



سلسلة المطبوعات العلمية لمخبر البحث
البيولوجيا المحيط والصحة
كلية علوم الطبيعة والحياة
جامعة الشهيد حمه لخضر - الوادي - الجزائر



أنغاز الحياة النباتية

أنغاز الحياة النباتية

استكشاف فسيولوجيا النبات



د.قادري منيرة

من إعداد
د.قادري منيرة



Auxin

أنغاز الحياة النباتية

استكشاف فسيولوجيا النبات



الدكتورة منيرة قادري، حائزة على شهادة الدكتوراه في البيولوجيا من جامعة قاصدي مرباح بورقلة الجزائر (2020)، تخصص فسيولوجيا النبات. أستاذ محاضر في جامعة الشهيد حمه لخضر بالوادي قسم البيولوجيا قد نشرت عدة أوراق بحثية تتناول التركيب الكيميائي والأنشطة المضادة للأكسدة والميكروبية لمستخلصات النباتات، مساهمة بذلك في توسيع فهمنا للبيولوجيا النباتية وتطبيقاتها العملية. وكذلك المشاركة في عدة ملتقيات علمية داخل الوطن وخارجه. لقد لعبت دوراً حاسماً في تأطير طلبة الماستر، موجهة أبحاثهم نحو إسهامات علمية ذات قيمة وفهم أعمق للتأثيرات البيئية على النباتات.

علاوة على ذلك، شاركت بنشاط في مشروع البحث والتكوين الجامعي (PRFU) بصفتها عضواً مشاركاً حيث عملت على مشروع بعنوان "مساهمة في دراسة المقارنة المورفولوجية والفسيولوجية بين عدة أصناف من الكينوا وتكيفها في المنطقة الصحراوية بشمال إفريقيا". هذا المشروع يسلط الضوء على التزامها بتعزيز البحث العلمي وتطبيقاته في تحسين ممارسات الزراعة المستدامة والأمن الغذائي في البيئات الصعبة.

من خلال كتابها، تهدف إلى مشاركة معرفتها العميقة وشغفها بالعلوم النباتية، مقدمة إسهامات مهمة للطلبة، وللمجتمع العلمي والقراء المهتمين بالبيئة والنباتات.

ISBN:

978-9931-997-85-6



بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ

﴿ وَهُوَ الَّذِي أَنْزَلَ مِنَ السَّمَاءِ مَاءً فَأَخْرَجْنَا بِهِ نَبَاتَ كُلِّ شَيْءٍ فَأَخْرَجْنَا مِنْهُ خَضِرًا نُخْرُجُ مِنْهُ حَبًّا مُتَرَاكِمًا مِنَ النَّبَاتِ وَمِنَ النَّخِيلِ مِنْ أَلْفِهَا قِنْوَانٌ دَانِيَةٌ وَجَنَّاتٍ مِنْ أَعْنَابٍ وَالزَّيْتُونَ وَالرُّمَّانَ مُتَشَابِهًا وَغَيْرَ مُتَشَابِهٍ انظُرُوا إِلَى ثَمَرِهِ إِذَا أَثْمَرَ وَيَنْعِهِ إِنَّ فِي ذَلِكَ لَآيَاتٍ لِقَوْمٍ يُؤْمِنُونَ ﴾ . سورة الأنعام (99)

﴿ الَّذِي جَعَلَ لَكُمُ الْأَرْضَ مَهْدًا وَسَلَكَ لَكُمْ فِيهَا سُبُلًا وَأَنْزَلَ مِنَ السَّمَاءِ مَاءً فَأَخْرَجْنَا بِهِ أَزْوَاجًا مِنْ نَبَاتٍ شَتَّى. كُلُوا وَارْزُقُوا أَنْعَامَكُمْ إِنَّ فِي ذَلِكَ لَآيَاتٍ لِأُولِي النُّهَى ﴾ سورة طه (53)

﴿ وَالْأَرْضَ مَدَدْنَاهَا وَأَلْقَيْنَا فِيهَا رَوَاسِيَ وَأَنْبَتْنَا فِيهَا مِنْ كُلِّ زَوْجٍ بَهِيجٍ ﴾ سورة الحجر (19)

﴿ وَالْأَرْضَ فَرَشْنَاهَا فَنِعْمَ الْمُهْدُونَ وَأَنْبَتْنَا فِيهَا مِنْ كُلِّ زَوْجٍ كَرِيمٍ ﴾ سورة ق (7).



جدول المحتويات

1.....	المقدمة
2.....	ما هو علم فسيولوجيا النبات ؟
2.....	أهمية فسيولوجيا النبات
3.....	مفاهيم قبلية في الفسيولوجيا النباتية
3.....	التنظيم العام للمملكة النباتية
5.....	التنظيم العام للنبات
6.....	الخلية، وصفها، تركيبها ووظيفتها
1.....	الجزء الأول: النمو والتطور
1.....	الفصل الأول : النمو The Growth
14.....	تعريف النمو
15.....	مناطق النمو في النبات
18.....	أشكال النمو
18.....	مراحل النمو
19.....	معايير قياس النمو
21.....	العوامل المؤثرة على النمو
28.....	الفصل الثاني: الهرمونات النباتية The Phytohormones
28.....	مفهوم الهرمونات النباتية Phytohormones
58.....	الفصل الثالث: الإنبات The Germination
58.....	عموميات حول البذرة
59.....	أجزاء البذرة
61.....	عملية الإنبات
61.....	أنواع الإنبات



62	 معايير قياس الانبات
63	 مراحل الانبات
65	 المظاهر الفسيولوجية للإنبات
66	 شروط الإنبات
71	 منظمات الإنبات
75	 The Flowering الفصل الرابع: الإزهار
75	 العوامل المؤثرة على الإزهار
80	 علاقة الفيتوكروم بالإزهار
82	 هرمونات التزهير و الجبريلينات
13	 الجزء الثاني: التغذية الكربونية و المعدنية
13	 Carbon Nutrition Carbon Nutrition الفصل الأول : التغذية الكربونية
84	 Photosynthesis التمثيل الضوئي
116	 Respiration التنفس
128	 Mineral nutrition Mineral nutrition الفصل الثاني: التغذية المعدنية
129	 التغذية الأزوتية
133	 أدوار مختلف العناصر المعدنية
138	 امتصاص و نقل العناصر المعدنية و دور الماء في التبادل الأيوني
152	 The Ion Exchange - التبادل الأيوني
153	 Anion Exchange التبادل الأنيوني
156	 المراجع



مقدمة

في رحلتنا عبر أروقة العلم وتجاربه، نقف اليوم على أعتاب فرع مذهل وحيوي من فروع البيولوجيا؛ نحن على موعد مع عالم فسيولوجيا النبات. هذا الفرع ليس مجرد محطة لتعلم كيفية نمو النباتات وتطورها، بل هو عالم يكشف لنا عن الأسرار العميقة لكيفية تفاعل النباتات مع بيئتها، كيف تنفس، تغذى، وتتكاثر. لطالما كانت النباتات محورًا أساسيًا في دراسة الحياة على الأرض نظرًا لدورها البالغ الأهمية في السلسلة الغذائية والتوازن البيئي.

هذا الكتاب، الذي يفتح آفاقه أمام طلبة الجامعات، يهدف إلى تقديم فسيولوجيا النبات بطريقة شاملة ومعقدة. نبدأ رحلتنا من الأساسيات، مستكشفين النمو والتطور في النباتات، وكيف تؤثر الهرمونات النباتية في هذه العمليات الحيوية. سنسافر عبر الدروب المعقدة لعملية الإزهار، ملقّين نظرة فاحصة على كيفية تحفيزها وتنظيمها.

كما نتطرق إلى عملية الإنبات، تلك اللحظة الفارقة التي تنطلق فيها الحياة من بذرة لتبدأ رحلة النمو. بجانب ذلك نغوص في عالم التغذية الكربونية، حيث نكشف النقاب عن أسرار التركيب الضوئي والتنفس في النباتات، وكيف تتمكن هذه الكائنات الرائعة من تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية تستطيع استخدامها للنمو والبقاء. وأخيرًا لا نغفل عن التغذية المعدنية مسلطين الضوء على أهمية العناصر المعدنية وكيف تستقي النباتات احتياجاتها من البيئة المحيطة.

موجهً هذا الكتاب إلى طلبة الجامعات بطريقة تبسط المفاهيم المعقدة وتقرّبهم أكثر من فهم النباتات، ليس ككائنات ثابتة بل ككيانات حية تتفاعل بشكل ديناميكي مع محيطها من خلال الصفحات القادمة.

ما هو علم فسيولوجيا النبات؟

مفهوم فسيولوجيا النبات (Plant Physiology): وهو علم وظائف النبات وأعضائه، يعود أصل كلمة فزيولوجيا أو علم وظائف الأعضاء إلى اللغة الأغريقية ويتكون من شقين فيزيو ويقصد به الطبيعة أو الأصل والجزء الآخر لوجيا وتعني العلم.

علم فسيولوجيا النبات هو من أهم العلوم البيولوجية التي تتيج لنا فرصة التأمل في خلق الله لما في الكون من مخلوقات تثير الدهشة والإعجاب في قدرة الله التي تدل على عظمة خلقه، إذ يختص بدراسة وتوضيح وظائف أجزاء النبات المختلفة وأعضائها ومظاهر الحياة فيها، وكيفية حدوثها ودور كل منها منفردة ومجموعة وربطها بالشروط البيئية المحيطة بالنبات، وذلك بغية توجيه هذه الوظائف من قبل الإنسان بمختلف الوسائل المتاحة، ولإيجاد الطرائق الفاعلة للتوسع بالرقعة الزراعية.

علم فسيولوجيا النبات مرتبط ارتباطاً وثيقاً بمختلف العلوم البيولوجية الأخرى، منها الكيمياء الحيوية النباتية البيولوجيا الجزيئية، بيولوجيا النبات، علم البيئة النباتية، وكلها علاقات فسيولوجية بيوكيميائية.

أهمية فسيولوجيا النبات

1. التمثيل الضوئي والإنتاج الغذائي: فهم كيفية قيام النباتات بتحويل الضوء إلى طاقة يساعد في تحسين إنتاجية المحاصيل وكفاءتها.
2. التكيف مع البيئة: دراسة استجابات النباتات للتغيرات البيئية مثل الجفاف، الملوحة، ودرجات الحرارة المتطرفة، تساهم في تطوير أصناف نباتية تتحمل هذه الظروف.
3. البيولوجيا الجزيئية والوراثية: فهم الجوانب الجزيئية والوراثية لفسيولوجيا النبات يساعد في تحسين الصفات الوراثية للنباتات من خلال التقنيات الحيوية.
4. الأمن الغذائي والاستدامة: يساهم فهم فسيولوجيا النبات في تحسين أساليب الزراعة المستدامة والمحافظة على التنوع البيولوجي.

5. التفاعلات البيئية: دراسة التفاعلات بين النباتات والكائنات الحية الأخرى، مثل الحشرات، الفطريات والبكتيريا، تعطي فهماً عميقاً للنظم البيئية.

مفاهيم قبلية في الفسيولوجيا النباتية

التنظيم العام للمملكة النباتية

حسب هويتاكر فقد تم تقسيم الكائنات الحية إلى خمس ممالك هي مملكة البدائيات (Monera)، مملكة الطلائعيات (Protesta)، مملكة الفطريات (Fungie)، مملكة النباتات الجينية (Embryophyta) و مملكة الحيوانات Animalia

النباتات الجينية **Cormophytes (Embryophytes)**: ويشير إلى النباتات التي تمر بمرحلة الجنين في دورة حياتها. هذه المجموعة تشمل النباتات الوعائية (Tracheophytes) والنباتات اللاوعائية (Bryophytes)

النباتات اللاوعائية **Bryophytes**: إن الحزازيات (Mosses) وغيرها من النباتات اللاوعائية تنمو في بيئات رطبة وظليلة ولا تمتلك أنسجة وعائية متخصصة لنقل الماء والمواد الغذائية، مما يجعلها تعتمد على امتصاص الماء مباشرة من بيئتها

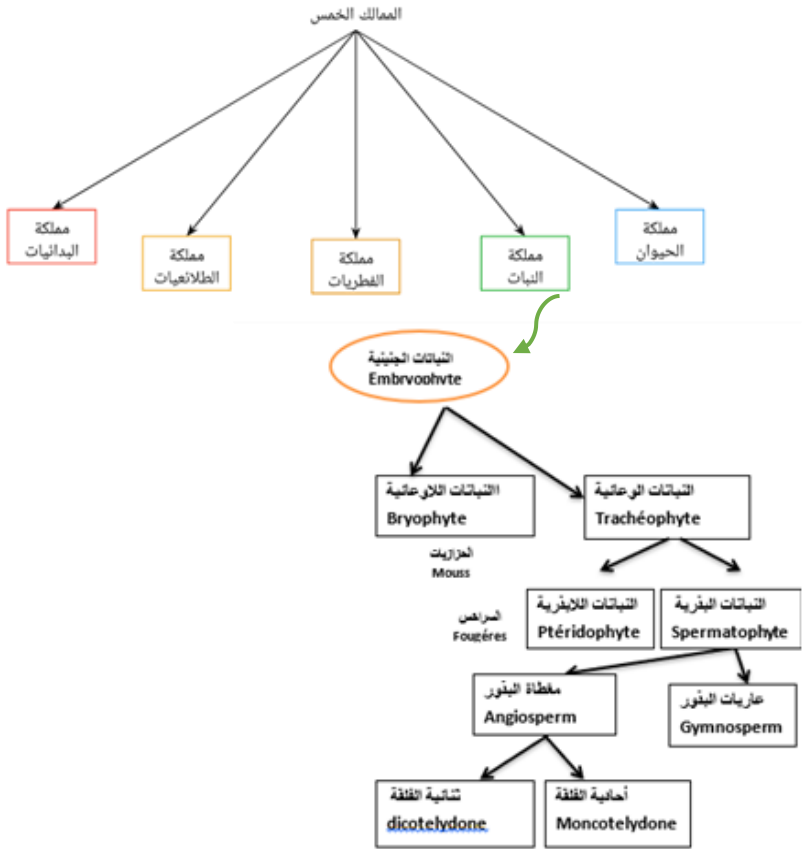
و الحزازيات Mosse هي نباتات خضراء صغيرة، تنمو قريبة من بعضها البعض مشكلة بساطاً من نباتات متلاصقة وهذا يوفر الدعم لهذه النباتات كما يوفر تركيباً يشبه قطعة الإسفنج يساعد النبات على تشرب الماء والاحتفاظ به. وتنمو عادة في المياه وفي الأماكن الرطبة الظليلة، لا تحتوي على جذور أو سيقان أو أوراق حقيقية ولكن لها أشباه جذور وأشباه سيقان وأوراق يختلف تركيبها عن تركيب الجذور والأوراق والسيقان الحقيقية في النباتات الوعائية.

النباتات الوعائية **Les Trachéophytes**: مجموعة نباتية تتضمن جميع النباتات التي تحتوي نسيج وعائي ضمن النبات، يضم هذا القسم مجموعة من النباتات المختلفة

نباتات غير بذرية **Ptérído phytes** وتشمل طائفة واحدة هي طائفة النباتات السرخسية Monilophyta و السراخس هي نباتات وعائية بسيطة التركيب لا تحتوي على الكامبيوم تتكاثر عن طريق الأبواغ.



نباتات بذرية **Spermaphytes** وتشمل طائفتين هما طائفة معراة (عاريات) البذور
 Gymnospermes وطائفة مغطاة (كاسيات) البذور . Angiospermes و تقسم مغطاة البذور
 إلى ثنائية الفلقة و أحادية الفلقة.



الشكل(1) : تقسيم الممالك النباتية حسب هويتاكر (Whittaker 1996)

التنظيم العام للنبات

يتكون النبات بصفة عامة من أعضاء مختلفة و لكل عضو وظيفته المحددة نختصرها فيما يلي:

الجنذور و دورها امتصاص الماء والمعادن من التربة، تثبيت النبات في الأرض، وتخزين الغذاء، و تشمل عدة أنواع نذكر منها الجنذور الوتدية والليفية والجنذور الهوائية وجذور الدعم.

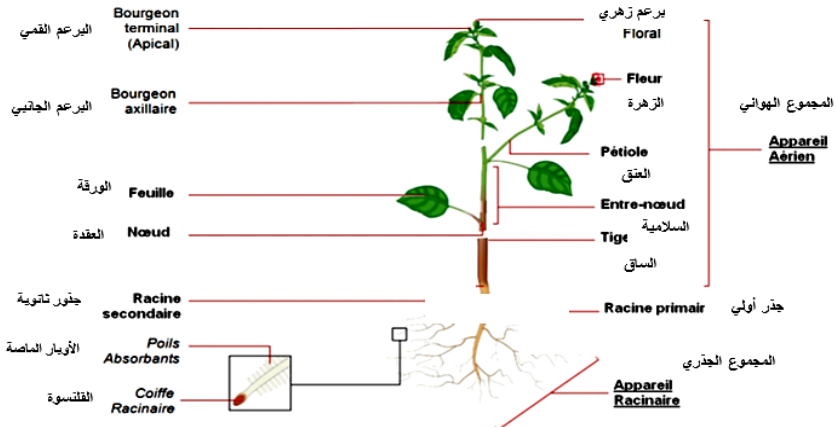
السيقان و وظيفتها دعم النبات ونقل المغذيات والماء بين الجنذور والأوراق؛ تحتوي على الأوعية الخشبية واللحائية للنقل، يمكن أن تكون السيقان خشبية أو لحمية، مستقيمة أو متسلقة، وأحياناً تخزن الغذاء.

الأوراق وظيفتها الأساسية التمثيل الضوئي لتحويل ضوء الشمس إلى طاقة كيميائية، و كذا تبادل الغازات مع البيئة تتنوع الأوراق في الشكل والحجم بناءً على النوع والبيئة؛ تشمل أجزاء مثل النصل، العنق والقاعدة.

الأزهار لها دور في التكاثر الجنسي من خلال إنتاج البذور. تحتوي على الأعضاء التناسلية الذكرية والأنثوية و أعضاء محيطية تشمل البتلات، السبلات، النورات، وأجزاء أخرى مخصصة لجذب الملقحات.

الثمار والبذور تعمل الثمار على حماية البذور والمساعدة في انتشارها، الثمار قد تكون جافة أو لحمية أما البذور تحمل الجينات من النبات الأم وتوفر البداية لنبات جديد.

البراعم تعتبر نقاط نمو جديدة تؤدي إلى تطوير أعضاء النبات مثل الأوراق الجديدة، السيقان، أو الأزهار تشمل البراعم الطرفية والجانبية .



الشكل (2): التعضي العام للنبات



الخلية، وصفها، تركيبها ووظيفتها

يتوقف مفهوم فسيولوجيا النبات على فهم الأساس التركيبي والوظيفي للخلية النباتية الحية. ولقد ساعد الميكروسكوب الإلكتروني في توضيح المعالم التركيبية للخلية الحية.

الخلية هي أصغر وحدة بنائية ووظيفية للكائن الحي حيث تكون محاطة بغشاء يفصل وسطها الداخلي عن الخارجي و قد تم اكتشافها أول مرة من طرف العالم روبرت هوك عند ملاحظته لخلايا الفلين. تتكون الخلية النباتية حقيقية النواة من :

■ جدار الخلية Cell wall

مع وجود استثناءات قليلة فكل الكائنات يجب أن تحتوي على دعامة طبيعية لتعطيها شكل معين، ففي عالم الحيوان هذه الدعامة ممكن أن تكون داخلية أو خارجية أما في النبات فكل خلية تكون محاطة بتركيب صلب يعرف بجدار الخلية و الذي ينعلم في الخلية الحيوانية

يقوم البروتوبلاست الحى بإنتاج الجدار الخلوى وتدعيمه والسليولوز هو المادة الكربوهيدراتية الرئيسية المكونة للجدار الخلوى. كما تشكل المواد البكتينية الهيميسليولوز اللجنين السورين البروتينات جزءاً هاماً من مكونات الجدر الخلوية. كما يتكون الجدار الخلوى من عدة طبقات رئيسية هى الصفيحة الوسطى - الجدار الابتدائى - الجدار الثانوى.

■ الغشاء البلازمي Plasma membrane

المعروف أيضاً باسم الغشاء السيتوبلازمي، هو الطبقة الخارجية التي تفصل الخلية عن بيئتها الخارجية وتنظم مرور الخزيئات إلى داخل وخارج الخلية. إنه يتألف من طبقة ثنائية الدهون مع بروتينات مدمجة فيها، مما يمكنه من أداء وظائف متعددة مثل النقل، الإشارة الخلوية، والتعرف الخلوي. الغشاء الخلوي مسؤول عن الحفاظ على البيئة الداخلية للخلية (التوازن الداخلي) والمساهمة في عمليات الاتصال بين الخلايا وتفاعلها مع بيئتها.

إضافةً إلى ذلك، يلعب الغشاء الخلوي دوراً حاسماً في عملية التحول الغذائي داخل الخلية، حيث يتحكم في دخول المواد الغذائية وخروج الفضلات. كما يسهم في عمليات مثل الانقسام الخلوي، النقل النشط، والنقل السليبي.



■ البروتوبلاست Protoplast

هو الوحدة الحية المنسقة داخل خلية مفردة والتي تقوم بعمليات التحول الغذائي في الخلية. والبروتوبلازم مصطلح شامل لجميع المحتويات الحية في الخلية وهو أساس الحياة فيها. ويتكون البروتوبلازم (البروتوبلاست) من السيتوبلازم و النواه والعضيات الخلوية البلاستيدات، الميتوكوندريا، الريبوزومات، الليسوسومات وغيره. كما يحتوى البروتوبلاست أيضاً على مكونات غير حيه وهى من نواتج عمليات التحول الغذائي وتظهر هذه المواد أحياناً فى صورة مخزونة زائدة عن حاجة الخلية وتوجد هذه المكونات فى الفجوات العصارية أو السيتوبلازمية وهى إما صلبة أو فى حالة غروية وهى إما عضوية أو غير عضوية. ومن المكونات غير الحية الكربوهيدرات (النشا، السكريات) البروتينات، الزيوت، المواد المعدنية.

■ النواة Nucleus

أكبر عضيه فى الخلية تقسم السيتوبلازم بغشاء نووي، يرتبط بالشبكة الأندوبلازمية بواسطة الثقوب النووية، تعتبر النواة مقر المعلومات الوراثية وهذا لتواجد المادة الوراثية المعبر عنها بالحمض النووي الريبى منقوص الأكسجين، تحتوى الخلية فى المرحلة البينية على ما يسمى بالنوية وهى مكان تركيب ال ARN الريبوزومي

■ الشبكة البلازمية Endoplasmic reticulum

عبارة عن تكوين شبكى يصل بين غشاء النواة ويمتد ليصل إلى الجدار الخلوى وقد تمتد الشبكة الإندوبلازمية إلى الخلايا المجاورة وبذلك تعمل الشبكة الإندوبلازمية على زيادة مسطح الاتصال بين المكونات النووية وسيتوبلازم الخلية وتعمل كنظام موصل داخل الخلية ومن الملاحظ أن الشبكة الإندوبلازمية يتباين مظهرها الخارجى حيث يوجد نوعان رئيسيان هما:

الشبكة الأندوبلازمية الخشنة Rough endoplasmic reticulum

يبدو هذا الجزء من الشبكة محبباً نتيجة لالتصاق الريبوسومات به وبذلك يصبح لهذه المنطقة نشاط ملحوظ فى بناء البروتين والذى يتم تخزينه وانتقاله عبر تجويف الشبكة الإندوبلازمية إلى أجهزة غولجى المصاحبة لها.

الشبكة الأندوبلازمية الملساء Smooth endoplasmic reticulum

وهي شبكة ناعمة الملمس وتلعب دوراً أساسياً في تمثيل وتجميع الدهون وكذا التخلص من السموم

■ جهاز غولجي Golgi apparatus

أجسام غولجي (دكتوزومات) عبارة عن عدة أغشية مرتبطة ببعضها ومفلطحة، ولأجسام غولجي دور مهم في بناء الصفيحة الوسطى بحيث تحتوي الحويصلات المكونة لأجسام غولجي على مواد تشارك في بناء الجدار الخلوي مثل (عديدات السكار، البروتينات ومركبات كيميائية أخرى) .

■ الميتوكوندريا Mitochondria

وهي جسيمات حية منتشرة في سيتوبلازم الخلايا الحية ولها تركيب خاص وتتركب من أغشية مزدوجة تتكون من مواد بروتينية ودهنية. ويمتاز تركيبها بوجود صفائح داخلية عرضية عبارة عن إمتدادات للغشاء تلعب الميتوكوندريا دوراً كبيراً في عملية التنفس وإطلاق الطاقة، ومن المعروف أيضاً أن الميتوكوندريا لها القدرة على الإقسام والنمو دون الإعتماد على النواه وذلك لإحتوائها على RNA . DNA

■ البلاستيدات Plastids

وهي جسيمات حية في الخلايا وخاصة الأنسجة الكلورانشيمية وهي ذات وظائف معينة وتأخذ العديد من الأشكال وهي مزدوجة الغشاء ومن أنواعها:

1. البلاستيدات الأولية Proplastids . 2. البلاستيدات عديمة اللون Leucoplasts .

3. البلاستيدات الملونة Chromoplasts . 4. البلاستيدات الخضراء Chloroplasts .

والبلاستيدات الخضراء أكثر أنواع البلاستيدات أهمية نظراً لوظيفتها في تجميع الطاقة الضوئية وتحويلها إلى طاقة كيميائية من خلال عملية البناء الضوئي.

■ الفجوات Vacuoles

توجد الفجوات منتشرة في السيتوبلازم وهي صغيرة الحجم وخاصة الخلايا المرستيمية. أما في الخلايا البالغة فإنها تحتوى على فجوة واحدة في الغالب وتمثل الفجوة في هذه الحالة ٩٠ % من الحجم الكلي للخلية.

وتحتوى الفجوة بداخلها ما يسمى بالعصير الخلوى الذى يقوم بعدة وظائف منها:

- الحفاظ على ضغط الإمتلاء حيث يحتوى العصير الخلوى على السكريات، الأحماض العضوية الدهون الأملاح المعدنية والصبغات مثل الأنثوسيانين والكلوريدات وكلها تزيد من الضغط الإسموزى الذى يحافظ على ضغط الإمتلاء.
- تخزين المواد الأساسية اللازمة للنشاط الخلوى.
- يتراكم بها المركبات الدفاعية الخلوية والمواد السامة والبللورات المعدنية مثل أوكسالات الكالسيوم.

■ الهيكل الخلوي Cytoskeleton

الهيكل الخلوي هو شبكة من الألياف البروتينية التي توجد في السيتوبلازم لجميع الخلايا الحية تقريبًا، بما في ذلك الخلايا النباتية. يلعب دورًا حيويًا في الحفاظ على شكل الخلية، تنظيم الحركة الداخلية فيها والمساعدة في انقسام الخلية. مكونات الهيكل الخلوي في الخلية النباتية تشمل:

الأنيبيبات الدقيقة (Microtubules): أنابيب بروتينية توفر الدعم الهيكلي وتسهل حركة العضيات داخل الخلية، تلعب دورًا في تشكيل الأسياخ أثناء انقسام الخلية.

الخيوط الدقيقة (Microfilaments): خيوط بروتينية رفيعة، تتكون أساسًا من الأكتين، تساعد في دعم شكل الخلية وتحريكها، مهمة لعمليات مثل الانقسام الخلوي، النمو، وحركة السيتوبلازم.

الخيوط الوسطية (Intermediate Filaments): توفر دعمًا ميكانيكيًا إضافيًا وتساعد في تثبيت موقع النواة والعضيات الأخرى داخل الخلية، على الرغم من أن دورها أقل وضوحًا في الخلايا النباتية مقارنة بالخلايا الحيوانية، فإنها تسهم في الاستقرار الهيكلي.

■ الأجسام الدقيقة Microbodies

جسيمات لا يزيد قطرها عن 2 نانومتر وتحاط بغشاء فردي ولا يوجد بداخلها تراكيب غشائية ولكنها تحتوى على كمية هائلة من البروتين والدهون.

الجليوكسيزومات Glyoxysomes: توجد في أنسجة البذور الزيتية حيث يتحول الدهن إلى كربوهيدرات من خلال دورة جليوكسيلات وتحتوى على الإنزيمات اللازمة لأكسدة بيتا للأحماض الدهنية حتى تكون Acetyl-Co A المرافق للإنزيم المنتجة Glycolate

البيروكسيمات Peroxysomes : وهى الجسيمات التى تقوم بوظيفة أيض الجليكولات وهى المسئولة عن عملية التنفس الضوئى المميزة للنباتات ثلاثية الكربون.

■ الجسيمات الحالة Lysozomes

جسيمات كروية دقيقة منتشرة فى السيتوبلازم تقوم بتجميع الإنزيمات الهاضمة من الخلية بداخلها لتحمى الخلية من الهضم الذاتي. وعند موت الخلية تتجزأ هذه الأجسام وتحرر الإنزيمات الهاضمة وتتحلل الخلية.

1. المكونات الجزيئية

هى نواتج لعمليات التحول الغذائى وأحياناً تمثل هذه المكونات مواد مخزونة زائدة عن حاجة الخلية. وتوجد هذه المكونات فى الفجوات العصارية أو السيتوبلازم وهى إما ذائبة أو صلبة أو فى حالة غروية وهى إما عضوية أو غير عضوية ومن أمثلتها:

— **الكربوهيدرات Carbohydrates** : وهى تشمل سكريات بسيطة مثل الجلوكوز و الفركتوز وسكريات معقدة مثل النشاء، السليلوز، الهميسيليلوز، اللجنين، المواد البكتينية، الصمغ.

— **البروتينات Proteins**: البروتينات مكونات حيوية لجميع العمليات البيولوجية داخل الخلية، وتُخزن بطرق متعددة:

ذائبة فى **العصير الخلوي**: البروتينات الذائبة تلعب دوراً فى مختلف العمليات الخلوية مثل الإنزيمات التى تسهل التفاعلات الكيميائية.

حبيبات الأليرون: فى بذور بعض النباتات، مثل الخروع والقمح، تُخزن البروتينات فى شكل حبيبات الأليرون. هذه الحبيبات قد تكون بللورية أو غير متبلورة وتساعد فى توفير البروتينات الضرورية للإنبات. الحبيبات البللورية تكون أكثر تعقيداً وتنظيماً، بينما الحبيبات غير المتبلورة أبسط وأقل تنظيماً.

— **الدهون والزيوت Lipids** : تُخزن بشكل رئيسي فى الجسيمات الدهنية هذه هى المواقع الرئيسية لتخزين الدهون والزيوت داخل البروتوبلاست. تشمل هذه الجسيمات الدهنية الثلاثية والستيرولات وغيرها من الليبيدات. توفر الجسيمات الدهنية مصدراً مركزاً للطاقة يمكن استخدامه عند الحاجة، وتلعب دوراً فى عمليات مختلفة مثل تنظيم التوازن الهيدروليبيدي والحماية من الجفاف.



— المواد غير العضوية

تشمل مجموعة متنوعة من الجزيئات والأيونات التي تلعب دورًا حاسمًا في دعم العمليات الحيوية والبنية الخلوية. هذه المواد لا تحتوي على سلاسل كربونية معقدة كما في المواد العضوية. بعض أبرز المواد غير العضوية داخل الخلية تشمل:

■ **الماء (H_2O):** يشكل الماء النسبة الأكبر من محتوى الخلية ويعد الوسيط الأساسي للعمليات الكيميائية الحيوية. يساعد في تنظيم درجة حرارة الخلية، يعمل كمذيب للعديد من الجزيئات، ويسهل التفاعلات الكيميائية والنقل داخل الخلية.

■ **أيونات المعادن:** تشمل الصوديوم (Na^+), البوتاسيوم (K^+), الكالسيوم (Ca^{2+}), المغنيسيوم (Mg^{2+}), الكلوريد (Cl^-), الفوسفات، والكبريتات. هذه الأيونات ضرورية لعمليات مثل نقل الإشارات العصبية، توازن السوائل داخل الخلية وخارجها، ومكونات للعديد من الإنزيمات والجزيئات الحيوية.

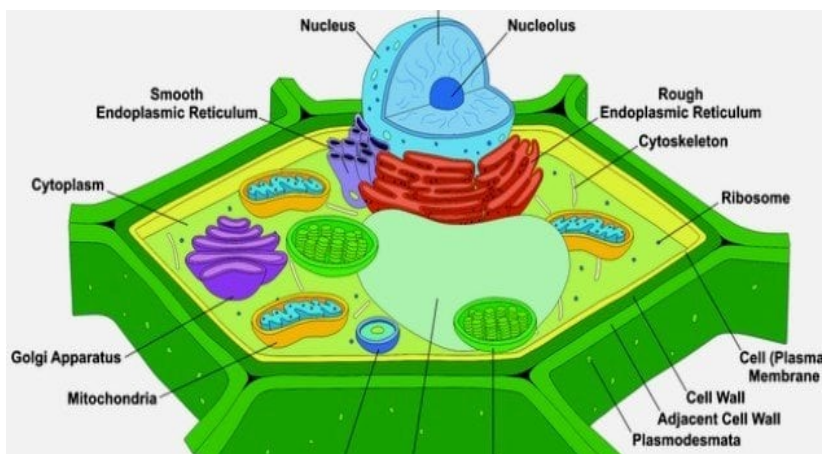
الغازات: مثل الأكسجين (O_2) وثنائي أكسيد الكربون (CO_2). الأكسجين ضروري لعملية التنفس الخلوي وإنتاج الطاقة، بينما ينتج ثاني أكسيد الكربون كناتج ثانوي في هذه العملية ويجب إزالته من الخلية.

البكربونات (HCO_3^-): تساعد في تنظيم درجة الحموضة داخل الخلية ومهمة في عمليات نقل ثاني أكسيد الكربون.

النترات (NO_3^-) والأمونيوم (NH_4^+): تستخدم كمصادر للنيتروجين للخلايا النباتية والبكتيرية لتصنيع الأحماض الأمينية والنوكليوتيدات.

هذه المواد غير العضوية تؤدي وظائف حيوية متعددة، بما في ذلك توفير البنية الأساسية للخلية، المساهمة في العمليات الأيضية، والمشاركة في نقل الإشارات داخل الخلية وبين الخلايا.





الشكل (3): بنية الخلية النباتية

الجزء الأول: النمو والتطور

Growth and Development

الفصل الأول : النمو The Growth

الفصل الثاني: الهرمونات النباتية The Phytohormones

الفصل الثالث: الإنبات The Germination

الفصل الرابع: الإزهار The Flowering



The Growth النمو

الفصل الأول: النمو The Growth

النمو هو أحد الصفات البارزة المميزة للكائنات الحية والتعريف البسيط للنمو في رأي علماء النبات هو الزيادة غير عكسية في الكتلة الخلوية متضمناً في ذلك زيادة حجمها ووزنها الجاف، وإن تميز النبات من البويضة المخصبة لا يمكن النظر إليه على أنه مجرد زيادة في وزن أو حجم هذه البويضة ولا يمكن اعتبار النبات الكامل على أنه بويضة مكبرة وليس نبات كامل التطور هذا مما أدى إلى اعتقاد بعض العلماء بأنه التمايز والتطور يعتبران أحد مظاهر النمو . وعلى النقيض مما سبق يرى بعض العلماء ضرورة التفريق بين النمو Croissance والتطور développement والتمايز Différenciation فالنمو هو الزيادة الغير رجعية في عدد و وزن و حجم الخلايا والأعضاء وبالتالي النبات الكامل نتيجة انقسام واستطالة الخلايا أما التمايز فإننا نطلق مصطلح التمايز Différenciation عند التحدث عن كل حالة تحدث للخلايا المرستيمية عند تميزها الى أنواع من الخلايا تدخل في أنسجة مختلفة او أعضاء مختلفة والتي بالتالى سوف تختلف في الشكل الذى يؤدي الى تغير شكل ووظيفة الخلايا داخل الأنسجة والأعضاء لتكوين تراكيب مميزة في الوظيفة وهو ليس نمواً ولكنه ملازم له، على حين أن تعاقب التغيرات التركيبية والوظيفية التي تحدث أثناء دورة حياة الكائن الحي تعتبر تطور ويتضمن التطور تقدم الكائن الحي وتطوره من كائن صغير إلى آخر كبير ومعقد ، فهو المحصلة النهائية أو الكلية للنمو والتمايز في تسلسل محدد او هو الانتقال من مرحلة من مراحل التطور الى مرحلة أخرى والتطور يتبعه سلسلة متعاقبة من التغيرات داخل كل عضو من أعضاء النبات خلال دورة حياته ومن أكثر صور التطور وضوحاً هو انتقال النبات من الحالة الخضرية الى حالة الأزهار



او تطور الورقة من الحالة التي تكون فيها الورقة في صورة أثناء وجودها بالبرعم الى حالة الورقة الكاملة الناضجة .

يتطلب النمو المنتظم للأعضاء النباتية وتكشفيها تنسيقا وخضوعا لعمليات ضبط على مستوى ثلاث مراحل مميزة وهذه المراحل يمكن تلخيصها كالتالي:

❖ **مستوى التحكم الداخل خلوي (Intracellular):** ويتضمن التغيير في التعبير المورثي الذي يؤثر عن نشاط الخلية وذلك عن طريق تغير نوعية البروتين المنتج

❖ **مستوى التحكم بين الخلوي (Intercellular):** ويتضمن التحكم بين الخلايا بواسطة منظمات النمو النباتية ودورها في المساهمة في النشاطات الايضية بين مجموعة من الخلايا وكذا تنظيم العلاقة بين المستوى الخارج خلوي والمستوى الداخل خلوي.

❖ **مستوى التحكم الخارج خلوي (Extracellular):** المتمثل في ضبط نمو الأعضاء تبعا واستنادا للمعلومات البيئية المتوفرة.

من الملاحظ أن المستويات الثلاث لها تأثير مشترك، قد يؤدي التغيير الوراثي إلى تغير في مستوى منظمات النمو النباتية أو يؤدي إلى تغير في حساسية الخلايا للهرمونات، كما أن هرمونات النمو تستطيع أن تؤثر على التعبير المورثي إلى حد ما وربما يشمل هذا التفسير الإشارات البيئية وذلك على مستوى الضبط الداخلي لنمو الخلايا و هكذا نجد أن جميع هذه المراحل الخاصة بالتحكم و ضبط النمو ستحدد الشكل النهائي لتكشف النبات.

تعريف النمو

من الصعب إيجاد تعريف ملائم للتعبير عن نمو النبات ، لأنه يختلف باختلاف المشار اليه و قد أطلق تعبير النمو على واحد أو أكثر من الاعتبارات التالية :

1. النمو هو الزيادة في عدد الخلايا، كما في البكتيريا
2. النمو هو الزيادة في حجم الخلايا و الأعضاء أو الزيادة في حجم النبات كله
3. النمو هو الزيادة في كمية المادة الحية، أي البروتوبلازم



4. النمو هو الزيادة في كمية بعض مكونات الخلية كما في نمو الجدار الخلوي بتوضع للييفات سليولز ضمن الجدار الخلوي مما يساهم في ثخنه
- يميل أغلب العلماء إلى اعتبار النمو في البنود 1،3،4، لأنه يقتصر على الزيادة الدائمة (الزيادة غير العكسية) فمثلا يمكن ان تنتج زيادة مؤقتة في الحجم نتيجة امتصاص الماء الذي يمكن أن يخسره النبات بعد مدة من الزمن لذلك لا نستطيع اعتباره نموا
- و في معظم الأحيان يشمل جميع الزيادات الأربعة المذكورة أعلاه ، إلا أنه في ظروف معينة أو في مناطق معينة من الجسم النبات قد يغلب إحداها على الآخر
- ففي المنطقة الميرستيمية في قمة الجذر و الساق و يكون النمو نتيجة الانقسام الخلوي و الزيادة في عدد الخلايا و في كمية المادة الحية
 - و في منطقة الاستطالة تستطيل الخلية و يزداد حجمها و تكون الانقسامات قليلة أو معدومة فالنمو ناتج عن الزيادة في الحجم و الزيادة في الطول
 - و فوق منطقة الإستطالة أي في المناطق البالغة يبقى حجم الخلايا ثابت إلا أن الجدار الخلوي يستمر في التغلظ فالنمو ناتج عن الزيادة في السمك
- و عموما النمو هو الزيادة غير عكسية في الكتلة الخلوية (عدد و حجم ووزن الخلايا) نتيجة انقسام و تطاول الخلايا

مناطق النمو في النبات

في النباتات، الميرستيمات (Meristems) هي مناطق الأنسجة النامية التي تتميز بقدرتها على الانقسام الخلوي المستمر، مما يؤدي إلى نمو النبات.. يمكن تصنيف الميرستيمات إلى أنواع رئيسية حسب موقعها ووظيفتها في النبات، وهي كالتالي:

1. الميرستيمات القمية (Apical Meristems) توجد في قمم الجذور والسيقان ومسؤولة عن النمو الطولي للنبات، مما يساعد في تمديد الجذور أعمق في التربة والسيقان نحو مصادر الضوء وبالتالي فهي تساعد في النمو الأساسي .

2. الميرستيمات الجانبية (Lateral Meristems)



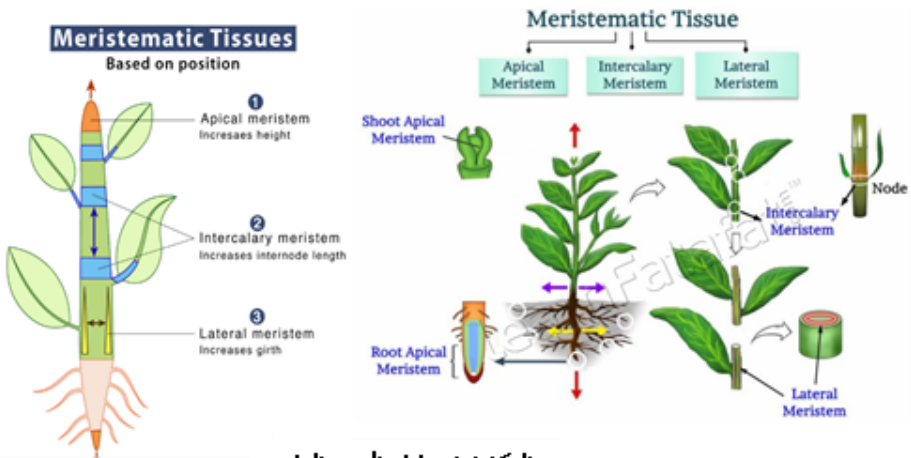
تشمل الكامبيوم الوعائي و كامبيوم الفلين. تقع في السيقان والجذور، ما بين الخشب و اللحاء مما يؤدي إلى زيادة قطر النبات عبر النمو الجانبي أو الثانوي. هذا النمو ضروري لزيادة دعم وقوة النبات، خصوصًا في الأنواع الخشبية، و منه الميسرئتيات الجانبية تساهم في النمو الثانوي.

