشكل 37-8). وكما هو الحال في *HOBBIT* فإنه ضروري لتكوين الجذور فقط، وليس لتكوين المجموع الخضري في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* وعند تنشيطه، يرتبط بروتين *MP* بالمحفز لجين آخر مؤديًا إلى استنساخ أحد الجينات، أو مجموعة من الجينات الضرورية لتكوين النّسيج المولد للجذور.

استقصاء

توقع مظهر النّبات الذي يوجد به طفرة في الجين MP التي تنتج بروتين MP غير القادر على الارتباط بالمثبط.



ب.



تكوين أنظمة الأنسجة الثلاث

تتمايز ثلاثة أنسجة أساسية تسمى الأنسجة المولدة الأولية *Primary meristems* خلال المدة التي يكون الجنين فيها بشكل كرة من الخلايا (تسمى المرحلة الكروية؛ انظر الشكل 37-6). النّسيج **الأدمي الأولي Protoderm** يتكوّن من الخلايا الخارجية لجنين النّبات، ويتشكل منه النّسيج الأدمي *Dermal tissue* (انظر الفصل الـ 36). تنقسم هذه الخلايا دائمًا بشكل تكون فيه الصفيحة الخلوية عمودية على مستوى سطح الجسم. يحمي النّسيجُ الأدمي النّباتَ من الجفاف، ويكوّن هذا النّسيجُ الثقوبَ التي تُسَهِّلُ عملية تبادل الغازات، وتقلل من خسارة الماء. أما النّسيج **المولد الأساسي Ground Meristem** فيكوّن معظم الأجزاء الداخلية للنبات، وتقوم الخلايا الناتجة عن النّسيج الأساسي *Ground tissue* بوظيفة خزن الماء والغذاء. وأخيرًا النّسيج الأولي سابق **الكامبيوم Procambium** ويوجد هذا النّسيج في لبّ الجنين، وتكوّن خلاياه النّسيجَ الوعائيَّ للنبات *Vascular tissue* التي تنقل الماء والغذاء.

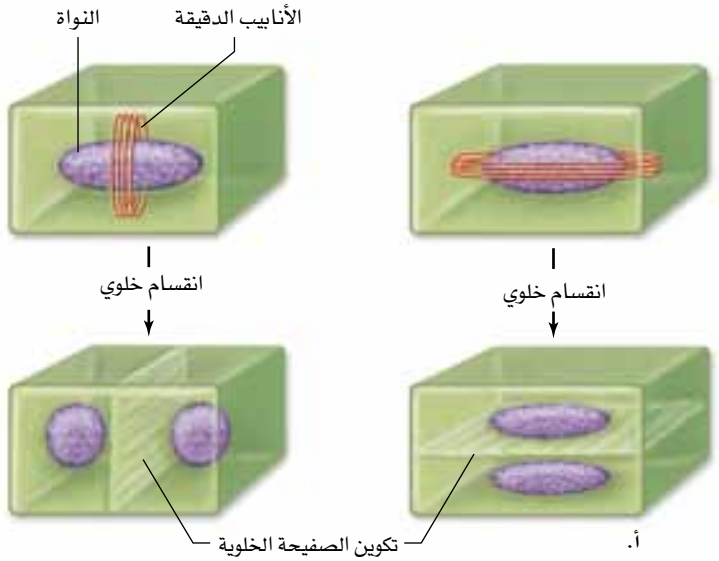
خلال دراستك للتطور الْجنينيّ، ستلاحظ أنّ كثيرًا من أنماط التمايز المتشابهة يمكن مشاهدتها في الأنسجة المولدة القمية خلال الإنبات. وقد تمّ وصفها في الفصل الـ 36. ويكون مصير الخلايا محدودًا بشكل أكبر بعد انتهاء التّكوين الْجنينيّ، مع أنّ عددًا من الجينات الخاصة بالجنين لا يتمّ التعبير عنها. فمثلًا، جين *LEAFY COTYLEDON* في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* ينشط بداية التّكوين الْجنينيّ ونهايته، وقد يكون مسؤولًا عن المحافظة على البيئة الجنينية، ويمكن تنشيط هذا الجين في مراحل التّكوين المتأخرة باستخدام تقنية إعادة خلط DNA التي وُصِفَتْ في الفصل الـ 16. وعندما ينشط هذا الجين، يبدأ الجنين بتكوين الأوراق.

التّشكّل

تعطى المرحلة الكروية الجنين قلبي الشكل. في بعض النباتات الزّهريّة، يكون للجنين بروزان (كما في ذوات الفلقتين الحقيقية مثل رشاد الجدران *A. thaliana* كما في الشكل 37-6 ج، د) وتركيبٌ كرويٌّ ذو بروز على جانب واحد في مجموعة أخرى (ذوات الفلقة الواحدة) ويُسمّى هذا البروزُ **الفلقاتِ Cotyledons** (الورقة الأولية) التي تنتجها الخلايا الجنينية، وليس النّسيج المولد الْقُمِّيّ للساق الذي يبدأ التّشكّل في المرحلة الكروية. تحصل **عملية التّشكّل Morphogenesis** (تكوين الشكل) من تغيرات في مستوى الانقسام الخلوي ومعدّله (انظر الشكل 37-5).

ولأنّ الخلايا النباتية غير متحركة، فإنّ شكل النّبات يعتمد بشكل أساسي على مستوى انقسام الخلايا. ويتحكم فيه التغير في شكل الخلايا بعد تمددها نتيجة لدخول الماء فيها بالخاصية الأسموزية (الشكل 37-9). إنّ موقع الصفيحة الخلوية يحدد اتجاه الانقسام، ولكلّ من الأنابيب الدقيقة والآكتين دورٌ في تحديد موقع الصحيفة الخلوية. للهرمونات النباتية وعوامل أخرى تأثيرٌ في ترتيب حزم الأنابيب الدقيقة على السطح الداخلي للغشاء البلازمي؛ إذ تقوم هذه الأنابيب الدقيقة بتوجيه ترسب السليولوز في أثناء تكوين جدار الخليّة حول الخلايا الحديثة وخارجها (انظر الشكل 36-2) حيث تقوّى أربعة من الجوانب الستة للجدار بالسليولوز بشكل أكبر، وتصبح الخليّة قادرة على النمو والزيادة في الحجم في اتجاه الجانبين الأقل دعمًا وتقوية (الشكل 37-9 ب).

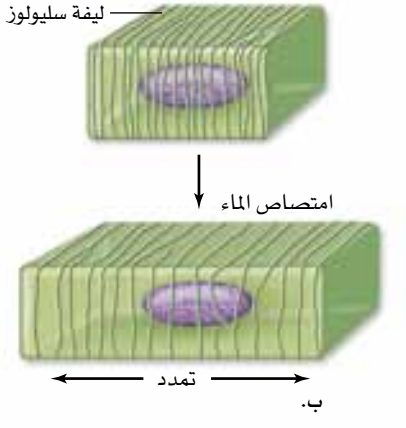
لقد تمّ الحصول على معلومات حول عملية التّشكّل على مستوى الخليّة من خلال نباتات طافرة قادرة على الانقسام، ولكن دون القدرة على التحكم في اتجاه أو مستوى التمدد في الخليّة. إنّ عدم تكوين النّسيج المولد للجذور في الطّفرة *hobbit* هو أحد الأمثلة على هذا. عندما يبدأ النّسيج الأولي سابق الكامبيوم في التمايز إلى الجذور ينظم الجين *WOODEN LEG*، (*WOL* الشكل 37-10)انقسامًا حرجًا موازيًا لسطح الجذر. ودون هذا الانقسام، فإنّ أسطوانة الخلايا المتكونة التي يُفْتَرَضُ أنْ تكون اللحاء تكون مفقودة، ويتكوّن الخشب فقط، ما يعطي الجذر اسم «الرّجل الخشبيّة».

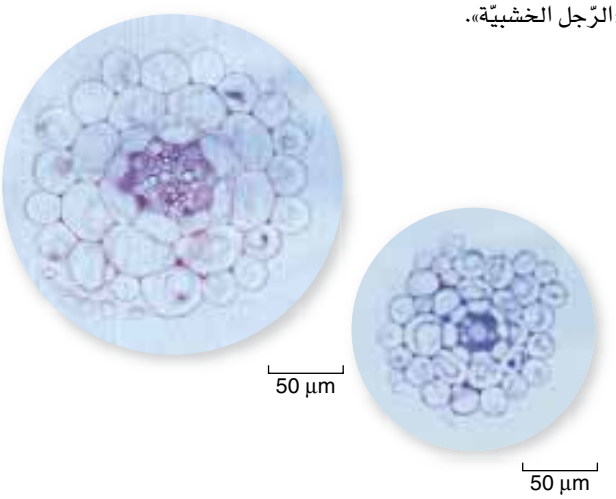


الشكل 37-9

الانقسام والتمدد الخلوي

أ. يُحَدِّدُ ترتيب الأنابيب الدقيقة مستوى تكوين الصفيحة الخلوية، وكذلك جدار الخليّة الحديث. ب. لا تحتوي جوانب الخليّة النباتية جميعها كميات متساوية من التقوية السليولوزية. عند امتصاص الماء، تتمدد الخليّة في الاتجاه الذي يحتوي على أقل مستوى من تقوية الجدار.





الشكل 37-10

الجين WOODEN LEG ضروريّ لتكوين اللّحاء. يحتوي النّبات نوع طفرة *wol* (على اليمين) كمية أقل من النّسيج الوعائي من النّبات الْبَرِّيّ لرشاد الجدران *Arabidopsis* (على اليسار) الذي يتكوّن من الخشب فقط.

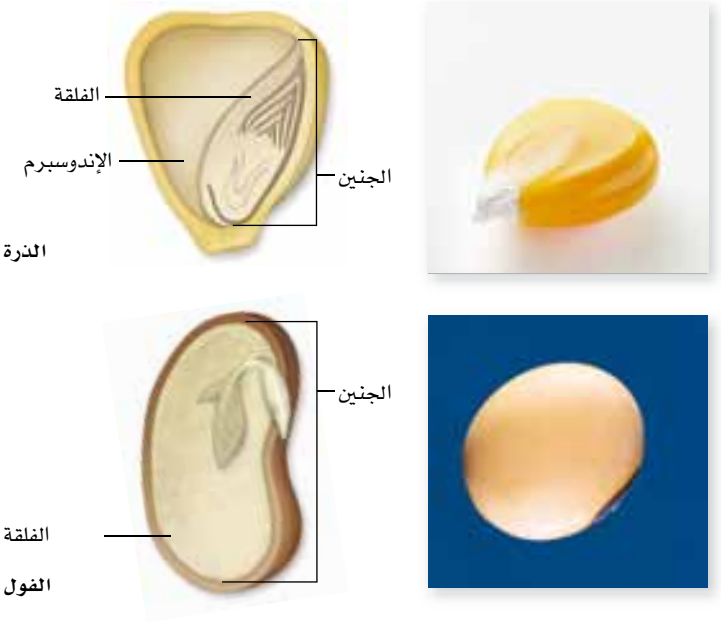
في بداية مراحل التّكوين الْجنينيّ، يمكن لمعظم الخلايا أن تشكّل أنواعًا كثيرة من الخلايا والأعضاء بما فيها الأوراق. عند استمرار عملية التّكوين، تتركز الخلايا ذات القدرات المتعددة في مناطق الخلايا المولدة. تتشكّل أنواع عدة من الأنسجة المولدة في الوقت الذي تكتمل فيه عملية التّكوين الْجنينيّ، وتدخل البذرة مرحلة السكون. بعد الإنبات، يستمر النّسيج المولد الْقُمِّيّ بإضافة الخلايا للجذور النامية وقمم المجموع الخضرى. مثلًا، تنقسم الخلايا المولدة القمية في نبات الذرة كلّ 12 ساعة، منتجة ½ مليون خليّة كلّ يوم في نبات الذرة النامي. ويمكن للأنسجة المولدة الجانبية أنْ تؤدي إلى زيادة سُمك بعض النباتات، ولكن الأنسجة المولدة بين العقدية في سيقان الأعشاب تؤدي إلى زيادة في الطول.

تتشكّل المغذيات المخزونة خلال عملية التّكوين الْجنينيّ

تحدث ثلاث خطوات رئيسة خلال التّكوين الْجنينيّ في النباتات الزّهريّة: الخطوة الأولى هي تكوين مصدر غذائي يوفر للجنين مصدرًا للطاقة خلال الإنبات، إلى أنْ يمتلك القدرة على القيام بالبناء الضّوئي. في النباتات الزّهريّة، يُنتج الإخصاب المزدوج الإندوسبرم للتغذية، وفي النباتات معراة البذور يكون الطّور الجاميتي الأنثوي مصدرًا للغذاء (انظر الفصل الـ 30). الخطوة الرئيسة الثانية هي تمايز أنسجة البويضة (من الطّور البوغي الأم) ليكوّن غلافًا صلبًا يوفر الحماية للجنين. تدخل البذرة عندئذ مرحلة السكون معلنة بذلك انتهاء عملية التّكوين الْجنينيّ. أما الخطوة الثالثة المهمة في النباتات الزّهريّة فهي تَحَوُّلُ جدار الخباء أو الكربلة إلى ثمرة، التي كثيرًا ما تصاحب التّكوين الْجنينيّ. وسوف يتمّ التطرق إلى كلّ من عمليات تكوين البذرة والإنبات إضافة إلى تكوين الثّمار في نهاية هذا الفصل، في حين سنركز في هذا الجزء على الغذاء المخزون.

يتمّ بناء النشا والدهون والبروتينات خلال مراحل التّكوين الْجنينيّ. توجد بروتينات التخزين في البذرة بكميات كبيرة؛ لأنّ الجينات المسؤولة عن تكوينها كانت الأولى التي قام علماء البيولوجيا الجزئية باستنساخها. إنّ توفير مصادر غذائية هو أحد التطورات التي ترفع من قدرة الجنين على البقاء والعيش.

ينقل الطّورُ البوغي في النباتات الزّهريّة الغذاءَ عبر الحامل. (في النباتات معراة البذرة، يقوم الحامل فقط بدفع الجنين إلى موقع قريب من الطّور الجاميتي الكبير الأنثوي الذي يُعَدُّ المصدر الغذائي) يحدث هذا بالتزامن مع تكوين الإندوسبرم الذي يوجد في النباتات الزّهريّة فقط (لوحظ وجود الإخصاب المزدوج في نوع من النباتات معراة البذور هو *Ephedra*). ويكون تكوين الإندوسبرم موسعًا أو ضَيِّقًا.



الشكل 37-11

الإندوسبرم في بذور الذّرة والفول. تحتوي بذور الذرة على إندوسبرم يبقى عند نضج البذرة إلا أن الإندوسبرم يختفي في بذور الفول، وتقوم فلقات الجنين بوظائف تخزين الغذاء.

في نبات جوز الهند، يكون الإندوسبرم (الحليب) سائلًا، وفي الذرة صلبًا، وفي الذرة البيضاء يتمدد بالحرارة ليكون جزءًا أبيض قابلًا للأكل. في الفول والبازيلاء، يستخدم الإندوسبرم خلال تكوين الجنين، ويتمّ خزن الغذاء في الفلقات الطّريّة والسّميكة (الشكل 37-11). ولأن آلية البناء الضّوئي مُصَمّمة للاستجابة للضّوء فإنّ من الضروري قيام البذرة بخزن المواد الغذائية؛ لمساعدتها على الإنبات والنمو، إلى الوقت الذي يصبح فيه النّبات البوغي النامي قادرًا على القيام بعملية البناء الضّوئي. تستخدم البذور المغمورة في التربة بأعماق كبيرة غذاءها المخزون كلّه في عملية التّنفّس قبل الوصول إلى السّطح والضّوء القادم من الشّمس.

يتشكل المجموع الجذري - الخضري والمحور القطري خلال عملية التّكوين الْجنينيّ. الجنين الناضج له خطة جسم بسيطة، وله القدرة على بناء المجموع الجذري والخضري من الأنسجة المولدة القمية بعد الإنبات. إضافة إلى ذلك يخزّن الإندوسبرم أو الفلقات الغذاء.

2-37 البذور

تحصل أحداث ذات أهمية كبيرة خلال المراحل الأولى لتكوين الجنين في النباتات الزّهريّة:

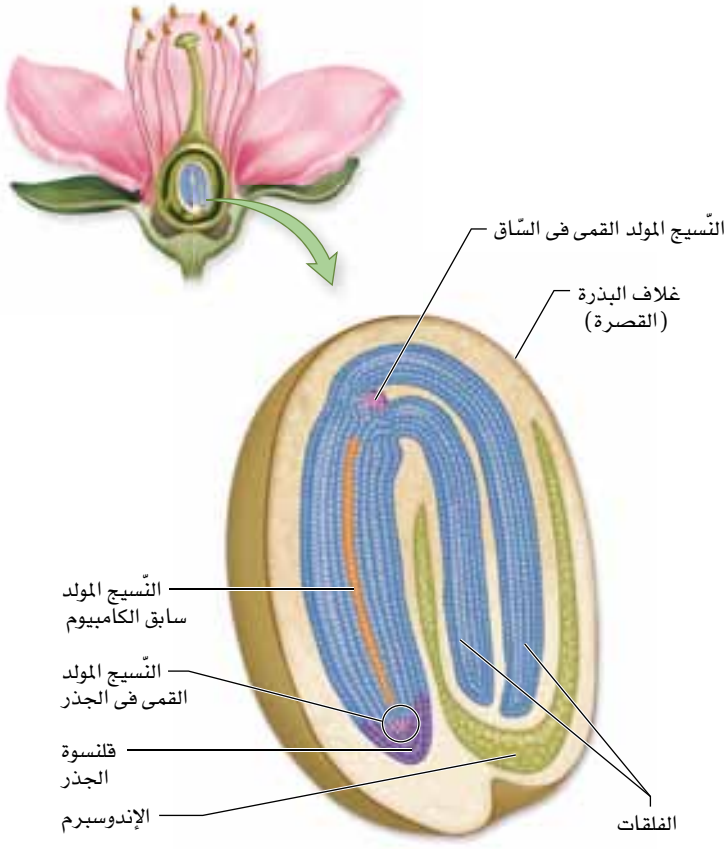
توقف التّكوين الْجنينيّ: في كثير من النباتات، تتوقف مراحل التّكوين الْجنينيّ مباشرة بعد تمايز الأنسجة المولدة والفلقات. الغلاف الخارجي - طبقات الخلايا الخارجية للبويضة - تشكّل **غلاف البذرة أو القصرة Seed Coat** غير المنفذ نسبيًّا الذي يحيط بالبذرة ذات الجنين الساكن والغذاء المخزون (الشكل 37-12).

تحمي البذورُ الجنينَ

تُعَدّ البذرةُ وسيلةً لانتشار الجنين إلى مناطق بعيدة. ونظرًا لكونها محاطة بطبقات واقية، فإنّ البذرة تمكّن الجنين النباتي من العيش في بيئات يمكن أنْ تميت النّبات الناضج.

وتُعدّ البذرة تطورًا مهمًّا لأربعة أسباب على الأقل، هي:

1. تحافظ البذرة على مرحلة السّكون خلال الظروف غير الملائمة، وتؤجل تكوّن النّبات ونموّه إلى المدة التي تتوافر فيها ظروف أفضل. وإذا كانت الظروف متوسطة، فإن النباتات تستطيع أنْ تجازف في السّماح لبعض البذور بالإنبات والإبقاء على بعضها الآخر في مراحل السّكون.
2. توفّر البذرةُ الحمايةَ القصوى للنبات الصّغير في مرحلة تكوينه الأكثر حساسية.
3. تحتوي البذور على الغذاء المخزون الذي يُمَكِّنُ النّبات اليانع من النّموّ والتّشكّل قبل أنْ يبدأ نشاط عملية البناء الضّوئي.
4. وربما قد يكون الأكثر أهمية هو أن البذور تطورت لتلائم الانتشار، وبذلك تُسَهِّلُ هجرة الطّرز الجينية النباتية إلى مواطن جديدة.



الشكل 37-12

تكوين البذرة. غُلِّفُ البويضة الناضجة هذه في النّبات الزهري تكوِّنُ غلافَ البذرة. لاحظ نمو الفلقتين بشكل منحنٍ لتلائم الحجم المحدد للبذرة بصورة جيدة. في بعض الأجنة، يكون النّسيج المُقَمِّيّ المولد للمجموع الخضري قد بدأ تكوين بعض بادئات الأوراق.

استقصاء

هل هذا جنين لذات الفلقة أم لذات الفلقتين؟

حال تشكّل غلاف البذرة، تتوقف معظم الأنشطة الحيوية في الجنين. وتحتوي البذرة الناضجة على ما يقارب 5-20% ماء. في هذه الظروف، تكون البذرة والنّبات الصغير داخلها على درجة عالية من الاستقرار. والسببُ في توقف نمّوها بشكل أساسي هو الجفافُ المتزايد والحادُّ في الجنين، والانخفاضُ المصاحبُ في الأنشطة الحيويّة. لا يمكن للإنبات أنْ يحدث إلاّ بعد وصول الماء والأكسجين إلى الجنين؛ في هذه الأثناء، يمكن أنْ يتشقق غلاف البذرة بالخدش، أو بالتجميد والتذويب المتعاقِبَيْن. والمعروف أنّ البذور في بعض النباتات تبقى حية مئات السنين، وفي بعض الحالات النادرة، آلاف السنوات.

التكيفات الخاصة بالبذور تحسن فرص الحياة

كثيرًا ما تساعد تحورات خاصة في ضمان إنبات البذور فقط تحت ظروف ملائمة. ففى بعض الأحيان، توجد البذور داخل مخاريط صلبة لا تنفتح إلا إذا تعرضت لحرارة النيران (الشكل 37-13). تؤدي هذه الخاصيّة إلى إنبات البذور في مناطق مفتوحة دمرت الحرائق نباتاتها، وأصبحت المواد الغذائية متوافرة بكميات كبيرة، بعد أن خرجت البذور من النباتات التي حُرِقَتْ.

تنبت بذور نباتات أخرى فقط عند غسل أحد المثبطات الكيميائية من غلاف البذرة وإزالته، وبذلك تضمن إنباتها فقط عند توافر كميات كافية من الماء. إضافة إلى أن بذورًا أخرى لا تنبت إلا بعد مرورها في أمعاء الطيور أو الثدييات أو بعد تقيئها، حيث يضعف غلاف البذرة، ويُضمن انتشار البذور. وفى بعض الحالات، يمكن أنْ تنبت بذور النباتات المنقرضة في بعض المناطق تحت ظروف بيئية أفضل، وبذلك تعود النّبات إلى تلك المنطقة.

تُمكّن البذورُ الأجنةَ من البقاء ساكنة مددًا طويلة من الزمن، بحيث تكون محفوظة من الظروف البيئيّة الصعبة. وتزداد القدرة على انتشار الجنين بسبب البذور.

أ.

ب.

الشكل 37-13

تساعد الحرائق على تحرر البذور في بعض أنواع الصنوبر. تستطيع الحرائق القضاء على نبات الصنوبر البالغ، ولكنها تشجع نموّ الجيل اللاّحق. أ. مخاريط نبات الصّنوبر محكمة الإغلاق، ولا تستطيع البذورُ التي تحميها الحراشف الانفصال والتّحرّر. ب. تؤدي الحرارة العالية إلى تحرّر البذور.

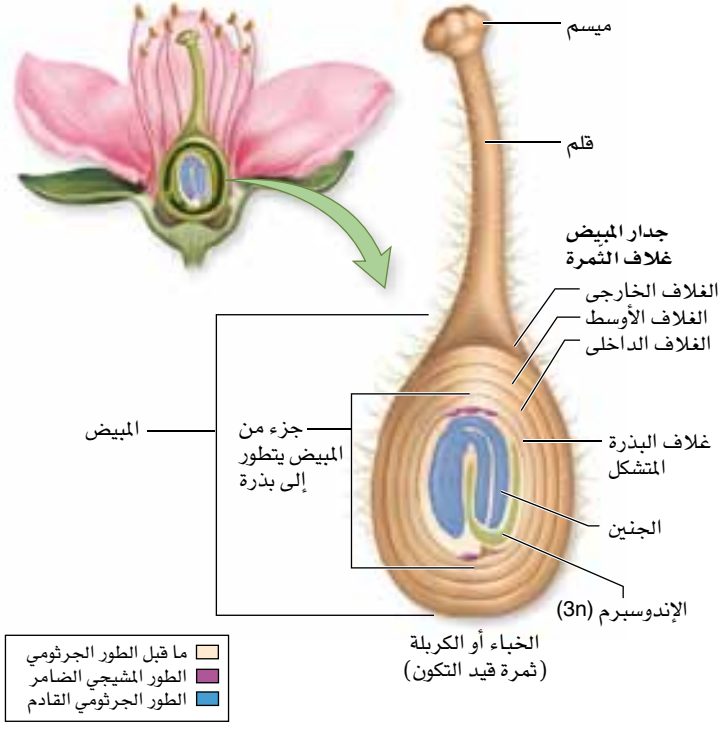
3-37 الثّمار

يعتمد بقاء أجنة النباتات الزّهريّة على قيد الحياة على تكوين الثّمرة، وتكوين البذرة أيضًا.

ببساطة، تعرف **الثّمار Fruits** بأنها مبايض (خباء أو كرابل) ناضجة. يبدأ مبيض الزهرة بالتحول إلى ثمرة خلال تكوين البذرة (الشكل 37-14). وفي بعض الحالات، يُسَبِّبُ وقوعُ حبوب اللقاح على الميسم بدءَ عمليات تكوين الثّمرة، ولكن على الأغلب، يتمّ تناسق فى تكوين كلّ من الثّمرة، وغلاف البذرة، والجنين، والإندوسبرم بعد حصول عملية التّلقيح. ويمكن أحيانًا أن تتكون الثّمار دون تكوين البذور. ففي نبات الموز، على سبيل المثال، يحصل إجهاض للبذرة، ولكنها تنتج مبايض ناضجة صالحة للأكل. ولذلك، فإنّ الموز يتكاثر لاجنسيًّا؛ لأنه لا يُكَوِّنُ أجنَّةً.

يبدي شكل الثّمرة التكيفات البيئية

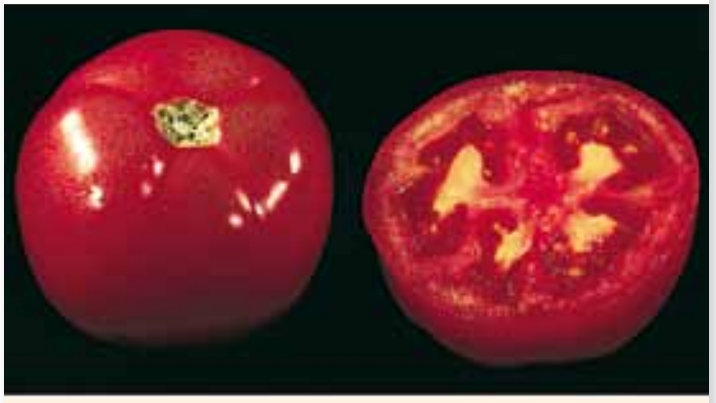
تتكون الثّمرة بطرق متعددة، وتظهر فيها أشكال عدة من التحورات الملائمة للانتشار. إن وجود ثلاث طبقات في غلاف المبيض الذي يُسمّى غلاف الثّمرة *Pericarp*، يمكن أن يؤدي إلى تكوين أشكال نهائية محددة مسؤولة عن التنوع في الثّمار؛ طريّ وجافّ وصلب. يوضح (الشكل 37-15) بعض الفروق بين أنواع من الثّمار.



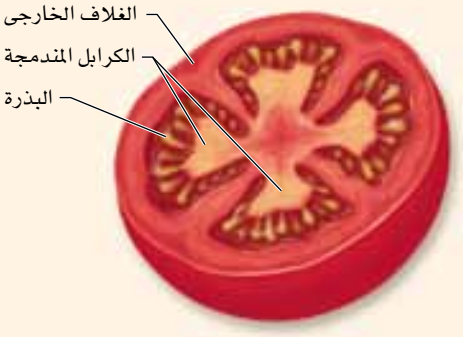
الشكل 37-14

تكوين الثّمرة. غلاف الخباء أو الكربلة (المبيض) يتكوّن من ثلاث طبقات: الخارجية، والوسطى، والداخلية. وتدخل في تكوين الثّمرة في الأصناف النباتية المختلفة طبقةٌ واحدةٌ، أو هذه الطبقات جميعها.

الثّمرة العنبية الحقيقية



أجزاء غلاف الثّمرة جميعها طرية، مع أنه قد توجد طبقة جلدية رقيقة. تحتوى الثّمرة العنبية على عدد مضاعف من البذور فى واحد أو أكثر من المبايض. تحتوى زهرة البندورة على أربع كرابل مندمجة، وتحتوى كل كربلة على عدد من البويضات التى تتحول إلى بذور.



ثمرة بقولية

تنفتح على طول حافتي الكربلة مع وجود بذور مرتبطة بالحواف. الفول والبازيلاء، بعكس الثّمار الطرية، الطبقات الثلاث للمبيض لا تتغلظ بشكل كثيف. غلاف الثّمرة جاف بشكل تام عند النضج.

الشكل 37-15

أمثلة على بعض أنواع الثّمار. يبين الشكل الخصائص المميزة لكلّ نوع من أنواع الثّمار أسفل الصورة. الثّمار الجافة: تمثل البقوليات والسمارا ثمارًا جافة. تفتح البقوليات، وتخرج منها البذور، ولكن هذا لا يحصل في ثمار السمارا. الثّمار الطرية، الحسلة البسيطة، العنبية الحقيقية: تنشأ من زهرة واحدة ومبيض واحد مكون من واحد أو أكثر من الكرابل. الثّمارُ المتجمعةُ والثّمارُ المتضاعفةُ ثمارٌ مركبةٌ طريةٌ تنشأ من أزهار تحتوي على أكثر من مبيض، أو من مجموعة من الأزهار.

استقصاء

يبين الشكل ثلاثة أجيال. اكتب مستوى العدد الكروموسومي للأنسجة في هذه الأجيال.

الثّمار البسيطة الطرية الحسلية

غلاف الثّمرة

الغلاف الخارجى

الغلاف الأوسط

الغلاف الداخلى

البذرة

تحتوي على بذرة واحدة داخل جزء صلب: مثل الخوخ، والكرز. كلّ طبقة فى غلاف الثّمرة مختلفة فى التركيب والوظيفة، ويكوّن الغلافُ الداخليُّ الجزءَ الصّلب.

الثّمار المتجمعة

سبلات الزهرة الواحدة

المبيض

البذرة

تتكون من مجموعة من المبايض لزهرة واحدة. مثل الفراولة، والتوت الأسود. بخلاف البندورة، لا تكون المبايض ملتحمة، ولا تغطى بغلاف متصل.

السمارة (ثمرة مجنحة)

بذرة

غلاف الثّمرة

غير متفتحة، لها أجنحة تتكون من الأنسجة الخارجية مثل ثمار القيقب.

الثّمار المضاعفة

السّاق الرّئيسة

غلاف الزهرة الواحدة

تكون كلّ زهرة ثمرة حول ساق واحدة. تلتحم الثّمار كما يحصل فى الأناناس.

أ.

ب.

جـ.

د.

الشكل 37-16

الثّمار التي تنشرها الحيوانات. أ. الثّمار العنبية الحمراء اللامعة لنبات صريمة الجَدّي *Lonicera hispidula* شديدة الجذب للطيور. عندما تأكلها الطيور، قد تحملها إلى مسافات بعيدة، أما بداخلها أو ملتصقة بأرجلها أو أجزاء أخرى من الجسم، لأن لبّ الثّمار يحتوي موادّ لزجة. ب. سوف تعرف أنك اقتربت من ثمار نبات *Cenchrus incertus*، فأشواكها تمكنها من الالتصاق مع جسم أيّ من الحيوانات التي قد تمر بالقرب منها. جـ. يمتلك نبات الهندباء الكاذب *Pyrrhopappus carolinianus* مظلة تجعلها قابلة للانتشار عن طريق الرّياح. د . تنبت ثمرة نبات نخل جوز الهند *Cocos nucifera* على الشواطئ الرّمليّة. تُعَدُّ ثمرة جوز الهند من أهم الثّمار للإنسان في المناطق الاستوائية، وقد انتشرت وتوطنت في كثير من الجزر من خلال جرفها مع أمواج الماء.

من ناحية التّكوين الْجنينيّ، تُعَدُّ الثّمارُ أعضاء مثيرةً للاهتمام؛ لأنها تحتوي على ثلاثة أطوار جنينية في عبوة واحدة. فغلاف البذرة والثّمرة تعود للطور البوغي السابق. وما يتبقى من الطّور الجاميتي الذي ينتج البيضة يوجد في البذرة المتشكلة، ويمثل الجنين الطّور البوغي اللاّحق.

تُمكن الثّمار النباتات الزّهريّة من الوجود في مناطق شاسعة

إضافة إلى الطرق المختلفة التي تتكون فيها الثّمار، فإنها تمتلك وسائل متخصصة للانتشار. الثّمار الطرية غالبًا ما تكون ذات ألوان كالأسود، والأزرق، والأحمر اللامع، وتنتشر هذه الثّمار في العادة عن طريق الطيور أو الفقريات الأخرى (الشكل 37-16أ). وتمامًا كما في الأزهار الحمراء، فإنّ الثّمار الحمراء تشير إلى وجود كميات كبيرة من الغذاء. وعندما تأكل الطيور أو الحيوانات الأخرى هذه الثّمار، فإنها تحمل بذورها من منطقة إلى أخرى، وبذلك تنقل النباتات من بيئة إلى أخرى. عادة، تحتاج مثل هذه البذور إلى وجود غلاف صلب مقاوم لأحماض المعدة والأنزيمات الهاضمة.

الثّمارُ ذات الأشواك والخطافات كما في نبات البَر الشوكي Burrs (الشكل 37-16ب) ممثلةٌ لأصناف كثيرة من النباتات الموجودة في الغابات الشمالية ذات الأوراق المتساقطة. مثل هذه الثّمار غالبًا ما تنتشر عن طريق الثدييات كالإنسان عندما تلتصق بالفرو أو الملابس. يقوم السنجاب وغيره من الثدييات المشابهة بنشر الثّمار وطمرها مثل البلوط والمكسرات الأخرى، وينبت بعضُها عند توافر الظروف الملائمة، مثل المدة التي تعقب ذوبان الثلج في الرّبيع.

الثّمار الأخرى مثل القيقب والدردار والمُران، لها أجنحة تساعدها على الانتشار عن طريق الرياح. أما السّحلبيّات فلها بذور صغيرة جدًا كجزيئات الغبار يمكن لها أن تنتشر عن طريق الرياح. ويُعَدُّ نبات الهندباء مثالًا آخر لنباتات تنتشر ثمارها عن طريق الرياح (الشكل 37-16جـ)، وتنتشر نباتات أخرى مثل عشبة الحليب، والصفصاف، وخشب القطن بالطريقة نفسها. وهناك تحورات تمكن من الانتشار عن طريق الماء منها وجود فراغات هوائية محاطة بأغشية غير منفذة، تمنع نفاذ الماء. ينتشر جوز الهند وغيره من النباتات التي توجد على الشواطئ بصورة منتظمة بطفوها على سطح الماء (الشكل 37-16د). ويعد هذا النوع من الانتشار مهمًّا في وجود النباتات وتوطنها في الجزر البعيدة، مثل جزر هاواي.

لقد تمّ التوصل حسابيًّا إلى أن بذور 175 نوعًا من النباتات الزّهريّة قد وصل إلى جزيرة هاواي، وقد كان ثلث هذا العدد تقريبًا من أمريكا الشمالية. ومن ثمّ تمّ تطورها إلى نحو 970 نوعًا من الأنواع النباتية الموجودة هناك اليوم. بعض هذه البذور انتقل عن طريق الرّياح، وبعضها الآخر نُقِلَ عن طريق ريش الطيور وأمعائها، إضافة إلى أنواع أخرى وصل طافيًا عبر مياه المحيط الهادي. ويُعَدّ الانتشار مهمًّا حتى لنباتات الأراضي الأمريكية وهاواي، وهذه الأهمية تخص النباتات ذات البيئة المتقطعة، مثل أعالي الجبال، والمناطق المغمورة بالماء أو الصخور ذات الاتجاه الشمالي.

الثّمارُ ابتكارٌ في النباتات الزّهريّة؛ تتكون من جدار الخباء أو الكربلة لحماية البذور والمساهمة بشكل كبير في انتشار الأجنة.

عندما تكون الظروفُ مناسبةً يخرجُ الجنينُ من حالة الجفاف التي كان فيها، ويبدأ باستغلال الغذاء المخزون لينمو. تتضمن عملية **الإنبات Germination** عدة مراحل. ويميزها عادة **خروج الجذير Radicle** (الجذر الأولي) عبر غلاف البذرة.

تُحَفِّزُ إشارات وظروف خارجية عملية الإنبات

تبدأ عملية الإنبات عندما تمتص البذرةُ الماءَ، وتستأنف فيها عمليات الأيض. تستطيع البذرة امتصاص كميات كبيرة من الماء. ويؤدي الضغط الأسموزي المتولد داخل البذرة، والذي يكون كبيرًا، إلى تحطيم غلافها. فى هذه الأثناء، يُعَدُّ توافر الأكسجين ضروريا للجنين النامي. فالنباتات كالحيوانات تمامًا؛ تحتاج إلى الأكسجين للقيام بعملية التنفس الخلوي. إلا أن عددا قليلًا من النباتات لها بذور قادرة على الإنبات بنجاح تحت مستوى سطح الماء، فنبات الأرُزِ مثلا طوّرَ قدرة على تحمل الظروف اللاهوائية.

ومع أن البذور الساكنة قد تمتص كمية كافية من الماء، وتقوم بعملية التنفس، وتصنع البروتينات و RNA، ويبدو أنها تقوم بأيض طبيعى، إلا أنها لا تستطيع الإنبات دون وجود إشارات إضافية من البيئة. هذه الإشارات قد تكون ضوءا بطول موجة معينة، وبشدة مناسبة، أو مجموعة من الأيام ذات الحرارة المنخفضة، أو ببساطة مرور فترة أيام ذات حرارة ملائمة للإنبات.

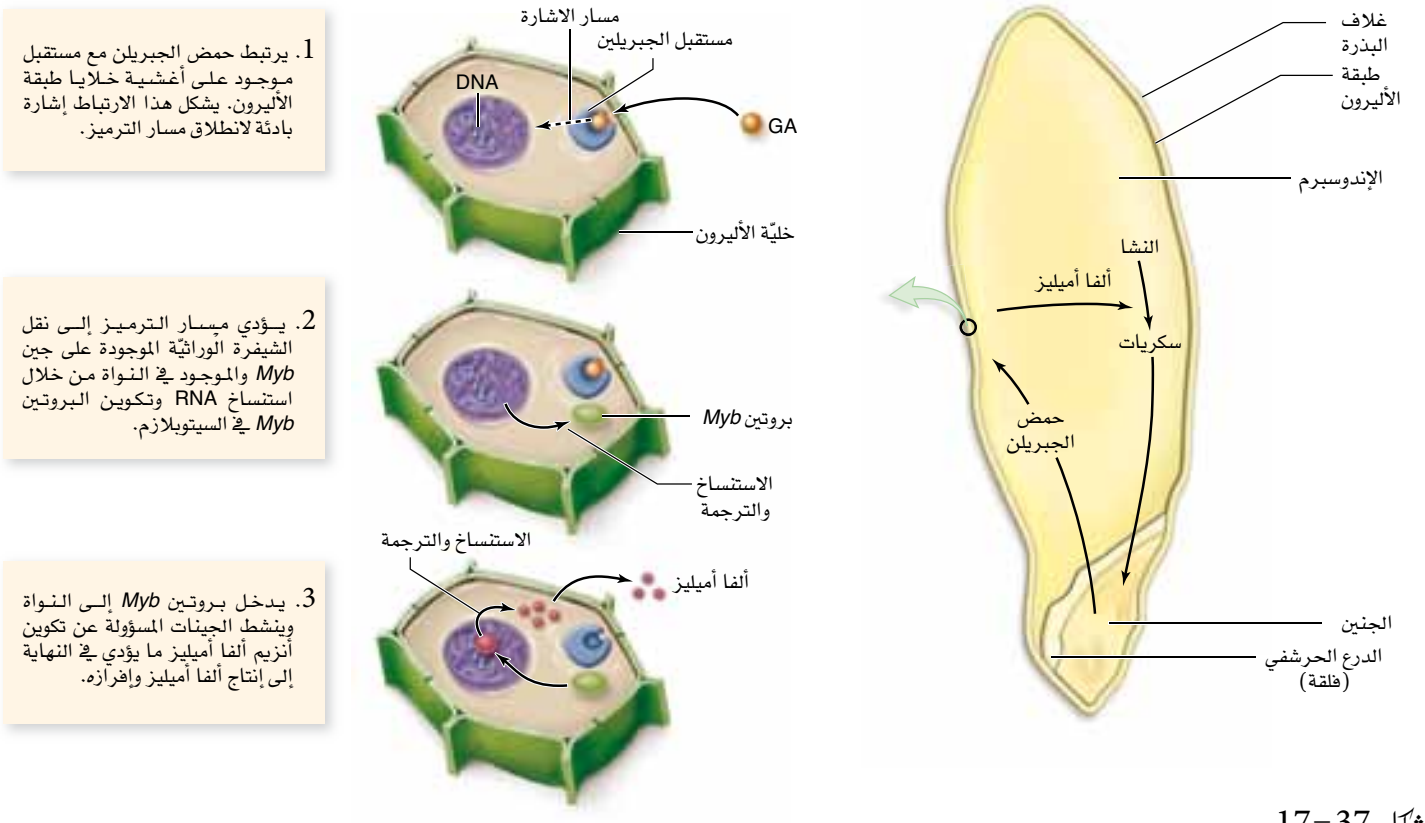
لا تنبت بذور عدة نباتات إلا إذا تمّ **ارتباعها Stratified**؛ أي بقاؤها لفترة زمنية معينة تحت درجات حرارة منخفضة. تمنع هذه الظاهرة نموَّ بذور النباتات التي توجد في المناطق ذات الفصول الباردة من الإنبات، حتى انتهاء فترة الشتاء، وبذلك تحمي النباتات اليانعة من ظروف البرودة القاسية.

تحدث عملية الإنبات تحت درجات حرارة تمتد من 5 إلى 30 س مع أن بعض الأصناف النباتية والبيئات لها مدى حراري أقل لحصول الإنبات. لا تنبت بعض أنواع البذور حتى تحت أفضل الظروف، وفى بعض الأنواع تبقى نسبة كبيرة من البذور ساكنة مدة غير محدودة من الزمن موفرة بذلك مستودعًا جينيًّا له أهمية تطورية كبيرة للمجموعات النباتية القادمة. وتسمى البذور، غير النابتة فى التربة في منطقة معينة **بنكَ البذورِ Seed bank**.

يدعم الغذاء المخزون حياة البادرة النامية

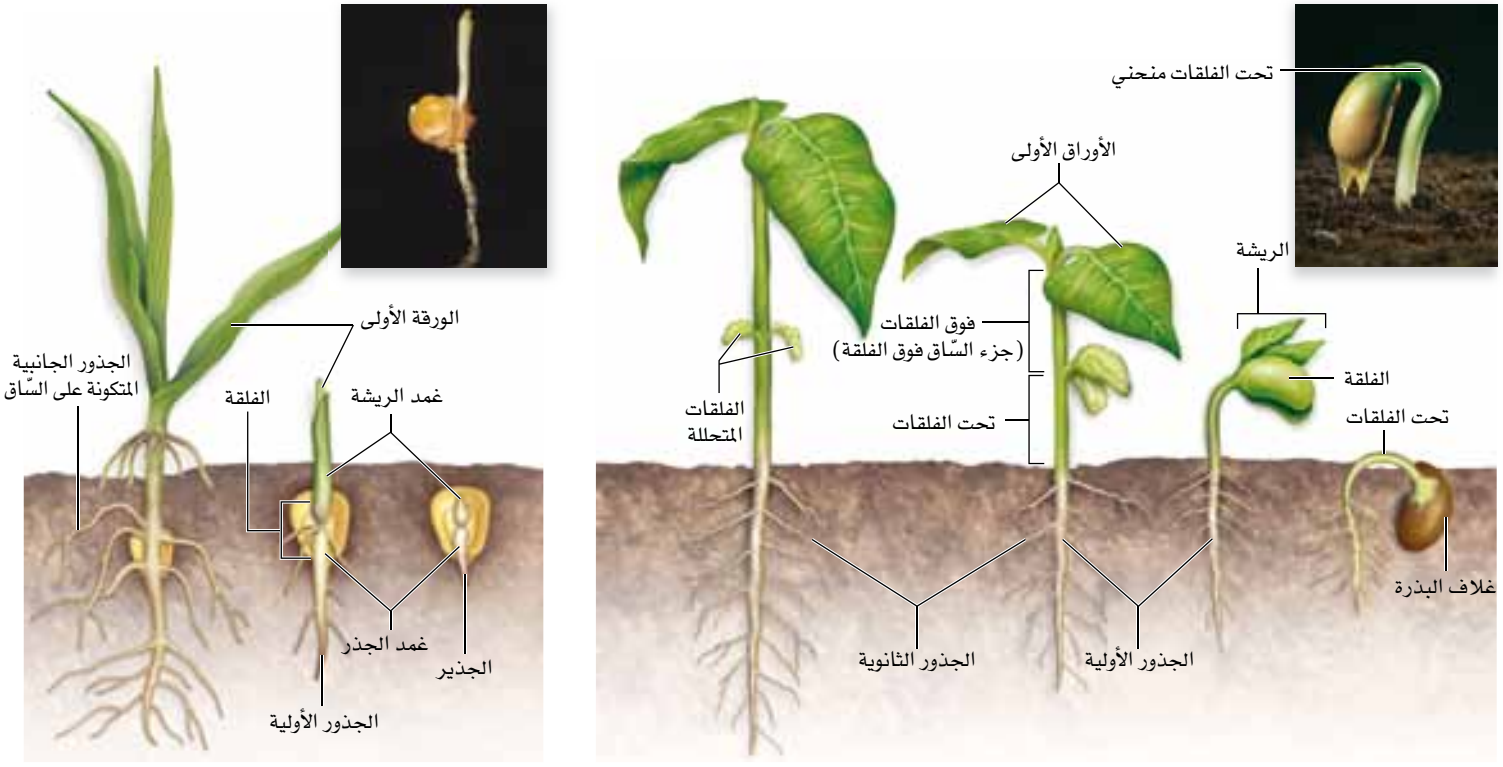
يحصل الإنبات عندما تصبح الظروف الداخلية والخارجية جميعها ملائمة. تحتاج عملية الإنبات وبداية تكون النبات إلى استهلاك الطاقة المخزونة في حبيبات النشا الموجودة داخل البلاستيدات **المخزنة للنشا** (بلاستيدات غير ملونة تخزّن النشا) **Amyloplasts**، وفي أجسام بروتينية. تُعَدُّ الزيوت والدهون غذاء مخزونًا في بعض أنواع البذور. خلال عملية الإنبات، يتمّ تبسيط هذه المواد وتحليلها لإنتاج كلّ من الجليسرول والأحماض الدهنية التي تستخدم لإنتاج الطاقة عبر عملية التنفس الخلوي، ويمكن تحويلها إلى سكر الجلوكوز. واعتمادًا على نوع النّبات، فإنّ أيًّا من هذه الأشكال من الغذاء المخزون يمكن أنْ يُخَزنَ في الجنين أو في الإندوسبرم.

في بذور الحبوب، تتحور الفلقة الأحادية إلى تركيب كبير يُسمّى **الدرعَ الحرشفيَّ Scutellum** (الشكل 37-17). يُستخدم الغذاء المخزون بكميات كبيرة في



الشكل 37-17

التنظيم الهرموني لنمو البادرات



أ. ب.

الشكل 37-18 الإنبات.

المراحل المبينة هي: أ. نبات ثنائي الفلقة – الفاصوليا *Phaseolus vulgaris* و **ب.** نبات أحادي الفلقة – الذرة *Zea mays*. لاحظ أنّ انحناءَ تركيب يدعى تحت الفلقات (الجزء الموجودة أسفل الفلقات) يحمي القمة النامية الغضة في ساق نبات الفاصوليا خلال خروجها من التربة. تتمّ حماية جذير الذرة من خلال طبقة واقية تسمى غمدَ الجذر، إضافة إلى قلنسوة الجذر الموجودة في كلّ من الفاصوليا والذرة. يوفِّرُ غلافٌ مكوّنٌ من مجموعة من الخلايا، ويدعى غمدَ الريشة بدلًا من تحت الفلقات الحمايةَ لقمة السّاق النابتة في الذّرة.

هذا التركيب في بداية عملية الإنبات. ويوفر الدرع الحرشفي لاحقًا خلال تكوين البادرة تركيبًا ناقلًا للغذاء من الإندوسبرم إلى أجزاء الجنين المختلفة.

يُعَدُّ استهلاك النشا المخزون خلال إنبات البذور من أفضل الأمثلة على كيفية عمل الهرمونات خلال التّكوين الْجنينيّ للنبات (الشكل 37-17). يقوم الجنين بإنتاج حمض الجبريلين – وهو هرمون يشكل إشارة للخلايا المشكلة للطبقة الخارجية من الإندوسبرم والمسماة **طبقة الأليرون Aleurone** لتبدأ بإنتاج الأنزيم ألفا أميليز. هذا الأنزيم مسؤول عن تحلل النشا الموجود في الإندوسبرم بشكل يدعى أميلوز إلى سكريات بسيطة تمر عبر الدرع الحرشفي إلى الجنين.

يستطيع حمض الأبسيسيك، وهو هرمون آخر مهم في إحداث السكون في البذور، أن يمنع تحلل النشا. وتنخفض مستويات هذا الحمض عندما تبدأ البذرة امتصاص الماء (عمل الهرمونات النباتية تمّ تغطيته في الفصل الـ 41).

تأخذ النباتات الحديثة موقعها في البيئة، وتبدأ بعملية البناء الضّوئي

خلال اندفاع الطّور البوغي عبر غلاف البذرة، توجه نفسها استجابة للبيئة، بحيث تنمو جذورها نحو الأسفل، وساقها نحو الأعلى. تتكون النموات الحديثة عن طريق أنسجة مولدة حساسة يتمّ حمايتها من أخطار البيئة إلى أنْ يصبح المجموع الخضري قادرًا على القيام بعملية البناء الضّوئي، ويبدأ تشكّل المراحل بعد الجنينية ونموّها. يوضح (الشكل 37-18) عملية الإنبات، وما يتبعها من عمليات تكوين جنيني لجسم النّبات في ثنائية الفلقات وأحادية الفلقة. تتمّ حماية السيقان والجذور المتكونة في النباتات والجذور المتكونة في النباتات أحادية الفلقة عن طريق طبقات نسيجية إضافية تُدعى غمد الرّيشة *Coleoptile* التي تحيط بالسويقة، وغمد الجذر *Coleorhiza* الذي يحيط بالجذير. إستراتيجيات أخرى تتمثل في وجود جزء منحنٍ من السّاق المتكون ليحمي السّاق خلال اندفاعها نحو سطح التربة، وبذلك فإنَّ الأنسجة ذات الجدران القوية تساعد الاندفاع خلال التربة.

إنّ طريقة خروج الجذير والسويقة من البذرة خلال عمليات الإنبات تختلف من نبات إلى آخر؛ ففي معظم النباتات، يخرج الجذير قبل السويقة، ويقوم بتثبيت النّبات المتكون (البادرة) في التربة (انظر الشكل 37-18). في نباتات مثل البازيلاء والذرة، تبقى الفلقات تحت سطح التربة، وفي نباتات أخرى، مثل الفاصوليا، والفجل والأبصال، ترتفع الفلقات فوق سطح التربة. وفي هذه الحالة، قد تصبح الفلقات خضراء تساعد على عملية البناء الضّوئي، وتغذية النّبات المتكون، وقد تجفّ، وتتساقط بسرعة في حالات أخرى. وتعدّ المدة الزمنية من بداية عملية الإنبات إلى تكوين النّبات الحديث حرجةً لبقاء النّبات؛ لأنّ النّبات الحديث يتّصف بحساسية كبيرة للأمراض والجفاف.

تشترك عوامل داخلية وخارجية في تنظيم انطلاق عملية الإنبات، حيث يتبع ذلك انتقال الغذاء إلى الجنين لتغذيته إلى أن يتكوّن المجموع الخضري، وتتمكن النباتات من القيام بعملية البناء الضّوئي.

37-1 تكوين الجنين

تبدأ عمليات التّكوين الْجنينيّ في النباتات الزّهريّة عندما يتمّ إخصاب خليّة البويضة وانقسام الزّيجوت الناتج. الإخصاب الثنائي ينتج مصدرًا للغذاء – الإندوسبرم. (الشكل 37-1).

- الانقسام الأول في الزّيجوت غير متناظر، وينتج خليتين: إحداهما صغيرة والأخرى كبيرة، حيث تستمر كلاهما في الانقسام.
- تؤدي انقسامات الخليّة الكبيرة إلى تكوين الحامل الطويل الذي ينقل الغذاء إلى الجنين المتكون (الشكل 37-2).
- الانقسامات الأولى في الخليّة الصغيرة تؤدي إلى تكوين تركيب كروي يشكّل محور الجنين (الشكل 37-5).
- يعتمد محور الجذر – المجموع الخضري على موقع الخلايا نسبة إلى الحامل. فالخلايا القريبة من الحامل تصبح النّسيج الْقُمِّيّ النامي للجذر، في حين تكوِّن الخلايا في الطرف الآخر النّسيجَ الْقُمِّيّ النامي للسويقة، ويتمّ تنظيم تكوين هذه الأنسجة بشكل منفصل.
- يتكوّن المحور القطري من الخلايا التي تنقسم لاحقًا بشكل موازٍ وعمودي على سطح الجنين.
- تتشكّل ثلاثة أنواع من الأنسجة بشكل قطري حول محور الجذر – المجموع الخضري، هي: النّسيج المولد للحزم الوعائية، والنّسيج المولد الأساسي، والنّسيج المولد الأدمي.
- يكوّن النّسيجُ الداخليُّ المولِّدُ للحزم الوعائيّة النّسيجَ الوعائيَّ لينقلَ الماء والغذاء.
- يكوّن النّسيجُ المولِّدُ الأساسيُّ معظمَ الأنسجة الجنينية التي تخزِّنُ الماء والغذاء.
- يكوّن النّسيجُ المولِّدُ الأدميُّ نسيجَ البشرة الذي يحمي النّبات من الجفاف، والثّغور التي تُنَظِّمُ تبادل الغازات، وتقلل من خسارة الماء.
- يتشكل الجنين النباتي نتيجة للاختلاف في مستوى ومعدل الانقسامات الخلوية وَتشَكُّل الخلايا.
- يتجدد شكل النّبات من خلال المستوى الذي تنقسم فيه خلاياه.
- تكوّن المرحلةُ الكرويةُ بروزاتٍ تسمى الفلقات، ويكون عددُها واحدةً (أحادية الفلقة) أو اثنتين (ثنائية الفلقة).
- يتشكل النّسيج المولد الْقُمِّيّ بنهاية عملية التّكوين الْجنينيّ، وتصبح البذور ساكنة.
- خلال التّكوين الْجنينيّ، تقوم النباتات الزّهريّة بثلاث خطوات مهمة وحرجة: أ- خزن الغذاء في الفلقات أو الإندوسبرم. ب- تمايز خلايا البويضة وأنسجتها لتكوين غلاف البذرة. جـ- تميز أنسجة الخباء أو الكربلة (المبيض) لتكوين الثّمار.

37-2 البذور (الشكل 37-12)

يحمي غلافُ البذرةِ غير المنفذ الجنينَ الساكنَ، ويمنعُ حصول الإنبات حتى يحين الوقت الذي تصبح فيه الظروف الْبيئيّة ملائمة.

- تُعدّ البذور تكيفية من خلال أربعة طرق، هي:
  1. تبقى ساكنة خلال الظروف غير الملائمة.
  2. تحمي النّبات المتكون عندما يكون شديد الحساسية.
  3. توفر الغذاء للجنين، حتى يحين الوقت الذي يصبح فيه قادرًا على إنتاج غذائه بنفسه.
  4. تسهل الانتشار.
- يتطلب الإنبات أن يصبح غلاف البذرة منفذًا لتمكين الماء والأكسجين من الوصول إلى الجنين.
- تضمن تحورات خاصة أن يتمّ الإنبات فقط عندما تصبح الظروف ملائمة. يمكن أن يصبح غلاف البذرة ضعيفًا من خلال الحرائق، أو عند مرور البذرة في الجهاز الهضمي لبعض الحيوانات، أو التجميد والتذويب المتتابعين.
- يحصل الإنبات في بعض النباتات فقط عند توافر كميات كافية من الماء لغسل بعض المواد الكيميائية المانعة لعملية الإنبات فى غلاف البذرة.

37-3 الثّمار (الشكل 37-14)

يعتمد بقاء أجنة النباتات الزّهريّة على نضج البذور داخل الثّمار المتكونة.

- الثّمارُ مبايض ناضجة، ويتوافق تكوينها مع تطوّر كلّ من الجنين والإندوسبرم وغلاف البذرة.
- يعتمد نوع الثّمار على مصير غلاف الثّمرة (جدار الكربلة). فالثّمار قد تكون طرية أو صلبة، وقد تكون بسيطة (أحادية الكربلة)، أو متجمعة (مجموعة كرابل)، أو مضاعفة (أكثر من زهرة).
- الثّمار فريدة؛ لأنها تحتوي على أنسجة مثل غلاف البذرة المتشكل من الطّور البوغي السابق وبقايا الطّور الجاميتي المكون للبيضة والجنين، الذي يشكل الطّور البوغي القادم.
- تمتلك الثّمار آليات عدة تمكنها من الانتشار. فقد تؤكل وتنتقل عن طريق الحيوانات، وقد تُدْفَنُ في أماكن مختلفة عن طريق الحيوانات الآكلة للأعشاب. ويمكن أنْ تلتصق على بعض الحيوانات عن طريق الأشواك أو الخطافات، وبذلك تنتقل إلى مسافات طويلة. ويمكن أن تحملها الرّياح، أو تنتقل طافية على سطح الماء.

37-4 الإنبات

تحفز ظروف داخلية وخارجية عملية الإنبات التي يحددها ظهور الجذير أو الجذر الأولي عبر غلاف البذرة، حيث يقوم بتثبيت النّبات المتكون في التربة.

- تبدأ عملية الإنبات بعد امتصاص البذرة للماء والأكسجين اللازم للأنشطة الحيوية المختلفة.
- في كثير من الأحيان، تحتاج عملية الإنبات إلى إشارات بيئية مثل ضوء بطول موجات محددة، ودرجات حرارة ملائمة للإنبات، أو ارتباع (فترة من درجات الحرارة المنخفضة).
- تحتاج عملية الإنبات إلى مصدر للطاقة، مثل النشا المُخَزَّن في البلاستيدات المخزنة، أو البروتينات والدّهون والزّيوت.
- تبدأ عمليات أيض النشا من خلال نشاط هرمون حمض الجبريلين الذي يعطي الإشارة للطبقة الخارجية من الإندوسبرم، أي طبقة الأليرون لإنتاج أنزيم ألفا أميليز. ويمكن أنْ يُنَبَّطَ أيضُ النشا عن طريق حمض الأبسيسيك.
- تُحمى الجذور والسيقان المتكونة عن طريق أنسجة إضافية في النباتات أحادية الفلقة. وفي ثنائية الفلقة الحقيقية، يُمكن حمايتها عن طريق الجزء المنحنى من السّاق الذي يخرج أولًا قبل القمة النامية (الشكل 37-18).
- يمكن للفلقات الوجود تحت مستوى سطح التربة أو فوقه، ويمكن أنْ تصبح قادرة على القيام بعملية البناء الضّوئي. أو ببساطة، يمكن أن تجف، وتتساقط عند انتهاء محتوياتها من الغذاء المخزون.
- عندما يصبح المجموع الخضري قادرًا على القيام بعملية البناء الضّوئي، يدخل النّباتُ الغضُّ فترة التّكوين والنمو بعد الْجنينيّ.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. الطّفرة التي تفقد وظيفة الجين المشكل للحامل في نبات رشاد الجدران تؤدي إلى تكوين جنينين في البذرة. بعض دراسة التعبير عن هذا الجين في الأجنة البرية المبكرة تجد كمياتٍ كبيرةً من mRNA المستنسخ من جين الحامل في خلايا الحامل قيد التطور. الوظيفة المحتملة لبروتين الحامل هي:
   أ. حثّ تكوين النّسيج الْجنينيّ.
   ب. حثّ تكوين نسيج الحامل.
   جـ. تثبيط التّكوين الْجنينيّ للحامل.
   د. تثبيط تكوين الحامل في الجنين.
2. يمكن للتكوين الْجنينيّ النباتي أن يتغير إذا عُكس عمل الجينات *SHOOTMERISTEMLESS (STM)*، و*MONOPTEROUS (MP)* بالصورة:
   أ. المحور الْجنينيّ – الحامل سوف يُعكس.
   ب. المحور الْجنينيّ – الحامل سوف يتضاعف.
   جـ. المحور الْجنينيّ – المجموع الخضري سوف ينعكس.
   د. المحور الْجنينيّ – المجموع الخضري سوف يتضاعف.
3. الفرق الأكثر وضوحًا وخصوصًا بين التكوينين الجنينيين: النباتي والحيواني هو:
   أ. تتكون النباتات من بيضة غير مخصبة، في حين تتكون الحيوانات من بيضة مخصبة.
   ب. بينما تحافظ الخلايا النباتية على موقعها بشكل نسبي بعد انقسامها، تتشكّل الحيوانات بطريقة تتضمن حركة الخلايا في الجنين.
   جـ. أجنة النباتات تحتوي على مصدر غذائي، في حين أنّ على الأجنة الحيوانية الحصول على الغذاء منذ بداية تكوينها.
   د. تنتج الأجنة النباتية غذاءها من خلال عملية البناء الضّوئي.
4. الشيء الذي لا يظهر واضحًا عند النظر إلى الجنين النباتي هو:
   أ. القول: إنّ النّبات أحادي أو ثنائي الفلقات.
   ب. التنبؤ بالموقع الذي ستكون فيه السّاق.
   جـ. التنبؤ بالموقع الذي سيكون فيه الجذر.
   د. معرفة الوقت الذي ستنبت فيه البذرة.
5. الشيء غير الصحيح بالنسبة إلى بذور النباتات الزّهريّة بعد نضجها هو:
   أ. يوجد الغذاء المخزون في الفلقات أو في الإندوسبرم.
   ب. كلّ من القمة النامية المولدة للساق والجذر موجودة.
   جـ. تكون الأنسجة الناضجة متصلة مع الحامل.
   د. بقاء الجنين متصلا مع الحامل.
6. أطول مدة يمكن أن تبقى فيها البذرة ساكنة هي:
   أ. أيام. ب. أسابيع.
   جـ. أشهر. د. سنوات.
7. الثّمار أعضاء معقدة مختصة في نشر البذور. النّسيج الذي لا يشارك في تكوين الثّمرة الناضجة هو النسيج:
   أ. البوغي من الطّور السابق. ب. الجاميتي من الطّور السابق.
   جـ. البوغي من الطّور اللاحق. د. الجاميتي من الطّور اللاحق.
8. إذا أردت التأكد من أنّ البذرة ستفشل في الإنبات، فإنّ الطريقة الأكثر نجاحًا في هذا المجال هي:
   أ. منع تشرب الماء وامتصاصه. ب. منع الجفاف.
   جـ. منع الإخصاب. د. منع الانتشار.
9. يؤثر فقدان الجين المسؤول عن تكوين أنزيم ألفا أميليز في إنبات البذور في أنه:
   أ. سوف يمنع تشرب البذور للماء.
   ب. سوف يصاب الجنين بالمجاعة.
   جـ. لن يتشقق غلاف البذرة.
   د. سوف تنبت البذور قبل أوانها أو بشكل ناقص.
10. العبارة الخطأ في عملية التّكوين الْجنينيّ هي:
   أ. تؤدي الهرمونات دورًا بسيطًا في عملية التّكوين الْجنينيّ التامة.
   ب. كثير من خطوات التّكوين الْجنينيّ تحددها الجينات.
   جـ. تتطوّر بادئات الجذور والسيقان خلال التّكوين الْجنينيّ.
   د. لا شيء مما ذكر.
11. العامل الذي يُعَدّ ضروريًّا لعملية الإنبات هو:
   أ. الأكسجين. ب. ثاني أكسيد الكربون.
   جـ. الضّوء. د. أ + ب.
12. الفلقات:
   أ. تنشأ من القمة النامية للساق.
   ب. تبقى نشطة مدة طويلة خلال حياة النّبات.
   جـ. توجد على شكل أزواج في ثنائية الفلقة وواحدة في أحادية الفلقة.
   د. لا شيء مما ذكر.
13. إذا كان النّبات لا يحتوي على جين *WOODEN LEG* فإنه:
   أ. لن يكون قادرًا على نقل الماء إلى الأوراق.
   ب. سيكون خاليًا من اللحاء والخشب.
   جـ. سيكون غير قادر على نقل الغذاء العضوي المتكون خلال عملية البناء الضّوئي.
   د. كلّ ما ذكر.
14. إذا كانت البذرة النابتة لا تحتوي على حامل، فمن المحتمل أنها:
   أ. لن تتطور لعدم نقل الغذاء من الإندوسبرم إلى الجنين.
   ب. سوف تقوم بعملية البناء الضّوئي حالًا.
   جـ. سوف تنمو بسرعة لتصعد فوق سطح التربة.
   د. سوف تتكون بشكل صحيح.

أسئلة تحدٍّ

1. إذا كنتَ تقومُ بكتابة سيناريو فيلم خيال علمي عن أفضل طريقة حياة لحيوان ونبات يمكن أنْ تُستخدمَ لعمل نوع خارق من المخلوقات. اشرح أسس التّكوين النباتي التي ستدخلها في تكوين هذا النوع.
2. وُجِدَتْ أقدمُ البذور التي يمكن أن تنبت بنجاح في منطقة Yukon في المنطقة القطبية الكندية عام 1950. استخدام طريقة تحديد العمر بالكربون المشع يثبت أن عمر البذور نحو 10,000 سنة. اشرح الطرق أو الآليات التي استخدمَتْها هذه البذور لتبقى ساكنة هذه المدة الطويلة من الزمن.
3. كيف يمكن أن تكون نجاحات التكاثر في النباتات الزّهريّة قد تغيرت فيما لو تكونت البذور دون ثمار؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 38

النقل في النباتات

Transport in Plants

موجز المفاهيم

38-1 آليات النقل

- *تؤدي تغيرات موضعيّة إلى نقل المواد مسافات طويلة.*
- *تنظم القدرة المائية حركة الماء خلال النبات.*
- *تحفّز القنوات المائية الخاصية الأسموزية.*
- *التدرج في القدرة المائية من الجذور إلى الساق والأوراق يُمكّن النقل.*

38-2 امتصاص الماء والمعادن

- *توجد ثلاثة ممرات للنقل خلال الخلايا.*
- *النقل عبر البشرة الداخلية انتقائي (اختياري).*

38-3 النقل في الخشب

- *الضغط الجذري موجود حتى عند غياب النتح.*
- *الأوعية والقصيبات تهيئ للنقل الكُتَلي (الحجمي).*

38-4 معدل النتح

- *تفتح الثغور، وتغلق لتوازن احتياجات النبات من الماء وثاني أكسيد الكربون.*
- *يؤدي الضغط المائي في الخلايا الحارسة إلى فتح الثغور وإغلاقها.*
- *تؤثر العوامل البيئية في معدلات النتح.*

38-5 الاستجابة للإجهاد المائي

- *تتضمن تكيفات النبات للجفاف إستراتيجيات للحد من فقدان الماء.*
- *تتضمن استجابة النبات للغمر المائي بعض التغيرات الهرمونية قصيرة الأمد، وتكيفات طويلة الأمد.*
- *يتضمن تكيف النبات للملوحة الزائدة طرقًا للإزالة.*

38-6 النقل في اللحاء

- *تُنقل المواد العضوية في النبات إلى الأعلى وإلى الأسفل.*
- *الفرق في الضغط المائي يدفع عملية النقل في اللحاء.*

مقدّمة

تعاني النباتات التي تعيش على سطح اليابسة تحديين مهمين: الحفاظ على توازن غذائي ومائي، وتوفير دعم تركيبي كافٍ لإبقاء النباتات تنمو بشكل قائم. ينقل النسيج الوعائي الماء والمعادن والمركبات العضوية مسافات كبيرة. وفي حين يسمح النمو الثانوي في النسيج الوعائي للأشجار أن تصل إلى ارتفاعات كبيرة، فإن التوازن المائي وحده يحافظ على النباتات العشبية بشكل قائم. تخيل الخلية النباتية كالبالون المائي الذي يضغط على الجوانب الداخلية لصندوق طري الجوانب مع بالونات أخرى/ خلايا صندوقية مرتبة فوق بعضها. إذا حصل في سلسلة البالونات تسريب مائي، فإن قوام هذا التركيب سوف يتلاشى وتنهار الصناديق. إن كيفية نقل الماء، والمعادن، والجزيئات العضوية بين الجذور والسيقان لنباتات صغيرة وطويلة ستشكل موضوع هذا الفصل.

1-38 آليات النقل

كيف يتم نقل الماء من الجذور إلى أعلى جزء في نبات بطول 10 طوابق؟ طوال حياة الإنسان كان الكثير يفكرون في سؤال كهذا. لا تحتوي النباتات على نسيج عضلي أو جهاز دوري كالحيوانات ليقوم بضخ السوائل لأجزائها كافة. وعلى كل حال، فإن الماء يتحرك عبر جدران الخلايا النباتية إلى بروتوبلازم الخلايا عبر وصلات خلوية تسمى البلاسودسماتا، والأغشية الخلوية، وعناصر ناقلة متصلة تغطي أجزاء النبات جميعها (الشكل 38-1). يدخل الماء أولًا إلى الجذور، ومن ثم ينتقل إلى الأوعية الخشبية، أو النسيج الوعائي الداخلي العميق في النبات. يصعد الماء في هذه الأوعية نتيجة لمجموعة من العوامل، وبعض هذا الماء يخرج من خلال الثغور في الأوراق (الشكل 38 - 2).

تؤدي تغيرات موضعية إلى نقل المواد مسافات طويلة

تنتقل جزيئات الماء والأملاح المذابة أطول المسافات في الأوعية الخشبية. فمثلًا، عند دخول الماء الأوعية الخشبية لنبات الخشب الأحمر، فإنه يمكن أن يُنقل إلى الأعلى مسافة تصل إلى 100م. بعض الدفع القادم من ضغط الماء الداخل إلى الجذور يشارك في هذا النقل، ولكن معظم القوة هي قوة السحب الناتجة عن عملية **النتح Transpiration** أو تبخر الماء من طبقات رقيقة في الثغور. تتكون قوى السحب هذه لأن جزيئات الماء متماسكة مع بعضها (قوى التماسك)، وملتصقة مع جدران الأوعية الخشبية (قوى الالتصاق). والنتيجة تكوين عمود ثابت من الماء يصل إلى ارتفاعات طويلة.

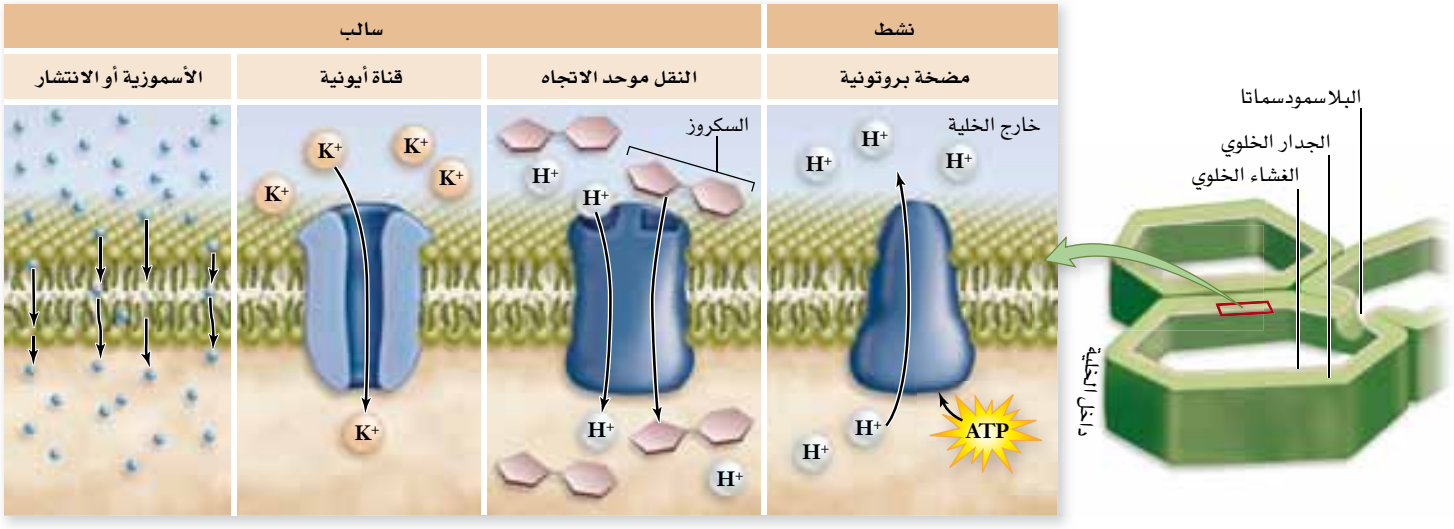
إن انتقال الماء على مستوى الخلية يقوم بدور مهم في النقل الكتلي (النقل بكميات كبيرة) للماء في النبات، ولكن إلى مسافات أقصر. ومع أن الماء يمكن أن ينتشر عبر الأغشية، فإن الأيونات المشحونة والمواد العضوية بما فيها السكروز، تحتاج إلى نواقل بروتينية لإدخالها عبر الأغشية. تكوِّن بعض البروتينات الموجودة في الأغشية قنوات تسمح للمواد بالانتشار من خلالها. تحتاج بعض النواقل البروتينية الأخرى إلى الطاقة لنقل المعادن والمغذيات الأخرى من تراكيز منخفضة إلى تراكيز أعلى. غالبًا، توفّر مضخاتُ البروتونات المعتمدة على ATP الطاقة للنقل النشط، حيث يؤدي نشاطها إلى تكوين فرق في تركيز البروتونات عبر الغشاء. التركيز غير المتساوي للأملاح (مثلًا الأيونات والجزيئات العضوية) تؤثر بدورها في حركة الماء عبر الأغشية. وباستخدام المعلومات حول تركيز الأملاح داخل الخلية وخارجها يمكن التنبؤ في اتجاه حركة الماء.

تنظم القدرة المائية حركة الماء خلال النبات

يشرح علماء النبات القوى التي تعمل على الماء داخل النبات بمصطلح القدرة. القدرة تمثل الطاقة الحرة (القدرة على عمل شيء؛ انظر الفصل الـ 6). **القدرة المائية Water potential** تختصر بالحرف اللاتيني psi (Ψ_w) وتستخدم للتعرف إلى الاتجاه الذي سيتحرك فيه الماء. من المهم تذكّر أن الماء يتحرك من الخلية أو المحلول الذي له قدرة مائية أعلى إلى الخلية أو المحلول الذي له قدرة مائية أقل. تقاس قيم القدرة المائية بوحدات ضغط تسمى **ميجاباسكال Megapascal (MPa)**. إذا فتحت حنفية المطبخ أو الحمام بشكل تام، فإن ضغط الماء يكون بين 0.2 و 0.3 ميجاباسكال.

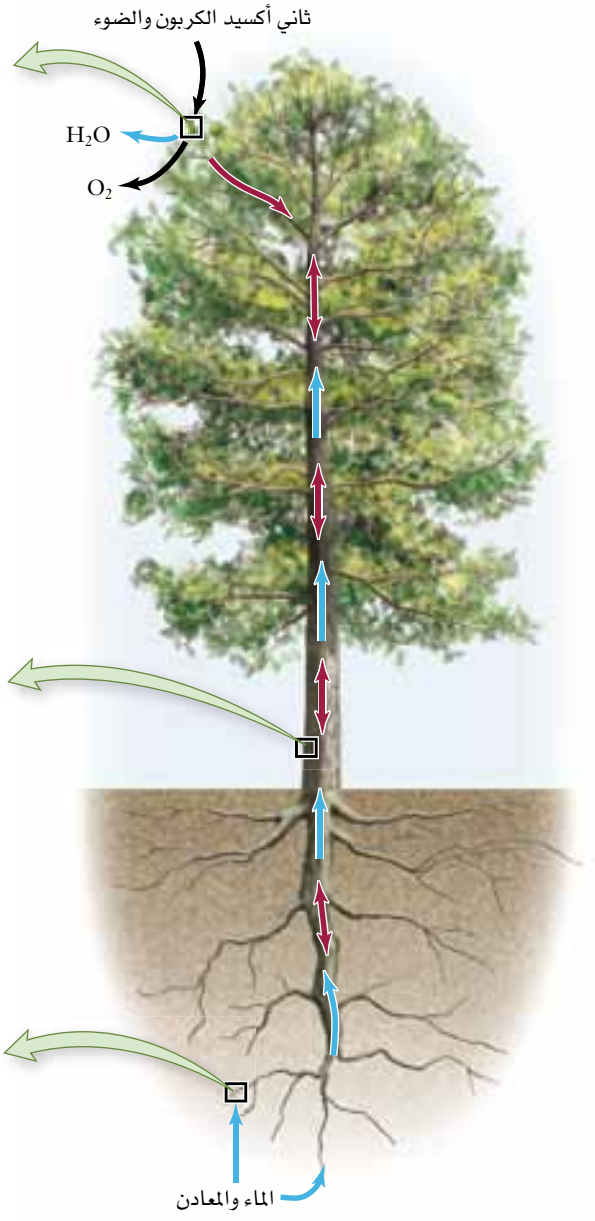
حركة الماء بالخاصية الأسموزية

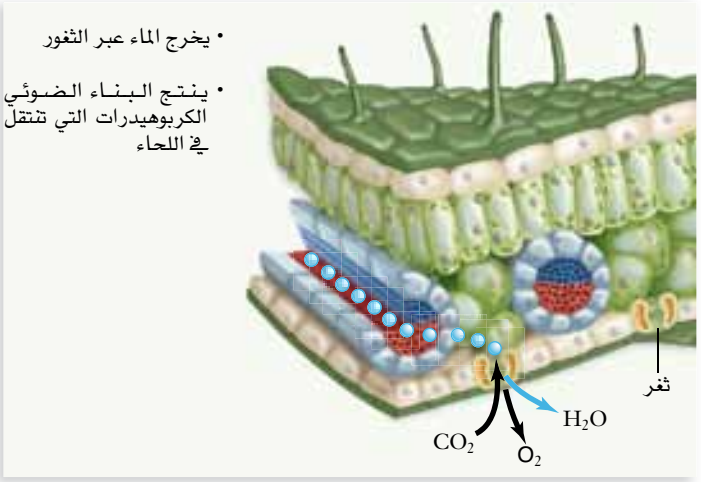
إذا وضعت خلية نباتية في الماء، فإن تركيز الأملاح داخلها أعلى من المحلول الخارجي، وبذلك يتحرك الماء إلى الخلية عن طريق **الخاصية الأسموزية Osmosis** وهذا أمر تتذكره من خلال مناقشة الأغشية في الفصل الـ 5. تتمدد الخلية، وتضغط على الجدار الخلوي، وتحدث ما يسمى الامتلاء *Turgid* ويؤدى ذلك إلى ازدياد ضغط الامتلاء داخل الخلية. وعلى العكس من ذلك، إذا وضعت الخلية في محلول ذي تركيز مرتفع من السكروز، فإن الماء يخرج من الخلية، ويقل ضغط الامتلاء، ويبتعد الغشاء عن جدار الخلية كلما صغر حجم الخلية. تسمى هذه العملية **البلزمة Plasmolysis**. وإذا فقدت الخلية كميات مائية كبيرة، فإنها ستموت. إن تغيرًا بسيطًا في حجم الخلية يؤدي إلى تغير كبير في ضغط الامتلاء، وعندما يساوي ضغط الامتلاء صفرًا، فإن معظم النباتات تصاب بالذبول.

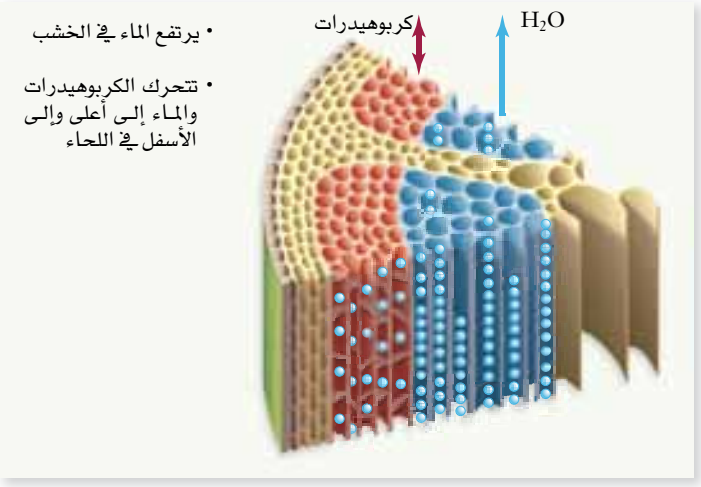


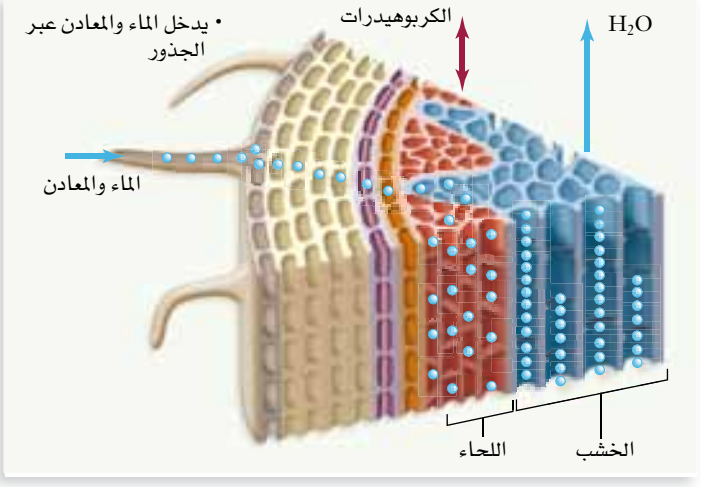
الشكل 38-1

النقل بين الخلايا. يمكن للماء والمعادن والجزيئات العضوية أن تنتشر عبر الأغشية، إما بشكل نشط، أو غير نشط، عن طريق نواقل موجودة على الأغشية، أو تتحرك عبر البلاسمودسماتا.









الشكل 38-2

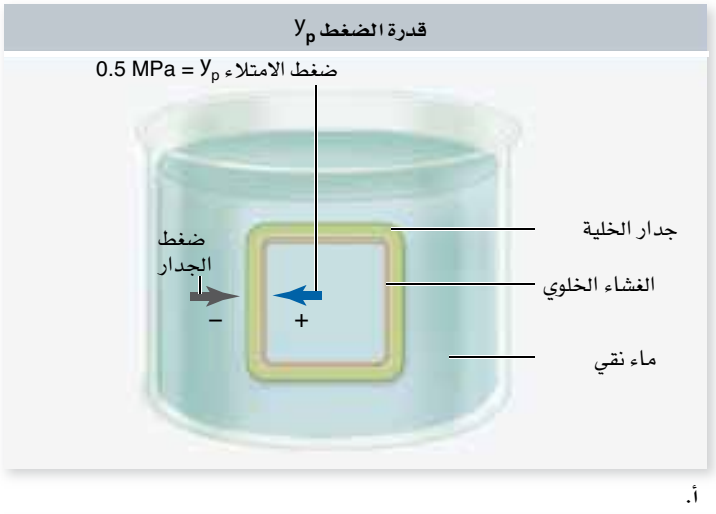
حركة الماء والمعادن عبر النبات. يبين هذا الشكل مسار حركة الماء والمعادن عند دخولها النبات، ومرورها خلاله، وخروجها منه.

حساب القدرة المائية

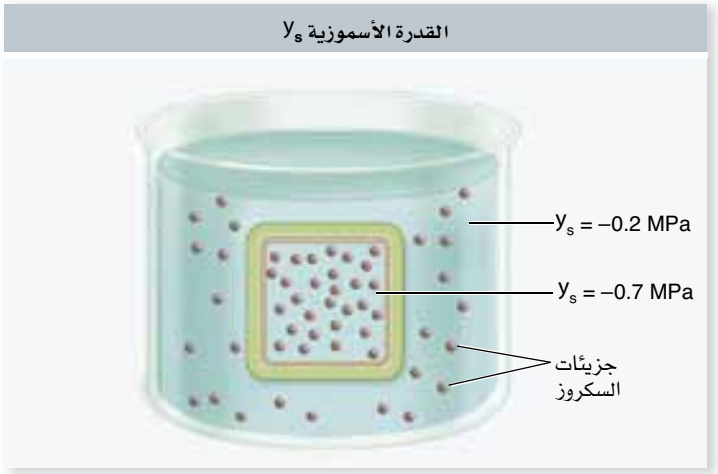
إن التغير في الضغط المائي الداخلي للخلايا يمكن معرفته بدقة من خلال احتساب القدرة المائية للخلية والمحلول المحيط بها. هناك مكونان يشكلان القدرة المائية، هما: (1) القوى الفيزيائية مثل الجدار الخلوي للخلية النباتية، وقوى الجاذبية الأرضية. (2) تركيز الأملاح في كل محلول.

وبمصطلحات القوى الفيزيائية، فإن مقدار قوى الجاذبية الأرضية صغير جدًا، وغالبًا ما يُهمل في الحسابات، إلا إذا تم التعامل مع نباتات طويلة. ويشار إلى ضغط الامتلاء الداخلي الناتج عن الضغط على جدار الخلية **بقدرة الضغط Pressure Potential** (Ψ_p). وكلما زاد ضغط الامتلاء، فإن Ψ_p تزداد. إن دورقًا يحتوي على الماء وكمية من السكروز المذاب غير محاط بغشاء خلوي أو جدار. المحاليل هنا ليس لها ضغط امتلاء، ومن ثم، فإن Ψ_p له = صفرًا **MPa**. (الشكل 38-3 أ).

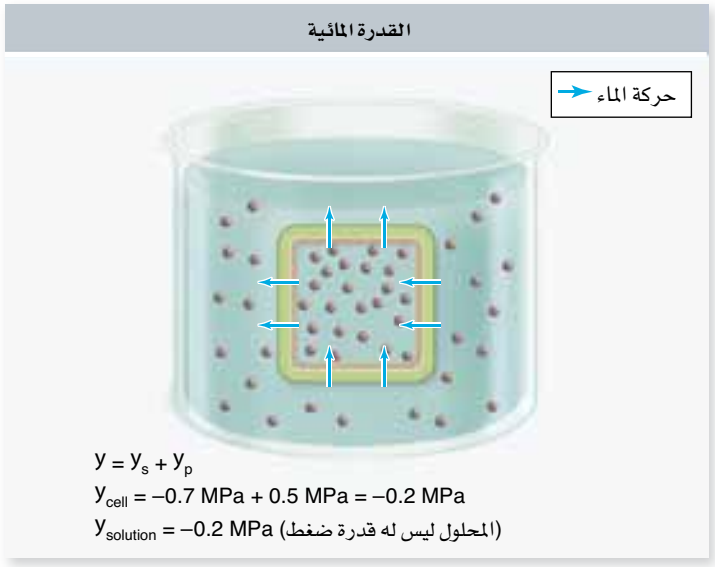
تنشأ القدرة المائية أيضًا نتيجة للتوزيع غير المتساوي للأملاح على طرفي الغشاء، التي تؤدي إلى حصول الخاصية الأسموزية. إن الضغط على طرف الغشاء الذي



أ.



