الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

جامعة منتوري – قسنطينوة1

كلية علوم الطبيعة والحياة

قسم علم البيولوجيا والبيئة

مقياس التنمية الحيوية النباتية

Biodévloppement des plantes

لطلبة السنة الأولى ماستر M1 فيسيولوجيا النبات

للاستاد الدكتور / غروشه حسيــن

العام الدراسي 2019-2020

Biodévloppement

مقدمة

يمر التشكل الفردي , كما هو معروف , بسلسلة من المراحل المتتالية, والتي تبدأ مع تشكل البيضة الملقحة , وتنتهي بموت المتعضية , ويطرأ على الكائن الحي , أثناء هده المراحل (دورة حياته) , نوعان من التبدلات والتغيرات :

1 – تبدلات كمية : تعبر عن تزايد حجم المتعضية ووزنها , وهدا مايعرف بالنمو , الدي يعزى الى حادتتين أساسيتين :

أ- **التقسم** Meresis : أي تكاثر الخلايا الدي يؤدي الى زيادة عددها

ب- **التبعد** Auxesis :أي استطالة الخلايا وازدياد ابعادها ,

2 – تبدلات كيفية : وتشمل الخصائص الجديدة التي تكتسبها المتعضية شكلية كانت أم وظيفية ' وهدا ما يسمى **بالتمايز** Differenciation ' الدي يقتضي تبدلا في البرنامج كالانتقال من القمة الاعاشية الى القمة الزهرية مثلا, ان مجمل هده التبدلات الكمية منها والكيفية يشكل مانطلق عليه مصطلح التنامي ' أي **النمو** مع اتخاد الشكل Développement (**التقسم** + **التبعد** + **التمايز**) ويدعى العلم ' الدي يعالج تلك المراحل المؤدية الى تشكل الفرد البالغ ' **بعلم التشكل** Morphogenése والدي يعد حاليا من اكثر فروع علم البيولوجيا اهمية ' فالقدرة على بناء الشكل على نحو محدد ' هي دون شك ' من اكثر الخصائص المشتركة بين الكائنات الحية وضوحا ' الا انها ماتزال من اشدها غموضا واكثرها تعقيدا ' فتنامي الكائن الحي ليس مجرد نمو لبنى مسبقة التشكل Structures préformées ' كما تصور في الماضي عدد من علماء الجنين ' فهناك بنى جديدة تتكون في مختلف المستويات الجزيئية منها والخلوية ' ولدلك اطلق على هده الحادثة مصطلح **التشكل التراكمي او المتدرج** Terme épigenése ومع دلك فان هدا الاخير لايمكن باي حال من الاحوال ' أن يحدث بدءا من نمط لم يصل بعد الى درجة متقدمة من التنظيم الداتي Autorégulation ' فالبنى الجديدة لايمكن ان تظهر الا ادا كانت موجودة مسبقا ولكن تحت شكل أخر او في مستوى أخر من تلك البنى مسبقة التشكل ' وادا مارجعنا في دورة حياة

المتعضية الى الوراء ' فاننا سنصل حتما الى مرحلة اصلية خلوية ' هي مرحلة البيضة الملقحة أو الخلية الام .

فالتشكل ادا ' هو بناء أو تشييد الشكل النوعي للكائن الحي بدءا من تلك الخلية الام مرورا بتكوين البنى البيولوجية المختلفة التي تعد المكونات الاساسية لهدا الكائن .

ويمر هدا البناء للشكل بالمراحل الرئيسية التالية:

1 – مرحلة تكوين الخلايا وعضياتها Cytogenése :والتي تتصف بتكوين خلايا متشابهة في الشكل والوظيفة وحتى في البرنامج الوراتي .

2 – مرحلة تكوين النسج Histogenése : حيث تتباين هده الخلايا الى انماط متنوعة تؤدي في النهاية الى تشكل نسج مختلفة تبدي في كثير من الحالات شيئا من التخصص الشكلي والوظيفي كالاوبار والمسام في خلايا البشرة مثلا .

3 – مرحلة تكوين الاعضاء Organogenése : وفيها تتجمع هده النسج بطرائق محددة لتعطي الاعضاء المختلفة (جدرا , ساقا , ورقة , زهرة) مع خصائصها الشكلية والتشريحية والوظيفية .

4 – أخيرا يؤدي تنامي كل عضو من هده الاعضاء الى الشكل النهائي , المميز للفرد المكتمل ,

وتنطوي دراسة الشكل على فهم الية تمايز هده الوحدات البنيوية (اي المكونات الاساسية للمتعضية) وطرائق تناميها التي تؤدي في النهاية الى تشكل المتعضية المكتملة .

فهدا الانتقال من الجزء الى الكل او من وحدات فرعية الى وحدات اكبر يجب ان يتم على مراحل انطلاقا من تركيب الجزيئة العملاقة Macromolécule وحتى بناء الاعضاء المكتملة .

لقد مر علم التشكل مند نشوئه وحتى الان بالاطوار التالية :

- **طور الدراسات الوصفية** , التي اقتصرت على وصف ما يمكن مشاهدته , ولدلك اطلق على علم التشكل في تلك المرحلة **بالتشكل الوصفي** . ولكن ماان تشكلت لدى الباحثين فكرة واضحة عن مراحل التشكل , التي تؤدي الى تكوين الفرد البالغ , حتى ظهر :

- **الطور التجريبي**, او **التشكل التجريبي** حيث حاول الباحثون تفسير المعطيات الوصفية بطرائق تجريبية .
- ونحن الان نشهد عصر الطور الاخير , وهو **التشكل الجزيئي** , الدي يحول تفسير معطيات التشكل الوصفي والتجريبي من خلال البيولوجيا الجزيئية , أي بلغة الكيمياء الحيوية .

وبالمقارنة مع التشكل الجنيني للكائنات الحية , الدي انهى طوره التجريبي مند مدة طويلة تقريبا , وهو الان في طور التشكل الجزيئي حيث يعرف بانه من معطيات البيولوجيا الجزيئية , وبخاصة ما يعرف منها بالهندسة الوراثية , محرزا بدلك تقدما مرموقا , فان التشكل النباتي مازال في الطور التجريبي , وربما على عتبة الطور الجزيئي.

وينبغي هنا ان نشير الى صفة التشكل الجنيني غير المحدود في النبات , والتي تعد من اهم الخصائص المميزة له عن الحيوان , فبالاضافة الى حادثات التشكل التي تؤدي الى تشكل الجنين داخل البدرة , يبقى الجنين النباتي , وعلى نقيض الجنين الحيواني , قادرا , بعد الانتاش , على تكوين النسج والاعضاء طوال حياة النبات , والتي قد تصل الى مئات واحيانا الاف السنين , كما في نبات الصنوبر المعمر Pinus longeava في جبال كاليفورنيا , حيث يقدر عمره نحو 4900 سنة ولدلك دعيت النباتات , على نقيض الحيوانات , بالكائنات الحية غير محدودة النمو .

وينشأ هدا التنامي غير المحدود , عن نشاط نسج متخصصة , تدعى بالمرستيم Méristémes الدي يتكون من مجموعة صغيرة جدا من الخلايا , تتصف بالفتوة والنشاط والتقسم الداتي . انه مركز منتج للخلايا , منشئ للنسج , ومكون للاعضاء , ومتوضع اما في قمة الساق أو في قمة الجدر . والمدهش حقا , ان هدا المرستيم على الرغم من نشاطه التقسمي الداتي الدي ينتج مئات الخلايا المرستيمية , يحافظ على حجمه تقريبا طوال حياة النبات , فهو لايزداد, كما انه لايتلاشى , ودلك بسبب التوازن الدي يتحقق بين سرعة تقسم الخلايا وتمايزها من جهة ووجود مرحلة التبعد والاستطالة التي تتوسطهما من جهة اخرى.

أما في الحيوانات فان التمايز يجتاح المناطق الجنينية مما يؤدي الى توقف النمو , باستثناء بعض النسج التي تؤمن ترميم النسج المستهلكة كطبقة مالبيكي في الجلد الا انها لاتشكل أعضاء جديدة .

وهكدا تبقى النباتات , ومهما كانت عظيمة في القامة أو معمرة في السن , محتفظة بمناطق جنينية نشيطة النمو , ودائمة القدرة على تشكل النسج والاعضاء . ولكن هناك حالات قد ينجح فيها الهرم باجتياح هده المناطق ادا ما وصل النبات الى عمر ما او الى حجم ما . ولا يكون دلك بسبب اختفاء النسج المرستيمية وانما نتيجة لاختلال التوازن بين صعوبة التغدية من جهة والقدرة على طرح بقايا الاستقلاب التي تصبح مستحيلة من جهة اخرى . فادا ما قطعنا فسيلة من هدا النبات وزرعناها في وسط مناسب , فانها ستكون بداية لنبات جديد فتي, لايختلف عن النبات الام . وخير مثال على دلك هو الحور الايطالي Populus italica الدي يزرع مند قرون بالفسائل المدكرة تفاديا لزرع بدوره القطنية رديئة الانتاش . كما تستطيع النسج النباتية , لدى تكرار استنباتها مخبريا , ان تحافظ على تقسمها غير المحدود. فنسج نبات الجزر التي لاتعيش اكثر من سنتين في الطبيعة , والتي كان قد عزلها Gautheret مند عام 1937 وزرعها في الزجاج , والتي تعاد زراعتها بشكل دوري , ما تزال حتى الان تتكاثر , دون ان تبدي اية علامة من علامات الهرم او الشيخوخة .