3. الميسرئتيات البينية (Intercalary Meristems)

توجد بين أنسجة بالغة مستديمة بعيدا عن القمم النامية كتلك الموجودة في قواعد الأوراق أو فوق العقد في سيقان ذوات الفلقة الواحدة . ويعزى النمو السريع والزيادة في الطول في سيقان النجيليات وغيرها من نباتات ذوات الفلقة الواحدة إلى نشاط هذا النوع من الأنسجة . المرستيات البينية تختلف عن المرستيات القمية بكونها ذات نشاط مؤقت سرعان ما ينحسر ويتوقف بعد فترة عند وصول السلاميات إلى أقصى طول لها بينما يستمر نشاط المرستيات القمية ما دامت القمة النامية حية

4. المرستيات الإبطية meristems axillary

وهي مرستيات اصلها من المرستيم القمي للساق موجودة عند اباط الأوراق وتظهر فترة كمن حيث رصيذا ميرستيا عند النبات.



الشكل (4) مناطق النمو في النبات

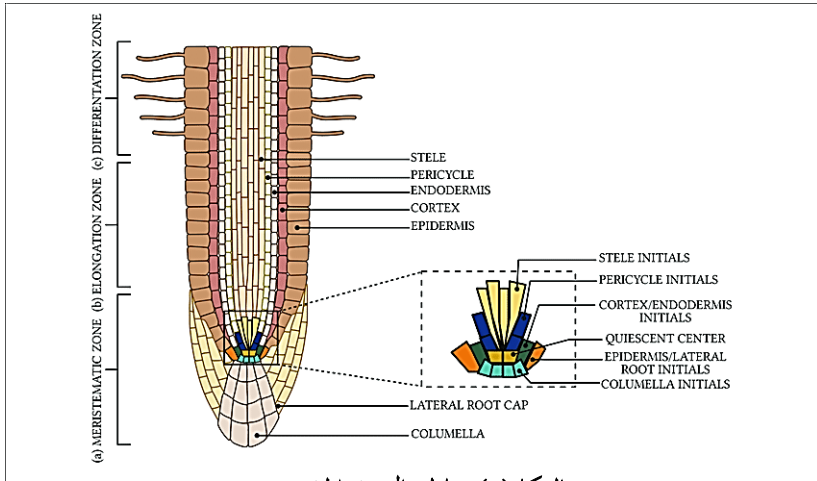


مناطق النمو في الجذور

منطقة القمة النامية (Meristematic Zone): تقع في أطراف الجذور وتشهد نشاطاً مستمراً في الانقسام الخلوي، مما يسمح للجذر بالنمو في التربة.

منطقة الاستطالة (Elongation Zone): تلي منطقة النمو القمي مباشرة، حيث تتطاول فيها الخلايا وتزيد من طول الجذر.

منطقة التمايز (Differentiation Zone): هي المنطقة التي تتمايز فيها الخلايا إلى أنسجة متخصصة، مثل الأنسجة الوعائية التي تنقل الماء والمغذيات.



الشكل (5): مناطق النمو في الجذر

مناطق النمو في السيقان والأوراق

البراعم القمية والجانبية: تعتبر هذه البراعم مراكز للنمو حيث يمكن أن تنمو السيقان والأوراق جديدة، مما يسمح بتفرع النبات وزيادة الكتلة النباتية.



أشكال النمو

يحصل النمو عند النباتات في كافة مراحل حياتها لذلك يمكن أن نقول إن نموها غير محدود، ينحصر النمو عادة في مناطق خاصة كأطراف الجذور وقمم السوق ومنطقة الكامبيوم، ويمكن أن نميز نوعين من النمو:

النمو الأولي: ينبثق عن الميرستيمات القمية أو الأولية الواقعة في قمم الجذور والبراعم القمية (نهاية السوق و الأغصان) وكذلك الفروع الجانبية الناتجة من آباط الأوراق، ينبثق عن هذه الميرستيمات كتل من الخلايا تستطيل وتتمايز وتؤمن النمو الطولي للجذور والسوق.

النمو الثانوي: ينبثق عن نشاط الميرستيمات الثانوية مثل الكامبيوم والمناطق المولدة ويبدأ النمو الثانوي عندما يتوقف النمو الأولي.

مراحل النمو

"الانقسام" و "الاستطالة" هما مرحلتان أساسيتان تحددان كيفية نمو النباتات بشكل عام

1. الانقسام الخلوي

في هذه المرحلة، تتكاثر الخلايا عن طريق الانقسام الخلوي، مما يزيد من عدد الخلايا في النبات. و يتم بشكل خاص في المناطق الميرستيمية للنبات، مثل النقاط القمية في الجذور والسيقان.

مرحلة الانقسام الخلوي المتساوي (Mitosis) في الخلايا النباتية مثيرة جدًا! هي عملية يتم خلالها تقسيم نواة الخلية إلى نواتين جديديتين، مع الحفاظ على العدد الكامل من الكروموسومات في كل نواة جديدة و نلخص مراحل الانقسام الخلوي المتساوي في النقاط التالية:

الطور التمهيدي (Prophase): الكروموسومات تكثف وتصبح مرئية. الغشاء النووي يبدأ بالتفكك وتشكل الخيوط المغزلية من المناطق المنظمة للمغزل داخل الخلية، التي تلعب دورًا مشابهًا للجسيمات المركزية في الخلايا الحيوانية.

الطور الاستوائي (Metaphase): الكروموسومات تترتب في منتصف الخلية، عند الصفحة الاستوائية وترتبط بخيوط المغزل عند السنتروميرات.



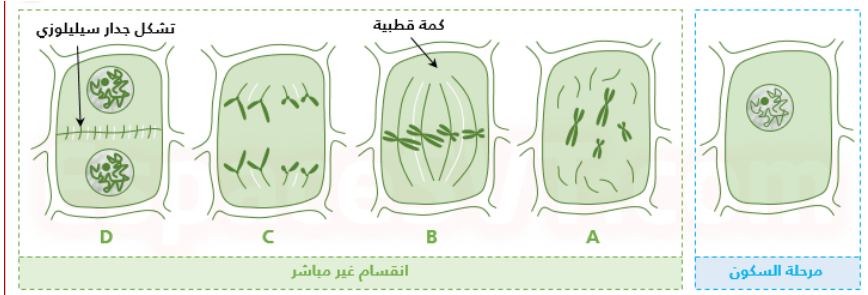
الطور الانفصالي (Anaphase): السنتروميرات تنقسم، والكروماتيدات الشقيقة تنفصل وتجذب نحو الأقطاب المقابلة للخلية بواسطة خيوط المغزل.

الطور النهائي (Telophase): الكروموسومات تبدأ الاختفاء، وتظهر نوى جديدة حولها في كل قطب مع إعادة ظهور الغلاف النووي.

الانقسام الخلوي (Cytokinesis): وهو ليس جزءًا من الانقسام الخيطي نفسه ولكنه يحدث بالتزامن مع الطور النهائي، في الخلايا النباتية يتم تشكيل جدار خلوي جديد يفصل بين الخليتين الجديدتين.

2. الاستطالة الخلوية

بعد الانقسام الخلوي، تدخل الخلايا في مرحلة الاستطالة، حيث تزداد حجمًا. هذه العملية تساهم بشكل كبير في النمو، خصوصًا في السيقان والجذور. الاستطالة الخلوية تعتمد على عوامل مثل توافر الماء، الهرمونات النباتية (مثل الأوكسينات والجبريلينات)، والعوامل البيئية.



الشكل (6): مراحل الانقسام الخيطي المتساوي

معايير قياس النمو

يعبر عن النمو بعدة طرق منها:

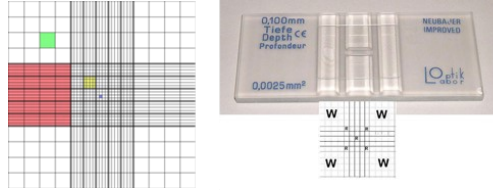
• قياس عدد الخلايا

تستعمل هذه الطريقة لقياس نمو الكائنات الحية وحيدة الخلية كالبكتيريا و الطحالب والفطريات، كما تستعمل لقياس نمو النباتات الزهرية في حال المزارع الخلوية كزراعة البروتوبلازم، و تتم هذه الطريقة باستعمال جهاز هموسيتومتر Hemocytometer يحتوي هذا الأخير على صفيحة زجاجية مقسمة إلى 9



مربعات ، كل مربع منهم مقسم إلى 25 مربع ، و كل مربع منهم مقسم إلى 16 مربع، يتم فرد حجم معين من المعلق البكتيري على سبيل المثال في مساحة معينة و يتم عد الخلايا في الحقل الميكروسكوبي ليحسب عدد الخلايا بالقانون التالي

$$\text{عدد الخلايا} = \text{عدد الخلايا في المربع} / \text{عدد المربعات} \times \text{الحجم} \times \text{التخفيف}$$



الشكل(7): نموذج لجهاز هموسيتومتر

• قياس تركيز العكارة

تستعمل هذه الطريقة أيضا لقياس نمو الكائنات وحيدة الخلية حيث يتم تحضير معلق بكتيري، ثم قياس تركيز العكارة بواسطة جهاز سبكتروفوتومتر Spectrophotometer

• قياس الطول

قياس طول الساق أو الجذر و يتم هذا القياس بعدة طرق طرق منها بالعين المجردة و المسطرة ، أو بالتحديد مثل تعليم منطقة نهاية الجذر بالخبر الصيني، أو قياس الطول بالاستعمال المجهر الالاقفي، أو باستعمال جهاز الأوكسانومتر Auxanometer

• قياس المساحة

تستعمل هذه الحالة عادة في الأوراق أي حساب مساحة الورقة في زمن معين ، و كان يستعمل عادة جهاز بلانيمتر Planimeter



- **قياس الحجم**

تستعمل هذه الطريقة لقياس حجم الثمار و الدرنات والأبصال وتستعمل الطريقة التقليدية و ذلك عن طريق الاحلال Displacement و ذلك بغمر الثمرة في كأس مدرج به ماء ثم يتم حساب كمية الماء المزاح و يكون ذلك مقياس للحجم

- **قياس الوزن**

و يتم بقياس الوزن الجاف أو الرطب لكن يستحسن قياس الوزن الجاف و ذلك بتجفيف النبات في الفرن الحراري في درجات حرارة مرتفعة

- **الفحص الكيميائي الحيوي**

أكثر الطرق استعمالا لقياس النمو كتقدير كمية النتروجين أو الانزيمات و الأحماض النووية و السكريات و الدهون و غيرها

العوامل المؤثرة على النمو

يتحدد نمو النبات بناء على وراثته، وبيئته. وعلى سبيل المثال، تحدد وراثة النبات صفات مثل لون الزهرة وحجمها، وتنتقل هذه العوامل الوراثية من جيل لآخر، وتشتمل العوامل البيئية على الضوء ، الرياح وظروف التربة.....

العوامل البيئية

تحتاج كافة النباتات إلى الضوء، والمناخ الملائم، وكمية كافية من الماء والأملاح المعدنية من التربة. لكن بعض الأنواع تنمو نموًا أفضل في الشمس، ويزدهر بعضها الآخر في الظل. وتختلف النباتات كذلك في مقدار الماء الذي تحتاجه، وفي درجة الحرارة التي تتحملها. وتؤثر هذه العوامل البيئية على سرعة نمو النباتات وتكاثرها و نلخص أهم العوامل البيئية في النقاط التالية:



• الضوء Light

يعد الضوء من أهم العوامل التي لها دور مهم في ضبط عمليات النمو والتكشف، وأن النبات لا يمكن أن ينمو في الظلام فقط، وهذا يشير إلى أن الضوء عامل أساسي للنمو والتشكل النباتي، ولحدوث الاستجابة الضوئية، لا بد للنبات من امتصاص الضوء ولا بد من وجود مركبات معينة في العضو المستقبل لامتصاص الضوء. عند امتصاص الضوء بواسطة المستقبلات الكيميائية ينشط هذا المستقبل وينشأ عن نشاطه سلسلة متتابعة من التفاعلات الكيميائية تعطي في النهاية الاستجابة الفسيولوجية من انبات وازهار واثمار وبناء الضوئي، يطلق على هذا النوع من التفاعلات بالعمليات الإحيائية Photobiological processes ، يؤثر الضوء على مختلف التفاعلات الكيموحيوية داخل النبات فهو يؤثر على عملية البناء الضوئي Photosynthesis و الازهار ، كما يؤثر الضوء على شكل النبات هذا ما يعرف بالتشكل الضوئي Photomorphogenesis و الذي يشمل عدد من العمليات التي تحدث في النبات و التي تعتمد على الضوء منها تكوين الكلوروفيل وأصباغ الأنتوسيانين، و لذا نلاحظ في حالة وضع النبات في الظلام يكون ذو سلاميات طويلة و أوراق صغيرة و ريشة منحنية و ذات لون أصفر (الإصفرار الظلامي) بسبب توقف انتاج الصبغات أما النبات النامي في الضوء فالعكس ، كم يتأثر نمو النباتات كذلك بطول فترات الضوء والظلام التي يتعرض لها و هذا ما يعرف بالتوقيت الضوئي Photoperiodism و الذي يحفز عمليات الازهار و الاثمار و كذا حركات النمو الذي يحفزها الضوء أي الانتحاء الضوئي Phototropism .

الانتحاء الضوئي : Phototropism

الانتحاء الضوئي هو حركة مرتبطة بالنمو يثيرها ويوجهها مصدر ضوئي وحيد الجانب. ويكون الانتحاء الضوئي إيجابياً إذا ما اتجه عضو أخذ بالنمو نحو مصدر الضوء كما هي الحال في أغلب السوق، وفي جميع أغصان بريعات الفصيلة النجيلية ويكون سلبياً إذا ما ابتعد عضو أخذ بالنمو عن مصدر ضوئي كما هي الحال في أغلب الجذور والأعضاء تحت الترابية.



" يمكن ملاحظة الانتحاء بتجربة بسيطة "ضع كأساً به ماء وبادرة نبات مستقيمة الجذر والساق داخل صندوق مغلق ومظلم به فتحة صغيرة في أحد جوانبه ينفذ منها الضوء- واتركه عدة أيام، تلاحظ إنحناء الساق نحو الضوء وإنحاء الجذر بعيداً عن الضوء.

- تفسير ذلك هو زيادة نمو جانب الساق البعيد عن الضوء عن الجانب المواجه للضوء والعكس في الجذر.



الشكل (8): الانتحاء الضوئي

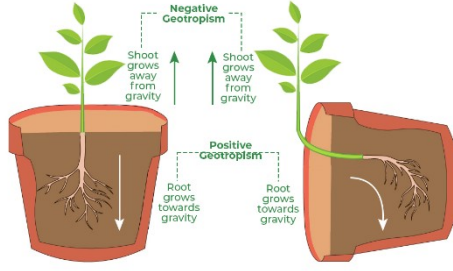
● الجاذبية الأرضية Gravity

الانتحاء الأرضي Geotropism: وهي حركة نمو تنبثقها الجاذبية الأرضية . تتصف أغلب النباتات باتجاه سوقها الرئيسية نحو الأعلى، مُحققة انحناءاً أرضياً سالباً، واتجاه جذورها الرئيسية نحو الأسفل مُحققة انحناءاً أرضياً إيجابياً، واتجاه أغصانها وجذورها الثانوية اتجاههاً مائلاً مُحققة انحناءاً أرضياً بين السالب والموجب يدعى بالانتحاء المائل Plagiotropism.

ويجري الانحناء في منطقة الاستطالة الخلوية، الواقعة مباشرة قبل القمة الجذرية، ويتم باستطالة الجدران الخلوية البعيدة عن أثر الجاذبية الأرضية، مما يؤدي إلى انعطاف الجذور إيجابياً نحو مصدر الجاذبية.

و يظهر الانتحاء عند وضع بادرة نبات نامي في وضع أفقي لعدة أيام. نلاحظ إنحناء الريشة إلى أعلى وإنحاء الجذر إلى أسفل. الساق سالب الانتحاء الأرضي والجذر موجب الانتحاء الأرضي.





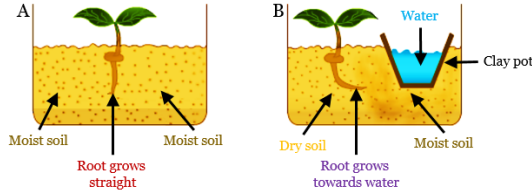
الشكل (9): الإنبعا الأرضي

• الماء Water

- من الصعب حصر الأدوار التي يلعبها الماء في دورة حياة النبات فهو
- يعتبر مذيبي جيد للاملاح المعدنية و منه يسهل عملية امتصاص و نقل الأملاح داخل النبات
- يدخل كعنصر في التفاعل - يعمل كوسيط في التفاعلات - منشط للإنزيمات و الهرمونات
- يساهم في إبقاء الخلايا في حالة امتلاء - يساهم في عملية استطالة الخلايا
- كما أن الماء يؤثر على شكل النبات و طريقة نموه وهذا باختلاف الاحتياجات المائية للنبات
- فتجد النباتات المائية تتميز بكونها ذات جذور قصيرة و أوراق صغيرة شريطية ليس لها عنق، بينما النباتات الصحراوية فتجد الجذور فيها جيدة التكوين، طويلة ، سطحية ، تجد الأوراق متحورة صغيرة ، شوكية أو عصيرية، ثغور قليلة
- **الانجاء المائي Hydrotropism** : و هو حركة نمو يثيرها تواجد الماء من جانب واحد
- فعندما نحضر حوضين من الزجاج فيها كميتين متساويتين من التربة الجافة مزروع فيها بعض البذور. ثم رش التربة في الحوض الأول بانتظام وفي الحوض الثاني رش الماء على جوانبه فقط. وتركهما عدة أيام.
- نلاحظ أن: جذور نباتات الحوض الأول تنمو مستقيمة ورأسية. أما جذور نباتات الحوض الثاني فتنتحني وتتجه نحو الماء
- يرجع نمو جذور نباتات الإناء الأول مستقيمة لتساوي انتشار الماء حول الجذر
- إنحاء جذور نباتات الإناء الثاني بسبب عدم انتشار الماء حول الجذر بالتساوي.



Hydrotropism



الشكل (10): الإنبعاذ المائي

● Heat الحرارة

يقال أن النمو هو محصلة للعديد من تفاعلات الحيوية التي تتأثر بالحرارة. فسرعة النمو تتأثر بالحرارة وتغيراتها. فدرجة الحرارة تؤثر بشكل مباشر أو غير مباشر على كل وظيفة من الوظائف الحيوية للنبات من بناء ضوئي - تنفس - امتصاص الماء - انبات - نتج وكثير ما تكون درجات الحرارة المنخفضة ضرورية للنمو النبات وهناك تغيرات هامة في تكشف بعض النباتات مثل الانبات والإزهار لا يمكن أن تحدث إلا بتعرض النبات إلى درجة حرارة جد منخفضة وهذا ما يعرف بالتشديد و الارتباع ، و لكل نبات مجال حراري معين يختلف حسب مراحل النمو فليده درجة حرارة دنيا و قصوى و مثلى ، و لا ينمو النبات بشكل طبيعي إن خرجت عن ذاك المجال، فالصقيع يسبب عدم قدرة النبات على امتصاص الماء و الناثبات فيه، كما أنه يسبب تجمد الماء داخل الخلية و في السائل بين خلوي مما يؤدي إلى تشكل بلورات هذه الأخير تمزق الغشاء و الجدار الخلوي .

أما درجات الحرارة المرتفعة فتؤثر على مختلف التفاعلات الكيموحيوية فتؤدي إلى تخريب الانزيمات و الهرمونات ، الاجتهادات المختلفة ، الجفاف و النتج فتجد النبات يتكيف و ذلك بزيادة الناثبات و منه رفع الضغط الاسموزي الخلوي ، تحور الاوراق ، زيادة المواد الشمعية إلى غير ذلك .

● Wind الرياح

تؤثر الرياح على شكل النبات فالنبات الذي يتعرض إلى رياح جافة بصفة متكررة يكون اقل حجما (متقزم) مقارنة بنبات من نفس النوع ينمو في منطقة لا تهب فيها الرياح. يعود سبب التقزم إلى أن الخلايا ليس بها



ماء كاف لتمدّد إلى حجمها الكامل كما أنّ الرياح تمنح النبات شكلاً معيناً حسب اتجاه الرياح
Thigmomorphogenesis (التشكل المسمي).



الشكل (11): التشكل المسمي

• التربة Soil

أكيد للتربة تأثير كبير على نمو النبات ، كيف لا و هي مصدر تغذيته الأولى فالترية تؤثر على النبات من حيث غناها و فقرها من المواد المعدنية ، و كذا ملوحتها مسببة ما يسمى بالاحماد الملحي ، كما تؤثر التربة من خلال فقرها و غناها بالماء، كما أنّ البنية النسيجية للتربة تؤثر على نمو النبات أي من حيث المسامية و النفاذية .

العوامل الداخلية

العوامل الوراثية: يوجد داخل نواة جميع خلايا النبات أجسام متناهية الصغر هي الصبغيات التي تشتمل على وحدات تعرف بالموثرات. وتحتوي هذه الأجسام على التعليمات التي توجه نمو النبات. وعند انقسام الخلايا ويتضاعف عددها تنتقل هذه التعليمات إلى كل خلية جديدة.

العوامل الهرمونية: يبدأ نمو البنات بمرحلة انبات البذرة ثم ينتج عنها بادرة، تنمو البادرة خضريا لتمر بمرحلة النمو الخضري و بنهاية النمو الخضري تبدأ بمرحلة التكاثر بمرحلة التزهير ثم عقد الثمار و تكوين البذور و تختلف دورة حياة النبات باختلاف أنواعه و تركيبه، فالكائنات وحيدة الخلية تمر بدورة حياة بسيطة تبدأ خلية ناتجة عن عملية الانقسام البسيط ، سرعان ما تأخذ هذه الخلية في الزيادة في الحجم و النمو على حسب ما تستنفذه من مواد غذائية موجودة في البيئة المحيطة حتى تنضج و تنهي الانقسام مرة أخرى



و هكذا. من المعروف ان نمو النبات يحدث كنتيجة مباشرة للانقسام الخلوي و الذي يتم أساسا في مناطق خاصة من النبات ففي بداية حياة النبات عند تكونه من الزيجوت يكون معظم خلايا الجنين الناتج ميرستيمية و نشطة في الانقسام ثم لا تلبث بعض الخلايا المنقسمة ان تستطيل و تمر بعدة مراحل للتحويل في النهاية إلى خلية بالغة و يبقى القليل من الخلايا الميرستيمية ، و تنحصر الخلايا الميرستيمية في قمم السوق و الجذر و منطقة الكامبيومات و يطلق على هذه العملية بـ Méresis يلي الانقسام الخلوي تزايد أبعاد الخلية و يعبر عليه بـ Auxsis عملية الانقسام و الانتطالة تتدخل فيها عوامل حيوية تدعى بالهرمونات مثل الأكسين و السايتوكينين و الجبريلين .



The Phytohormones الهرمونات النباتية

الفصل الثاني: الهرمونات النباتية The Phytohormones

يعد التفاعل بين الخلايا عملية في غاية التعقيد، فلو فرض أن اخذت خلية من نخاع نبات ما بهدف تمييزها في وسط غذائي صناعي، فإنها سوف تعطي خلايا غير منتظمة الشكل وغير متميزة، و لكن عند تمييزها في محلول غذائي مناسب و بجرعات صحيحة من منظمات النمو فإن الجذور و المجموع الخضري سوف تتكون و في النهاية تعطي نبات كامل كما هو الحال داخل النبات، لوحظ أن معظم الاستجابات الفسيولوجية في النباتات ترجع إلى ما يسمى بمنظمات النمو و هي مركبات عضوية غير مغذية تنتج بكميات صغيرة تشجع أو تحور أو تثبط.

مفهوم الهرمونات النباتية Phytohormones

مواد كيميائية تتواجد بصورة طبيعية في الأنسجة النباتية تنتج بكميات صغيرة من خلايا متخصصة لتؤثر على خلايا مستهدفة، لتنظم العمليات الفسيولوجية النباتية، منها ما هو منشط ومنها ما هو مثبط، و من بين هذه الهرمونات الأكسينات - الجبريلينات - السيتوكينيات - غاز الايثيلين - حامض الأبسيسيك.

الأكسينات Auxins

الأكسينات هي أول نوع من الهرمونات التي تم اكتشافها و كلمة أكسين كلمة يونانية auxein معناها ينمو أطلق هذا اللفظ على هرمون النمو الذي ينتج في قمم النبات، و يمكن تعريف الأوكسين طبقا للعالم Thimann سنة 1969 كالآتي : يستعمل لفظ أوكسين للدلالة على المادة العضوية التي تزيد النمو زيادة غير عكسية على طول المحور الطولي إذا أعطيت تركيزات ضئيلة .



اكتشاف الأكسين

في منتصف القرن التاسع عشر كان العالم داروين Charles Darwin يدرس الحركة في النبات، حيث كان يدرس تأثير الجاذبية الأرضية والإضاءة من جانب واحد على حركة النبات

تجربة داروين 1880

- وجد أن الغلاف الورقي لنبات الكناري يستجيب للإضاءة من جانب واحد
 - وجد أن الغلاف الورقي Coleoptile لبادرة أعشاب الكناري Phalaris canariensis يفقد قدرته على الانتحاء إذا نزع قمته (حوالي من 1-2 م).
 - وجد أن تغطية القمة النامية بالقصدير يمنع الانتحاء.
- ومنه استنتج أن الانتحاء يكون تحت تأثير عامل الإضاءة وهذا بتدخل القمة النامية

تجربة بويسن جونسون 1913م

في بداية القرن العشرين 1910-1913م وضع العالم بويسن جونسون Boysen-Jensen طبيعة المواد المنظمة للنمو في النبات وهذا عندما قطع البادرة بضع ملليمترات من القمة ثم وضع مكان القمة قطعة من الجيلاتين ووضع فوقها القمة وعرضها للضوء من جانب واحد، فلاحظ وجود الانتحاء كما أوضح أن بالامكان التدخل في الانحناء ناحية الضوء وذلك بقطع جزء عرضي تحت القمة في الناحية المظلمة ووضع قطعة من الميكافلاحة عدم حدوث الانتحاء عكس ما إذا وضعها في الجانب المضاء وهذا يثبت أن المؤثر ينتقل من القمة النامية إلى أسفل الناحية المظلمة، ومع أن جونسون أوضح أن هناك مادة تتكون في القمة النامية وهي مسؤولة عن الانتحاء إلى أنه لم يتوصل إلى هويتها.

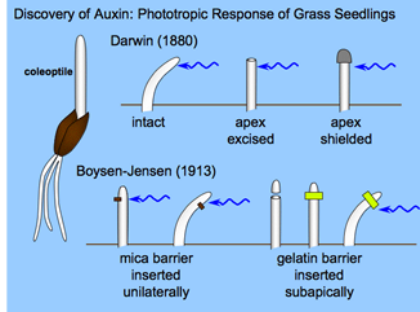
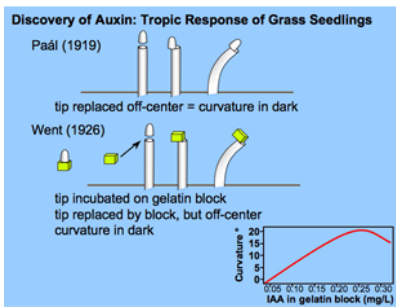
تجربة بال 1919م :

أما العالم بال Paal (1919) فوجد أن قطع القمة النامية للبادرة ثم وضعها من جانب واحد فإن ذلك يسبب الانتحاء حتى إذا وضعت في الظلام ومنه توصل إلى أن هناك مادة تتسرب من القمة النامية وتسبب زيادة نمو الخلايا.



تجربة وانت 1926م:

تبقى فصل هذه المادة لتوضيح أثرها على النبات و هذه الخطوة قام بها العالم الهولندي وانت Went 1926- 1928 لقد وضع قمم بادرات مقطوعة حديثة على مربعات صغيرة من الآجار لمدة محدودة من الزمن ثم وضع قطع الآجار مكان القمة النامية فلاحظ الانتحاء كذا لاحظ أن وضع قطع الآجار على جانب واحد و في الظلام يسبب الانتحاء و منه وضع طريقة للكشف عن الأكسين ، وانت وجد أن زاوية الانتحاء تتناسب مع كمية المادة المنشطة، و هنا سميت المادة التي تسبب النمو بـ Auxin ، و أول من توصل إلى استخلاص الاكسين هو العالم كوجل Kogl وهاجن Hagen حيث فصلوا المركب من زيت الذرة أطلق عليه هتراكسين و هو يعرف اليوم بالأندول حمض الخليك IAA.



الشكل (12): مراحل اكتشاف الأكسين

تخليق الأكسين

الأوكسينات، وخصوصًا حمض الإندول-3-أسيتيك (IAA)، هي من أهم الهرمونات النباتية. يبدأ تخليق الأوكسين من الحمض الأميني التريبتوفان أو مسارات أخرى تشمل التريبتوفان كدالة أولية.

تشمل الخطوات التحويلية عدة إنزيمات تحول التريبتوفان إلى IAA، مثل تريبتوفان أمينوترانسفيراز والمثوأكسجيناز.

● حمض الإندول-3-الزبدى (Indole-3-butyric acid (IBA)

على الرغم من أنه تمت دراسته بشكل أقل من IAA، إلا أن IBA هو أيضًا أوكسين طبيعي. وهو معروف بشكل خاص بدوره في نمو الجذور وغالبًا ما يستخدم في مساحيق التجذير لتعزيز تكوين الجذور على قصاصات النباتات.

● حمض الإندول-3-بروبيونيك (IPA) (Indole-3-propionic acid)

هو واحد من الأوكسينات الطبيعية الأقل شهرة مقارنةً بحمض الإندول الخليك (IAA) وحمض الإندول بوتريك (IBA). مثل الأوكسينات الأخرى، يُعتقد أن لـ IPA دورًا في تنظيم عمليات نمو النبات وتطوره كما قد يلعب دورًا في الاستجابات الدفاعية للنبات وتحمل الإجهاد. لكن دراسته وفهم الآليات التي يعمل من خلالها لا زالتا محدودين نسبيًا مقارنةً بـ IAA و IBA.

● 4-كلورويندول-3-حمض الأسيتيك (4-Cl-IAA) (4-Chloroindole-3-Acetic Acid)

يوجد في بعض أنواع النباتات مثل أنواع البقوليات، Cl-IAA-4 هو أوكسين طبيعي يختلف عن IAA بإضافة ذرة الكلور. تخضع تأثيراتها الفسيولوجية وأدوارها في نمو النبات وتطوره للبحث المستمر.

الأوكسينات الاصطناعية

الأوكسينات الاصطناعية هي مركبات من صنع الإنسان تحاكي عمل الأوكسينات الطبيعية. وهي تستخدم على نطاق واسع في الزراعة والبستنة لأغراض مختلفة، بما في ذلك مكافحة الأعشاب الضارة، وتخفيف الفاكهة، وعوامل التجذير و من بين الأوكسينات الاصطناعية نذكر

● حمض النفثالين (NAA) (1-Naphthaleneacetic Acid)

هو أوكسين اصطناعي يستخدم لتعزيز تكوين الجذور على العقل، كعامل إزهار، ولمنع سقوط الثمار المبكر.

● 2,4-حمض ثنائي كلوروفينوكسي أسيتيك (2,4-D) (2,4-Dichlorophenoxyacetic Acid)

- أحد أول الأوكسينات الاصطناعية التي تم اكتشافها، يُستخدم D-2,4 على نطاق واسع كمبيد أعشاب انتقائي للتحكم في الحشائش عريضة الأوراق. إنه يحاكي نشاط الأوكسين الطبيعي ولكنه يمكن أن يسبب نموًا غير منضبط وغير مستدام في النباتات الحساسة، مما يؤدي إلى موتها.

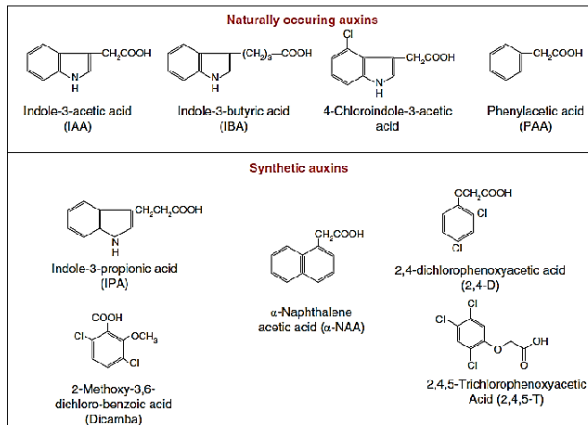


● حمض الإندول-3-الزبدني (IBA) Indole-3-butyric acid

على الرغم من أن IBA يحدث بشكل طبيعي، إلا أنه يتم تصنيعه أيضًا للاستخدام التجاري، خاصة كهرمون تجدير لتشجيع نمو الجذور في الفسائل النباتية.

● 3,6-Dicamba (3,6-Dichloro-2-benzoyl methoxybenzoic acid)

- ديكامبا هو أوكسين اصطناعي آخر يستخدم كمبيد للأعشاب، وهو فعال بشكل خاص ضد مجموعة واسعة من الحشائش عريضة الأوراق السنوية والمعمرة. آلية عملها مشابهة لـ D-2,4.



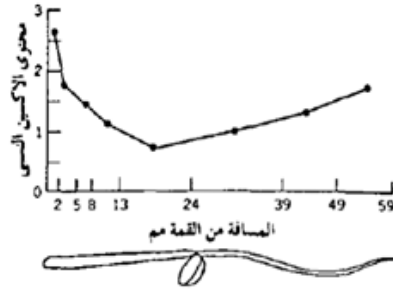
الشكل (14): أقسام الأكسينات

توزيع وانتقال الأكسين في النبات

يتم تخليق الأكسين في القمم النامية، الخلايا الميرستيمية، البراعم، الأوراق الحديثة، الخلايا الانشائية، جنين البذرة، أما عن توزيعه فهو يتركز في القمم النامية ويقل تركيزه كلما انتقلنا من القمة إلى القاعدة، ويتم توزيعه في النبات عبر اللحاء Phloem، وهذا ما وضعه تايمان Thimann عندما عاين كمية الأكسين في بادرة نبات الشوفان حيث وجد أن تركيز الأكسين يتناقص بالبعد عن القمة النامية ناحية قاعدة البادرة

الشكل (15) توزيع الاكسين في بادرات
الشوفان النامية في الظلام

(After K.V. Thimann, 1934, J. Gen. Physiol, 18:23. Redrawn from A.C. Leopold, 1955, Auxin and plant growth Los Angeles: University of California Press.)



الانتقال القطبي للأكسين

يتم انتقال الاكسين وفقاً للخاصية القطبية Polarite، حيث كان هناك جدل كبير حول انتقال الاكسين فقد أثبتت التجارب كل من داروين و بويسن جنسن ووانت أن انتقال الاكسين يكون من القمة المورفولوجية للقاعدة المورفولوجية، لكن العالم يعقوب جاكوب Jacobs انتقد انتقال الاكسين إلى الأسفل فقط فوجد ان نسبة انتقال الاكسين من الأعلى إلى الاسفل يمثل 1:3 من انتقاله من الأسفل إلى الأعلى وكذلك انتقال الاكسين من الورقة داخل أنسجة اللحاء إلى أجزاء النبات الأخرى، أي هناك انتقال غير عمودي للأكسين. وقد ظهرت عدة تفسيرات لانتقال القطبي للأكسين منها:

- **الميز:** أي انتقال الجزيئات من الوسط الأكثر تركيز إلى الوسط الأقل تركيز، لكن فيها بعد وجد أن الأكسين يمكنه أن ينتقل ضد تركزاته العالية .

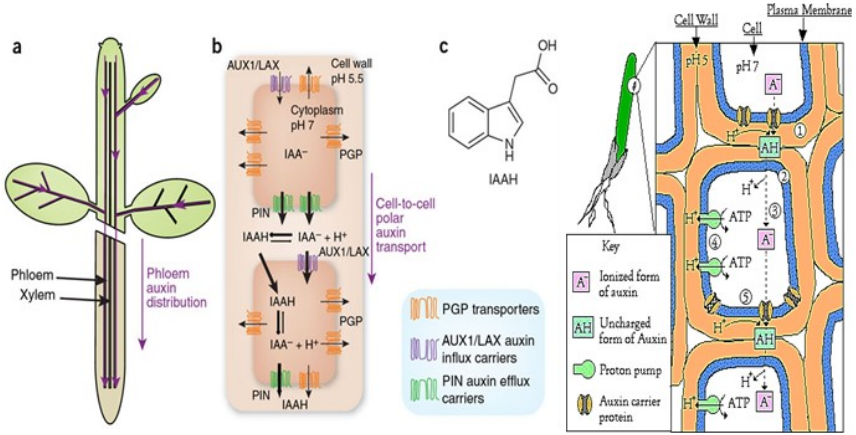
- **الشحنة الكهربائية:** اعتقد أن القاعدة و الجزء المظلم للبادرة و الجزء السفلي من البادرة يكون مشحون بشحنة موجبة و الأكسين ينتقل إلى الشحنة موجبة ، الاعتراض الوحيد هنا أنه إذا تم وضع بادرة تحت مجال كهربائي فإنها تنحني جهة الشحنة الموجبة و هذا عكس ما يحدث في الطبيعة.

- **النشاط الحيوي للخلية:** جولد سميت سنة 1966 اقترح أن انتقال الاكسين يمكن أن تتحكم فيه درجة من النشاطات الحيوية في الخلية و هذا يعني وجود الطاقة فقد وجد أن غياب الاكسين يثبط انتقال الاكسين و كذلك وجود المثبطات الحيوية ، حيث تم اجراء بحوث على قطاعات باذرات الشوفان حيث وجد أن معظم حركة الاكسين في النبات تحدث بطريقتين مختلفتين واحدة تعتمد على الطاقة و الأخرى بالانتشار البسيط .



التفسير العلمي الحديث للانتقال القطبي للأكسين

الأكسين عبارة عن حمض ضعيف يشكل الثنائية (حمض/أساس) ($IAA^-/IAAH$) لديه القدرة على فقدان و اكتساب بروتون H^+ و هذا حسب PH الوسط ، كما أن لديه نواقل نوعية منها من تساهم في ادخال $IAAH$ إلى سيتوبلازم الخلية و تسمى ($AUX1/LAX$ auxin (influx carier) و أخرى تعمل على اخراج الاكسين و هي قنوات (PIN auxin (efflux carriers) ، كما يتم استهلاك طاقة بغية ضخ بروتونات H^+ للمحافظة على درجة حموضة الوسط.



الشكل (16): آلية الإنتقال القطبي للأكسين

التأثيرات الفسيولوجية للأكسين

1. استطالة الخلية

يسمى الأكسين بهرمون النمو فهو يساهم بشكل مباشر في عمليات النمو المختلفة و ذلك من خلال المساهمة في استطالة الخلايا فبعد الانقسام، تتزايد أبعاد الخلايا الناتجة و يكون هذا بتدخل الأكسين .

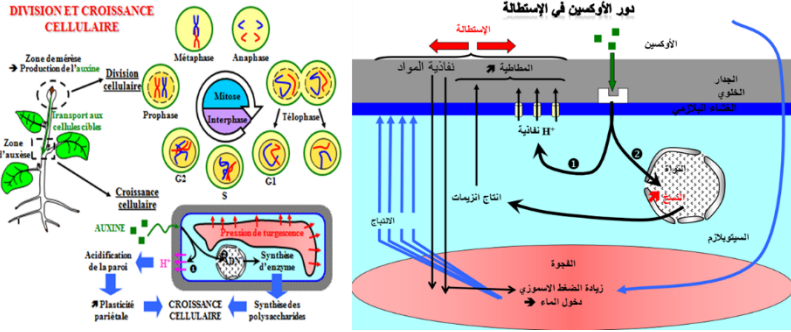


دور الأكسين في عملية الاستطالة

إن عملية استطالة الخلية تتم بدخول الماء للفجوة العصارية و إن دخول الماء إلى الخلية معناه زيادة قوة الامتصاص الاسموزية، و قوة الامتصاص تعتمد على الضغط الاسموزي للعصير الخلوي أو نقصان في ضغط الجدار .

فكيف يمكن الوصول إلى هذه النقطة الأخيرة حتى تتم عملية الاستطالة ؟
يمكن الوصول إلى ذلك :

1. زيادة قابلية الجدار الخلوي على الامتطاط Plasticité (التمدد) حيث يحصل تحلل بين الروابط للجزيئات الكبيرة التي تشكل الجدار و يصبح مطاوع .
2. زيادة عملية المطاوعة لجدار الخلية تزيد من قوة الامتصاص الاسموزية و منه يحدث زيادة في امتصاص الماء و معه زيادة الاستطالة نتيجة زيادة ابتعاد الليفيات المكونة للجدار .
3. ابتعاد الليفيات يتبعه إضافة مواد جديدة للجدار .



الشكل (17): آلية عمل الأكسين في

- النشاط الحيوي للأكسين يتميز بالتأثير المعنوي على نغومة الخلايا لزيادة رخاوتها بفعل عامل المرونة مسبباً في النهاية إلى استطالة الخلايا وكبر حجمها وامتلاءها وترجع هذه الميكانيكية إلى فعالية الهرمون في إزالة بكتات الكالسيوم والمواد المعدنية المستولة عن صلابة الجدار الخلوي كما يقوم بتحليل و تكسير بعض المواد العضوية الأخرى التي تدخل في تركيب الجدار الابتدائي مثل البكتين والسليولوز والهيميسليولوز



المسؤولة عن التصاق جدر الخلايا والعمل على التحامها وذلك بتنشيط الإنزيمات المسؤولة عن تكسير تلك الروابط مثل إنزيمات α -endo-oxyloglucanes transférases و α -expansine، و يكون ذلك تنشيط انزيم ATPase التي تعمل على اخراج بروتونات H^+ إلى الجدار مما ينقص من PH الجدار و منه زيادة حامضية الجدار .

