الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية.
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي.
جامعة الاخوة منتوري قسنطينة 01.

محاضرات فيسيولوجيا البيئة والنبات.

وحدة أساسية/ معامل 03

المستوى: سنة أولى ماستر.

تخصص: بيولوجيا وفيسيولوجيا النبات.

قسم: بيولوجيا البيئة والنبات.

كلية علوم الطبيعة والحياة

مسؤول المقياس الأستاذ: عيسى جروني.

مايل: aissa.djerouni@umc.edu.dz

الفهـــــــرس **مقياس: فيسيولوجيا البيئة والنبات.**

من إعداد الأستاذ: عيسى جروني.

الخلية النباتية تركيبها ووضائف أجزائها

مقدمة

جدار الخلية

الشبكة الاندوبلازمية

الميتوكندرية

البلاستيدة الخضراء

جهاز كولجي

النواة

--جلايكسيومز --البيروكسيسومز--السفيروسومز.

--مادة السيتوبلازم

البدرة والانبات

المقدمة

مكونات البدرة

أنواع البدور

التكاثر البدري

إنبات البدرة

مراحل الانبات

سكون البردة

أنواع السكون الأولي للبدرة

أنواع السكون الثانوي للبدرة

المعاملات التي تؤدي إلى كسر سكون البدرة

العوامل البيئية التي تؤثر على انبات البدرة

الفهـــــــرس **مقياس: فيسيولوجيا البيئة والنبات.**

من إعداد الأستاذ: عيسى جروني.

امتصاص الأملاح المعدنية وانتقالها

مقدمة

*الامتصاص غير الفعال

-الحيز الحر الخارجي والظاهري

التبادل الإيوني

اتزان دونان

التدفق الكتلي

*النقل الفعال

-مفهوم الحامل

-مضخة السيتوكروم

-الية الحمل بمشاركة ال ATP

-العوامل المؤثرة في امتصاص الأملاح

-درجة الحرارة

-درجة تركيز ايونات الهيدروجين

-الضوء

-الشد الأوكسجيني

الفعل التبادلي

النمو

*الانتقال

-تداول الاملاح المعدنية

-التداول وإعادة الانتفاع.

**وضائف العناصر المعدنية الضرورية وأعراض نقصها

-النتروجين--الفسفور--الكالسيوم--المغنزيوم--البوتاسيوم--الكبريت--الحديد--المنغنيز--النحاس--الزنك--البورن.

الفهـــــــرس **مقياس: فيسيولوجيا البيئة والنبات.**

من إعداد الأستاذ: عيسى جروني.

مسارات النقل

المقدمة

* نضام النقل في المسار الميت

-النقل في الجدار الخلوي

النقل في العناصر الوعائية

*نضام النقل في المسار الحي

-نقل المواد الدائبة عبر الاغشية

-النقل عبر الوصلات البلازمية

--النقل في أشعة الخشب.

العوامل المؤثرة في النقل

المقدمة

درجة الحرارة الإجهاد المائي

الاضاءة

الهرمونات

فسيولوجيا الإجهاد

-مقاومة الاجهاد

-أنواع الاجهادات البيئية

-الجفاف

-التأثيرات الفسيولوجية والكيموحيوية للإجهاد المائي

-نمو النبات

-الثغور

-البناء الضوئي ..التنفس ..تراكم الدائبات

-إختلال التوازن الهرموني

-اضطراب محتوى الأحماض النووية والبروتينات

الفهـــــــرس

-اضطراب المكونات الدهنية

-اليات مقاومة النباتات للجفاف

-الهروب من الجفاف ..تفادي الجفاف ..تحمل الجفاف.

*الملوحة الاجهاد الملحي

-التأثير الأسموزي

-التأثير الايوني الخاص

-التأثير السام

-عدم التوازن الغدائي

اليات مقاومة الملوحة في النباتات

الية التفادي

الية عزل الملح سلبيا

اليات استبعاد من الملح الفائض

التحفيف

الية التحمل

التنضيم الاسموزي

-تحمل نقص المغديات

-تحمل الضرر الابتدائي غير المباشر

تحمل الضرر الابتدائي المباشر

*الاجهاد الايوني

-اجهاد درجة الحرارة

-ضرر التبريد

-ضرر التجميد

-مقاومة التجمد

-ضرر درجة الحرارة العالية

الفهـــــــرس

-تأقلم النباتات لدرجات الحرارة العالية.-

المحاضرة الأولى: الخلية النباتية، تركيبها ووضائف أجزائها.

مقياس: فيسيولوجيا البيئة والنبات.
من إعداد الأستاذ: عيسى جروني

المقدمة:

مع أن النبات يبدو متجانس التركيب ولكنه يتكون من أجزاء مجهرية تعرف بالخلايا، بطريقة غريبة وغير معروفة إلى حد الآن هده الأجزاء الصغيرة تعمل بشكل منظم لتعطي الحياة للنبات المتعدد الخلايا. في نبات الخلية الواحدة كما هو في النباتات الأولية (البكتيريا والطحالب)، الخلية كائن منفصل تستطيع الحياة في غياب الخلايا الأخرى. الخلية هي وحدة الحياة الأساسية. هي كدلك أصغر تركيب في الوجود يستطيع النمو والتكاثر، الفيروسات أصغر من الخلايا أعتبرها البعض وحدات حية، إلى حد الان لم يلاحظ أي فيروس منفصل عن الخلايا الحية وفي الواقع يعتمد عليها في تكاثره، لدلك الفيروسات ينقصها عامل مهم وهو التكاثر لايمكن اعتباره وحدة حياة أساسية.حجم وشكل النبات يعتمد على عدد، ترتيب وأشكال خلاياه.

1- جدار الخليـــة Cell Wall:

مع وجود استثناءات قليلة، كل الكائنات يجب أن تحتوي على دعامة طبيعية لتعطيها شكل معين، في عالم الحيوان هده الدعامة إما أن تكون خارجية Exoskleton الدي تحوي بقية الخلايا او الداخلية Endoskeleton وتتماسك فيها بقية الخلايا. في النبات كل خلية محاطة بتركيب صلب يعرف بجدار الخلية الدي ينعدم في الخلية الحيوانية، بوجه عام يعتقد أن جدار الخلية جزأ غير حي من الخلية الدي يفرز من الجزأ الحيى من الخلية المعروف بالبروتوبلاست Protoplast. مع دلك إعطاء صفاة الحياة وعدمها لمكونات الخلية المختلفة غير صحيح لأن مكونات الخلية لا يمكن إيجاده منفصلة. مكون جدار الخلية الرئيسي هو السليلوز Cellulose، مركب يتكون من إتصال عدة الاف من وحدات السكر، الدي ينتج من عملية البناء الضوئي Photosynthesis.

2- تكوين جدار الخلية Cell wall formation

يبدأ تكوين جدر الخلايا خلال الطور الأخير من الانقسام الغير مباشر المعروف بالتيلوفاز Telophase (الشكل....). لاحظ في شكل ....أن الأجزاء الأنبوبية للخيوط الاندوبلازمية Endoplasmique reticlum قد انتقلت الى المناطق الوسطى من الخلية خلال طور التلوفاز. يعتقد الباحثون أن هده الخيوط تدخل في تكوين صفيحة الخلية Cell plate أو الطبقة الوسطى Middele lamella، يمكن أن نعتقد أن الطبقة الوسطى هي المادة التي تتماسك بها الخلايا المجاورة. مركب واحد بصفة خاصة هو بكتات الكالسيوم Calcium pectate (ملح الكالسيوم لحامض البكتيك) موجود بكثرة في الطبقة الوسطى ويعمل كمادة لاصقة مهمة بين الخلايا، في الحقيقة سبب عدم تماسك الفاكهة أثناء النضوج هو ذوبان المواد البكتيكية للطبقة الوسطى. هده

المواد تفقد خاصتها اللاصقة بواسطة الانزيمات البكتوليك Pectolytic enzymes التي يزيد نشاطها كلما نضجت الثمار.

- **الجدار الاولي Primary wall:** بجانب الطبقة الوسطى وهو أول ماينتج في تكوين جدار الخلية من البروتوبلاست protoplaste. خلال زيادة حجم الخلية الجدار الاولي يبقى رقيق ومطاط elastic، يتغلظ ويصبح صلب عند الإنتهاء من زيادة حجم الخلية. الباحثون الاولون اعتقدوا أن الجدار الاولي يحتوي على المواد البكتيكية وهيميسيليلوز وسليلوز، بوجود المواد البكتيكية بكميات كبيرة فإنها تطغى على خواص الجدار خلال نمو الخلية. الباحثون الاولون اعتقدوا أن الجدار الاولي يحنوي على مواد البكتيكية وهيميسليلوز وسليلوز، بوجود المواد البكتيكية بكميات كبيرة فإنها تطغى على خواص الجدار خلال نمو الخلية. في دراسة لتركيب جدر خلايا القمة النامية للجدر وجد Jensen مع أن جدر الخلايا ماقبل الحزم الوعائية provascular تحوي على نسبة كبيرة من المواد البكتيكية والهيميسليلوز، جدر خلايا القشرة cortex والبروتودارم protoderm تحوي على نسبة قليلة من هده المواد. يظهر أن كل مكونات جدر الخلايا موجودة في الجدار الاولي، نسبة وجودها تختلف باختلاف الخلايا. الجدير بالذكر كدلك جدر الخلايا تحتوي على كميات كبيرة من مركبات البروتين الدي هي غنية بالاحماض الأمينية البرولين Proline والهيدروكس برولين hydroxyproline.
- **الجدار الثانوي Scodrary wall:**

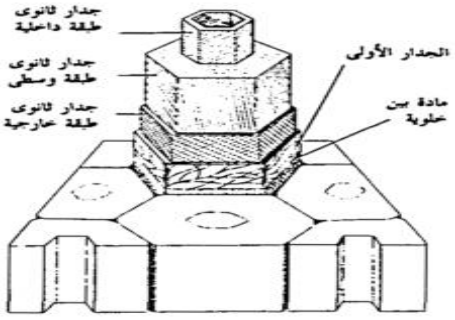
يتغلظ جدار الخلية كلما زادت في النضوج بترسب طبقات من السليلوز يفرزها السيتوبلازم cytoplasm. يصبح جدار الخلية أقل مرونة وأخيرا تقريبا غير مرن. وبهدا نعرف لمادا تتوقف إطالة الخلايا عندما يتكون الجدار الثانوي. الجدار الثانوي هو الدي يعطي الخلية النباتية استقلالية التركيب.

السليلوز هو المركب السائد الوجود في الجدار الثانوي. طبقات جدر الخلايا التي تتكون في الأطوار الأخيرة من النمو معظمها سليلوز نقي. المثل المعروف في ألياف القطن التي تحوي على أكثر من 90% من الوزن الجاف لجدر الخلايا سليلوز نقي.

3- ترتيب السليلوز الجزيئي والماكرو جزيئي في جدر الخلايا Molecular and macromolecular arrangement of cellulose in the cell wall: جدر الخلايا يمكن أن تكون أخيرا شبكة من خيوط السليلوز التي تختلف في التعقيد والحجم. شرح الباحث Siegel علاقة سلاسل جزيئات السليلوز. أصغر وحدة في جدار الخلية هي الشعيرات الأولية elementary fibrils أو الوحدات الغروية micelles. كل واحدة من هده تتركب من 100 سلسة سليلوز تقريبا ولها مساحة تقاطع $3000A^2$ تقريبا. أكبر خليط سليلوز بعد دلك هو الشعيرات الصغيرة microfibril التي يعتقد أنها تتكون تقريبا من 20وحدة غروية

ولها مساحة تقاطع تقريبا $A62.500^2$ (شكل.....). مع أن جزيئ السليلوز لا يمكن مشاهدته حتى باستعمال الميكروسكوب الالكتروني، الوحدات الغروية والألياف الصغيرة يمكن رؤيتها بوضوح تحت الميكروسكوب الالكتروني. مع أن الشعيرات الصغيرة تكون 20% من حجم الجدار الأولي لكنها تعتبر الوحدات الأساسية في جدر الخلية(). مثلا لو نزعت المواد الغير سليلوزية من جدر الخلايا تسبب نغيير بسيط في شكل الخلية أو خواص الجدر الميكانيكية. تجمع تقريبا 250 من الألياف الصغيرة تكون شعيرة ميكروسكوبية واحدة مساحة تقاطعها $\mu 0.16^2$. شعرة القطن التي يمكن رؤيتها بالعين المجردة تحتوي على تقريبا 1500 شعيرة، بعملية حسابية بسيطة يمكن توضيح أن هناك $10x7.5^8$ سلسلة من جزيئات السليلوز في شعرة قطن واحدة.

في الشكل (01) شعيرتان صغيرتان حلزونيتان تكونان زاوية كبيرة مع قائم الخلية يمكن رؤيتها في الطبقة الخارجية من الجدار الثانوي. في الطبقة الثانية من الجدار الثانوي يمكن ملاحظة الشعيرات الصغيرة في أشكال حلزونية ودوائر متحدة المركز. الطبقة الداخلية توجد الشعيرات الصغيرة في أشكال منبسطة وحلزونية (36).



شكل (01): منظر يوضح مقطع لعدة طبقات من جدار الخلية يبين الشعيرات الدقيقة للسيليلوز في كل طبقة.

4- مناطق التكوين Stile of synthesis:

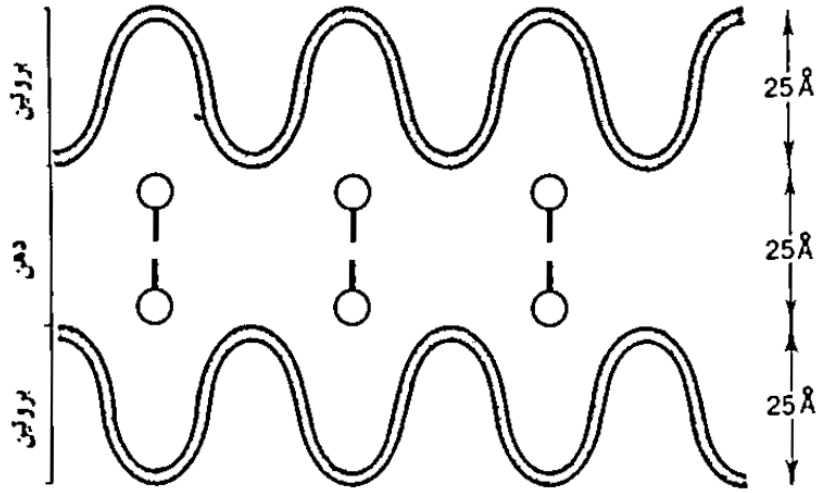
يعتقد العلماء الأولون أن تكوين جدر الخلايا يحدث في أماكن خاصة مابين جدر الخلايا والسيتوبلازم. بعد اختراع الميكروسكوب الالكتروني وجد أن السيتوبلازم يتخلل جدر الخلايا في أماكن مختلفة من تلاقي الجدر بالسيتوبلازم (43.29.28.27). تكوين جدر الخلايا يعتقد أن يحدث في هده الأماكن التي فيها الخيوط السيتوبلازمية plasmodesmata تتخلل الجدر (35.32). مازال هناك بعض العلماء يعتقدون أن تكوين الشعيرات الصغيرة يحدث في جدر الخلايا في مناطق منفصلة من السيتوبلازم (5). نظريا كل المواد الأولية اللازمة لتكوين جدر الخلايا تنتقل الى هده الأماكن التي يحدث فيها تكوين الجدر. تقريبا يحدث هدا الانتقال خلال الخيوط السيتوبلازمية. الباحث .Whaley et al أشاروا الى أهمية إطالة الشبكة

الاندوبلازمية endoplasmic reticulum الى سطح البلاستيدات الأولية protoplast في هدا الشأن كثير من العلماء لاحظوا أن الشعيرات الصغيرة توجد بشكل موازية لبعضها، هدا يقترح إشتراك التركيبات في السيتوبلازم، لقد ساند هدا الاقتراح Ledbettre and Porter(22) عندما لاحظا وجود أنابيب صغيرة microtubules في سيتوبلازم خلايا اللحاء (شكل 1-5) هده الأنابيب الصغيرة توجد ملاصقة جدا لمناطق تقارب السيتوبلازم بجدر الخلايا ووضعها موازيا للشعيرات الصغيرة في جدار الخلية. الى حد الان لا يوجد مايثبت علاقة مباشرة للأنابيب الصغيرة في تكوين الشعيرات الصغيرة. زيادة على دلك تمزيق الأنابيب الصغيرة بالكولشيسين colchivine يغير من ترتيب الشعيرات الصغيرة بدون أن يؤثر في تكوينها (37).

5- غشاء الخلية Cell membrane:

مع أن لحد ما جدار الخلية بفصلها من البيئة المحيطة ولكنه فصل غير تام. معظم المواد الموجودة قريبا من الخلية لا يمنعها الجدار من الدخول إليها. إدا لم يكن للخلية أي حاجز اخر لمنع دخول المواد الغير مرغوب فيها فإن حياة الخلية تكون في خطر. في الحقيقة الخلية الحية لا يمكن أن توجد في هدا الوضع. لهدا ملاصق مباشرة لجدار الخلية من الداخل ومحيط بالبروتوبلاست protoplast مركب رقيق وحساس قابل للانثناء يسمى غشاء الخلية cell membrane أو بلازملما plasmalemma. أهمية هدا التركيب للخلية الحية مهما جدا. حيث أن الغشاء يحوي السيتوبلازم ومحتويات السيتوبلازم نستطيع أن نقول أن الغشاء يحتوي ويحافظ على الاجزاء الحية من الخلية.

غشاء الخلية يقوم بتنظيم العملية الحيوية وهي التحكم في دخول وخروج المواد الى ومن الخلية. غشاء الخلية مميز النفادية defferentially permeable يسمح لبعض المواد بالنفاد الى داخل الخلية ويمنع بعضها. زيادة على دلك غشاء الخلية يسمح لبعض المواد بالنفادية الى داخل الخلية ويمنع خروجها منها، مثلا بعض العناصر المعدنية الضرورية يجب أن تتراكم داخل الخلية بتركيزات أعلى مما هي موجودة في المحيط الخارجي. كدلك والمهم للخلية أن الغشاء يمنع لحد كبير دخول المركبات السامة الى السيتوبلازم. لا يمكن تمييز الغشاء في السيتوبلازم باستعمال الميكروسكوب العادي بسبب اللون الواحد لهما. ولكن غشاء الخلية يمكن تمييزه يوضوح كمركب منفصل عن السيتوبلازم باسعتمال الميكروسكوب الالكتروني. تحليل غشاء الخلية كميائيا وفيزيائيا أوضح أنه بروتين دهني lipoprotien وله جزئين مركزيين من الدهن محاطان بطبقة من جزئ البروتين. قدر Roberston(31) أن سمك الغشاء تقريبا A75. توضيح يمثل جزئ الغشاء في (02).



شكل (02): رسم توضيحي يبين جزئ غشاء الخلية، يوضح جوئ ثنائي للدهن في المركز بجانبه جزئ واحد من طبقة البروتين من الجانبين.

6- محتويات السيتوبلازم Inclusion of cytplasm:

- **الشبكة الاندوبلازمية Endoplasm reticlum**

السيتوبلازم في الخلية المرستيمية meristematic cell متشابك بحويصلة محاطة بغشاء تسمى الشبكة الاندوبلازمية او الارقاستوبلازم ergastoplasm. غشاء هده الحويصلة يعتقد أنه بروتين دهني بشكل يشبه غشاء الخلية. مع أن الشبكة الاندوبلازمية تحافظ على مضهرها يمكن أن تتغير خلال تطور الخلية إو القيام ببعض أنشطتها. الشبكة الاندوبلازمية تستمر مع الشبكة النووية nuclear membrane وتصل الى سطح الخلية (41.38). في الحقيقة هده الاغشية وجدت في الجدران الأولية لبعض الخلايا وأحيانا تصل الى الخلايا المجاورة (41.40.39). كما اشاروا بعض العلماء .Whaley et al

الى محتويات النواة وسيتوبلازم الخلية فإن أنوية هاتين الخليتين يمكن أن تعتبران في حالة إتصال مباشر. بالنظر الى الخلية من ثلاثة مساقط يمكن أن نرى الشبكة الاندوبلازمية تقسيم السيتوبلازم هدا أعطى كثيرا من العناية. داخل هده الفجوات إنزيمات معينة أو مواد التفاعل يمكن أن تتجمع أو يتلخص منها. هده الظاهرة لها أهمية حيوية للخلية. (الدروس القادمة توضح اهمية الشبكة الاندوبلازمية لنشاطات الخلية العامة).

- **الميتوكوندريا Mitochondrian:**

ماعدا النواة، حصلت الميتوكوندريا على أكثر دراسة من أي محتويات الخلية الأخرى. النتيجة أن معلومتنا على الشكل الخارجي ووظيفة الميتكوندريا متوفرة بغزارة. سنحدد أنفسنا في هد الوقت أكثر بالشكل الخارجي (سنتطرق بالتفصيل في محاضرة التنفس).

07- انتقال الطاقة في الميتكوندريا Energy transfer in mitochondria:

حيث أن معضم الطاقة المستعملة في الخلية مصدرها الميتكوندريا فلهدا غالبا مايطلق عليها (محطة توليد الطاقة) powerhouse للخلية، مثال على دلك الخلية المرستيمية حيث توجد الميتوكندرية بكثرة. مادا نقصدعندما نقول الميتكوندريا توفر الخلية بالطاقة المستعملة؟ عندما يحدث التأكسد التأكسد البيولوجي للبروتين والدهون والكربوهيدراتات في الخلية تنطلق طاقة. هدا مشابه الى حد لإحتراق ورقة أو خشب حيث تنطلق طاقة في شكل حرارة. مع أن في الخلية وبصفة خاصة في الميتوكندريا معظم الطاقة الناتجة تحفظ في شكل رابطة الفوسفات الفنية بالطاقة. أهم مركب في هده الحالة هو الادينوزين ثلاثي الفوسفات adinosine triphosphate(ATP). ميزة تخزين الطاقة في هدا المركب أن يمكن إطلاقها واستعمالها في تفاعلات الخلية التي تحتاج طاقة. ادن ATP يتكون في الميتكوندريا وينطلق في الخلية الى المناطق التي تحتاج طاقة.

08- الشكل الظاهري للميتكوندريا Mitchonrruion morphology:

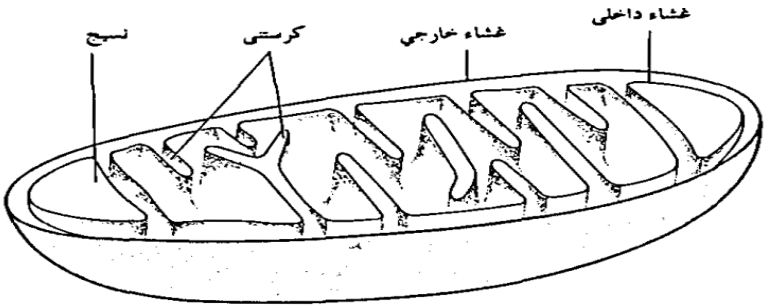
دعنا نتعرض لتركيب الميتوكندريا دراسة فيها الميكروسكوب الالكتروني عاملا مهما. هدا الجسم عديد الاشكال plemorphic يتكون من غشاء دو طبقتين يحتوي على النسيج الداخلي matrix ويتراوح حجمه بين 0.2 الى 0.3µ. في الغشاء الداخلي عدة ثنايا تتمدد داخل النسيج الداخلي. بعض هده الثنايا تخترق النسيج الداخلي وتصل الغشاء الداخلي من الجهة الاخرى. هده الثنايا المعرضة للغشاء الداخلي تسمى كرستتى cristae (**الشكل 03**).

الكرستي في الميتوكوندريا جدبت كثيرا من الانتباه لأن لها شبه كبير بنظام الصفائح lamellas system في البلاستيدات الخضراء chloroplasts. يمكن أن تكون لهده المحتويات السيتوبلازمية أصل واحد.

09- أهمية التركيب التنظيمي Importance of dtrucutural organization:

بسيي التركيب المعقد للميتوكندريا وبسبب تشابه التنظيم في الميتوكندريا لأنواع كثيرة من النباتات، نستطيع أن نفترض علاقة قوية مابين الشكل والوضيفة، مثلا التأكسد الفسفوري (تكوين ATP) يقف عندما نفقد تركيب الغشاء المزدوج. يظهر أن تفاعلات دورة كربس Krebs cycle الدي يحدث في الميتوكندريا يعتمد على تركيب الغشاء المزدوج(45). مع أن الأنزيمات الداخلة في هده التفاعلات يمكن استخلاصها

بسهولة من النسيج الداخلي القابل للدوبان. من الملاحظ أن أجزاء الميتوكندريا تستطيع أن تقوم ببعض التفاعلات أكسدة دورة كربس وليس كليها.



شكل (03): رسم توضيحي يبين قطاع طولي في الميتوكندريا. لاحظ الغشاء من طبقتين والثنايا المعرضة أو الكرستي للغشاء الداخلي.

10- منشأ الميتوكندرية Origin of mitochondria:

مع أن عدة كحاولات عملت لتحديد منشأه ولكنه لم يوضح بعد. هناك عدة نضريات وضعت لشرح تكوينها. رأى الباحث .Whalry rt al (41) أن الميتوكندرية يمكن أن تنقسم (1-8). جهاز كولجي وحتى النواة أعتقد أنها تعطي الميتوكندرية. أخيرا اقترح Ben Green and Schimdt أن الميتوكندرية يمكن أن تكون من غشاء الخلية.

بعض العلماء يعتقدون أن الميتكوندريا جسم سيتوبلازمي قابل للتكاثر (14). المضمون أن تكاثر الميتوكندريا لا تتحكم فيه النواة. مساندة لهده النظرية أن الأحماض النووية حامض ديوكسي ريبونيونكليك deoxyribonucleic acid (ADN) وحامض ريبونيوكلييك ribonucliec acid (ARN) وجدا في الميتوكندرية (34.25.12). الأحماض النووية عاملا مهما في تخزين ونقل المعلومات وتكوين البروتين، خاصية ضرورية الوجود في الأجسام القابلة للتكاثر. من الملاحظ أن DNA للميتوكندرية المفصول من فاصولياء، اللفت، البطاطا والبصل تختلف عن DNA للنواة المفصولة من نفس النباتات (34).

11- البلاستيدة الخضراء Chloroplast:

التركيب ووظيفة البلاستيدة الخضراء مغطى بالكامل في ثلاثة فصول على التمثيل الضوئي photosynthesis.

12- جهاز كولجي Golgi appartus:

قبل اختراع الميكروسكوب الالكتروني وجود جهاو كولجي أو مركب كولجي كما يسمى احيانا كان موضوع جدل. الميكروسكوب الالكتروني لم يترك شك لوجوده (9-1).

12-1- تركيب جهاز كولجي:

كما يرى في الصورة المجهرية يتركب من جزأين كومة من الأوعية المفلطحة المحاطة بغشاء cisternae ومجموعة حويصلات vesicles صغيرة دائرية. التي تظهر في مجموعات حول حواف الأوعير. بالرجوع إلى بحث Whaley et al. (39.40) حويصلات كولجي تنبثق من حواف أوعية كولجي يعتقد أن الحويصلات تظهر من أغشية الأوعية. أغشية جهاز كولجي يشبه لحد ما غشاء الشبكة الاندوبلازمية في الحقيقة بعض العلماء (18) يعتقدون أن اندماجا يحدث مابين أوعية كولجي والشبكة الاندوبلازمي. هؤلاء العلماء كدلك اقترحوا أن الحويصلات الصغيرة المتصلة بأوعية كولجي يمكن أن تندمج مع هده الأوعية أو تندمج مع بعضها لتكون أوعية.

12-2- وظيفة جهاز كولجي:

إلى حد الآن جهاز كولجي لم يفصل في حالة نقية لهدا نستطيع أن نفترض وظيفته، خيث أن يمكن رؤيته بسهولة في خلايا الإخراج، النظرية المقبولة هي أنه يدخل في بعض تكوينات الخلايا. جهاز كولجي لوحظ أنه يتركز في مناطق تكوين جدار الخلية (41)، يقترح أن يكون له مهام في هده العملية.

13- الميكروزوم (الريبوزوم) Microsome (ribosom):

متحد مع الشبكة الأندوبلازمية أو سابحا في السيتوبلازم أجسام ميكروسكوبية تسمى الميكروزومات أو الريبوزومات (شكل1-10). بالرجوع إلى Whaley et al. (41) جزأ الميكرزومي من السيتوبلازم يحتوي على 40-50% من ARN للخلية، و15% من بروتين الخلية وحوالي 50% من الدهون الفسفورية للخلية. الميكروزوم يمكن وصفه بمركب الدهن الفسفوري ريبونيوكليو بروتين phodpholipid-ribonucleo-protien complex. ARN هو الحامض النووي الدي يقوم أولا بتكوين البروتين، حقيقة قادة العلماء إلى الافتراض أن الميكروزومات لها عمل هام في تكوين البروتين. هدا الافتراض اثبتت صحته عندما وضح تكوبن البروتين بالميكروزومات المفصولة من الخلية.

14- الفجوة Vacuole:

في الخلايا الصغيرة الغير ناضجة مثل الموجود في المناطق المرستيمية، الخلية بوجه عام مملوءة بسيتوبلازم غليظ القوام. متوزهة في السيتوبلازم قطرات تظهر تحت الميكروسكوب مثل فقاعات الماء. هده القطرات الصغيرة تعرف بالفجوات. كلما كبرت الخلية في الحجم ونضجت، القطرات الصعيرة تتجمع مع بعضها لتكون الفجوة والدي في العادة تملأ معظم فراغ الخلية. في هده الحالة السيتوبلازم يضغط على الجدار مكونا طبقة رقيقة حول الفجوة شكل (1-1).

الفجوة مبطنة من الخارج بغشاء واحد من البروتين الدهني التي يحتوي ماء به مواد عديدة في محلول أو معلقة يشار إليهم جميعا سائل الخلية cell sap. مثل غشاء الفجوة مميز النفادية differentially permiable.

في أنسجة النباتات الراقية، المهمة الأولى للفجوة المحافظة على ضغط الانتفاخ turgor pressure الدي هو ضروريا كدعامة والتحكم في حركة الماء. حيث أن سائل الخلية يحتوي على مواد كالسكر والأحماض العضوية والأملاح المعدنية والغازات والأصباغ والدهون، واضح أن الفجوة كدلك تعمل كبالوعة sink للمواد الناتجة من التفاعلات الحيوية.

15- النواة Nucleus:

مند اكتشفها Robert Brown في سنة 1835 نواة الخلية جدبت إنتباه وحب استطلاع ألاف من الباحثين. إنه مجال جيد للدراسة حيث أنها لها تأثير يتحكم في الوراثة ونشاطات الخلية. مثلا النواة تتحكم أو توجه تكوين الانزيمات التي تحفز معظم ادا لم يكن كل التفاعلات الحيوية في الخلية، النواة لها تأثير بتحكم في فسيولوجية الخلية. في الخلية الغير ناضجة النواة جسم دائري في مركز سيتوبلازم مضغوط على جدار بالفجوة. بوجه عام النواة تظهر مفلطحة قليلا تحت هده الظروف.

15-1 غشاء النواة Nucler membrane:

مثل محتويات السيتوبلازم الأخرى النواة محاطة بغشاء من طبقتين تركيبه بروتين دهني. غشاء الخلية يفصل السيتوبلازم على المادة المحببة (نيوكليوبلازم Nucleoplasm) للنواة. أوضح الميكروسكوب الالكتروني مظهرين لغشاء النواة. أولا الغشاء ميستمر مع الشبكة الاندوبلازمية، وثانيا غشاء النواة يحتوي في تركيبه على عدد كبير من الفتحات (شكل 1-11).

أهمية هدين التركيبين لم تعرف الى حد الان ولكنه واضح أن اتصال مباشر مابين السيتوبلازم والنيوكليوبلازم احتمال مؤكد.

16-2- النيوكليوبلازم Neucleoplasm:

يتكون من مادة تركيبية structural ومادة غير تركيبة structureless. المادة التركيبية تتكون من خيوط متشابكة تعرف بالشبكة الكروماتينية chromatin network هدا الشكل من النيوكليوبلازم يظهر كشبكة أو كروموزومات واضحة تعتمد على طور الإنقسام التي تمر به الخلية. المادة الغير تركيبية للنيوكليوبلازم تظهر كمادة محببة تشابه المادة الأساسية للسيتوبلازم ولكنها أقل تركيزا. هده المادة عامة يشار اليها بسائل النواة nuclear sap.

معلوماتنا على التركيب الكميائي للنيوكليوبلازم محدودة، هدا سببه أولا صعوبة فصلها من محتوياته. كميات عالية من الدهون والدهون الفسفورية وخاصة البروتينات وجدت في النيوكليوبلازم. Brachetوجد عدة انزيمات مثل ribonuclease وdipeptidase وphosphatase في النواة ويمكن أن تكون محتويات خاصة بالنيوكليوبلازم.

16-3- النوية Nucleolus:

في النواة الغير منقسمة توجد نوية واحدة او إثنين عدد النويات يعتمد على نوع النبات المدروس (مثلا نواة خلية البصل عامة تحتوي على أربعة نويات). في الوقت الحاضر يعتقد أن النوية تتكون خلال طور telophase من الانقسام المباضر للخلية نتيجة لنشاط أجزاء خاصة على كروموزومات معينة. هده الكروموزومات احيانا يشار اليها بالكروموزومات النووية (شكل 1-12).

التحليل الكميائي للنوية بين أنها تتكون أولا من ARN وبروتين، مع أن معظم ARN النووي مصدره الكروموزومات(10). تكوين البروتين يحدث في النوية وهي المصدر الرئيسي للبروتين النووي (7-8). من الملاحظ أن تكوين البروتين النووي يتجه دائما نحو إنشاء الريبوزومات (10)، لم يلاحظ وجود غشاء للنوية.

16-4- جلايكسيسومز والبيروكسيسومز والسفيروسومز Glyxysomes peroxisomes and spherosomes:

محتويات سيتوبلازمية صغيرة ومركزه تعرف بالاجسام الدقيقة microbodies. محاطة بغشاء واحد ولاتشبه البلاستيدات الخضراء أو الميتوكندرية لا تحتوي على غشاء داخلي.

<u>جلايكسيسومز:</u> توجد في أنسجة مثل البدور حيث فيها الدهن يتحول الى كربوهيدرات، عملية تحفز بدائرة glyoxilate cycle، الانزيمات الخاصة بدائرة الكلايكسيليت هي هي isocitrate lyase و malate

synthetase و aconitase و citrate synthetase وglycolate oxidase وmalate dehydrogenase وcatalase كلها وجدت في الجلايكسيسومز(15).

البيروكسيسومز: تشبه كثيرا في مظهرها الجلايكسيسومز، وكل منها تحتوي على عدد محدد مساوي من الانزيمات. يمكن أن تكون وظيفة البيروكسيسومز في التفاعلات الحيوية للجلاكيوليت الدي ينتج في البلاستيدات الخضراء خلال التمثيل الضوئي. الدلائل الموجودة تقترح أن البركسيسومز لها علاقة بالتنفس الضوئي photorespiration، عملية توجد في بعض وليس كل النباتات، هدا الاقتراح أكدته ملاحظات أن عندما يلاحظ التنفس الضوئي توجد البيركسيسومز: صورة من الميكروسكوب الالكتروني توضح البيركسيسومز موضحة في الشكل (1-13).

السفيروسومز: أجزاء صغيرة تحتوي على الهيدرليز موجودة في سيتوبلازم الخلية. زيادة على إنزيم الهيدرليز السفيروسومز تحتوي على البروتييز protease، ribonuclease، phodpatase، esterase. المهمة الاولية لهده الجزيئة في الخلية يمكن أن تكون تخزين ونقل الدهون، وهي تشبه بشكل كبيرا للخلية الحيوانية. مع أنهما تحتويان على عدد مشابه من الانزيمات محتواهم الكلي من الأنزيمات مختلف، هدين الجسمين مختلفان تماما. صورة بالميكروسكوب الالكتروني للسفيرسومز المفصولة من الفول السوداني موضحة في شكل (1-14).

16-5- مادة السيتوبلازم Cytoplasmic ground substance:

هده المادة هي النسيج الدي يحيط بالمحتويات المكونة (الميتوكندرية، البلاستيدات والنواة.....إلـــخ) للسيتوبلازم. مع المادة غير تركيبية فإنها مهمة في النشاط الفسيولوجي للخلية. مثلا الانزيمات الضرورية لتكسير الكربوهيدراتات الى pyruvate (الجليكوز) كدلك انزيمات الهكسوز مونوفسفات البديل hexose monophosphate shunt موجودة في هده المادة، أخيرا مادة السيتوبلازم اعتبرت مكان مهم لتكوين الأحماض الدهنية. لا ننسى كدلك التركيبات المدكورة (محتويات السيتوبلازم) تسبح في مادة السيتوبلازم ةتعتمد على بعض نواتج تفاعلاتها الحيوية لنشاطاتها الفسيولوجية.

المحاضرة الثانية: البدرة والإنبات. **مقياس: فيسيولوجيا البيئة والنبات.**
من إعداد الأستاذ: عيسى جروني.

المقدمة:

يبدأ تكوين البدرة بعد تمام عملية الإخصاب وبعد تكوين الزيجوت يبدأ نمو وتكوين أجزاؤها المختلفة ثم تبدأ في تخزين المواد الغذائية حتى اكتمال نموها. وادا استمر تكوين البدور وتخزين المواد الغذائية بها دون عائق تكونت بدورا ممتلئة.