ب.



جـ.

الشكل 38–3

حساب قيمة القدرة المائية. أ. يضغط جدار الخلية في اتجاه معاكس لضغط الماء الداخلي للخلية. ب. باستخدام قيم القدرة الأسموزية المعطاة، تنبّأ في اتجاه حركة الماء اعتمادًا على قيم القدرة الأسموزية فقط. جـ. القدرة المائية الكلية = مجموع Ψ_S و Ψ_p. يتحرك الماء إلى داخل الخلية؛ لأن Ψ_w للمحلول يقل عن Ψ_w للخلية.

يحتوي على تركيز ملحي أكبر يمنع حصول الخاصية الأسموزية، وأقل قيمة للضغط تكفي لإيقاف هذه الخاصية تكون متناسبة مع **القدرة الأسموزية للمذاب Solute potential** (Ψs) (الشكل 38–3 ب). الماء النقي له قدرة أسموزية تساوي صفرًا، وكلما زاد تركيز الأملاح في المحلول، فإنها تؤدي إلى خفض القدرة الأسموزية Ψs (أصغر من صفر MPa). المحلول المحتوي على كمية أكبر من الأملاح له قدرة أسموزية أكثر سالبية، والماء يتحرك من المحلول الذي له قدرة أسموزية ذات قيمة سالبة قليلة إلى المحلول الذي له قيمة قدرة أسموزية Ψs أكثر سالبية. في (الشكل 38–3 جـ)، الخلية لها قدرة أسموزية Ψs أكثر سالبية من المحلول المحيط بها؛ وبذلك يتحرك الماء إلى داخل الخلية.

قيمة القدرة المائية الكلية للخلية النباتية هي مجموع قيم قدرة الضغط والقدرة الأسموزية؛ إنها تمثل القيمة الكلية لطاقة القدرة المائية في الخلية.

$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s$$

عندما توضع الخلية في ماء نقي له قدرة مائية تساوي صفرًا – إلا إذا كان تحت ضغط – فإن الماء سوف يدخل الخلية؛ لأن القدرة المائية للخلية أكثر سالبية (الشكل 38–3 جـ). وعند وضع الخلية في محلول له قدرة مائية تساوي القدرة المائية للخلية، فإن الماء سيكون قادرًا على التحرك في الاتجاه الذي يؤدي إلى التوازن – كل من الخلية والمحلول لهما القدرة المائية نفسها Ψ_w (الشكل 38–4). ويمكن للقدرة الأسموزية Ψ_s وقدرة الضغط Ψ_p للمحلول والخلية أن يختلفا، ولكن المجموع (Ψ_w) يجب أن يكون متساويًا.

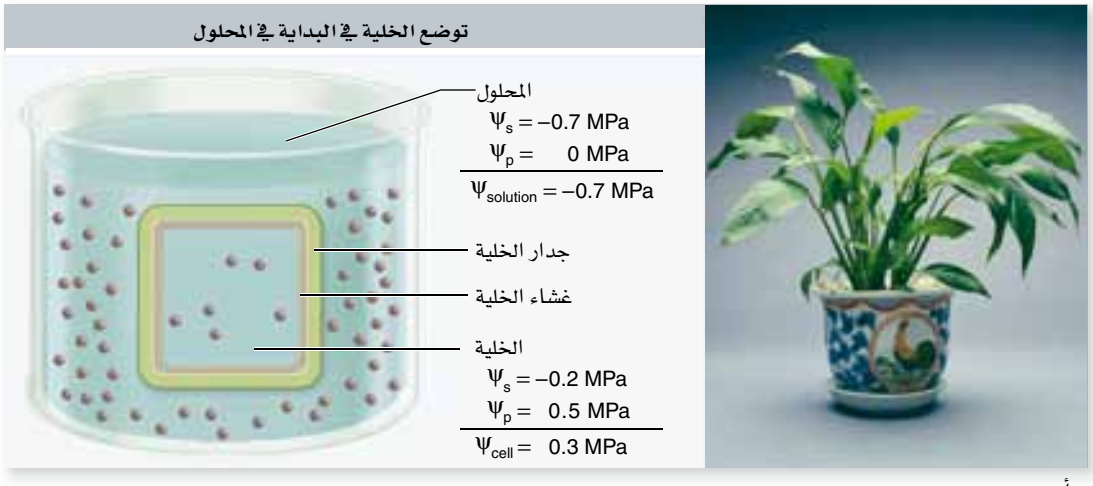
تحفز القنوات المائية الخاصية الأسموزية

مدة طويلة، اعتقد العلماء أن الماء يتحرك بالخاصية الأسموزية عبر طبقتي الدهون المفسفرة الموجودة في الغشاء البلازمي، ولكن وجد أن الماء يتحرك بسرعة تزيد على ما يتوقع أن يحصل من خلال الأسموزية فقط. أصبح معروفًا الآن، أن قنوات بروتينية خاصة بمرور الماء توجد في الأغشية تسارع الحركة الأسموزية للماء، وتدعى هذه القنوات الثقوب، أو **القنوات المائية Aquaporins** التي عرفتها في الفصل الـ 5 (الشكل 38–5). توجد هذه القنوات المختصة بنقل الماء في الخلايا النباتية والحيوانية على حد سواء، وفي النباتات توجد في الأغشية البلازمية وأغشية الفجوة المركزية، وتسمح للحركة الكُتَلِّية للماء عبر الغشاء.

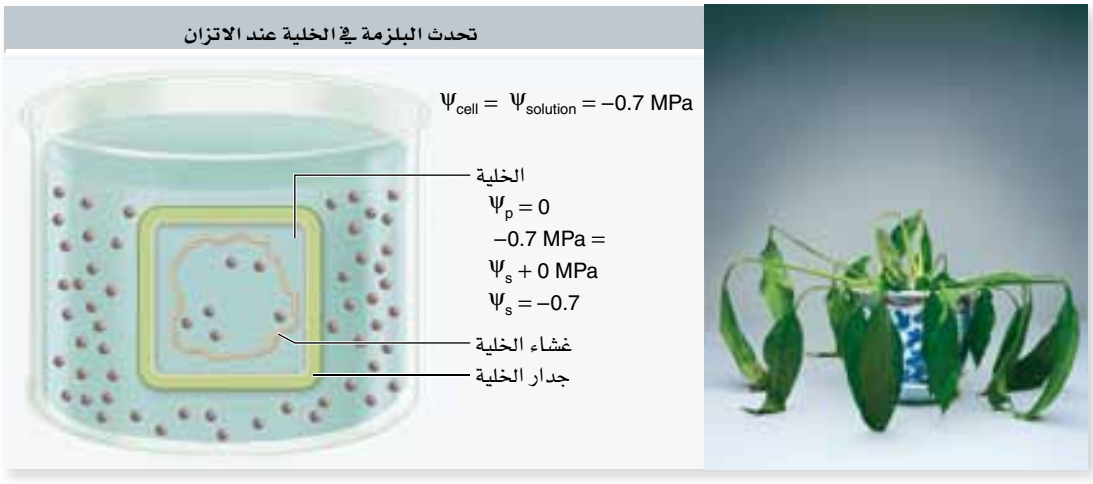
هناك ما لا يقل عن 30 نوعًا من الجينات المسؤولة عن بناء البروتينات المشابهة لتلك الموجودة في القنوات المائية في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*. تؤدي هذه القنوات إلى تسارع النقل الأسموزي للماء، ولكنها لا تغير اتجاه حركة الماء، ولها دور مهم في الحفاظ على التوازن المائي في الخلية، ونقل الماء إلى الأوعية الخشبية.

التّدرّج في القدرة المائية من الجذور إلى الساق والأوراق يُمكّن النقل.

تنظم القدرة المائية حركة الماء خلال أجزاء النبات جميعها، وخلال الأغشية الخلوية. وتُعدّ الجذور نقطة الدخول. يتحرك الماء من التربة إلى جسم النبات فقط إذا كانت القدرة المائية للتربة أعلى من القدرة المائية للجذور. تقلل إضافة الأسمدة الكيميائية بكميات كبيرة أو ظروف الجفاف القدرة المائية للتربة، وتحدد حركة الماء إلى النبات. يتحرك الماء في النبات مع اتجاه الفرق في القدرة المائية من التربة (حيث تكون القدرة المائية قريبة من الصفر، عندما تكون التربة رطبة) إلى المناطق المتتالية ذات القدرة المائية الأكثر سالبيةً في الجذور والسيقان والأوراق والهواء (الشكل 38–6، على صفحة 762). إن تبخر الماء في الورقة يحدث ضغطًا سالبًا أو قوى سحب (وهو مماثل للقدرة المائية السالبة) في الأوعية الخشبية التي تعمل على سحب الماء من الجذور إلى المناطق العلوية من النبات من خلال الساق. إن القدرة المائية المنخفضة جدًا في الأوراق لا يمكن تعليلها من



أ.



ب.

الشكل 38-4

القدرة المائية في وضع الاتزان.

أ . هذه الخلية لها في البداية قدرة مائية Ψ_w أعلى من المحلول المحيط بها.

ب. عند الاتزان الأسموزي، تكون القدرة المائية Ψ_w للخلية والمحلول متساويين. ونفترض أن الخلية موجودة في حجم كبير من محلول ذي تركيز ثابت. القدرة المائية النهائية Ψ_w للخلية يجب أن تكون مساوية للقدرة المائية للمحلول في البداية Ψ_w. عندما تتعرض الخلية إلى البلزمة، فإن Ψ_p = صفرًا. وكلما فقدت الخلية الماء، يزداد تركيز محلول الخلية.

استقصاء

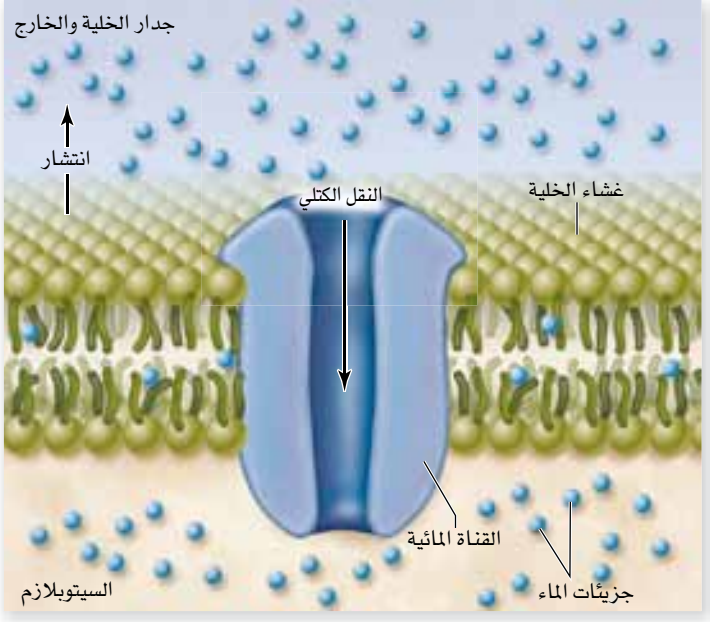
ما قيمة كلّ من: القدرة المائية Ψ_w، والقدرة الأسموزية Ψ_s، وقدرة الضغط Ψ_p للخلية في (أ) عند الاتزان إذا ما وُضعت في محلول له قدرة أسموزية Ψ_s تساوي -0.5؟

خلال عملية التبخر فقط. عند انتشار الماء من الأوعية الخشبية الدقيقة الموجودة في العروق المتفرعة للورقة، فإنها تشكل طبقة رقيقة على سطوح جدران خلايا النسيج المتوسط (الميزوفيل). وإذا كان السطح المشترك بين الماء والهواء مسطحًا، فإن القدرة المائية تكون أعلى مما لو كان السطح مموجًا.

القوة الدافعة للنتح هي الفرق في ضغط بخار الماء داخل الورقة، حيث الرطوبة النسبية تساوي 100% إلى أقل بكثير من 100% خارج الثغور. تعوض جزيئات الماء التي تخرج من الأوعية الخشبية عن جزيئات الماء التي تبخرت، وكلما زاد معدل التبخر، فإن الانتشار لا يستطيع أن يعوض عن جزيئات الماء جميعها. لذا، فإن الطبقة المائية الرقيقة تندفع إلى الخلف نحو جدار الخلية، وتصبح متموجة بدلًا من كونها ناعمةً. يؤدي هذا التغير إلى خفض قيم القدرة المائية، ومن ثم تزداد قوى السحب على عمود الماء في الأوعية الخشبية، وبذلك تزداد بشكل متزامن معدلات النتح. وليس من المستبعد أن يصل تغير القدرة المائية إلى 50 ضعفًا.

تشكل القدرة المائية أساسًا لفهم انتقال الماء إلى مسافات قريبة وبعيدة. وسوف نبين فيما تبقى من هذا الفصل كيفية النقل داخل الأنسجة والأعضاء النباتية المختلفة وبينها، بالتفصيل.

يتحرك الماء نحو القدرة المائية الأقل التي يحددها كل من تركيز الأملاح والضغط الفيزيائي. توفر القنوات المائية مسارًا يسارع معدلات انتقال الماء عبر الأغشية دون التأثير في اتجاه الحركة. يدفع الفرق في القدرة المائية الذي توفره عملية النتح حركة الماء في الأوعية الخشبية.

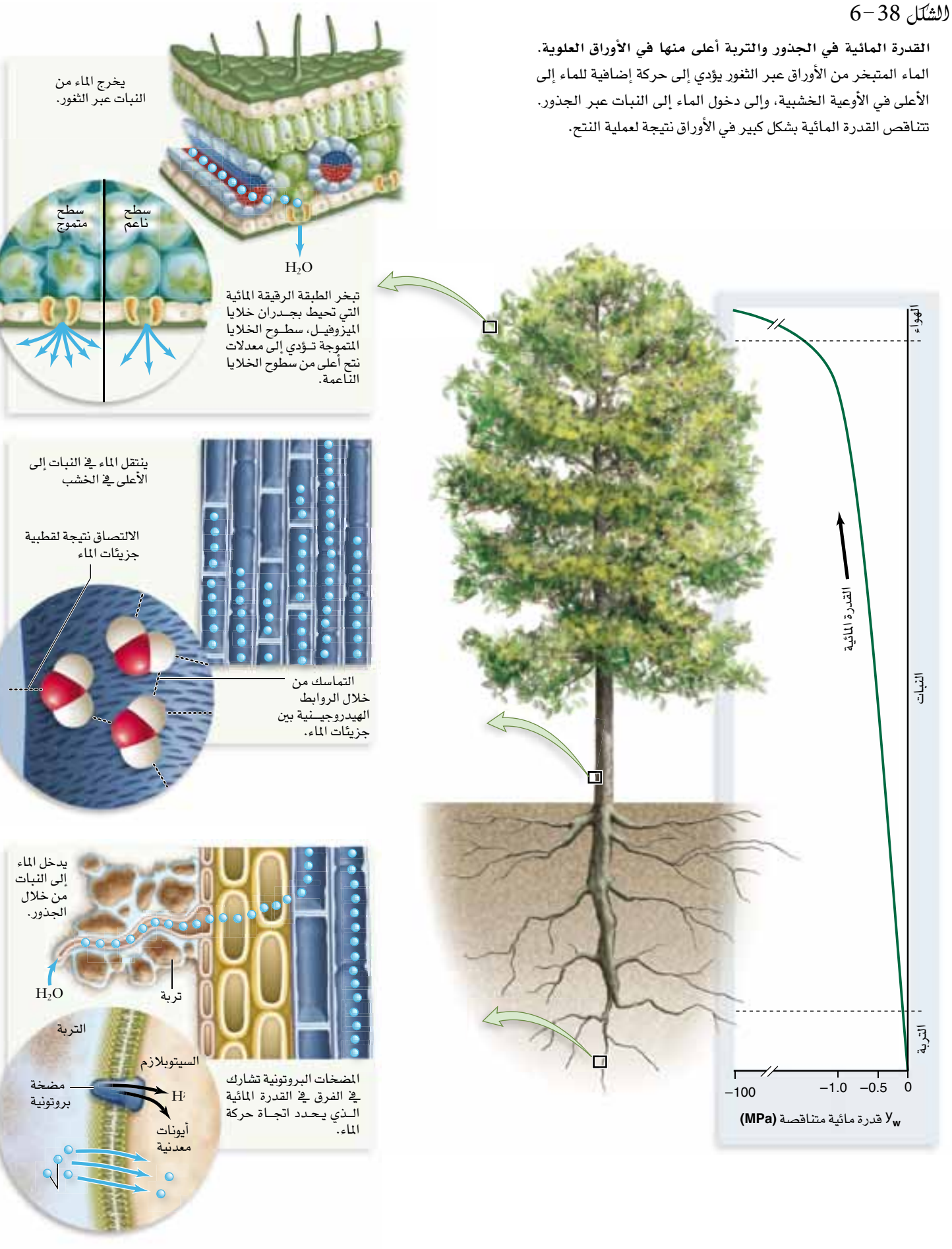


الشكل 38-5

القنوات المائية. القنوات المائية مختصة لنقل الماء الموجود في الغشاء البلازمي، تزيد معدلات الأسموزية؛ لأنها تسمح بالانتقال الكتلي عبر الغشاء، ولكنها لا تغير اتجاه حركة الماء.

الشكل 38-6

القدرة المائية في الجذور والتربة أعلى منها في الأوراق العلوية. الماء المتبخر من الأوراق عبر الثغور يؤدي إلى حركة إضافية للماء إلى الأعلى في الأوعية الخشبية، وإلى دخول الماء إلى النبات عبر الجذور. تتناقص القدرة المائية بشكل كبير في الأوراق نتيجة لعملية النتح.



2-38 امتصاص الماء والمعادن

يتم امتصاص معظم الماء في النبات من خلال **الشعيرات الجذرية** التي توفر بمجموعها مساحة سطحية كبيرة (الشكل 38-7). وكما تعلمت في الفصل الـ 36، فإن الشعيرات الجذرية هي زوائد لخلايا البشرة في الجذور، توجد مباشرة خلف القمم النامية، وغالبًا ما تكون الشعيرات الجذرية ممتلئة بالماء؛ لأن قدرتها المائية أقل من القدرة المائية للتربة المحيطة بها.

ولأن تركيز الأيونات المعدنية في محلول التربة أقل بكثير من تركيزها في النبات، فإن دخول المعادن وتراكمها في خلايا الجذور يحتاج إلى استهلاك الطاقة (يوفرها ATP). يحتوي الغشاء البلازمي لخلايا الشعيرات الجذرية مجموعة متنوعة من القنوات البروتينية الناقلة التي تقوم من خلالها مضخات البروتون بنقل أيونات محددة حتى بعكس اتجاه تركيزها (ارجع إلى الشكل 38-1). بعد دخولها الجذور، تُنقل الأيونات، التي تعدّ مغذيات نباتية، عبر الأوعية الخشبية إلى مختلف أجزاء النبات. إن هذه المعادن المنقولة بشكل نشط مسؤولة عن المستوى العالي للقدرة الأسموزية في خلايا الشعيرات الجذرية، وعن امتلائها بالماء.

يمكن لمساحة السطح الماص للماء والأملاح المعدنية أن تزداد في بعض النباتات لتداخلها مع أنواع من الفطريات الجذرية غير الممرضة. تؤدي هذه الفطريات إلى زيادة الشبكة الماصة إلى مدى يبعد عن الشعيرات الجذرية، وهي ذات فائدة ملاحظة في امتصاص الفوسفور من التربة. لقد تم التطرق إلى الفطريات الجذرية بالتفصيل في (الفصل الـ 31). بعد امتصاص الماء والأملاح المعدنية من خلال الشعيرات الجذرية، يتم نقلها عبر طبقات الخلايا الموجودة في الجذور إلى أن تصل إلى الأنسجة الوعائية، حيث يعبر الماء والأملاح المعدنية الأوعية الخشبية، ويتم نقلها إلى أجزاء النبات المختلفة.

الشكل 38-7

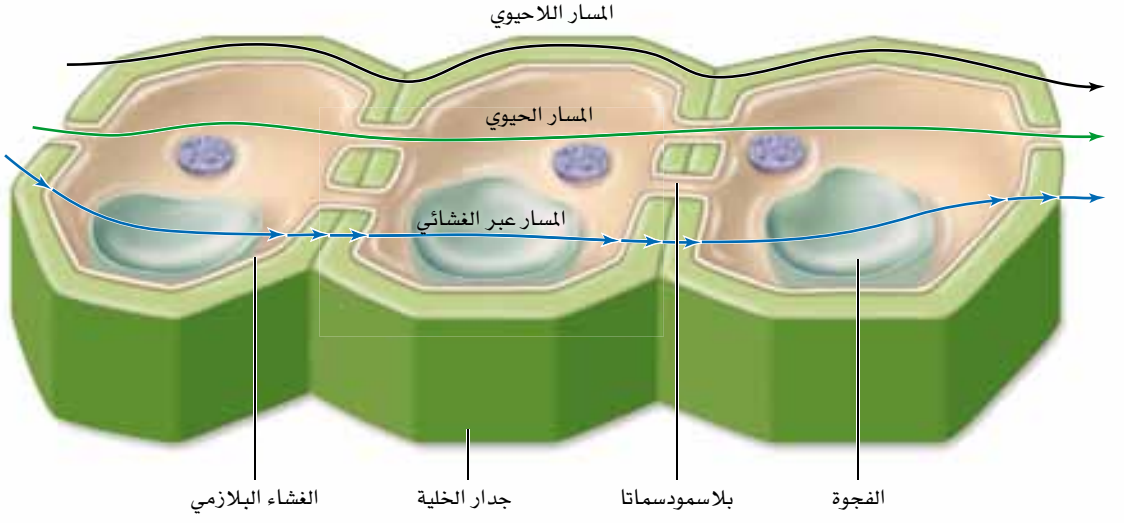
تزيد الشعيرات الجذرية مساحة السطح من أجل امتصاص المعادن والماء.

توجد ثلاثة ممرات للنقل خلال الخلايا

يمكن للماء والمعادن أن تسلك ثلاثة مسارات للوصول إلى النسيج الوعائي للجذر (الشكل 38-8)، هي: **المسار اللاحيوي Apoplast Route** الذي يتضمن الحركة من خلال جدران الخلايا والفراغات بينها، ويتجنب الانتقال عبر الأغشية. و**المسار الحيوي Symplast Route** الذي يشكل طريقًا متصلًا عبر ستيوبلازم الخلايا مرورًا بالبلاسمودسماتا. عندما تدخل الجزيئات الخلية يمكنها الانتقال إلى خلايا أخرى عبر قنوات سيتوبلازمية تسمى البلاسمودسماتا دون الحاجة إلى عبور الغشاء الخلوي. و**المسار عبر الغشائي Transmembrane Route** الذي يتضمن حركة عبر الأغشية بين الخلايا، وعبر أغشية الفجوة المركزية داخل الخلية، هذا المسار، يوفّر أعلى مستوى من التحكم لدخول المواد وخروجها. ولا تعمل هذه المسارات الثلاثة بشكل منفرد، حيث يمكن للجزيئات أن تنتقل من مسار إلى آخر في أي وقت حتى تصل إلى البشرة الداخلية للجذور.

النقل عبر البشرة الداخلية انتقائي (اختياري)

في نهاية المطاف، تصل الجزيئات في رحلتها داخل خلايا الجذر إلى البشرة الداخلية. وفي هذه الطبقة، يكون الانتقال عبر جدران الخلايا غير ممكن لوجود ما يسمى أشرطة كاسبر. وكما وُصف في الفصل الـ 36، فإن الخلايا في حلقة البشرة الداخلية جميعها لها جدران متصلة مغطاة بطبقة شمعية عازلة للماء



الشكل 38-8

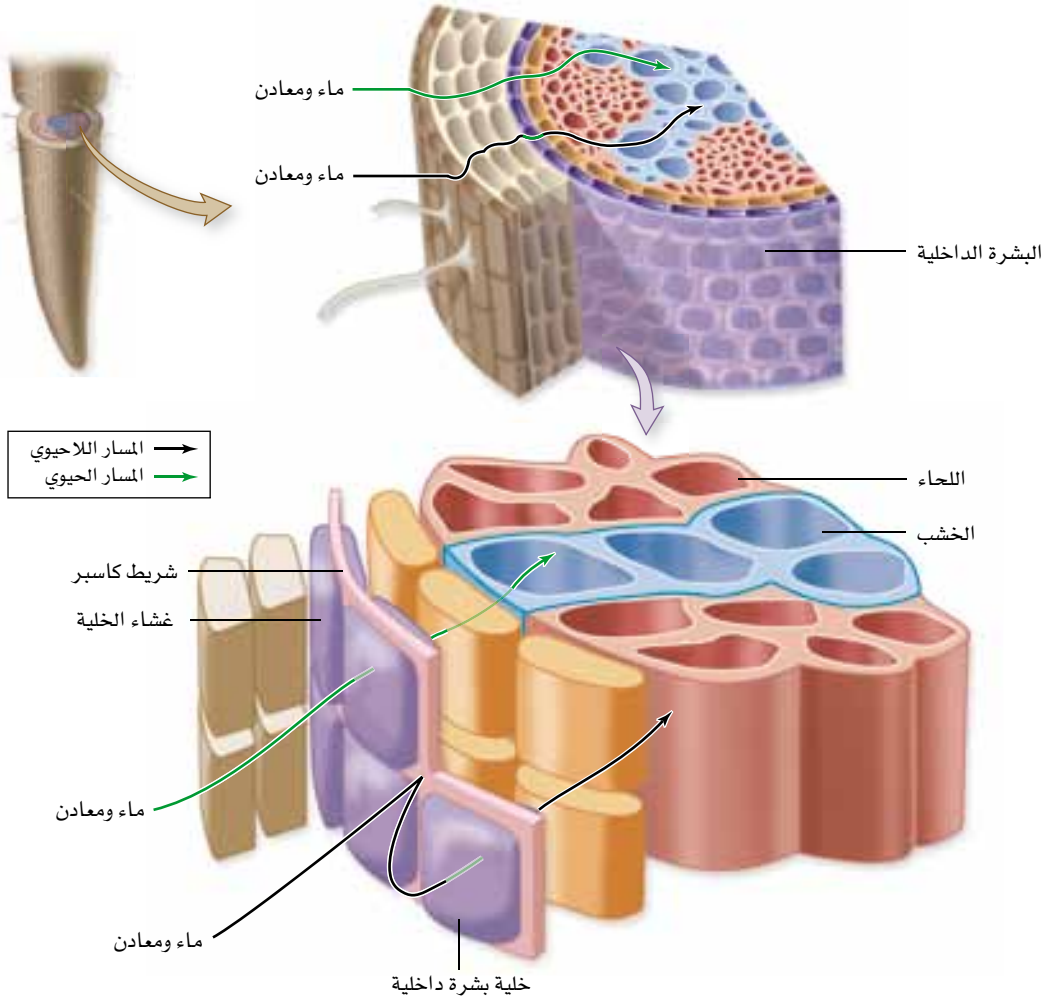
مسارات النقل بين الخلايا

استقصاء

أي المسارات ستكون حركة الماء فيه هي الأسرع؟ هل سيكون هذا المسار هو الأنسب لنقل المغذيات إلى النبات دائمًا؟

الشكل 38-9

مسارات انتقال المعادن في الجذور.
يتم امتصاص المعادن من خلال سطوح الجذور، وبشكل أساسي من خلال الشعيرات الجذرية. خلال عبورها القشرة، تسلك المعادن مسار الجدران الخلوية والفراغات بين الخلايا، أو تنقل بشكل مباشر عبر الأغشية الخلوية وسيتوبلازم الخلايا من خلية إلى أخرى عبر البلاسمودسماتا. عند وصولها إلى شريط كاسبر، عليها أن تعبر الخلايا من خلال الأغشية البلازمية للوصول إلى الأوعية الخشبية.



تدخل المعادن مع الماء، الجذر الذي توسعت مساحته السطحية كثيرًا بوجود الشعيرات الجذرية والفطريات الجذرية. يستطيع الماء والمعادن الانتقال بين جدران الخلايا خلال البلاسمودسماتا، أو عبر أغشية الخلايا. تجبر أشرطة كاسبر الماء أن ينتقل عبر أغشية خلايا البشرة الداخلية من أجل سيطرة أدق على تدفق الماء.

تدعى **سيوبرين Suberin** (الشكل 38-9). ولهذا، فإن على الجزيئات أن تمر عبر الغشاء البلازمي، وعبر سيتوبلازم خلايا البشرة الداخلية لتصل إلى الأوعية الخشبية. تنظم البشرة الداخلية، بتركيبها الفريد، إضافة إلى القشرة والبشرة، حركة الماء والمغذيات نحو الأوعية الخشبية حتى يتم تنظيم القدرة المائية، وتساعد على منع تسرب الماء خارج الجذور.

3-38 النقل في الخشب

يدخل المحلول المائي الذي يمر عبر أغشية خلايا البشرة الداخلية النسيج الوعائي للنبات، ثم إلى الأوعية الخشبية والقصيبات. يتم ضخ الأيونات بشكل نشط إلى داخل الجذر، أو قد تتحرك عبر الانتشار الميَسَّر. يقلل وجود هذه الأيونات القدرة المائية، ويؤدي إلى زيادة في الضغط المائي الداخلي نتيجة لدخول الماء بالخاصية الأسموزية.

الضغط الجذري موجود حتى عند غياب النتح

غالبًا، يحصل **الضغط الجذري Root pressure** في الليل بسبب استمرار تراكم الأيونات في الجذور، في الوقت الذي يكون فيه النتح عبر الأوراق قليلًا أو غير موجود. يؤدي هذا التراكم إلى زيادة تركيز الأيونات بشكل كبير في الخلايا ما يؤدي إلى دخول المزيد من الماء إلى خلايا الشعيرات الجذرية عن طريق الخاصية الأسموزية. إن نقل الأيونات يؤدي أيضًا إلى انخفاض Ψs للجذور، والنتيجة هي دخول الماء إلى النبات، ومن ثم إلى الأجزاء العلوية من خلال الأوعية الخشبية على الرغم من غياب النتح.

في ظروف معينة، يكون الضغط الجذري كبيرًا؛ لأن الماء يخرج من الجزء المقطوع من الساق ساعات عدة وحتى بضعة أيام. وعندما يكون الضغط الجذري كبيرًا، قد يدفع الماء إلى الأعلى نحو الأوراق، حيث يُفقد على شكل قطرات من السائل عبر عملية تسمى **الإدماع Guttation**. لا يستطيع الإدماع دفع الماء إلى مسافات عالية أو بسرعة كبيرة، وهو لا يتم عبر الثغور، ولكن من خلال مجموعة خاصة من الخلايا قريبة من نهايات العروق الصغيرة التي تقوم بهذه العملية فقط. ويُحدث الإدماع ما يسميه العامة الندى على الأوراق.

لا يستطيع الضغط الجذري فقط أن يفسر عملية النقل في الأوعية الخشبية، بل يوفر النتح القوة الأساسية التي تنقل الماء والأيونات من الجذور إلى الأوراق.

الأوعية والقصيبات تهيئ للنقل الكُتَلي (الحجمي)

للماء خاصية فطرية تتمثل في **مقاومة الشد Tensile strength** التي تنتج عن قوى التماسك بين جزيئات الماء، أي قدرتها على تكوين روابط هيدروجينية بين بعضها (انظر الفصل الـ 2). وهذان العاملان يشكلان أساس نظرية التماسك والشد للنقل الكتلي للماء في الأوعية الخشبية.

تتناسب مقاومة الشد في عمود من الماء عكسيًّا مع قطر العمود؛ بمعنى أنه إذا كان القطر صغيرًا تكون مقاومة الشد كبيرة. ولأن الأوعية الخشبية والقصيبات لها قطر صغير، فإن قوى التماسك بين جزيئات الماء بداخلها كبيرة. وتلتصق جزيئات الماء أيضًا مع جوانب الأوعية الخشبية، ما يؤدي إلى ثبات أكبر لعمود الماء.

ومع أن الأعمدة الضيقة المائية لها مقاومة شد أكبر، فإن من المستغرب أن الأوعية الخشبية التامة التي لها قطر أكبر من القصيبات توجد في كثير من النباتات. إن الاختلاف في قطر الأوعية والقصيبات له تأثير في حجم الماء الذي يمكن أن يمر عبر العمود يفوق تأثيره على مقاومة شدّ عمود الماء. إن حجم الماء الذى يمكن أن يمر من نقطة معينة في عمود الماء / ثانية يتناسب مع القوة الرابعة r^4 لنصف قطر العمود. فاذا تضاعف نصف قطر العمود، فإن هذا سيؤدى إلى زيادة بواقع 16 مرة في حجم السائل الذي يمر من خلال هذا العمود. وعند تساوي مساحة مقطع عرضى في الأوعية الخشبية، فإن النبات الذي له أوعية خشبية كبيرة في القطر يمكنه نَقْل كمية أكبر من الماء إلى المناطق العلوية ما يمكن أن ينقله نبات ذو قصيبات أضيق.

استقصاء

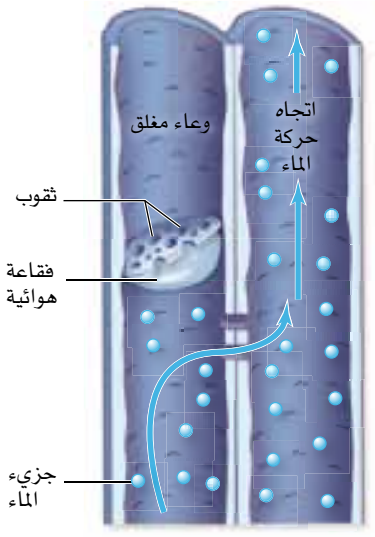
إذا أدى نوع من الطفرات إلى زيادة نصف قطر الأوعية الخشبية ثلاثة أضعاف ما كانت عليه أصلًا، فكيف سيكون تأثير هذه الطفرة في حركة الماء في النبات؟

تأثير الفجوات (التجَوُّف)

تعتمد مقاومة شد الماء على تواصل عمود الماء؛ ويؤدي دخول الفقاقيع الهوائية إلى عمود الماء إلى فقدانه قوى التماسك، وذلك عندما يُكسر أحد الأوعية الخشبية، أو يُقطع.

الفقاعة المملوءة بالهواء يمكن أن تتمدد، وتؤدي إلى إغلاق الأوعية الخشبية والقصيبات، وهذا الوضع يسمى **التجوف Cavitation** أو الانسداد. يوقف تكوين الفجوات نقل الماء، ويمكن أن يؤدي إلى جفاف النبات وموت بعض أجزائه أو موت النبات كله (الشكل 38-10).

يمكن أن يمنع التكيف في التركيب الداخلي حصول الفجوات بما في ذلك وجود مسارات بديلة لحركة الماء إذا توقفت الحركة في أحد المسارات. تتصل الأوعية الخشبية والقصيبات مع بعضها من خلال واحد أو أكثر من الثقوب في جدرانها، وغالبًا ما تكون الفقاقيع المتكونة أكبر حجمًا من الثقوب، وبذلك فإنها لا تمر من خلالها، ولا تؤدي إلى إيقاف عمل أوعية أخرى. يمكن أن يؤدي الانجماد أو تحطم



الشكل 38-10

التجَوُّف. يمكن لفقاعة هوائية أن تؤدي إلى انقطاع مقاومة الشد في عمود الماء. تكون الفقاقيع أكبر حجمًا من ثقوب الأوعية الخشبية، ولذلك فإنها يمكن أن تمنع الانتقال إلى الأوعية الخشبية المجاورة. الاتصال المتعدد بين الأوعية الخشبية والقصيبات يوفر مسارًا بديلًا، وبذلك يقلل من الخلل الذي قد يحصل نتيجة للتجوف.

الخلايا إلى تكوين فقاقيع هوائية صغيرة في الأوعية الخشبية. إن هذا التقطع في عمود الماء، يمكن أن يحدث عند تغير الطقس والحرارة في المواسم المختلفة. ووجود الفجوات هو أحد الأسباب التي تجعل الأوعية الخشبية القديمة غير قادرة على نقل الماء.

نقل المعادن

تُعدّ الأوعية الخشبية والقصيبات ضرورية للنقل الكتلي للمعادن. في نهاية المطاف، توزع المعادن التي تم إدخالها بشكل نشط إلى الجذور من خلال أوعيتها الخشبية إلى مناطق النشاط المرتفع في النباتات. أحيانًا، يوجد الفوسفور، والبوتاسيوم، والنيتروجين، والحديد بكميات كبيرة في الأوعية الخشبية، في أوقات معينة (فصل معين). وفي كثير من النباتات، يحافظ هذا النمط من التركيز الأيوني على هذه المعادن الأساسية، حيث يمكن أن تنقل من الأجزاء الناضجة التي قد تتساقط كالأوراق إلى مناطق النمو الكثيف، مثل مناطق الأنسجة المولدة.

ويجب العلم أن المعادن التي تنقل عبر الأوعية الخشبية يجب أن تنقل إلى الأعلى مع الماء. ولا تستطيع المعادن جميعها العودة إلى الأوعية الخشبية إذا ما خرجت منها. فالكالسيوم، وهو أحد العناصر الضرورية، لا يمكن أن ينتقل إلى أي مكان إذا ما تم ترسبه في موقع معين في النبات، ولكن يمكن لبعض المغذيات أن تنتقل في اللحاء.

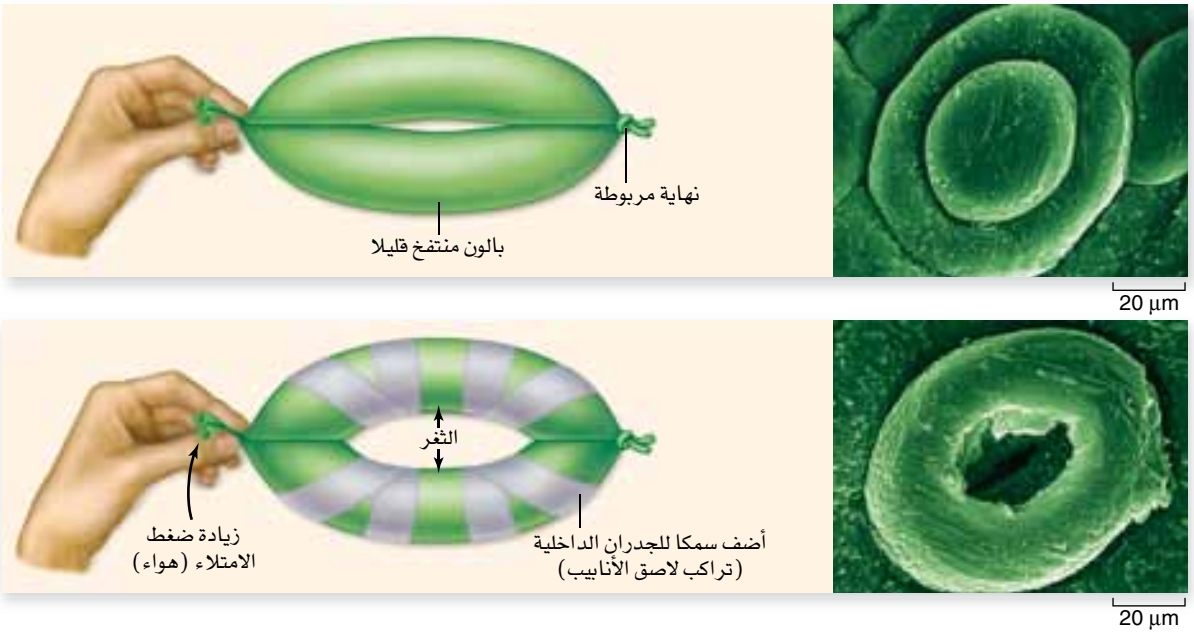
تتصل الأوعية الخشبية والقصيبات معًا لتكون أنابيب مجوفة تمتد من الجذور إلى المجموع الخضري. توجد جزيئات الماء مجتمعة على شكل عمود متصل داخل الأوعية الخشبية، وتتحرك نحو الأعلى بسرعة عالية في الأوعية الخشبية ذات القطر الأوسع. يُحدِث تقطع عمود الماء عن طريق فقاقيع هوائية تجاويف تمنع أي نقل إضافي في هذا النظام المتصل من الأوعية الخشبية.

4-38 معدل النتح

يتم فقدان ما يزيد على 90% من الماء الذي تمتصه الجذور إلى الجو. تتحرك جزيئات الماء من أطراف العروق إلى خلايا الميزوفيل، ومن سطح هذه الخلايا يتبخر إلى جيوب هوائية في الورقة. وكما تم توضيحه في الفصل الـ 36، فإن الفراغات الموجودة بين الخلايا تكون على اتصال مباشر مع الهواء الخارجي المحيط بالورقة عن طريق الثغور.

تفتح الثغور وتغلق لتوازن احتياجات النبات من الماء وثاني أكسيد الكربون

يُعدّ الماء ضروريًّا لأنشطة النبات المختلفة، ولكن النبات يفقده بشكل مستمر إلى الجو الخارجي. في الوقت نفسه، تحتاج عملية البناء الضوئي إلى ثاني أكسيد الكربون الذي يدخل إلى الخلايا الكلورنشيمية المحتوية على البلاستيدات



الشكل 38-11

يؤدي السمك غير المتماثل لجدران الخلايا الحارسة إلى فتح الثغور عندما تتمدد الخلايا الحارسة.

الخضراء من الجو الخارجي. لذا، فإن النباتات تعاني احتياجات متضاربة: الحاجة إلى تقليل خسارة الماء إلى الجو الخارجي والحاجة إلى إدخال ثاني أكسيد الكربون. وعليه، تطورت تراكيب خاصة مثل الثغور والكيوتيكل استجابة لحاجة واحدة أو للحاجتين معًا.

يعتمد معدل النتح على الظروف الجوية مثل نسبة الرطوبة والوقت في اليوم. وكما تم ذكره سابقًا، فإن النتح يقل في الليل عندما يكون الفرق في ضغط بخار الماء بين الورقة والجو الخارجي قليلًا. في النهار، يزيد الضوء درجة حرارة الورقة، في حين تبرد عملية النتح الأوراق من خلال التبخر.

وعلى الأمد القصير، يمكن لإغلاق الثغور أن ينظم خسارة الماء من النبات. وهذا يحصل في عدد من النباتات عند تعرضها لإجهاد مائي. ولكن من المفترض أن تفتح الثغور جزءًا من الوقت على الأقل لإدخال ثاني أكسيد الكربون. عند دخول ثاني أكسيد الكربون إلى الفراغات بين الخلوية يذوب في الماء قبل دخوله الخلايا، وبشكل أساسي في الماء الموجود على جدران الخلايا المحيطة بالفراغات بين الخلوية الموجودة إلى الداخل من الثغور. ويُبقي التدفق المتواصل للماء من الجذور إلى الأوراق جدران هذه الخلايا رطبة.

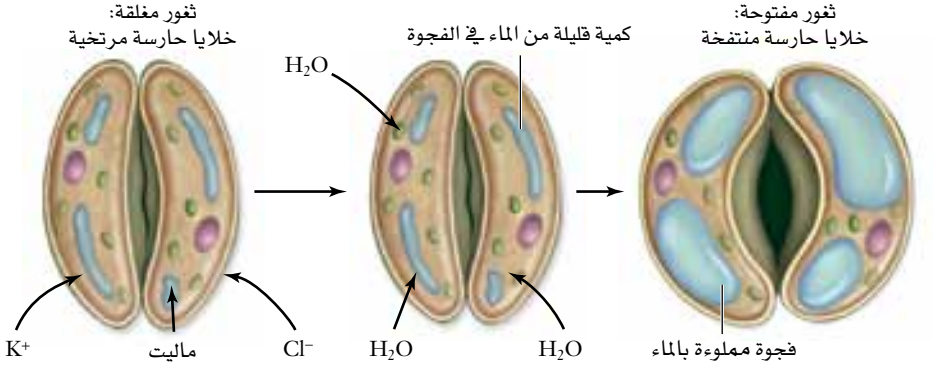
يؤدي الضغط المائي في الخلايا الحارسة إلى فتح الثغور وإغلاقها

لا تتميز الخليتان الحارستان اللتان تشبهان السجق في شكلهما والموجودتان على طرفي الثغر عن خلايا البشرة الأخرى فقط في الشكل، ولكنهما تعدان النوع الوحيد من خلايا البشرة الذي يحتوي على بلاستيدات خضراء إضافة إلى تركيب جدار مميز، إذ يكون سميكًا في المنطقة الداخلية، ورقيقًا في المناطق الأخرى، ما يؤدي إلى الانتفاخ والتقوس عند امتلائه بالماء.

ويمكن أن تصنع نموذجًا لهذا التركيب إذا أخذت بالونين من النوع الطويل، وربطت النهاية المغلقة لكل منهما معًا، ونفختهما قليلًا مع الإمساك بالأطراف الأخرى المفتوحة معًا باليد، فإنك ستلاحظ وجود فراغ صغير بين البالونين. ألصق الآن حول البالونين لاصق الأنابيب كما هو مبين في (الشكل 38-11) (دون أن تسمح للهواء بالخروج منهما) وانفخهما بشكل إضافي، وأمسك الطرفين مرة أخرى، ستلاحظ أنك تُمسك "بخليتين حارستين" لهما شكل الدونت، وبينهما ثغر في المنتصف. تعتمد الخلايا الحارسة الحقيقية في فتحها وإغلاقها على دخول الماء وخروجه بدلًا من الهواء.

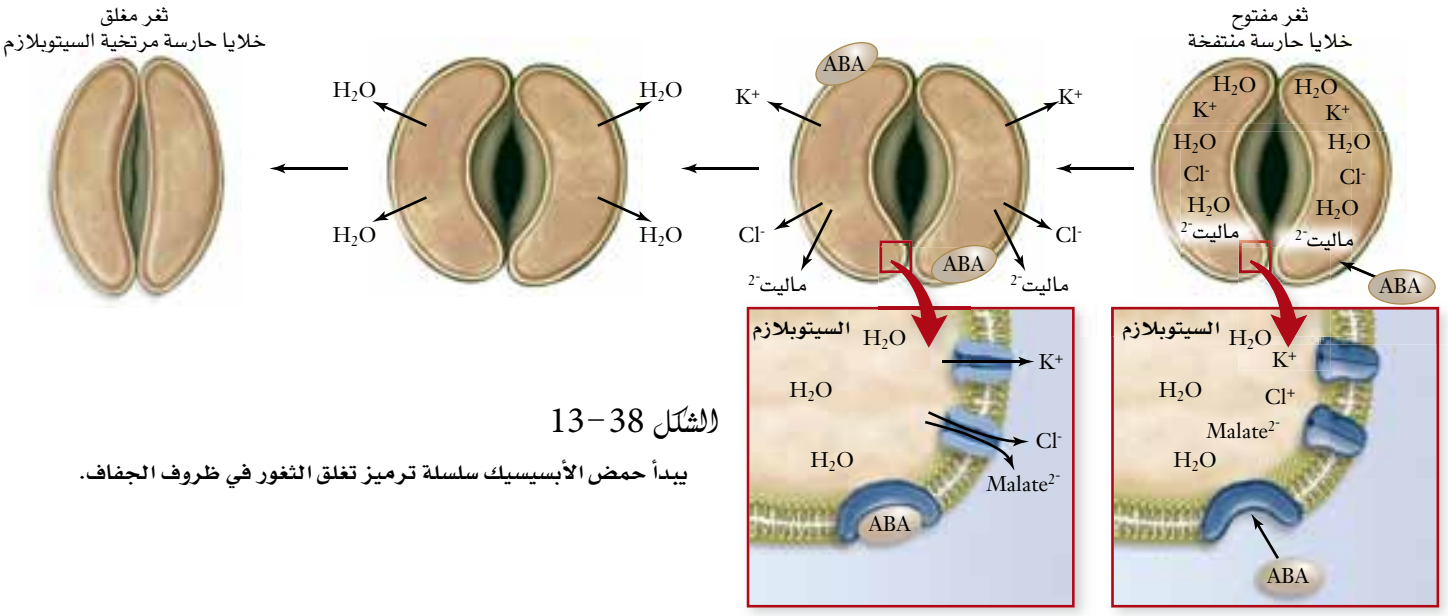
تتم الزيادة في الضغط الداخلي للخلايا الحارسة نتيجة لامتصاص أيونات البوتاسيوم والكلور والماليت. إن وجود هذه المواد بتراكيز عالية يؤدي إلى انخفاض القدرة المائية للخلايا الحارسة. وبذلك، فإن الماء يدخلها بالخاصية الأسموزية، فيتراكم فيها الماء وتنتفخ، وينفتح الثغر (الشكل 38-12). يتم الحصول على الطاقة اللازمة لحركة الأيونات عبر أغشية الخلايا الحارسة من مضخة البروتونات التي ينشطها ATP كما هو مبين في (الشكل 38-1).

تمتلئ الخلايا الحارسة في الكثير من النباتات بالماء بشكل منتظم في الصباح الباكر، عند حصول عملية البناء الضوئي، وتخسر الماء في المساء بغض النظر عن توافر الماء. خلال ساعات النهار، يتراكم السكروز في الخلايا الحارسة القادرة على القيام بعملية البناء الضوئي. لكن عملية ضخ السكروز خارج الخلايا الحارسة النشطة التي تتم في المساء تؤدي إلى فقد الماء من هذه الخلايا، وإلى إغلاق الثغور.



الشكل 38-12

كيف يفتح الثغر. عندما تُضَخُّ الأيونات إلى الخلايا الحارسة من الخلايا المجاورة، يزداد الضغط الداخلي في الخلايا الحارسة نتيجة لدخول الماء عن طريق الخاصية الأسموزية. تؤدي الزيادة في الضغط الداخلي إلى انتفاخ الخلايا الحارسة. ولأنّ جدرانها المحاذية للسطح الداخلي أسمك، فإن ذلك يؤدي إلى تقوس الخلايا الحارسة نحو الخارج، ما يؤدي إلى فتح الثغر.



الشكل 38-13

يبدأ حمض الأبسيسيك سلسلة ترميز تغلق الثغور في ظروف الجفاف.

تؤثر العوامل البيئية في معدلات النتح

تزداد معدلات النتح بالحرارة وسرعة الرياح؛ لأنها تؤدي إلى تبخر الماء بسرعة أكبر. وكلما ازدادت نسبة الرطوبة في الجو، فإن الفرقَ في القدرة المائية بين الورقة والجوّ يقلُّ. ولكن حتى في ظروف رطوبة جوية نسبية تساوي 95 %، فإن الفرق في ضغط البخار يكون كافيًا لاستمرار حدوث النتح. وعند المستويات الكارثية، حيث يصاب النبات بالذبول لعدم توافر كمية مناسبة من الماء يقل الضغط المائي الداخلي في الخلايا الحارسة إلى حد كبير قد يؤدي إلى إغلاق الثغور.

بينت الدلائل العملية وجود مسارات عدة تنظم فتح الثغور وإغلاقها. يؤدي **حمض الأبسيسيك Abscisic acid (ABA)** وهو أحد الهرمونات النباتية، موضح في الفصل الـ 42، دورًا أساسيًّا في السماح للبوتاسيوم بالخروج من الخلايا الحارسة بسرعة ما يؤدي إلى إغلاق الثغور استجابة لظروف الجفاف. يرتبط ABA مع مستقبل موجود في الغشاء البلازمي للخلايا الحارسة ما يؤدي إلى حصول سلسلة من التغيرات تفتح قنوات K^+ و Cl^- وأيونات الماليت. نتيجة لذلك، فإن خروج الماء يؤدي إلى انخفاض الضغط المائي الداخلي للخلايا الحارسة وإغلاقها (الشكل 38-13).

يؤثر تركيز CO_2، والضوء، والحرارة في فتح الثغور. فعندما يكون تركيز CO_2 في الخلايا الحارسة عاليًا، فإن هذا يدفع كثيرًا من النباتات إلى تضييق الثغور. في هذه الظروف، لا يحتاج النبات إلى كميات إضافية من CO_2، وبذلك فإنه يحافظ على الماء عند إغلاقه للثغور.

ينظم الضوء الأزرق فتح الثغور. يساعد هذا على زيادة الضغط المائي داخل الخلايا الحارسة ليفتح الثغور عندما تؤدي شدة الضوء لزيادة تبخر الماء لتبريد حرارة النبات. يحفز الضوء انتقال K^+ في اتجاه معاكس للفرق في التركيز. ينشِّط الضوء الأزرق بشكل محدد نقل H^+ ما يحدث تدرجًا في تركيز H^+ يدفع لفتح قنوات خاصة لدخول K^+.

ويمكن للثغور أن تغلق عند ارتفاع الحرارة إلى فوق المدى 30° س – 34° س وتكون العلاقات المائية غير مناسبة. وحتى يتمكن النبات من الاستمرار في تبادل الغازات، تفتح الثغور في الظلام عند انخفاض درجات الحرارة. تستطيع بعض النباتات الحصول على CO_2 في الليل بشكل معدَّل ليتم استخدامه في عملية البناء الضوئي في ساعات النهار. في الفصل الـ 9، عرفت ما يدعى أيض حمض الكراسوليسين **Crassulacean Acid Metabolism (CAM)** الذي يحدث في النباتات العصارية كنباتات الصبار. يحصل في هذه العملية النبات على CO_2 في الليل، ويخزنه بشكل مواد عضوية، حيث تتم إزالة CO_2 منها خلال النهار ليتم تثبيته، في حين تكون الثغور مغلقة. وعليه، فإن نباتات عائلة السيدوم CAM قادرة على المحافظة على الماء في البيئات الجافة.

تختلف معدلات النتح لتوازن الاحتياجات المتنافسة بين الحفاظ على الماء، وتبادل الغازات عند الثغور. تقلل مسارات البناء الضوئي البديلة من خسارة الماء عبر عملية النتح.

5-38 الاستجابة للإجهاد المائي

لأن النباتات لا تستطيع الانتقال عند تغير كميات الماء والأملاح المتوافرة لها بصورة بسيطة، فقد طورت تكيفات عدة للسماح لها بتحمل التغيرات البيئية بما فيها الجفاف والغمر، وتغير مستويات الملوحة.

تتضمن تكيفات النبات للجفاف إستراتيجيات للحدّ من فقدان الماء

لقد تطورت مجموعة من الآليات التي تنظم معدلات خسارة الماء في النبات. يوفر تنظيم إغلاق الثغور وفتحها استجابة سريعة. في حين توفر تحورات في شكل النبات حلولًا طويلة الأمد خلال فترات الجفاف. فمثلًا، يحدث السكون في أثناء الفترات الجافة من العام؛ وتتضمن آلية أخرى إسقاط الأوراق للحد من عملية النتح. يكثر وجود النباتات متساقطة الأوراق في المناطق التي تتعرض إلى فترات جفاف حادة في أوقات معينة من السنة. وبشكل عام، تحتفظ النباتات الحولية بالماء عندما تكون الظروف غير ملائمة بدخول فترة سكون على شكل بذور.

تفقد الأوراق السميكة والصلبة وذات العدد القليل نسبيًّا من الثغور –وغالبًا ذات الثغور الموجودة على السطح السفلي للورقة – ببطء أكبر مقارنة بالأوراق الكبيرة والطرية ذات الأعداد الكبيرة من الثغور. والأوراق المغطاة بكتل من الشعيرات

التي تشبه الصوف تعكس كمية كبيرة من إضاءة الشمس، وبذلك تقلل من الحمل الحراري للورقة، وتقلل الحاجة إلى تبخر الماء للتبريد.

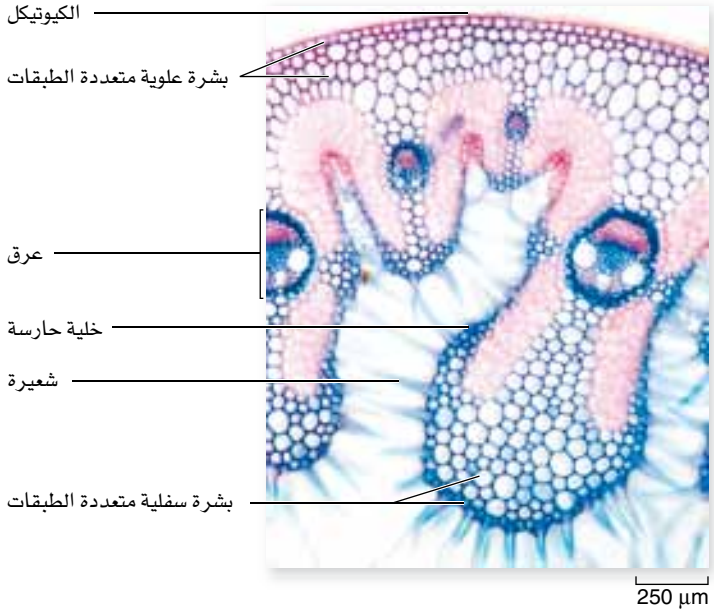
تمتلك النباتات التي تعيش في المناطق الجافة أو شبه الجافة ثغورًا تكون غائرة في تجاويف على سطح الورقة (الشكل 38-14). داخل هذه التجاويف يتغير التوتر السطحي للماء، وبذلك تنخفض معدلات فقدان الماء.

تتضمن استجابة النبات للغمر المائي بعض التغيرات الهرمونية قصيرة الأمد وتكيفات طويلة الأمد

تتعرض النباتات لكميات كبيرة من الماء، وفي هذه الحالة، فإنها "تغرق" في الماء. يؤدي الغمر إلى نقص شديد في كميات الأكسجين في التربة، ويمنع نقل المعادن والسكريات في الجذور، وبذلك فإن الجذور تنمو بشكل غير طبيعي. وتتغير المستويات الهرمونية في النباتات المغمورة، فيزداد تركيز هرمون الإيثيلين الذي له دور في منع استطالة الجذور، بينما تقل كميات الجبريلين والسيتوكينين، وهي الهرمونات التي تحفز على تكوين جذور حديثة (انظر الفصل الـ 42). يؤدي هذا الخلل في مستوى الهرمونات إلى أنماط نمو غير طبيعية.

يُعَدُّ نقص الأكسجين من أهم المشكلات؛ لأنه يؤدي إلى انخفاض حاد في معدلات التنفس الخلوي. يحتوي الماء الراكد على كميات من الأكسجين أقل بكثير مما تحويه المياه المتحركة. وبشكل عام، فإن الغمر بالماء الراكد أكثر ضررًا للنباتات. إن ضرر الغمر الذي يحدث عندما يكون النبات ساكنًا أقل بكثير من ضرر الغمر عندما يكون النبات في حالة نمو نشط.

قد تؤدي التغيرات الفيزيائية التي تحدث في الجذور نتيجة لقلة الأكسجين إلى توقف حركة الماء في النبات. فعندما تكون الجذور مغمورة بالماء، فإن المعضلة هي أن أوراق هذا النبات قد تصاب بالجفاف، وهو أمر يبدو متناقضًا مع توافر الماء بكثرة. تستجيب بعض النباتات لظروف الغمر بتكوين عُديسات كبيرة (تسهل عملية تبادل الغازات) وجذور خاصة تصل إلى فوق مستوى الماء للقيام بتبادل الغازات.



الشكل 38-14

التراكيب الداخلية لحماية الأوراق من الجفاف. الثغور الغائرة، ووجود الشعيرات بكثافة عالية، ووجود طبقات متعددة من خلايا البشرة تقلل خسارة الماء من هذه الورقة الموضحة في المقطع العرضي.د.

وعندما تستطيع بعض النباتات البقاء إذا تعرضت إلى الغمر أحيانًا، فإن هناك نباتات أخرى متكيفة للعيش في الماء العذب. إحدى الطرق التي تتكيف بها النباتات للعيش في المياه هي تكوين نسيج خاص يسمى **النسيج الهوائي Aerenchyma**، وهو نسيج برانشيمي ذو خلايا غير متراصة، وذو فراغات هوائية كبيرة (الشكل 38-15). تمتلك زنابق الماء وكثير من النباتات المائية نسيجًا هوائيًّا كبيرًا. ويمكن أن ينقل الأكسجين من الأجزاء النباتية الموجودة فوق سطح الماء إلى المناطق السفلى من خلال مرورها عبر النسيج الهوائي، ويسمح هذا الأكسجين بحصول الأكسدة التنفسية حتى في الأجزاء المغمورة من النبات.

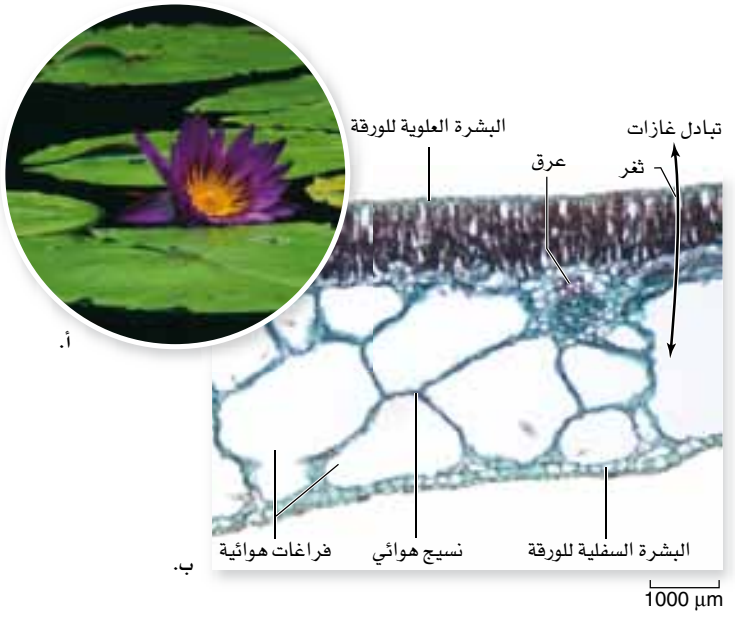
تكون بعض النباتات عادة نسيجًا هوائيًّا، في حين يكوّن بعضها الآخر الذي يتعرض إلى فترات من الغمر النسيجَ الهوائي عندما تستدعي الحاجة إلى ذلك. ففي نبات الذرة، تؤدي الزيادة في مستويات الإيثلين نتيجة للغمر إلى حث تكوين النسيج الهوائي.

يتضمن تكيف النبات للملوحة الزائدة طرقًا للإزالة

تكيف السلف الطحلبي للنباتات على الحياة في المياه العذبة بعد أن كان يعيش في المياه المالحة قبل انتقاله إلى اليابسة. يتضمن هذا التكيف تغيرًا كبيرًا في تنظيم التوازن الملحي.

النمو في المياه المالحة

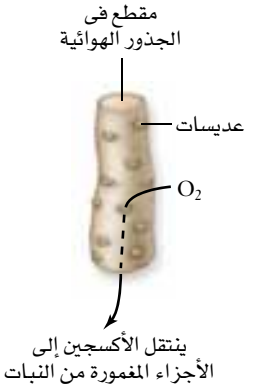
لا تحتاج نباتات كالمانجروف التي تنمو عادة في المناطق المغمورة بالمياه المالحة إلى تزويد أجزائها المغمورة بالأكسجين فقط، ولكنها تحتاج أيضًا إلى سيطرة على التوازن الملحي فيها. يجب أن تستبعد الأملاح، أو أن تفرز بشكل نشط أو تخفف بعد دخولها. يمتلك المانجروف الأسود *Avicennia Germinans* جذورًا طويلة أسفنجية مملوءة بالهواء، تنمو فوق الطين. تسمى هذه الجذورُ الجذورَ التنفسية (انظر الفصل الـ 36) وهي تحتوي على عديسات كبيرة في الأجزاء الموجودة فوق مستوى الماء يدخل من خلالها الأكسجين، حيث ينتقل إلى الأجزاء المغمورة من الجذور (الشكل 38-16). إضافة إلى ذلك، فإن



الشكل 38-15

النسيج الهوائي. يسهل هذا النسيج تبادل الغازات في النباتات المائية. أ. تطفو زنابق الماء على سطح الماء، فتجمع الأكسجين، وتنقله إلى الأجزاء المغمورة من النبات.

ب. الفراغات الهوائية الكبيرة في أوراق زنبق الماء توفر لها القدرة على الطفو. النسيج البرانشيمي الخاص الذي يشكل هذه الفراغات المفتوحة يدعى النسيج الهوائي. يتم تبادل الغازات من خلال الثغور الموجودة فقط على السطح العلوي للورقة.



الشكل 38–16

كيف تحصل الأجزاء المغمورة من نبات المانجروف على الأكسجين. ينمو المانجروف الأسود (*Avicennia Germinans*) في مناطق غالبًا ما تكون مغمورة وجزء كبير من النبات عادة ما يكون مغمورًا بالماء. ولكن التحورات في الجذور التنفسية توفر الأكسجين للأجزاء المغمورة من النبات؛ لأن هذه الجذور تمتلك عددًا من العديسات الكبيرة. ينتشر الأكسجين إلى الجذور من خلال هذه العديسات، حيث ينتقل إلى النسيج الهوائي الكثيف، ومن ثم إلى باقي أجزاء النبات.

امتلاك المانجروف أوراقًا عصارية تحتوي على كميات كبيرة من الماء تؤدي إلى تخفيف تركيز الأملاح التي تدخلها. كثير من النباتات التي تعيش في هذه الظروف إما أن تفرز كميات كبيرة من الأملاح، أو توقف امتصاص الأملاح على مستوى الجذور.

النمو في التربة المالحة

كثيرًا ما تنتج الزيادة في ملوحة التربة من تراكم الأملاح من عملية الري. حاليًا تحتوي 23% من الأراضي الزراعية في العالم على مستويات عالية من الأملاح، ويقلّل ذلك من إنتاجية المحاصيل. القدرة المائية المنخفضة للتربة المالحة تؤدي إلى إجهاد مائي للمحاصيل. يمكن للنباتات المحبة للملوحة أن تتحمل التراكيز العالية للأملاح، وآليات التحمل الملحي فيها لا تزال قيد الدراسة بهدف الحصول على نباتات مهجنة ذات قدرة على تحمل الأملاح. تنتج بعض هذه النباتات كميات كبيرة من المركبات العضوية داخل جذورها لتغير الفرق في القدرة المائية بين الجذور والتربة، حتى تتم عملية امتصاص الماء.

يقلل الماء الراكد من تركيز الأكسجين المتوافر للجذور. الجذور التنفسية هي أحد الابتكارات التي ترفع من تركيز الأكسجين في الجذور. تغير التراكيز الملحية العالية الفرق في القدرة المائية للنبات، وتمنع النتح، وقد تؤدي إلى موت النبات. تمتلك بعض النباتات الإمكانات التي تزيد من كفاءة امتصاص الماء عن طريق الجذور الموجودة في الماء المالح.

6-38 النقل في اللحاء

توزع معظم السكريات التي يتم تصنيعها في الأوراق والأجزاء الأخرى الخضراء في النبات عن طريق اللحاء إلى مختلف أجزاء النبات. تسمى هذه العملية **الانتقال Translocation**، وهي توفر الوحدات البنائية السكرية للجذور ومناطق النمو الأخرى في النبات. يتم تحويل السكريات المخزونة في أعضاء مثل الدرنات، التي عادة ما تكون على شكل نشا إلى سكريات قابلة للنقل مثل السكروز، وهي تنتقل في اللحاء. في هذا الجزء، سنناقش طرق نقل السائل المغذي الغني بالسكريات والمسمى **العصارة Sap** إلى أجزاء النبات المختلفة.

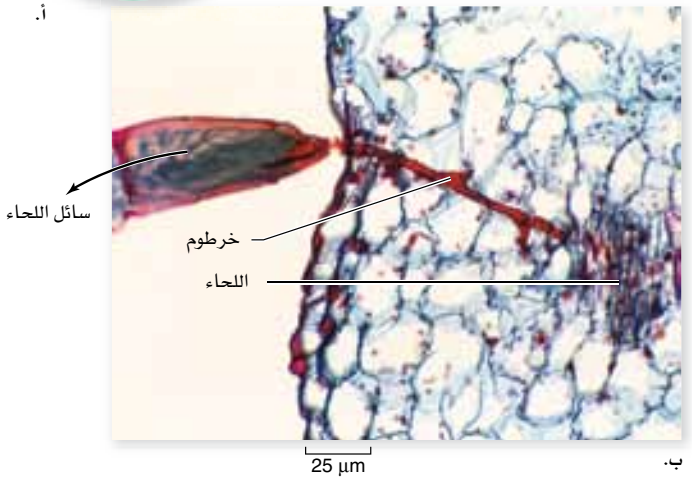
تنقل المواد العضوية في النبات إلى الأعلى وإلى الأسفل

لقد تم تحديد المسار الذي تنتقل فيه السكريات والمواد الأخرى في النبات بدقة من خلال استخدام المواد المشعة، على الرغم من أن اللحاء نسيج ضعيف، وأن الانتقال خلاله يمكن أن يتأثر بشكل سلبي بسهولة. يمكن إضافة ثاني أكسيد الكربون المشع $^{14}CO_2$ إلى سكر الجلوكوز خلال عملية البناء الضوئي. تستخدم جزيئات الجلوكوز لبناء السكروز الذي ينتقل في اللحاء. هذه الدراسات، بينت أن السكروز ينتقل نحو الأعلى ونحو الأسفل في اللحاء. كانت مجموعة حشرات المنّ التي تستطيع امتصاص عصارة النبات من الأدوات المهمة التي استخدمت لفهم عملية الانتقال في اللحاء. تدفع حشرة المنّ بخرطومها داخل خلايا اللحاء في الأوراق والسيقان للحصول على السكر الموجود فيها. عندما يتم قطع خرطوم المنّ عندما يتغذى على عصارة النبات، فإن العصارة في اللحاء تستمر في الخروج من خلال هذا التركيب، حيث يمكن تجميعها بشكل نقي لتحليلها (الشكل 38-17)

الشكل 38–17

الحصول على الغذاء من اللحاء. أ. حشرة المنّ ومن ضمنها تلك الموضحة على طرف ورقة نبات تتغذى على المحتوى الغذائي الغني للحاء.
ب. تدعى أجزاء الفم الثاقبة في هذه الحشرة الخرطوم. عند فصل الخرطوم عن الحشرة خلال قيام الحشرة بامتصاص العصارة وبقاء الخرطوم في النبات، يستمر السائل الموجود في اللحاء في الخروج، حيث يمكن تجميعه وتحليله.

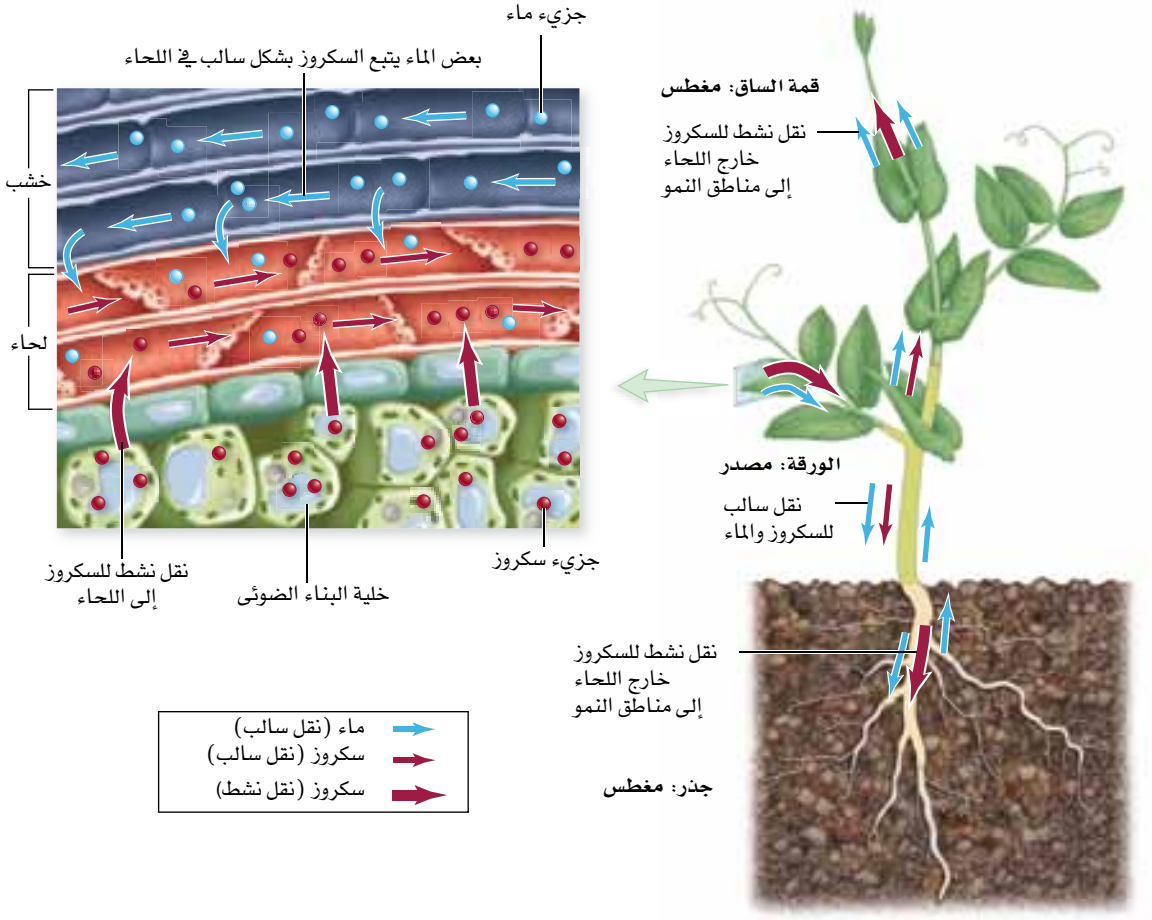
أ.



ب.

الشكل 38-18

شكل التدفق الكُتَلي. في هذا الشكل، تمثل النقط الحمراء جزيئات السكروز، وتمثل النقط الزرقاء جزيئات الماء. بعد انتقالها من خلايا الميزوفيل في الورقة أو أي جزء آخر من النبات إلى الخلايا الناقلة في اللحاء، تُنقل جزيئات السكروز إلى الأجزاء الأخرى في النبات عن طريق التدفق الكتلي، وتفرغ في المناطق التي تحتاج إليها.



عند تبخير السائل الموجود في اللحاء، وجد أنه يحتوي بين 10% إلى 25% مادة جافة التي جميعها تقريبًا هي مادة السكروز. وباستخدام حشرة المنّ للحصول على عينات من المواد ذات العلامة الإشعاعية، أوضح علماء النبات أن المواد في اللحاء تتحرك بسرعة كبيرة تصل إلى 50-100 سم / ساعة.

يقوم اللحاء أيضًا بنقل الهرمونات النباتية، وكما سيتم توضيحه في (الفصل الـ 42)، فإن الإشارات البيئية يمكن أن تؤدي إلى نقل سريع للهرمونات في النبات. وقد وضحت الدلائل الحديثة أن mRNA يستطيع الانتقال في اللحاء ما وفر آلية لم تكن معروفة من قبل حول عمليات الاتصال بين الخلايا المتباعدة.

الفرق في الضغط المائي يدفع عملية النقل في اللحاء

تُعدّ **نظرية التدفق بالضغط Pressure-Flow Theory** أوسع النماذج قبولًا بوصفها آلية تشرح انتقال محلول الكربوهيدرات عبر اللحاء. تتدفق الكربوهيدرات المذابة من المصدر *Source* وتتحرر في منطقة المغطس *Sink* حيث يتم استهلاكها. تشمل مصادر السكريات الأنسجة التي تقوم بعملية البناء الضوئي كخلايا الميزوفيل في الأوراق والأنسجة المخزنة للغذاء كخلايا القشرة في الجذور التي يمكن أن تكون إما مصدرًا، أو مغطسًا. توجد الأجزاء المستهلكة أيضًا في القمم النامية للجذور والسيقان، وفي الثمار النامية. وكما أن المصدر والمغطس يمكن أن يتبدلا مع الزمن بحسب الحاجة، فإن اتجاه النقل في اللحاء يمكن أن يتغير أيضًا.

في العملية التي تسمى **تحميل اللحاء Phloem Loading**، تدخل الكربوهيدرات وبشكل أساسي السكروز، الأنابيب الغربالية في العروق الدقيقة الموجودة في المصدّر. ينتقل بعض السكروز من خلايا الميزوفيل إلى الخلايا المرافقة والخلايا الغربالية عبر المسار الحيوي (انظر الشكل 38-8). يصل معظم السكروز إلى الخلايا الغربالية من خلال النقل في المسار اللاحيوي، ومن ثم ينتقل عبر الأغشية من خلال ناقل السكروز والبروتونات موحد الاتجاه (انظر الفصل الـ 5). هذه الخطوة المستهلكة للطاقة يدفعها مضخات بروتونية (انظر الشكل 38-1). توفر الخلايا المرافقة والخلايا البرانشيمية القريبة من الأنابيب الغربالية الطاقة بشكل ATP لدفع هذا النقل. وبخلاف الأوعية الخشبية والقصيبات، يجب أن تبقى الخلايا الغربالية حية حتى تشارك في النقل النشط.

يحدث التدفق الكتلي في الأنابيب الغربالية دون الحاجة إلى طاقة إضافية. ولوجود فرق في القدرة المائية بين الأنابيب الغربالية والأوعية الخشبية القريبة، فإن الماء ينتقل إلى الأنابيب الغربالية بالخاصية الأسموزية. وعليه، فإن الضغط المائي الداخلي يزداد في الأنابيب الغربالية. وهذا الضغط يدفع حركة السائل في اللحاء المنتشر في أجزاء النبات المختلفة. في المغطس، يتم إخراج السكروز والهرمونات بشكل نشط من الأنابيب الغربالية، فيتبعها الماء بالخاصية الأسموزية. ينخفض الضغط المائي الداخلي في منطقة الامتصاص، حيث يؤدي إلى التدفق الكتلي من منطقة الضغط المرتفع في مواقع المصدر إلى الضغط المنخفض في مواقع الامتصاص أو المغطس (الشكل 38-18). يعود معظم الماء في مواقع الامتصاص لينتشر نحو الأوعية الخشبية، حيث يعاد تدويره أو يُفْقد من خلال عملية النتح.

لا يحتاج انتقال السكروز والكربوهيدرات الأخرى داخل الأنابيب الغربالية إلى طاقة، ولكن الضغط اللازم لدفع هذه الحركة ينشأ من خلال عمليات تحميل هذه المواد التي تستهلك الطاقة في الأنابيب الغربالية وتفريغها.

تنقل السكريات والهرمونات عبر اللحاء من منطقة المصدر إلى منطقة المغطس من خلال آلية التدفق بالضغط. النقل النشط ضروري لتحميل المواد في مناطق المصدر. يغير التحميل في اللحاء القدرة المائية ما يقود إلى دخول الماء الذي يحمل المواد نحو منطقة المغطس. بخلاف النقل في الأوعية الخشنة يتم الانتقال في اللحاء باتجاهين.

مراجعة المفاهيم

38-1 آليات النقل (الشكل 38-2)

يتضمن انتقال الماء في النبات أشكالًا عدة لا تحتاج إلى نظام ضخ.

- لفهم كيفية انتقال الماء في النبات، يحتاج المرء إلى أن يعتمد على خصائص الماء، والخاصية الأسموزية، وأحداث على مستوى الخلية.
- مع أن الماء يمكن أن يدفع عن طريق الجذور، إلا أن القوى الأساسية هي قوى سحب للماء ناتجة عن عملية النتح. يشترك في نقل الماء الخاصية الأسموزية، وقوى التماسك والالتصاق.
- يمكن التعرف إلى اتجاه حركة الماء من خلال قيم القدرة المائية. يتحرك الماء إلى الخلية أو المحلول الذي يمتلك قدرة مائية منخفضة تمثل تراكيز أسموزية عالية (الشكل 38-3 و 38-4).
- في النباتات، القدرة المائية تساوي مجموع قدرة الضغط أو ضغط الماء الداخلي على جدار الخلية والقدرة الأسموزية للخلية (قدرة محلولها) والبيئة المحيطة.
- عند وضع الخلايا النباتية في محلول مرتفع القدرة المائية تمتلئ الخلايا بالماء، ويزداد ضغطها الداخلي، وعند وضع الخلايا في محلول قدرته المائية منخفضة، فإن الخلايا تتكمش، وقد تحدث لها عملية البلزمة.
- تسرع القنوات أو الثقوب المائية انتقال الماء بالخاصية الأسموزية، لكن لا تغير اتجاه حركة الماء (الشكل 38-5).
- في الخلاصة، ينتقل الماء إلى النبات إذا كانت القدرة المائية للتربة أكبر من القدرة المائية للجذور. فقدان الماء على حالة بخار من الأوراق تتيح قدرة مائية سالبة تسحب الماء إلى المناطق العلوية من النبات عبر الأوعية الخشبية.

38-2 امتصاص الماء والمعادن

تؤدي الشعيرات الجذرية والفطريات الجذرية إلى زيادة مساحة السطح الماص للماء والمعادن.

- تنقل المعادن بشكل نشط من التربة إلى الجذور، فتؤدي إلى زيادة القدرة الأسموزية الداخلية وجذب الماء.
- عند دخول الماء والمعادن إلى الجذور، فإنها يمكن أن تسلك ثلاثة مسارات للوصول إلى الأنسجة الوعائية في هذه الجذور. (الشكل 38-8)
- المسار اللاحيوي يتضمن حركة على سطوح جدران الخلية والفراغات بين الخلايا.
- المسار الحيوي مسار سيتوبلازمي متصل بين الخلايا عن طريق البلاسمودسماتا.
- المسار عبر الأغشية يسمح بالتحكم في طبيعة المواد التي تدخل الخلية، أو تخرج منها.
- عند حركة الماء والمعادن نحو النسيج الناقل، يقوم شريط كاسبر بإجبار الماء والمعادن على الانتقال عبر أغشية خلايا البشرة الداخلية للتحكم بشكل دقيق في حركة المغذيات وتدفق الماء.

38-3 النقل في الخشب

يدخل المحلول المائي الذي يمر عبر الأغشية فى خلايا البشرة الداخلية إلى خلايا الخشب.

- يتشكل الضغط الجذري نتيجة النقل النشط للأيونات إلى خلايا الجذر ودخول الماء فيها بالخاصية الأسموزية، وله دور محدود في حركة الماء في النبات.
- الإدماع، أو تكوين الندى، هو فقدان للماء من خلال الأوراق عند ارتفاع مستويات الضغط الجذري.
- تعتمد مقاومة الشد في الماء على قوى التماسك والالتصاق الخاصة بالماء.
- تعتمد كمية الماء التي يمكن أن تنقل عبر الأوعية الخشبية على نصف قطر الوعاء الناقل. كلما كان قطر عمود الماء في الأوعية الناقلة صغيرًا، كانت مقاومة الشد المائي أكبر ما يؤدي إلى حركة لكميات أكبر من الماء. ولكن، كلما ازداد نصف قطر عمود الماء، كانت كمية الماء المنقولة مسافة معينة أكبر.
- يحدث التجوف إذا تقطع عمود الماء عن طريق فقاقيع هوائية، ويصبح عمود الماء غير متصل ما يؤدي إلى جفاف النبات وموته.
- يتم توزيع المعادن إلى أنسجة النمو النشط خلال حركة الماء العلوية في الأوعية الخشبية.

38-4 معدل النتح

مع أن معدلات النتح يمكن أن تكون معتدلة، إلا أن ما يزيد على 90% من الماء الذي يمتصه النبات يفقد من خلال التبخر.

- تحدث الخسارة الأساسية للماء عن طريق الثغور، عندما تُفتح للحصول على ثاني أكسيد الكربون وإطلاق الأكسجين (الشكل 38-12).
- يؤدي الضغط المائي الداخلي للخلايا الحارسة إلى فتح الثغور وإغلاقها. عندما تمتص الخلايا الحارسة الأملاح المعدنية تنخفض قدرتها المائية، وتدخل الماء بالخاصية الأسموزية. تُفتح الثغور عندما تمتلئ الخلايا الحارسة بالماء. في الليل، يتم إخراج السكروز خارج الخلايا الحارسة، فتتكمش الخلايا، وتغلق الثغور.
- يزداد معدل النتح مع الزيادة في درجة الحرارة وسرعة الرياح. ويقل معدله مع الزيادة في درجة الرطوبة النسبية.
- تغلق الثغور عند درجة الحرارة العالية، أو عندما يزداد تركيز CO_2، وتفتح عندما ينشط الضوء الأزرق دخول K^+ إلى داخل الخلايا الحارسة.
- تقلل مسارات البناء الضوئي البديلة، مثل CAM معدل النتح.

38-5 الاستجابة للإجهاد المائي

تكونت في النباتات أساليب للتكيف مع التغير في كميات الماء المتوافرة.

- يتضمن التكيف في النباتات لخفض فقدان الماء إغلاق الثغور، وخفض أعدادها، ووجود الثغور غائرة في الورقة، وفقدان الأوراق، والسكون، وتغطية الأوراق بطبقة شمعية وشعيرات وبرية.
- تكيفت النباتات للغمر المائي الذي يحرم الجذور من الأكسجين. تكوين العديسات والجذور العرضية من بين أنواع التكيف.
- تكوّن النباتات المائية نسيجًا هوائيًّا لضمان نقل الأكسجين إلى أجزاء النبات الموجودة تحت سطح الماء (الشكل 38-15).
- النباتات التي تعيش في مياه مالحة لها جذور تنفسية لتبادل الغازات، وفرز الأملاح إلى الخارج.
- تزيد النباتات المحبة للملوحة من امتصاصها للماء من التربة المالحة بخفض القدرة المائية لجذورها باستخدام جزيئات عضوية.

38-6 النقل في اللحاء

تنقل معظم السكريات المتكونة خلال عملية البناء الضوئي، والهرمونات النباتية في اللحاء.