- يعمل الأوكسين على سرعة النفاذية للأغشية الخلوية وخاصة طبقة الفوسفوليبيدات المكونة لها مما يؤدي إلى زيادة الضغط الإسموزي لمحتويات الخلية الداخلية وبالتالي تزيد من سرعة امتصاص الماء من الخلايا والأنسجة المجاورة مسبباً في النهاية زيادة ضغط الإمتلاء مما ينعكس على استطالة الخلايا وكبر حجمها، مثل زيادة نفاذية K^+ الذي يرتبط مع حمض المالك $malic\ acid$ مكوناً $Malate-K^+$
- تؤثر الأوكسينات على المورثة من اجل تخليق بروتينات هذه الأخير تساهم في بناء الجدار

2. الانتحاءات Tropisms

و يعرف أنه حركة نمو للنبات يثيرها منبه خارجي وحيد الجانب و هو أنواع انتحاء ضوئي Phototropisme انتحاء ارضي Geotropisme، مائي Hydrotropisme، كيميائي Chimiotropisme، ميكانيكي Thigmotropisme كل هذه الانتحاءات يسببها الاكسين

الإنتحاء الضوئي Phototropism

الانتحاء الضوئي هو حركة مرتبطة بالنمو يثيرها ويوجهها مصدر ضوئي وحيد الجانب. ويكون الانتحاء الضوئي إيجابياً إذا ما اتجه عضو أخذ بالنمو نحو مصدر الضوء كما هي الحال في أغلب السوق، وفي جميع أغصان بريعات الفصيلة النجيلية ويكون سلبياً إذا ما ابتعد عضو أخذ بالنمو عن مصدر ضوئي كما هي الحال في أغلب الجذور والأعضاء تحت الترابية.

تجربة فنت: - عرض غلاف بادرة الشوفان للإضاءة من جانب واحد ثم فصل القمة ووضعها على قطعتين من الآجار بينهما صفيحة معدنية بحيث ينتشر الأوكسين من كل جانب في القطعة المقابلة.

- قاس تركيز الأوكسين في القطعتين.

- وجد أن كمية الأوكسين في القطعة الملاصقة للجانب البعيد عن الضوء أكبر من القطعة الأخرى.



التفسير: انتقال الأكسين إلى الجانب المظلم مما جعل استطالة الخلايا في الجانب المظلم أكبر من الجانب المواجه للضوء فيحدث الانتحاء

ملاحظة: في الجذر: زيادة الأكسين في الجانب المظلم يمنع استطالة الخلايا (عكس ماحدث في الساق) بينما تستمر خلايا الجانب المضيء في النمو، لأن زيادة تركيز الأكسين في الجذر يحفز إنتاج الإيثيلين الذي يثبط النمو ومنه الجذر ذو انتحاء ضوئي سالب .

الانتحاء الأرضي Gravopism

ويجري الانحناء في منطقة الاستطالة الخلوية، الواقعة مباشرة قبل القمة الجذرية، ويتم باستطالة الجدران الخلوية البعيدة عن أثر الجاذبية الأرضية، مما يؤدي إلى انعطاف الجذور إيجابياً نحو مصدر الجاذبية.

الموضوع مرتبط بانتقال الأكسين auxin وتوزعه توزيعاً متبايناً، يتبع ذلك تباين نمو الجدران الخلوية وتؤثر إيجابية الانتحاء الجذري وسلبية الانتحاء الساقى فيما يتصل بالجاذبية الأرضية، إلى تباين في حساسية الخلايا الجذرية من حمة والخلايا الساقية من حمة أخرى بالنسبة للأكسين الذي يوجه تباين التفاعلات.

"و يظهر الانتحاء عند وضع بادرة نبات نامي في وضع أفقي لعدة أيام. نلاحظ إنحناء الريشة إلى أعلى وإنحناء الجذر إلى أسفل

الساق سالب الانتحاء الأرضي والجذر موجب الانتحاء الأرضي. تجربة هرمان ذلك أوضحت أن:

- كمية الأكسين الكلية في قمم أغلفة الشوفان الورقية لا تتغير بتغير وضعها من الاتجاه الرأسي إلى الاتجاه الأفقي.

- عندما استخدم طريقة الانتشار للأكسين في الآجار أتضح أن توزيع الأكسين يختلف في الوضع الرأسي عن الأفقي.

- في القمة الراسية انتشرت كميتان متساويتان من الأوكسينات في نصف كل قمة.

- في القمة الأفقية انتشرت في النصف الأسفل كمية أكبر من الأوكسينات عن النصف الأعلى.

التفسير: في الوضع الرأسي للنبات تكون الأوكسينات موزعة بانتظام في كل من القمة النامية للساق والجذر لذا ينمو الساق إلى أعلى والجذر إلى أسفل



- في الوضع الأفقي للنبات تتراكم الأوكسينات في الجانب السفلي لكل من الساق والجذر بتأثير الجاذبية
- زيادة تركيز الأوكسينات في الجانب السفلي للساق تزيد من نمو خلايا السطح السفلي عن خلايا السطح العلوي. يؤدي ذلك إلى إنحناء الساق إلى أعلى.
- زيادة تركيز الأوكسينات في الجانب السفلي للجذر يعطل نمو هذا الجانب عن خلايا السطح العلوي يؤدي ذلك إلى إنحناء الجذر إلى أسفل.

الانتحاء المائي Hydrotropism

- و هو حركة نمو يثيرها تواجد الماء من جانب واحد فعندما نحضر حوضين من الزجاج فيها كميتين متساويتين من التربة الجافة مزروع فيها بعض البذور. ثم رش التربة في الحوض الأول بانتظام وفي الحوض الثاني رش الماء على جوانبه فقط. وتتركها عدة أيام.
- نلاحظ أن: جذور نباتات الحوض الأول تنمو مستقيمة ورأسية. أما جذور نباتات الحوض الثاني تنتحني وتتجه نحو الماء
- يرجع نمو جذور نباتات الإناء الأول مستقيمة لتساوي انتشار الماء حول الجذر و بالتالي تساوي تركيز الأكسين في الجانبين
- إنحناء جذور نباتات الإناء الثاني بسبب عدم انتشار الماء حول الجذر بالتساوي. وبذلك تتجمع الأوكسينات في جانب الجذر المواجه للماء فتعطل استطالة خلاياه بينما يستمر نمو خلايا الجانب الآخر مما يسبب إنحناء الجذر نحو الماء. فالجذر موجب الانتحاء المائي.

3. السيادة القمية Apical Dominance

- لاحظ العلماء النبات سيادة البرعم الطرفي أو القمي على نمو البراعم الجانبية في أنواع كثيرة من النباتات حيث لوحظ أن البرعم الطرفي سريع النمو بينما البراعم الباطنية فتبقى خاملة ، في حين أن قطع البرعم الطرفي يؤدي إلى نمو البراعم الباطنية

وكان العالمان اسكوج و تيمان 1934 Skoog and Thimann هما أول من توصلوا إلى علاقة الأكسين بالسيادة القمية أوضحاً بأن البرعم النهائي هو مركز لبناء الأكسين وعندما ينتقل هذا الأكسين عبر الساق



الى البراعم الجانبية بسبب زيادة كبيرة نسبياً في تركيز الأوكسينات داخل أنسجة البراعم الجانبية مثبطاً بذلك نموها. وقد تم التأكد من ذلك بإبدال البرعم النهائي بقطعة أجار حاوية على الأوكسين فقد كان له نفس تأثير البرعم النهائي . وحسب تفسير هذين العالمين بأن البراعم الجانبية تكون أكثر حساسية للأوكسين من السيقان وأن تركيز الأوكسين الذي يسبب نمو الساق يكون مثبطاً لنمو البراعم الجانبية. هذا وتختلف درجة السيادة القمية باختلاف النباتات ففي عباد الشمس تكون ظاهرة السيادة القمية كاملة بينما في الطماطم تكون السيادة القمية أقل درجة.



الشكل (18): دور الأوكسين في السيادة القمية

4. تكوين بادئات الجذور Root initiation

الأوكسين هو نوع من الهرمونات النباتية التي تلعب دوراً مهماً جداً في نمو وتطور النباتات. يمكنك التفكير في الأوكسين كما لو كان مدير عمل يوجه النباتات إلى ما يجب أن تفعله، خصوصاً عندما يتعلق الأمر بنمو الجذور.

على سبيل المثال عندما تقطع جزءاً من نبتة لتكوين نبتة جديدة (مثل العقل)، يبدأ الأوكسين الموجود في هذا الجزء بإرسال إشارات تحفز الخلايا على تكوين جذور جديدة. الأوكسين يتحرك نحو الأسفل إلى الأجزاء التي تم قطعها ويبدأ بتحفيز نمو الجذور في هذه المنطقة. حيث يتركز الأوكسين في الجزء السفلي من العقل. و يعمل على تحفيز الخلايا هناك لتبدأ في الانقسام والتخصص لتصبح خلايا جذرية، مع الوقت، تتطور هذه الخلايا لتشكل جذور جديدة تمكن النبتة من امتصاص الماء والمغذيات من التربة.

نفس الدور يلعبه الأوكسين في الزراعات النسيجية حيث يزيد عدد الجذور البدئية



5. تكوين الثمار العذرية Parthenocarpy

عند سقوط حبوب اللقاح واخصاب البويضات في الزهرة تبدأ عملية انشاء الثمار أي أن عملية الالقاح تؤدي إلى انتفاخ المبيض في أغلب أنواع النباتات. إن تأثير الالقاح والاختصاص على نمو الثمار ربما يكون بواسطة تحرر مواد محفزة معينة. وعلى الرغم من ذلك فهناك ثمار تنمو من دون حدوث عملية القاح سابقة. نمو هذا النوع من الثمار شائع ويسمى بالنمو العذري (Parthenocarpy). وتعرف الثمار الناتجة بالثمار العذرية (Parthenocarpic fruit).

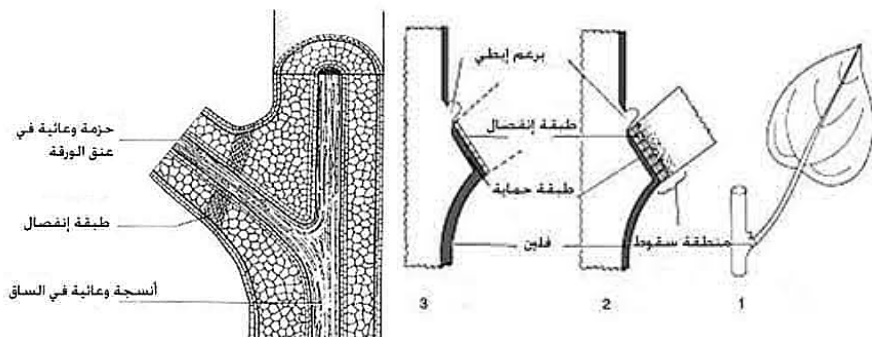
تمكن يسودا Yasuda من انتاج ثمار عذرية باستخدامه خلاصة حبوب اللقاح في ازهار نبات الخيار وعند تحليل المركبات الموجودة في ذلك المستخلص وجد انها تحتوي على الاوكسين. يحصل النمو العذري طبيعياً في بعض النباتات مثل بعض أصناف التفاح والخيار والعنب والماناس والموز وغيرها دون الحاجة إلى استخدام هرمونات معينة لانتاجها.

6. سقوط الأوراق Leaf abscission

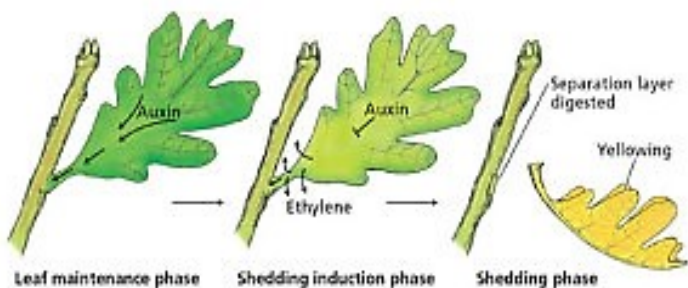
سقوط الأوراق هي ظاهرة فسلجية مميزة ودورية غالباً ما تحصل في نهاية فصل النمو وهو الخريف في جميع النباتات النفضية (متساقطة الأوراق)، سبب السقوط هو تكوين منطقة انفصال تتميز هذه المنطقة بجدران رقيقة وخالية من مادي السوبرين واللجنين تتكون من صف واحد من الخلايا أو أكثر.

للوصول إلى دور الأكسين في التحكم في سقوط الأوراق نتكلم عن تجربة شوجي Shoji وآخرون حيث وجدوا أن في نبات الفاصولياء نصل الأوراق غير ناضجة تحتوي على كمية عالية من الأكسين مقارنة بالعنق و عندما تتقدم الأوراق بالعمر تتناقص كمية الأكسين فيها فتصبح جاهزة للسقوط ، كما أن نزع نصل ورقة حديثة يسبب سقوط العنق، وقد دلت التجارب أن اختلاف توزيع الأكسين بين النصل والعنق هو الذي يتحكم في سقوط الأوراق، بالإضافة إلى وجود هرمونات أخرى مثل غاز الإيثيلين وحامض الاليسيسيك، ويحدث السقوط نتيجة لتحلل الصفيحة الوسطى لتلك الخلايا أو تحلل الجدران الابتدائية مع الصفيحة. إضافة لتساقط الأوراق، يتم تساقط النورات الزهرية والأزهار والثمار ولهذا يستخدم الاوكسين وبتركيزات معينة في عملية نزع الثمار بدلاً من الطريقة اليدوية.

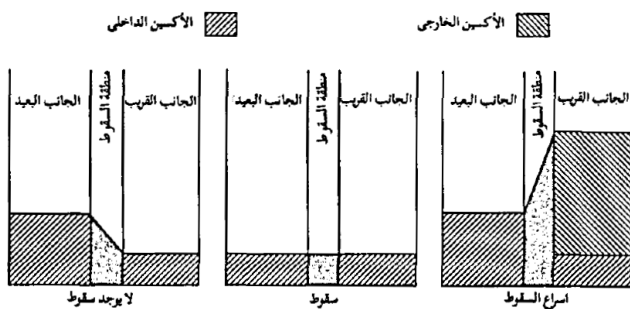




الشكل (19): شكل يوضح منطقة الانفصال في الورقة



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition Figure 22-11 © 2002 Sinauer Associates, Inc.



الشكل (20): دور الأوكسين في تساقط الأوراق



الكالس عبارة عن انتفاخ يمثل نسيجاً من خلايا برانشيمية سريعة الانقسام تزداد طولاً بفعل الأكسين قد يتكون نسيج الكالوس هذا في أماكن الجروح على الأجزاء النباتية، حيث لوحظ أن إضافة عجينة اللانولين المحتوية على 1% من الأكسين إلى أعناق أوراق الفاصولياء منزوعة الاتصال يؤدي إلى حدوث انتفاخ المكان الذي وضع عليه الأكسين.

تطبيقات الأوكسين الصناعي

مكافحة الأعشاب الضارة: تعمل هذه الهرمونات الصناعية على تحفيز نمو الأعشاب الضارة بشكل مفرط وغير متوازن، مما يؤدي إلى استنفاد الطاقة والموارد الحيوية للنبات حتى الموت. الآلية تعتمد على محاكاة الأوكسينات الطبيعية لكن بتأثيرات مضخمة تفوق قدرة النبات على التكيف، وغالباً ما تستهدف هذه الأعشاب الضارة ذات الأوراق العريضة في حين أن النباتات النجيلية (مثل الحبوب) تكون أقل حساسية لهذه الهرمونات. مركبات مثل D-2,4 و Dicamba تستخدم للقضاء على الأعشاب العريضة الأوراق دون التأثير على النباتات النجيلية.

تنظيم نمو النبات: بعض الأوكسينات الصناعية تُستخدم لتنظيم نمو النباتات بطرق محددة، مثل تثبيط نمو الأغصان الجانبية لتحسين جودة الفاكهة أو تنظيم تطور الثمار.

تشجيع تكوين الجذور: مركبات مثل IBA الصناعي تُستخدم كهرمونات تجذير لتشجيع نمو الجذور في العقل النباتية، مما يساعد في الإكثار النباتي.

تثبيط تساقط الأوراق والثمار: تُستخدم الأوكسينات الصناعية أيضاً لتقليل تساقط الأوراق والثمار في بعض الأشجار والنباتات الزراعية، مما يساهم في زيادة الإنتاج.

تحفيز الإزهار وتعزيز تطور الثمار: في بعض الحالات، يمكن استخدام الأوكسينات الصناعية لتحفيز الإزهار وتعزيز نمو الثمار ونضجها.

المزارع النسيجية: عند زراعة البروتوبلازم أو الأنسجة يتم إضافة الأكسين مع السيتوكينين لزيادة الانقسام الخلوي



مع ذلك، يجب استخدام الأوكسينات الصناعية بمسؤولية لتجنب الآثار الجانبية السلبية على البيئة والنباتات غير المستهدفة. التطورات في البحث الزراعي وبيولوجيا النبات تسعى لتحسين استخدام هذه الهرمونات لتعزيز الإنتاج الزراعي مع الحفاظ على النظم البيئية.

الجبريلينات Gibberellins

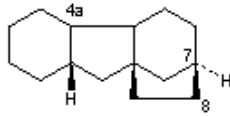
لولا مرض Bakanae الذي أثر كثيرا على إنتاج الأرز في اليابان، لكان وجود الجبريلين في النبات غير معروف إلى يومنا هذا، حيث لاحظ الفلاحون في اليابان أن النباتات المصابة بهذا المرض أطول من غيرها (البادرات الهجاء Foolish seedling)، كما لاحظ العالم الياباني Kurosawa المتخصص في أمراض النبات بعض التغيرات المورفولوجية لنباتات الارز مثل:

- إستطالة السيقان و تكون رفيعة السمك.
- شحوب الاوراق الشريطة.
- ظهور عملية السبات للنباتات قبل أو بعد طرد سنابلها بعد ذلك تأخذ النموات الخضرية في الذبول والجفاف وتصبح ميتة مصحوبة باللون الأسمر
- لا تحمل النباتات ثمارا

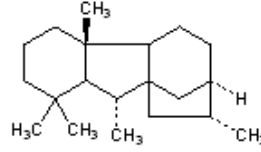
وأوضح العالم الياباني (Kurosawa 1926) العلاقة بين هذا المرض وفطر *Fusarium moniliforme* و هو أحد اطوار فطر *Gibberella fujikuroi* ، حيث وجد بالتجارب العملية أن المستخلص المعقم من هذا الفطر يعطي نفس اعراض على بادرات الارز السليمة. ثم إستطاع العالمان Yubuta et 1938 Sumiki فصل بلورات الجبريلين.

تعتبر الجبريلينات من المواد المشددة للنمو ويوجد أكثر من 130 نوعاً من الجبريلينات وتختلف الأنواع فيما بينها من حيث عدد ذرات الكربون وكذلك وجود أو عدم وجود مجاميع (OH)، وتعتبر المادة جبريلينا إذا احتوت على الهيكل الكربوني جيبان Gibbane أو كورين (kaurene)، والجبريلينات عبارة عن أحماض تنبع مجموعة التربينات و لهذا تسمى بحمض الجبريليك (GA) Gibberilic Acid .

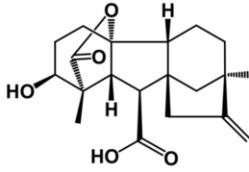




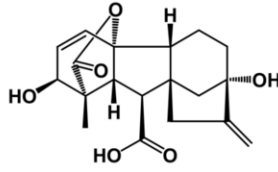
Gibbane



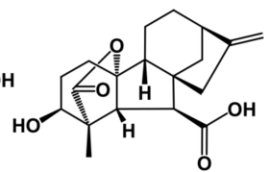
Gibberellane



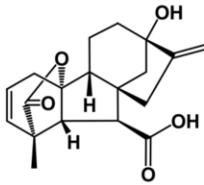
GA1



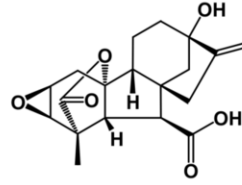
GA3



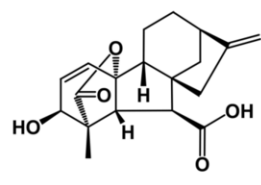
GA4



GA5



GA6



GA7

الشكل (21): التركيب الكيميائي لبعض أنواع الجبريلينات

التخليق الحيوي للجبريلينات

الجبريلينات هي مجموعة كبيرة من الهرمونات، وتخليقها يبدأ من الجيرانيل جيرانيول، وهو ترينويد يتم تحويله إلى مركبات جبريلين من خلال سلسلة من التفاعلات الكيميائية. تشمل هذه التفاعلات الأكسدة وإعادة الترتيب والإضافة الجزيئية، التي تحدث بواسطة إنزيمات محددة.



الساق، ومنه هو يساعد في معالجة القصر الموروث أي النباتات التي بها خلايا وراثيا في تخليق GA فان إضافته تزيد من الطول لكن هذا لا يحدث في الحالة العادية .

2. تحليل الغذاء المدخر في طبقة الأليرون

أظهرت الدراسات أن معاملة طبقة الأليرون الخلايا الحية في البذرة المفصولة و معاملة الجبريلين يسبب تخليق وزيادة في نشاط إنزيمات نذكر من بينها :

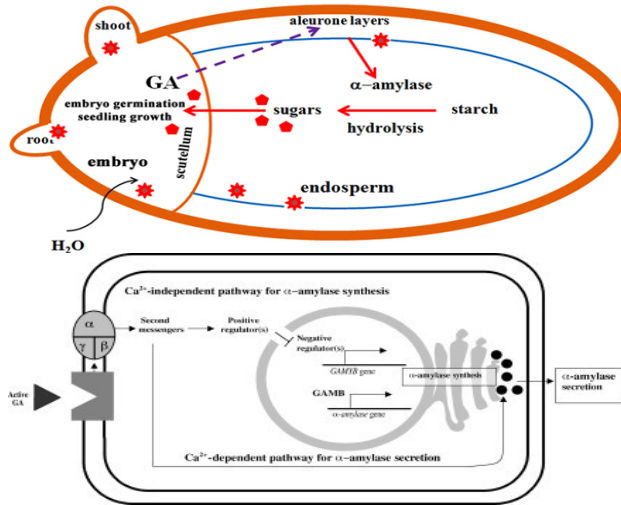
Ribonuclease 2- α -amylase -1

B-gluconase 4- B-amylase -3

Protease -5

في الإنبات و بعد توفر شرط الماء يؤدي دخول الماء إلى البذرة إلى إطلاق الجبريلين من الأنسجة الجنينية إلى الأليرون، و منه تحفيز تخليق ألفا أميلاز. ينتقل ألفا أميلاز إلى الأندوسبيرم حيث يعمل على تحليل النشا المخزن إلى سكريات أبسط، مثل المالتوز، والتي بدورها يمكن تحويلها إلى جلوكوز.

تستخدم السكريات الناتجة كمصدر للطاقة لدعم نمو الجنين وتطوره خلال مراحل الإنبات الأولية.



الشكل(23): آلية عمل هرمون الجبريلين



3. كسر كون البذور والبراعم

الجبريلينات تلعب دوراً مهماً في التغلب على العوامل المختلفة التي تسبب السكون، مثل الحاجة إلى درجات حرارة منخفضة، نقص الجبريلين الداخلي، أو الحساسية للضوء.

كسر سكون البذور: بعض البذور تدخل في حالة سكون تحميها من الإنبات في ظروف غير ملائمة. هذا السكون يمكن أن يكون بسبب عوامل داخلية أو خارجية مثل درجة الحرارة والضوء. في البذور التي تتطلب درجات حرارة منخفضة لكسر سكونها، يمكن للجبريلين التعويض عن هذا الشرط بتحفيز الإنبات حتى في ظروف الحرارة الأعلى. كما أن الجبريلين يمكن أن يحفز إنبات البذور التي تعاني من نقص في الجبريلين الداخلي أو تلك التي لديها حساسية ضوئية، مثل بذور الرمان والحس، بتوفير الإشارات الهرمونية اللازمة لتجاوز هذه الشروط.

الفائتوكروم هو بروتين حساس للضوء موجود في النباتات يعمل كمستقبل للضوء، خاصة الضوء الأحمر. يتغير شكل هذا البروتين استجابةً للضوء، مما يؤثر على سلوك النبات.

علاقة الفائتوكروم بالإنبات: في الظلام، يكون الفائتوكروم في شكله غير النشط (Pr). عندما تتعرض البذور للضوء الأحمر، يتحول الفائتوكروم من الشكل غير النشط إلى الشكل النشط (Pfr). هذا التحول يشير إلى أن البذور فوق سطح التربة وفي بيئة ملائمة للإنبات.

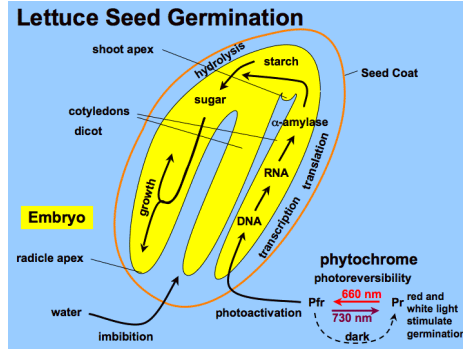
دور الضوء: الضوء الأحمر يعتبر إشارة بيئية مهمة تحفز البذور أنها في بيئة مناسبة للإنبات، حيث يوجد إمكانية أفضل للحصول على ضوء الشمس اللازم لنمو النبات بعد الإنبات.

الإنبات: بمجرد تحول الفائتوكروم إلى الشكل النشط Pfr بفعل الضوء الأحمر، يتم تحفيز عملية الإنبات. يشمل ذلك تنشيط التعبير عن جينات معينة، مثل تلك التي تشفر إنزيم الأميلاز، الذي يساعد في تحويل النشويات المخزنة في البذرة إلى سكريات بسيطة توفر الطاقة اللازمة لنمو البادرة.

كسر سكون البراعم: البراعم، مثل تلك الموجودة في البطاطس، قد تدخل في حالة سكون تحميها من النمو في ظروف غير ملائمة. حمض الأبسيسيك (ABA) هو هرمون نباتي يساهم في الحفاظ على هذا السكون.



الجبرلين يلعب دوراً في كسر هذا السكون عن طريق التغلب على تأثيرات حمض الأبسيسيك، مما يؤدي إلى استئناف النمو.



الشكل (24): العلاقة بين الضوء و الفيتوكروم و عملية الانبات

4. الإزهار والإثمار

يعمل الجبرلين على إطالة ساق الزهرة وذلك من خلال التحكم في التوازن بين طول السلاميات و تكوين الاوراق و تأثير الجبرلين على الازهار ليس مباشرا و انما يعمل على انتاج مواد أخرى تساهم في ذلك كما لوحظ أن GA يعوض النباتات ذات النهار الطويل والشتوية والتي تحتاج احتياجات ضوئية معينة والتعرض لدرجة حرارة منخفضة لكي تزهر (الارتباع).

5. انتاج الثمار اللابذرية

في بعض الحالات التي لا تستجيب للمعاملة بالأوكسينات للحصول على ثمار لا بذرية وخاصة ثمار التفاح و الكومثري و المشمش و الخوخ فإن الجبرلين يعطى نتائج إيجابية جداً في هذا الشأن.

السيتوكينينات Cytokinins

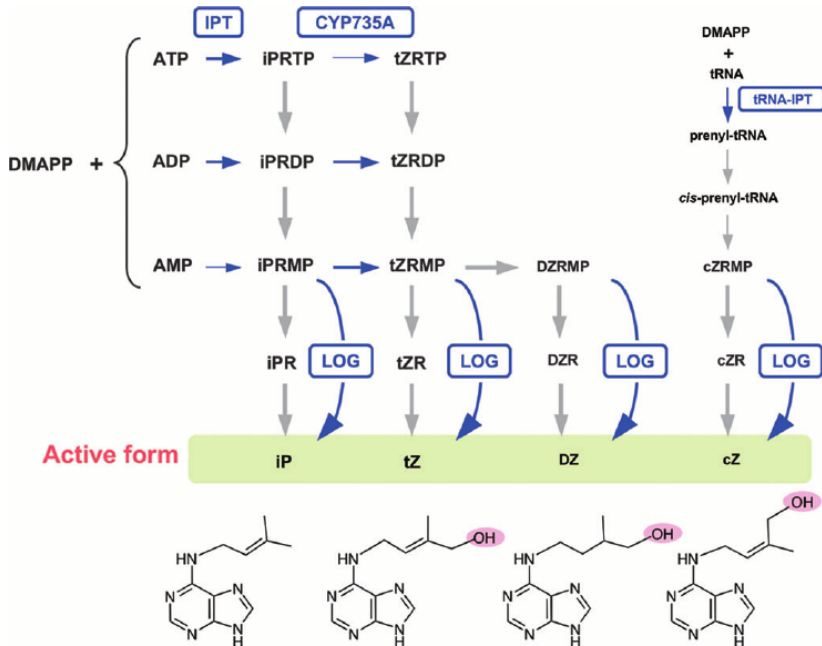
كان أول اكتشاف لهذه المواد المنشطة لاقسام الخلايا في مستخلص الخميرة حيث تمكن العالم Miller سنة 1956 من عزل مركب بيوريني (ديزوكسي أدينوزين) من ADN و الذي أطلق عليه ب Kinetin و استطاع العالم لثام Letham استخلاص السيتوكينين من بذور الذرة و سمي بالزيتين Zeatin



وجد ان السيوكينين هو أحد مكونات ARNt للحامض الأميني Tyrosine وعموماً يمكن تخليق السيوكينين في الأنسجة المرستمية أو الأنسجة التي لها القدرة على استعادة النشاط في النمو في النباتات الراقية. ولقد أمكن التأكد أن السيوكينين يتم تخليقه جزئياً (أى بعض السيوكينين وليس كله) في قمم الجذور وينتقل لأعلى النبات عن طريق أوعية الخشب.

التخليق الحيوي للسيوكينين

السيوكينينات هي هرمونات نباتية تشتق بشكل أساسي من الأدينين، يبدأ تخليق السيوكينين بتعديل الأدينين لإنتاج إيزوبنتينيل أدينين (iP) أو ثايدادينين (tZ)، وهما من السيوكينينات النشطة بيولوجياً. يتضمن تخليق السيوكينين إضافة سلسلة جانبية إيزوبنتينيل إلى الأدينين، ويتم ذلك بواسطة إنزيمات خاصة مثل إيزوبنتينيل ترانسفيراز.



الشكل (25): التخليق الحيوي للسيوكينينات



التأثيرات الفسيولوجية للسيتوكينين

السيتوكينينات هي هرمونات نباتية تؤثر على العديد من جوانب النمو والتطور في النباتات. إليك بعض التأثيرات الفيزيولوجية الرئيسية للسيتوكينين:

1. **تعزيز اقسام الخلايا:** السيتوكينينات تحفز اقسام الخلايا، خاصة في الأنسجة المريستية، وهي المناطق التي تظل الخلايا فيها قادرة على الانقسام والتكاثر. خاصة إذا وضع مع الاكسين وتشكيل الكتلة الخلوية في التكاثر الحضري

2. **تأخير الشيخوخة:** تعمل السيتوكينينات على تأخير عملية شيخوخة الأوراق (Leaf senescence) وذلك بتركيب الكلوفيل و المساهمة في انتقال الذائبات وتعزيز تصنيع البروتين.

3. **تحفيز نمو البراعم الجانبية:** (كسر سكون البراعم) تقلل السيتوكينينات من تأثير الهرمون الأوكسيني الذي يميل إلى قمع نمو البراعم الجانبية، مما يؤدي إلى نمو متوازن للنبات.

4. **توسيع حجم الخلية:** السيتوكينينات تحفز توسيع الخلية عن طريق تعزيز التمثيل الضوئي وإنتاج البروتين مما يؤدي إلى تحسين نمو الخلية، حيث أثبت ان رش أوراق نبات الفاصولياء بالكينيتين يزيد من تطاول الخلايا

5. **تعزيز تفرع الجذور:** تساهم في تطوير وتفرع الجذور، مما يحسن قدرة النبات على امتصاص الماء والمغذيات من التربة.

6. **تحفيز نمو الثمار:** تشارك السيتوكينينات في تنظيم تطور الثمار وتكبيرها، وتساهم في تقسيم الخلايا داخل الثمرة.

8. **تحسين امتصاص المغذيات:** تعزز السيتوكينينات من امتصاص النترات من التربة وتساعد في تحويلها داخل النبات.

9. **التفاعل مع هرمونات أخرى:** السيتوكينينات تتفاعل مع هرمونات نباتية أخرى مثل الأوكسينات والجبريلينات لتنظيم توازن النمو والتطور في النبات.



هذه التأثيرات الفيزيولوجية تجعل السيٲوكينينات جزءاً أساسياً في تنظيم النمو والتطور النباتي، وكذلك في استجابات النبات للبيئة المحيطة.

بعض البذور تمتلك متطلبات ضوئية محددة لكسر سكونها وبدء عملية الإنبات. البذور التي تحتاج إلى الضوء الأحمر للإنبات هي مثال على ذلك، حيث يعمل الضوء الأحمر على تفعيل الفايٲوكروم، وهو بروتين مستقبل للضوء في النباتات، والذي يعمل على تخفيز الإنبات.

10. كسر كون البذور : السيٲوكينين، مثل الكينيتين، يُعتقد أن له تأثير مماثل لتأثير الضوء الأحمر على البذور. يشير البحث إلى أن السيٲوكينينات يمكن أن تعمل على تعزيز الإنبات بطريقة تحاكي تأثير الضوء الأحمر. وهذا يعني أن الكينيتين قد يساهم في تخفيز بعض العمليات الجزيئية والبيوكيميائية التي تنشط عند تعرض البذور للضوء الأحمر.

الآلية الدقيقة لكيفية قيام السيٲوكينين بذلك ليست واضحة تماماً، لكنها قد تشمل تغيرات في التعبير الجيني، تخفيز إنتاج عوامل نمو معينة، أو تغيير مستويات هرمونات أخرى تؤثر على الإنبات. كما يمكن للسيٲوكينينات أن تساعد في التغلب على تأثيرات الأشعة فوق الحمراء، التي عادة ما تعمل على تعزيز تحول الفايٲوكروم إلى شكله غير النشط وتثبيط الإنبات.

حامض الأبسيسيك Absciscic Acid

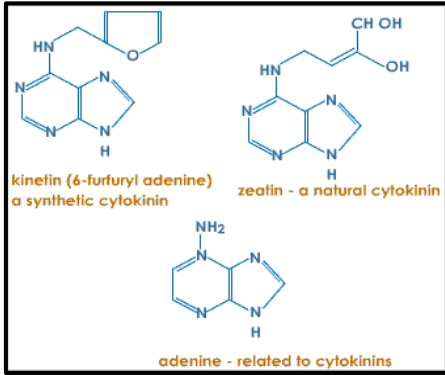
حامض الأبسيسيك (ABA)، المعروف أيضاً باسم "هرمون الإجهاد" في النباتات، تم اكتشافه في الستينيات من خلال عدة مجموعات بحثية كانت تدرس عمليات نمو وتطور النباتات. هذه الفرق كانت تعمل بشكل مستقل واكتشفت ABA من خلال سياقات مختلفة:

- **اكتشاف كمادة تسبب تساقط الأوراق:** فريق في الولايات المتحدة كان يبحث في الأسباب الكيميائية وراء تساقط أوراق القطن، واكتشف مادة تعمل على تخفيز هذه العملية، وسموها "أبسيسين II".

- **اكتشاف كمثبط للنمو:** في نفس الوقت تقريباً، وُجدت مادة في النباتات كانت تمتلك تأثيراً مثبطاً لنمو النبات، وأطلق عليها الاسم "دورمين" في إنجلترا لبورها في تخفيز السكون.



- التحديد الكيميائي والتوحيد: بعد دراسات مكثفة، تم تحديد أن "أبسيسين II" و "دورمين" هما نفس المادة، وتم توحيد الاسم إلى "حامض الأبسيسيك".



الشكل (26): الهيكل الكربوني لبعض السيتوكينينات
و القاعدة أدنين

التخليق الحيوي لحمض الأبسيسيك

التخليق الحيوي لحامض الأبسيسيك (ABA) هو عملية معقدة تشمل عدة خطوات إنزيمية وتم داخل النبات. دعونا نستعرض المسار العام لهذه العملية:

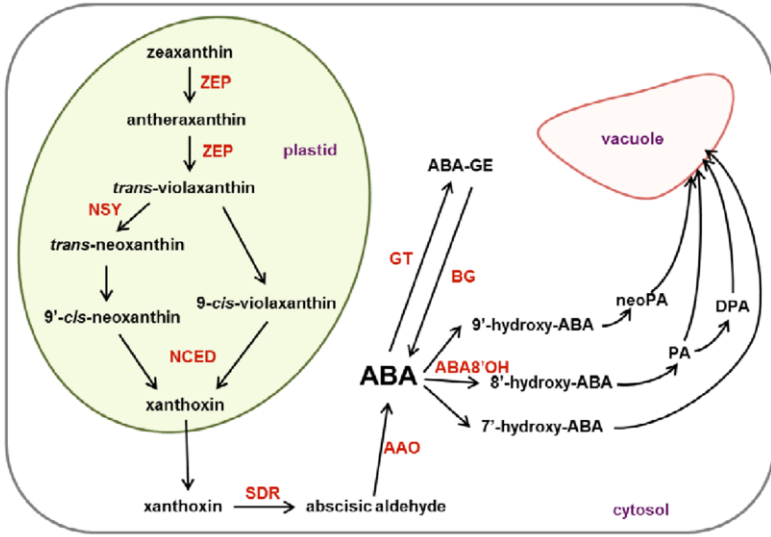
1. انطلاق المسار من الكاروتينويدات: يبدأ التخليق الحيوي لـ ABA من الكاروتينويدات، وهي صبغات نباتية تعطي النباتات لونها الأصفر، البرتقالي، أو الأحمر. يعتبر الزياكسانثين أحد المواد الأولية المهمة في هذا المسار.
2. تحويل الزياكسانثين إلى فيولاكسانثين يتم تحويل الزياكسانثين إلى فيولاكسانثين ومن ثم إلى نيوكسانثين عبر إنزيمات محددة.
3. انقسام الحلقة: يتعرض نيوكسانثين لانقسام الحلقة ليتحول إلى مركب يعرف بـ xanthoxin، وهذه الخطوة هي البداية الفعلية لتشكيل ABA.
4. تحول الزانثوكسين: يتحول الزانثوكسين إلى حمض الأبسيسيك عبر عدة خطوات أكسدة ويشارك في هذه العمليات مجموعة من الإنزيمات مثل الأكسيدات والديهيدروجينازات.



5. تحويلات أخيرة: تشمل التحويلات الأخيرة تعديلات تحفزها إنزيمات مثل الأبسيسيك ألدهيد أكسيداز، التي تحول الزانثوكسين إلى ABA.

6. تنظيم التخليق: تخليق ABA يتم تنظيمه بشكل دقيق ويتأثر بعوامل بيئية مختلفة، مثل الإجهاد المائي أو الإجهاد الناتج عن درجات الحرارة الباردة.

عملية التخليق الحيوي لـ ABA تُعد مثالاً على كيفية استجابة النباتات للظروف البيئية وتعديل فسيولوجيتها للتعامل مع الإجهاد. حامض الأبسيسيك يلعب دوراً مركزياً في الحفاظ على توازن الماء داخل النبات وتحفيز ميكانيزمات الدفاع ضد الضغوطات المختلفة.



الشكل (27): التخليق الحيوي لحامض الأبسيسيك

التأثيرات الفسيولوجية لحامض الأبسيسيك

حمض الأبسيسيك (ABA) هو هرمون نباتي يلعب دوراً حاسماً في تنظيم عديد من جوانب نمو وتطور النبات واستجاباته للظروف البيئية. إليك بعض التأثيرات الفسيولوجية الرئيسية لحمض الأبسيسيك في النباتات:



1. **تنظيم إغلاق الثغور: ABA** يلعب دورًا محوريًا في تنظيم فتح وإغلاق الثغور على أوراق النبات. في ظروف الجفاف، يزداد تركيز ABA، مما يؤدي إلى إغلاق الثغور لتقليل فقدان الماء عن طريق النتح.
2. **تأخير الإنبات:** حمض الأبسيسيك يعمل كمثبط لإنبات البذور. يساهم ارتفاع مستويات ABA في البذور النائمة في منع إنباتها تحت ظروف غير ملائمة.
3. **التحمل للإجهاد المائي والملحي :** يزيد من قدرة النبات على تحمل الجفاف والإجهاد الملحي من خلال تعزيز إغلاق الثغور وتعديل التعبير الجيني للبروتينات المشاركة في استجابات الإجهاد.
4. **تنشيط نمو النبات:** ABA يمكن أن يعمل كمثبط لنمو النبات، حيث يعدل من توزيع العناصر الغذائية ويقلل من معدلات التمثيل الضوئي والنمو في ظروف الإجهاد.
5. **تعزير التحمل للبرد:** يساعد في زيادة قدرة النبات على تحمل البرودة من خلال تنشيط الجينات المرتبطة بالاستجابة للبرد وتراكم البروتينات الواقية.
6. **تنظيم تحلل الكلوروفيل وتساقط الأوراق:** ABA يحفز تحلل الكلوروفيل وتساقط الأوراق، وهو جزء طبيعي من عملية الشيخوخة في النبات (الشيخوخة)، خاصة في ظروف الإجهاد.
7. **التفاعل مع هرمونات نباتية أخرى :** يتفاعل حمض الأبسيسيك مع هرمونات نباتية أخرى مثل الجبريلينات والأوكسينات والسيتوكينينات، مما يؤثر على توازن الهرمونات داخل النبات وينظم مختلف العمليات الفسيولوجية والنمو.

حمض الأبسيسيك هو، بالتالي، جزء لا يتجزأ من شبكة الإشارات الهرمونية التي تتيح للنباتات التكيف مع البيئة المتغيرة وتحقيق التوازن بين النمو والتطور في مواجهة التحديات البيئية.

غاز الإيثيلين Ethylene

لم ينظر أحد إلى هذا المركب العضوي البسيط على أنه هرمون إلا حديثاً. ولقد وجد أن الإيثيلين يخلق في جميع الأنسجة النباتية ويؤثر فسيولوجياً وبتراكيزات ضئيلة جداً.