1- مكونات البدرة:

1-1- الجنين: يعتبر الجنين منشأ لنبات جديد ويتكون غالبا نتيجة لإتحاد الجاميطة المؤنثة بالمذكرة وقد تحتوي البدرة على أكثر من جنين واحد ويتركب الجنين من السويقة الجنينية السفلي، الفلقات، السويقة الجنينية العليا، الريشة والجدير.

1-2- الأنسجة المختزنة: تخزن البدور الغداء أما في الفلقات أو الاندوسبارم وتسمى البدور الاندوسبارمية albuminous أما الغير اندوسبارمية فتسمى exalbumenous وفي هده الحالة يخزن الغداء اما داخل الفلقات أو احيانا في في البرسبرم الدي ينشأ من النيوسيلة.

1-3- الأغلفة البدرية:

تتكون من أغلفة البدرة أو بقايا النيوسيلة والاندوسبرم ويتكون غلاف البدرة (القصرة testa) من أغلفة البويضة وهي تتكون من غلاف أو اثنين عادة وغالبا ما يتصلب الغلاف الخارجي ويصبح دو لون غامق في حين يظل الغلاف الداخلي شفاف رقيق وتبقى النيوسيلة والاندوسبرم داخل الغلاف الداخلي مكونة في بعض الحالات طبقة واضحة حول الجنين.

2- أنواع البدور:

تقسم البدور عادة إلى قسمين من ناحية التركيب التشريحي:

- **بدور وحيدة الأجنة:** وهي التي عندما تنمو تعطي نبات واحد.
- **بدور متعددة الأجنة:** وهي التي تعطي عند إنباتها عدة بادرات إحداها ناتجة من الجنين الجنسي أما النموات الباقية فتنتج خضريا من نسيج **النيوسيلة** وتكون متشابه وراثيا تماما لأنسجة الأم لدا ناتجة من البدور وتعتبر المانجو من أشهر الأمثلة لهده البدور عديدة الأجنة.

3- التكاثر البدري:

هو إنتاج فرد أو نبات جديد عن طريق جنين البدرة الجنسي والناتج من عمليتي التلقيح والاخصاب. وتستخدم البدرة كوسيلة إكثار أساسية. ولكن بالنسبة لأشجار الفاكهة فإنه قد لا ينصح باتباع التكاثر الجنسي حيث أن معظم أشجار الفاكهة خلطية التلقيح مما يعني أنها خليط وراثي أي تختلف وراثيا فيما بينهما، حيث أنه عند تكوين حبوب اللقاح والبويضات من خلال الانقسام الاختزالي يحدث الانعزالات الوراثية والعبور، من ثم تختلف الجاميطات الناتجة عن بعضها في التركيب الوراثي والدي يؤدي الى انتاج نسل يختلف كل فرد عن الاخر، او غير متماثلة.

4- انبات البدرة germination seed:

هو مقدرة البدرة على إعطاء بادرة واستئناف نمو الجنين بعد توقفه عن النمو أو سكونه مؤقتا لحين تهيئ الظروف الملائمة للإنبات وتشمل عملية الإنبات عملية الانبات عمليات طبيعية، وكيميائية فسيولوجية حيوية.

4-1- العمليات الطبيعية للإنبات:

تبدأ العمليات الطبيعية بامتصاص الماء imbibition وهي عملية طبيعية تحطث سواء للبدور كانت حية ام ميتة فتنتفخ الخلايا ويصبح السيتوبلازم اكثر مائية hydrated وتطرى أغطية البدرة وتصبح أكثر نفادية للغازات وينتج عن التشرب انطلاق حرارة.

4-2- العمليات البيوكميائية للإنبات:

تشمل العمليات الكميائية للإنبات التنفس وزيادة حجم الخلايا وتنشيط الانزيمات وتكوين انزيمات جديدة وهي التي تقوم بهضم الغداء المخزون في مناطق تخزين الغداء stored food degestion بتحويل المنشأ الى سكريات والليبيدات الى الأحماض الدهنية والجلسرول والبروتينات الى أحماض امينية **والفيتين الى ايونات فوسفات** وبدلك يسهل نقلها الى المرستيمات.

5- يتطلب انبات البدرة توافر ثلاثة عوامل رئيسية هامة وهي:

*يجب أن تكون البدور حية، بمعنى أن يكون الجنين حي وله القدرة على الانبات.

*عدم وجود البدرة في حالة السكون وأن يكون الجنين قد مر بمجموعة تغيرات مابعد النضج، وليس هناك موانع كيميائية أو فسيولوجيا تعيق عملية الانبات.

*توافر الظروف البيئية الضرورية للانبات ومنها الماء ودرجة الحرارة، الأكسجين واحيانا الضوء.

6- مراحل الانبات Stages of germenation:

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

أ- مرحلة الاولى (مرحلة امتصاص الماء):

وفيها تقوم المواد الغروية في البدور الجافة بإمتصاص الماء مما يزيد من الحتوى الرطوبي للبدور، ويعقب دلك انتفاخ البدور وزيادة احجامها وقد يصاحب هدا الانتفاخ تمزق أغلفة البدرة. وتجدر الملاحظة هنا أن عملية امتصاص الماء وانتفاخ البدرة يمكن ان تحدث حتى مع البدور الغير حية. وعقب امتصاص الماء وانتفاخ البدور يبدأ نشاط الانزيمات التي تكونت أثناء تكوين الجنين، وكدلك تخليق بعض الانزيمات الجديدة. كما تنشط بعض المركبات الكيميائية الخاصة بإنتاج الطاقة اللازمة لعملية الانبات مثل (ATP) أو الأدينوزين ثلاثي الفوسفات. وفي نهاية هده المرحلة يمكن مشاهدة أولى مظاهر الإنبات والتي تتمثل في ظهور الجدير من البدور الغير ساكنة خلال عدة ساعات أو أيام من الزراعة وبظهوره تنتهي المرحلة الأولى.

ب- المرحلة الثانية (مرحلة هضم المواد الغذائية):

ويحدث في هده المرحلة تحول المواد الغذائية المعقدة مثل الكربوهيدرات، الدهون والبروتينات المخزنة في الاندوسبارم أو الفلقات الى مواد بسيطة والتي تنتقل الى نقط النمو الموجودة بمحور الجنين، والتي يسهل على الجنين تمثيلها.

جـ المرحلة الثالثة (مرحلة النمو):

وفي هده المرحلة يحدث نمو البادرة الصغيرة كنتيجة لاستمرار الإنقسام الخلوي الذي يحدث في نقط النمو المختلفة والموجودة على محور الجنين. ويتقدم مراحل النمو تأخذ البادرة الشكل الخاص بها.

ويتكون الجنين من المحور الذي يحمل واحدة أو أكثر من الأوراق الفلقية، والجدير الدي يظهر من قاعدة محور الجنين، بينما تظهر الريشة من الناحية العلوية للمحور الجنين فوق الأوراق الفلقية. وتقسم ساق البادرة الى السويقة الجنينية العليا والتي توجد أعلى الفلقات، والسويقة الجنينية السفلى التي توجد أسفل الفلقات.

ويأخذ إنبات البدور صورتين مختلفتين هما:

*الإنبات الهوائي: وفيه تنمو السويقة الجنينية السفلى الى أعلى، حاملة الفلقات لتظهر فوق سطح التربة، كما في حالة إنبات بدور الفصولياء.

*الانبات الأرضي: وفي هده الحالة تنمو السويقة الجنينية السفلى إلا أنها لا تتمدد ي يسمح يرفع الفلقات فوق سطح التربة ولكن الدي يظهر فوق سطح التربة هي سويقة الجنينية العليا، كما هو الحال عند إنبات بدور الخوخ.

7- سكون البدرة Deormancy seed:

لقد حبا الله البدرة القدرة على تأخير أو تأجيل إنباتها حتى يتهيأ لها الوقت الملائم والظروف البيئية المثاى، ودلك لضمان بقاء الأنواع النباتية جيلا بعد اخر. هده الميكانيكية خاصة بالنسبة للأنواع النباتية التي تتواجد بالمناطق الصحراوية أو المناطق الصحراوية أو المناطق الباردة، حيث تكون الظروف غير ملائمة لإنبات البدور عقب نضجها أو جمعها مباشرة. وقبل تناول هدا الموضوع يجب أن نفرق بين سكون البدرة الناتج عن عدم توافر الظروف الضرورية للإنبات وهدا مايطللق عليه Quiescence وبين السكون الحقيقي true dormancy والدي يمكن تعريفه بأنه عدم قدرة البدور الحية على الانبات حتى مع توافر الظروف المثلى والملائمة لدلك، أي يرجع هدا النوع من السكون الى عوامل داخلية خاصة بالبدرة نفسها. وهناك نوعين من السكون هما:

1- السكون الأولي Promary dormancy:

وهو أكثر أنواع السكون شيوعا. ويحدث السكون الأولى نتيجة لعدد من العوامل الطبيعية والفسيولوجيا، وهده العوامل يمكن إجمالها فيما يلي:

***السكون الراجع الى أغلفة البدرة Seed coat dormancy:**

وفي هده الحالة يقوم غلاف البدرة بالدور الهام في عدم انباتها وقد يرجع دلك الى:

*** السكون الطبيعي dormancy physical:**

ويتمثل في وجود غلاف البدرة الصلب والدي لايسمح بنفادية الماء، والسكون هنا لا يرجع الى سكون الجنين، وهده الظاهرة توجد في بدور كثير من العائلات النباتية مثل العائلة البقولية، النجيلية والبادنجانية وغيرها من النباتات الخشبية.

*** السكون الميكانيكي Mechanical dormancy:**

يتمثل في وجود الأغلفة الصلبة التي تمنع تمدد الجنين خلال عملية الانبات. ولاشك أن وجود هدا العامل يؤخر من انبات البدرة. وتوجد هده الحالة في كثير من الأنواع النباتية مثل الجوز والفواكه دات النواة الحجرية (خوخ، مشمش....الخ). ولقد لوحظ أن الغلاف الصلب (الأندوكارب) المحيط ببدور الخوخ يقلل من معدل إمتصاص الماء ومن ثم يؤخر التخلص من المواد المثبطة للأنبات والموجود في أنسجة البدرة.

*** السكون الكيميائي (المواد المثبطة للانبات) Chemical dormancy:**

ويرجع سكون البدرة في هده الحالة الى وجود مواد كيميائية يطلق عليها مثبطات الانبات توجد في انسجة الثمرة وأغلفة البدرة. ولقد لوحظ أن عصير مثل هده الثمار يثبط إنبات البدور بشدة. وتوجد هده الظاهرة في كثير من الأنواع النباتية مثل الحمضيات والقرعيات، والثمار دات النواة الحجرة والتفاح العنب والطماطم. ومن أمثلة المواد المثبطة للإنبات بعض المركبات الفينولية والكومارين coumarin وحمض الأبسيسيك abscisic acid. وتجدر ملاحظة أن هده المواد المثبطة يمكن أن تتواجد بالقرب من أجنة بدور بعض الأنواع النباتية الأخرى مثل atriplex.

*** الأغلفة غير المنفدة للغازات Impermeability of seed coats to gases:**

على الرغم من ان الماء والاكسجين تتكون من جزيئات صغيرة، إلا أن أغلفة البدرة تتميز بوجود ظاهرة الاختيارية بالنسبة لنفادية هده الجزيئات من خلالها، فهي تسمح بمرور جزيئات الماء بينما تمنع مرور جزيئات الأكسجين الضروري لعملية الإنبات. وظاهرة النفادية الاختيارية توجد في بدور بعض النباتات مثل التفاح. وتجدر ملاحظة أن إنخفاض معدل نفادية الاكسجين أو زيادته من خلال أغلفة البدرة يرتبط ببعض العوامل الاخرى. فقد لوحظ ان أغلفة بدور التفاح لم تسمح بنفاد الأكسجين في حين حدث امتصاص البدرة للماء وانتفاخها على درجة 20° ، بينما يزداد معدل نفادية الأغلفة للأكسجين عندما تكون درجة حرارة الوسط الدي تم فيه امتصاص البدرة للماء04° . كما ان هناك بعض البدور تختلف درجة نفاديتها لغازي الأكسجين وثاني أكسيد الكربون. فقد وجد Bron 1940 أن الغلاف النيوسياي الداخلي لبدرة يسمح بنفادية أكبر لغاز ثاني أكسيد الكربون (15.5 مل/سم^2/ساعة) عن غاز الاكسجين (4.3مل/سم^2/ساعة).

- **السكون المورفولجي Morphological dormancy:**

ويوجد هدا النوع من السكون في بعض العائلات النباتية التي تتصف بدورها بعدم إكتمال نمو الأجنة وقت جمع البدور، ومن ثم يلزم إستكمال نمو هده الأجنة عقب فصل البدور وجمعها وقبل الإنبات. وقد يرجع السكون في هده الحالة الى وجود الحلات التالية:

*** السكون المورفولوجي Morphological dormancy:**

ويوجد هدا النوع من السكون في بعض العائلات النباتية التي تتصف بدورها بعدم إكتمال نمو الأجنة وقت جمع البدور، ومن ثم يلزم إستكمال نمو هده الاجنة عقب فصل البدور وجمعها وقبل الانبات. وقد يرجع السكون في هده الحالة الى وجود الحالات التالية:

*** الأجنة الأثرية:**

الأجنة الاثرية عبارة عن أجنة غير متكشفة وقت نضج الثمار. فهناك بعض البدور تحتوي على أجنة غير متكشفة وعادة ما تكون هده الأجنة صغيرة جدا ومطمورة بين الأنسجة المغدية كالاندوسبارم كما هو الحال في بدور المانوليا magnolia وبدور كثير من الزهور وأبصال الزينة مثل enemone، شقائق النعمان ranunculus والاركيد orchids. وبالاضافة لوجود الأجنة الأثرية فقد توجد أيضا مواد مانعة للانبات في الأندوسبارم المحيط بهده الأجنة ويمكن إجراء بعض المعاملات التي من شأنها أن تدفع الجنين على النمو مثل تعريض البدور لدرجة حرارة 15^{o} أو أقل، وتعريض البدور لدرجات حرارة مختلفة (مرتفعة أومنخفضة) في تتابع، أو معاملة البدور ببعض المواد الكيماوية مثل نترات البوتاسيوم أوحمض الجبريليك.

***الأجنة غير مكتملة النمو:**

في بعض الحالات تحتوي البدور على أجنة غير مكتملة النمو بحيث نجد أن الجنين لا يشغل سوى نصف فراغ البدرة ودلك عند نضج الثمار ومن ثم لايد أن ينمو الجنين ليشغل هدا الفراغ قبل الانبات. وتوجد هده الحالة في بعض نباتات العائلة الخيمية Umbelliferae مثل الجزر وبعض نباتات العائلة Ericaceae مثل الأزاليا rhodidendron. وهناك عدد من الأنواع النباتية وخاصة وحيدة الفلقة منها والتي تنمو في المناطق الإستوائية توجد ببدورها مثل هده الظاهرة. أي تحتوي بدورها لدرجات حرارة مرتفعة حتى يحدث الإنبات. فعلى سبيل المثال نجد أن بدور بعض الأنواع المختلفة من النخيل تحتاج الى فترة طويلة قد تصل الى عدة سنوات حتى يحدث بها الانبات. ولكن يمكن اختصار هده المدة الى ثلاثة أشهر فقط ودلك بتعريض البدور لدرجة حرارة تتراوح مابين $37-40^{o}$ ، أو يمكن أن يحدث الانبات خلال 24 ساعة ودلك بفصل الأجنة وزراعتها على بيئات ملائمة. ويمكن معاملة البدور بحمض الجبريليك بتركيز 1000 جزء في المليون وهده المعاملة تسرع من انبات بدور النخيل، غير أن اغلفة البدرة تحتاج الى معاملات خاصة لضمان دخول وتغلغل حمض الجبريليك.

*** السكون الفسيولوجي Physilogical dormancy:**

وهدا النوع من السكون يتحكم فيه عوامل داخلية خاصة بأنسجة البدرة نفسها. فكثير من بدور النباتات العشبية التي تنمو بالمناطق المعتدلة تتميز بدورها بالسكون الفسيولوجي الدي يكون واضحا عقب

جمع البدور والدي يختفي تدريجيا خلال نقل وتداول البدور وتخزينها تخزينا جافا. وقد تمتد فترة السكون في مثل هده البدور من 01-08 أشهر. وعندما تكون البدور ساكنة فسيولوجيا فإنها تحتاج لكي تثبت الى عدة عوامل بيئية خاصة تختلف عن تلك العوامل المطلوبة للإنبات في حالة عدم سكون البدرة. فبدور الأمرنتس الطازجة يمكنها أن تنبت فقط على درجات الحرارة المرتفعة (30°) في حين أن بدور الخس يثبط إنباتها عند درجات حرارة أعلى من 35°. كما أن بدور بعض الأنواع النباتية تحتاج إلى الضوء حتى تستطيع الانبات مثل الخس، بينما بدور بعض الأنواع الاخرى تحتاج الى فترات ضلام حتى يحدث الإنبات.

ويعتقد أن السكون الفسيولوجي للبدرة وعلى وجه العموم ينظم بمدى التوازن بين كل من مثبطات ومنشطات النمو الداخلية. ويعزى السكون إلى وجود المواد المثبطة أو غياب المواد المنشطة للنمو، أو لمدى العلاقة بين الاثنين. ويتأثر مستوى هده المواد سواء أكانت مثبطات أو منشطات بعدد من العوامل البيئية الخارجية مثل الضوء والحرارة. ولتوضح العلاقة بين هده المواد وكيفية تنظيمها لحدوث السكون من عدمه فقد إقترح لعض العلماء عام 1971 أن هناك ثلاثة أنواع من الهرمونات النباتية تتحكم في هده الميكانيكية. النوع الأول وهو الجبريلين وله تأثير تنشيطي على الانبات. ولكي يحدث الانبات لابد من وجود الجبريلين، وغير أنه في وجود المواد المثبطة (النوع الثاني) يختفي التأثير التنشيطي للجبريلين أما النوع الثالث من الهرمونات فهو السيتوكينين ويعمل على كسر السكون عن طريق منع المواد المثبطة من إظهار تأثراتها، ومن ثم فإنه إدا وجدت المواد المثبطة في حالة غير منشطة فإن السيتوكينين لا يصبح له أي دور في كسر سكون البدرة حيث أن هده هي وضيفة الجبريلين.

***سكون الجنين Dormancy embryo:**

ويرجع سكون البدرة في هده الحالة أن الجنين نفسه في مرحلة سكون، والدليل على دلك أنه إدا ما فصلت مثل هده الأجنة لتنميتها على بيئات معقمة لا يمكن أن تثبت بحالة طبيعية. وهده الظاهرة توجد في بدور العديد من أنواع نبات المناطق المعتدلة. ويلزم لكسر هدا النوع من السكون وتحرير الأجنة منه، أن تعرض البدور لدرجة حرارة منخفضة ورطوبة لفترة معينة من الزمن تحدث خلالها عدة تغيرات تؤدي الى الانبات وهده التغيرات يطلق عليها تغيرات بعد النضج. وتعرض البدور لدرجات حرارة منخفضة ورطوبة مناسبة مع وجود التهوية الجيدة لفترة زمنية تطول أو تقصر حسب الأنواع. كل هده الاحتياجات يمكن الإبقاء بها عن طريق ما يطلق عليه cold stratitication وفيه توضع البدور في طبقات متبادلة مع طبقات من الرمل أو نشارة الخشب مبللة في صندوق، ثم تخزن في الثلاجة على درجة حرارة منخفضة (02-06°) لفترة زمنية تختلف بإختلاف الأنواع النباتية، ويحدث خلالها تغيرات ما بعد النضج.

وبدور الأنواع النباتية التي بها هدا النوع من السكون، تحتاج الى برودة عالية لمدة تتراوح من 01-04 أشهر لكي يحدث الانبات. علاوة على دلك فإنه عند فصل أجنة هده البدور تنميتها على بيئات مغدية، فهي عادة لا تنبت بحالة طبيعية بل تظهر درجات مختلفة من أعراض السكون. فقد تتمدد الفلقات ويحضر لونها مع خروج جدير قصير وسميك، كما لا يحدث نمو أو استطالة للسويقة الجنينية العليا. ويمكن إستخدام هده المظاهر البسيطة للحكم الى حد ما على مدى حيوية هده البدور الساكنة.

*** كسر هدا النوع من السكون يجب توافر الظروف التالية:**

1- إمتصاص البدرة للماء وإنتفاخها.
2- تعريض البدور للبرودة (ليس من الضروري أن تكون على درجة التجمد).
3- التهوية الجيدة.
4- الوقت الكافي.

ولحدوث تغيرات مابعد النضج، لابد للبدور من إمتصاص الماء، حيث لوحظ أن البدور دات الأغلفة الصلبة (الخوخ والمشمش.....إلــخ) تمتص الماء ببطئ شديد مما يؤدي إلى زيادة الفترة اللازمة لحدوث التغيرات المطلوبة. وخلال تعرض البدرة لدرجة حرارة المنخفضة، نجد أن المحتوى الرطوبي الداخلي بالبدرة يظل ثابتا تقريبا أو ربما يرتفع هدا المحتوى تدريجيا، ولكن بنهاية السكون ومع بداية الانبات يبدأ الجنين في إمتصاص الماء بسرعة. ويجب ملاحظة أن نقص المحتوى الرطوبي للبدور خلال عملية cold stratitication يؤدي إلى حدوث اثار سيئة. فالجفاف قرب نهاية cold stratitication يمكن أن يؤدي إلى الاضرار بالجنين. وكدلك فإن جفاف البدور خلال عملية cold stratitication يؤدي الى إيقاف تغيرات ما بعد النضج، علاوة على أنه يؤدي إلى ما يسمى بالسكون الثانوي (سيأتي دكره فيما بعد).

وتعتبر الحرارة من أهم العوامل التي تؤثر على معدل حدوث تغيرات ما بعد النضج خلال فترة كمر البدور. وقد وجد أن أنسب درجات حرارة والتي يمكن عندها كسر السكون وحدوث التغيرات المختلفة تتراوح بين 02-57°. وقد تحدث درجات الحرارة الأقل أو الأعلى من هدا المدى نقصا في معدل تغيرات ما بعد النضج. وقد تؤدي درجات الحرارة المرتفعة إلى فشل الإنبات وحدوث السكون الثانوي. وقد وجد أن تعريض بدور التفاح لدرجة حرارة 18° يحدث عنده توازن بين العمليات المؤدية الى تغيرات بعد النضج وتلك المسؤبة عن السكون الثانوي. وتسمى هده الدرجة من الحرارة بحرارة التعويض compensation temperature. واستجابة بدور التفاح للانبات تختلف بإختلاف درجات الحرارة التي عرضت لها البدور، فعند درجات الحرارة المنخفضة كان للإنبات البدور بطيئا، ولكن نسبة الإنبات كانت مرتفعة، بينما عند درجات الحرارة المنخفضة كان إنبات البدور بطيئا، ولكن نسبة الإنبات كانت مرتفعة، بينما عند درجات الحرارة المرتفعة زاد معدل الإنبات غير أن نسبة الانبات إنخفضت، وهدا الانخفاض في نسبة الانبات يزداد كلما إرتفعت درجة الحرارة.

ولابد من توافر التهوية الجيدة حول البدور أثناء عملية الكمر البارد إد أن دلك يؤدي الى حدوث تغيرات ما بعد النضج بحالة طبيعية. ويختلف طول فترة النضج بإختلاف الأنواع أو الأصناف التابعة لنفس النوع. وقد تمتد هده الفترة من 01-03 أشهر، إلا أنها قد تزداد إلى 05 أو 06 أشهر في بعض الأنواع النباتية الأخرى.

*** سكون السويقة الجنينية العليا Epicotyl dormancy:**

في بعض الحالات نجد أن البدور تحتاج إلى عمليات كمر بارد منفصلة لكل من الجدير والسويقة الجنينية السفلى والسويقة الجنينية العليا. ويمكن تقسيم الأنواع التي تحت هدا القسم الى مجموعتين هما:

أ- بدور يمكن تنشيط إنباتها ودلك بتعريضها لوسط دافئ لفترة تختلف من 01-03 أشهر، وهده المعاملة تنشط نمو الجدير والسويقة الجنينية السفلى، وبعد دلك تحتاج البدور للتعرض للبرودة لمدة تتراوح بين 01-03 أشهر أيضا حتى يمكن للسويقة الجنينية العليا أن تنمو بحالة طبيعية.

ب- وفي هده المجموعة تحتاج البدور للكمر البارد لأحداث تغيرات بعد النضج في الجنين، ثم يعقب دلك تعريض البدور لفترة دفئ للسماح للجدير بالنمو ثم تعرض مرة ثانية لفترة برودة حتى ينشط النمو الخضري. وفي الطبيعة نجد أن بدور مثل هده الأنواع تحتاج الى موسمي نمو كاملين حتى يكتمل إنباتها.

*** وجود نوعين من السكون Double dormancy:**

في بعض الحالات يوجد بالبدرة أكثر من نوع واحد من السكون، فمثلا في بعض الحالات تتميز البدرة بالأغلفة الصلبة الغير منفدة للماء، هدا بالإضافة الى سكون الجنين نفسه، ولتشجع البدور على الانبات لابد من كسر كلا نوعي السكون. فيمكن معاملة أغلفة البدرة ببعض المعاملات التي تسمح للماء بالمرور من خلاله إلى الجنين، ثم تحدث تغيرات بعد النضج التي من شأنها كسر سكون الجنين. وافضل طريقة للتخلص من سكون هده البدور هو إجراء كمر دافئ لبضعة أشهر تنشط خلاله الأحياء الدقيقة لتحلل غلاف البدرة ثم يعقب دلك كمر بارد.

وهدا النوع من السكون يوجد في بدور الأنواع الشجرية والشيجرية والتي تنمو في المناطق الباردة حيث تتميز بدورها بوجود الأغطية الصلبة. وفي الطبيعة تلعب العوامل البيئية دورا هاما في كسر هدا السكون حيث أنه عند سقوط البدور على سطح الأرض يحدث كسر للسكون الطبيعي (الناشئ عن أغلفة البدرة) حيث تحدث ليونة أو تطرية في هده الأغلفة، ثم بتعرض البدور للبرد الشتاء تحدث تغيرات بعد النضج.

2- السكون الثانوي Secondary dormancy:

هدا النوع من السكون يحدث للبدور عقب فصلها وجمعها من النبات الأم. وهنا يجب ملاحظة أن البدور في هده الحالة عقب جمعها لا تكون ساكنة ولكن نتيجة لتعرضها لبعض الظروف يمكن دفعها إلى دخول السكون. ويمكن تحرير البدور من السكون الثانوي ودلك بتعريضها للبرودة وأحيانا للضوء وفي كثير من الحالات بمعاملة البدور بالهرمونات المنشطة للإنبات خاصة حمض الجبريليك. كدلك يمكن منع حدوث السكون الثانوي بتجفيف البدور وتخزينها تخزينا جافا.

ويلعب السكون الثانوي دورا هاما للمحافظة على الأنواع النباتية في الطبيعة. فكما هو ملاحظ أن بدور نباتات الأنواع المنزرعة تحتفظ بحيويتها لمدة طويلة إدا كانت هده البدور جافة، كما أنها تفقد سكونها الأولى خلال فترات التخزين، ويمكن لمثل هده البدور أن تنبت مباشرة عند غمرها بالماء.

المعاملات التي تؤدي إلى كسر سكون البدرة Seed tretments to overcome dormancy:

هناك عدة معاملات تجري على بدور قبل زراعتها ودلك لإخراجها من السكون وحتى تنبت بصورة طبيعية، وتعطى بادرات قوية النمو. بعض هده المعاملات تجرى بغرض تليين غطاء البدرة حتى يسهل دخول الماء والغازات من خلاله، والبعض الاخر يجرى لكسر سكون الجنين نفسه أو لازالة المواد المثبطة للنمو والتي تمنع إنبات البدور. وفيما يلي وصفا موجزا لهده المعاملات:

أ- الخدش الميكانيكي searification mechanical
ب- الغمر في الماء الساخن searification hot water
ج- المعاملة بالأحماض Acids searification
د- الكمر الدافئ searification Warm moist

هـ- المعاملة بالحرارة المرتفعة searification high temperature

و- جمع الثمار غير مكتملة النمو Fruiuts Harvesting immature

ز- الكمر البارد Cold searification

ح- غسل البدور Leaching

ط- إستخدام أكثر من معاملة Treatments Combination of

ى- تعريض للدرجات حرارة متبادلة Alternation of tempearture daily

ك- تعريض البدور للضوء Light exposure

ل- الغمر في محلول نترات البوتاسيوم Potassium nitrate solution soaking in

م- إستخدام الهرمونات وبعض الكيماويات المنشطة Hormones and other chemical stimulants

توجد بعض الهرمونات والمركبات الكميائية التي بإستخدامها كسر سكون بالبدرة وتشجيع إنباتها. ويعتبر حمض الجبريليك أكثر إستخداما في هدا المجال. وحمض الجيبريلك يؤدي إلى كسر السكون الفسيولوجي بالبدرة وينشط إنباتها بشرط عدم سكون الجنين نفسه. وعادة ما تبلل بيئة إنبات البدور بتركيزات معينة من حمض الجبريليك تتراوح بين 500-1000 جزء في المليون. كما يستخدم السيتوكينين وهو أحد منظمات النمو بالطبيعية في تنشيط إنبات البدور ودلك عن طريق إيقافه لنشاط مثبطات الإنبات التي تؤدي إلى سكون البدرة. ويعتبر الكينيتين من أكثر المركبات المستخدمة في تنشيط إنبات البدور وكسر السكون الراجع إلى درجات الحرارة المرتفعة كما هو الحال في بدور بعض الأنواع النباتية مثل بدور الخس. ولتحضير محلول الكينيتين تداب أولا كمية صغيرة منه في قليل من حمض الهيدروكلوريك ثم تخفف بالماء، وعادة ما تغمر البدور في محلول تركيزه 100 جزء في المليون لمدة ثلاث دقائق.

وفي بعض الأحيان يمكن إستخدام محلول ثيويوريا بتركيزه 0.5-03% لكسر سكون البدور خاصة تلك التي لاتنبت جيدا في الظلام التام أو على درجات الحرارة المرتفعة، أو تلك البدور التي تحتاج إلى معاملات الكمر البارد. وحيث أن الثيويوريا تعتبر من مثبطات النمو، لدلك من المفضل غمر البدور في محلولها لمدة لاتزيد عن 24 ساعة ثم ترفع البدور وتغسل جيدا بالماء.

8- العوامل البيئية التي تؤثر على إنبات البدرة Affecting enviromental factors seed germination:

سبق أن دكرنا أن إنبات البدرة يتطلب توافر عدة عوامل منها وجود الظروف البيئية اللازمة لدلك مثل الماء والحرارة، الهواء، الضوء وغيرها. وفيما يلي موجزا لدور كل عامل من العوامل البيئية على حدة:

8-1- المـــاء Water:

يعتبر الماء من العوامل البيئية الأساسية اللازمة لحدوث الانبات. حيث أن النشاط الأنزيمي وعمليات هدم وبناء المواد الغدائية المختلفة تتطلب لاتمامها وسطا مائيا. وكما هو معروف فإن إنبات البدرة يتحكم فيه بصفة أساسية محتواها المائي، فالبدرة عادة لاتنبت إدا كان محتواها الرطوبي أقل من 40-60% (على أساس الوزن الطازج). وعند زراعة البدور الجافة تقوم بإمتصاص الماء بسرعة في بادئ الأمر حتى يحدث التشبع والانتفاخ، ثم يعقب دلك إنخفاض في معدل إمتصاص الماء والدي لايلبث أن يزداد بظهور الجدير وتمزق الغلاف. وقدرة البدرة على امتصاص الماء تتوقف على عدة عوامل هامة منها نفادية أغلفة البدرة للماء والماء المتاح بالوسط المحيط وايضا درجة حرارة الوسط أو البيئة، فنجد أن ارتفاع درجة حرارة البيئة يزيد من معدل إمتصاص البدرة للماء. وبانبات البدرة وتكوين الجدير تبدأ البادرة الصغيرة في الاعتماد على مجموعها الجدري ومقدرته على تكوين شعيرات جدرية صغيرة أخرى تساهم في إمتصاص الماء من الوسط المحيط وكمية الماء التي تمتصها البدرة خلال فترة الانتفاخ وحتى ظهور الجدير تعتبر من الأهمية بما كان حيث أنها تؤثر على كل من نسبة ومعدل إنبات البدور.

وتستطيع بدور كثير من الأنواع النباتية أن تنبت في مدى من الرطوبة الأرضية يقع بين السعة الحقلية (Field capacity FC) ونقطة الدبول المستديمة (Permanenty wilting point PWP) ومع دلك فإن إنبات بدور بعض الأنواع بالنباتية الأخرى مثل الخس والبنجر يتوقف عند مستويات الرطوبة المنخفضة بالتربة. ومثل هده البدور تحتوي على مواد مثبطة للانبات بلزم للتخلص منها توافر رطوبة ارضية عالية.

وتجدر ملاحظة أن معدل ظهور البادرات الصغيرة يتأثر كثيرا بمحتوى الرطوبة الأرضية، حيث يقل إلى حد كبير مع إنخفاض الرطوبة في الوسط المحيط بالبدور. ويمكن تسهيل إنبات البدور ودلك بغمرها في الماء لعدة ساعات قبل الزرع.

8-2- الحرارة Temperature:

ربما تعتبر الحارارة من أهم العوامل البيئية التي تنظم عملية الانبات وتتحكم بدرجة كبيرة في نمو الشتلة أو البادرة. وعموما فان للحرارة تأثير على نسبة ومعدل إنبات البدور. حيث أنه عند درجات الحرارة المنخفضة يقل معدل الانبات وبإرتفاع درجة الحرارة يزيد هدا المعدل حتى يصل الى مستوى الأمثل، ولكن بزيادة درجة الحرارة عن هدا الحد يقل معدل الانبات نتيجة للضرر الدي يحدث للبدرة. وعلى العكس من دلك فإن نسبة الإنبات ربما تظل ثابتة إلى فترة محددة بارتفاع درجة الحرارة وحتى تصل هده الدرجة إلى المستوى الأمثل ومع توفر الوقت الدي يسمح بحدوث الانبات. وتقسم درجة الحرارة التي عندها الانبات الى ثلاث درجات هي:

أ- درجة الحرارة الصغرى: وهي أقل درجة حرارة يحدث عندها الإنبات.
ب- درجة حرارة المثلى: وهي درجة حرارة التي عندها أكبر نسبة إنبات وأعلى معدل إنبات. وتتراوح درجة الحرارة المثلى للبدور الغير ساكنة لمعظم الأنواع النباتية بين 25-30°.

جـ- درجة الحرارة القصوى: وهي أعلى درجة حرارة يحدث عندها الانبات. وأي ارتفاع في درجة حرارة عن الدرجة القصوى ربما تضر البدور وتدفعها إلى دخول السكون الثانوي.

وعموما تختلف إحتياجات بدور الأنواع المختلفة لدرجات الحرارة التي تشجع إنباتها، ومن ثم يمكن تقسيم النباتات تبعا لدرجة الحرارة اللازمة لانبات بدورها إلى:

أ- بدور تتحمل درجات الحرارة المنخفضة: يمكن لبدور كثير من الانواع النباتية وخاصة البرية منها النامية في المناطق المعتدلة من الانبات خلال نطاق حراري واسع ويتراوح مابين 04-05 ° (وفي بعض الأحيان قرب درجة التجمد) حتى حدود درجات الحرارة المميتة (30-40°). وتشمل هده المجموعة بدور كثير من النباتات منها على سبيل المثال بدور الخس والكرنب.
ب- بدور تحتاج إلى درجات حرارة منخفضة: وتحتاج بدور نباتات هدا القسم الى درجة حرارة منخفضة حتى تنبت. وغالبا ما يفشل الانبات ادا تعرضت البدور لدرجة حرارة أعلى من 25°. وعدم قدرة البدور على الانبات في ظروف درجات الحرارة المرتفعة ظاهرة شتئعة الوجود في البدور حديثة الحصاد لكثير من الأنواع النباتية. وتشمل هده المجموعة بدور كثير من الانواع النباتية مثل البصل.

جـ- بدور تحتاج الى درجات حرارة مرتفعة: تحتاج بدور عديد من الأنواع النباتية خاصة تلك التي تنمو في المناطق الاستوائية وتحت الاستوائية الى درجة حرارة مرتفعة نسبيا حتى تستطيع الانبات، فأقل درجة حرارة يمكن أن يحدث عندها إنبات بدور الاسبرجس والطماطم هي 01° ، في حين أن درجة 15° هم تعتبر أل درجة تلزم لانبات بدور بعض المحاصيل الأخرى مثل الباندجان، الفلفل والفول.....إلـــخ.

د- بدور تحتاج إلى درجات حرارة متبادلة: تدبدب درجات الحرارة خلال الليل والنهار تعطي نتائج أفضل إدا ما قورنت بدرجات الحرارة الثابتة بالنسبة لانبات البدور ونمو البادرات. وبدور قليل من الأنواع النباتية لا يمكن أن تنبت على درجات الحرارة الثابتة، بل يلزم تعريض البدور لدرجات حرارة متبادلة بحيث يكون الفرق بين درجتي الحرارة التي تعرض لهما البدور لايقل عن 10°

3-8- التهوية Areation:

كما هو معروف فان الهواء الجوي لحتوي على ثلاث غازات أساسية ضمن مكوناته وهي الأكسجين وثاني أكسيد الكربون والنيتروجين. ويمثل الأكسجين 20% بينما ثاني أكسيد الكربون 0.03% أما غاز النيتروجين فيمثل مايقارب من 60% من مكونات الهواء الجوي. ويعتبر الأكسجين ضروري جدا لانبات بدور كثير من الأنواع النباتية. أما ادا ارتفع تركيز ثاني أكسيد الكربون عن 0.03% في البيئة، فغالبا مايثبط إنبات البدور. ومن ناحية أخرى فإن غاز النيتروجين وليس له تأثير على إنبات البدور بصفة عامة.