- تنقل المواد العضوية إلى الأعلى وإلى الأسفل في اللحاء.
- يتم معظم انتقال السكريات من المصدر إلى المغطس بسبب التغير في القدرة المائية لمحتويات اللحاء. في منطقة المصدر، يؤدي النقل النشط للسكريات إلى انخفاض القدرة المائية في اللحاء. انتقال الماء إلى اللحاء يرفع الضغط الداخلي، ويدفع محتويات اللحاء للتحرك نحو المنطقة الماصة (المغطس) حيث يتم خروج السكر من اللحاء إلى الخلايا الماصة بعملية نقل نشطة. يعود الماء لينتشر نحو الأوعية الخشبية القريبة ليتم استخدامه مرة أخرى (الشكل 38-18).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. العبارة غير الدقيقة هي:
   أ. ينقل الماء إلى المناطق ذات القدرة المائية المنخفضة.
   ب. تنقل الأوعية الخشبية المواد إلى الأعلى، في حين ينقل اللحاء المواد نحو الأسفل في النباتات.
   جـ. يتحرك الماء في الأوعية الخشبية بشكل أساسي نتيجة لخاصيتي التماسك والالتصاق الخاصتين بالماء.
   د. انتقال الماء عبر الأغشية يكون غالبًا نتيجة للفرق في تركيز الأملاح.
2. يحتاج انتقال الماء من التربة عبر النبات نحو الجو الخارجي إلى قدرة مائية:
   أ. تتناقص من التربة إلى الجو الخارجي.
   ب. متزايدة من التربة إلى الجو الخارجي.
   جـ. متساوية في التربة والنبات والجو الخارجي.
   د. لا شيء مما ذكر.
3. إذا استطعت أن تسيطر على آلية فتح الثغور وأبقيتها مغلقة، فإن النبات:
   أ. سوف ينخفض بناء السكريات فيه.
   ب. سوف ينخفض انتقال الماء.
   جـ. كل من أ و ب سوف يحصل إذا بقيت الثغور مغلقة.
   د. لا شيء مما ذكر.
4. إذا وضعت خلية لها قدرة أسموزية = -4 MPa وقدرة ضغط = 0.2MPa في وعاء يحتوي على ماء نقي تحت ضغط = 0.5 MPa فسوف:
   أ. يتحرك الماء إلى خارج الخلية. ب. يتحرك الماء إلى داخل الخلية.
   جـ. تتحطم الخلية. د. تنفجر الخلية.
5. إذا استطعت إزالة القنوات المائية من غشاء الخلية، فسوف:
   أ. تتوقف حركة الماء عبر الأغشية.
   ب. لا تستطيع النباتات التحكم في اتجاه حركة الماء عبر الأغشية.
   جـ. ينخفض معدل انتقال الماء عبر الغشاء.
   د. تفقد الخلية امتلاءها، وتصبح مترهلة.
6. يتحرك جزيء من الماء في نبات. العملية التي لن توفر قوة دافعة لحركته على مستوى الخلية أو إلى مسافات بعيدة داخل النبات هي:
   أ. الخاصية الأسموزية.
   ب. الانتشار.
   جـ. النتح.
   د. كل ما ذكر قوى دافعة لحركة الماء.
7. العبارة غير الصحيحة حول نقل الماء والمعادن بين الخلايا في الجذور هي:
   أ. المسار اللاحيوي ينقل الماء والمعادن عبر جدران الخلايا والفراغات بين الخلايا.
   ب. المسار الحيوي ينقل المواد، الماء والمعادن عبر البلاسمودسماتا.
   جـ. المسار عبر الأغشية يستخدم النقل عبر الأغشية بين الخلايا.
   د. لا شيء مما ذكر.
8. إذا أزيل شريط كاسبر:
   أ. فلن يتمكن الماء والمعادن من الوصول إلى الأوعية الخشبية.
   ب. فستكون هناك انتقائية أقل للمواد التي يمكن أن تدخل الأوعية الخشبية.
   جـ. فسيفقد الماء والمعادن من الأوعية الخشبية، وتعود إلى التربة.
   د. فستتوقف حركة الماء والمعادن عبر جدران خلايا البشرة الداخلية.
9. تعتمد حركة الماء في الأوعية الخشبية على:
   أ. قدرة جزيئات الماء على تكوين روابط هيدروجينية.
   ب. النقل النشط.
   جـ. تبخر الماء من سطح الورقة.
   د. (أ و جـ).
10. عندما تغلق الثغور في الليل:
   أ. لن تكون هناك قدرة مائية في الأوعية الخشبية.
   ب. لن يستطيع الماء الخروج من الورقة.
   جـ. تتوقف الجذور عن امتصاص الماء من التربة.
   د. لا شيء مما ذكر.
11. إذا أردت أن تجبر الثغور على أن تفتح، فإن الشيء الذي يمكن أن يؤدي إلى ذلك هو:
   أ. معاملة النبات بحمض الأبسيسيك (ABA).
   ب. تحفيز حركة الماء إلى الخلايا الحارسة.
   جـ. تحفيز حركة الماء خارج الخلايا الحارسة.
   د. العمل على تجفيف خلايا البشرة المحيطة بالثغور، ومن ثم ابتعاد الخلايا الحارسة عن بعضها.
12. نفخ الماء للارتفاع في أنبوبة المشروبات تتشابه مع:
   أ. الإدماع.
   ب. الانتشار.
   جـ. النقل الكتلي في الأوعية الخشبية.
   د. الخاصية الأسموزية.
13. يدخل السكروز إلى خلايا الأنابيب الغربالية في اللحاء عن طريق:
   أ. الخاصية الأسموزية.
   ب. القدرة المائية.
   جـ. النقل النشط.
   د. عملية تنظم بالأكسينات.
14. العبارة التي تصف نظرية التدفق الكتلي بدقة هي:
   أ. تنقل السكريات من المصدر إلى المغطس.
   ب. تدخل السكريات إلى اللحاء بعملية نقل سالبة، في حين تخرج من اللحاء، من خلال عملية نقل نشطة.
   جـ. تزيد الكربوهيدرات في اللحاء بالقرب من الأوراق كثافة محتويات اللحاء وبذلك تدفع حركتها إلى الأسفل نحو الجذور.
   د. (أ و ب).

أسئلة تحدٍّ

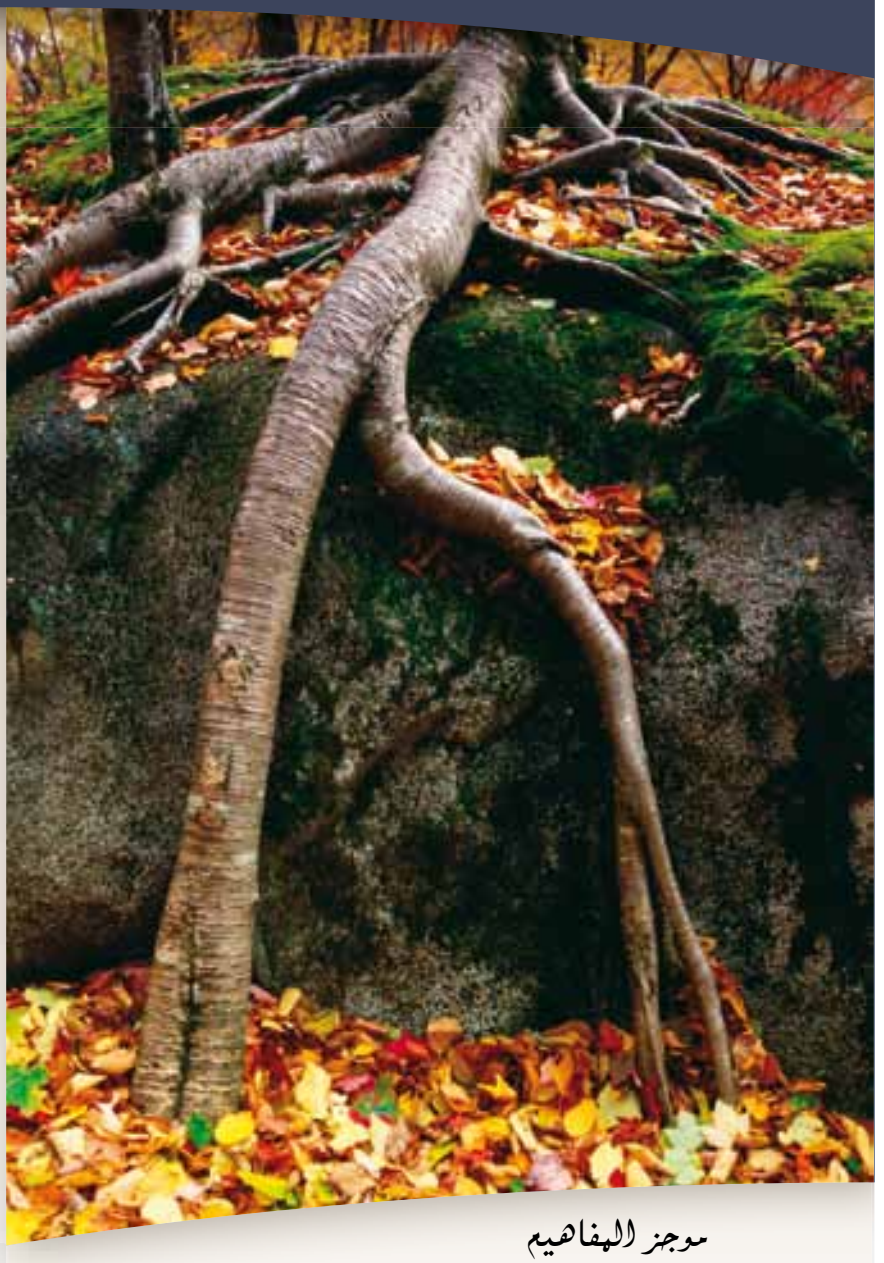
1. الجذور متكيفة جدًا لامتصاص الماء من البيئة. ومع هذا، فإن النباتات التي تنمو في المناطق الرطبة جدًا لها جذور متخصصة في الحصول على الأكسجين. اشرح هذه التكيفات التركيبية في الجذور. ولماذا تُعدّ مهمة لبقاء النبات؟
2. يُعدّ التجوف في الأوعية الخشبية من أكثر التحديات لعمل الأوعية الخشبية في النباتات. تستطيع النباتات التعامل مع هذا الوضع؛ لأن الماء يمكن أن يحول مساره عند المنطقة التي أغلقت. بعض النباتات قادرة على إزالة الفقاقيع الهوائية من خلال تكوين ضغط إيجابي كافٍ لجعل هذه الفقاقيع تذوب في الماء. كيف يمكن أن يقوم النبات بهذا؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 39

التّغذية النّباتيّة والتّربة

Plant Nutrition and Soils



مقدّمة

يحتاج بناء النبات إلى كمية كبيرة من الطّاقة. في هذا الفصل، سنتعرّف إلى المواد التي يحتاج إليها النبات إضافة إلى الطّاقة الشّمسيّة حتى يعيش. تحتاج النّباتات، كالحيوانات، إلى عدد من المُغذِّيات حتى تبقى بصحة جيدة. إذ يمكن أنْ يبطئَ عدمُ وجود أحد العناصر الأساسية نموَّ النّباتات، ويمكن أنْ يجعل النبات أكثر عرضة للأمراض، وقد يميتها. تحصل النّباتات على المُغذِّيات بشكل أساسي من عملية البناء الضّوئيّ ومن التّربة. وإضافة إلى تزويد النّباتات بالمغذيات، فإن التّربة تحتوي على بعض أنواع البكتيريا والأعفان التي تساعد النّباتات في الحصول على غذائها بشكل مناسب. ويؤدِّي الحصولُ على كميات كافية من النيتروجين بشكل خاص إلى مشكلةٍ؛ لأنّ النّباتات لا تستطيع تحويل النيتروجين الجوي إلى أحماض أمينية. بعض النّباتات يمكنها اصطياد الحيوانات وإفراز عصارات هاضمة لتوفير النيتروجين للامتصاص.

موجز المفاهيم

39-1 التّربة: الوسط الذي تعتمد عليه النّباتات

- *تتكوّن التّربة من معادن، ومواد عضوية، وماء، وهواء ومخلوقات حيّة.*
- *يعتمد توافر الماء والمعادن على خصائص التّربة.*
- *يمكن أن تؤدي زراعة النّباتات إلى خسارة التّربة ونقص المعادن.*
- *يؤثّر كلّ من pH والملوحة في توافر المعادن.*

39-2 المُغذِّيات النّباتيّة

- *تحتاج النّباتات إلى 9 مغذيات كبيرة و7 مغذيات صغيرة.*
- *الأمن الغذائيّ مرتبط بإنتاجية المحاصيل ومستوى المُغذِّيات.*

39-3 إستراتيجيات التّغذية الخاصة

- *يمكن أن توفّر البكتيريا التي تعيش بارتباط مع الجذور النيتروجين.*
- *الفطريّات الجذريّة تساعد عددًا كبيرًا من نباتات اليابسة.*
- *تصطاد النّباتاتُ الآكلةُ للحيواناتِ وتهضمها لاستخلاص مغذِّيات إضافية.*
- *تستغل النباتات المتطفلة موارد نباتات أخرى.*

39-4 توازن الكربون – النيتروجين والتّغيّر الكوني

- *يمكن أنّ تغيّر زيادة مستويات ثاني أكسيد الكربون عملية البناء الضّوئيّ ومستويات الكربون في النبات.*
- *يمكن أنّ تؤثر زيادة درجة الحرارة في عملية التّنفّس، ومستويات الكربون في النبات.*

39-5 إزالة الملوِّثات عن طريق النّباتات

- *يمكن إزالة ثلاثي كلور الإيثيلين عن طريق نبات الحَوْر.*
- *يمكن إزالة كميات محدودة من مادة ثلاثي نيتروتولوين.*
- *يمكن إزالة المعادن الثقيلة بنجاح وبتكلفة منخفضة.*

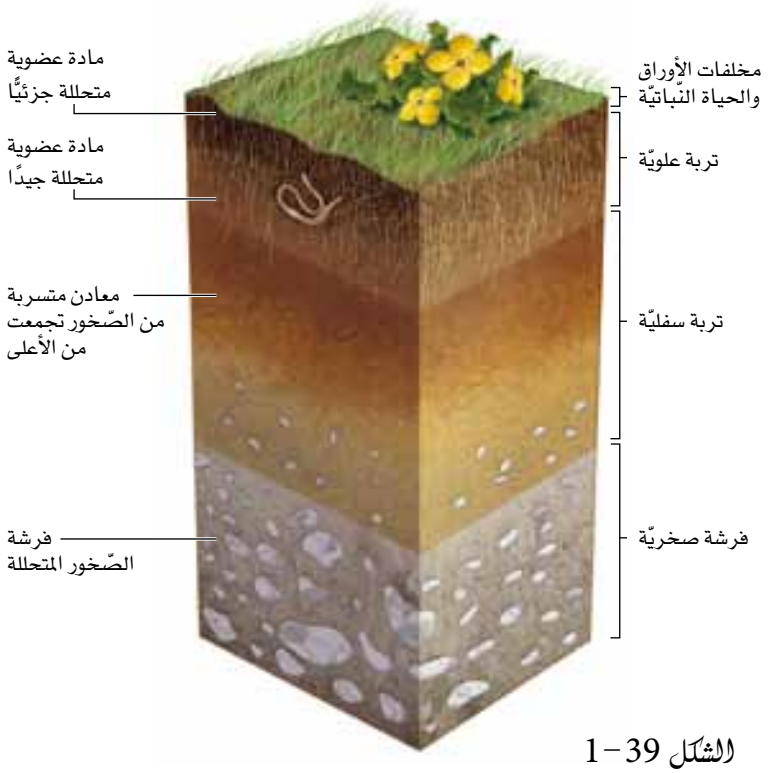
1-39 التّربة: الوسط الذي تعتمد عليه النّباتات

كثيرٌ من الأنشطة تدعم حياة النّباتات بخفاء في التّربة. التّربة **Soil** هي الجزء الخارجي من القشرة الأرضية المتحللة. تتكون التّربة من مكونات مختلطة تشمل كلًّا من الرمل، والصخور بأحجام مختلفة، والطّين، والطّمي، والدّبال، وأنواع مختلفة من المعادن والمواد الْعضويَّة. وتوجد بين هذه المكونات ثقوبٌ وفراغات تحتوي على الماء والهواء.

تتكوّن التّربة من معادن، ومواد عضويَّة، وماء، وهواء ومخلوقات حيّة

يختلف الجزء المعدني من التّربة باختلاف تركيب الصّخور. وتحتوي التّربة على قرابة 92 عنصرًا طبيعيًّا (الفصل الـ 2). معظم هذه العناصر موجود بشكل لاعضوي، تسمى عناصر معدنية *Minerals*. وتتكون معظم الصخور من أنواع مختلفة من العناصر المعدنية.

تحتوي التّربة كذلك على أعداد كبيرة من المخلوقات الدقيقة التي تحلل المواد، وتؤدي إلى دوران المخلفات الْعضويَّة. فمثلًا، يرتبط نحو 5 أطنان من الكربون بالمخلوقات الموجودة في هكتار من التّربة المزروعة بالقمح في إنجلترا. وتساوي هذه الكمية وزن 100 طن من الضأن.



الشكل 39-1

معظم الجذور تنمو في التّربة العلويّة. تغطي بقايا الأوراق والحيوانات الطبقةَ العلويّةَ للتربة المسماة التّربة العلوية. تحتوي التّربة العلويّة على مواد عضوية مثل الجذور، والحيوانات الصغيرة، والدّبال، والجزيئات المعدنية بأحجام مختلفة. تقع التّربة السفليّة أسفل التّربة العلوية، وتحتوي على جزيئات معدنية كبيرة، وكمية قليلة من المواد الْعضويَّة. تحت هذه الطبقة، توجد طبقات فرشة الصّخور، وهي التي تشكّل المادة الخام التي يتشكّل منها التراب عن طريق عملية طويلة من تفكّك الصخور وتحللها.

توجد معظم الجذور في الطبقة العلوية من **التّربة Topsoil** (الشكل 39-1)، التي هي خليط من الجزيئات المعدنية ذات الأحجام المختلفة (قطر معظمها أقل من 2 مم)، والمخلوقات الحية، **والدّبال Humus** الذي يتكوّن من مادة عضوية متحللة. تتميز التّربة العلوية بالكميات النسبية لمحتوياتها من الرّمل، والطّمي، والطّين. إن تركيب التّربة هو الذي يحدد مستوى ارتباط الماء والمعادن بجزيئات التّربة. فالرّمل يربط أقل مستوى من هذه الجزيئات، ولكن الطّين يربط الماء والمعادن بقوة كبيرة.

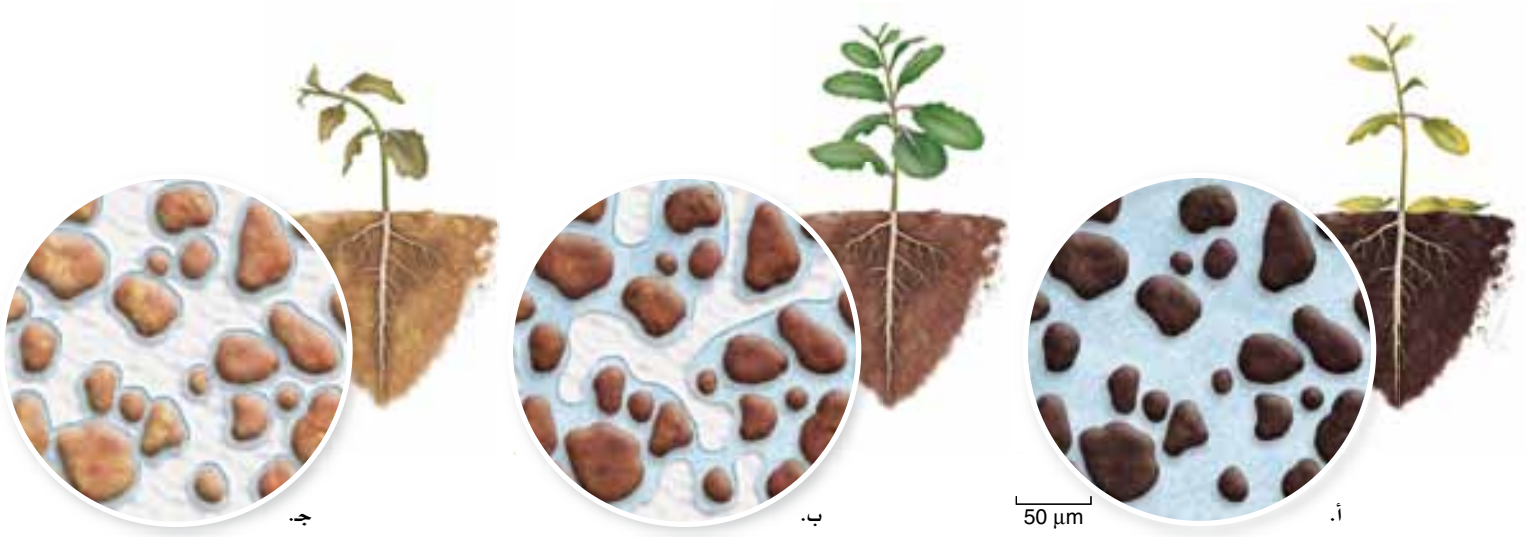
يعتمد توافر الماء والمعادن على خصائص التّربة

إن المعادن المذابة في الماء فقط، والموجودة في الفراغات، أو الثقوب الموجودة بين جزيئات التّربة، هي المتوافرة للامتصاص عبر الجذور. يحتوي سطح المعادن وجزيئات التّربة الْعضويَّة على شحناتٍ سالبة. الأيونات ذات الشّحنة السّالبة تبقى في المحلول، مكوّنة فرقًا في الشّحنة بين محلول التّربة وخلايا الجذور. وعليه، فإنّ الأيونات ذات الشّحنة الموجبة يكون لديها القابلية للخروج من الخلايا. تنقل مضخاتُ البروتون البروتوناتِ خارج الجذور لتكون فرقًا في القدرة الكهربائيّة للغشاء (- 160 مليفولت). ويؤدي الفرق الكبير في كهروكيميائية الغشاء إلى دخول أيونات البوتاسيوم، وغيرها من الأيونات عبر قنوات. بعض الأيونات، وخاصة الأيونات ذات الشّحنة السّالبة تستخدم عملية النقل المترافق (الشكل 39-2). تؤثر القدرةُ الكهربائيّة للغشاء التي تحافظ عليها الجذور، والفرقُ في القدرة المائية داخل الجذور وخارجها على النّقل في الجذر (تم وصف القدرة المائيّة في الفصل الـ 38)

تشكل الثقوب نحو نصف حجم التّربة الكلّي، وقد تكون مملوءة بالماء أو الهواء، وذلك بحسب الوضع المائي. (الشكل 39-3). بعض الماء الموجود في التّربة لا يكون متوافرًا للنبات. وجزء من الماء الذي يصل إلى التّربة يمرّ من خلالها بسرعة نظرًا لقوى الجاذبيّة الأرضيّة. إن الماء الذي يصرف في الترب الرملية يشكّل كمية كبيرة. الجزء الآخر من الماء في التّربة يوجد في الثقوب الصغيرة التي غالبًا لا يقل قطرها عن 50 ميكرومترًا. يُشكل هذا الماء الجزء المتوافر للنبات. عندما

الشكل 39-2

دور شحنات التّربة في النقل. النقل النشط ضروري لحركة الأيونات ذات الشّحنة الموجبة إلى الشّعيرات الْجذريّة.



الشكل 39–3

يملأ الماء والهواء الفراغات بين جزيئات التّربة. أ. لا تستطيع الجذور التّنفّس دون وجود بعض الفراغات في التّربة من أجل التهوية. ب. التوازنُ بين الماء والهواء في التّربة ضروريٌّ لنموّ الجذور. جـ. تؤدي كمية قليلة من الماء إلى خفض القدرة المائية للتربة، وتمنع النّتح في النّباتات.

يتناقص هذا الماء من خلال التبخر أو الامتصاص عن طريق الجذور، يصاب النبات بالذبول، ويموت لاحقًا، إلا إذا أُضيف الماء إلى التّربة. وكلما نضبت كمية الماء في المنطقة القريبة من الجذور؛ فإنّ القدرة المائية تقل، وهذا يساعد على حركة الماء نحو الجذور؛ لأنّ الماء في المنطقة البعيدة له قدرة مائية أكبر.

تركيبُ الأتربة متنوعٌ، وكلّ نوع من التّربة يوفر مجموعة من الْمغذِّيات النّباتيّة قد تكون كثيرة أو قليلة. إضافة إلى أنّ درجة الأحماضة والملوحة التي وُصفت سابقًا يمكن أنْ تؤثّر في توافر الماء والْمغذِّيات.

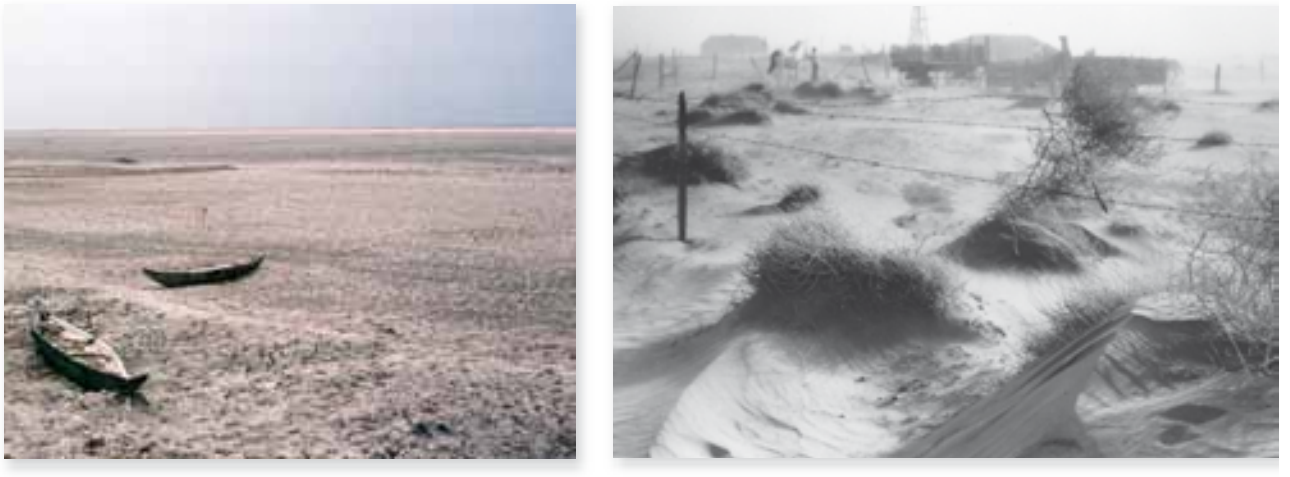
يمكن أن تؤدي زراعة النباتات إلى خسارة التّربة ونقص المعادن

عند فقدان التّربة العلوية بسبب التّعرية، أو نتيجة لهندسة التّربة، فإنّ قدرة الحمل المائي والعلاقات الغذائية في التّربة تتأثر بشكل سلبي. لقد تم فقدان 50 مليار طن تقريبًا من التّربة العلوية من الحقول في الولايات المتحدة خلال سنة واحدة.

عند تغيّر الغطاء النباتي للتربة من خلال الحراثة والحصاد، فإنّ تعرية التّربة بالماء والرياح تزداد، وفي بعض الأحيان، بشكل كبير كما حصل في ثلاثينيات القرن الماضي في السهول الكبرى الشرقيّة الجنوبيّة للولايات المتحدة، حيث أصبحت هذه المنطقة تعرف بصحن الغبار. فقد أدى اجتماع الطّرق السيئة في الزّراعة، وعدد من سنوات الجفاف إلى زيادة في حساسية التّربة للتعرية بالرّياح (الشكل 39 – 4أ).

تركز أساليب الزّراعة الحديثة على الحدِّ من خسارة التّربة من خلال اتِّباع الدّورة الزّراعيّة، وتنوع المحاصيل في الحقل، والحراثة المحافظة، وعدم حراثة محاصيل الخريف. تتضمن الحراثة المحافظة أقل درجة من الحراثة، بل عدم الحراثة أحيانًا؛ لمنع تعرية التربة.

إن الزيادة في استخدام الأسمدة في الزّراعة وفي الحدائق قد تؤدي إلى تلوّث كبير في المياه، وهذا مرتبط بنتائج سلبية مثل النّموّ الكثيف للطحالب في البحيرات (الفصلان الـ 56 و 57). إنّ المحافظة على مستوى الْمغذِّيات في التّربة ومنع انتقالها إلى البحيرات والجداول والأنهار يمكن أن يؤدي إلى زيادة في نموّ المحاصيل، ويقلل من تدمير الأنظمة البيئية.



الشكل 39–4

تلف التّربة. أ. أدى الجفاف وأساليب الزّراعة السيئة إلى التّعري عن طريق الهواء في حقول السهول الكبيرة في جنوب شرق الولايات المتحدة في ثلاثينيات القرن الماضي. ب. صرف المناطق المالحة في العراق أدّى إلى تكوين صحارى مالحة.

إحدى المقاربات، وهي الزّراعة الخاصة في الموقع، تستخدم مستويات متنوعة من الأسمدة، يتم حسابها باستخدام الحاسوب، ونظام تحديد الموقع العالمي (GPS). يعتمد التطبيق متباين المعدل على معلومات تستند إلى تحليل عينات من التّربة حول مستوى المعادن في التّربة المحلية. من الطرق الأخرى، إدارة التّغذية المتكاملة التي ترفع مستوى إضافة الْمغذِّيات باستخدام السماد الأخضر (مثل نبات الفصّة الذي يُطْمَرُ في التّربة) وروث الحيوانات والأسمدة اللاعضوية. السّماد الأخضر وروث الحيوانات يمتازان بتحرر الْمغذِّيات بشكل بطيء حال تبسيطها بالمخلوقات المحللة، وبذلك يتم استخدام الْمغذِّيات قبل غسلها بعيدًا. ويمكن استخدام طرق المحافظة هذه كلّها مجتمعة.

يؤثّر كلّ من pH والملوحة في توافر المعادن

أيُّ شيء يؤدي إلى تغيير الفرق في الضغط المائي، أو تغيّر توازن التركيز الأيوني بين الجذور والتّربة، يمكن أنْ يؤثِّر في قدرة النبات على امتصاص الماء والمعادن. التّربة الحمضية (لها درجة أحماضة منخفضة) والتّربة المالحة (تركيز أملاح مرتفع) تشكل بيئات شديدة التّحدّي.

التّربة الحمضيّة

تؤثّر درجة حموضة التّربة في تحرّر المعادن من الصخور المفتتة. فمثلًا، يتحرّر الألمنيوم في درجة الأحماضة المنخفضة من الصّخور، وهذا العنصر سامّ لعدد من النّباتات. إضافة إلى ذلك، فإنّ الألمنيوم يرتبط مع معادن أخرى، ويجعلها غير مفيدة للنباتات.

تنمو معظم النّباتات بأفضل درجة على درجة الأحماضة المتعادلة. ولكن 26% من أراضي العالم الزراعية حمضية. في أمريكا الاستوائية، 68% من الأراضي حمضية. إنّ سمِّيَّة الألمنيوم قد تؤدي إلى انخفاض إنتاج محصول الذرة بمقدار أربعة أضعاف في الحقول الكولومبيّة.

أدت محاولات تهجين النّباتات في كولومبيا إلى إنتاج نباتات تقاوم سميّة الألمنيوم، فازدادت إنتاجية المحاصيل بنسبة 33%. وفي تجارب حقلية، كانت الزيادة مرتفعة، ووصلت إلى 70% مقارنة بالنّباتات التي لا تستطيع مقاومة سميّة الألمنيوم. إن قدرة النّباتات على امتصاص المعادن السامة يمكن أنْ تستخدم لتنظيف التّربة الملوثة. وسنتناول هذا الموضوع في نهاية هذا الفصل.

الملوحة

يُغَيِّرُ تراكمُ الأملاح والأيونات خاصة Na^+ و Cl^- في التّربة القدرةَ المائيةَ، ما يؤدي إلى خسارة النبات للماء. ما يقارب 23% من الأراضي الزراعية في العالم لها مستويات ملوحة عالية تقلل من نموّ النّباتات. تنتشر التّربة المالحة في المناطق الجافة، حيث يتم زيادة تركيز الأملاح في أثناء الرِّي الذي يؤدي إلى تراكم هذه الأملاح في التّربة.

أحد الأمثلة الواضحة على ملوحة التّربة هو مهد الحضارات المسماة حضارة ما بين النهرين، التي سميت يومًا ما الهلال الخصيب لكثرة نباتاتها، هي الآن في الغالب صحراء. حصل التّصحّر على مدى قصير من الزّمن في جنوب العراق، حيث قام صدام حسين بتجفيف معظم الـ 20,000 كم^2 من المنطقة المغمورة- الأهوار، وذلك بتحويل مسار المياه، فتحولت المناطق المغمورة (الأهوار) إلى صحراء مالحة. ومع سقوط صدام حسين، تم تحطيم السدود، وأعيد الماء إلى منطقة الأهوار. عودة منطقة الأهوار إلى ما كانت عليه ليس مضمونًا، ولكن المنطقة التي دخلتها المياه وقلت نسبة الملوحة فيها يمكن أنْ تعود إلى ما كانت عليه.

تعتمد النّباتات على الْمغذِّيات الموجودة في التّربة لحياتها. إن تركيب التّربة، ودرجة الأحماضة، والماء، والملوحة تحدد مدى توافر هذه الْمغذِّيات للنبات.

2-39 المغذيات النباتية

المصدر الأساسي لتغذية النبات هو تثبيت ثاني أكسيد الكربون الهوائي، وتحويله إلى سكريّات بسيطة باستخدام طاقة الشّمس. يدخل ثاني أكسيد الكربون عبر الثغور. الأكسجين، وهو أحد نواتج عملية البناء الضّوئيّ الثانوية، وواحد من مكونات الهواء يُنقل عبر الثغور. يتم استخدام الأكسجين في التّنفّس الخلوي ليدفع عمليات النّموّ والحفاظ على حياة النّباتات.

لا يكفي ثاني أكسيد الكربون والطّاقة الضوئية لبناء جميع الجزيئات التي يحتاج إليها النبات جميعها، فإضافة إلى ذلك، تحتاج النّباتات إلى عددٍ من الْمغذِّيات اللاعضوية. بعض هذه الْمغذِّيات هي **الْمغذِّيات الكبيرة Macronutrients** التي يحتاج إليها النبات بكميات كبيرة، والأخرى هي **الْمغذِّيات الصغيرة Micronutrients** التي يحتاج إليها النبات بكميات قليلة جدًا. (الجدول 39-1).

تحتاج النّباتات إلى 9 مغذيات كبيرة و7 مغذيات صغيرة

الْمغذِّيات الكبيرة التسعة، هي: الكربون، والأكسجين، والهيدروجين، وهي ثلاثة عناصر توجد في المواد الْعضويَّة جميعها، إضافة إلى النيتروجين (ضروري لتكوين الأحماض الأمينية) والبوتاسيوم، والكالسيوم، والماغنسيوم (مركز جزيء الكلوروفيل) والفوسفور والكبريت. كلّ من هذه الْمغذِّيات يكوّن نحو 1% من وزن النبات الجاف أو قد يزيد كثيرًا على 1%، كما هو في حالة الكربون.

أما الْمغذِّيات الصغيرة السبعة فهي: الكلور، والحديد، والمنجنيز، والزنك، والبورون، والنحاس، والمولبيدينم – تشكل من أقل من 1 إلى مئات عدة من الجزء في المليون في معظم النّباتات. النقص في أيّ من هذه العناصر يمكن أنْ يكون له أثر حاد في نموّ النّباتات (الشكل 39-5). تم اكتشاف الْمغذِّيات الكبيرة في القرن الماضي، ولكن العناصر الصغيرة تم اكتشافها حديثًا، حيث تطورت الطرق التي أدت إلى تعريفها، والعمل على اكتشافها بهذه الكميات الصغيرة جدًا.

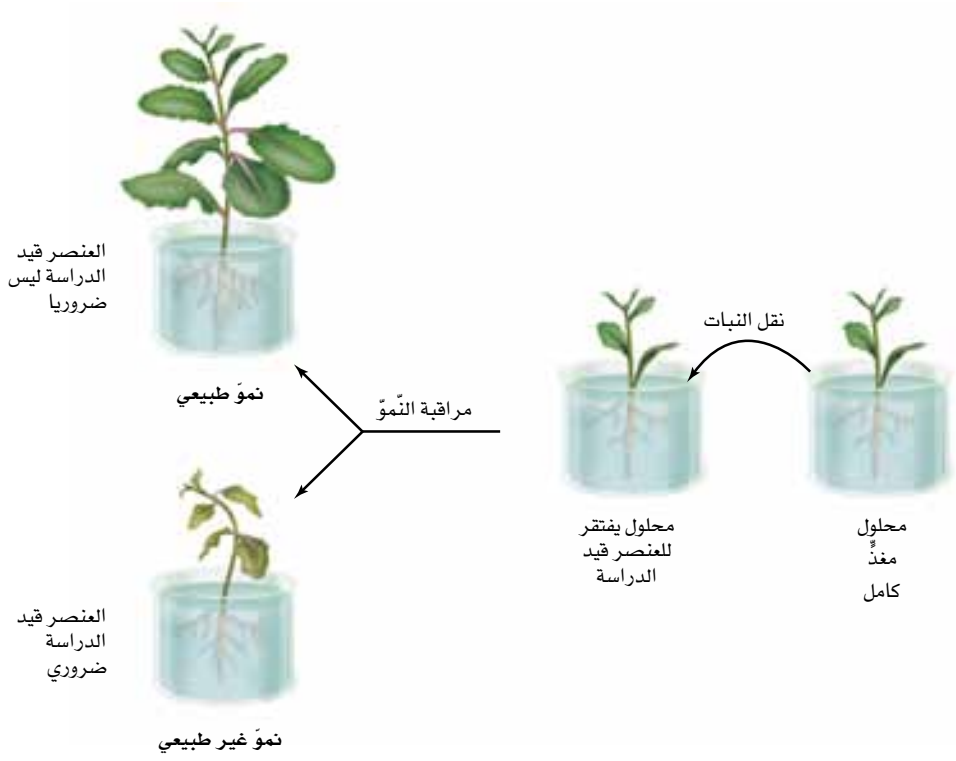
ويمكن تحديد احتياجات النبات الغذائية بزراعة النّباتات في وسط سائل محدد التركيب، بحيث تكون الجذور مغمورة في الماء ذي التهوية العالية، والمحتوي على الْمغذِّيات. ولغرض الدراسة، يحتوي المحلول على العناصر الأساسية جميعها وبتركيز مناسب، ما عدا العنصر المراد دراسته. تترك النّباتات في هذا المحلول لتنمو، ويتم متابعة الأعراض التي قد تظهر على النّباتات، والتي قد تبين الحاجة إلى العنصر غير الموجود في المحلول (الشكل 39-6).

الجدول 39-1 المغذيات الأساسية للنباتات			
العنصر	الشكل الرئيس الذي يتم امتصاصه	النسبة التقريبية في الوزن الجاف	مثال على الوظائف المهمة
المُغذِّيات الكبيرة			
الكربون	ثاني أكسيد الكربون	44	مكوِّن أساسي للمواد العُضويَّة
الأكسجين	O_2, H_2O	44	مكوِّن أساسي للمواد العُضويَّة
الهيدروجين	H_2O	6	مكوِّن أساسي للمواد العُضويَّة
النيتروجين	NO_3^-, NH_4^+	4 – 1	مكوِّن للأحماض الأمينية، والبروتينات والنيوكليوتايدات والأحماض النّوويّة، والكلوروفيل
البوتاسيوم	K^+	6 – 0.5	بناء البروتين وعمل الثغور
الكالسيوم	Ca^{2+}	3.5 – 0.2	مكوِّن للجدار الخلوي، يحافظ على تركيب الغشاء الخلوي، منشِّط لبعض الأنزيمات
الماغنسيوم	Mg^{2+}	0.8 – 0.1	الغشاء الخلوي، منشِّط لبعض الأنزيمات مكوِّن للكلوروفيل، منشِّط لبعض الأنزيمات.
الفوسفور	$H_2PO_4^-$, HPO_4^-	0.8 – 0.1	مكوِّن ADP وATP، أحماض نووية، الدهون المفسفرة وبعض مرافقات الأنزيمات.
الكبريت	SO_4^{2-}	1 – 0.05	مكوّن لبعض الأحماض الأمينية، والبروتين ومرافق الأنزيم أ
المُغذِّيات الصغيرة (التركيز / جزيء في المليون)			
الكلور	Cl^-	10.000 – 100	الأسموزية والتوازن الأيوني
الحديد	Fe^{2+}, Fe^{3+}	300 – 25	تكوين الكلوروفيل، السيتوكروم وأنزيم النيتروجينيز
المنجنيز	MN^{2+}	800 – 15	منشّط لبعض الأنزيمات
الزنك	ZN^{2+}	100 – 15	منشّط لبعض الأنزيمات، له دور في تكوين الكلوروفيل
البورون	BO_3^-, $B_4O_7^-$, or $H_2BO_3^-$	75 – 5	له دور في نقل السّكّريّات، وبناء الأحماض النّوويّة
النحاس	Cu^2 or Cu^+	30 – 4	منشّط، أو مكون لبعض الأنزيمات
الموليدنم	MoO_4^-	5 – 0.1	تثبيت النيتروجين واختزال النيترات

أ. ب. جـ. د.

الشكل 39-5

نقص المعادن في النّباتات. أ. أوراق لنباتات القمح الطبيعية. **ب.** نقص الكلور في النّباتات مع تَبَرْقُش الأوراق (أوراق فيها بعض المناطق الميتة). **جـ.** نباتات تعاني نقص النحاس، مع قمم أوراق جافة ومعوجّة. **د.** نباتات فيها نقص للزنك، مع تقزم النّموّ واصفرار (فقدان الكلوروفيل) في بعض المناطق على الأوراق. النتائج الزراعية لمثل هذا النقص واضحة، ويمكن لمُشاهِدٍ مُدَرَّبٍ أنْ يقرّر نقص العنصر الذي يؤثّر في النبات بمجرد فحصه.



الشكل 39-6

التّعرّف إلى حاجة النّباتات الغذائية. يُزرع النبات أولًا في محلول كامل المُغذِّيات. يُنقل النبات بعد ذلك إلى محلول ينقصه أحد العناصر تحت الدراسة الذي يُعتقد أنه أساسي. يُتابعُ نموّ النّباتات وملاحظة أيّ أعراض غير طبيعية، مثل زوال لون الأوراق، أو النّموّ المتقزم. إذا كان نموّ النّباتات طبيعيًّا، فيستنتج أنَّ العنصر الناقص ليس ضروريًّا، أما إذا كان نموّ النبات غير طبيعي فيكون العنصر الناقص ضروريًّا لنمو النبات.

ولتوضيح كم من الصِّغَرِ تكون الحاجة إلى المُغذِّيات الصغيرة، فإنَّ الجرعةَ المثالية للموليبدينم التي تضاف إلى التّربة التي ينقصها هذا العنصر بشكل حاد في أستراليا تبلغ 34 جم (نحو قبضة اليد) لكلّ هكتار (مربع بطول ضلع = 100 م) مرة كلّ عشر سنوات. تنمو معظم النّباتات بشكل مناسب في الزراعات الهيدروبونية (أي في المحاليل المائية) إذا تمت تهوية الجذور بشكل جيد. ومع أن الطريقة مكلفة، إلا أنها تُستخدم بعض الأحيان لأغراض اقتصادية (الشكل 39-7). لقد جعلت الكيمياء التحليلية إمكانية تحليل العينات النّباتيّة أكثر سهولة على مستوى الجزيئات المختلفة.

الأمن الغذائيّ مرتبط بإنتاجية المحاصيل ومستوى المُغذِّيات

يُعدُّ مستوى المُغذِّيات وإنتاج المحاصيل من الاهتمامات الكبيرة للإنسان. **الأمن الغذائيّ Food security** والابتعاد عن المجاعة هو مسعى عالمي. فزيادة القيمة الغذائية للمحاصيل الزراعية خاصة في الدول النامية يمكن أن يكون له فوائد جمّة على صحة الإنسان.

إن تحصين الغذاء وتدعيمه يشكل أحد مسارات الأبحاث الفعالة التي تركز على الطّرق التي يمكن من خلالها زيادة امتصاص المعادن وخزنها في الجذور والسيقان للاستهلاك البشري لاحقًا. فيمكن زيادة امتصاص الفوسفات، مثلًا، إذا كان ذوبانه في التّربة عاليًا. تم تعديل بعض النّباتات وراثيًّا لتقوم بإفراز حمض الستريك (الليمون) وهو حمض عضوي يذيب الفوسفات. وفائدة إضافية، فإنّ حمض الستريك يرتبط بالألمنيوم، وهو عنصر سام للنباتات والحيوانات، فيمنع النبات من امتصاصها.

أما المُغذِّيات الأخرى، مثل؛ الحديد، والمنجنيز، والزنك، فالغشاء الخلوي للخلايا يحتوي على نواقل تحدد امتصاصها. وقد تم استنسال الجينات التي تكوّن هذه النواقل في مخلوقات أخرى، وتم نقلها إلى بعض نباتات المحاصيل.

ولهذا، يمكن في النهاية أن تكون حبوب الإفطار مركزة بالمعادن الإضافية في أثناء نموّ الحبوب في الحقل، وذلك بالمقارنة مع ما يتم عند معالجتها في المصانع، حيث تُضاف المعادن في المصنع.

تحتاج النّباتات إلى مغذيات كبيرة وصغيرة، وهذه تتراكم غالبًا في الجذور عن طريق النقل النشط. يمكن أن يرفع التغيير الجيني في النّباتات - لزيادة قدرتها على امتصاص المُغذِّيات - من قيمة النبات الغذائية للاستهلاك البشري.

الشكل 39-7

الزّراعة المائية (الهيدروبونية). توفِّر التّربة المُغذِّيات والدعامة، ولكن يمكن لهاتين الوظيفتين أنْ تُستَبْدَلا في المزارع المائية. هنا تم وضع نباتات البندورة في الهواء، وتدور جذورها في حمام من المحلول المغذي.

3-39 إستراتيجيات التّغذية الخاصة

يمكن أن توفّر البكتيريا التي تعيش بارتباط مع الجذور النيتروجين

تحتاج النّباتات إلى الأمونيا (NH_3) أو النيترات لبناء الأحماض الأمينية. لكن معظم النيتروجين الهوائي على شكل غاز (N_2)، ولا تمتلك النّباتات المسارات الكيميائية (بما فيها أنزيم النيتروجينيز) الضرورية لتحويله إلى أمونيا. ولكن بعض البكتيريا لها القدرة على ذلك. وقد تطورت علاقة تعايشية بين بعض النّباتات وهذه البكتيريا. تعيش بعض البكتيريا بجوار الجذور، وبعضها الآخر تسكن داخل أنسجة خاصة يكوّنها النبات. لهذا؛ تسمى **العقد الْجذريّة Nodules** (الشكل 39-8).

تستطيع البقوليّات وبعض أصناف النّباتات الأخرى أنْ تكوّن عقدًا جذرية. يكلف إسكان هذه البكتيريا النبات الطّاقة، ولكنها ذات فائدة كبيرة، خاصة عندما تكون التّربة قليلة النيتروجين. للحفاظ على الطّاقة، لا تستجيب الشعيرات الْجذريّة في البقوليات للمؤثّرات البكتيرية عندما يكون النيتروجين متوافرًا في التّربة بمستويات عالية.

تُعدُّ عملية تثبيت النيتروجين الجوي من أكثر العمليات المستهلكة للطاقة، التي تحدث في أيّ خلية. أين تكمن الصعوبة في إضافة H_2 إلى N_2؟ الإجابة عن ذلك تكمن في قوة الروابط الثلاث في N_2.

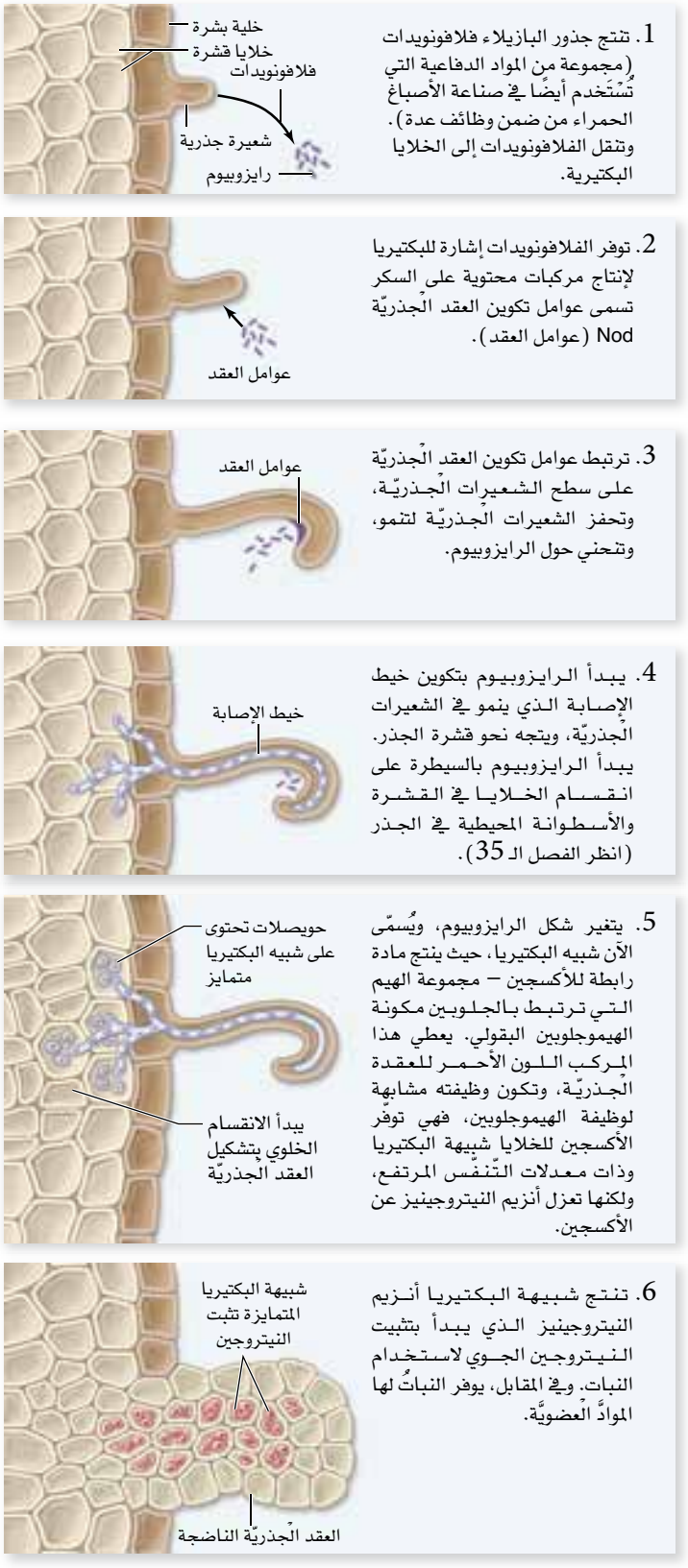
يحتاج أنزيم النيتروجينيز إلى 16 ATP لبناء جزيئين من NH_3. إن تصنيع NH_3 دون هذا الأنزيم يحتاج إلى أجهزة خاصة على حرارة $450^\circ - 500^\circ$ س و500 ضغط جوي، وهو أعلى بكثير مما يستطيع النبات تحمله للبقاء.

تحتاج بكتيريا الرايزوبيوم *Rhizobium* إلى الأكسجين والسّكّريّات لتوفير الطّاقة العالية اللازمة لحياتها بوصفها مثبتات للنيتروجين. يتم توفير السّكّريّات عبر الأنسجة الوعائية للنبات؛ ويتم تصنيع مادة الهيموجلوبين البقولية التي تشبه الهيموجلوبين الحيواني في النبات لتنظيم توفير الأكسجين للبكتيريا. تموت البكتيريا بسبب عدم توافر الأكسجين؛ ولكن أنزيم النيتروجينيز الموجود في هذه البكتيريا يجب أنْ يكون بعيدًا عن الأكسجين؛ لأنه يوقف نشاطه. يرتبط الهيموجلوبين البقولي بالأكسجين، وينظم مستوياته داخل العقد الْجذريّة ليوفر بيئة ملائمة لعمل أنزيم النيتروجينيز والتّنفّس الخلوي.

لكن كيف تلتقي بكتيريا الرايزوبيوم المثبتة للنيتروجين مع النبات البقولي (الشكل 39-9)؟ يتم انتقال إشارات كثيفة بين البكتيريا والنبات البقولي ليس فقط

الشكل 39-8

العقد الْجذريّة المثبتة للنيتروجين. شعيرة جذرية لنبات الفصّة تستضيف الرايزوبيوم، أي البكتيريا التي تثبت النيتروجين مقابل السّكّريّات.



الشكل 39-9

تكوين العقد الْجذريّة للرايزوبيوم.

أ. ب.

الشكل 39-10

التكيفات الغذائية. أ. نبات عشبة الإبريق الآسيوي، *Nepenthes*. تدخل الحشرات هذا النبات، حيث يتمّ اصطيادها وهضمها. تجمع معقد من الحيوانات اللافقارية والطلائعيات يقطن هذا الدورق. ب. مصيدة الذباب فينوس. *Dionaea*. إذا لمست الحشرة شعيرتين من الشعيرات الموجودة على الورقة المتحورة، فإنَّ المصيدةَ تُغْلَق خلال مدة قصيرة من الزمن. يقوم النبات بإفراز الأنزيمات الهاضمة التي تطلق المواد النيتروجينية من الحشرة، حيث يقوم النبات بامتصاصها. جـ. نبات ندى الشّمس *Drosera*. تصطاد الحشرات عن طريق إفرازات لاصقة، وتقوم باستخدام الأنزيمات الهاضمة للحصول على الْمغذِّيات من جسم الحشرات. د. دولاب الماء *Aldrovanda*. هذا النبات القريب جدًا من مصيدة الذباب فينوس، ينطبق ليغلق، ويمسك بالحيوانات المائية الصغيرة، ويقوم بهضمها. أصول هذا النبات المائي كانت نباتات تعيش على اليابسة.

للتعارف ومعرفة وجود الآخر، بل لمعرفة ما إذا كانت البكتيريا هي النوع المناسب والخاص بالنبات البقولي. ترتكز هذه العلاقة التعايشية المتطورة جدًا على التوافق الدقيق بين الأصناف. كلّ من فول الصويا والبازيلاء الخضراء نباتات بقولية. ولكن، كلّ منها يتعامل مع نوع خاص من بكتيريا الرايزبيوم لتكوين العلاقة التعايشية.

الْفطريّات الْجذريّة تساعد عددًا كبيرًا من نباتات اليابسة

لا يشكّل النيتروجين العنصر الوحيد الذي يصعب على النبات الحصول عليه دون مساعدة، ومع أنّ العلاقة التعايشية مع البكتيريا المثبتة للنيتروجين قليلة الحدوث، فإنّ العلاقة التعايشية مع أعفان الْفطريّات الْجذريّة توجد في 90% من النّباتات الوعائية تقريبًا. لقد تَمَّ وصف هذه الأعفان بالتفصيل في الفصل الـ 31. وفيما يخصّ التّغذية النّباتيّة، فإنّ الْفطريّات الْجذريّة تؤدي دورًا مهمًّا في زيادة امتصاص الفوسفات ونقله إلى النبات، إضافة إلى تسهيل امتصاص بعض الْمغذِّيات الصّغيرة الأخرى. تقوم الْفطريّات الْجذريّة بوظيفة مهمة هي زيادة مساحة السّطح الماص للمغذيات بشكل كبير.

ويبدو أنّ الأعفان قد ساعدت النّباتات الأولية عديمة الجذور على العيش على اليابسة. وتشير الدلائل الآن إلى أنّ مسار الترميز الذي أدى إلى تكوين العلاقة التعايشية بين النّباتات وبعض أنواع الْفطريّات الْجذريّة تمّ استغلاله لتكوين العلاقة التعايشية بين الرايزوبيوم والنّباتات البقولية التي تكونت لاحقًا.

تصطاد النّباتاتُ الآكلة للحيوانات وتهضمها لاستخلاص مغذيات إضافية

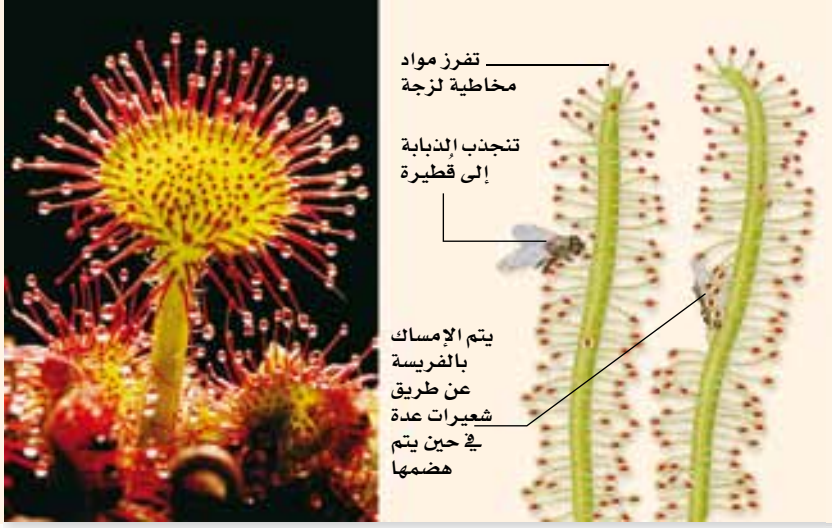
تستطيع بعض النّباتات الحصول على النيتروجين مباشرة من مخلوقات أخرى، كما يحصل في الحيوانات. تعيش معظم النّباتات آكلة الحيوانات في التّربة الحمضية الفقيرة بالنيتروجين العضوي. تتمكن النّباتات من خلال اصطياد الحيوانات الصغيرة وهضمها، وخاصة الحشرات، من الحصول على مورد نيتروجيني يمكنها من النّموّ في البيئات غير الملائمة. تمتلك النّباتات آكلة الحيوانات أوراقًا متحورة تلائم الإمساك بالفريسة. عادة، تهضم هذه النّباتات الفريسة عن طريق أنزيمات تفرزها غدد خاصة.

يجذب نبات الإبريق (أنواع *Nepenthes*) الحشرات عن طريق الألوان البراقة لتراكيب تشبه الزهرة ضمن تركيب الورقة المجوف الذي يشبه الجرّة، عن طريق رائحة خاصة، إضافة إلى إفرازات غنية بالسكريات (الشكل 39-10 أ). عند دخول الحشرة إلى الجرّة، تنزلق إلى الداخل، حيث تصل إلى تجويف الورقة المملوء بالماء والأنزيمات الهاضمة. توفر هذه الطريقة البسيطة لنبات الإبريق مصدرًا ثابتًا للنيتروجين.

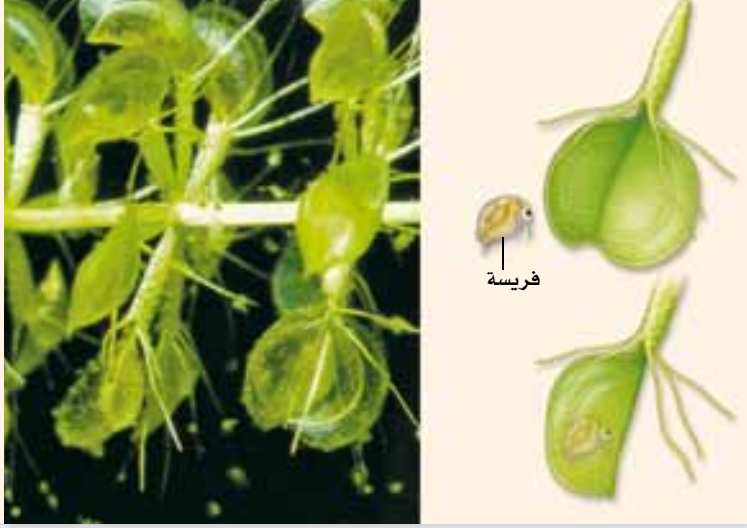
نبات مصيدة الذباب فينوس (*Dionaea muscipula*) الذي يعيش في مستنقعات شواطئ كارولينا الشمالية والجنوبية، له ثلاث شعيرات حساسة على كلّ حافة من حواف الورقة، وعند لمسها، فإنها تدفع نصفي الورقة إلى الإطباق بسرعة 100 مليثانية تقريبًا (الشكل 39-10ب). لقد أدهشت السرعة التي تغلق فيها المصيدة العلماء منذ عهد داروين. يمكن أنْ يكون السبب في هذه الحركة التّغيّر في الضغط المائي الداخلي؛ أما السرعة فتعود للشكل الهندسي المنحني للورقة، الذي يمكن أن ينطبق بين شكل محدب ومقعر.

عندما تطبق مصيدة الذباب فينوس على الفريسة داخل الورقة، تفرز الأنزيمات من سطح الورقة لتهضم الفريسة، وتستخدم مصيدة الذباب آلية نموّ خاصة للإغلاق، وليس فقط بمجرد حدوث انخفاض في الضغط المائي الداخلي. ولهذا السبب، فإنها تستطيع أن تفتح وتغلق مرات محدودة فقط. في أنواع نباتات *Drosera*، وهي مجموعة أخرى من النّباتات آكلة الحيوانات، تفرز شعيرات غُدية مادة لزجة مخاطية تمسك بالحيوانات الصغيرة، وتفرز أنزيمات هاضمة، وهي لا تغلق بشكل سريع (الشكل 39-10جـ). مصيدة الذباب فينوس وندى الشّمس يتشاطران سلفًا مشتركًا يفتقر إلى آلية الإطباق الخاصة بمجموعة النّباتات التي تصيد الحشرات (الشكل 39-11).

دولاب الماء الذي يعيش في البيئة المائية (*Aldrovanda vesicular*) هو أحد أقرب الأقرباء لمصايد الذباب. هذا النبات عديم الجذور، ويستخدم شعيرات محركة، وآلية إطباق تشبه مصيدة الذباب فينوس لإمساك الحيوانات الصغيرة وهضمها (الشكل 39 - 10 د). لقد بينت الدراسات النشوئية الجزيئية أنّ مصايد الذباب فينوس هي أنواع شقيقة لندى الشّمس، وتُكوّن سلالة أخوية. ويظهر



جـ.



د.

أنّ آلية الإطباق قد تطورت مرة واحدة فقط من أسلاف ندى الشّمس. ولهذا، فإنّ الأصل المشترك لنبات دولاب الماء كان نباتًا يعيش على اليابسة، ثُمَّ انتقل للعيش على الماء.

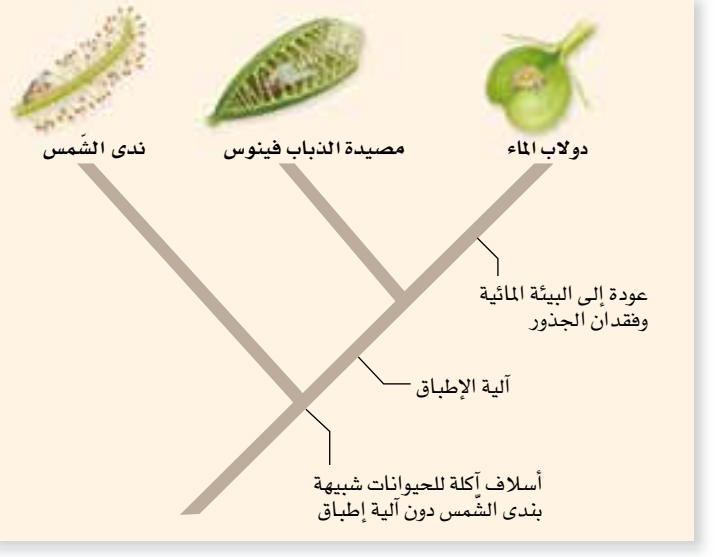
نباتات مثل حشيشة المثانة *Utricularia* هي نباتات مائية، ولكن يبدو أنّ لها أصلًا مختلفًا عن دولاب الماء، وآلية مختلفة في اصطياد المخلوقات. يتمّ دفع الحيوانات الصغيرة إلى الأوراق المشابهة للمثانة عن طريق حركة سريعة لغطاء يشبه الزنبرك، وبعدها تقوم الأوراق بهضم هذه الحيوانات.

تستغل النّباتات المتطفلة موارد نباتات أخرى

تتكون النّباتات المتطفلة من مجموعات تقوم بالبناء الضّوئيّ، وأخرى لا تقوم بها. هناك ما مجموعه 3000 نوع من النّباتات التي تحصل على مصدر غذائها من نباتات أخرى. تشمل تحورات هذه النّباتات تراكيب تدخل في الأنسجة الوعائية للنبات العائل، بحيث يتم سحب المُغذِّيات نحو النبات المتطفل. أحد الأمثلة هو نبات (*Cuscuta*. spp) الذي يبدو مثل خيط ثنائي بني اللون ملتف حول عائلِه. ولا يحتوي هذا النبات على الكلوروفيل، ويعتمد كليًّا في احتياجاته الغذائية على العائل.

يدخل نبات المزمار الهندي *Hypopitys uniflora* في الشجرة العائل من خلال خيوط العفن المكونة للفطريات الْجذريّة في العائل (الشكل 39-12). ويتكوّن الجزء الموجود فوق سطح الأرض من النبات من سيقان مزهرة.

يمكّن ابتكارُ الإستراتيجيات الغذائية بعضَ النّباتات من تجميع النيتروجين من البكتيريا والفوسفات من الأعفان. بعض الإستراتيجيات الغريبة تشمل اصطياد الحيوانات وهضمها. في حين تُدخل نباتات أخرى أجزاءها في مصدر الغذاء لنباتات عائل.



الشكل 39-11

العلاقات النشوئية بين النّباتات آكلة الحيوانات. تم اكتساب آلية الإطباق من خلال أصول نباتية مشتركة لمصيدة الذباب فينوس، والنبات المائي دولاب الماء. نبات الإبريق ليس له علاقة بهذه المجموعة.

الشكل 39-12

المزمار الهندي *Hypopitys uniflora*. يفتقر هذا النبات إلى الكلوروفيل، ويعتمد كليًّا على انتقال الغذاء من خلال دخول الْفطريّات الْجذريّة والجذور المرتبطة مع النّباتات الأخرى. يوجد المزمار الهندي بشكل كبير في غابات المناطق الشّماليّة الشّرقيّة للولايات المتحدة.

4-39 توازن الكربون – النيتروجين والتّغيّر الكونيّ

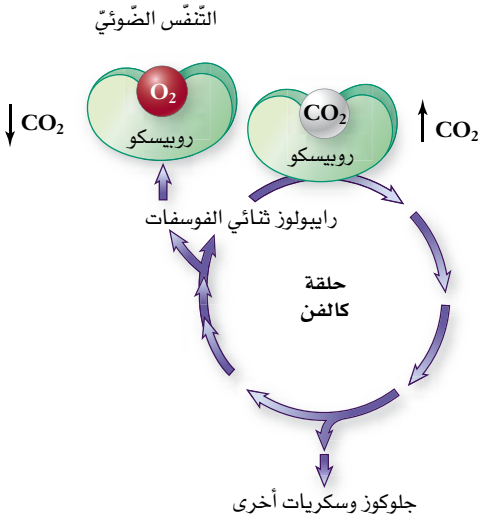
توصلت الهيئة الدولية للتّغير المُناخي (IPCC) التي أسستها الأمم المتحدة، ومنظمة المناخ العالمية إلى أنّ مستويات ثاني أكسيد الكربون قد وصلت إلى أعلى مستوى لها في 20 مليون سنة على الأقل. فقط في الـ 250 سنة الأخيرة، زادت كمية ثاني أكسيد الكربون في الجوّ بنسبة 31%، وهذا يتناسب مع الزيادة في أنشطة الإنسان بما فيها حرق الوقود الحجري.

إنّ التأثيرَ بعيد المدى لزيادة ثاني أكسيد الكربون معقدٌ، وليس مفهومًا تمامًا، ولكنه مرتبط بازدياد درجة الحرارة. توقعت هيئة (IPCC) أنّ درجة الحرارة السّطحية في العالم سوف تستمر في الارتفاع ما بين 1.4° – 5.8°س بحلول عام 2100، فوق مستوياته عام 1990. ويوضح الفصل الـ 57 الارتباط بين الزيادة في تركيز ثاني أكسيد الكربون والانحباس الحراري العالمي. نبين هنا كيف تؤثّر زيادة ثاني أكسيد الكربون في التّوازن الغذائيّ في النّباتات، وبالتحديد توازن الكربون والنيتروجين.

تُعَدُّ نسبة الكربون إلى النيتروجين في النّباتات مهمة لصحة النبات، وصحة النّباتات آكلة الحيوانات. ويمكن أنْ يغير تباين هذه النسبة التفاعل بين الحشرات والنّباتات، ويمكن كذلك أنْ يكون له تأثير مهم في تغذية الإنسان.

يمكن أن تغير زيادة مستويات ثاني أكسيد الكربون عملية البناء الضّوئيّ ومستويات الكربون في النّبات

سنبحث أولًا العلاقة بين البناء الضّوئيّ ومستويات ثاني أكسيد الكربون في الجو. السؤالان اللذان يتمّ طرحهما في هذا الجزء هما: (1) هل تؤدي الزيادة في ثاني أكسيد الكربون إلى زيادة معدل البناء الضّوئيّ؟ (2) هل تؤدي الزيادة في ثاني أكسيد الكربون إلى تغيّر نسبة الكربوهيدرات والبروتينات في النّباتات؟



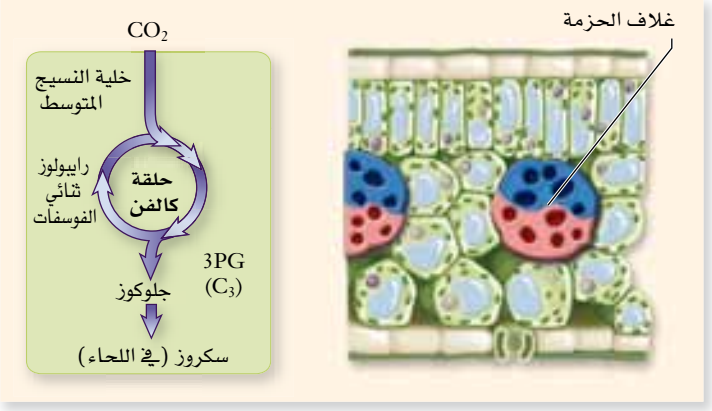
الشكل 39–13

التّنفّس الضّوئيّ. كلٌّ من ثاني أكسيد الكربون والأكسجين يتنافسان على الموقع النشط للأنزيم نفسه الذي يسهل التفاعل الأول في دورة كالفن. إذا ارتبط ثاني أكسيد الكربون، يتمّ إنتاج سكر ثلاثي الكربون يمكن أنْ يُستخدم لبناء الجلوكوز والسّكروز. أما إذا ارتبط الأكسجين فيحدث التّنفّس الضّوئيّ، وتستهلك الطّاقة لتحليل سكر خماسي الكربون دون إنتاج أيّ شيء مفيد. وكلما ازدادت نسبة ثاني أكسيد الكربون إلى الأكسجين، فإنّ تفاعلات دورة كالفن تنتج السّكّريّات بكميات أكبر.

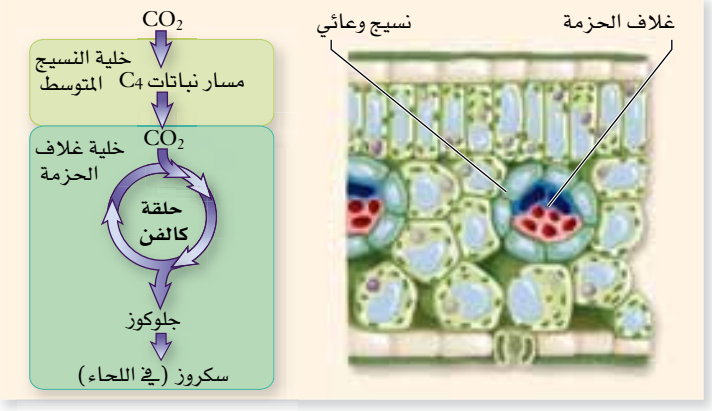
معدل البناء الضّوئيّ

تثبت **دورة كالفن Calvin cycle** ثاني أكسيد الكربون الموجود في الهواء إلى سكر (الفصل الـ 8). الخطوة الأولى في دورة كالفن يسيرها أكثر البروتينات انتشارًا على سطح الأرض، وهو الأنزيم روبيسكو (نازع كاربوكسيل ومؤكسد رايبولوز 1، 5 ثنائي الفوسفات، الذي أشرنا إليهِ في الفصل الـ 8). يمكن أنْ يربط الموقع النشط في هذا الأنزيم كلًّا من ثاني أكسيد الكربون والأكسجين، ويحفز إضافة أيّ من هذه الجزيئات إلى المركب خماسي الكربون رايبولوز 1، 5، ثنائي الفوسفات (الشكل 39–13). يستخدم ثاني أكسيد الكربون لإنتاج سكر ثلاثي الكربون يمكن استخدامه لتصنيع سكري الجلوكوز والسكروز. في المقابل، يستخدم الأكسجين في عملية التّنفّس الضّوئيّ الذي لا يؤدي إلى خزن الطّاقة أو الغذاء. ولهذا، فإنّ عمليةَ التّنفّس الضّوئيّ غيرُ مفيدة.

قد تذكر أنّ نباتات C_4 طورت تركيبًا داخليًّا ومسارًا كيميائيًّا فريدًا لخفض عملية التّنفّس الضّوئيّ (الشكل 39–14). لا يدخل ثاني أكسيد الكربون في تفاعلات دورة كالفن إلا بعد نقله عن طريق تفاعلات أخرى إلى الخلايا المحيطة بالحزمة الوعائية. في هذه الخلايا، يتزايد تركيز ثاني أكسيد الكربون نسبة إلى تركيز الأكسجين، وبذلك فإنّ ثاني أكسيد الكربون لا يكون له منافس قوي للارتباط مع الموقع النشط لأنزيم روبيسكو.



أ. مسار نباتات C_3



ب. مسار نباتات C_4

الشكل 39–14

تقلل نباتات C_4 من التّنفّس الضّوئيّ بتقييد حصول دورة كالفن في الخلايا المحيطة بالنسيج الوعائي فقط، حيث يكون مستوى الأكسجين منخفضًا.

أ. يحصل البناء الضّوئيّ في نباتات C_3 في خلايا النسيج المتوسط. ب. يستخدم البناء الضّوئيّ في نباتات C_4 تفاعلات إضافية لتحويل مسار الكربون إلى أعماق الورقة.

تصبح دورة كالفن في نباتات C_4 أكثر فعالية كلما زادت كميات ثاني أكسيد الكربون. لذا، من المنطق الافتراض أنّ الزيادة في تركيز ثاني أكسيد الكربون العالمية سوف تؤدي إلى زيادة في عملية البناء الضّوئيّ، ونموّ النّباتات. وبافتراض أنّ توافر المغذّيات في التّربة يبقى بمستويات ثابتة، فإنّ النّباتات التي تنمو بشكل سريع سوف تحتوي على كميات قليلة من المركبات النتروجينية، مثل البروتينات، ومستويات منخفضة من المعادن التي تمّ الحصول عليها من التّربة، وبذلك فإنّ نسبة الكربون إلى النيتروجين سوف تزداد.

الطريقةُ المُثلى لمعرفة كيف يؤثّر تركيز ثاني أكسيد الكربون في التّغذية النّباتيّة هي زراعةُ النّباتات في بيئة يكون فيها تركيز ثاني أكسيد الكربون تحت السّيطرة. التجارب باستخدام نباتات مزروعة في أوعية داخل حاضنات نموّ هي إحدى الطرق، ولكن يمكن الحصول على كمية أكبر من المعلومات من خلال زراعة النّباتات في المناطق الطبيعية التي يتم زيادة تركيز ثاني أكسيد الكربون فيها. فمثلًا، تحتوي غابة ديوك للتجارب على حلقات من الأبراج التي تطلق ثاني أكسيد الكربون نحو مركز الدورة (الشكل 39-15). تمتد هذه الحلقات 30 متر في قطرها، وتمكن إجراء الدراسة على مستوى النظام البيئي. مثل هذه الإمكانيات تمكن دراسات على المدى البعيد لفهم تأثير التّغيّر في الظروف الجوية على الأنظمة البيئية.

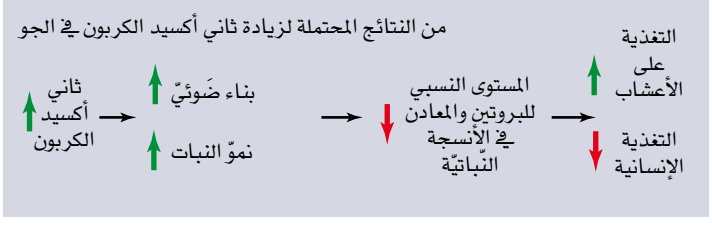
تؤدي هذه الدراسات إلى نتائج معقدة. فمثلًا، ازدادت مستويات البناء الضوئي بنسبة 40% في البطاطا التي زرعت في أوروبا بهذا الأسلوب، عند مضاعفة تركيز ثاني أكسيد الكربون. أما النّباتات المزروعة في أوعية، فغالبًا ما يزداد فيها معدل البناء الضّوئيّ في البداية، ولكنه ينخفض بعد ذلك مع الزمن، مرتبطًا بانخفاض مستويات إنتاج أنزيم روبيسكو. تأثرت الأنواع المختلفة من النّباتات في نظام البلوط- العشب في فلوريدا، بشكل مختلف عند زيادة نسبة ثاني أكسيد الكربون. ولكن خلال مدة ثلاث سنوات في غابة ديوك للأبحاث أنتجت النّباتات كمية أكبر من المادة الصلبة في الأجواء المغلفة بثاني أكسيد الكربون نسبة إلى النّباتات غير المغلفة به، إذا كانت التّربة تحتوي على كميات كافية من النيتروجين تناسب الزيادة في النّموّ. وبشكل عام، فإنّ الزيادة في ثاني أكسيد الكربون تؤدي إلى زيادة في المادة الصلبة، وأيضًا إلى زيادة في نسبة الكربون إلى النيتروجين.

نسبة البروتينات والسّكّريّات

تعلمت في بداية هذا الفصل أنّ توافر النيتروجين يحدد نموّ النّباتات، فكلما زاد تركيز ثاني أكسيد الكربون، فإنّ كميات أقل من النيتروجين ومغذيات كبيرة أخرى توجد في الأوراق. في هذه الحالة، على الحيوانات آكلة الأعشاب أنْ تأكل كمية أكبر من المادة الصلبة لتحصل على كميات مناسبة من الغذاء، وخاصة البروتينات. يلقى هذا الوضع اهتمامًا خاصًّا في الزّراعة، حيث يمكن أنْ يؤثّر في صحّة الإنسان. وعند الإصابة بالحشرات يمكن أن يكون أكثر تدميرًا إذا استهلك كلّ آكل للأعشاب مواد صلبة بكميات أكبر. ويمكن أن يؤدي هذا إلى نقص في البروتين في غذاء الإنسان، نظرًا لقلة النيتروجين في المحاصيل. ولكن من الصعب تعميم هذا الوضع على النّباتات جميعها.

إن الانخفاض النسبي في كمية النيتروجين في بعض النّباتات هو أكبر مما يُتوقع من الزيادة في تثبيت ثاني أكسيد الكربون وحده. إن الانخفاض الإضافي في إدماج النيتروجين في البروتينات فُسِّرَ بانخفاض عملية التّنفّس الضّوئيّ في النّباتات التي تستخدم بوصفها مصدرًا أساسيًّا للنيتروجين، ولكن ليس في النّباتات التي تستهلك الأمونيا. يمكن إذن أنْ تكون عملية التّنفّس الضّوئيّ المبددة للطاقة ضرورية لإضافة النيتروجين إلى البروتينات في بعض النّباتات.

يوضح هذا المثال كيف تعتمد التفاعلات الكيميائية على بعضها في تنظيم مستويات الكربون والنيتروجين. ومع أنّ التّغيّرَ العالميَّ مشكلةٌ على مستوى النظام البيئي، فإنّ التوقعات في تأثيره على المدى البعيد يرتكز على فهم الفسيولوجية المعقدة للتغذية النّباتيّة.



ب.

أ.

الشكل 39-15

زيادة مستوى ثاني أكسيد الكربون تجريبيًّا. توفر حلقات ثاني أكسيد الكربون في غابة ديوك التجريبية، مقارنة على مستوى النظام البيئي للنباتات المزروعة على مستويات طبيعية أو مرتفعة من ثاني أكسيد الكربون. أ. كلّ حلقة 30 متر في القطر. ب. أبراج محيطة بالحلقات تنفث ثاني أكسيد الكربون إلى الداخل في ظروف تحكم دقيقة.

يمكن أنْ تؤثّر زيادة درجة الحرارة في عملية التّنفّس ومستويات الكربون في النّبات

يمكن أنْ يُستهلك ما يزيد على نصف السّكّريّات التي تنتجها النّباتات في عملية البناء الضّوئيّ يوميًّا في عملية التّنفّس في اليوم نفسه. إنّ كمية السّكّريّات المتوافرة للتنفس يمكن أنْ تتأثر بمستوى ثاني أكسيد الكربون في الجو، وبالبناء الضّوئيّ كما تم توضيحه. إضافة إلى هذا، فإنّ الارتفاع المتوقع في درجة الحرارة خلال القرن المقبل يمكن أنْ يؤثّر في معدل التّنفّس بطرق أخرى. وقد يؤثّر تغيّر معدلات التّنفّس في التّوازن الغذائيّ العام ونموّ النّباتات.

استقصاء

لماذا يتأثر التّنفّس في النباتات بالتغير في درجات الحرارة للأمدين القريب والبعيد؟

لقد عرف علماء الأحياء منذ مدة طويلة أنّ معدلات التّنفّس حساسة لدرجة الحرارة في مجموعات كبيرة من النّباتات. لماذا يتغير معدل التّنفّس مع التّغيّر في درجة الحرارة؟ واحد من العوامل المهمة هو أثر درجة الحرارة في نشاط الأنزيمات (الفصل الـ 3). هذا التأثير له دور مهم خاصة في ظروف درجة الحرارة المنخفضة والمرتفعة التي تؤدي إلى فقدان طبيعة البروتينات.

إن الاستجابات المتعددة لتغيّر درجة الحرارة في معدل التّنفّس قد يكون تأثيرها على المدى القصير أكثر من تأثيرها على المدى البعيد. وهناك تزايد في الأدلة التي تبين أنّ معدلات التّنفّس تتكيف مع الزيادة في درجة الحرارة مع الزمن، وخاصة في الأوراق والجذور المتكونة بعد التّغيّر في درجة الحرارة. فخلال مدة طويلة وتحت ظروف درجة حرارة عالية، يمكن أن ينتهي النبات بمعدلات تنفس مساوية لما كان عليه المعدل تحت درجات الحرارة المنخفضة.

التّوازن بين الكربون والنيتروجين يؤثر في نموّ النّباتات وآكلات الأعشاب. يتوقع من التّغيّر في المناخ العالمي أن تتغير نسبة الكربون والنيتروجين من خلال زيادة مستوى ثاني أكسيد الكربون وارتفاع درجات الحرارة، وكلاهما سيؤثر في معدلات كلٍّ من التّنفّس والبناء الضّوئيّ.

5-39 إزالة الملوِّثات عن طريق النّباتات

تفتقر بعض القنوات والنواقل الموجودة في أغشية خلايا الجذر إلى النوعية المطلقة، ويمكن أن تمتص المعادن الثقيلة مثل الألمنيوم وغيره من المواد السامة. ومع أنّ امتصاص المواد السّامة في معظم الحالات يقتل النّموّ أو يحدّ منه إلا أن بعض النّباتات لديها القدرة على تجميع أو تحرير هذه المواد إلى الجو. هذه النّباتات قادرة على **المعالجة النّباتيّة للملوثات Phytoremediation** حيث تستخدم لتجميعها وتحليلها (الشكل 39-16).

يمكن إزالة ملوّثات البيئة المائية والتّربة بطرق عدة. فيمكن أنْ تقوم النّباتات بإفراز مواد من جذورها تحلل الملوِّثات. وبشكل أكبر، فإنّ المواد الكيميائية الضارة يمكن أنْ تدخل الجذور، وبشكل تفضيلي يتم نقلها إلى المجموع الخضري، حيث يسهل إزالتها من الموقع. يمكن ببساطة خزن مواد أخرى في النبات، ويتم لاحقًا تجميع هذه النّباتات وتجفيفها، حيث يتم التخلص منها في موقع تخزين خاص.

فمثلًا، بعد كارثة المفاعل النووي في شرنوبل – شمال أوكرانيا، قامت نباتات دوار الشّمس بإزالة السيزيوم المشع بكفاءة من البحيرات المجاورة، حيث وضعت النّباتات طافية على سطح الماء، وتم تثبيتها عن طريق الإسفنج، حيث جمعت وجففت لاحقًا. ولأن نسبة الماء في نسيج النّباتات العشبية يصل إلى 85%، فإنّ تجفيف النبات المزيل للملوثات يمكن أن يقلل كمية السموم مثل السيزيوم المشع، ويحصرها في مساحة صغيرة. في هذا الجزء، سنوضح بعض طرق إزالة الملوِّثات من التّربة.

يمكن إزالة ثلاثي كلور الإيثلين عن طريق نبات الحَوْر

يُعَدُّ ثلاثي كلور الإيثلين مذيبًا متطايرًا يستخدم كثيرًا لإزالة البقع في صناعة التنظيف الجاف، وفي إزالة الشحوم عن الآلات والمحركات، وبوصفه مكوِّنًا في الدهانات ومساحيق التجميل، وحتى في المخدّر الطّبيّ الإنساني والحيواني. ولسوء الحظّ تم التأكد من أنّ ثلاثيَّ كلور الإيثلين مادةٌ مسرطنةٌ، وأنّ التعرض للكلور قد يؤدي إلى تلف الكبد. عام 1980، رصدت دائرة المحافظة على البيئة مبالغ كبيرة لتنظيف المناطق الملوثة في الولايات المتحدة. وقد كانت 40% من المناطق المشمولة بالدّعم ملوثة بمادة ثلاثي كلور الإيثلين. كيف يمكن تنظيف 1900 هكتار من التّربة في المحطة الجوية لقوات البحرية– كاليفورنيا تحتوي على ثلاثي كلور الإيثلين تم استخدامه سابقًا لتنظيف الطائرات المقاتلة؟ المكبَّات يمكن أنْ تعزل، ولكن لا تزيل هذه المادة المتطايرة. ويمكن أنْ يؤدي حرقها إلى إزالتها من الموقع، ولكنه قد يطلق مواد ضارة إلى الجو. ولذلك، فإنّ واحدةً من الطرق التي يمكن استغلالها هي استخدامُ النّباتات لإزالة ثلاثي كلور الإيثلين من التّربة.

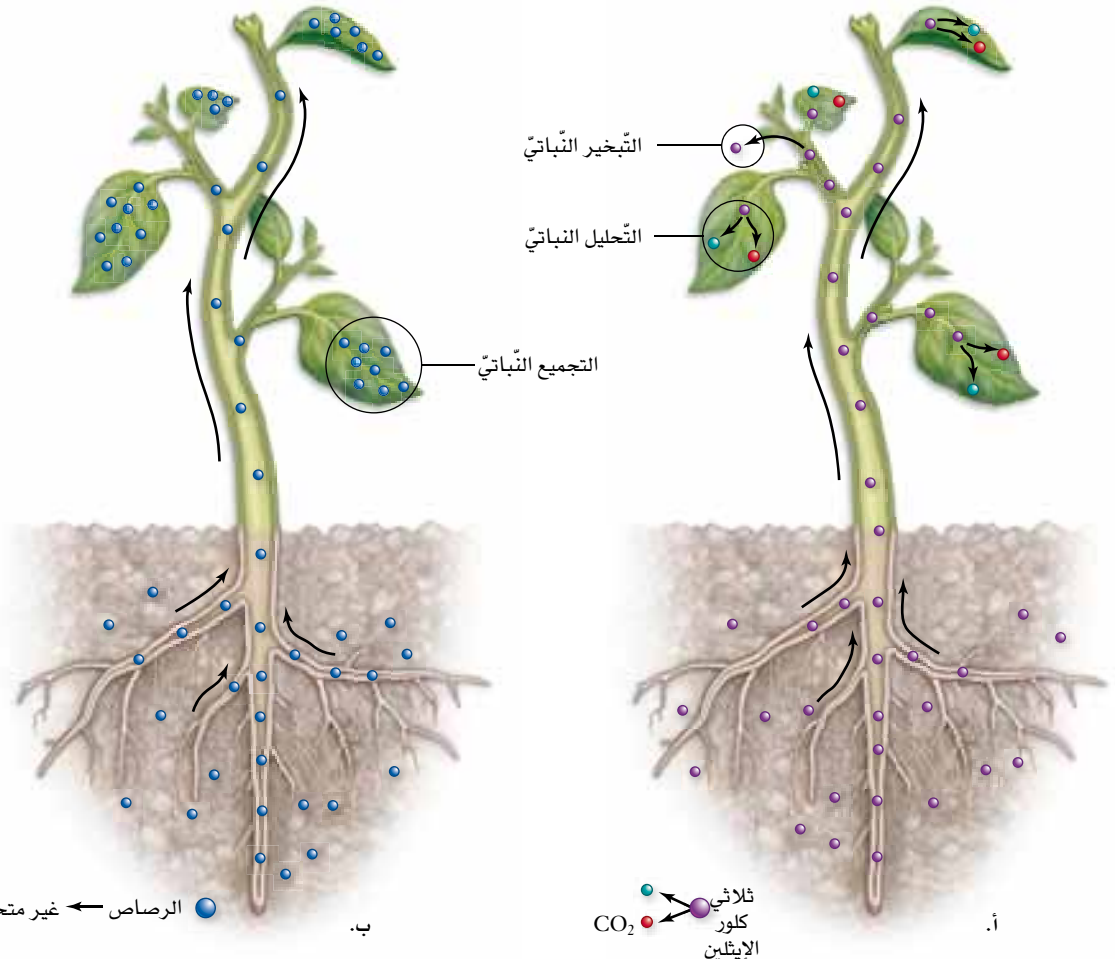
يمكن للنباتات امتصاص المواد السامة من التّربة، وبذلك يتم إزالة المادة السامة وتركيزها في مكان آخر. من الطرق الأكثر نجاحًا هو أنْ يقوم النبات بتحليل هذه المواد إلى مواد غير سامة. توفِّرُ نباتات الحَوْر مثل هذا الحل لإزالة ثلاثي كلور الإيثلين من المواقع الملوثة (الشكل 39-17). يستطيع هذا النبات امتصاص ثلاثي كلور الإيثلين بشكل طبيعي من التّربة، ويحلله إلى ثاني أكسيد الكربون وكلور.