الإيثيلين، وهو هرمون نباتي غازي، تم اكتشافه في أوائل القرن العشرين كعامل يسبب نضج الثمار. البحوث التي قادت إلى اكتشاف الإيثيلين كهرمون نباتي بدأت مع ملاحظة أن الغاز المنبعث من مصاييح الغاز

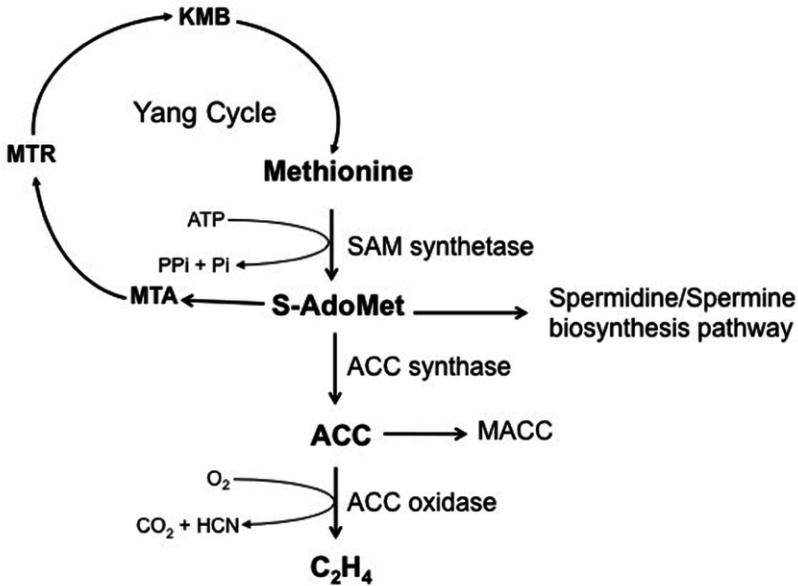


الشارع يسبب تساقط الأوراق وفضح الثمار في الأشجار المجاورة. تم عزل الإيثيلين لأول مرة كعامل نضج ثمار بواسطة دودلي ونيلسون في عام 1934.

التخليق الحيوي للإيثيلين

تخليق الإيثيلين الحيوي في النباتات يحدث من الأحماض الأمينية، بشكل رئيسي من الأحماض الأمينية الميثيونين. العملية تتضمن عدة خطوات رئيسية:

1. تحويل الميثيونين إلى S-أدينوسيل-ميثيونين (SAM): يتم هذا التحويل بواسطة الإنزيم SAM سينتاز.
2. تحويل SAM إلى 1-أمينوسيكلوبروبان-1-كربوكسيليك أسيد (ACC): يتم هذا التحويل بواسطة الإنزيم ACC سينتاز.
3. تحويل ACC إلى الإيثيلين: هذا التحويل يتم بواسطة الإنزيم ACC أكسيداز.



الشكل (28): التخليق الحيوي للإيثيلين

أماكن تخليق الإيثيلين:

الإيثيلين يتم تخليقه في مختلف أجزاء النبات، بما في ذلك الأوراق و السيقان ، الجذور و الثمار و الأزهار

التأثيرات الفسيولوجية للإيثيلين

الإيثيلين له تأثيرات متنوعة على نمو النبات وتطوره، بما في ذلك:

1. **نضج الثمار:** يسرع من نضج الثمار عن طريق تحفيز تحلل الكلوروفيل وزيادة تركيز السكريات.
 2. **تساقط الأوراق والثمار:** يحفز تكوين طبقة فصل تؤدي إلى تساقط الأوراق والثمار.
 3. **الاستجابة للإجهاد:** يعزز الاستجابة للإجهادات المختلفة، مثل الجروح والإصابات.
 4. **تنشيط نمو الجذور والسيقان:** يمكن أن يؤثر الإيثيلين على توجيه نمو الجذور والسيقان، خاصة في ظروف الإجهاد و الانتحاءات.
 5. **تأخير أو تحفيز الإزهار:** تأثير الإيثيلين على الإزهار يمكن أن يكون إما تحفيزيًا أو مثبطًا، حسب نوع النبات.
 6. **الإيثيلين والسيادة القمية :** السيادة القمية هي ظاهرة تقوم فيها البرعم القمي (الأعلى) بتنشيط نمو البراعم الجانبية أو الإبطية، مما يسمح للنبات بتوجيه الموارد نحو النمو الرأسي. الإيثيلين يلعب دورًا في هذه العملية عن طريق تنشيط نمو البراعم الجانبية. الأوكسين، الذي ينتج بكثرة في الأطراف النامية، يحفز إنتاج الإيثيلين في الأنسجة القريبة من البراعم الإبطية، مما يساعد في تثبيط نموها ويعزز السيادة القمية.
 7. **الإيثيلين ونمو البادرات والبنور:** الإيثيلين يؤثر على إنبات البذور ونمو البادرات، ويمكن أن يعمل على كسر طور السكون في بعض البذور والبراعم. في بعض الحالات، يعزز الإيثيلين الإنبات بتحفيز تحلل جدار الخلية، مما يسهل للبادرة اختراق غلاف البذرة.
 8. **تأثير الإيثيلين على نمو الجذور:** الإيثيلين يشجع على تكوين الجذور والشعيرات الجذرية ويساعد في تعزيز قدرة النبات على استكشاف التربة وامتصاص المغذيات والماء. ومع ذلك، يمكن للإيثيلين أيضًا أن يثبط استطالة الجذور، مما يؤدي إلى جذور أقصر وأكثر سمكًا.
- الإيثيلين لا يعمل بمعزل عن هرمونات نباتية أخرى؛ فهو يتفاعل مع الأوكسينات، الجبريلينات والسيتوكينينات لتنظيم نمو الجذور بشكل متكامل. على سبيل المثال، التفاعل بين الإيثيلين والأوكسين قد يؤثر على توزيع الجذور الجانبية ونموها.



الإنبات The Germination

الفصل الثالث: الإنبات The Germination

تتكاثر النباتات الزهرية بطريقتين رئيسيتين هما: التكاثر الجنسي والتكاثر اللاجنسي. ففي التكاثر اللاجنسي فتتكاثر النباتات عن طريق الجذور أو الجذوع أو الأوراق ويعرف هذا النوع من التكاثر بالتكاثر الخضري أما في التكاثر الجنسي تتكاثر النباتات عن طريق الأزهار فيحدث الاخصاب، و تنتج البذور التي تنبت في الأرض وتعطي نباتات تنمو وتزهر وتثمر.

عموميات حول البذرة

البذرة ذلك الجزء من النبات المسؤول عن إنتاج نبات جديد، تتكون البذور من تراكيب تسمى بويضات موجودة في الأزهار أو على مخاريط النبات. وقد صنف علماء النبات البذور إلى مجموعتين رئيسيتين هما بذور مغلقة أو مغطاة، وبذور عارية.

تتكون البذور المغلقة في النباتات كاسيات البذور. تكون بويضاتها محصورة في تكوين داخل الزهرة يُسمى المبيض. وبزيادة نضج البذرة يتضخم المبيض مكوناً بذلك الثمرة التي تقوم بتوفير بعض الحماية للبذرة المتكونة. وفي بعض النباتات تتطور المبايض إلى ثمار لحمية كما هو الحال في التفاح والخوخ. وتكون الثمار جافة في بعض النباتات الأخرى، كما في البازلاء والحشخاش مكونة قرناً أو علبة. أما نباتات الحبوب مثل الشعير والذرة البيضاء والأرز والقمح فتلتحم فيها البويضة مع المبيض مكونة الحبة الصلبة.



وتتكون البذور العارية في النباتات عاريات البذور. وفي هذا النوع من الأشجار والشجيرات، تتكون البويضات على السطح العلوي للحراشيف التي تكوّن المخاريط. وعاريات البذور لا تحتوي على مبايض لذا لا تكون البذور فيها محاطة بأنسجة المبيض خلال فترة تكوينها. وعندما تنضج البذور تنغلق حراشيف المخاريط بعضها على بعض، موفرة بذلك بعض الحماية للبذرة.

أجزاء البذرة

تتكون البذرة من ثلاث أجزاء أساسية و هي: الجنين _ المدخرات الغذائية – الغلاف

أغلفة البذرة

تنشأ أغلفة البذرة من أغلفة البويضة، بعد عملية الاخصاب ، وغالبا ما يوجد غلافان يمثلان غلافي البويضة وفي البويضات التي يوجد لها غلاف واحد فتكون البذرة ذات غلاف واحد، وفي هذه الحالة يكون الغلاف عادة صلبا وخشنا، اما اذا وجد غلافان بذريان فان الداخلى منها يكون رقيقا ويطلق على الغلاف الخارجى للبذرة اسم القصره testa وكثيرا ما يوجد على غلاف البذرة ادله تركيبه واضحه تدل على اصله ، فتوجد عليها ندبه واضحه تمثل موضع اتصال البذره بالجبل السرى تسمى بالسره hile كما يوجد ثقب صغير يعرف بالنقير microphyle وهو يمثل الموضع الذى تمر خلاله انبوية اللقاح مخترقه اغلفة البويضة لتصل الى الكيس الجنيني وكثيرا ما يستمر وجود النقير فى البذره الناضجه كثقب دقيق يساعد على دخول الماء الى داخل البذره اثناء عملية الانبات. ووظيفة اغلفة البذرة هى حراية الجنين من المؤثرات الخارجيه ، كما تساهم في إعطاء اللون للبذرة، وفي الحبوب تتحد قصرة البذره الوحيده بغلاف الثمره لتكون ما يعرف بغلاف الحبه Pericarp ، كما فى القمح والذره، وقد تكون القصره جلدیه كما فى الفول والفاصوليا والبسله او غشائية كما فى الفول السودانى (الغشاء البنى اللون) او صلبه كما فى الخردل

الجنين

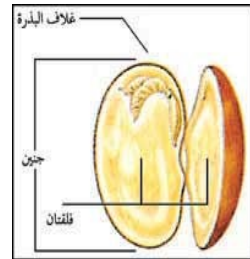
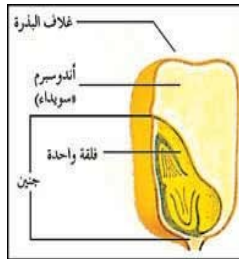
تختلف الأجنة في بذور النباتات المختلفة في الحجم والشكل ولكنها عموما تتشابه في التركيب، ويتتركب الجنين من محور صغير يحمل فلقه cotyledon أو أكثر ، تمثل الأوراق الجنينية أو البذرية. ويعرف الطرف السفلى للمحور بالجذير radicle أو الجذر الجنيني ، أما الطرف العلوي للمحور فهو عبارة عن منطقة نمو انشائية تغلفها أوراق خضريه برعميه وتعرف باسم الريشه plumule وتسمى المنطقة ما بين الجذير وموضع



اتصال الفلقات بالمحور باسم السويقة تحت الفلقية hypocotyl أما المنطقة التي تقع بين الريشة وموضع اتصال الفلقات بالمحور فتسمى بالسويقة فوق الفلقية epicotyl ، ويختلف عدد الفلقات في بذور النباتات وتستخدم هذه الصفة في تقسيم النباتات مغطاة البذور . فالبذور التي تحتوى أجنتها على فلقه واحد تتبع نباتات ذوات الفلقة الواحدة Monocot أما البذور التي تحتوى أجنتها على فلتين فتتبع نباتات ذوات الفلتين dicotyledons وأما النباتات معراة البذور فتحتوى أجنتها على عدد من الفلقات يصل الى أكثر من عشرة.

الغذاء المدخر

قد يخزن الغذاء في بذور بعض النباتات في الجنين وخاصة في انسجة الفلقات ولهذا فتكون الفلقات متضخمة ومتشحمة وتعرف البذرة في هذه الحالة بأنها غير اندوسبرمي Exendospermic كما في بذور البقوليات ، أو قد يخزن الغذاء خارج الجنين في نسيج خاص يعرف بالاندوسبيرم Endosperm وتعرف البذرة في هذه الحالة بأنها اندوسبرمي Endospermic ، وفي هذه الحالة تظل الفلقات رقيقة وغشائية كما في الخروع والذرة . والغذاء المخزن في البذور يتكون اساسا من مواد كربوهيدراتية ودهنية وبروتينية وتوجد المواد الكربوهيدراتية على شكل نشاء أو سكريات أخرى، ويمثل النشاء الصورة الغالبة للمواد الكربوهيدراتية المخترنة كما في الحبوب ، وتوجد اشباه السيليلوز في جدر خلايا الاندوسبيرم في بذور البلح والبن والبصل ولهذا تظهر بذور هذه الانواع النباتية الصلبة.



الشكل 29: أجزاء البذرة عند أحادية الفلقة وثنائية الفلقة

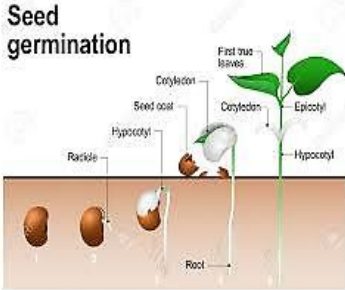
عملية الإنبات

عملية الإنبات هي استعادة الجنين الساكن لنشاطه ونموه ، ويبدأ ذلك بمزق أغلفة البذرة وخروج النبات الصغير منها . كما يمكن تعريف الإنبات بأنها الخطوات المتتالية التي تبدأ بامتصاص البذرة للماء و التي يتبعها تمزق غلاف البذرة وظهور الجذر أو المجموع الخضري و يصاحب تلك المظاهر المورفولوجية انقسام الخلايا و استطالتها مع زيادة النشاط الحيوي من هضم للغذاء و تمثيله.

أنواع الإنبات

الإنبات هوائي Epigeal germination: هو نوع من أنواع إنبات البذور بحيث تستطيل السويقة تحت الفلقة Hypocotyl وتحمل معها الفلقتين والريشة فوق سطح التربة ، وعندما تتعرض الفلقات إلى الوسط الهوائي تصبح خضراء اللون تقوم بعملية التركيب الضوئي.

الإنبات الأرضي Hypogeal germination: هو نوع من أنواع إنبات البذور بحيث تبقى السويقة تحت الفلقة قصيرة ولا تتناول وبالتالي تبقى الفلقتان تحت سطح التربة وتتناول السويقة فوق الفلقة Epicotyl حاملة الريشة إلى الوسط الهوائي.



الشكل (30): أنواع الإنبات أ- إنبات هوائي ب - إنبات أرضي



معايير قياس الإنبات

تتعدد المعايير الخاصة بقياس الانتاش و يمكن حصرها فيما يلي :

النسبة المئوية للانتاش (GR) Germination rate

و الهدف منه قياس القدرة الزراعية للبذور و يمثل عدد البذور المنتشة على عدد البذور الكلية ضرب
100

$$GR = (N_i \times 100) / N_t$$

N_i هي عدد البذور المنتشة

N_t هي عدد البذور الكلية

التبكير في الانتاش (Pg) Precocity of germination

و يعبر عنه بالنسبة المئوية للانتاش خلال 24 ساعة .

حركة الانتاش Germination kinetics

و هو عبارة عن منحني بياني يعبر عن نسبة الانتاش بدلالة الأيام .

سرعة الانتاش Germination speed

$$GS = \frac{N_1 T_1 + N_2 T_2 + \dots + N_n T_n}{N_1 + N_2 + \dots + N_n}$$

حيث N_1 يمثل عدد البذور المنتشة خلال الزمن T_1

N_2 يمثل عدد البذور النابتة خلال الزمن ما بين T_1 و T_2

سرعة الإنبات = مجموع (عدد البذور النابتة كل يوم × رقم اليوم) / عدد البذور النابتة الكلية في نهاية التجربة.

قوة الإنبات

قوة الإنبات هي مقياس للقدرة الإجمالية للبذور على الإنبات في ظروف غير مثالية وتطويع بادرات قوية وقابلة للبقاء. حساب قوة الإنبات يتطلب إجراء اختبارات تحاكي الظروف البيئية المختلفة التي قد تواجه



البذور في الطبيعة، مثل التربة الرديئة، درجات الحرارة المرتفعة أو المنخفضة، أو الرطوبة العالية أو المنخفضة. طريقة لتقدير قوة الإنبات مكن استخدام الصيغة التالية لحساب قوة الإنبات:

$$\text{قوة الإنبات (\%)} = \frac{\text{عدد البذور التي تنبت تحت الظروف الصعبة} \times 100}{\text{عدد البذور التي تنبت تحت الظروف المثالية}}$$

عدد البذور التي تنبت تحت الظروف المثالية

تجانس الانبات Germination homogeneity

و يعني مدى تأثير المعالجة في دفع أكبر كمية من البذور إلى الانبات في اليوم الواحد، وهي من الصفات المهمة للبادرات فكلما كانت البادرات متجانسة في نموها اي انها نبتت في وقت واحد تقريبا تكون متماثلة في الطول والسمك وقوة النمو وتكون جميعها جاهزة للزراعة و يحسب تجانس النبات وفقا للمعادلة التالية

$$\text{تجانس الانبات} = \frac{\text{عدد البذور المنتشة}}{\text{عدد الأيام منذ بداية الانبات}}$$

قياس طول الجذر Radicle length

تقييم صحة وقوة البادرات الناتجة، بما في ذلك تطور الجذور والساق والأوراق الأولية. تعتبر البادرات التي لها نمو جذري وساق قوي أكثر قابلية للبقاء والنمو.

قياس نسبة الماء في البادرة : Average water content (AWC %)

و يتم ذلك بحساب وزن البادرات و هي طرية و يسمى هذا بالوزن الطري (FW) Fresh Weight بعدها يتم تجفيف البادرات بالاستعانة بالحاضنة عند درجة حرارة 80°م و هنا تحصل على الوزن الجاف

Dry Weight(DW)

$$AWC\% = \frac{(FW - DW)}{FW} \times 100$$

مراحل الانبات

يمكن تقسيم عملية الانبات إلى عدة مراحل منفصلة، وذلك بغرض تفهم كل مرحلة منها على حدة، إلا أنها في حقيقة الأمر مراحل متداخلة مع بعضها، وهذه المراحل هي:



– **المرحلة الأولى (مرحلة امتصاص الماء): Imbibition phase** وفيما تقوم المواد الغروية في البذور الجافة بامتصاص الماء مما يزيد من المحتوى الرطوبي للبذور، ويعقب ذلك إنتفاخ البذور وزيادة أحجامها وقد يصاحب هذا الانتفاخ تمزق أغلفة البذرة. وتجدر الملاحظة هنا أن عملية إمتصاص الماء وإنتفاخ البذرة يمكن أن تحدث حتى مع البذور الغير حية. وعقب إمتصاص الماء وإنتفاخ البذور في نهاية المرحلة يبدأ تركيب الطاقة و استهلاكها يتزامن دخول الماء دخول الأكسجين

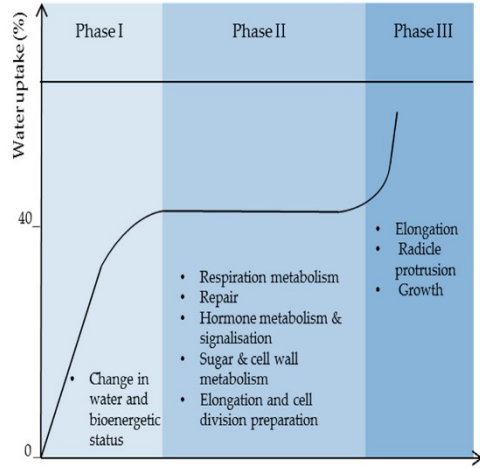
– **المرحلة الثانية مرحلة الانتاش الحقيقي (هضم المواد الغذائية): Germination phase in the strict sense**

يستمر دخول الماء و تشرب الأنسجة – استقرار استهلاك الأكسجين و منه عودة جميع النشاطات الأيضية في الخلية فنلاحظ تراكم ARNm لتركيب البروتينات المختلفة ، كما يتم في هذه المرحلة نشاط الهرمونات النباتية المختلفة المخزنة في البذرة و من أهمها الجبريلين الذي يهاجر إلى طبقة الأليرون لتنشيط الانزيمات المحللة للنشاء و البروتين و هذا لاستغلالها في انقسام الخلايا و تطاولها أي يحدث في هذه المرحلة تحول المواد الغذائية المعقدة مثل الكربوهيدرات والدهون والبروتينات المخزنة في الأندوسبيرم أو الفلقات الى مواد بسيطة والتي تنتقل إلى نقط النمو الموجودة بمحور الجنين، والتي يسهل على الجنين تمثيلها. وفي نهاية هذه المرحلة يمكن مشاهدة أولى مظاهر الانبات والتي تتمثل في ظهور الجذير

– **المرحلة الثالثة مرحلة النمو: Post germination growth phase** وفي هذه المرحلة يحدث نمو البادرة الصغيرة كنتيجة لإستمرار الإقسام الخلوى الذى يحدث في نقط النمو المختلفة والموجودة على محور الجنين. ويتقدم مراحل النمو تأخذ البادرة الشكل الخاص بها.



الشكل (31): مراحل الانبات



المظاهر الفسيولوجية للإنبات

تطراً على البذرة عند إنباتها ثلاثة أنواع من التغيرات هي :

تغيرات فيزيائية (طبيعية): وهي تحدث في كل البذور عند تقعها في الماء أو عند وضعها في تربة رطبة وتشمل امتصاص البذرة للماء ، انتفاخها ، زيادة حجمها ، وما يلي ذلك من زوال التجمعات بالقصرة حتى تصبح ملساء ثم تمزقها بعد ذلك نتيجة ازدياد الضغط عليها من الداخل.

تغيرات كيميائية: أهم ما يحدث فيها هو تحول المواد الغذائية المختزنة من صورتها المعقدة إلى صورتها البسيطة ليمتصها الجنين فيتنغذ وينمو ويكبر ، ويحدث هذا التحول الغذائي بواسطة مواد خاصة تسمى إنزيمات تقوم بتكوينها المادة الحية في أنسجة الفلقات أو غيرها من أجزاء البذرة الحية ، تلك الأجزاء تنشط نشاطاً ملحوظاً بعد إمتصاصها للماء فتتنشط الهرمونات على مستواها و نخص بالذكر هرمون حمض الجبيريليك الذي يعمل على تخليق الانزيمات الهاضمة مثل ألفا أميلاز.

يلاحظ زيادة محتوى ARN في فلقات البذور النباتية

يلاحظ ارتفاع معدل التنفس مع زيادة نشاط الانزيمات المرتبطة بعملية التنفس ، يتم استخدام السكريات الناتجة في عملية التنفس للحصول على الطاقة اللازمة للنمو وذلك من خلال التحلل السكري و حلقة كريس، كما يتم أكسدة الأحماض الدهنية.

يلاحظ أيضا زيادو واضحة في نشاط انزيمات الفوسفاتاز التي تقوم بتحليل حمض الفينيك الذي يحتوي على نسبة كبيرة من الفوسفات و المغنيسيوم و البوتاسيوم و الذي يرتبط مع الأجسام البروتينية.

تغيرات أحيائية: وهي تعتبر أهم أنواع التغيرات جميعاً وهي تعقب النوعان الآخران ، تنشط فيها الخلايا الإنشائية التي يتكون منها الجنين ، فتنقسم ثم تزداد الخلايا الناتجة في الحجم ، ونتيجة لهذا النمو يضرب الجذير في باطن الأرض وتخرق الريشة سطح الأرض لتنمو فوقه وبذلك تتحول البذرة إلى ما يعرف بالبادرة ، وتكبر البادرة وتكون أوراق خضراء وتتحول تدريجياً إلى النبات الكامل الذي يعتمد على نفسه في بناء غذائه.

شروط الإنبات

لكي يحدث الإنبات لبذور النباتات يشترط توافر عدة عوامل وهي:

1. الماء

تمتاز البذور لمعظم الأنواع النباتية بان محتواها من الماء قليل جدا حوالي (15 %)، وهذا هو السبب الرئيسي الذي يجعل البذور الجافة غير قادرة على الإنبات . ولا يحدث الإنبات إلا إذا امتص الجنين كمية كافية من الماء ، وفي هذه الحالة تنتفخ البذرة وينتج عن ذلك ضغط داخلي ينتج عنه تمزق القصره . ولا يشترط ان يكون المحتوى المائي للتربة عاليا جدا حتى يحدث الإنبات ، وقد يكفي لذلك وجود كمية من الرطوبة في البيئة المحيطة بالبذرة .

حيث أن العمليات الفيسيولوجية في الخلايا الحية تتم أساسا في وسط مائي فان امتصاص الماء يعتبر شرطا أساسيا للإنبات .

يعمل الماء على تليين القصرة وتزيتها بتأثير الضغط الميكانيكي الناشئ عن انتفاخ الفلقات بعد تشرب الماء. كما يساعد الماء في ادخال الأكسجين إلى الجنين خلال الجدر الخلوية الرطبة عنها في الحالة الجافة وبذلك تنشط العمليات الحيوية في البذرة. احتياجات البذور للماء مختلفة، إذا أصبحت التربة مشبعة بالماء فإن



الأكسجين الذى فيها يطرد ويزاح وبالتالى تتعفن البذور. إلا أن هناك بعض النباتات المائية لديها القدرة على الإنبات فى المياه والتربة المشبعة بالماء بمعدل أسرع عن إنباتها إذا وضعت فى كميات متوسطة من الماء

2. الأكسجين

تختلف البذور فى حاجتها الى الأكسجين ، ولكن فى معظم الأحوال لابد من وفرة الأكسجين لعملية الإنبات ، وتتأثر كمية الأكسجين الموجوده بالتربة بالمحتوى المائى للتربة حيث توجد بينها علاقه عكسيه فكلما زاد المحتوى المائى بالتربة قل المحتوى من الأكسجين بها ، وقد لا تنبت البذور فى تربة مشبعة بالماء وذلك لعدم وفرة الأكسجين ووجود كمية عالية من ثانى أكسيد الكربون . والأكسجين لازم لتنفس الجنين اثناء عملية الإنبات و هذا للحصول على الطاقة .

3. درجة الحرارة المناسبة

تنبت البذور كثيرا من ناحية درجة الحرارة الملائمة للأنبات ، واذا لم توجد عوامل محددة اخرى فان بذور اى نوع نباتى تنبت فى مجال معين من درجات الحرارة ولكنها لا تنبت فى درجات حراره اعلى او اقل من هذا المجال . وعموما فان بذور نباتات المناطق المعتدله تنبت فى مجال حرارى اقل من المجال الذى تنبت فيه بذور نباتات المناطق الاستوائيه .

فبذور القمح مثلا تنبت فى درجات من الحراره تتراوح بين (الصفر - 35° م) اما بذور نبات الذره (وهو من نباتات المناطق شبه الاستوائيه) فهى تنبت بين 10 - 45° م ، وتقع درجة الحراره المثلئ (وهى احسن درجه ملائمه للأنبات) فى منتصف المجال الحرارى تقريبا ، ومن الصعب تحديد درجة حراره معينه على انها درجة الحراره المثلئ لان هذه الدرجه تختلف باختلاف الظروف البيئيه الاخرى السائدة كما تختلف باختلاف مرحلة النمو. بعض النباتات لا تنبت بذورها إلا بعد مرورها بفترة برودة معينة ويؤدى ذلك إلى إختصار الفترة الزمنية اللازمة لإتمام دورة الحياة وإعطاء محصول وفير. تستغل هذه المعاملة فى كسر كون بعض أنواع البذور.

و على كل تؤثر درجة الحرارة على حركية الجزيئات و منه درجة دخول الماء إلى البذرة ، وكذلك تليين القشرة و بالتالى تسهيل بروز الجذير ، بالإضافة الى تأثيرها على مختلف العمليات الكيموحيوية و تأثيرها على البروتينات الوظيفية.



4. الضوء

من البذور ما لا يستطيع الانبات في وجود الضوء مثل بذور البصل وبعض افراد العائلة الزنبقية ، وهناك بعض البذور الاخرى التى لا تنبت الا في وجود الضوء مثل بعض اصناف الخس ، وفي معظم الانواع النباتية فان الضوء لا يؤثر كثيرا على الانبات

5. حيوية الجنين

يجب ان يكون الجنين حيا لكى تنبت البذره ، فالبذور المتعفنه او التى ثقبها الحشرات واكلت اجنتها او التى تعرضت لمواد كيميائية سامه فى تركيزات عاليه ، او التى قتلت اجنتها بالتعرض لدرجات عاليه او التاكسد البطئ نتيجة طول اختزانها فهذه البذور لاتنبت حتى اذا توفرت لها جميع الظروف الاخرى

وتؤثر ظروف التخزين على حيوية البذره . وقد ثبت ان تخزين البذره فى درجات حراره منخفضه يطيل من عمرها لانه يقلل من النشاط الحيوى للجنين ويبطئ من العمليات الفيسيولوجيه التى تؤدى الى استهلاك المواد الغذائيه المختزنه . وعلى العموم فان البذور ذات القصره السميكة تكون اطول عمرا من البذور ذات القصره الرقيقه .

ولعل اطول عمر سجل فى البذور هو لاحد انواع نبات اللوتس ، فقد عثر على بذور حيه لهذا النبات فى منشوريا مطموهه تحت سطح الارض فى منطقه قدر عمرها بما يزيد على الالف عام . وفى اليابان عثر على بذور هذا النبات ايضا حيه مطموهه فى منطقه قدر عمرها بحوالى 3000 عام . وبذور النباتات البقوليه تتميز ايضا بعمر طويل ، فبذور نبات كاسيا التى خزنت فى احدى التجارب لمدة 158 عاما امكن استنباتها بنجاح .

6. كمن البذور

من بين شروط الانبات ألا تكون البذور فى حالة كمن ، الكمن Dormancy والسكون Quiescence مصطلحان قد يستخدمان بالتبادل، ويمكن التفريق بينهما بأن السكون هو عدم النمو لأن الظروف المناخية غير مناسبة، لكن الكمن هو عدم النمو عندما تكون الظروف المناخية مناسبة ومع ذلك لا تحدث استجابة لوجود عائق.

■ اسباب حدوث الكمن فى البذور



يقسم الكمون إلى كمون أولي و هو كمون يحدث للبذرة و هي على النبات معناه أثناء نضجها على النبات و النوع الثاني يسمى بالكمون الثانوي و هذا النوع من الكمون يحدث للبذور عقب فصلها وجمعها من النبات الأم. و يمكن أن نرجع أسباب الكمون إلى :

كون غلافي Integumentary Dormancy

يعود السبب في هذا الكمون إلى غلاف البذرة من حيث الصلابة و التكوين، حيث يعتبر غطاء البذرة الصلب واحد من أهم العوامل الأكثر شيوعا و المصاحبة لسكون البذور حيث يتسبب في :
قد تؤدي صلابة القشرة إلى منع امتصاص الماء و مروره إلى داخل البذرة كما في بعض أنواع البقوليات
قد تؤدي صلابة القشرة إلى منع و صعوبة تبادل الغازات و خاصة الأكسجين كما في الشبيط
قد تؤدي صلابة القشرة إلى منع تمدد الجنين مثل الجوز و الخوخ و المشمش
قد يحتوي غلاف البذرة على مثبطات مختلفة (مركبات فينولية، كومارين...) مثل الشوفان

كون جنيني Embryo dormancy

و هو كمون يحدث للجنين و يعود إلى :

عدم اكتمال نمو الجنين : قد تكون الأجنة غير متكشفة وقت نضج الثمار. فهناك بعض البذور تحتوى على أجنة غير متكشفة ، صغيرة جداً و مطمورة بين الأنسجة المغذية كالاندوسبيرم كما هو الحال في بذور الأوركيد و شقائق النعمان. و قد تكون الأجنة غير مكتملة النمو ففي بعض الحالات تحتوى البذور على أجنة غير مكتملة النمو بحيث نجد أن الجنين لا يشغل سوى نصف فراغ البذرة وذلك عند نضج الثمار و من ثم لابد أن ينمو الجنين ليشتغل هذا الفراغ قبل الإنبات. مثل الجزر و النخيل ، و يسمى هذا النوع من الكمون بالكمون المورفولوجي

عدم اكتمال فترة ما بعد نضج الجنين : يفشل الانبات في بعض انواع البذور بالرغم من اكتمال نمو اجنتها ووجودها تحت ظروف ملائمة للانبات . مثل بذور الخوخ والتفاح والصنوبر ، ويرجع ذلك الى حالة الجنين الفيسيولوجية ، ولا بد لحدوث الانبات من تضيئة فترة تحدث خلالها بعض التغيرات الفيسيولوجية في الجنين و تسمى بفترة ما بعد النضج ، مثل انتقال بعض المركبات من الخلايا المخزنة إلى الجنين بناء منشطات



الغمو مثل الجبريلينات و السيتوكينينات ، اختفاء مثبطات الغمو مثل حامض الأبسيسيك (ABA) و الذي يسبب كمون البذور الأولي و الثانوي كذلك ان لم تمر فترة ما بعد النضج للبذرة

مثبطات الأنبات : في بعض البذور قد يكون كمون الجنين ناتجا من وجود بعض المواد التي تمنع الانبات تعرف (بالمثبطات) وهي مواد طبيعية في البذور قد تسبب كمون البذور و التي توجد في أماكن مختلفة ، فقد توجد في التراكيب المغلفة للبذور مثل قنابع الشوفان أو الأندوسيرم أو الجنين أو في عصير الثمار مثل الطراطم . و من أمثلة المثبطات التي تم التعرف عليها نذكر الباراسكوربيك - الأمونيا - كومارين - المركبات الفينولية.

■ معاملات تشجيع الإنبات

1- الخدش الميكانيكي: Scarification

تستخدم هذه المعاملة لتقليل صلابة أو زيادة نفاذية أغلفة البذور الصلبة أو غير المنفذة - يتم تكسر الأغلفة البذرية أو تشرخها أو خدشها بإحدى الطرق الميكانيكية وذلك باستخدام ورق صنفرة أو آلات حادة أو مطرقة أو كاشة، وفي حالة استعمال كميات كبيرة من البذور يتم الخدش بالطرق الآلية.

2- نقع البذور في الماء

تستخدم هذه المعاملة للمساعدة على تقليل صلابة أو زيادة نفاذية أغلفة البذور الصلبة وأحيانا إزالة موانع الغمو أو تقليل تركيزها حيث أثبتت التجارب أن زيادة المحتوى المائي للبذرة يخفض من محتواها من ABA . ويجري نقع البذور في الماء العادي لمدة 1 - 2 يوم وقد تزيد عن ذلك.

3- المعاملة بالحض

لتقليل صلابة أو زيادة نفاذية الأغلفة الصلبة باستخدام حمض الكبريتيك المركز. تتوقف طول فترة المعاملة بالحض على درجة الحرارة ونوع البذور، تختلف من 10 دقائق إلى 6 ساعات. بعد المعاملة تغسل البذور بالماء عدة مرات، ثم تزرع وهي رطبة أو تجفف وتحفظ لزراعتها لاحقاً.



4- الكمر البارد) التنضيد (Stratification:

تساعد هذه المعاملة على تطرية ونفاذية أغشية البذرة الصلبة وكما تساعد على اكتمال نضج الجنين في البذور التي لها فترة ما بعد النضج، أي إحداث التوازن بين منشطات و مثبطات الإنبات تجري هذه العملية بتعرض البذور لدرجة حرارة منخفضة ولمدة معينة من الزمن قبل إنباتها، وتستخدم بيئة مكونة من الرمل و البذور، توضع البذور في طبقات بالتبادل مع طبقات الرمل في صناديق أو أكياس، وتحفظ في ثلاجات على الدرجة المناسبة (صفر - 10 م°) ويجب بأن تكون بيئة الكمر رطبة باستمرار. حيث أن التنضيد يؤدي إلى نقص ABA و زيادة GA و في تجربة ما تم وضع مادة Amo 1618 المثبطة لتخليق GA ف لوحظ إبطال مفعول التنضيد

5- مساعدات الإنبات

وهي مواد كيميائية تعامل بها البذور وتساعد في الإسراع من إنباتها، إما بواسطة كسر طور الكون في البذور، أو يكون لها تأثير مضاد لفعل المواد المانعة للنمو. وأهم هذه المواد نترات البوتاسيوم، ثيوبوريا، سايتوكينيات، جبريلين فالمعاملة بالجبريلين يؤدي إلى إبطال مفعول ABA و كذا المعاملة بالكينيتين زائد الجبريلين، كما أن المعاملة بالجبريلين تحل محل التنضيد.

6- الضغط الهيدروليكي

لزيادة نفاذية البذور المحاطة بأغلفة صلبة يتم تعريضها لضغط هيدروليكي عالي.

7- الجمع بين طريقتين أو أكثر:

للتغلب على كون البذرة الناتج من عدة عوامل مثل صلابة أغشية البذرة والأجنة الساكنة والذي يعرف بالكون المزدوج.

منظمات الإنبات

منها المثبطة و منها المنشطة و من الهرمونات المنشطة نذكر :

الأوكسينات

— يعمل على زيادة إستطالة خلايا غمد الريشة، زيادة معدل النمو.



- تعمل الأوكسينات على زيادة نشاط الإنزيمات - تخليق الإنزيمات - إحداث تغيرات في نفاذية الأغشية
- التأثير المنشط للأوكسين على إستطالة الخلايا يكون من خلال تأثيره على تنشيط وتخليق RNA وكذلك البروتين.
- من التجارب يتضح أن دور الأوكسين ينحصر على وجه الخصوص في إحداث مرونة ومطاطية للجدار الخلوى، حيث ينشط دخول الماء إلى داخل الخلية .
- وجد العديد من العلماء أن المعاملة بالأوكسين أدت إلى زيادة المكونات التى تدخل في بناء جدار الخلية مثل السليلوز الهيميسليلوز، وذلك في ساق البسلة وكذلك زيادة البكتين والهيميسليلوز والبكتين الذائب في تجارب على غمد الشوفان.

الجبريلينات

و يمثل دور الجبريلين في الإنبات في مايلي :

- لقد وجد أن هناك إرتباط كبير جداً بين نشاط صبغة الفيتوكروم ومستوى ونشاط الجبريلين، وبما أن صبغة الفيتوكروم تنشط بتعرضها للضوء الأحمر فإن ذلك يؤدي إلى زيادة تخليق نشاط GA
- هرمون منشط للنمو و هذا بالتعاون مع الأوكسين .
- يؤدي الجبريلين إلى زيادة إستطالة الساق عن طريق التأثير على منطقة الخلايا تحت القمية حيث يعمل على تنشيط إستطالة خلايا هذه المنطقة وكذلك زيادة معدل الإنقسام الميتوزى لها.
- يعمل GA على تخليق الانزيمات المحللة α - amylase , Protease و بعض الانزيمات المحللة
- زيادة ARN بوليمراز و الريبونوكلياز ، الريبوزوم.
- يساعد الجبريلين على انتقال الكربوهيدرات المخزنة في الأندوسبيرم



- المعاملة بـ GA يؤدي إلى كسر كمون البذور التي تحتاج إلى برودة و إضاءة ووجود مشبطات النمو مثل ABA حيث يمكن تعويض التنضيد بإضافة GA

السيتوكينين

يتم تخليق السيتوكينين في الأنسجة الميرستيمية أو الأنسجة التي لها القدرة على استعادة النشاط في النمو و يتكون أساسا من الأدينين ، و يتلخص دور Cyto في الإنبات في:

- يدخل في تركيب ARNt
- يساهم في تكوين الكالوس في وجود IAA .
- يؤثر على تخليق الهرمونات الأخرى IAA ، GA
- استخدام الكينتينين للتغلب على الفعل المثبط للضوء الأحمر البعيد ويصبح التأثير كما لو تمت المعاملة بالضوء الأحمر.
- السيتوكينين مركبات لها القدرة على إنهاء طور الكمون عندما تكون إحتياجات البرودة أثناء الشتاء غير كافية. فقد أمكن معاملة نبات الخوخ في نوفمبر وديسمبر ويناير فأدى ذلك للحصول على نتائج جيدة.

الايثيلين

- يعمل الايثيلين على حماية قمة الساق (الريشة) الطرية من التلف أثناء الانبات و الظهور على سطح التربة ، حيث يتم انتاج الايثيلين في مناطق محددة في الريشة في حالة الانبات الأرضي أو السويقة تحت الفلقية في حالة الانبات الهوائي.
- يعمل على تنظيم النمو العرضي للأنسجة الواقعة تحت منطقة الأوراق و يساعد البادرات على تحمل الضغط الواقع عليها من حبيبات التربة أثناء الانبات و ذلك بزيادة سمكها و بالتالي زيادة قوتها الميكانيكية و التقليل من ضرر الاحتكاك بالتربة



- المعاملة بالابنيلين يؤدي إلى الزيادة في السمك نتيجة الزيادة في الاستطالة لكن في الإتجاه الأفقي و ليس الطولي و ذلك بإعادة توجيه ليفات السليلوز في الجدار بشكل يسمح بالنمو الجانبي

حمض الأبسيسيك

- يعتبر ABA أهم العناصر المسببة للكمون نتيجة منع تخليق العديد من البروتينات .
- يثبط تخليق انزيم ألفا أميلاز في البذور و التي ينشطها GA3 .
- يثبط تخليق انزيمات بروتياز ، الريبونوكلياز و جميع انزيمات التحلل المائي.



الإزهار The Flowering

الفصل الرابع: الإزهار The Flowering

عملية التزهير تمثل تحولا فسيولوجيا أساسيا من مرحلة إنتاج المجموع الخضري إلى مرحلة إنتاج البزعم الزهرية تعطى الأزهار عند البلوغ ، ثم تنضج وتنشأ منها الثمار والبذور.

التزهير هو تحويل الخلايا المستجيبة الخضريّة إلى مرستبات زهرية أو الانتقال من النمو الخضري إلى النمو الزهري ويتمتع كل نبات بميعاد ثابت للتزهير ، و تقسم النباتات حسب موعد التزهير إلى 3 أقسام:

* **نباتات حولية** : نباتات تزهر في عاها الأول، ثم ثم تموت مثل القمح و الشعير

* **نباتات ثنائية الحول** : دورة حياتها سنتين، سنة الأولى تعيش في التطور الخضري، السنة الثانية تزهر ثم ثم تموت. مثل البصل و الثوم

* **نباتات مستديمة** : نباتات تزهر مرات محدودة خلال دورة حياتها مثلا مرة كل سنتين مثل المانجو أو مرة واحدة طول فترة حياتها مثل نبات Agave (الباهرة أو امريقة)

العوامل المؤثرة على الإزهار

وقت الازهار كان محل اهتمام الكثير من العلماء :

1865 - Sachs : اقترح وجود مادة مخزنة لعملية الازهار هذه المادة تظهر في أوقات محددة

1918 - Krous et Kraybill : اقترحا أن نسبة النتروجين إلى الكربون هي من يحدد وقت التزهير



Garner et Allard- 1920: وجدا في صنف معين من التبغ أنه لا يزهر في الصيف لكنه يزهر في الشتاء و هنا اقترحا أن عامل الإضاءة يلعب دورا أساسيا في التزهير حيث أن نبات التبغ يحتاج إلى فترات اضاءة قليلة.

1918-Gassner: أثبت أن درجة الحرارة دور في عملية الازهار عند دراسته للقمح الشتوي و القمح الربيعي .