ونقص الأكسجين اللازم للجنين خلال الانبات ينتج أساسا من ظروف بيئية الانبات خاصة إدا كانت تلك البيئة مغمورة بالماء. أو قد يرجع نقص الأكسجين إلى عدم نفادية أغلفة البدرة له، حيث أنه في كثير من الحالات فإن أغلفة البدور لاتسمح بتبادل الغازات بين الجنين والهواء الخارجي.
ويتأثر مستوى الأكسجين في بيئة النمو بمقدار دائبيته القليلة في الماء وعمق الزراعة، حيث يقل تركيز الأكسجين بشدة كلما زاد عمق زراعة البدور.
أما بالنسبة لغاز ثاني أكسيد الكربون وهو يمثل ناتج عملية التنفس. فيتجمع ويزداد تركيزه خاصة في البيئات سيئة التهوية، كما يزداد تركيزه بازدياد عمق الزراعة ومن ثم فإنه يعمل على تثبيط إنبات البدور.

8-4- الضوء Light:

يمكن للضوء أن يؤثر على إنبات البدور وتختلف احتياجات بدور الأنواع النباتية المختلفة للضوء فهناك بعض النباتات مثل نوع التين Strangling Fig (Ficus aurea) تحتاج بدورها إلى ضوء تام ومستمر حت تنبت، وتفقد هده البدور حيويتها خلال بضعة أسابيع إدا لم تعرض للضوء. كما يشجع الضوء إنبات بدور مجموعة أخرى من الأنواع النباتية تشمل كثير من أنواع الحشائش والخضر والزهور. وقد يثبط بالضوء من إنبات بدور الأنواع النباتية الأخرى مثل البصل. وتستجيب بعض النباتات لطول نهار (الفترة الضوئية) فهناك بدور تحتاج إلى نهار طويل لكي تنبت مثل بدور البتولا ولكن يلزم أيضا تعريض هده البدور لفترة برودة معينة حتى تساعد على إنباتها، بينما يثبط النهار الطويل إنبات بدور بعض الأنواع الأخرى.

المقدمة

لإيجاد تفسير لعملية امتصاص الأملاح وإنتقالها كانت تؤكد على الآليات الفيزيائية Physicalmechanisms ليس الا مهملة في ذلك دور طاقة التحول الغذائي بفيفرPfeffer، عالم الفيسيولوجيا الفذ قد تعارضت بحدة مع نظريات سابقية حول امتصاص الأملاح، كما أعطت إشارة البدء لخروج نظرية شاعت في الوقت الحاضر قال بفر.

... تتيح طبيعة البلازما Plasma الفرصة باتحاد عناصرها مع مادة ما اتحادا كيميائيا؛ بحيث يتم بهذا نقل المادة ثم تحررها منها من جديد.

تتفق هذه المقولة بصورة جيدة مع نظرية الحامل Carrier theory الخاصة بامتصاص الأملاح والمقبولة اليوم بوجه عام.

وكما يحدث عادة للأفكار التي تعارض التيارات الفكرية السائدة، أصبحت نظرية بفيفر لتفسير الامتصاص استفزازا للأفكار السائدة عن الموضوع ولم تؤخذ في محمل الجد، واستمر رهط العلماء على حالهم ودأبهم على وضع الآليات الفيزيائية وصياغة نماذجها تفسيرا لامتصاص الاملاح. وفي نهاية المطاف بدا الاعتراف ضمن بحث نشر في الثلاثينات من هذا القرن، بأن امتصاص الأملاح يعتمد كثيرا على طاقة التحول الغذائي Metabolicenergy- أي ان امتصاص النبات للأملاح يتم بعملية فعالة في جلها وليس بالامتصاص غير الفعال Passive uptake الذي كان يعتقد بأنه يفسر آلية الإمتصاص.

1- الامتصاص الغير الفعال Passive absorption:

1-1- الحيز الحر الخارجي والظاهري Outer apparent free space:

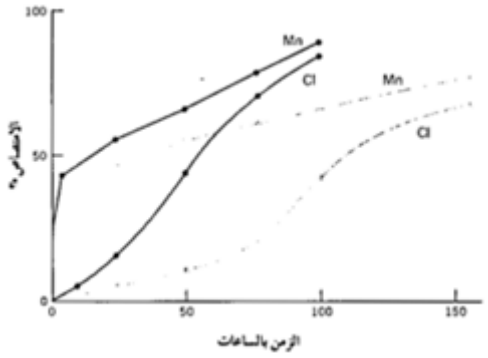
يقع امتصاص الأملاح من خلال التلامس المباشر بين النظام الجذري Root system وبين غرويات التربة Soilcolloids أو محلولها، ولكن ما هي الآليات الداخلية ضمن مسار الأملاح غير العضوية الذائبة من محلول التربة إلى النبات؟ لقد تعرف الكثير من البحاث على عمليات الامتصاص غير الفعال أي الامتصاص بدون التحول الغذائي Nonmetabolic، الحادث للأيونات؛ انظر مثلا العرض الذي قدمه بريجزBriggs وروبرتسون Roberston. وكثيرا ما وجد أن خلية النبات أو نسيجه عندما تنتقل من وسط بتركيز منخفض للأملاح إلى وسط ذي تركيز أعلى نسبيا يحدث انتقال ابتدائي عالي للأيونات، ويعقب هذا انتقال منتظم وبطيء ويكون حاكمه هو التحول الغذائي لا يتأثر الامتصاص السريع الأولى بدرجة الحرارة ولا بمثبطات التحول الغذائي MetabolieInhibitors؛ ويعني هذا عدم تدخل طاقة التحول الغذائي Metabolieenergy. أما إذا أعيد النسيج السابق إلى الوسط منخفض الملحية فسوف تنتشر بعض الأيونات التي سبق امتصاصها خارجة إلى الوسط الخارجي. ويقول آخر يكون جزء من الخلية أو النسيج المغموس في المحلول الملحي مفتوحا أمام الانتشار الحر Free diffusion للأيونات، وحيث أن الانتشار الحر يعني تمكن الايونات من الحركة الحرة إلى داخل النسيج أو خارجه، فسوف يصل قسم النسيج المتاح للإنتشار الحر نقطة توازن تنشأ بينه وبين الوسط المحيط، وأن تصل نسبة التركيز الايوني في هذا القسم إلى نفس نسبة التركيز القائمة في الوسط الخارجي. ومن هنا يسمى ذلك القسم من خلية النبات أو نسيجه، الذي يسمح بالانتشار الحر – الحيز الخارجي Outerspace.

ومع التوصل إلى مفهوم "الحيز الحر" اتجه الباحثون إلى حساب حجم الخلية النباتية أو النسيج الداخل في العملية، ويمكن الوصول إلى ذلك عن طريق غمس النسيج في محلول ذي نسبة تركيز معروفة، ويترك النسيج في المحلول حتى الوصول إلى نقطة التوازن، ومن ثم تحسب كمية الملح الممتص، وبفرض تساوي نسبتي التركيز الايوني في كل الحيز الخارجي Outerspace والوسط الخارجي External medium، وبمعرفة كمية الملح الممتصة، يمكننا حساب حجم الحير الخارجي، وفي ظل الظروف المذكورة يجب منع الامتصاص الفعال (وذلك باستعمال مثبطات التحول الغذائي MetabolicInhibitors أو بإجراء العملية تحت درجة حرارة منخفضة)، وإلا سيكون الحجم المحسوب أكبر بكثير من الحجم الفعلي.

وجد هوب HopeوستيفنسStevens، أن أطراف جذر الفاصوليا عندما غمست في محلول كلوريد البوتاسيوم Kcl، قد وصلت إلى نقطة التوازن بعد 20 دقيقة. ولقد حدث الانتشار العكسي لكلوريد البوتاسيوم بمعزل عن طاقة التحول الغذائي واعتبر أن حجم النسيج الداخل في العملية قد تضمن جزء من السيتوبلازم. كما وجد هوب Hope في بحث لاحق أن الحجم المعاير للنسيج الذي يسمح بالانتشار الحر Free diffusion قد زاد بزيادة نسبة تركيز كلوريد البوتاسيوم في المحلول الخارجي، وحيث منع النقل الفعال لا يكون أمامنا غير افتراض وقوع تجمع غير فعال Passive accumulation للأيونات عكس فرق التركيز Agains a concentration gradient، ولقد برز مصطلح الحير الحر الظاهري Apprent free space لوصف الحجم الظاهري Apparent volume الذي يسمح بالانتشار الحر للأيونات.

وهنا يبرز سؤال؛ كيف يمكن تجمع الايونات عكس فرق التركيز وبمعزل عن طاقة التحول الغذائي؟

يمكن التوصل إلى ذلك عبر آليات التبادل الأيوني Ion exchange mechanisms وبتقديم مفهوم توازنات دونان Dnnanequilibria.



شكل (21) امتصاص المنغنيز وأيونات الكلوريد بواسطة أنسجة جدر نبات من محلول كلوريد المنغنيز بنسبة تركيز (M0.001) الخط المتقطع بعد تسجيل لمدة 24 ساعة، والخط المستمر تم تسجيله لمدة 168.5 ساعة.

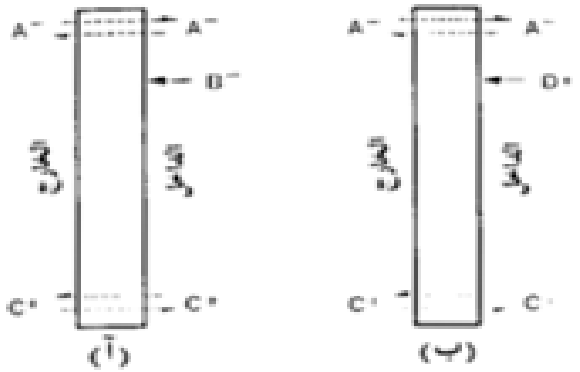
1-2- التبادل الأيوني Ion exchange:

ينمكن للايونات المتميزة Adsorbed على سطح جدران الخلايا أو على سطوح أغشيتها Membranes أن تبادل مع الأيونات الايونات الموجودة في المحلول الخارجي، الذي يغمس فيه النسيج، ولقد قمنا سابقا

محاكاة لآليات التبادل الايوني بين محلول التربة وبين جزئيات الغروية للتربة وذلك في فصل سابق، وعليك الآن أن تفرض على سبيل المثال، تبادلا يقع بين أيون البوتاسيوم الموجب +k للمحلول الخارجي مع أيون هيدروجين H سبق امتزازه على سطح غشاء الخلية. سوف يمتز الكتيون على سطح الغشاء ويصبح حاملا ازموزيا. كما يمكن للأيونات السالبة Anions أن تتبادل مع أيونات الهيدروكسيل الحرة بنفس الطريقة. ومن هنا نجد أن آليات التبادل الأيوني تسمح بامتصاص أعلى للأيونات من الوسط الخارجي من الذي يقع في العادة عن طريق الانتشار الحر.

3-1- اتزان دونان Donnanequilibrium:

تأخذ نظرية دونان للتوازن في الحسبان تأثيرا الايونات الثابتة أو غير القابلة للانتشار Fixed or indiffusion ions. ولنأخذ مثلا غشاء نفاذ Permeable لبعض الايونات وغير نفاذ بالنسبة لأيونات الأخرى. وليكن هذا الغشاء هو الفاصل بين الخلية وبين المحيط الخارجي. ولنفترض أيضا أن هناك نسبة تركيز من الايونات السالبة على الجانب الداخلي للغشاء، لا تستطيع النفاذ خلال الغشاء (أيونات سالبة مثبتة Fixed anions). والآن إذا ما كان هذا الغشاء يسمح بحرية العبور للأيونات الموجبة والسالبة للمحلول الخارجي، فسوف ينتشر عدد متساو من الأيونات الموجبة والسالبة من المحلول الخارجي عبر الغشاء يتم التوصل إلى اتزان Equilibrium وسوف يكون هذا التزان مصحوبا في العادة باتزان كهربائي Electricallybalanced. ورغما عن ذلك يتطلب الأمر عددا إضافيا من الأيونات الموجبة لكي توازن الشحنات السالبة والمثبتة في الجانب الداخلي للغشاء. ومن هنا يصبح تركيز الأيونات الموجبة Cations في المحلول الداخلي أكبر منه في الخارجي. علينا أيضا أن نذكر أنه بسبب الزيادة في الشحنات السالبة نتيجة للأيونات "المثبتة" يكون تركيز الأيونات السالبة Anions في المحلول الداخلي أقل من تركيزها في المحلول الخارجي.



شكل (22) الانتشار الأيوني عبر الأغشية. (أ)غشاء أصم بالنسبة للأيونات B^+ ، مما يسبب زيادة إضافة كاتيونات C^+ المنتشرة عبره من الخارج (مراكمة الكتيونات). (ب) غشاء أصم بالنسبة للكاتيونات D^+ ، مما يؤدي مما يسبب انتشار الايونات الإضافية عبره من الخارج مما يسبب انتشار ايونات اضافية A^+عبره من الخارج (مراكمة الأيونات)

وكما يوضح الشكل ..... يمكن استخدام مفهوم دونان للاتزان في تفسير تراكم الأيونات السالبة عكس فرق التركيز. فربما يوجد العديد من الاتزانات في نسيج مغموس في محلول ملحي، مما يسبب في مراكمة الأيونات عكس فرق التركيز، وبدون اللجوء إلى اشتراك طاقة التحول الغذائي.

4-1- التدفق الكتلي Mass flow:

يعتقد بعض الباحثين أن الايونات ربما تتمكن من الحركة عبر الجذور محمولة بالتدفق الكتلي للماء وبناء على هذه النظرية، تؤدي الزيادة في معدل النتح إلى زيادة في معدل امتصاص الايونات. وقد جرت موافقة شبه اجتماعية على صحة ذلك، غير أنه لا يزال غامضا دور النتح في هذا كله وهل أن تأثيره أم غير مباشرة. ونجد من بين المؤلفين من يجزم بالتأثير غير المباشر للنتح على امتصاص الأيونات، وذلك عن طريق انتقال الايونات بعد اطلاقها إلى قنوات الخشب Xylemducts، مما يسبب زيادة في فعاليات امتصاص الأيونات نتيجة لتخفيف تركيزها، ويعارض الآخرون هذا الرأي باقتراح أن الأيونات تتحرك في الدفق الكتلي للماء من محلول التربة وعبر الجذر ومن ثم تصل إلى الساق والمجموع الخضري. وربما تكون إحدى هاتين الآليتين أو كليهما جزءا من الصورة العامة لامتصاص النبات للأملاح. وربما يكون من الصعوبة بمكان إثبات أو دحض أي من هاتين النظريتين.

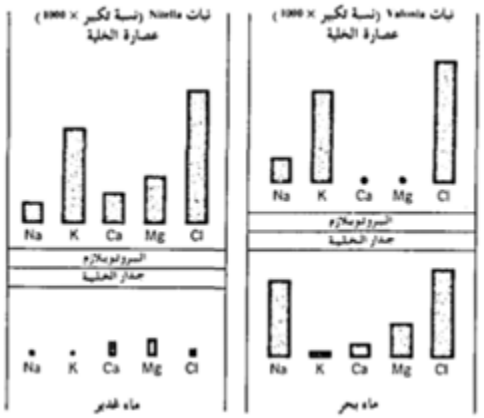
لقد عضدت الأبحاث الأخيرة إلى أجراها لوباشينسكيLopushinsky على نبات الطماطم المطوشةDetopped، بصورة غير مباشرة مفهوم الزيادة في معدل النتح تؤدي إلى احداث زيادة امتصاص الأملاح، فبتبسيط ضغوط هيدروستانيكية Hydrostatie pressure مختلفة على مجموعات جذرية لنباتات طماطم مطوشة وضعت في أوعية ضغط تحوي محاليل غذائية من الفسفور P^{12} والكالسيوم Ca^{45} المشعين، كان باستطاعة الباحث إثبات أن زيادة الضغط الهيدروستانيكي قد تسبب في زيادة كمية الفوسفات والكالسيوم الداخلة إلى خشب الجذر. ولقد تثبت من هذا بواسطة تحليل سائل الرشح Exudate للجذر للكشف عن الفوسفور والكالسيوم المشعين وذلك في ظروف الضغط الجذري الاعتيادي والضغط الهيدروستاتيكي المرتفع. وفي التجربة السابقة على الرغم من أن الماء دفع Pushed up إلى الأوعية الخشبية، فإن هناك تشابه كبير بين هذا النظام بجذب Pulled up فيه الماء إلى أعلى عبر الأوعية الخشبية كما في حالة النتح، ففي كلنا الحالتين تسبب زيادة دفق الماء، زيادة إمتصاص الايونات أيضا.

قد تعلمنا من خلال هذه المناقشة أن جزءا من إجمالي كميات الأملاح التي يمتصها النبات ناتج عن الامتصاص غير الفعال، وربما يتم هذا من خلال الأنتشار الحر للايونات إلى الحيز الحر ظاهريا للنسيج إن مراكمة الايونات عكس فرق التركيز يصبح ممكنا في ظل الظروف المبينة آنفا بسبب توزنات دونان، وربما تحدث المراكمة أيضا عكس الفرق الظاهري للتركيز Against an apparent concentration gradient وذلك بسبب آليات التبادل عبر نسيج الايوني، وأخيرا بمساعدة والشد 'Pull" النتحي. وتعمل كل هذه الآليات في غياب طاقة التحولات الغذائية. وعلينا الن الرجوع إلى النقل الفعال.

5-1- النقل الفعال Active transport:

لقد بينت التحاليل المباشرة إلى أجريت على عصير الفجوة Vacuolarsap لنباتات مختلفة غمست في محاليل ملحية تراكيز معلومة بوضوح تام أن كلا من الأيونات الموجبة والسالبة Anions and cations قد راكمتها النباتات عكس فرق التركيز، علاوة على ذلك فإن مدى المراكمة يصبح بحيث لا تستطيع آليات

فيزيائية مثل التبادل الايوني وتوازنات دونان أن توفره وحدها. عصارة نبات النتيل Nitellaclavata ونبات الفلونياValoniamacrophysa صورة رائعة سواء لهذه المراكمة أم للخصائص المنتجة لآليات إمتصاص الاملاح في النباتات شكل **.



شكل (23) رسم بياني عن التراكيز النسبية لأيونات مختلفة في عصارة الخلية لنباتي Nitelia calvata و Valonia madrophyta وبغرض عقد المقارنة ولاشهار إمكانية الأيونات عكس تدرج التراكيز مراكمة الايونات عكس تدرج التراكيز، وضحت أيضا التراكيز النسبية لهده الأيونات في الوسطين.

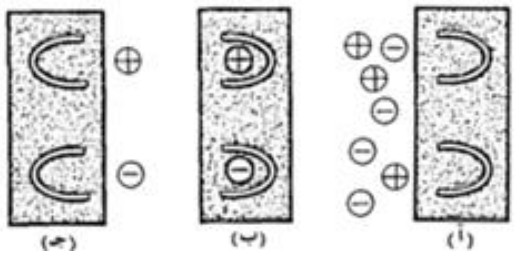
حيث يمتنع التراكم الايوني يتوقف أنشطة التحولات الغذائية في النبات بفعل انخفاض درجة الحرارة، وانخفاض الشد الأوكسجينيOxygen tension، وبوجود مثبطات التحولات الغذائية Metabolieinhibitors ...إلخ، لا يسعنا إلا فرض احتياج التراكم الأيوني مثل الحادث في النباتات إلى طاقة التحول الغذائي لكي يتم التراكم. لقد أطلق مصطلح "النقل الفعال" على نقل الأيونات بالاستعانة بطاقة التحول الغذائي. لقد طوعت العديد من الآليات لتفسير ماهية النقل الفعال، ولم يجمع العلماء رأيهم على واحدة منها حتى الآن وعلينا أن نقول رغما عن ذلك أن كل الآليات المقترحة للتفسير قد قبلت عموما بمفهوم أن النقل الفعال لأيون عبر غشاء نفاذ (أصم) Imperméable يتم بالاستعانة بوسيط هو مركب حامل Carrier compound ويوجد في الغشاء.

6-1- مفهوم الحامل The carrier concept:

يطلق مصطلح الحيز الداخلي Innerspace على ذلك الحيز الموجود في النسيج أو الخلية الذي تنفذ الايونات إليه بالاستعانة بطاقة التحول الغذائي. ولم يتم التوصل بدقة إلى تحديد من اين يبدأ الحيز الداخلي وأين ينتهي الخارجي، ولكن يعتقد أن هذا الخط الفاصل يبدأ في مكان ما وسط السيتوبلازم؛ حيث أن قياسات حجم الحيز الحر الظاهري قد أشارت إلى أن هذا الجزء من السيتوبلازم يسمح بحدوث الانتشار الحر للأيونات، إن المساحة الواقعة بين الجزئين الداخلي والخارجي تعتبر غير نفاذة (صماء) بالنسبة للأيونات الحرة Free ions، ويعتقد أن المسار عبر هذه المساحة يتطلب وساطة حوامل خاصة، تتحد مع الأيونات في الحيز الخارجي ثم تطلقها في الحيز الداخلي. ويسمى هذا الحاجز الأصم غشاء في العادة، كما توجد هذه الحوامل ضمن الحاجز.

إن أهم ملامح الحامل تكمن في افتراض وجود مركب حامل الأيونات الوسيط Intermediate carrier ion compirx، يستطيع العبور من خلال الغشاء الأصم المذكور آنفا. كما وأن اتجاه تحرك هذا الحامل هو من الحيز الخارجي إلى الداخلي ليس إلا. لا تستطيع الأيونات التي أطلقت في الحيز الداخلي الهروب إلى الخارج من جديد، وبالتالي تتراكم في الحيز الداخلي.

لقد حاز مفهوم الحامل على قبول العديد من الباحثين وفاز بتعضيدهم منذ أن صاغه فإن دين هونيرت Van den Honeet عام 1937، وسوف نناقش ثلاثة مميزات لامتصاص الأملاح والنقل الفعال تبرز صحة مفهوم الحامل.

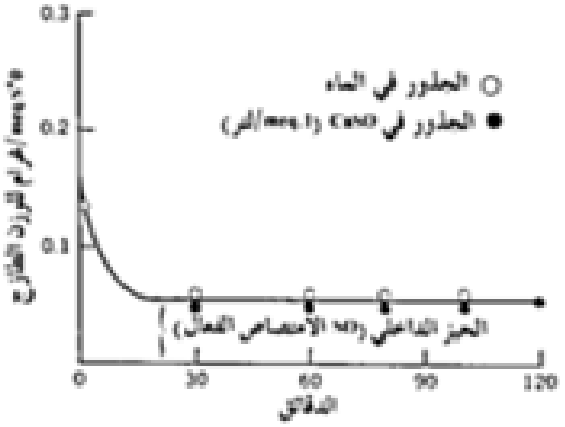


الشكل (24) نموذج يوضح مفهوم الحامل. (أ) الغشاء أصم بالنسبة للأيونات، (ب) تكوين مجمع الحامل، (جـ) تطلق الأيونات إلى الحيز الخارجي.

7-1- **تبادل النظائر Isotopie exchange:**

كثيرا ما وجد أن جزئيات الايونات الممتصة بالنقل الفعال يكون في الغالب غير قابل للتبادل مع أيونات من نفس النوع الموجودة في الحيز الخارجي Outerspace أو في محيط خارجي External medium. كانت أيونات المواد المشعة ذات نفع بالغ للوصول إلى الملاحظات التالية فكما أشار الباحث أبستينEpstein في موجز حول الموضوع، فإن المنع جاء ليس فقط على الانتشار المعاكس Back diffusion ولكن أيضا لم يحدث تبادل إشعاعي بين الأيونات الممتصة بالنقل الفعال، وهذا مما يقترح من جديد وجود غشاء اصم تماما بالنسبة للأيونات الحرة، وحيث أننا قد توثقنا من امتصاص الأيونات علينا أن نرجع تحركها عبر الغشاء الاصم لوجود الحوامل وتدخلها في العملية، أوضحت التجارب التي قام بها كل من ليجيتوابستين Leggett et Epistein ما ذكرناه آنفا بجلاء شديد.

لقد درس الباحثان امتصاص أملاح الكبريتات المعلمة بالكبريت المشع ^{35}S بواسطة جذور الشعير، إذ وجد بعد امتصاص النبات S^*O_4، أن الإجمالي الممتص من S^*O_4 المعلم يمكن تقسيمه إلى قسمين؛ (1) قسم قابل للانتشار و(2) قسم S^*O_4 الممتص بالنقل الفعال، فقلد أتيح للجذور فرصة امتصاص الكبريتات المعلمة من محلول KS^*O_4 المعلم ولمدة 60 دقيقة. ولقد حددت الكمية الاجمالية التي اخذها النبات من الكبريتات المعلمة، وذلك لبعض عينات الجذر. وتركت العينات الأخرى في ماء أو محلول لكبريتات الكالسيوم غير المشعة لمدد بلغ أقصاها 120 دقيقة. ولقد سميت هذه الفترة بفترة "الامتصاص العكسي" Desorption، أثناءها تحركت الكبريتات القابلة للانتشار الحر إلى خارج نسيج الجذر. وبغمس الجذور في محاليل كبريتات الكالسيوم غير المعلمة اتيحت الفرصة أمام حدوث أي تبادل اشعاعي. ولقد لوحظ أنه خلال فترة "الإمتصاص العكسي" حدث فقد سريع للكبريتات المعلمة، ثم أعقبتها فترة ثبت فيها المحتوى الاشعاعي للكبريتات بدون فقد شكل **.



شكل (25) فصل الكبريتات، بعد امتصاصها إلى قسمين: (01) قسم قابل للانتشار، (02) قسم كبيرتات الامتصاص الفعال. قبل توقيت الصفر، عرضت جدور نبات الشعير إلى $K^2S^*O^4$

وبالطبع يرجع سبب الفقد السريع الابتدائي هذا إلى انتشار الكبريتات المعلمة SO4 من مناطق الجذر التي تسمح بالانتشار الحر أو العكسي للأيونات، ولقد سبق لنا وأشرنا لهذه المناطق بإسم الحيز الخارجي. أما الجزء المتبقي من الكبريتات المعلمة فيشير إلى تلك الأيونات التي جرى نقلها نقلا فعالا إلى الحيز الداخلي. أن أيونات الكبريتات المعلمة والموجودة في الحيز الداخلي، فلا تستطيع الانتشار إلى الحيز الخارجي، أثناء فترة الامتصاص العكسي، كما ولا تستطيع أن تتبادل من أجل الحصول على أيونات الـ SO4 للنظير المستقر في محلول كبريتات الكالسيوم.

1-8- تأثيرات التشبع Saturation effects:

المشاهدات العديدة التي تدعم مفهوم الحامل كانت قد أوضحت في حالات تراكيز الملح الأعلى كثيرا في الوسط المحيط أن معدلات الامتصاص تبدو وكأنها تقترب من نهاية عظمى. وبقول آخر هناك نقطة تشبع Saturation point يتم الاقتراب منها عندما تكون كل المواقع الفعالة للحوامل مشغولة بأيوناتها. ويسهل على المرء أن يرى التشابه بين هذه الحالة وبين تأثير التشبع المعروف للغاية في التفاعلات الانزيمية. إن حقيقة ثبات معدل الامتصاص عند حد اقصى أثناء فترة زمنية طويلة نسبيا، قد توحي لنا بمشاركة عدد محدد من الحوامل تعمل أثناء ذلك بكفاءتها القصوى أن صح التعبير ومن هنا تجد المواقع الفعالة الموجودة على الحوامل تبقى في الحالة السابقة مشغولة طول الوقت فأول ما يطلق أحد الحوامل أيونا حمله إلى الحيز الداخلي، سرعان ما يرتبط بأيون آخر من الحيز الخارجي في النسيج وهكذا. ومن هنا نجد أن الدورة في حالة نقطة التشبع تكون في حركة لا يمكن الإسراع بها أكثر من سرعتها عن طريق زيادة نسبة تركيز الملح. يوضح الشكل (14-7) مثالا لتأثير مستويات التركيز في امتصاص خلايا نبات الكلوريلا Chloralla للفوسفات.

1-9- التخصيص Specificity:

يعطينا مفهوم الحامل تفسيرا معقولا لحقيقة أن الجذور تمتص الأيونات بالانتخاب. ويعني هذا أن الأيونات تمتص بمعدلات متفاوتة، وأنها تتمتع بمستويات مختلفة لتراكمها في النسيج الجذري. ويوحي هذا بوحود المتشابهة في سلوكها الكيميائي، بينما يبدو ضعيفا أو حتى لا يوجد بالنسبة للأيونات متشابهة السلوك الكيميائي. لقد أبرز ابستينEpstein وهاجين Hagen أن الأيونات الموجبة الأحادية التكافؤ للبوتاسيوم Potassium والسيزيوم Cesium والروبيديوم Rubidium تتنافس فيما بينها في الاستحواذ على نفس موقع الارتباط. ويعني هذا أنه من الممكن أن ينخفض معدل إمتصاص الروبيديوم إذا ما أضيف إلى المحلول الغذائي الحاوي له كل من البوتاسيوم والسيزيوم. كما وأن زيادة نسبة تركيز الروبيديوم تستطيع التغلب على التأثيرات المثبطة الناجمة عن وجود الأيونين الآخرين. لا يثبط كل من الصوديوم Sodium أو الليثيوم Lithiumأمتصاص الروبيديوم، مما يؤكد اختلاف مواقع ارتباط أيوناتها، كما وجد أن السيلينات Selenate تثبط من إمتصاص الكبريتات بينما ليس لها تأثير يذكر على إمتصاص الفوسفات أو النترات.

ويمكننا هنا أن نجد تماثلا مع فعل الأنزيم على مادة الأساس Enzyme substrateactivity، فمن المعروف جيدا في الدراسات الأنزيمية ما يسمى بالتثبيط التنافسي، ويفسر في الغالب على أساس تجاذب متبادل بين الأساس Substrateوالمثبط وتنافسهما على المواقع النشطة من الأنزيمات، فالحامل مثله في ذلك مثل الانزيم يمكن أن يملك موقع ارتباط يجذب أيونين أو أكثر، كما يمكن لهذا الموقع أيضا أن يفاضل بين الأيونات وينتخب ما يشاء، مثلما يفاضل الانزيم بين مواد الأساس Substrates المختلفة، ويعتقد الباحث أن أوجه التشابه بين فعاليات الحوامل وفعاليات الإنزيمات تقدم دعما متينا لمفهوم الحوامل في الامتصاص الفعال للأملاح.

سوف نناقش فيما يلي آليتين محتملتين إمتصاص الملح، وتقوم الآليتان على مفهوم الحامل واحدة منهما تشارك فيها السيتو-كرومات، بينما تعمل الأخرى بمساعدة الـ ATP.

1-10- مضخة السيتوكروم Cytochrome pump:

لاحظ الباحثين الأوائل أنه برغم من اعتماد مراكمة الأملاح على طاقة التحول الغذائي، لم تبدو هناك علاقة كمية تربط بين امتصاص الأملاح وبين التنفس Respiration ولكن الباحثان لونديجاردLundegardh وبرستروم Burstrom قد ادعا وجود مثل هذه العلاقة وتربط بين امتصاص الأيونات السالبة زبين ما اسمياه بالتنفس "الأيوني السالب" أو "الملحي" Respiration، SaitorAnion إذ لاحظنا أن معدل التنفس يزيد عندما يتقل النبات من الماء إلى المحلول محلي

أما كمية الزيادة في معدل التنفس عن المعدل الطبيعي أو الأساسي، والتي يسببها نقل النبات أو النسيج من وسط مائي إلى وسط ملحي – فتدعى بالتنفس الملحي.

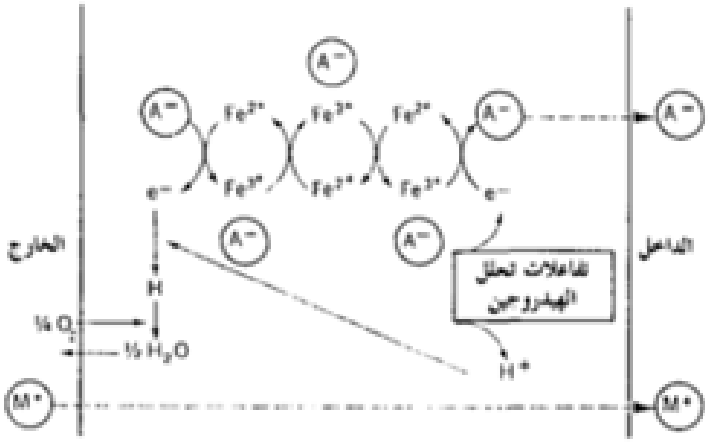
لقد طورت الملاحظات الأساسية التي أبرزها كل من لونديجارد Lundegardh وبرستروم Burstrom وتوسعت منذ ذلك الحين حتى صارت نظرية متكاملة تعالج الامتصاص الفعال للأملاح، صاغها لونديجارد بنفسه وفرضيات هذه النظرية تتخلص فيما يلي:

1. لا يعتمد امتصاص الايونات السالبة على امتصاص الأيونات الموجبة، بل يحدث عبر آلية مختلفة تماما.

2. يوجد تباين في تركيز الاوكسجين Oxygen concentration gradient ويبدأ من السطح الخارجي للغشاء حتى سطحه الداخلي، وبذا تشجيع عملية الاكسدة عند السطح الخارجي، بينما يزيد الاختزال عند السطح الداخلي.
3. يحدث النقل الفعلي للأيونات السالبة عبر منظومة سيتو كرومية.

لوجود علاقة كمية رابطة بين إمتصاص الايونات السالبة وبين التنفس المحلي، وحيث تغيب هذه العلاقة في حالة امتصاص الأيونات الموجبة، فقد افتر اقتصار النقل الفعال على الأيونات السالبة وحدها، لقد أدى تثبيط التنفس الملحي، ومن ثم تثبيط امتصاص الايونات السالبة بواسطة استخدام السيانيد Cyanide أو أول أكسيد الكربون Carbonmonoxide، إلى أن يقترح علينا لونديجارد أن نقل الايونات السالبة يتم عبر الأنزيمات السيتوكرومية المؤكسدة Cytochrome oxidase، واحتمال أن تكون السيتوكرومات هي حوامل الأيونات السالبة Anion carriers.

يوضح الشكل(26) تمثيلا تخطيطيا لنظرية لونديجارد عن السيتوكرومات.



شكل (26) تمثيل تخطيطي لنظرية سيتوكروم في امتصاص الأملاح. تمتص الأيونات (A^-) امتصاصا فعالا عبرة مضخة السيتوكروم، وتمتص الكيتونات (M^+) امتصاصا غير فعال.

بناء على نظرية لونديجارد، فإن التفاعلات الجارية بفعل انزيم الـ Dehydrogenase، والحادثة عند السطح الداخلي، تنتج بروتونات (+H) والكترونات (-e)، وتتحرك الإلكترونات الناتجة إلى الخارج عبر سلسلة سيتوكروميةCytochrome chain، بينما تتحرك الأيونات السالبة إلى الداخل عند السطح الخارجي للغشاء يتأكسد حديد السيتوكروم السابق اختزاله فاقدا في ذلك أحد إلكتروناته ومكتسبا أيون سالب عوضا عنه. ومن ثم يتحد الإلكترون الطليق مع بروتون وأوكسجين مكونا الماء، وعند السطح الداخلي يختزل حديد السيتوكروم السابق اكسدته عبر إضافة الكترون أطلق عبر تفاعل اشتراك فيه أنزيم Dehydrogenase، ويطلق الأيون السالب عند السطح الداخلي في هذا التفاعل الأخير، وتمتص الايونات الموجبة امتصاصا غير فعال في سبيل موازنة فرق الجهد الناتج عن مراكمة الأيونات السالبة على السطح الداخلي.

رغم عن أن النظرية السيتوكرومي تمنحنا صورة عن كيفية مشاركة طاقة التحولات الغذائية في عملية الإمتصاص الايوني، إلا أنها لم تحظى بالقبول العام، بل واجهت انتقادات العديد من الباحثين، وعلى سبيل

المثال وجد روبرتسون Robertson وآخرون (51) أن Dinitrophenot-4، 2 (DNP)، وهو عامل مثبط للفسفرة التأكسدية Oxidative phosphorylation يزيد من التنفس، ولكنه يقلل من الإمتصاص الملحي. وينتج عن هذا أنه يجب إدخال الفسفرة في أية نظرية للمراكمة الأونية. وبهذا يقع الإقتراح الأصلي بأن الأيونات السالبة وحدها هي التي تستطيع تحفيز التنفس، تحت طائلة النقد الشديد. فمثلا وجد كل من هاندليHandleyوأوفرستريتOverstreet (22) أن كل من أيونات البوتاسيوم والصوديوم قد حفزت التنفس. وأخيرا إذا ما أخذنا بوجود حامل واحد لكل الايونات السالبة، لظهر جليا بين الأيونات السالبة التنافس على الإستحواذ على مواقع الإرتباط. وبتناقض هذا بطبيعة الحال مع ما سبق ايراده في نقاشنا من حقيقة عدم تنافس بين الايونات السالبة للكبريتات، النترات والفوسفات.

2- آلية الحمل بمشاركة الـــ ATPCarrier mechanisminvolving (ATP):

يصبح اكتشاف كل من روبرتسون وآخرون (51) تثبط الـ (ADN) لعملية الإمتصاصالملحي، دليلا قويا على مشاركة الـ (ATP) في الامتصاص الملحي الفعال. فالتراكيز المنخفضة من الـ (DNP) سوف تعيق تماما تكوين الـ (ATP)، ولا يؤثر ذلك بالزيادة أو النقصان في التنفس.