نباتات أخرى تستطيع تحطيم ثلاثي كلور الإيثلين أيضًا، ولكن نبات الحَوْر يفوقها؛ لكونه أكبر حجمًا وفيه معدلات نتح عالية. فنبات حَوْر عمره 5 سنوات يستطيع أنْ ينقل ما بين 100 – 200 لتر من الماء من الجذور إلى الأوراق في اليوم الواحد. والنبات الذي ينتج أقل لن يستطيع إزالة كمية مساوية من ثلاثي كلور الإيثلين في اليوم الواحد.

ومع أنّ إزالة ثلاثي كلور الإيثلين باستخدام نبات الحَوْر قد يبدو الحل الأمثل، إلاّ أنّ هناك بعض المحددات، حيث يتحلل ثلاثي كلور الإيثلين جميعه بسرعة، ولأن معدلات النتح كبيرة في هذا النبات، فإنّ بعض ثلاثي كلور الإيثلين يدخل إلى الجو عن طريق الأوراق. فعندما يصل إلى الأوراق يكون نصف عمر ثلاثي كلور الإيثلين 9 ساعات (يتم تحلل 50% منه إلى جزيئات صغيرة خلال 9ساعات)، وبذلك يبدو واضحًا أن هناك ضرورة لتحديد مستوى أخطار هذه العملية قبل البدء بزراعة نباتات الحَوْر في كلّ موقع ملوث بثلاثي كلور الإيثلين.

الشكل 39-16

إزالة الملوّثات باستخدام النّباتات. يمكن للنباتات استخدام الآلية نفسها لإزالة كلّ من المُغذِّيات والسموم من التّربة. أ. يمكن امتصاص ثلاثي كلور الإيثلين من خلال النّباتات وتحليله إلى ثاني أكسيد الكربون وكلور قبل أن يتم إخراجه إلى الجو الخارجي. هذه العملية تُسَمّى التحطيمَ عن طريق النّباتات. بعض ثلاثي كلور الإيثلين يتحرك بسرعة عبر الخشب، ولا يمكن تحطيمه قبل إزالته من خلال الثغور بشكل غازي من خلال عملية تُدعى التّبخّرَ من خلال النبات. ب. يمكن أنْ تمتص النّباتات سمومًا أخرى مثل المعادن الثقيلة كالرّصاص، ولكن لا تحطّمها. هذا النوع من التجميع النباتي يكون ذا فعالية كبيرة في إزالة السموم إذا ما تم خزنها في المجموع الخضري، حيث تُقطف، وتُزال المادة.



يتم تحطيم ثلاثي كلور الإيثلين المتبقي في النبات بشكل سريع، ويمكن استخدام الخشب بعد إزالة هذه الملوِّثات. ولقد اقتُرح إزالة ما تبقى من ثلاثي كلور الإيثلين في الخشب عند معاملته لصناعة الورق. حديثًا، تمَّ الحصول على أصناف الحَوْر المعدّلة وراثيًّا، التي تمتلك القدرة على تحطيم ثلاثي كلور الإيثلين بمستوى يساوي 4 أضعاف ما يقوم به النبات غير المعدّل وراثيًّا.

وكما في أيّ خطة لتنظيف البيئة، فمن الضروري جدًا أنْ تقدّرَ الكميات التي يمكن إزالتها في الموقع عن طريق النّباتات، والحصول على هذه التقديرات يمكن أنْ يشكّل تحديًا. فالأخطار المحتملة يجب أنْ توزن مقابل الأخطار التي قد تسببها المادة الملوثة، خاصة عندما يكون التعديل الوراثي له دور.

الشكل 39-17

إزالة ثلاثي كلور الإيثلين عن طريق النّباتات. يفحص سلاح الجوّ الأمريكيّ تقانات تنظيف الملوِّثات باستخدام النّباتات لإزالة ثلاثي كلور الإيثلين في قاعدة سابقة لسلاح الجو في فورت ورث – تكساس.

يمكن إزالة كميات محدودة من مادة ثلاثي نيتروتولوين

إضافة إلى المواد المتطايرة مثل ثلاثي كلور الإيثلين، يمكن أنْ تكون إزالة الملوِّثات عن طريق النّباتات ملائمة للملوثات البيئية الأخرى بما فيها مادة ثلاثي نيتروتولوين (TNT) والمعادن الثقيلة.

نيتروتولوين مادة صلبة صفراء، استخدمت بشكل واسع في صناعة القنابل وغيرها من العتاد الحربي حتى عام 1980، ويوجد بقايا من هذه المادة الملوثة للبيئة حول المصانع التي كانت تنتجها. في بعض المناطق، هناك كميات كبيرة من نيتروتولوين يمكن تفجيرها. ولهذا، فإنّ حرقها ليس مناسبًا لإزالتها من معظم المواقع. إضافة إلى أنّ نيتروتولوين يمكن أنْ يتسرب إلى المياه الجوفية، وهذا موضع قلق؛ لأنّ نيتروتولوين مادة تسبب السّرطان، وترتبط بكثير من أمراض الكبد. يبقى نيتروتولوين في الغالب على سطح التّربة أو قريبًا منه، ويمكن أنْ يغسل بسهولة. يمكن أنْ يقوم نبات الفاصوليا (*Phaseolus vulgaris*) ونبات الحَوْر، ونبات ريشة الببغاء المائي (*Myriophyllum spicatum*) بامتصاص مستويات بسيطة من نيتروتولوين وتحطيمها، ولكن عندما تكون مستويات نيتروتولوين مرتفعة، فإنه يصبح سامًّا للنباتات.

يمكن إزالة المعادن الثقيلة بنجاح وبتكلفة منخفضة

تبقى المعادن الثقيلة مثل الزّرنيخ والكادميوم والرّصاص في التّربة مدة طويلة، وهي سامّة للحيوانات، حتى بكميات قليلة. معظم النّباتات حساسة لهذه المعادن الثقيلة السّامة، ولكن بعض الأصناف التي تعيش في مواقع قرب المناجم طوّرت إستراتيجيات لفصل بعض أنواع العناصر المعدنية عن باقي جسم النبات (الشكل 39 - 16ب)

لقد تم تعريف 40 نوعًا نباتيًّا لها القدرة على تجميع المعادن الثقيلة وتراكمها من التّربة. فمثلًا، نبات قريب لنباتات البروكلي والخردل يسمى *Brassica juncea* له فعالية خاصة في تجميع الرصاص في الساق والمجموع الخضري. ولكن لسوء الحظ، فهذا النبات صغير الحجم، وبطيء النّموّ، ويصبح بعد مدة مشبعًا بالرّصاص.

كيف يمكن للرّصاص والكادميوم أن يُنقلا من التّربة إلى أوراق النبات. هناك بعض المعلومات التي تبين أن أغشية خلايا الجذر قد تحتوي على نواقل لهذه المعادن تقوم بنقلها إلى الخشب من التّربة. حمض الستريك الذي ذُكرَ سابقًا يمكن أن يؤدي إلى تسارع في معدل نقل المعادن إلى الخشب. يتم حجز المعادن في فجوات خلايا الورقة والشعيرات الموجودة على الأوراق، وهي خلايا بشرة متحورة يمكن أنْ تخزّن كلًّا من الرصاص والكادميوم.

النّباتات ذات القدرة العالية على التراكم والتجميع لا تُعَدُّ حلًّا للتربة الملوثة بالمعادن، وذلك لوجود خطر في أنْ تقوم الحيوانات بالرّعي على النّباتات في المناطق الملوثة، التي تراكم بها كلٌّ من الرّصاص والكادميوم. وإنّ حصاد هذه النّباتات وجمعها وتجفيفها ليس أمرًا سهلًا. ومع هذا، فإنّ استخدام النّباتات للتّخلّص من هذه الملوِّثات لا يزال يشكل تكنولوجيا واعدة. وتشير تقديرات كلفة إزالة الملوِّثات باستخدام النّباتات إلى أنها أقل كلفة بـ 50 – 80% من حفر هذه التّربة ونقلها إلى مكان آخر.

إن إزالة الملوِّثات باستخدام النّباتات يمكن أنْ يوفّر حلًّا للتلوث الذي حصل عام 1998 من جراء حادثة مناجم أزنالوكولار في إسبانيا، حيث تحطم السد المحتوى على الطّين الناتج عن عمليات التعدين. ونتيجة لذلك، خرج منه 5 ملايين م^3 من الطين المكون من الزرنيخ، والكادميوم، والرّصاص والزّنك، وانتشر في قرابة ما يزيد على 4300 هكتار من الأراضي المجاورة (الشكل 39-18). تم إزالة معظم الطّين فيزيائيًّا، وطمر في أحد المناجم المفتوحة، وتجرى الآن محاولات لاستخدام النّباتات لإزالة ما تبقى من ملوثات في تلك الأراضي.

منذ أنْ حصل ذلك التّلوّث، بدأت ثلاثة أنواع من النّباتات لها القدرة على تجميع بعض المعادن وتراكمها بالنموّ في المنطقة. هذه النّباتات كبيرة نسبيًّا ويمكنها تجميع كميات كبيرة من هذه المعادن.

أ.

ب.

جـ.

الشكل 39–18

تسرب نفايات منجم أزنالوكولار. أ. عندما تحطم سد البحيرة التي تتجمع فيها نفايات المنجم، انطلقت 5 ملايين متر مكعب من الرواسب الطينية السوداء المحتوية على المعادن الثقيلة إلى متنزه وطني وإلى نهر جواديامار. ب. أزيلت كميات كبيرة من الرواسب فيزيائيًّا. جـ. يبدو أن المعالجة النباتية للنفايات تشكل حلًّا واعدًا لما تبقى من المعادن الثقيلة.

تمتاز هذه النّباتات عن غيرها بأنها من الأنواع التي تعيش في تلك المنطقة والتي تُعَدُّ موطنها الأصلي. وبذلك تقلل من الأخطار المرتبطة بإدخال نبات جديد قادر على الانتشار وإزالة هذا التلوث.

تستطيع النّباتات امتصاص المواد السامة العُضويَّة والمعادن، وفي كثير من الأحيان باستخدام الآليات نفسها التي تمتص بها المُغذِّيات. إذا تمّ تحطيم هذه الملوِّثات السّامة إلى مركبات غير سامة، فمن الممكن إزالة الملوِّثات من المناطق الملوثة باستخدام النّباتات.

مراجعة المفاهيم

39-1 التّربة: الوسط الذي تعتمد عليه النّباتات

تمكّن التّربةُ النّباتات من الحياة، والتّربةُ خليطٌ من المعادن، والْمغذّيات الْعضويَّة، والماء، والهواء والمخلوقات الحية الدقيقة (الشكل 39-1).

- الجزء المعدني من التّربة يختلف بحسب تركيب الصخور الموجودة أسفل منه.
- التّربةُ العلويّةُ خليطٌ من جزيئات لاعضوية ذات أحجام مختلفة، ومخلوقات حية، ودبال.
- يحدد تركيب التّربة كيفيّة ارتباط الماء والْمغذّيات فيها.
- المعادن التي تحمل شحنة سالبة وجزيئات التّربة الْعضويَّة المحيطة بالجذور سوف تزيل الأيونات الموجبة من الجذور. لهذا، فإنّ عملية النقل النشط للأيونات الموجبة ضرورية لامتصاصها من خلال الجذور.
- يتكون ما يقارب من نصف حجم التّربة من فراغات مملوءة بالماء والهواء.
- تؤدي زراعة النّباتات إلى فقدان التّربة العلوية للمغذيات، ويؤدي استخدام الأسمدة، ومبيدات الحشرات ومبيدات الأعشاب في إنتاج المحاصيل إلى تلوث المياه.
- تفرز الترب الحمضية معادن سامة للنباتات.
- تغيّر الترب المالحة القدرة المائية، وتؤدي إلى فقدان الماء من النبات.

39-2 المغذيات النباتية

تشمل مغذيات النبات ثاني أكسيد الكربون، والأكسجين، والماء، ومعادن عدة يحتاج إليها النبات بكميات مختلفة (جدول 39-1).

- تحتاج النّباتات إلى تسعة مغذيات كبيرة تستخدمها النّباتات بكميات كبيرة تشمل: الكربون، والأكسجين، والهيدروجين، والنيتروجين، والبوتاسيوم، والكالسيوم، والماغنسيوم، والفوسفات، والكبريت.
- تحتاج النّباتات إلى سبعة مغذيات صغيرة، وتستخدمها بكميات قليلة جدًا تشمل: الكلور، والحديد، والمنجنيز، والزّنك، والبورون، والنحاس، والموليبدينم.
- تضيف بعض المراجع النيكل إلى المغذيات الصغيرة لتصبح ثمانية.
- زيادة مستوى الْمغذّيات في الغذاء من خلال الهندسة الوراثية والتعديل الجيني سوف يوفر فوائد صحية وأمنًا غذائيًّا.

39-3 إستراتيجيات التّغذية الخاصة

عندما تكون الْمغذّيات غير متوافرة بسهولة، تطوّر النّباتاتُ علاقاتٍ تعايشيةً مَعَ بعض المخلوقات الأخرى، وقد تأكل الحيوانات، أو تصبح متطفّلة.

- للحصول على النيتروجين الضروري لبناء البروتينات، تكوّن بعضُ النّباتات علاقةً تعايشيةً مع بكتيريا الرايزوبيوم، التي توفر الأمونيا والنيترات مقابل السّكّريّات (الشكل 39-9).
- الْفطريّات الْجذريّة التعايشية تزيد من مساحة سطح الجذور في معظم النّباتات، وبذلك تسهّل امتصاص الفوسفات والْمغذّيات الصغيرة.
- بعض النّباتات التي تعيش في التّربة الحمضية الفقيرة بالنيتروجين تحصل على مغذياتها بافتراس الحيوانات الصغيرة وهضمها (الشكل 39-10).
- النّباتات المتطفلة كثيرة، منها ما هو دون كلوروفيل، ويمتصّ الْمغذّيات من النبات العائل.

39-4 توازن الكربون- النيتروجين والتّغيّر الكونيّ

الزيادة في تركيز ثاني أكسيد الكربون والاحتباس الحراري يمكن أنْ يؤثّر في النّباتات وصحة الحيوانات آكلة النّباتات إضافة إلى التوازن الغذائيّ في النبات (الشكل 39-14).

- كلّما زاد تركيز ثاني أكسيد الكربون، تزداد معدلات البناء الضّوئيّ، ونموّ النبات. ولكن النّباتات تحتوي على كميات أقل من النيتروجين والمعادن في وحدة الوزن مؤدية إلى خفض المستوى المغذي لآكلة النّباتات.
- عندما تنخفض القيمة الغذائية، يجب استهلاك كميات أكبر من النّباتات للحصول على الكمية نفسها من الْمغذّيات، وهذا يؤدي إلى زيادة في خسارة النّباتات عن طريق المخلوقات الآكلة للنباتات.
- تكون معدلاتُ التّنفّس الضّوئيّ في النّباتات التي تستخدم NO_3^- بوصفه مصدرًا للنيتروجين منخفضةً نسبة إلى تلك التي تستخدم الأمونيا، وهذا يؤدي إلى خسارة إضافية في النوعية الغذائية؛ لأنّ كميات الكربوهيدرات المتكونة تفوق كميات البروتين.
- كلما زادت درجة الحرارة المحيطة، يزداد معدل التّنفّس مؤديًا إلى تغيّر إضافي في التوازن الغذائيّ للنبات.

39-5 إزالة الملوّثات عن طريق النّباتات

يمكن استخدام النّباتات في إزالة الملوّثات من التّربة (الشكل 39-16).

- يمكن للنباتات أنْ تحلّل ملوثات التّربة إلى مواد غير سامة بعضها قد يتم إطلاقه في الجو.
- يمكن أنْ تقوم النّباتات بتجميع الملوّثات وتراكمها في مجموعها الخضري، حيث يمكن بعدها إزالة هذه الأجزاء وحصادها. الحيوانات التي تأكل هذه النّباتات قد تتعرض إلى تركيز عالٍ من المواد السامة.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. يؤثّر في توافر الْمغذِّيات للنباتات:
   أ. درجة أحماضة التّربة. ب. درجة ملوحة التّربة.
   جـ. تركيب التّربة. د. كلّ مما ذكر.
2. إذا أردت إجراء تجربة لمعرفة تأثير تراكيز مختلفة من الْمغذِّيات الكبيرة في نموّ النبات في بيت زجاجي صغير في منزلك، فأيّ من الْمغذِّيات الكبيرة سوف يكون الأصعب في تنظيم تركيزه:
   أ. الكربون. ب. النيتروجين.
   جـ. البوتاسيوم. د. الفوسفات.
3. إذا أجريت تجربة لتحديد الاحتياجات الغذائية لنبات تمَّ اكتشافه حديثًا، ووجدت أنّ النبات يموت لسبب ما عندما لا يوجد بورون في الوسط الذي ينمو فيه النبات، ولكن النبات يعيش بشكل جيد إذا أضيف البورون إلى الوسط بكمية قليلة تساوي 5 أجزاء في المليون. فإن هذه النتيجة تشير إلى أنّ البورون عنصرٌ:
   أ. كبير أساسيّ (ضروريّ). ب. صغير غير أساسيّ.
   جـ. صغير أساسيّ. د. كبير غير أساسيّ.
4. أيّ من الآتي يمكن أنْ تقوم به لزيادة امتصاص العناصر المغذية في النّباتات:
   أ. خفض ذوبان العناصر.
   ب. إضافة عناصر أيونية ذات شحنة موجبة.
   جـ. حراثة التّربة بشكل متكرر.
   د. تعديل النبات وراثيًّا لزيادة عدد النواقل الموجودة على غشاء خلايا الجذور.
5. أيّ من الآتي تقلل من توافر النيتروجين لنبات البازيلاء:
   أ. عدم قدرة النبات على إنتاج الفلافونويدات.
   ب. تكوين عوامل العقد Nod.
   جـ. وجود الأكسجين في التّربة.
   د. إنتاج الهيموجلوبين البقولي.
6. الأنواع المختلفة من الأتربة تحتوي على فراغات مختلفة بين جزيئاتها. أيّ من العبارات الآتية صحيحة:
   أ. بعض الفراغات الموجودة في التّربة يجب أنْ تحتوي على الهواء؛ حتى يستطيع النّبات الْعَيْشَ.
   ب. كمية الماء التي يمكن أنْ تحملها التّربة تساوي كمية الماء التي يمتصّها النّبات.
   جـ. مع أنّ التّربة الرملية تحتوي على فراغات كثيرة بين جزيئاتها، إلا أنها تفقد الماء بسرعة، بسبب انسياب الماء نحو الأعماق بفعل قوى الجاذبية الأرضية.
   د. كلّ ما ذكر.
7. بعض النّباتات مثل مصيدة الذباب فينوس، لها القدرة على هضم الحشرات. تفيد هذه الخاصية النبات؛ لأنه:
   أ. يحصل على الطّاقة من الحشرات المهضومة، ومن ثم تقوم بعملية البناء الضّوئيّ بمستويات قليلة.
   ب. يعيش في وسط فقير الْمغذِّيات، وبذلك يتمكن من الحصول على بعض الْمغذِّيات الكبيرة المهمة مثل النيتروجين.
   جـ. حساس للحشرات آكلة النّباتات، وبذلك يحمي نفسه من هذه الحشرات.
   د. يحصل على الكربون من الحشرات، وبذلك يمكنه زيادة معدل البناء الضّوئيّ.
8. هناك خوف من زيادة تركيز ثاني أكسيد الكربون في الجو لعلاقته بالانحباس الحراري العالمي. ولكن زيادة كميات ثاني أكسيد الكربون الجوي يفترض أنْ تكون نظريًّا مساعدة لنمو النبات. أيّ من الآتي سيشكل أثرًا سلبيًّا في النّباتات نتيجة لزيادة مستويات ثاني أكسيد الكربون:
   أ. زيادة نسبة البروتين إلى الكربون في النّباتات.
   ب. الرعي الجائر (استهلاك النّباتات من قبل الحيوانات آكلة الأعشاب).
   جـ. زيادة التّنفّس الضّوئيّ.
   د. كلّ مما ذكر.
9. إذا طُلب إليك أن تبين كيف يمكن إزالة ثلاثي كلور الإيثلين من منطقة ملوثة دون استخدام الحرق، أو أي طرق كيماوية، فكيف تقوم بهذا؟
   أ. زراعة نبات الحَوْر ليزيل الملوث من التّربة.
   ب. زراعة نبات الفاصوليا ليحلّ النيتروجين المثبت مكان ثلاثي كلور الإيثلين.
   جـ. زراعة *Brassica* لتجميع ثلاثي كلور الإيثلين في أنسجة النبات.
   د. زراعة نبات المزمار الهندي؛ لأنه لا يتأثر بشكل سلبي من وجود ثلاثي كلور الإيثلين في التّربة.
10. أيّ من الآتي هو أكثر أنواع التحورات الغذائية في النّباتات:
    أ. تكوين علاقة تعايشية مع البكتيريا المثبتة للنيتروجين.
    ب. التّحول إلى آكل للحيوانات.
    جـ. التّحول إلى التطفل.
    د. تكوين علاقة تعايشية مع الْفطريّات الْجذريّة.
11. يجب على النّباتات امتصاص الأيونات الموجبة بشكل نشط من التّربة؛ لأنّ:
    أ. الأيونات الموجبة في الجذور مسؤولة عن امتصاص الماء من التّربة.
    ب. محلول التّربة يحتوي بشكل أساسي على أيونات سالبة، وبذلك فإنّ الجذور تخسر الأيونات الموجبة بشكل مستمر.
    جـ. الأيونات السّالبة داخل الجذور يجب أن تعادل عن طريق الأيونات الموجبة.
    د. لا شيء مما ذكر.
12. التّربة المالحة ضارة لنمو النّباتات؛ لأنّ:
    أ. الأملاح في التّربة تمنع الامتصاص النشط للمعادن من خلال النبات.
    ب. وجود الأملاح في التّربة يمنع النبات من امتصاص الماء عن طريق الخاصية الأسموزية.
    جـ. الأملاح سامة للنباتات.
    د. لا شيء مما ذكر.
13. معظم النّباتات لها نموّ محدد؛ لأنّ النيتروجين بشكل عام موجود بشكل محدد في البيئة، مع أنّ النّباتات محاطة بأجواء غنية بالنيتروجين. لماذا لا تستطيع النّباتات الاستفادة من هذا المصدر النيتروجيني؟
    أ. غاز النيتروجين مرتبط بروابط قوية جدًا لا تستطيع النّباتات تحطيمها.
    ب. غاز النيتروجين لا يذوب في الماء.
    جـ. لا يمكن تحطيم النيتروجين عن طريق أيّ من المخلوقات الحية.
    د. كلّ ما ذكر.

أسئلة تحدٍّ

1. إذا كنت ستأكل طنًّا (1000 كيلوجرام) من البطاطا. كم من المعادن الآتية ستكون قد أكلت تقريبًا:
   أ. نحاس، ما بين 0.4 – 3 جم.
   ب. زنك، ما بين 1.5 – 10 جم.
   جـ. بوتاسيوم، ما بين 0.5 – 6%.
   د. حديد، ما بين 2.5 – 30 جم.
2. استخدم ما تعرفه حول إزالة الملوِّثات عن طريق النّباتات لرسم إستراتيجية للبحث عن الذهب، دون القيام بعمليات حفر للتربة أو إتلاف لها.
3. أنت تعرف أنّ هناك زيادة في تركيز ثاني أكسيد الكربون في الجو. كيف تتوقع أنْ تتغيّر المجموعة العشبيّة من نباتات C_3 و C_4 مع الزّمن؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 40

استجابات النبات الدِّفاعية

Plant Defense Responses

مقدّمة

يتعرض النبات للهجوم المُتواصل من قِبَل الفيروسات، والبكتيريا، والفطريات، والحيوانات، وحتى النَّباتات الأخرى. وقد تطورت شبكة رائعة من آليات الدِّفاع لمنع هذا الغزو أو الحدّ منه. وقد خضعت كثير من العلاقات بين النبات-والآفة للتَّطور المُترافق، فيفوز النبات أحيانًا، وتفوز الآفة في أحيان أُخرى بوجود تكيفات هجومية جديدة. خط الدِّفاع الأول عند النبات هو جُدران خلوية سميكة مُغطاة بطبقة شمعية قوية. اللحاء، والأشواك، وحتى الشُّعيرات يُمكنها أن تمنع الحشرات الجائعة. وعندما يفشل خط الدِّفاع الأول هذا، فإنَّ مُستودعًا كيميائيًّا من المواد السامة ينتظرها. وكثير من هذه الجُزيئات ليس لها أي تأثير في النبات. وبعضها يتمُّ تعديله من قبل ميكروبات في أمعاء آكلات الأعشاب إلى مُركبات سامة. إنَّ الإبقاء على مُستودع المواد السامة يستهلك طاقة. لذا، فإنَّ أدوات بديلة للدِّفاع تستعمل استجابات مُحفِّزة للحماية من هجمات مُستقبلية أو لمنعها.

موجز المفاهيم

40-1 الدِّفاعات الفيزيائية

- *يُوفِّر نسيج البشرة خط الدِّفاع الأول.*
- *يُمكن للغُزاة اختراق دفاعات البشرة.*
- *يُمكن للبكتيريا والفطريات أن تكون مُفيدةً للنباتات أيضًا.*

40-2 دفاعات سامة

- *تُحافظ النباتات على مخازن كيميائية.*
- *يُمكن لنباتات أن تُسمِّم نباتات أخرى.*
- *الإنسان مُعرَّض لسموم النبات.*
- *قد يكون لنواتج الأيض الثانوية قيمة طبية.*

40-3 الحيوانات التي تحمي النباتات

40-4 استجابات جهازية ضد الغزاة

- *استجابات الجُرح تحمي النباتات من آكلات الأعشاب.*
- *استجابات الدِّفاع قد تكون نوعية ضد العامل المُمرض.*

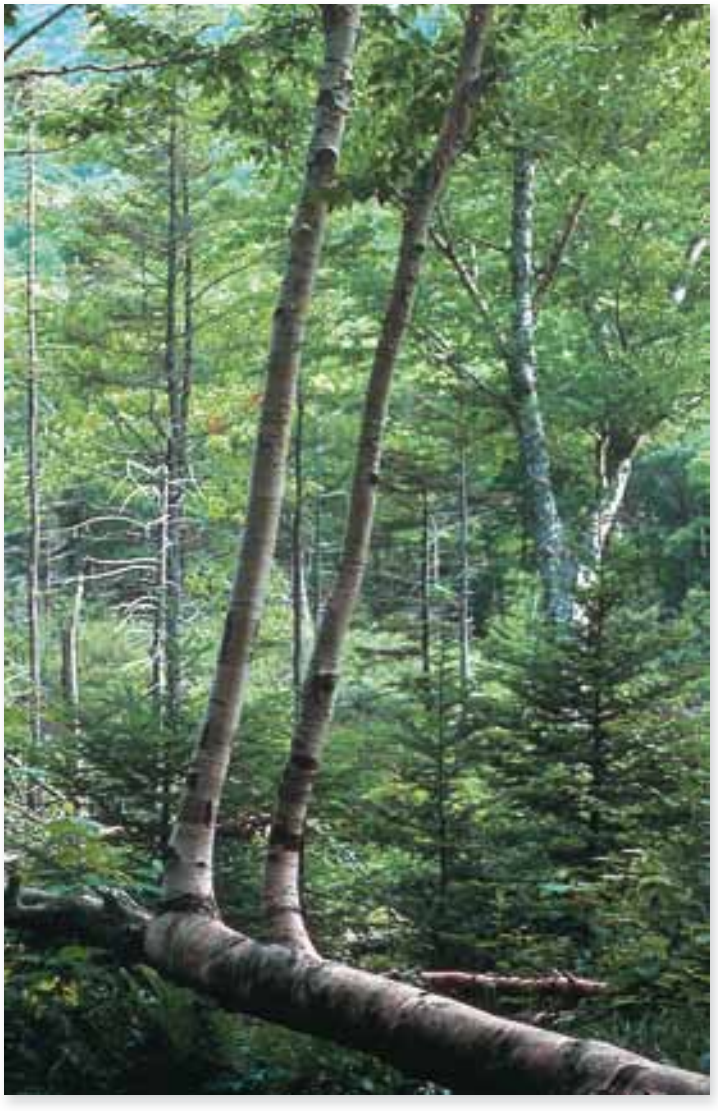
1-40 الدفاعات الفيزيائية

لا يوجد ملاجئ أعاصير للأشجار. تُمثِّل الأعاصير والظروف البيئية المُتغيرة تهديدًا لحياة النباتات. من النَّاحية التَّركيبية، يُمكن للأشجار على الأغلب أن تتحمل الرِّياح الشديدة ووزن الثلج والجليد، ولكن هناك حدودًا، إذ يُمكن للرِّياح بعدها أن تقتلع شجرة، أو أن تكسر الجذع الرَّئيس لنبات صغير. تمنح البراعم الإبطية فُرصة ثانية عندما تنمو، وتُعوِّض الجذع المفقود (الشكل 40-1).

وعلى الرَّغم من أنَّ العوامل غير الحية مثل الطقس تُمثِّل تهديدًا حقيقيًّا للنبات، فإنَّ تهديدًا أكبر يُواجهه يوميًا من: الفيروسات، والبكتيريا، والفطريات، والحيوانات، والنباتات الأخرى. يُمكن لهذه الأعداء أن تستغل مصادر الغذاء في النباتات، أو أن تستعمل آليات مُضاعفة DNA لمُضاعفة نفسها. يقتل بعض الغُزاة خلايا النبات فورًا، مُسبِّبة التَّنقر (نسيج بني، وميت). وربما تستغل حشرات مُعينة لحاء النبات؛ بحثًا عن الكربوهيدرات، ولكنها تترك وراءها فيروسًا أو بكتيريا متنقلة.

الشكل 40-1

المجاميع الخضرية الاحتياطية. تُعطي المجاميع الخضرية الإبطية النباتات فُرصة ثانية، عندما ينكسر المجموع الخضري الطَّرفي، كما في حالة هذه الشَّجرة التي ضربتها عاصفة.



الشكل 40-2

حشرة نبات الفصة. هذا النَّوع المُعتدي مُشكلة زراعية؛ لأنَّه دخل دون وجود مُفترسات طبيعية له، وهو يتغذَّى على نبات الفصة.

يقل تهديد هذه المُهاجمات، عندما يكون لها مُفترسات طبيعية. أحد أعظم المشكلات مع أنواع من المُهاجمات غير المُستوطنة، مثل حشرة نبات الفصة (الشكل 40-2)، هو غياب المُفترسات الطبيعية في البيئة الجديدة.

يُوفِّر نسيج البشرة خط الدِّفاع الأول

أول خط دفاع تملكه النباتات جميعها هو نظام نسيج البشرة (انظر الفصل الـ 36). تُفرز خلايا البشرة الشمع في النباتات جميعها، وهو خليط من دهون غير قطبية، وطبقات من مادة دهنية تحمي سطوح النبات المكشوفة من فقدان الماء والهجوم. أجزاء النبات فوق الأرض أيضًا مُغطاة **بالكيوتين Cutin**، وهو جزيء كبير مُكوَّن من أحماض دهنية طويلة السلسلة مُرتبطة مع بعضها. **والسوبرين Suberin**، وهو نُسخة أخرى من سلاسل أحماض دهنية مُترابطة موجود في جُدران خلايا أعضاء النبات تحت الأرضية؛ يُشكِّل السوبرين أشرطة كاسبر غير المُنفِّذة للماء في الجذور. تجمُّعات السيليكا، والشُّعيرات، واللحاء، وحتى الأشواك يُمكن أيضًا أن تحمي داخل النبات الغني بالغذاء.

يُمكن للغُزاة اختراق دفاعات البشرة

لسوء الحظ، يُمكن لهذه الدِّفاعات الخارجية أن تُخترق بطرق عدة. الجروح الميكانيكية تترك ممرًّا مفتوحًا يُمكن للميكروبات النَّفاذ من خلاله. وتستخدم الدِّيدان الأسطوانية المُتطفلة أجزاء فمها الحادة للدُّخول عبر الجدران الخلوية للنبات. يُنشِّط عملها هذا الخلايا النباتية على الانقسام، مُكوِّنة نموًا ورميًا، أو في الأنواع التي تلتصق بخلية نباتية واحدة، تجعل الخلية تتضخم، وتنقل الكربوهيدرات من النبات إلى الدُّودة الأسطوانية الجائعة (الشكل 40-3).

في بعض الأحيان، يُمكن أن يزيد مجرد وجود بكتيريا على سطح الورقة من أخطار الصَّقيع. تعمل البكتيريا بوصفها مواقع للتَّكاثف؛ حيث تُدمر بلورات الثلج المُتكوِّنة الأوراق بشدة.

أ.

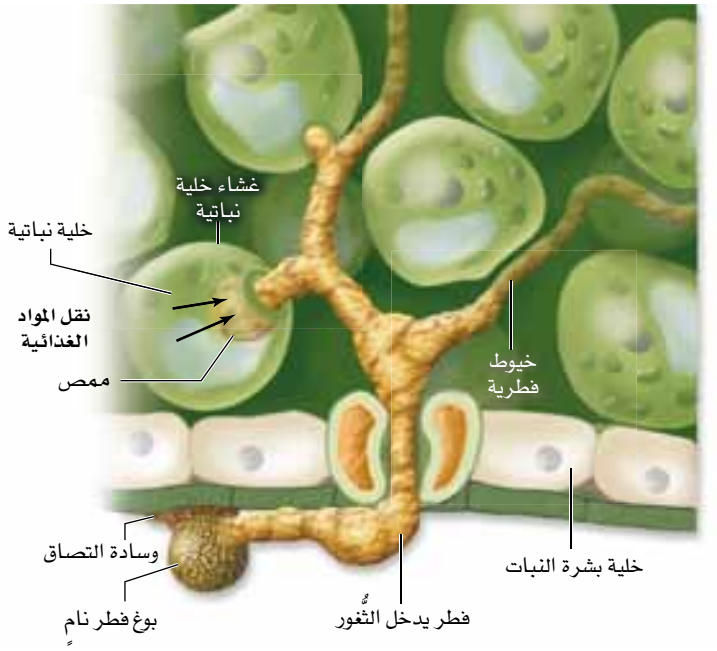
ب.

الشكل 40–3

الـدِّيـدان الأسـطـوانـيـة تُهاجم جذور محصول نباتي. أ. تخترق الـدُّودة بشرة الـجذر. **ب.** تُشكِّل الدِّيدان الأسطوانية التي تعيش في عقد الجذور أورامًا على الجذور.

إنَّ من إستراتيجية الفطريات، البحث عن البُقعة الضعيفة في نظام البشرة، أي فتحات الثُّغور، للدُّخول إلى النبات. فقد تطوَّرت بعض الفطريات بشكل مُترافق مع نبات ذي فلقة واحدةٍ يملك ثغورًا مُتباعدة بشكل متساوٍ. هذه الفطريات على ما يبدو قادرة على قياس المسافة لتحديد فُتحات الثُّغور المُتباعدة بشكل متساوٍ قبل أن تغزو النبات. ويُبيِّن الشكل 40–4 مراحل غزو الفطريات، التي يُمكن أن تشمل الآتي:

1. تهبط الأبواغ المحمولة عن طريق الهواء على الأوراق. يبرُز أنبوب نمو من البوغ. ويعد التَّعرف إلى المُضيف ضروريًّا لحدوث العدوى.
2. ينمو البوغ ويُشكِّل وسادة التصاق، سامحةً له بالاتصاق بالورقة.
3. تنمو الخيوط الفطرية خلال جدران الخلية، وتضغط على الغشاء الخلوي.
4. تتمايز الخيوط الفطرية إلى تراكيب مُتخصِّصة تدعى الممصّات. تتَّسع، وتُحاط بالغشاء الخلوي، وتبدأ بنقل المواد الغذائية.



الشكل 40–4

تدخل الفطريات خلسة من خلال الثُّغور. تخترق خيوط فطرية جدران الخلية، ولكن ليس الأغشية البلازمية. إن التَّقارب الشَّديد بين خيوط الفطريات والغشاء الخلوي للخلية النباتية يسمح بنقل المواد الغذائية من النبات إلى الفطر.

يُمكن للبكتيريا والفطريات أن تكون مُفيدة للنبات أيضًا

تبادُل المنفعة والتَّطفل وجهان لعملة التَّطور. في الفصلين الـ(31 و39)، رأيت كيف أنَّ الفطريات الجذرية تستعمل آلية شبيهة بالتي ذُكرت سابقًا لتبادُل المنفعة بين النبات والفطر. في حالة العلاقة بين البقوليات والبكتيريا المُثبِّتة للنيتروجين، تبحث بكتيريا *Rhizobium* عن شعيرات جذرية، فتغزوها كما تغزو أنسجة أخرى، وتُكوِّن عُقدة جذرية. يُمكن لبكتيريا تربة أخرى أن تُشجِّع نمو النبات، وهذه تُدعى البكتيريا الجذرية المُشجِّعة لنمو النبات (PGPR). ويُشير تعبير رايزوبكتيريا *Rhizobacteria* إلى البكتيريا التي تعيش حول النظام الجذري، وتستفيد عادة من مُخرجات الجذور. في المُقابل، تُوفِّر هذه البكتيريا مواد تدعم نمو النبات. الأنواع *Azosporillum*، على سبيل المثال، تُوفِّر الجبرلينات، أو هرمونات النُّمو، لنباتات الأرز عندما تعيش بالقرب من النظام الجذري. يُمكن للبكتيريا الجذرية المُشجِّعة لنمو النبات (PGPR) أيضًا أن تحُد من نمو بكتيريا التُّربة المُمرضة.

جهاز أنسجة البشرة هو أول خط دفاع. السوبرين والكيوتين اللذان تُفرزهما أنسجة البشرة يمنعان الاعتداء، ويُقلِّلان فقدان الماء، ولكن الغُزاة طوَّروا إستراتيجيات لتجاوز هذه الحواجز. ليست كل البكتيريا والفطريات ضارة؛ فبعضها يُزوِّد النبات بمُركبات تُساعد على النُّمو.

كثير من النباتات مُمتلئة بالسُّموم التي تقتل آكلات الأعشاب أو، على الأقل، تجعلها مريضة جدًا. أحد الأمثلة هو إنتاج السيانيد، (HCN). أكثر من 3000 نوع من النباتات تُنتج مُركبات مُحتوية على السيانيد، تُدعى سكريات سيانيدية *Cyanogenic glycosides*، تتكسَّر إلى سيانيد عندما تُبتلع. يُوقف السيانيد سلسلة نقل الإلكترونات، مُثبِّطًا التَّنفس الخلوي.

نبات الكاسافا (جنس *Manihot*)، مصدر غذاء رئيس للكثير من الأفارقة، غنيّ بالسكريات السيانيدية (خاصة، سموم مانيهوت) في الطَّبقات الخارجية للجذر الذي يُؤكل. وما لم تُقشَّر هذه الطبقات الخارجية، فإنَّ التَّأثير التَّراكمي لأكل الكاسافا يُمكن أن يكون قاتلًا.

إضافة إلى السُّموم التي تقتل، يُمكن للنَّبات أن ينتج سمومًا أخرى تجعل آكل الأعشاب المُفترض مريضًا، أو تُنفِّره بالنَّكهات أو الرَّوائح القوية.

تُحافظ النباتات على مخازن كيميائية

كيف نشأت مسارات البناء الحيوي التي تُنتج هذه السُّموم؟ تُشير أدلة مُتزايدة إلى أنَّ مسارات الأيض اللازمة للإبقاء على الحياة في النبات قد سلكت مسارات جانبية تطورية، أدَّت إلى إنتاج مخزون احتياطي من مواد كيميائية تُدعى مُركبات **أيضية ثانوية Secondary metabolites**. يؤثِّر كثير من هذه المُركبات في آكلات الأعشاب، كما تُؤثِّر في الإنسان (جدول 40-1).

يُمكن لمواد قلوية، تشمل الكافيين، والنيكوتين، والكوكائين، والمورفين، أن تُؤثِّر في عمليات خلوية عدة؛ إن لم يتمكَّن النبات من قتل مُهاجميه، فإنَّه يُسبِّب فرط تهيُّج لهم بالكافيين أو تهدئهم بالمورفين. على سبيل المثال، تستطيع دودة التبغ (*Manduca sexta*) أن تُجهز على حقل من نبات التبغ (الشكل 40-5)؛ وعلى الرغم من ذلك، يبدو أنَّ نبات التَّبغ البري يحتوي على مُستويات عالية من النيكوتين الذي يُميت هذه الدودة.

ترتبط مُركبات التانين مع البروتينات وتُعطِّلها. على سبيل المثال، بعضها يعمل عن طريق تثبيط أنزيمات تهضم البروتينات، ما يُقلِّل القيمة الغذائية لنسيج النبات. الحشرة التي تمرض بسبب تناول جُرعة عالية من مُركبات التانين يُحتمل أن تربط بين النَّكهة والمرض، وأن تتجنَّب هذا النَّوع من النبات بوصفه غذاء في المرة المقبلة. أما الجرعات القليلة، المُساوية للكمية التي يحصل عليها الإنسان من أكل تفاح أو توت بري، فمن غير المُحتمل أن تُسبِّب مشكلات هضمية كبيرة. الحيوانات، ومن ضمنها الإنسان، يُمكنها أن تتجنَّب الآثار التَّراكمية السَّامة لمُركبات الأيض الثانوية بأكل وجبات مُتنوعة.

الشكل 40-5

يُمكن لآكلات الأعشاب أن تقتل النباتات. تستهلك ديدان التِّبغ المقرنة، *Manduca sexta*، كميات ضخمة من نسيج ورق التبغ، وأوراق البندورة كذلك.

الزُّيوت النباتية، خاصة تلك الموجودة في النباتات من العائلة الزَّعترية، وتشمل النعنع، والميرمية، ونعنع الماء، ونباتات أخرى عدة، تطرد الحشرات برائحتها القوية. وبتراكيز عالية، يُمكن أن يكون بعض هذه الزُّيوت سامًّا أيضًا إن ابتُلع.

لماذا لا تقتل السُّموم النبات؟ إحدى الإستراتيجيات هي أن يقوم النبات بحجز السُّم في تركيب مُحاط بغشاء، بحيث لا يتَّصل مع عمليات الأيض في الخلية. الحل الثاني هو إنتاج مادة ليست سامة إلا بعد أن تتعرَّض لعمليات الأيض، غالبًا من قبل كائنات دقيقة، في أمعاء الحيوان. تُعدّ السُّكريات السيانيدية مثالًا جيدًا على الحالة الثانية. يُفرز النبات السيانيد مُرتبطًا بسكر لا يُؤثِّر في سلاسل نقل الإلكترونات. ولكن حالما يبتلع الحيوان السُّكر السيانيدي، فإنَّ المُركب ينكسر أنزيميًّا، مُطلقًا السيانيد السَّام.

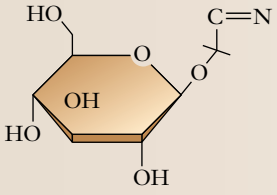
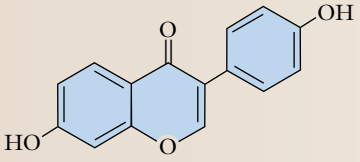
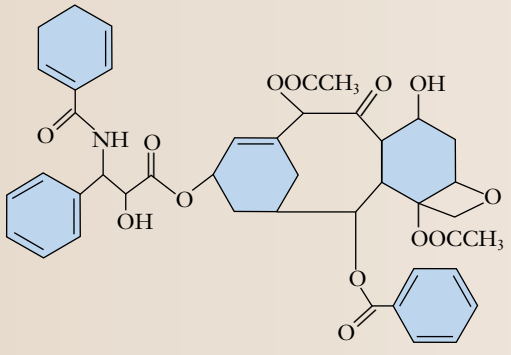
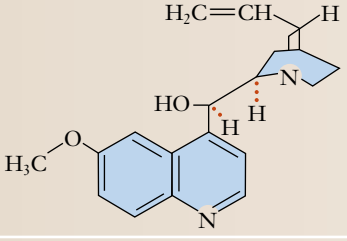
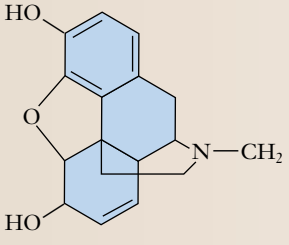
أدَّى التطور المُشترك إلى دفاعات ضد بعض سموم النبات. يُمكن للفراشة الاستوائية *Heliconius sara*، أن تحتجز السُّكريات السيانيدية التي تبتلعها من مصدر غذائها الوحيد، كرمة المحبة. يسمح مسار كيميائي أكثر إثارة للفراشة أن تكسر السُّكريات السيانيدية بشكل آمن، وأن تستعمل النيتروجين المُنطلق في أيض البروتين الخاص بها.

يُمكن لنباتات أن تُسمِّم نباتات أخرى

تحمي بعض السُّموم الكيميائية النباتات من نباتات أخرى. يحدث **الإمراض المقابل Allelopathy** عندما تقوم إشارة كيميائية أفرزتها جذور نبات ما بمنع نمو بذور مُجاورة أو تثبيط نمو نبات مُجاور. تُقلِّل هذه الإستراتيجية التَّظليل والمُنافسة على الغذاء، وتزيد من مقدرة استخدام ضوء الشمس المُتوهج للبناء الضوئي. يعمل الإمراض المقابل مع النباتات من النَّوع نفسه والنباتات من أنواع مُختلفة. تُعدّ أشجار الجوز الأسود (*Juglans nigra*) مثالًا جيدًا. ينمو القليل جدًا من الخُضرة تحت شجرة الجوز الأسود بسبب الإمراض المقابل (الشكل 40-6).

الشكل 40-6

شجرة الجوز الأسود هي شجرة الإمراض المقابل. تموت الشُّجيرات عندما تلامس جذورها إفرازات جذور شجرة الجوز الأسود.

الجدول 40-1 المُركبات الأيضية الثانوية			
المُركَّب	المصدر	التَّركيب	التَّأثير
سم مانيهوت (مانيهوتوكسين) (سكر سيانيدي)	كاسافا ***Manihot esculenta***		يتم أيضه لإطلاق سيانيد قاتل.
جنيسيتن (إستروجين نباتي)	فول الصويا ***Glycine max***		مُشابه للإستروجين.
تاكسول (تيربين)	الطقسوس الأطلسي ***Taxus brevifolia***		عقار ضدّ السَّرطان.
كوينين (قلويد)	قلف الكينا ***Cinchona officinalis***		عقار مُضاد للملاريا.
مورفين (قلويد)	الأفيون (الخشخاش) ***Papaver***		مزيل ألم مُخدِّر.

الإنسان معرّض لسموم النبات

لا يتسمَّم البشر من النباتات بسبب الإهمال فقط، وإنَّما عبر معظم التَّاريخ البشري، تسمَّم البشر عمدًا من قبل بشر آخرين استعملوا المُنتجات النباتية. فسقراط، وهو فيلسوف يوناني شهير عاش قبل 2400 سنة، حُكم عليه بالإعدام في أثينا، وقد مات بعد أن شرب مُستخلص نبات الشوكران المُحتوي على مُركب قلوي يشلّ نهايات الأعصاب المُحرِّكة.

مركب الرَّايسين، وهو مُركب قلوي يوجد في بذور الخروع (*Ricinus communis*)، قاتل أكثر بست مرات من السيانيد، وأكثر بمرتين من سُمّ الكوبرا. يُمكن لبذرة واحدة من هذا النبات، الذي لا يزال ينمو في حدائق الأزهار، أن تقتل فتى إن ابتلعها. تتحقق الوفاة لأنَّ الرَّايسين يعمل بوصفه بروتينًا يرتبط بالرَّايبوسوم، فيُوقف التَّرجمة (الشكل 40-7).

يوجد الرَّايسين في الإندوسبيرم داخل البذرة بصورة ثنائي الوحدة غير المُتجانس المكوّن من رايسين أ ورايسين ب، المُرتبطين برابطة واحدة ثُنائية الكبريت. ثنائي الوحدة هذا غير المُتجانس (سابق رايسين) غير سام، ولكن عندما تنكسر الرَّابطة ثنائية الكبريت في الإنسان أو الحيوان، يستهدف رايسين أ التَّرتيب GAGA للوحدة البنائية 28S في rRNA للرَّايبوسوم (تذكَّر أنَّ الرَّايبوسومات مُكوَّنة من RNA رايبوسومي وبروتين). يُمكن لجزيء واحد من الرَّايسين أن يُعطِّل 1500 رايبوسوم في الدَّقيقة، مُثبِّطًا عملية ترجمة البروتين.

عام 1978، كان اللاجئ السِّياسي البلغاري والمُنشق جورج ماركوف يقترب من ركوب الحافلة في لندن في طريقه للعمل في إذاعة BBC عندما شعر بوخزة ألم شديدة في فخذه. وقد تناول رجل بجانبه مظلة من على الأرض، وغادر بسرعة. لقد تمَّ حقن ماركوف عن طريق آلية في طرف المظلة فيها كرة مُعدنية بحجم دبوس الشَّعر تحتوي على 0.2 ملجم رايسين. تُوفي بعدها بأربعة أيام. بعد انهيار الاتحاد السوفيتي، كشف ضابط في استخبارات الاتحاد السوفيتي KGB خطط عملية القتل لمصلحة الحزب الشُّيوعي البلغاري الحاكم.

استقصاء

فسّر كيف أدّى الرَّايسين إلى موت ماركوف.

قد يكون لنواتج الأيض الثانوية قيمة طبية

إن الجهود البحثية الرئيسة حول نواتج الأيض الثانوية في النبات هي في تقدُّم مُستمر بسبب فوائدها المُحتملة، وكذلك خطرها على صحة البشر (راجع الجدول 40-1).

فول الصويا والإستروجينات النباتية

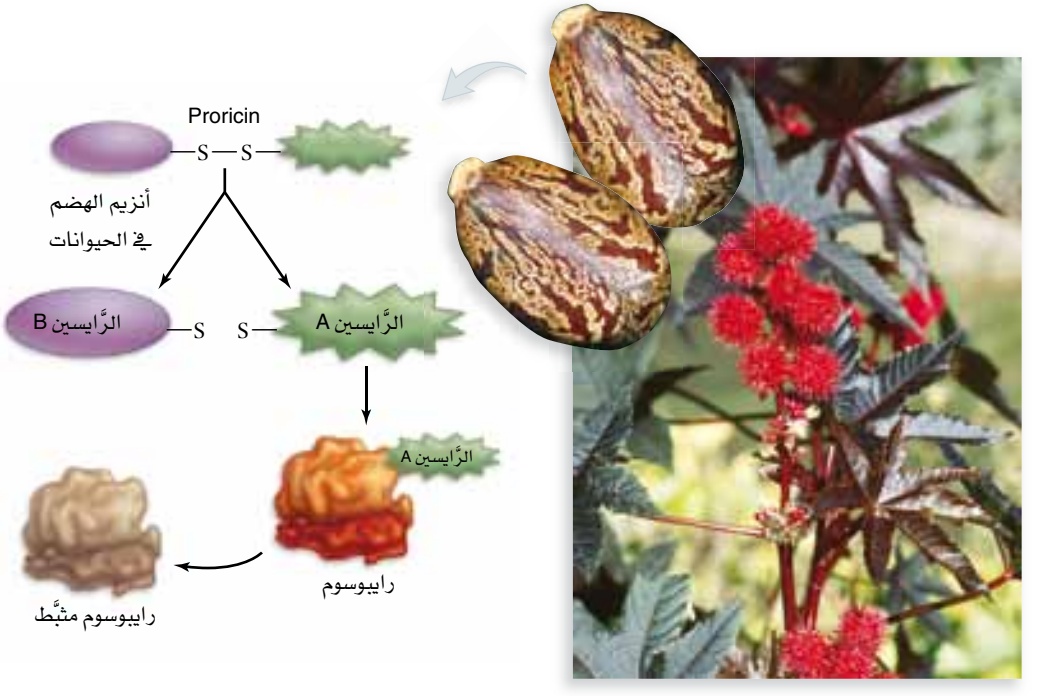
أحد الأمثلة هو وجود **الإستروجينات النباتية Phytoestrogens**، وهي مُركبات شبيهة جدًا بهرمون الإستروجين البشري، موجودة في مُنتجات فول الصويا. يوجد في نباتات فول الصويا، مُركب جينيستين أحد الإستروجينات النباتية.

تُثير الدراسات المُقارنة بين الشُّعوب الآسيوية التي تستهلك كميات كبيرة من أغذية الصويا والشُّعوب التي تتناول كميات قليلة منها أسئلة كثيرة وبعض النَّتائج المُتعارضة. فعلى سبيل المثال، ربما يكون سبب المُعدَّلات المُنخفضة لسرطان البروستاتا هو تنظيم مُستقبلات الأندروجين والإستروجين عن طريق الإستروجين النباتي. لقد تمَّ تسويق نبات الصويا بوصفه طريقة للتَّقليل من أعراض سن اليأس بسبب تناقص مُستويات الإستروجين في النِّساء كبيرات السِّن.

في البشر، يُمكن للإستروجين النباتي الغذائي أن يعبر المشيمة، ويُمكن أن يوجد في السائل الرهلي في الثُّلث الثاني من الحمل. لقد أثيرت أسئلة عن تأثير الإستروجينات النباتية على الأجنة المُتطوِّرة وحتى على الأطفال الذين يستهلكون حليب الصويا بسبب حساسيتهم لحليب البقر. وحيث إن الإشارات الهرمونية مُعقدة جدًا، فيلزم الكثير من الأبحاث لكي نفهم بشكل كامل كيف أو حتى إن كانت الإستروجينات النباتية تُؤثِّر في فسيولوجيا الإنسان وتكوينه الجنيني.

التاكسول وسرطان الثدي

التاكسول Taxol، مُركب أيضي ثانوي موجود في شجر الطقسوس الأطلسي (*Taxus brevifolia*)، مُقاوم فعّال للسَّرطان، خاصة سرطان الثدي. أثار اكتشاف القيمة الدَّوائية للتاكسول تحدِّيًا بيئيًّا. إذ واجه بقاء شجيرات الطقسوس الأطلسي تهديدًا، حيث إنَّ الشُّجيرات دُمِّرت من أجل استخلاص التاكسول. لحسن الحظ، أصبح بالإمكان تصنيع التاكسول في المُختبر.



الشكل 40-7

يُثبِّط الرَّايسين عملية التَّرجمة. عندما تتحرَّر وحدة رايسين أ من سابق رايسين، فإنَّه يرتبط مع rRNA في الرَّايبوسومات ويوقف ترجمة mRNA إلى بروتين.

ليس التاكسول الحالة الوحيدة لاكتشاف الأدوية في النباتات. وربما تُؤدي القيمة الدوائية الكامنة لكثير من النباتات إلى زيادة جهود المُحافظة على النباتات التي من المُتوقع أن تُؤدي للمُساهمة في صحة البشر. وعلى الرَّغم من نموٍّ صناعة الأدوية النباتية، إلا أنَّها بالتَّأكيد ليست مجالًا جديدًا. فحتى وقت قريب، كانت النباتات مصدر معظم الأدوية المستخدمة من قبل الإنسان.

الكوينين والملاريا

في القرن السابع عشر، كان الأنكا في البيرو يُعالجون الملاريا عن طريق شراب مصنوع من لُحاء أشجار الكينا. تُسبِّب الملاريا أربعة أنواع من طفيليات الملاريا البشرية من الجنس بلازموديوم، التي تحملها أنثى بعوض الأنوفيلس. يُعدّ النَّوع *Plasmodium falciparum* أكثر الأنواع الأربعة فتكًا. تشمل الأعراض ارتفاعًا شديدًا في درجة الحرارة واستفراغًا. يتغذَّى الطُّفيل على خلايا الدَّم الحمراء، ويُمكنه أن يُسبِّب الموت من فقر الدم أو من منع وصول الدَّم إلى الدِّماغ.

بحلول عام 1820، تمَّ التَّعرُّف إلى المادة الفعّالة في قلف شجر الكينا *Cinchona*، وهي **الكوينين Quinine**، (انظر الجدول 40-1). في القرن التاسع عشر، استعمل جنود بريطانيون في الهند «ماءً مُنشِّطًا» يحتوي على الكوينين لمُكافحة الملاريا. لقد غطوا على طعم الكوينين المُر بشراب الجن الكحولي، مُخترعين أول شراب جن مُنشِّط. وعام 1944، قام روبرت وودورد، ووليام دورنج بتصنيع الكوينين. يُوجد اليوم كثير من الأدوية المُصنعة التي تُعالج الملاريا.

لقد حيّر العلماء مدة طويلة كيف يعمل الكوينين والنُّسخ المصنعة من عائلة هذا الدَّواء بالضَّبط. قد يُؤثِّر الكوينين في تضاعف DNA، وكذلك، عندما يكسر *P. flaciparum* الهيموجلوبين من خلايا الدَّم الحمراء داخل حويصلاته الحالَّة، فإنَّ شكلًا وسطيًّا سامًّا من الهيم ينطلق. قد يُعيق الكوينين تبلمر جُزيئات الهيم هذه لاحقًا، ما يُؤدي إلى تراكم جزيئات هيم سامة تُسمِّم الطُّفيل.

لسوء الحظ، ما زالت الملاريا حتى هذه الأيام تُشكِّل خطرًا رئيسًا على حياة الإنسان، مُسبِّبةً أكثر من مليون وفاة كل عام. يحدث 90% من هذه الوفيات في إفريقيا، وهناك ما يُقارب 300 مليون مُصاب بالملاريا. اكتسبت سُلالات *P. falciparum* مُقاومة للأدوية المُصنَّعة، والكوينين هو مرة أخرى العلاج المطلوب لبعض الحالات.

استعملت العلاجات العشبية قرونًا في مُعظم الحضارات. إن الاهتمام الجديد في العلاج المُعتمد على النبات أدَّى إلى صناعة نامية وغير مُنظَّمة. وعلى الرَّغم من أنَّ العلاج العشبي يبدو واعدًا، إلا أننا في حاجة للانتباه إلى أنَّ النبات يحتوي الكثير من مُركبات الأيض الثانوية، وكثير منها وُجد ليُسبِّب الأذى لآكلات الأعشاب، ومن ضمنها الإنسان.

أدت مسارات أيضية مُعدّلة إلى إنتاج سموم تحمي النباتات من آكلات الأعشاب. كذلك تمتلك مُركبات الأيض الثانوية مُستقبلًا دوائيًا هائلًا.

3-40 الحيوانات التي تحمي النباتات

لم تطور الأنواع وصفاتها فقط عبر الزمن، ولكن تطورت العلاقات بين الأنواع كذلك. فعلى سبيل المثال، تطوُّر المُركبات الكيميائية التي تطرد آكلات الأعشاب ربما رافقه على الأغلب تكيُّف مع الوقت لجسم آكل الأعشاب لتحمُّل هذه المُركبات. يُدعى هذا النَّمط من التَّطور التَّطورَ المُترافق. في الفصل الـ (56)، سنُغطِّي تفاصيل التَّفاعلات بين الأنواع في المُجتمع. وسوف ندرس هنا حالتين لعلاقات بين الأنواع الحيوانية والأنواع النباتية يستفيد منها كلاهما، بتفاعل يُدعى تبادُل المنفعة **Mutualism**.

أشجار البُطم (الأكاسيا) والنمل

يوفِّر كثير من أنواع النَّمل جيوشًا صغيرة لحماية بعض أنواع شجر البُطم من آكلات الأعشاب الأخرى. ربما يقطن هذا النَّمل اللاسع بيتًا في شوكة مُتضخِّمة للشَّجرة؛ وقد تُهاجم حشرات أخرى (الشكل 40-8)، وفي بعض الأحيان ثدييات صغيرة ونباتات متسلقة نامية على سطح الشَّجرة. بعض أنواع شجر البُطم تُزوِّد نملها بسكر في أوعية رحيقية موجودة بعيدًا عن الأزهار، وحتى أجسام غذائية دهنية على أطراف الأوراق.

تكمن المُشكلة الوحيدة في طرد النَّمل للحشرات الأخرى بعيدًا في أنَّ أشجار البُطم تعتمد على النَّحل لتلقيح أزهارها. ما الذي يمنع النَّمل من التجمُّع ولسع النَّحلة التي تتوقف لكي تقوم بالتَّلقيح؟ يُشير الدليل إلى أنَّ الأزهار عندما تتفتَّح على أشجار البُطم، فإنَّها تُنتج نوعًا من المُركبات الكيميائية الطَّاردة للنَّمل، ولكن ليس للنَّحل. وهذا المُركب الكيميائي لم يتم تعرفه بعد.

الدَّبابير المُتطفِّلة، ويرقات الفراش، والأوراق

يمتلئ نسيج الورقة بيرقات الفراش قبل أن تتحوَّل إلى حشرة عث أو فراشة. في بعض الحالات، تكفي مُثبِّطات أنزيم هاضم للبروتين في الأوراق لطرد اليرقات

الشكل 40-8

نمل يُهاجم جندبا لحماية شجرة بُطم «خاصة به». خلال التَّطور المترافق، احتمى النَّمل بأشجار البُطم، وهاجم أي آكلات أعشاب أخرى.

الشكل 40-9

تُوفِّر الدَّبابير المُتطفِّلة حماية من آكلات الأعشاب.

الجائعة جدًا. ولكن بعض النَّباتات طوَّرت إستراتيجية أخرى: عندما تقوم اليرقة بالمضغ، تُؤدي استجابة الجُرح في النبات إلى إطلاق مُركب مُتطاير. يتطاير هذا المُركب في الهواء، وإن حدث وإنْ كانت أنثى دبور طفيلي تطير في الجوار، فإنَّها تنجذب مُباشرة إلى المصدر. سُمِّيت الدَّبابير المُتطفلة بهذا الاسم؛ لأنَّها تتطفَّل على اليرقات. يضع الدَّبور بيوضه المُلقَّحة في جسم اليرقة التي تتغذَّى على ورقة النَّبات. وتفقس هذه البيوض لتعطي يرقات، فتقتل هذه اليرقات المُنبثقة يرقة الفراشة، وتأكلها (الشكل 40-9).

أدَّى التطوُّر المُترافق المُعقَّد بين النباتات والحيوانات إلى ارتباطات تحمي النبات من الحيوانات الأخرى.

4-40 استجابات جهازية ضد الغُزاة

حتى الآن، ركَّزنا بشكل أساسي، على استجابات النبات الثابتة للتَّهديدات. مُعظم المواد الكيميائية الطاردة مثل السُّموم يتمُّ المُحافظة عليها بمُستويات ثابتة. إضافة إلى هذا، فإن التَّراكيب الشَّكلية مثل الأشواك أو الشُّعيرات التي تُساعد على الدِّفاع عن النباتات هي جزء من البرنامج التَّطوري الطَّبيعي. ولأنَّ هذه الدِّفاعات تبقى سواء أكان آكل الأعشاب أو المُهاجم موجودًا أم غائبًا، فإنَّ لها تأثيرًا سلبيًّا في استهلاك الطَّاقة. في المقابل، يُمكن الحفاظ على المصادر إن كانت الاستجابة للأزمة قابلة للتَّحفيز- أي، إن كان بالإمكان إطلاق الاستجابات الدِّفاعية فقط عند تمييز تهديد معيّن. في هذا الجزء، سنكتشف هذه الآليات الدِّفاعية القابلة للتَّحفيز.

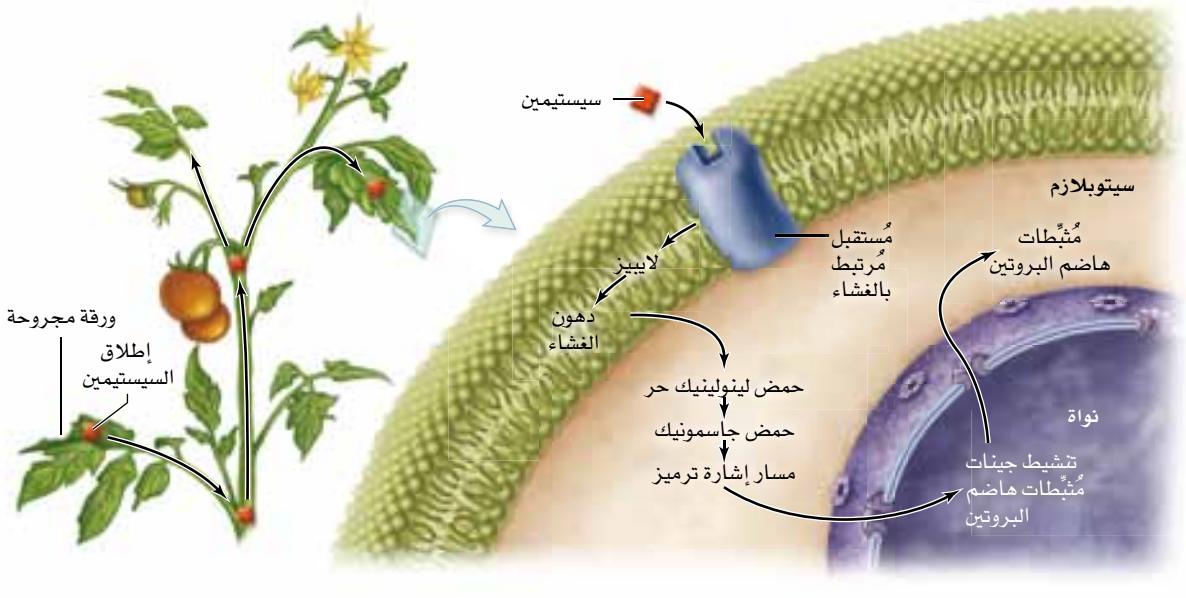
استجابات الجُرح تحمي النباتات من آكلات الأعشاب

كما تعلَّمت قبل قليل في مثال الدَّبابير الطُّفيلية، ربما تحصل **استجابة الجُرح Wound response** عندما تُمضغ الورقة أو تُصاب. أحد النَّواتج المُنشِّطة هي تكوين مُثبِّطات أنزيم هاضم للبروتين. لا توجد هذه المواد الكيميائية السامة في المخزون الدِّفاعي، ولكن بدلًا من ذلك، فإنها تنتُج استجابة للجُرح.

ترتبط مُثبِّطات هاضم البروتين مع أنزيمات هاضمة في أمعاء آكل الأعشاب. تنتُج مُثبِّطات هاضم البروتين في جميع أنحاء النبات، وليس فقط في منطقة الجُرح. كيف تصل الإشارة إلى الخلايا البعيدة في النبات لتُعطي مُثبِّطات هاضم البروتين؟ في نباتات البندورة، تسلسُل الأحداث الآتي هو المسؤول عن الاستجابة الجهازية (الشكل 40-10):

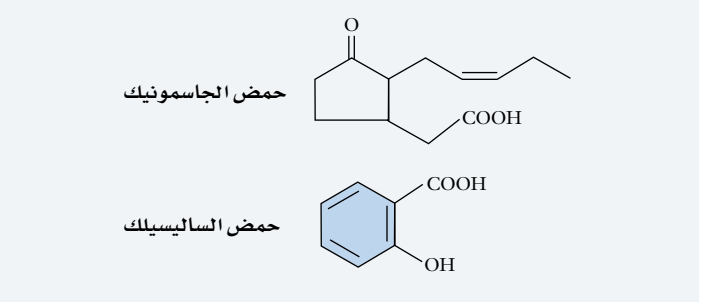
1. تُنتج الأوراق المجروحة ببتيدًا طوله 18 حمضًا أمينيًّا يُدعى **سيستيمين (الجهازي) Systemin** من بروتين خام أكبر حجمًا.
2. يتحرَّك سيستيمين خلال الفراغ بين جدران خلايا النَّسيج المجروح، ثُمَّ إلى داخل اللِّحاء القريب. ينتقل ببتيد الإشارة الصغير هذا خلال النَّبات في اللِّحاء.
3. ترتبط خلايا تحمل مُستقبل سيستيمين مع الببتيد، وهذا يُؤدي إلى إنتاج **حمض الجاسمونيك Jasmonic acid**.
4. يُحفِّز حمض الجاسمونيك التَّعبير الجيني، الذي يؤدي إلى إنتاج مُثبِّط هاضم البروتين.

وعلى الرَّغم من أنَّنا نعرف الكثير عن مسار الإشارة الذي يعمل فيه حمض الجاسمونيك، فإن هناك جزيئات أخرى تشترك في استجابة الجُرح. ويعد **حمض الساليسيلك Salicylic acid**، الذي يوجد في لِحاء نباتات مثل الصفصاف الأبيض (*Salix alba*) أحد الأمثلة. وعلى ما يبدو، فإن قِطَع الجدار الخلوي أيضًا إشارات مُهمة في تشجيع الاستجابة التَّحفيزية، كما سنُبيِّن بعد قليل.



الشكل 40-10

استجابة الجُرح في البندورة. يُؤدي جرح ورقة بندورة إلى إنتاج حمض الجاسمونيك في أجزاء أخرى من النباتات. يبدأ حمض الجاسمونيك مسارات إشارة تُشغِّل جينات مطلوبة لتصنيع مُثبِّط هاضم البروتين.



يُثير التَّلف الميكانيكي غير المرتبط بهجوم آكل الأعشاب استجابات الجُرح أيضًا، ويُمثِّل هذا تحدِّيًا في تصميم التجارب النباتية التي تتطلَّب قَطْعًا، أو بطريقة ما، إتلافًا ميكانيكيًّا للنَّسيج. الضوابط التجريبية، التي يجب قطعها أو مُعاملتها بالطريقة نفسها كما في التجربة المعالجة، لكن دون مُعالجتها حقًّا، مُهمة بشكل خاص للتَّأكد من أنَّ التَّغيُّرات المُشاهدة ليست فقط بسبب استجابات الجُرح.

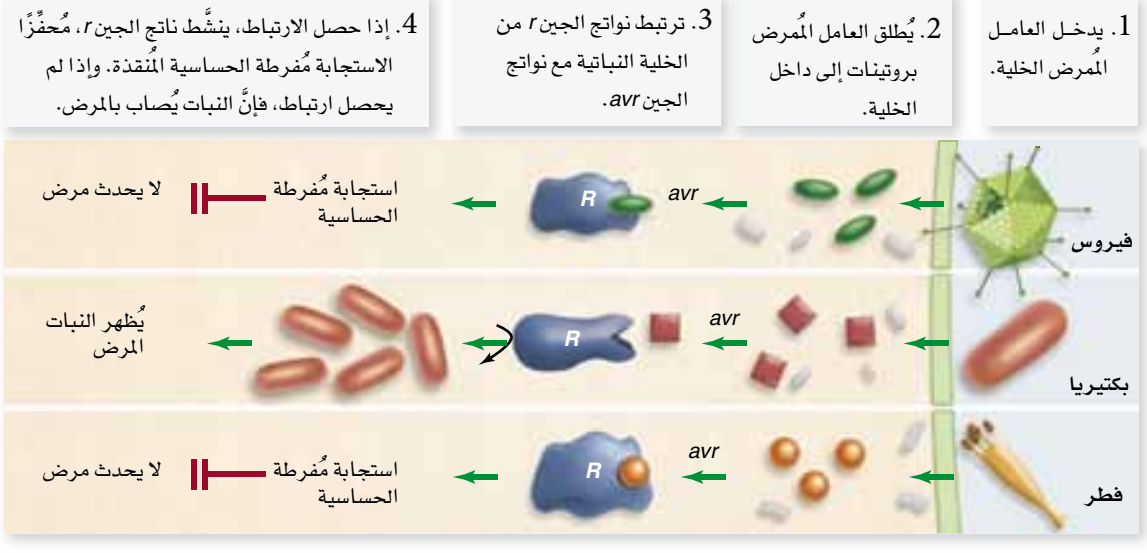
استجابات الدفاع قد تكون نوعية ضد العامل المُمرض

لا تعتمد استجابات الجُرح على نوع آكل الأعشاب أو أي عامل مُسبِّب للتَّلف، ولكن استجابات أخرى يُمكن أن يُحفِّزها مُسبِّب مرض مُعين يحمل أليلًا مُحدَّدًا في محتواه الجيني.

تمييز مُسبِّب المرض

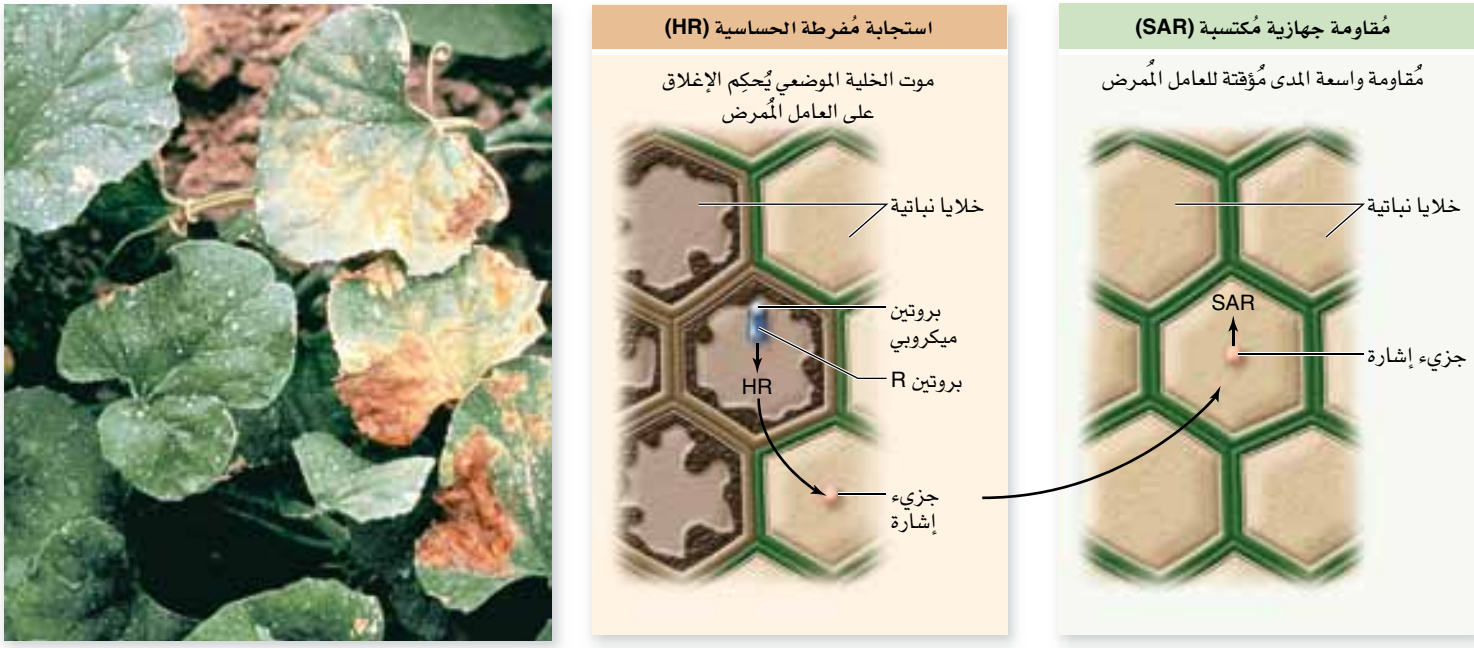
قبل نصف قرن، اقترح عالم الوراثة هـ. هـ. فلور Flor، وجود جين مُقاومة نباتي (R)، يتفاعل مُنتَجه مع مُنتَج جين غير نشط (avr) يحمله العامل المُمرض. غير نشط *Avirulent* تعني أنَّه لا يُسبِّب المرض. **العامل المُمرض غير النشط Avirulent pathogen** هو الذي يستخدم مصادر المُضيف لتكاثره ولاستخداماته الخاصة دون أن يُسبِّب له تلفًا شديدًا أو موتًا. يتفاعل الناتج البروتيني للجين *avr* الخاص بالعامل المُمرض مع البروتين الناتج عن الجين R الخاص بالنبات ليشير إلى وجود العامل الممرض. بهذه الطَّريقة، يُمكن للنَّبات أن يُجهِّز دفاعاته، مُؤكِّدًا بقاء العامل المُمرض غير مُمرض. وبخلاف ذلك، تظهر أعراض المرض إن لم يتم التَّعرف إلى بروتين العامل المُمرض (avr) من قِبَل النَّبات.

يُدعى اقتراح فلور فرضية **جين بجين Gene- for- gene hypothesis** (الشكل 40-11)، ولقد تمَّ استنساخ كثير من جينات *avr* و R في أنواع مُختلفة تمرضها ميكروبات وفطريات، وحتى حشرات في إحدى الحالات. وكان الدَّافع



الشكل 40-11

فرضية جين بجين. اقترح فلور أنَّ العوامل المُمرضة تمتلك جين عدم الإمراض (*avr*) الذي يُميِّز مُنتج جين المُقاومة في النبات (R). إذا كان الفيروس، أو البكتيريا، أو الفطر، أو الحشرة تملك ناتج جين *avr* الذي يُوافق ناتج الجين R، فإنَّ استجابة دفاعية ستحدث.



الشكل 40-12

استجابات النبات الدِّفاعية. في استجابات جين بجين، تتحفَّز سلسلة من الأحداث، فتُؤدي إلى موت الخلية الموضعي (*HR*) وإلى إنتاج إشارة مُتنقِّلة تُوفِّر مُقاومة طويلة الأمد في بقية النبات (*SAR*).

لهذا البحث بشكل جُزئي هو الفائدة الزِّراعية من التَّعرُّف إلى الجينات التي يُمكن إضافتها عن طريق تكنولوجيا الجينات إلى المحاصيل النباتية لحمايتها من الغُزاة.

إذن، يبدو واضحًا أنَّ النباتات وكثيرًا من مُسبِّبات المرض لها «توصلوا» إلى هذه التَّسوية، التي يتمُّ فيها الكشف والتَّعرُّف إلى مُهاجم غير مُمرض. في المُقابل، تجاوزت مُسبِّبات المرض المُمرضة دفاعات النبات وقتلته— ما أدى في الأغلب إلى موت مُسبِّب المرض أيضًا.

الدفاعات النوعية والاستجابات مُفرطة الحساسية

يُعرف الكثير اليوم عن مسارات تحويل الإشارة التي تأتي بعد التَّعرُّف إلى العامل المُمرض عن طريق مُنتج الجين *R*. تقود هذه المسارات إلى تحفيز **الاستجابة مُفرطة الحساسية Hypersensitive response (HR)**، التي تُؤدي إلى الموت السَّريع للخلايا حول مصدر الغزو، وأيضًا على المدى البعيد، المُقاومة على مُستوى النبات ككل (الشكلان 40-11 و40-12). إن استجابة جين بجين لا تحدث دومًا، ولكن النبات ما زال يمتلك استجابات دفاعية ضد مُسبِّبات الأمراض بشكل عام، وللجُرح الميكانيكي كذلك. أيضًا، ربما تعمل كربوهيدرات قِطع الجدار الخلوي بوصفها جُزيئات تعرُّف وترميز.

عندما يُهاجم النبات، ويحدث تعرُّف جين بجين، فإنَّ الاستجابة مُفرطة الحساسية تُؤدي إلى موت سريع للخلايا حول موقع الهجوم. هذا يُغلق النَّسيج المجروح لمنع العامل المُمرض أو الآفة من الانتقال إلى باقي النبات. يتمُّ إنتاج فوق أكسيد الهيدروجين وأكسيد النيتريك اللَّذين قد يعملان بوصفهما إشارة لسلسلة من الأحداث الكيميائية الحيوية التي تُؤدي إلى الموت الموضعي لخلايا المُضيف. ربما يكون لهذه المُركبات الكيميائية أيضًا تأثيرات سلبية في العامل المُمرض، على الرَّغم من أنَّ آليات الحماية قد تطوَّرت بشكل مُترافق في بعض مُسبِّبات المرض.

تنتُج عوامل أخرى مُضادة للميكروبات تَشمل مركبات **فايتوأليكسينات Phytoalexins**، وهي مُركبات دفاعية كيميائية مُضادة للميكروبات. وإن أنواعًا مُختلفة من الجينات المُرتبطة بالإمراض يتمُّ التَّعبير عنها أيضًا، ويتم استخدام بروتيناتها إمّا بوصفها عوامل مُضادة للميكروبات، أو إشارات لأحداث أخرى تحمي النبات.

في حالة المُهاجمات المُمرضة التي لا تُميِّز الجين *R*، فإنَّ تغيُّرات موضعية في جدران الخلية تمنع جزئيًّا على الأقل العامل أو الآفة من التَّحرُّك أكثر داخل النبات. في هذه الحالة، لا تقع الاستجابة مُفرطة الحساسية، ولا تموت خلايا النبات الموضعية.

الحماية طويلة المدى

إضافة إلى الاستجابة مُفرطة الحساسية أو الاستجابات الموضعية الأخرى، فإنَّ النباتات قادرة على الاستجابة الجهازية للعامل المُمرض أو هجوم الآفة، بعملية تُدعى **المُقاومة المكتسبة جهازيًّا Systemic acquired resistance (SAR)** (انظر الشكل 40-12). تُؤدي مسارات عدَّة إلى مُقاومة واسعة المدى تبقى أيامًا عدة.

الإشارة طويلة المدى التي تُحفِّز المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا هي على الأغلب حمض الساليسيلك، بدلًا من سيستيمين، وهو الإشارة طويلة المسافة في استجابات الجُروح. على المُستوى الخلوي، يشترك حمض الجاسمونيك (وقد ذُكر سابقًا في الحديث عن مسارات استجابة الجُروح) في إشارات المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا. تسمح المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا للنبات أن يستجيب بسرعة أكبر إن تمَّت مُهاجمته ثانيةً. هذه الاستجابة، على كل حال، ليست كاستجابة الجهاز المناعي في البشر أو الثدييات، حيث توجد في الجسم أجسام مضادة (بروتينات) تتعرَّف إلى مولِّدات ضدّ مُحدَّدة (بروتينات غريبة). لا تُعدّ المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا مُتخصِّصة ولا طويلة الأمد.

يُحفِّز الجرح إطلاق جزيء ببتيد ترميز صغير يُدعى سيستيمين ينتقل خلال جسم النبات لتحفيز إنتاج مُثبطات أنزيم هاضم للبروتين. يُمكن للنباتات أن تُدافع عن نفسها ضد مُهاجم مُحدَّد بطرق تُذكرنا بالجهاز المناعي للحيوانات. عندما يتمُّ تمييز المُهاجم بآلية جين بجين يتمُّ تحفيز الاستجابة مُفرطة الحساسية. يتبع ذلك المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا التي تُزوِّد النبات بحماية عرضية من هجمات مُستقبلية.

مراجعة المفاهيم

40-1 الدِّفاعات الفيزيائية

يُمكن أن تكون التَّهديدات الحيوية مُحدِّدة للنباتات أكثر من العوامل اللاحيوية؛ لأنَّها تصل إلى مصادر الغذاء في النبات، أو تستغل DNA الخلية النَّباتية في التَّضاعف، أو تقتل النبات برمته.

- تُغطى أنسجة البشرة بالدهون، مثل كيوتين وسوبرين، اللذين يحميان النبات من فقدان الماء ومن الهجوم.
- تجمُّعات السيليكا وبروزات شكلية مثل الشُّعيرات، واللحاء، والأشواك تحمي بعض النباتات من التَّلف.
- على الرَّغم من آليات الدِّفاع يُمكن للتَّلف أن يقع عن طريق الثَّقب، أو المضغ، أو الدُّخول من خلال الثُّغور. يُمكن للبكتيريا أن تتسبَّب التَّلف؛ لأنَّها تُوفِّر مواقع لتكاثف الجليد.
- تُشكِّل الفطريات الجذرية وبكتيريا الجذور علاقات مُفيدة مع النباتات، وتُزوِّدها بالمواد الغذائية.

40-2 دفاعات سامة

تُنتج النباتات سمومًا تطرد المُفترسات، أو تجعلها مرضى، وقد يصل الأمر إلى قتلها (جدول 40-1، الشكل 40-7).

- يُمكن للنباتات أن تُنتج مُركبات أيضية ثانوية مثل المُركبات القلويدية، والتانينات، والزُّيوت؛ لحماية نفسها من المُفترسات.
- تحمي النباتات نفسها بحجز السُّموم داخل حويصلات من خلال إنتاج مركبات أيضية ليست سامة إلى أن يتمَّ ابتلاعها من قِبَل المُفترس.
- تُفرز نباتات الإمراض المقابل مُركبات كيميائية لتثبيط نمو البذور، أو لتثبيط نمو نباتات مُجاورة لتقليل التَّنافس على المصادر.
- المُركبات الأيضية الثانوية النباتية مثل الإستروجينات النباتية، وتاكسول، والكوينين لها قيمة دوائية للإنسان.

40-3 الحيوانات التي تحمي النباتات

التَّطور المُترافق المُعقَّد بين النباتات والحيوانات أدى إلى ارتباطات فيها منفعة مُشتركة.

- النَّمل وشجر البُطم طورا ارتباطًا يقوم به النَّمل بحماية الشَّجر فيزيائيًّا من مُهاجِمات أخرى، ويُوفِّر البُطم للنَّمل الغذاء والمأوى.
- خلال أكل اليرقات للأعشاب تُطلق بعض النباتات مُركبات كيميائية طيّارة تجذب دبابير طفيلية، تضع بيوضها في اليرقات، وتقتلها (الشكل 40-9).

40-4 استجابات جهازية ضد الغُزاة

يتمُّ حفظ مصادر الطَّاقة إذا أنتج النبات آلياتِ دفاع عند الحاجة إليها فقط.