عملية التزهير تحول مرتبط بالعديد من العوامل الوراثية والبيئية فهناك عوامل محددة يجب أن تحدث قبل أن يبدأ النبات في التحول من طور النمو الخضري إلى طور التزهير وإلا مكث النبات عقيماً أى لا يعطى أزهاراً. كما أن العمر الحقيقي للنبات وعمره الفسيولوجي من العوامل التي تتحكم في الإزهار فمثلا عند الطراطم الأزهار الأولى تظهر بعد 13 عقدة في الساق, بعض الأشجار المثمرة لاتزهر 3-7 سنوات (حسب الأنواع) البلوط يزهر بعد 15-20 سنة

وكان يعتقد من قبل أن العوامل الوراثية وعمر النبات هو العامل الأساسي في تحديد موعد إنتقال النبات من النمو الخضري إلى التزهير ثم الإثمار ، وأن العوامل الخارجية ليس لها أى تأثير ، ولكن وجد بتغيير عوامل البيئة مثلا يتأثر نمو النبات الرطوبة الزائدة أو النقصان في المغذيات قد يؤخر التزهير أو يؤثر على جودة الأزهار.. قد كشف العلماء عن ظاهرتين تتحكمان في التغيرات الفسيولوجية التي تحدث عند كل مرحلة من مراحل نمو النبات ، وهما التوافق الضوئي والتوافق الحراري وهما ظاهرتان تسيران جنبا إلى جنب في التأثير على النبات من حيث ساعات الإضاءة ، وكمية الإشعاع الساقط ونوعيته ، وكذلك درجات الحرارة ليلا و نهارا.

1. درجة الحرارة

تؤثر الحرارة على هرمونات التزهير بصور مختلفة أو على سرعة هدم و بناء المركبات ودرجة إنتقال تلك المركبات من الأوراق إلى المستجبات. و هذا يعرف الطور الحراري للنمو الزهري أو الارتباع Vernalisation

الارتباع Vernalization

في النباتات الحولية التي تنمو في المناطق المعتدلة يبدأ النمو الخضري في الربيع ونمو الأزهار في الصيف وتنتج الثمار والبذور في الخريف ونجد أن تأثير درجة الحرارة على تزهير النباتات الحولية يكون ثانويا بالنسبة



لتأثير الضوء حيث ينصب تأثير درجة الحرارة على العملية الابيضبة أكثر من تأثير تخفيز الأزهار أما في النباتات ذات الحولين التي تنمو في أول عام نمو خضريا فقط نجد أن التزهير يتأثر بتعرضها لدرجات من البرودة تعرف بالارتباع، ولقد وجد أنه من المفيد لمثل تلك النباتات استغلال درجة الحرارة المنخفضة (ويكون عادة فوق الصفر بقليل) لتقصير فترة الأزهار. ويبدو أن الأثر الفسيولوجي الرئيسي لعملية الارتباع هو دفعها للأزهار .

و يمكن تعريف الارتباع بأنه تقصير فترة النمو الخضري ودفع النباتات للتزهير المبكر أو هي عملية تعريض النباتات معمليا أو طبيعيا لدرجات حرارة منخفضة لكي تزهر، كما يعرف الارتباع أو الإرباع أو الربعية و تعني تهيئة النبات لظروف الربيع إصطلاحا يعني تحويل النبات إلى الصورة الربعية التي تزهر فيها النباتات .يعرف الإرباع بأنه التحكم في القدرة على الإزهار بسبب انخفاض في درجة الحرارة.

- **مكان الإرباع:** دلت التجارب التي أجريت على مختلف النباتات المحتاجة للبرودة والتي تضمنت السكران قد أوضحت أن مكان الأرباع هو مناطق النمو. ويبدو أن قمة الساق هي المكان المدرك للإرباع حيث ينتقل المحفز إلى الأجزاء الأخرى من النبات.

2. الضوء

لقد درس العديد من العلماء عمليات الضوء حيوية التي تحدث وتتم في خلايا النبات ومن بينها التمثيل الضوئي - تمثيل الكلوروفيل - الإنبعاث الضوئي - الإنبساط الورقي - تثبيط إستطالة الساق - التزهير و التوافق الضوئي.

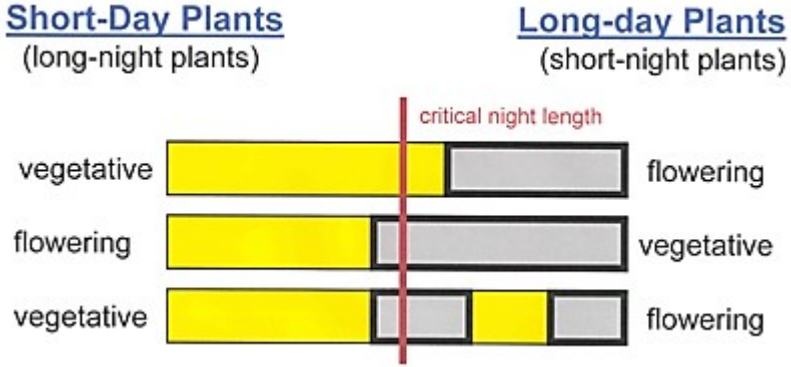
التوافق الضوئي Photoperiodism

المقصود بالتأقت الضوئي هو إستجابة النبات لطول فترة الضوء والظلام المتعاقبة. وقد أظهرت كثير من التجارب أن النباتات المختلفة تحتاج إلى نهار له طول معين لتدخل في طور الأزهار وبالتالي قسمت النباتات تبعاً لتأثير طول فترة الإضاءة الطبيعية في نموها التكاثرى إلى:

نباتات "النهار القصير" ("Shorrt – day" plants) وهي تزهر فقط إذا تعرضت لفترات إضاءة طولها أقل الفترة الحرجة ، مثل الشبيط (Xanthium) والشليك.

نباتات "النهار الطويل" (Long – day plants) وهى تحتاج للأزهار إلى فترة إضاءة طولها أكثر من الفترة الحرجة ، مثل السبانخ والبنجر والفجل.

النباتات المحايدة أو متعادلة (Neutral day plants)، وفيها لا يعتمد الإزهار على طول النهار، مثل الطماطم والقطن.



الشكل (32): التوافق الضوئي عند نباتات النهار الطويل و القصير

أحداث التوافق الضوئي Photoperiodic induction

لكي يحدث الإزهار في النباتات، لا يلزم أن تستمر المعاملة الضوئية المناسبة حتى تظهر البراعم الزهرية فمثلاً: إذا نقلت نباتات "النهار القصير" النامية في ظروف النهار الطويل، لتتعرض وقتياً لفترات نهار قصير ثم أعيدت إلى ظروف النهار الطويل، فإن الإزهار يبدأ عادة رغم تعرض النباتات لظروف النهار الطويل وتسمى هذه الظاهرة "بظاهرة إحداث التوافق الضوئي".

عدد دورات التعاقب الضوئي : Photoperiodique cycle

اختلف عدد دورات التوافق الضوئي اللازمة لكي يحدث الإزهار من نوع نباتي إلى آخر، فبعض نباتات "النهار القصير" مثلاً، تحتاج إلى نهار قصير متبوع بليل طويل، لكي يحدث به الإزهار كذلك فإن إحداث التوافق الضوئي، يمكن إجراؤه على "نباتات النهار الطويل" وتسمى أية دورة من التوافق الضوئي، تؤدي إلى الإزهار في النباتات، بدورة التأثير الضوئي أو دورة استحثائية.



ويعتمد التوافق الضوئي على مدة التعرض للإضاءة أكثر مما يعتمد على شدة الإضاءة، فمثلاً يكفي لكي تزهر نباتات النهار الطويل، أن تتعرض لنهار قصير، طبيعي الإضاءة، تتعرض فيها النباتات لشدة إضاءة منخفضة وطول فترة الإظلام له أهميته مثل ما لطول فترة الإضاءة، وهذا يتضح بالتجارب التي يتغير فيها طول فترة الإظلام بينما تثبت فترة الإضاءة، فقد وجد أن نباتات "النهار القصير"، يلزمها لكي تزهر حد معين من فترة الإظلام، مهما اختلف طول فترة الإضاءة. على هذا فإن إزهار نباتات "النهار القصير" بتعرضها للنهار القصير، يكون نتيجة لأن فترات الإظلام طويلة، وليس نتيجة لأن فترات الإضاءة قصيرة، كذلك يتضح أهمية فترة الإظلام من التجارب التي تعرض فيها النباتات أثناء فترة الإظلام للضوء لفترة قصيرة. إذ لا تزهر هذه النباتات، وبالمثل فإن نباتات "النهار الطويل" لا تزهر في ظروف النهار القصير، وهذا يرجع أساساً إلى فترات الإظلام تكون أطول مما ينبغي فمثل هذه الأنواع النباتية تزهر في فترات الإضاءة القصيرة، لو إنها تعاقبت مع فترات من الإظلام، تكون قصيرة أيضاً.

وعلى هذا فإن العامل المتحكم في التوافق الضوئي، هو أساساً طول فترة الظلام في دورة التوافق الضوئي، وليس الطول الكلي لفترة الإضاءة. ولهذا فقد يطلق اصطلاح نباتات "الليل الطويل" LNP Long-night plants ليعبر بطريقة أدق عن النباتات المعروفة باسم نباتات "النهار القصير"، وكذلك قد يطلق اصطلاح نباتات Short-night-plants ليعبر بطريقة أدق عن النباتات المعروفة باسم نباتات "النهار الطويل" SNP. ولكن قد يفضل استعمال مصطلح نباتات "النهار الطويل" ونباتات "النهار القصير" لإنتشار هذه التسمية.

أهمية فترة الظلام

ثبت مما لا يدع مجالاً للشك أن التزهير في كل من نباتات النهار الطويل والقصير تتأثر استجابتها لطول فترة الإظلام عن تلك لفترة الإضاءة، ومعنى ذلك أن نباتات النهار القصير تزهر بعد تعرضها لفترة إظلام أكبر من فترة حرجة أما نباتات النهار الطويل تزهر بعد تعرضها لفترة إظلام أقل من فترة حرجة. من ذلك نصل إلى طول فترة الإظلام أكثر أهمية لتشجيع التزهير إلا أن فترة الإضاءة لها تأثير كمي على التزهير. عدد المنشآت الزهرية



علاقة الفيتوكروم بالإزهار

أدت الملاحظات المتتالية حول تأثير الضوء على العمليات الفسيولوجية للنبات إلى اكتشاف الفيتوكروم Phytochrome و هذا بداية من عام 1952 حيث كان يدرس العالم A. Borthwick عن الانبات عند نبات الحس (Laitues) و هذا بتعريضه إلى أطوال موجات مختلفة فلاحظ انبات البذور عند الضوء الأحمر (660 نانومتر) بينما ثبط الإنبات عند الضوء الأحمر البعيد (730 نانومتر)

كما لاحظ تأثير الضوء على نبات النهار القصير (الشبيط Xanthium) عند الضوء الأحمر والأحمر البعيد و من هنا استنتج تأثير الضوء على الإنبات و على الإزهار و استنتج التأثير المتعاكس للضوء الأحمر و الأحمر البعيد على الظواهر الحيوية في النبات و انطلاقا من هذه التجارب اقترح العالم A. Borthwick مع العالم الفيزيائي S. B. Hendricks شكلين من نفس المستقبل الضوئي و الذي يكون نشط في حالة و غير نشط في حالة ثانية و أطلق عليه اسم الفيتوكروم p660 هو الشكل الذي يمتص الطيف الأحمر عند طول موجة 660 نانومتر هو الشكل غير نشط و يعرف Pr أما P730 هو الشكل الذي يمتص الطيف الأحمر البعيد عند طول موجة 730 نانومتر و هو الشكل النشط و يعرف Pfr .

عند الضوء الأحمر يتحول Pr إلى Pfr و بالتالي تكون نسبة Pfr 85% مقابل Pr 15%

عند الضوء الأحمر البعيد يتحول Pfr إلى Pr فتكون نسبة Pfr 3% مقابل Pr 97%

التركيب الكيميائي للفيتوكروم

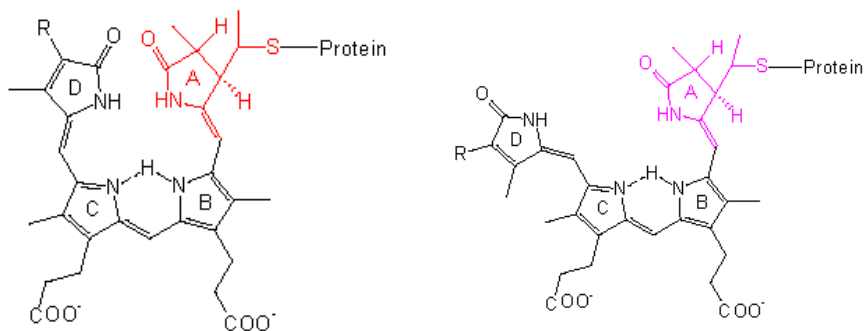
هو مركب ثنائي الوحدات يتكون من سلسلتين بيتيديتين تتصل بحامل يعرف بحامل اللون Chromophore و هو المسؤول عن التلوين فيأخذ اللون الزرق عند طول موجة 660 نانومتر و الأزرق المخضر عند طول موجة 730 نانومتر و لهذا يعرف كذلك بالكروموبروتين Chromoprotein و الكروموفور مركب رباعي البيرول Tetrapyrole يتكون من أربع حلقات من البيرول لكنها مفتوحة عكس الكلوروفيل

صبغة الفيتوكروم توجد في صورتين، صورة الفيتوكروم الممتص للضوء (Pr) ، صورة الفيتوكروم الممتص للضوء الأحمر البعيد Pfr، و هي الصورة النشطة والفعالة فسيولوجيا. والصورتان تتحولان فيما بينهما



كيموئياً كم أن صورة (Pfr) تتحول في الظلام ببطء إلى (Pr) و بينما (Pr) تتحول بسرعة إلى صورة (Pfr)

ولكى يحدث الإزهار في النباتات قصيرة النهار يكون تركيز Pfr منخفض بينما في نباتات طويلة النهار لابد من تركيز عالي من صبغ Pfr



P_R

الشكل (33): التركيب الكيميائي للفيثوكروم

P_{FR}



الشكل (34): التحول الفيسيولوجي لـ Pr و PFr

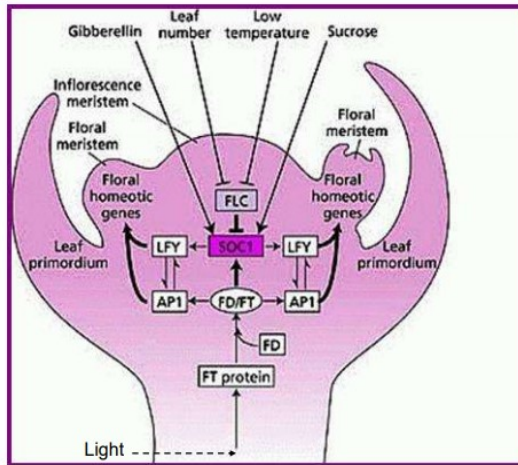


هرمونات التزهير والجبريلينات

أطلق اصطلاح الفلوروجين أى عامل التزهير على ذلك الهرمون التزهيرى الذى يتواجد فى النباتات المستحثة ضوئياً ومن المعروف أن الفيتوكروم هو المستقبل الضوئى والعامل الوسيط المنتج للفلوروجين فى الأوراق والذى ينتقل إلى المرستيات الخضرية وينشط تحويلها إلى مرستيات زهرية.

ضوء —————> (مستقبل) أوراق النبات والتي تحتوى على الفيتوكروم —————> إنتاج هرمون الفلوروجين (FT) —————> ينتقل الفلوروجين إلى المرستيات الخضرية وتحولها إلى مرستيات زهرية.

أعلن العالم كالاجان أن هناك ارتباط بين الجبريلينات وهرمونات التزهير فى الإستجابة للفترة الضوئية للتزهير. وقد أقتراح أن هناك خطوتان تدخلان فى عملية التزهير الأولى خطوة وسيطة بواسطة الجبريلين والثانية بواسطة عوامل التزهير بواسطة واحد أو أكثر من عوامل التزهير .



الشكل (35): التنظيم المورثي و الهرموني للازهار



الجزء الثاني: التغذية الكربونية و المعدنية

Carbon and Mineral Nutrition

الفصل الأول : التغذية الكربونية Carbon Nutrition

الفصل الثاني: التغذية المعدنية Mineral Nutrition

التغذية الكربونية Carbon Nutrition

الفصل الأول: التغذية الكربونية Carbon Nutrition

التغذية هي العملية التي تحصل من خلالها الكائنات الحية على المواد الضرورية لبقائها و تبعاً لذلك تقسم الكائنات إلى كائنات ذاتية التغذية Autotrophie وهي الكائنات التي تتركب غذائها(موادها الضرورية للنمو) بنفسها وكائنات غير ذاتية التغذية Heterotrophie وهي التي تحصل على موادها العضوية انطلاقاً من الوسط الخارجي.

النباتات غير ذاتية التغذية نذكر منها:

النباتات المتعايشة : **symbiotic plants** و يقصد بالتعايش هنا تبادل المنفعة بين الكائنين و منها الأشنيات (Lichene) و الفطريات الجذرية mycorrhize

النباتات المتطفلة **parasitic plants** : و هي نباتات تحتاج للعائلة للحصول على المادة الضرورية للنمو مثل نبات الهالوك و الحامول.



النباتات شبه المتطفلة **paraparasitic plants** : و هي نباتات لديها القدرة على القيام بالتمثيل الضوئي ولكن لا تملك مجموع جذري لامتنصاص النسغ الخام و لهذا تحتاج لعائل للحصول على النسغ الخام ثم تقوم بعملية التمثيل الضوئي

النباتات آكلات اللحم **Carnivorous plants** : تعيش هذه النباتات في الترب الحمضية الفقيرة من عنصر النتروجين و لهذا هي في حاجة لتعويضه و لهذا تجدها تقتنص الحشرات و تحللها بانزيماتها الهاضمة .
النباتات ذاتية التغذية : و هي النباتات التي تعتمد في غذائها على امتصاص المواد الأولية من الوسط الذي تعيش فيه ، لتركب انطلاقا منها المادة العضوية الضرورية للنمو و هذا عن طريق عملية التمثيل الضوئي.

التمثيل الضوئي Photosynthesis

يعتمد استمرار و وجود النباتات ككائنات حية على كفاءتها في اصطياد و نقل و تخزين و استهلاك الطاقة و تعتبر الشمس المصدر الوحيد لكل صور الطاقة في غلافنا الحيوي ، النباتات الخضراء و عن طريق جهاز التمثيل الضوئي المحكم و المتقن فعندها تمتص طاقة الضوء المرئي و تحولها إلى

— طاقة كيميائية (في الروابط الكيميائية) في المركب الكيميائي الغني بالطاقة و هو أدينوزين ثلاثي الفوسفات Adenosine triphosphate (ATP)

— قوة اختزالية في صورة المرافق الانزيمي المختزل نيكوتين أميد ادينين داي نيكليوتيد فوسفات $Nicotinamide\ adenine\ dinucleotide\ phosphate\ NADPH^+ + H^+$
و هذان المركبان يقودان التفاعلات المؤدية إلى تحويل ثاني أكسيد الكربون إلى المواد الكربوهيدراتية و التي تمثل مصدرا للطاقة في الخلية و تشكل المواد الخام لتخليق البروتين و الدهون و المركبات النباتية الأخرى

صبغات البناء الضوئي photosynthesis pigment

من الصعب أن يتصور الإنسان ان توجد الحياة بدون امتصاص و تحويل الطاقة الاشعاعية إلى طاقة كيميائية لذا قال العالم جلاس أن الحياة ظاهرة كيموسوثية ، و المركبات الأكثر أهمية في تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية في النبات هي الصبغات حيث يبدأ النبات عملية التمثيل الضوئي من خلال هذه الصبغات



أ. صبغات الكلوروفيل Chlorophyll

تعتبر الكلوروفيلات تلك الصبغات الخضراء في النبات ، و من أهم الصبغات النشطة في عملية التركيب الضوئي و يمكننا تمييز 13 نوع من الكلوروفيلات و هي كلوروفيل أ، ب، ج، د، هـ، و الكلوروفيلات البكتيرية أ، ب، ج، د، هـ، و كلوروفيلات الكلوروبيوم 650، 660) و الكلوروبيوم هي احدي أجناس البكتيريا الملونة)

يعتبر الكلوروفيل أ و ب من أكثرها معرفة و سيادة و يوجدان في جميع الكائنات ذاتية التغذية فيما عدا البكتيريا المحتوية على الصبغات و من الجدير بالذكر أن الكلوروفيل ب لا يوجد في الطحالب الخضراء المزرققة و البنية و الحمراء

توجد الكلوروفيلات ج و د و هـ فقط في الطحالب و تكون مختلطة مع كلوروفيل أ، أما الكلوروفيلات البكتيرية السبع فتتواجد في بكتيريا الضوء التمثيلية غير أكسijينية (anoxygenic phototrophic bacteria) من بينها البكتيريا الخضراء و الأرجوانية و Heliobacteria و هذه الانواع لا تنتج أكسجين لانها لا تستعمل الماء للمآخ للالكترونات .

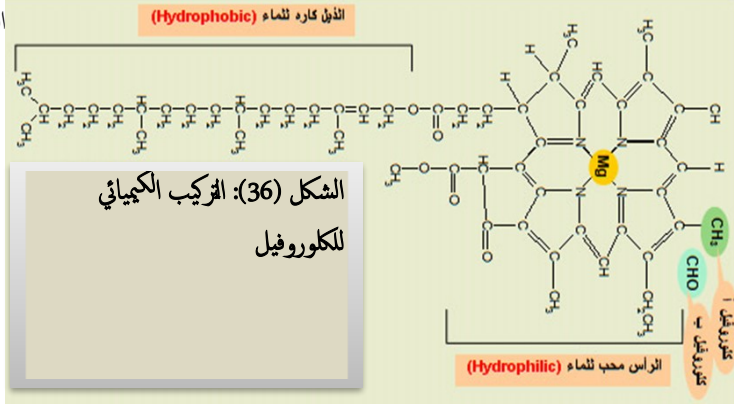
جدول (1): بعض أنواع بكتيريا التمثيل الضوئي

Common Name	Example	Phylum	Electron Donor for CO ₂ Reduction	Oxygenic or Anoxygenic
Cyanobacteria	Anabaena	Cyanobacteria	Usually H ₂ O	Usually oxygenic
Green nonsulfur bacteria	Chloroflexus	Chloroflexi	Organic compounds	Anoxygenic
Green sulfur bacteria	Chlorobium	Chlorobi	Usually H ₂ S	Anoxygenic
Purple nonsulfur bacteria	Rhodospirillum	Proteobacteria	Organic compounds	Anoxygenic
Purple sulfur bacteria	Chromatium	Proteobacteria	Usually H ₂ S	Anoxygenic



التركيب الكيميائي للكلوروفيل

مركب الكلوروفيل جزئي يتربك من حلقة بورفين (Porphyrin) (حلقة مكونة من رباعي البيروك C_4H_4) تحتوي في وسطها على ذرة المغنيسيوم و تمتد من إحدى الحلقات سلسلة من كحول الفيتول و التي ترتبط الفيتول من



• اختلاف الكلوروفيلات

كلوروفيل أ : $CH_3 : C_3$ كلوروفيل ب $CHO : C_3$

كلوروفيل ج لا يملك سلسلة الفيتول و يشابه الكلوروفيل أ في حلقة البورفورين ، الكلوروفيل د يشبه أ لكن $O-CHO : C_2$

و الفرق بين الكلوروفيل أ و ب يتركز في التركيب الكيميائي و أيضا أطراف الامتصاص

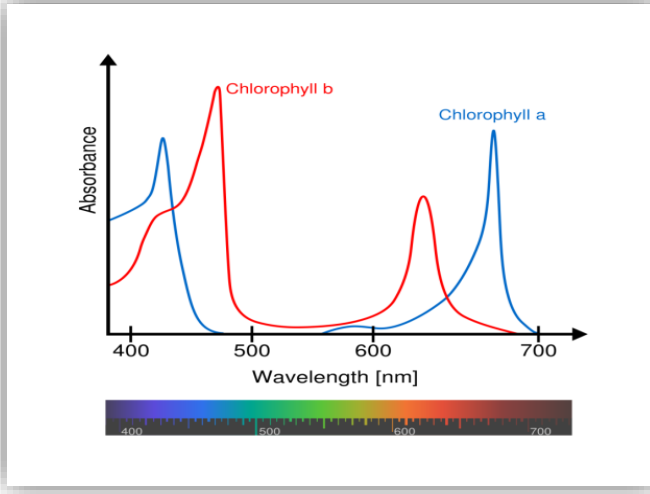
- يمتص اليخضور a بشكل قوي الاشعاعات الزرقاء 430nm و الاشعاعات الحمراء 663 nm .

- يمتص اليخضور b بشكل قوي الاشعاعات الزرقاء 445 nm و الاشعاعات الحمراء 645 nm

و أطراف الامتصاص التي ذكرناها تختص بمستخلصات اليخضور في المذيبات العضوية و تختلف أطراف الامتصاص عند قياسها و تقديرها في الأوراق الحية في مكانه و موضعه الطبيعي كذلك تختلف تبعا لنوع



المذيب المستخدم في الاستخلاص، كما تختلف في ذروة الامتصاص تبعاً لمصدر الكلوروفيل المستخلص من الأنواع النباتية المختلفة .



الشكل (37): أطيف امتصاص كل من الكلوروفيل أ و الكلوروفيل ب

ب. الكاروتينويدات Carotenoides

توجد أشباه الجزرين Carotenoides مرافقة اليخضور ضمن الصانعات الخضراء في النباتات ذات التركيب الضوئي، فتنشر في جميع النباتات الراقية وكذلك في العديد من الكائنات الدقيقة بما فيها الطحالب الحمراء والخضراء و بكتيريا التمثيل الضوئي، تدخل ضمن التربينات الرباعية (Tetraterpen)، و لقد تم عزل أول أفراد الكاروتينويدات وهو الكاروتين من جذور نبات الجزر و منه اشتق الاسم سنة 1831 م و ظل الأمر كذلك حتى سنة 1925 حيث استطاع العديد من العلماء تحديد التركيب الكيميائي لبعض الكاروتينويدات وغالباً ما تكون مقنعة باللون الأخضر لليخضور، ولكن عند زوال هذا الأخير تظهر ألوانها التي تتدرج بين البرتقالي والأصفر وهي التي تكسب الأوراق النباتية ألوانها المميزة في فصل الخريف.

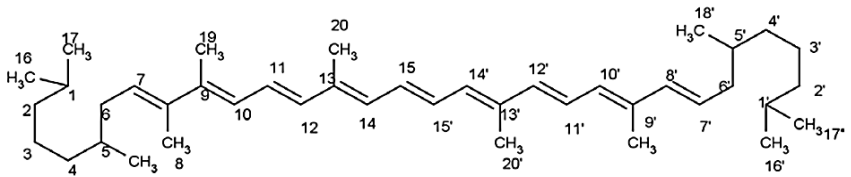


تعد هذه الأصبغة من الناحية الكيميائية مركبات كربونية مهدرجة، تحتوي على 40 ذرة كربون، وتكون سلسلة خطية ذات روابط مضاعفة متناوبة مع روابط بسيطة. وتحمل السلسلة في أحد طرفيها أو في كليهما حلقة عضوية مغلقة أو مفتوحة، لا تنحل هذه الأصبغة في الماء- بسبب السلسلة الكربونية- بل تنحل في المذيبات العضوية (كالكحول)، وتقسم إلى 3 مجموعات :

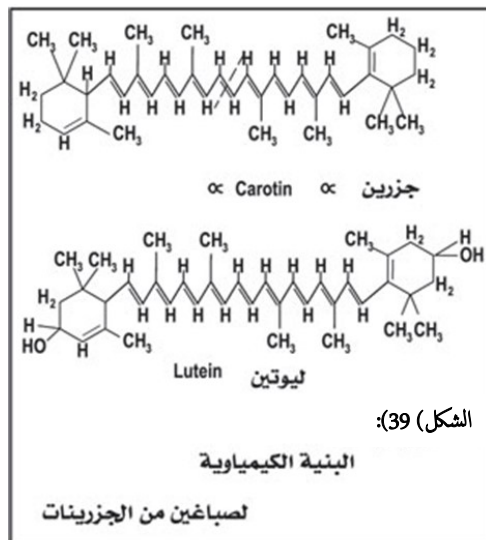
- **الجزرينات Carotenes** وهي أصبغة لا يدخل الأكسجين في تركيبها الكيميائي، ومثالها الجزرين بيتا-b-caroten، الذي يمثل المصدر الرئيس لفيتامين أ في الطبيعة.

- **الأكزانثوفيلات xanthophylles** يدخل الأكسجين في تركيب هذه الأصبغة، الكربونية - الأكسجينية ومنها صباغ الليوتين lutein مثل الذي يوجد بكثرة في الأزهار والثمار الناضجة

الليكوين Lycopene : وهي صبغة حمراء توجد في ثمار الطماطم و تتكون من سلسلة مستقيمة من الهيدروكربونات غير المشبعة و هذه السلسلة تتكون من وحدتين متماثلتين طبق الأصل و متصلتين مع بعض برابطة زوجية بين ذرتي الكربون 15-15 و الرمز الكيميائي العام هو $C_{40}H_{56}$



الشكل (38): التركيب الكيميائي للليكوين



(الشكل 39):

البور المحتمل للكاروتينويدات

تركزت معظم الدراسات السابقة على البور الفيزيولوجي للكاروتينويدات وعلاقتها بفيتامين أ و التغذية الحيوانية، أما في السنوات الأخيرة فقد وجه العلماء انتباههم إلى البور المحتمل أن تلعبه الكاروتينويدات في النبات و يوجد دوران على الأقل هما:

1. وقاية الكلوروفيل من الأكسدة الضوئية Photooxidation

— فقد وجد أن تعريض بادرات الذرة الصفراء الطافرة وهي طفرة خالية من الكاروتينويدات إلى الظروف الهوائية والضوء فإنها تخلق الكلوروفيل و لكن إذا طالت مدة الإضاءة فإن الكلوروفيل يتحطم بينما إضاءتها في جو من النتروجين فإن الكلوروفيل لا يتحطم ، وكذلك الطحالب الخضراء المزرقة الطافرة *Rhodospseudomonas spheriodes* و التي تعاني من أكسدة الكلوروفيل فهذه الطفرة تنمو و تمثل ضوءاً في ظروف لاهوائية، و في الواقع عدد قليل من الطفرات الكلوروفيلية التي ينقصها



الكلوروفيل هي في الواقع طفرات كاروتينويدية و هذه الظواهر أدت إلى اقتراح دور الكاروتينويدات في حماية الكلوروفيل من الأكسدة .

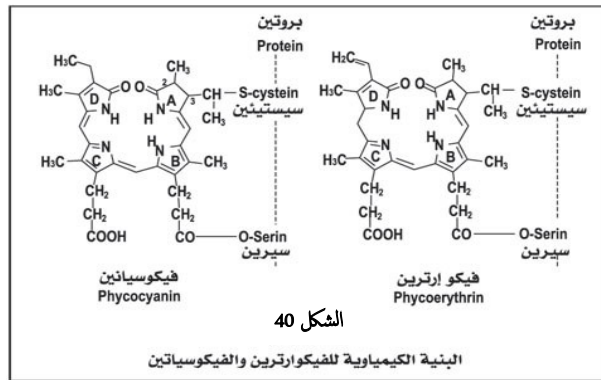
2. امتصاص وقل الطاقة إلى الكلوروفيل أ :

دور الكاروتينويدات في عملية التركيب الضوئي هو دور ثانوي حيث وجد أن النباتات التي تحتوي على الكاروتينويدات و الخالية من اليخضور لا تستطيع أن تقوم بعملية التركيب الضوئي و منه فإن الطاقة الممتصة من قبل الكاروتينويدات تنقل إلى اليخضور أ حي تستغل في عملية التركيب الضوئي .

ج. صبغات الفيكوبيلينات

تتألف هذه الأصبغة من أربع حلقات يبرول Tetrapyrrol مرتبطة بعضها ببعض، وترتبط بسلسلة بروتينية. وتعد هذه الأصبغة مركبات قابلة للانحلال في الماء، فهي لا تحتوي في بنيتها على جذر فيتول أو على شاردة مغنيزيوم كما في اليخضور .

تقسم الفيكوبيلينات إلى ثلاث مجموعات صباغية هي: أصبغة الفيكوارترين phycoerytherin الحمراء والتي تتواجد في الطحالب الحمراء (Rhodophyceae) وكل من أصبغة الفيكوسيانين phycocyanin ذات اللون الأزرق والتي تتواجد في الطحالب الخضراء المزرق (Cyanophyceae) والألوفيكوسيانين allophycocyanin ذات اللون الأزرق.



أطراف الامتصاص لصبغات الفيكوبلينات ذات أهمية خاصة إذا اعتبرنا أن الفيكوبلين له نشاط في نقل الطاقة الضوئية للكوروفيل لاستغلالها في التمثيل الضوئي حيث أن الفيكوسيانين و الفيكوارثرين تمتص الضوء بكفاءة في مجال من أطوال موجات لا يمتصها الكلوروفيل و منه فدورها في عملية التمثيل الضوئي دور غير مباشر و بهذا تسمى بالصبغات المساعدة

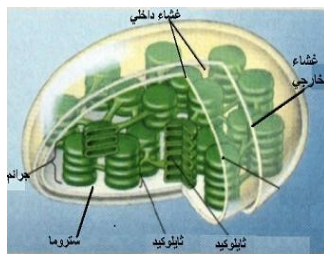
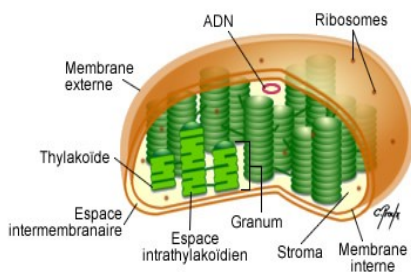
مقر عملية التمثيل الضوئي

الصانعات الخضراء عضيات قطرها بين 4-6 ميكرو متر وسمكها من 1-3 ميكرو متر عموماً ويختلف عددها و حجمها و شكلها حسب نوع الخلية والحالة الفيزيولوجية لها. الصانعات الخضراء مصنع يتم فيه إنتاج الأكسجين والمادة العضوية في خلايا النباتات الراقية. يحيط بالصانعة الخضراء غشاءان، أحدهما خارجي ، والآخر داخلي، وتحتوي أغشية الكيسات على الأصبغة وبعض الأنظمة ومستقبلات الإلكترونات التي تساهم في عملية التركيب الضوئي. ينخفض من الغشاء الداخلي في أقسام منه نحو الداخل مشكلاً كيسات أو حويصلات قرصية تدعى تيلاكويدات Thylakoides ، تبدأ بالانضغاط على نفسها تاركة في داخلها حيزاً ضيقاً يدعى الحويصلus loculus ، ولا تلبث فيما بعد أن تنفصل عن الغشاء الداخلي متحررة ضمن حشوة الصانعة stroma . تحتوي الحشوة على معظم أنزيمات التركيب الضوئي إضافة الى حبيبات نشوية وأحماض نووية وجسيمات ريبية.

ويمكن للحويصلات أن تتكدس فوق بعضها في مناطق من الصانعة مشكلة حبيبات grana ، أو تستمر متوازية ضمن حشوة الصانعة مشكلة الصفائح الحشوية .

تنشأ الصانعات الخضراء من أجسام صغيرة قابلة للانقسام والتمايز، تعرف بالأجسام البدئية initial-bodies التي توجد ضمن الخلايا الفتية، ولا تلبث هذه الأجسام إذا ما توافر الضوء، أن تتوسع وتزداد حجماً معطية صانعات خضراء وظيفية.





الشكل (41): مافوق بنية الصانعة الخضراء

تركيب الثيلاكويد:

يتكون الثيلاكويد من معقدات بروتينية تعرف بالأنظمة الضوئية و نواقل للإلكترونات و كذا الكرية المذبذبة المتواجدين على مستوى غشاءه .

● النظامان الضوئيان في عملية التركيب الضوئي :لقد وجد أنه من أجل شطر جزيئات الماء وانتقال الإلكترونات في سلسلة النقل الإلكتروني الضوئي لابد من توافر أصبغة تركيب ضوئي ونواقل إلكترونية محددة ترتبط جميعاً وفق ترتيب محدد في مجموعتين من البروتينات المتخصصة ضمن الأغشية الثلاثية مشكلة ما يعرف بنظامي التركيب الضوئي الثاني ثم الأول photosystem II, I المعروفين باختصارين PSI و PSII بناءً على النماذج المقترحة فان الكلوروفيل وما يتبعه من صبغات ومستقبلات للضوء تنتظم في وحدات يطلق عليها أنظمة ضوئية (Photosystems) ويوجد نوعين من الأنظمة الضوئية هما:

النظام الضوئي الأول (Photosystem I) وهو غني بجزيء الكلوروفيل أ ويرمز إليه بالرمز (P700) و يحتوي على الكاروتينويدات و كمية أقل من الكلوروفيل ب درجة امتصاص الضوء المثلّي له تكون عند 700 nm، يتواجد على حدود واجهة الجران .

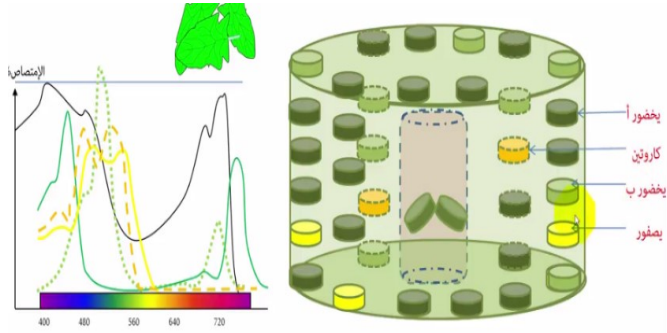
النظام الضوئي الثاني (Photosystem II) وهو أيضا يحتوي على جزيء كلوروفيل أ خاص ويرمز إليه بالرمز (P680) لأن درجة امتصاص الضوء المثلّي له تكون عند 680 nm و الذي يكون محادي للحشوة.



ويحتوي كل من هذين النظامين على عدد من الصبغات يتراوح ما بين 60 - 2000 جزيئ على حسب العضوية ، تعمل مع بعض كنقاط استشعار للطاقة الضوئية. وعند امتصاص وحدة ضوء (Photon) بواسطة أول جزيء كلوروفيل فإنه يتم نقل وحدة الضوء بواسطة هذه الصبغيات الواحد تلو الآخر عن طريق الرنين الموجهي إلي أن تصل إلي جزيء الكلوروفيل الخاص في النظام وهو إما (P700) أو (P680) والذي يقع في مركز التفاعل (Reaction center) للنظام الضوئي و التي تسمى بالمصايد ، وعلى إثر ذلك تنطلق إلكترونات عالية الطاقة من جزيء الكلوروفيل المستحث بواسطة وحدة ضوئية.

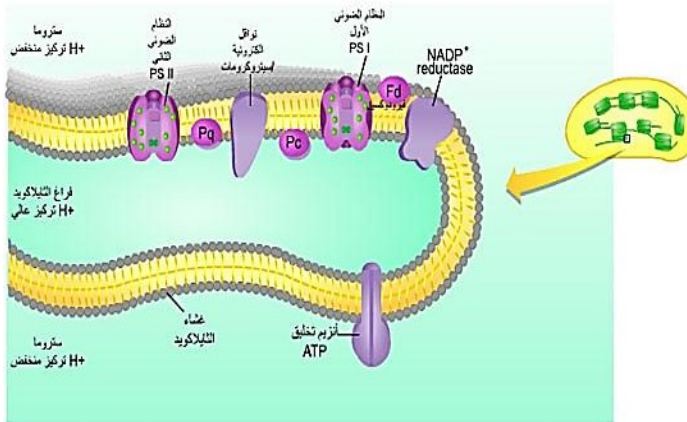
- **نواقل الإلكترونات :** وهي معقدات بروتينية تقوم بنقل الإلكترونات يطلق عليها جميعا سلسلة الإنتقال الإلكتروني و المتمثلة في بلاستوكينون PQ، سيتوكروم Cyt ، بلاستوسيانين Pc ، فيرودوكسين Fd، فيرودوكسين -NADP-ريدوكتاز Fdr
- **أنزيمات مركبة للـ ATP :** وهي بروتينات على شكل كريات مذنبه تتكون من قاعدة وعنق ورأس كروي، تبرز الكريات بإتجاه الحشوة، تعمل على تركيب الـ ATP ولذا تدعى بـ ATP Synthase.





الرمز المستعمل	عدد الجزيئات	نوع الصبغة	التسمية
$P_1-P_2-P_3\ldots P_n$	مئات	يخضور أ - يخضور ب	أصبغة هوائية
	عشرات	أشباه الجزرين	
PSII في P_{680} PSI في P_{700}	2	يخضور أ	أصبغة مركز التفاعل

الشكل (42): الأنظمة الضوئية



الشكل (43): تركيب غشاء الثيلاكويد



آلية التركيب الضوئي

عملية التركيب الضوئي هي عملية كيموحيوية يتم من خلالها تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية كامنّة ضمن جزيئات المادة العضوية و وفقاً للمعادلة التالية



ولقد أسهم العديد من العلماء للتوصل إلى حقيقة التفاعلات التي تتم خلال عملية البناء الضوئي و كان أفضلهم العالم Blackman 1905، حيث توصل بالأدلة إلى أن عملية البناء الضوئي ليست تفاعل كيمووضوئي فقط photo chemical reaction بل تشمل تفاعل كيموحيوي أيضاً biochemical reaction.