ان التنامي الدي يبدا انطلاقا من الخلية الام , لايكون الا نتيجة حتمية للتاثيرات المتبادلة لهده الخلية مع الوسط المحيط بها . ولدلك اتبع الباحثون في دراسة التشكل النباتي مسارين اساسيين :

- **الاول** دراسة التاثيرات المحتملة للعوامل الخارجية من بيئية وفيزيائية وكيميائية .
- **اما الثاني** فيقوم على دراسة العوامل الداخلية التي يمكن ان تظهر تاثيرات متبادلة Interactions فيما بينها . وبتعبير اخر ان نجاح الخلايا المتشابهة في البدء في اختيار طرائق مختلفة من الناحيتين المورفولوجية والفيزيولوجية , يفترض وجود تاثيرات متبادلة بين هده الخلايا, وفي كثير من الحالات , تم استخدام هاتين الطرقتين معا في دراسة التشكل .

فالعمل الخارجي , بكل تاكيد عندما ينجح بتعديل الشكل النهائي للنبات ,انما يكون , غالبا , عن طريق تأثيره المفضل في هدا الجزء او دلك من النبات . وهدا مايؤدي بالضرورة الى تغير جملة التاثيرات المتبادلة الداخلية Systéme des interactions internes .

أخيرا لقد احرزت الدراسات والبحوث التجريبية , في بادئ الامر , تقدما كبيرا في البلدان الناطقة بالانجليزية (ابحاث Wardlaw– Snow – Ball) اما في فرنسا فلم تاخد اهميتها على نحو

مرموق الا مند عهد ليس ببعيد (ابحاث Loiseau – Nougared – Nozeran – Neville)
ومن اهم الطرائق التجريبية التي استخدمت في هده الدراسات :

- الجراحة المجهرية واستخدام النظائر المشعة وتطبيق المواد الكيميائية والزراعة في الزجاج Culture in vitro .

عوامل التشكل العامة

Facteurs généraux de la Morphogenése

تبدا حادثة التشكل التي تؤدي الى تكوين الفرد البالغ من البيضة الملقحة او من الخلية الام مع تشكل اول جزيئة عملاقة Macromolécule وتنتظم هده الجزيئات وفق ترتيب معين لتعطي العضيات الخلوية organites التي تكون الخلايا Cellules وتتجمع هده الأخيرة في مجموعات متباينة من الناحيتين المورفولوجية والفيزيولوجية مشكلة بدلك النسج المتنوعة les tissus التي تنتظم بدورها بطرق محددة لتعطي الأعضاء Organes التي يتكون منها الفرد البالغ وعلى هدا النحو يبنى الشكل النهائي للمتعضية.

ان هدا التنامي للمتعضية الدي ينطلق من الخلية يفترض ان يكون نتيجة حتمية لتاثيرات البنى البيولوجية Structures biologiques في مختلف المستويات الجزيئية منها والخلوية ينبغي ربط تلك البنى بالخصائص الأساسية للخلية والتي اصبحث اكثر جلاءا واشد وضوحا نتيجة للتقدم الكبير الدي تحقق في مجال علوم الخلية والوؤراثة والبيولوجية الجزيئية والتي يمكن تلخيصها بالنقطتين الاساسيتين التاليتين :-

1- تستطيع الخلية تركيب مختلف الأنماط الجزيئية وتعد الجزيئات التي تنتج مباشرة عن نشاط الوحدات الوظيفية من الدخبرة الوراثية Unités de fonction du matériel génétique من اكثر هده الجزيئات أهمية وهي كما يعتقد حاليا الحموض الريبية النووية acides niboucléitiques والبيبتيدات المتعددة polypeptides بينما تعد الأنماط

الأخرى كالسكريات المتعددة poltsaccharidesوالشحوم lipides والستيرولات stéroles والجيئات العضوية الصغيرة petites molécules organiques كمنتجانت غير مباشرة لهدا النشاط داته فهي بالفعل نتيجة لسلسلة من التفاعلات التي تتوقف كل مرحلة من مراحلها على وجود الانزيمات التي تتكون أساسا من البيلبتيدات المتعددة.

2- تعد الخلية الة مبرمجة Machine cyberétique (حاسوبا او كميوتر)تخضع الى نمط معقد من الضبط الداتي Autorégulation فهي تتاثر بالإشارة المرسلة من الوسط المحيط وتستجيب لها بتبدلات نوعية في نشاطها كتعديل سرعة العمليات الخيوية –الكيميائية Operations biochimiques التي تكون مركزا دائما لها فالمادة الوراثية بما تحمله من معلومات وراثية تسمح بإنجاز عدد لايحصى من الاصطناعات الحيوية الا ان هده المعلومات لا تتحر بشكل عشوائي كما لا تستخدم بكاملها ابدا بحيت يكون هدا الجزء المتحرر من المعلومات الوراثية والمشرف على تلك الاصطناعتن الحيوية واقعت دائما تحت اشراف أجهزة التحكم والتنظيم للخلية من جهة وللشروط المباشرة للوسط المحيط من جهة أخرى

لدلك تعزى استطاعة الكائنات الحية في بناء اشكالها النهائية المختلفة او ما يعرف باستطاعتها التشكلية pouvoir morphogénétique الى هاتين الامكانيتين الاساسيتين للخلية .

وهكدا نرى ان بناء الشكل التهائي للنبات يكون واقعا بشكل أساسي تحت اشراف العوامل الوراثية المحددة لخصائصه من جهة وتحت تاثير عوامل الوسط المحيط التي تعمل على تبديل او تعديل هدا الشكل من جهة أخرى ويوجد إضافة الى دلك مجموعة من العوامل الأخرى التي تتدخل اما لتساعد المتعضية على التعبير عن شكلها النهائي واما لتعيق عملية انجاز هدا الشكل في مرحلة ما من مراحل تشكله مما يؤدي الى شكل مشوه من الناحيتين الكمية والكيفية وندكر من هده العوامل :-

1- مواد النمو المنشطة Substances de Croissance او الهرمونات
2- مثبطات النمو Inhibiteurs de croissance
3- التاثيرانت المتبادلة بين الخلايا والنسج والأعضاء Interactions
4- قطبية الخلايا والأعضاء والتناظر المرتبط بها

5- الإمكانات الكلية للخلية Totipotence cellulaire والتمايز الخلوي différenciation وإمكان العودة عن التمايز Dédifférenciation والتجديد Régénération

سنعالج بعض هده العوامل حسب أهميتها.

أولا:- الإمكانات الكلية للخلية والتمايز الخلوي والعودة عنه

ان كل كئن حي ومهما تكن درجة تعقيد بنيته يتشكل من خلية واحدة فمن المنطقي ادن ان نفكر بان هده الخلية تحتوي من الاستطاعة ما يكفي لتحديد كل الخصائص المميزة لهدا الكائن الحي فنقول ان هده الخلية دات كمون كلي totipotente فالبيضة الملقحة ضمن الكيس الجنيني او داخل الرحم كثلا تتمفس وتستخدم الطاقة الناتجة عن دلك في تركيب الهيولى (السيتوبلازمة) ومواد الاغشية والاغلفة الخلوية ثم تنقسم وبسرعة يظهر في الجنين نوع من التخصص فخلايا الفلقة تختص بالادخار كما تبدوا الملامح الأولى للنسج الناقلة وتستمر حادثات التمايز والتخصص قدما فتظهر الخلايا السكليرانشيمية والخلايا اليخضورية والخلايا المفرزة وتصبح هده الخلايا قادرة على القيام بتفاعلات كيميائية – حيوية وعمليات تركيب وهدم لم تكن خلية البيضة الملقحة قادرة على تحقيقها في البدء ويبدو ان هده التبدلات الكمية والكيفية التي اطرا على البيضة الملقحة تكون مترافقة بمجموعة من الانزيمات الجديدة التي تختلف من نسيج الى اخر ومن عضو الى عضو اخر والتي تظهر تدريجيا على نحو مواز للتنامي

ولكن تركيب هده المجموعات الانزيمية دات الطبيعة البروتينية يثم تحت اشراف نشاط الحموض النوبية فبعد عملية نسخ DNA في النواة تنقل الشفرة الوراثية بواسطة RNA_m الرسول الى السيتوبلازمة حبث يرتبط بالجسيمات الريبية Ribosomes وهنا تتم عملية الترجمة فيقوم الـ RNA_t الناقل ينقل الحموض الامينية ووضعها في ترتيب معين تبعا للشفرة الوراثية التي يحملها الـRNA_m الرسول كما يتم ربط سلاسل الحموض الامينية باستخدام الطاقة المتحررة من ATP وهكدا يتم ترتيب البروتين النوعي Protéine Specifique الدي يتحرر ليبدا عمله كانزيم ولدلك فان المورثة المسؤولة عن تركيب مادة الخشبين Lignine في نسيج السيكليرانشيم مثلا كانت موجودة في نواة خلية البيضة الملقحة الا ان الانزيم اللازم لم يكن قد تم تركيبة بعد وانما ظهر في مؤراحل لاحقة من تنامي تلك البيضة