- استجابات الجروح تفاعلات عامة لا تعتمد على العامل الذي يُسبِّب التَّلف. خلال هذه الاستجابات، تنتشر إشارة خلال النبات، مُحفِّزةً إنتاج مُثبِّطات أنزيم هاضم للبروتين ترتبط مع أنزيمات هاضمة في المُفترس (الشكل 40-10).
- يستخدم إنتاج مُثبطات هاضم البروتين مسارات إشارة تستعمل السيستيمين، وحمض الجاسمونيك، وحمض السليسليك.
- في كثير من النباتات، ربما يتمُّ التَّعرف إلى مركب، يُنتجه جين عامل ممرض غير نشط، من قِبَل بروتين جين R لنبات؛ يُسمَّى هذا فرضية جين بجين حتى إن كان التَّعرُّف إلى البروتينات التي تصنعها الجينات هو المُهم (الشكل 40-11).
- تعرُّفُ العامل المُمرض عن طريق مُنتَج الجين R يُحفِّز الاستجابة مُفرطة الحساسية (HR) التي تُؤدي إلى موت سريع للخلية في موقع الهجوم، وبهذا يتمُّ منع غزو أكثر للعامل المُمرض وحماية النبات.
- يُمكن للنباتات أن تنتج أيضًا عوامل مُضادة للميكروبات، مثل مركبات فايتوأليكسين.
- النباتات قادرة على الحماية طويلة الأمد من العوامل المُمرضة؛ وهذا يُسمَّى المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا (SAR).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. إذا كنت عاملًا مُمرضًا للنبات، فإن أول عقبة أمام اختراق نبات مُضيف يجب عليك تجاوزها هي:
   أ. السُّموم الكيميائية على سطح النبات.
   ب. الحواجز الفيزيائية خارج النبات.
   جـ. الحراسة الحيوانية للنبات.
   د. بروتينات مناعية في نسيج النبات.
2. يُمكن لخلايا البشرة في النبات أن تُفرز:
   أ. سوبرينًا. ب. شمعًا.
   جـ. كيوتينًا. د. كل ما ذكر.
3. تتعرَّف عوامل مُمرضة فطرية إلى بعض النباتات على أساس ثقوب الثُّغور. الذي يُوفر للنباتات مُقاومة من العدوى الفطرية هو:
   أ. إزالة الثُّغور جميعها من النَّبات.
   ب. تغيير المسافات بين ثقوب الثُّغور من هذه النباتات.
   جـ. تقوية الجدار الخلوي في الخلايا الحارسة لثقوب الثُّغور.
   د. زيادة أعداد الشُّعيرات على سطح هذه النباتات.
4. أبلغك زميلك احتمال إصابة النباتات جميعها في حديقتك بنوع من الفطريات أو البكتيريا. في ذلك الوقت، كانت النباتات تبدو بصحة مُمتازة بالنِّسبة إليك. أكثر الأعمال حكمة يُمكنك عمله هو:
   أ. إزالة نباتاتك جميعها بسبب احتمالية موتها.
   ب. رش نباتاتك بمواد كيميائية لإزالة كل البكتيريا والفطريات.
   جـ. إزالة نباتاتك، وتبديل التربة جميعها.
   د. عدم فعل شيء؛ لأنَّ كثيرًا من هذه البكتيريا والفطريات مُفيد.
5. أكل جذر كاسافا غير مقشور يُمكن على الأغلب أن:
   أ. يُؤدي إلى عسر هضم؛ لأنَّ قشور نبات الكاسافا صعبة الهضم.
   ب. يجعلك تمرض؛ لأنَّ التُّربة على السَّطح ربما تحتوي على ميكروبات ضارة.
   جـ. يجعلك تمرض؛ لأنَّ القشور تحتوي على سكريات سيانيدية يُمكنها أن تُنتج السيانيد في الجهاز الهضمي.
   د. تُؤذي أسنانك بسبب الحجارة الصغيرة التي توجد على سطح الجذر.
6. قرَّرت أن تغرس حديقتك بشجرة الجوز الأسود الجميل في أحد الأطراف، وشجرة البلوط الأبيض في الطَّرف الثاني. وقد خاب أملك، على كل حال، عند عدم نمو بذور نباتات أخرى حول شجرة الجوز. سبب ذلك:
   أ. حجب شجرة الجوز الكثير من الضوء، منع نمو البذور.
   ب. تستهلك شجرة الجوز المواد الغذائية جميعها من التُّربة؛ لهذا تموت النباتات الصغيرة جوعًا.
   جـ. تُنتج شجرة الجوز سمومًا كيميائية تمنع نمو البذور.
   د. جذور شجرة الجوز تستهلك الماء جميعه في التربة ما يمنع نمو البذور.
7. النباتيون الذين يتناولون في غذائهم كميات كبيرة من الصويا هم أقل احتمالًا للإصابة بسرطان البروستات؛ لأنَّ:
   أ. الصويا تحتوي على دواء التاكسول المُضاد للسَّرطان.
   ب. أكل اللحوم يزيد من احتمال الإصابة بسرطان البروستات، لذلك يُقلِّل تجنُّبه تمامًا في الغذاء فرصة الإصابة بالمرض.
   جـ. بروتين الصويا يمنع تراكم مولِّد الضِّد النوعي الخاص بالبروستات (PSA) المُرتبط بسرطان البروستات.
   د. الصويا تحتوي على إستروجين نباتي ربما يُقلِّل من مُستقبلات الإستروجين والأندروجين في الذُّكور الذين يأكلون غذاءً غنيًّا بالصويا.
8. الماء المُنشِّط، المحتوي على الكوينين، طُوِّر أساسًا:
   أ. بوصفه شرابًا مُمتعًا. ب. لمُحاربة الملاريا.
   جـ. لتقليل أخطار السَّرطان. د. بوصفه مُهدِّئًا ضعيفًا.
9. طوَّرت بعض النباتات علاقة تبادلية المنفعة مع الدَّبابير الطُّفيلية. هذه العلاقة التَّبادلية المنفعة لم تكن لتحدث لو:
   أ. توقف النبات عن إنتاج الرَّحيق للدَّبور.
   ب. توقف الدَّبور عن العيش على النبات.
   جـ. توقف النبات عن إنتاج مُركبات مُتطايرة تجذب الدَّبور.
   د. جذب النبات الكثير من اليرقات.
10. أوراق البندورة ليست جيدة للأكل، السبب هو:
   أ. عندما يتحطَّم نسيجها، فإنَّها تُطلق رائحة كريهة تجعل البشر يمرضون.
   ب. لا تحتوي على أي مواد غذائية مُفيدة للحيوانات.
   جـ. تحتوي سمومًا كيميائية تجعل الحيوانات مريضة.
   د. تُنتج مُثبِّطات هاضم البروتين التي توقف أنزيمات الهضم في الحيوانات عندما يتحطم نسيجها.
11. نبات ينقصه جينات *R*، من المُحتمل أن:
   أ. يكون غير قادر على البناء الضوئي.
   ب. يكون مُعرَّضًا للإصابة بعامل مُمرض.
   جـ. يكون مُعرَّضًا للافتراس من قِبَل آكل أعشاب.
   د. يشل حركة الحيوانات التي تأكله.
12. إن كان عامل مُمرض يحمل الجين *avr* لم يتم التَّعرف إليه من قِبَل نبات، فإنَّ النبات على الأغلب سوف:
   أ. يُصاب بالمرض.
   ب. يُزيل العامل المُمرض؛ لأنَّه لم يتعرف إليه.
   جـ. يُنتج مُثبِّطات هاضمًا البروتين.
   د. يُنتج جين *R* مُختلفًا.
13. جهازا المناعة للنبات وللحيوان يُمكنهما:
   أ. تكوين ذاكرة عن عوامل مُمرضة سابقة؛ لكي تتعامل أحسن مع عدوى لاحقة.
   ب. بدء التعبير عن البروتينات للمُساعدة على مُكافحة العدوى.
   جـ. قتل خلاياها الخاصة بها لمنع انتشار العدوى.
   د. كل ما ذكر.
14. في الاستجابة مُفرطة الحساسية، يُمكن للنبات أن:
   أ. يقتل خلاياه الخاصة به في موقع العدوى.
   ب. يطلق فوق أكسيد الهيدروجين وحمض النتريك.
   جـ. يطلق مُضادات ميكروبات كيميائية.
   د. كل ما ذكر.

أسئلة تحدٍّ

1. اعتمد العلاج بالأعشاب مدة طويلة على مُستخلصات نباتية لعلاج أمراض الإنسان. اذكر ثلاثة أمثلة على علاجات نباتية استُغلت في الصِّناعات الدوائية في العصر الحديث.
2. ارسم الأحداث التي تُرافق إصابة النبات بعدوى من عامل مُمرض فطري. ضمِّن تلك الإستراتيجيات التي يستعملها كلّ من العامل المُمرض والنَّبات المُضيف.
3. إذا أردت أن تجد دواء نباتيًّا جديدًا لمُكافحة السَّرطان، فكيف تبدأ خطواتك للتَّعرُّف إلى المُركبات الجديدة؟
4. يُعدّ أكل النبات من قبل العواشب، والإصابة بالآفات ومُسبِّبات المرض ضارًّا بالنِّسبة إلى النباتات. كثير من النباتات طوَّرت مواد سامة، أو مواد أيضية ثانوية، لإيذاء أو لردع هذه الأنشطة. لماذا لا تقوم كل النباتات بهذا؟ ولماذا لا تقوم النباتات بتكوين ترسانة كاملة للدِّفاعات؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 41

أجهزة الإحساس في النباتات

Sensory System in Plants

موجز المفاهيم

41-1 الاستجابات للضَّوء

- *تُحفِّز الفايتوكرومات تحويل الإشارة.*
- *كثير من استجابات النّموّ مُرتبطة بعمل الفايتوكروم.*
- *يُسهِّل P_{fr} التعبير عن جينات الاستجابة للضَّوء.*
- *يُؤثِّر الضَّوء في النّموّ الاتجاهي.*
- *السَّاعات (الإيقاعات) اليومية غير مُعتمدة على الضَّوء، ولكنه يُنظمها.*

41-2 الاستجابات للجاذبية

- *تصطف النباتات مع مجال الجاذبية: نظرة عامة.*
- *تنحني السِّيقان بعيدًا عن مركز الجاذبية.*
- *تنحني الجذور نحو مركز الجاذبية.*

41-3 الاستجابات للمُنبهات الميكانيكية

- *يُمكن أن يُحفِّز اللَّمس استجابات نموّ غير مُنعكسة.*
- *الاستجابة المُنعكسة للَّمس والمُنبهات الأخرى تتضمَّن ضغط الامتلاء.*

41-4 الاستجابات للماء ولدرجة الحرارة

- *سكون النّبات استجابة لكلٍّ من الماء، ودرجة الحرارة، والضوء.*
- *يُمكن للنباتات أن تتحمَّل درجات الحرارة القصوى.*

41-5 الهرمونات وأجهزة الإحساس

- *الهرمونات التي تُوجِّه النّموّ تتوافق مع البيئة.*
- *يسمح الأوكسين باستطالة خطة جسم النّبات وتنظيمها.*
- *تُحفِّز هرمونات السايتوكاينين الانقسام الخلوي والتَّمايز.*
- *تُشجِّع هرمونات الجبريلين نموّ النّبات والاستفادة من المواد الغذائية.*
- *تُشبه هرمونات براسينوستيرويد (ستيرويدات اللفت) الهرمونات الحيوانية من ناحية تركيبية.*
- *تعمل هرمونات أوليغوساكارين (قليلة التسكّر) بوصفها جُزيئات إشارة دفاع.*
- *يُحفِّز الإيثيلين نضج الثِّمار، ويُساعد دفاعات النّبات.*
- *يُثبِّط حمض الأبسيسيك (حمض الفصل) النّموّ، ويُشجِّع السُّكون.*

مقدّمة

ترصد المخلوقات كلها بيئاتها وتتفاعل معها. وهذا ينطبق تحديدًا على النباتات. يتأثر بقاء النّبات ونموه بشكل حرج بالعوامل اللاحيوية التي تشمل الماء، والرِّياح، والضَّوء. إنّ تأثير البيئة المحلية على نموّ النّبات مسؤول أيضًا عن الكثير من التَّنوع في شكل النّبات البالغ داخل النَّوع الواحد. في هذا الفصل، سنستقصي كيف يرصد النّبات مثل هذه العوامل، ويُحوِّل هذه الإشارات لإطلاق استجابة فسيولوجية، أو استجابة نموٍّ، أو استجابة تطوّريّة. وعلى الرَّغم من أن الاستجابة يُمكن مُشاهدتها بشكل واضح على النّبات، فإن آلية الاستجابة تحدث على مُستوى الخليّة. يتمُّ إدراك الإشارة عندما تتفاعل مع جزيء مُستقل، مُسبِّبةً تغيُّرًا في الشَّكل ومُعدِّلةً مقدرة المُستقبِل على الارتباط مع جُزيئات إشارة. تؤدي الهرمونات دورًا مُهمًّا في نظام الإشارة الدَّاخلي الذي يُسبِّب الاستجابات البيئية، وهي مُرتبطة بطُرق عدّة مع البيئة.

1-41 الاستجابات للضَّوء

تناولنا في الفصل الـ 8 تفاصيل البناء الضَّوئيّ، وهي العملية التي يُحوِّل النّبات عن طريقها الطَّاقة الضَّوئية إلى طاقة روابط كيميائية. وصفنا الصَّبغات، وهي جُزيئات قادرة على امتصاص الطَّاقة الضَّوئية؛ وتعلَّمنا أنَّ جزيئات الكلوروفيل هي الصَّبغات الأولية في البناء الضَّوئيّ. تحتوي النباتات كذلك على صبغات أخرى، إحدى وظائف هذه الصَّبغات الأخرى هي اكتشاف الضَّوء، وتسهيل استجابة النّبات له عن طريق تمرير المعلومات.

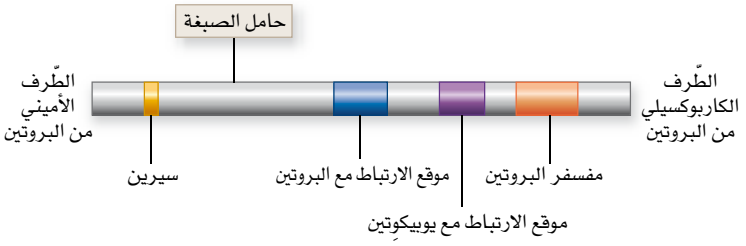
كثير من العوامل البيئية، ومن ضمنها الضَّوء، يُمكن أن تُحفِّز إنبات البذور، والإزهار، وكثير من الأحداث التَّطورية المُهمة في حياة النّبات. عملية **التَّشكُّل الضَّوئيّ Photomorphogenesis** هي تعبير يُستعمل للتَّطور الجنيني اللا اتجاهي، المُحفَّز ضوئيًّا. ويُمكن أن تتسبَّب في تغيُّرات مُعقَّدة في الشَّكل، تشمل الإزهار.

وبخلاف عملية التَّشكُّل الضَّوئيّ، فإنّ **التَّأودات الضوئية Phototropisms** هي استجابات نموّ اتجاهية نحو الضَّوء. التَّشكُّل الضَّوئيّ والتّأوّد الضَّوئيّ كلاهما يُعوِّضان عن عجز النّبات عن الابتعاد عن الظُّروف البيئية غير المناسبة.

تُحفِّز الفايتوكرومات تحويل الإشارة

يتكوَّن **البروتين فايتوكروم Phytochrome (P)** (كلمة فايتوكروم تعني حرفيًّا صبغة النّبات) من جزأين: جزء صغير حسَّاس للضَّوء، يُدعى حامل الصبغة *Chromophore*، وجزء كبير يُدعى البروتين الكلي *Apoprotein* (الشكل 41-1). يُحفِّز البروتين الكلي مسار تحويل الإشارة مُؤديًا إلى استجابة بيولوجية مُحدَّدة.

يُوجد الفايتوكروم في مجموعات النباتات جميعها، وفي بعض أجناس الطَّحالب الخضراء، ولكن ليس في الطَّلائعيات الأخرى، أو البكتيريا، أو الفطريات. وربما نشأت أنظمة الفايتوكروم بين الطَّحالب الخضراء، وكانت موجودة في السلف المُشترك للنباتات.

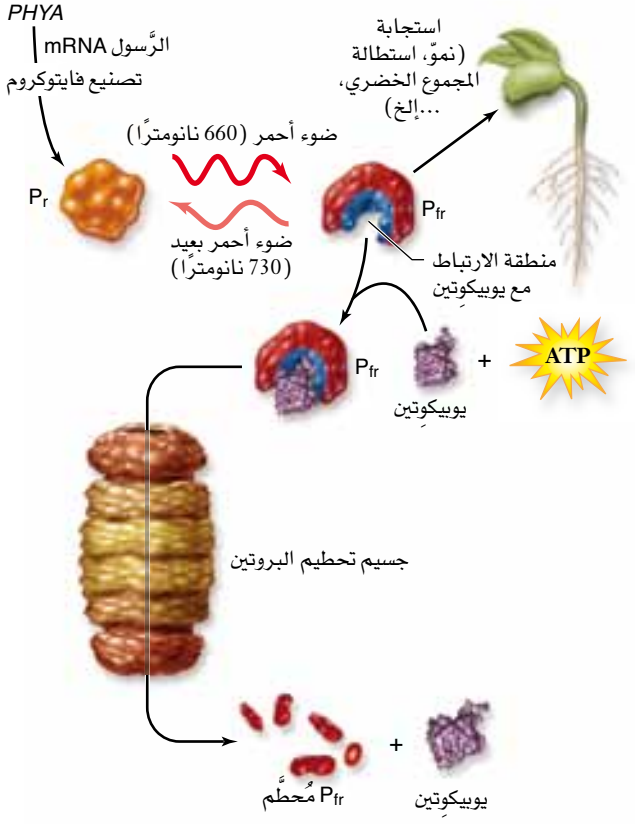


الشكل 41-1

الفايتوكروم. تمتلك الأجزاء المُختلفة لجزيء الفايتوكروم وظائف مُختلفة في تنظيم الضَّوء للنُّمو والتّطور. يتغيَّر شكل الفايتوكروم عندما تستجيب منطقة حامل الصبغة لكميات نسبية من الضَّوء الأحمر والضَّوء الأحمر البعيد. يُؤثِّر تغيّر الشَّكل في قُدرة الفايتوكروم على الارتباط مع بروتينات أخرى تُشارك في عملية الإشارة. تسمح مناطق الارتباط مع يوبيكوتين بالتَّحطيم، وتسمح منطقة مفسفر البروتين بمزيد من إشارات الترميز عن طريق الفسفرة.

يوجد جزيء الفايتوكروم على شكلين يتحوَّل كلّ منهما إلى الآخر: الشَّكل الأول، $\mathbf{P_r}$ يمتص الضَّوء الأحمر على طول موجي مقداره 660 نانومترًا؛ والشَّكل الثاني، $\mathbf{P_{fr}}$، يمتص الضَّوء الأحمر البعيد على طول موجي مقداره 730 نانومترًا. الشَّكل P_r غير نشط بيولوجيًّا؛ ويتحوَّل إلى الشَّكل P_{fr}، النَّشط، عندما توجد فوتونات الضَّوء الأحمر. يتحوَّل الشَّكل P_{fr} مرة أخرى إلى الشَّكل P_r عندما تتوافر فوتونات الضَّوء الأحمر البعيد. بعبارة أخرى، تحدث التَّفاعلات البيولوجية التي تتأثر بالفايتوكروم عندما يوجد الجزيء P_{fr}. وعندما يحل الجزيء P_r مكان معظم الجزيء P_{fr}، فإن التَّفاعل لن يتم (الشكل 41-2).

يمتص الكلوروفيل الضَّوء الأحمر أيضًا، ولكنه ليس مُستقبلًا مثل الفايتوكروم. فبخلاف المُستقبلات التي تُحوِّل المعلومات، فإنّ الكلوروفيل يحوّل الطَّاقة.



الشكل 41-2

كيف يعمل الفايتوكروم. PHYA واحدٌ من خمسة جينات للفايتوكروم في رشاد الجدران. عندما يتعرَّض للضَّوء الأحمر، يتحوَّل P_r إلى P_{fr}، النَّشط الذي يُشجِّع الاستجابة في النّبات. يتحوَّل P_{fr} إلى P_r عندما يتعرَّض للضَّوء الأحمر البعيد. يتمُّ التَّحكُّم بكمية P_{fr} عن طريق تحطيم البروتين. يضع بروتين يوبيكوتين علامة على P_{fr} لتحطيمه في جسيم تحطيم البروتين.

يتمُّ تنظيم كمية P_{fr} أيضًا عن طريق التَّكسير. يوبيكوِتين هو بروتين يضع علامة لـ P_{fr} لكي يتمَّ نقله إلى **جسيم تحطيم البروتين Proteasome**، وهو مُمزق للبروتينات يتكوَّن من 28 بروتينًا. يمتلك جسيمُ محطم البروتين قناةً في الوسط، وعندما تعبر البروتينات، يتمُّ قصها إلى أحماض أمينية تُستعمل لبناء بروتينات أخرى. يتمُّ التحَّكُّم بعملية وضع العلامة، وإعادة تدوير جزيء P_{fr} بدقة من أجل المُحافظة على كميات ثابتة من الفايتوكروم في الخليّة.

وعلى الرَّغم من أنَّنا غالبًا نُشير هنا إلى الفايتوكروم بوصفه جزيئًا واحدًا، إلا أنَّ جزيئات فايتوكروم عدة تمَّ التّعرّف إليها، ويبدو أنَّ لها وظائف مُحدَّدة. في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*، تمَّ التّعرّف إلى خمسة أشكال من الفايتوكروم، من PHYA إلى PHYE، وكلها لها أدوار مُتداخلة، ولكنها مُتميِّزة في التَّحكُّم الضَّوئيّ بالنُّمو والتّطور.

كثير من استجابات النّموّ مُرتبطة بعمل الفايتوكروم

يشترك الفايتوكروم في كثير من استجابات النّموّ عند النباتات، بما في ذلك إنبات البذور، واستطالة المجموع الخضري، ورصد المسافات بين النباتات.

إنبات البذور

يُثبِّط الضَّوء الأحمر البعيد إنبات البذور، ويُحفِّزه الضَّوء الأحمر في كثير من النباتات. ولأنَّ الكلوروفيل يمتص الضَّوء الأحمر بشدَّة، ولكنه لا يمتص الضَّوء الأحمر البعيد، فإنَّ الضَّوء الرَّاشح عبر الأوراق الخضراء لقمم الأشجار فوق بذرة يحتوي كمية مُنخفضة من هذا الضَّوء. يُثبِّط الضَّوء الأحمر البعيد إنبات البذور بتحويل P_{fr} إلى الشَّكل غير النَّشط بيولوجيًّا P_r.

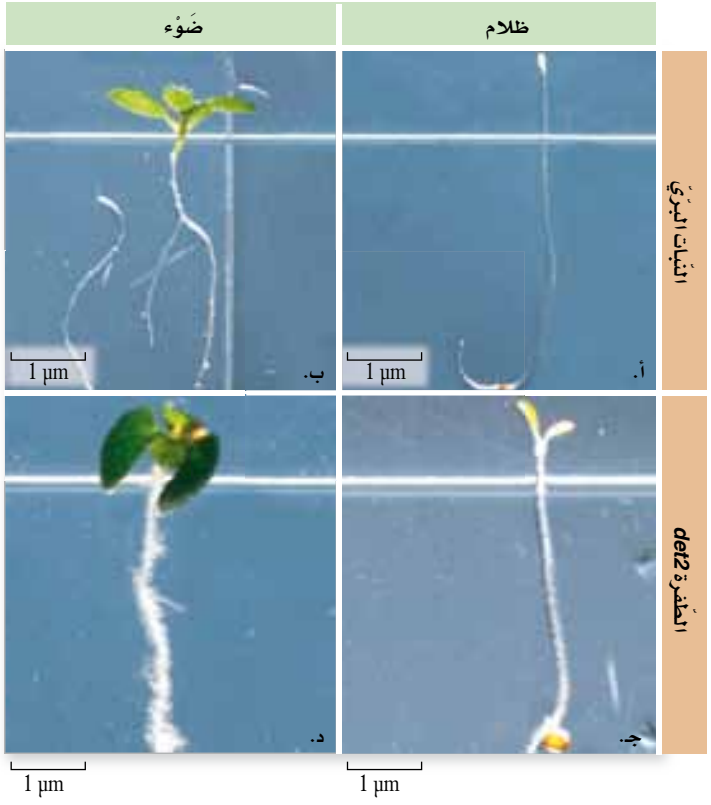
لهذا، فإنَّ البذورَ التي على الأرض تحت النباتات مُتساقطة الأوراق، والتي تفقد أوراقها في الشِّتاء، أكثرُ قابلية للإنبات في الرَّبيع بعد تحلُّل الأوراق، وتعرُّض البذور لأشعة الشَّمس المُباشرة، ولكمية أكبر من الضَّوء الأحمر. هذا التكيف يزيد بشكل كبير فُرص نشوء النّبات الصغير قبل أن تنمو أوراق النباتات الأطول، وتُكوِّن ظلًّا على النباتات الصَّغيرة، ويقل ضَوء الشَّمس المُتوافر للبناء الضَّوئيّ.

استطالة المجموع الخضري

إن سبب استطالة المجموع الخضري في النباتات الصّغيرة المحجوب عنها الضَّوء (تلك النباتات النَّحيلة الشَّاحبة بسبب تركها في الظَّلام) هو نقص الضَّوء الأحمر. يُصبح شكل هذه النباتات عاديًا عند تعرُّضها للَّون الأحمر، حيث تزداد كمية P_{fr}.

الاستطالةُ في **العتمة Etiolation** إستراتيجيةٌ لحفظ الطّاقة لمُساعدة النّبات على النّموّ في الظَّلام والوصول إلى الضَّوء قبل أن يموت. لا تُصبح النباتات خضراء اللَّون حتى يُصبح الضَّوء مُتوافرًا، فتقوم بتحويل الطَّاقة لاستطالة منطقة السلاميات بين العقد. هذه الإستراتيجية مُفيدة للنباتات الصغيرة عندما تنمو تحت الأرض، أو تحت غطاء من الأوراق.

نباتات رشاد الجدران التي بها طفرة عدم النّموّ في العتمة (*det2*) عندها استجابة ضعيفة للنُّمو في الظَّلام؛ إذ لا ينمو المجموع الخضري في القمة (الشكل 41-3). نباتات الطَّفرة *det2* تفقد أنزيمًا ضروريًّا للبناء الحيوي لهرمون براسينوستيرويد (يترجم حرفيًّا ستيرويد اللفت لاستخلاصه أولًا من حبوب اللقاح في اللفت)، ما جعل العلماء يظنون أنَّ جزيئات براسينوستيرويد تؤدي دورًا في استجابات النّبات نحو الضَّوء من خلال الفايتوكروم. (سنُناقش جزيئات براسينوستيرويد والهرمونات الأخرى لاحقًا في هذا الفصل).



الشكل 41-3

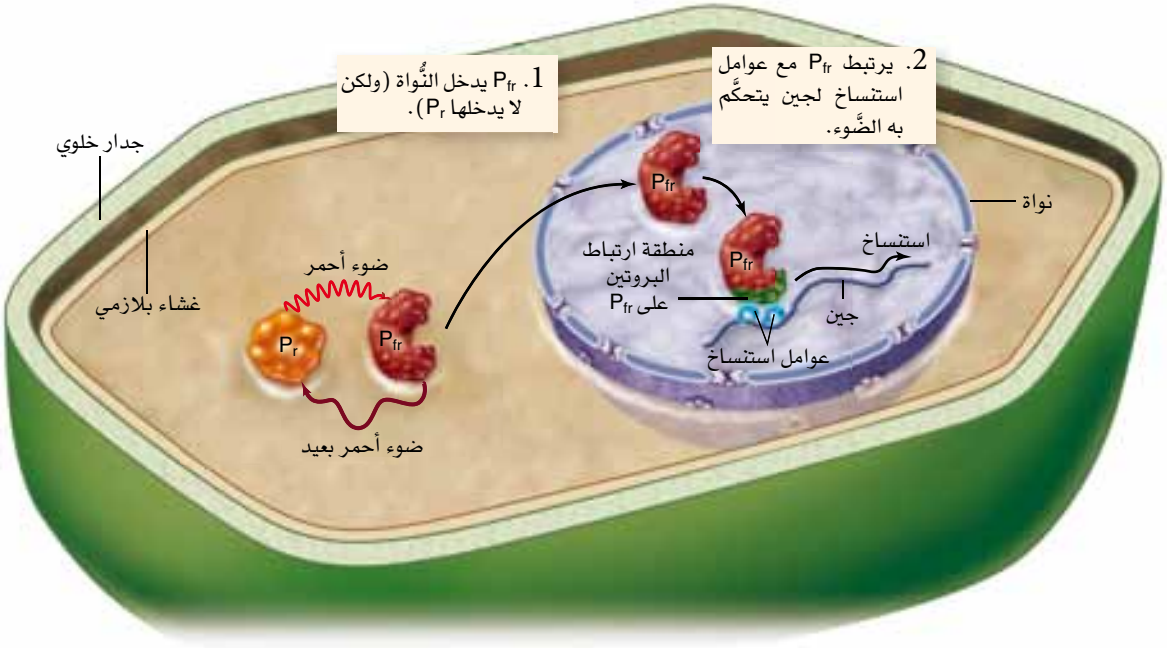
يتمُّ التَّحكم في النّموّ في الظلام عن طريق الضَّوء والجين *DET2* في نبات رشاد الجدران. *DET2* ضروريّ لنمو النباتات في الظَّلام.

رصد المسافات بين النباتات

يُستعمل كلٌّ من الضَّوء الأحمر والأحمر البعيد كذلك لتحديد المسافات بين النباتات. مرة أخرى، تزيد ظلال الأوراق من كمية الضَّوء الأحمر البعيد بالنِّسبة له. تقيس النباتات بطريقة ما كمية الضَّوء الأحمر البعيد المُرتد عائدًا إليها من الأشجار المُجاورة. وكلما تقاربت النباتات، زادت كمية الضَّوء الأحمر البعيد بالنِّسبة إلى الضَّوء الأحمر الذي تُحس به، وزاد احتمال نموها طولًا، وهي إستراتيجية تُنافس فيها الأشجار الأخرى على ضَوْءِ الشَّمس. إن تمَّ تعطيل إحساسها بالضَّوء الأحمر البعيد عن طريق وضع طوق مانع للضَّوء حول السَّاق، فإنَّ استجابة الاستطالة ستتوقف.

يُسهِّل P_{fr} التعبير عن جينات الاستجابة للضَّوء

أكثر من 2500 جين، وتساوي 10% من المجموع الجيني لنبات رشاد الجدران، تشترك في الاستجابة البيولوجية التي تبدأ بالتغيُّر الشَّكلي الفراغي لأحد جزيئات الفايتوكروم استجابة للضَّوء الأحمر. تشترك جزيئات الفايتوكروم في الكثير من مسارات الإشارة التي تُؤدي إلى التَّعبير الجيني. تتضمَّن بعض المسارات مفسفر البروتين أو بروتينات G (تم وصفه في الفصل الـ 8).



الشكل 41-4

يدخل P_{fr} النواة ويتحكَّم في التَّعبير الجيني.

يوجد الفايتوكروم في السيتوبلازم، ولكنه يدخل النواة ليُسهِّل عملية استنساخ جينات الاستجابة للضَّوء. عند تحول الجزيء P_r إلى الجزيء P_{fr}، يُمكنه أن ينتقل إلى النواة. عندما يُصبح داخل النواة، يرتبط الجزيء P_{fr} مع بروتينات أخرى ليشكِّل مُعقَّد استنساخ، يُؤدي إلى التعبير عن الجينات التي يتحكَّم بها الضَّوء (الشكل 41-4). يُعَدُّ موقعُ الارتباط مع البروتين على الفايتوكروم (انظر الشكل 41-1) ضروريًّا للتَّفاعل مع البروتينات التي تعمل بوصفها عوامل استنساخ.

يعمل الفايتوكروم أيضًا عبر مسارات إشارة مفسفر البروتين (بروتين كاينيز). عندما يتحوَّل الفايتوكروم إلى الشَّكل P_{fr}، فإنَّ منطقة مفسفر البروتين الخاصة به ربما تقوم بفسفرة الحمض الأميني سيرين، وتربطه مع النِّهاية الأمينية (N) للفايتوكروم نفسه (فسفرة ذاتية)، أو ربما تُفسفر سيرين بروتينًا آخر مُشتركًا في إشارة الضَّوء (الشكل 41-5). تُحفِّز الفسفرة سلسلة من تفاعلات الإشارة التي يُمكنها أن تُنشِّط عوامل استنساخ تُؤدي إلى استنساخ جينات يتحكَّم فيها الضَّوء.

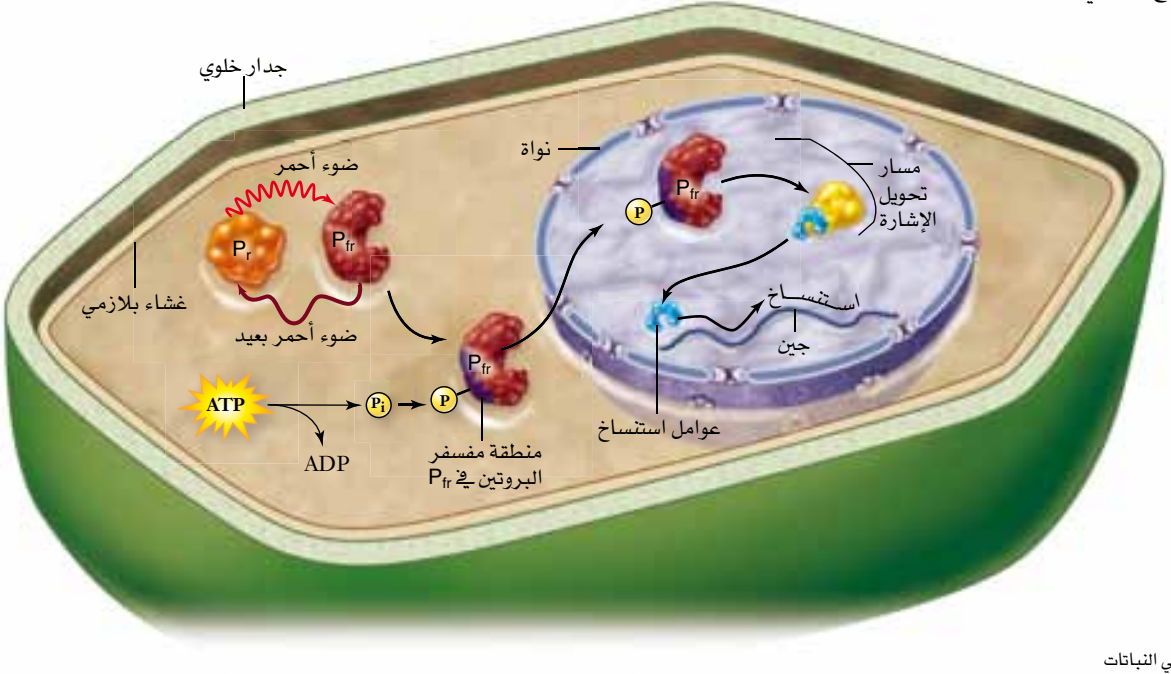
على الرَّغم من أنَّ الفايتوكروم يشترك في مسارات إشارة مُتعدِّدة، فإنَّه لا ينشط مُباشرة تلك الـ 10% من المجموع الجيني لنبات رشاد الجدران. بدلًا من ذلك، يُنشِّط الفايتوكروم التعبير عن جينات تنظيمية رئيسة تُدير التفاعلات المُعقَّدة التي تُؤدي إلى تغيُّر شكلي ضوئي وتأودات ضوئية. التَّعبير الجيني هو الخطوة الأولى فقط، مع أداء الهرمونات أدوارًا مُهمة أيضًا.

استقصاء

إذا أُعطيت بذرة لنبات بطفرة في موقع مفسفر بروتين الفايتوكروم، هل تتوقع أن تُشاهد أي استجابات تعتمد على الضَّوء الأحمر عند نموّ البذرة؟ فسّر إجابتك.

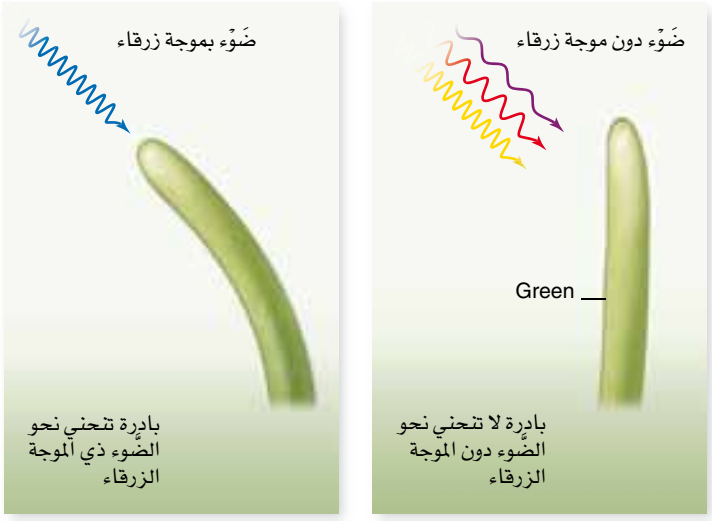
يُؤثر الضَّوء في النّموّ الاتجاهي

التَّأودات الضَّوئيّة *Phototropisms*، وهي استجابات نموّ اتجاهية، تُسهم في تباين شكل النّبات الكلي الذي نراه داخل النَّوع، مثل نموّ المجاميع الخضرية في اتجاه الضَّوء. التَّأودات – بالتَّحديد – مُثيرة للاهتمام؛ لأنَّها تتحدَّانا لكي نربط الإشارات البيئية مع الإحساس الخلوي بالإشارة، والتَّحويل إلى مسارات كيميائية حيوية، وفي النِّهاية استجابة نموّ مختلفة.



الشكل 41-5

منطقة كاينيز لـ P_{fr} تُفسفر P_{fr}، مُباشرة أو غير مُباشرة ما يُؤدي إلى تعبير جيني يتحكَّم فيه الضَّوء. في هذا المثال، تُؤدي الإشارة إلى إطلاق عامل استنساخ من مُعقَّد بروتيني.



الشكل 41-6

التّأوّد الضَّوئيّ. تنمو بادرات الشعير نحو الضَّوء ذي الموجة الزرقاء. تُشير الألوان إلى لون الضَّوء السَّاقط على البادرات. وتُشير الأسهم إلى اتجاه الضَّوء.

التّأوّد الضَّوئيّ الإيجابي في السِّيقان

استجابات التّأوّد الضَّوئيّ تشمل انحناء السِّيقان النَّامية وأجزاء النّبات الأخرى نحو مصادر الضَّوء ذي الطُّول الموجي الأزرق (مدى 460 نانومترًا) (الشكل 41-6). بشكل عام، السِّيقان موجبة التّأوّد الضَّوئيّ، إذ تنمو نحو مصدر الضَّوء، ولكن مُعظم الجذور لا تستجيب للضَّوء، أو بحالات استثنائية، تُظهر استجابة ضَوْئِيَّة سالبة ضعيفة.

إن تفاعلات التّأوّد الضَّوئي للسِّيقان ذات قيمة تكيُّفية بشكل واضح، فهي تمنح النباتات تعرُّضًا أكبر للضَّوء المُتوافر. وإنها مُهمة أيضًا في تحديد نموّ أعضاء النّبات، ومن ثم، مظهر النّبات. قد تُظهر الأوراق المُنفردة أيضًا استجابات تأود ضَوْئِيٍّ؛ موقع الأوراق مُهم لفاعلية البناء الضَّوئيّ عند النّبات. ربما يكون الهرمون النباتي الأوكسين *Auxins*، المذكور في جزء لاحق، مُشتركًا في مُعظم استجابات النّموّ الضَّوئية للنباتات إن لم يكن في كلّها.

مُستقبلات الضَّوء الأزرق

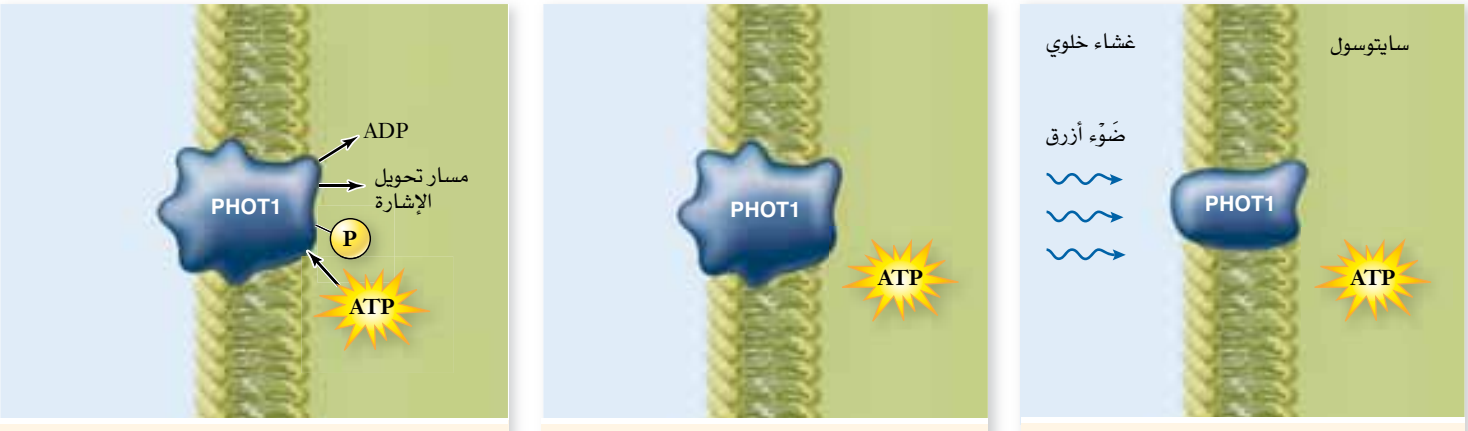
قاد التّعرّف الحديث إلى مُستقبلات اللَّون الأزرق في النباتات إلى اكتشافات مُثيرة عن كيفية ربط الإشارة الضّوئية في النِّهاية مع استجابة تأود ضوئي. تمَّ التّعرّف إلى مُستقبل ضوء أزرق يُدعى **فوتوتروبين 1 phototropin (PHOT1) 1** من خلال دراسة نبات ذي طفرة غياب التأود الضوئي.

يملك بروتين PHOT1 منطقتين حسَّاستين للضَّوء، تُغيِّران شكليهما استجابة للَّون الأزرق. يُنشِّط هذا التَّغيُّر منطقة أخرى على البروتين هي عبارة عن أنزيم مفسفِر (كاينيز). كلٌّ من PHOT1 ومُستقبلٍ شبيهٍ آخر، هو PHOT2، هما مُستقبلا مفسفِر خاصان بالنباتات. جزء من PHOT1 هو مفسفِر يقوم بالفسفرة الذَّاتية (الشكل 41-7). في الوقت الحالي، نفهم فقط الخطوات الأولى في عملية تحوُّل الإشارة هذه. وسوف يكون من المُثير إماطة اللِّثام عن قصة مسار تحويل الإشارة، ما سيُفسر كيفية نموّ النباتات نحو الضَّوء.

السَّاعات (الإيقاعات) اليومية غير مُعتمدة على الضَّوء، ولكنّه ينظمها

على الرَّغم من وجود إيقاعات أقصر، وكذلك أطول بكثير، فإنَّ **الإيقاعات اليومية Circadian rhythms** "حول اليوم" شائعة ومُنتشرة بشكل مُحدَّد بين المخلوقات حقيقية النّوى. إنَّها تربط دورة النَّهار واللَّيل على الأرض، على الرَّغم من أنَّها لا تحدث كل 24 ساعة تمامًا من حيث المدة الزَّمنية.

أول من عرَّف الإيقاعات اليومية هو عالِمُ الفلك الفرنسي، جين دي ميران، عام 1729، الذي درس نبات "السّت المستحيَّة" الحسَّاس (*Mimosa pudica*)، الذي يُغلق أوراقه في اللَّيل. عندما وضع دي ميران النباتات في ظلام تام، استمرت في "نومها" و "استيقاظها" كما لو كانت مُعرَّضة لليل ونهار. هذه واحدة من أربع خصائص من الإيقاع اليومي- إنَّه يجب أن يستمر في الحدوث في ظل غياب المُدخلات والأدلة الخارجية. ليس من الضرورة أن تتعرَّض النباتات ذات الإيقاع اليومي، حقيقة، لنمط من ضوء النَّهار أو العتمة لكي تحدث دورتها.



1. ضَوْء بطول موجي أزرق يضرب غشاء خلية نباتية يحتوي على phototropin 1 (PHOT1).

2. يمتص PHOT1 اللَّون الأزرق، فيحدث تغيُّر في شكله.

3. يُؤدي هذا التَّغيُّر في الشَّكل إلى الفسفرة الذَّاتية، مُحفِّزًا مسار تحويل الإشارة.

الشكل 41-7

مُستقبل الضَّوء الأزرق. يُنشِّط اللَّونُ الأزرق المنطقةَ الحسَّاسةَ للضَّوء لـ PHOT1، التي تحفِّز بدورها منطقة مفسفر PHOT1 لكي تتفسفر ذاتيًّا. هذه فقط الخطوة الأولى لمسار تحويل الإشارة الذي يُؤدي إلى التّأوّد الضَّوئيّ.

إضافة إلى ذلك، يجب أن تكون مدة الإيقاع اليومي الزَّمنية 24 ساعة تقريبًا، وأنَّ الدورة يُمكن أن تُنظم أو أن يعاد ضبطها. على الرَّغم من أن النباتات التي تبقى في الظَّلام ستستمر في الدَّورة اليومية، فإنَّ مدة الدَّورة ربما تنزاح عن فترة النَّهار واللَّيل الحقيقية، فتُصبح غير مُتزامنة. في البيئة العادية، تنزاح الدَّورة إلى الدَّورة اليومية من خلال عمل الفايتوكروم ومُستقبلات الضَّوء الأزرق.

في حقيقيات النّوى الأخرى، ومن ضمنها الإنسان، هناك تناغمات يومية، ولربما جرَّبتَ اختلاف التَّوقيت عند سفرك بالطائرة قاطعًا مناطق عدَّة ذات توقيتات زمنية مختلفة. التَّعافي من اختلاف التَّوقيت يتطلب أن تنزاح إلى منطقة التَّوقيت الجديدة.

الميزة الأخرى للدَّورة اليومية، هي أنَّ الساعة يُمكنها أن تُعوِّض عن الفروق في درجات الحرارة، ولذلك تبقى الفترة ثابتة. هذه الميزة فريدة، بالاعتماد على ما نعرفه عن التَّفاعلات الكيميائية الحيوية؛ لأنَّ مُعظم مُعدَّلات التَّفاعلات تختلف بشكل واضح بالاعتماد على درجة الحرارة. توجد السَّاعات اليومية في كثير من المخلوقات، ويبدو أنها نشأت بشكل مُستقل مرات عدَّة.

تحدث تغيُّرات الإيقاع اليومي المُنعكسة في حركات الورقة بشكل نموذجي عن طريق تغيير ضغط الامتلاء للخلية؛ وسنصف هذه التَّغيُّرات في جزء لاحق.

على الرَّغم من أنَّ النباتات لا تستطيع التَّحرُّك بعيدًا عن الظُّروف المُثلى أو نحوها، فإنَّ بإمكانها أن تنمو وتتطوَّر استجابة للإشارات البيئية. يُغيِّر الضَّوء الأحمر شكل الفايتوكروم، ويُمكنه أن يُحفِّز عملية التَّشكُّل الضَّوئيّ. التّأوّدات الضَّوئية هي استجابة نموّ وحيدة الاتجاه نحو مصدر ضوء، هو غالبًا الأزرق. السَّاعات (الإيقاعات) اليومية هي ساعات ضبط داخلية تُحافظ على حركات النّبات والاستجابات الأخرى مُتزامنة مع البيئة.

41-2 الاستجابات للجاذبية

عند إمالة نبات وتركه في مكانه، فإنَّ المجموع الخضري ينحني وينمو إلى الأعلى. يحدث الشَّيء نفسه عندما تدفع عاصفة نباتًا نحو أرض الحقل. هذه أمثلة على عملية **التّأوّد الأرضي Gravitropism**، أيّ استجابة النّبات لمجال الجاذبية الأرضية (الشكل 41-8؛ شاهد أيضًا مدخل الفصل). ولأنَّ النباتات تنمو أيضًا استجابة للضَّوء، فإنَّ فصل تأثيرات التّأوّد الضَّوئيّ ضروري في دراسة التّأوّد الأرضي.

الشكل 41-8

استجابة النّبات للجاذبية. هذا النّبات وُضع أفقيًا وسُمِح له بالنُّمو لسبعة أيام. لاحظ الاستجابة الأرضية السَّلبية للمجموع الخضري.

استقصاء

أين تتوقع وجود التركيز الأعلى للأوكسين؟

تصطف النباتات مع مجال الجاذبية: نظرة عامة

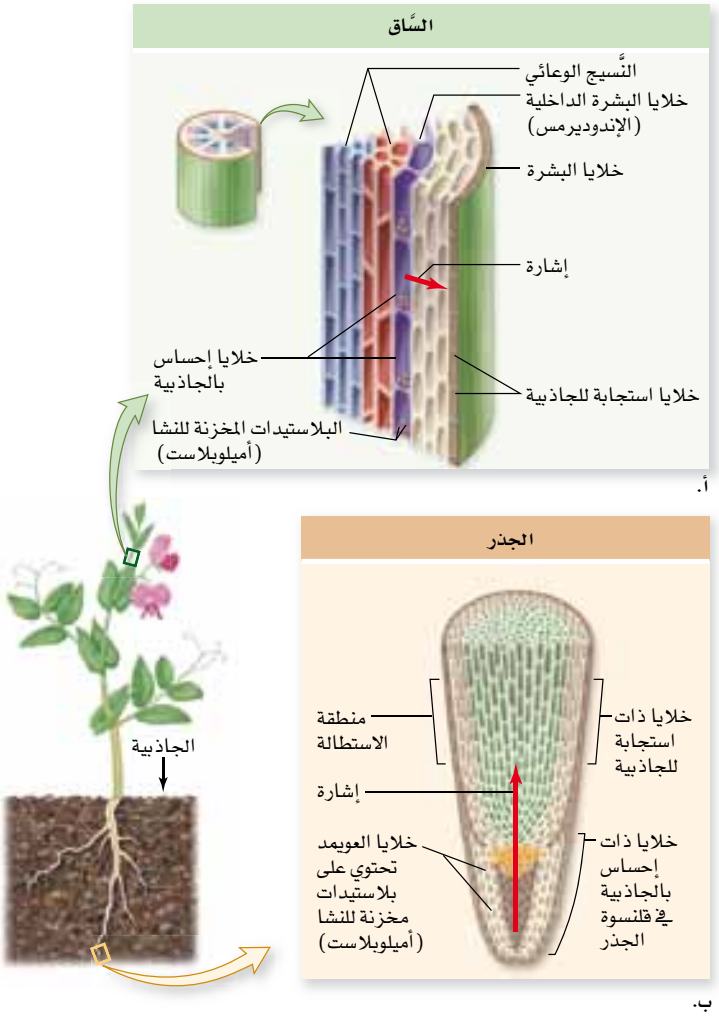
تُوجد استجابات التّأوّد الأرضي عند النّبات، عندما ينمو الجذر إلى الأسفل والمجموع الخضري نحو الأعلى. لماذا يمتلك المجموع الخضري استجابة تأود أرضي سلبية (ينمو بعيدًا عن مركز الجاذبية)، في حين يمتلك الجذر استجابة تأود أرضيّ إيجابية؟ يؤدي الأوكسين دورًا رئيسًا في استجابة التّأوّد الأرضي، ولكن يُمكن ألّا يكون الوحيد الذي ينقل معلومات الجاذبية الأرضية في النّبات.

سرَّعت القدرةُ على إجراء تجارب على مكوك الفضاء في بيئة خالية من الجاذبية الأرضية البحثَ في هذا المجال. وأضافت دراسة نباتات ذات طفرة في التّأوّد الأرضي أيضًا مزيدًا من المعلومات عن موضوع التّأوّد الأرضي. اقترح الباحثون أربع خطوات عامة تُؤدي إلى استجابة التّأوّد الأرضي، هي:

1. ترصد الخليّة الجاذبية الأرضية.
2. تُحوّل إشارة ميكانيكية إلى إشارة فسيولوجية في الخليّة التي أحسَّت بالجاذبية.
3. تُحوّل الإشارة الفسيولوجية في داخل الخليّة وفي خارجها إلى خلايا أخرى.
4. يحدث نموّ خلوي مُتمايز، مُؤثِّرًا في الخلايا في الجوانب "العُليا" و"السُّفلى" في الجذر، أو المجموع الخضري.

في الوقت الحالي، هناك جدل بين العلماء على خطوات الإحساس بالجاذبية. يتمُّ الإحساس بالجاذبية في المجموع الخضري على طول السَّاق في خلايا الإندوديرم التي تُحيط بالنَّسيج الوعائي (الشكل 41-9 أ)، وتحدث الإشارة في اتجاه خلايا البشرة الخارجية. أما في الجذور، فإن القلنسوةَ موقع الإحساس بالجاذبية، يجب أن تُحفِّز الإشارة استطالة خلوية مُتمايزة، وانقسامًا خلويًّا في منطقة الاستطالة (الشكل 41-9 ب).

في كلٍّ من المجاميع الخضرية والجذور، تغطس **بلاستيدات النَّشا Amyloplasts**، نحو مركز مجال الجاذبية الأرضية، وبذلك فهي ربما تكون مُشتركة في الإحساس بالجاذبية. تتفاعل بلاستيدات النَّشا مع الهيكل الخلوي. يؤدي الأوكسين دورًا واضحًا في نقل الإشارة بين الخلايا الحسَّاسة للجاذبية وتلك التي تحتوي على بلاستيدات نشا، والمكان الذي يحدث به النّموّ، لكن الرَّابط بين بلاستيدات النَّشا والأوكسين غير مفهوم بشكل كامل.



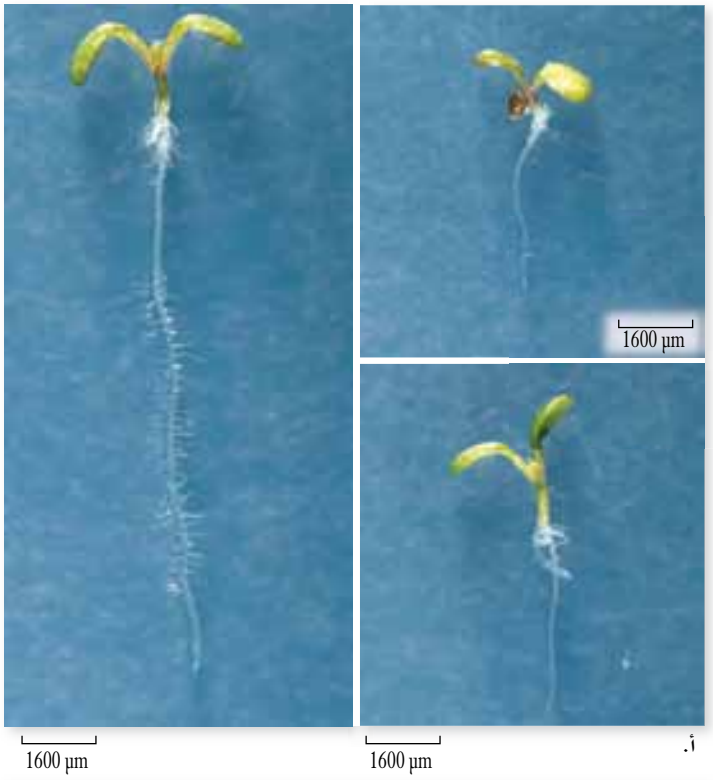
الشكل 41-9

مواقع الإحساس بالجاذبية والاستجابة لها في الجذور والمجاميع الخُضرية.

تنحني السِّيقان بعيدًا عن مركز الجاذبية

يجعل ازدياد تركيز الأوكسين على الجانب السُّفلي في السِّيقان الخلايا في تلك النَّاحية تنمو أكثر من الخلايا على الجانب العلوي. النَّتيجة هي انحناء السّاق إلى الأعلى بعكس قوة الجاذبية- بعبارة أخرى، استجابة جذب أرضي سالبة *Negative gravitropic response*. مثل هذه الفروق في تركيز الهرمون لم تُسجّل بصورة أفضل في الجذور. ومع ذلك، فسرعة نمو الجوانب العُليا للجذور المُتجهة أفقيًّا أسرع من نموّ الجوانب السُّفلى، مُسبِّبة نموّ الجذر في النِّهاية إلى الأسفل؛ تُسمى هذه الظاهرة استجابة جذب أرضي مُوجبة *Positive gravitropic response*.

تم تعريف نباتي رشاد الجدران؛ يحمل أحدهما طفرة الفزَّاعة، *Scarecrow (scr)* والآخر طفرة الجذر القصير *Short root (shr)*، حيث لكلّ منهما طراز شكلي شاذّ للجذر، ولكن الطفرتين تؤثران أيضًا في التّأوّد الأرضي للمجموع الخضري (الشكل 41-10). الجينان كلاهما ضروريان للتَّطور الطَّبيعي للبشرة الداخلية (الإندوديرم) (انظر الشكل 36-16). دون بشرة داخلية فعالة بشكل تام، تفقد السِّيقان الاستجابة الطَّبيعية للجاذبية. تحمل خلايا البشرة الداخلية هذه بلاستيدات نشا في السِّيقان، وفي النباتات ذات الطَّفرة، تفشل البشرة الداخلية للسَّاق في التَّمايز وإنتاج بلاستيدات نشا حسَّاسة للجاذبية.



الشكل 41-10

بلاستيدات النَّشا في إندوديرم السَّاق مطلوبة للتَّأود الأرضي. أ. طفرات *scr* و *shr* في رشاد الجدران تمتلك تطوّرَ جذر غير طبيعي؛ لأنَّها لا تمتلك طبقة إندوديرم (بشرة داخلية) مُتمايزة بشكل تام. ب. يمتد خلل البشرة الداخلية في السَّاق، مانعًا الاستجابة مُوجبة التّأوّد الأرضي التي تحدث في الأنواع البرية.

تنحني الجذور نحو مركز الجاذبية

في الجذور، تقع الخلايا الحسَّاسة للجاذبية في القلنسوة، والخلايا التي تقوم بالنّموّ غير المُتماثل هي في الحقيقة موجودة في منطقة الاستطالة البعيدة، وهي الأقرب إلى القلنسوة. كيف تنتقل هذه المعلومات عبر هذه المسافة هو سؤال مُثير للاهتمام. ربما يؤدي الأوكسين دورًا، ولكن عند تثبيط نقل الأوكسين، وُجِدَ أنه لاتزال تحدث استجابة جذب أرضي في منطقة الاستطالة البعيدة. لقد افتُرِضَ وجودُ نوعٍ من الإشارة الكهربائية التي تتضمن استقطابًا غشائيًّا، وقد فُحصت هذه الفرضيةُ على متن مكوك الفضاء. إلى الآن، لم يتم الحُكم على الآلية الصَّحيحة.

يؤكد العدد المُتزايد من طفرات الأوكسين في الجذور أنَّ للأوكسين دورًا في التّأوّد الأرضي، على الرغم من أنَّه ربما ليس إشارة طويلة المدى بين قلنسوة الجذر ومنطقة الاستطالة. فالطَّفرات التي تُؤثِّر في دخول الأوكسين وخروجه يُمكن أن تلغي استجابة الجذب الأرضي عن طريق تغيير اتجاه نقل هذا الهرمون.

وقد تُفاجأ عندما تعلم أنَّ جذور بعض النباتات في الغابات المطرية الاستوائية، ربما تنمو فوق سيقان النباتات المُجاورة، بدلًا من نموّها الطَّبيعي كغيرها من الجذور. ويبدو أن مياه المطر تُذيب المواد الغذائية، أولًا، في أثناء مرورها عبر أوراق الجُزء العلوي من الغابة، وثانيًا، عند جريانها عبر جذوع الأشجار. يُعتمد على هذا الماء بوصفه مصدرًا مصدر للمواد الغذائية أكثر من تربة الغابة المطرية الفقيرة بالمواد الغذائية، حيث تنغرس النباتات. إنَّ تفسير هذه الظاهرة بالاعتماد على الفرضية الحالية يُعدّ تحدِّيًا. لقد اقترح الباحثون أنَّ الجذور أكثر حساسية للأوكسين من المجاميع الخضرية، وأنَّ الأوكسين في الحقيقة ربما يُثبِّط النّموّ على الجهة السُّفلية من الجذور، مُسبِّبًا استجابة جذب أرضي مُوجبة. وربما تنخفض في هذه النباتات الاستوائية، حساسية الجذور للأوكسين.

عادة، يجعل التّأوّد الأرضي، أو استجابة النباتات للجاذبية الأرضية، المجاميع الخضرية تنمو إلى الأعلى (تأود أرضي سلبي) في حين تنمو الجذور إلى الأسفل (تأود إيجابي).

3-41 الاستجابة للمُنبهات الميكانيكية

تستجيب النباتات للَّمس والمُنبهات الميكانيكية الأخرى بطرق عدَّة، بناءً على نوع النباتات والمُنبه. في بعض الحالات، تُغيِّر النباتات شكلها بصورة دائمة استجابةً لضغوط ميكانيكية، بعملية تُدعى **التَّشكُّل اللَّمسي Thigmomorphogenesis**. يُمكن رؤية هذا التَّغيُّر في الاتجاه الذي تنمو فيه الأشجار، حيث تهبُّ الرِّياح من جهة واحدة. استجابات أخرى تكون مُنعكسة وتحدث في مدة قصيرة، كما عند سقوط أوراق نبات الميموزا (السّت المستحيّة) استجابة للَّمس. هذه الاستجابة ليست تأودًا، ولكنها حركات امتلاء تحدث بسبب تغيُّرات في ضغط الماء الدَّاخلي.

يُمكن أن يُحفِّز اللَّمس استجابات نموّ غير مُنعكسة

التّأوّد اللّمسيّ Thigmotropism هو نموّ اتجاهي لنبات أو جزء منه استجابة لمُلامسته لجسم، كجسم حيوان، أو نبات آخر، أو حتى الرِّيح (الشكل 41-11). **الاستجابات اللَّمسية Thigmonastic responses** شبيهة بالتّأوّد اللَّمسي، ما عدا أنَّ اتجاه الاستجابة يبقى كما هو بغض النَّظر عن اتجاه المُنبه.

النباتات الطويلة النَّحيلة أكثر احتمالًا لأن تنكسر عند هبوب الرِّياح أو في عاصفة مطرية من النباتات القصيرة عريضة السلاميات. الإشارات البيئية مثل الرِّياح دائمة الهبوب، أو احتكاك نبات مع آخر كافية لتحفيز تغيُّر شكلي يؤدي إلى منطقة سلاميات أسمك وأقصر. وفي بعض الأحيان، يُعَدُّ تكرار لمس نبات بأصبع كافٍ ليُسبِّب تغيُّرات في نموّ النّبات.

المحاليقُ *Tendrils* سيقانٌ مُتحورةٌ تستعملها بعض الأنواع لتُثبِّت نفسها في البيئة. عندما يُلامس المحلاق جسمًا، فإنَّ خلايا بشرة مُتخصِّصة تحس بالتَّلامس، وتبدأ بالنّموّ غير المُتساوي، مُسبِّبة التفاف المحلاق حول الجسم، أحيانًا خلال 3 إلى 10 دقائق فقط. ويبدو أن هرموني الأوكسين والإيثيلين، يشتركان في حركات المحلاق هذه، ويُمكن لهما أن يُحفِّزا الالتفاف حتى دون وجود مُؤثِّر التَّلامس. بشكل مُثير للاهتمام، تلتف محاليق بعض النباتات نحو موقع المُنبه (نموّ تأوّد لَمْسِيّ)، في حين قد تلتف محاليق أنواع أخرى في اتجاه عقارب الساعة دائمًا، بغض النَّظر عن جهة المحلاق التي تتلامس مع الجسم. في بعض النباتات الأخرى، مثل ياسمين البر، واللّبلاب، والهالوك، تلتف أعناق الأوراق، أو سيقان غير مُتحورة حول سيقان أخرى أو أجسام صلبة.

من أكثر استجابات اللَّمس مأساوية إطباق صائد الذُّباب فينوس. كما ناقشنا في الفصل الـ 39، تغلق الأوراق المُتحورة لصائد الذُّباب استجابة لمُؤثِّر لَمْس، مُلتقطة الحشرات، أو مصادر البروتين المُحتملة الأخرى. يُمكن لصائد الذُّباب أن يُغلق

الشكل 41-11

التّأوّد اللَّمسي. الاستجابة اللَّمسية لهذين السَّاقين المُزدوجتين تجعلهما تلتفان حول جسم تلامسا معه.

خلال 0.5 ثانية. تُسبِّب خلايا البشرة أو خلايا الطبقة المُتوسطة المُتضخمة لصائد الذُّباب إغلاق المصيدة. سرعة إغلاق المصيدة يُحفِّزها شكل الورقة، التي تنقلب بين الشّكلين المُقعَّر والمُحدَّب.

ما هو مُثير في هذه الاستجابة بالتَّحديد هو أنَّ الخلايا الخارجية تنمو فعلًا. فقد تُصبح جدران الخلايا طرية استجابة لإشارة كهربائية تتحرَّك من خلال الورقة عند لمس شعرات التَّحفيز، ويدفع ضغط امتلاء الماء ضد الجدران الطرية إلى تضخم الخليّة. تختلف آلية النّموّ هذه عن حركات الامتلاء الأخرى (سنُناقش هذا بعد قليل) لأنَّ الماء الموجود داخل الخليّة حاليًا، لم ينتقل إليها استجابة للإشارة الكهربائية.

إن تمَّ إمساك فريسة قابلة للهضم، فإنَّ المصيدة ستفتح بعد 24 ساعة من خلال نموّ الخلايا الدَّاخلية للمصيدة. ويُمكن لاستجابة النّموّ هذه أن تُحفَّز فقط أربع مرات تقريبًا قبل أن تموت الورقة، ربما بسبب الحاجة الكبيرة للطَّاقة، ولأنَّ ورقة صائدة الذُّباب المُنفردة تنفذ منها الطَّاقة.

لقد ثبت أنَّ رشاد الجدران نبات قيِّم بوصفه نموذجًا لدراسة استجابات النّبات للَّمس. تمَّ التّعرّف إلى جين يتمُّ التعبير عنه بمُستويات أكبر بِـ 100 ضعف بعد 10 إلى 20 دقيقة من اللَّمس. الجين مسؤول عن بروتين شبيه بالكالموديولين الذي يرتبط بأيونات الكالسيوم، المسؤولة عن عدد من العمليات الفسيولوجية في النّبات. بمعرفتك لقيمة الوراثة الجُزيئية في تفصيل المسارات الواصلة بين الإشارة البيئية واستجابة النّموّ، يُوفِّر جين اللَّمس هذا خطوة أولى واعدة في فهم كيفية استجابة النباتات للَّمس.

الاستجابة المُنعكسة للَّمس والمُنبهات الأخرى تتضمَّن ضغط الامتلاء

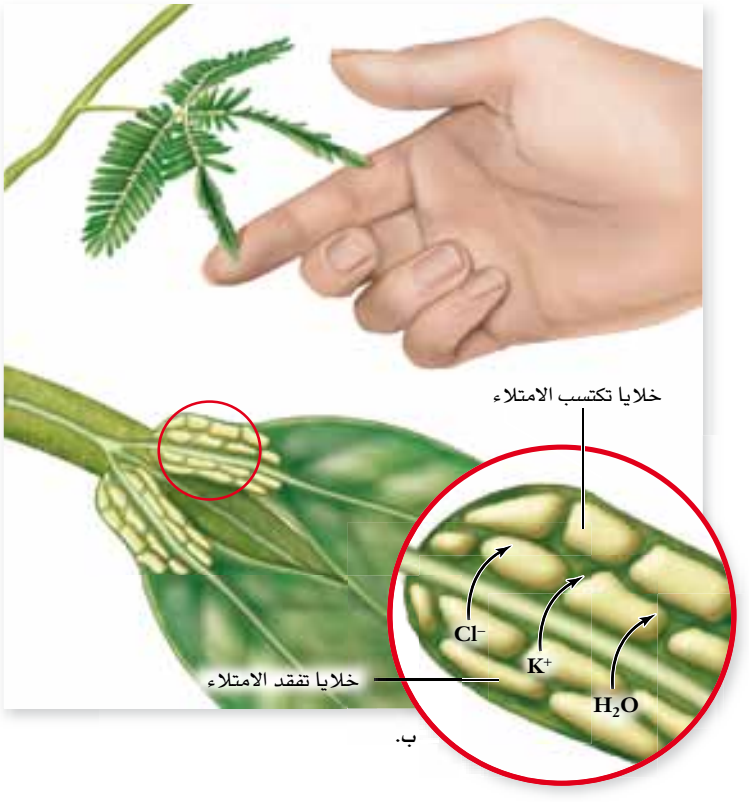
بخلاف التَّأودات، تعتمد بعض حركات النباتات التي يُحفِّزها اللَّمس لا على استجابات نموّ، ولكنها تنشأ بدلًا من ذلك عن طريق تغيُّرات متعلقة بضغط الامتلاء لخلايا مُحدَّدة. ضغط الامتلاء، كما سبق ذكره في الفصل الـ 38، هو ضغط داخل الخليّة الحية ناتج عن انتشار الماء إلى داخلها. إذا غادر الماء خلايا مُمتلئة، فإنَّ الخلايا قد ترتخي، مُسبِّبًا حركة النّبات؛ وعلى العكس، دخول الماء إلى خلية مُرتخية ربما يُسبِّب أيضًا الحركة، حيث تُصبح الخليّة مُمتلئة مرة أخرى.

تمتلك كثير من النباتات، ومن ضمنها العائلة البقولية، حركات أوراق استجابة للَّمس، أو لمُنبهات أخرى. بعد التَّعرُّض للمُنبه، تكون التَّغيُّرات في توجُّه الورقة مُرتبطة أكثر مع تغيُّرات سريعة في ضغط الامتلاء في **الوسائد Pulvini**، وهي انتفاخات مُتعدِّدة الخلايا ذات جانبين توجد في قاعدة الورقة أو الوريقة. عند تعرُّض أوراق ذات وسائد، مثل تلك التي في نبات الميموزا الحسَّاس (*Mimosa pudica*)، للتَّنبيه من قبل الرّيح، أو الحرارة، أو اللمس، أو في بعض الأحيان، الضَّوء الشديد، تتولَّد إشارة كهربائية، ومن ثَمَّ تتحوَّل إلى إشارة كيميائية، مع هجرة أيونات البوتاسيوم يتبعها الماء من خلايا في نصف الوسادة إلى الفراغ بين خلايا النِّصف الآخر من الوسادة.

فقدان ضغط الامتلاء في نصف الوسادة يجعل الورقة "تنثني". حركات الأوراق والوريقات في النّبات الحسَّاس تكون سريعة بشكل خاص؛ إذ يحدث الانثناء خلال ثانية أو ثانيتين بعد لمس الأوراق (الشكل 41-12). بعد مدة تتراوح من 15 إلى 30 دقيقة من انثناء الأوراق والوريقات، ينتشر الماء عائدًا إلى الخلايا التي غادرها نفسها، وتعود الورقة إلى وضعها الأصلي.

بعض حركات الامتلاء يُحفِّزها الضَّوء. على سبيل المثال، أوراق بعض النباتات قد

أ.



ب.

الشكل 41-12

النَبات الحسَّاس ميموزا (السَت المستحيَّة) (*Mimosa pudica*). أ. أنصال أوراق الميموزا مقُسَّمة إلى وُريقات عدَّة؛ عند قاعدة كلّ وريقة يُوجد تركيب مُنتفخ يُدعى الوسادة. ب. التَّغيُّر في ضغط الامتلاء يجعل الوريقات تنطوي استجابة للمُؤثِّر. عندما تُلمس الأوراق (الورقتان المركزيتان)، تتحرَّك الأيونات إلى الجهة الخارجية من الوسادة، فيتبعها الماء بالخاصية الأسموزية، ويُؤدي التَّناقص في ضغط الامتلاء الدَّاخلي إلى الانطواء.

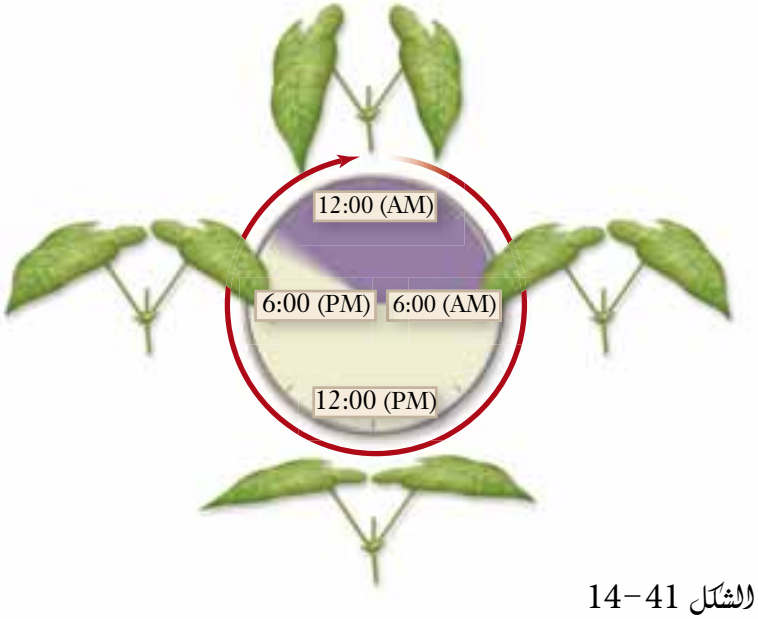
الشكل 41-13

تتبُّع الشَّمس. أزهـار دوار الشَّمس هـذه تتبع حركة الشَّمس كلّ يوم.

تتبَّع الشَّمس، وتترتب أنصالها بزوايا قائمة معها؛ أما كيف يتمُّ التَّحكُّم في اتجاهها، على كلّ حال، فمازال غير مفهوم بشكل جيد. يُمكن لهذه الأوراق أن تتحرَّك بسرعة كبيرة (تصل إلى نحو 15 درجة في الساعة). هذه الحركة تزيد من فعالية البناء الضَّوئيّ، وهي شبيهة بالألواح الشَّمسية المُصمَّمة لتتبُّع الشَّمس (الشكل 41-13).

بعض أشهر التَّغيُّرات المُنعكسة التي سببها ضغط الامتلاء هي الإيقاعات اليومية المُشاهدة في الأوراق والأزهـار التي تتفتح خلال النَّهار، وتُغلق خلال الليل، أو العكس. على سبيل المثال، أزهار نباتات الساعة الرَّابعة تفتح في الرَّابعة عصرًا، وبتلات أزهـار الرَّبيع المسائية تتفتح في اللَّيل. كما ذكرنا سابقًا، تُغلق أوراق النّبات الحسَّاس في اللَّيل. أوراق الفاصولياء تكون أفقية خلال النَّهار عندما تكون وسائدها مُمتلئة، ولكنها تُصبح عمودية تقريبًا في اللَّيل عندما تفقد وسائدها الامتلاء (الشكل 41-14). حركات النَّوم هذه تُقلِّل فقدان الماء عن طريق النَّتح خلال اللَّيل، ولكنها تزيد من مساحة سطح البناء الضَّوئيّ خلال النَّهار.

التَّأوّد اللَّمسي والحركاتُ النَّاتجة عن اللَّمس استجابات نموّ للنبات عند اللَّمس. حركات الامتلاء للنباتات مُنعكسة، وتتضمَّن تغيُّرات في ضغط الامتلاء لخلايا مُحدَّدة.



الشكل 41-14

حركات النَّوم في أوراق الفاصولياء. في نبات الفاصولياء، تكون أنصال الورقة أفقية في النَّهار وعمودية خلال اللَّيل.

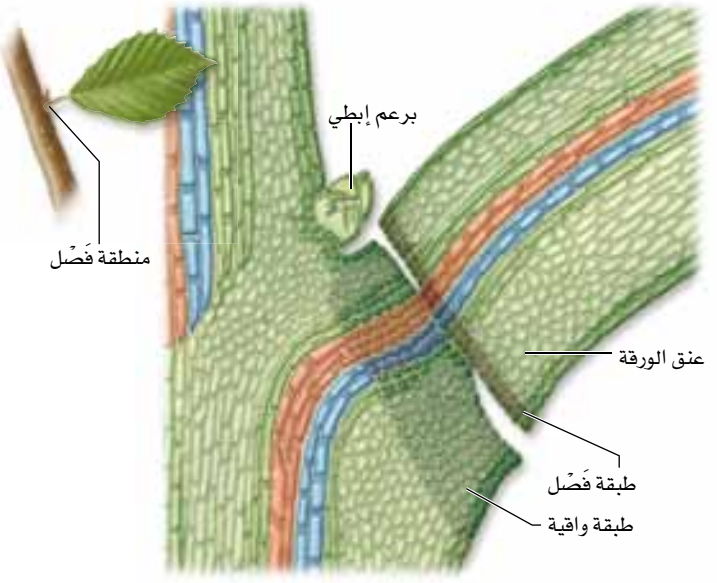
41-4 الاستجابات للماء ولدرجة الحرارة

في بعض الأحيان، لا يعد تحوير اتجاه نموّ النّبات كافيًا لحماية النّبات من الظُّروف القاسية. فالقُدرة على إيقاف النّموّ والدُّخول في مرحلة سكون عندما تكون الظُّروف غير مُناسبة، مثل التَّغيُّرات الموسمية في درجات حرارة الجو، توفّر ميزة بقاء. أوضح مثال لذلك هو سكون البذور، ولكن هناك طرقًا أخرى لتحمُّل الأوقات السيئة أيضًا.

طوَّرت النباتات أيضًا تكيفات لتذبذبات درجات الحرارة قصيرة المدى، مثل تلك التي تحدث في أثناء موجة حارة أو برد مُفاجئ. تشمل هذه الإستراتيجيات تغيُّرات في تركيب الغشاء وإنتاج بروتينات الصَّدمة الحرارية.

سكون النبات استجابة لكلٍّ من الماء، ودرجة الحراة، والضَّوء

في المناطق المُعتدلة، نربط السُّكون مع الشِّتاء بشكل عام، حيث درجات الحرارة تحت الصِّفر، وما يُرافق ذلك من عدم توافر الماء ما يجعل نموّ النّبات مُستحيلًا. خلال هذا الموسم، تبقى براعم الشُّجيرات والأشجار مُتساقطة الأوراق في حالة سكون، وتبقى القمم النَّامية المرستيمية محمية بشكل جيد داخل حراشف مطوية. تقضي الأعشاب المُعمِّرة الشتاء تحت الأرض، على شكل سيقان قصيرة،



الشكل 41-15

فَصْل الورقة. تُسبِّب تغيُّرات هرمونية في منطقة الفَصْل في الورقة فَصْل الأوراق. تتمايز طبقتان من الخلايا في منطقة الفَصْل إلى طبقة واقية وطبقة الفَصْل. حالما ينكسر البكتين في طبقة الفَصْل، يُمكن للرِّياح والمطر أن يفصلا الورقة عن السَّاق بسهولة.

أو جذور مليئة بالغذاء المخزون. يقضي كثير من أنواع النباتات الأخرى، مثل أغلب النباتات الحولية، الشِّتاء على شكل بذور. يبدأ السُّكون على الأغلب بتساقط الأوراق، التي ربما شاهدتها تحدث في الأشجار مُتساقطة الأوراق في الخريف.

فَصْل الأعضاء

تبدأ الأوراق بالتَّساقط حالما يدخل النّبات حالة السُّكون. تُسمّى عملية تساقُط الأوراق أو **البتلات الفَصْل Abscission**.

يُمكن أن يكون الفَصْل مُفيدًا حتى قبل بدء عملية السُّكون. فعلى سبيل المثال، الأوراق الظَّليلة التي لم تعد مُنتجة بالبناء الضَّوئيّ يُمكن أن تسقُط. والبتلات، وهي أوراق مُتحورة، يُمكنها أن تسقط حال حصول التَّلقيح. أزهار السّحلبيّات تبقى غضّة مددًا زمنية طويلة، حتى في محل بيع الأزهار؛ على كلّ حال، حالما يحصل التَّلقيح، يتمُّ تحفيز تغيُّر هرموني يُؤدي إلى سقوط البتلات. هذه الإستراتيجية تبدو معقولة في عمليات حساب الطَّاقة؛ لأنَّ البتلات أصبحت غير ضرورية في جذب المُلقِّحات. لهذا، إحدى إيجابيات فَصْل الأعضاء هي التخلص من نقاط استهلاك المواد الغذائية، حفاظًا على المصادر.

على مُستوى أكبر، تُكوِّن النباتات مُتساقطة الأوراق في المناطق المُعتدلة أوراقًا جديدة في الرَّبيع، وتخسرها في الخريف. في المناطق الاستوائية، يرتبط تكوين الأوراق المُتتابع وسقوطها في بعض الأنواع بالمواسم الرَّطبة والجافة. تُغيِّر النباتات دائمة الخضرة، مثل مُعظم الصُّنوبريات، أوراقها، بشكل كامل عادةً كلّ سنتين إلى سبع سنوات، فتفقد بشكل دوري بعض الأوراق، ولكن ليس كلّها.

يتطلَّب الفَصْل تغيُّرات في منطقة الفَصْل *Abscision zone* عند قاعدة عنق الورقة (الشكل 41-15). تُنتج الأوراق اليافعة هرمونات (خاصةً السايتوكاينين) تُثبِّط تطور طبقات الخلايا المُتخصِّصة في هذه المنطقة. تحدث تغيُّرات هرمونية كلما زاد عمر الورقة، وتتمايز طبقتان من الخلايا؛ طبقة واقية *Protective layer*، وهي قد تكون خلايا عدَّة عرضًا، وتتكوَّن على قاعدة عنق الورقة من جهة السَّاق. تتشرَّب هذه الخلايا بالسوبرين، وهو كما تَذْكُرُ مادة شمعية غير مُنفذة للماء. في حين تتكوَّن طبقة الفصل *Separation layer* على قاعدة عنق الورقة من جهة نصل الورقة؛ تنقسم خلايا طبقة الفصل أحيانًا، وتنتفخ، وتُصبح هُلامية.

عند هبوط درجة الحرارة، أو عندما تنخفض شدَّة الضَّوء ومدّته، أو عند وقوع تغيُّرات بيئة أخرى، تقوم أنزيمات بتحطيم البكتين الموجود في الصفائح الوسطى لخلايا طبقة الفصل. ويُمكن بعد ذلك للرِّيح أو للمطر أن يفصل الورقة عن السَّاق بسهولة. وما يبقى هو عبارة عن ندبة ورقية مُغلقة محمية من غزو البكتيريا أو مُسبِّبات المرض الأخرى.

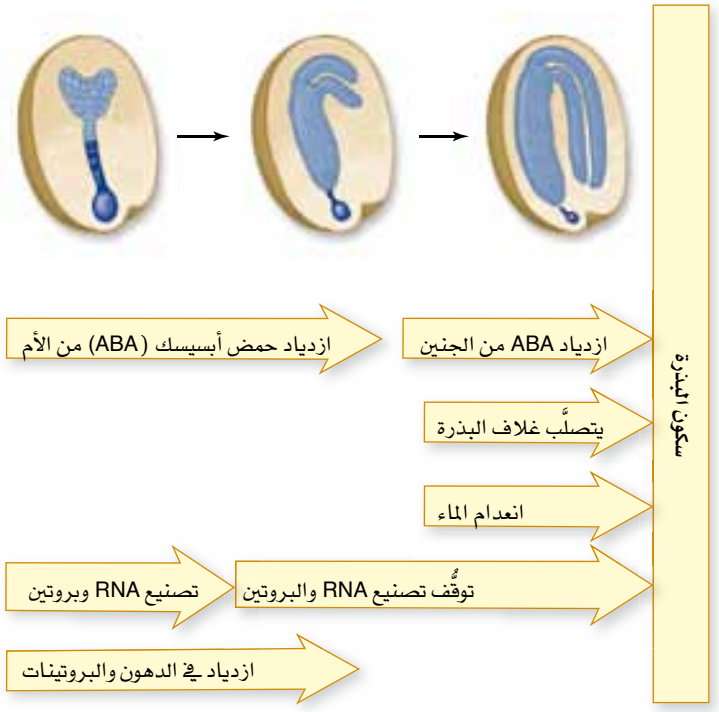
في أثناء تكوُّن منطقة الفَصْل، تتحطم صبغات الكلوروفيل الخضراء الموجودة في الورقة، كاشفةً الألوان الصفراء والبرتقالية للصَّبغات الأخرى، مثل الكاروتينويدات، التي غطَّتها سابقًا الألوان الخضراء الكثيفة. في الوقت نفسه، قد تتراكم أيضًا صبغات حمراء أو زرقاء تذوب في الماء تُدعى أنثوسيانين *Anthocyanins* وبيتا سيانين *Beta-cyanins* في فجوات خلايا الورقة- وتُسهم كلُّها في تنوُّع ألوان الأوراق في الخريف (الشكل 41-16).

سكون البذور

إن الإبداع التَّطوري المُدهش للنباتات البذرية هو البذرة السَّاكنة التي تسمح لأجنة النّبات أن تنتظر حتى تُصبح ظروف الإنبات مُثلى. يُمكن للبذور في بعض الأحيان أن تتحمَّل انتظارًا يصل إلى مئات السِّنين (الشكل 41-17). في الظُّروف الفصلية الجافة، يحدث سكون البذرة خلال الفصل الجاف، وهو عادةً الصَّيف. إن سقوط المطر يُحفِّز الإنبات عندما تُصبح ظروف البقاء مُناسبة أكثر.

الشكل 41-16

تغيُّرات في ألوان الأوراق خلال الفَصْل



الشكل 41–17

سكون البذرة. تراكُم الغذاء الاحتياطي، وتكوين غلاف البذرة، وانعدام الماء، كلُّها خطوات ضرورية تُؤدي إلى السُّكون. هرمون حمض الأبسيسيك (ABA) من كل من نسيج الجنين والأم ضروريّ للسُّكون.

توجد النباتات الحولية غالبًا في مناطق جفاف فصلي. البذور مُناسبة للسَّماح للنباتات الحولية باجتياز الفصل الجاف، عندما لا يكون هناك ماء كافٍ. وعندما يهطل المطر، يُمكن لهذه البذور أن تنبُت، ويُمكن للنبات أن ينمو بسرعة، مُتكيفًا مع الفترات القصيرة نسبيًّا التي يتوافر فيها الماء.

غطَّى الفصل الـ 37 بعض الآليات التي يتطلبها كسر سكون البذرة والسَّماح للإنبات تحت الظُّروف المُناسبة. تشمل هذه الآليات غسل الماء للمواد التي تُثبِّط الإنبات أو الكسر الميكانيكي لِغُلُف البذور بسبب الانتفاخ الأسموزي، وهي طريقة مُناسبة بالتَّحديد لتشجيع النّموّ في المناطق الجافة فصليًّا.

قد تبقى البذور ساكنة مددًا زمنية طويلة بشكل مُدهش. تمتلك كثير من البقوليات بذورًا صلبة، وهي بذلك غير مُنفِّذة للماء والأكسجين. هذه البذور غالبًا ما تستمر عقودًا أو حتى أطول دون رعاية خاصة؛ ستُنبت البذور في النِّهاية عندما تتكسَّر غُلُفها، ويتوافر الماء. هناك بذور عمرها آلاف السَّنوات نبتت بنجاح!

يُمكن أن تُطلق درجات الحرارة المُناسبة، وطول اليوم، وكميات الماء البراعم، والسِّيقان والجذور تحت الأرضية، والبذور من حالة سكون. وتختلف المُتطلبات بين الأنواع. فعلى سبيل المثال، تنبُت بعض بذور الأعشاب الضَّارة في الفترات الأبرد من السَّنة، ولا تنبُت في الفترات الأدفأ. ويُمكن أن يكون لاختلافات طول النَّهار تأثير قوي في السُّكون. مثلًا، يكون سكون الشَّجرة في المناطق المُعتدلة شائعًا عندما يكون النهار قصيرًا، ولكن لا يكون شائعًا في الأشجار الاستوائية التي تنمو قريبًا من خط الاستواء، حيث يكون طول النَّهار ثابتًا تقريبًا بغض النَّظر عن الفصل.

يُمكن للنباتات أن تتحمَّل درجات الحرارة القُصوى

تتغيَّر درجات الحرارة بسرعة في بعض الأحيان، ويكون السُّكون غير مُمكن. كيف تتحمَّل النباتات درجات الحرارة القُصوى؟ يساعد عددٌ من التكيفات، ومن ضمنها إستراتيجيات الاستجابة السريعة، النباتاتِ على تجاوز البرودة المُفاجئة أو الحرِّ الشَّديد المُفاجئ.