لقد قدم بينيت– كلارك Bennet-Clark (2) آلية مقترحة للامتصاص الفعال للاملاح من الـ (ATP)، إذ اقترح الباحث احتمال أن تكون الدهنيات الفوسفورية Phospholipids على جانب من الأهمية في عملية نقل الأيونات عبر الاغشية الصماء Impermeable بدون هذا الاقتراح، وأثناء هذا النقل يخلق الليسيثين Lecithin، وهو من الدهنيات الفوسفورية ويهدرج (يتميع) بأسلوب دوري، مكتسبا في ذلك الأيونات عند السطح الخارجي، ومطلقا إياها بالهدرجة Hydrolysis إلى الحيز الداخلي ويتطلب تخليق أحد مكونات هذه الدورة الفسفاتيدية Phosphaphatide cycle على أقل تقدير وجود الـ (ATP).

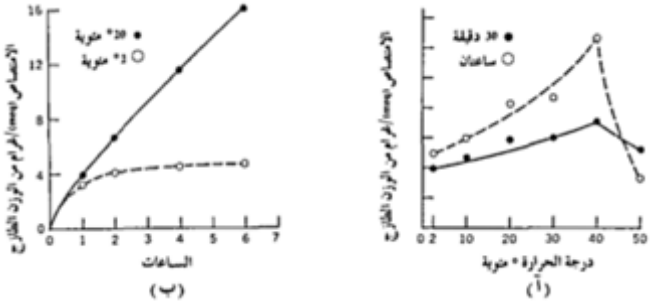
3- العوامل المؤثرة في امتصاص الأملاح Factorsaffectingsalt absorption:

تتعرض النشاطات الفيزيائية والكيميائية الحيوية في الكائنات الحية لتأثير البيئات الخارجية والداخلية المحيطة بها. ولا يكون امتصاص الأملاح استثناء من هذا. إذ يتسارع أو يتباطأ أو يحتفظ بتوازن دينامي Dynamie equilibrium متأثرا بمجمع من العوامل المتشابكة وذائبة التغير. لقد تعلم الباحث دراسة تأثير عوامل منفردة بواسطة التحكم في البيئة المحيطة وتفحص تأثير العامل المنفردة موضع البحث. ولقد تم ذلك أثناء أثناء دراسة امتصاص الأملاح، بما أدى إلى حصولنا الآن على صورة واضحة المعالم تقريبا، رغم إفتقارها لصفة الأكتمال، عن كيفية تتابع خطوات هذه العملية في الطبيعة بيئتها التي لا تثبت على حال. وسوف نناقش فيما يل تاثير درجة الحرارة والرقم الهيدروجيني (pH)والضوء والأوكسجين والشد Oxygen tension والتفاعل والنمو على امتصاص الأملاح.

3-1- درجة الحرارة Température:

يؤدي ارتفاع درجة الحرارة عموما إلى تسارع في عملية امتصاص الأملاح. ولكن تأثير درجة الحرارة على إمتصاص الأملاح محصور في مدى ضيق نسبيا. فغلاوة على الإسراع بإمتصاص الملح، فسوف يؤدي ارتفاع درجة الحرارة إلى مستوى يتجاوز حد أقصى لها، على تثبيط الامتصاص ومن ثم إلى أيقاف العملية تماما شكل **. والأرجح تماما أن تحدث التأثيرات المثبطة الناتجة عن ارتفاع درجة الحرارة

بسبب عملية Denaturation of enzymes (فقد الأنزيمات لخواصها الطبيعية)، تلك الأنزيمات المشاركة إما في امتصاص الأملاح مباشرة، أم في تخليق بعض المكونات الضرورية لامتصاص الاملاح.



شكل (27) تأثير درجة الحرارة على امتصاص أيونات البوتاسيوم بواسطة شرائح أنسجة الجزر المغسولة، خلال ثلاثين دقيقة، وساعتين. (ب) إمتصاص أيونات البوتاسيوم بواسطة شرائح أنسجة الجزر المغسولة، خلال فترة مطولة من الوقت، وتحت درجة حرارة 2 مئوية ودرجة 20 مئوية.

يتأثر كل من عمليتي الأمتصاص الفعال وغير الفعال بتغيرات درجة الحرارة. فمثلا يعتمد معدل الانتشار الحر على طاقة حركة الجزئيات أو الأيونات المنتشرة، وتعتمد هذه الطاقة بدورها على درجة الحرارة. وبهذا فسوف يؤدي خفض درجة الحرارة إلى تباطؤ أي عملية تعتمد على الانتشار الحر، وسوف يبطئ انخفاض درجة الحرارة بالطبع التفاعلات الكيميائية الحيوية الداخلة في النقل الفعال.

2-3- درجة تركيز أيونات الهيدروجين Hydrogen concentration:

يتأثر مدى إتاحة الأيونات في التربة، وهو ماناقشناه في الفصل السابق، بدرجة تركيز مدى إتاحة أيونات الهيدروجين تأثيرا عميقا، فتغير مقدار الـ (pH) تؤثر في تأين المحاليل الكهربائية Electrolytes أو في رقم التكافئValence number للأنواع المختلفة من الأيونات، ولنذكر منها مثلا: يعتبر أيون الفوسفات أحادي التكافؤ H2PO-4 هو أنسب أشكال الفوسفور الذي يسهل على النبات الإنتفاع بها. ولكن كلما اقترب الوسط المحيط من (pH) أكثر قلوية، يصبح متوفرا انتاج الفوسفات ثنائي التكافؤ (HPO4-2) ثم ثنائي التكافؤ (PO4-3) ونجد أن الأيون ثنائي التكافؤ متاح بالكاد (بصعوبة) للنبات، بينما يكون الأيون ثلاثي التكافؤ غير متاح بالمرة، وحيث يسهل على النبات امتصاص أيونات الفوسفات أحادية التكافؤ، عن تلك ثنائية التكافؤ، يظهر تسارع في إمتصاص الفوسفات عند الرقم الهيدروجيني (pH) الحامضي. ولقد أشار روبرتسون (50) إلى أن النبات إذ يمتص البورون في صورة حامض غير متحلل H3BO3_Undissociated acid، أو في صورة أيون الـ H2PO3-، يتأكد امتصاص البورون أيضا بسرعة تزيد مع انخفاض الـ (pH). وعلى النقيض من الملاحظات السابقة في حالة الأيونات السالبة نجد أن زيادة مقدار الـ (pH) تحبذ امتصاص الايونات الموجبة Cations.

هناك العديد من التجارب التي أظهرت تأثيرا طفيفا لتغيرات الـ pH، مقاسة بالنمو (50)، تحدث تأثيرات مرموقة من جراء تغير الـ pH، عندما تثبط درجة إتاحة الايونات، ومع ذلك إذا ما كانت درجة تركيز الأيونات عالية بصورة كافية، يصبح متعذرا إظهار شح ذلك الأيون في النبات ضمن المدى الفيسيولوجي للـ pH. ومن البديهي أنه إذا ما تجاوزنا المدى الفيسيولوجي لقيم الـ pH. فسوف نتوقع الحاق الضرر بأنسجة النبات وكذلك في حوامل الايونات مما يثبط في نهاية الأمر من حدوث امتصاص الاملاح.

3-3- الضوء Light:

إن تأثير الضوء على انفتاح الثغور وانغلاقها، وكذلك على عملية البناء الضوئي يؤثر تأثيرا غير مباشر على امتصاص الاملاح. فالثغور المفتوحة تزيد من الدفق الكتلي Mass flow للماء في مجرى النتحTranspiration stream، وبهذا يمكنها التأثير بصورة غير مباشرة في امتصاص الأملاح. تستمد عملية امتصاص الأملاح وصعودها في النبات الطاقة من مصدرها الناتج عن عملية البناء الضوئي، كما يقوم الأوكسجين المحرر من العملية بتحسين ظروف الإمتصاص الفعال للأيونات.

4-3- الشد الأوكسجينيOxygen tension:

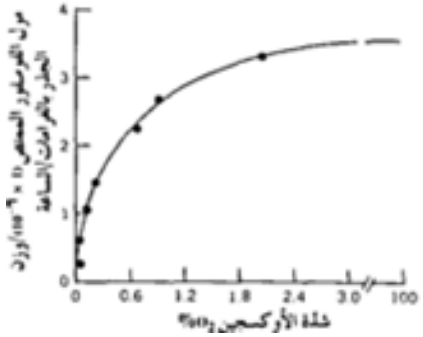
يسبب غياب الأوكسجين يتم تثبيط الطور الفعال Active phase لامتصاص الأملاح. ولقد كانت هذه الملاحظة بحق هي من أقوى العوامل التي دعمت أولى نظريات النقل الفعال. ويمكن الوقوف على التأثير الحاد للأوكسجين في عملية امتصاص الفوسفات.

5-3- الفعل التبادلي Interaction:

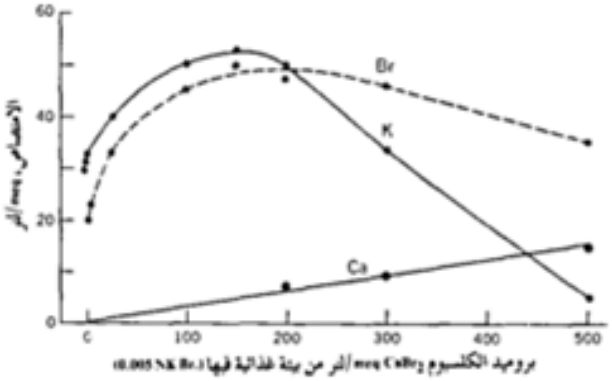
من المعروف جيدا أن امتصاص أحد الايونات ربما يتأثر بوجود أيون آخر. ففي أحد الدراسات التي جرت على امتصاص جذور الشعير لملح KBR، وجد الباحث فبيت Viets أن امتصاص البوتاسيوم يتأثر بوجود الكالسيوم والمغنسيوم وأيونات موجبة أخرى متعددة التكافؤ في الوسط الخارجي. إن التأثير المزدوج لوجود الكالسيوم على امتصاص كل من البوتاسيوم والبرومين قد لاحظه فبيت أيضا. إذا وجد أن امتصاص كل من البوتاسيوم والبرومين قد قل في غياب الكالسيوم كما قل أيضا عندما تواجد الكالسيوم بنسبة تركيز تزيد عن جد أقصى. كما لاحظ الباحث أفرستريت وآخرون. مثل ذلك التأثير للكالسيوم. ويتأثر امتصاص المغنسيوم كذلك تاثيرا عكسيا بوجود الكالسيوم.

إن الفعل التبادلي لعدة أيونات (K، Cs، Li، Rb، Na)قد وصف من قبل الباحثين إيبستينEpstein وهاجين Hagen كتنافس للإستحوار على مواقع الارتباط على الحوامل. فمثلا وجد الباحثان أن البوتاسيوم والروبيديوم Rubidium والسيزيوم Cesium تتنافس جميعها فيما بينها على موقع ارتباط مشترك. ومن جهة أخرى لا يتنافس الليثيوم والصوديوم فيما بينهما بسبب أن كل منهما موقع ارتباط خاص به. ولقد وجد مؤخرا أن الباريوم والكالسيوم والسترونتيوم Strontium تتنافس فيما بيننها على موقع ارتباط مشترك، لا يشارك في عملية الامتصاص الفعال للمغنسيوم.

وعلى ما يبدو فإن الفعل التبادلي بين الايونات يرتبط أساسا إتاحة مواقع الارتباط على الحوامل وتخصيصها. فإذا ما توفرت مواقع الإرتباط بصورة كافية، يتضاءل تأثير الفعل التبادلي ومن ثم تمتص الأيونات مواقع الارتباط المشتركة قصوى. وإذا كان موقع الارتباط الخاص بأيون ما عالي التخصص لهذا الأيون، لا يجب أن يتأثر امتصاص هذا الأيون بوجود أيونات أخرى.



شكل (28) تأثير الأوكسجين على امتصاص الفوسفات بواسطة جدور الشعير المنقوعة في محاليل الفوسفات



شكل(29) تأثير الكلسيوم على امتصاص البوتاسيوم (K) و البروم (Br). لاحظ أن امتصاص كل من البوتاسيوم والبروم في ظروف نسبة منخفضة من تركيز الكلسيوم، سوف يزيد. ومع زيادة نسبة تركيز الكلسيوم، يثبط امتصاص البوتاسيوم والبروم.

3-6- النمو Growth:

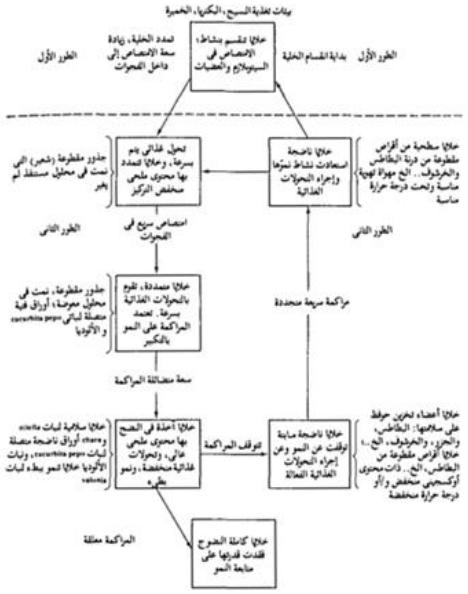
يمكننا خلال فترة زمنية قصيرة دراسة امتصاص الاملاح بواسطة أنسجة النبات بدون تداخل من نمو النبات. ولكن إذا ما طالت مدة الدراسة، ربما يتأثر امتصاص الأملاح تأثرا كبيرا بالنمو. إذ يمكن أن يسبب نمو النسيج أو النبات في زيادة المساحة السطحية وعدد الخلايا، وتخليق مواقع ارتباط جديدة أو حوامل جديدة، وكلها من العوامل التي سوف تحفز بالضرورة امتصاص الأملاح. كما وأن زيادة حجم الماء الذي تمتصه الخلية اثناء نضوجها ربما تتسبب في تخفيف التركيز الداخلي للأملاح، وبذا تتسبب في زيادة فعاليات الامتصاص.

عند التعامل مع نمو نبات مكتمل، بدلا من نسيج منه، علينا أخذ أطوار النمو المختلفة في الإعتبار، جنب مع تأثيرها على امتصاص الأملاح. ولنأخذ مثلا: كلما زاد عمر الجذر، فإن الكثير من المساحة السطحية له التي كانت تشارك في امتصاص الأملاح، يشتد تحولها إلى أنسجة سيوبريتيةSuberized tissues، وبذا تصبح غير قادرة على امتصاص الملح. يتسبب تطور المجموع الخضري وما يصاحبه من نشاطات

التحول الغذائي في ارتفاع الطلب على كثير من العناصر. وكما أشرنا في السابق أيضا، يصاحب الزيادة في نمو المجموع الخضري عادة زيادة في تحرك الماء، الذي يمكن أن يؤثر في الامتصاص غير الفعال للأملاح وتوزيعها. لقد لخص الباحثان ستيواردStewardوستكلف Suteliffe تأثير النمو وتحولات الغذاء على مراكمة الاملاح.

3-7- الانتقال Translocation:

بعد أن ناقشنا مختلف آليات امتصاص الأملاح ومراكمتها، يبدو تساؤل عن الكيفية التي تنتقل بها هذه الأملاح في النبات؟ لقد تم شرح مدى اتاحة الغذاء في التربة في حالتها السائلة والصلبة في نظريتين: (1) نظرية التبادل بالتماس The contact exchange theory، (2) نظرية تبادل حامض الكربونيك The carbonieacid exchange theory. ولقد تعرض كل من الخطين الفكريين للدفاع عنهما أو انتقادهما، غير أنهما لا يزالان محتفظين بحسن شرحهما لمدى اتاحة الأملاح المعدنية الموجودة في التربة بالنسبة للنبات، شكل (30)



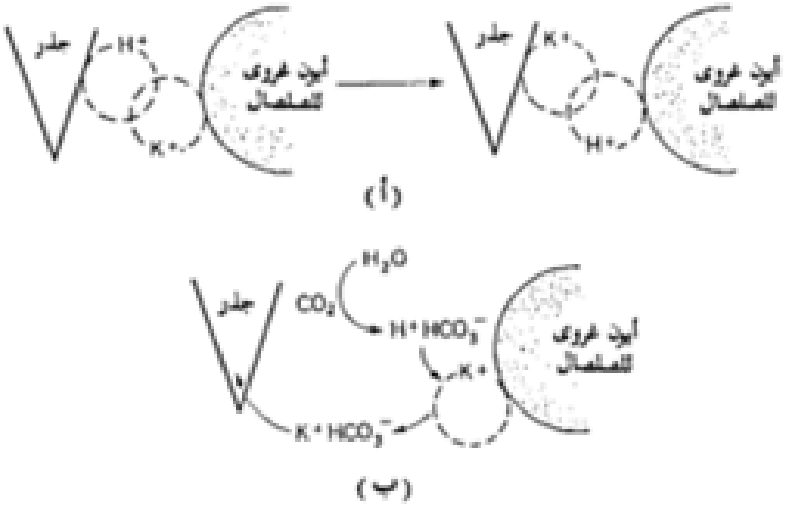
بارنشيما التفاح والكمثري، برانشيما حراشف بصلة، فلقات معزولة من نباتي البازلاء، الفاصولياء والبطاطا، خزنت تحت درجة 02-03 درجة مئوية.

شكل (30) مراكمة الأملاح بالنسبة للنمو والتحولات الغذائية. في الطور الأول يتم التأكد الرئيسي على ارتباط الأيونات بمواقع مخصصة، التي لها القدرة على التضاغف. يجرى التأكيد في الطور الثاني على الافراز الفعال من الفجوات.

بناء على رأى واضعي نظرية البتادل بالتماس – جيني H.Jenny، وأوفرستريتR. Overstreet، يمكن أن تتبادل الأيونات من إحدى مواد الامتزاز Adsorbent إلى مادة أخرى (كما يوضح بين غرويات الطين Clay colloids والجذر Root) بدون مشاركة من مواد التحليل الكهربائي الحر Free electrolytes،

ويعني هذا إمكانية امتزاز أحد الأيونات من قبل جذر النبات بدون أن يسبق ذلك إذابته في محلول التربة، ويفسر المؤلفان ذلك بوصفه تراكب Overlapping في حيزي ذبذبة الأيونات الممتزة. إن الأيون الذي يمتز كهروستاتيكيا Electrostatically إلى أحد الجسيمات، مثل جذر النبات أو إلى جزي أو أيون غروي Clay micelle للطين، لا يكون وثيق الارتباط به – بل نجده يتذبذب في حيز صغير محدود من الفراغ فإذا اقتربت مادتين من مواد الامتزاز من بعضهما بدرجة كافية، ربما يتراكب حيز ذبذبة أيون سبق امتزازه على أحد الجسيمات مع حيز ذبذبة أيون آخر سبق إمتزازه على جسيم آخر، ومن هنا ربما يقع تبادل أيوني بينهما شكل(31)أ.

يلعب محلول التربة دورا هاما في نظرية تبادل حامض الكربونيك، يتخلص في أن الحامض يوفر الوسط لتبادل أيوني بين الجذر وبين جزئيات التربة الغروية Clay micelles، وبناء على هذه النظرية فإن ثاني أوكسيد الكربون المحرر من عملية التنفس الحادثة في الجذر سوف يكون حامض الكربونيك (H2CO3) ويكون الأخير متماسا مع محلول التربة، ويتحلل حامض الكربونيك في محلول التربة مكونا أيونا موجبا (H3+) وأيونا سالبا (-HCO3). ومن هنا تنتشر أيونات الهيدروجين إلى الجزئيات الغروية للطين، حيث يمكن تبادلها مع أيونات موجبة ممتزة على سطح جزئيات التربة. إن تلك الايونات الموجبة التي كانت ممتزة أصلا على سطح صلصال التربة فتنطلق إلى محلول التربة، وهناك تصبح حرة في الانتشار إلى سطح الجذر حيث يمكن امتصاصها بالتبادل مع أيون (+H) أو في صورة أزواج من الأيونات مع البيكربونات شكل (31) ب.



شكل (31) تمثيل تخطيطي لكل من (أ) نضرية التبادل بالتلامس، (ب) نظرية تبادل حامض الكربونيك.

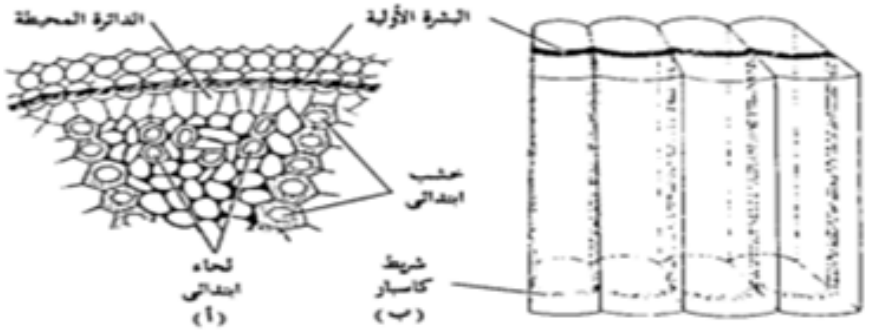
يعتبر امتصاص الجذور الفعلي للأملاح امتصاصا فعالا وغير فعال في نفس الوقت. فتحرك الأملاح إلى الحيز الحر الظاهري هو امتصاص غير فعال، وهو الذي يتيح الفرصة أمام الانتشار الأيوني الحر – هناك بعض الارتباك حول تحديد المساحة من الخليةالتي يحتلها الحيز الحر الظاهري. فبعض الباحثين، مثل ليفيت (37) يعتقد بأن هذه المساحة يكونها جدار الخلية، ولكن الباحثين آخرين قد أشاروا إلى أن جزءا من سيتوبلازم الخلية يمكن أيضا أن يدخل ضمن الحيز الحر الظاهري. أما الحيز الداخلي؛ حيث

تراكم الاملاح إلى نسب تركيز تزيد عن تلك التي في الوسط الخارجي، فيعتقد بأنه يشمل جزءا من السيتوبلازم والفجوة. ويأخذ الصورة المرسومة أعلاه في الاعتبار علينا الآن نحدد كيفية تحرك الملح الممتص من السطح الخارجي للجذر، عبر القشرة Cortex، ثم إلى حيزاتLumina خلايا التوصيل الميتة الخاصة بالأنسجة الوعائية Stèle.

ويعتقد عموما أن الأيونات الممتصة تتحرك بحرية كبرى داخل الجذر حتى تصل إلى القشرة الداخلية Endodermis، وبعدها يتأخر تغلغلها بسبب شريط كاسبارCasparianstrip، أن الحسابات التي أجرها كل من بتلرButler (12) وايستين (18) لتقدير حجم الحيز الحر الظاهري، قد دعمت كثيرا من الإعتقاد بأن طاقة التحولات الغذائية لا يحتاج إليها لكي تصل الاملاح المعدنية إلى القشرة الداخلية. فإن ما فرضنا أن جزءا من السيتوبلازم يحتله الحيز الحر الظاهري، يصبح من المحتمل كثيرا أن تتحرك الايونات المنتشرة دونما عائق نسبيا خلال جدران المبتلة وكذلك بلازموديسماتا (الروابط البلازمية) Plasmodesmata خلايا القشرة متجهة إلى القشرة الداخلية، وفي هذا الخصوص يمكن أن يكون كل سيتوبلازم خلايا القشرة مترابطا عبر البلازموديسماتا، وهي التراكيب التي تتيح مسارات جيدة لحركة الأملاح. يدعى مجمع السيتوبلازم وجدائل Strandsالإتصال البيني–Symplast.

كان شرح كيفية نقل الأملاح عبر البشرة الأولية، ومرورها خلال حيزاتLumina الأوعية الخشبية؛ حيث تتم مراكمتها عكس فرق التركيز، كان كل ذلك من المشاكل المحيرة للعديد من السنوات، وحيث أن تراكم الأملاح في فجوات الخلايا هو عملية فعالة، فهو أيضا عملية تدخل فيها طاقة التحول الغذائي.

حيث ينتفع بها مراكمة الأملاح في الأوعية الخشبية. تقيم خلايا القشرة الداخلية من نفسها حاجزا أمام الانتشار غير الفعال للأيونات، ويعتقد بأن السمة الحاكمة في هذا المجال تكمن في شريط كاسبار، فشريط كاسبار هو حزام من السيوبرينSuberin موجود في الجدار الابتدائي الذي يحيط تماما بكل خلية من خلايا القشرة الداخلية، وفي أغلب الحالات يعبر الصفائح الوسطية Middle lamella، مكونا بذلك تركيبا سيوبرينيا يحيط بالجذر بلا انقطاع شكل (32). أضف إلى ذلك أن البروتوبلاست مضمون اتصاله بهذا الحزام. وبسبب وجود هذا الشريط، لا يمكن للمواد في صورة محاليل أن تمر بين جدران خلايا القشرة الداخلية أو من خلالها. كما لا تستطيع هذه المواد أيضا أن تمر بين البروتوبلاست وبين الجدار، وذلك يسبب التوصيل المحكم بين البروتوبلاست وبين شريط كاسبار، ومن هنا يتحدد المسار الوحيد المتاح – إلا وهو من خلال البروتوبلاست.



شكل (32) أ موقع البشرة الأولية وشريط كاسبار بالنسبة للحاء والخشب في جدر نبات نجمة الصباح، ب رسم تخطيطي لأربع خلايا من البشرة الأولية توضح استمرارية شريط كاسبار.

لقد اقترح الباحثون العديد من النظريات لتفسير مسار الأملاح عبر القشرة الداخلية إلى أن تصل إلى الخشب. وإحدى هذه النظريات التي يبدو أنها تتمتع بإجماع القبول تقريبا قد اقترحها كل من كرافت Crafts وبرو يرBroyer.

يقول هذان الباحثان بوجود تدرج لانخفاض الأكسجين وارتفاع ثاني أوكسيد الكربون يبدأ بالقشرة وينتهي عند أوعية التوصيل (الأسطوانة الوعائية). ويعني هذا أن الخلايا الحية الموجودة في منطقة الأوعية الخشبية مباشرة سنتال قدرا ضئيلا من نشاطات التحول الغذائي. وحيث تكون الطاقة مطلوبة لمراكمة الأملاح عكس فرق تركيزها، ثم الاحتفاظ بهذا الملح، فإن هذه الخلايا المذكورة سوف تفقد أملاحها، على عكس ما يحدث في خلايا القشرة. وحيث يستحيل الانتشار المرتد من خلال شريط كاسبار، لا يبقى غير تحرك الأملاح باتجاه وحيد فقط – فقد الأملاح التي تجاويف Limina الأوعية الخشبية.

4- تداول الأملاح المعدنية Circulation of miniralsalts:

تنتقل الاملاح بعد مراكمتها في الاوعية الخشبية للجذر، إلى المجموع الخضري Shoot، وعند وصولها إلى الأخير توزع ثم يعاد توزيعها من جديد إلى كل أجزاء النبات. فعلى سبيل المثال فإن الأملاح المعدنية التي ترسبت في أوراق المجموع الخضري ربما تسحب أولا أفقيا ومن تنقل إلى أجزاء أخرى للنبات (مثلا إلى المناطق التكاثرية Reproductive areas أو إلى الأوراق الفتية). كما ربما توجد أيضا إعادة توزيع عامة للعناصر عالية الحركة Highly mobile في النبات.

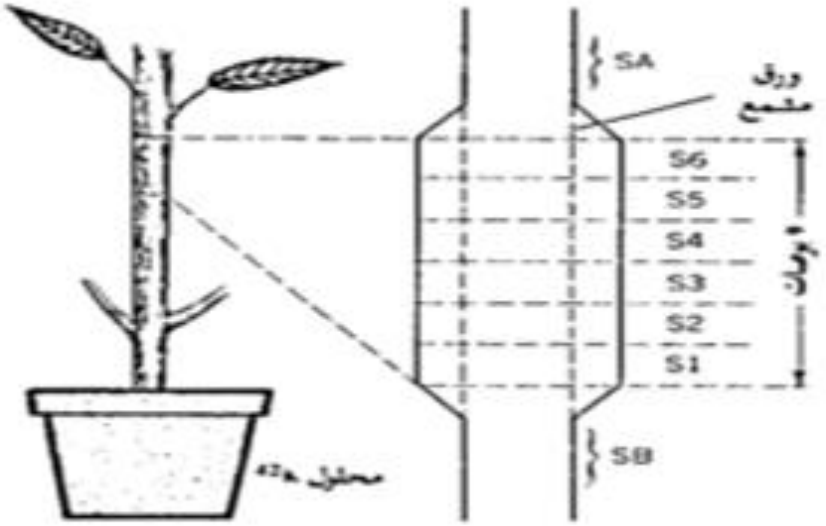
يتم تداول العناصر بوجه عام في الأنسجة الوعائية Vascular tissues، ولقد كان من الأمور الشاقة فعلا تحديد أي الانسجة الوعائية مسؤولة عن تزويد مسار للأملاح كي تعبر من منطقة ما إلى منطقة أخرى في النبات، ولقد عكف على دراسة ذلك اختصاصو فيسيولوجيا النبات، ولم يتمكنوا من ذلك قبل اكتشاف طرق التعقب بالنظائر المشعة Radioactive trace ومنذ إدخال هذه الطرائق، ثم إكتشاف عدة مسارات مختلفة تنتقل عبرها الأملاح، سوف نناقش فيما يلي حركة الأملاح في الخشب، وفي اللحاء، وانتقالها أفقيا بين هذين النسيجين، ثم الخارجة من الورقة.

5- انتقال الاملاح في الخشب Translocation of salts in the xylem:

انطلاقا من الشواهد المتراكمة من خلال الثلاثة عقود الماضية، ازدادت درجة يقينيا بأن الأملاح التي تراكمت في الأوعية الخشبية للجذر، تحمل إلى أعلى مع مجرى النتح، لقد تم استعراض ظاهرة انتقال الأملاح إلى أعلى في انسجة الخشب بطرق عديدة. لقد أظهرت تجارب الحولقة Ringing التي أجراها بعض الباحثين أن انتقال الأملاح إلى أعلى لم تعقه إزالة أنسجة اللحاء. نسبيا من الاملاح الذائبة قد تم تعقيبها في عصارة الخشب Xylemsap عن طريق التحليل المباشر. وإذا ما كانت الأملاح تحمل إلى أعلى في مجرى النتح، كان باستطالة المرء ملاحظة زيادة في امتصاص وصعود الأملاح من جراء احداث زيادة في معدل النتح. ولقد سجلت هذه الملاحظة من قبل أرنون وآخرون أجروا أبحاثهم على نبات الطماطم. فلقد وجدوا أن الفوسفات المشعة المعلمة قد صعدت إلى قمة نبات الطماطم بسرعة أكبر كثيرا

في ظل ظروف شجعت حدوث نتح عال (مثل أشعة الشمس الساطعة)، عن سرعة صعودها في ظروف لا تشجع هذا النتح. كما أبرز ستكليف أنه ما ثبط النتح في ورقة عن طريق تغطيتها بكيس من البلاستيك الشفاف، يقل تبعا لذلك انتقال الأملاح المعدنية إلى هذه الورقة بالذات بدرجة ملموسة.

لقد تأتي للباحثين ستاوتStoutوهوجلاندHoagland التوصل إلى شواهد مقنعة للغاية على أن مسار النقل الصاعد للأملاح يكون من خلال نسيج الخشب، وذلك باستعانتها بالتعقب بالنظائر المشعة. لقد اعتنى المؤلفان بفصل القلف Bark والخشب عن ساق نبات الصفصاف Willow طولها تسع بوصات (255مم). ولقد أدخلت ورقة مغطاة بالشمع بين الخشب والقلف. وكانت الطرق المتبعة بحث حوفظ على استمرارية أنسجة كل من الخشب والقلف دون اخلال، كما لم يمس النبات بأذى أثناء ذلك. واتيح للنبات امتصاص بوتاسيوم مشع لمدة خمس ساعات، ومن ثم جرى تحليل مقاطع من الساق المعالجة للكشف عن البوتاسيوم المشع شكل (33). جدول (01)



شكل (33) طريقة لتعقب نقل الأملاح إلى أعلى وجانبيا، لقد تم فصل قلف نبات عن خشبه بواسطة شريط من الورق المشمع عرضه 09 بوصات(23 سم) بدون الحاق أدى بالقلف أو الخشب، ترك النبات ليمتص البوتاسيوم المشع لمدة 05 ساعات، قبل تحليل مقاطع معالجة وأخرى سليمة للكشف عن البوتاسيوم المشع.
يمكن الاطلاع على نتائج من خلال الجدول الاتي.

جدول(01): يوضح نتائج التجربة الموضحة في الشكل السابق

القسم	الفرع المعرى stripped branch		الفرع غير المعرى unstripped branch	
	^{42}K الموجود في القلف bark ppm.	^{42}K الموجود في الخشب wood ppm.	^{42}K الموجود في القلف bark ppm.	^{42}K الموجود في الخشب wood ppm.
SA	53.0	47	64	56
S6	11.6	119		
S5	0.9	122		
S4	0.7	112	87	69
S3	0.3	98		
S2	0.3	108		
S1	20.0	113		
SB	84.0	58	74	67

تبين القراءات المعطاة في كل من الشكل والجدول بوضوح تام أن البوتاسيوم قد جرى نقله إلى أعلى عبر نسيج الخشب. وعلاوة على ذلك أظهر تحليل المقاطع الأعلى والادنى من جزء الساق المعزول قلفه، أنه قد حدث تبادل عرضي للبوتاسيوم بين الخشب واللحاء وذلك بسهولة ويسر، إلا أن متابعة نقل البوتاسيوم إلى الأعلى أو الأسفل قد تخلقت عن معدلها. وإذا ما افترضنا أن الورقة المشعة التي أدخلت لتعزل القلف عن الخشب صماء تماما بالنسبة للبوتاسيوم المعلم والمحمول في مجرى النتح، يكون علينا أيضا افتراض حدوث القليل (حتى ولو القليل جدا) من النقل عبر اللحاء، ويقوم هذا الإفتراض على قاعدة من تعقب كميات صغيرة من الاشاعية من القلف الموجود على طول المنطقة المعزولة.لقد استعرضت تجربة ستاوتوهوجلاند أيضا أن نقل الأيونات إلى أعلى يحدث عادة في نسيج الخشب، وأن تبادل عرضي بين الخشب والكمبيوم واللحاء يحدث بسهولة تامة، ولقد وضح مؤخرا هذا التبادل بين النسيج الوعائي عبر الكمبيوم وذلك في نباتي القطن Cotton والفاصولياء Beans.

6- النقل العرضي للأملاح Lateral translocation of salts:

لقد لاحظنا من خلال التجربة السابقة أنه توجد حركة عرضية أخرى علاوة على نقل الأملاح إلى أعلى. وتتم هذه الحركة بين الأنسجة الوعائية، وعلى وجه العموم فإن النسيج الخشب مفصول على نسيج اللحاء بواسطة طبقة من خلايا حية، تعد استمرارا للنسيج الكمبيومي Cambium tissue. ويعتقد أن نسيج الكامبيوم هذا يمكن أن يكون مسؤولا إلى حد ما عن تنظيم كمية الأملاح المحمولة إلى الأعلى في مجرى النتح. ومن الواضح أن إذا لم يتم تنظيم عملية تحرك الاملاح إلى أعلى بطريقة ما، لم تكن لتلبي حاجة بعض مناطق البنات من الاملاح. إذ يوجد الكمبيوم في وضع يسمح له بالقيام بالتحكم بحركة الأملاح إلى أعلى، وإلى أسفل والحركة الجانبية أيضا، سواء من ناحية قدراته في تحليل المراكمة الفعالة للأملاح بواسطة خلايا الكمبيوم قادرة على القيام بدور المراقب المانع لحدوث كنس "بلاتمييزIndiscriminate" للأملاح إلى أعلى عبر مجرى النتح.

إن التفرقة بين مختلف الأملاح المعدنية المحمولة عبر مجرى النتح، تلك التفرقة التي يقوم بها النسيج الكمبيومي من الممكن أن تحدث فعلا، إذا ما تواجد عنصر معين بنسبة كبيرة في اللحاء، وكان هناك توازن بين اللحاء والكمبيوم، فالإحتمال الأكبر أن يكون تدخل مسار هذا العنصر إلى مجرى النتح تدخلا يمكن إهماله. وعلى النقيض من ذلك إذا كان وجود هذا العنصر بنسبة تركيز منخفضة في اللحاء ستزيد بذلك مراكمة الفعالة لهذا العنصر ويصبح انتقاله الجانبي إلى اللحاء قويا معززا.

7- انتقال الأملاح في اللحاء Translocation of salts in the phloem:

تحدث الحركة الابتدائية للأملاح في الاتجاه إلى أعلى عبر أنسجة الخشب ولكن كورتيسCurtis قد استعرض عام 1935م أن الحركة إلى أعلى التي تؤديها الأملاح المعدنية ربما تحدث خلال اللحاء أيضا، فلقد بين الباحث أن نمو قمة الساق قد تخلف عند حلقة من القلف من ماكن مرتفع نسبيا على الساق ويبدو أن هذا يدعم مفهوم أن انتقال الاملاح إلى أعلى يحدث أيضا في نسيج اللحاء. ورغم عن ذلك فبسبب موضع الحلقة المرتفع على الساق في تجربة كبرتيس، علينا أن نفترض أن النفوذ الأساس على نمو طرف الساق كان بسبب إعاقة تحرك الأملاح إلى خارج الأوراق السفلى، وأنها قد انتقلت إلى أعلى في اللحاء، وليس بسبب الأملاح التي امتصها الجذر. ويقوم هذا الافتراض على أساس الملاحظة بأن حوقلة الساق بالقرب من مستوى الجذر لا تؤثر في تغذية النبات بالأملاح.