ان نواة البيضة الملقحة تحتوي على دخيرة وؤراثية كاملة وتكون قادرة طوال حياة النبات على تحديد التفاعلات الكيميائية – الحيوية اللازمة له وعندما تنقسم فان البرنامج الوراثي ينقسم معها الى قسمين متساويين تماما بحيث تتلقى الخلية البنت الأولى قسما بينما يتلقى القسم الاخر الخلية البنت الثانية وهكدا تكون خلايا الكائن الحي مع تكرار الانقسامات متشابهة وراثيا تشابها تاما ومع دلك تبدي اختلافا كبيرا فيما بينها ومن الناحيتين المورفولوجية والفيزيولوجية فهناك خلية ورقية وهده ساقية وتلك جدرية كما تتبايم ضمن العضو الواحد أيضا فهدهى خلية برنشيمية وتلك لحائية وثالتة خشبية فهده الخلايا تختلف الواحدة عن الأخرى مع انها تملك البرمامج الوراثي نفسه وهده ما **نسميه بالتمايز**

والسؤال الدي يطرح نفسه كبف تستطيع هده الخلايا المتشابهة في البدء ان تعطي نسجا وأعضاء مختلفة اثناء تنامي الكائن الحي ؟

وتكمن الإجابة في جزيئة الـDNA التي تحمل سلسلة من المورثات المتشابهة في كل الخلايا الا أن بعض هده المورثات تبقى ساكنة لفترة تطول او تقصر فهي لا تعطي اوامرها في خلية ما من مستوى معين من النبات الا في مرحلة محددة تماما من مراحل التنامي وحتى نستطيع مشاهدة ما يحدث ينبغي الانتظزار قليلا حيث نرى بداية تمايز هدا النسيج او داك وتشكل هدا العضو او داك .

ان الإمكانات المتعددة التي تملكها الدخيرة الوراثية لا تتحرر بشكل عشوائي ولا بمخض الصدفة وانما وفقا لترتيب دقيق وبرنامج منظم بدقة فبعض عمليات الاستقلاب(كتشكل الخشب في الخلايا اللحائية) لاتحدث لان المورثات المسؤوتلة عن دلك تبقى قي حالة ترقب وهدا ما يعرف بالكبح Repression وعلى هدا الأساس تكون المورثات الساكنة في خلايا اللحاء غير المورثات الساكنة في خلايا الخشب وغير المورثات الساكنة في الخلايا المفرزة .....وهكدا فان تمايز الخلايا التي تكون بالاصل متشابهة وراتيا تتشابه تشابها تاما انما هو نتيجة للتباين في نشاطك مورثاتها من جهة وفي إعادة تنشيط مورثاتها الساكنة من جهة أخرى Dérepression .

ولا يفهم التمايز على هده الصورة دائما فعلماء الخلية ينظرون الى خلايا مرستيم ما والتي تتصف ببعض الخصائص المميزة (دات ابعاد صغيرة ومتساوية قليلة الفجوات والسيتوبلازمة وكبيرة النوى) كخلايا غير متمايزة وهدا ما يعرف باللاتمايز Indifférenciation بينما تكون خلايا المخ او القشرة مثلا (متطاولة كبيرة الابعاد ولها فجوات ضخمة ونوى صغيرة) متمايزة وهدا هو التمايز

Différenciation وعلى هدا الأساس تكون خلايا مرستيم الجدر والساق والورقة غير متمايزة في راي علماء الخلية بينما تعد متمايزة في راي علماء التشكل لان شطر مرستيم الساق بحز طولي الى نصفين لايؤدي الا الى تجديد ساقين رئيسيين وكدلك الحال بالنسبة لمرستيم الجدر والورقة .

أخيرا هناك حادثة تدعى العودة عن التمايز Dédifferenciation وهي استطاعة الخلايا المتمايزة التخلي عن تمايزها والعودة الى الحالة الجنينية اللامتمايزة باكتسابها القدرة على التقسم الداتي من جديد وفي الحقيقة يمكن لخلية برنشيمية او بشرية مثلا ان تعود عن تمايزها وتستعيد خصائص البيضة او المرستيم الدي نشات عنه وبدلك يعود نشاط المورثات والانزيمات من جديد الى حالة من السكون كما تصبح التفاعلات اتلكيميائية – الحيسوية مشابهة لتلك التفاعلات في البيضة او المؤرشستيم وهدا ما يؤكد ان الكمون الكلي للخلية لم يختفي وانما كان فقط مقنعا بالتمايز وتكون هده العودة الى الوراؤء صعبة بقدر ما يكون التمايز كبيرا وهدا ما توضحه الأمثلة التالية:-

1- تستطيع احدى خلايا البشرة للسويقة تحت الفلقات في نبات الكتانية Linaria العودة عن تمايزهامع انها مشابهة تماما للخلايا البشرية الأخرى فتبدا بالتقسم النشيط مكونة بدلك كتلة من الخلايا المرستيمية سرعان ما تتمايز الى مرستيم اعاشي مكتمل من من الناحيتين الشكلية والوظيفية والدي يبدا بتكوين غصن جانبي مورقلا بحيت يمكن افتساله وزرعه بعيدا عن النبات الام ليعطي نباتا كاملا مشالها للنباتى الام بكل خصائصه النوعيوة وبدلك امكن الحصول بدءا من خلية بشرية في غاية التمايز وكان من الممكن ان تمضي في التخصص اكثر فاكثر لتعطي وبرة واقية او سما – على نبات جديد مشابه للنبات الام .
2- لاحظ الباحث Steward بعد ان تمكن من عزل خلايا البرنشيم اللحائي من نسيج نبات الجزر Daucus carota وزرعها في الزجاج على وسط مناسب قدرة هده الخلايا على التقسم النشيط مشكلة بدلك كتلة من الخلايا الجنينية مشاتبهة لمرحلة المعيدية مكتمل يعطي بدوره الازهار والثمار .

ويرى هدا الباحث ان الشرط الأساسي لنجاح هده التجربة هو عزل الخلية الدي يحررها من تاثير الخلايا المجاورة لها وبدلك يعود الكمون الكلي الخلوي الى الظهور من جديد.

3- من المعروف في عملية التجديد ان زراعة قطعة من ساق او ورقة كهلة تعطي نباتا كاملا مع انها مجردة من اية خلية مرستيمية وهده احدى الخصائص المميزة للنباتات الراقية وبرهان على إمكانية عودة الكمون الكلي الخلوي من جديد بعد ان كان مقنعا بالتمايز لفترة طويلة.

ثانيا:- العوامل الوراثية

يعزى تشييد البنى البيولوجية في المستويات المختلفة من تنامي الكائن الحي كما شاهدنا الى ما تتمتع به الخلية من قدرة على اصطناع الحيوي وما تملكه من أجهزة ضبط وتحكم واشراف فالمتعضية مهما كانت بنيتها لاتستطيع ان تبنى اية بنية الا ادا توفر لها وبشكل مسبق كمية مناسبة من المعلومات الضرورية فالوسط الخارجي لايقدم عمليا الا كملة محدودة جدا من هده المعلومات ولدلك اتجه الباحثون في دراسة حادثات التشكل الى المادة الوراثية للخلية كمصدر نهائي للمعلومات .

ان الكشف عن هده المعلومات الوراثية او التعبير عنها مرتبط بعوامل خارجية وداخلية في ان واحد فعلى الرغم من التساوي التام بين كل خلايا المتعضية في الكمون الوراتي فان إمكانية التعبير عن هدا الكمون تبقى مختلفة فهو يرتبط من جهة بالتاثرات المتبادلة بين مورثات كل خلية من خلايا المتعضية ومن جهة اخربطبيعة واهمية الرسائل او المعلومات الملاقطة والقادمة من الوسط الخارجياو من الخلايا المجاورة (كتبادل المعلومات بين الخلايا Messages Intercellulaires عن طريق المواد الهرمونية ونواتج الاستقلاب .....)

ولا يعرف حتى الان الا القليل عن كيفية انتقال المعلومات الوراثية الى البنى المورفولوجية Structure morphologiques ولكنه بالتأكيد يتم على مراحل (مرحاة اثر مرحلة) بدءا من المستوى الجزيئي وحتى المستوى الخلوي الدي يقود في النهاية الى تمايز البنسج وتشكل الأعضاء.

1- المستوى الجزيئي Niveau Moléculaire

تعد الحادثة التي تؤدي الى تركيب جزيئة كبيرة مبرمجة او مرموزة Macromolécule codé مع انها من ابسط حادتات التشكل القاعدة الأساسية لكل حادثات التشكل الأخرى ويؤدي الاصطناع الحيوي Biosynthése في هدا المستوى الى تركيب ثلاث مجموعات من تلك الجزيئات الـ DNA الـ RNA والبروتينات .