البرودة المُفاجئة

معرفتنا لتركيب الدّهون بأغشية النّبات يُمكن أن تُنَبِّئَنا فيما إذا كان النّبات سيكون حسَّاسًا أو مُقاومًا للبرودة المُفاجئة. تتصلَّب الدّهون المُشبعة على درجات حرارة عالية؛ لأنَّها تتراص قريبًا مع بعضها بشكل أكبر (الفصل الـ 5)، لذلك كلما زادت الدهون غير المُشبعة في الغشاء، أصبح أكثر مُقاومة للبرودة المُفاجئة. لقد أثبتت نباتات رشاد الجدران المُعدَّلة وراثيًّا، بحيث تحتوي نسبة أعلى من الأحماض الدُّهنية المُشبعة أنَّها أكثر حساسية للبرودة المُفاجئة.

عندما تحدث البرودة المُفاجئة، يُحوِّل الأنزيمُ مزيل الإشباع الرَّوابطَ الأحاديَة في الدّهون المُشبعة إلى روابط مُزدوجة. تُقلِّل هذه العملية درجة الحرارة التي يُصبح عندها الغشاء صلبًا، ولا يعمل بشكل مُناسب.

إنَّ الأغشية غير المشبعة بشكل كبير غير كافية لحماية النباتات من درجات الحرارة المُتجمدة. عند التَّجمُّد، تتشكَّل بلورات الثلج، وتموت الخلايا من انعدام الماء، لا يوجد ماء سائل كافٍ لعمليات الأيض. لكن بعض النباتات، على كل حال، تملك القُدرة على الوصول لحالة **التَّبريد الشديد Supercooling** وتَحَمُّلِ درجات حرارة مُنخفضة قد تصل إلى 40°س تقريبًا. يحدث التَّبريد الشديد عندما يكون تكوين بلورات الثَّلج محدودًا، وتوجد البلورات في الفراغات خارج الخلوية، حيث لا يُمكن لها أن تُحطِّم عُضيّات الخليّة. إضافة إلى ذلك، يجب على خلايا هذه النباتات أن تكون قادرة على تحمُّل انعدام الماء التَّدريجيّ.

يُمكن تفسير اكتساب تَّحمُّل البرودة أو التَّجمُّد عند انخفاض درجة الحرارة بزيادة تركيز المواد الغذائية. إضافة إلى ذلك، تمنع البروتيناتُ المُضادة للتَّجمُّد بلوراتِ الثَّلج من التَّكوُّن. يُمكن لبلورات الثَّلج أيضًا أن تتكوَّن (تتكاثف) حول بكتيريا توجد طبيعيًّا على سطح الورقة. وقد تمَّ تعديل بعض أنواع البكتيريا بالهندسة الوراثية، بحيث لا تُكاثف بلورات الثلج حولها. يُمكن أن يُوفِّر رشُّ الأوراق بهذه البكتيريا المُعدَّلة مُقاومة للصَّقيع في بعض المحاصيل.

درجات الحرارة العالية

يُمكن لدرجات الحرارة العالية أن تكون مُؤذية؛ لأنَّ البروتينات تتحطَّم، وتفقد وظيفتها عند ارتفاع الحرارة. فإذا ارتفعت درجة الحرارة 5° إلى 10° س، فإنه يتمُّ إنتاج **بروتينات الصَّدمة الحرارية Heat shock proteins (HSPs)**. يُمكن لهذه البروتينات أن تُثبِّت بروتينات أخرى، وبذلك فهي تبقى مثبَّتة، ولا تتلف على درجات حرارة عالية. في بعض الحالات، يُمكن لبروتينات الصَّدمة الحرارية المُحفَّزة عن طريق زيادة درجة الحرارة أيضًا أن تحمي النباتات من ضغوط أخرى، بما في ذلك البرودة المُفاجئة.

يُمكن للنباتات أن تتحمَّل درجات الحرارة المُميتة إن تعرَّضت تدريجيًّا لدرجة حرارة مُتزايدة. تمتلك هذه النباتات تحمُّلًا حراريًّا مُكتسبًا *Acquired thermotolerance*. يتمُّ تعلُّم المزيد عن التكيف لدرجات الحرارة عن طريق عزل طفرات عاجزة عن اكتساب التَّحمُّل الحراري، من ضمنها طفرات تحمل الاسم المُناسب، أو طفرات *hot* في نبات رشاد الجدران. أحد جينات *HOT* مسؤول عن تصنيع جزيء بروتينات الصَّدمة الحرارية. من خلال التّعرّف إلى جينات *HOT* الأخرى تبيَّن أنَّ التَّحمُّل الحراري يتطلَّب أكثر من تصنيع جزيئات بروتينات الصَّدمة الحرارية؛ بعض جينات *HOT* تُثبِّت الأغشية، وهي ضرورية لأنشطة البروتينات.

قد تُصبح النباتات النَّاضجة ساكنة في الفصول الجافة أو الباردة غير المُناسبة للنُّمو. تفقد النباتات السَّاكنة عادة أوراقها، وتُنتج براعم شتوية مُقاومة للجفاف. قد يتمُّ تجاوز الفترات الطَّويلة غير المُناسبة من خلال إنتاج البذور السَّاكنة. يعتمد التكيف للبرودة والتَّجمُّد على مُستويات عالية من الأحماض الدُّهنية غير المُشبعة، والتَّبريد الشَّديد، وتصنيع بروتينات مُضادة للتَّجمُّد. تُثبِّت بروتينات الصَّدمة الحرارية البروتينات على درجات حرارة عالية.

41-5 الهرمونات وأجهزة الإحساس

تعتمد الاستجابات الحسِّية التي تُغيِّر الشَّكل على شبكات فسيولوجية مُعقَّدة. كثير من مسارات الإشارات الدَّاخلية تتطلَّب هرمونات نباتية، سندرسها في هذا الجزء. تشترك الهرمونات في الاستجابة للبيئة، وكذلك في التَّنظيم الدَّاخلي للنُّمو (انظر الفصل الـ 36).

الهرمونات التي تُوجِّه النّموّ تتوافق مع البيئة

الهرموناتُ موادُّ كيميائية، تنتُج بكميات صغيرة جدًا عادة في جزء من المخلوق، ومن ثم تنتقل إلى جزء آخر، حيث تحدث استجابات فسيولوجية أو تطوّريّة. كيف تتصرَّف الهرمونات في ظرف معين يتأثر بالهرمون، وبالنَّسيج الذي يستقبل الرِّسالة؟

تنتُج الهرمونات في الحيوانات في مواقع مُعينة، في الأغلب في أعضاء مثل الغُدد الصّماء. في النباتات، لا تنتُج الهرمونات في أنسجة مُتخصِّصة، وإنَّما في أنسجة تقوم أيضًا بوظائف، عادةً أكثر وضوحًا. لقد تمَّ التّعرّف إلى سبعة أنواع من الهرمونات النباتية، هي: الأوكسين، والسيتوكاينين، والجبرلينات، والبراسينوستيرويدات (ستيرويدات اللفت)، وأوليغوسكارينات (قليلة التّسكّر)، والإيثلين، وحمض الأبسيسيك (حمض الفَصْل) (الجدول 41-1، صفحة 814). تُركِّز الأبحاث الحالية على التَّصنيع الحيوي للهرمونات وعلى التّعرّف إلى خصائص مُستقبلات الهرمونات التي تشترك في مسارات تحويل الإشارة. الكثير من الأساس الجُزيئي لعمل الهرمونات مازال مجهولًا.

لأنَّ الهرمونات تشترك في الكثير من النَّواحي الوظيفية والتَّطورية في النّبات، فقد اخترنا توحيد الأمثلة على أنشطة الهرمونات بنواحٍ مُحدَّدة من بيولوجيا النّبات خلال النَّص. هدفُنا في هذا الجزء إعطاءُ نظرة مُختصرة عن هذه الهرمونات.

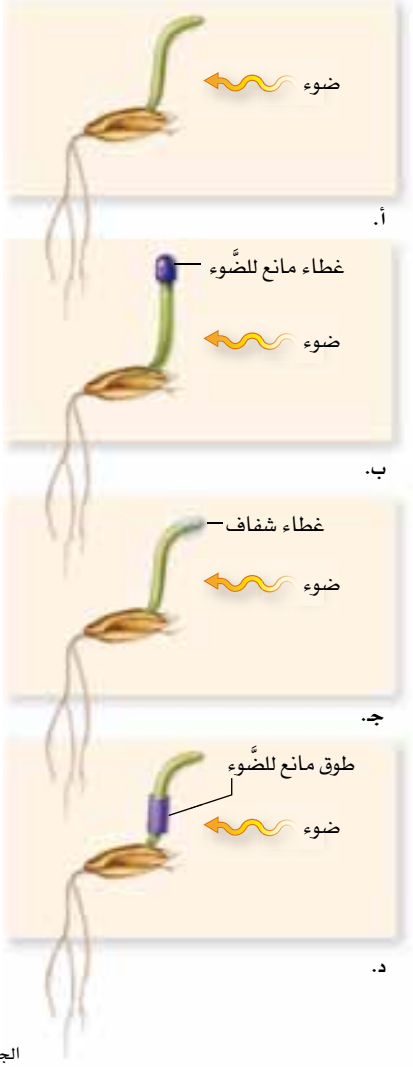
يسمح الأوكسين باستطالة خطة جسم النّبات وتنظيمها

قبل أكثر من قرن، أصبحت مادةٌ عضوية تُدعى **الأوكسين Auxin** أوَّلَ هرمون نباتي يتمُّ اكتشافه. يزيد الأوكسين مرونة جدران الخلايا واستطالة السِّيقان. يُمكن للخلايا أن تكبر استجابةً إلى التَّغيُّر في ضغط الامتلاء، ولكن يجب أن تكون ليِّنة بشكل كافٍ؛ لكي يحدث مثل هذا التَّمدد. يؤدي الأوكسين دورًا في تليين جدار الخليّة. إنَّ اكتشافَ الأوكسين ودورَه في نموّ النّبات مثالٌ رائعٌ على عمق التَّفكير في التَّصميم التَّجريبي. ويتمُّ ذكره هنا لهذا السَّبب.

اكتشاف الأوكسين

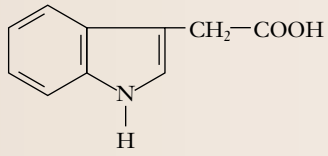
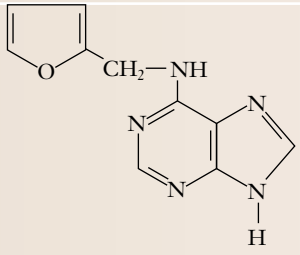
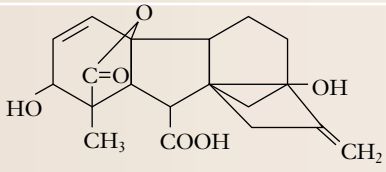
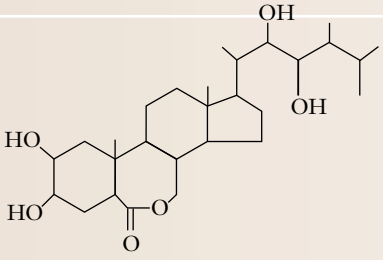
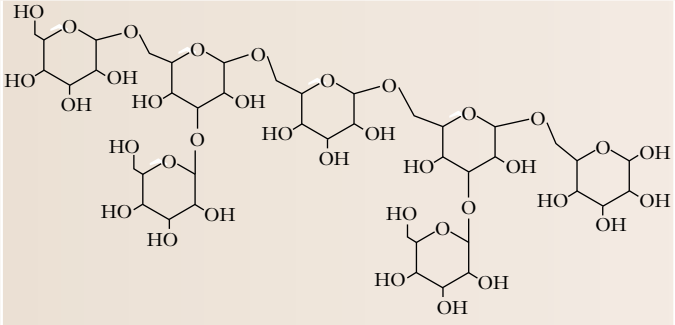
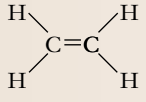
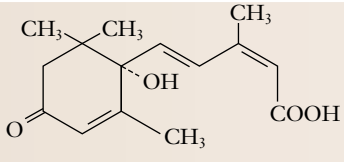
في الماضي، أصبح عالِمُ التّطور المشهور تشارلز داروين مشغولًا بدراسة النباتات. عام 1881، نشر هو وابنه فرانسيس كتابًا اسمه قوة حركة النباتات *The Power of Movement of Plants*. في هذا الكتاب، ذكر داروين وابنه تجاربهما المنهجية حول استجابة النباتات النَّامية إلى الضَّوء، الاستجابات التي تُعرف الآن باسم التّأوّد الضَّوئيّ. لقد استخدما بادرة نبات شوفان وبادرة نبات حشيش الكناري في تجاربهما، ووضعا الكثير من المُلاحظات في هذا المجال.

عرف داروين وابنه أنَّه إذا أتى الضَّوء بشكل مبدئي من جهة واحدة، فإنَّ النباتات الصّغيرة تنحني مُتجهة نحوه. وإن غطّيا قمة المجموع الخضري بأنبوب زجاجي رقيق، فإنَّ المجموع الخضري سينحني كما لو أنَّه غير مُغطًّى. ولكن، إذا استعملا غطاء معدنيًّا يمنع الضَّوء من الوصول إلى قمة النباتات، فإنَّ المجموع الخضري لن ينحني (الشكل 41-8). ووجدا أنَّ استعمال طوق مُعتم يمنع الضَّوء



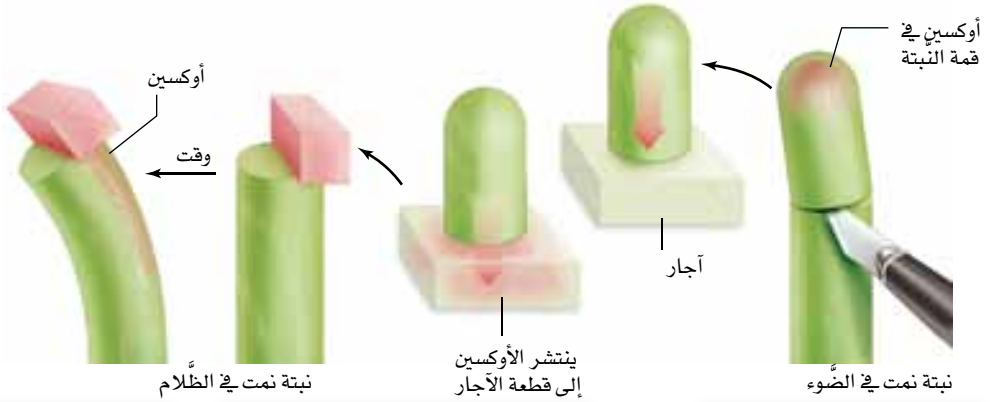
الشكل 41-18

تجربة داروين. أ. تنحني نبتة عشبية شابة نحو الضَّوء. ب. لم يتمّ الانحناء عند قمة نبتة ذات غطاء مانع للضَّوء. جـ. وقع الانحناء عند قمة نبتة ذات غطاء شفاف. د. عند وضع طوق مُعتم تحت القمة النامية، حدثت الاستجابة نفسها للضَّوء. من هذه التَّجارب، استنتج داروين وابنه، أنَّه استجابة للضَّوء، انتقل "مُؤثِّر" يسبَّب الانحناء من قمة النبتة إلى المنطقة السُّفلى، حيث يحدث الانحناء عادة.

الجدول 1-41	وظائف هرمونات النّبات الرَّئيسة		
الهرمون		**الوظائف الرَّئيسة**	**أين ينتُج أو يوجد في النّبات**
الأوكسين		تحفيز استطالة السَّاق ونموّها؛ تكوين الجذور العرضية، تثبيط فَصْل الأوراق، تحفيز الانقسام الخلوي (مع السايتوكاينينات)، تشجيع إنتاج الإيثيلين، تشجيع سكون البراعم الجانبية	مرستيم القمم النَّامية، ومواضع أخرى غير ناضجة في النباتات
السايتوكاينينات		تحفيز انقسام الخليّة، ولكن فقط مع وجود الأوكسين، تشجيع تكوين البلاستيدات الخضراء، تأخير هرم الورقة، تشجيع تكون البراعم	مرستيم القمم النَّامية للجذور، الثِّمار غير النَّاضجة
الجبريلينات		تشجيع استطالة الجذور، تحفيز إنتاج الأنزيم في البذور النامية	قمم الجذور والمجاميع الخضرية، الأوراق الشَّابة، البذور
البراسينوستيرويدات (ستيرويدات اللفت)		وظائف مُتداخلة مع الأوكسينات والجبريلينات	حبوب اللقاح، البذور والمجاميع الخضرية والأوراق غير النَّاضجة
الأوليغوساكارينات (قليلة التّسكّر)		دفاعات ضد مُسبِّبات الأمراض، ربما التّطور التَّكاثري	جدار الخليّة
الإيثيلين		التَّحكم في فَصْل الأوراق، والأزهار، والثِّمار، تشجيع إنضاج الثِّمار	مرستيم الجذور والمجاميع الخضرية، عُقد الأوراق، الأزهار الهرمة؛ الثِّمار النَّاضجة
حمض الأبسيسيك (حمض الفصّل)		تثبيط نموّ البراعم، التَّحكُّم في إغلاق الثُّغور، بعض التَّحكم بسكون البذور، تثبيط تأثيرات الهرمونات الأخرى	الأوراق، الثِّمار، قلنسوات الجذور، البذور

الشكل 41-19

تجربة فريتز ڤينت. استنتج ڤينت أنَّ مادة سمَّاها الأوكسين شجَّعت استطالة الخلايا، وأنَّها تراكمت في الجانب البعيد عن الضَّوء لبادرة الشوفان.



1. أزال ڤينت قمم بادرات الشوفان، ووضعها على الآجار، وهو مادة هُلامية خاملة.

2. ثُمَّ وُضعت قطع الآجار بعد ذلك على جوانب نباتات الشوفان منزوعة القمم، وليس على المركز.

3. انحنت النباتات بعيدًا عن الجهة التي وُضعت عليها قطع الآجار.

من الوصول إلى السَّاق في منطقةٍ تحت القمة، لم يمنع المنطقة فوق الطَّوق من الانحناء.

لتفسير مثل هذه الاكتشافات؛ وضع داروين وابنه فرضية مفادها أنَّه: عندما تعرَّضت المجاميع الخضرية إلى ضوء من جهة واحدة، انحنت نحو الضَّوء استجابةً "لمؤثر" انتقل من مصدره في القمة مُتجهًا إلى الأسفل.

أكثر من 30 سنة، بقيت تجارب داروين وابنه مصدر المعلومات الوحيد عن هذه الظاهرة المُثيرة. بعد ذلك، أوضح عالما فسيولوجيا النبات، الدِّنماركي بيتر بويسين- جنسن، والهنغاري أرباد بال، كلٌّ وحده، أنَّ المادةَ التي تجعل المجموع الخضري ينحني هي مادةٌ كيميائية. لقد أظهرا أنَّه إن قُطعت قمة النبتة العشبية النامية، ثُمَّ أعيدت مرة أخرى، بوجود قطعة صغيرة من الآجار تفصلها عن بقية النبتة، فإنَّ النبتة تبقى قادرة على الانحناء كما لو لم يحدث تغيُّر. من الواضح أنَّ شيئًا يعبر من قمة النبتة من خلال الآجار إلى المنطقة، حيث يحدث الانحناء.

استنادًا إلى هذه المُلاحظات التي تمت في ظروف الإضاءة المنتظمة أو الظَّلام المُنتظم، اقترح بال أنَّ المادة المجهولة تتحرَّك باستمرار من قمم النباتات العشبية نحو الأسفل، وتُشجِّع النّموّ في الجهات جميعها. مثل نمط الإضاءة هذا لا يُمكنه، بالطبع، أن يُسبِّب انحناء المجموع الخضري.

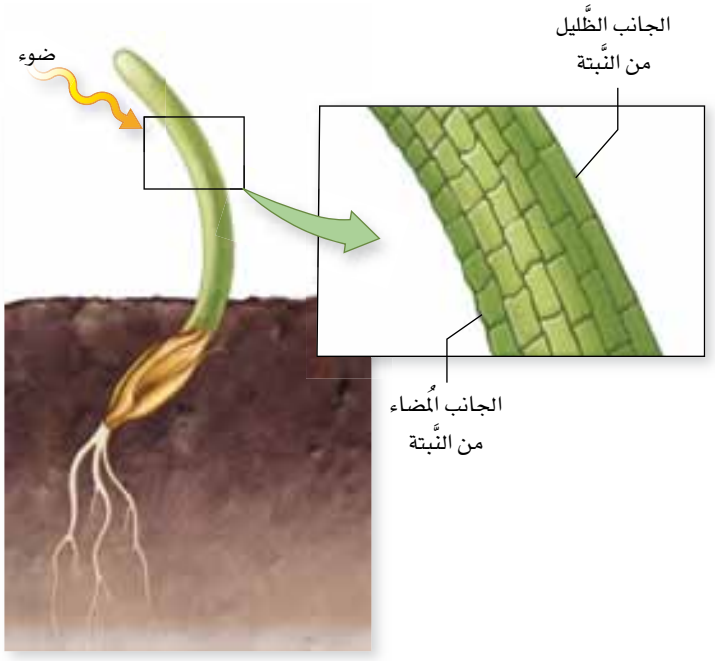
استقصاء

اقترح آلية تُفسِّر فيها كيف يُمكن للنباتات الانحناء في الضَّوء مُستعملًا ما اكتشفه بال.

بعد ذلك عام 1926، نقل عالِمُ فسيولوجيا النّبات الألماني فريتز ڤينت تجارب بال خطوة إلى الأمام؛ قطع ڤينت قمم نبات حنطة عُرِّض بشكل طبيعي للضَّوء، ووضع هذه القمم على قطع من الآجار. ثم أخذ بعد ذلك نباتات شوفان كانت قد نمت في الظَّلام وقطع قممها بالطّريقة نفسها. أخيرًا، قطع ڤينت قطعًا صغيرة من الآجار الذي وضع عليه قمم النباتات التي نمت بوجود الضَّوء، ووضعها على طرف، وليس في مركز مقطع النباتات التي زُرعت في الظَّلام وتمَّ قطعُ قممها (الشكل 41-19). وعلى الرَّغم من أنَّ هذه النباتات ذاتها لم تتعرَّض للضَّوء، إلا أنَّها انحنت بعيدًا عن الجهة التي وُضعت عليها قطع الآجار.

وضع ڤينت قطعًا من الآجار الصَّافي على السِّيقان مقطوعة القمم بوصفها مجموعة ضابطة، ولاحظ وجود تأثير أو انحناء بسيط جدًا للسِّيقان نحو الجهة، حيث وُضعت قطع الآجار. أخيرًا، قطع ڤينت شرائح من الأجزاء السُّفلية للنبتات المزروعة في الضَّوء، ثمّ وضعها على قمم النباتات مقطوعة القمم التي سبق أن زُرعت في الظَّلام، ومرة أخرى لم يُلاحظ أيّ تأثير.

استطاع ڤينت، نتيجةً لتجاربه، أن يُظهر أنَّ المادة التي انتشرت خلال الآجار من قمم نباتات الشوفان المزروعة في الضَّوء يُمكنها أن تجعل النباتات تنحني مع أنَّها كانت مُستقيمة. وأظهر أنَّ هذه الرِّسالة الكيميائية جعلت نموّ الخلايا على جانب النّبات الذي انتشرت إليه هذه المادة أكثر من نموّ الخلايا، التي على الجانب الآخر (الشكل 41-20). بعبارة أخرى، شجَّعت هذه المادة الكيميائية استطالة الخلايا، ولم تُثبِّطها. وقد سمّى هذه المادة التي اكتشفها الأوكسين *Auxin*.



الشكل 41-20

يجعل الأوكسين الخلايا على الجانب المُعتم تستطيل. تمتلك الخلايا النباتية التي في الظِّل الأوكسين، وتنمو أسرع من الخلايا التي على الجهة المُضاءة، ما يجعل النّبات ينحني نحو الضَّوء. هناك تجارب أخرى أظهرت بدقة لماذا يوجد أوكسين أكثر في الجانب الظَّليل من النّبات.

لقد وفَّرت تجارب ڤينت الأساس لفهم الاستجابات التي حصل عليها داروين وابنه قبل 45 سنة من ذلك التاريخ تقريبًا. انحنت نباتات الشوفان بسبب اختلاف تركيز الأوكسين على جانبي المجموع الخضري. فالجانب غير المُعرَّض للضَّوء من المجموع الخضري امتلك كمية أكثر من الأوكسين، ولذلك استطال أكثر من الجانب المُعرَّض للضَّوء، جاعلًا النّبات ينحني نحو الضَّوء.

تأثير الأوكسين

يجعل الأوكسين النّباتَ يتكيّف مع بيئته بطريقة مُثلى عن طريق تشجيع النّموّ والاستطالة. تُؤثِّر الإشارات البيئية في توزيع الأوكسين في النّبات. كيف يُمكن للبيئة- بالتَّحديد، الضَّوء- أن تُحدث مثل هذا الأثر؟ نظريًّا، ربما يُحطِّم الضَّوء الأوكسين، أو يُقلِّل حساسية الخلايا له، أو قد يجعل جزيئات الأوكسين تهرب بعيدًا عن الجانب المُضاء ونحو الجانب المُظلَّل من المجموع الخضري. وقد ثبت أنَّ الاحتمال الأخير هو الصحيح.

في تجربة بسيطة، ولكن فعَّالة، أدخل وينسلو برجز صفيحة رقيقة من المايكا الشَّفافة عموديًّا بين نصفي مجموع خضري: أحدهما مُعرَّض للضَّوء وآخر بعيد عنه (الشكل 41-21). لقد اكتشف أنَّ الضَّوء من جانب واحد لا يجعل المجموع الخضري ينحني بوجود مثل هذا الحاجز. عندما فحص برجز النّبات المُعرَّض للإضاءة، وجد كميات مُتساوية من الأوكسين في الجانب المُعرَّض للإضاءة والجانب المُعتم من الحاجز. وعليه، استنتج برجز أنَّ الاستجابة الطَّبيعية لنبات مُعرَّض للضَّوء من جهة واحدة تتضمَّن هجرة الأوكسين من الجهة المُضاءة إلى الجهة غير المُضاءة، وأنَّ حاجز المايكا يمنع الاستجابة عن طريق منع هجرة الأوكسين.

إن تأثيرات الأوكسين كثيرة ومُتنوعة. يُشجِّع الأوكسين نشاط الكامبيوم الوعائي والأنسجة الوعائية. كذلك، يوجد الأوكسين بكميات كبيرة في حبوب اللُّقاح، ويؤدي دورًا مُهمًّا في نضج الثِّمار. تستخدم جزيئات الأوكسين الصِّناعي تجاريًّا للهدف نفسه. لن تتكوَّن الثِّمار بشكل طبيعي إن لم يحصل إخصاب ولن توجد البذور، ولكنها غالبا ما تتكوَّن إذا أُضيف الأوكسين. ربما يُحفِّز التلقيح إطلاق الأوكسين في بعض الأنواع، مُؤديًا إلى تكوين الثَّمرة حتى قبل حصول الإخصاب.

كيف يعمل الأوكسين

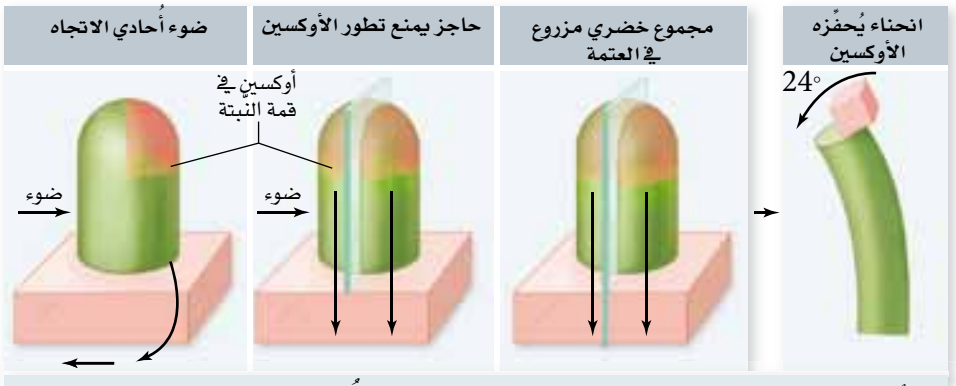
على الرَّغم من هذا التَّاريخ البحثي الطَّويل، فإنّ الأساس الجُزيئي لعمل الأوكسين لا يزال مجهولًا. تشبه التَّراكيب الكيميائية لأشهر أوكسين، وهو **إندول حمض الخليك (Indole acetic acid (IAA**، تركيب الحمض الأميني تربتوفان، الذي ربما يُصنع منه في النباتات (الشكل 41-22). وعلى الرَّغم من وجود أنواع أخرى من الأوكسين، إلا أنَّ IAA هو أكثر أوكسين طبيعي انتشارًا.

تمَّ التّعرّف إلى البروتين الرابط لأوكسين (ABP1) قبل عقدين. يوجد البروتين الرابط لأوكسين في السيتوبلازم، ولكن دوره في استجابة الأوكسين ما زال غير واضح. فالطفّرات التي ينقصها البروتين الرابط لأوكسين لا تستمر بعد مرحلة التَّكوين الجنيني؛ لأنَّ استطالة الخليّة تمَّ تثبيطها، ولا تنتظم خطة بناء الجسم الأساسية التي ذكرناها في الفصل الـ 37. ولكن، خلايا الطفّرة *abp1* تنقسم، ما يدُّل على أنَّ جُزءًا من مسار الأوكسين ما زال يعمل.

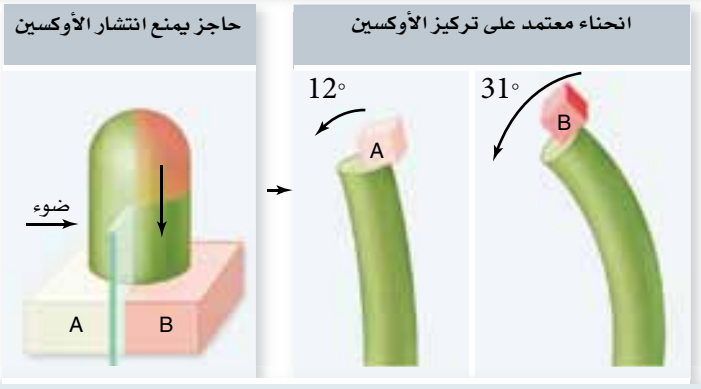
حديثًا جدًا، تمَّ التّعرّف إلى عائلتين من البروتينات التي تُشجِّع تغيُّرات سريعة في التَّعبير الجيني، ومُعتمدة على الأوكسين، هما: عوامل استجابة الأوكسين (ARFs) وبروتينات Aux/IAA. يُمكن لعملية الاستنساخ أن تُحفَّز أو تُثبَّط عن طريق عوامل استجابة الأوكسين التي يُعرف عنها أنها ترتبط بـ DNA. أما بروتينات Aux/ IAA فتعمل أبكر قليلًا في مسار استجابة الأوكسين، حيث ظهر أنَّها ترتبط مع بروتينات تعمل على التعبير عن جينات عوامل استجابة الأوكسين وتُثبيطها.

الشكل 41-21

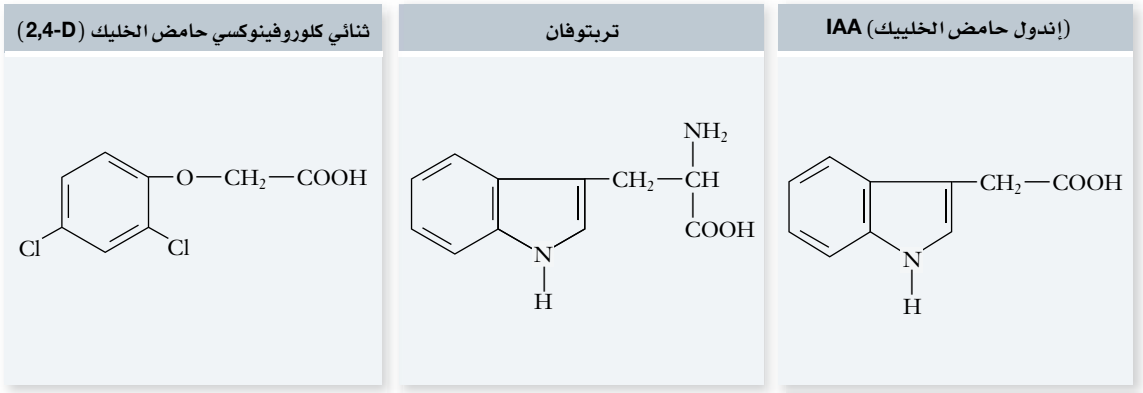
التّأوّد الضَّوئيّ والأوكسين: تجارب وينسلو برجز. يُسبِّب الضَّوء الاتجاهي تراكم الأوكسين في الجانب المُعتم من قمة المجموع الخُضري، حيث يجري نحو أسفل السَّاق. إدخال حواجز في القمة أظهر أنَّ الضَّوء يُؤثِّر في إزاحة الأوكسين عند مُستويات إنتاج مُختلفة للأوكسين على الجوانب المُضاءة والمُعتمة.



يتمُّ إنتاج الكمية نفسها من الأوكسين من قمة مجموع خضري مُعرَّض لضوء أُحادي الاتجاه، حتى عندما يقسم حاجز قمة المجموع الخضري، وقمة مجموع خضري نامٍ في الظَّلام. سُبِّبت قِطَع الآجار الثلاث كلها الكمية نفسها من الانحناء لمجموع خضري منزوع القمة.



يُؤدي فصل قاعدة المجموع الخضري وقطعة الآجار إلى قطعتي آجار بتراكيز مُختلفة من الأوكسين تُنتج درجات مُختلفة من الانحناء في مجاميع خضرية منزوعة القمم.



الشكل 41-22

الأوكسينات. أ. إندول حمض الخليك، هو الأوكسين الأساسي الطَّبيعي. ب. تربتوفان، حمض أميني ربما يستعمله النّبات في تصنيع إندول حمض الخليك. جـ. ثنائي كلورفينوكسي حمض الخليك (2،4-د)، هو أوكسين مخلَّق، ويُستعمل بكثرة مبيدًا عشبيًّا

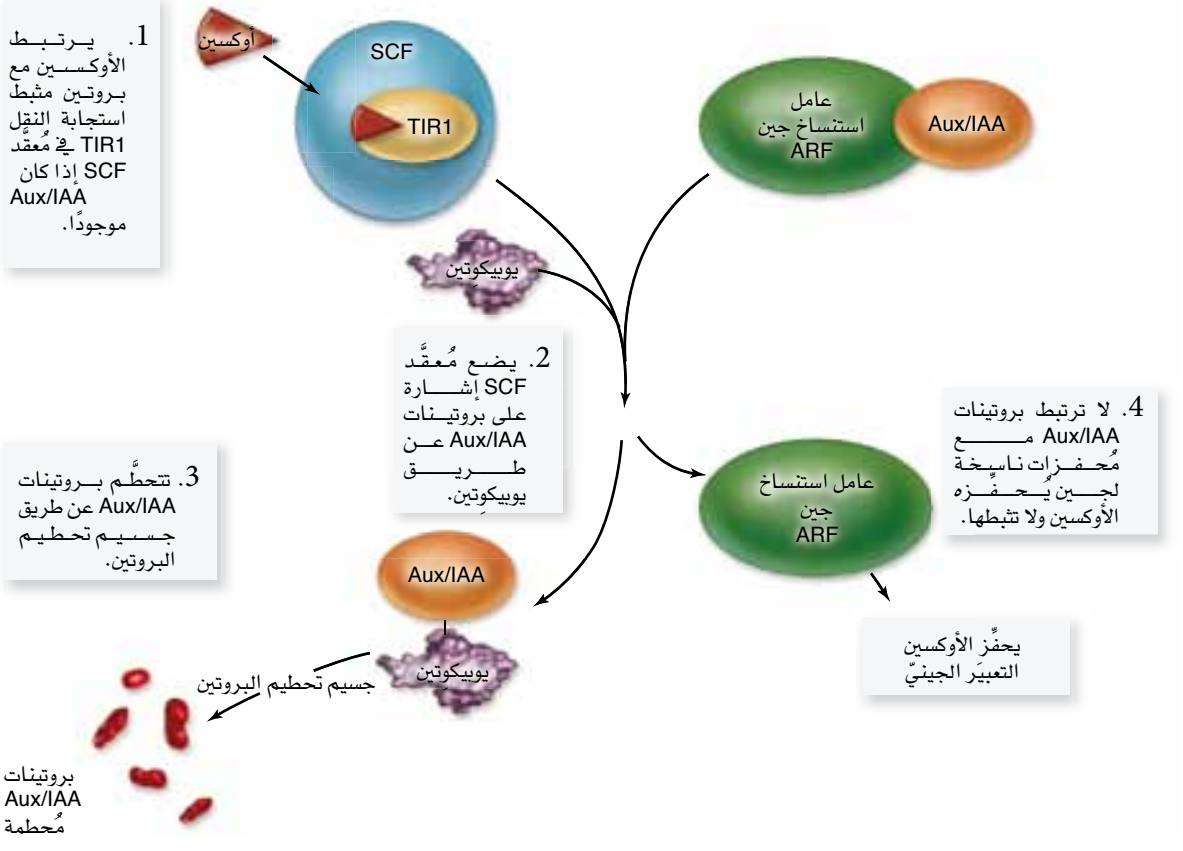
تُحفَّز جينات *ARF* عندما تتكسَّر بروتينات Aux/IAA بالتعليم عن طريق يوبيكوِتين وبتحطيم البروتينات في جسيم تحطيم البروتين. لا يعد ارتباط الأوكسين مع بروتين ARF كافيًا لتحفيز التَّعبير الجيني استجابة إلى إشارات الأوكسين بسبب تثبيط Aux/ IAA لنشاط ARF. كيف يرصد النّبات بعد ذلك الأوكسين، ويكسر بروتينات Aux/ IAA؟

إنَّ التّعرّف إلى مستقبل الأوكسين المُحيّر سنة 2005 أعطى دليلًا على كيفية إحساس النبات واستجابته للأوكسين. يرتبط الأوكسين مُباشرة مع بروتين يُدعى بروتين استجابة مُثبِّط النقل 1 (TIR1). بروتين استجابة مُثبِّط النقل TIR1 هو مُستقبل الأوكسين المُحيّر. إنَّه جزء من مُعقَّد بروتيني يُدعى SCF موجود في حقيقيات النّوى. SCF هو اختصار لتحت وحدات عديد الببتيد الثلاث الموجودة في المُعقَّد. يرتبط الأوكسين مع بروتين استجابة مُثبِّط النقل TIR1 في مُعقَّد SCF إن وُجدت بروتينات Aux/ IAA. وما إن يرتبط الأوكسين، يُكسِّر مُعقَّد SCF بروتينات Aux/ IAA من خلال مسار يوبيكوِتين.

تحدث خمس خطوات من رصد الأوكسين إلى التعبير عن الجين الذي يُحفِّزه الأوكسين (الشكل 41-23)، هي:

1. يرتبط الأوكسين مع بروتين استجابة مُثبِّط النقل TIR1 في مُعقَّد SCF في حال وجود بروتينات Aux/ IAA.
2. يقوم مُعقَّد SCF بربط إشارة يوبيكوِتين على بروتينات Aux/ IAA.
3. تتكسَّر بروتينات Aux/ IAA في جسيم تحطيم البروتين.
4. لا تبقى بروتينات Aux/ IAA مرتبطة، وتُثبَّط مُحفِّزات الاستنساخ لجينات عوامل استجابة الأوكسين *ARF*.
5. يُؤدي استنساخ جينات *ARF* إلى استجابة الأوكسين.

بخلاف الهرمونات الحيوانية، لا تذهب الإشارة المُحدَّدة إلى خلايا مُحدَّدة، مُطلقةً استجابة مُتوقعة. فعلى الأغلب، هناك كثير من مواقع الإحساس بالأوكسين. الأوكسين أيضًا فريدٌ من بين الهرمونات النباتية في أنَّه ينتقل نحو قاعدة النّبات. وقد تمَّ التّعرّف إلى عائلتين من الجينات في نبات رشاد الجدران تشتركان في نقل



الشكل 41-23

تنظيم الأوكسين للتَّعبير الجيني. يُنشِّط الأوكسين مسار يوبيكوِتين الذي يُحرِّر عوامل استنساخ الجين *ARF* (جين عوامل استجابة الأوكسين) من التَّثبيط عن طريق بروتينات *Aux/IAA*. النَّتيجة التعبير الجيني الذي يُحفِّزه الأوكسين.

الأوكسين. على سبيل المثال، إحدى عائلات البروتينات (عائلة *PIN*) تشترك في نقل الأوكسين من الأعلى إلى الأسفل، في حين ينظّم بروتينان آخران في القمة النّامية للجذر استجابة النّموّ نحو الجاذبية الأرضية، المذكورة سابقًا.

أحد تأثيرات الأوكسين هو زيادة ليونة الجدار الخلوي النباتي، ولكن هذا التّأثير صالح فقط في الجدران الخلوية الفتية الخالية من الجدار الخلوي الثانوي، التي ربما تتضمَّن أو لا تتضمَّن تغيُّرًا سريعًا في التّعبير الجيني. تُوفِّر **فرضية النّموّ الحمضي Acid growth hypothesis** نموذجًا يربط بين الأوكسين وتوسُّع الجدار الخلوي (الشكل 41-24). بحسب هذه الفرضية، يجعل الأوكسين الخلايا المُستجيبة تنقل أيونات الهيدروجين من السيتوبلازم إلى فراغات الجدار الخلوي. هذا يُقلِّل من درجة الحموضة، ما يُنشِّط أنزيمات يُمكنها أن تُكسِّر الرَّوابط بين ألياف الجدار الخلوي.

دعمت كثير من التَّجارب مثل هذه الفرضية. فالمحاليل المُنظِّمة التي تمنع حموضة الجدار الخلوي تمنع توسُّع الخليّة. وكذلك، فإن كثيرًا من المُركبات الأخرى التي تُطلق أيونات الهيدروجين يُمكنها أيضًا أن تُسبِّب توسُّع الخليّة. وأخيرًا، تمَّ مُلاحظة تحرُّك أيونات الهيدروجين استجابةً للمُعالجة بالأوكسين. ويُعتقد أن إغلاق صائدة الذُّباب فينوس تتضمَّن استجابة نموّ حمضي يسمح للخلايا بأن تنمو خلال 0.5 ثانية فقط، وتُغلق المصيدة.

الأوكسينات المخلقة

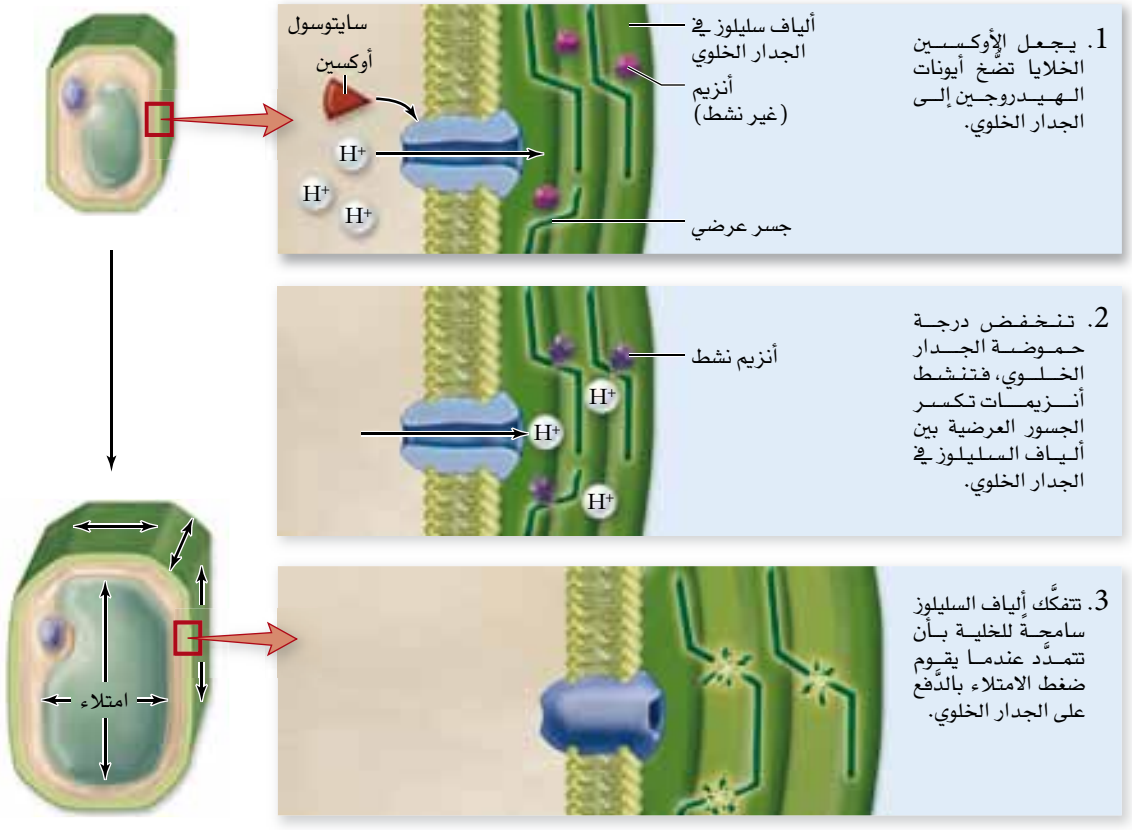
الأوكسينات المخلقة، مثل **نفثالين حمض الأسيتيك Naphthalene aacetic acid (NAA)** و**أندول حمض بيوتاريك Indole butyric acid (IBA)**، لها استخدامات عدة في الزِّراعة والمُستنبتات. يعتمد واحد من أهم استخداماتها على منعها لعملية الفَصْل. تُستعمل الأوكسينات المخلقة لمنع سقوط ثمار التُّفاح قبل نضجها، والإبقاء على ثمار التّوت والفراولة على نباتاتها ريثما تحضَّر للشَّحن خلال الشِّتاء. استُعملت الأوكسينات المخلقة في تشجيع الإزهار والإثمار في الأناناس، وفي تحفيز تكوين الجذور والتَّشتيل.

تُستخدم الأوكسينات المخلقة بشكل روتيني لمُكافحة الأعشاب الضَّارة، عند استخدامها مبيدًا من خلال إضافتها بكميات عالية أعلى من الوجود الطَّبيعي لـ IAA في النباتات. أحد الأوكسينات المخلقة المُستخدمة بوصفها مُبيدًا حشريًّا هو 2،4 **ثنائي الكلور فينوكسي حمض الخليك 2,4-Dichlorophenoxy acetic acid**، المعروف عادةً بـ 2,4-D (انظر الشكل 41-25 جـ). إنَّه يقتل الأعشاب الضَّارة في المُروج عن طريق الإزالة الاختيارية لذوات الفلقتين عريضة الأوراق. تتوقَّف سيقان الأعشاب ذات الفلقتين عن النّموّ المحوري بشكل تام.

مُبيد الأعشاب 5،4،2 – ثُلاثي الكلور فينوكسي حمض الخليك، والمعروف بـ 2,4,5-T، قريب من 2,4-D. استُخدم 2,4,5-T بكثرة بوصفه مُبيدًا عامًّا لقتل الأعشاب الضَّارة والنباتات الخشبية. لقد أصبح مشهورًا خلال الحرب الفيتنامية بوصفه مُكوّنًا لمُركب يُعرِّي أشجار الغابات من أوراقها يُدعى العامل البرتقالي. عند تصنيع 2,4,5-T، فإنه يتلوث لا محالة بكميات قليلة من مادة الدِّيوكسين. يُسبِّب الدِّيوكسين، بكميات قليلة جدًا – أقل من أجزاء عدَّة من البليون – أمراض: الكبد، والرئتين، وسرطان الدَّم، والإجهاضات، والتشوهات الخلقية، حتى إنَّه يُسبِّب موت حيوانات التَّجارب. هذا المُركب الكيميائي محظور في الولايات المُتَّحدة مُنذ عام 1979.

تُحفِّز هرمونات السايتوكاينين الانقسام الخلوي والتَّمايز

تُشكِّل هرمونات **السايتوكاينين Cytokinins** مجموعة أخرى من هرمونات النّموّ الطَّبيعة في النباتات. لقد أوضحت دراسات من قِبَل النمساوي جوتليب هابرلاندت سنة 1913 وجود مُركَّب غير معروف في مُختلف أنسجة النباتات العشبية. ويحوّل عند إضافته إلى درنات البطاطا المُقطّعة، الخلايا البرنشيمية



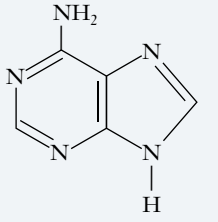
الشكل 41-24

فرضية النّموّ الحمضي. يُحفِّز الأوكسين إطلاق أيونات الهيدروجين من خلايا هدف، التي تُغيِّر درجة حموضة الجدار الخلوي. يُنشِّط هذا أنزيمات تُكسِّر الرَّوابط في الجدار الخلوي، سامحة للجدار بالتَّمدُّد.

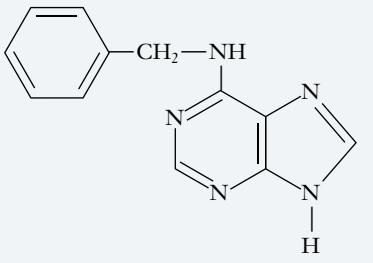
الشكل 41-25

بعض السايتوكاينينات. جُزيئان من أشهر السايتوكاينينات المُستعملة صناعيًّا هما: كاينيتين و 6- بنزيلأمينوبيورين. لاحظ تشابههما مع البيورين أدينين.

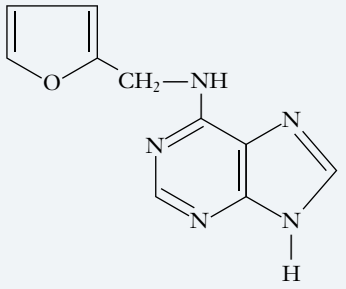
أدينين



6 - بنزيلأمينوبيورين (BAP)



كاينتين



إلى خلايا مرستيمية، ويُحفِّز التَّمايز في الكامبيوم الفليني. وفي بحث آخر، وُجد أنَّ حليب ثمرة جوز الهند يحتوي على هرمونات السايتوكاينين، وأنَّه استعمل في تحفيز تمايُز الأعضاء في كُتل نسيج نباتي ينمو في مزرعة أنسجة. وركَّزت دراسات لاحقة على دور يؤديه السايتوكاينين في تمايُز الأنسجة من الندبة.

السايتوكاينين هرمون نباتي، يحفّز انقسام الخلايا وتمايزها بمُساعدة الأوكسين. تنتُج مُعظم هرمونات السايتوكاينين في الخلايا المرستيمية لقمة الجذر، وتنتقل خلال النّبات. الثِّمار النَّامية هي أيضًا مواقع لتصنيع سايتوكاينين. في الحزازيات، تُسبِّب هرمونات السايتوكاينين تكوُّن البراعم الخضرية على النّبات الجاميتي. وفي النباتات جميعها، يبدو أنَّ هرمونات السايتوكاينين تُنظِّم أنماط النّموّ بمساعدة هرمونات أخرى.

هرمونات السايتوكاينين هي بيورينات، يبدو أنَّها مُشتقة من أدينين، أو على الأقل تملك سلاسل جانبية تُشبه الأدنين (الشكل 41-25). تملك جُزيئات أخرى مُتنوعة كيميائيًّا، وغير معروفة بوجودها في الطَّبيعة، تأثيرًا شبيهًا بذلك الذي لهرمونات السيتوكاينين. تُشجِّع هرمونات السايتوكاينين نموّ البراعم الجانبية لتكوُّن الفروع (الشكل 41-26). وبشكل مضاد، تثبّط هرمونات السايتوكاينين تكوين الجذور الجانبية، في حين تُشجِّع الأوكسينات تكوينها.

وبسبب هذه العلاقات، يُحدِّد الاتزان بين هرمونات السايتوكاينين والأوكسينات شكل النّبات، مع كثير من العوامل الأخرى. إضافة إلى ذلك، إنَّ إضافة هرمونات السايتوكاينين للأوراق الساقطة من النّبات يُؤخر اصفرارها. لذلك، فهي تعمل بوصفها هرمونات مُضادة للشَّيخوخة.

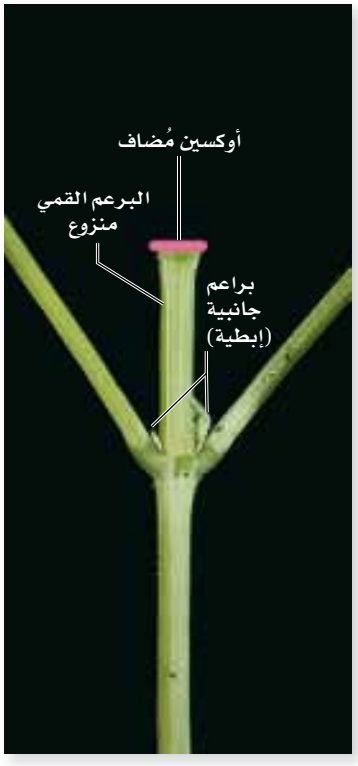
درس عمل هرمونات السايتوكاينين، مثل غيرها من الهرمونات الأخرى، بدلالة تأثيرها في نموّ وتمايز كتل من أنسجة تنمو في وسط غذائي مُعرَّف. يُمكن لأنسجة النّبات أن تُشكِّل المجاميع الخضرية، أو الجذور، أو كتلة غير مُتمايزة، بالاعتماد على الكميات النِّسبية للأوكسين والسايتوكاينين (الشكل 41-27).

الشكل 41-26

تُنشِّط السايتوكاينينات نموّ البراعم الجانبية. أ. عندما يكون مرستيم القمة سليمًا، يثبّط الأوكسين الناتج عن البرعم القمي نموَّ البراعم الجانبية. ب. عندما يُنزع البرعم القمي، تُصبح السايتوكاينينات قادرة على تحفيز نموّ البراعم الجانبية إلى أغصان. جـ. عندما يُنزع البرعم القمي، ويُضاف الأوكسين إلى سطح القطع، يتمُّ تثبيط النّموّ الخارجي للبراعم.

أ.

ب.



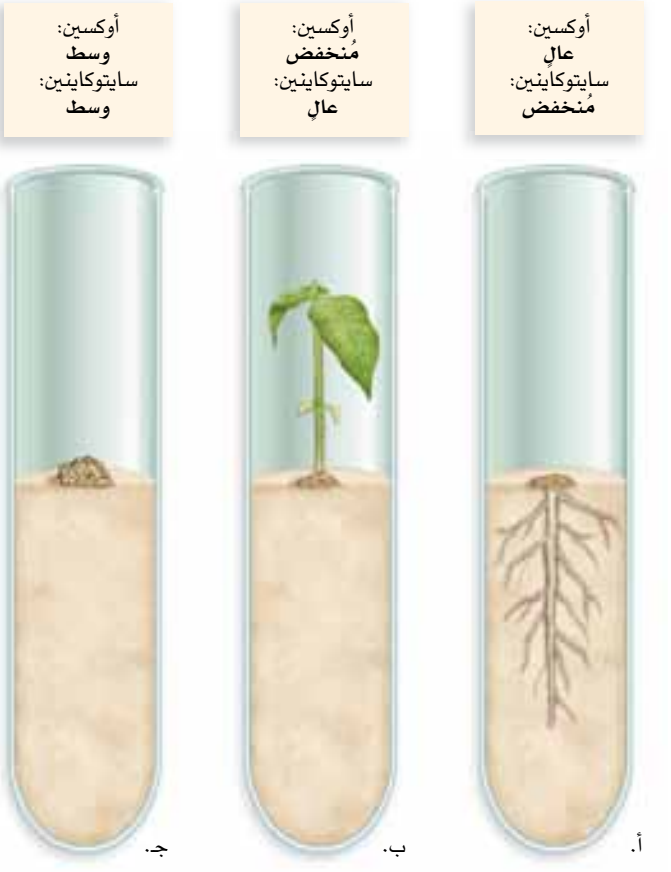
جـ.

في تجارب نموّ الخليّة المُبكِّر في مزارع الاستنبات، كان حليب ثمار جوز الهند عاملًا مُهمًّا. لقد اكتشف الباحثون أخيرًا، أنَّ حليب ثمرة جوز الهند لا يحتوي على أحماض أمينية ومُركبات نيتروجينية مُختزلة أخرى ضرورية للنُّمو فحسب، وإنما يحتوي أيضًا على هرمونات سايتوكاينين. تُشجِّع هرمونات السايتوكاينين بشكل واضح بناء أو تنشيط البروتينات اللازمة بشكل خاص لعملية **انقسام السيتوبلازم Cytokinesis**.

استُخدمت هرمونات السايتوكاينين ضد النباتات من قِبَل مُسبِّبات المرض. بكتيريا أورام النّبات *Agrobacterium*، على سبيل المثال، تُدخل جينات، إلى المحتوى الجيني للنبات، تزيد من إنتاج السايتوكاينين، وكذلك الأوكسين. هذا يُسبِّب انقسامًا خلويًّا كثيفًا، وتكوين ورم يُدعى التَّضخم التَّاجي *Crown gall* (الشكل 41-28). كيف انتهت جينات تصنيع الهرمونات داخل بكتيريا هو سؤال تطوريّ محيِّر. لا يعمل التّطور المُترافق لمصلحة النّبات دائمًا.

تُشجِّع هرمونات الجبريلين نموّ النّبات والاستفادة من المواد الغذائية

سُمِّيت **هرمونات الجبريلين Gibberellins** بهذا الاسم نسبة إلى فطر جبريلا *Gibberella fujikuroi*، الذي يجعل نباتات الأرز، التي يتطفَّل عليها،



الشكل 41-27

الكميات النِّسبية للسايتوكاينينات والأوكسين تُؤثِّر في إعادة تكوين الأعضاء في وسط زراعة مخبري. في نبات التبغ. أ. النِّسب العالية من الأوكسين إلى السايتوكاينين تُفضِّل تكوين الجذور. ب. النِّسب العالية من السايتوكاينين إلى الأوكسين تُفضِّل تكوين المجموع الخضري. جـ. التَّراكيز الوسطية تُؤدي إلى تكوين خلايا غير مُتمايزة. هذه الاستجاباتُ التَّطوّريةُ لنسب السايتوكاينين إلى الأوكسين في أوساط زراعة مخبرية مُتخصِّصةٌ بحسب النَّوع النباتي.

الشكل 41-28

ورم التَّضخم التَّاجي. في بعض الأحيان يُمكن للسايتوكاينينات أن تُستعمل ضد النّبات من قبل مُسبِّب مرض. في هذه الحالة، أدخلت بكتيريا *Agrobacterium tumefaciens* قطعة من DNA الخاص بها، وفيها جينات مسؤولة عن أنزيمات ضرورية في تصنيع السايتوكاينين والأوكسين. يُمكن للمُستويات المُتزايدة من هذين الهرمونين في النّبات أن تُسبِّب انقساماً خلويًّا هائلاً يُؤدي إلى تكوين ورم.

تنمو بالطُّول بشكل غير طبيعي. عالِمُ أمراض النّبات الياباني كوروساوا Eiichi kurosawa درس مرض البادرات "الحمقاء" سنة 1920. زرع فطر جبريلا بمزارع، وحصل على مادة، تُنتج مرض البادرات الحمقاء إذا وُضعت على نباتات الأرز. عُزلت هذه المادة، وتمَّ التّعرّف إلى صيغتها الجُزيئية من قِبَل علماء كيمياء يابانيين سنة 1939. وأكَّد علماء كيمياء بريطانيون هذه الصِّيغة عام 1954.

وعلى الرَّغم من أنَّ هذه المواد اعتبرت في البداية من باب الفضول، إلاّ أنَّها تحوَّلت منذ ذلك الحين إلى مجموعة كبيرة من أكثر من 100 هرمون نباتي موجودة بشكل طبيعي. كلها حمضية، وتُختصر على الأغلب GA (من كلمة حمض الجبريلين Gibberellic acid)، بأرقام صغيرة مُختلفة (GA_1، GA_2، GA_3، وهكذا) للتَّمييز بينها.

هرمونات الجبرلين، التي تُصنع في قمم السيقان والجذور، لها تأثير استطالة السَّاق. يزداد تأثير الاستطالة إن كان الأوكسين موجودًا. إن إضافة هرمونات الجبرلين إلى أنواع من النّبات القزم يجعلها تستعيد النّموّ والتّطور الطَّبيعي في كثير من النباتات (الشكل 41-29). بعض النباتات الطّفرة القزمة لا تُنتج كميات كافية من الجبريلين، ومن ثم فهي تستجيب لإضافة الجبريلين. وهناك نباتات أخرى فقدت قدرتها على الاستجابة للجبريلين.

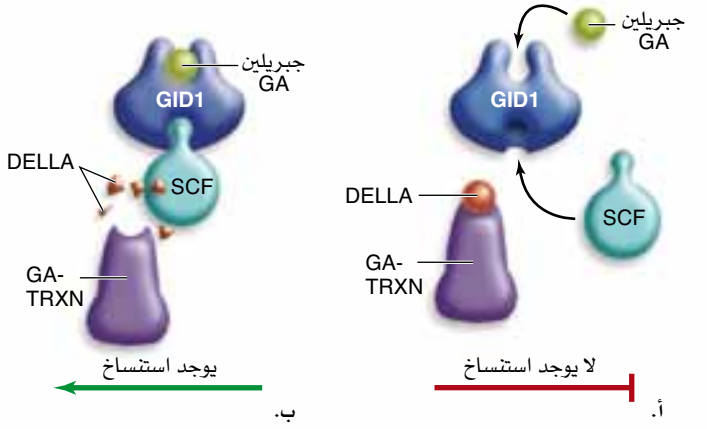
العدد الكبير من أنواع الجبريلين كلُّه جزء من مسار تصنيع حيوي مُعقَّد تمَّ الكشف عنه باستخدام طفرات من نبات الذُّرة، ينقصها إنتاج الجبريلين. في حين تُعَدُّ بعض هذه الجبريلينات أشكالًا وسيطة في إنتاج GA_1. أظهرت أبحاث جديدة أنَّ بعض الأشكال ربما تمتلك وظائف حيوية مُحدَّدة.

في الفصل الـ(37)، لاحظنا دور الجبريلينات في تحفيز إنتاج ألفا- أميليز والأنزيمات الحالَّة الأخرى المطلوبة لاستهلاك مصادر الغذاء في أثناء الإنبات وتأسيس بادرات الحبوب. كيف يتمُّ تنظيم الجينات المسؤولة عن هذه الأنزيمات؟ يُستخدم الجبريلين بوصفه إشارة من الجنين تُشغِّل استنساخ جين أو أكثر مسؤول عن الأنزيمات

الشكل 41-29

تأثيرات الجبريلينات. هذا عضو سريع الإنتاج من العائلة الخردلية (*Brassica rapa*) سوف ينطلق، ويُزهر بسبب ازدياد مُستويات الجبريلين. طفرات مثل طفرة *Rosette* (اليسار) لا تستطيع إنتاج الجبريلينات. ويُمكن إنقاذها عن طريق إضافة الجبريلينات إلى قمة المجموع الخضري (يمين). طفرات أخرى تمَّ التّعرّف إليها لا تحس بالجبريلينات، وهي لن تستجيب لإضافة الجبريلين.

الحالَّة في طبقة الأليرون. لقد تمَّ التّعرّف إلى مُستقبل الجبريلين. عندما يرتبط الجبريلين مع مُستقبله، فإنَّه يُحرِّر عوامل استنساخ مُعتمدة على الجبريلين من الكابح. عوامل الاستنساخ هذه، يُمكنها الآن أن تُؤثِّر مُباشرة في التَّعبير الجيني (الشكل 41-30). يبدو أنَّ تصنيع DNA لا يحدث خلال المراحل المُبكرة من إنبات البذرة، ولكنه يُصبح مُهمًّا عندما ينمو الجُذير خلال غُلُف البذور.



الشكل 41-30

تُنشِّط الجبريلينات عوامل استنساخ مُعتمدة على الجبريلين (GA- TRXN). أ. لا يُمكن لـ GA- TRXN أن يرتبط مع مُحفِّز عندما يرتبط الأول مع بروتينات DELlA. ب. يُنشِّط الجبريلين مُعقَّد بروتين يُحطِّم بروتينات DELlA، مُحرِّرًا GA- TRXN لكي يرتبط مع المحفِّز، فيُحفِّز الاستنساخ الجيني.

تُؤثِّر الجبريلينات أيضًا في عدد آخر من أشكال نموّ النّبات وتطوره. في بعض الحالات، تُسرِّع الجبريلينات من إنبات البذرة، على ما يبدو عن طريق تعويضها لتأثير البرودة أو مُتطلبات الإضاءة. تُستخدم الجبريلينات تجاريًّا في زيادة المسافة بين أزهار العنب عن طريق زيادة طول السّلاميات، وبهذا تحصل الثِّمار على مساحة أكبر لتنمو. وتكون النتيجة قطوف عنب أكبر تحتوي على ثمار مفردة أكبر (الشكل 41-31).

وعلى الرَّغم من أنَّ الجبريلينات تعمل في الدَّاخل بوصفها هرمونات، إلا أنَّها تعمل أيضًا بوصفها فرمونات في السَّرخسيات. في السَّرخسيات، تنطلق مُركبات تُشبه الجبريلين من نبات جاميتي، ويُمكنها أن تُحفِّز تطور التَّراكيب التَّناسلية الذَّكرية في نبات جاميتي مُجاور.

تُشبه هرمونات براسينوستيرويد (ستيرويدات اللفت) الهرمونات الحيوانية من ناحية تركيبية

على الرَّغم من أنَّ علماء النّبات عرفوا **هرمونات براسينوسيتروويد Brassinosteroids** منذ 30 سنة، إلا أنَّها صُنِّفت حديثًا فقط بوصفها هرمونات نباتية. اكتُشفت في البداية في حبوب لُقاح أنواع *Brassica*، ومن هنا أخذت اسمها. إن غيابها التَّاريخي عن جدل الهرمونات قد يكون جُزئيًّا بسبب تداخل عملها مع هرمونات نباتية أخرى، خاصةً الأوكسينات والجبريلينات. لقد تمَّ وصف التَّأثير التراكمي لهذه المجموعات الثلاث.

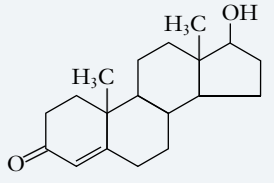
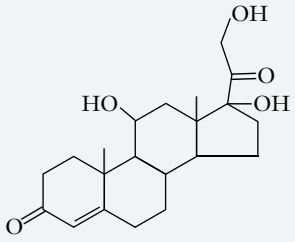
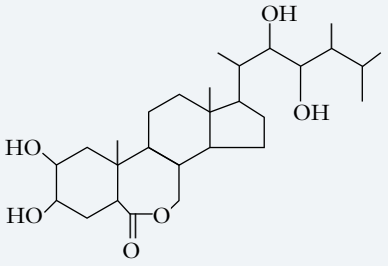
أدَّى استعمال الوراثة الجُزيئية في دراسة البراسينوستيرويدات إلى تقدُّم هائل في فهمنا لكيفية عملها وتصنيعها، وكذلك إلى حدٍّ ما، إلى كيفية عملها في مسارات تحويل الإشارة. ما هو مُثير حول البراسينوستيرويدات هو تشابهها مع الهرمونات السيترويدية الحيوانية (الشكل 41-32). أحد الجينات المسؤولة عن أنزيم في مسار البناء الحيوي لبراسينوستيروويد يُشبه إلى حدٍّ كبير أنزيمًا

الشكل 41-31

إضافة الجبريلينات يزيد من الفراغ بين حبات العنب. العنب الكبير (يمين) يتشكَّل لأنَّ حيزًا أكبر يوجد بين حبات العنب.

الشكل 41-32

براسينوستيرويدات (ستيرويدات اللفت). يملك براسينوليد وبراسينوستيرويدات أخرى تشابهًا تركيبيًّا مع الهرمونات الستيرويدية الحيوانية. الكورتيزول، وتستوستيرون، وإستراديول (لا يظهر) هي هرمونات حيوانية ستيرويدية.

حيوان		نبات
تستوستيرون	كورتيزول	براسينوليد
		

يُستعمل في تصنيع هرمون التستوستيرون وستيرويدات شبيهة. تمَّ التّعرّف أيضًا إلى البراسينوستيرويدات في الطَّحالب، ويبدو أنها شائعة بين النباتات. من المُعتقد أن أصلها التطوري يعود إلى ما قبل انفصال الحيوانات والنباتات على السّلّم التّطوريّ.

تملك براسينوستيرويدات تأثيرات فسيولوجية واسعة؛ استطالة، وانقسامًا خلويًّا، وانحناء السِّيقان، وتكوين الأنسجة الوعائية، وتأخير الهرم، واستقطاب الغشاء، والتّطور التَّكاثري. يُمكن للإشارات البيئية أن تُحفِّز وظائف براسينوستيرويد. تمَّ التّعرّف إلى طفرات تُعطِّل الاستجابة لبراسينوستيرويد، ولكن ما زالت مسارات تحويل الإشارة مُبهمة. من وجهة نظر تطوّريّة، سوف يكون من المُمتع مُقارنة هذه المسارات مع مسارات تحويل الإشارة للستيرويد الحيواني.

تعمل هرمونات أوليغوساكارين (قليلة التّسكّر) بوصفها جُزيئات إشارة دفاع

لا تتكوَّن جدران الخليّة النباتية من سيليلوز فقط، بل من كثير من الكربوهيدرات المُعقَّدة المُسماة قليلة التّسكّر *Oligosaccharides* أيضًا. تُشير بعض الأدلة إلى أنَّ مُكونات الجدار الخلوي هذه (عند تحطيمها من قِبَل مُسبِّبات مرض) تعمل بوصفها جُزيئات إشارة إضافة إلى كونها مُكونات بناء للجدار. تُسمى قليلة التّسكّر التي لها وظيفة تُشبه الهرمونات **أوليغوساكارينات Oligosaccharins**.

يُمكن أن تنطلق الأوليغوساكارينات من جدران الخليّة عن طريق أنزيمات تُنتجها مُسبِّبات المرض. يُعتقد أنَّ هذه الكربوهيدرات هي استجابات إشارة دفاع، مثل الاستجابة المُفرطة التي نُوقشت في الفصل الـ(40).

وجد أنَّ الأوليغوساكارينات الأخرى تُثبِّط استطالة سيقان البازيلاء المُحفَّزة من قِبَل الأوكسين. هذه الجُزيئات نشيطة على تركيز أقل بعشرة أو بمئة ضعف من تلك التي للهرمونات النباتية التقليدية؛ لقد لاحظت كيف أنَّ نسبة الأوكسين والسايتوكاينين يُمكنها أن تُؤثِّر في تكوين الأعضاء في المزرعة النباتية (انظر الشكل 41-27).

تُؤثِّر الأوليغوساكارينات في الطِّراز الشَّكلي لنسيج نبات التَّبغ المُتجدِّد أيضًا، فتثبط تكوين الجذور، وتحفز إنتاج الأزهار في الأنسجة المُؤهلة لإعطاء الأزهار. كيف تتوافق نتائج المزرعة مع الأنظمة الحية، لا يزال سؤالًا مفتوحًا.

يُحفِّز الإيثيلين نضج الثِّمار ويُساعد دفاعات النّبات

كان الهيدروكربون الغازي **إيثيليين Ethylene** ($H_2C{=}CH_2$) قبل مدة طويلة من تقدير دوره بوصفه هرمونًا نباتيًّا، معروفًا بتعريته للنباتات عندما كان يسيل من مصابيح الغاز في الشوارع. الإيثيلين، ناتج طبيعي لأيض النّبات الذي يُمكنه بكميات قليلة أن يتفاعل مع هرمونات النباتات الأخرى.

عندما يُنقل الأوكسين من القمة المرستيمية للسَّاق نحو الأسفل، فإنَّه يُحفِّز إنتاج الإيثيلين في الأنسجة حول البراعم الجانبية، وبهذا فهو يُعيق نموها. يُثبط الإيثيلين أيضًا استطالة السَّاق والجذور، ربما بالطريقة نفسها. تمَّ التّعرّف إلى مُستقبل الإيثيلين ودراسته، ويبدو أنَّه نشأ مُبكرًا في تطور المخلوقات التي تقوم بالبناء الضَّوئيّ، مُشتركًا في الخصائص مع البروتينات المُتحسِّسة للبيئة المعروفة في البكتيريا.

يؤدي الإيثيلين دورًا رئيسًا في نموّ الثَّمرة. في البداية، يُحفِّز الأوكسينُ، الذي ينتُج بكميات عالية في الأزهار المُلقحة والثِّمار المُتطورة، إنتاجَ الإيثيلين الذي يُعيق بدوره نضجَ الثَّمرة، إذ تتحطَّم السُّكريات المُعقَّدة إلى سكريات بسيطة، وتتكسَّر جُزيئات الكلوروفيل؛ وتُصبح جدران الخلايا ليِّنة، وتنتُج المُركبات المُتطايرة المُرتبطة بالطَّعم والرَّائحة في الثِّمار النَّاضجة.

إحدى أولى المُلاحظات التي أدَّت إلى تَعَرُّف الإيثيلين بوصفه هرمونًا نباتيًّا هي نضوج ثمار الموز غير النَّاضجة عن طريق الغازات الخارجة من البُرتقال. مثل هذه العلاقات أدَّت إلى استعمالات تجارية كُبرى للإيثيلين. على سبيل المثال، تُقطف البندورة غالبًا خضراء، وتنضَّج صناعيًّا بعد ذلك بإضافة إيثيلين. يُستخدم الإيثيلين بشكل واسع في إسراع إنضاج اللَّيمون والبرتقال أيضًا. ويمتلك ثاني أكسيد الكربون أثرًا مُعاكسًا بتثبيط النُّضج؛ إذ تُشحن الثِّمار غالبًا في وسط مليء بثاني أكسيد الكربون.

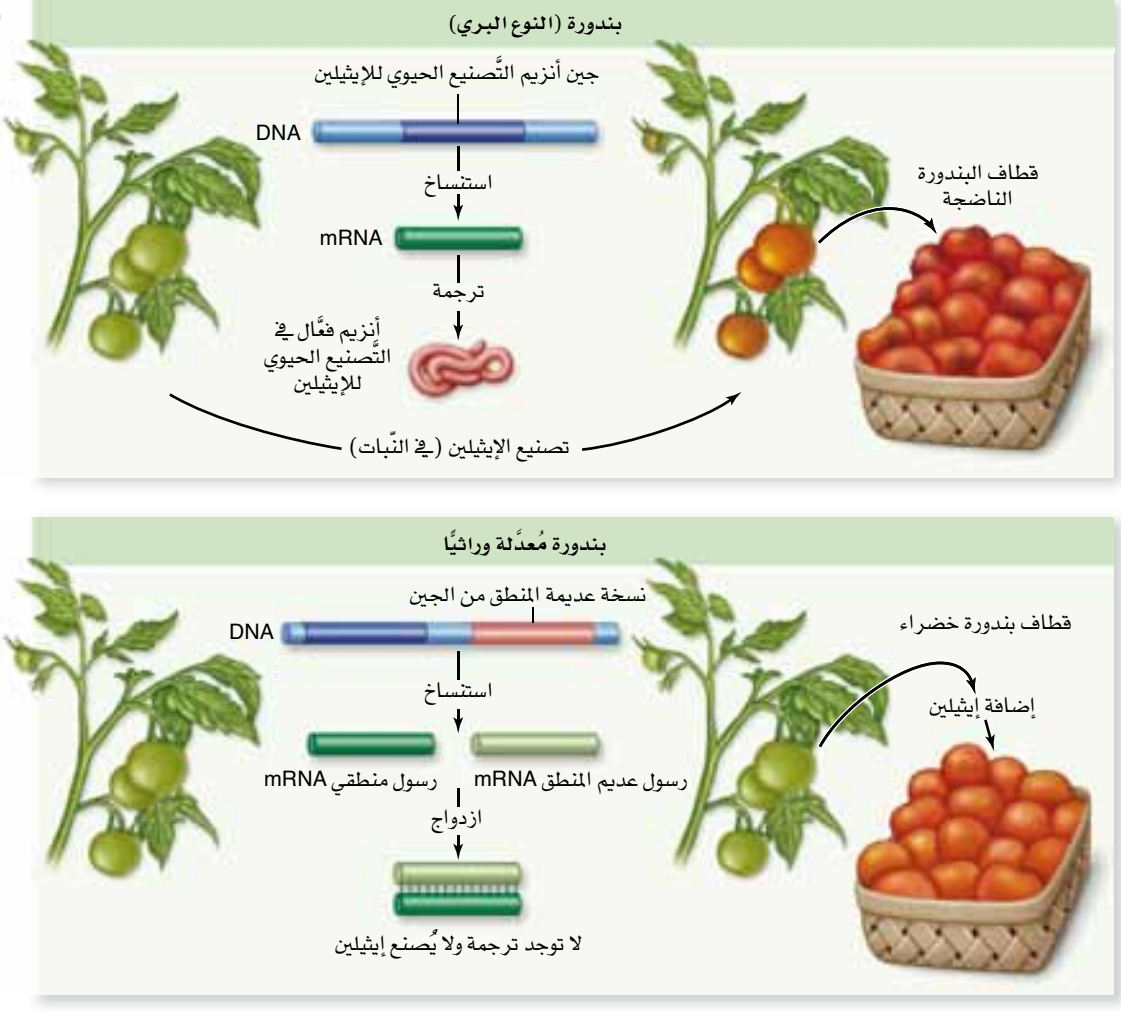
إضافة إلى ذلك، تمَّ تطوير حلٍّ باستخدام التكنولوجيا الحيوية، حيث تمَّ استنتسال أحد الجينات الضَّرورية للتَّصنيع الحيوي للإيثيلين، وتمَّ إدخال النسخة غير المنطقية لهذا الجين في المجموع الجيني للبندورة (الشكل 41-33). النسخةُ غير المنطقية للجين عبارة عن ترتيب للقواعد النيتروجينية مُكمل للنسخة المنطقية للجين. في هذا النّبات المُعدَّل وراثيًّا، كلتا النسختين غير المنطقية والمنطقية لجين تصنيع الإيثيلين يتمُّ استنساخهما. بعد ذلك، يقوم mRNA الرسول للنسخة غير المنطقية وللمنطقية بالازدواج معًا. يمنع هذا الازدواج التَّرجمة، التي تتطلَّب شريط RNA مُفردًا؛ وبسبب هذا، لا يتكوَّن الإيثيلين، ولا تنضج ثمار البندورة المُعدَّلة وراثيًّا. بهذه الطَّريقة، يُمكن شحن البندورة دون نضج وتعفُّن. إن التَّعرُّض للإيثيلين بعد ذلك يُحفِّزها على النُّضوج.

أظهرت دراسات أنَّ الإيثيلين يؤدي دورًا بيئيًّا مُهمًّا. يزداد إنتاج الإيثيلين بسرعة عند تعرض النّبات إلى الأوزون والمُركبات السَّامة الأخرى، ودرجات الحرارة القُصوى، والجفاف، ومُهاجمة مُسبِّبات المرض أو آكلات الأعشاب، وضغوط أخرى. يستطيع الإنتاج المُتزايد من الإيثيلين الذي يحدث، أن يُسرِّع من فقدان الأوراق والثِّمار التي تلفت من جراء هذه الضُّغوط. إن بعض التَّلف المُترافق مع التَّعرُّض للأوزون سببه الإيثيلين الذي تُنتجه النباتات.

ربما يكون إنتاجُ الإيثيلين من قِبَل النباتات التي تتعرَّض لهجوم من آكلات الأعشاب أو تُصاب بعدوى بمُسبِّبات المرض إشارةً لتنشيط آليات الدِّفاع في النباتات، وربما يشمل إنتاج جُزيئات سامة للآفات الزِّراعية.

يُثبِّط حمض الأبسيسيك (حمض الفَصْل) النّموّ ويُشجِّع السُّكون

يبدو أنَّ **حمض الأبسيسيك Abscisic acid** يصنَّع أساسًا في الأوراق النَّاضجة، والثِّمار، وقمم الجذور. اكتسب الهرمون اسمه من كونه إذا أُضيف فإنَّه



الشكل 41-33

التَّحكُّم الوراثي لنضج الثِّمار. نسخة عديمة المنطق لجين التَّصنيع الحيوي للإيثيلين تمنع تكوين الإيثيلين ونضوج ثمرة مُعدَّلة وراثيًّا. الشَّريطُ عديمُ المنطق مُكملٌ لشريط جين تصنيع الإيثيلين. بعد عملية الاستنساخ، يرتبط mRNA رسول عديم المنطق مع mRNA الرسول المنطقي، ولا يُمكن لـ mRNA مزدوج الأشرطة أن يُترجم إلى بروتين فعّال. لا ينتُج إيثيلين، ولا تنضج الثَّمرة. تكون الثَّمرة صلبة ولا تنضج، ويُمكن شحنها وإنضاجها بعد ذلك بتعريضها للإيثيلين. وهكذا، فيما تصل ثمار البندورة عادة تالفة إلى البقالات، يُمكن للبندورة المُعدَّلة وراثيًّا أن تبقى طازجة مدة أطول.

يُسبِّب فَصْل الثِّمار في نبات القُطن، هناك دليل ضعيف على أنَّه يؤدي دورًا مُهمًّا في هذه العملية. هرمون الإيثيلين في الحقيقة هو الهرمون الذي يُشجِّع الهرم والفَصْل.

قد يُحفِّز حمض الأبسيسيك تكوين براعم الشِّتاء- البراعم السَّاكنة التي تستمر خلال الشِّتاء. يتبع ذلك تحويل بادئات الأوراق إلى حراشف برعمية (الشكل 41-34 أ). مثل الإيثيلين، يُثبِّط حمض الأبسيسيك نموّ البراعم الجانبية السَّاكنة. ويبدو أنَّ حمض الأبسيسيك، بتثبيطه نموّ البراعم واستطالتها، يُمكن أن يُعاكس بعض آثار الجبريلينات؛ ويُحفِّز الهرم بمُعاكسته تأثير الأوكسين.

يؤدي حمض الأبسيسيك دورًا في سكون البذور، ويُضاد عمل الجبريلينات خلال الإنبات. ترتفع مُستويات حمض الأبسيسيك في البذرة خلال تكوين الجنين (الشكل 41-17). عند نموّ أجنة الذُّرة في البذور على الكوز، يكون حمض الأبسيسيك ضروريًّا لتشجيع السُّكون ومنع النّموّ المُبكِّر، أي كأن تصبح النباتات ولودة (الشكل 41-34 ب). وإنَّه مُهمّ في التَّحكُّم بفتح الثُّغور وإغلاقها (الشكل 41-34 جـ).

بوجوده في النباتات جميعها، يبدو جليًّا أنَّ حمض الأبسيسيك يعمل مُنظمًا للنُّمو، مُبكرًا منذ نشوء المملكة النباتية. هناك القليل نسبيًّا ما هو معروف عن الطَّبيعة الدَّقيقة لتأثيراته الفسيولوجية والكيميائية الحيوية، ولكن هذه التَّأثيرات سريعة جدًا - تقع غالبًا خلال دقيقة أو دقيقتين - وبذلك، فهي على الأقل يجب أن تكون غير معتمدة جزئيًّا على التَّعبير الجيني.

لقد تمَّ التّعرّف إلى ترتيب النيوكليويتدات في جينات رشاد الجدران جميعها، ما جعل التّعرّف إلى الجينات التي تستجيب لهرمون حمض الأبسيسيك سهلًا. تزداد مُستويات حمض الأبسيسيك بشكل كبير في النّبات عند تعرُّضه للضَّغط، خاصة الجفاف. ستظهر لحمض الأبسيسيك تطبيقات تجارية مُهمة مثل غيره من الهرمونات النباتية، عندما يتمُّ فهم طريقة عمله.

الأنواع الرَّئيسة السَّبعة للهرمونات النباتية هي: الأوكسين، والسايتوكاينين، والجبريلين، وبراسينوستيرويد، وأوليغوساكارين، والإيثيلين، وحمض الأبسيسيك. تتداخل هذه الهرمونات مع أجهزة الإحساس ومع بعضها للتَّحكُّم في النموّ والتّطور استجابةً للبيئة.

الشكل 41-34

آثار حمض الأبسيسيك (حمض الفصْل).

أ. يؤدي حمض الأبسيسيك دورًا في تكوين هذه البراعم الشَّتوية لنبات الزيزفون الأمريكي. هذه البراعم ستبقى ساكنة في الشِّتاء، وستحمي حراشف البُرعم -أوراق مُحوَّرة- البرعم من الجفاف.

ب. إضافة إلى سكون البرعم، حمض الأبسيسيك ضروري للسُّكون في البندورة. هذه الطفرة "الولودة" في ذُرة ينقصها حمض الأبسيسيك، والأجنة تبدأ بالإنبات على الكوز النَّامي.

جـ. يُؤثِّر حمض الأبسيسيك في إغلاق الثُّغور عن طريق التَّأثير في حركة أيونات البوتاسيوم خارجة من الخلايا الحارسة.

أ.

ب.

جـ.

41-1 الاستجابات للضَّوء

الصّبغات، عدا تلك المُستخدمة في التَّمثيل الضَّوئيّ، ترصد الضَّوء وتحفّز استجابات تَشَكل ضوئي لااتجاهية وتأود ضوئي اتجاهي (الشكل 41-2).

- الفايتوكروم، صبغة فيها بروتين، يتكون من حامل الصبغة، يستقبل الضَّوء والبروتين الكلي الذي يُحفِّز مسار تحويل الإشارة.
- يتكون الفايتوكروم من شكلين يتحوَّل كلٌّ منهما إلى الآخر، هما: الشكل P_r غير النَّشط يستجيب للضَّوء الأحمر، وشكل نشط P_{fr} يستجيب للضَّوء الأحمر البعيد.
- يتدخل P_{fr} في إنبات البذور، واستطالة المجموع الخضري، ورصد المسافة بين النباتات.
  - إنبات البذور يُثبِّطه الضَّوء الأحمر البعيد، ويُحفِّزه الضَّوء الأحمر.
  - تحدث الاستطالة في القمة عندما تستطيل منطقة السلاميات؛ لأنَّ الضَّوء الأحمر غير مُتوافر.
  - تتسلّم النباتات المُكتظة الضَّوء الأحمر البعيد من النباتات المُجاورة، وهذا يزيد ارتفاع النبات بحثًا عن ضوء الشَّمس.
- يُمكن لـ P_{fr} أن يدخل النُّواة، وأن يرتبط مع البروتينات الأخرى، ما يُؤدي إلى التعبير عن الجينات التي يتحكَّم فيها الضَّوء (الشكل 41-4).
- يُمكن لـ P_{fr} أيضًا أن يعمل من خلال مسار الإشارة الذي يستخدم مفسفر البروتين، وذلك بفسفرة حمض أميني يحفّز بدوره سلسلة من عوامل الاستنساخ (الشكل 41-5).
- يتم التَّحكم في كمية P_{fr} عن طريق تحطيم البروتين داخل جسيم تحطيم البروتين.
- التَّأوداتُ الضوئيّةُ استجاباتُ نموٍّ أحادية الاتجاه للسِّيقان نحو الضَّوء ذي اللَّون الأزرق.
- الإيقاعات اليومية مُستقلة عن الضَّوء، ولكنها تُنظم الدَّورة اليومية من خلال عمل الفايتوكروم ومُستقبلات الضَّوء الأزرق.

41-2 الاستجابات للجاذبية

التَّأوُدُ الأرضيُّ هو استجابةُ النّبات لمجال الجاذبية الأرضية.

- يُعتقد أنَّ سبب التَّأوّد الأرضي هو الدَّور المُشترك لكل من بلاستيدات النَّشا التي تغطس نحو مركز الجاذبية في الخلايا النباتية وهرمون الأوكسين (الأشكال 41-9 و 41-10).
- تُظهر المجاميع الخضرية تأودًا أرضيًّا سلبيًّا؛ لأنَّ الأوكسين يتراكم في الجهة السُّفلية من السَّاق، مُسبِّبًا استطالة خلوية غير مُتناظرة وانحناء السّاق إلى الأعلى.
- تمتلك الجذور تأودًا أرضيًّا موجبًّا؛ لأنَّ الخلايا عند الجهة السُّفلى في قمة الجذر المُتَّجه أفقيًّا تكون أقل استطالة من الخلايا التي عند الجهة العُليا من الجذر.