كما أن حركة الأملاح إلى الأسفل من خلال اللحاء قد بينتها الدراسات التي استخدم فيها التعقب الإشعاعي. فلقد بينت دراسة حركة الأملاح إلى الخارج من الورقة، أن الأملاح التي دخلت المجرى الوعائي الرئيسي من مصادر الأوراق، تتحرك أساسا في اتجاه هابط خلال انسجة اللحاء. لقد رصدت حركة الأملاح إلى أعلى أيضا في هذه التجربة بما يدعم ما لاحظه كرتيس في السابق. كما يوضح الجدول (14-2) أيضا أن النقل الجانبي بين الأنسجة الوعائية يحدث عندما لا يفصل بين اللحاء والخشب فاصل. ويؤدي هذا إلى استنتاج أن كلا النسيجين ربما يلعبان دورا في انتقال الأملاح المعدنية إلى أعلى عند ابتعادها عن الأوراق.

ويبدو إذن أن هناك حركة باتجاهين تؤديها الأملاح في نسيج اللحاء. وعلى وجه العموم يعتقد بأن هذه الحركة هي حركة مزدوجة الاتجاه تقع في آن واحد عبر العناصر الغربالية نفسها Sieveelements. ولكن كرافت قد اقترح أن حركة المحاليل (العضوية وغير العضوية) خارج نطاق الورقة، ربما يحدث عبر قناتين مختلفتين للحاء، تتجه أحدهما إلى قمة النبات بينما تتجه الأخرى إلى قاعدته، ولقد قدمت الشواهد على حدوث هذه الحركة ثنائية الإتجاه، سواء تلك تأكد حدوثها ضمن قناة واحدة، أو تلك التي تقول بتعدد القنوات لهذه الحركة. ويستحيل الآن التأكيد والجزم بصحة إحدى النظريتين ودحض الأخرى.

8- حركة خروج الأملاح من الورقة Outwardmovement of saltsleaves:

لقد أظهرت الدراسات التي أجريت على التغذية بالأملاح المعدنية لأوراق النباتات النفطية (المتساقطة، Deciduous plants) أنه قبل انفصال الورقة Abscission مباشرة توجد حركة للأغذية المعدنية إلى خارج الورقة. ومن بين الأملاح المعدنية التي تتحرك إلى خارج الورقة نذكر النيتروجين، والبوتاسيوم، والفوسفور، والكبريت، والكلور، وربما الحديد والمغنسيوم في ظروف خاصة. أما الأملاح المتبقية فتتضمن الكالسيوم، البورون، المنغنيز والسيليكون. يقع سحب الاملاح الغذائية من الأوراق وذلك إلى نسيج اللحاء في الأساس كما سبق ونشرنا في الفترة السابقة.

لقد كشفت إحدى الدراسات التي أجريت على مسار الفوسفور المشع بالنسبة إلى الأوراق الواقعة على مستويات متباينة من النبات، كشفت عن أن الفوسفور المتعقب من الأوراق الأقرب إلى المجموعة الجذرية سوف يتحرك على الاغلب إلى أسفل في إتجاه الجذر، على حين أن الفوسفور الخارج عن الأوراق الواقعة في أعلى النبات، فسوف يتجه إلى القمة في الغالب. ويبدو أيضا أن حركة الاملاح المعدنية الخارجة عن الأوراق الفتية نشطة النمو، غير موجودة تماما تقريبا، وتتلاشى هذه الخاصية تدريجيا مع زيادة نمو

الورقة حتى النضج التام. وفي كثير من الأحيان سوف تسحب الأوراق الفتية الأملاح المعدنية من الأوراق الاقدم والأكثر نضجا، بما يجعل الأخيرة احتياطا للأملاح الضرورية للأوراق الفتية. ويصبح هذا أكثر وضوحا عند ظهور شح العناصر المعدنية مثل النيتروجين والفوسفور، وهما عنصران سريعا الحركة في النبات. وتظهر أعراض هذا الشح على الأوراق السفلى أول ما تظهر.

9- التداول وإعادة الانتفاع Circulation and reutilization:

لقد اقترح ماسون وماسكيلMason and Maskell في بحثهما أن الأملاح المعدنية تسحب إلى أعلى في مجرى النتح وتوجه إلى الأوراق، ويعاد نقل الكميات الزائدة منها إلى الأسفل عبر اللحاء. ويمكن أيضا نقل الأملاح المعدنية جانبيا عبر نسيج الخشب؛ حيث يمكن بعدها ان تنتقل إلى أعلى مرة أخرى. وتتحرك عناصر مثل النيتروجين والبوتاسيوم والفوسفور في هذه الدائرة بسهولة. أما البوتاسيوم فيصعد في الساق، ولكنه لا ينتقل عبر اللحاء.

لقد استعرضت أعمال بيدالفBiddulph، وبيدالف وآخرون، أن الفوسفور سريع التحرك في النبات، ولذا لم يستبعدوا دخول الفسفور في تداول دائم. فربما تؤدي ذرة ما من ذرات الفوسفور مثلا عدة دوائر كاملة في يوم واحد لنبات ما. وربما تكون حركية الفوسفور هذه من السمات المميزة الضرورية لنمو النبات. فالفسفور هو عنصر مشارك أساسي في مخططات التحول الغذائي الهامة مثل البناء الضوئي وتخليق النشاء وتفاعلات التسكرGlycolysis وتخليق الدهون والبروتينات...إلخ. ومن هنا يتضح مدى الاحتياج إلى الفسفور في مواقع عديدة للنبات حيث تجرى أي عملية من العمليات المذكورة. ويتصور بيدالفBiddulph وجود "احتياطي Pool" من الفوسفور في صورة يمكن للنبات الانتفاع بها، لذا يحافظ على هذا العنصر بنسبة تركيز منتظمة في كل أجزاء النبات.

يتمتع الكبريت بحركية في النبات أيضا، ولكن بسبب سرعة صعوده في النبات واستخدامه في مركبات التحول الغذائي، لا يجري تداوله بمثل طريقة تداول الفوسفور في النبات. عند امتصاص جذور النبات للكبريت المشع، مثلما حدث لجذور نبات الفاصوليا Beans، سرعان ما ينتقل إلى الأعلى عبر نسيج الخشب إلى أن يصل إلى الأوراق. وخلال 24 ساعة، نجد أن غالبية الكبريت المعلم قد وصل إلى الأوراق الاحدث، ونجد أن الأوراق الأقدم والأكثر نضجا قد فقدت غالبية كبريتها وأعطته لشقيقاتها الأصغر والأكثر نشاطا في نموها. وحيث يدخل الكبريت في تركيب البروتين. وأن تخليق الأخير يحدث في الاغلب ضمن الأرواقالفتية، بالمقارنة بشقيقاتها الأكبر سنا، يمكن للمرء افتراض أن حركية الكبريت إلى الأوراق الأحدث، وقيامها باختطافه في التحولات الغذائية في موقعها، هو الأكثر احتمالا في الوقوع، ولذا فقد افترض أن الكبريت يقوم بدورة كاملة واحدة قبل أن يحبس بالتحول الغذائي. ومن هنا يمكن القول بأن الكبريت، الذي يتمتع بحرية الحركة في النبات، سرعان ما يصبح غير متحرك بسبب تفاعلات التحول الغذائي التي تستولي عليه.

يحمل الكالسيوم المشع الذي سبق امتصاصه بواسطة جذور الفاصوليا، عبر مجرى النتح، إلى مواقع مختلفة في النبات. ورغما عن ذلك فيعتبر الكالسيوم غير متحرك في اللحاء، وسرعان ما يثبت فور توزعه عبر مجرى النتح.

درس كل من ريديسكوبيدالفRediske and Biddulph حركية الحديد في نبات الفاصوليا الكلوية الحمراء Redkidneybean؛ حيث ظهر أنه يعتمد أولا على نسبة تركيز الحديد في أنسجة البنات، وثانيا على مدى اتاحة الفوسفور وعلى مقدار الـ (pH) لوسط التغذية. عندما تكون نسبة تركيز الحديد قليلة في أنسجة النبات، تبلغ حركية الحديد المحقون إلى لحاء النبات درجتها القصوى. وتتضاءل هذه الحركية مع تزايد درجة حركية الحديد في الأنسجة. إن مقدار الـ (pH) بقيمة 4 في محلول التغذية تتسبب في إيجاد حركية عالية للحديد. وتتضاءل هذه الحركية مع زيادة قيمة الـ (pH) إلى أن تصل إلى القيمة 7، يشجع المحتوى الفوسفوري المنخفض في المحلول الغذائي على ارتفاع حركية الحديد. كما يسبب ارتفاع نسبة تركيز الفوسفور في انسجة النبات إلى سلب الحديد حركتيه في عروق الورقة.

لقد تعرضنا أثناء مناقشتنا لتداول الاملاح المعدنية في النبات إلى ذكر أربعة اتجاهات للحركة (1) النسغ الصاعد Upwdard، (2) النسغ النازل (الهابط) Downward، (3) الحركة الجانبية Lateral، (4) حركة إلى الخارج Outwar، تحدث حركة النسغ الصاعد لنقل الاملاح في خلايا الخشب أساسا، على الرغم من أن بعضا من الحركة الصاعدة تحدث أيضا من خلال اللحاء. تحدث الحركة النسغ النازل للعناصر المعدنية من خلال انسجة اللحاء. حيث تحدث الحركة للنسغ الصاعد أيضا. ولهذا السبب تدعى عموما حركة الأملاح في أنسجة اللحاء بالحركة ثنائية الاتجاه Bidirectionnelmouvement، تحدث الحركة الجانبية بين الخشب Xylème، واللحاء Phloème، ويبدو أن هذه الحركة تتم بواسطة من الكمبيومCambium. أما حركة الأملاح إلى خارج الأوراق، فكثيرا ما تحدث على وجه الخصوص قبل سقوط الأوراق Prior to abscission. وتحدث هذه الحكرة من خلال نسيج اللحاء.

يأخذ المناقشة السابقة في الاعتذار، ومن إبلاء الاهتمام إلى الشواهد القوية التي تدعم الاتجاهات المتباينة لحركة الأملاح في النبات، تكتسب النظرية القائلة بأن تداول العناصر المعدنية هي ظاهرة عامة في النباتات، تكتسب صفة الحقيقة المدعمة وثائقيا.

المحاضرة الرابعة : مسارات النقل. **مقياس: فيسيولوجيا البيئة والنبات.**

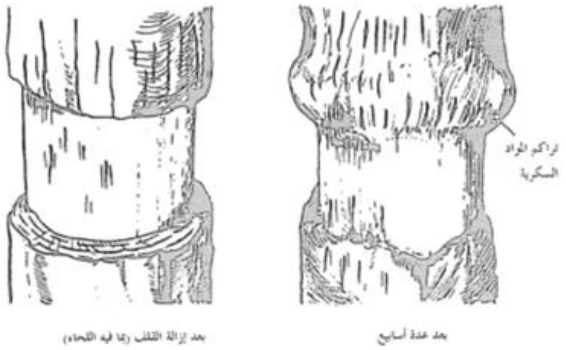
من إعداد الأستاذ: عيسى جروني.

المقدمة:

أزال عالم التشريح الإيطالي مارسيلو مالبيجي Marcello Malphigi عام 1675 حلقة من محيط تلف أحد الأشجار، بما في ذلك نسيج اللحاء ولاحظ وجود انتفاخ في المنطقة التي تعلو منطقة الازالة فقط بعد ذلك قام العالم ستيفن هيلر Stiphen Haller بتكرار التجربة نفسها عام 1727م ولاحظ ذلك أيضا يسهل جدا في هذا النوع من التجارب فصل القلب من الخشب، وكذلك إزالة الخشب مع ترك اللحاء سليما تقريبا، وتعرف هذه العملية الآن بالتحليل Giruling.

وتعد هاتان التجربتان من أولى التجارب المستعملة لتوضيح حدوث عملية النقل في النبات، وأضيف إليها استخدام النظائر المشعة Readioactivetrucars لهذا الغرض والطريقة الأخيرة تستخدم في كثير من الدراسات الفيسيولوجية.

قد يتم نقل المادة من مكان إلى آخر ولكون المسافة قصيرة مثل النقل لمسافات قصيرة النقل قصير المدى Transport short distanceكما يحدث بين الخلية وأخرى أو بين الوسط الخارجي والخلية، وقد تكون المسافة طويلة، النقل بعيد المدة Transport long distance كما يحدث بين عضو في النبات وآخر (النقل بين الجذر والورقة أو العكس، على سبيل المثال)، يدخل ضمن النقل قصير المدى عملية ملأ اللحاء والخشب والتفريغ من اللحاء كما سيره لاحقا.



الشكل (34) انتفاخ نهاية الجزء العلوي من ساق الشجرة بعد عدة أسابيع من ازالة القلف نتيجة لتراكم المواد السكرية المنقولة في اللحاء إلى الأجزاء السفلية.

إن الحاجة الخاصة للنقل بعيد المدى وبشكل فعال في النباتات المراقبة أدت إلى فرض قيود خاصة لانتخاب مسارات مميزة وهي: المسار الميت والممثل بالنقل في جدار الخلية والمسافات البينية والنقل في القصيبات والاوعية، والمسار الحي والممثل بالنقل عبر المادة الحية أي عبر الغشاء وسيتوبلازم الخلية أو في العناصر الغربالية في اللحاء.

طبقا لما اقترحه العالم Munch عام 1930م أنه من الممكن تمييز جزأين في كل نبات سمى أحدهما الجزء الميت Apoplastspace والجزء الآخر الحي Symplastspace. تتحدد هذه المواقع بالغشاء الخلوي Plasmalemma" حيث الجزء الميت هو ما يقع خارج الغشاء الخلوي بينما الجزء الحي هو الغشاء الخلوي وما يضم بداخله. ومن المعروف أن هناك ترابط بين الخلايا الحية يتمثل في وجود الوصلات البلازمية Plasmodesmara والمكونة من الغشاء الخلوي

وجـزء بداخلــه مــن الشــبكة الأندوبلازميــةEndoplasmiereticulum ومنــه فهـذا التركيــب يــدخل ضــمن الجزء الحي.

الشكل (35) الخواص التشريحية لجزء من قطاع عرضي في الجدر حيث يظهر المسارين: المسار الحي حيث النقل عبر الغشاء والسيتوبلازم لكل الخلايا إلى الخشب، والمسار الميت عبر الجدر والفراغات حتى الداخلية حيث يمنع شريط كاسبار النقل في هدا المسار والنقل عبر الغشاء والسيتوبلازم لخلية البشرة الداخلية وبعدها يكون النقل في أي من المسارين حتى أوعية الخشب.

1- نظام النقل في المسار الميت:

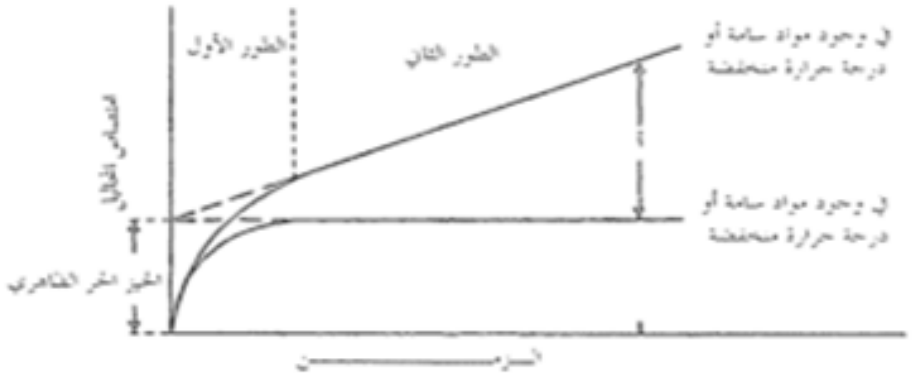
يحدث النقل في المسار الميت ويتمثل هذا المسار بالجدر الخلوية والمسافات البينية والعناصر الوعائية.

1-1- النقل في الجدار الخلوي:

يوفر الجدار الخلوي طورا للنقل عبره وما يحدد ذلك هو عرض الفراغات بين الليبفاتوالمذبلات في تركيب الجدار الخلوي وكذلك نوع وتركيز الأيونات المثبتة عليها. وبالنظر من زاوية أخرى، يمكن التمييز بين طور النقل عبر الجدار الخلوي والمسافات البينية والنقل عبر الغشاء الخلوي (النقل في المسار الحي) باستخدام النظائر المشعة للمادة المنقولة وقياس معدل الانتقال (الامتصاص على سبيل المثال) في النسيج النباتي مع مرور الزمن واستخدام معاملة أخرى توقف إنتاج الطاقة (تسميم أو برودة أو غير ذلك من المثبطات) ومن ثم رسم العلاقة بين المعدل والزمن. يلاحظ في مثل هذا الرسم وجود طورين مميزين أحدهما يختفي عند استخدام المواد السامة والأخر سريع ولا يتأثر بذلك. إن هذا الطور السريع يمثل نقل المادة المشعة إلى المسافات البينية والجدر الخلوية وهذا يطلق عليه الحيز الحر الظاهري Apparent Free Spaceأو اختصارا AFS من هنا فإن النقل في المسافات البينية والجدر الخلوية هو عملية نقل غير نشيط وناجمة عن قوة فيزيائية؛ أي وجود مجالات لفرق الجهد الكهرو-كيميائي. إن هذا الاستنتاج يدل على أن آلية النقل في المسافات البينية والجدار الخلوية قد تكون بالانتشار أو تدفق الكتلة أو بينهما معا أو بآلية فيزيائية أخرى.

2-1- النقل في العناصر الوعائية:

من المعروف أن النبات يمتص الماء ويفقد غالبيته (أكثر من 99%) عن طريق النتح Transpiration نتيجة لسيادة القوى الفيزيائية في محيط النبات أثناء النتح؛ أي وجود ممالات المجهد الكيميائي بين مصدر الماء (التربة) وموروده (الجو الخارجي) للنبات، وفي مسار النتح تنقل المواد الذائبة مع التيار من المجموع الجذري إلى المجموع الخضري.



الشكل (36) امتصاص المحاليل ويمثل الطور الأول دخولها إلى الحيز الحر الظاهري والطور الثاني يمثل تراكمها في الخلية والدي يعتمد على الأيض حيث يتوقف في وجود المواد السامة أو درجة الحرارة المنخفضة. يمثل (أ) كمية المواد المتراكمة. يمكن مد منحنى الامتصاص إلى الإحداث الرأسي لتقدير كمية المحاليل في الحيز الحر الظاهري كما هو موضح بالخطوط المتقطعة.

من البديهي أن تسلك المواد في نقلها اقل المسارات (الطرق) مقاومة وفي هذه الحالة فقد ينتقل الماء وما به من مواد مذابة في أي من نظامي المسارات (الميتة او الحية) ما دامت لا تواجه إعاقة يمكن التعبير رياضيا عن النتح بقانون يحاكي قانون أوم للتيار الكهربائي: **الجهد= التيار x المقاومة**

أي؛ فرق جهد الماء = النتح x المقاومة

يلاحظ أن المقاومة هنا هي المجموع الجبري لجميع المقاومات في طريق الماء من مصدره (التربة أو المحلول المغذي) إلى مورده (الجو الخارجي)، وأن المقاومة في المسار الميت أدنى بكثير من تلك في المسار الحي (المرور بالغشاء البلازمي) لأن الغشاء الخلوي يتحكم في مرور المواد لنفاذيته الاختيارية.

من المعروف من علم التشريح أن المسار الميت قد يسد (انسداد الوعاء Embolism) بالكائنات الدقيقة أو حتى بخلية برنشيمية من خلايا نسيج الخشب (تكوين التابلوز، على سبيل المثال) مما ينتج عنه تحويل مسار النقل في الجزء الميت إلى مسار ميت آخر (عبر النقر، على سبيل المثال) أو التحول إلى المسار الحي كما هو الحال عند وصول الماء والمواد الذائبة إلى الخلايا البشرة الداخلية Endodermes حيث يمنع وجود شريط كاسبارCasparianStrip الموجود في تركيب الجدار الخلوي من مرور المواد المنقولة في المسار الميت بتركيب الشريط المميز في الجدر القطرية لخلايا البشرة الداخلية.

على أية حال، مما سبق يمكن الاستنتاج أن النقل في العناصر الوعائية هو نقل غير نشيط ويستبعد الانتشار لأن معدل النقل (التدفق) في العناصر الوعائية يفوق ذلك بكثير مما يجعل تدفق الكتلة هو الآلية التي يتم بها النقل في هذا المسار الميت.

2- نظام النقل في المسار الحي:

تفصل جميع الخلايا عن محيطها بواسطة غشاء سطحي –الغشاء البلازمي-. ويقسم داخل الخلايا حقيقية النواة، إضافة إلى ذلك، بواسطة عدد من الأغشية يشتمل على الشبكة الأندوبلازمية والدكتيوسومات والأغشية المحيطة بالعضيات الأخرى تعتمد السيطرة على تبادل المواد عبر الاغشية على الخواص الفيزيائية والكيميائية للأغشية وعلى الأيونات أو الجزئيات التي تتحرك عبرها. ويعد الماء أكثرالجزئيات التي تدخل الخلايا وتخرج منها دون مقاومة تذكر مما لا شك فيه أن نقل المغذيات يعد أهم وظيفة للمسار الحي وهو بذلك يؤدي دورا مهما لتنسيق نشاطات النبات، فعلى سبيل المثال فإن الاتصال بين خلية وأخرى يشتمل على تدفق تيار عبر الوصلات البلازمية وهذا التوصيل بدوره يؤدي إلى تكون جهد الأداء والتيارات الكهربائية التي تبين أنها عامل مهم في التشكل وتحديد القطبية في النباتات الراقية كما هو الحال في النباتات الدنيا (الفيوكس، والاسبتابولاريا على سبيل المثال).

2-1- نقل المواد الذائبة عبر الأغشية:

تستطيع الجزئيات المتنافرة مع الماء (مثل الأكسوجين) والجزئيات القطبية غير المشحونة الصغيرة (مثل ثاني أوكسيد الكربون والماء) اختراق الأغشية الخلوية بسهولة عن طريق الانتشار البسيط، ومن الأدلة الأساسية على الطبيعة الدهنية للغشاء الخلوي أن الجزئيات المتنافرة مع الماء والتي تذوب في الدهون تنتشر بسهولة عبر الغشاء البلازمي.

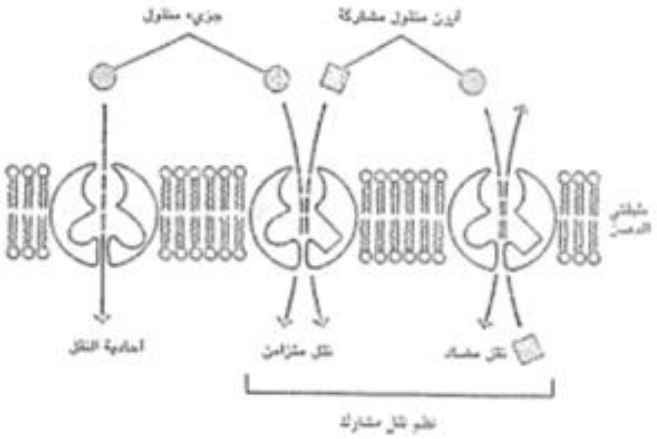
على أية حال، فإن معظم المواد التي تحتاجها الخلايا قطبية وتتطلب موادا ناقلة، لنقلها عبر الأغشية، وطبيعة الناقل أنه من مكونات الغشاء وهو البروتين، كل بروتين ناقل اختياري بدرجة كبيرة حيث يمكن أن يقبل نوعا واحدا من الأيونات (مثل الكالسيوم Caوالبوتاسيوم K) أو الجزئيات (مثل السكر أو الحمض الأميني) وتستبعد كل الأنواع الأخرى من الأيونات والجزئيات المشابهة. إن جميع بروتينات النقل ذات التوجيه المعروف في الغشاء أثبت وجودها وأنها بروتينات عابرة الغشاء متعددة الممرات. توفر هذه البروتينات للمواد الذائبة المعينة التي تنقلها مسارا متصلا عبر الغشاء دون أن تتلامس المواد الذائبة مع داخل طبقتي الدهن المتنافرة مع الماء.

يمكن تقسيم البروتينات الناقلة إلى ثلاثة أنماط رئيسية: المضخات .... والنواقل .... والقنوات.... فالمضخات تدار إما بالطاقة الكيميائية APT وإما بالطاقة الضوئية وهي في الخلايا النباتية والفطرية مضخات بروتون بصورة نموذجية (حقيقية هي H^--ATPase و ATPase هو الإنزيم الذي يشطر ATP بإضافة الماء). إن كلا من النواقل والقنوات تدار بالطاقة الناتجة عن الممالاتالكهرو كيميائية من المفترض أن ترتبط النواقل بالمادة المذابة المعينة والمواد نقلها ثم يحدث للنواقل تعديل في الشكل والإتجاه لكي يتم نقل المادة المذابة عبر الغشاء، أما بروتينات القنوات فتشكل فتحات مملوءة بالماء تمتد عبر الغشاء، وعندما تكون مفتوحة فإنها تسمح بمرور المواد المذابة المعية عبرها (غالبا ما تكون أيونات عبر عضوية مناسبة من حيث الحجم والشحنة).

تختلف أنماط بروتينات النقل في سرعة النقل. فعدد جزئيات المواد المذابة المنقولة لكل بروتين في الثانية بطيء بواسطة (أقل من 500 في الثانية) ومتوسط بواسطة النواقل (من 500 إلى10000 في الثانية) لكنه سريع جدا بواسطة القنوات (10000 إلى ملايين عديدة في الثانية).

عندما يكون الجزيء غير مشحون فإن اتجاه نقله يتحدد بفرق التركيز فقط، على جانبي الغشاء (ممال التركيز)، وعندما تكون نواقل المواد المذابة ذوات شحنات نهائية فإن كل من ممال التركيز والممال الكهربائي الكلي عبر الغشاء (جهد الغشاء) هذا على أية حال، اللذان في نقله ويكون الممالان مها الممال الكهرو-كيميائي. تحافظ الخلية النباتية، في الحالات النموذجية على ممالات كهربائية عبر الغشاء البلازمي وغشاء الفجوة تكون المادة الأساسية للخلية سالبة كهربائيا لكل من الوسط المائي خارج الخلية والمحلول (العصير الخلوي) داخل الفجوة يسمى النقل مع ممال التركيز أو الممال الكهرو-كيميائي بالنقل غير النشيط Passive transport يظهر النقل غير النشيط في بروتينات القنوات وبعض بروتينات النواقل، ويسمى النقل غير النشيط الذي تساهم فيه النواقل الانتشار المنشط Facilitated diffusion.

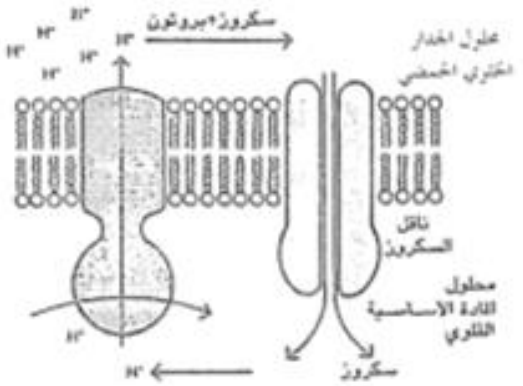
ان جميع البروتينات النواقل أحادية النقل Uniport وهي التي تنقل، ببساطة مدابا واحد على نقل مشارك Co-transport systems يعتمد فيها نقل مداب ثان في ان واحد أو على التوالي. والمداب الثاني قد ينقل في الاتجاه نفسه (النقل المتزامن، symport) أو في الاتجاه المعاكس (النقل المضاد، antiport) كما هة مبسط في الرسوم الايضاحية.



الشكل (37) رسم يوضح الفروق بين النواقل البروتينية عبر الغشاء الخلوي واتجاه نقل المواد.

ليس بإمكان كل من الانتشار البسيط والنقل غير النشيط نقل المواد المذابة ضد ممال التركيز أو ضد الممال الكهرو-كيميائي. إن القدرة على تحريك المواد المذابة ضد ممال التركيز أو ضد الممال الكهرو-كيميائي يتطلب الطاقة وهذه العملية تدعى النقل النشيط Active transport ودائما تتوسط فيها البروتينات الناقلة. وكما أشرنا أعلاه، فإن مركب ATP يزود مضخة البروتون في الخلايا النباتية والفطرية بالطاقة ويمكن قياسها على هيئة ATPase الموجود على الغشاء. فالأنزيم يولد جهدا كهربائيا كبيرا وممالا في الرقم الهيدروجيني أي ممال بروتونات (أيونات الهيدروجين) توفر القوة المحركة لامتصاص المادة المذابة بواسطة جميع نظم النقل المشارك المقترن بالبروتون. بهذه العملية، يمكن مراكمة المواد المذابة المتعادلة لتركيز أعلى بكثير من تلك الموجودة خارج الخلية وذلك بمجرد نقلها مشاركة مع جزيء

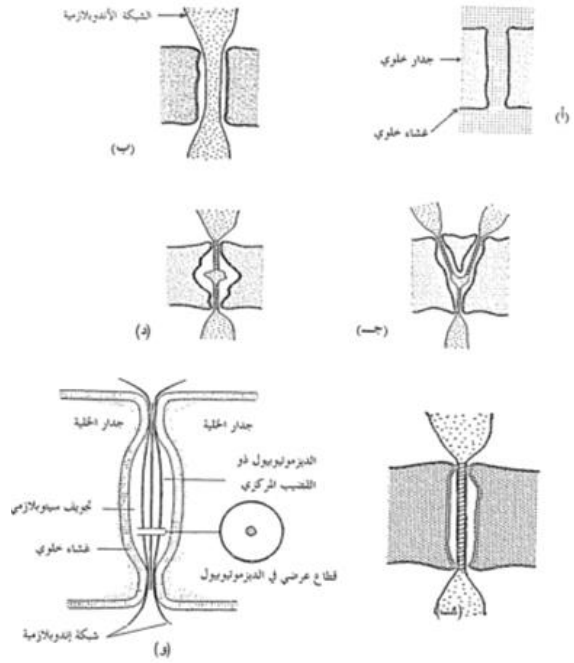
مشحون (مثل البروتون) يشار إلى العملية الأولى المنتجة للطاقة (المضخة) بالنقل النشيط الابتدائي Primary Active transport والعملية الثانية (النواقل المشاركة) بالنقل النشيط الثانوي.



الشكل (38) رسم تخطيطي يوضح عملية النقل المشارك للسكروز من المسار الميت إلى المسار الحي نتيجة لوجود طاقة ناتجة عن مضخة.

2-2- النقل عبر الوصلات البلازمية:

تكون الخلايا المتجاورة في جسم النبات متصلة مع بعضها بواسطة خيوط دقيقة من السيتوبلازم يطلق عليها الوصلات البلازمية Plastodesmats التي توفر ممرات جيدة لمرور المواد من خلية إلى أخرى. توجد الوصلات البلازمية بأشكال مختلفة حسب موقعها ونوع النبات.



الشكل (39) رسوم تخطيطية لبعض أشكال الوصلات البلازمية (من أ إلى هـ)، أما (و) فيمثل مقطعا طوليا في الوصلة البلازمية ومقطعا عرضيا في الديزموتيوبيول، وكلها تمثل التفصيل الدقيق للوصلة موضحا عليها الأجزاء الكونة للوصلة البلازمية.

يتخلل الوصلة البلازمية خيط أنبوبي من الشبكة الأندوبلازمية يطلق عليه قنية الوصلة Desmosubule والتي تكون استمرارا للشبكة الاندوبلازمية للخليتين المتجاورتين في معظم صور المجهر الإلكتروني فقنية الوصلة لا تشابه الشبكة الاندوبلازمية المجاورة فهي أصغر بكثير في القطر وتخوى تركيبا مركزيا يشبه القضيب. هناك خلاف كبير ركز على تفسير القضيب المركزي لكن معظم الباحثين في الوقت الحاضر يعتقدون أنه يمثل اندماج الطبقيتين الداخلتين (الأجزاء الداخلية من ثنائيات الطبقات) للشبكة الأندوبلازمية المنطبقة بإحكام مشكلة قنية التوصيل. ولو صح هذا التفسير فسوف لن يكون هناك تجويف في قنية التوصيل وسوف يقتصر جميع النقل عبر الوصلات البلازمية على القناة المحيطة بقنية التوصيل.

يبدو أن هذه القناة التي تسمى الكم السيتوبلازميCytoplasmiesleeve (كانت تسمى سابقا الطوق السيتوبلازمي Annulus Cytoplasmie مقسمة إلى عدة قنوات أضيق بواسطة دقائق تشبه البروتينات. ومن الممتع أن هذه القنوات الضيقة لها القطر نفسه مثل الوصلات Connexons في اتصال الفجوات في الخلايا الحيوانية.

يأتي الدليل على النقل بين الخلايا عبر الوصلات البلازمية من الدراسات المشتملة على حقن صبغات اللصق والبروتينات والتيارات الكهربائية. فالصبغات التي لا تعبر الغشاء البلازمي بسهولة يمكن مشاهدة حركتها من الخلايا المحقوبة إلى الخلايا المجاورة وما بعدها لقد أظهرت مثل هذه الدراسات أن معظم الوصلات البلازمية يمكن أن يسمح بمرور الجزئيات التي قد يصل وزنها الجزيئي ما بين 700 و900 دالتون (الدالتون هو وزن ذرة هيدروجين واحدة) وهي قيم أكبر مما هو مطلوب لحركة السكريات والأحماض الأمينية بحرية عبر هذه الوصلات بين الخلوية. من ناحية أخرى، تدل الدراسات على النقل في الوصلات البلازمية وبحقن البروتينات في الأنابيب الغربالية عن طريق خرطوم حشرة المن في نبات القمح أن هناك حركة تفريغ من معقد العنصر الغربالي–الخلية المرافقة لجزئيات كبيرة يصل وزنها الجزيئي إلى 16 كيلو دالتون (الدالتون Dextran) مما يدل على أن أبعاد قنيات الوصلات البلازمية يجب أن تكون أكبر من 8 نانو متر.

قد توفر الوصلات البلازمية مسارا أكثر كفاءة بين الخلايا المتجاورة من ذلك المسار البديل والأقل مباشرة عبر الغشاء البلازمي فالجدار الخلوي ثم الغشاء الخلوي للخلية الأخرى، من المعتقد أن الخلايا والأنسجة والبعيدة جدا عن مصادر التغذية المباشرة يمكن تزويدها بمواد التغذية إما عن طريق الانتشار البسيط وإما عن طريق تدفق الكتلة وعبر الوصلات البلازمية. بالإضافة إلى ذلك يعتقد أن بعض المواد تتحرك عبر الوصلات البلازمية إلى الخشب واللحاء –الأنسجة المسؤولة عن النقل لمسافات طويلة في جسم النبات ومنهما.

لم يتحدد بعد ما إذا كان للوصلات البلازمية أي سيطرة على حركة المواد من خلية لأخرى مع أن بعض الباحثين وجد ما يمكن أن يكون صمامات في بعض الوصلات البلازمية من ناحية أخرى، يستدل من بعض الدراسات أن هناك علاقة ارتباط بين تراكيب الوصلات البلازمية وعناصر الهيكل السيتوبلازمي مثل بروتينات الاكتين Actin وأشباه الميوسين Myosin-late في عدد من النباتات وطحلب مما يجعل بعض العلماء يرى أن العناصر الهيكل السيتوبلازمي دور في تهديف ونقل الجزئيات الكبيرة.

2-3- النقل في أشعة الخشب:

من الناحية الفيسيولوجية والتشريحية تشير القياسات الكهرو-كيميائية وحركة صبغيات اللصف أن أنسجة الساق في تنظيم في وحدات ذات مسار حي متخصص في النقل العمودي أو النقل القطري يساهم النقل القطري في توزيع المغذيات وتوازن نسبة الكربون: النيتروجين. هناك بعض الخصائص التي تجعل أشعة الخشب أكثر المسارات احتمالا للنقل بين الخشب واللحاء، ولكن لا يستبعد النقل المتوازي في المسار الميت من هذه الخصائص، على سبيل المثال الاتجاه المحدد لوجهة النقل والتنظيم الفيسيولوجي والتشريحي والنشاط الأيضي العالي وسالبية فرق جهد الغشاء والقدرة العالية على الامتصاص يشتمل النقل في الأشعة على عدة خطوات متتالية تبدأ بمرور المادة من العنصر الوعائي إلى الخلية البرنشيمية ثم الانتقال في خلايا الأشعة وأخيرا نقل المادة إلى معقد العنصر الغربالي–الخلية المرافقة- من الملاحظ وجود النقر الكبيرة بين العنصر الوعائي والخلايا البرنشيمية المجاورة مما يؤيد الإشارة إلى النقل في المسار الحي.

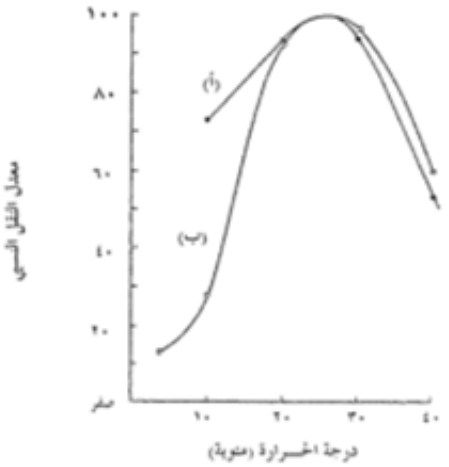
المقدمة:

يتأثر معدل النقل بالعديد من العوامل الداخلية والخارجية والتي سيذكر بعضها، وهذا ليس حصرا بل أمثلة لما قام به الباحثون في هذا المجال على الرغم من صعوبة إجراء مثل هذه البحوث لتداخل هذه العوامل والتعامل مع عينات شديدة الحساسية للمعاملة في تغيير طبيعة النقل في اللحاء.