وتلعب البروتينات دورا أساسيا في بناء الشكل وتحديده وتوجد الى جانب البروتينات دات النشاط الانزيمي Protéines a activité enzymatique البروتينات البنيوية protéines structureles والتي تكون اما حرة او مرتبطة متحدة مع السكريات المتعددة والشحوم (وهي من نواتج الاستقلاب البنائي) كما انها تعد من اهم المواد المكونة للبنى الخلويبة والجزيئية البروتينية كما هو معروف تتكون من وحدات أساسية هي البيبتيدات المتعددة polypeptides التي تتكون بدورها من الحموض الامينية .

ويتصف البيبتيد المتعدد قبل كل شيئ ببنيته الابتدائية أي بتتالي الحموض الامينية المختلفة وفق ترتيب معين ويكون هدا الترتيب محددا بترتيب نيكليوتيدات المورثة المقابلة إضافة الى دلك تؤدي الروابط المختلفة التي تتشكل بين عدد من حلقات السلسلة المتكونة الى ثني هده السلسلة وطيها فينشا عن دلك بنية محددة ثلاثية الابعاد (بنية فراغية محددة) وهدا مايعرف في الكيمياء الحيوية بالبنية الثانوية والثالثية للببتيد وفي النهاية يتحد عدد من البيبتيدات المتعددة مع بعضها وبمشاركة محتملة لمجموعات جزيئية أخرى وعلى هدا النحو يتم عادة تركيب الجزيئة البروتينية وهدا ما يدعى بالبنية الرابعية.

وهكدا نرى ان البنية الفراغية للجزيئات البروتينية تكون محددة بشكل أساسي بالبنية الابتدائية للبيبتيدات المتعددة المكونة لتلك الجزيئات الا ان هده البنية يمكن ان تتبدل تبعا لخصائص الوسط المحيط كدرجة الحرارة ودرجة الـ PH وتركيز الشوارد ثنائية التكافؤ lons bivalents وكدلك تبعا للروابط التي يمكن ان تتحقق بين الجزيئة البروتينية ومواد أخرى من طبيعة متنوعة وتعرف هده الحادثة في اليات ضبط الاستقلاب الخلوي باسم الاشكال الانتقالية Transition allostérique ويعتقد حاليا ان الاشكال الانتقالية للبروتينات البنيوية تستطيع ان تلعب دورا مهما في حادثات التشكل فظهور مثل هده الاشكال في الوسط الخلوي اثناء مرحلة ما من مراحل تشكل احدى المواد دات الوزن الجزيئي الصغير يكون كافيا لتحديد بعض التبدلت المهمة في الشكل.

فالجزيئة البروتينية ادن بناء معقد ثلاثي الابعاد édifice tridimensionnel وقابل للتبدل والتغير وان تشكلها بدءا من البيبتيدات المتعددة الخطية التي تعد كنتيجة مباشرة انسخ المخططات الوراثية Trancription des plans génétiques ما هو الا حادثة حقيقية من حادثات التشكل بل من

اكثرها أولية le plus élémentaire فبمثل هده الجزيئات المعقدة تشاد البنى البيولوجية في المستويات الأعلى.

2- التشكل في مستوى الفيروسات Morphogenése de Virus

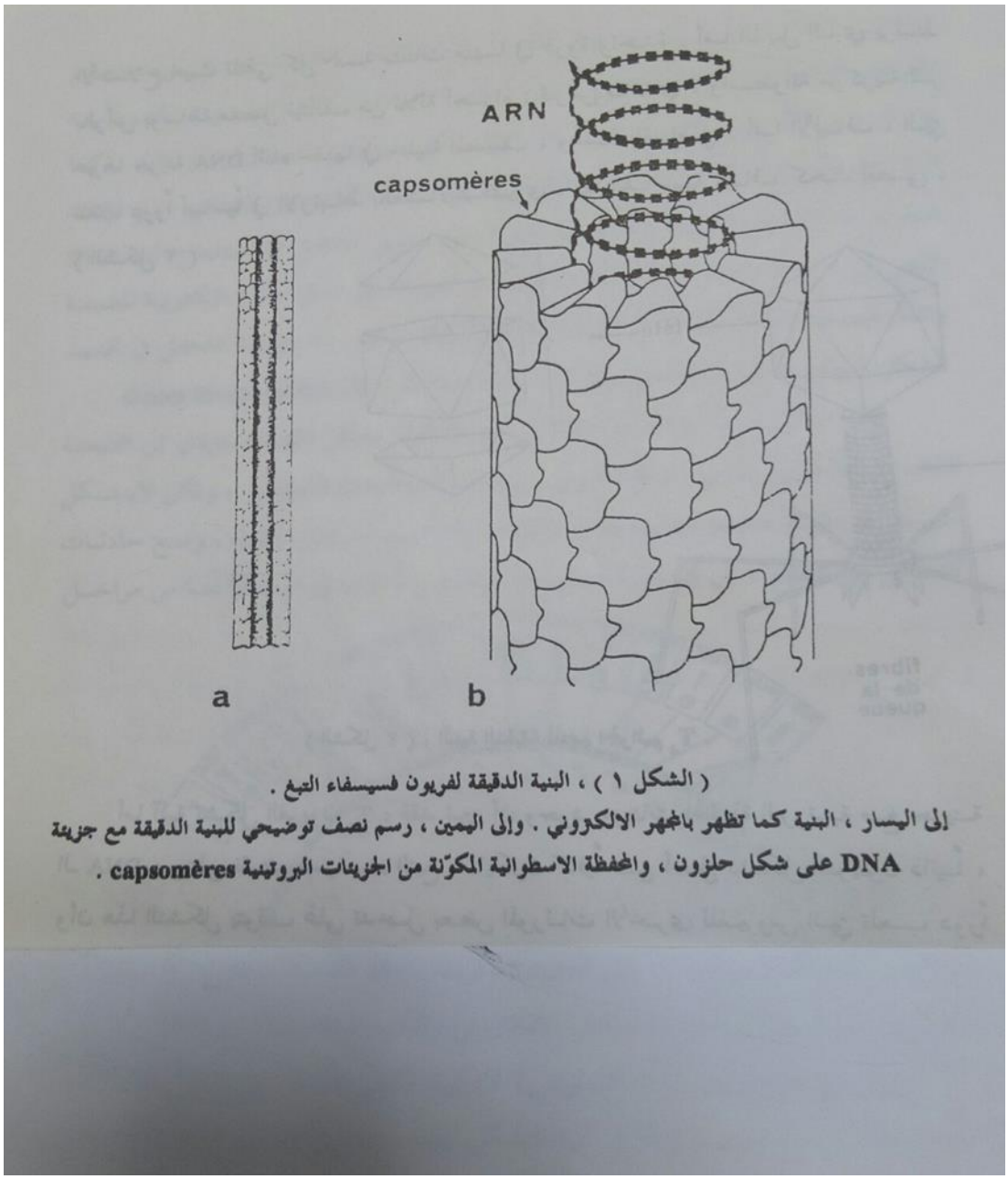
تعد الفيروسات نموذجا رائعا لدراسة حادثات التشكل في هدا المستوى : والمقصود هنا بناء او تشكل جسيمات او وحدات فيروسية Particules virales تدعى بالفريونات Virions التي تعد من ابسط البنى البيولوجية متعددة الجزيئات Structures biologiques plurimoléculaires والتي ليس لها أي نشاط استقلابي الا انها فادرة على إصابة الخلايا الأخرى للمضيف.

ويتكون الفريون من جزيئة نووية (RNA و DNA) تحمل المعلومات الوراثية ومن عدد من الجزيئات البروتينية التي تنتظم حول الجزيئة النووية على شكل غلاف واق يدعى المحفظة Capside وقد تحتوي بعض الفريونات إضافة الى دلك على غلاف اخر من طبيعة بروتينية- شحمية lipoprotéinique يشبه الغشاء السيتوبلازمي وعندئد تدعى المحفظة بالمحفظة النووية Nucléocapside .

لقد امكن في بعض الأنواع الفيروسية دراسة تشكل الفريونات بدءا من مكوناتها الأساسية دراسة تجريبية معمقة.

أ- تشكل الفريونات بسيطة البنية

يعد فيروس فسيفساء التبغ **Virus Mosaique du tabac (TMV) من ابسط الفيروسات بنية فالفريون لا يشتمل الا على نوعين فقط من الجزيئات : جزيئة واحدة من RNA (الوزن الجزيئي 3×10^6 . 6500 نكليوتيد) و 2650 جزيئة بروتينية متماثلة Capsomére identiques وكل جزيئة منها مكونة من ببتيد متعدد وحبد Unique polypeptide يتالف بدوره من تتالي 158 حمضا امينيا وتتوضع هده الجزيئات على هيئة حلزون منتظم مشكلة المحفظة بينما تشكل جزيئة الـ RNA النووية حلزونا مماثلا يشغل الفراغ المركزي (الشكل 1) . ويشكل هدا المجموع من الجزيئات عندما يكون بالوسط مشبعا بالماء عادة عضية اسطوانية الشكل botannet (قطرها 17 ميكرون وطولها 300 ميكرون) والتي تتحول ادا ما تعرضت للجفاف الى موشور مستقيم قاعدته على شكل مسدس منتظم .**



(الشكل ١) ، البنية الدقيقة لفريون فسيسفاء التبغ .
إلى اليسار ، البنية كما تظهر بالمجهر الالكتروني . وإلى اليمين ، رسم نصف توضيحي للبنية الدقيقة مع جزيئة DNA على شكل حلزون ، والمحفظة الاسطوانية المكوّنة من الجزيئات البروتينية capsomères .