41-3 الاستجابات للمُنبهات الميكانيكية

استجابات النّبات للَّمس وللمُنبه الميكانيكي يُمكن أن تكون دائمة أو منعكسة (قابلة للرجوع).

- استجابات النّبات للَّمس هي نموّ اتجاهي دائم للنبات استجابة لمُنبه فيزيائي، وتؤدي إلى عملية التَّشكل اللَّمسي.
- الاستجابة اللَّمسية مُستقلة عن اتجاه المُنبهات، وتنتُج عادةً عن تغيُّرات في ضغط الامتلاء. في بعض النباتات، يتبع الاستجابات اللَّمسية تغيُّرات في النّموّ.
- الاستجابة المُحفَّزة باللَّمس تنتُج عن تغيُّرات في ضغط الامتلاء الناجم عن إشارة كهربائية يتبعها فقدان K^+ من الخلايا إلى الوسائد.
- يُمكن للضَّوء أن يُحفِّز تغيُّرات في ضغط الامتلاء، ما يؤدي إلى تتبُّع الورقة للشَّمس، وتفتُّح الأزهار، وحركات النَّوم في الأوراق.

41-4 الاستجابات للماء ولدرجة الحرارة

عندما يُؤثِّر توافر الماء ودرجة الحرارة في النباتات، يُمكن للاستجابات أن تكون قصيرة الأمد أو طويلة الأمد.

- يُؤدي السُّكون إلى توقُّف النّموّ عندما تُصبح الظُّروف البيئية صعبة.
- يحدث فَصْل الأوراق في الأشجار مُتساقطة الأوراق حالما تدخل فترات درجات الحرارة المُنخفضة ويكون توافر الماء محدودًا.
- يسمح تكوُّن البذور للأجنة أن تعيش فترات زمنية طويلة حتى تُصبح الظُّروف البيئية مُناسبة (الشكل 41-17).
- تستجيب النباتات لدرجات الحرارة المُنخفضة عن طريق زيادة عدد الدهون غير المُشبعة في الغشاء البلازمي، أو عن طريق تقليل تكوُّن بلورات الثَّلج في الفراغات خارج الخليّة، أو بإنتاج بروتينات مُضادة للتَّجمد.
- تُنتج النباتات بروتينات الصَّدمة الحرارية عند تعرُّضها لدرجات حرارة عالية.
- يُمكن للنباتات أن تتحمَّل درجات الحرارة المُميتة بطريقة ما عن طريق تطوير تحمُّل حرارة مكتسبة عندما تزداد درجات الحرارة بالتَّدريج.

41-5 الهرمونات وأجهزة الإحساس

الهرمونات التي تحفّز نموّ النباتات تتوافق مع التَّغيُّرات في البيئة.

- الهرمونات مواد كيميائية تتكوَّن في جزء مُعيَّن من النّبات، وتنتقل إلى جزء آخر، حيث تُسبِّب استجابات فسيولوجية أو تطوّريّة.
- ينتُج الأوكسين في القمم المرستيمية والأجزاء غير النَّاضجة للنبات، ويؤثر في استنساخ DNA عن طريق الارتباط بالبروتينات. تُشجِّع الأوكسينات استطالة السَّاق، وتكوين الجذور العرضية، وتمنع فَصْل الأوراق، وتشجِّع انقسام الخليّة، وإنتاج الإيثيلين وسكون البراعم الجانبية. استُعملت الأوكسينات المخلقة في الزِّراعة والبستنة للتَّحكم في تطور النّبات والثِّمار وكذلك بوصفه مُبيد أعشاب.
- السايتوكاينينات هي بيورينات تنتُج في القمم المرستيمية للجذر والثِّمار غير النَّاضجة. إنَّها تُحفِّز تكوين أو تنشيط بروتينات ضرورية للانقسام المُتساوي عندما تكون الأوكسينات موجودة، وتُشجِّع نموّ البلاستيدات الخضراء، وتُؤخِّر هرم الورقة، وتُحفِّز تكوين البراعم (الشكل 41-27).
- تنتُج الجبريلينات من قمم الجذور والمجموع الخضري، والأوراق الفتية، والبذور. إنها تُشجِّع استطالة السَّاق، وتُشجِّع إنتاج الأنزيمات في البذور النامية. تعمل الجبريلينات في السَّرخسيّات بوصفها فرمونات.
- البراسينوستيرويدات (ستيرويدات اللفت) هي ستيرويدات تنتج في حبوب اللُّقاح، والبذور غير النَّاضجة، والمجاميع الخضرية، والأوراق، ولها وظائف مُتداخلة مع الأوكسينات والجبريلينات وتُؤثر في تطور الأنسجة الوعائية واستقطاب الغشاء.
- تُطلق الأوليغوساكارينات (قليلة السّكّر) من الجُدران الخلوية عن طريق أنزيمات تُفرزها مُسببات المرض، وتُشجِّع استجابات دفاع ضد مُسبب المرض. ويُمكن لها أن تُثبِّط الاستطالة التي يُحفِّزها الأوكسين، وتُؤثِّر في الطِّراز الشَّكلي في النَّسيج المُتجدِّد لنبات التَّبغ، وتمنع تكوين الجذور، وتُحفِّز إنتاج الأزهار.
- ينتُج الإيثيلين من الجذور، والقمم المرستيمية للمجموع الخضري، والأزهار الهرمة، والثِّمار النَّاضجة. إنَّه يتحكم في فَصْل الأوراق، والأزهار، والثِّمار؛ ويُشجِّع نضج الثِّمار؛ ويُثبِّط استطالة السَّاق والجذور؛ وربما يُشجِّع الاستجابة إلى هجمات مُسبِّبات الأمراض وآكلات الأعشاب.
- ينتُج حمض الأبسيسيك (حمض الفصل) من الأوراق الخضراء النَّاضجة، والثِّمار، وقمم الجذور، والبذور. إنَّه يُثبِّط نموّ البراعم، ويُشجِّع سكون البذور، ويتحكَّم في إغلاق الثُّغور، ويُثبِّط تأثير الهرمونات الأخرى.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

1. إذا عرِّضت بذورًا لسلسلة من الضَّوء الأحمر والضَّوء الأحمر البعيد، أيّ من الأضواء الآتية سيُؤدي إلى إنبات البذور:
   أ. الأحمر؛ الأحمر البعيد.
   ب. الأحمر البعيد؛ الأحمر.
   ج. الأحمر؛ الأحمر البعيد؛ الأحمر؛ الأحمر البعيد؛ الأحمر؛ الأحمر البعيد؛ الأحمر؛ الأحمر البعيد.
   د. لا شيء مما ذكر.
2. المثال الصحيح لكل من التَّشكُّل الضَّوئيّ والتّأوّد الضَّوئيّ هو:
   أ. التّأوّد الضَّوئيّ نموّ نحو الضَّوء الأزرق، والتَّشكل الضَّوئيّ نموّ نحو الضَّوء الأحمر.
   ب. التّأوّد الضَّوئيّ نموّ نحو الضَّوء الأزرق، والتَّشكل الضَّوئيّ إنبات يُحفِّزه الضَّوء الأحمر.
   ج. التّأوّد الضَّوئيّ نموّ نحو الضَّوء الأحمر، والتَّشكل إنبات يُحفِّزه الضَّوء الأزرق.
   د. التّأوّد الضَّوئيّ حركة نحو الضَّوء الأزرق لا تتضمَّن نموًّا؛ التَّشكل الضَّوْئيّ حركة نحو الضَّوء الأحمر الذي لا يتضمَّن نموًّا.
3. إذا أردت زراعة بذور نبات رشاد الجدران يمتلك طفرة لا تنمو في العتمة (*det2*) وأبقيتها في صندوق معتم، فإن الذي سيحصل هو:
   أ. ستنبُت البذور بشكل طبيعي، ولكن النبات لن يكون طويلًا والتوائيًّا في أثناء بحثه عن مصدر الضَّوء.
   ب. ستفشل البذور بالإنبات بسبب عدم وجود الضَّوء.
   ج. سوف تنبت الجذور، والنّبات سيكون طويلًا والتوائيًّا في حال بحثه عن مصدر الضَّوء.
   د. ستنبُت البذور، وسيموت النّبات مُباشرة؛ لأنَّه لا يستطيع أن يُكوِّن السُّكريات في العتمة.
4. واحدة من الجمل الآتية غير صحيحة بالنِّسبة إلى الفايتوكروم:
   أ. P_r يتحوَّل إلى P_{fr} عندما يتعرَّض إلى اللَّون الأحمر.
   ب. P_{fr} هو الشَّكل النَّشط حيويًّا للفايتوكروم.
   ج. يُحفِّز الفايتوكروم كثيرًا من الاستجابات عن طريق التَّحكم في التَّعبير الجيني.
   د. يتحكم الفايتوكروم في مُعظم إنبات البذور في النباتات.
5. عادةً ما نعتقد خطأ أن النباتات لا تتحرك في بيئتها. كثير من النباتات مثل، أوراق الفول، تُظهر حركات يومية لرفع قدرتها على امتصاص الطَّاقة الضَّوئية. هذه الحركات اليومية سببها:
   أ. تغيُّرات في امتلاء خلايا محددة.
   ب. نموّ خلايا محددة.
   ج. انقباض العضلات في الأوراق.
   د. تغيُّر درجة الحرارة في البيئة.
6. عندما درس تشارلز وفرانسيس داروين التّأوّد الضَّوئيّ في النباتات، اكتشفا أنَّ:
   أ. الأوكسين مسؤول عن النّموّ المُعتمد على الضَّوء.
   ب. رصد الضَّوء تمَّ عن طريق قمة المجموع الخضري للنبات.
   ج. رصد الضَّوء تمَّ عن طريق المنطقة أسفل قمة المجموع الخضري للنبات.
   د. الضَّوء الأحمر فقط يحفِّز التّأوّد الضَّوئيّ.
7. يُشجِّع الأوكسين نموّ النّبات نحو مصدر الضَّوء عن طريق:
   أ. زيادة سرعة انقسام الخلايا على الجهة الظَّليلة من السَّاق.
   ب. تقصير الخلايا على الجهة المُعرَّضة للضَّوء من النّبات.
   ج. استطالة الخلايا على الجهة الظَّليلة من السَّاق.
   د. تقليل سرعة انقسام الخلايا على الجهة المُضاءة من السَّاق.
8. واحدة من الجمل الآتية غير صحيحة عن الأوكسين:
   أ. يتحرَّك عادةً إلى الأسفل في النّبات.
   ب. لا نعرف كيف يشترك الأوكسين في إشارات ترميز الخليّة.
   ج. عادةً ما يُنشِّط أحماض الجدار الخلوي.
   د. أشهر أشكاله هو إندول حمض الأسيتيك.
9. وانتك فكرة ذكية لتوسيع ميزانية بقالتك بشراء كميات كبيرة من الفواكه الخضراء، ومن ثَمَّ خزنها في حقيبة نفختها مثل البالون. كلما احتجت إلى فاكهة، تُخرجها من الحقيبة، وسوف تنضج كالمُعجزة. سبب ذلك هو:
   أ. الحقيبة ستمنع الضَّوء من الوصول إلى الفاكهة، لذلك لن تنضج.
   ب. ستبقي الحقيبة الفاكهة باردة، لذلك لن تنضج.
   ج. المُستويات العالية من CO_2 في الحقيبة ستمنع النُّضج.
   د. المُستويات العالية من O_2 في الحقيبة ستمنع النُّضج.
10. إذا زرعت خطأً نبات طفرة من فصيلة الشَّعير لا يستطيع تكوين هرمون حمض الأبسيسيك، فإن الذي سيحدث هو:
   أ. ستستطيل المجاميع الخضرية بشكل كبير، وستسقط؛ لأنَّها لن تدعم بعضها.
   ب. لن تستطيل المجاميع الخضرية بشكل طبيعي، وسوف تحصل على نبات قصير.
   ج. ستنمو البذور قبل أوانها.
   د. ستسقط الأوراق عن النّبات.
11. مثلما يُعاكس الأوكسين والسايتوكاينين بعضهما، الهرمون الذي يُعاكس هرمون الجبريلين، هو:
   أ. إيثيلين.
   ب. براسينوستيرويد.
   ج. حمض الأبسيسيك.
   د. أوليغوساكارين.
12. تُستعمل الجبريلينات لزيادة إنتاجية العنب؛ لأنَّها:
   أ. تجعل الثِّمار أكبر عن طريق تحفيز انقسام الخليّة داخل الثَّمرة.
   ب. تزيد من طول السّلاميّات لكي تصبح للثِّمار مساحة أكبر لتنمو.
   ج. تزيد من عدد الأزهار المُنتَجة، وبهذا تزيد أعداد الثِّمار.
   د. لا شيء مما ذُكر.
13. أيّ من الآتية ربما لا يُشاهد في نبات ينمو داخل مكوك فضاء في الفضاء:
   أ. التّأوّد الأرضي. ب. التّأوّد الضَّوئيّ.
   ج. الإيقاعات اليومية. د. التَّشكُّل الضَّوئيّ.

أسئلة تحدٍّ

1. ناقش التَّشابهات والفُروق بين التّأوّد اللَّمسي والحركة الامتلائية.
2. قارن بين الآليات التي تستخدمها الحيوانات والنباتات لتحمُّل البيئات الصعبة بالتَّفكير في استجابة حيوانية مُشابهة لكل مما يأتي:
   أ. السُّكون. ب. التَّشكُّل اللَّمسي.
   ج. الفَصْل. د. التّأوّد الأرضي.
3. العُقدُ الشَّجريةُ التي تُسبِّبها غالبًا نموات ورمية على جذع الأشجار وفروعها، مُقدرةٌ وثمينةٌ جدًا من قِبَل عمال الأخشاب بسبب نمطها الحُبيبي الجميل. إن أردت أن تُؤسِّس "مزرعة للعُقد الشَّجرية"، كيف يُمكنك أن تفعل هذا؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 42

التّكاثر في النّباتات
Plant Reproduction

مقدّمة

النجاح التّطوريّ المدهش للنباتات الزّهريّة يمكن ربطه مع طرق تكاثرها الجديدة. في هذا الفصل، سنستعرض طرق التّكاثر في النّباتات مغطاة البذور، وكيف أسهمت صفاتها الفريدة– أزهار وثمار– في نجاحها. هذه، بشكل جزئي، قصة التّطور المترافق للنباتات والحيوانات التي تؤكد تنوعًا وراثيًّا أكبر عن طريق توزيع جاميتات النّباتات بشكل واسع. في بيئة مستقرة، على كلّ حال، هناك إيجابيات للإبقاء على هذا الوضع وراثيًّا؛ فالتكاثر اللاجنسيّ، مثلًا، هو طريقة تنتج أفرادًا من السلالة نفسها. الانحراف غير الطبيعيّ نحو التّكاثر الجنسيّ في بعض النّباتات الزّهريّة يتبعه شيخوخة وموت النبات الأصل.

موجز المفاهيم

42-1 التكوين الجنيني التكاثري

- *الانتقال إلى المقدرة الإزهارية يدعى تحول المرحلة.*
- *بيّنت الطفرات كيفية التحكم في تحوّل المرحلة.*

42-2 إنتاج الأزهار

- *تعتمد المسارات المعتمدة على الضّوء على طول الفترة الضّوئيّة.*
- *يرتبط المسار المعتمد على درجة الحرارة بالبرودة.*
- *يحتاج المسار المعتمد على الجبريلين إلى مستويات متزايدة من الهرمون.*
- *المسار الذاتي غير معتمد على الأدلة البيئية.*
- *تُنشط جينات هوية المرستيم الزهري جينات هوية الأعضاء الزّهريّة.*

42-3 تركيب الأزهار وتطوّرها

- *نشأت الأزهار في مغطاة البذور.*
- *تنتج الجاميتات في النبات الجاميتي للأزهار.*

42-4 التّلقيح والإخصاب

- *كانت النّباتات البذرية الأولى تلقّح عن طريق الرّيح.*
- *نشأت الأزهار والملقّحات الحيوانية بشكل متزامن.*
- *استمرت بعض النّباتات الزّهريّة في استعمال الرياح للتلقيح.*
- *يُفضل التّلقيح الذاتي في الظّروف المستقرة.*
- *شجعت إستراتيجيات تطورية عدة التلقيح الخارجي.*
- *تتعرض مغطاة البذور لإخصاب مزدوج.*

42-5 التّكاثر اللاجنسيّ

- *يتضمن التّكاثر اللاإخصابي تطور أجنة ثنائية العدد الكروموسوميّ.*
- *في التّكاثر الخضري، تنشأ نباتات جديدة من أنسجة لاتكاثرية.*
- *يمكن استنسال نباتات من خلايا معزولة في المختبر.*

42-6 فترات حياة النبات

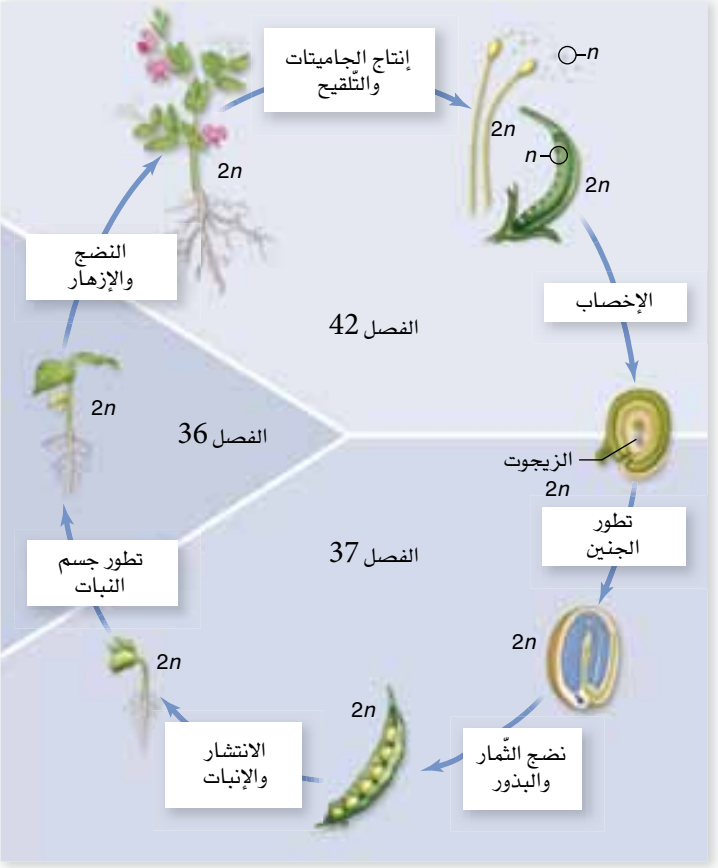
- *تعيش النّباتات المعمّرة سنوات عدة.*
- *تنمو النّباتات الحولية، وتتكاثر، وتموت في سنة واحدة.*
- *تتبع النّباتات ثنائية الحول دورة حياة مدتها سنتان.*

1-42 التكوين الجنيني التكاثري

في الفصل الـ(30)، لاحظنا أن مغطاة البذور تمثل ابتكارًا تطوريًّا بإنتاجها للأزهار والثّمار. وفي الفصل الـ (36)، وضحنا التكوين الجنيني في الشكل، أو **التشكل Morphogenesis**، الذي تخضع له البذرة النامية لكي تصبح نباتًا خضريًّا. في هذا الجزء، سوف نصف التّغيّرات الإضافية التي تحدث في النبات الخضري لإنتاج التراكيب المحكمة التفصيل المرتبطة بالإزهار (الشكل 42-1).

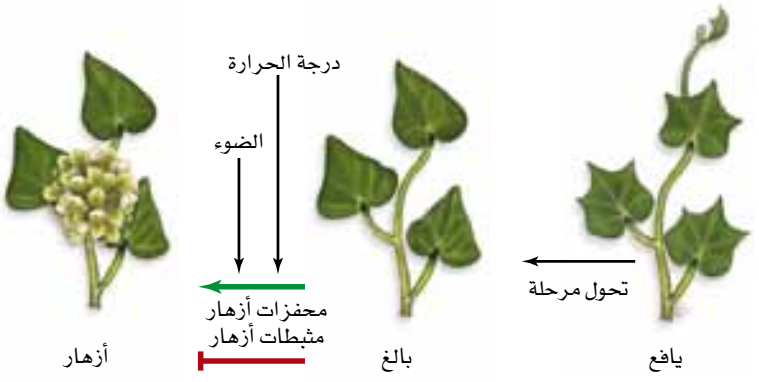
تدخل النّباتات عبر تغيرات جنينية تؤدي إلى البلوغ التكاثري تمامًا مثل الكثير من الحيوانات. هذا التّغيّر في التكوين الجنيني من مرحلة اليافع إلى مرحلة البالغ نراه في عملية تحوّل أبي ذنيبة إلى ضفدع بالغ، أو من يرقة إلى فراشة يمكنها بعد ذلك أنْ تتكاثر. تخضع النّباتات لتحول مشابه يؤدي إلى إنتاج الزّهرة. على عكس الضفدع اليافع الذي يفقد ذيله، تستمر النّباتات بإضافة تراكيب إلى تراكيب موجودة مع أنسجتها المرستيمية.

تحدد عمليات منظمة بدقة زمان ومكان تكوّن الأزهار. إضافة إلى هذا، يجب أن تمتلك النّباتاتُ غالبًا القدرةَ على الردّ على الإشارات الداخلية والخارجية التي تنظم الإزهار. وعندما تصبح النّباتات مؤهّلة للتكاثر، يحدد خليط من العوامل – من ضمنها الضّوء، ودرجة الحرارة وإشارات داخلية مثبطة ومحفزة – متى تُنتَج الزّهرة (الشكل 42-2). تشغّل هذه الإشارات جينات تتحكم في تكوين الأعضاء الزّهريّة – السبلات والبتلات، والأسدية، والكرابل. وحالما تمتلك الخلايا



الشكل 42-1

دورة حياة نبات مزهر (مغطاة البذور)



الشكل 42-2

العوامل المشتركة في تنشيط الإزهار. هذا النموذج يوضح الأحداث البيئية والداخلية التي تجعل مرستيم المجموع الخضري يبدأ بالإزهار. خلال تحول المرحلة، يكتسب النبات القابلية للاستجابة لإشارات الإزهار.

تعليمات لكي تصبح عضوًا زهريًّا محددًا، فإنّ هناك سلسلة تفاعلات تطورية تؤدي إلى التركيب ثلاثي الأبعاد لأجزاء الزّهرة. وسنذكر تفاصيل هذه العملية في الأجزاء المقبلة.

الانتقال إلى المقدرة الإزهارية يُدعى تَحَوُّلَ المرحلة

عند الإنبات، لا تتمكن معظم النّباتات من إنتاج الزّهرة، حتى لو كانت المؤشرات البيئية جميعها في حالتها المثلى. تسمح التّغيّرات التّطوريّة الداخلية للنباتات بالحصول على المقدرة على الاستجابة للإشارات الخارجية أو الداخلية (أو كلتيهما) التي تحفّز تكوين الزّهرة. يدعى هذا الانتقال **تَحَوُّلَ المرحلة Phase Change**.

يمكن لتحول المرحلة أن يكون واضحًا شكليًّا أو دقيقًا جدًا. ألقِ نظرة على شجرة بلوط أحمر أو أبيض في الشتاء: ستبقى الأوراق معلقة على الفروع السفلية حتى الربيع، فتسقطها البراعم الجديدة، في حين تكون الأوراق على الفروع العلوية قد سقطت مبكرًا (شكل42-3أ). حُفزت الفروع السفلية من مرستيم يافع. وكونها لم تستجب للإشارات البيئية، وتُسقط أوراقها، فإنّ هذا يشير إلى أنها فروع يافعة، ولم تقم بتحول المرحلة. وعلى الرغم من أن الفروع السفلية أقدم، فإن حالتها اليافعة أُسست عندما تحفزت، وأنها سوف لن تتغير.

يمتلك نبات اللبلاب أيضًا مرحلتي يافع وبالغ مميزتين في أثناء النّموّ (شكل 42-3ب). يحفِّز نسيج الساق الذي ينتجه مرستيم يافع تكوين الجذور العرضية التي تستطيع التسلق على الجدران. إذا نظرت إلى أبنية قديمة من القرميد مغطاة باللبلاب، ستلاحظ أن الفروع العلوية تتساقط؛ لأنها انتقلت إلى مرحلة النّموّ، وفقدت القدرة على إنتاج جذور عرضية.

من المهم ملاحظة أنه على الرّغم من أنّ النبات قد وصل مرحلة البلوغ من التّطور، فإنه ربما ينتج تراكيب تكاثرية أو لا ينتجها. وقد تكون هناك عوامل أُخرى ضرورية لتحفيز الإزهار.

الشكل 42-3

تحول المرحلة. أ. الفروع السفلية لشجرة البلوط هذه تمثل مرحلة اليافع في التّطور؛ تُبقي (تحافظ) على أوراقها في الشتاء. الأوراق السفلية غير قادرة على تكوين طبقة فصل لتنفصل عن الشجرة في الخريف. مثل هذه التّغيّرات الواضحة هي علامات لتحول المرحلة، ولكن الاختبار الحقيقي هو ما إذا كان النبات قادرًا على الإزهار أم لا. ب. لبلاب يافع (يسار) يكوِّن جذورًا عرضية، ويمتلك ترتيبًا ورقيًّا متبادلًا. لبلاب ناضج (يمين) يفتقد الجذور العرضية، ويملك ترتيب أوراق حلزونيًّا، ويمكن أن يكوّن الأزهار.

أ.

ب.

بيّنت الطفرات كيفية التحكم في تحوّل المرحلة

بشكل عام، إن عملية الرجوع من مرحلة البالغ إلى مرحلة اليافع لنبات ما أسهل من تحول المرحلة تجريبيًّا (في المختبر). فمعالجة النبات بهرمون الجبريلين والتقليم الجائر يمكن أن يحدث هذا الرجوع. في الحالة الأخيرة، يحدث نموّ خضري جديد، كما يحدث عندما تُقَلَّمُ شجيرات معينة، ومن ثم تُورق مرة أُخرى في أثناء النّموّ الجديد.

طفرة الزّهرة الجنينية (*emf*) لنبات رشاد الجدران *Arabidopsis* تزهر على الفور تقريبًا (الشكل 42-4)، وهذا يتوافق مع فرضية أن الأليل البري يثبط الإزهار. عندما ينضج النبات البري، يقل تعبير الجين *EMF*. هذا الاكتشاف يشير إلى أن الإزهار هو الحالة الطبيعية (السائدة)، وأن آليات نشأت لتؤخر الإزهار. هذا التأخير على ما يبدو يسمح للنبات بخزن طاقة أكثر لتخصيصها للتكاثر.

يأتي مثال على تحفيز الانتقال من اليافع إلى البالغ من التعبير الزائد لجين ضروري للإزهار موجود في كثير من الأنواع. هذا الجين، (*LFY*) *LEAFY*، تم استنساخه في رشاد الجدران، وتم تغيير مُحَفِّزه (مثيره) إلى محفِّز فيروسي ما أدى إلى استنساخ عالٍ وثابت لجين *LFY*. ثم تم إدخال جين *LFY* مع المحفز الفيروسي إلى خلايا الحور الرجراج المزروعة التي تستعمل لإعادة توليد النبات. عندما تم التعبير عن جين *LFY* بشكل زائد في الحَوْر، حدث الإزهار في أسابيع بدلًا من سنوات (الشكل 42-5).

يحتاج تحوّل المرحلة إلى كلّ من إشارة تحفيزية كافية، ومقدرة على التقاط الإشارة. تكتسب بعض النّباتات مقدرة في المجموع الخضري لالتقاط الإشارة على درجة معينة من الشدة. في حين تكتسب نباتات أُخرى المقدرة على إنتاج إشارة تحفيزية، أو تقليل إشارة، أو إشارات تثبيطية.

كما ذكرنا سابقًا، ينشأ تحول المرحلة في نبات بالغ، ولكن ليس بالضرورة نبات مزهر. المقدرة على التّكاثر متميزة عن التّطور الجنيني التكاثري الحقيقي. ويعتمد إنتاج الأزهار على عوامل عدة، سنذكرها لاحقًا.

يتضمن التّطور التكاثري في النّباتات تحول المرحلة من الشكل اليافع إلى الشكل البالغ. يؤدي هذا التّغيّر إلى نباتٍ مؤهل لإنتاج الأزهار.

أ.

ب.

الشكل 42-5

التعبير الزائد لجين الإزهار يمكن أن يسّرع من تحوّل المرحلة. أ. في العادة، تنمو شجرة الحَوْر سنوات عدة قبل أن تنتج أزهارًا (انظر الصورة الصغيرة). ب. يُسبب التعبير الزائد عن جين الإزهار لنبات رشاد الجدران، *LEAFY*، الإزهار السريع في الحَور المعدّل وراثيًّا (انظر الصورة الصغيرة).

الشكل 42-4

زهرة جنينية (*EMF*) تمنع الإزهار المبكر. نباتات بها طفرة ينقصها بروتين *EMF* وتزهر حالما تنبت. تمتلك الأزهار كرابل مشوهة، وكذلك تراكيب زهرية ناقصة بالقرب من الجذور.

2-42 إنتاج الأزهار

تم التّعرّف إلى أربعة مسارات للإزهار متحكم فيها وراثيًّا، هي: (1) المسار المعتمد على الضَّوء. (2) المسار المعتمد على درجة الحرارة. (3) المسار المعتمد على الجبريلين . (4) المسار الذاتي.

يمكن أن تعتمد النّباتات بشكل أساسي على مسار واحدٍ، ولكن المسارات الأربعة كلها يمكن وجودها.

يمكن للبيئة أن تُشجع الإزهار أو تثبطه، وفي بعض الأحيان، يمكنها أن تكون محايدة. فمثلًا، زيادة فترة الإضاءة يمكنها أن تشير إلى أن نهارات الصيف الطويلة قد وصلت بمناخ معتدل وظروف مناسبة للتكاثر. في حالات أُخرى، تعتمد النّباتات على الضَّوء لتراكم كميات كافية من السكروز لتزويد التّكاثر بالطاقة، لكنها تزهر دون اعتماد على طول النّهار.

يمكن لدرجة الحرارة أيضًا أن تُستخدم بوصفها إشارة. **الارتباع Vernalization** هو الحاجة إلى فترة تبريد مفاجئ للبذور والمجاميع الخضرية لكي يَحْدُث الإزهارُ، هذه العملية تؤثّر في المسار المعتمد على درجة الحرارة. ومن الواضح أن النجاح التكاثري لن يكون محتملًا وسط عاصفة ثلجية.

على افتراض أن التحكم في التكاثر نشأ أولًا في بيئات استوائية أكثر ثباتًا، فإنّ الكثير من السيطرة المعتمدة على طول النّهار وعلى درجة الحرارة نشأت عندما استعمرت النّباتات مُناخات أكثر اعتدالًا.

إن تعقيد مسارات الإزهار بُحث من الناحية الفسيولوجية تمامًا كما في تغير المرحلة، ويوفر تحليل طفرات إزهارية استكشافًا لآليات مسارات الإزهار. إنَّ كثرة مسارات الإزهار تضمن تَكَوُّنَ جيلٍ آخر.

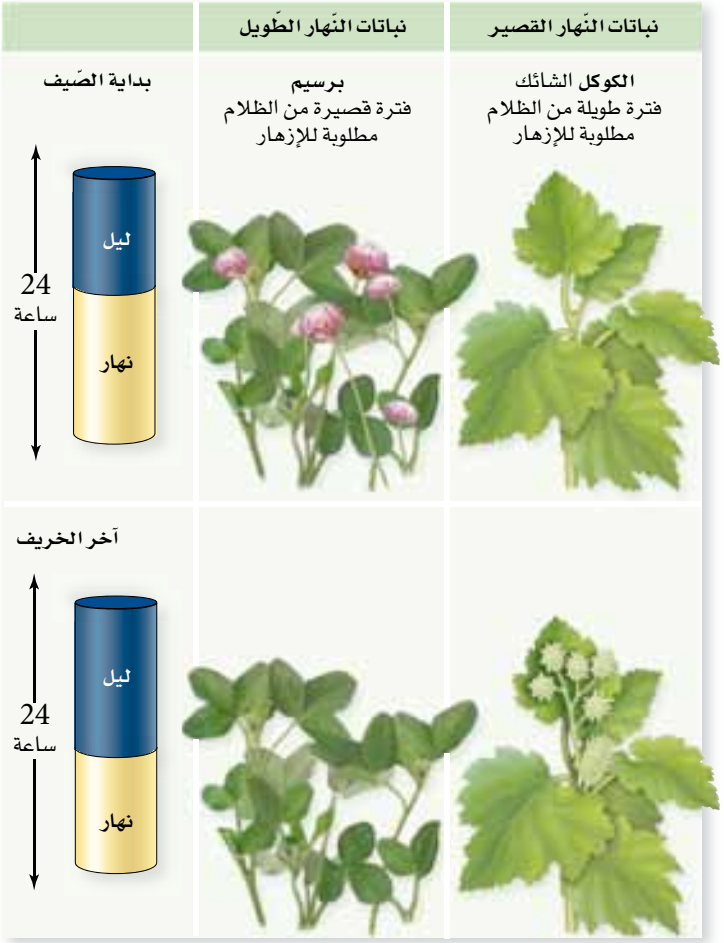
تعتمد المسارات المعتمدة على الضَّوء على طول الفترة الضّوئيّة

يحتاج الإزهار إلى الكثير من الطاقة المتراكمة عن طريق البناء الضّوئيّ. لهذا، تحتاج النّباتات جميعها إلى الضوء من أجل الإزهار، ولكن هذا منفصل عن مسار الإزهار المعتمد على **طول الفترة الضّوئيّة Photoperiodic**. ترتبط نواحي النّموّ والتّطور في معظم النّباتات بالتغيرات بنسبة الضَّوء إلى الظلام في الدورة اليومية ومدتها 24 ساعة (طول النّهار).

في الفصل السابق، تعلمت أن كثيرًا من النّباتات تمتلك إيقاعات يومية تؤثّر في حركات الأوراق والتراكيب الأخرى. على كلّ حال، تكون الدورة اليومية التي مدتها 24 ساعة منفصلة عن التّغيّرات في طول الفترة الضّوئيّة الذي يؤثّر في الإزهار. توفر هذه الحساسية لطول الفترة الضّوئيّة آلية للمخلوقات الحية للاستجابة إلى التغيرات الفصلية في نسبة النّهار إلى الليل. يتغير طول النّهار مع الفصول، فكلما كانت المنطقة أبعد عن خط الاستواء، زاد التّنوّع في طول النّهار.

نباتات النّهارين: القصير والطّويل

تقع استجابات النبات الإزهارية لطول النّهار في مجاميع أساسية عدة. في **نباتات النّهار القصير Short-Day Plants**، يتحفز الإزهار عندما يصبح ضوء النّهار أقصر من الطول الحرج (الشكل 42-6). أما في **نباتات النّهار الطّويل Long-Day Plants**، فيبدأ الإزهار عندما يصبح ضوء النّهار أطول. يبدأ الإزهار في نباتات أخرى، مثل نبات شب الليل، والورد، ونباتات أُخرى مستوطنة في المناطق المدارية، عند النضج بغض النظر عن طول النّهار، طالما حصل النبات على الكمية الكافية من الضَّوء للنمو الطبيعي. يشار إلى هذه النّباتات



الشكل 42-6

كيف يستجيب الإزهار إلى طول النّهار. أ. البرسيم (اللوحات الوسطى عموديًّا)، نبات طويل النّهار ينشطه الليل القصير على الإزهار في الربيع. الكوكل الشائك (اللوحات إلى اليمين)، نبات قصير النّهار، من خلال توزعه الطبيعي في شمال الكرة الأرضية، ينشطه الليل الطّويل على الإزهار في الخريف. ب. إن قطع الليل الطّويل في آخر الخريف عن طريق ضوء ساطع، يسبب عدم إزهار الكوكل الشائك، لكن نبات البرسيم سيبقى يزهر. وعلى الرّغم من أن المصطلحات تشير إلى طول النّهار، في كلّ حالة، إلا أن فترة الظلام المتواصلة هي التي تحدد متى سيحدث الإزهار.

نباتات اليوم المتعادل Day-neutral plants. هناك نباتات أُخرى، مثل اللبلاب، تملك فترتي تناوب ضوئي حرجتين؛ لن تزهر إذا كانت النهارات طويلة جدًا، ولن تزهر إذا كانت النهارات قصيرة جدًا.

على الرّغم من أن النّباتات تدعى نباتات النّهار الطويل ونباتات النّهار القصير، فإن كمية الظلام حقيقة هي التي تحدد فيما إذا كان النبات سيزهر أم لا. في **الأنواع طويلة النّهار أو قصيرة النّهار الإجبارية Obligate long – day or short–day species**، هناك فصل واضح بين الليالي القصيرة والطويلة، على التوالي. يحصل الإزهار في نباتات النّهار الطويل الإجبارية عندما يكون طول الليل أقل من الكمية القصوى للظلمة المطلوبة (طول النّهار الحرج) لتلك الأنواع. لنباتات النّهار القصير الإجبارية، يجب أن تتجاوز كمية الظلام طول الليل الحرج لتلك الأنواع.

يحدث الإزهار في نباتات النّهار القصير والطويل الأُخرى، سريعًا أو بطيئًا بالاعتماد على طول النّهار. هذه النّباتات التي تعتمد على مسارات إزهار أُخرى أيضًا، تدعى **نباتات طويلة النّهار وقصيرة النّهار الاختيارية Facultative long– day or short–day plants** لأن حاجتها إلى التناوب الضّوئيّ غير مطلقة، ونبات بازيلاء الحديقة مثال على نبات طويل النّهار اختياري.

إيجابيات التّحكّم في طول الفترة الضّوئيّة للإزهار

يسمح استعمال الضّوء للنباتات بالإزهار عندما تكون الظروف البيئية اللاحيوية مثلى، والملقحات متوافرة، والتنافس على المصادر مع النّباتات الأُخرى قليلٌ. فمثلًا، تزهر نباتات الرّبيع العشبية المدعوّة *Ephemerals* في الغابات قبل ظهور أوراق قمم الأشجار التي تحجب الضّوء اللازم للبناء الضّوئيّ. مثال آخر هو نبات الغابات الشمالية الشرقية المدعو (*Epigaea repens*)، يعرف أيضًا باسم زهرة أيار بسبب الوقت من العام الذي يزهر فيه.

على خطوط العرض الوسطى، تزهر معظم نباتات النّهار الطويل في الرّبيع وبدايات الصّيف؛ تشتمل الأمثلة على هذه النّباتات: البرسيم، والسوسن، والخس والسبانخ، والخطمي. تزهر نباتات النّهار القصير في العادة في أواخر الصيف والخريف؛ تشمل هذه النّباتات الأقحوانة، وعصا الذهب، والبونسيتة، والصويا، والكثير من الأعشاب، مثل عشبة الرجيد. يستخدم مربو النبات التجاري هذه الاستجابات لطول النّهار لإزهار النّباتات عند أوقات محددة. فمثلًا، يتم تعديل طول الفترة الضّوئيّة في البيت الزجاجي حتى تزهر نباتات البونسيتة في الوقت نفسه مع عطلة الشتاء (الشكل 42–7). وربما يحدد التوزيع الجغرافي لنباتات معينة استجابات إزهارها لطول النّهار.

آلية الإشارة الضّوئيّة

يتم الإحساس بطول الفترة الضّوئيّة من قبل أشكال عدة مختلفة من الفايتوكروم، وأيضًا من قبل جزيء حساس للضوء الأزرق (كربتوكروم). وقد تم مناقشة جزيء حساس للضوء الأزرق (فوتوتروبين) من نوع آخر في الفصل (41). يؤثّر الفوتوتروبين في التّشكّل العضويّ الضّوئيّ، ويؤثّر الكربتوكروم في استجابات طول الفترة الضّوئيّة.

يحفّز التّغيّر في الشكل في جزيء الفايتوكروم أو كربتوكروم الحساس للضوء سلسلة من الأحداث تؤدي إلى إنتاج الزّهرة. وهناك رابط بين الضّوء والإيقاع اليومي تنظمه ساعة داخلية تسهل الإزهار أو تثبّطه. على المستوى الجزيئي، تمتلئ الفجوات في المعلومات بين إشارة الضّوء وإنتاج الأزهار بسرعة، وتَمَّ الكشف عن آليات التحكم، فَوُجِدَ أنها معقدة جدًا.

التنظيم بطول الفترة الضّوئيّة لاستنساخ جين CO

نبات رشاد الجدران، الذي كما تعلم يُستعمل بشكل شائع في دراسات النبات،

الشكل 42–7

يمكن تعديل وقت الإزهار. التحكم في طول الفترة الضّوئيّة في البيوت الزجاجية يضمن أن زهرة البوينسيتيا قصيرة النّهار تُزهر في وقت إجازة الشتاء. حتى بعد تحفيز الإزهار، كثير من الأحداث التّطوريّة يجب أن تحدث لكي تُنتج أزهارًا خاصة محددة للنوع.

نبات طويل النّهار اختياري، ويزهر استجابة للضوء الأحمر البعيد والضّوء الأزرق. ينظم الفايتوكروم والسايتوكروم، وهما مستقبلات الضّوء الأحمر والأزرق، على التوالي، الإزهار عن طريق جين CO (*CONSTANS*). يتم المحافظة على مستويات دقيقة من بروتين *CO* بالتزامن مع الساعة اليومية، وينظم الفايتوكروم استنساخ *CO*. تكون مستويات mRNA الناتجة عن الجين *CO* قليلة في الليل، وتزداد مع دخول النّهار. إضافة إلى هذا، يتم تعديل مستويات بروتين *CO* من خلال عمل الكربتوكروم.

استقصاء

إذا كانت مستويات mRNA لجين CO تتبع نمطًا إيقاعيًا يوميًا، كيف يمكنك تحديد ما إذا كانت مستويات البروتين تنظمها آلية أُخرى غير الاستنساخ؟ ولماذا يكون مستوى إضافي آخر من التحكم ضروريًا؟

لقد أصبحت أهمية التنظيم بعد الاستنساخ واضحةً عبر دراسات على نباتات رشاد الجدران المعدّلة وراثيًا. تحتوي هذه النّباتات جين *CO* ملتحمًا مع مُحفِّز فيروسي يعمل بشكل دائم، وينتج مستويات عالية من mRNA الخاص بجين *CO* بغض النظر فيما إذا كان الوقت نهارًا أم ليلًا. لهذا، فإنّ عملية تنظيم استنساخ الجين *CO* عن طريق فايتوكروم **A** تم إلغاؤها عند التحام الجين مع المحفز الفيروسي. ومن العجيب أن مستويات بروتين *CO* ما زالت تتبع نمطًا يوميًا.

وعلى الرّغم من أن بروتين CO يُنتج نهارًا وليلًا، فإنّ مستويات CO أقل في الليل بسبب التكسير الهادف للبروتين. يضع اليوبكويتين علامة على بروتين CO، ويتم تكسيره عن طريق جسيمات هاضمة للبروتين كما ذكرنا في الفصل الـ(41) عن تَكَسُّر الفايتوكروم. يعمل الضّوء الأزرق من خلال الكربتوكروم على استقرار CO خلال النّهار، ويحميه من عمل اليوبكويتين، ومن ثم من التكسير.

التعبير عن الجين LFY و CO

CO عاملُ استنساخ يُنشّط جينات أُخرى، ويؤدي إلى التعبير عن جين *LFY*. وناقشنا في تحول المرحلة سابقًا في هذا الجزء، يُعَدُّ جين *LFY* أحد الجينات المهمة التي "تخبر" المرستيم أن يتحول إلى الإزهار. سوف نرى أن مسارات أُخرى أيضًا تدور حول هذا الجين. ستناقش الجينات التي يتحكم فيها *LFY* لاحقًا في هذا الفصل.

هرمون الفلوريجين – هرمون الإزهار المحيّر

تدل كمية وافرة من الأدلة على وجود مواد تُشجع الإزهار ومواد تُثبطه. فقد أوضحت تجارب التّطعيم أن هذه المواد يمكن أن تتحرك من الأوراق إلى المجاميع الخضراء. إن تعقيد تداخلاتها، وكذلك حقيقة أن رسائل كيميائية متعددة تشترك بشكل واضح، جعلت هذا البحث العلمي والتجاري المثير للاهتمام صعبًا جدًا. مثل البحث التاريخي عن "الكأس المقدسة"، يبقى وجود هرمون إزهار أمرًا نظريًّا مئة في المئة حتى بعد 50 عامًا من البحث العلمي.

أحد الاحتمالات المثيرة هو أن بروتين CO إشارةُ إزهار تنتقل بالتّطعيم، أو يؤثّر في مثل هذه الإشارة. لقد وُجِدَ أن CO في اللحاء، وأنه يتحرك خلال جسم النبات. عندما طُعِّمت مجاميع خضرية ذات طفرة لجين co مُتَنَحٍّ إلى أصول تكوّن CO، حدث الإزهار. ولأن CO موجود في اللحاء، فإن من المحتمل أن هذا هو البروتين الذي يتحرك في النبات المُطَعَّم لكي يسبب الإزهار. الاحتمال نفسه قائم بالدرجة ذاتها، على كلّ حال، وهو أن CO قد يؤثّر بشكل مباشر أو غير مباشر في عامل منفصل ينتقل بالتطعيم، وهو ضروري للإزهار.

من الواضح أن المعلومات عن طول النّهار التي يتم تجميعها عن طريق الأصباغ والأنظمة الضّوئيّة في الأوراق تنتقل إلى قمم المجاميع الخضرية. فإذا افترضنا وجود كثير من المسارات للإزهار، فإنّ إشارات متعددة ربما تُسَهِّلُ الاتصال بين الأوراق والمجاميع الخضرية. ونحن نعلم أيضًا أن الجذور يمكنها أن تكون مصدرًا مثبطًا للإزهار، مؤثرةً بذلك في نموّ المجموع الخضري.

يرتبط المسار المعتمد على درجة الحرارة بالبرودة

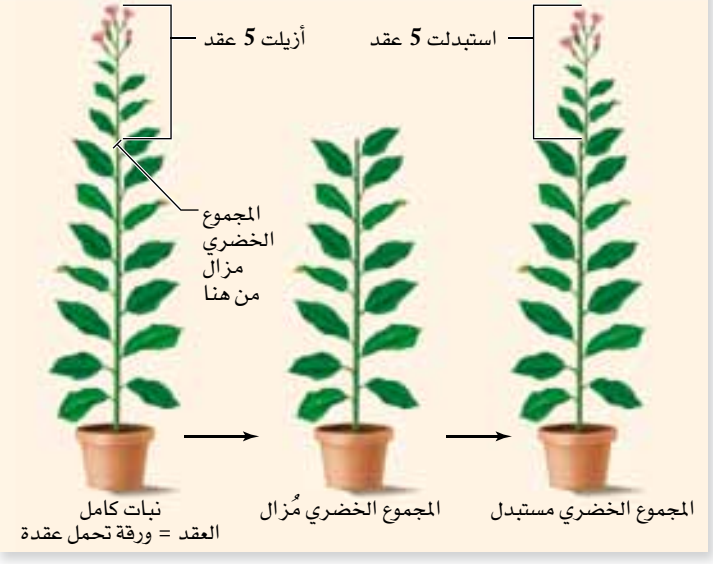
يمكن لدرجة الحرارة المنخفضة أن تُسرع أو تسمح للإزهار في كثير من الأنواع. وكما هو الحال مع الضَّوء، يؤكد هذا الرابط البيئي أن النّباتات تزهر في أوقات أكثر مثالية.

تحتاج بعض النّباتات إلى فترة برد مفاجئ قبل الإزهار تدعى فترة الارتباع. تم اكتشاف هذه الظاهرة سنة 1930 على يد العالِم الأوكراني ت. د. لايسينكو عندما كان يحاول حلّ مشكلة تَعَفُّنِ قمح الشتاء في الحقول. لأن قمح الشتاء لا يزهر دون فترة تبريد مفاجئ، قام لايسينكو بتبريد البذور وزرعها في الرّبيع. نبتت البذور بنجاح، ونمت، وأنتجت حنطةً.

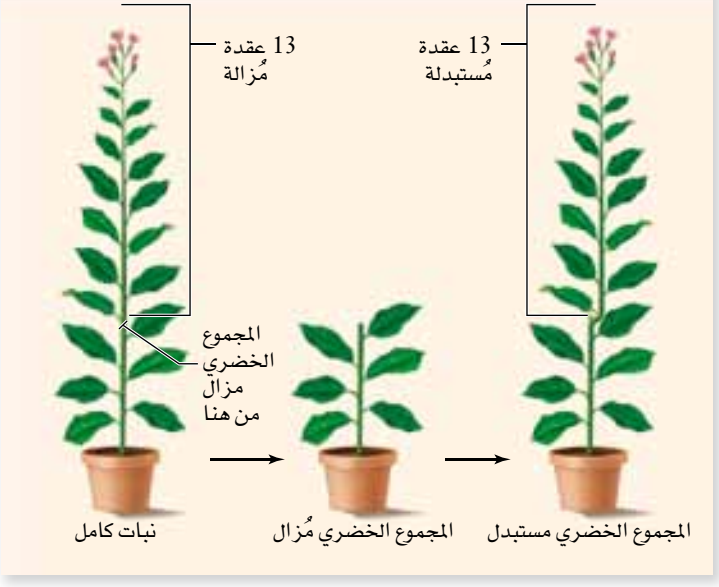
على الرّغم من أن هذا الاكتشاف مهم علميًّا، فقد أعلن لايسينكو بشكل خاطئ أنه حوّل نوعًا، هو قمح الشتاء، إلى نوع آخر؛ قمح الربيع، ببساطة عن طريق تعديل البيئة. دعمت الفلسفة الشيوعية في ذلك الوقت وجهة النظر هذه التي تشير إلى أن الشعب يمكنه تعديل الطبيعة بسهولة لزيادة الإنتاج. لسوء الحظ، نتجت مشكلات عدة كبيرة، من ضمنها إساءة معاملة علماء وراثة محترمين في الاتحاد السوفيتي السابق. إضافة إلى هذا، كان علمُ الوراثة ونظريةُ داروين في التّطور مشكوكًا فيهما في الاتحاد السوفيتي حتى منتصف 1960.

التبريد المفاجئ ضروري لبعض البذور أو النّباتات في مراحل متأخرة من التكوين الجنيني. لقد أشارت دراسة طفرات في نباتي رشاد الجدران والبازيلاء إلى أن التّبريد المفاجئ هو مسار إزهار منفصل.

إزالة البرعم الإبطي العلوي من القمة السائدة

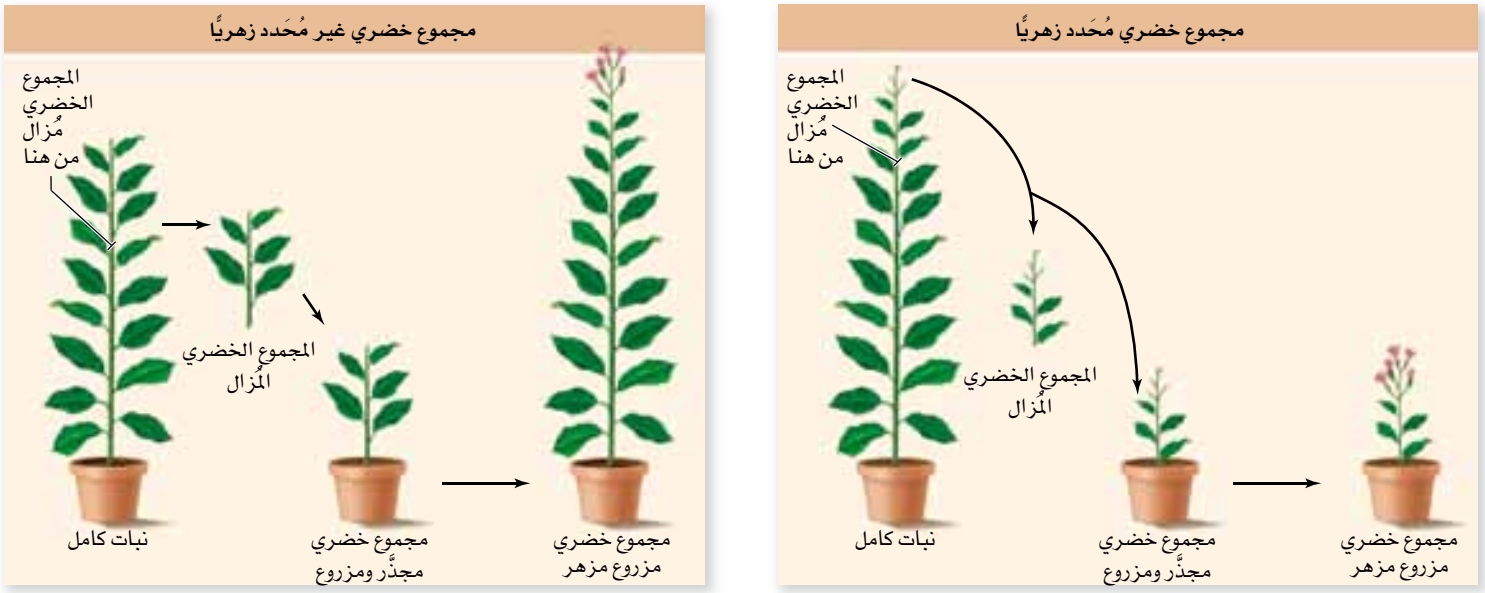


إزالة البرعم الإبطي السفلي من القمة السائدة



الشكل 42-8

يمكن للنباتات أن "تعد". عندما تتحرر البراعم الإبطية من سيادة القمة النامية عن طريق إزالة المجموع الخضري الرئيس، في نباتات تبغ مزهرة متعادلة النّهار، فإنها تستبدل العدد نفسه من العقد التي كان ينتجها المجموع الخضري الأساسي.



الشكل 42-9

يمكن للنباتات أن "تتذكر". عند نقطة معينة خلال عملية الإزهار، تصبح المجاميع الخضرية ملتزمة بالإزهار. هذا يسمى التحديد الزهري. أ. "تتذكر" المجاميع الخضرية المحددة زهريًّا مواقعها عند زراعتها في أوانٍ زراعية. أي إنها تنتج عدد العقد نفسه الذي يمكن أن تعطيه لو زرعت على النبات، ومن ثم تزهر. ب. المجاميع التي لم تُحدد زهريًّا بعد لا تستطيع تذكر كم عدد العقد التي تركتها، لذلك تبدأ بالعد من جديد. أي، إنها تنمو كنبتة صغيرة ثم تزهر.

يحتاج المسار المعتمد على الجبريلين إلى مستويات متزايدة من الهرمون

يتأخر الإزهار في نبات رشاد الجدران وبعض الأنواع الأُخرى بسب انخفاض مستويات الجبريلين. لذلك اقتُرح مسار الجبريلين للتشجيع على الإزهار، ولكن لغاية اليوم، لم يتمّ التّعرّف إلا على الأنزيمات الضرورية للتصنيع الحيوي للجبريلينات.

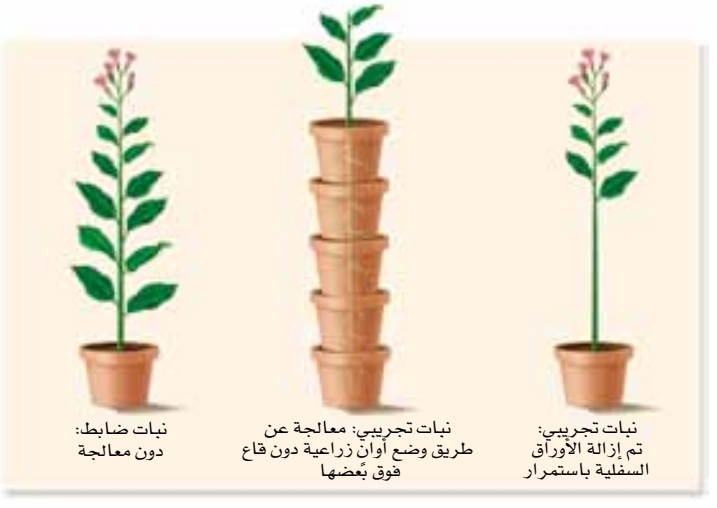
من المعلوم أن الجبريلينات تشجع التعبير عن الجين *LFY*. يرتبط الجبريلين في الحقيقة مع مُحفِّز جين *LFY*، لذلك فإنّ تأثيره في الإزهار يكون مباشرًا.

المسار الذاتي غير معتمد على الأدلة البيئية

لا يعتمد المسار الذاتي للإزهار على أدلة خارجية باستثناء التغذية الأساسية. يفترض أن هذا هو أول مسار تطور. تعتمد نباتات النّهار المتعادل غالبًا على المسار الذاتي بشكل أساسي، وهو الذي يسمح للنباتات "بالعد" و"التذكر".

مثلًا، سوف يُنْتِجُ حقلٌ من نباتات التبغ متعادل النّهار عددًا منتظمًا من البراعم قبل الإزهار. إذا نُزِعت المجاميع الخضرية لهذه النّباتات عند مواضع مختلفة، فإنّ البراعم الإبطية ستنمو معطيةً عددًا من البراعم مساويًا لما في الجزء المنزوع من المجموع الخضري (الشكل 42-8). ستتذكر البراعم الإبطية العلوية في نبات التبغ المزهر مكانها عند تجذيرها أو تطعيمها. تصبح قمة المجموع الخضري الطرفية ملتزمة أو محددة للإزهار قبل أربع عُقدٍ تقريبًا من بدء الإزهار الفعلي (الشكل 42-9). في بعض الأنواع الأخرى، هذا الالتزام أقل استقرارًا، أو يحدث لاحقًا.

كيف "تعرف" المجاميع الخضرية مكانها، وعند نقطة معينة "تتذكر" هذه المعلومة؟ لقد أصبح من الواضح أن إشارات تثبيطية ترسل من الجذور. فعندما وضعت أوانٍ زراعية دون قيعان بشكل متصل فوق نبات تبغ نامٍ، ثم مُلئت بالتراب، فإن الإزهار قد تأخّر بسبب تكوين الجذور العرضية (الشكل 42 - 10). أظهرت تجارب ضابطة بنباتٍ منزوع الأوراق أن إضافة الجذور، وليس فقدان الأوراق، يؤخر الإزهار. ينظم الاتزان بين إشارات مشجعة ومثبطة للإزهار متى يحدث الإزهار في المسار الذاتي، وكذلك في المسارات الأُخرى.



الشكل 42-10

يمكن للجذور أن تُثبط الإزهار. الجذور العرضية تكونت عندما وضعت أوانٍ زراعية دون قاع فوق بعضها (بشكل متواصل) على نبات تبغ نام، ما يؤخر الإزهار. إن التأخر في الإزهار سببه الجذور، وليس بسبب فقدان الأوراق. هذا تم توضيحه عن طريق إزالة الأوراق عن نباتات في الوقت نفسه، وكذلك في الموقع نفسه، كما في أوراق نباتات تجريبية دفنت عند إضافة أوانٍ زراعية.

تم دراسة تقرير الإزهار على مستوى العضو أو النبات الكامل عن طريق تغيير البيئة والتأكد ما إذا تغير مصير التكوين الجنيني أم لم يتغير. في نبات رشاد الجدران، ارتبط تحديد الإزهار بزيادة التعبير عن جين *LFY*، وأنه حصل في الوقت نفسه الذي حدث فيه تعبير عن جين ثانٍ يدعى جين *APETALA1 (API)*. على ما يبدو، إن التقاء مسارات الإزهار الأربعة معًا مع زيادة مستويات جين *LFY* تسبب وقوع هذا الحدث المُحدد في أنواع ذات اتزانات مختلفة بين المسارات (الشكل 42-11).

استقصاء

لماذا يُعَدُّ امتلاكُ النبات أربعةَ مسارات مختلفة تؤثر في التعبير عن الجين LFY جميعها؟

تُنشط جينات هوية المرستيم الزهري

جينات هوية الأعضاء الزّهريّة

يُعَدّ نباتات رشاد الجدران وشب الليل نماذج مهمة في التّعرّف إلى جينات الإزهار وفي فهم تفاعلاتها. تؤدي المسارات الأربعة للإزهار التي ناقشناها سابقًا في هذا الجزء إلى أن يصبح مرستيمٌ بالغٌ مرستيمًا زهريًّا عن طريق **تنشيط جينات هوية المرستيم الزهري Floral meristem identity genes** أو كبح تثبيطه (انظر الشكل 42-11). لدينا جينان مهمان من جينات هوية المرستيم الزهري هما *LFY* و *AP1*. يكوّن هذان الجينان المرستيم الزهري من المرستيم العادي. ثم يشغلان **جينات هوية الأعضاء الزّهريّة Floral organ identity genes**. تحدد الجينات الأخيرة هوية المحيطات الزّهريّة الأربعة متحدة المركز، بالتوجه نحو الداخل في المرستيم الزهري، منتجة؛ السبلة، والبتلة، والأسدية، والخباء أو الكرابل.

نموذج *ABC*

لتفسير كيف يمكن لثلاث مجموعات من جينات هوية الأعضاء الزّهريّة أن تحدد أربعة أنواع من الأعضاء المختلفة، تم اقتراح نموذج ABC (الشكل 42-12). يقترح نموذج *ABC* أن هناك ثلاث مجموعات من جينات هوية الأعضاء (*A، B، C*) تحدد الأعضاء الزّهريّة في المحيطات الزّهريّة الأربعة. تمكن الباحثون، عن طريق دراسة الطفرات، من تحديد الآتي:

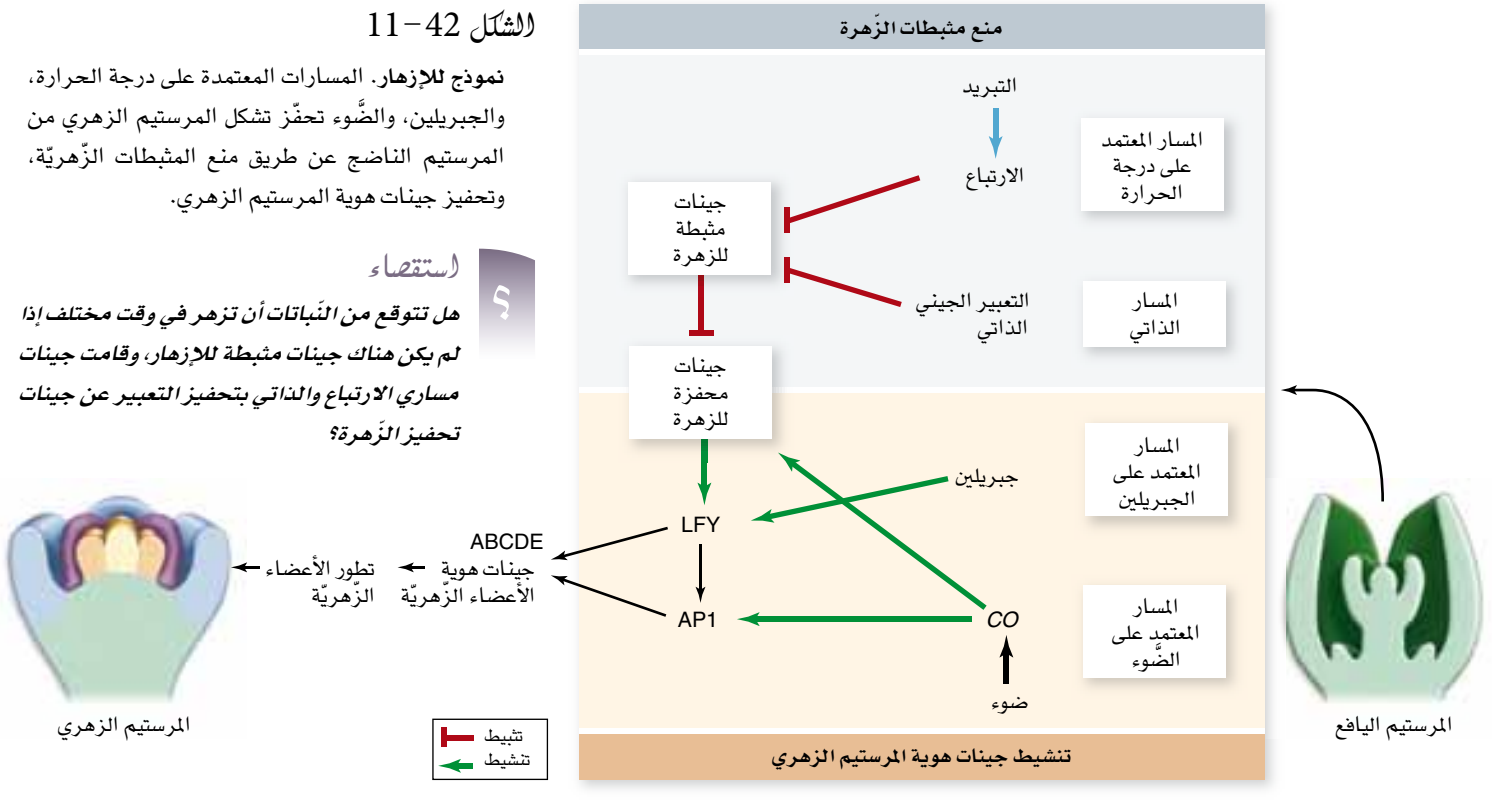
1. جينات النوع A تحدد السبلات.
2. جينات النوعين A و B معًا يحددان البتلات.
3. جينات النوعين B و C معًا يحددان الأسدية.
4. جينات النوع C وحدها تحدد الكرابل.

ينبع جمال النموذج ABC من كونه خاضعًا للفحص عن طريق صُنع طفرات ذات مجاميع مختلفة من جينات هوية الأعضاء الزّهريّة. كلّ نوع من الجينات يتم التعبير عنه في محيطين زهريين، معطيًا أربعة مجاميع مختلفة لمنتجات الجين. وعندما يكون أحد الأنواع غائبًا، يحدث خلل في الأعضاء الزّهريّة في المواقع المتوقعة.

تعديلات على النموذج *ABC*

على الرّغم من قوة النموذج ABC إلاّ أنه لم يفسر بشكل كامل مواصفات هوية المرستيم الزهري. تم التّعرّف إلى جينات من النوع D الضرورية لتكوين الكرابل، ولكن حتى هذا الاكتشاف لم يفسر لماذا تنتج النّباتات التي ينقصها جينات C، B، A أربعة محيطات من السبلات، وليس أربعة محيطات من الأوراق. يعتقد أن الأجزاء الزّهريّة نشأت من الأوراق؛ لهذا، فإذا أزيلت جينات هوية الأعضاء الزّهريّة، فإننا نتوقع محيطات الأوراق. وليس السبلات.

إن الإجابة عن هذه الأحجية هي في الجينات المكتشفة حديثًا من النوع *E*، *SEPALATA1 (SEPI)* إلى *SEPALATA4 (SEP4)*. النبات ثلاثي الطفرة *sep1، sep2، sep3* والطفرة *sep4* كلاهما يُنتجان أربعة محيطات من الأوراق.

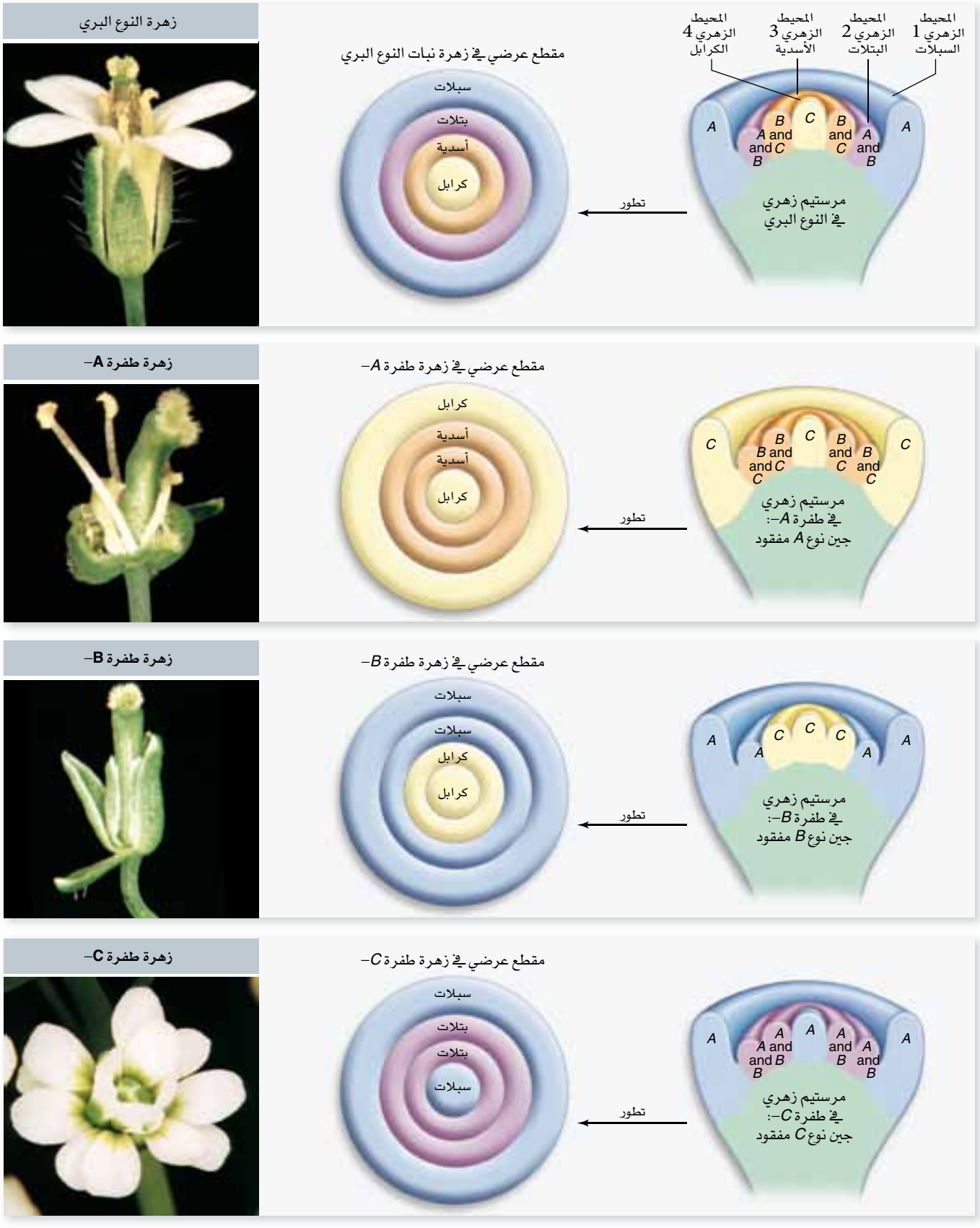


الشكل 42-11

نموذج للإزهار. المسارات المعتمدة على درجة الحرارة، والجبريلين، والضّوء تحفّز تشكل المرستيم الزهري من المرستيم الناضج عن طريق منع المثبطات الزّهريّة، وتحفيز جينات هوية المرستيم الزهري.

استقصاء

هل تتوقع من النّباتات أن تزهر في وقت مختلف إذا لم يكن هناك جينات مثبطة للإزهار، وقامت جينات مساري الارتباع والذاتي بتحفيز التعبير عن جينات تحفيز الزّهرة؟



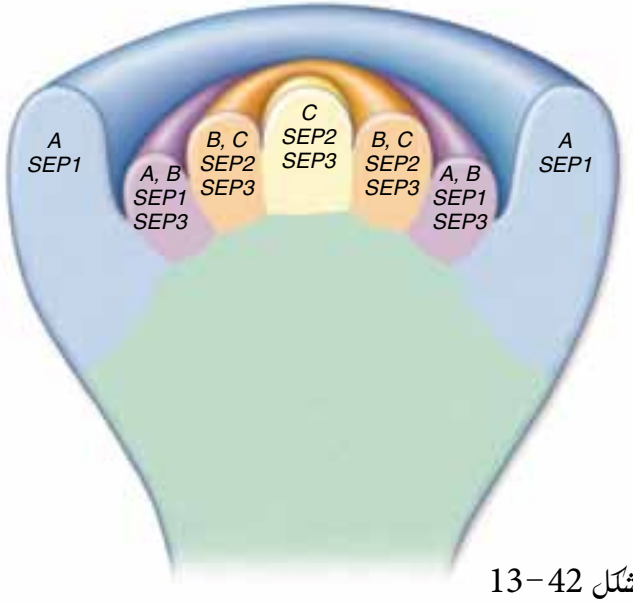
الشكل 42–12

نموذج **ABC** لتحديد (تخصيص) أعضاء الزّهرة. الأحرف التي تُشير إلى المحيطات الزّهريّة تدل على أي مجموعة جينات نشطة. عندما تُفقد وظيفة *A (A-)* يمتد *C* إلى المحيطات الأولى والثانية. عندما تُفقد وظيفة *B (B-)*، يمتلك المحيطان الخارجيان كلاهما وظيفة *A*، ويمتلك المحيطان الداخليان وظيفة *C*، لا أحد من المحيطات يمتلك وظيفة جينية مزدوجة. عندما تُفقد وظيفة *C (C-)*، يمتد *A* إلى المحيطين الداخليين. هذا الخلط الجديد لأنماط التعبير الجيني يُحدّد أي التراكيب الزّهريّة تتكون في كلّ محيط.

يمكن لبروتينات جينات SEP أن تتفاعل مع بروتينات الأنواع A، B، C ومن المحتمل أن تؤثر في استنساخ جينات ضرورية لتكوين أعضاء زهرية. اكتشاف جينات SEP أدى إلى نموذج جديد لهوية الأعضاء الزّهريّة، الذي يشمل جينات النوع E (الشكل 42-13).

من المهم الإشارة إلى أنّ الجينات *ABCDE* هي في الحقيقة بداية صنع الزّهرة فقط. جينات هوية الأعضاء هذه هي عوامل استنساخ تُشغل الكثير من الجينات الإضافية التي تشكّل الزّهرة ثلاثية الأبعاد. "تصبغ" جينات أُخرى البتلات– أي، مسارات كيميائية حيوية معقدة تؤدي إلى تراكم الأنثوسيانين في فجوات خلايا البتلة. يمكن أن تكون هذه الأصباغ برتقالية، أو حمراء أو زهرية، علما بأن اللون الحقيقي يتأثر بدرجة الحموضة كذلك.

تم التّعرّف إلى أربعة مسارات تؤدي إلى الإزهار: المسار المعتمد على الضّوء، والمسار المعتمد على درجة الحرارة، والمسار المعتمد على الجبريلين، والمسار الذاتي. جينات هوية المرستيم الزهري تُشغل جينات هوية الأعضاء الزّهريّة التي تحدد أين ستتكون السبلات، والبتلات، والأسدية، والكرابل. يتبع هذا تطور الأعضاء، الذي يتطلب مسارات معقدة عدة مسؤولة عن التّنوّع الزهري بين الأنواع.



الشكل 42-13

جينات النوع E ضرورية لتحديد هوية الأعضاء الزّهريّة. عندما تحدث طفرة لثلاثة جينات مجتمعة للجين *SEP*، يتم إنتاج أربعة محيطات ورقية.

3-42 تركيب الأزهار وتطوّرها

تقارن العملية المعقدة والرائعة التي تعطي تركيبًا تكاثريًّا يدعى الزّهرة في العادة مع عملية التحول في الحيوانات. إنها في الحقيقة عملية تحول، ولكن الانتقال الماهر من الانقسام المتساوي إلى الانقسام المنصف داخل خلية أمهات الأبواغ الأنثوية الذي يؤدي إلى تكوين نبات جاميتي أحادي العدد الكروموسومي منتج للجاميتات قد يكون أكثر أهمية وحرجًا. ينطبق القول نفسه على تكوين حبوب اللقاح في المتك داخل الأسدية.

لا تأوي الزّهرة الأجيال أحادية العدد الكروموسومي فقط، ولكنها تعمل على زيادة احتمال اتحاد جاميتات ذكرية وأنثوية من نباتات مختلفة معًا أيضًا (أو في بعض الأحيان من النبتة نفسها).

نشأت الأزهار في مغطاة البذور

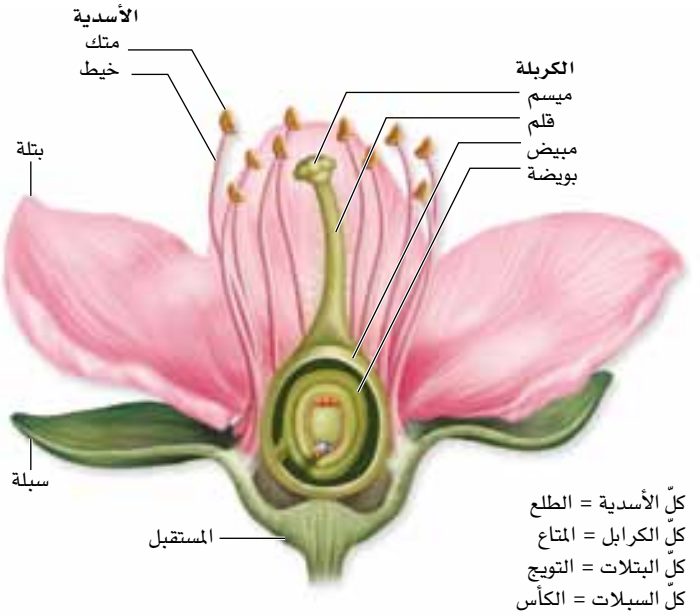
ركّزنا في الفصل الـ (30) على نشوء مغطاة البذور. يُفَسَّرُ التّنوّع في مغطاة البذور جزئيًّا بنشوء تنوع عظيم من الطّرز الشّكليّة للأزهار، التي ربما عززت فعالية التّلقيح. وكما ذكرنا سابقًا، يُعتقد أنه ربما تكون الأعضاء الزّهريّة قد نشأت من الأوراق. في بعض مغطاة البذور البدائية، اتبعت هذه الأعضاء النمط التّطوريّ الحلزوني الموجود على الأغلب في الأوراق. التوجه كان نحو أربعة محيطات زهرية متميزة. تملك **الزّهرة الكاملة Complete flower** أربعة محيطات زهرية (الكأس، والتويج، والطلع، والمتاع)، في حين لا تمتلك **الزّهرة غير الكاملة Incomplete flower** واحدًا أو أكثر من هذه المحيطات الزّهريّة (الشكل 42-14).

تركيب (شكل) الزّهرة

يشكل **الكأس Calyx** المحيط الزهري الخارجي، في كلّ من الأزهار الكاملة وغير الكاملة، حيث يتكون من زوائد مفلطحة، تدعى **السبلات Sepals**، التي تحمي الزّهرة في البرعم. يشكل مجموع البتلات **التويج Corolla** الذي يمكن أن يكون ملتحمًا. تعمل كثير من البتلات على جذب الملقحات. على الرّغم من أن هذين المحيطين الزهريين الخارجيين لا يشتركان بشكل مباشر في تكوين الجاميتات أو الإخصاب، فإنهما يُحَسِّنان فرص نجاح التّكاثر.

التّراكيب الذكريّة

يشمل تعبير **الطلع Androecium الأسدية Stamens** (التراكيب الذكرية) جميعها للزهرة. الأسدية تراكيب متخصصة تحمل أكياس اللقاح في مغطاة



الشكل 42-14

تركيب زهرة كاملة لمغطاة البذور. تمتلك كثير من الأزهار كرابل عدة قد تلتحم معًا.

البذور. وتحمل تراكيب مشابهة أكياس اللقاح في مخاريط اللقاح في معراة البذور. تمتلك معظم مغطاة البذور على وجه الأرض أسدية ذات **خيوط Filaments** رفيعة؛ وأربعة أكياس بوغية واضحة في القمة في الجزء المنتفخ، تسمى **المتك Anther**. بعض مغطاة البذور البدائية تمتلك أسدية مفلطحة تشبه الورقة، وتُنتج الأكياس البوغية في السطح السفلي أو العلوي.

الّتراكيب الأنثويّة

المتاع Gynoecium هو التعبير الذي يشمل كامل التراكيب الأنثوية في الزّهرة. في معظم الأزهار، يتكون المتاع، وهو خاص بمغطاة البذور، من خباء أو **كربلة Carpel** واحدة أو اثنتين أو أكثر ملتحمة مع بعضها. يُقال عن الكرابل المفردة أو الملتحمة عادة: المدقة البسيطة أو المركبة، على التوالي. معظم الأزهار التي نعرفها – مثلًا، أزهار البندورة والبرتقال – تملك مدقة مركبة. أزهار أُخرى، أقل تخصصًا – مثلًا، الحوذان والفنجان الصخري – ربما تمتلك مدقات عدة بسيطة منفصلة أو الكثير منها، ويتكون كلّ منها من كربلة مفردة.

تتكون **البويضات Ovules** (التي تتطور إلى بذور) في الجزء السفلي المنتفخ من المدقة، ويُدعى **المبيض Ovary**، الذي يستدق في الأعلى إلى تركيب نحيل يشبه العنق يدعى **القلم Style**، وله جزء مستقبل لحبوب اللقاح على القمة يُدعى **الميسم Stigma**. في بعض الأحيان، ينقسم الميسم، حيث يشير عدد الفروع إلى عدد الكرابل المكونة لهذه المدقة.

الكرابلُ –بشكل أساسي– أوراقٌ زهريّةٌ مطويّةٌ محتوية على بويضات على طول الحواف. من المحتمل أن أول الكرابل كانت أنصال أوراق انطوت بشكل طولي؛ وحواف الأوراق، التي تملك شعيرات، لم تلتحم حقيقة حتى تطورت الثّمار، ولكن الشعيرات تشابكت، وأصبحت مستقبلة لحبوب اللقاح. في مسار التّطور، أشارت الأدلة إلى أن الشعيرات تجمعت داخل الميسم؛ وتكون القلم؛ وأنتج اندماج حواف الكرابل في النهاية المدقة. في كثير من النّباتات المزهرة، أصبحت الكرابل معدّلة بشكل كبير وغير مميزة بصريًّا من بعضها إلا إذا فتحت المدقة.

اتجاهات تَخَصُّص الأزهار

قاد اتجاهان تطوريان أساسيان إلى التّنوّع الواسع في النّباتات المزهرة الحديثة، هما: (1) تجمعت الأجزاء الزّهريّة المنفصلة معًا أو التحمت. (2) فُقدت الأجزاء الزّهريّة أو اختزلت (الشكل 42-15).

في مغطاة البذور الأكثر تطورًا، اختزلَ عددُ الأجزاء في كلّ محيط زهري من متعددة الأجزاء إلى قليلة الأجزاء. حلّ محيط زهري واحد في كلّ مستوى محل الأنماط الحلزونية لاتصال الأجزاء الزّهريّة كلها في مغطاة البذور البدائية في المسار التّطوريّ. أصبح المحور المركزي في كثير من الأزهار أقصر، وأصبحت

الشكل 42-15

نزعات في التخصص الزهري. الخبيزة البرية *Geranium maculatum*، نبات ذو فلقتين حقيقي. اختزلت البتلات في هذا النبات إلى خمْس في كلّ زهرة، أما الأسدية فاختزلت إلى عشْر، مقارنة مع مغطاة البذور البدائية.

الشكل 42-16

التماثل الثنائي الجانبي في السحلبيات. في حين تكون الأزهار القاعدية لحد ما من ناحية تطورية شعاعية التماثل، فإنّ أزهار كثير من المجموعات المشتقة، مثل عائلة السحلبيات، تمتلك تماثلًا ثنائيًّا جانبيًّا.

المحيطات الزّهريّة أقرب إلى بعضها. في بعض الخطوط التّطوريّة، التحمت أعضاء محيط زهري واحد أو أكثر مع بعضها، مكونةً أنبوبًا في بعض الأحيان. في الأنواع الأُخرى من النّباتات المزهرة، قد تلتحم محيطات زهرية مختلفة مع بعضها.

يمكن أيضًا أن تغيب محيطات زهرية كاملة من الزّهرة، التي قد لا يوجد فيها سبلات، أو بتلات، أو أسدية، أو كرابل، أو مجاميع مختلفة من هذه التراكيب. ترتبط التحويرات غالبًا مع آليات التّلقيح، وفي نباتات مثل الحشائش، حلّت الريح محل الحيوانات في نقل حبوب اللقاح.

اتجاهات في التماثل الزهري

أثرت اتجاهات أُخرى في تطور الزّهرة على تماثلها. إن الزهور البدائية مثل تلك التي يملكها نبات الحوذان **شعاعية التماثل Radially symmetrical**؛ ذلك يعني، أنه يمكن للشخص أن يرسم خطًّا يمر بالمركز، ويحصل على نصفين متساويين تقريبًا. أزهار كثير من المجموعات المتطورة هي **ثنائية التماثل جانبيًّا Bilaterally symmetrical**، أي يمكن تقسيمها إلى جزأين متساويين حول مستوى واحد فقط. أمثلة هذه الأزهار هي أزهار شبّ اللّيل، والسّحلبيّات (الشكل 42-16). الأزهار ثنائية التماثل الجانبي شائعة أيضًا بين نبات البنفسج والبازيلاء. في هاتين المجموعتين، يكون التماثل مرتبطًا مع أنظمة تلقيح عالية الدقة والتقدم.

نشأ التماثل الثنائي الجانبي بشكل مستقل مرات عدة في نباتات شبّ اللّيل، ينظم

ب.

أ.

الشكل 42-17

التنظيم الجيني لعدم التماثل في الأزهار. أ. أزهار شب الليل تمتلك تماثلًا ثنائيًّا جانبيًّا. ب. ينظم الجين *CYCLOIDIA* التماثل في الزّهرة، وطفرة *Cycloidia* لنبات شب الليل تمتلك أزهارًا ذات تماثل شعاعي.

جين *CYCLODIA* التماثل الزهري، وفي غيابه تصبح الأزهار أكثر شعاعية (الشكل 42-17). هنا يكون التعديل التجريبي لجين واحد كافيًا لتغيير الشكل. يبقى السؤال فيما إذا كان الجين نفسه أو جينات مشابهة وظيفيًّا نشأت بالتوازي وبشكل طبيعي في أنواع أخرى سؤالًا مفتوحًا.

تأثير الإنسان في شكل الزّهرة

على الرّغم من أن معظم التّنوّع الزهري سببه الانتخاب الطبيعي المرتبط بالتلقيح، فإنّ من المهم تمييز أثر التزاوج (الانتخاب الاصطناعي) في شكل الزّهرة. اختار الإنسان صفات عملية أو جمالية يمكن أن يكون لها أهمية تكيفية قليلة للأنواع في البريّة. فمثلًا، تم تكثير الذرة لسد الجوع البشري. يضمن التدخل البشري النجاح التكاثري لكلّ جيل؛ لكن، في الظروف الطبيعية، لن يكون للذرة الحديثة الحماية نفسها من آكلات الأعشاب كأسلافها، وستكون آلية انتشار الثّمار مختلفة تمامًا.