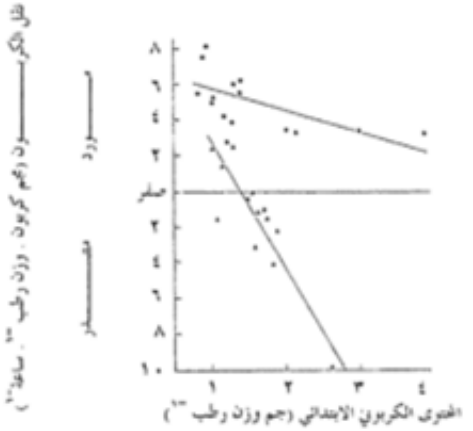
1- درجة الحرارة:

لعله من الصعوبة بمكان تحديد تأثير درجة الحرارة في عملية مثل معدل النقل بحد ذاته وهو مرتبط بعمليات فيسيولوجية أخرى تتأثر هي الأخرى بدرجة الحرارة، يتوقف النقل تقريبا عند درجة الحرارة 50°م ومنه تستخدم هذه الظاهرة تقليدا للتمييز بين النقل في اللحاء والنقل في الخشب من ناحية أخرى تستخدم درجات الحرارة المنخفضة للتعرف على مدى مساهمة الأيض في معدل النقل في اللحاء ومعرفة ما إذا كان نقلا نشيطا أم نقلا غير نشيط، من هنا حاول عدد من الباحثين دراسة النقل بطريق غير مباشر حيث استخدم مدى التغير في وزن العضو (المورد) الجاف للاستدلال على معدل النقل وكانت درجة الحرارة المثلى للحصول على معدل أمثل للنقل في نبات الفاصوليا هي ما بين 20 و30°م. لقد اتفقت نتائج دراسة أخرى على نباتات أخرى تم فيها قياس طول الساق بعد تعريض أوراق النبات إلى درجات حرارة مختلفة موضعيا ولكن النبات بكامله عند درجة حرارة ثابتة، وغذيت الأوراق بالسكر وكان معدل النقل مطابقا للاستنتاج السابق بطريقة الوزن الجاف، سواء لكامل النبات أم عنق الورقة لقد وجد مثل ذلك أيضا في نباتات أخرى (نبات الذرة، على سبيل المثال) وعليه فإن معدل النقل في اللحاء كغيره من العمليات الفيسيولوجية يزداد بارتفاع درجة الحرارة إلى معدل الأقصى ثم يتناقص حسب المدى الحراري الذي ينمو فيه النبات. من الجدير بالذكر أن المعامل الحراري Qm للنقل في المدى الحراري من 20 الى 30°م يقارب 1.3 وهو يعكس الظواهر الفيزيائية بينما ذلك للظواهر الاحيائية 2 وأكبر، أما المعامل الحراري في درجات الحرارة المنخفضة فقد تصل الى 6.

من ناحية أخرى هناك ما يشير إلى أن اختلاف درجة حرارة الجذور عن درجة حرارة المجموع الخضري له تأثير في اتجاه حركة الكربون المشع المثبت في نواتج البناء الضوئي من الورقة (للأعلى أو للأسفل)؛ أي أن درجة الحرارة تؤثر في عمليات الأيض المسؤولة عم ملأ الأنبوب الغربالي (من المصدر) وتفريغه (إلى المورد). تشير إحدى الدراسات على ثمار نبات الطماطم وتأثير درجة الحرارة في اتجاه النقل إلى الثمرة أن انخفاض درجة الحرارة يجعل من المورد (الثمرة) مصدرا كما يشير اليه الشكل رقم(40).



الشكل (40) تأثير درجة الحرارة في معدل نقل السكر من أوراق نبات الفاصولياء (أ) عنق الورقة (ب) كامل النبات.



الشكل (41) معدل نقل الكربون إلى داخل ثمار الطماطم وخارجها لفترة 48 ساعة كدالة لمحتوى الكربوني الابتدائي للثمرة التي بقيت عند درجة حرارة 25±04 م.

2- مثبطات الأيض:

يبدو أن مثبطات الأيض وهي عديدة (السيانيد والأزايد وثنائي نيترو الفينول DNP وأنتيمايسينوفالينومايسين ونقص الأكسجين على سبيل المثال) تثبط نقل السكريات ولكن الشكوك وعدم التأكد تدور حول تفسير هذا التأثير، هل هو في عملية عملية النقل نفسها أو في العمليات الفيسيولوجية الأخرى التي يرتبط بها النقل وهي أيض الخلايا في المصادر والموارد؟ لأن المثبط لابد وأن يكون محدودا في العناصر الغربالية وهو أمر يتم عادة بالجراحة ومعروف ما يصاحب ذلك من ردود فعل وتغيرات يطول شرحها.؟

3- الإضاءة:

يزداد معدل البناء الضوئي وبالتالي تكوين السكريات بزيادة شدة الإضاءة مما يقود إلى زيادة في نسبة الموضوع الجذري يستدل من ذلك زيادة معدل النقل إلى المجموع الجذري من المصدر. لقد درست هذه العلاقة وتأثر النقل ومنها على سبيل المثال استخدم ثاني أكسيد الكربون المشع في تغذية نبات فول الصويا وبعد 15 دقيقة وضعت بعض النباتات تحت إضاءة وأخرى في الظلام وجرى تتبع النقل بعد ثلاث ساعات في أعضاء النباتات حيث وجد أن أكبر كمية من الإشعاع كانت في جذور النباتات التي وضعت في الظلام. إن في ذلك تأكيد لتأثر عملية النقل بالضوء وهناك دراسات أخرى يستدل منها على أن نوع الضوء يؤثر بدرجات مختلفة حيث أن أكبر تأثير يكون للضوء الأحمر والأزرق.

4- الهرمونات:

تنشيط الهرمونات النباتية نمو الخلايا والأنسجة مما يفرض احتياج مثل هذه المناطق إلى مواد أيضية للبناء والطاقة ولا بد من نقلها من مواقع أخرى لكي يتم ذلك.

من هنا فالكثير من الباحثين يرون أن أيض مثل هذه المواقع (موارد) له تأثير كبير في عملية النقل وبالتالي معدله من الأمثلة التقليدية لتأثير الهرمونات النباتية، خاصة السيتوكاينينات في عملية النقل أن المعاملة تؤدي إلى نقل المواد الذاتية من الأجزاء الأخرى إلى الموقع المضاف إليه الهرمون (النقطة من محلول الهرمون على الورقة المسنة) من المحتمل أن يكون هذا التأثير إما عن طريق تغيير في نشاط المورد الأيضيMétaboliesiakactivity وإما عن طريق النقل الموجه Hormone diercted transport وإما بآلية أخرى غير معروفة من هنا فإن الهرمونات يمكن أن تأثر إما في عملية ملأ اللحاء وإما في تفريغه بمادة ذاتية معينة أو طور أو حتى نظام نقل معين.

مع أن البحوث في مجال توزيع الذاتيات في النبات وتأثيرها بالهرمونات كثيرة إلا أنه ليس من المؤكد أن الهرمونات تؤثر في عملية النقل بطريقة مباشرة أو غير مباشرة ومع ذلك فإن نتائج أحد البحوث تشير إلى أن الاكسجين IAA ينشط نقل المواد المصنعة في البناء الضوئي إلى حبوب القمح التي في طور التكشف وأن تنشيط تراكم السكر المعلم من بعض المناطق يوقفه حمض بارا-كلوروميركوريبنزينسلفونيك-Para chloromercuribenzine sulfonic acid والايريثروسين ب Erithtosia B. رأي الباحثون أن التأثير في عملية التبادل على الأغشية أولي. كما درس تأثير هرمون الجبيريلين على بادرات نخلة التمر من صنف روتانة ونقل السكروز. ووجد أن هذا الهرمون المضاف للورقة ينشط نقل السكروز إلى مورده (الجذور، والجزء القمي من الورقة المضاف إليها الهرمون، وكذلك الورقة الثانية)، وكانت كمية النشاط الإشعاعي أعلى نسبيا في الجزء الحمضي من السكريات منه في الجزء القاعدي، وهذا قد يكون فيه إشارة إلى أن حمض الجبريلين قد يؤثر على توجيه وأيض Métabolism نواتج البناء الضوئي.

إن أكثر ما يثير الحيرة والدهشة هو قدرة الهرمونات على محاكاة –ولو جزئيا- تأثيرات التراكيب التكاثرية (تكوين الثمار بعد الإخصاب) وقمم السيقان الخضرية (السيادة القمية). إن في هذا دلالة على أن الهرمونات تبني في تلك المناطق أو تنتقل إليها للمساهمة في التأثير ولكن لابد من التمييز بين تأثيرها المباشر في عمليات الموقع الأيضية وبين أن يكون التأثير هو عملية توجيه، فعلى الرغم من البحوث العديدة فإنه يبدو أن الفصل بينهما ممكن من أقرب الأمثلة على ذلك أن الكاينتين ينشط نقل (توجيه) حمض

جاما-أمينوبيونيريك إلى موضع قطرة الكاينتين على الورقة المفصولة مع أن هذا الحمض لا يدخل في تركيب البروتين (نشاط أيضي للمورد). ويبدو كمثال آخر، أن وضع الأكسين في موقع في العينة (ساق النبات) ينشط نقل الأكسين من المناطق الأخرى إلى ذلك الموقع لقد لوحظ أيضا أن حمض الجبريليك أكثر فعالية في توجيه النقل في أوراق الجيرانيوم من السيتوكاينينوالاوكسين.

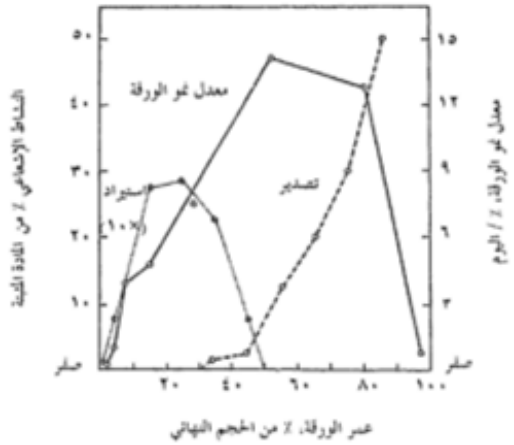
من ناحية أخرى، فقد بينت دراسة أخرى أن الأكسين أكثر فعالية من الجبيريلين أو الكاينتين في تنشيط نقل الفوسفور المشع إلى قمة السلامية في نبات الفاصوليا المزال جزء من قمته والموضوع على المقطع الهرمون (لانولين + الأكسين).

5- الإجهاد المائي:

درس بعض العلماء تأثير الإجهاد المائي في سرعة النقل عبر اللحاء لنباتات منها القمح ويتتبع الكربون المشع وكان الاستنتاج النهائي أن التأثير ضئيل جدا إن لم يكن معدوما حتى عند التعرض للإجهاد المائي الحاد ولكن لوحظ انخفاض في معدل البناء الضوئي الذي قد يعود إلى تأثير الإجهاد المائي على الثغور من ناحية أخرى، تبين أن الصدمة الأسموزية لجذور نبات الفاصوليا تنخفض عملية البناء الضوئي ولكن النقل يستمر لعدة ساعات بعد الصدمة، وقد يبدو ذلك متوقعا من نظام حي (العناصر الغربالية) بتميز بجهد مائي أكثر سالبية من النظم الحية الأخرى. لقد وجد في دراسة لتأثير الإجهاد المائي (-3 ميجاباكسال) في نوعية وكمية مكونات عصير اللحاء في نبات البرسيم ازديادا في المحتوى من الحمض الأميني البرولين مع الانخفاض في جهد ماء الورقة، لكن التغيير في الأحماض الأمينية الأخرى كان ضئيلا. أضف إلى ذلك ما لوحظ من زيادة كبيرة من البرولين في عصير لحاء نبات الترمس *Lupin* عند تعرض النبات للإجهاد المائي من تأثيرات الإجهاد في عملية نقل المواد المصنعة في البناء الضوئي ما ذكر في أحد البحوث من زيادة في محتوى عصارة اللحاء من السكريات وخاصة السوربيتول(لتفضيل بنائه) عند تعرض نبات الخوخ للإجهاد مقابل انخفاض كبير في محتوى الأوراق من السكروز والنشأ.

6- عمر الورقة وموقعها:

إن طور التكشف وموقع الورقة المصدرة للنواة المنقولة من نواتج البناء الضوئي لهما دور في تحديد نمط النقل حيث إن لكل ورقة دور في موازنة الكربون في النبات حسب عمر وموقع الورقة كما توحي به دراسة على نبات *Perilla fridescems* باستخدام الكربون المشع، يكون النقل عادة من الأوراق مكتملة النمو إلى الأوراق التي في طور التكشف كما تشير إليه بعض البحوث على نبات فول الصويا، تشير دراسة أخرى على نبات أحد الصباريات *Opuntia ficus-isdica* أن عمر العضو له دور في عملية النقل حيث وجد عند مقارنة ساقين ورقتين Cladodes ناميتين من ساق ورقية واحدة (الأم) وإحداهما عمرها 14 يوما (صغيرة) والأخرى 28 يوما (كبيرة) ان الساق الصغيرة كانت موردا للماء والمواد الغذائية من الساق الأم بخلاف الساق الكبيرة فكانت مصدرا يحصل على الماء من الخشب ومن ثم يصدر ما يقارب 6% منه مع بعض المواد الناتجة من عملية البناء الضوئي إلى الساق الأم. لقد استخدمت تقنية المواد المتتبعة Tracers في اللحاء للوصول إلى هذه النتائج.



الشكل (42) نقل السكريات المعلمة بالكربون المشع من خلايا نبات فول الصويا وإليها كدالة لعمر الوريقة، بعد تعريض الأوراق لثاني أكسيد الكربون المشع لمدة ساعتين والتقدير بعد ستة أسابيع.

عموما، ليس هناك نقل للمواد المصنعة إلى الأوراق مكتملة النمو وتستمر طول حياتها مصدر ما لم يتكون مورد استثنائي مثل تغذي حشرات المن أو الإصابة الفطرية يكون النقل عادة من أقرب المصادر إلى أقرب الموارد، فالأوراق العلوية في النبات مصدر للقمة النامية والأوراق الصغيرة، وأوراق النبات السفلية مصدر للجذور والأوراق في وسط النبات مصدر للأعلى أو الأسفل حسب الحاجة، وعند فصل مورد (قطع قمة الساق على سبيل المثال) يتغير هذا الاتزان ويستجيب النبات بالتعويض لهذا الحدث.

7- عوامل أخرى:

يرد في كثير من المراجع العلمية ذكر لتأثير عامل معين في عملية من العمليات الفيسيولوجية، وتظهر صورة التأثير للقارئ غالبا محددة وواضحة إلى حد ما، لكن الأمر قد يختلف عند دراسة المؤثرات في عملية النقل ومعدنه، ويكون تفسير التأثير في معظم الحالات بعدة احتمالات قد لا يكون القارئ محيطا بها جميعا لكي تتطبع صورة التأثير في تفكيره، وقد يعود ذلك إلى أن النقل في اللحاء نقل مسار حي يعتمد على ترابطه (أي النقل) مع مواقع أخرى حية، أيضا وتتأثر بالعامل نفسه الذي يتأثر به النقل في اللحاء وفي نهاية لا يستطيع القارئ الوصول إلى استنتاج محدد وللايضاح يرتبط اللحاء بالخلية المرافقة وبخلايا المصدر وخلايا المورد وهي حية تتأثر بما تتأثر به الأعضاء الغربالية من هنا فقد يكون النقل في اللحاء هو إحدى العمليات التي يمكن أن تتأثر بأكبر عدد من العوامل إن لم يكن جميع العوامل المؤثرة في النبات ومع ذلك لم يكن هناك أي تأثير واضح ومحدد لأي من العوامل المذكورة.

على أية حال، تشير بعض البحوث إلى وجود علاقة بين البورون وعملية النقل في اللحاء حيث إن نقص البورون يخفض معدل النقل في اللحاء، ولأنه لم يثبت بعد أي دور للبورون في إنزيمات أيض السكريات، كان الإقتراح هو أن البورون يكون معقدا متأينا مع السكر ليسهل عملية نقله عبر الغشاء، ومما يؤيد ذلك ما ذكر سابقا بأن اللحاء في بعض النباتات يحوي معقدات متأينة مثل السوربيتول–بورون-سوربيتول (أنظر المواد المنقولة)، أوردت دراسة أخرى حول العلاقة بين محتوى سكر السوربيتول وامتصاص البورون المشع ^{10}B وتوزيعه ونقله من أوراق نبات التبغ بعد رشها بمحلوله أن تكوين السوربيتول يرافقه زيادة في تركيز البورون في أنسجة النبات مع زيادة في امتصاصه أضف إلى ذلك أن رش الأوراق

المسنة بمحلول البورون ينتج عنه للبورون إلى القمم الإنشائية في النباتات التي تستطيع بناء السوربيتول فقط.

من العوامل الأخرى التي ورد أنها تؤثر في النقل هو ممال التركيز ويخضع ذلك لنمط الانتشار (النقل من منطقة التركيز العالي إلى منطقة التركيز المنخفض)، لكن الأدلة على النقل النشيط وأنه ضد ممال التركيز تبدو وأن المهم هو وجود ممال للضغط ومن ذلك تبلورت الآراء فرضية تدفق الضغط التي وضعها Munch.

من المعروف أن للعناصر الأخرى المعدنية تأثيرات مختلفة في العمليات الحيوية المختلفة حسب تركيز العنصر نقصا أو زيادة في هذا السياق، أيض السكريات حيث عرف أنها تتراكم عند تعرض النباتات لزيادة في التركيز. فعلى سبيل المثال يتراكم السكروز والسكريات المختزلة والنشأ في الأوراق الثلاثية لنبات الفاصوليا عند تعرضها لتراكيز سامة خلال يوم أو يومين من العناصر الكويالت والنيكل والزنك ويصاحب ذلك انخفاض في معدل نقل الكربون المشع في اللحاء.

يتم نقل الكربون المختزل (في البناء الضوئي) نقلا بعيد المدى على هيئة سكروز ومانيتول في نبات الكرفس وقد تدعى عزي وجود المانيثول إلى مقاومة هذا النبات للمحلوحة وهذا ما تشير إليه دراسة على ناقل السكروز واستخدام التنسيلCloning وتعويض النبات إلى ملوحة كلوريد الصوديوم (300 ميليجزيئي) لمدة 30 يوما لقد تبين في دراسة أخرى على حركية تصدير الكربون من المصدر في نبات أنها تتغير بزيادة تركيز ثاني أكسيد الكربون الجوي حول النبات وتوافر العناصر الغذائية حيث تكون السكريات في المصدر (الأوراق) من نمط الفركتان ولا يمثل السكروز أكثر من 13-25% وهذا ما يؤدي فرضية أن أكسيد ثاني الكربون يغير من معدلات النقل في اللحاء بآلية التغذية الرجعية من المورد في وجود عناصر غذائية كاملة لكن قلة العناصر تقلل من معدلات النقل بسبب انخفاض مخزون سكر النقل في الأوراق.

من العوامل المتفرقة المؤثرة في النقل في اللحاء تشابه تأثير الإصابة بالديدان الخيطية الطفيلية (النيماتودات) مع تأثير الهرمونات فيما ذكر بالنقل الموجه بالهرمون (نقطة محلول الهرمون على الورقة المسنة المذكورة سابقا) حيث إن إصابة الجذر بالطفيلي توجه تفريغ العنصر الغربالي وفي إتجاه موقع تركيب التغذية Sycytium للطفيلي قرب العمود الوعائي في الجذر من ناحية أخرى تبين أن إصابة نبات البطيخ بفيروس نبرقش الخيار الفسيفسائي CMV يؤثر في أيض ونقل السكريات من المصدر إلى المورد حيث إن أوراق المصدر المصابة بالفيروس تتميز بتراكيز عالية من السكريات المختزلة وانخفاض نسبي في المحتوى من النشأ وزيادة في معدل التنفس مع إنخفاض في معدل البناء الضوئي. كان السكر السائد المنقول في هذا النبات هو سكر الستاكيوز ويشكل السكروز جزءا رئيسيا للسكر المنقول في الأوراق المصابة.

أما تعرض النبات لبعض الظروف الناجمة عن النشاط البشري ومنها استخدام المبيدات والمخصبات والمواد الملوثة ومنها الملونات المؤكسدة وتأثيرها على عملية النقل في اللحاء فليست الصورة بأفضل من غيرها من العوامل. في إحدى الدراسات على سبيل المثال عن تأثير الأوزون على النقل في نبات القطن. ظهر أن الأوزون ينخفض نقل المواد المثبتة في البناء الضوئي أكثر من تأثيره على تثبيت ثاني أكسيد الكربون وأن حركية التدفق يحتمل أن تعكس تضرر الغشاء الخلوي في العنصر أو الوصلات البلازمية لخلايا النسيج الوسطى في الورقة أو الخلايا المرافقة قبل ذلك، عرف أن تعرض النبات لفترة طويلة

للأوزون تؤدي إلى إنخفاض في توزيع الكربون على المواقع في النبات، وهذا يؤدي إلى إنخفاض في نمو الجذور، لكن تأثير التراكمي لإجهاد الأوزون على المدى الطويل لم يكن محددا، من هنا يبدو أن تأثير الأوزون يبقى حتى بعد إزالة الإجهاد لفترة طويلة، من هذه التأثيرات زيادة الحساسية للإجهادات الأخرى (عدة سنوات) وانخفاض محتوى الساق من النشأ للحاجة إلى نقل نواتج تكسيره إلى الجذور للتعويض ولو جزئيا في انخفاض محتوى الجذور من النشأ. إن هذه التأثيرات ناجمة من تأثير الأوزون الأساسي وهو انخفاض معدل البناء الضوئي.

ذكر في بحث لتأثير التيار الكهربائي المستمر على إزدهار نبات Choisy en violet- Phabrusml أن التيار يوقف جزئيا في الأقل مؤقتا نقل مستحدث الإزهار من الفلقات إلى القمة النامية، وأن القطبية من الجذر إلى القمة.

وعند دراسة التغيرات في عصارة اللحاء للنبات المعرض للتيار الكهربائي ذكر وجود عديد البيتيدات (20 كيلو دالتون) وأنه يفترض أن يقوم بدور في استحثاث الإزهار في هذا النبات. ومن الطريف أيضا أن يتوقع بعض العلماء بعد أكثر من ثلاث سنوات أن يكون جزئيا للحمض النووي الرايبوزيRNA هو المسؤول عن إشارة الإستحثاث بعد ايجاز مبسط لما هو معروف عن وجود RNA في عصارة اللحاء دون إشارة لهذين البحثين وهو مجال للربط بين البروتين وRNA.

المحاضرة السادسة: فسيولوجيا الإجهـــاد **مقياس: فيسيولوجيا البيئة**

من إعداد الأستاذ: عيسى جروني.

المقدمة:

يعرف الإجهاد في عالم الاحياء بأنه عامل خارجي (بيئي) يسبب تأثيرات غير ملائمة للكائن الحي. وتشمل تلك التأثيرات كافة مظاهر الحياة من تغيرات مظهرية (شكلية) وفيزيائية وكيميائية. وتشمل المؤثرات البيئية درجة الحرارة والماء والأملاح والضوء وغيرها. كما أن تأثير تلك العوامل يشمل زيادتها ونقصانها والإجهاد في عالم الأحياء يختلف عن الإجهاد الميكانيكي المعروف في عالم الفيزياء بنقطتين رئيسيتين هما:

1- يقاس الإجهاد الميكانيكي بوحدات القوة بينما الإجهاد في عالم الأحياء يقاس بوحدات الطاقة.
2- يرتبط مفهوم الإجهاد في عالم الأحياء مع إمكانية حدوث الشد الضار. وتصنف الأضرار للأحياء من تأثير الإجهادات البيئية إلى:

أ- الضرر الابتدائي المباشر Primary direct stress injury: وهو تأثير سريع للإجهاد بحيث أن النبات قد يموت خلال فترة وجيزة مثل تعرض النبات إلى ظروف التجميد المفاجئ أو ظروف إرتفاع الحرارة المفاجئة.

ب- الضرر الإبتدائي غير المباشر Primary indirect stress injury: وهو تأثير طويل المدى للإجهاد، فيمكن أن تؤدي تأثير درجات الحرارة المنخفضة إلى حدوث إضطراب في الأيض الخلوي Cellular metabolism والدي يؤدي إلى حدوث نقص في المركبات الأيضية الوسطية أو يؤدي دلك إلى إنتاج مواد سامة. وبالرغم من أن هدا النوع من الضرر هو من النوع العكسي Reversible، ولكن التأثير لفترة طويلة قد يؤدي إلى ضرر واضح للنبات أو حتى إلى موته.

ج- الضرر الثانوي Secondary stress injury: وهدا النوع من الإجهاد لا يؤثر بشكل مباشر أو غير مباشر لكنه يحدث إجهادا ثانويا. فدرجة الحرارة العالية على سبيل المثال قد لا تكون ضارة بحد داتها لكن يمكن أن تسبب نقص الماء الدي يسبب ضرر للنبات. وهدا يسمى ضرر الإجهاد الثانوي والدي قد يسبب أضرار مباشرة أو غير مباشرة، وقد يعني هدا حدوث إجهاد ثالثي.

1- مقاومة الإجهاد Stress Resistance:

يمكن التعبير عن مقاومة الإجهاد من خلال المعادلة المقاومة $= \frac{\text{الإجهـــاد}}{\text{الضـــرر}}$

ويمكن بالتالي تعريف مقاومة الإجهاد لنبات ما بأنه الإجهاد اللاوم لإحداث ضرر معين وهدا يشمل الأضرار العكسية وغير العكسية. وفي المعادلة يمكن القول بأن هناك طريقتان للمقاومة يقوم بيها النبات والتي يمكن توضيحها كما يلي:

أ- خفض مقدار الإجهاد اللازم لإحداث ضرر معين. وفي الحقيقة بأن النبات لايمتلك القدرة على تغيير الإجهاد البيئي خارج جسم الكائن الحي، لكن بمقدور النبات أن يمنع أو يخفض نفاد الإجهاد إلى داخل الجسم. وهدا النوع من المقاومة يسمى تفادي الإجهاد Stress avoidance، فيمكن للنبات أن يعزل تأثير الإجهاد بمختلف الوسائل. وقد يكون دلك بتكوين حواجز فيزيائية (طبيعية) أو بطرق كيميائية أو حيوية وبتفادي الإجهاد فإن الكائن بالنتيجة يمكن أن يتفادى الضرر.

ب- قد يقوم البنات بتقليل الضرر الناجم عن إجهاد معين. وهدا النوع من المقاومة يسمى تحمل الإجهاد Stress tolerance. والنبات الدي يمتلك هده الالية فإن له القدرة على منع أو تقليل أو إصلاح الضرر الناجم عن الإجهاد ويكون دلك بتفادي أو تحمل الضرر. ومن الجدير بالملاحظة بأن الضرر قد يكون عكسيا أو غير عكسي.

وبناءا على ما تقدم يمكن أن ندرج الآليات الرئيسية لمقاومة الإجهاد:

*تفادي الإجهاد Stress aoidance

*تفادي الشد العكسي Avoidance of reversible strain

*تفادي الشد غير العكسي Tolerance of irreversible strain

*تحمل الشد غير العكسي Tolerance of irreversible strain

أنواع الإجهادات البيئية Types of envronmental stresses:

يمكن تقسيم الإجهادات البيئية إلى مجموعتين رئيسيتين:

أ- الإجهادات الحيوية Biotic والتي تشمل إصابات الكائنات الأخرى أو التنافس مع تلك الكائنات.
ب- الإجهادات الفيزيوكيميائية Phydiochemical والتي تشمل:
1- درجة الحرارة.
2- الماء
3- الإشعاع.
4- المواد الكيميائية
5- إجهادات متنوعة Miscellamous وتضم إجهادات الضغط، الصوت، الكهرباء، المغناطيسية والغازات.

2- الجفاف (نقص الماء) Drought (Water Deficit):

وهو أحد أنواع الإجهادات البيئية غير الحيوية والدي يحصل حينما يقل ماء التربة نتيجة لقلة سقوط الأمطار أو عندما يفوق فقد الماء عن طريق النتح امتصاص الماء عن طريق الجدور، وهدا بصورة مباشرة إلى تغيرات في البيئة الطبيعية للنبات (هبوط الجهد المائي للتربة) وإلى إحداث تغيرات في عملها الفسيولوجي والكيموحيوي. ويمكن استخدام عدد من المصطلحات والتعبيرات لوصف حالة الجفاف أو نقص الماء مثل الإجهاد الجفافي Drought stress أو الاجهاد التجفيفي Desiccation stress. كما استخدام مصطلح الإجهاد المائي نتيجة لنقص الماء Water deficit stress ولكن كثيرا ما يستعمل مصطلح الإجهاد المائي Water stress لتعبير عن حالة نقص الماء. لكن المصطلح الأخير يمكن أن يعني زيادة الماء أيضا أي إجهاد الفيضان Flooding stress. وفي هدا الجزء سيكون هناك تركيز على نقص الماء دون زيادته ولدا فإن استخدام مصطلح الإجهاد المائي في المناقشة الحالية المقصود منه النقص المائي أو الجفاف.

إن التغيرات الفسيولوجية تحت ظروف الإجهاد المائي تشمل انخفاض الجهد المائيψ_ω للنسيج النباتي والدي ينتج عن هبوط الجهد الأسموزي ψ_s وجهد الضغط ψ_p. إن تلك التغيرات تؤدي بالتأكيد إلى هبوط في معدل النمو لكثير من النباتات (جدول 01-17). وقد قسم بعض الباحثين الإجهاد إلى ثلاثة مستويات:

1- الإجهاد الطفيف Mild stress: حيث ينخفض الجهد المائي للخلايا بمقدار قليل جدا من وحدات الجهد المائي (ميقا باسكال).
2- الإجهاد المعتدل Moderate stress: حيث ينخفض الجهد المائي للخلايا إلى المدى 1.2 إلى 1.5 ميقا باسكال.
3- الإجهاد القاسي Severe stress: حيث ينخفض الجهد المائي للخلايا بأقل من 1.5 ميقا باسكال.

التأثيرات الفسيولوجية والكيموحيوية للإجهاد المائي Physilogical and biochemical effects of water stress:

1- نمو النبات Plant growth:

يتأثر نمو النبات سلبا تحت ظروف الإجهاد المائي ودلك حسب نوع النبات والظروف البيئية. ويعزى هبوط نمو النبات تحت تلك الظروف إلى:

- تثبيط عملية الانقسام الخلوي وهدا من شأنه أن ينقص عدد الخلايا.
- تثبيط عملية الاتساع الخلوي وهدا يقلل حجم الخلايا.

جدول (02) تأثير مستويات مختلفة من رطوبة التربة على معدل نمو السويقة تحت الفلقية Hypocotyl والجهد المائي ومكوناته في بادرات فول الصويا.

٪ من السعة الحقلية	معدل نمو السويقة تحت الفلقية ملم/ساعة	الجهد المائي ميجا باسكال MPa	الجهد الأزموزي ميجا باسكال MPa	جهد الضغط ميجا باسكال MPa
١٠٠	١ر٤٨	-ر٢٣ر٠	-ر٧٨ر٠	+ر٥٥ر٠
٥٠	ر٩٠ر٠	-ر٣١ر٠	-ر٨٤ر٠	+ر٥٣ر٠
٢٥	ر٥٩ر٠	-ر٧٠ر٠	-١ر١٣	+ر٤٣ر٠
١٣	ر٢٢ر٠	-ر٨٣ر٠	-١ر٢٤	+ر٤١ر٠
٧	ر١٤ر٠	-ر٨٥ر٠	-١ر٣٠	+ر٤٥ر٠

(Boyer and Meyer, 1980)

إن تثبيط عمليات النمو في النبات تؤدي إلى تقليل المساحة لاورقية (جدول 02-17) وإلى هبوط إنتاجية النبات. يرتبط تأثير الإجهاد المائي على إنقسام الخلوي من خلال التأثير في الدورة الخلوية Cell cycle حيث تتأثر مراحل قبل بناء DNA (G_1) وبناء DNA(S) وكدلك المرحلة قبل عملية الانقسام الفتيلي (الميتوزي) (G_2) فضلا عن عملية الانقسام (M) نفسها وما تحويه من أطوار تتأثر هي الأخرى تحت ظروف نقص الماء في وسط نمو النبات (شكل 01-17). أما تأثير الإجهاد المائي في عملية الاتساع الخلوي فإن الدراسات تشير إلى تغيرات في التركيب الكيميائي للجدار الخلوي فضلا عن تقليل نشاط الأكسينات التي تؤدي إلى حدوث تغيرات في شكل الخلية ومساحتها وإلى تقليل حجم الخلية.

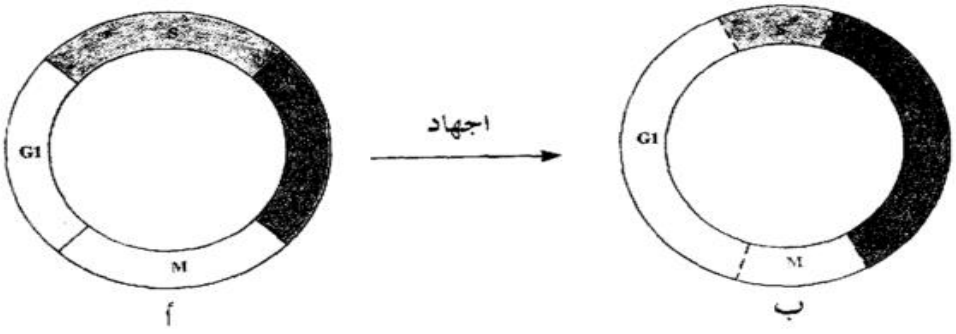
جدول (03) تأثير الإجهاد المائي على مساحة الورقة التاسعة وعدد الخلايا وحجمها لصنف الشعير كليبر Clipper.

مستويات الإجهاد المائي MPa	مساحة الورقة سم٢/ورقة	عدد الخلايا 10^6 x/ورقة	حجم الخلايا ملم٣/ 10^6 خلية
سعة حقلية	١٣ر٣	٦ر٥٠٠	٥٣ر٨
-١ر٠	١١ر٧	٥ر٧٤٣	٤٣ر٨
-٣ر٠	١٠ر٣	٥ر٣٦٤	٤٣ر٥
-٦ر٠	٧ر١	٤ر٢٩٢	٣٢ر٠
-٩ر٠	٥ر٥	٣ر٠٦٤	٣٥ر٥
-٢ر١	٣ر٩	٢ر٠٠٧	٢٨ر٥

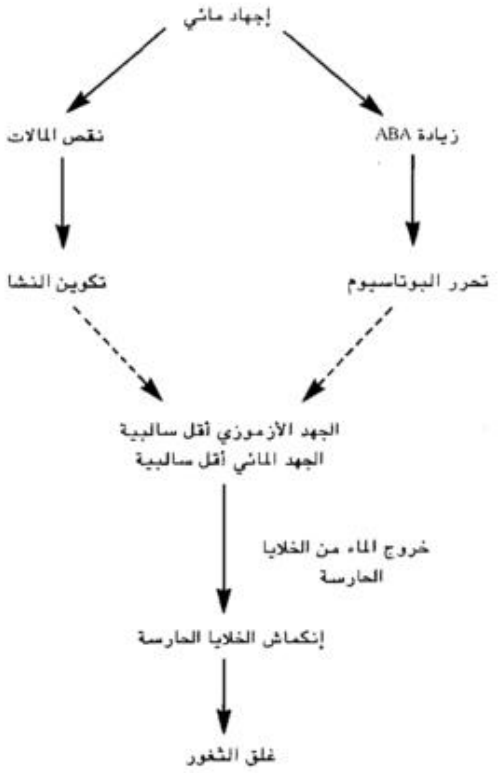
(Yasseen and Al-Maamari, 1995)

ب-الثغور Stomata:

تغلق الثغور جزئيا أو كليا وماينطوي عليه من تقليل في عملية التبادل الغازي والدي يؤثر سلبا في عمليات البناء الضوئي والتنفس. إن عملية غلق الثغور بفعل الإجهاد المائي قد درست في كثير من النباتات حيث إتضح أن هناك أحداث فسيولوجية وكيموحيوية تجري في الخلايا الحارسة (شكل 02-17)، فالإجهاد المائي يسبب زيادة في حامض الأبسيسيك ABA والدي يساهم في ضخ أيون البوتاسيوم من الخلايا الحارسة وبالتالي غلق الثغور كدلك فإن الإجهاد المائي يسبب نقص في المالات يسبب تحولها إلى النشا دو النشاط الأسموزي الضئيل. دلت بعض التقارير في نهايات الثمانينات من القرن العشرين ان الإجهاد المائي ربما يستحث عمل بعض المورثات المسؤولة عن بناء ABA تحت ظروف الإجهاد المائي والدي يعجل غلق الثغور للحفاظ على المستوى المائي للنبات، إلا أن دلك من شأنه أن يعرقل عملية التبادل الغازي فضلا عن التأثير التثبيطي لـ ABA داته على مختلف الجوانب الفسيولوجية والكيموحيوية، أو يمكن أن يكون دلك من خلال تثبيط عمل الجبريلين المحفز لبناء ألفاـأميلاز والدي يؤدي في نهاية المطاف إلى تثبيط تحلل النشأ.