وكما هو معروف مند الأبحاث القديمة لـ (fraenkel – conrat et williams يمكن عن طريق بعض العوامل (كالتلاعب في تركيز الوسطى بالشوارد ثنائية التكافؤ . او الصدمة الحلولية choc osmatique او المنظفات détergants) تفكيك بنية الفريونات داتياى (تتفكك جزيئة المحفظة caspoméres وتفقد الجزيئة النووية بنيتها الحلزونية الثانوية لتاخد خيط متشابك دون انتظام او إعادة تكوينها من جديد .

ويبدو ان دور هدين النوعين من الجزيئات في هده الحادثة مختلف جدا فبينما يعودى الدور الأساسي المكونى للشكل الى الجزيئات البروتينية التي تتجمعلا تلقائيالا حتى في غياب جزيئة RNA على

شكل عضية تبدو ظاهريا مشابهة للفريون المكتمل الا ان طول هده العضية يبقى دون تحديد كما تبقى بنيتها الحلزونية غير مستقرة وغالبا ما يستبدل بها تنضيد من الأقراص المسطحة ولدلك يكون دور جزيئة RNA مقتصرا على تحديد طول العضية وجعل بنيتها الحلزونية مستقرة .

والمدهش حقا ان هدا الدور الصغير لجزيئة RNA يمكن ان يقوم به أي شريط من RNA بطول مناسب ومهما كان تتالي نكليوتيداته أي ليس لهدا التتالي اية أهمية تقريبا .

فالبروتين عن طريقلا انتنائه الثلاثي pliage tertiaire وقابليته على التجمع يحمل المعلومات الضرورية لهدا المستوى من التشكل الاولي Morphogenése élémentaire وهدا ما قاد في النهاية الى الاعتقاد بان تشكل الفريون ما هو الا حادثة بلورة حقيقية للبروتين cristllisation .

لقد كشفت هده الحادثة في البداية في فيروس فسيفساء التبغ (TMV) وتبين فيما بعد وجودها في أنواع أخرى من فيروسات RNA وبخاصة في الفيروس البكثيري الدي يعرف بملتهم البكثيرية Bactériophage قالمحفظة وبالطريقة داتها تتكون من نوع واحد من الجزيئات التي تميل الى التجمع الداتي عندما يكون تركيز الشوارد مناسبا ولايكون لنوعية (هوية) الجزيئة النووية التي ستحاط بتلك المحفظة اية أهمية .

وهكدا امكن عن طريق الزراعة في الزجاج Cumlture in Vitro الحصول بسهولة على تشكل فريونات هجينة بوضع بروتين المحفظة لنوع فيروسي مع جزيئة نووية لنوع فيروسي اخر.

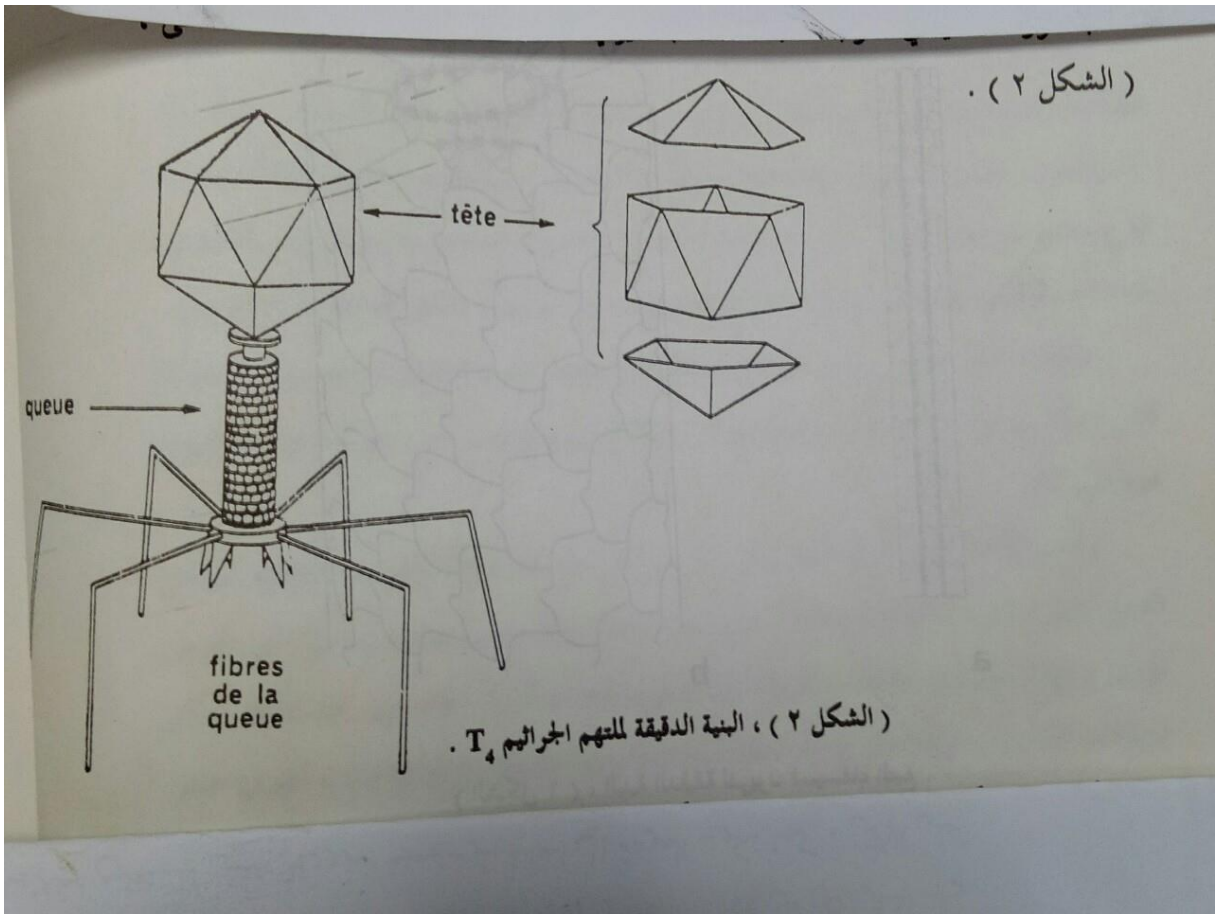
وتجدر الإشارة الى الدور البيولوجي الهام لمثل هده القابلية للبروتينات المحفظية لبعض الفيروسات فيفقد تبين حديثا ان بعض الانتظام في محفظة حول اية قطعة دات طول مناسب من أي حمض نووي فهدا ما يسمح لحادثات الترجمة ان تتم في الخلية البكثيرية المولد للاورام في الفقاريات فقد تبين حديثا ان بعض فريونات الفيروس Virus oncagéne او (SV40) تحتوي على DNA المضيف بدلا من DNA الفيروس.

لقد اطلق Kellenberger على هدا الشكل الاولي Morphogenése élémentaire مصطلح التشكل من الطراز الأول Morphogenése de premiére ordre حيث تقدم المعلومات الضرورية لتشكل البنية من البروتين الوحيد أي – سيستيرون واحد seul cistron .

ب- تشكل الفريونات معقدة البنية

تكون الية تشكل الفريونات في فسيفساء التبغ مع انها تنطبق على الكثير من الأنواع الفيروسية مختلفة في أنواع فيروسية أخرى اختلافا جدريا كما في ملتهمات الجواثيم Bactériophages حيث تتشكل الفريوزنات بالية بالغة التعقيد لدلك تركزت الدراسات التجريبية المعمقة في هده السنوات الأخيرة على الية تشكل فريونات النوعين T2 , T4 في انحاء مختلفة من العالم في جنيف من قبل Kellenberger وفريقه وفي الولايات المتحدة الامريكية من قبل Edgard وفريقه وقد استخدم هؤلاء الباحثون كل التقانات الحديثة في علم الوراثة والبمجهر ابلكتروني والكيمياء الحيوية .