التفاعلات الكيموضوئية

تسبب الطاقة الضوئية الممتصة بواسطة جزيء الكلوروفيل إعادة ترتيب التركيب الإلكتروني له و يكون نتيجة ذلك تكوين جزيء كلوروفيل ذي تناسق غير ثابت بدرجة كبيرة و يكون في حالة إثارة و يعود الكلوروفيل إلى حالته الأصلية و هي حالة الحمود في زمن مقداره 10^{-9} من الثانية و تسمى بالإثارة الكيموضوئية في البلاستيدات الخضراء و هي المسؤولة مباشرة عن

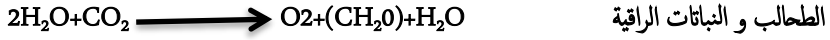
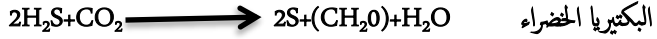
- أكسدة الماء ضوئياً
- اختزال المرافق الانزيمي NADP^+ (Nicotineamide Adenine Dinucleotide)
(Phosphate)
- فسفرة ADP إلى ATP (Adenosine Tri Phosphate)

أصل الأكسجين المنطلق في عملية التمثيل الضوئي

أظهرت الدراسات الكيموحيوية المقارنة التي قام بها العالم فان هيل بعض الخطوات المبدئية التي تقودنا إلى الحديث عن عملية التمثيل الضوئي و لقد أوضح أن اختزال أو ارجاع ثاني أكسيد الكربون يتطلب أكسدة مادة مانحة للهيدروجين يكون مصدرها بيئة النمو - حيث هناك العديد من المواد المانحة التي تستعملها البكتيريا ضوء تمثيلية من بينها الكحولات و الأحماض وكذا المركبات غير عضوية مثل كبريتيد الهيدروجين



والشوكبريتات ، ويحتاج تمثيل CO₂ عند بكتيريا الكبريت الخضراء وجود كبريتيد الهيدروجين كإداة مانحة للهيدروجين وأحد منتجات هذا التفاعل هو إنتاج غاز الكبريتيد، وبالمقارنة فإن التمثيل الضوئي في الطحالب والنباتات الراقية يحتاج إلى الماء كإنتاج للهيدروجين و يكون O₂ الجزئي هو أحد نواتج التفاعل



و لقد شجع التشابه الواضح بين التمثيل الضوئي بينهما إلى اقتراح صيغة التمثيل الضوئي

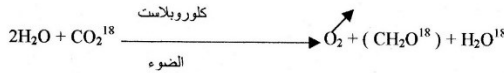
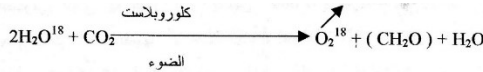


و توجد نقاط مهمة توصل إليها العالم فان هيل :

- يكون مصدر الأكسجين المنطلق هو الماء و ليس ثاني أكسيد الكربون

- لا يعتمد تمثيل CO₂ على الضوء

و لقد ايدت هذه النتائج فيما بعض باستعمال النظائر المشعة و ذلك باستخدام الأكسجين الثقيل O¹⁸



الفسفرة الضوئية Photophosphorylation

• الفسفرة الضوئية غير دائرية أو المفتوحة: Non-cyclic photophosphorylation

في هذا النوع من الفسفرة يعمل النظامين الضوئيين (PSI & PSII) معا في وقت واحد، ويحدث فيها انحلال ضوئي للماء كإنتاج للبروتونات والإلكترونات (المكونة لذرات الأيدروجين) ويتصاعد الأكسجين كإنتاج ثانوي، وينتج عنها تكوين NADPH, H⁺ و ATP ويمكن توضيح آلية الفسفرة الضوئية غير الدائرية في النقاط التالية:



- عندما تمتص جزيئات الكلوروفيل والصبغات المساعدة في كلا النظامين الضوئيين فوتونات الضوء فإنها تثار وتنقل طاقة الإثارة من جزيئات الصبغات المساعدة إلى جزيئات كلوروفيل (أ) الخاصة ومنها تنتقل إلى مركز التفاعل في كلا النظامين (أى كلوروفيل P700 في النظام الضوئى الأول وكلوروفيل P680 فى النظام الضوئى الثانى) فترفع مستوى طاقته إلى مستوى إثارة يتسبب فى إطلاق الإلكترونات من مراكز التفاعل إلى مستقبلاتها المؤكسدة، كما يحدث إنحلال (انشطار) للماء بتأثير الطاقة الضوئية إلى أكسجين يتصاعد وهيدروجين يتجمع في تجويف الثيلاكويد

- بعد إثارة كلوروفيل (أ) (P700) مركز التفاعل فى النظام الضوئى الأول (PSI) تنتقل الإلكترونات منه إلى مستقبل يتأكسد P700 ثم تنتقل الإلكترونات من هذا المستقبل إلى الريدوكسين (Fd) ومنه إلى الفيرودوكسين - $NADP^+$ - الريدوكتاز الذي يعمل على اختزال المستقبل النهائى للإلكترونات وهو المرافق الإنزيمى المؤكسد NADP الذى يختزل إلى $NADPH, H^+$ وهو يمثل القوة الإختزالية الناتجة عن تفاعل الضوء. وعندما تنتقل الإلكترونات من مركز التفاعل (P700) يتولد فراغ به ويعوض هذا النقص فى الإلكترونات من البلاستوسيانين وهو حامل الكترولونات يوجد بالقرب من جزيئات الصبغة. P700 .

- تؤدى إثارة كلوروفيل أ (P680) مركز التفاعل فى النظام الضوئى الثانى (PSII) فتتأكسد صبغة P680 ثم تنتقل الإلكترونات إلى البلاستوكينون (PQ) Plastoquinone الذى يختزل إلى (PQH_2) ومنه تنتقل الإلكترونات إلى حامل ذو جهد إختزالى منخفض وهو معقد سيتوكروم b6 ف Cytochrome b6/f complex، ويقترن ذلك بتكوين مركب ATP الغنى بالطاقة، حيث تستغل الطاقة التى تفقدها الإلكترونات أثناء إنتقالها من PQ إلى Cyt.b6/f فى ربط مجموعة فوسفات غير عضوية Pi مع مركب ADP لتكوين مركب ATP وبذلك يكون قد تم تحويل الطاقة الضوئية إلى طاقة كيميائية وخزنت فى رابطة الفوسفوريك الطرفية فى مركب ATP ، وبعد ذلك تنتقل الإلكترونات من



Cyt.b6/f إلى البلاستوسيانين (PC) (Plastocyanin) الذى ينقل الإلكترون إلى كلوروفيل أ (P700) ليعوض الإلكترونات التى نقصت عند إنتقالها منه سابقا، وبذلك يستمر سريان الإلكترونات بين النظامين فى وقت واحد. عندما تنتقل الإلكترونات من مركز التفاعل (P680) يتولد فراغ أو عجز فى الإلكترونات به ويعوض هذا العجز بالإلكترونات الناتجة من إنحلال الماء ضوئيا لشغل الفراغ فى مركز التفاعل (P680) وينطلق الأكسجين. وإنحلال الماء ضوئيا مرتبط بالنظام الضوئى الثانى ويلزم وجود أيونات المنجنيز (Mn) لإتمام إنحلال الماء ضوئيا .

الفسفرة الضوئية الدائرية: Photophosphorylation

فى هذه العملية تنتقل الإلكترونات من كلوروفيل أ (P700) مركز التفاعل فى النظام الضوئى الأول بعد إثارته إلى إلى الفريديوكسين (Fd) ومن ثم لا تنتقل إلى مستقبلها النهائى $NADP^+$ وإنما تنتقل الإلكترونات من إلى (Cyt.b6/f) ثم تنتقل إلى البلاستوسيانين (Pc) ثم تعود الإلكترونات مرة أخرى إلى مركز النشاط (P700) فى النظام الضوئى الأول (PSI) ويصاحب هذا السريان الدائرى للإلكترونات تكوين جزيء واحد من ATP لكل فوتون من الضوء يمتصه PSI، ولايصاحب عملية النقل الدائرى للإلكترونات (الفسفرة الضوئية الدائرية) إنحلال للماء ضوئيا وبالتالى لا يتصاعد أكسجين وكذلك لا يتكون $NADPH, H^+$ و بالتالى لا يتم إختزال CO_2 .

الفسفرة الضوئية الدائرية هي عملية ممتمة ضمن التمثيل الضوئى، وتحدث بشكل أساسي فى البكتيريا الضوئية وليس فى النباتات الراقية. هذه العملية تتيح للخلية توليد ATP (الأدينوسين ثلاثي الفوسفات)، الذى يعتبر "عملة الطاقة" فى الخلايا الحية، دون الحاجة إلى نقل الإلكترونات إلى جزيء $NADP^+$ لتكوين NADPH كما يحدث فى الفسفرة الضوئية غير الدائرية الموجودة فى النباتات الراقية.

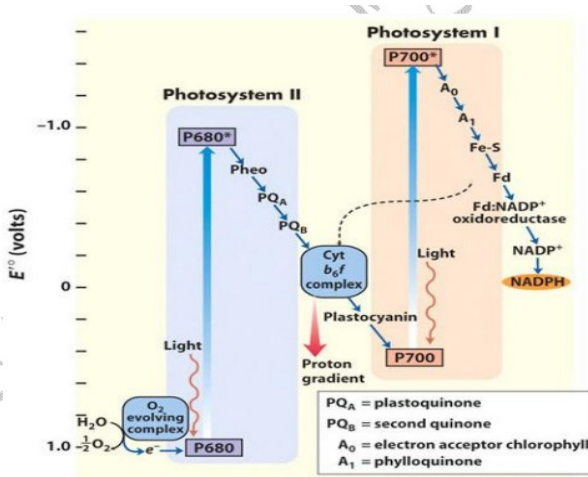
فى النباتات الراقية، الفسفرة الضوئية تشمل عادةً نظامين ضوئيين: النظام الضوئى الثانى (PSII) والنظام الضوئى الأول (PSI). كل منهما يمتص طول موجي مختلف من الضوء بفضل وجود صبغات مختلفة تمتص



في أطوال موجية معينة. PSII يعمل بشكل أفضل مع أطوال موجية قصيرة (حوالي 680 نانومتر أو أقل)، بينما يمكن لPSI امتصاص الضوء في أطوال موجية أطول، مثل 700 نانومتر أو أكثر.

عندما تضاء النباتات بطيف أطول من 680 نانومتر، مثل 700 نانومتر، يتم تفعيل النظام الضوئي الأول (PSI) بشكل أساسي. ومع ذلك، في ظروف معينة، يمكن للنباتات تشغيل مسار الفسفرة الضوئية الدائرية حول PSI لزيادة توليد ATP عندما يكون هناك نقص في NADP^+ المتاح للحد منه إلى NADPH. هذا المسار يدور حول PSI، معيدا الإلكترونات من نهاية سلسلة نقل الإلكترون إلى بدايتها، مما يسمح بتوليد المزيد من ATP دون إنتاج NADPH.

لذلك، في حين أن النباتات الراقية قادرة على استخدام ضوء بطول موجي 700 نانومتر عبر PSI، الفسفرة الضوئية الدائرية التي تحدث بشكل أساسي في البكتيريا الضوئية هي عملية مختلفة ولكن مع مبدأ مشابه يمكن أن يحدث في النباتات تحت ظروف معينة لزيادة توليد ATP.



الشكل (44): مخطط Z يوضح تفاعلات الأكسدة والإختزال المعتمدة على الضوء (التفاعلات الكيموضوئية) وتخليق القوة التمثيلية (ATP & NADPH)

نواتج التفاعلات الضوئية

نواتج تفاعلات الضوء وهى مركبات ATP ، $NADPH, H^+$ وهما القوة أو الطاقة التمثيلية اللازمة لتفاعل الظلام (المرحلة الثانية فى عملية البناء الضوئى)، حيث تنتج هذه القوة التمثيلية فى أغشية الثيلاكويدات ثم تنتقل منها إلى الستروما ليقودان تفاعل الظلام (تثبيت وأختزال CO_2) إلى كربوهيدرات. وقد أثبتت الأبحاث أن عدد الفوتونات الضوئية اللازمة لتصاعد جزيء واحد من الأكسجين O_2 أو تثبيت جزيء واحد من CO_2 هى 8 فوتونات ضوئية. وبالتالي فإن أكسدة جزيئين من الماء لكى يتصاعد جزيء أكسجين يلزمه 8 فوتونات حيث يستغل مركز التفاعل الأول PSI أربعة فوتونات ومركز التفاعل الثانى PSII الأربعة فوتونات الأخرى. ويرتب على إخلال جزيئين من الماء ضوئيا إطلاق 4 إلكترونات ويؤدى إمتصاص 4 فوتونات ضوئية بواسطة النظام الضوئى الثانى إلى سريان هذه الإلكترونات من الماء إلى البلاستوسيانين تستغل الطاقة التى تفقده الإلكترونات أثناء هذا السريان فى نقل H^+ من الستروما إلى تجويف الثيلاكويد عبر غشاء الثيلاكويد و الناتجة من نقلها بواسطة السيتركوروم من التجويف إلى الحشوة كذا الناتجة من تحلل الماء مسببا تدرجا فى جهد البروتونات يستغل فى تكوين 3 جزيئات ATP ، أما الأربعة الفوتونات التى تمتص بواسطة النظام الضوئى الأول فتفقد سريان الإلكترونات من البلاستوسيانين إلى مستقبلها النهائى $NADP^+$ فتختزل جزيئين منه مكونة $NADPH, H^+$.

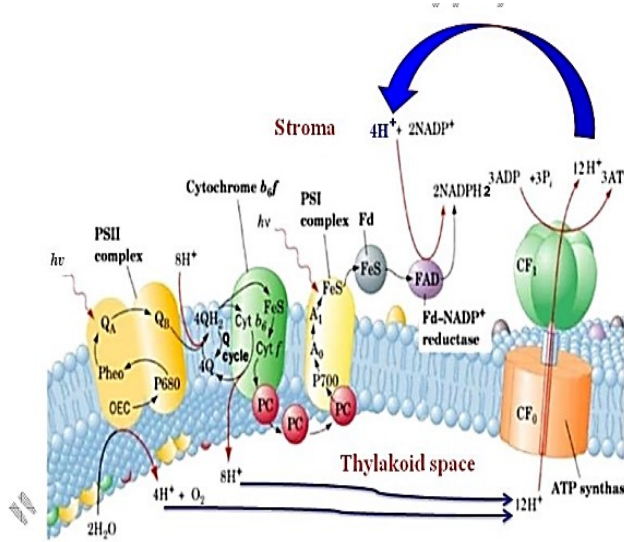
وهذه المركبات الناتجة من أكسدة جزيئين من الماء ضوئيا وهى 3 جزيئات ATP و 2 جزيء $NADPH, H^+$ تكفى لتثبيت وإختزال جزيء واحد من CO_2 لتكوين سكر مفسفر كما توضح المعادلة التالية :



يتضح من المعادلة السابقة أن تثبيت جزيء واحد CO_2 ينتج عنه جزيء CH_2O وهى أصغر وحدة بنائية للسكريات، وبالتالي لكى يتكون جزيء واحد من سكر $C_6H_{12}O_6$ الناتج الرئيسى لتفاعلات

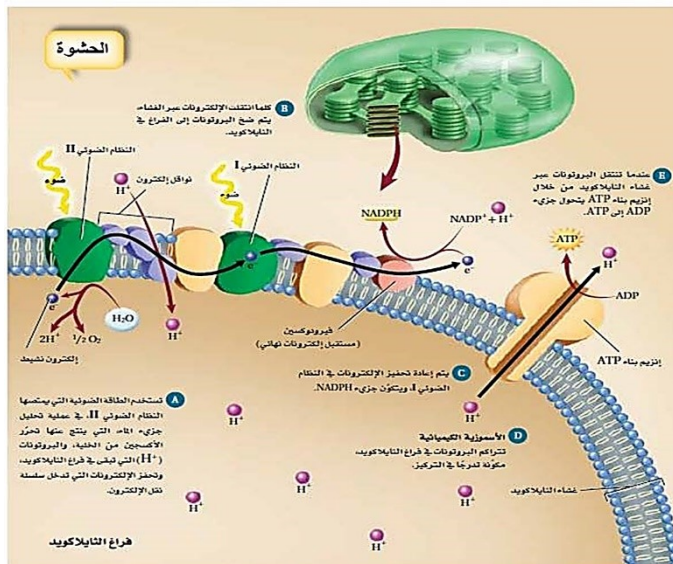


الظلام) فإنه يلزم تثبيت 6 جزيئات CO₂ وهذه يلزم لتثبيتها وإخترالها طاقة تمثيلية تتألف من 18 جزء ATP و12 جزء NADPH, H⁺ وهذه الطاقة التمثيلية لكي يتم تكوينها من عملية الفسفرة الضوئية غير الدائرية تحتاج إلى إمتصاص 48 فوتون ضوئي يستغلها النظامين الضوئيين، ويحدث إنحلال لـ 12 جزء ماء ضوئياً لينطلق منها 24 إلكترون تسرى في حوامل نقل الإلكترون التي تربط بين النظامين الضوئيين ويترتب على سريانها ووصولها إلى مستقبلها النهائي



The oxidation of 2 H₂O requires 8 photons to transport 4 e⁻ through the system, resulting in the accumulation of 12 H⁺ in the thylakoid space and generation of 3 ATP & 2 NADPH in the stroma

الشكل 45 : نواتج المرحلة الكيميائية



الشكل (46) : تفاعلات المرحلة الكيميائية

تفاعلات الظلام

تسمى أيضا التفاعلات الكيميائية أو تفاعلات تثبيت وإختزال CO_2

1. تحدث هذه التفاعلات في الستروما.
2. لا يلزمها وجود الضوء ولكنها تعتمد على نواتج تفاعلات الضوء (ATP & $NADPH$)
3. في تثبيت وإختزال CO_2 تفاعلات إنزيمية (كيميائية) بطيئة وتتأثر بدرجة الحرارة.
4. يتم تثبيت وإختزال CO_2 في النباتات من خلال ثلاث مسارات أو ثلاثة طرق على أساس الاختلافات الفسيولوجية والتشريحية بينها، وتمثل الاختلافات الرئيسية بين المسارات الثلاثة في المستقبل الأول لثاني أكسيد الكربون، والنواتج الأول من تثبيت CO_2 .



الطريق الأول أو المسلك الأول :

تثبيت واختزال CO_2 في النباتات ثلاثية الكربون (C_3 plants) وتسمى دورة كالفن بنسون (Calvin and Banson Cycle) في هذا المسلك يكون الناتج الأول بعد تثبيت CO_2 هو مركب ذو ثلاث ذرات كربون هو حمض 3- فوسفوجلريك 3PGA و المستقبل الأول لثاني أكسيد الكربون هو سكر Ribulose-1,5-biphosphate (RuBP). الريبولوز 5-1 ثنائي الفوسفات

الطريق الثاني أو المسلك الثاني :

تثبيت واختزال CO_2 في النباتات رباعية الكربون (C_4 plants) ويسمى مسلك أو دورة هاتش وسلاك Hatch and Slack Cycle or pathway ، في هذا المسلك يكون الناتج من تثبيت CO_2 هو مركب ذو أربع ذرات كربون وهو حمض الأوكسالوخليك (Oxaloacetic acid OAA) وأحماض رباعية أخرى هي حمض المالك والاسبرتيك، والمستقبل الأول لثاني أكسيد الكربون هو حمض فسفوينول البيروفيك Phosphoenol pyruvic acid PEP

الطريق الثالث أو المسلك الثالث :

مسلك تثبيت CO_2 في النباتات العصارية المتشحمة (Crassulacian acid Metabolism (CAM) ويسمى الأيض الحمضي العشبي، في هذا المسار في هذه النباتات يكون الناتج الأول من تثبيت CO_2 هو مركب عضوي ذو أربع ذرات كربون هو (OAA) مثل النباتات رباعية الكربون والمستقبل الأول ل CO_2 هو (PEP) أيضا فهو نفس مسلك النباتات رباعية الكربون لكنها تختلف عن النباتات رباعية الكربون في ميقات عملية التثبيت حيث يتم تثبيت واختزال CO_2 في الظلام لأن تغور هذه النباتات تفتح في الليل ولا تفتح في النهار وهي وسيلة لتأقلمها مع ظروف البيئة الجافة وقلة الماء.



وعلى أية حال فإن هذه المسالك الثلاثة تشترك في مسار أبيض ثابت وهو دورة كالفن وتستخدم نواتج تفاعلات الضوء (ATP , NADPH) في تثبيت واختزال CO_2 لإنتاج السكريات الأحادية في الأنواع الثلاثة من النباتات واختلاف عملية تثبيت CO_2 واختزاله في النباتات الرباعية والنباتات العصارية المتشعبة إلى أحماض عضوية رباعية الكربون ما هي إلا ميكانيكية لتحسين النمو وزيادة الإنتاجية في النباتات رباعية الكربون، وفي النباتات CAM تكون وسيلة أو ميكانيكية للتأقلم والحماية من ظروف البيئة الصحراوية الجافة. وسيتم شرح عملية تثبيت واختزال ثاني أكسيد الكربون لكل مسلك على حدة وسنبداً بنباتات ثلاثية الكربون أو بدورة كالفن حيث أنها الدورة الرئيسية وتوجد في جميع النباتات الخضراء ثم يلي ذلك نباتات رباعية الكربون وأخيراً النباتات CAM مع إلقاء الضوء على الفروق أو الاختلافات الأساسية في عملية تثبيت واختزال ثاني أكسيد الكربون بين المجموعات الثلاثة.

● المسلك الأول: تثبيت واختزال CO_2 في النباتات ثلاثية الكربون (دورة كالفن وبنسون)

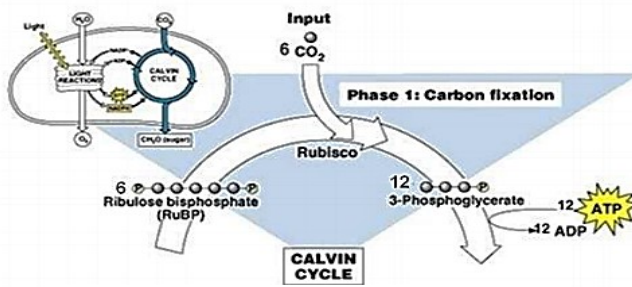
- من أمثلة هذه النباتات الأرز والقمح وفول الصويا التي تعتبر من المحاصيل الزراعية الهامة. ويتم تثبيت ثاني أكسيد الكربون في هذه النباتات بالطريقة التالية:
- تتم تفاعلات دورة كالفن في خلايا النسيج المتوسط. (Mesophyll)
- ويتم تثبيت ثاني أكسيد الكربون مباشرة في دورة كالفن في خلايا النسيج المتوسط.
- يقوم إنزيم كربوكسليز ثنائي فوسفات الرايبولوز (Ribulose diphosphate carboxylase) بتحفيز تفاعل ثاني أكسيد الكربون مع مركب ثنائي فوسفات الرايبولوز.
- ينتج جزيئين من مركب فوسفات حامض الجليسرين وهو المركب الأول الناتج بعد تثبيت ثاني أكسيد الكربون والذي يتكون من ثلاث ذرات كربون، ولذلك سميت هذه النباتات بالنباتات ثلاثية الكربون (C_3)



تشتمل دورة كالفن على تفاعلات كيميائية عديدة تحدث في ستروما البلاستيدات الخضراء حيث توجد جميع الإنزيمات اللازمة لهذه التفاعلات. تلخيص تفاعلات دورة كالفن في ثلاث مراحل رئيسية هي:

- المرحلة الأولى: تثبيت CO_2 أو الكربوكسلة :

في هذه المرحلة يتم اتحاد CO_2 الغاز مع مستقبله وهو سكر ريبولوز 1-5 ثنائي الفوسفات في وجود الماء و إنزيم RuBP carboxylase . rubisco . ليُعطى مركب ذو ست ذرات كربون غير ثابت ينشط سريعا إلى جزيئين من حمض 3- فوسفوجلسريك PGA 3-Phosphoglyceric acid وهو الناتج الأول من تثبيت CO_2 وهو مركب ثلاثي الكربون، ولكن يتم تثبيت 6 جزيئات CO_2 فإنها تحتاج إلى 6 جزيئات من RuBP لتكون 12 جزيء من PGA

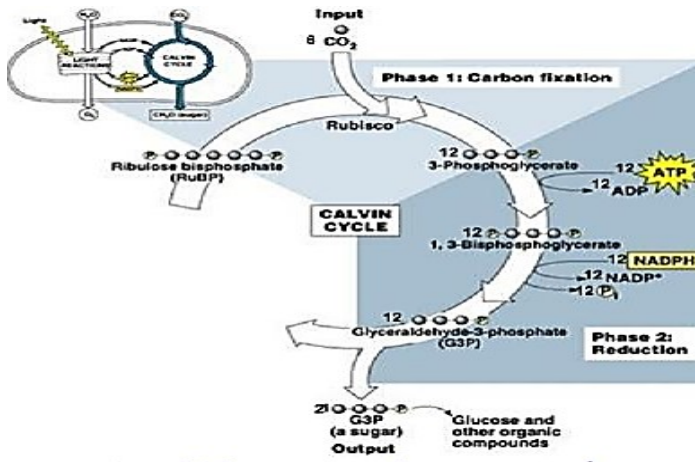


الشكل (47): مرحلة الكربوكسلة

● المرحلة الثانية: المرحلة الاختزالية: Reduction:

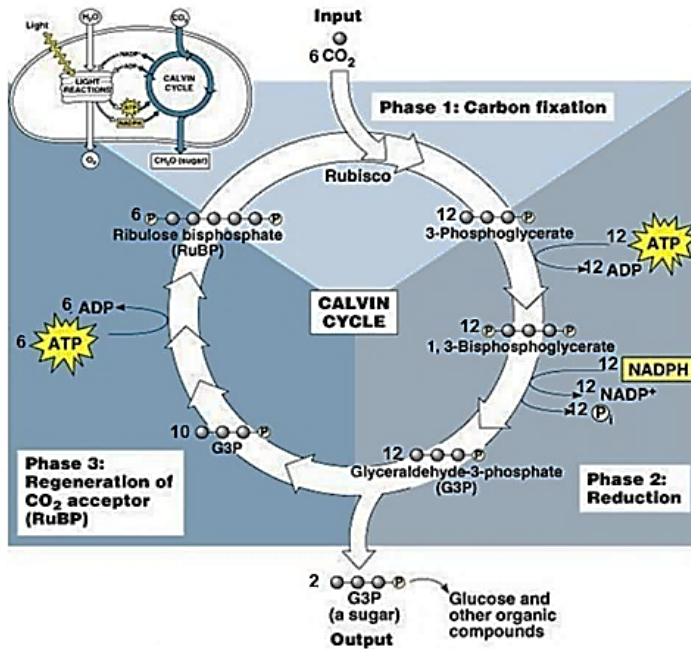
يستقبل كل جزيء من حمض 3- فوسفوجلسريك مجموعة فوسفات أخرى من ATP ليكون حمض 1-3 فسفو جليسريك (ADPG) الذي يختزل بواسطة NADPH, H^+ إلى 3- فوسفوجلسرألدهيد (3PGAL) أى تختزال مجموعة الكربوكسيل (COOH-) إلى مجموعة ألدهيد (CHO-) ، ومركب الفوسفوجلسر ألدهيد هو سكر ثلاثي الكربون وهو يمثل المركب المحورى الذى يدخل فى بناء مركبات كربوهيدراتية عديدة .





الشكل (48): مرحلة الاختزال

● المرحلة الثالثة : إعادة توليد المستقبل وخروج ناتج تثبيت CO₂



الشكل (49): مرحلة تجديد الريبولوز 5-1 ثنائي الفوسفات



هذه المرحلة يخرج ناتج تثبيت CO_2 على صورة جزئ سكر سداسي ويعاد توليد سكر الريبولوز 5-1 ثنائي الفوسفات (RuBP) المستقبل الأول لثنائي أكسيد الكربون باستمرار وذلك عن طريق تحول سكريات وسطية مفسفرة هي سكريات ثلاثية ورباعية وخماسية وسداسية وسباعية الكربون، وهي سكريات أحادية تتخلق من المركب المحوري 3- فوسفوجليسرالدهيد (3PGAL) الناتج بعد الاختزال والمركبات الوسطية الناتجة تكون سريعة التحول وغير ثابتة

● المسار الثاني (النباتات رباعية الكربون)

- هذه النباتات مثل قصب السكر والذرة، يختلف تركيب الورقة فيها عن نباتات ثلاثية الكربون (C_3) تظهر الورقة في نباتات C_4 ترتيبًا دائريًا لخلايا الحزمة الوعائية حول الأوعية الناقلة للماء والغذاء مما يساعد في عملية تثبيت CO_2 بكفاءة أعلى. الخلايا المحيطة بالحزمة الوعائية (خلايا الحزمة الوعائية) تحتوي على كميات عالية من الإنزيم الذي يثبت CO_2 في مركبات عضوية.
- طريقة تثبيت ثاني أكسيد الكربون في هذه النباتات تختلف عن نباتات (C_3) حيث يتم تثبيت ثاني أكسيد الكربون في الخلايا المتوسطة. ويكون أول المركبات الناتجة هو حامض الأكسالوخليك (Oxaloacetic acid) وهو مركب يتكون من أربع ذرات كربون ولذلك سميت هذه النباتات برباعية الكربون. (C_4 plants)

- يقوم إنزيم كاربوكسيليز فوسفو إنول بيروفيت [Phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPCase)] بتنحيز هذا التفاعل.

- يتحول حامض الأكسالوخليك إلى حامض المالك (Malic acid) الذي يدخل إلى الخلية الحزمية.



- تتم عملية نزع ثاني أكسيد الكربون (Decarboxylated) لتحرير ثاني أكسيد الكربون الذي يدخل في دورة كالفن التي تحدث في الخلايا الحزمية.

ومن الناحية الفسيولوجية والكيموحيوية تتميز النباتات رباعية الكربون عن النباتات ثلاثية الكربون بعدة ميزات منها

— أغلبها نباتات إستوائية تعيش في درجة حرارة مرتفعة وشدة إضاءة عالية ونقص في الماء، ومنها ما ينمو في المناطق الباردة المعتدلة كما أن بعضها يتحمل الملوحة وكلها تتميز بمعدل بناء ضوئي عالى وسريع.

— الثغور تغلق بسرعة أى لها مقاومة عالية.

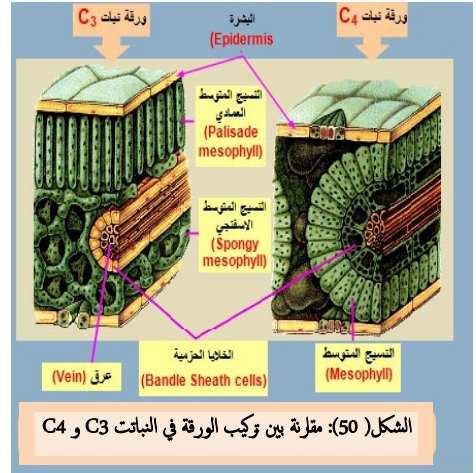
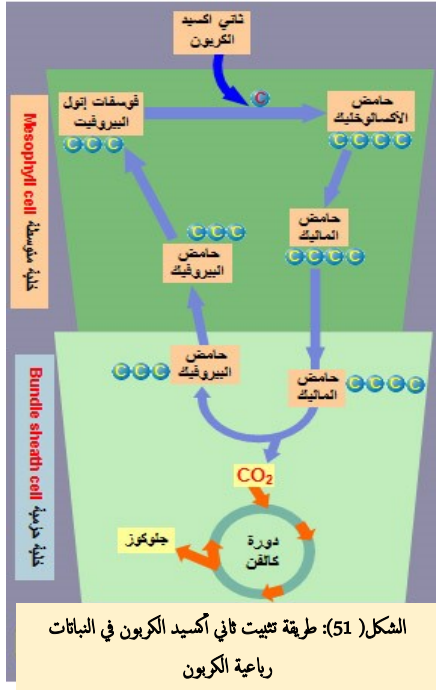
— لا يحدث بها تنفس ضوئي وإن حدث يكون نادراً وبمعدل منخفض للغاية.

— معدل عملية البناء الضوئي أكبر أو ضعف معدلها في النباتات ثلاثية الكربون.

— سرعة نموها عالية نتيجة لكفاءة بنائها الضوئي العالية.

— إنتاجيتها عالية.





المسار الثالث (عند نباتات الأيض الحمضي العشبي): [Crassulacean acid metabolism (CAM)]

- تضم أكثر من 25 عائلة من النباتات مثل الأناناس والصبّار، التي تنمو في ظروف بيئية جافة (صحراوية) تتميز هذه النباتات ببعض الخصائص التشريحية والفسيولوجية التي تميزها عن النباتات العادية مثل:
 - زيادة سمك طبقة الأدمة على بشرة الأوراق، صغر حجم الأوراق، الثغور غائرة تغطيها شعيرات.
 - هذه النباتات لا يوجد بها غلاف الحزمة بل لها نوع واحد من البلاستيدات الخضراء في خلايا النسيج المتوسط فقط.
 - تكيفت هذه النباتات مع هذه الظروف بعدة عوامل منها المحافظة على الماء وذلك بغلق الثغور أثناء النهار وفتحها أثناء الليل. وبالرغم من أن غلق الثغور أثناء النهار في هذه النباتات يساعدها على المحافظة على

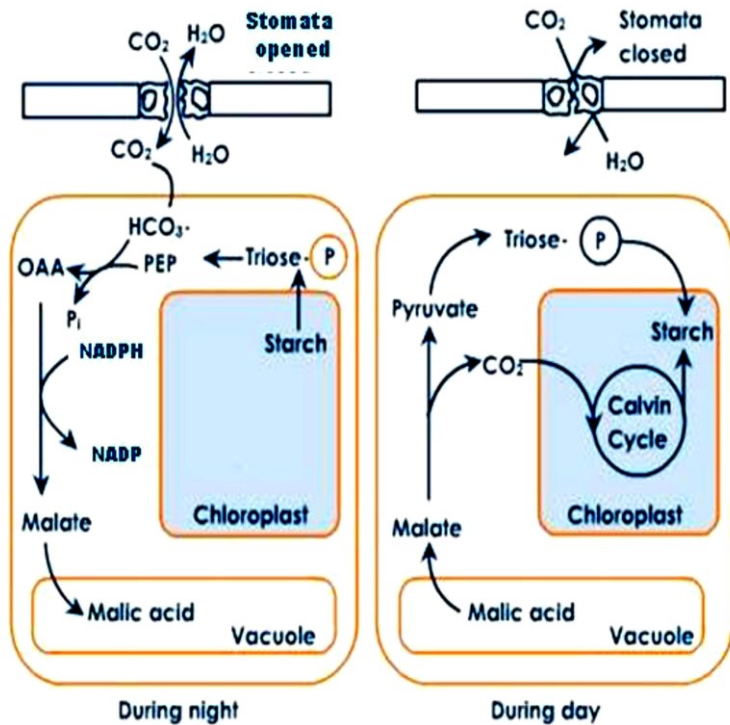


الماء، لكنه يمنع دخول ثاني أكسيد الكربون. لذا فإن دخول ثاني أكسيد الكربون وعملية تثبيته وتحويله إلى مركبات عضوية مختلفة تتم عندما تكون الثغور مفتوحة أثناء الليل. يطلق على هذه الطريقة اسم الأيض الحمضي العصبي (CAM) وفيها يتم تثبيت ثاني أكسيد الكربون بطريقة تشبه تثبيته في النباتات رباعية الكربون (C_4)، من حيث أن المركب العضوي الأول الذي يتم تثبيت ثاني أكسيد الكربون فيه هو حامض الأسالوخليك وهو يتكون من أربع ذرات كربون، إلا أن هناك اختلافات هامة بين النوعين وذلك كما يلي:

- تتم عملية تثبيت ثاني أكسيد الكربون بواسطة إنزيم كاربوكسيليز فوسفو إنول بيروفيت وارتباطه مع حامض البيروفيك معطياً حامض الأسالوخليك تتم أثناء الليل فقط في خلايا النسيج المتوسط (Mesophyll cells)، التي تقوم بتخزين الأحماض العضوية الناتجة بعد تثبيت ثاني أكسيد الكربون في الفجوات العصارية حتى الصباح.

- أثناء النهار يتحرر ثاني أكسيد الكربون من الأحماض العضوية ويدخل دورة كالفن لإكمال تفاعلات الدورة في خلايا النسيج المتوسط أيضاً وليس في الخلايا الحزمية كما في النباتات رباعية الكربون. و بناء على كل ما سبق يمكن كتابة معادلة البناء الضوئي بالشكل التالي:





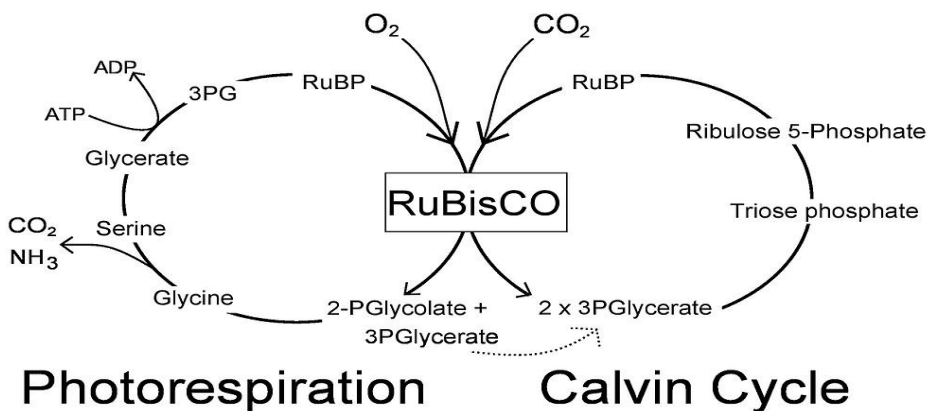
الشكل (52): طريقة تثبيت CO_2 عند نباتات CAM

التنفس الضوئي Photorespiration

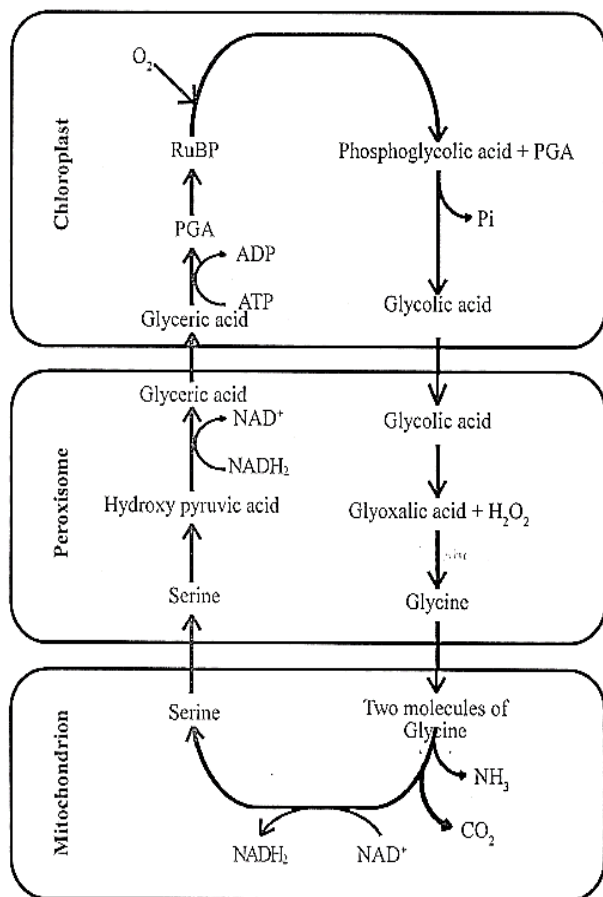
إن عملية التنفس الضوئي تحدث تحت ظروف الحرارة والإضاءة المعتدلة بمعدل 3/1 أي بمعدل تفاعل واحد من كل أربعة تفاعلات لانزيم الروبيسكو مما يؤدي إلى انخفاض كفاءة عملية البناء الضوئي بنسبة 25 % و تزداد هذه النسبة بتوفر العوامل المشجعة للتنفس الضوئي مثل درجات الحرارة العليا و زيادة شدة الإضاءة و غيرها من العوامل التي تؤدي إلى زيادة تركيز الأكسجين بالنسبة لتركيز ثاني أكسيد الكربون في الانسجة الورقية



عندما ينخفض مستوى CO_2 داخل الأوراق لسبب ما و لكن ارتفاع درجة الحرارة فإن انزيم الروبيسكو يبدأ بربط O_2 مع RuBP بدلا من CO_2 و بدلا من أن ينتج 2 جزئ من 3PGA فإنه ينتج جزيء منه فقط بالإضافة إلى جزيء من مركب سام هو Phosphoglycolate، لكن النباتات تمتلك مسالك أو ميكانيكيات تستطيع من خلالها تحويل مركب Phosphoglycolate السام إلى مركب Glycolic الذي ينتقل إلى البيروكسيزومات و يتحول إلى Glycine و هذا بدوره يتحول إلى Serine و يستخدم السيرين بعد ذلك في تكوين مركبات عضوية أخرى جميع هذه التحولات تستهلك طاقة النبات كما تؤدي عملية التنفس الضوئي إلى انخفاض صافي ثاني أكسيد الكربون المثبت بمقدار 50% و بالتالي فإن النباتات التي تمتلك طرق متحورة لتثبيت و اختزال CO_2 تستطيع من خلالها تجنب حدوث التنفس الضوئي أو تقليل حدوثه كما في النباتات رباعية الكربون و نباتات الأيض العشبي (CAM) كما تزداد فيها كفاءة التمثيل الضوئي و صافي نواتجه بمقدار الضعف تقريبا مقارنة بالنباتات ثلاثية الكربون.



الشكل(53): دور انزيم الروبيسكو في كل من حلقة كالفن و التنفس الضوئي



الشكل (54): آلية التنفس الضوئي



العوامل المؤثرة في معدل التركيب الضوئي

العوامل الخارجية

- **الضوء:** يزداد معدل التركيب الضوئي بزيادة شدة الضوء و هذا باختلاف نوع النبات مالم يصل الى الحد الأمثل

- **الماء:** الماء من العوامل الأكثر أهمية فلنقص الماء تأثير ضار على معدل التركيب الضوئي لانخفاض المحتوى المائي للخلية ولانغلاق المسام، كما انه يدخل في التفاعل و غيره من الأدوار التي يلعبها الماء في حياة الخلية

- **درجة الحرارة:** تؤثر على نشاط الأنزيمات في التفاعلات اللاضوئية ، كما أن درجة الحرارة العالية تتسبب في إنغلاق الثغور لتقليل فقد الماء من أنسجة النبات، كما تؤثر درجة الحرارة على حركة الجزيئات.

- **تركيز الأكسجين:** يؤدي نقصان الأكسجين الصانعة الخضراء الى زيادة معدل التركيب الضوئي وبالعكس أي العلاقة عكسية ويعود ذلك لاستئثار عملية التنفس ببعض المركبات الوسيطة والتنافس بين غاز ثاني أكسيد الكربون والأكسجين ، مع زيادة ظاهرة التنفس الضوئي.

- **تركيز غاز ثاني أكسيد الكربون:** يزداد معدل التركيب الضوئي بزيادة تركيز غاز ثاني أكسيد الكربون في الجو حتى يصل هذا المعدل الى الحد الأمثل،عندها يثبت شرط بقاء العوامل الأخرى في حدودها المثلى.

- تؤثر هذه العوامل على النبات معاً في الوقت نفسه ولكن قد يصبح عاملاً واحداً عاملاً محدداً لعملية التركيب الضوئي و هو العامل الذي وصل إلى حده الأدنى و الذي يعرف بالعامل المحدد.