شكل (43) أ- الدورة الخليوة قبل الإجهاد. ب-الدورية الخليوة بعد الإجهاد.



شكل (44): تصور للتتابع الأحداث الفسيوجية التي تجري داخل الخلايا الحارسة والتي توضع غلق الثغور تحت تأثير الإجهاد المائي. (ياسين 1992).

جـ البناء الضوئي Photosynthesis:

تثبيط تفاعلات البناء الضوئي ومن أهمها تفاعلات Hill reactions وهبوط في الأنضمة الضوئية وتثبيط نشاط إنزيم Rubisco فضلا عن إنخفاض في محتوى صبغات البنائ الضوئي. أم عمليات التنفس الضوئي Photoresperation فإن الدراسات المختلفة قد أشارت إلى استجابات متباينة حيث أوضحت بعض تلك البحوث هبوطا في هده العملية بينما أكدت أخرى على تحفيز مسار جلايكوليت Glycolate pathway.

د- التنفس Respiration:

حدوث اضطرابات في المسارات الحيوية لعملية التنفس والتي في هبوط حاد في عملية الفسفرة التأكسدية وكدلك في استهلاك O_2 وتحفيز تفاعلات التحلل السكري ومسار فوسفات السكر الخماسي Pentose phosphate pathway. هدا فضلا عن حدوث اضطرابات معقدة عند الإجهاد المائي القاسي في بعض النباتات حيث تبدي عملية التنفس زيادة في معدلها بسبب زيادة تركيز الإنزيمات والمركبات المشتركة في العملية داتها لا تلبث تلك العملية أن تهبط سريعا عند ما ينخفض الجهد المائي كثيرا.

هـ تراكم الدائبات Solute accumulation:

تميل النباتات المختلفة إلى خفض الجهد الأسموزي ψ_S (جهد الدائبات Solute potential). وتدعى هده العملية بالتعديل الأسموزي Osmotic adjustment أو التنضيم الأسموزي Osmoregulation والتي من

شأنها إبقاء التدرج في الجهد المائي Water potential gradient لصالح دخول الماء من التربة إلى أنسجة النبات. ومن أهم مكونات عملية التنظيم الأسموزي *الأيونات اللاعضوية البوتاسيوم، الكالسيوم، المغنيسيوم، الصوديوم أو المركبات العضوية والتي تشمل الأحماض العضوية مثل أحماض الماليك، الستريك، الفيوماريك والأحماض الأمينية مثل البرولين، الجلوتامين، فينايل ألانين وغيرها فضلا عن تراكم مركبات الأمونيوم الرباعية Quatermary ammounium componds مثل البيتان Betaine والكولين Choline.

و- إختلال التوازن الهرموني Hormone imbalance:

ومن جملة الاضطرابات الأيضية بفعل الإجهاد المائي ما يحدث للمحتوى الهرموني من تغيرات واضحة والتي تشمل زيادة في بناء ونشاط مثبطات النمو Growth retardants أو هبوط في بناء ونشاط محفزات النمو Growth promoters أو الإثنين معا. إن الاستنتاجات العملية التي قادت للتفكير في مسألة حدوث إضطراب هرموني بفعل الإجهاد المائي جاءت في دراسات ابتدأت في نهاية الخمسينيات من القرن العشرين حيث توصل بعض الباحثين إلى انه بالإمكان إزالة التأثير المثبط لتركيزات عالية من المانيتول (مادة دات تأثير أسموزي) على إنبات بدور الخس ودلك بمعاملة البدور بالجبريلين، وبعد دلك قدمت دراسات كثيرة على مختلف النباتات والتي من شأنها أن تزيد من مستويات الحامض النووي الريبوزي ARN والبروتي، وهدا يعني أن زيادة مستوى الهرمون الداخلي ضروري لاستعادة الفعاليات الأيضية نشاطها العادي تحت تلك الظروف.

ز- اضطراب محتوى الأحماض النووية والبروتينات Distrubances in nucleic acid and protein contents:

تؤكد الدراسات أن تعرض النبات إلى ظروف نقص الماء يؤدي إلى اختلال في محتوى البروتين. ويمكن مناقشة دلك من زاويتين هما بناء اللبروتين Protein synthesis تحلل البروتين Protein breakdown. وارتبط التأثير السلبي للإجهاد المائي على عملية بناء البروتين بهبوط محتوى البولي ريبوزوم Polyribosomes وتغيرات في خصائص الأغشية البلازمية التي تقوم بفصل وتنظيم الأنشطة الأيضية أو تراكم مركبات مثبطة لبناء البروتين مثل ثنائي كبريتيد الجلوتاثيون Glutathione disulfide وهبوط مستويات ATP وتغير نمط المورث والدي من شأنه أن يحدث تغيرات كبيرة في بناء البروتين أو استحثاث بناء أنواع غير مألوفة من البروتينات فضلا عن خفض تدفق النترات بسبب هبوط نشاط إنزيم Nitrate reductase. أما الجانب الثاني الخاص بتحلل البروتين فإن هبوط بناء البروتين يمكن أن يعني حدوث عدم اتزان بين البناء والهدم لصالح الهدم، كما أن تحلل البروتينات يمكن ان يحدث بفعل الجفاف له دور في توفير مركبات دائبة تساهم في عملية التنظيم الأسموزي.

يمكن أن يكون إضطراب عملية بناء البروتين بسبب اضطراب أيض الأحماض النووية والتي يمكن تفسيرها من خلال تحلل الأحماض النووية ونقص في بنائها إضافة إلى نقص محتوى البولي ريبوزومات. وتلك التأثيرات تبدو مترابطة لأن زيادة فعالية إنزيم RN_{ase} من شأنها أن تخفض عمليات بناء البروتين تحت ظروف الإجهاد المائي من خلال تحطيم mARN وهدا بالنتيجة يؤدي إلى هبوط في عمليات بناء الأحماض النووية بسبب هبوط في بناء ونشاط الإنزيمات الخاصة ببنائها.

أما استجابة النشاط الأنزيمي تحت ظروف الإجهاد المائي فإن الدراسات المختلفة أكدت حدوث هبوط أو زيادة في هدا النشاط. ويعزى هبوط النشاط الإنزيمي إلى نقص في عمليات بناء الإنزيمات أو تغيرات في تركيبها، أو عدم توافر المواد الوسطية الناتجة من عملية البناء الضوئي أو تحطيم الأنضمة الإنزيمية وفقدان البروتينات. أما أسباب زيادة النشاط الإنزيمي فقد يعزى إلى زيادة دوبان الإنزيمات وخاصة الإنزيمات المحللة مائيا Hydrolytic أو تحطيم التوزيع الإنزيمي في العضيات Compartementation breakdown أو تغيرات في تركيب الإنزيمات وفي أنماط المشابهات الإنزيمية Izoenzymes.

وفي السنوات الأخيرة بدل العلماء جهودا كبيرة لدراسة تعبير المورث المربيط بالتأقلم لظروف الإجهاد المائي، حيث اتضح أن هناك بروتينات معينة تدعى أزموتين Osmotins تبنى تحت تلك الظروف أو تحت ظروف الملوحة أو المعاملة بحامض الأبسيسيك ABA. وثمة جهود حثيثة تجرى في الوقت الحاضر لغرض الربط بين بناء أنواع محددة من تلك البروتينات وقدرة النباتات على مقاومة ظروف الإجهاد.

ح-اضطراب المكونات الدهنية Distrubances in lipid constituents:

تعود أهمية دراسة المكونات الدهنية تحت ظروف الإجهاد المائي إلى أن هده المركبات تشكل البناء الأساسي للأغشية البلازمية. وقد اتضح من خلال الدراسات الحديثة أن هناك اضطرابا واضحا لتلك المكونات تحت ظروف نقص الماء (جدول 03-17) والدي من شأنه أن يغير خصائص الأغشية البلازمية وبالتالي إلى مقجرتها في السيطرة على حركة المواد عبرها (شكل 03-17). وقد استغلت تلك التغيرات في المكونات الدهنية لتحديد مقاومة النبات لظروف الجفاف أو بمقارنة الأصناف النباتية المختلفة.

جدول (04) تأثير الإجهاد المائي على محتوى وتركيب الدهون للجزء الخضري للدرة الصفراء

نوع المادة الدهنية	المقارنة	الإجهاد
	ملجم/ ١٠٠ نبات	
ثنائي اسل جليسرول Diacylglycerols	٩ر١	٦ر٨
أحماض دهنية حرة Free fatty acids	٢ر٩	١ر٣
دهون سكرية Glycolipids	٢٤٦ر١	٢٧٢ر٠
دهون فوسفاتية Phospholipids	٢٦٢ر٥	١٠٤ر٧
ثلاثي اسل جليسرول Triacylglycerols	٩ر٨	١٣ر٠
ستيرولات حرة Free sterols	٢٥ر٧	٣٠ر٤
إجمالي الدهون Total lipids	٥٥٦ر١	٤٢٨ر٢

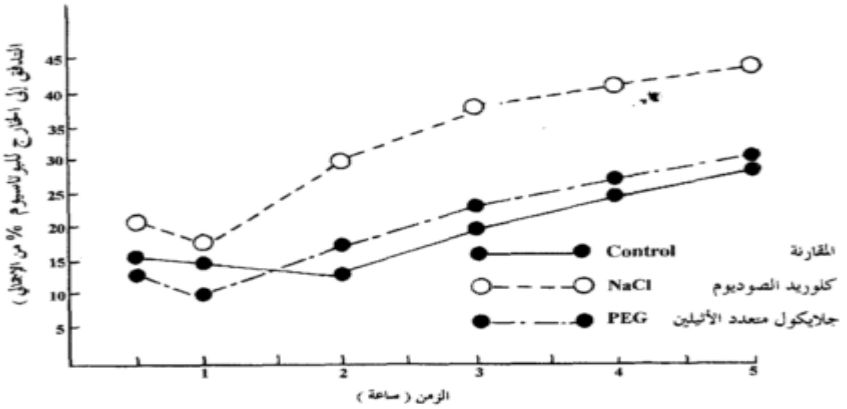
(Navari - izzo et al., 1989)

اليات مقاومة النباتات للجفاف Mechanisms of drought resistance in plants:

مما لا شك فيه أن النباتات المختلفة دات اليات متباينة في مقاومتها للجفاف أو الإجهاد المائي والتي يمكن وضعها في ثلاث اليات رئيسية:

أ- الهروب من الجفاف Drought escape
ب- تفادي الجفاف Drought avoidance
ج- تحمل الجفاف Drought tolerance

ويوضح الجدول (04-17) الآليات الفرعية الخاصة بمقاومة الجفاف. وتتلخص الية الهروب من الجفاف بأن النبات بمقدوره إتمام حياته وإنتاج البدور بسرعة قبل حدوث عجز للماء لدرجة قاسية. تمتاز بعض النباتات العشبية الحولية Ephemerals بأنه عندما تسقط الأمطار فإنها تستغل دلك من أجل الإنبات والنمو الخضري وتكوين الأزهار والبدور قبل موسم الجفاف في المناطق الصحراوية.



شكل (45) التدفق إلى الخارج Efflux للبوتاسيوم من أنسجة الجدور لنبات الدرة الصفراء من نباتات مروية وأخرى معرضة للملوحة كلوريد الصوديوم أو الإجهاد المائي بواسطة خافض الجهد PEG.

جدول (05) الآليات المختلفة لمقاومة الجفاف.

الآليات الرئيسية	الآليات الفرعية
الهروب من الجفاف	
تفادي الجفاف	الاحتفاظ بالماء: أ - غلق الثغور ب - الحاجز الأدمي لفقد الماء ج - تغيرات في مساحة السطح الناتح د - تغير في قيمة الإشعاع الممتص هـ - خزن الماء و - الماء الأيضي الامتصاص السريع للماء: أ - تأقلم الجذور ب - التوصيل الهيدروليكي للنباتات
تحمل الجفاف	تفادي فقد الماء: أ - التنظيم الأزموزي ب - تغير التمدد المرن للجدار الخلوي ج - تغيرات لدونة الجدار تحمل نزع الماء: تحمل الجوع وفقد البروتين والانتفاخ الخلوي

أما اليات تفادي الجفاف فإنها تكون باليتين ثانويتين هما الية الإحتفاظ بالماء Water conservation والية الامتصاص السريع للماء Rapid absorption of water. والتحورات الخاصة بالاحتفاظ بالماء تكون بغلق الثغور جزئيا أو كليا زيادة سمك الحاجز الأدمي لفقد الماء وتغيرات في مساحة السطح الدي يقوم بعملية النتح (الأوراق) وتكوين تراكيب خاصة خازنة للماء Water cells أو تحورات شكلية تزيد من المقاومة لانتشار الماء من التجويف الثغري إلى الهواء. أما التأقلم الخاص بالامتصاص السريع للماء فيكون من خلال تأقلم الجدور واندفاعها إلى أعماق التربة أو زيادة كفاءة الامتصاص.

واليات تحمل الجفاف تعني تحمل الهبوط في الجهد المائي للنسيج النباتي والدي يعني اليتين ثانويتين هما تفادي نزع الماء Dehydration avoidance وتحمل نزع الماء Dehydration tolerance. يكون تفادي نزع الماء من خلال التنظيم الأسموزي Osmoregulation وزيادة التمدد المرن للجدار الخلوي Increase in elastic extensibility و تغيرات في مرونة الجدار Changes in wall plasticity. أما تحمل نزع الماء فإنه يعني قدرة النبات على تحمل إجهادات الجوع Starvation وفقد البروتين. أو تحمل الإجهاد المباشر وخصوصا فقد الانتفاخ.

الملوحة (الاجهاد الملحي) Salinity (Salt stress)

لابد من التفريق بين الإجهاد الملحي والإجهاد الايوني دلك أن المصطلح الأول يستعمل حينما يكون تركيز الملح عاليا لدرجة معه ينخفض الجهد المائي لوسط النمو لدرجة محسوسة (0.05-0.1 ميقا باسكا)، أما إدا كان الانخفاض في الجهد المائي طفيف وغير محسوس فإن دلك يعني أن التأثير هنا يكون بشكل إجهاد أيوني. ونحن في هدا الجزء معنيين بمشكلة الملوحة (الإجهاد الملحي).

مشكلة ملوحة التربة من المشكلات القديمة التي عصفت بالحضارة الإنسانية على مر العصور والازمان والى يومنا هدا. ومن الطريف أن زوال الحضارة السومرية في جنوب العراق كان من أحد أسبابها الرئيسية تراكم الأملاح في الاراضي الزراعية وبالتالي تدهور الاقتصاد الزراعي وانصراف الناس في دلك الوقت عن زراعة القمح (الغداء الرئيسي) دو المقاومة المعتدلة إلى الشعير دو مقاومة العالية للملوحة. وهدا يعني أيضا إدراك الإنسان في وقت مبكر إلى النباتات تختلف في مقاومتها للملوحة. وفي الحقيقة أن 80% من سطح الأرض عبارة عن ماء مالح. وثلث مساحة اليابسة قاحل Arid أو شبه قاحل Semi-arid ونصف ترب تلك المناطق هي ترب ملحية لدرجة كبيرة. ومن الجدير بالدكر بأن تلك الأراضي صالحة للزراعة وعليه فإن تراكم الأملاح فيها من شأنه أن يهدد الإنتاج الزراعي. ويمكن تلخيص أسباب نشوء هده المشكلة في الترب المختلفة إلى مايلي:

1- الترب القريبة من السواحل البحار أو المحيطات تعاني من الملوحة لقربها من الماء المالح حيث تواجه نباتات هده المناطق تركيزات عالية من الأملاح. وهدا ينطبق كدلك على مصبات الأنهار حيث يختلط الماء العدب مع الماء المالح أو تحصل عملية تبادل بين النوعين من المياه عند حصول المد.

- أما في الترب البعيدة عن السواحل فإنها يمكن أن تعاني من الملوحة ودلك لأسباب الاتية:

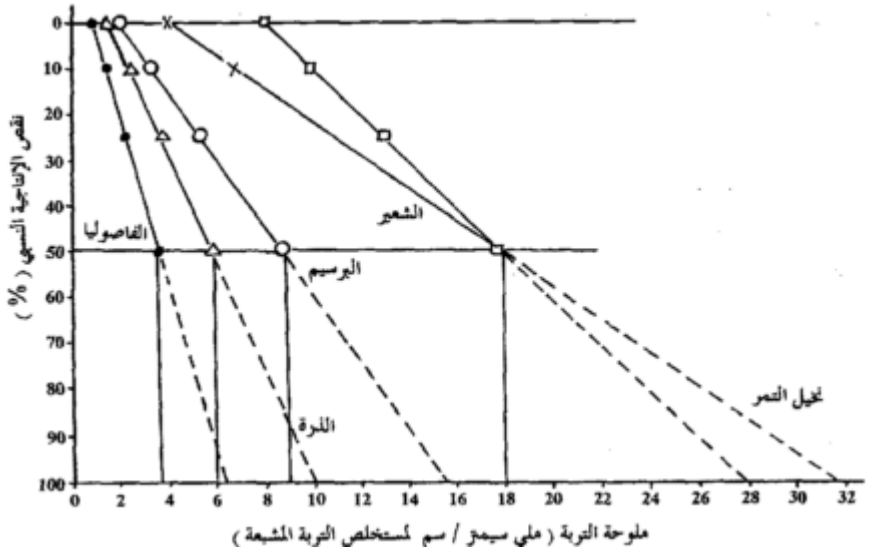
- ارتشاح الأملاح من الرواسب البحرية في السواحل إلى المناطق المحادية.
- تراكم الأملاح بفعل عملية الري وخصوصا عند الري بماء عالي الملوحة، ويرافق دلك عدم وجود نظام صرف جيد. وهدا من شأنه أن يسبب ضررا للنباتات الحساسة في أول الأمر لايلبث أن يؤثر فيما بعد على معظم النباتات عندما تتراكم كميات كبيرة من الأملاح.
- تركيز الأملاح بفعل التبخر والنتح في المناطق الحارة القاحلة وشبه القاحلة حيث يتبخر الماء تراكا الأملاح متراكمة على الأرض.

إن تراكم الأملاح يسبب ضررا كبيرا لتركيب التربة وفعالية النبات. فتراكم أيونات الصوديوم والكلسيوم والمغنزيوم والكلوريد والكبيرتات يمكن أن تساهم في مشكلة الملوحة. التركيزات العالية من الصوديوم تسبب ضررا للنبات بشكل مباشر فضلا عن تكسير تركيب التربة وإنقاص المسامية ونفادية الماء.

وتوصف التربة بأنها ملحية إدا احتوت على تلك الأيونات بشكل دائب تؤدي إلى رفع قيمة التوصيل الكهربائي لمستخلص التربة المشبعة Electrical conductivity of soil extract (Ec Soil Exit.) إلى أكثر من 4ملي سيمنز/سم (mS/cm). وعليه فقد صنفت النباتات المختلفة حسب استجابتها إلى ثلاثة مستويات رئيسية:

1- النباتات الحساسة Sensitive or Susceptible plants وهي النباتات التي تقل إنتاجيتها للنصف عندما تزداد الملوحة بمدى 04 إلى 8 ملي سمنز/سم لمحلول التربة المشبعة.
2- النباتات المعتدلة Moderate plants وهي النباتات التي تقل إنتاجيتها للنصف عندما تزداد الملوحة بمدى من 08 إلأى 12 ملي سيمنز/سم لمحلول التربة المشبعة.
3- النباتات المقاومة Resistant plants وهي النباتات التي تقل إنتاجيتها للنصف عندما تزداد الملوحة بمدى أكثر من 12 إلى 15 ملي سيمنز/سم لمحلول التربة المشبعة.

وثمة تصنيفات أخرى فالنباتات المعتدلة يمكن أن تصنف إلى معتدلة الحساسة، ومعتدلة المقاومة. ويوضح الشكل (04-17) استجابة بعض النباتات الاقتصادية إلى مستويات الملوحة المختلفة. وإن وجود الأملاح الدائبة في محلول التربة يؤدي إلى هبوط النمو والإنتاجية بطريقتين:



شكل (46): استجابة بعض النباتات الاقتصادية إلى مستويات مختلفة من الملوحة

.(Ayers and Westcot, 1976)

****** التأثير الاسموزي Osmotic effect:**

إن الأملاح الدائبة في محلول التربة تخفض الجهد المائي وبالتالي تسبب نوعا من الإجهاد المائي حيث تؤثر سلبا في عملية امتصاص النبات للماء المطلوب للنمو. وقد نوقش تأثير الإجهاد المائي على مختلف الجوانب الفسيولوجية والكيموحيوية وبالتالي فإن التأثير نفسه يحصل بفعل التأثير الأسموزي للأملاح.

*******التأثير الايوني الخاص Specific ion effdct:**

وهو تأثير الأيونات بفعل خصائصها الداتية على نمو النبات وتطوره خلال دورة حياته. ويمكن تقسيم التأثير الأيوني الخاص إلى نوعين من التأثيرات الثانوية:

- **التأثير السام Toxic effdct:**

وهو تراكم بعض الأيونات (التي تدخل في مكونات محلول التربة) في أنسجة النبات لدرجة السمية حيث تظهر أعراض دلك التأثير بشكل اصفرار للأوراق وظهور مناطق نخرة (ميتة) إضافة إلى دبول أوراق كثير من النباتات. وينتج عن دلك اضطراب كبير للفعاليات الحيوية في النبات نتيجة لتداخل الأيونات وتكوين معقدات عضوية مسببة خللا في الأيض النباتي. فقد دكرت بعض البحوث أن تلك التأثيرات تكون بشكل مباشر على الأغشية البلازمية الخارجية أو بعد دخول الأيونات إلى البروتوبلاست حيث يثبط النشاط الإنزيمي والبناء الحيوي للبروتينات. وقد وجد أن تركيز الصوديوم العالي في وسط جدور النبات من شأنه أن يحل محل الكالسيوم في الغشاء البلازمي وبالتالي تتغير نفادية دلك الغشاء والدي يصبح منفدا للأيونات المهمة مثل البوتاسيوم. كدلك تتأثر سلبا عملية البناء الضوئي بوجود أيونات الصوديوم أو الكلوريد التي تتراكم في البلاستيدات الخضر حيث تتثبط عمليات الفسفرة الضوئية أو الأيض الكربوني. أما الإنزيمات فهي الأخرى حساسة لتلك الأيونات وهدا يحدث في أنواع النباتات المختلفة سواء كانت تلك النباتات ملحية أو مقاومة أو حساسة للملوحة. وقد وضع العلماء بعض الأدلة السام للأيونات:

أ- الدائبات الغضوية غير ضارة للنباتات بدات التركيزات التي عندها تكون الأملاح ضارة. وهدا يعني أن هناك تأثيرات نوعية للأملاح لا تعتمد على التركيز.
ب- تختلف الأملاح في التركيزات التي عندها يبدأ تأثيرها الضار.
ج- وجود بعض الدائبات العضوية من شأنه أن يخفف من التأثير الضار للأملاح.
د- الكالسيوم يعمل كمضاد لتأثيرات الأملاح الضارة.

ومن خلال الدليلين جـ د فإنه يمكن التصور بأن نوعا من الحماية ضد التأثيرات الضارة للأملاح إما بوجود مركبات عضوية أو أملاح وهدا مايحصل بالفعل داخل أنسجة النبات. ومن الجدير بالدكر، بأن هناك مجموعة من مركبات عديد البيبتيد يمكن أن ترتبط بالعناصر المعدنية والتي تسمى Phytochelatins. تبنى هده المركبات عندما يكون هناك تراكما كبيرا للعناصر الثقيلة حيث ترتبط هده المواد مع تلك العناصر وتنتقل إلى الفجوات بوساطة ناقل خاص. وهدا يعني:

1- التأثير الضار للأيونات يمكن أن يخفف.
2- وجود هده المركبات دليل على الإجهاد المعدني.

6- عدم التوازن الغدائي Nutritional imbalance:

تسبب الأيونات الزائدة اضطرابات في التغدية المعدنية للنبات ودلك بإعاقة امتصاص أيونات معينة أو حث تراكم أيونات أخرى فمثلا زيادة تركيز الصوديوم يؤدي إلى خفض امتصاص العناصر الضرورية مثل البوتاسيوم والمغنيزيوم أو الكالسيوم أو إلى زيادة تركيز أيونات أخرى مثل النترات أو الفوفسفات (جدول 05-17) ومن جانب اخر قد يقلل الكالسيوم امتصاص وتراكم العناصر الثانوية مثل المنغنيز، البورن والحديد. ويمكن الاستنتاج بأن العانصر المسببة للملوحة إدا ماتراكمت بكميات كبيرة في النبات وإنما تؤدي إلى اضطرابات في تغدية النبات والتي تتمثل بهبوط تراكم بعض العناصر وزيادة تراكم عناصر أخرى وهدا يؤدي إلى اضطراب في تغدية النبات كدلك فإن تحمل النباتات بصورة عامة للعناصر

الثانوية أو العناصر الثقيلة يكون أقل من تحملها للعناصر الأساسية ففي كثير من الأحيان يمكن أن يمتص النبات كميات كبيرة من البوتاسيوم أو النترات دون أن تظهر أعراض سامة لكن زيادة تركيز بعض العناصر الثانوية (الثقيلة) منها يؤدي إلى اضطراب كبير في تغدية وفعاليات النبات من خلال تداخلها من الفعاليات الإنزيمية أو تثبيط امتصاص العناصر الأخرى ومن الجدير بالذكر بأن الأغشية البلازمية تعد هدفا رئيسيا لتأثير العناصر الثقيلة في أيض النبات.

جدول (06): تأثير مستويات مختلفة من الملوحة على تراكم العناصر الرئيسية أوراق القمح صنف بوكورا.

تركيز NaCl	ملجم/جرام وزن جاف				
مول م-٣	البوتاسيوم	الكالسيوم	المغنيسيوم	النيتروجين الكلي	الفسفور
صفر	٦١ر١	٦ر٦	٢ر٣١	٥١ر٨	٨ر٥
٥٠	٤٥ر٦	٤ر٩	٢ر٢٨	٥٧ر٥	١٠ر٠
١٠٠	٣٥ر٨	٤ر١	٢ر١٧	٥١ر٧	١٠ر٤
١٥٠	٢٩ر٣	٣ر٧	١ر٨٧	٤٣ر٩	١٣ر٤

7- اليات مقاومة الملوحة في النباتات Mechanisms of salt resistance in plants:

7-1- الية التفادي Avoidance mechanism:

يمكن للنبات أن يتفادى الإجهاد الملحي من خلال ثلاث اليات:

***الية عزل الملح سلبيا Passive exclusion of salts:**

يمكن أن يقوم النبات بعزل وإبعاد الأيونات المسببة للملوحة ودلك قد يتخد عدة أبعاد ومستويات على مستوى الكائن الحي أو أعضاء النبات أو حتى عضياته. فيمكن أن تكون الجدور غير منفدة للأملاح وبالتالي فإن النبات الدي يتميز بهده الالية لايمرر الأيونات المسببة للملوحة مثل الصوديوم عبر الأغشية البلازمية، وهكدا يقوم النبات بإبعاد الأيونات الضارة خارج جسم النبات. إلا أن هناك الية عزل على مستوى أعضاء النبات حيث يمكن للنبات أن يعزل الأيونات الضارة من الأعضاء دات الأهمية الحيوية مثل الأوراق إلى أعضاء أخرى أقل أهمية مثل أعناق الأوراق أو السيقان أو الجدور. وقد ارتبطب عملية مقاومة الملوحة في بعض النباتات بتدرج تناقصي للصوديوم من الجدور وحتى الأوراق ويقابل دلك تدرج تصاعدي للبوتاسيوم في هدا النظام. ويبدو أن عملية العزل معقدة دلك أن الكلوريد في مثل هده النباتات قد يزداد في الجدور والسيقان وحتى الأوراق.

***اليات استبعاد الملح الفائض Extrusion of extra salts:**

هده الاليات معنية بالتخلص من الملح الفائض إما بطريقة الإفراز Secretion أو الإخراج Excretion أو الاستبعاد Extrusion، وجميع تلك الاليات لابد من حدوثها بالية نشطة (صرف الطاقة). كما أن معظم حالات الية العزل التي نوقشت غير معروفة فيما إدا كانت بشكل سلبي Passive أو نشط Active وعليه فإن هناك عدم وضوح بهدا الخصوص. ويمكن أن تتخد تلك الاليات أشكال مختلفة فقد تكون عملية التخلص من الأيونات الضارة إلى الأوراق القديمة (إخراج) ويقوم بعد دلك النبات بالتخلص من تلك

الأوراق بتساقطها، أو يكون دلك بإبعاد الأيونات (استبعاد) إلى غدد ملحية Salts glands التي تتألف من خلايا جامعة للملح أو مخرجة له كدلك فإن بعض النباتات دات مثانات في نسيج البشرة Epidermal bladers كما في أنواع Atriplex حست تتم عملية ضخ الأيونات ضد التركيز إلى تلك التراكيب. وقد دكرت التقارير أن أكثر أنظمة الإخراج فعالية هو ماوجد في الطحلب الأخضر الملحي Dunaliella tertiolecta. وحينما ينمو هدا الطحلب في كلوريد صوديوم بتركيز 0.5 إلى 3.5 مولار، فإنه يقوم باستحثاث عملية سحب البروتونات بزيادة الملوحة مما يشير إلى تبادل $Na^+:H^+$ ويعد هدا بمثابة مضخة إخراج للصوديوم Na^+ extrusion pump. وثمة ملاحظة في نبات الأرز حيث يقوم بعزل الصوديوم ودلك بالحفاظ على مستوى عالي من البوتاسيوم. إن اليات الإخراج أو الإفراز لغرض التخلص من الملح الزائد يمكن أن تحصل داخل الخلية الواحدة، وتقوم كثير من النباتات المقاومة للملوحة بتنظيم تركيز الأيونات المسببة للملوحة مثل الصوديوم في البروتوبلازم من شأنه أن يعطي المجال لتراكم دائبات عضوية في السايتوبلازم تساعد في عمل موازنة أسموزية داخل الخلية بعملية التنظيم الأسموزي فضلا عن تلك المركبات العضوية توفر نوعا من الحماية للنظام الإنزيمي ضد الأيونات الضارة التي قد تتراكم في السيتوبلازم.

***التخفيف Dilution:**

تقوم بعض النباتات بالنمو السريع والمستمر وخلال دلك تمتص الماء بكميات كبيرة لمنع زيادة تركيز العناصر وهدا يؤدي إلى تكوين خلايا بارنشيمية كبيرة مما يجعل الأوراق أكثر سمكا. وأن عملية غلق الثغور تحت ظروف الملوحة من شأنه أن يحافظ على المحتوى المائي والدي يؤدي إلى ظاهرة التخفيف. ويطلق مصطلح العصارية أو التشحم Succulenceعلى ظاهرة زيادة المحتوى المائي في أنسجة النبات المعرض لتركيز عالي من الملح.

2-7- آلية التحمل Tolerance mechanism:

يكمن للنبات أن يتحمل الملح من جراء تراكم الأيونات ويبدو أن هده الالية هي عكس الية التفادي ويمكن تلخيص الاليات الفرعية كما يلي:

***التنظيم الأسموزي Osmoregulation:**

تقوم كثير من النباتات يتحمل الإجهاد الأسموزي الناجم عن الأملاح بعملية التنظيم الأسموزي ودلك بنوعين:

- تفادي نزع الماء Dehydration avoidance.
- تحمل نزع الماء Dehydration tolerance.

ويمكن أن يقوم النبات بتفادي نزع الماء ودلك بزيادة تركيز الأيونات أو الدائبات بشكل عام لدرجة يستمر معها تدفق امتصاص الماء إلى جسم النبات. إن عملية تراكم الدائبات سواء كان مصدرها الأيونات الوجودة في بيئة النبات أو أنها عضوية يقوم النبات ببناءها داخليا تسمى التنظيم الأسموزي أو التعديل الأسموزي Osmotic adjustment. ومما لا شك فيه أن عمليات امتصاص الأيونات يكون بالية نشطة (بصرف طاقة) وبناء الدائبات من خلال تحليل المركبات الكربوهيدراتية والبروتينية المعقدة إلى مركبات بسيطة دائبة المهمة من أجل الاستمرار في خفض الجهد الأسموزي لاستمرار امتصاص الماء. وهناك

اعتقاد جازم بأن هبوط نمو وإنتاجية النباتات بفعل الملوحة إنما هي نتيجة للتنظيم الأسموزي بين النبات وبيئته. أما الية تحمل نزع الماء فأن النبات يتعايش مع ظروف فقدان الانتفاخ لكن لابد من إيقاف نمو النبات وإبقاء الخلايا في حالة عدم النمو Nongrwiong state.

***تحمل نقص المغذيات Tolerance of nutrient deficientcy:**

يمكن لبعض النباتات المتحملة للملوحة أن تديم عملية امتصاص البوتاسيوم تحت ظروف الملوحة مما يجعلها في وضع تقوم بعملية التحمل ودلك بتفادي نقص المغذيات.

***تحمل الضرر الابتدائي الغير مباشر Tolerance of primary indirect strain:**

تشمل هده الالية التخلص من المواد السامة التي قط تتراكم بفعل التعرض للملوحة، أو تفادي تثبيط النمو بفعل التأثير الاسموزي للأملاح ودلك بالية التنظيم الأسموزي، ويمكن أن يكون دلك بالية تحمل الأنزيمات Enzyme tolerance حيث أن بعض الأنزيمات تتحمل تركيزات عالية من الأملاح دون أن يتأثر نشاطها، ويمكن لبعض النباتات أن تغير مساراتها الحيوية الخاصة بعملية تثبيت CO_2 (حسب بيئتها) من المسارات ثلاثية الكربون C_3 Pathways إلى المسارات رباعية الكربون C_4 Pathways أو المسارات الخاصة بالنباتات المتشحمة، دلك أن الأنزيم (Phophoeneole pyruvate carbxylase) Peco قد يتحفز بكلوريد الصوديوم وبالتالي قد تنشط خصائص التحمل للملوحة.

***تحمل الضرر الابتدائي المباشر Tolerance of primary direct strain:**

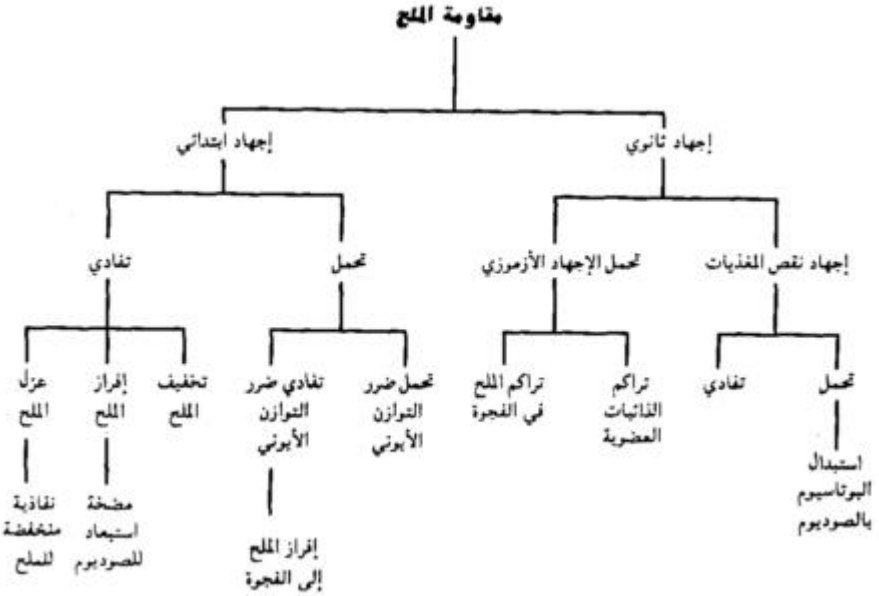
وهو تأثير المفاجئ للصدمة الملحية Salt shock وتبدو النباتات الغضة (الحديثة) الحاوية على كميات قليلة من الأملاح أكثر حساسية للصدمة الملحية من النباتات القديمة. ويبدو أن التأثير الضار لدلك يكون من خلال تدمير النظام الغشائي في الخلية، وعليه فإن النباتات المتحملة للملوحة وفق هده الالية دات أغشية لها خصائص معينة لمقاومة الملوحة. قد دلت الدراسات العديدة في هدا المجال أن أغشية الثايلاكويد في البلاستيدات الخضرا أو الميتكوندريا قد تتعرض سلبا بفعل الإجهاد الملحي أو المائي. كدلك فإن قدرة الأغشية البلازمية في السيطرة على تنظيم مرور الأيونات الضارة المسببة لمشكلة الملوحة إلى السيتوبلازم أو الفجوات إنما هي خاصية حاسمة لتحديد النباتات الحساسة والمقاومة. وقد لوحظ في مناقشة سابقة كيف تقوم الخلية في النبات المقاوم للملوحة بإبعاد الأيونات الضارة إلى الفجوة لغرض التخلص من وجودها في السيتوبلازم ومن مراكز الأيض المهمة فيه.

يوضح الشكل (05-17) الأنواع المختلفة المحتملة لتحمل الملوحة (أملاح الصوديوم).