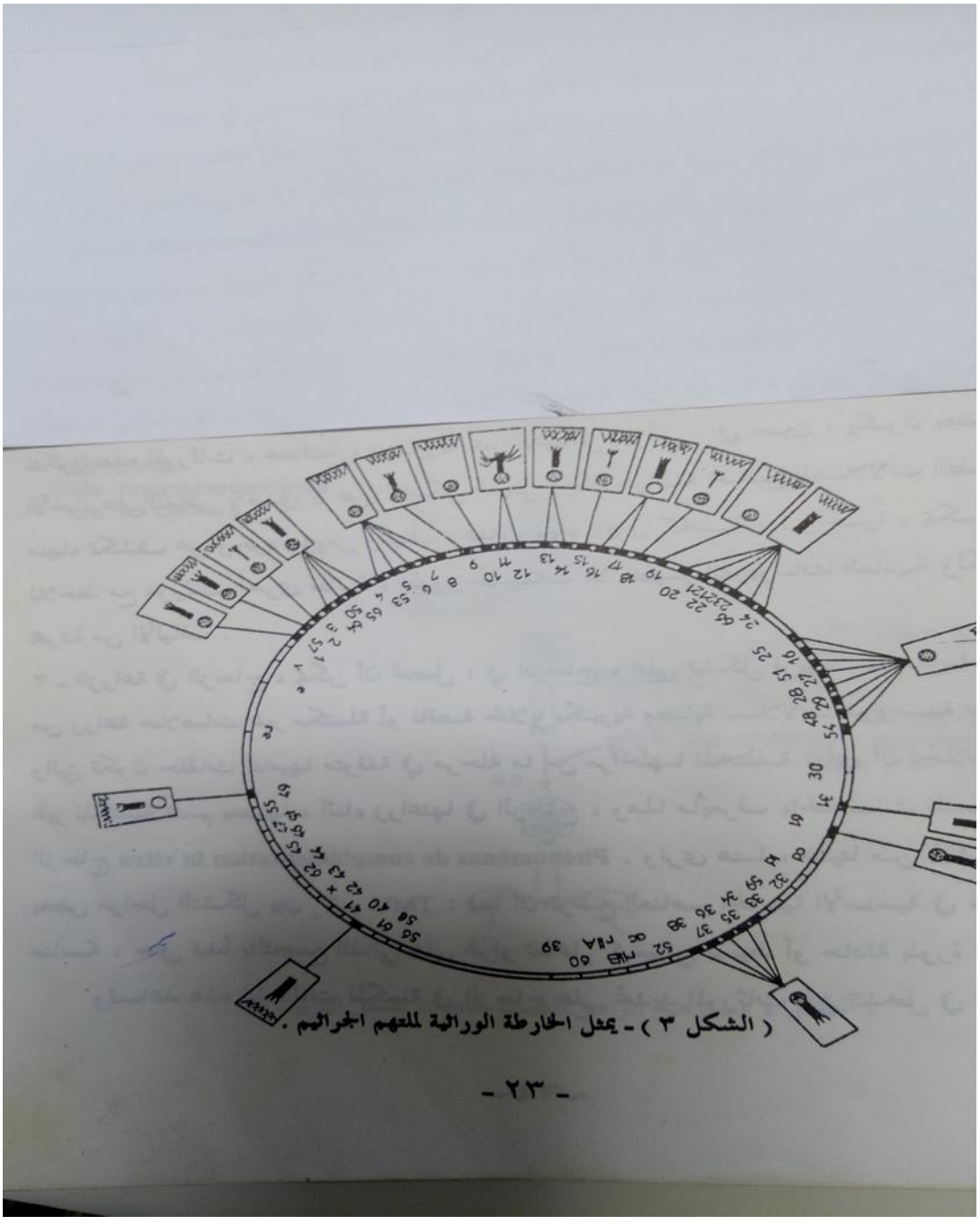
وتبين من هده البحوث ان الفريون T4 لايكون اكثر تعقيدا من الفريون TMV من الناحية المورفولوجية فحسب وانما في الية التشكل أيضا فهو يتالف من ثلاثة أجزاء رئيسية : الرأس والديل والالياف ويحتوي الراس على جزيئة نووية من DNA (وزنها الجزيئي $1,3 + 10^6$) يحيط بها محفظة بروتينية متعددة الوجوه (20 وجها) وتتكون من تكرار جزيئات او وحدات متماثلة هي الـ Capsoméres التي تتجمع في مثلثات متساوية الاضلاع بحيث تلتقي كل خمسة مثلثات منها في دروة واحدة اما الديل الدي يرتبط بالراس بواسطة مقصل يتالف من ثلاثة أجزاء : قرص قاعدي ' واسطوانة مركزية تمر عبرها جزيئة DNA اثناء حقنها في خلية المضيف ' وغمد انقباضي اما الالياف التي تلعب دورا أساسيا في الارتباط بالغشاء البكتيري فعددها ستة الياف كحد اقصى الشكل (2) .



اما الية تشكل الفريون T4 فقد تبين ان وجود جزيئات المحفظة البروتينية مع جزيئة الـ DNA وعلى نقيض فسيفساء التبغ لايكون كافيا من اجل تشكل الفريون داتيا وان هدا التشكل يتوقف على تدخل بعض المورثات الأخرى للفيروس التي تلعب دورا أساسيا في تشكله .

لقد استطاع الباحثون – باتباعهم طريقة الكشف عن المورثات الطافرة حيث تؤدي كل طفرة الى حدوث اضطراب في مرحلة ما من مراحل تشكل الفريون كما تقع أخطاء مهمة في التجميع Erreurs d’assemblage وهدا ما يؤدي في النهاية الى تشكل فريونات مسخة او مشوهة وحتى يتم هدا التجميع على نحو صحيح يجب إضافة الى البروتين الكلي للمحفظة ان تتدخل بعض المورثات عن طريق اشرافها على اصطناع انماطك أخرى معقدة (لامجال لدكرها) تعتمد على الطفرات الكيميائية –الحيوية عن طريق استخدام العوامل المولدة للطفرات – استطاع الباحثون رسم الخارطكة الوراثية للفيروس وتحديد مئة مورثة حتى الان على هده الخارطة وقد اعطي لكل منها رمزا رقميا (الشكل 3) كما تم توزيع هده المورثات تبعا للنمط الوظيفي الدي تقوم به اثناء دورة التنامي الى ثلاث مجموعات : تضم الأولى عددا مهما من المورثات التي تتدخل في اصطناع الـ DNA

الفيروسي بيتما يقتصر دور مورثات المجموعة اتلثانية على حل الخلية البكتيرية المضيفة وتفكيكها في نهاية الدورة اما المجموعة الثالثة قتضم نحو 50 مورثة تتدخل في تحديد الشكل النهائي للفريون وتدعى بالمورثات المحددة للشكل Génes Morphopoietiques .



فادا ما طفرت اية مورثة من هده المورثات المحددة للشكل فانها ستؤدي الى النتيجة التالية: تبدا دورة التنامي بشكل طبيعي ويتم تركيب DNA الفيروسي ولكن لايتشكل أي جسم نشيط Particule active او فريون لان شيئا قد حدث ومنع حادتات التشكل من التتابع أي ان دورة التنامي قد توقفت وجمدت في مرحلة ما من مراحل تشكل الفريون إضافة الى دلك فان معظم هده المورثات المحددة للشكل لاتبدا نشاطها الا في وقت متأخر بعد عدة دقائق من بداية تركيب DNA ولدلك يدعى البروتين الدي تشرف على تركيبه بالبروتين المتاخر ويمكن ان نصل الى دراسة الية التشكل عن طريق التعرف على طرائق تاثير هده المورثات المحددة للشكل ولتوضيح هده الطرائق نلجا الى :

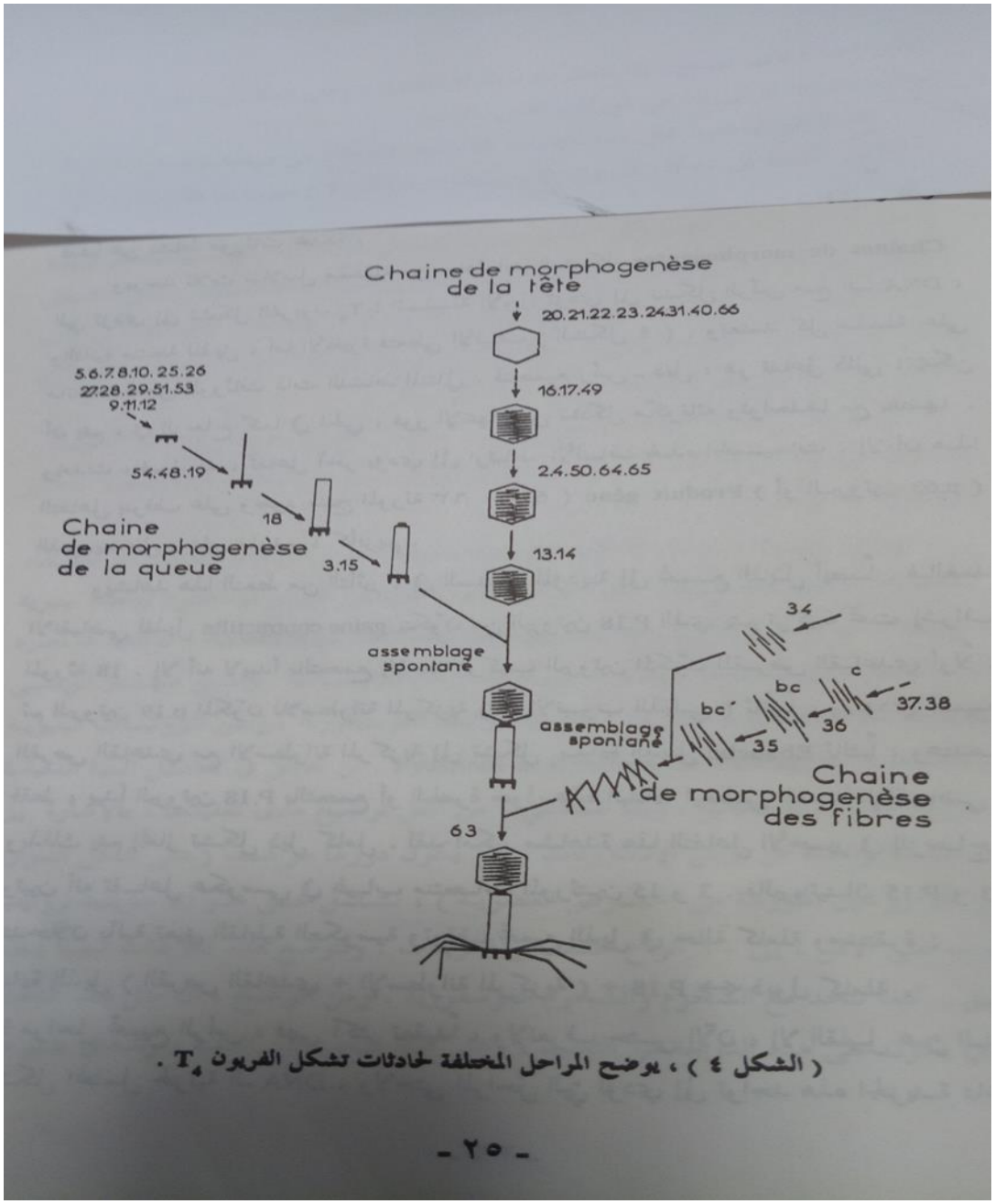
1 – دراسة خلاصات البكتيريا المصابة بمختلف السلالات الطافرة والبحث عن طلائع الفريونات précurseurs اما بالمجهر الالكتروني او باختبارات مصلية Tests sérologique التي يمكن ان تترافق بفصل المحلول بالنبد التفاضلي Centrifugation différentielle تساعد هده الطريقة على الكشف عن بعض أجزاء البنى العادية التي تتشكل خلال دورات التنامي المتوقفة (او الناقصة) فتكون هده الأجزاء مرتبطة بالمورثة قيد الدراسة (أي المورثة الطافرة) وعلى هدا الأساس يمكن ان نلاحظ مع بعض المورثات وجود الديول والالياف مفصولة عن بعضها وعدم وجودج رؤوس او وجود رؤوس غير مكتملة فقط .