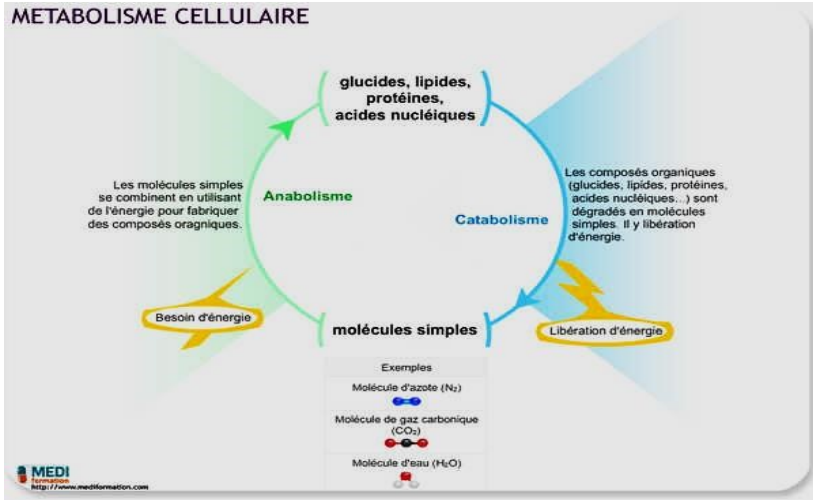
العوامل الداخلية

- **المحتوى اليخضوري:** لا يستطيع النبات النامي من البذرة البدء في عملية التركيب الضوئي حالما يوضع في الضوء، بل يجب عليه أن يصنع اليخضور أولاً.
- **تراكم نواتج عملية التركيب الضوئي:** إن زيادة تركيز السكريات وتراكمها في الورقة يقلل معدل التركيب الضوئي لأن ذلك يزيد من تركيز العصارة الخلوية، ومنه زيادة الضغط الاسموزي مما يعيق العمليات والنشاطات الحيوية ومنها التركيب الضوئي.
- **الأملاح المعدنية:** تعمل كمساعدات أنزيمية فإن نقصها قد يؤثر على معدل التركيب الضوئي من خلال تأثيره في التفاعلات الانزيمية.
- **التركيب التشريحي للورقة:** إن سرعة دخول غاز ثاني أكسيد الكربون إلى أنسجة الورقة وكمية الضوء التي تدخل الخلايا وسرعة انتقال نواتج التركيب إلى خارج الخلايا يتوقف إلى حد كبير على التركيب التشريحي للورقة وبالتالي على سرعة التركيب الضوئي.



التنفس Respiration

الأيض هو مجموع التفاعلات الكيميائية التي تتم في خلية حية، بتدخل انزيمات نوعية و يصاحب هذه التفاعلات تحرير أو اكتساب طاقة، حيث تشمل تفاعلات هدم Catabolism و تفاعلات بناء Anabolism



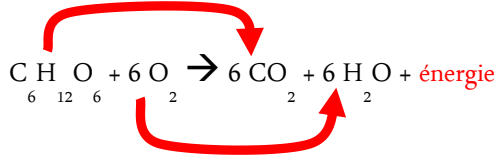
الشكل (55): الميتابوليزم الخلوي

مفهوم التنفس

التنفس الداخلي أو التنفس الخلوي هي مجموعة من التفاعلات الأيضية (الأيض) تحدث في الخلايا الحية لتحويل الطاقة الكيميائية الكامنة في المواد العضوية إلى طاقة قابلة للاستعمال وجود الأكسجين و ذلك وفقا للمعادلة التالية :



Oxydation (- e⁻)



Reduction (+ e⁻)

المركبات الطاقوية

ATP, ADP, GTP, GDP — انهيدريد حمض الفوسفوريك

NADH, NADPH, FADH₂ — المرافقات الانزيمية البيريدينية

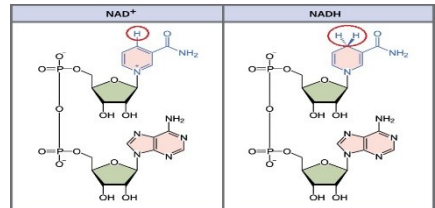
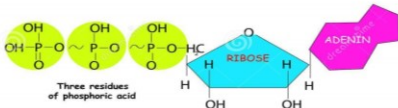
DPG1,3 — انهيدريد حمض الفوسفوريك و الكريوكسيل

PEP — مركبات الابينول فوسفات

AMP Cyclic, GMP Cyclic — النيكلوتيدات الحلقية

Acetyl-CoA — مركبات ثيول استر

Adenosine triphosphate (ATP)



الشكل (56): بعض المركبات الطاقوية



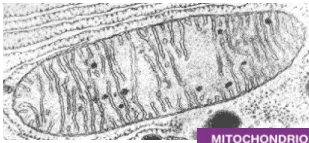
مقر التنفس الخلوي

الميتوكوندريا أو الحبيبات الخيطية باللغة العربية ، هي عضيات خلوية موجودة في سيتوبلازم الخلايا حقيقية النوى. وتعتبر الميتوكوندريا مولد الطاقة في الخلية ، وهي مسؤولة عن عملية التنفس الخلوي وتصنيع الأدينوزين ثلاثي فوسفات ATP- داخل الخلايا. يمكن أن تحوي كل خلية من ميتوكوندريون واحد إلى الآلاف منها.

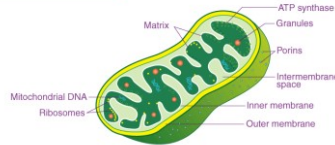
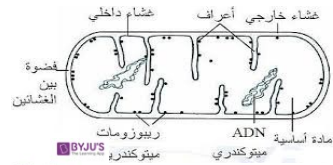
بنية الميتوكوندري

الميتوكوندريا هي عضيات خلوية صغيرة تبلغ من 1 إلى 10 ميكرونات طولاً و 0,5-1 ميكرون. ، ومغلقة بغشائين اثنين يعزلانها عن العصارة الخلوية وباقي العضيات داخل الخلية. يتكون الغشائين الدهنيان من طبقتين اثنتين تحتويان على بروتينات مضمنة بينها. الغشاء الداخلي مطوي ويشكل أعرافاً داخلية تساعد في زيادة مساحة السطح الداخلي للميتوكوندريا ، ويزيد هذا الغشاء من فاعلية التنفس الخلوي.

تسمى المنطقة بين الغشائين بالحيز بين الغشائي. يضم الغشاء الداخلي المادة الأساسية ويحتوي على رايبوسومات، إنزيمات و DNA ميتوكوندري . بمقدور الميتوكوندريا أن تتكاثر وتصنع البروتينات بشكل منفصل عن باقي الخلية، إذ أنها تحتوي على الإنزيمات اللازمة للترجمة الخلوية، بالإضافة للـ RNA الناقل والرايبوسومات اللازمة لتكوين البروتين.



MITOCHONDRION



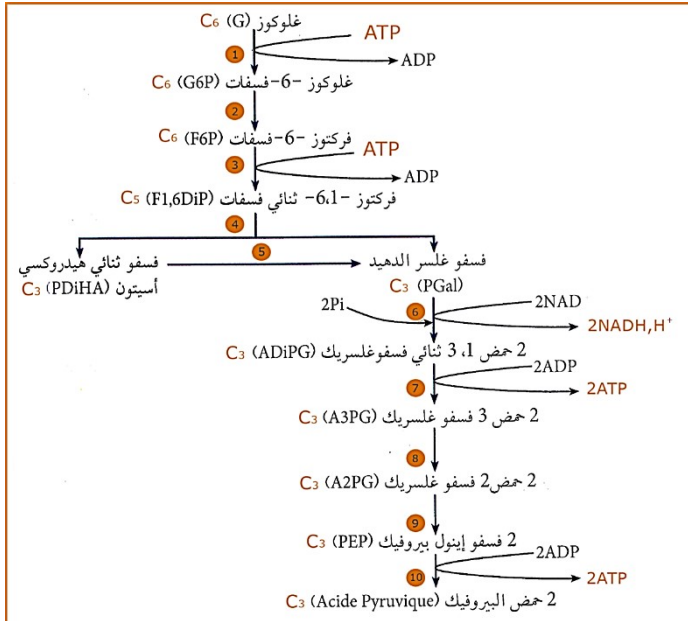
الشكل (57): مافوق بنية الميتوكوندري



1/ التحلل السكري Glycolyse

يحدث التحلل السكري في العصارة الخلوية عن طريق تقسيم الجلوكوز إلى نوعين مختلفين صغيرين من السكريات، واللذان يتأكسدان لينتجا البياروفات. Pyruvate- قد يحدث التحلل السكري بشكل هوائي أو غير هوائي.

خلال عملية التحلل السكري، يتم فسفرة جزئي واحد من السكر عن طريق جزئي ATP لإنتاج جلوكوز-6-فوسفات، والذي يُعاد ترتيبه ليعطينا فركتوز-6-فوسفات. تتم فسفرة هذا الجزئي مجدداً ليصبح فركتوز-1,6-ثنائي الفوسفات. في الخطوة المقبلة، يُقسم هذا السكر لجزيئين مكونين من ثلاث ذرات كربون. تحول هذه الذرات إلى بيروفات عن طريق تفاعل الاختزال، ينتج هذا التفاعل جزيئين من الـ $NADH, H^+$ و جزئيين من ATP.

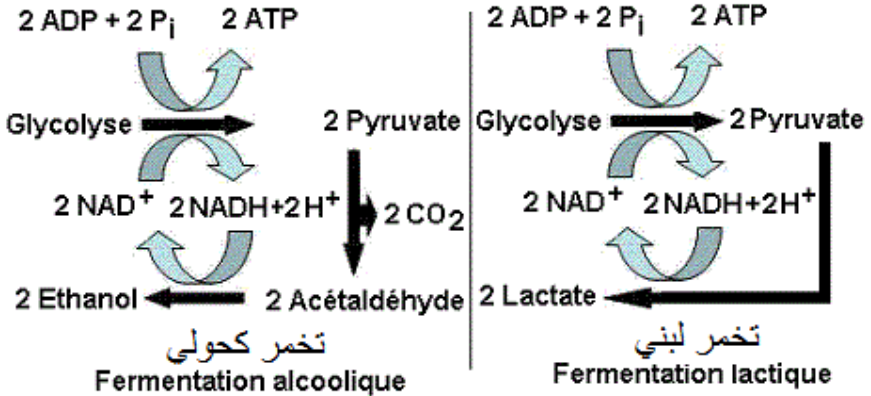


الشكل (58): مخطط يوضح مراحل التحلل السكري



التخمير Fermentation

كثير من الكائنات الدقيقة كذلك بعض النباتات الراقية تستطيع هدم السكر في غياب الأكسجين و تستعمل الطاقة الناتجة منه في النم، بواسطة عملية التخمير و أبسط صور التخمير هو التخمير اللبني حيث يتحول حمض البيروفيك إلى حمض اللاكتيك و لا يعرف هذا النوع من التخمير عند النبات الراقية لكنه منتشر في الكائنات الدقيقة، وتستطيع الكثير من أنسجة النباتات الراقية القيام بعملية التخمير الكحولي و فيه يتحول حمض البيروفيك إلى استيالدهيد و يتم نزع CO_2 بتأثير انزيم Carboxylase ثم يختزل الاستيالدهيد إلى كحول ايثانول في وجود انزيم Alcohol dehydrogenase ، و لا ينتج عن التخمير سوى جزيئين من ATP



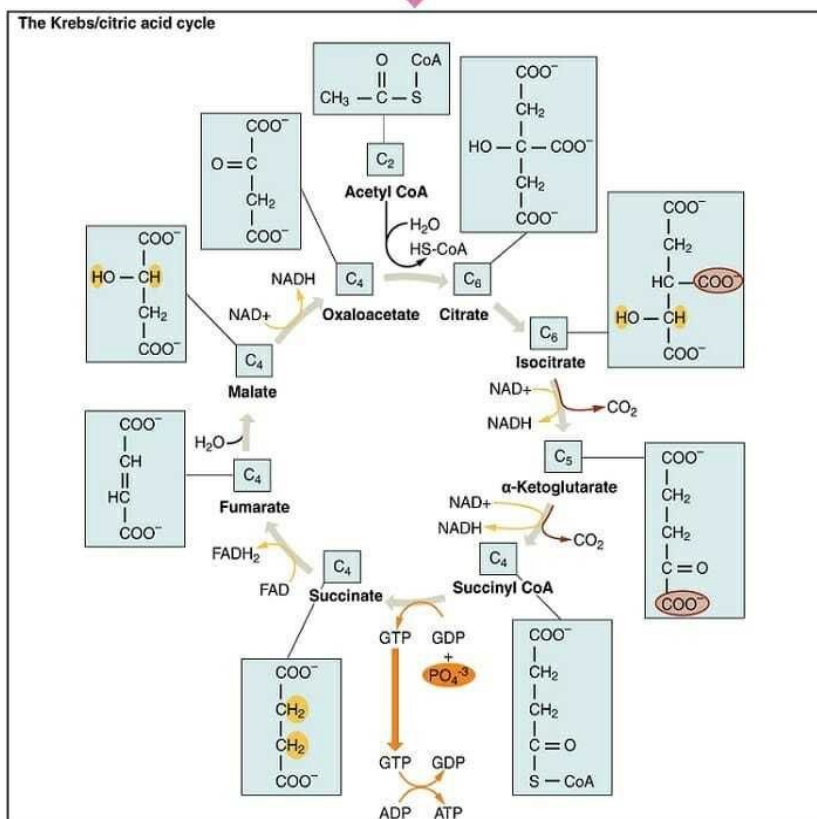
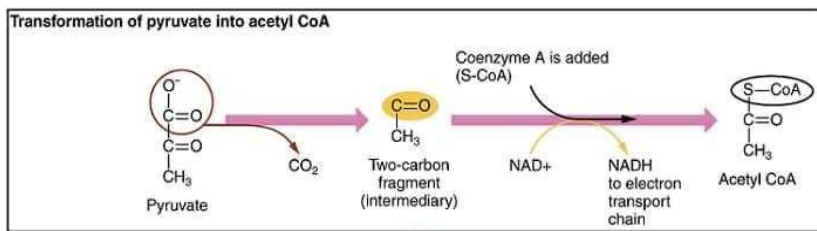
الشكل (59): آلية التخمير

2/ دورة حمض الستريك (حلقة كريس Cycle de Kreps)

في وجود الأكسجين، يدخل مركب البايروفات الميتوكوندري ثم يُحوّل إلى أسيتيل مرافق للإنزيم أ (Acetyl Coenzyme A.) يحفز هذا التحول عن طريق عدد من الإنزيمات، منتجاً الـ NADH و محوّراً ثاني أكسيد الكربون كناتج نهائي. ثم تدخل مجموعة الأسيتيل دورة حمض الستريك عن طريق 8 خطوات محفزة بالكامل بعدد من الإنزيمات، والتي تبدأ بمركب السترات وتنتهي بمركب أوكسالات الأسيتيت (oxaloacetate).



تحدث دورة حمض الستريك أو دورة كريبس داخل الميتوكوندري. تحول هذه العملية البايروفات إلى ثاني أكسيد الكربون عن طريق تفاعلات الأكسدة. كما تنتج هذه الدورة $NADH, H$ ، والذي ينقل الإلكترونات الناتجة إلى المرحلة النهائية في عملية التنفس الخلوي. كما تُنتج هذه الدورة ATP .



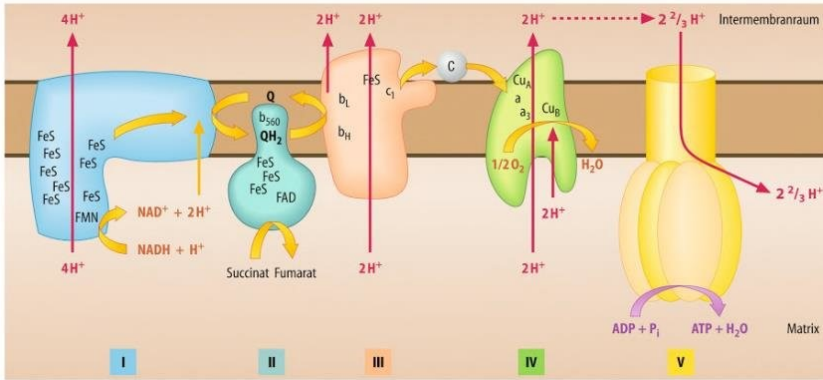
الشكل (60): تفاعلات حلقة كريبس مع المرحلة التحضيرية



3/ الفسفرة التأكسدية phosphorylation oxydative

تتكون الأكسدة الفوسفورية من خطوتين اثنتين: سلسلة النقل الإلكتروني والإلكترونات و عملية انتاج الطاقة حيث تعتبر أكبر منتج للـ ATP في عملية التنفس الخلوي. تستخدم سلسلة تبادل الإلكترونات الناتجة في الخطوات السابقة والمحمولة عن طريق الـ $NADH, H$ و $FADH_2$ ، لتتحول إلى جزيء ماء عن طريق دمج أيونات الهيدروجين والأكسجين. تحدث هذه العملية في الغشاء الداخلي من الميتوكوندريا. تتكون سلسلة النقل الإلكترونيات من 5 نواقل التي تنقل الإلكترونات المحررة من الـ $NADH.H_2$ و $FADH_2$ عن طريق سلسلة من تفاعلات الاختزال و صولا إلى الأكسجين.

تنتج الـ ATP عن طريق إنزيم يسمى بالـ ATP Synthase باستخدام الفوسفور غير العضوي. يستعمل هذا الإنزيم فرق التركيز الناتج عن أيونات الهيدروجين و التي تعاود الدخول للطبقة الداخلية من الغلاف لمعادلة هذا الفرق في التركيز لإنتاج الـ ATP



الشكل (61): الفسفرة التأكسدية

مركب الإنزيم الأول (I): يعرف بـ $NADH$ dehydrogenase. الإلكترونات من $NADH$ تنتقل إلى مجمعات الحديد-الكبريت في هذا المركب، مما يسبب انتقال البروتونات عبر الغشاء الداخلي للميتوكوندريا إلى الفضاء بين الغشائين، أي الفضاء الخارجي.



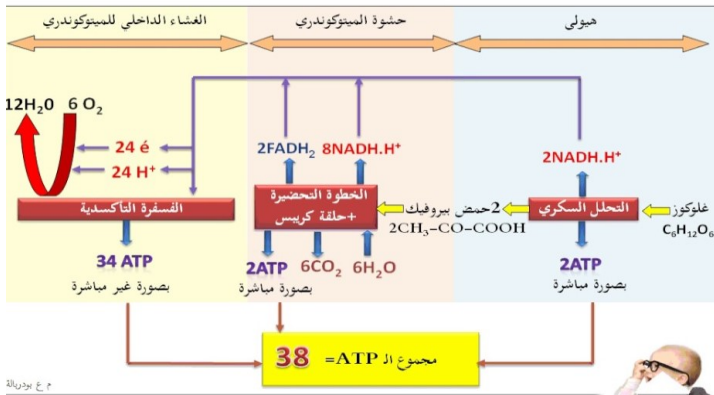
مركب الإنزيم الثاني (II): يعرف بـ succinate dehydrogenase، هذا المركب لا يسبب انتقال البروتونات لكن يعمل على تحويل FAD إلى FADH₂ الذي ينقل الإلكترونات إلى اليوبيكوينون لتصبح QH₂.

مركب الإنزيم الثالث (III): يُعرف بـ cytochrome bc1 أو مجمع III. اليوبيكوينون المختزل (QH₂) ينقل الإلكترونات إلى السيتوكروم c. خلال هذه العملية، تنتقل البروتونات إلى الفضاء الخارجي، مما يزيد التدرج الكهروكيميائي للبروتونات عبر الغشاء.

مركب الإنزيم الرابع (IV): يُعرف بـ cytochrome c oxidase. هنا يُنقل الإلكترونون عبر عدة مجمعات إلى جزيء الأكسجين، مكوناً الماء. أيضاً يُنقل البروتونات إلى الفضاء الخارجي، مضخماً التدرج البروتوني.

مركب (V) ATP synthase: هذه هي محطة الوصول حيث يستخدم التدرج البروتوني الذي تم بناؤه لتوليد الطاقة. البروتونات تعود عبر مجمع ATP synthase إلى الميتوكوندريا الداخلية، وهذا الانتقال يوفر الطاقة اللازمة لتكوين ATP من ADP والفوسفات.

الحصيلة الطاقوية



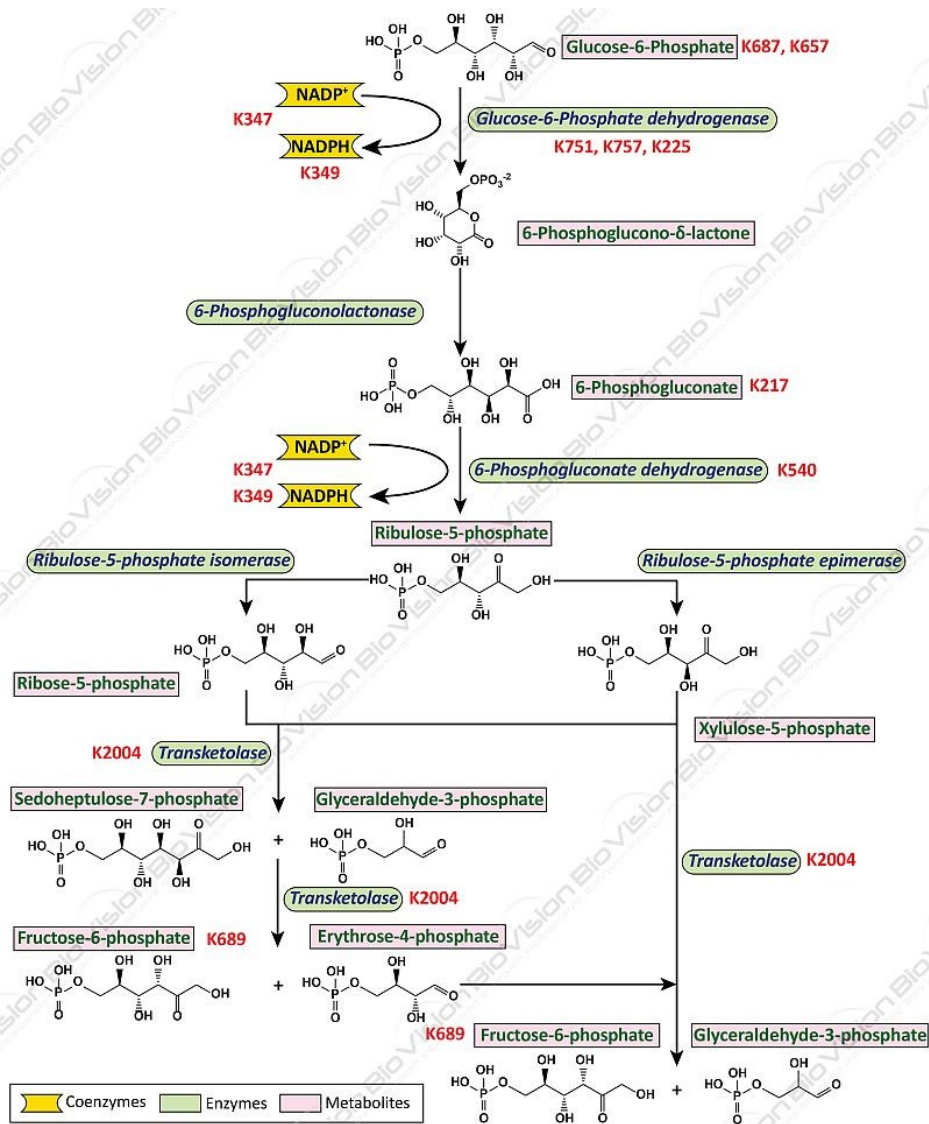
الشكل (62): الحصيلة الطاقوية



الطرق البديلة للتنفس

لوحظ ان بعض الانسجة النباتية يتم فيها التنفس رغم استعمال المعيقات أو المثبطات الخاصة بعملية الجلوكزة مثل خلاات الايودين و الفلورين و باستعمال المواد المشعة تم التأكد من وجود دورة اخرى لاكسدة الجلوكوز تختلف عن الجلوكزة اطلق عليها دورة فوسفات البننوز أو دورة الهكسوزات احادية الفسفرة و قد تم توضيحها العالمان Horecher & Rack و فيها يتأكسد سكر الجلوكوز 6 فوسفات مباشرة دون عملية الجلوكزة اللاهوائية بنزع ذرات الهيدروجين ليتحول لحمض الجلوكونيك الذي يتأكسد بدوره و ينفرد ثاني اكسيد الكربون لينتج سكر الريبولوز و يلاحظ أن المرافق الانزيمي NADPH يتم اكسدته بواسطة الاكسجين الجوي عن طريق الانزيمات الطرفية المعروفة بالسيتوكروم و تتم هذه الدورة جنبا إلى جنب مع الجلوكزة و لكن بنسب مختلفة تبعا لنوع و عمر النسيج حيث تزداد نسبة حدوث تلك الدورة عند تقدم النسيج في العمر، و تعتبر هذه الدورة مصدرا مثاليا لانتاج الكربوهيدرات الثلاثية الرباعية و الخماسية و السداسية لاستغلالها في عمليات حيوية اخرى .





الشكل (63): دورة فوسفات البنتوز



العوامل الخارجية المؤثرة على التنفس

عملية التنفس في النباتات تتأثر بعدد من العوامل، سواء كانت داخلية متعلقة بالنبات نفسه، أو خارجية مرتبطة بالبيئة المحيطة. نذكر منها

العوامل الخارجية

1. **درجة الحرارة:** تزداد عملية التنفس بزيادة درجة الحرارة حتى تصل إلى نقطة معينة، بعدها يمكن أن تسبب الحرارة الشديدة في تلف الأنزيمات المسؤولة عن التنفس، مما يقلل من معدل التنفس.
2. **الأكسجين:** التنفس عملية تحتاج إلى الأكسجين (التنفس الهوائي). في حالة قلة الأكسجين، قد يلجأ النبات للتنفس اللاهوائي الذي يُنتج كميات أقل من الطاقة.
3. **الضوء:** مع أن التنفس يحدث دائماً، لكن الضوء يؤثر على معدلات التنفس من خلال تأثيره على درجة حرارة النبات ومعدل البناء الضوئي الذي يوفر الجلوكوز اللازم للتنفس.
4. **الرطوبة:** الرطوبة العالية تقلل من فقد الماء في النبات، مما قد يؤدي لانخفاض في معدل التنفس، بينما الجفاف يمكن أن يزيد من التنفس كاستجابة للإجهاد.
5. **تركيز ثاني أكسيد الكربون:** في بعض الأحيان، يمكن أن يؤثر ثاني أكسيد الكربون على معدل التنفس إذ يمكن أن يعمل على تثبيط بعض مراحل التنفس إذا تجاوز تركيز معين.

العوامل الداخلية

1. **العمر ونوع الأنسجة:** الأوراق الصغيرة والجذور النامية تنفس بمعدل أسرع من الأوراق الأكبر سناً أو الجذور الناضجة.



2. **الحالة الصحية والتغذية:** نبات صحي بتغذية جيدة يتنفس بمعدل أكثر كفاءة من نبات مريض أو يعاني من نقص في المغذيات. تتطلب التفاعلات الكيميائية في التنفس وجود عناصر معدنية كمساعدات انزيمية مثل Fe، Cl، Mg، Mn.

3. **مستوى الطاقة:** إذا كان النبات يحتاج إلى طاقة إضافية للنمو أو الإزهار أو تكوين الثمار، سيرتفع معدل التنفس.

4. **تركيز مادة التنفس:** تركيز المادة الذائبة المستعملة في التنفس مثل الجلوكوز ويزداد التنفس بزيادة الاضاءة لزيادة محتواها من السكريات

5. **المحتوى المائي للانسجة:** يؤثر المحتوى المائي للانسجة في زيادة معدل التنفس و هذا حسب نسبته داخل النسيج و حسب حالته ان كان مرتبط او حر

التنفس النباتي عملية معقدة ويمكن أن تتغير بناءً على تفاعلات متعددة بين هذه العوامل وغيرها. فمثلاً، قد تجد أن بعض النباتات مصممة لتحمل درجات حرارة مرتفعة أو منخفضة، أو لديها آليات خاصة للتكيف مع تركيزات مختلفة من الغازات في الجو.



التغذية المعدنية Mineral nutrition

الفصل الثاني: التغذية المعدنية Mineral nutrition

تعرف التغذية Nutrition بأنها عملية إمداد النبات وامتصاصه للمغذيات Nutrients اللازمة للمحافظة على حياته ونمو . ولقد شغل موضوع امتصاص العناصر المغذية ودخولها النبات اهتمام العديد من الباحثين والعلماء وقد قدمت مجموعة من النظريات التي تفسر آلية امتصاص العناصر المغذية. ولقد كانت أغلب النظريات التي ظهرت خلال القرن التاسع عشر ومطلع القرن العشرين تفترض أن امتصاص العناصر المغذية يتم بالبيات فيزيائية وحسب. واعتباراً من منتصف القرن العشرين تقريباً بدأ العلماء بالربط بين الامتصاص الأيوني والعمليات الاستقلابية الجارية ضمن الخلية النباتية، معتمدين في ذلك على تقنية النظائر المشعة

تتكون التربة من ثلاثة أطوار هي الطور الصلب Solid phase م والطور السائل Liquid phase والطور الغازي Gaseous phase ، ومن المؤكد أن هناك تداخلاً واختلاطاً شديداً بين المكونات الأربعة للتربة المكونات المعدنية، المادة العضوية، ماء التربة، هواء التربة، مما يؤدي إلى حدوث العديد من التفاعلات داخل المكون الواحد وبين هذه المكونات الأمر الذي يقود إلى جملة من المتغيرات التي تنعكس في النهاية على نمو النبات سواء بطريقة مباشرة أو غير مباشرة.



يشكل الطور الصلب و الذي يعتبر الخزان الرئيسي للعناصر المغذية من المواد المعدنية و العضوية و التي لا تتواجد بصورة منفردة و انما بصورة مركبات كيميائية بعضها معدني و البعض الاخر عضوي.

أمكن معرفة العناصر اللازمة لتغذية النبات وذلك عن طريق استخدام المزارع الرملية والمائية .ووجد أن العناصر التي ثبت أن النبات يعاني نقصاً في النمو عند غياب واحد أو أكثر منها هي: الكربون الهيدروجين، الأكسجين، النيتروجين، الفوسفور البوتاسيوم، الكبريت، الكالسيوم، المغنسيوم، الحديد. وتسمي بالعناصر الكبرى. هذا بالإضافة إلي بعض العناصر الأخرى الأساسية لحياة النبات ولكنه يحتاجها بكميات بسيطة جداً ومنها: البورون، المنجنيز، الزنك، النحاس، الموليبيدوم، الكلور و يطلق عليها العناصر الصغرى

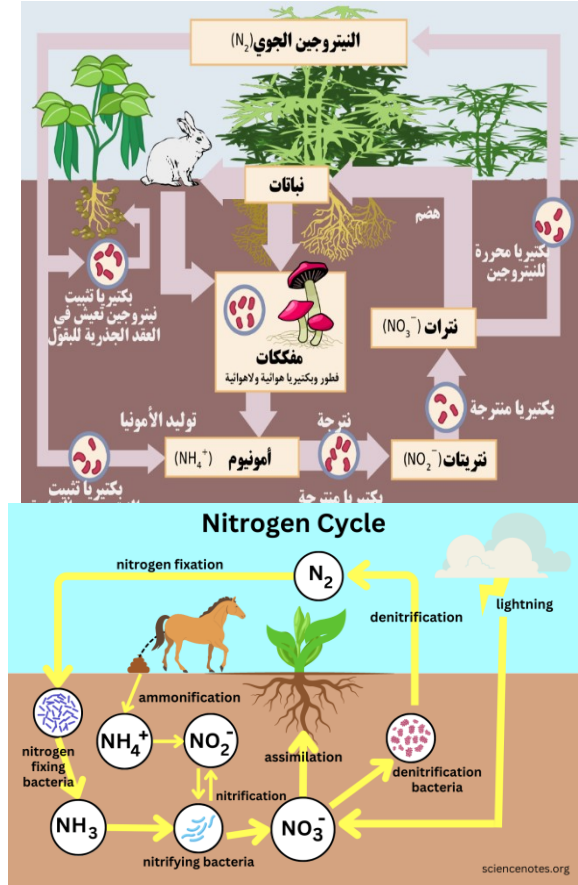
التغذية الأزوتية

يعد النيتروجين أحد أهم وأكثر العناصر الغذائية الأساسية طلباً من قبل النبات، لكن هذا العنصر نادر الوجود في الصخور والفلازات المكونة للتربة، كما أنه يتعرض للفق من التربة بكميات ملموسة و بطرق شتى مما يفاقم من مشكلة هذا العنصر في التربة.

دورة النيتروجين

يطلق على التداخل بين الأشكال المختلفة للنيتروجين في التربة والنبات والحيوان والغلاف الجوي تعبير دورة النيتروجين Nitrogen Cycle





الشكل (64): دور النيتروجين في الطبيعة

يصل النيتروجين التربة الزراعية من خلال الأسمدة المعدنية التجارية، وبقايا ومخلفات المحاصيل والسماد العضوي، والنترات والأمونيوم المحمولة بمياه الأمطار والثلوج. إضافة إلى ذلك تستطيع بعض الكائنات الحية الدقيقة أن تتضمن النيتروجين الجوي في مركبات متاحة للنبات. مقابل ذلك تفقد التربة النيتروجين نتيجة الإزاحة من قبل النباتات النامية، وعن طريق الغسل والانجراف وبأشكال غازية مختلفة.



يتحول النتروجين المضمن في مركبات عضوية إلى مركبات أمينية بسيطة $R-NH_2$ أولاً ، ومن ثم إلى أمونيوم NH_4^+ وأخيراً إلى نترات NO_3^- و تتعرض النترات المتشكلة للإمتصاص الحيوي من قبل النبات أو الكائنات الحية الدقيقة، للفقد بالغسل أو التحول إلى غاز والفقد من التربة بعملية عكس النترجة Denitrification ، ويطلق على التحولات التي تقود إلى تحول النتروجين من صورة عضوية إلى صورة معدنية اسم معدنة النتروجين Nitrogen Mineralization في حين تدعى العملية التي يتحول من خلالها النتروجين من صورة معدنية إلى صورة عضوية اسم الوقف أو التثبيت الحيوي للنتروجين . Nitrogen Immobilization وتجدر الإشارة إلى أن دورة النتروجين في التربة تكون مرافقة عموماً لدورة الكربون فيها.

محتوى التربة من النتروجين

يتراوح محتوى الطبقة السطحية للتربة المعدنية من النتروجين بين (0,02-0,5 %) . ويتأثر محتوى التربة من النتروجين بمجموعة من العوامل أهمها: المناخ (CI) م الغطاء النباتي (V) م الطبوغرافيا (T) مادة الأصل (P) م وعامل الزمن (t) .

وتعد هذ العوامل غير مستقلة في تأثيرها بل متداخلة، وتحدد محصلة هذا التداخل محتوى التربة الزراعية من النتروجين.

يكون الجزء الأعظم من نتروجين التربة مضمناً في مركبات عضوية إذ يقدر محتوى المادة العضوية في التربة من النتروجين بـ (5%) . لذلك فإن توزيع النتروجين في التربة يكون عادة مترابط أو متلازم مع توزيع المادة العضوية فيها.

تنحصر العوامل المؤثرة في محتوى التربة من المادة العضوية إلى الغطاء النباتي، الطبوغرافيا، المناخ ، نسيج التربة و عمق قطاع الأرض .



صور النتروجين في التربة

— الصورة العضوية

و تشكل حوالي 95-98% من محتوى التربة الكل، يوجد النتروجين في هذه الصورة على شكل مجموعة الأمين NH_2 - التي تدخل في تكوين الحموض الأمينية المختلفة والبروتينات وكثير من المركبات العضوية مثل الأحماض النووية والفيتامينات وغيرها من المعقدات العضوية، النتروجين العضوي في التربة 20-40% أحماض أمينية، 5-10% سكريات أمينية، 5-8% أمونيا مرتبطة بشكل غير قابل للتبادل، الجزء المتبقي من النتروجين العضوي يكون مضمنا في مركبات عطرية مختلفة ذات اوزان جزيئية ضخمة و يعتقد أن هذا الجزء لديه دور مهم في تكوين الببال .

— الصورة المعدنية

و تتواجد بنسبة 5% من المحتوى الكلي للتربة، ويمكن أن يوجد النتروجين المعدني على شكل أمونيوم NH_4^+ في محلول التربة أو مدمصا على سطح غروياتها بشكل قابل للتبادل أو مدمصا على السطوح الداخلية لبعض فلزات الطين بشكل غير قابل للتبادل، كما يوجد النتروجين المعدني في التربة على شكل أيونات النترات NO_3^- و نيتريت NO_2 ذائبة في محلول التربة

— الصورة الغازية

يوجد النتروجين في الحالة الغازية في الهواء الأرضي على شكل نتروجين جزيئي N_2 و أكسيد نتروجينية مختلفة NO اوكسي نترك، N_2O أكسيد النتروز، NO_2 ثاني أكسيد النتروجين بالإضافة الى النشادر

NH_3



أدوار مختلف العناصر المعدنية

شروط العنصر الأساسي

يكون العنصر أساسياً في تغذية النبات في الحالات التالية:

- لا يستطيع النبات إكمال دورة حياته كاملة في غياب هذا العنصر .
- لا يمكن تعويض غياب هذا العنصر بعنصر آخر .
- لابد وأن يكون له دور مباشر في التحولات الغذائية ويكون تأثيره مباشر علي النبات.
- لابد وأن يكون الإحتياج لهذا العنصر واسع الإنتشار وعلي مستوى عدد كبير من النباتات والأنواع .

أهمية العناصر المعدنية للنبات

- تلعب دوراً مهماً في الحفاظ علي الضغط الإسموزي للخلايا .
- تدخل في تركيب مكونات الخلايا .
- تلعب دوراً في تنظيم درجة PH في الخلية وذلك بتفاعلها مع الأحماض الموجودة بالخلية .
- تلعب دوراً في إحداث التضاد وحماية الخلية من السمية
- تنشيط الإنزيمات مثل العناصر الصفري .
- تعمل كمصادر للطاقة .

الدور الذي تقوم به العناصر المعدنية في حياة النبات وأعراض نقصها

أولاً:العناصر الكبرى

النيتروجين

- يدخل في تكوين الأحماض الأمينية والبروتينات والبروتوبلازم .
- يدخل في تركيب الكلوروفيل والقلويدات والإنزيمات والأحماض النووية .
- يمتص في صورة نشادر أو أمونيا ويضاف للمحاصيل ما عدا البقوليات .



- من أهم أعراض نقصه إصفراراً الأوراق ونقص النمو وصغر حجم السوق والجذور .
- الأوراق السفلي أكثر إصفراراً من العليا في حالة نقص العنصر كما يقل معدل التنفس والبناء الضوئي.

الفوسفور

- يشترك في تركيب المركبات الغنية بالطاقة .
- يدخل الفوسفور في تركيب مشتقات الدهون والبروتينات النووية ويعمل كرافق إنزيمي لبعض الإنزيمات.
- يتواجد بنسبة عالية في البذور والثمار .
- من العناصر المتحركة داخل النبات مثل النتروجين ولذلك يوجد بكثرة في الأنسجة المرستية .
- يعمل الفوسفور علي الإسراع في عملية الإزهار بينما النتروجين يؤخر الإزهار .
- من أعراض نقصه :صغر حجم النبات والأوراق والتي تأخذ لوناً قاتماً وقد يظهر اللون القرمزي علي الأعناق والعروق وقد تظهر بقع قرمزية أو بنية علي نصل الورقة وهذا اللون يرجع لتراكم صبغة الأنثوسيانين.
- غالباً يوجد في صورة غير صالحة وغير ذائبة في الأراضي المصرية حيث الوسط القلوي أما في الأراضي الحمضية فيمكن الإستفادة بالفوسفور الموجود بها

البوتاسيوم

- من العناصر المتحركة ويوجد بنسبة عالية في الأطراف النامية لكل من الجذر والساق والأوراق .
- له دور هام في بناء السكريات والنشا ورفع الضغط الإسموزي للخلايا .
- منظم لعملية فتح وغلق الثغور .
- من أهم أعراض نقصه :إحترق حواف الأوراق وتشتد هذه الأعراض علي الأوراق السفلية . ويظهر النبات ضعيفاً وقصيراً وأوراق أشجار الفاكهة تتلون باللون الأرجواني وتحترق حوافها والأوراق المسنة مجمدة ومكرشة.



الكبريت

- يدخل في تكوين البروتينات والأحماض الأمينية سستين وميثيونين وجلوتامين والمرافقات الإنزيمية. أستيل كـ أ.
- يدخل في تكوين السيستوكروم وفيتامين الثيامين والبيوتين.
- يدخل في تكوين المواد الطيارة مثل زيت الخردل والثيوكبريتات في البصل والثوم.
- له علاقة ببناء الكلوروفيل وتنشيط إنزيم إختزال النترات.
- أعراض نقص الكبريت مثل النتروجين إلا أنها تظهر علي الأوراق الحديثة.

الكالسيوم

- يدخل في تركيب الصفیحة الوسطی للخلية مع المواد البكتينية.
- ضروري لعمليات الإنقسام الغير مباشر.
- يعادل التأثير السام لحمض الأوكساليك ويترسب في صورة بلورات من أوكسالات الكالسيوم.
- له دور هام في عمليات تحويل النشا إلى سكريات والعكس.
- من العناصر الغير متحركة ساكن في النبات ولذلك تبدو أعراض نقصه علي الأوراق العليا والقمة النامية.
- يتحكم في النفاذية الإختيارية للغشاء الخلوي.
- منظم لعملية التنفس وتكوين الميتوكوندريا ومنشط لإنزيمات الفوسفاتيز والكينيز.
- نقص هذا العنصر يؤدي إلى ظهور أعراض التسمم بالمغنسيوم لزيادة إمتصاص النبات للعنصر الأخير.

المغنيسيوم

- يدخل في تكوين الكلوروفيل.
- له دور هام في عملية البناء الضوئي وبناء الكربوهيدرات وبدونه لا تحدث عملية البناء الضوئي.



- ينشط الإنزيمات المصاحبة لتمثيل الأحماض النووية RNA & DNA .
- وجوده ضروري لتنشيط إنزيمات كالفن وخاصة RUBP- PEP-carboxylase .
- وكذلك ينشط إنزيمات البروتين Carboxylase .
- نقص هذا العنصر يؤدي إلى إصفرار النصل بينما تظل العروق خضراء .