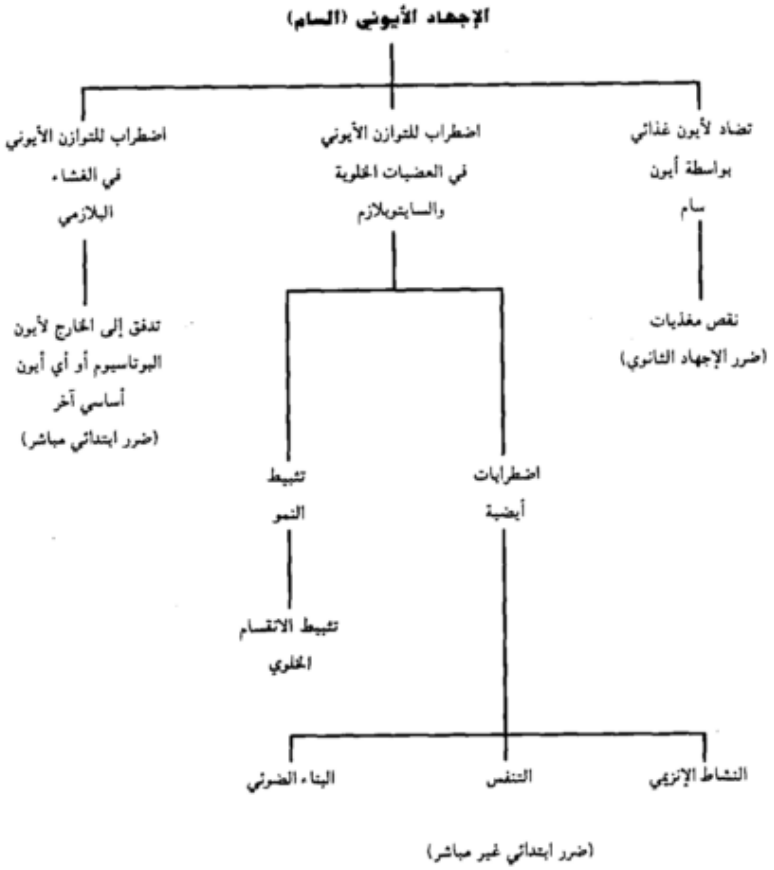
8- **الإجهاد الأيوني Ion stress:**

وهو الإجهاد الناجم عن وجود أيونات سامة وقد قسمت العناصر إلى ثلاث مجموعات حسب سميتها للنباتات:

1- العناصر غير السامة Nontoxic elements.
2- العناصر السامة بتركيزات وسطية Toxic in medium concentration.
3- العناصر السامة بتركيزات منخفضة (05جزء بالمليون أو أقل)Toxic in low cocentration.



شكل (47) الأنواع المختلفة المحتملة لمقاومة أملاح الصوديوم.



شكل (48) أنواع أضرار الإجهاد الأيوني السام.

9- إجهاد درجة الحرارة Temperature stress:

يمكن مناقشة ثلاثة جوانب رئيسية في موضوع إجهاد درجة الحرارة والتي تتركز حول تأثير درجة الحرارة المسببة للأضرار الاتية:

أ- ضرر التبريد Chilling injury.
ب- ضرر التجميد Freezing injury.
ج- ضرر درجة الحرارة العالية High temperature injury.

10-ضرر التبريد Chilling injury:

تتضرر بعض النباتات وخصوصا دات الأصل الاستوائي وشبه الاستوائي إدا ما تعرضت إلى درجات حرارة منخفضة مفاجئة ألى قليلا من درجة التجمد. ومن جملة النباتات الحساسة لظروف البرودة الدرة، الفاصولياء، الارز، الطماطم، الخيار- البطاطا الحلوة والقطن، وتظهر بعض الأعراض نتيجة لتأثير مدى درجات الحرارة من 05-15 م ومن تلك الأعراض بهوت لون النبات أو ظهور مناطق نخرة (ميتة) على الأوراق، وإدا ماتعرض المجموع الجدري لتلك الظروف فإن النبات قد يدبل كدلك فإن التعرض المفاجئ لدرجات الحرارة الباردة من شأنه أن يحدث صدمة برودة Cold shock تسبب ضررا للنباتات. ويمكن تلخيص الأضارا الفسيولوجيا والكيموحيوية للتبريد كما يلي:

1- تثبيط عملية البناء الضوئي.
2- تثبيط عمليات نقل الكربوهيدرات.
3- معدل أبطأ للتنفس.
4- تثبيط عملية بناء البروتين.
5- زيادة تحلل البروتينات.

ويبدو أن تلك الاستجابات إنما تعتمد على الية إجمالية تتضمن فقدان خصائص الأغشية بفعل التبريد. فعلى سبيل المثال فإن عملية ارتشاح كبير للدائبات في أنسجة النبات الحساس للبرودة عند وضعها في ماء درجة حرارته صفر مئوي مقارنة مع أنسجة النبات المقاوم للبرودة. وهدا يعكس مدى الضرر الحاصل للأغشية البلازمية. كدلك فإن تثبيط عمليات التنفس والبناء الضوئي بفعل البرودة تعكس الضرر الحاصل للنظام الغشائي للبلاستيدات الخضر والميتوكندريا. وقد قدمت تفسيرات لمقاومة بعض النباتات للبرودة والتي يمكن مناقشتها على أساس خصائص الأغشية البلازمية. مما هو معروف بأن الأغشية البلازمية مؤلفة من طبقة دهنية مزدوجة وتتداخل معها مركبات بروتينية. وأن الخصائص الفيزيائية لتلك الدهون متأثرة بالبروتينات الغشائية التامة Integral membrane proteins والتي تشمل القنوات البروتينية التي تنظم مرور المواد والإنزيمات التي تعتمد عليها الأنشطة الأيضية. ويمكن القول بأن النباتات الحساسة للبرودة دات نسبة عالية من سلاسل الأحماض الدهنية المشبعة وهده الأنواع من الأغشية تميل للتصلب وتتحول إلى حالة شبه بلورية عند درجة حرارة أعلى قليلا من الصفر المئوي. وحينما تصبح الأغشية أقل ميوعة فإن المكونات البروتينية فيها لاتعمل بشكل منتظم. وعليه تتعثر عملية نقل الدائبات من الخلية وإليها كما تتثبط عملية وصول مركبات الطاقة وتتأثر عملية الأيض المعتمدة على الأنظمة الإنزيمية. ومن جانب اخر فإن دهون الأغشية البلازمية من النباتات المقاومة للبرودة تحوي نسبة كبيرة من أحماض دهنية غير المشبعة تزداد مما يوحي بدورها في مقاومة تلك الظروف. وعملية التأقلم في حقيقتها تعمل على خفض درجات الحرارة

التي عندها تبدأ دهون الغشاء بالتحول التدريجي من السيولة إلى الحالة شبه البلورية وبالتالي توفير نوع من الحماية ضد الضرر الناجم عن التبريد.

11- ضرر التجمد Freezing injury:

عندما يتعرض النبات لظروف التجمد فإن بلورات ثلجية قد تتشكل في بادئ الأمر في الجدار الخلوي وفي هده المرحلة فإن الحالة لا تبدو خطرة على النبات حيث يمكن الشفاء منها بالتدفئة. لكن بإطالة فترة التجمد فإن البلورات الثلجية في الجدار لاتلبث أن تستمر بالتشكل والامتداد إلى البروتوبلاست مما يؤدي إلى أضرار مميتة. وفي هده الحالة يمكن القول بأن النباتات المقاومة قد تحد من تشكل البلورات في الجدار الخلوي والمسافات البيئية.

تتباين المقدرة على تحمل درجات حرارة تحت الظروف الطبيعية في مختلف أنواع النباتات. فعلى سبيل المثال فإن البدور والأنسجة المنزوعة الماء جزئيا والسبورات (الأبواغ) الفطرية يمكن حفظها لفترة طويلة جدا عند درجات الحرارة القريبة من الصفر المئوي. كدلك فإن الخلايا الخضرية المميأة Hydrated يمكن أن تبقى حية إدا بردت تبريدا سريعا لتفادي تشكل بلورات ثلجية كبيرة والتي يمكن أن تكبر ببطء وتمزق التراكيب الدقيقة للعضيات الخلوية. والبلورات الثلجية المتشكلة خلال التجمد السريع صغيرة بحيث لايمكنها أن تسبب أضرار ميكانيكية للتراكيب الخلوية. أما تدفئة الأنسجة لإرجاع الحالة الطبيعية لا بد وأن يكون سريعا أيضا لمنع تحول البلورات الثلجية إلى بخار ماء. إن زيادة حجم البلورات الثلجية حتى تبلغ أحجام ضارة يمكن أن تحصل ضمن درجات الحرارة من 10° م إلى 100° م. ويمكن تلخيص الأحداث التي تجري في أنسجة النبات نتيجة لخفض درجة الحرارة إلى تحت درجة تجمد الماء:

1- تبريد فائق للمساحات البيئية.
2- تشكيل بلورات ثلجية في المساحات الخارجية لأن تركيز الدائبات قليل.
3- يمنع الغشاء البلازمي تكوين مراكز ثلجية داخل الخلايا.
4- وحيث أنه لايوجد اتصال بين المراكز الثلجية خارج الخلايا والماء الداخلي فإنه يتشكل نوع التدرج في ضغط البخاري بين خارج الخلية وداخلها.
5- ثمة توازن يتكون إما بين الماء المتبخر من الخلية والثلج الخارجي وإما أن يتشكل التوازن بتكوين ثلج داخلي.
6- يعتمد هدا التوازن على معدل التبريد فيما يخص نفادية الغشاء البلازمي ونسبة المساحة السطحية إلى حجم الخلية.
7- مقدار نزع الماء في البروتبلازم يعتمد على التركيز الأسموزي الداخلي ودلك لابد وأن يعتمد على نفادية الغشاء البلازمي والمساحة السطحية المتاحة للتدفق إلى الخارج. وإدا كان هدا التدفق غير كاف فإن توازنا لابد وأن يتكون بتكوين ثلج داخلي والدي يكون عادة قاتلا.
8- يصبح الضرر واضحا بعد عملية التدويب.

10- مقاومة التجمد Freezing resistance:

يمكن تحسين التجميد عند 10م ودلك بالتعويض المسبق إلى ظروف التبريد (04م) أو عن طريق معاملة النبات بحامض الابسيسيك ABA دون التعرض للبرودة. إن تلك المعاملات تسبب تغيرات في نمط البروتينات الجديدة المبنية، ويبدو أن هناك نوعا من التشابه بهدا الخصوص بين التعرض للتبريد أو المعاملة بحامض ABA. وإضافة إلى دلك فإن الدراسات التي أجريت لغرض تحديد المورث المسؤول عن بناء تلك البروتينات قد أوضحت أن الحامض النووي الريبوزي mARN نفسه يمكن أن يستحث في كلتا المعاملتين مما ينعكس على نوع البروتيانت المبنية.

يتضمن تأقلم بعض النباتات الخشبية لكبح تكوين بلورات ثلجية حتى عند درجات حرارة منخفضة جدا عن نقطة التجمد النظري. وقد لوحظ دلك في كثير من الأشجار مثل البلوط Oak، الدردار Elm، الجوز Walnut، الوروود Rose، التفاح Appel، الخوخ Peach والكمثري Pear وغيرها. وتعتمد مقاومة تلك النباتات للتجمد على سعة المساحة خارج الخلية لإيواء بلورات الثلج المتكونة فضلا عن قدرة البروتوبلاست على تحمل نزع الماء. وبالتالي لا غرابة أن بعض النباتات المتحملة للإجهاد المائي هي أيضا متحملة للتجمد.

11- ضرر درجة الحرارة العالية High temperature injury:

يشمل ضرر درجات الحرارة العالية الإجهاد الحراري Heat stress والصدمة الحرارية Heat shock. وفي الحقيقة فهناك أنواع قليلة من النباتات يمكن أن تتحمل درجات الحرارة أكثر من 40م. وقد لوحظ أن الأنسجة أو الخلايا النباتية منزوعة الماء وغير النامية يمكن أن تتحمل درجات الحرارة العالية مما لتلك الخلايا الممتلئة النامية (جدول 06-17). إلا أن هناك حالات استثنائية كثيرة، فعلى سبيل المثال فإن البدور الجافة يمكنها أن تتحمل 120م وحبوب اللقاح تتحمل 80م. ومن تلك الكائنات يلاحظ أن الكائنات بدائية النواة يمكنها النمو فوق 60م.

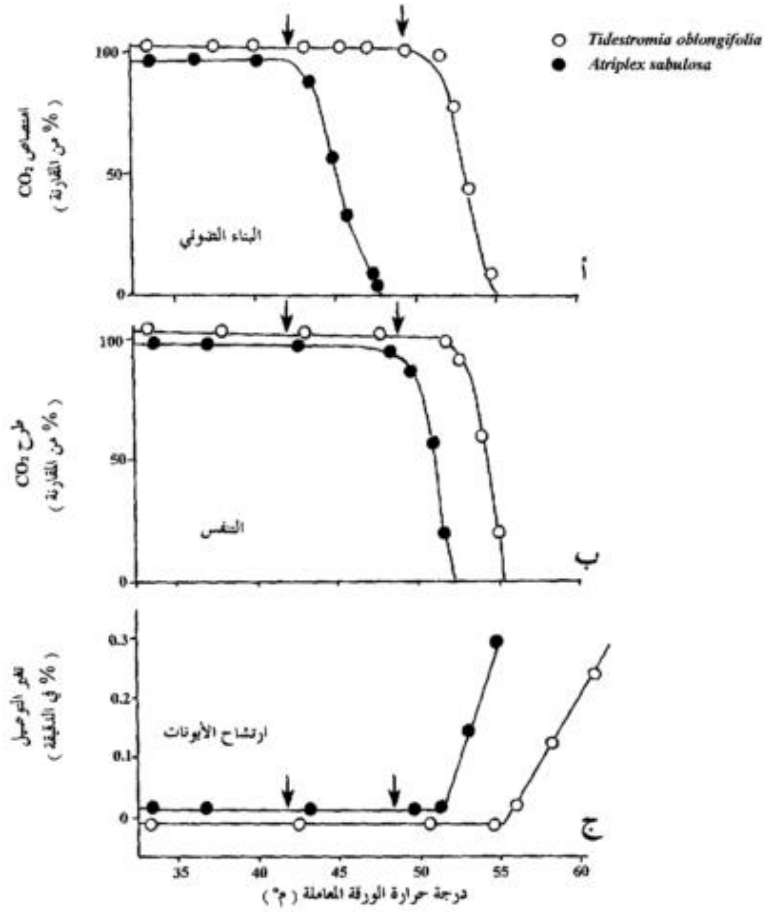
يمكن إيجاز أعراض الأضرار الناجمة عن درجات الحرارة العالية بظهور تبقعات وتنخر وخصوصا على السيقان والسويقات تحت الفلقية Hypocotyls، وكدلك يمكن ملاحظة تبقعات شاحبة على الأوراق والثمار أو يمكن أن تموت تلك الأجزاء من النبات ومسببات تلك الأضرار يمكن إيجازها كمايلي:

1- تثبط عمليات البناء الضوئي والتنفس، حيث بزيادة درجة الحرارة فإن نقص معدلات عملية البناء الضوئي يكون أسرع من معدلات التنفس (شكل 08-17 أ،ب). وأن درجة الحرارة التي عندها تكون كمية CO_2 المثبتة بعملية البناء الضوئي مساوية لكمية CO_2 المتحررة بعملية التنفس تسمى درجة حرارة نقطة التعويض Temperature compoensation point. وأعلى من هده النقطة فإن عملية البناء الضوئي لا يمكنها تعويض الكربون المستعمل كمادة تفاعل في عملية التنفس. وثمة ملاحظات لهدا المبدأ حيث تهبط المكونات الكربوهيدرات وتفقد الخضروات والفواكه الطعم الحلو الدي تمتاز به تحت الظروف الحرارية العالية. كما أن أوراق الظل دات (درجة حرارة نقطة التعويض) التي تكون عادة أقل مما لتلك المعرضة لأشعة الشمس بشكل طبيعي بما تحويه من حرارة وضوء. ومن الجدير بالملاحظة أن التنفس السريع نسبة إلى البناء الضوئي عند درجات الحرارة العالية يكون أكثر وضوحا وتحدردا في النباتات ثلاثية الكربون مما للنباتات رباعية الكربون أو النباتات المتشحمة (العصارية) دلك أن عمليات التنفس الضوئي والتنفس العادي تستمر في الارتفاع في النباتات ثلاثية الكربون تحت تلك الظروف.

جدول (07): درجات الحرارة العالية التي تسبب قتل النباتات أو أعضاء النبات

النبات	درجة الحرارة القاتلة °م	مدة التعرض
التبغ	٤٩ - ٥١	١٠ دقائق
القرع	٤٩ - ٥١	١٠ دقائق
الذرة	٤٩ - ٥١	١٠ دقائق
الليمون الحامض	٥٠٫٥	١٥ - ٣٠ دقيقة
الصبير	أكثر من ٦٥	-
أوراق البطاطس	٤٢٫٥	ساعة
بادرات الصنوبر	٥٤ - ٥٥	٥ دقائق
بذور البرسيم	١٢٠	٣٠ دقيقة
ثمار العنب	٦٣	-
ثمار الطماطم	٤٥	-
حبوب لقاح الصنوبر	٧٠	ساعة
حازيات مياة (Hydrated)	٤٢ - ٥١	-
حازيات منزوعة الماء (Dehydrated)	٨٥ - ١١٠	-

2- تغيرات سلبية في خصائص الأغشية البلازمية والبروتينات، فزيادة ميوعة الدهون الغشائية عند درجات الحرارة العالية ترتبط مع فقدان وظائف الأغشية الفسيولوجية (08-17 ج) وقد وجد أن تأقلم بعض النباتات لتلك الظروف مرتبطة بدرجة تشبع الأحماض الدهنية في دهون الأغشية والتي تجعلها أقل ميوعة.



شكل (49) استجابة بعض النباتات للإجهاد الحراري

أ- البناء الضوئي، ب- التنفس، ج- ارتشاح الأيونات.

تشير الأسهم إلى درجة الحرارة البدائية لتثبيط البناء الضوئي.

النتائج توضح أن النبات Atriplex أكثر حساسية للحرارة من النبات Tidestromia ومن الجانب اخر فإن درجات الحرارة العالية تسبب نقصا في قوة الروابط الهيدروجينية والتداخلات الكهروستاتيكية Electrostatic interaction بين المجاميع القطبية للبروتينات ضمن الطور السائل للأغشية البلازمية. وتميل بروتينات الغشاء التامة Integral membrane proteins إلى الارتباط بقوة مع الطور الدهني. وعليه فإن درجات الحرارة العالية تقوم بتحرير تركيب الغشاء مما يؤدي إلى ارتشاح الأيونات منها. إن تغيرات خصائص الأغشية وقدرتها على السيطرة على مرور المواد من الخلية وإليها دات تأثير كبير على عمليات رئيسية في خلايا النبات مثل عميلات البناء الضوئي والتنفس.

12- تأقلم النباتات لدرجات الحرارة العالية Acclimation of plants to high temperatures:

يمكن لبعض النباتات أن تتحمل درجات الحرارة العالية ودلك بتكوين نوع من القدرة على تحمل الضرر. ويشمل دلك التكيفات التشريحية والفسيولوجية بطريقة مماثلة لما يحصل في التكيف للإجهاد المائي الدي ينقص استعمال الماء بواسطة تبديد الطاقة. وفي البيئات المشمسة الدافئة حيث تكون الأوراق في تحملها الأقصى، فإن أية زيادة إضافية للحرارة ناجمة عن نقص عملية التبخر للماء أو زيادة امتصاص للطاقة يمكن أن تسبب تلفا للورقة. وحينما ينقص امتصاص الطاقة وتبرد الورقة فإن القوة الموجهة لامتصاص الماء تنقص كدلك. ويمكن الاستنتاج بأن كلا المجموعتين من النباتات المقاومة للإجهاد المائي أو المقاومة للحرارة إنما تعتمد على التأقلمات نفسها والتي يمكن إيجازها كما يلي:

1- وجود شعيرات ومواد شمعية على سطح الورقة لعكس الحرارة.
2- التفتف الأوراق وتغيير اتجاهاتها لتلاقي أشعة الشمس الحارة.
3- نمو أوراق صغيرة مجزأة لتقليل سمك الطبقة المحيطة وبالتالي تضخيم عملية فقد الحرارة. وتمتلك بعض الأعشاب الصحراوية أوراق دات شكلين لتفادي الحرارة الزائدة. ومن أمثلة تلك الأعشاب Encelia farinosa الدي يعطي أوراق خضر عديمة الشعيرات في الشتاء وتستبدل بأوراق بيض زغبية في الصيف للغرض أعلاه.

ومن جانب اخر فإن درسات مستفيضة قد أجريت على تأثير الزيادة المفاجئة لدرجة الحرارة في تأقلم النباتات والكائنات الدقيقة لظروف ارتفاع درجة الحرارة القاتل. وقد استخلصت تلك الدراسات أن هناك بروتينات معينة يجري بناؤها تحت ظروف الارتفاع المفاجئ لدرجة الحرارة تعرف ببروتينات الصدمة الحرارية Heal shock proteins (HSP_s). وشخصت ناسخات خاصة بتلك البروتينات ($mARN_s$) بعد فترة قصيرة من الصدمة الحرارية (02 إلى 5 دقائق). ووجد أن الخلايا أو النباتات المستحثة لبناء تلك البروتينات تبدي تحملا حراريا إيجابيا حيث يمكن أن تتحمل درجات حرارة كانت سابقا تقتل تلك الخلايا أو النباتات. واتضح في السنوات الأخيرة أن تلك البروتينات تمثل عوامل حماية للبلاستيدات الخضر والأنوية، فضلا عن أن قسما منها إنزيمات مرتبطة بأليات التحمل الحراري مثل ثبات البروتينات والتشبع للأحماض الدهنية الخاصة بدهون الأغشية.

تاريخ الابحاث في مجال التغدية المعدنية:

جسي اريسطو (325-382 ق.م) يتشكل النبات ابتدءا من عناصر التربة فكل شيء يأتي من التربة، فنمو النبات هو نتيجة تحول التربة الى نبات.

أما أبحاث Van Hel mont (1577-1644) جزء من النبات يتشكل خاصة من ماء السقي وبقية الوزن مصدره التربة. لم يكن يتصور هدا الباحث بأن الهواء بإمكانه المساهمة في إنتاج الكتلة النباتية. بما أن الشيء الوحيد الذي أضافه إلى التربة هو الماء فحسب رأيه ادن الماء يتحول إلى مادة نباتية.

*هده الفكرة ليست خاطئة تماما. فجزء من الوزن النباتي مصدره الماء فعلا. حيث يساهم الماء بتوفير جزيئات الهيدروجين للماء العضوية. (12 درة هيدروجين لجزيء الغلوكوز مصدرها الماء).

-بعد قرن من تجارب Van Hel تلتها أبحاث Hales حيث تميزت بتطور أفرع الكيمياء، وقد بين بأن المادة العضوية تحتوي على عنصر الكربون. بما أن المادة العضوية تحتوي على عنصر الكربون والماء لا يحتوي على هده الأخيرة فمصدر الكتلة النباتية ليس الماء فقط. فافترض بان نسبة كبيرة من وزن النبات مصدره غاز الكربون CO_2.

-تواصلت الأبحاث وأدلت دراسات Wod Dward بان النبات لا يستطيع النمو في الرمل عند سقيه بماء المقطر فقط.

-أما دراسات Desaussure بينت بأن العناصر المعدنية ليست بنفس الأهمية عند النباتات فبعضها ضروري وأخر غير ضروري.

-كما أدلت بحوث Sprengel بأن نقص بعض العناصر المعدنية لها تأثير كبير على النباتات وقد تعيق نموها.

-واصل Boussingualt الأبحاث وأوضح بأن التربة بحاجة الى تجديد العناصر المعدنية.

-أما الباحث Von Sach توصل إلى إمكانية زراعة النباتات ونموها في الاوساط المائية (المحاليل المائية) وبين أن Fe, S, Ca, Mg, K, P, et N هي عناصر ضرورية لنمو النبات.

**** محلول الباحث Sacks:**

أول من استعمل المزارع المائية للكشف عن العناصر الضرورية لحياة النبات.

*محلول **كنوب** المبتكر من طرف الكيميائي الألماني Wilhellm Knop (1817-1891) في إطار الأبحاث الخاصة بسرعة نمو النبات داخل المخابر.

2- أهم العناصر المعدنية التي يحتاجها النبات:

تقسم إلى عناصر عضوية (C, O, H)، وعناصر معدنية (Fe, S, Zn, Mg, Ca, P, N……..).

*كما تقسم إلى عناصر كبرى (P, Mg, Ca ……).

*عناصر صغرى (Cu, Zn, Fe…….).

3- تزود النبات بالعناصر المعدنية:

يحصل النبات على العناصر المعدنية مباشرة وبسهولة من التربة في بعض حالات الأتربة يمكن ملاحظة نقص بعض العناصر على نمو النبات. خاصة الأتربة شديدة الحموضة او القلوية حيث تكون العناصر المعدنية كثيرة التثبيت بحبيبات التربة، وغير متوفرة في محلول التربة.

تحتاج النباتات الى العناصر الاساسية بكميات كبيرة من اجل نموها، ومحتوى التربة لا يؤمن نمو النبات على المدى البعيد (أي لعدة سنوات) لان التربة ستفتقر الى هذه العناصر بفعل الزراعة المتكررة ومن اجل التنمية المستدامة للتربة، يجب المحافظة على خصوبتها وتحسينها باضافة عناصر مغذية في صورة اسمدة عضوية او معدنية .

عند توفر العناصر المعدنية بكميات غير كافية يكون مردود النبات ضعيف وجودة المنتوج رديئة لذلك ينصح باجراء تحاليل للتربة لمراقبة محتواها من العناصر المعدنية والتحكم في كمية الاسمدة المضافة وكذلك جودة وكمية المردود.

*نقص حاد: اعراض نقص العنصر المعدني واضحة على النبات اضافة الى مردود ضغيف وجودة رديئة

*نقص ملحوظ: اعراض نقص العنصر غير مشاهدة لكن المردود ضعيف ونوعيته رديئة نسبيا.

*تغذية مثلى: نمو جيد، مردود كبير، نوعية جيدة.

*السمية: نمو ضعيف، مردود ضعيف، زيادة ضارة بالنبات كما هو الحال مع العناصر الثقيلة.

اهمية بعض العناصر المعدنية وتاثيرها على النبات:

1- عنصر الازوت (N) :

*يحتاج اليه النبات بنسبة 1-5 %

*يمتص على صورة نترات NO_3^- او امونيوم NH_4^+

*ضروري لبناء الاحماض الامينية والبروتينات.

*يدخل في تركيب الاحماض النووية (ADN ; ARN)

*يدخل في بناء جزيئة الكلوروفيل.

*متنقل في النبتة.

*يزيد في كمية الضغط داخل الخلايا.

على الرغم من توفر هذا العنصر في الجو بنسبة..... الا ان النبات لا يستطيع الحصول عليه الا اذا تحول الى NO_3 بفضل احياء التربة (بكتيريا المتبقية لعنصر الازوت).

م1/احياء التربة: يوجد في 1 كغ من التربة الخصبة:

*3000 مليار من البكتيريا.

*400 مليون من الفطريات.

*50 مليون من الطحالب.

*30 مليون وحيدات الخلايا + النياتود وديدان اخرى.

م2/من انواع البكتيريا المثبة للازوت Rhizobium بكتيريا العقد الجذرية المتواجدة على جذور العائلة البقولية (الفراشية).حيث تساعد على تحويل الازوت الجوي NO_2 = الى NO_3تحت تاثير انزيم Nitrogenase .وتمثل هذه العلاقة بين البكتيريا والنبات علاقة التعايش (تبادل منفعة).

تنتشر كمية كبيرة من النترات التي تنتجها بكتيريا العقد الجذرية في التربة. فمثلا زراعة نبات الفصة (Luzerne) تؤمن اكثر من 500 كغ ازوت في الهكتار.

1-1تاثير نقص عنصر الازوت:

- صغر حجم كل اعضاء النبات.
- كثافة النباتات الضغيفة (ضغف Tallage).
- اثمار مبكر.
- محتوى الثمار والبذور من البروتينات قليل.
- جودة المنتوج رديئة.

1-2اعراض نقص عنصر الازوت:

- نبات قصير (قزم).
- اصفرار الاوراق وتحولها الى برتقالية ثم سقوطها.

1-3التربة العرضة لنقص N_2:

- التربة غير مسمدة.
- التربة الرملية لانها نفوذة سهلة الغسل.
- التربة عالية الحموضة والفقيرة من الدبال.

1-4التحسينات:

- اضافة عنصر الازوت في التربة او الرش على الاوراق.
- تحسين الصرف في الاتربة المعرضة للغمر بالمياه من اجل التخفيف من عملية Dénitrification.
- تحسين بنية التربة والتسميد الاخضر.
- يضاف عنصر الازوت في مرحلة نمو النبات وليس قبل دلك لان هدا العنصر سهل للغسل بواسطة مياه الري او الامطار.

2-عنصر الفسفور (P):

يحتاج اليه النبات بنسبة 0.1-0.5 ٪.

*يمتص على صورة ايون $H_2PO^{-}_2$ او $H_2PO_4^{-2}$.

*ضروري لبناء جزيئات الطاقة وتحولاتها (ATP, ADP).

*في بناء الاحماض النووية (ADN, ARN).

*يساعد على التفاعلات والتنضيمات الانزيمية.

*ضروري لنمو الجدور وانتاج البدور.

*سهل التنقل والحركة داخل النبات.

2-1امتصاص عنصر الفسفور:

يمتص بمساعدة الفطريات المتعايشة في الجدور (Mycrohizes)، في الطبيعة حوالي 90٪ من النباتات جذورها متعايشة مع الفطريات. منها 83 % ثنائيات الفلقة، 79 % احاديات الفلقة اما عاريات البذور 100 %.

وهذا النوع من التعايش، يساعد كذلك على امتصاص النبات للماء، يزيد من امتصاص العناصر المعدنية خاصة Zn, Cu, Cl كما يزيد من تحسين قوام وبنية التربة.

2-2تاثير نقص عنصر الفوسفور:

- تباطؤ في النمو.
- انخفاض كثافة النباتات (Tallage) .
- نقص في نمو الجذور.
- تاخر مرحلتي الازهار والاثمار.
- نقص في محتوى البروتينات والفيتامينات.
- ضعف مقاومة النبات للجليد

2-3اعراض النقص:

- تميل الوراق المسنة الى اللون الاحمر البنفسجي.
- احمرار لون الساق.
- ساق ضعيفة وصلبة.
- موت الاوراق

2-4-الاتربة المعرضة لنقص (P):

- التربة الحامضية (PH < 5.0)
- التربة القاعدية (PH > 7.5)

2-5-التحسينات:

- اضافة الاسمدة الفوسفاتية حسب حموضة التربة.
- فضلات طبيعية في حالة التربة الحامضية الى المعتدلة والفوسفات الممتاز في حالة التربة القاعدية.
- تعديل حموضة الاتربة في مجال PH معتدل الى حموضة خفيفة.

3-عنصر البوتاسيوم (K) : يوجد في النبات بنسبة 0.5-6 %

- يمتص على صورة ايونات K^+ .
- يساعد على حركة وانتقال الماء وكذلك الضغط الحلولي.
- يلعب دور في مضخة البروتونات لنقل الايونات.
- عامل مرافق للعديد من الانزيمات.
- ضروري لبناء البروتينات ، ATP، وكذلك البناء الضوئي .
- يساعد على اقتصاد نسبة الماء داخل النبات ويخفض من النتح.
- يزيد من سمك الجدر الخلوية مما يساعد على مقاومتها للفطريات والحشرات وكذلك الجليد.
- يزيد من مردود التركيب الضوئي.
- تحتاج البقوليات، البنجر السكري، البطاطس، الذرى، الخرطال الى كمية كبيرة من عنصر K .
- سهل الحركة داخل النبات.

3-1تاثير نقص عنصر البوتاسيوم :

- انتاج المادة النباتية محدود (سكريات وبروتينات بكميات قليلة).
- طعم غير مرغوب فيه.
- ضعف المقاومة للجليد، الجفاف، الهواطل، الفطريات والحشرات.
- معدل النتح مرتفع.
- حفظ الخضر والفواكه غير جيد.

3-2اعراض النقص:

- تحول لون الاوراق الى بني مخضر ثم الى بني محمر.
- شحوب واصفرار الاوراق المسنة واحتراقها ابتداءا من الحواف ثم موتها.
- فقدان النبات للانتاج ثم يذبل (ساق ضعيف).
- التواء الاوراق

3-3الاتربة المعرضة لنقص K:

- الاتربة الغضارية (تثبيت K^+) والذبالية.
- التربة الرملية (النفاذية).
- التربة الفقيرة اصلا لعنصر K.

3-4التحسينات:

- رش مباشر بواسطة محلول سلفات البوتاسيوم 2%.
- اضافة اسمدة بوتاسية خاصة في التربة الغضارية
- اضافة K بانتظام وحسب استغلال التربة.

4-من بعض العناصر الصغرى:

عنصر الحديد (Iron) (Fe) :

- يتواجد في النبات ب : 10-1000 ppm .
- يمتص على شكل Fe^{2+} Fe^{3+}
- مراقبة الاكسدة والارجاع.
- ضروري لبناء البروتينات وصبغة الكلوروفيل.
- غير متنقل داخل النبات.

4-1امتصاص عنصر الحديد:

- في التربة الحامضية عنصر Fe سهل الامتصاص.
- في التربة القلوية يوجد اليتين الامتصاص Fe
أ* عند ثنائيات الفلقة واحاديات الفلقة (النجيليات).
- تغيير حموضة منطقة الجذور عن طريق بروتينات H^+

- تحويل الصورة الايونة للحديد Fe^{++} (الغير منحلة) الى الصورة Fe^{+2} وذلك بمساعدة Chélateur مثل المركبات الفينولية، تفرزها الجذور النباتية وتمسك ب Fe^{+3} ليمتصها النبات وعلى مستوى السيتوبلازم يمتص Fe^{+2} بواسطة انزيم Fe^{+3}_chélate_réductase المتواجد بوفرة بخلايا بشرة الجذور (ياخذ الانزيم Fe^{++} وتفرز الخالب مرة اخرى في التربة ، اضافة الى H^{+} من اجل تعديل حموضة التربة).

اما الالية الثانية: في حالة النجيليات.

- افراز مواد phytosidérophores مركبات نباتية حاملة للحديد (جزيئات عضوية من عائلة الاحماض الامينية التي يمكنها الاتحاد بالحديد وعناصر معدنية اخرى) هذه المواد تفرز فقط من طرف النجيليات وبكمية كبيرة في حالة الافتقار للحديد.
- تتحد هذه المواد Phytosidérophores ب Fe^{+3} وتسمح بامتصاصها.

4-2اعراض نقص الحديد:

- شهوب الاوراق الفتية
- في حالة نقص حاد تبدو الاوراق وكانها بيضاء وتذبل.

4-3التربة المعرضة لنقص الحديد:

التربة القاعدية، الغنية بعنصر الكلس ومحتوى قليل من M.O.

4-4التحسينات :

- رش ورقي بكميات السلفات، citrate او chilateur Fe .
- اضافة chélateur de fer الى التربة.
- التحسينات العضوية للتربة

المراجع:

- أبو الفتح م. و حسين ع.، 1995. علم البيئة، عمادة شؤون المكتبات. جامعة الملك سعود الرياض الطبعة الثانية.
- أبوجاد الله ج م.، فيسيولوجيا النبات الجزيئية أثناء الإجهاد المائي. قسم النبات. كلية العلوم جامعة دمياط. مصر.
- أحمد. ر. ع.، 1984. الماء في حياة النبات. مديرية دار الكتب لطباعة والنشر. جامعة الموصل العراق.
- باصلاح م ع.، 2008، فسيولوجيا النمو والتميز العملي، كلية الالعلوم، النشر العملي والمطابع جامعة الملك سعود. طبعة ثانية.
- بسام ط. ي.، 2001. أساسيات فسيولوجيا النبات. الدوحة جامعة قطر.
- التجاني م. س.،2008. التركيب والوظيفة في النبات. جامعة السودان المفتوحة. الطبعة الأولى.
- سعيد م. و إسماعيل ن.، 1955. فسيولوجيا النبات. مكتبة الأنجلو المصرية. 165 شارع محمد فريد القاهرة. الطبعة الثانية.
- عبد الجواد هـ. والوهيبي م.م.، 2002. فسيولوجيا النبات العملي، الطبعة الرابعة عمادة شؤون المكتبات، جامعة الملك سعود، الرياض.
- عبد الحافظ م. ج.، محمد إ.ن.، إسماعيل ع.، أ.، محمد أ.، وأحمد إ.، 1966. فسيولوجيا النبات (مترجم). دار النهضة العربية. 32 شارع عبد الخالق ثروت. القاهرة.
- عبد الفتاح ب. و. وقاسم ع.ع.، 2019. أسس علم البيئة النباتية. مركز النشر العملي. جامعة الملك عيد العزيز. المملكةالعربية السعودية.
- عبد الفتاح ب.، 2008، البيئة النباتية والتطبيقية، الطبعة الأولى، دار الأندلس لنشر والتوزيع حائل.
- الفيصل ع. و.، 2000. الخلية: التركيب الدقيق والوضائف، الطبعة الأولى. الأردن.
- مجاهد م.، يونس أ.، عبدالعزيز م وأمين ع.، 1986. النبات العام. مكتبة الأنجلو المصرية. 165 شارع محمد فريد القاهرة.
- مسلط م.م.، المرسومي ح.غ.، 2014. فسلجة النبات العملي، جمهورية العراق وزارة التعليم العالي والبحث العملي جامعة الأنبار.
- الوهيبي م. و.، باصلاح م. ب.، 2002، النقل في النبات، كلية العلوم، جامعة الملك سعود، المملكة العربية السعودية.
- الوهيبي م.م.، 1984. العلاقات المائية للنبات. عمادة شؤون المكتبات. جامعة الملك سعود الرياض.
-