فتكون هده المورثات عندئد مسؤولة عن تشكل االراس في حين يكون بعضها الاخر على النقيض مسؤولا عن تشكل الديل (لان دراسة محاليل السلالات الطافرة منها تكشف عن وجود رؤوس والياف وعدم وجود ديول كاملة) وأخيرا يمكن ان نلاحظ مع مورثات أخرى طافرة ظهور جسيمات لها مظهر الفريونات العادية ولكنها مجردة من الالياف .

2–الزراعة في الزجاج يمكن ان نحصل في الزجاج على تشكل فريونات عادية بدءا من زراعة خلاصات غير مكتملة او ناقصة لخلايا بكتيرية مصابة بسلالات فيروسية طافرة والتي تكون حلقات تناميها متوقفة في مرحلة ما من مراحلها المختلفة أي ان الخلاصات غير المكتملة تتمم بعضها اثناء زراعتها في الزجاج وهدا ما يعرف بالحادثات المتممة في الزجاج phénoménes de complémentation in vitro ونرى هنا شيئا من التشابه في بعض مراحل التشكل بين T4 و TMV فما ان توضع العناصر الجزيئية الأساسية في شروط مناسبة حتى تبدا بالتجمع الداتي على غرار تفاعل كيميائي بسيط او حادثة بلورة عادية وتساعد هده الحادتات المكملة في الزجاج على

تحديد المورثات التي تتدخل في تشكلالراس مثلا لانها تصبح ادا ما طفرت منتجة للديول وعلى العكس فان المورثات الطافرة المنتجة للراس انما هي مورثات الديل بالاصل .

لقد تمكن الباحثون بمثل هده المهارات التجريبية المتنوعة من دراسة المراحل المختلفة للحادثات المؤدية الى تشكل الفريون T4 ويعطي (الشكل 4) صورة مبسطة للنتائج التي توصلوا اليها.



(الشكل ٤) ، يوضح المراحل المختلفة لحادثات تشكل الفريون T_4 .

- ٢٥ -

فتشكل T4 ماهو الا عملية من الحادثات المتتالية processus séquentiel التي تتم مرحلة اثر مرحلة على نحو مشابه لسلسلة من التركيب الحيوي chaine de biosynthise ويتطلب انجاز كل مرحلة منها تدخل بعض المنتجات النوعية (البروتينات النوعية) التي تنشا عن نشاط مورثات محددة.

ويوجد ثلاثة سلاسل مستقلة من حادثات التشكل chaines de morpghogenése التي تؤدي الى تشكل الفريون T4 : السلشسلة الأولى تؤدي الى تشكل الراس مع الـ DNAوالثانية منتجة للديل اما الأخيرة فتعطي الالياف (الشكل 4) وتعتمد كل سلسلة على ما تنتجه بعض المورثات دات النشاط المتتالي فتجميع راس – ديل هو تفاعل داتي يمكن ان يتم في الزجاج كما في الحي فور الانتهاء من تشكل مكوناته وتواجدها مع بعضها ويحدق فيما بعد تفاعل اخر يؤدي الى ارتباط الالياف لهده الجسيمات الا ان هدا التفاعل يتوقف على وجودى منتج المورثة 63 produit géne (63) او البروتين P63 الدي يتدخل على مايبدو كانزيم.

ويشاهد هدا النمط من التاثيرفي السلسلة المؤدية الى تجميع الديل أيضا فالغمدى الانقباضي للديل gaine conttractille يتكون من البروتين P18 الدي يتم تركيبه تحت اشراف المورثة 18 الا انه لايبدا بالتجمع الاى بعد تركيب البروتين المكون للقرص القاعدي أولا ثم البروتين P19 المكون للاسطوانة المركزية (او الانبوب الديلي) ثانيا ويؤدي تجميع القرص القاعدي مع الأسطوانة المركزية الى تشكل بداءة الديل Ebauche ثالثا وعندها فقط يبداالبروتين P18 بالتجمع او البلمرة حول هده البداءة ليعطي الغمد الانقباضي وبدلك يتم انجاز تشكل ديل كامل لقد امكن مشاهدة هدا التفاعل الأخير في الزجاج وتبين انه تفاعل عكوسي في غياب منتجات المورتتين 15 ’ و3 فالبروتينات P15–P3 يتدخلان بالية تعيق القابلية العكوسية وتوقف تجميع الديل في حالة كاملة ومستقرة:

بداءة الديل (القرص القاعدي +الأسطوانة المركزية) + P.18 = ديول كاملة

اما مراحل تجنميع الراس فهي اكثر تعقيد ولا نعرف حتى الان الا القليل عن الدور المشكل المحتمل لجزيءة الـ DNA ولا حتى المراحل التي تؤدي الى تواجد هده الجزيئة داخل المحفظة وهدا متروك للابحات الواعدة والتي ستكون دون شك باهرة وستحمل لنا قريبا الكثير مما نجهله الان.

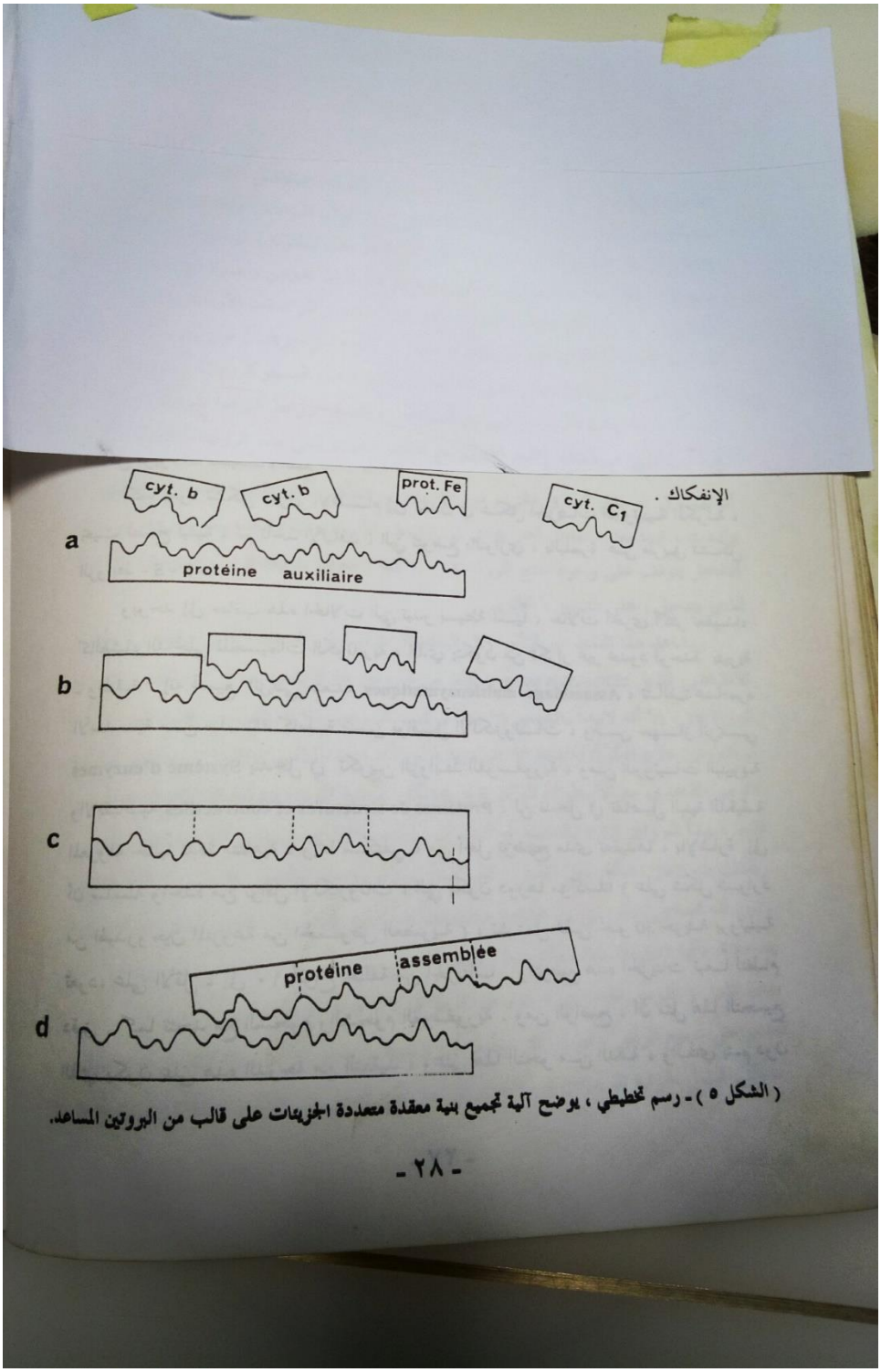
3 – تشكل العضيات الخلوية Morphogenése des organites cellulaires