الحديد

- يعتبر الحديد عنصراً أساسياً ولكن بتركيزات منخفضة .
- مهم جداً لتكوين الكلوروفيل ولو أنه لا يدخل في تركيبه .
- يدخل في تركيب إنزيمات الأكسدة (الأكسيدات) والبروكسيدازات (والسيتوكروم) .
- من أهم أعراض نقص هذا العنصر: إصفرار الأوراق الحديثة بينما الأوراق المسنة تبدو طبيعية .
- وهذا يدل على أن الحديد من العناصر الساكنة غير المتحركة في النبات .
- تكثر أعراض نقص الحديد في الأراضي القلوية فيوجد في صورة غير صالحة للإمتصاص ويعمل .
- وجود النحاس والمغنسيوم على خفض معدل إمتصاص الحديد وذلك لحداث ظاهرة التضاد .

ثانياً: العناصر الصغرى

البورون

- له دور مهم في تكوين الهرمونات وأبيض الدهون وهو عنصر ساكن .
- يعمل كمنظم لمعدل الإمتصاص وفقد الماء وإمتصاص النتروجين .
- له دور مهم في تكوين العقد الجذرية في النباتات البقولية .
- نقصه يؤدي إلى تشوه الأطراف النامية وموت قواعد الأوراق . وتشقق السيقان وتصبح الأوراق قصيرة وسميكة وسهلة التكسير وتلف الثمار ويظهر عن نقصه أيضاً ظاهرة تعفن القلب في بنجر السكر والقلب البني في اللفت وتشقق ساق الكرفس .



النحاس

- يدخل في تركيب كثير من إنزيمات الأكسدة والإختزال.
- هذا العنصر سام للنبات ولكن ظاهرة التضاد وخاصة في التركيزات المنخفضة تخفف كثيراً من حدة السمية لهذا العنصر.
- كثيراً ما استخدم كبديد فطري وكذلك للتخلص من الطحالب في المياه الراكدة .
- نقصه يؤدي إلى إصفرار الأوراق في النجيليات وذبولها وعدم ظهور الأعراض علي الأوراق السفلي.

الزنك

- عامل مساعد في تفاعلات إنزيمات الأكسدة والإختزال .
- عامل مساعد في تفاعلات الأوكسينات .
- يلعب دوراً هاماً في تكوين الأحماض النووية والبروتينات .
- تظهر أعراض نقصه في أشجار الفاكهة حيث تنشوه الأوراق وتصبح صغيرة ورفيعة والساق قصيرة وتسقط الأزهار قبل تفتحها.

الموليبيديوم

- يلعب دوراً هاماً في تحول النترات إلى أمونيا داخل الخلية تمهيداً لعملية بناء الأحماض الأمينية والبروتينات.
- مهم في تثبيت النيتروجين الجوي بواسطة بكتيريا الرايزوبيوم .
- من أعراض نقصه إحتراق الأوراق) والتي تتشابه مع أعراض نقص كل من النحاس والزنك (فتظهر بقع بنية علي الأوراق وتموت حوافها وسقوط الأزهار.

المنغنيز

- عامل مساعد في تفاعل الضوء في عملية البناء الضوئي .
- يدخل في تركيب الإنزيمات ويعمل كمراقب إنزيمي لإتمام عمليات الأكسدة والإختزال .



- يساعد في عملية إقتسام البلاستيدات الخضراء .
- أهم أعراض نقصه إصفرار الأوراق مع بقاء العروق خضراء .

الكالسيوم

- عامل مساعد في عملية التحلل الضوئي للماء في تفاعل الضوء في عملية البناء الضوئي .
- أعراض نقصه تشبه إلى حد كبير أعراض نقص المنجنيز .

عناصر أخرى

هذا بالإضافة إلى بعض العناصر الأخرى التي قد يحتاجها نبات معين فلقد وجد بعض العلماء أن:

- عنصر الصوديوم يكون أساسياً لنمو بعض الطحالب البحرية وخاصة الطحالب الخضراء المزرقمة وفي النباتات الراقية يحل الصوديوم محل البوتاسيوم.
- عنصر السليكون يكون مهماً لنمو نباتات الأرز والبنجر والشعير وعباد الشمس .
- الألومنيوم يحسن نمو بعض النباتات إلا أنه معروف بسمية أكثر من نفعه .

امتصاص ونقل العناصر المعدنية و دور الماء في التبادل الايوني

امتصاص ونقل العناصر المعدنية

يؤدي الماء دوراً مهماً في جميع الكائنات الحية؛ لأنه الأكثر توافراً فيها، ويوجد بكميات قد تصل إلى أكثر من 95% من الوزن الرطب للكائن، كما يسهم في غالبية الأنشطة الفيزيولوجية؛ إضافة إلى دوره الكبير في جميع الأحياء؛ إذ يعدّ الوسيلة الرئيسة التي تعمل على إذابة معظم المواد فيه، وهذا ما يحدد البنية الأساسية للسيتوبلازما (الهيوولى) بنسب تتفاوت مع طبيعة الكائن الحي وبنيته.

تشمل العلاقات المائية لخلايا النبات معرفة النظم والآليات التي تتحكم بامتصاص الماء والأملاح المعدنية المذابة فيه من التربة وحركته من خلية إلى أخرى؛ ومن ثم دراسة الفرضيات التي توضح طريقة نقله وصعوده



انطلاقاً من الجذر فالساق فالأوراق؛ حيث التركيب الضوئي وبناء الغذاء اللازم لحياة النبات، وهذا ما يعرف في الفيزيولوجيا النباتية باسم الامتصاص والنقل في النبات .

امتصاص الماء من التربة

يَمْتَصُّ النبات الماء والمواد المنحلة عبر أي جزء معرّض له، لكنّ المجموع الجذري هو المسؤول الرئيسي عن الامتصاص من التربة؛ لأنه شديد التفرع؛ ويحمل الأوبار الجذرية الماصّة التي تبدو كشعيرات رقيقة تعمل على زيادة السطح الامتصاصي وتتماسك مع جزيئات التربة . وما الوربة الواحدة إلا امتداد لإحدى الخلايا الحية لبشرة الجذر التي تطاول فيها الغلاف السلولوزي الرقيق؛ وبداخلها فجوة كبيرة تسهم على نحو أو آخر في امتصاص الماء عبر غشاء نصف نفوذ semipermeable membrane من محلول أقل تركيزاً hypotonic إلى محلول أكثر تركيزاً hypertonic ، وهذا ما يعرف بالتناضحية (الحلولية) osmosis. تتحكم النفوذية التفاضلية للغشاء البلازمي في الوربة الماصّة لدى امتصاص المواد الذائبة؛ والتي تكون بشكل محلول مائي، ونتيجة للامتصاص تمتلئ بشرة الجذر قبل حركة هذا المحلول عبرها إلى النسيج الداخلية للجذر.



الشكل(65): الجذر الفتى الناتج من إنبات البذرة وعليه العديد من الأوبار الجذرية الماصّة

يعدّ الماء مذيباً جيداً؛ ووسطاً ناقلاً للأملاح المعدنية الممتصة ولنواتج التركيب الضوئي؛ ومنظماً لدرجة حرارة النبات، كما تم فيه معظم تفاعلات الخلية. إضافة إلى ذلك تتأثر درجة امتصاص الجذر للماء بعوامل كثيرة



منها: تركيز محلول التربة، ومحتواها المائي والملحي، ودرجة حرارتها وتهويتها، وغير ذلك. إضافة إلى العوامل الخارجية المحيطة بالنبات من رطوبة ورياح وضوء وعمليات تنح الماء من الجهاز الإعاشي والورقي، والتي تؤثر سلباً أو إيجاباً في امتصاص الجذور للماء. تبين أن الفطريات الجذرية أو الميكوريزا mycorrhiza في بعض النباتات المألقة لها تُمكِّن الخلايا الجذرية والأوبار الماصة من إمداد الماء والمعادن في جميع مناطق الجذر، ما يوفر مساحة واسعة لامتصاص المزيد من المحلول المائي.

حركة المحلول الممتص إلى الخشب

تتشرب الأغلفة الرقيقة لخلايا الأوبار الماصة الماء حتى درجة الإشباع، ومن ثم تتشربه أغلفة خلايا البشرة غير المشبعة. وهكذا يستمر دخول الماء والأملاح المعدنية إلى الخلايا البرشمية للقشرة cortex رقيقة الأغلفة الواحدة تلو الأخرى، وصولاً إلى الأدمة الباطنة endodermis فالخيط الدائر pericycle فالخشب (الزيلم) xylem، حيث يدخل الماء إلى أوعيته بقوة دافعة تنشأ من الفرق بين ضغط محلول التربة وضغط محلول الماء والأملاح المنحلة فيه (النسغ الناقص)، وهو الضغط الجذري.

يتحقق انتقال المحلول المائي آنف الذكر بالية حلولية بسيطة تعتمد مبدأ الامتصاص السلبي passive absorption التي تحدث نتيجة تأثير قوة فيزيائية لا تحتاج إلى طاقة خارجية. وهكذا ترتفع قيمة جهد (أو كون) الماء water potential في التربة مقارنة بقيمة جمده في خلية الوبرة الماصة فينتقل إليها، مما يؤدي إلى امتلائها، فترتفع فيها قيمة ضغط الامتلاء، وهذا يعمل على ارتفاع قيمة ضغط الماء فيها مقارنة بالخلية المجاورة فيدخل الماء إليها، وبالطريقة ذاتها يستمر دخول الماء من خلية إلى أخرى في القشرة حتى يصل إلى الأدمة الباطنة.

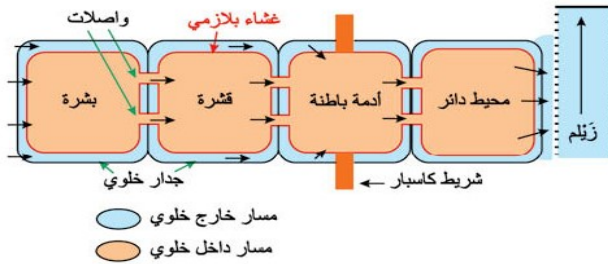


مسار الماء في خلايا الجذر

ينتقل الماء والحلول المذاب فيه من الوبرة الماصة إلى الخشب وفق مسارين هما:

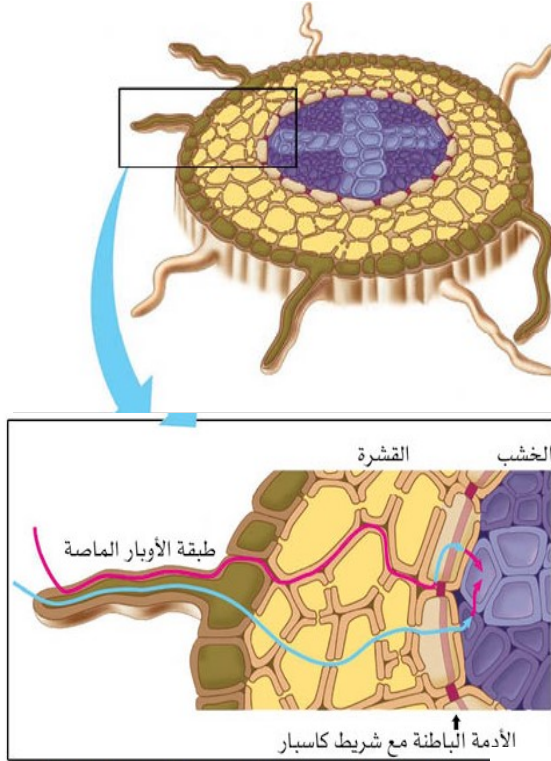
1- مسار أو طريق خارج خلوي : **extracellular route (apoplast)** ينتقل النسغ من خلال جدران الخلايا المتجاورة العائدة إلى الجذر على نحو مستمر؛ من دون الدخول عبر أي غشاء بلازمي خلوي، وذلك انطلاقاً من خلايا الوبرة الماصة؛ فخلايا البرنشيم القشري؛ وصولاً إلى المحيط الدائر؛ ما عدا شريط كاسبسار Casparian strip المترسب على جدران خلايا الأدمة الباطنة، وهو حزام شمعي waxy مكون من الفلين أو السوبرين suberin حيث يمنع مرور الماء والمعادن من خلاله، ومع ذلك فهو يعمل ممراً انتخائياً ينظم عملية المرور إلى الأوعية الخشبية، ويجد من عودة الماء بالطريق المعكوس باتجاه الأوبار الجذرية.

2 - مسار أو طريق داخل خلوي : **intracellular route (symplast)** في هذه الحالة ينتقل النسغ انتقائياً من خلية إلى أخرى عبر الخيوط السيتوبلازمية الموجودة داخل نسيج الجذر، فهو نظام بروتوبلاست مترابط ومتكامل تشترك فيه الخلايا المتجاورة عن طريق هذه الخيوط، حيث ينتقل النسغ بوساطتها بصورة أبداً نسبياً من المسار الأول .



الشكل (66): شكل تخطيطي يوضح مساري حركة الماء في الجذر





الشكل (67): في الأعلى- مقطع عرضي يوضح البنية التشريحية لجذر من ثنائيات الفلقة في الأسفل . قطاع من المقطع العرضي للجذر يوضح المسارين خارج الخلوي (الأحمر) وداخل الخلوي (الأخضر) للنسغ الممتص من الوبرة وصولاً إلى الخشب.

تجدر الإشارة إلى وجود مساعد إضافي لامتصاص الماء والأملاح المعدنية لدى بعض النباتات؛ وذلك بتعايشها مع الفطريات لإعطاء فطريات جذرية، حيث تشكل شبكة حول الجذر، أو تتغلغل داخل خلاياه فتؤدي إلى إيجاد مساحة كبيرة جداً قادرة على امتصاص أيونات الأملاح المعدنية والماء من التربة بشكل يفوق الجذور العادية.



ينتقل محلول النسغ الناقص (xylem sap) الذي يتكون أساساً من الماء وحمض الكربون وبعض العناصر المعدنية والمغذيات المنحلة فيه- صاعداً بوساطة أوعية اللحاء- التي وصل إليها في أثناء الامتصاص- إلى الأجزاء العلوية للنبات وخاصة الساق والأوراق.

نقل النسغ الناقص إلى الأعلى

بغمس نهاية مقطوعة لغصن نباتي يحمل زهرة بيضاء في وعاء يحوي ماء أحمر اللون، يُلاحظ تلون الزهرة بلون ماء الوعاء، وبإجراء مقطع عرضي في الغصن النباتي يبدو واضحاً وجود اللون الأحمر للماء ضمن أوعية الخشب الناقلة؛ دليل تحركه صاعداً فيها.

قد يكون من الصعب تقديم تفسير مبسط يوضح آلية حركة الماء وصعوده باتجاه الأجزاء العلوية للنبات وفي الواقع إن ظاهرة الانتشار واختلاف التركيز بين الخلايا لا تقدم وحدها تفسيراً لانتقال الماء إلى مسافات مرتفعة وطويلة. إن هذه الظواهر تحقق نقل النسغ إلى مسافات قصيرة، فمثلاً يتحرك الجزيء الواحد عبر الخلايا النباتية الطبيعية نحو (50) ميكرومتراً بمدة زمنية تستغرق نحو 5.2 ثانية؛ لذا فإن انتقال الجزيئات إلى مسافة متر واحد قد يستغرق عدة سنوات؛ وبذلك لا بد من تقديم تفسير انتقال النسغ داخل النباتات والأشجار الباسقة التي يزيد ارتفاع بعضها على 100 متر. وتشير الدراسات في هذا المجال إلى وجود عدد من الآليات المفترضة لتفسير انتقال الماء أو صعود عصارة الخشب إلى الأجزاء العلوية للنباتات، يُذكر فيما يأتي بعض منها:

1 - نظرية الضغط الجذري: root pressure

تفترض هذه النظرية أن الضغط الناشئ في الجذر- نتيجة لامتصاص الماء من التربة وتراكمه في الأوعية الخشبية- يعمل على دفعه من الأسفل باتجاه الأعلى، وبذلك يكون ضغط الماء داخل الساق موجباً، وما



يؤكد وجود مثل هذا الضغط خروج الماء من الجزء المقطوع لساق نبات بالقرب من سطح الأرض، وهذه هي ظاهرة الإدماء bleeding التي تلاحظ لدى تقليم أشجار بعض النباتات - مثل كروم العنب- والتي يستفاد منها في قياس شدة الضغط الجذري لدى ربط مقياس المانومتر manometer بالنهاية المقطوعة للساق.

تقدم ظاهرة الإدماء gutting دعماً إضافياً لنظرية الضغط الجذري، وتتمثل بخروج قطرات مائية من أطراف أوراق بعض النباتات في الصباح الباكر؛ وبوجود جو دافئ ورطوبة ليلية عالية كما في النجيليات فالما الذي يواجه ضغطاً جذرياً في نباتات كهذه لن يجد سبيلاً للخروج من نسجها إلا عن طريق فتحات موجودة في أطراف الأوراق تسمى المسامات المائية hydathode ، وعلى ما يبدو فإن الجذور تنشط بامتصاص الأملاح المعدنية ليلاً وتدفعها إلى الخشب، وبلي ذلك تحرك الماء باتجاه الأوعية الخشبية بقوة مولداً ضغطاً بداخلها، وهذا يولد قوة ضاغطة على الأوراق ينتج منها ظاهرة الإدماء.

يكون الضغط الجذري فعالاً عندما لا يتعدى التركيز الحلولي لمحلول التربة (1-2) بار (ضغط جوي)، وهذا هو مقدار الضغط الذي يميز معظم النباتات؛ على الرغم من ارتفاع قيمته في بعضها مثل كروم العنب (6) بار، والبنندورة (7) بار. ومع ذلك تشير الدراسات إلى أن الضغط الجذري غير ثابت ويرتبط بعوامل كثيرة منها:

آ - توفر الماء في التربة؛، إضافة إلى درجة حرارتها وتهويتها.

ب - عمر النبات: إذ يزداد ترسب الخشنيين (اللغنيين) lignin والسوبرين (الفلين) suberin في خلايا الجذور المعمرة فيقل ضغطها الجذري؛ والعكس تماماً بالنسبة إلى الجذور الفتية.

ج - اختلاف الزمن بحسب ساعات اليوم؛ واختلاف الشهور بحسب فصول السنة.

تتضمن قوة الضغط الجذري في دفع الماء وصعوده عدة قوى أهمها:



قوة التشرب: imbibition تبدو جدران الأوعية الخشبية قادرة على تشرب الماء، لكونها سلولوزية التركيب، ذات طبيعة غروية.

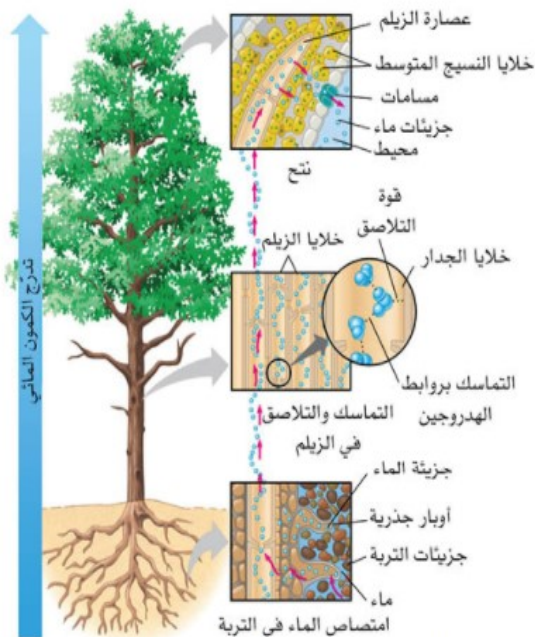
الخاصة الشعرية: capillarity تعني صعود الماء في الأنابيب الرفيعة من أقطار 2-5 م، وهذا متوافر في الأوعية الخشبية الناقلة حيث تقل أقطارها عن هذه الأرقام. هنالك عدة عيوب لنظرية الضغط الجذري من أهمها:

- لا يتجاوز أقصى ضغط جذري في معظم الأحوال (3) بار.
- لا يلاحظ ضغط جذري في الكثير من نباتات عاريات البذور كالصنوبر.
- يُعدّ تأثير خاصة التشرب في صعود العصارة محدوداً جداً، كما أن الماء لا يرتفع ضمن أضيق الأنابيب أكثر من 150 سم.

- تكون الفعالية القصوى للضغط الجذري (لدى النباتات متساقطة الأوراق) في فصل الربيع؛ إذ تكون الأوراق فتية وغير مكتملة النمو، في حين تتراجع هذه الفعالية بشدة في فصل الصيف عندما يكتمل نمو النبات.

مما سبق يبدو واضحاً أن لهذه النظرية الأولوية في مجال رفع العصارة لدى بعض النباتات؛ لكنها غير قادرة على تفسير صعود النسغ الناقص إلى أعالي الأشجار الباسقة.





الشكل (68) : مخطط يوضح امتصاص النسيج وانتقاله في النبات ربطاً بالنظريات المطروحة

2 - نظرية التماسك والتشد: cohesion - tension theory

تمثل هذه النظرية القوة المحركة الرئيسة لانتقال النسغ الناقص من الجذر إلى الأوراق، وتعتمد على ثلاث قوى مهمة وهي: قوة تماسك جزيئات الماء وارتباطها بعضها ببعض داخل الأوعية الخشبية، وقوة تلاحقها adhesion مع جدران الأوعية، وقوة الشد الناتجة من النتح transpiration ؛ وخروج الماء بالنتح المسامي stomatal من الأوراق بصورة رئيسة (50 – 97 %)؛ أو بالنتح القشيري cuticular من البشرة (2 – 10 %)؛ أو بالنتح العديسي lenticular من العديسات في قلف الأشجار بنسبة قليلة جداً (1 %). هذه القوى الثلاث تعمل مجتمعة على شد عمود الماء وسحبه من الأعلى، ليجري من الجذر عبر الساق باتجاه الأوراق؛ مجتازاً مسافات مرتفعة قد تصل على ما يزيد على 100 م.



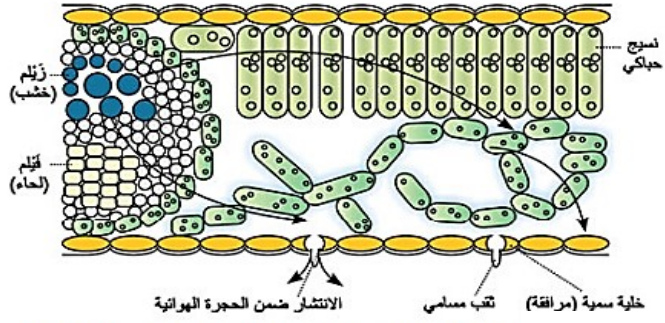
تعمل قوة التماسك على جعل عمود الماء متصلاً داخل الوعاء الخشبي، كما أن قوة التلاصق تجعله معلقاً باستمرار بجدران الوعاء؛ ومقاوماً للجاذبية الأرضية. بهذا الشكل لا يمكن لعمود الماء أن ينقطع بالفقاعات الهوائية؛ لأن تسلل الهواء إلى الأوعية- لسبب أو لآخر- سيؤدي إلى موت النبات آجلاً أو عاجلاً. والملاحظ أن أثر هاتين القوتين لن يكون مجدياً إلا في الأنابيب الشعرية التي يكون قطرها بنحو 5 م؛ إذ تبلغ قوة ضغطها نحو (20) بار. وبما أن قطر الأوعية الخشبية في النبات أقل بكثير من 5 م فإن ضغط قوتي التماسك والتلاصق ضمن أوعيته قد يزيد على (300) بار.

يمكن تشبيه قوة شد الماء أو سحبه بالعملية ذاتها التي يلجأ إليها الإنسان لدى تناوله السوائل من خلال «المصاص». وهكذا تعتمد قوة الشد على سحب النسغ الناقص الموجود في الأوعية الخشبية إلى أعلى الجذر والساق والأوراق بفضل النتح، لذلك تسمى الامتصاص السلبي، وهو عكس الضغط الجذري الذي يدفع الماء من الأسفل إلى الأعلى، فالامتصاص إيجابي

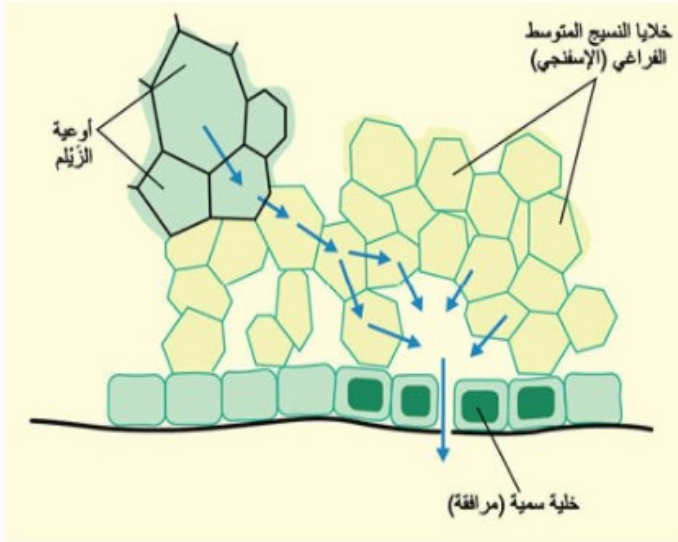
النتح ودور الأوراق في سحب عصارة الخشب:

يستقر النسغ الناقص في الأوراق التي تمثل المرحلة النهائية والقوة المحركة له في النبات، وتتكون الأضلاع أو العروق الورقية من الحزم الناقلة، وأهم ما فيها أوعية الخشب واللحاء. ومع وصول الماء إلى الورقة عن طريق أوعيتها الخشبية يبدأ بالتسرب من خلال نسيجها المتوسط mesophyll، فيمتلئ النسيج الفراغي الإسفنجي بالماء؛ لكونه يضم فجوات عصارية كبيرة، ثم يتحرك الماء باتجاه المسام التي تتضمن حجرات سمية واسعة، مما يقود إلى زيادة البحر بفضل الحرارة الناجمة عن أشعة الشمس. ونظراً لانتشار المسامات الكثيرة وخاصة على البشرة السفلية لأوراق ثنائيات الفلقة- تتزايد عملية النتح بمعدلات متفاوت بحسب النوع النباتي، وتبعاً للعوامل الداخلية والخارجية المختلفة.





الشكل (69) : دخول الماء إلى النسيج المتوسط في الورقة النباتية من الحزمة الناقلة فيها



الشكل (70): تكرر الماء من المسام بعد امتلاء الحجرة السمية به



يساعد النتح الورقي في بعض النباتات - كالسنط الأسترالي Australian acacia ، والسيكويا Sequoia semipervians - على إيجاد قوة سحب للماء سالبة وشديدة تعمل على تحقيق جريانه في الخشب بسرعة كبيرة قد تصل إلى (15) متراً في الساعة، ويسهم في نجاح هذه الحركة خاصتنا تماسك جزيئات الماء وتلاصقها، وبالتالي يحقق صعوده فيها إلى مسافات تتجاوز 130 متراً.

تم مؤخراً تطوير منهجية تجريبية حديثة لتصوير آلية تدفق النسغ الناقص وصعوده في الأوعية الخشبية لنبات الأرز Cedrus باستخدام تقنية التصوير بأشعة X السنكروترونية synchrotron X – ray imaging technique، وفي الواقع مكّنت هذه التقنية من تتبع الأوعية الخشبية النباتية وتمييز الثقوب الموجودة على جدرانها؛ إضافة إلى إجراء تحليل تجريبي حول امتصاص الماء وصعود النسغ فيها؛ ولا سيما أنها تمثل عملية تدفق هيدروليكي hydraulic، وقد أظهرت الدراسة الفيزيائية الأساسية للنتح النباتي باستخدام تقنيات التصوير الضوئي المتقدمة امتصاص كميات كبيرة من الماء عن طريق عملية التركيب الضوئي photosynthesis التي تؤدي إلى تجمع السكاكر في الأوراق؛ مما يؤدي إلى اختلال تركيز الماء فيها والمساهمة في عمليات البخر والنتح.

انتقال النسغ الكامل

يتشكل النسغ الكامل- أو ما يسمى عصارة اللحاء phloem sap في الأوراق النباتية نتيجة لعملية التركيب الضوئي؛ وقد جمعت عينات من النسغ الكامل بوساطة حشرات المن التي تتغذى به، وتم تعرف تركيبه الكيميائي بعد إجراء عملية التحليل، فتبين أنه يتكون بصورة رئيسة من الماء والهرمونات والسكريات والدهن وغير ذلك. وينتقل النسغ هابطاً بأوعية اللحاء باتجاه الأسفل لتغذية الساق والجذر؛ وباتجاه الأعلى لتغذية البراعم والأزهار والثمار وغير ذلك.



تم إثبات حركة النسغ الكامل وانتقاله بالاتجاهين بتقديم جزيئة CO₂ المحتوية على الكربون المشع في نبات الفول في أثناء عملية التركيب الضوئي، ومتابعة مسار حركة السكاكر المتشكلة في النبات والحاملة للكربون المشع تبين أنها تنتقل من أماكن صنعها في الأوراق بالاتجاهين: أعلى النبات وأسفله.

تعاين عصارة اللحاء تبدلات مهمة على الرغم من أنها تسهم على نحو أو آخر في الحفاظ على النشاط النباتي وتغذيته لدى تحركها وانتقالها داخل الأعضاء المختلفة للنبات، ونتيجة للتبدلات تتحلل مكونات العصارة وتنقسم عناصرها؛ لتتشكل ارتباطات جديدة معطية مكونات متنوعة مثل السكاكر والنشاء والسموغ ومنتجات نباتية أخرى.

والى جانب وظيفة تغذية الأعضاء النباتية بمكونات العصارة تتحقق وظيفة ادخار الغذاء المنقول في اللحاء بأشكال مختلفة منها:

-بشكل سكروز: saccharose وهو سكر ثنائي يتم ادخاره بكثرة في درنات الشوندر السكري وقصب السكر، لذلك يسمى سكر القصب.

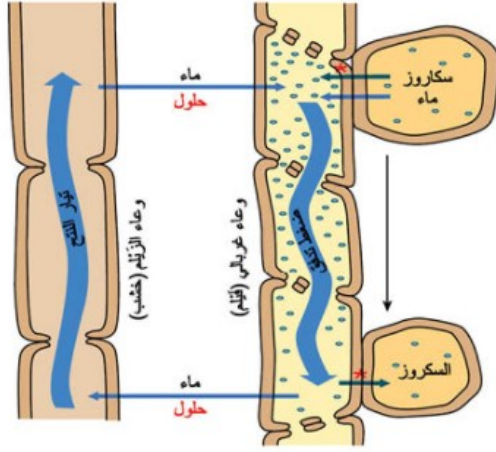
-بشكل نشاء: starch وهو عديد السكريد، يدخر في درنات البطاطا وغير ذلك.

-بشكل مركبات معقدة: كالدون fats، والبروتينات، والسكريات، كما في بعض البذور.

ثمة فرضيتان لتفسير آلية هل النسغ الكامل في النبات:

- 1 - **فرضية تدفق الكتلة الحلولية:** إن ارتفاع تركيز الغذاء المصنَّع في خلايا الورقة بسبب تراكمه فيها - مقارنة بالتركيز المنخفض لخلايا الجذر- يؤدي إلى نشوء قوة تدفع الغذاء من أوعية الورقة ونسج اللحاء فيها إلى خلايا الجذر بسبب اختلاف الضغط الحولي، وبالنتيجة يتولد ضغط تدفق pressure flow داخل الأوعية الغرابلية sieve tubes ؛ يساعد على دفع مكونات الغذاء إلى أماكن الاستهلاك والتغذية أو الادخار





الشكل (71): مخطط فرضية الضغط التدفقي عبر أوعية الغربال في اللحاء

2 - **فرضية الدوران السيتوبلازمي:** يعرف للسيتوبلازما حركة دورانية داخل الأوعية الغربالية تحمل معها جزيئات المواد المنحلة؛ ناقله إياها من خلية إلى أخرى عبر الصفائح الغربالية. sieve plates بهذا الأسلوب تتحرك جزيئات السكروز داخل اللحاء حركة دائرية باتجاه حركة الهيولى، ثم تنتقل إلى الأوعية الغربالية محمولة على الخيوط السيتوبلازمية عبر الوصلات plasmodesmata المتوضعة على جدران الأوعية. وتسهم الخلايا المرافقة companion cells في اللحاء المزودة بالأدينوزين ثلاثي الفوسفات ATP في عملية النقل النشط active transport للسكريات إلى أماكن التغذية والادخار. ويرى معارضو هذه النظرية أن الحركة الدورانية السيتوبلازمية لا تلاحظ إلا في الأوعية الغربالية الناضجة ومكتملة النمو.

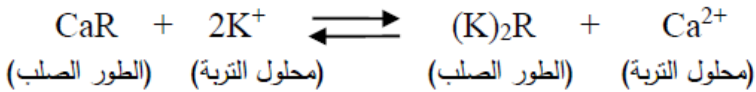


التبادل الأيوني - The Ion Exchange

يمثل التبادل الأيوني أحد أهم الظواهر المميزة للكثير من التفاعلات العكوسة التي تحصل في التربة، ويتم خلاله تبادل الأيونات بين الطور الصلب والطور السائل للتربة. فإذا تم التبادل بين الأيونات موجبة الشحنة سمي بالتبادل الكاتيوني، وإذا حدث بين الأيونات سالبة الشحنة سمي بالتبادل الأنيوني.

التبادل الكاتيوني Cation Exchange - -

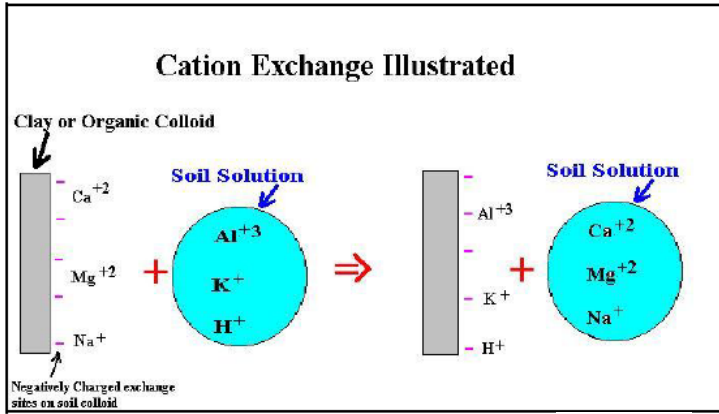
تجذب الشحنات السالبة لغرويات التربة إليها الكاتيونات المختلفة الموجودة في محلول التربة مثل: Ca^{2+} H^+ , K^+ , Al^{3+} , Mg^{2+} بقوى جذب إلكتروستاتيكية لتصبح هذه الكاتيونات في تماس مباشر مع السطح الغروي وملازمة له وهذا ما يعرف بالادمصاص الامتزاز . Adsorption ، إلا أنه يمكن استبدال هذه الكاتيونات وحلال كاتيونات أخرى مكانها للمحافظة على تعادل السطوح كهربائياً وهذا ما يعرف بالتبادل الكاتيوني . Cation Exchange ويطلق على العملية المرافقة لعملية اادمصاص والمعاكسة لها والتي تقود إلى تحرر الكاتيونات المدمصة إلى الطور السائل للتربة بالازاحة الانتزاز . Desorption ويتصف التبادل الأيوني بكونه تفاعل موزون Stoichiometric reaction كونه يحد بمقادير متكافئة كيميائياً فأيونين من البوتاسيوم مثلاً يتبادلان م أيون واحد من الكالسيوم.



(R) تعبر عن السطح المبادل لغروي التربة. كما يتصف التبادل الأيوني بكونه تفاعل عكوس فعلى الرغم من الاصطفائية التي تتمتع بها غرويات التربة تجد ان الكاتيونات الموجودة في محلول التربة وبخاصة الشائبة التكافؤ والثلاثيتهم فإنه يمكن أن تستبدل معظم هذه الكاتيونات بكاتيونات أخرى في شروط محددة من



التركيز الأيوني والفعالية الأيونية والـ Ph تتباين قوة جذب السطوح الغروية سالبة الشحنة للكاتيونات تبعاً لتكافؤ الكاتيون وقطر الأيون وقطر المائي.

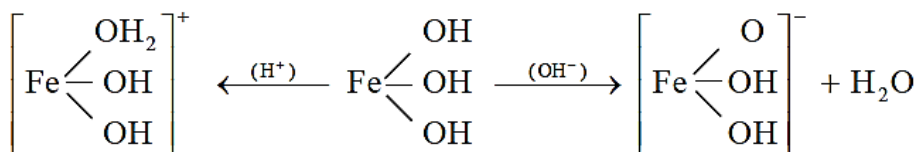


الشكل (72): استبدال الكاتيونات المدمصة على سطوح غرويات التربة بأخرى مكافئة لها من محلول التربة

التبادل الأنيوني Anion Exchange

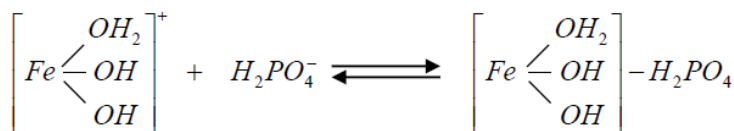
من المعروف أن الشحنة السائدة لغرويات التربة هي الشحنة السالبة في الظروف الطبيعية، ولكن هذا لا ينفي أبداً امتلاك التربة لشحنات موجبة تنشأ لبعض غرويات التربة Amphoteric nature أساساً نتيجة للطبيعة المزدوجة العضوية منها والمعدنية كازدواجية أكاسيد الحديد والألمنيوم والمنغنيزم وازدواجية بعض فلزات الطين كالكاولينيت كم ازدواجية بعض مكونات المواد الدبالية. فأكاسيد الحديد المائية مثلاً تكتسب شحنات موجبة في الوسط الحامض وشحنات سالبة في الوسط القلوي:





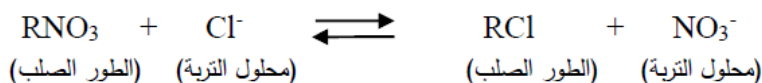
وينتج عن امتلاك هذ الهيدروكسيدات لشحنات سطحية موجبة من انجذاب لبعض الأنيونات من محلول

التربة مثل Cl^- , NO_3^- , H_2PO_4^- وغيرها



ويمكن احلال الأنيون المدمص على السطح المبادل الغروي التربة بأنيون آخر من محلول التربة بعملية

تبادل أنيوني:

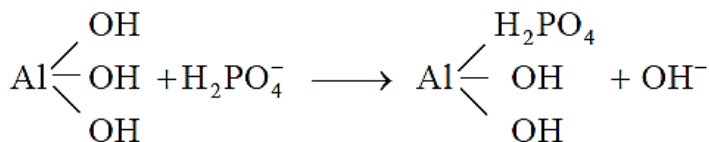


حيث (R) تعبر عن السطح المبادل لغروي التربة.

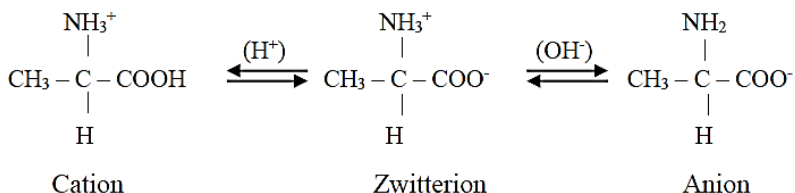
وبالإضافة إلى ما سب م يمكن للغرويات المعدنية أن تدمص الأنيونات عن طري إحلالها مكان مجموعة

هيدروكسيل أو أكثر سطحية:

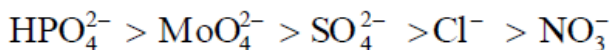




ويتيح امتلاك بعض المواد العضوية الأمفوتيرية كـ بعض الأحماض الأمينية لمجموعات كربوكسيلية وأمينية المقدرة على التواجد على شكل كاتيون أو أنيون أو على شكل أيوني مزدوج Zwitterion وذلك تبعاً لـ pH التربة.



إذ تكتسب شحنة سطحية موجبة في الوسط الحامضي وسالبة في الوسط القلوي:
و يعتقد أن الفوسفات من أكثر الأنيونات ميلاً للادمصاص على السطوح الغروية موجبة الشحنة في التربة، وأن النترات والكلور من أضعفها ادمصاصاً على هذ السطوح. ويمكن وضع الأنيونات السائدة في التربة من حيث شدة ادمصاصها على سطوح الغرويات موجبة الشحنة في التربة وفقاً للترتيب التالي:



ويطلق على كمية الأنيونات المدمصة المتبادلة (مقدرة بالميلي مكاف في غرام تربة جافة 100 تعبير سعة التبادل الأنيوني Anion Exchange Capacity ويرمز لها اختصاراً بـ (AEC))

المراجع

1. دياب ابوخرمة. الفيزيولوجيا النباتية . 1991. ديوان المطبوعات الجامعية بن عكنون الجزائر
2. حشمت سليمان، أحمد الدسوقي. أساسيات فسيولوجيا النبات. 2008. مكتبة جزيرة الورد . القاهرة
3. مصطفى حداد، محمد عامر. التشكل النباتي . 1998. ديوان المطبوعات الجامعية. الجزائر
4. فؤاد رزاق البركي. تربية و تحسين النبات . 2020. مطبعة الناشر النجف الأسود العراق
5. محمود عودة، سمير شمش . خصوبة التربة و تغذية النبات. 2011. منشورات جامعة البعث
مديرية الكتب و المطبوعات الجامعية
6. عبد العظيم كاضم محمد، مؤيد أحمد يونس. أساسيات فسيولوجيات النبات. 1991.
المطبوعات الجامعية بغداد
7. عماد الدين وصلي. منظمات النمو و الازهار و استخداماتها في الزراعة . 1995. المكتبة
الأكاديمية الناشر الطبعة الأولى
8. حسين السعيد، اسماعيل ندى. 1955. فسيولوجيا النبات. مكتبة انجلو المصرية القاهرة
9. بسام طه ياسين. فسيولوجيا النبات. 2001. دار الكتب القطرية ، الدوحة قطر
10. عبد المنعم محمد الأعسر. أسس الكيمياء الحيوية . 2011. المجلد الأول المكتبة الأكاديمية الناشر
11. Jean Francois Morot-Gaudry et Roger Prat . Biologie Végétale: Croissance et Développement. 2012. 2 é édition, Dunod Paris Publisher
12. William G. Hopkins. Physiologie végétale. 2003. De Boeck Supérieur
13. Paul Mazliak. 2001. Physiologie végétale – cour et T.P .



- .14 Jean-François Morot-Gaudry. Assimilation de l'azote chez les plantes.
1997. Aspects physiologique, biochimique et moléculaire. INRA Paris
- .15 Per Lea, Richard C. Leegood .1999. Plant Biochemistry and
Molecular Biology, 2nd Edition.wiley,384 Pages