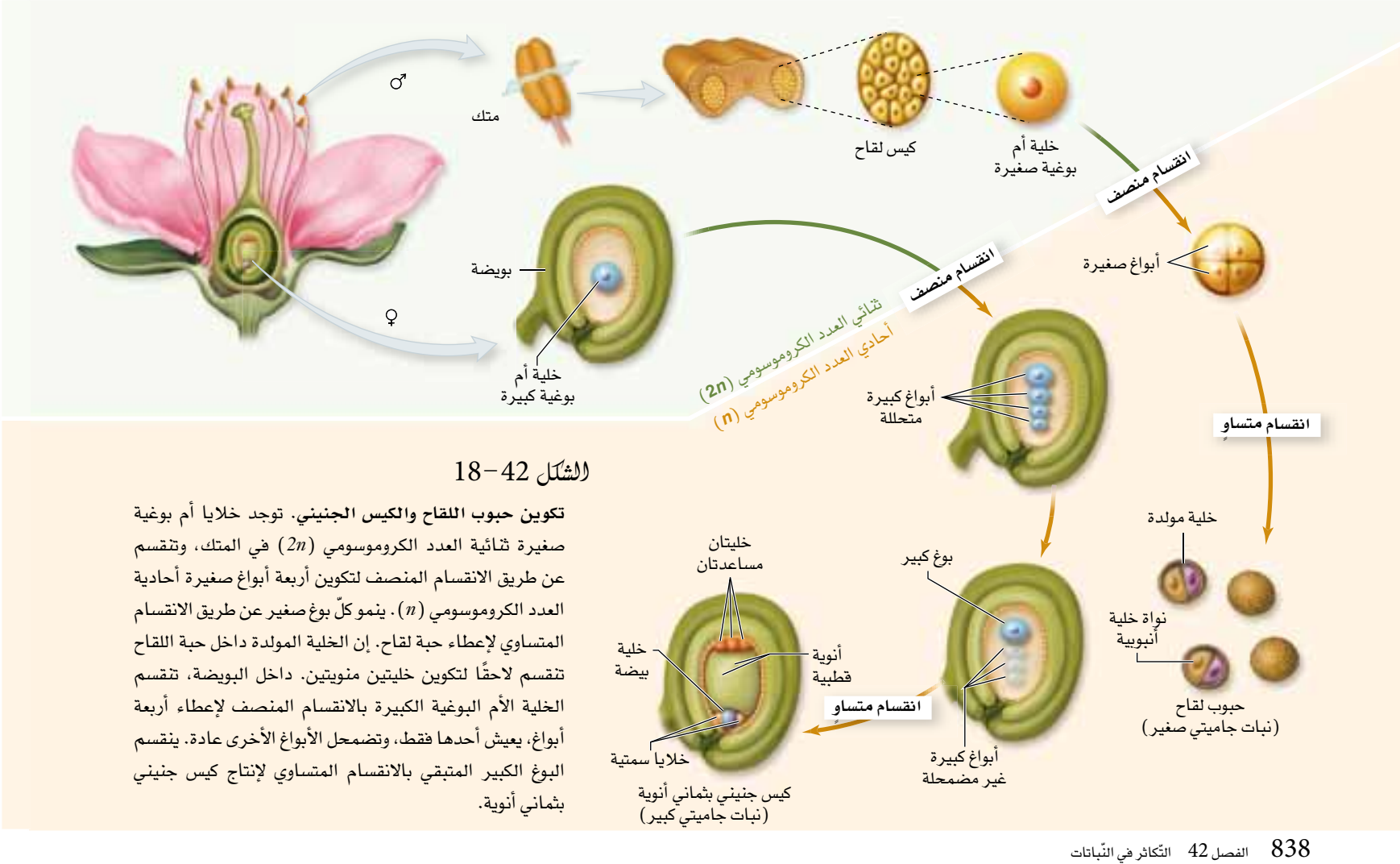
تنتج الجاميتات في النبات الجاميتي للأزهار

يعتمد النجاح التكاثري على اتحاد الجاميتات (بيضة وحيوان منوي) الموجودة في الأكياس الجنينية وحبيبات اللقاح من الأزهار. وكما تعلمت في الفصل الـ(30)، تتميز دورات حياة النبات بتبادل الأجيال *Alternation of generation*، التي يعطي فيها جيل نبات بوغي ثنائي العدد الكروموسومي جيل نبات جاميتي أحادي العدد الكروموسومي. في مغطاة البذور، جيل النبات الجاميتي صغيرٌ جدًا، وهو منغرس كليًّا داخل أنسجة النبات البوغي الأب. النّباتات الجاميتية الذكرية، أو النّباتات الجاميتية الصغيرة، هي **حبيباتُ اللقاح Pollen grains**. النّباتات الجاميتية الأنثوية، أو النّباتات الجاميتية الكبيرة، هي **الكيس الجنيني Embryo sac**. تتكون حبوب اللقاح والكيس الجنيني في تركيبين منفصلين متخصصين في زهرة مغطاة البذور.

تمتلك مغطاة البذور تراكيب منفصلة لإنتاج الجاميتات الذكرية والأنثوية مثل الحيوانات (الشكل 42-18)، ولكن أعضاء التّكاثر في مغطاة البذور تختلف عن تلك التي في الحيوانات في أمرين: أولًا، التراكيب الأنثوية والذكرية في العادة موجودة معًا في الزّهرة نفسها. ثانيًا، تراكيب التّكاثر في مغطاة البذور ليست أجزاء دائمة في الكائن البالغ. تتطور الأزهار وأعضاء التّكاثر في مغطاة البذور فصليًّا، في أوقات السنة المناسبة للتلقيح. في بعض الحالات، تنتج التراكيب التكاثرية مرة واحدة فقط، ثم يموت النبات الأب. وكما تعلمت في بداية هذا الفصل، لا يبدأ خط الخلايا المولدة في مغطاة البذور مبكرًا، ولكن يتكون متأخرًا جدًا خلال تحول المرحلة.

تكوين حبوب اللقاح

تحتوي المتوك على أربعة أكياس بوغية صغيرة، تُنتج خلايا أمهات الأبواغ ($2n$)، التي تنتج الأبواغ الصغيرة (n) بانقسام منصف. عندما تمرّ الأبواغ الصغيرة في عملية الانقسام المتساوي وتمايز الجدار، تصبح حبوب لقاح، ويكون الكيسان البوغيان على كلّ جانب أكياس حبوب لقاح. في داخل كلّ حبة لقاح خلية مولّدة؛ هذه الخلية ستنقسم لاحقًا لإعطاء خليتين منويتين.



الشكل 42-18

تكوين حبوب اللقاح والكيس الجنيني. توجد خلايا أم بوغية صغيرة ثنائية العدد الكروموسومي ($2n$) في المتك، وتنقسم عن طريق الانقسام المنصف لتكوين أربعة أبواغ صغيرة أحادية العدد الكروموسومي (n). ينمو كلّ بوغ صغير عن طريق الانقسام المتساوي لإعطاء حبة لقاح. إن الخلية المولدة داخل حبة اللقاح تنقسم لاحقًا لتكوين خليتين منويتين. داخل البويضة، تنقسم الخلية الأم البوغية الكبيرة بالانقسام المنصف لإعطاء أربعة أبواغ، يعيش أحدها فقط، وتضمحل الأبواغ الأخرى عادة. ينقسم البوغ الكبير المتبقي بالانقسام المتساوي لإنتاج كيس جنيني بثماني أنوية.

أ. ب.

الشكل 42-19

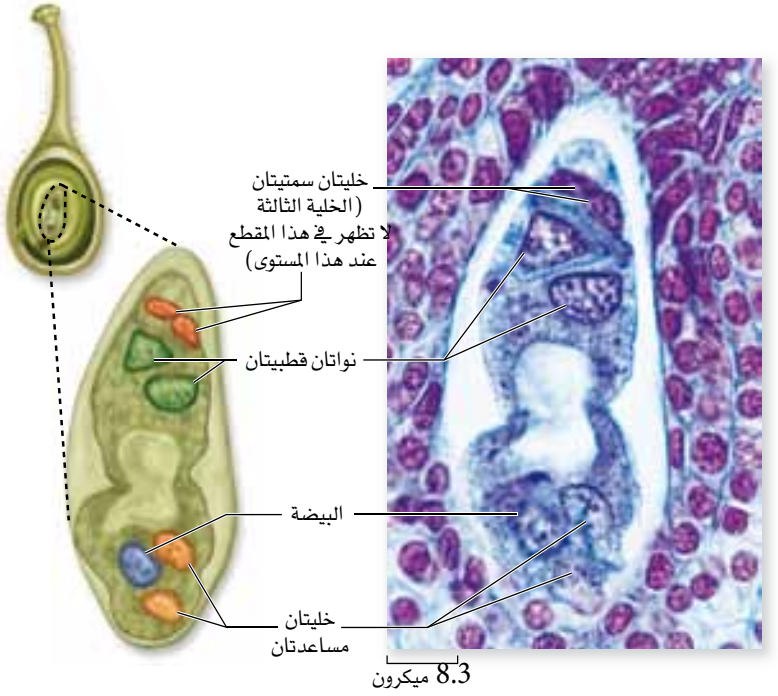
حبوب لقاح. أ. في نبات الزنبق الأبيض، *Lilium candidum*، يبرز أنبوب اللقاح من حبة اللقاح من خلال شق أو أخدود يقع على جهة واحدة من حبة اللقاح. ب. في نبات من عائلة دوار الشمس، *Hyoseris longiloba*، توجد ثلاثة ثقوب مختبئة بين نقوش حبة اللقاح، ينشأ أنبوب اللقاح خارجًا من أي واحد منها.

تتخصص أشكال حبوب اللقاح لأزهار كلّ نوع. وكما سنناقش هذا الموضوع بتفاصيل أكثر لاحقًا في هذا الجزء، يتطلب الإخصاب أن تُبرز حبة اللقاح أنبوبًا يخترق القلم حتى يصل المبيض. تمتلك معظم حبوب اللقاح أخدودًا أو ثقبًا يبرز من خلاله أنبوب اللقاح هذا، في حين تمتلك بعض الحبوب ثلاثة أخاديد (الشكل 42-19).

تكوين الكيس الجنيني

تتطور البيوض في بويضات زهرة مغطاة البذور. توجد داخل كلّ بويضة خلية أمهات الأبواغ الكبيرة. تمامًا كما في إنتاج حبوب اللقاح، تتعرض خلية أمهات الأبواغ الكبيرة للانقسام المنصف لإعطاء أربعة أبواغ كبيرة أحادية العدد الكروموسومي. في معظم النّباتات، مع هذا، تعيش واحدة فقط من هذه الأبواغ الكبيرة؛ وتُمتص البقية من قبل البويضة. يتضخم البوغ الكبير الوحيد المتبقي، ويدخل انقسامات متساوية متكررة لإعطاء ثماني أنوية أحادية العدد الكروموسومي محاطة بكيس جنيني مكون من سبع خلايا.

تترتب الأنوية الثمانية داخل الكيس الجنيني في أماكن محددة. تكون إحدى الأنوية موجودة بالقرب من فتحة الكيس الجنيني في خلية البيضة. نواتان أخريان توجدان معًا في خلية مفردة في وسط الكيس الجنيني؛ هاتان تدعيان النواتين القطبيتين *Polar nuclei*. وتوجد نواتان إضافيتان في خليتين منفصلتين تدعيان



الشكل 42-20

كيس جنيني ناضج لنبات الزنبق. تتكون ثماني أنوية عن طريق الانقسام المتساوي لبوغ أنثوي كبير أحادي العدد الكروموسومي. إحداها توجد في البيضة، واثنتان هما النواتان القطبيتان، كما توجد اثنتان في خليتين مساعدتين، وثلاثة موجودة في الخلايا السمتية. الصورة المأخوذة بالمجهر ملونة بشكل كاذب.

الخلايا المساعدة تحيطان بخلية البيضة؛ تقيم الأنوية الثلاث الأُخرى داخل خلايا تدعى الخلايا السمتية، وهي موجودة عند نهاية الكيس، مقابل خلية البيضة (الشكل 42-20).

الخطوات الأولى في اتحاد خليتي الحيوان المنوي في حبة اللقاح مع البيضة والأنوية القطبية هي إنبات حبة اللقاح على ميسم الكربلة، ونموها نحو الكيس الجيني.

أسهمت الأزهار في النجاح التّطوريّ لمغطاة البذور. تتكون الزّهرة من أربعة محيطات زهرية، هي: الكأس، والتويج، والطلع (أعضاء التّكاثر الذكرية)، والمتاع (أعضاء التّكاثر الأنثوية). يتكون النبات الجاميتي الذكري من حبوب لقاح، وهو يحتوي على خليتين منويتين؛ ويتكون النبات الجاميتي الأنثوي من الكيس الجنيني، ويحتوي ثماني أنوية أحادية العدد الكروموسومي، نواة واحدة منهن هي نواة خلية البيضة.

4-42 التّلقيح والإخصاب

التّلقيح Pollination عمليّة يتم عن طريقها وضع حبوب اللقاح على الميسم. قد تُحمل حبوب اللقاح إلى الزّهرة عن طريق الرّيح، أو الحيوانات، أو ربما تنشأ داخل زهرة النبات نفسها. عندما تتكون حبوب اللقاح، ويلقّح متك الزّهرة ميسم الزّهرة نفسها، تُدعى العملية التّلقيح الذاتي *Self-pollination*. عندما تتكون حبوب اللقاح في زهرة، ويلقّح متكُ هذه الزّهرة ميسمَ زهرة مختلفة، تدعى العملية التلقيح الخلطي *Cross-pollination*، أو التّلقيح الخارجي *Outcrossing*.

كما تعلمت سابقًا، لا يتضمن التّلقيح في مغطاة البذور اتصالًا مباشرًا بين حبوب اللقاح والبويضة. عند وصول حبوب اللقاح الميسم، تنبت، وينمو أنبوب اللقاح إلى الأسفل، ناقلًا الأنوية المنوية إلى الكيس الجنيني. بعد وقوع الإخصاب المزدوج، يبدأ تطور الجنين والأندوسبيرم. تنضج البذرة داخل الثمرة المتكونة؛ وفي النهاية، يحفِّز إنبات البذرة دورة حياة جديدة.

يعتمد التّلقيح الناجح في كثير من مغطاة البذور على الجذب المنتظم **للملقّحات Pollinators**، مثل الحشرات، والطّيور، والحيوانات الأُخرى، التي تنقل حبوب اللقاح بين النّباتات من النوع نفسه. عندما تنشر الحيوانات حبوب اللقاح، فإنها

تؤدي الوظيفة نفسها للنباتات المزهرة التي تفعلها لنفسها عند بحثها النشط عن حيواناتٍ أُخرى للتزاوج.

قد تكون العلاقة بين النبات والملقح معقدة جدًا. يمكن للطفرات في أي من الرفيقين أن تمنع التّكاثر. إذا توافرت زهرات نبات ما في الوقت "الخطأ"، فقد يكون الملقِّحُ غير متوافر في هذا الوقت. وإذا تغيّر شكل الزّهرة أو المُلَقِّحُ، فقد تكون النتيجة تكّون حاجز فيزيائي يمنع التّلقيح. وبشكل واضح، تطورت أشكال الأزهـار بشكل متزامن مع الملقِّحات، والنتيجة تنوع شكلي معقد جدًا، يتجاوز التحفيز البسيط، وتطور أربعة محيطات زهرية مختلفة للأعضاء.

كانت النّباتات البذرية الأولى تُلقَّحُ عن طريق الرِّيح

لُقِّحَت النّباتات البذرية الأولى بشكل سلبي، بفعل الرِّيح. كما في المخروطيات الحالية، تنطلق كميات عظيمة من حبوب اللقاح، وتُنتثر بالهواء، فتصل بشكل عرضي إلى بويضات النوع نفسه.

نباتات أفراد النوع الذي يُلَقَّحُ عن طريق الرِّيح يجب أن تنمو نسبيًّا بجانب بعضها حتى ينجح مثل هذا النظام. وإلاّ، ستكون فرصة وصول حبوب اللقاح إلى هدفها المناسب قليلة جدًا. الغالبية العظمى من حبوب اللقاح التي تنشُرها الرِّيح تنتقل إلى أقل من 100م. هذه المسافة تُعَدُّ قصيرة مقارنةً بالمسافات الطويلة التي تقطعها حبوب اللقاح المحمولة على حشرات معينة، أو طيور، أو حيوانات أُخرى.

نشأت الأزهار والملقحات الحيوانية بشكل متزامن

إن انتشار حبوب اللقاح من نبات إلى آخر عن طريق ملقحات تزور أزهار مغطاة البذور قد أدت دورًا مهمًّا في النجاح التّطوريّ للمجموعة. من الواضح الآن أن أقدم مغطاة البذور، وربما أسلافها أيضًا، كانت تُلقحها الحشرات، وكان النشوء المترافق لكلّ من الحشرات والنّباتات مهمًّا لكلتا المجموعتين لأكثر من 100 مليون عام. مثل هذا التفاعل كان مهمًّا أيضًا في زيادة التخصص في الأزهار. وكما أصبحت الأزهار متخصصة بشكل أكبر، كذلك أصبحت علاقاتها مع مجموعات محددة من الحشرات والحيوانات الأُخرى.

النّحل

من بين مغطاة البذور التي تُلَقِّحُها الحشرات، المجموعة الأكثر عددًا هي المجموعة التي يلقّحها النّحل (الشكل 42-2). يحدد النّحل، مثل معظم الحشرات، مصادر غذائه في البداية عن طريق الرائحة، ومن ثم يوجه نفسه إلى الزّهرة أو مجموعة الأزهار عن طريق شكلها، أو لونها، أو ملمسها.

إن لون الأزهار التي يزورها النّحل يكون أزرق أو أصفر غالبًا. كثير منها لها أشرطة أو خيوط من نقاط تشير إلى مكان وجود الرّحيق، الذي غالبًا ما يوجد في حلق الأزهار المتخصصة. يجمع بعض النّحل الرحيق الذي يُستخدم بوصفه مصدر غذاء للنحل البالغ وأحيانًا لليرقات. يزور تقريبًا معظم الـ 20,000 نوع من النّحل الأزهار للحصول على حبوب اللقاح الذي يُستخدم لتوفير الغذاء في الخلايا التي تُكمِلُ يرقات النّحل بها تطورها.

ما عدا بضع مئات من الأنواع الاجتماعية وشبه الاجتماعية، وتقريبًا 1000 نوع من النّحل المتطفل على أعشاش نحل آخر، يعيش المجموع الأكبر من النّحل- على الأقل 18,000 نوع – منفردًا. يتميز النّحل المنفرد في المناطق المعتدلة بإنتاجه جيلًا واحدًا في السّنة الواحدة. وغالبًا ما تكون أفراده نشيطة كبالغين مدة قصيرة تصل إلى أسابيع عدة في السّنة الواحدة.

يستعمل النّحل المنفرد أزهار نوع محدد من النّباتات بشكل حصري تقريبًا بوصفه مصدر غذاء ليرقاته. إنّ العلاقة الثابتة بشكل كبير بين هذا النّحل وهذه الأزهار

الشكل 42-21

التّلقيح عن طريق النّحل الطنان. حالما تعبُر هذه النحلة الطنانة، من أنواع *Bombus*، إلى داخل الزّهرة ثنائية التماثل الجانبي والمتقدمة لفرد من العائلة الشفوية (النعناع)، يلامس الميسم ظهر النحلة، فيلتقط حبوب اللقاح التي اكتسبتها النحلة من زيارة سابقة لزهرة ما.

ربما تؤدي إلى حدوث تحويرات، مع الوقت، في كلّ من الأزهـار والنّحل. فمثلًا، يتوافق الوقت من النّهار الذي تتفتح فيه الأزهار مع الوقت الذي يظهر فيه النّحل؛ وربما تستطيل أجزاء الفم في النّحل بما يتوافق مع الأزهار الأنبوبية؛ أو ربما تتكيف أدوات جمع حبوب اللقاح في النّحل مع متوك النّباتات التي تزورها عادة. وعندما تنشأ مثل هذه العلاقات، فإنها توفر آلية فعّالة لتلقيح الأزهار، ومصدرًا لغذاء ثابت للنحل الذي "تخصص" به.

الحشرات الأُخرى عدا النّحل

من بين الحشرات التي تزور الأزهار غير النّحل، هناك مجموعات قليلة مشهورة بشكل خاص. أزهـار مثل القبس، التي تزورها الفراشات بشكل منتظم، تمتلك "رصيف هبوط" مستوى تهبط عليه الفراشات. وتمتلك أيضًا أنابيب زهرية طويلة ونحيلة مملوءة بالرحيق يمكن الوصول إليه عن طريق الخرطوم الطويل الحلزوني الذي يميز غشائية الأجنحة، أو الرتبة التي تشمل الفراشات والعثّ.

أزهـار مثل أزهـار الداتورا (*Datura stramonium*)، وزهرة الربيع المسائية (*Oenothera biennis*) وأخريات تزورها بشكل منتظم حشرات العث، وتكون غالبًا بيضاء، أو صفراء أو أي لون آخر شاحب؛ وتميل أن تكون معطرة بشكل كبير، ما يجعل الأزهار سهلة الاكتشاف ليلًا (الشكل 42-22).

الطّيور

هناك مجموعات عدة مثيرة من النّباتات تزورها الطّيور بشكل منتظم وتلقحها، وخاصة الطّيور الطّنانة في أمريكا الشمالية والجنوبية، وطيور الشّمس في إفريقيا (الشكل 42-23). مثل هذه النّباتات يجب أن تنتج كميات كبيرة من الرحيق؛ لأن الطّيور لن تستمر في زيارة الأزهار إن لم تجد طعامًا كافيًا للإبقاء على حياتها. لكن الأزهـار التي تنتج كميات كبيرة من الرحيق ليس لها فوائد عندما تزورها الحشرات؛ لأن الحشرة الواحدة ستحصل على حاجتها من الطاقة من زهرة

الشكل 42-22

حشرات العث بوصفها ملقحات.

واحدة، ولن تلقّح الزّهرة خلطيًّا. كيف تقوم زهرات "متخصصة" بالطّيور الطّنانة وطيور الشّمس من موازنة مثل هذه القوى الانتخابية؟

تتضمن الإجابة تطور لون الزّهرة. إن الضَّوء فوق البنفسجي واضح جدًا للحشرات. الكاروتينويدات، أو الصبغات الصفراء، أو البرتقالية التي وصفناها في الفصل الـ 8 في سياق حديثنا عن البناء الضوئي، مسؤولة عن ألوان كثير من الأزهار، ومن ضمنها أزهار دوار الشّمس والخردل. تعكس الكاروتينويدات الطيفين؛ الأصفر، وفوق البنفسجي، والخليط الناتج هو لون مميز يُدعى "أرجواني النّحل". مثل هذه الأزهار الصفراء التي يمكن تمييزها بطرق عدة مختلفة عادة ما تكون غير مرئية بالنسبة إلينا، ولكنها واضحة للنحل والحشرات الأُخرى (الشكل 42-24). يمكن أن تكون طرق التمييز على شكل عين ثور أو مهبط طائرات.

على العكس، لا يظهر أن اللون الأحمر مميَّز لمعظم الحشرات، ولكنه واضح جدًا للطيور. وبالنسبة إلى معظم الحشرات، تبدو الأزهار الحمراء لنبات البونيسيتيا كألوان باقي أوراق النبات. ولهذا السبب، حتى إن أنتجت الأزهار كميات وافرة من الرحيق، وجذبت الطّيور الطنانة، فإنّ الحشرات تميل إلى تجاهلها. لذا، يشير اللون الأحمر للطيور، إلى وجود كمية وافرة من الرحيق، وكذلك يجعل هذا الرحيق غير واضح قدر الإمكان للحشرات. ونرى اللون الأحمر مرة أُخرى في الثّمار التي تنتشر عن طريق الطّيور (راجع الفصل الـ 37).

ملقّحات أُخرى من الحيوانات

ربما تساعد حيوانات أُخرى من ضمنها الخفاش، والقوارض الصغيرة، على التّلقيح. هذه الإشارات هنا أيضًا متخصصة في النوع. فمثلًا، يلقّحُ نباتُ صبّار الساجوارو (*Carnegeia Gigantea*) الذي يعيش في صحراء السونورا عن طريق خفافيش تتغذى على الرحيق ليلًا، إضافة إلى الطّيور والحشرات.

الشكل 42-23

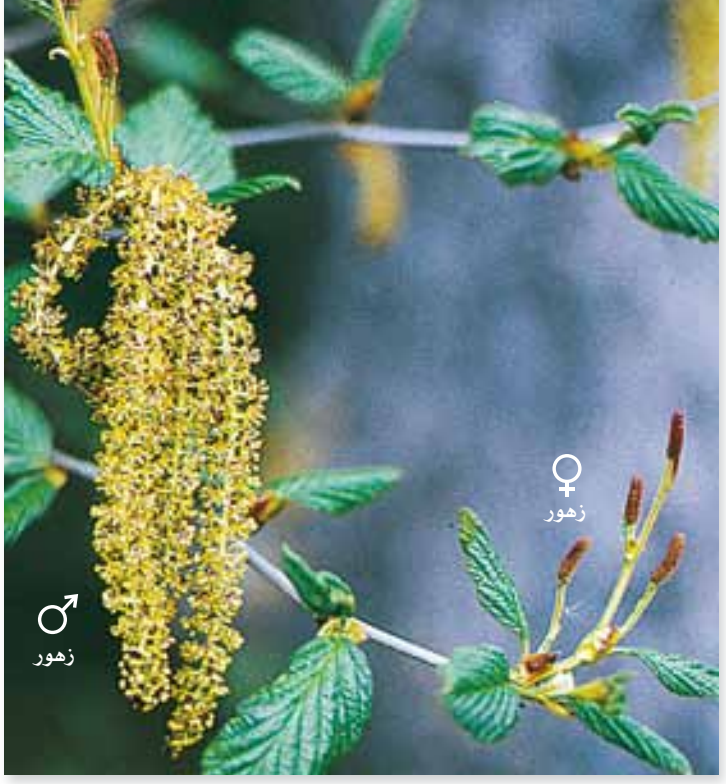
الطائر الطنان والأزهار. الطائر الطنان من النوع الناسك، طويل الذيل، يستخلص الرحيق من أزهار *Heliconia Imbricata* في غابات كوستاريكا. لاحظ حبوب اللقاح على منقار الطائر. تحصل العصافير الطنانة على الرحيق غالبًا من أزهار طويلة منحنية تقريبًا مطابقة لشكل مناقيرها من حيث الشكل والطول.

أ.

ب.

الشكل 42-24

كيف ترى النحلة الزّهرة. أ. الزّهرة الصفراء لزهرة الربيع البيروفية *Lundwigia Peruviana* مصورة بالضوء العادي. وب. عن طريق مرشح يمرر اختياريًّا الضَّوء فوق البنفسجي. المقاطع الخارجية للبتلات تعكس اللونين الأصفر وفوق البنفسجي، يدعى خليط اللونين "أرجواني النّحل"؛ الأجزاء الداخلية للبتلات تعكس الأصفر فقط، ولذلك تظهر سوداء في الصورة التي تُظهر انعكاسات اللون فوق البنفسجي. بالنسبة إلى نحلة، تظهر الزّهرة كأن لها وسطًا واضحًا كعين الثور.



الشكل 42-25

الأزهار الذّكريّة والأنثويّة لنبات البتولا، من النوع Betula. نبات البتولا أحادي المسكن؛ أزهاره المذكرة تتدلى إلى الأسفل على شكل ذؤابات صفراء طويلة، في حين تنضج الأزهار المؤنثة على شكل تجمعات صغيرة بُنية مخروطية الشكل.

ربما تساعد هذه الحشرات أيضًا على نشر البذور والثّمار التي تنتج من التّلقيح. تنجذب القرود للونين البرتقالي والأصفر، وبهذا فإنها يمكن أن تكون فعّالة في نشر الثّمار من هذا اللون في بيئاتها.

استمرت بعض النّباتات الزّهريّة في استعمال الرياح للتلقيح

تلقّح مجموعات عدة من مغطاة البذور عن طريق الرياح، وهي خاصية تتصف بها النّباتات البذرية البدائية. من ضمن هذه المجموعات: البلوط، والبتولا، والقطن، والحشائش، والبردى، والقُرَّيص. أزهار هذه النّباتات صغيرة، خضراء، وليس لها رائحة؛ وتكون تويجاتها مختزلة أو غائبة (الشكلان 42-25 و 42-26). مثل هذه الأزهار مرتبة معًا على شكل أعداد كبيرة جدًا، وربما تتدلى للأسفل على شكل ذؤابات تتأرجح عند هبوب الرياح، وتتساقط حبوب لقاحها بحريّة.

تملك كثير من النّباتات التي تُلقحها الرياح أزهارًا تحوي أسدية وكرابل منفصلة بين الأفراد أو منفصلة بشكل فيزيائي على الفرد الواحد. إن الذّرة مثال جيد، حيث توجد ذؤابات منتجة لحبوب اللقاح على قمة النبات، ومجاميع خضرية إبطية بأزهار أنثوية في الأسفل. إنَّ انفصال الأزهار المنتجة لحبوب اللقاح والحاملة للبويضات هو إستراتيجية تشجع إلى حدٍّ كبير على الإخصاب الخارجي؛ لأن حبوب اللقاح من إحدى الزهرات يجب أن تهبط على زهرة أُخرى لكي يكون للإخصاب فرصة الحدوث. بعض النّباتات التي تلقحها الرياح، خاصة الأشجار والشجيرات، تزهر في الرّبيع، قبل تكوّن أوراقها التي قد تعيق عملية التّلقيح بالرياح. لا تعتمد الأنواع التي تلقّح بالرياح على وجود المُلَقِّح كي تبقى الأنواع، التي ربما تُعَدّ إيجابية بقاء أُخرى.

يُفضّل التّلقيح الذاتي في الظّروف المستقرّة

لغاية الآن، ذكرنا أمثلة على التّلقيح الذي يميل إلى التّلقيح الخارجي، وهو ذو فائدة عالية للنباتات وحقيقية النّوى بشكل عام. مع هذا، يحدث التّلقيح الذاتي أيضًا بين مغطاة البذور، وبالتحديد في المناطق المعتدلة. تمتلك معظم النّباتات التي تلقّحُ ذاتيًّا أزهارًا صغيرة غير واضحة، تطلق حبوب لقاح مباشرة على المياسم، وأحيانًا قبل أن يتفتح البرعم.

ربما تسأل بشكل منطقي: لماذا عاشت كثير من أنواع النّباتات التي تقوم بالتلقيح الذاتي إذا كان التزاوج الخارجي مهمًّا وراثيًّا للنباتات كما هو مهم للحيوانات. يقترح علماء الأحياء سببين أساسين للوجود الكبير للنباتات مغطاة البذور ذاتية التّلقيح:

1. يُعَدُّ التّلقيح الذاتي إيجابية في ظروف معينة؛ لأن النّباتات ذاتية التّلقيح لا تحتاج إلى أن يزورها حيوانات لإنتاج البذور. ولهذا، فإنّ النّباتات ذاتية التّلقيح تصرف طاقة أقل في إنتاج جاذبات الملقحات، ويمكنها أن تنمو في أماكن لا توجد فيها الحشرات أو الحيوانات الأُخرى التي ربما تزورها، كما في القطبين أو على الارتفاعات العالية.
2. بالمصطلحات الوراثية، يُنتج التّلقيح الذاتي أجيالًا أكثر انسجامًا من تلك التي ينتجها التّلقيح الخارجي. تذكر أنه بسبب حدوث الانقسام المنصف هنا، فإنّ العبور لا يزال ممكن الحدوث، كما ذكرنا في الفصل الـ(11) ولهذا لن يكون النسل مطابقًا للآباء. وعلى الرّغم من ذلك، ربما يحتوي مثل هذا النسل على نسب عالية من الأفراد المتكيفين بشكل جيد في مواطن محددة.

الشكل 42-26

أزهار تلقحها الرياح. تتدلى المتوك الكبيرة الصفراء، من خيوط رفيعة، تتأرجح مطلقة حبوب اللقاح إلى الرياح. لاحقًا، ستصبح هذه الأزهار أنثوية، بمياسم طويلة ريشية – مناسبة للإمساك بحبوب اللقاح التي تنثرها هذه الرياح – ملتصقة بها. لهذا السبب؛ فإن كثيرًا من الحشائش، مثل تلك التي في الصورة، تُعدُّ ثنائية التزاوج.

يميل التّلقيح الذاتي في الأنواع التي تلقّح عادة خارجيًّا إلى إنتاج أعداد كبيرة من أفراد ضعيفي التكيّف؛ لأنه يقرب الأليلات المتنحية الضارة من بعضها، ولكن يمكن أن يكون هذا الانسجام إيجابيًّا جدًا في بيئات محددة. في هذه البيئات، قد يكون من الإيجابي أن يستمر النبات في التّكاثر الذاتي بشكل متواصل.

شجعت إستراتيجيات تطورية عدة التّلقيح الخارجيّ

التّلقيح الخارجيّ، كما ذكرنا وركزنا عليه، مهم جدًا للتكيّف والتّطوّر في كلّ المخلوقات حقيقة النّوى، مع وجود استثناءات قليلة. غالبًا، تحتوي الأزهار على كلّ من الأسدية والمدقات، التي تزيد من احتمال التّلقيح الذاتي. إحدى الإستراتيجيات التي تشجع التّلقيح الخارجي، لذلك، هي فصل الأسدية عن المدقات. وتتضمن إستراتيجية أُخرى عدم التوافق الذاتي التي تمنع التّلقيح الذاتي.

فصل التراكيب الذكرية عن التراكيب الأنثوية في المكان والزمان

ربما توجد في كثير من الأنواع –مثلًا، الصفصاف وبعض أشجار التوت – أزهار بأسدية وأزهار بمدقات على نباتين منفصلين. مثل هذه النّباتات، التي تنتج فقط حبوب لقاح أو بويضات، تدعى **ثنائية المسكن Dioecious**. من الواضح أن هذه النّباتات لا تقوم بالتلقيح الذاتي، ويجب أن تعتمد بشكل حصري على التّلقيح الخارجي. في أنــواع أُخرى من النّباتات، مثل البلّوط، والخوخ، والذّرة، واليقطين يمكن أن تتكون كلّ من الأزهار الذكرية والأنثوية المنفصلة على النبات نفسه. مثل هذه النّباتات تُدعى **أحاديةَ المسكن Monoecious** (انظر الشكل 42-25).

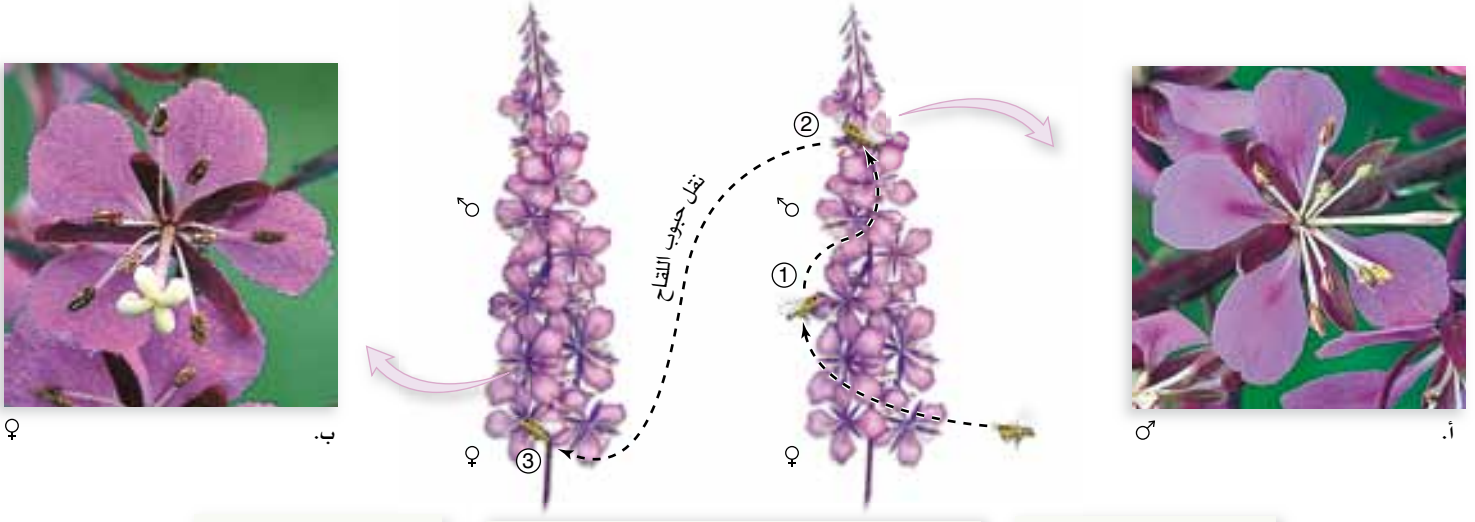
في النّباتات أحادية المسكن، يشجع انفصال الأزهار الذّكرية والأنثوية، التي يمكن أن تتفتح في وقتين مختلفين، على احتمال التّلقيح الخارجي بشكل كبير.

حتى لو كانت كلّ من الأسدية والمدقات الناضجة، وكما هي الحالة عادةً، موجودة في زهرة واحدة تابعة لنبات معين، فربما تصل هذه الأعضاء للنضج في زمانين مختلفين. تُدعى النّباتات التي يحدث فيها هذا **ثنائيةَ التّزاوج Dichogamous**. إن نضجت الأسدية أولًا، مطلقةً حبوب اللقاح قبل أن تصبح المياسم جاهزة لاستقبال حبوب اللقاح، فإنّ الزّهرة تصبح ذكرية بشكل نشط في هذا الوقت. وعندما تنتهي الأسدية من إطلاق حبوب اللقاح، ربما تصبح المياسم جاهزة، وعندها تصبح الزّهرة أنثوية بشكل أساسي (الشكلان 42-26 و 42-27). إن هذا الفصل في الزمن له التأثير نفسه، كما لو كانت الأفراد ثنائية المسكن؛ بهذا يزداد معدل التّلقيح الخارجي بشكل كبير.

بُنيت كثير من الأزهـار، بحيث لا تتلامس الأسدية والمياسم مع بعضها. بهذا الترتيب، يصبح الميل الطبيعي لحبوب اللقاح هو الانتقال إلى مياسم أزهار أُخرى، لا إلى مياسم الزّهرة نفسها، وهذا يشجع على التّلقيح الخارجي.

عدم التّوافق الذّاتيّ

حتى عندما تنضج مياسم وأسدية زهرة لنبات معين في الوقت نفسه، فإنّ **عدم التوافق الذاتي Self-incompatibility** الوراثي، الذي ينتشر بكثرة بين النّباتات المزهرة، يزيد من التّلقيح الخارجي. ينشأ عدم التوافق الذاتي عندما تُميز حبوب اللقاح والميسم كلٌّ منهما الآخر على أنهما مرتبطان وراثيًّا، ويتوقف بذلك نموّ أنبوب اللقاح (الشكل 42-28).



الشكل 42-27

ثنائية التزاوج، كما هي موضحة في أزهار عشبة النار ***Epilobium angustifolium***. منذ عام 1790، كان هذا النبات، الذي يتزاوج خارجيًّا، من أوائل النّباتات التي تمتلك طريقة معروفة للتلقيح. أولًا، تُطلق المتوك حبوب اللقاح، ثم يستطيل القلم فوق الأسدية، في حين تنطوي الأربعة فصوص للميسم، فتصبح مستقبلة. بعد ذلك، تصبح الأزهار أنثوية بعد يومين. تتفتح الأزهار بشكل تدريجي فوق الساق، بحيث تُزار السفلى أولًا، مشجعةً التزاوج الخارجي. وبينما هي تعمل في أعلى الساق، يصادف النّحل إطلاق حبوب اللقاح، إذ يزهر الطور الذكري، ويصبح مغطى بحبوب اللقاح التي تحملها النحلة بعد ذلك للأزهار السفلى، أي الأزهار الأنثوية التابعة لنبات آخر. تظهر هنا أزهار في طور (أ) الذكورة (ب) الأنوثة.

يتحكم في عدم التوافق الذاتي الموقع S. يُنظِّم الكثير من الأليلات التي تحتل الموقع S الاستجابات بين حبوب اللقاح والميسم. لقد ميّز الباحثون نوعين من عدم التوافق الذاتي: الأول، عدم التوافق الذاتي للنبات الجاميتي الذي يعتمد على الجين S الأحادي الموقع لحبوب اللقاح وعلى الجين S ثنائي الموقع للميسم. إن توافق أي من الأليلات S في الميسم مع الأليل S لحبوب اللقاح، يسبب توقف تكوين أنبوب اللقاح قبل أن يصل إلى الكيس الجنيني. تمتلك أزهار البتونيا عدم توافق ذاتي للنبات الجاميتي.

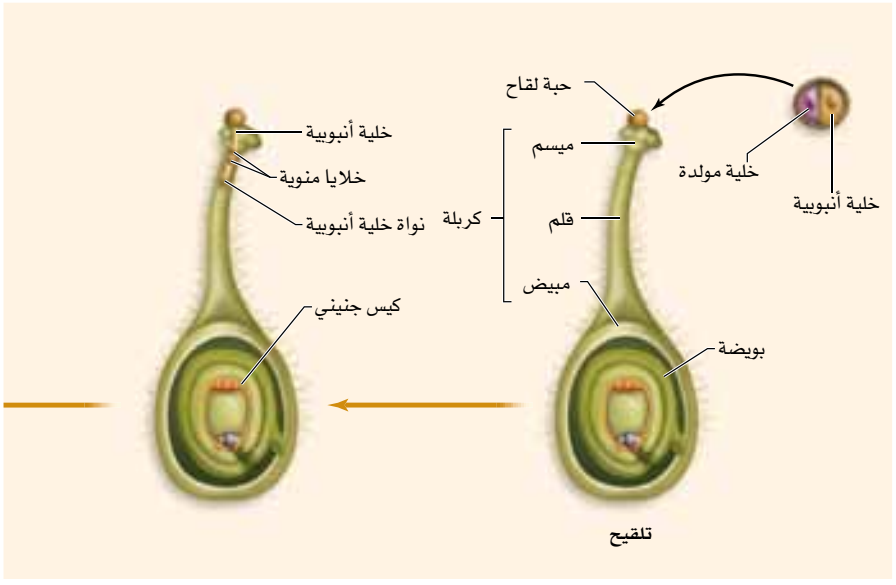
والثاني، عدم التوافق الذاتي للنبات البوغي، كما يحدث في البروكلي. فيه، كلا الأليلين S للأب الذي يُنتج حبوب اللقاح، وليس فقط الأليل S لحبوب اللقاح نفسها، مهم. يسببُ توافقُ أليلات الميسم مع أي من أليلات الأب الذي ينتج حبوب اللقاح عدمَ نموِّ حبوب اللقاح أحادية العدد الكروموسومي.

لقد تم تَعلم الكثير عن الأسس الجزيئية والكيميائية الحيوية لآليات التّعرّف ومسارات تحويل الإشارة التي توقف النّموّ الناجح لأنبوب اللقاح. ربما تكون آليات تمييز حبوب اللقاح قد نشأت في سلف مشترك من معراة البذور. تتفق الأحافير ذات أنابيب اللقاح من العصر الكاربوني مع فرضية أنها تمتلك أنظمة تعرف على حبوب اللقاح متطورة جدًا.

تتعرض مغطاة البذور لإخصاب مزدوج

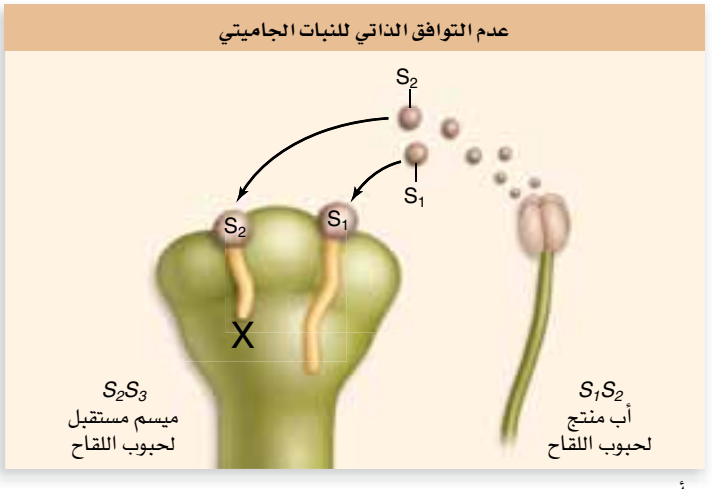
إن الإخصابَ في مغطاة البذور معقدٌ، وهو عملية غير عادية نوعًا ما، يتم فيها استخدام خليتين منويتين في عملية فريدة تدعى **الإخصاب المزدوج Double fertilization**. يؤدي الإخصاب المزدوج إلى تطورين مهمين، هما: (1) إخصاب البيضة (2) تكوين مادة غذائية تدعى **الأندوسبيرم Endosperm** التي تغذي الجنين.

عندما يتم نشر حبوب اللقاح عن طريق الرياح، أو عن طريق الحيوانات، أو عن طريق التّلقيح الذاتي، فإنها تلتصق بالمادة اللاصقة السّكّرية التي تغطي الميسم، وتبدأ في النمو مكونة **أنبوب لقاح Pollen tube** يخترق القلم (الشكل 42-29). ينمو

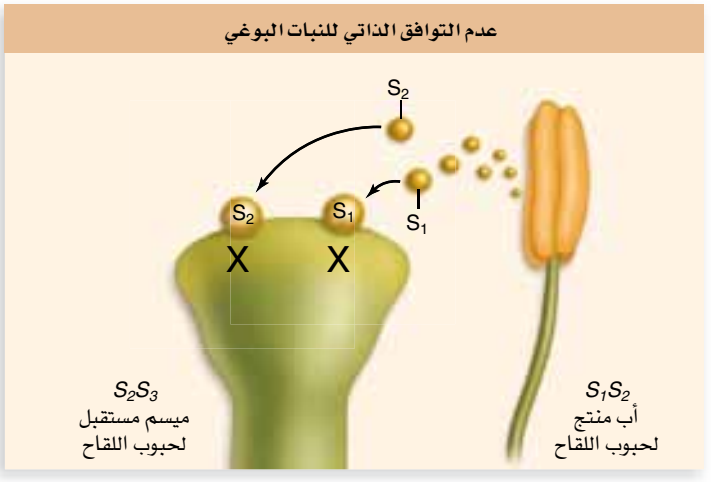


الشكل 42-29

تكوين أنبوب اللقاح والإخصاب المزدوج. عندما تهبط حبوب اللقاح على ميسم زهرة ما، تنمو خلية أنبوب اللقاح نحو كيس الجنين مكونة أنبوب اللقاح. بينما ينمو أنبوب اللقاح، تنقسم الخلية المولدة لتكوين خليتين منويتين. عندما يصل أنبوب اللقاح الكيس الجنيني، يدخل إحدى الخليتين المساعدتين، ويطلق الخلايا المنوية. في عملية تُدعى الإخصاب المزدوج، تلتحم نواة خلية منوية مع خلية البيضة لتكوين زيجوت ثنائي العدد الكروموسومي ($2n$)، وتلتحم نواة خلية منوية أُخرى مع النواتين القطبيتين لإعطاء نواة الإندوسبيرم ثلاثية العدد الكروموسومي ($3n$).



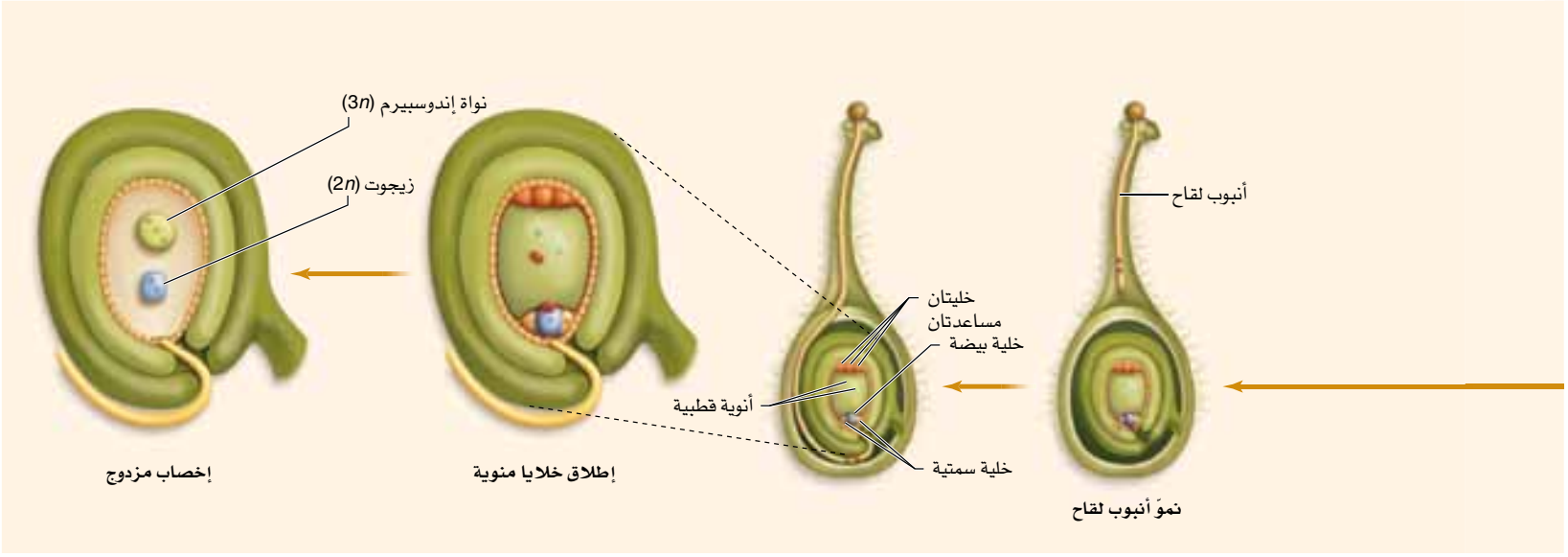
أ.



ب.

الشكل 42-28

يمكن التحكم في التلقيح الذاتي وراثيًا، لذا يمكن تعطيله. أ. يتحدد عدم التوافق الذاتي للنبات الجاميتي عن طريق الطراز الجيني لحبوب اللقاح أحادية العدد الكروموسومي. ب. يُميز عدم التوافق الذاتي للنبات البوغي الطراز الجيني لأب حبوب اللقاح ثنائي العدد الكروموسومي/ وليس فقط الطراز الجيني لحبوب اللقاح. تحتوي حبوب اللقاح على بروتينات ينتجها الأب S_1S_2. في الحالتين، يعتمد التمييز على الموقع S، الذي له أليلات عدة. تشير الأرقام الصغيرة إلى الطراز الجيني للأليل S. في عدم التوافق الذاتي للنبات الجاميتي، يأتي المنع بعد نموّ أنبوب اللقاح. في عدم التوافق الذاتي للنبات البوغي، يفشل أنبوب اللقاح في النمو.



أنبوب اللقاح، الذي تغذيه مادة سكّرية، حتى يصل إلى البيضة في المبيض. في الوقت نفسه، تنقسم الخلية المولّدة داخل خلية أنبوب حبة اللقاح لتكوين خليتين منويتين.

يصل أنبوب اللقاح في النهاية إلى كيس الجنين في البويضة. عند الدخول إلى كيس الجنين، تضمحل إحدى الأنوية المجاورة لخلية البيضة، ويدخل أنبوبُ اللقاح الخليةَ. ينفجر طرف أنبوب اللقاح مطلقًا الخليتين المنويتين. تخصِّب إحدى الخليتين المنويتين خليةَ البيضة، مكونةً الزيجوت. تلتحم الخلية المنوية الأخرى مع النواتين القطبيتين الموجودتين في مركز كيس الجنين، مكونةً نواة إندوسبيرم بدائية ثلاثية العدد الكروموسومي ($3n$). تنمو نواة الإندوسبيرم البدائية في النهاية لإعطاء الإندوسبيرم.

عند انتهاء الإخصاب، ينمو الجنين حالما تبدأ خلاياه في الانقسام لعدد من المرات. في الوقت نفسه، تحيط أنسجةٌ واقيةٌ الجنينَ، فتتكون البذرة. تُحاط البذرة بدورها بتركيب آخر يُدعى الثمرة. نشأت هذه التراكيب النموذجية الخاصة بمغطاة البذور استجابة للحاجة إلى بذور لكي يتم نشرها لمسافات طويلة للتأكيد على التّنوّع الوراثيّ.

أسهمت الأزهار بقدرتها على جذب الملقحات في النجاح التّطوريّ لمغطاة البذور. وفي حين يُعَدُّ التّلقيحُ بالرياح والتّلقيحُ الذاتي إيجابيًّا في بعض الظروف، فإنّ التّلقيح الخارجي يشجّع التّنوّع الوراثيّ، وهو المادة الخام للتطور. يُنتج الإخصاب المزدوج زيجوتًا ثنائي العدد الكروموسومي ونسيجًا غذائيًّا ثلاثي العدد الكروموسومي، يُدعى الإندوسبيرم.

5-42 التّكاثر اللّاجنسيّ

يقلِّل التّلقيحُ الذاتيُّ التّنوّعَ الوراثيَّ، لكن التزاوج اللاجنسي يؤدي إلى إنتاج أفراد متماثلين وراثيًّا؛ لأن الانقسام المتساوي هو الانقسام الوحيد الذي يحدث. في غياب الانقسام المنصف، تبقى الأفراد ذات التكيف العالي لبيئة ثابتة نوعًا ما للسبب نفسه الذي يُفضل به التّلقيح الذاتي. وسيقلّل تغيّرُ الظروف بشكل مأساوي التّنوّعَ الوراثيَّ الذي يعمل عليه الانتخاب الطبيعي، وبهذا قد يصبح بقاء الأنواع أقل احتمالًا.

يُستعمل التّكاثر اللاجنسي في الزراعة والبستنة لتكثير نبات معين مُفضل له صفات يمكن لها أن تتغير في أثناء التّكاثر الجنسي، أو حتى عن طريق التّلقيح الذاتي. تُكثّر معظم الورد والبطاطا، مثلًا، خضريًّا (لاجنسيًّا).

يَتَضَمَّنُ التّكاثرُ اللاإخصابي تطوّرَ أجنّة ثنائية العدد الكروموسوميّ

في نباتات معينة، تشمل بعض الحمضيات، وحشائش محددة (مثل عش كنتاكي الأزرق) والهندباء البرية، يمكن إنتاج الأجنة التي في البذور لاجنسيًّا من النبات الأب. هذا النوع من التّكاثر اللاجنسي يُعرف بالتكاثر **اللاإخصابي Apomixis**. تعطي البذور المنتَجة بهذه الطريقة أفرادًا هي نسخة طبق الأصل عن الآباء من الناحية الوراثية.

وعلى الرّغم من أن هذه النّباتات تتكاثر عن طريق استنساخ الخلايا ثنائية العدد الكروموسومي في البويضة، فإنها أيضًا تكتسب إيجابية انتشار البذور، وهو تكيف

مرتبط عادة بالتكاثر الجنسي. إن التّكاثر اللاجنسي شائع أكثر في الظروف القاسية أو البيئات ذات الحد الأدنى، حيث هناك فرصة ضئيلة للتنوع. فمثلًا، توجد نسبة كبيرة من النّباتات اللاجنسية في القطبين أكثر من المناطق المعتدلة.

في التّكاثر الخضري، تنشأ نباتات جديدة من أنسجة لا تكاثرية

في شكل شائع من التّكاثر اللاجنسي يُدعى **التّكاثرَ الخضريَّ Vegetative reproduction**، تستنسخ أفراد نباتية جديدة ببساطة من أجزاء نبات بالغ (الشكل 42-30). إن أشكال التّكاثر الخضري في النّباتات متنوعة ومتعددة.

السيقان الجارية Runners أو السيقان الهوائية Stolons. تتكاثر بعض النّباتات عن طريق السيقان الجارية (تسمى أيضًا السيقان الهوائية) وهي سيقان طويلة، نحيلة يمكن أن تنمو على سطح التربة. في نبات الفراولة مثلًا، تتكون الأوراق، والأزهار، والجذور على عقد الساق الهوائية، بحيث يكون بين كلّ عقدتين عقدة فارغة. وراء كلّ عقدة ثانية تمامًا، يلتف طرف كلّ ساق هوائية للأعلى، ويصبح سميكًا. هذا الجزء السميك ينتج أولًا جذورًا عرضية، ومن ثم مجموعة خضرية جديدة تكمل الساق الجارية.

الرايزومات Rhizomes. سيقان أفقية تحت التربة، وهي تراكيب تكاثرية مهمة، بالتحديد في الحشائش والبردي. تغزو الرايزومات أماكن قريبة من النبات الأب، ويمكن للعقدة الواحدة أن تعطي مجموعًا خضريًّا مزهرًا. تنشأ الخاصية الضارة لكثير من الأعشاب من نمط النّموّ هذا، وتتكاثر كثير من نباتات الحديقة، مثل السّوسن، عن طريق الرايزومات بشكل كامل تقريبًا. الكورمات والأبصال هي سيقان عمودية تحت الأرض. الدرنات أيضًا سيقان متخصصة للتخزين والتّكاثر. تُعَدُّ الدرنات جزء التخزين الطرفي للرايزومات. ويتم تكاثر البطاطا (النوع *Solanum*) اصطناعيًّا عن طريق قِطع الدرنات، كلّ قطعة من هذه القطع "بعين" واحدة أو أكثر. تعطي "العيون" أو "قطع بذور" البطاطا نباتًا جديدًا.

الجذيرات (الممصات) Suckers. جذور بعض النّباتات مثل الكرز، والتّفاح، والعُلّيق، والتّوت الأسود، تنتج جذيرات (ممصات) أو طلائع تعطي نباتاتٍ جديدة. أنواع تجارية من الموز لا تنتج بذورًا، ويتم تكثيرها عن طريق جذيرات تنشأ من براعم على سيقان تحت الأرض. عندما ينكسر جذر الهندباء، كما هو الحال عند محاولة سحبه من الأرض، كلّ قطعة من الجذر سوف تعطي نباتًا جديدًا.

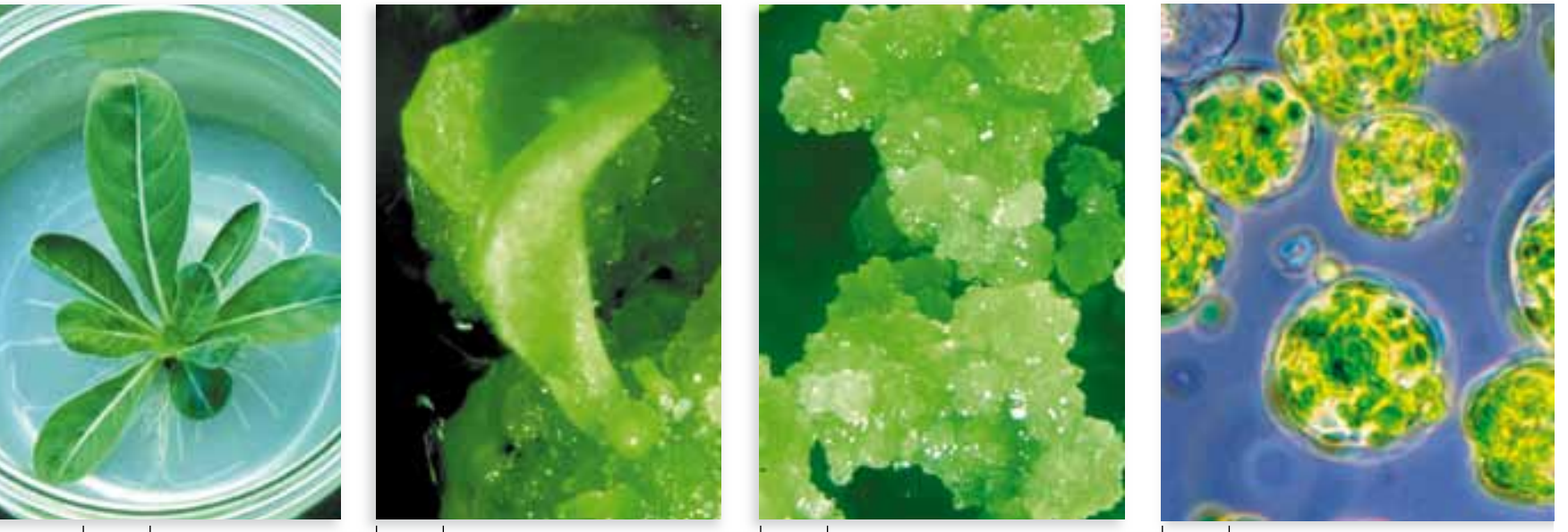
نبتات صغيرة عرضية Adventitious plantlet. في القليل من أنواع النّباتات، يمكن للأوراق التّكاثر. مثال واحد هو نبات المنزل *Kalanchoe daigremontiana* (راجع الشكل 42-30)، وهو مشهور عند كثير من الناس تحت اسم "نبات الأمومة" أو "أم الآلاف". تعود الأسماء الشائعة لهذا النبات لأن النسيج المرستيمي موجود في أثلام على طول الأوراق. يعطي هذا النسيج الكثير من النّباتات الصغيرة. ويتم تكثير نبات الأمومة عادة عن طريق هذه النّباتات الصغيرة، التي تسقط على التربة، وتعطي جذورًا عند نضجها.

يمكن استنسال نباتات من خلايا معزولة في المختبر

يمكن استنساخ نباتات كاملة عن طريق إعادة توليد خلايا نباتية أو أنسجة في وسط غذائي محتوٍ على هرمونات النّموّ. هذا هو شكل آخر من التّكاثر اللاجنسي. يمكن لورقة مزروعة، أو ساق، أو جذر مزروع أن يدخل في عملية تكوين الأعضاء في الوسط الغذائي، وتكوين جذور ومجاميع خضرية. في بعض الأحيان، يمكن لخلايا

الشكل 42-30

التّكاثر الخضري. تنشأ نباتات صغيرة من أثلام على طول الأوراق لنبات المنزل *Kalanchoe daigremontiana*. النّباتات الصغيرة يمكنها أن تسقط، وتنمو إلى نباتات جديدة، وهي طريقة غير مألوفة من التّكاثر الخضري.



الشكل 42–31

تجديد البروتوبلاست. الخطوات المختلفة لاستعادة نبات كامل من بروتوبلاست نباتي لنبات زهرة الربيع المسائية. أ. بروتوبلاست نباتي مفصول. ب. إعادة توليد الجدار الخلوي وبدء عملية الانقسام الخلوي. جـ. إنتاج أجنة خلايا جسمية من ندبة. د. استعادة نبتة صغيرة من جنين الخلية الجسمية في المزرعة. بعد ذلك، يمكن تجذير النبات في التربة.

فردية أن تعطي نباتًا كاملًا في الوسط الغذائي.

يمكن أن تعزل الخلايا الفردية من أنسجة عن طريق أنزيمات تعمل على تكسير الجدران الخلوية، تاركة خلفها البروتوبلاست، وهو خلية نباتية محاطة بغشاء بلازمي فقط. تملك الخلايا النباتية مرونة تطورية أكبر من معظم خلايا الحيوانات الفقرية، وكثير من أنواع الخلايا، ولكن ليس كلها. في النّباتات، تحتفظ بالقدرة على توليد أعضاء، أو توليد مخلوق كامل في إناء الزراعة (الوسط الغذائي). خذ في الحسبان العدد المحدود للخلايا الجذعية البالغة في الفقريات، والتحديات المرتبطة بالاستنساخ التي ناقشناها في الفصل الـ (19).

عندما تتمّ زراعة خلايا نباتية منفردة، يعاد توليد الجدار. يتبع ذلك الانقسام الخلوي لتكوين الندبة *Callu*، وهي كتلة خلايا غير متمايزة (الشكل 42-31). عند تكوين الندبة، يمكن إنتاج نبات كامل في الوسط الغذائي. يمكن أن يمر تطور النبات الكامل من خلال المراحل الجنينية، أو يمكن أن يبدأ بتكوين المجموع الخضري أو الجذر.

لزراعة الأنسجة كثير من التطبيقات الزراعية، وتطبيقات في البستنة أيضًا. يمكن تكثير نباتات العليق وقصب السكر الخاليين من الفيروسات عن طريق النسيج المرستيمي، الذي يكون غالبًا خاليًا من الفيروسات، حتى في النّباتات المصابة. وكما في الأشكال الأُخرى من التّكاثر اللاجنسي، يمكن تكثير نباتات متطابقة وراثيًّا هنا.

تَستنسخ النّباتات التي تتكاثر لاجنسيًّا أفرادًا جديدة من أجزاء من الجذر، أو الساق، أو الأوراق، أو البويضة المأخوذة من الفرد البالغ. تكون الأجيال التي تنتج لاجنسيًّا مطابقة وراثيًّا للأب.

6-42 فترات حياة النبات

تعيش النّباتات فترات زمنية متفاوتة عند استقرارها بناء على النوع. قد ترتبط أو قد لا ترتبط فترة الحياة مع إستراتيجية النبات التكاثرية. تعيش النّباتات الخشبية، التي تمتلك نموًّا ثانويًّا مكثفًا، دائمًا تقريبًا، فترة زمنية أطول من النّباتات العشبية التي تمتلك أو لا تمتلك نموًّا ثانويًّا. يمكن أن يعيش نبات الصنوبر ذو المخروط الصلب، مثلًا، أكثر من 4000 عام.

ترسل بعض النّباتات العشبية سيقانًا جديدة فوق سطح الأرض كلّ عام، مكونة أياها من تراكيب خشبية تحت الأرض. نباتات أُخرى تنبت، وتنمو، وتزهر مرة واحدة قبل أن تموت. النّباتات الأقصر عمرًا، نادرًا ما تكون خشبية جدًا بسبب عدم وجود وقت كافٍ لتراكم الأنسجة الثانوية. وبناء على طول دورات حياتها، قد تكون النّباتات العشبية حولية، أو ثنائية الحول، أو مُعَمِّرَة، في حين تكون النّباتات الخشبية بشكل عام مُعَمِّرَة (الشكل 42-32).

يكون تحديد فترة الحياة أصعب للمخلوقات المتكاثرة بالاستنساخ. تكوّن أشجار الحَوْر *Populus tremuloides* سلالاتٍ ضخمةً من جراء التّكاثر اللاجنسي لجذورها. وبشكل عام، يمكن أن تشكل سلالات الحَوْر "المخلوق" الأكبر على الأرض. ربما تغطي النّباتات الأُخرى التي تتكاثر لاجنسيًّا مناطق أقل، ولكنها تعيش آلاف السنوات. تم التّعرّف إلى عمر شجيرات الكريوسوت *Larrea tridentata* الموجودة في صحراء موجافي، فوجد أنه قد يصل إلى 1200 عام!

تعيش النّباتات المعمّرة سنوات عدة

تستمر النّباتات المعمّرة Perennial plants في النمو عامًا بعد آخر، وقد تكون عشبية (مثل كثير من الأزهار البرية في البراري، والأراضي الرطبة والأراضي الخشبية)، أو خشبية (مثل الأشجار والشجيرات). أغلبيةُ أنواعِ النّباتاتِ الوعائيةِ مُعَمِّرةٌ. وبشكل عام، يمكن للنباتات المعمّرة أنْ تزهر، وتنتج بذورًا وثمرة لعدد غير محدد من فصول النّموّ.

نادرًا ما تمتلك المعمرات العشبية أي نموّ ثانوي في سيقانها؛ وتموت السيقان كلّ عام بعد فترة من النّموّ السريع نسبيًّا وتراكم الغذاء. يخزن الطعام بوصفه مادة في جذور النّباتات أو في سيقان تحت الأرض، التي تصبح كبيرة بشكل واضح مقارنة مع نظيراتها فوق سطح الأرض.

تزهر الأشجار والشجيرات بشكل متكرر، ولكن هناك حالات شاذة. يعيش نبات البامبو فصولًا عدة بوصفه نباتًا لا تكاثريًّا. ولكنه يهرم ويموت بعد الإزهار. الشيء نفسه ينطبق على الأقل على نوع واحد من الشجر الاستوائي (*Tachigali versicolor*)، الذي يصل إلى ارتفاعات شاهقة قبل أن يزهر، ويهرم. وعند الأخذ في الحسبان الطاقة الهائلة التي تُصْرَف على نموّ الشجرة، فإنّ آلية التّكاثر لهذا النبات مثيرة جدًا للاستغراب.

الأشجار والشجيرات ربما تكون متساقطة الأوراق *Deciduous*، إذ قد تتساقط الأوراق جميعها مرة واحدة في وقت معين من السنة، ويبقى النبات عاريًا فترة، أو دائم الخضرة *Evergreen*، حيث تتساقط الأوراق على طول العام، ولا تظهر النّباتات عارية بشكل كامل أبدًا. في المناطق المعتدلة الشمالية، تعدّ المخروطيات من النّباتات دائمة الخضرة المشهورة، ولكن في المناطق الاستوائية وشبه الاستوائية معظم مغطاة البذور دائمة الخضرة، ما عدا عند وجود جفاف فصلي شديد. في هذه المناطق، يفقد كثير من مغطاة البذور متساقطة الأوراق، أوراقها خلال الجفاف لتحافظ على الماء.

تنمو النّباتات الحولية، وتتكاثر، وتموت في سنة واحدة

تنمو **النّباتات الحولية Annual plants**، وتزهر، وتكوّن بذورًا خلال فصل نموّ واحدٍ، وتموت عند انتهاء العملية. كثير من نباتات المحاصيل حولية، مثل الذّرة، والْقمح، ونبات الصّويا. بشكل عام تنمو النّباتات الحولية بسرعة تحت الظروف المناسبة وبشكل يتناسب مع وجود الماء أو الغذاء. تكوّنُ الأنسجةُ المرستيمية الجانبية لبعض النّباتات الحولية، مثل دوار الشمس والرجيد الضخم، بعضَ الأنسجة الثانوية للدعم، إلا أن معظم النّباتات الحولية عشبية بشكل كامل.

تموت النّباتات الحولية بعد إزهارها مرة واحدة؛ وتستعمل الأزهار أو الأجنة المتكونة إشارات هرمونية لإعادة توزيع المواد الغذائية. لذا، فإنّ النبات الأب يموت جوعًا حقًّا. يمكن توضيح هذا بمقارنة جماعة من نباتات الفاصولياء التي تم التقاط حباتها بشكل مستمر مع جماعة بقيت حبات الفاصولياء على النبات. تستمر جماعة النبات التي انتزعت عنها حبات الفاصولياء في النمو، وتنتج فاصولياء أطول من تلك التي لم تنزع عنها حبات الفاصولياء. تُدعى العمليةُ التي تؤدي إلى موت النبات **الْهَرَمَ Senescence**.

تتبع النّباتات ثنائية الحول دورة حياة مدتها سنتان

النّباتات ثنائية الحول Biennual plants، هي أقل شيوعًا من النّباتات الحولية، وتمتلك دورات حياة مدتها سنتان لتكتمل. خلال السنة الأولى، تُخَزِّنُ النّباتات ذات الحولين نواتج البناء الضوئي في أعضاء خزن تحت الأرض. خلال السنة الثانية من النّموّ، تتكون سيقان مزهرة باستخدام الطاقة المخزّنة في أجزاء تحت الأرض من النبات. نباتات محاصيل معينة، مثل الجزر، والملفوف، واللفت، هي نباتات ثنائية الحول، ولكن هذه النّباتات تُحصد في العادة للطعام خلال السنة الأولى، قبل أن تزهر، فهي تزرع من أجل أوراقها أو جذورها، وليس من أجل ثمارها أو بذورها.

تشمل ثنائية الحول البرية أزهار الربيع المسائية، وخمار الملكة آن *Daucus carota*، وآذان الدب *Verbascum thapsis*. وفي الحقيقة، تبلغ الكثير من النّباتات ثنائية الحول ثلاث سنوات أو أكثر من العمر، ومن ثَمَّ تُزهر، لكن النّباتات ثنائية الحول جميعها تزهر مرة واحدة فقط قبل أن تموت.

تملك النّباتات إستراتيجات عدة للتعامل مع متطلبات الطاقة الشديدة للتكاثر. تزهر النّباتات المعمرة بشكل متكرر، وتعيش سنوات عدة. تكمل النّباتات الحولية دورة نموها كاملة خلال سنة واحدة. في حين تزهر النّباتات ذات الحولين مرة واحدة، عادة بعد فصلين من النّموّ.

أ.

ب.

الشكل 42-32

النّباتات الحَوليّة والْمُعَمّرَة. تعيش النّباتات فترات عمرية مختلفة. أ. النّباتات الحولية الصحراوية تُكمل دورة حياتها الكاملة في أسابيع عدة، مزهرة مرة واحدة. ب. بعض الأشجار، مثل شجرة الخشب الأحمر العملاقة (*Sequoiadendron giganteum*)، التي توجد في أخاديد مبعثرة على طول المنحدرات الغربية لسيرا نيفادا في كاليفورنيا، تعيش 2000 سنة أو أكثر، وتزهر سنة بعد أُخرى.

مراجعة المفاهيم

42-1 التكوين الجنيني التكاثري (الشكل 42-1)

تدخل النّباتات في مراحل تكوين جنينية تؤدي إلى النضج التكاثري عن طريق إضافة تراكيب إلى تراكيب موجودة داخل النسيج المرستيمي.

- تتميز دورات حياة النبات بتبادل الأجيال، حيث يعطي النباتُ البوغي ثنائي العدد الكروموسومي النباتَ الجاميتي أحادي العدد الكروموسومي.
- قبل أن يحدث تكوين الزّهرة، يجب أن تمر النّباتات في تحوّل المرحلة لتحضير النبات للاستجابة للإشارات الخارجية والداخلية.
- حالما تنضج النّباتات، تتكون الأزهار بمجموعة من العوامل، هي: الضَّوء، ودرجة الحرارة، وإشارات محفزة ومثبطة.

42-2 إنتاج الأزهار

يمكن أن يتطلب إنتاج الأزهار واحدًا أو أكثر من أربعة مسارات مُتَحَكَّمٌ فيها وراثيًّا، هي: المسار المعتمد على الضَّوء، والمسار المعتمد على درجة الحرارة، ومسار الجبريلين، والمسار الذاتي.

- المسار المعتمد على الضَّوء، أو على طول تناوب الضوء والظلام، حساس لكمية الظلمة التي يحصل عليها النبات كلّ 24 ساعة.
- يمكن أن يُنظم الإزهار باتزان بين إشارات محفزة للإزهار، وإشارات مثبطة للإزهار بغض النظر عن المسار.
- يتطلب المسار المعتمد على درجة الحرارة فترة تبريد قبل الإزهار.
- يحتاج المسار المعتمد على الجبريلين إلى زيادة في هذا الهرمون لكي يحدث الإزهار.
- المسار الذاتي خاص بالنباتات ذات اليوم المعتدل، ويعتمد على التغذية، ولا يعتمد على التلميحات (الإشارات أو الأدلة) البيئية. "تُعدّ" هذه النّباتات العُقَد و"تتذكر" مواقع العقد عن طريق اتزان بين إشارات محفزة للإزهار، وإشارات مثبطة للإزهار.
- تجعل مسارات الإزهار الأربعة المرستيم البالغ ليصبح مرستيمًا زهريًّا عن طريق تنشيط جينات هوية المرستيم الزهري.
- تُنَشِّط جيناتُ هوية المرستيم الزهري جينات هوية الأعضاء الزّهريّة مستعملةً نموذج الجينات **A B C D E** (الشكل 42-11).

42-3 تركيب الأزهار وتطوّرها (الأشكال 42-14، 42-18)

تحوي الأزهار على جيل النبات الجاميتي أحادي العدد الكروموسومي، وتعمل على زيادة فرص التقاء الجاميتات الذكرية والأنثوية من نباتات مختلفة في العادة.

- يُعتقد أن الأعضاء الزّهريّة قد نشأت من الأوراق.
- تمتلك الأزهار الكاملة أربعة محيطات زهرية، هي: الكأس، والتويج، والطلع، والمتاع، في حين تفتقد الأزهار غير الكاملة محيطًا زهريًّا واحدًا أو أكثر.
- يرتبط تحوير أو فقدان جزء زهري في الأغلب بآليات التّلقيح.
- قد تمتلك مغطاة البذور تماثلًا شعاعيًّا أو تماثلًا ثنائيًّا جانبيًّا.
- حبوب اللقاح هي النّباتات الجاميتية الذكرية، أو النّباتات الجاميتية الصغيرة.
  - تتكون حبوب اللقاح في المتك عن طريق الانقسام المنصف.
  - تنقسم الأبواغ الدقيقة لاحقًا عن طريق الانقسام المتساوي لتكون أربع حبوب لقاح، تتعرض للمزيد من الانقسامات المتساوية.
  - تتكون كلّ حبة لقاح من خلية مولدة تنقسم لإعطاء خليتين منويتين، وخلية بها نواة أنبوب اللقاح.
  - تمتلك حبوب اللقاح شقوقًا أو ثقوبًا يبرز منها أنبوب اللقاح.
- النبات الجاميتي الأنثوي أو النبات الجاميتي الكبير هو الكيس الجنيني.
  - تتطور البيوض في البويضات من خلايا أم بوغية كبيرة.
  - تتعرض الخلايا الأم البوغية الكبيرة للانقسام المنصف لتكوين أربعة أبواغ كبيرة أحادية العدد الكروموسومي. عادة، تضمحل ثلاثة من هذه الأبواغ الكبيرة.
  - يتعرض البوغ الكبير المتبقي إلى ثلاثة انقسامات متساوية لإعطاء ثماني أنوية محاطة بكيس جنين مكون من سبع خلايا.
  - تصبح إحدى الخلايا البيضة، وتكون مطوقة بخليتين أحاديتي العدد الكروموسومي تدعيان الخلايا المساعدة.
  - توجد ثلاث خلايا سمتية أحادية العدد الكروموسومي مقابل البيضة.
  - تشكل نواتان قطبيتان موجودتان في إحدى الخلايا السبع في النهاية الإندوسيرم بعد الإخصاب.

42-4 التّلقيح والإخصاب (الشكل 42-29)

التّلقيحُ عمليةٌ يتم فيها التقاء حبوب اللقاح مع ميسم الزّهرة.

- تتلقح الأزهار عن طريق الرياح، أو الحيوانات، أو داخل الزّهرة نفسها.
- يحدث التّلقيح الذاتي عندما تسقط حبوب لقاح من متك على ميسم الزّهرة نفسها.
- يحدث التّلقيح الخلطي، أو التزاوج الخارجي، عندما تسقط حبوب لقاح من زهرة ما على ميسم زهرة نبات آخر.
- تطورت المُلقِّحات الحيوانية والأزهار بشكل متزامن، ما أدى إلى علاقات متخصصة.
- تمتلك الكثير من النّباتات التي تلقحها الرياح أزهارًا تحتوي أسدية وكرابل على نباتات منفصلة، أو تكون منفصلة فيزيائيًّا على النبات الواحد.
- يُعَدُّ التّلقيح الذاتي إيجابيًّا في البيئات المستقرة، خاصة حيث تكون الملقحات نادرة؛ لأن هذه النّباتات لا تصرف طاقة في جذب الملقحات، وأنسالها أكثر تشابهًا، وربما أفضل تكيفًا مع البيئة.
- يُحابى التّلقيح الخلطي في النّباتات التي تنفصل فيها التراكيب الذكرية والأنثوية في المكان والزمان.
- يمنع عدم التوافق الذاتي التّلقيح الذاتي، ويشجع التّلقيح الخلطي عن طريق منع نموّ أنبوب اللقاح من نباتات قريبة وراثيًّا.
- تتعرض مغطاة البذور إلى الإخصاب المزدوج: إخصاب البيضة لإعطاء زيجوت ثنائي العدد الكروموسومي وتكوين الإندوسبيرم ثلاثي العدد الكروموسومي الذي سيغذي الجنين.

42-5 التّكاثر اللاجنسي

يؤدي التّكاثر اللاجنسي إلى أفراد متطابقين وراثيًّا؛ لأن الأنسال تكونت بالانقسام المتساوي.

- يحدث التّكاثر اللاإخصابي في النّباتات التي تُنتج لاجنسيًّا أجنة ثنائية العدد الكروموسومي توجد في بذور يمكن أن تنتشر.
- يحدث التّكاثر الخضري عند استنساخ أفراد من أجزاء نبات بالغ. تشمل الأمثلة السيقان الهوائية، والرايزومات، والجذيرات (الممصات)، والنبتات الصغيرة العرضية.
- يمكن استنساخ نباتات من إعادة توليد خلايا نباتية، أو أنسجة تنمو على وسط غذائي يحتوي مواد غذائية وهرمونات.

42-6 فترات حياة النبات

تعيش النّباتات فترات من الزمن شديدة التباين. النّباتات الخشبية غالبًا ما تعيش أطول من الأنواع العشبية، والسلالات اللاجنسية قد تعيش آلاف السنوات.

- النّباتات المعمرة قادرة على الإزهار وإنتاج بذور وثمار لفصول نموّ متباينة العدد. ويمكن أن تكون خشبية أو عشبية.
- تنمو النّباتات الحولية، وتزهر، وتنتج بذورًا وثمارًا، وتموت خلال فصل نموّ واحد. النّباتاتُ الحوليةُ نباتاتٌ عشبيةٌ.
- تُكمل النّباتات ذات الحولين دورة حياتها في سنتين؛ تخزن الطاقة في السّنة الأولى، وتزهر في السّنة الثانية.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. بناء على الاكتشافات المتحصل عليها من طفرات الزّهرة الجنينية لنبات رشاد الجدران *(Arabadopsis)* واستعمال النبات للتعبير عن الجين *LEAFY*، ظهر أن:
   أ. إشارات خارجية تتحكم في الإزهار بصورة عامة.
   ب. الجينات التي يتم التعبير عنها لاحقًا ترسل في إشارات للإزهار.
   جـ. التعبير الجيني المبكر في التكوين الجنيني للنبات يثبّط الإزهار.
   د. (ب) و (جـ).
2. يأخذ زميلك في الغرفة مادة علم الأحياء هذا الفصل، ويعتقد أنه يفهم نباتات النّهارين: الطّويل والقصير . قام بشراء نبات واحد من كلّ نوع، وقرر أن يلاحظ الفرق بعينه هو أولًا عن طريق محاولة جعل النبات قصير النّهار يزهر. وضع كلا النباتين تحت الظروف نفسها، وعرّض كلًّا منهما لنظام تكون مدة فترة النّهار به 10 ساعات، متوقعًا أن تزهر نباتات النّهار القصير، ولا تزهر نباتات النّهار الطّويل. قمت أنت بخداع زميلك، وعكست النتائج. بالتحديد، العمل الذي قمت به هو:
   أ. زدت الوقت الذي يتعرض له كلّ نبات للضوء.
   ب. قصرت الوقت الذي يتعرض له كلّ نبات للضوء.
   جـ. عرضت النّباتات بسرعة للضوء خلال منتصف النّهار.
   د. لا شيء مما ذكر.
3. واحدٌ مما يأتي لا يخدم بوصفه إشارة لبدء الإزهار:
   أ. الدورة اليومية. ب. طول الفترة الضّوئيّة.
   جـ. مستويات الجبريلين. د. درجة الحرارة.
4. واحدٌ مما يأتي يمنع الإزهار في نبات مثل التبغ (*Nicotiana tobacum*) الذي يزهر بالمسار الذاتي:
   أ. إزالة الأوراق السفلية.
   ب. إزالة القمة المرستمية.
   جـ. التكوّن المستمر المتجه إلى الأعلى للجذور المستعرضة على السيقان.
   د. لا شيء مما ذكر؛ لأن المسار الذاتي يحدد وقتًا مسبقًا لحصول الأزهار.
5. الكربتوكروم مسؤول عن:
   أ. الاستجابات التي يتحكم فيها اللون الأزرق.
   ب. التأود (الانحناء) الضوئي.
   جـ. الاستجابات لطول الفترة الضّوئيّة.
   د. (أ) و (جـ).
6. في ولاية أيوا، هناك شركة تدعى فريق الذرة، تعمل لتتأكد أن حقلًا من الذرة تتزاوج أفراده خارجيًّا لكي تحافظ على هجين قوي. إنهم يقومون بهذا عن طريق إزالة الأزهار المذكرة (أي، الأعضاء المنتجة لحبوب اللقاح) من نباتات الذرة. في محاولة منك لتعطيل عمل الشركة، فإنك ستنتج نباتات ذرة عن طريق الهندسة الوراثية، بحيث:
   أ. تحتوي الجين Z لمنع نموّ حبوب اللقاح على سطح الميسم.
   ب. تحتوي الجين S لمنع نموّ أنبوب اللقاح خلال التّلقيح الذاتي.
   جـ. تقوم بالتعبير عن الجينات الذاتية من النوع B خلال تكوين الأزهار.
   د. تقوم بالتعبير عن الجينات الذاتية من النوع A خلال تكوين الأزهار.
7. تمتلك النّباتات أحادية المسكن مثل الذرة أزهارًا ذكرية أو أزهارًا أنثوية. بمعرفتك للآليات الجزيئية لتطور الأزهار، واحدٌ مما يأتي يمكن أن يفسر تكوين أزهار أحادية الجنس:
   أ. التعبير عن جينات النوع B في المحيط الزهري للكربلة المحتملة سيولد أزهارًا ذكرية.
   ب. فقدان الجينات من النوع A في محيط البتلة المحتملة سيسمح لجينات النوعين: C وB بإنتاج الأسدية بدلًا من البتلات في ذلك المحيط الزهري.
   جـ. تحديد التعبير عن الجين من النوع B لمحيط البتلة المحتملة سينتج أزهارًا بكرابل.
   د. كلّ ما ذكر صحيح.
8. طُلب إليك جمع خلايا منوية لبرنامج جديد لتكثير النّباتات يتضمن الإخصاب في أنابيب. واحدٌ من الأنسجة الآتية يمكن أن يصلح مصدرًا جيدًا للخلايا المنوية:
   أ. المتك. ب. المبايض.
   جـ. الميسم. د. الأبواغ.
9. إذا أردت أن تنتج نبات تبغ قويًّا لزيادة عدد الأوراق لكلّ دونم في مزرعة تبغ، فإن الإستراتيجية المناسبة هي:
   أ. تثبيط نموّ الجذور الكثيرة في النبات.
   ب. تقليل التعبير عن الجين *LEAFY* في القمة المرستيمية للمجموع الخضري.
   جـ. حصد الأوراق السفلية كلما نما النبات، لتأخير عملية الإزهار.
   د. إزالة الأزهار لكي ينتج النبات سلاميات خضرية أكثر من المعتاد.
10. أحد أكثر الفروق بروزًا بين تكوين الجاميتات في معظم الحيوانات وتكوين الجاميتات في النّباتات هو أن:
    أ. النّباتات تنتج جاميتات في نسيج جسمي، في حين تنتج الحيوانات جاميتات في نسيج جرثومي.
    ب. النّباتات تنتج جاميتات بالانقسام المتساوي، في حين تنتج الحيوانات جاميتات بالانقسام المنصف.
    جـ. النّباتات تنتج جاميتًا واحدًا، في حين تنتج الحيوانات جاميتات عدة.
    د. النّباتات تنتج جاميتات ثنائية العدد الكروموسومي، في حين تنتج الحيوانات جاميتات أحادية العدد الكروموسومي.
11. إن أردت اكتشاف زهرة صغيرة بيضاء وشديدة العبير، فأكثر مُلَقِّحٍ لها سيكون:
    أ. النّحل. ب. الطّيور.
    جـ. الإنسان. د. العثّ.
12. في واحد من الظروف الآتية يمكن لحبوب لقاح من نبات S_2S_5 أن تلقّح بنجاح زهرة S_1S_5:
    أ. استخدام حبوب لقاح من زهرة مؤنثة لإخصاب زهرة مذكرة سيكون ناجحًا.
    ب. إذا استخدمت النّباتات عدم التوافق الذاتي في النبات الجاميتي، نصف حبوب اللقاح سيكون ناجحًا.
    جـ. إذا استخدمت النّباتات عدم التوافق الذاتي في النبات البوغي، نصف حبوب اللقاح سيكون ناجحًا.
    د. لا يمكن لحبوب لقاح من نبات S_2S_5 أن تلقّح زهرة S_1S_5.

أسئلة تحدٍّ

1. في العادة، لدينا انطباع أن النّباتات لا تستطيع التحرك في البيئة. هذا، على كلّ حال، بعيد عن الحقيقة. ناقش الطرق المتنوعة التي يتحرك بها النبات خلال البيئة.
2. أشر إلى مساوئ التّلقيح عن طريق الرياح وحسناته مقابل التّلقيح عن طريق الحيوانات.
3. قارن بين المزايا والمضار البيئية للنباتات التي تتكاثر جنسيًّا، مع تلك التي تتكاثر عن طريق التّكاثر اللاإخصابي، وكذلك مع التي تتكاثر خضريًّا.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.