على النقيض من تشكا الفريونات فاننا لانملك معلومات دقيقة عن الية تشكل العضيات الخلوية مع ان الية تجميع الجزيئات المكونة لبعض هده العضيات قد تكون بسيطة وقد تقابل حادثة بلورة داتية لعدد صغير من الأنواع الجزيئية فالجسيمات المركزية centrioles على سبيل المثال تتكون من النبيبات المجهرية Microtubes التي تتشكل بسرعة كبيرة أحيانا ويبدو ان مجمل المعلومات الضرورية لتجميع هده الجزيئات تاتي من البنية الفراغية لهده الجزيئات نفسها أي اننا امام حادثة بلورة كتلك التي شاهدناها في تشكل فريونات فسيفساء التبغ .

كما يعود تشكل مغزل الانقسام الى تبدل في شكل الجزيئات البروتينية المكونة بحيث تصبح ليفية ثم تاخد الالياف التي تتوضع بالتوازي بالبلمرة عن طريق تشكل الروابط – S–S .

ويوجد الى جانب هده الحالات التي تبدوا بسيطة نسبيا حالات أخرى اكثر تعقيدا كالغشاء الداخلي للجسيمات الكوندرية الدي يتكون من تكرار غير محدود لوحدة بنيوية – وظيفية انه تجميع انزيمي متعدد Assamblage multienzymatiques تتالف عناصره الأساسية من سلسلة كاملة من نواقل الالكترونات ومن جهاز انزيمي systéme d’enzymes يتدخل في تكوين الروابط الفوسفورية ومن البروتينات البنيوية والانقباضية protéines de structures et contractiles لن ندخل في تفاصيل البنية الدقيقة المعروفة حاليا بدقة متناهية وانما سنكتفي من اجل توضيح مدى تعقيدها بالإشارة الى ان سلسلة واحدة من نواقل الالكترونات التي يكون دورها مؤكسدة (على شكل شوارد من الهيدروجين المنزوعة من الحموض العضوية) تشتمل على نحو 30 جزيئة بروتينية تعود على الأقل الى 10 أنواع مختلفة من الجزيئات وتتوضع هده الجزيئات تبعا لنظام دقيق كما تتحد مع الشحوم والشحوم الفوسفورية ومن الواضح ان مثل هدا التجميع الدي يكون على هده الدرجة من التعقيد وعلى هدا النحو من الدقة والدي يتم دون تدخل التاثيرات المتبادلة بين عناصره المكونةالتي تكون بالاصل موجودة في الوسط بشكل عشوائي يتكرر في أي جسيم كوندري الاف المرات ولدلك ومتوضعة باتجاة ملائم بعضها من بعض ويمكن عندئد ان نفترض وجود الية من النمط الموضح (بالشكل 5) والمتعلق بتجميعلا مركب من المركبات الأربعة التي تكون السلاسلة الناقلة للالكترونات ويتكون هدا المركب من جزيئتين من السيتوكروم b وجزيئة من البروتين الكمشتمل على الحديد وجزيئة من السيتوكروم C ويستخدم في تجميع هده الجزيئات قالب من البروتين المساعد وتندمج

الروابط النوعية بسهولة مع قطع القالب على نحو مشابه لاتحاد الانزيم مع مداده بحيث تبقى هده الروابط هشة وسريعة الانفكاك .



(الشكل ٥) - رسم تخطيطي ، يوضح آلية تجميع بنية معقدة متعددة الجزيئات على قالب من البروتين المساعد.

- ٢٨ -

3- المستوى الخلوي

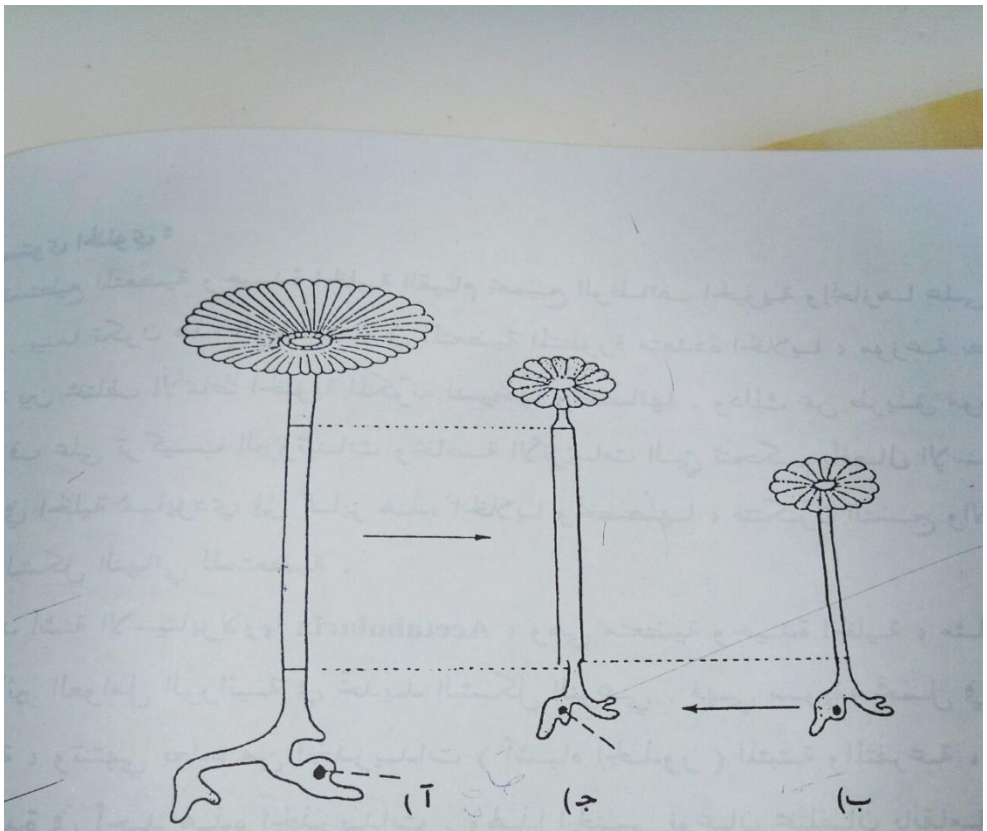
تستطيع المتعضية وحيدة الخلية القيام بجميع الوظائف الحيوية وانجازها على نحو مدهش بينما تكون هده الاوظائف في المتعضية المتطورة متعددة الخلايا موزعة بصورة متناسقة بين مختلف الأنماط

الخلوية المكونة لنسجها واعضائها ودلك عن طريقلا مورثاتها التي تشرف على تركيب البروتينات وبخاصة الانزيمات التي تتحكم بافعال الاستقلاب المختلفة في الخلية مما بؤدي الى تمايز هده الخلايا وتخصصها فتتكون النسج والأعضاء ويتحدد الشكل النهائي للمتعضية .

وتعد اشنة الاسيتابولاريا Acetabvularia وهي متعضية وحيدة الخلية مقالا رائعا لتوضيح تاثير العوامل الوراثية في تحديد الشكل النوعي فهي سويقة تحمل في نهايتها العلوية قبعة وتنتهي بعدد من الجديرات (اشباه الجدور) المثبتة والمتفرعة وتتوضع النواة الوحيدة في احد هده الجديرات ولهدا الجنس نوعان مختلفان بالقامة وبشكل القبعة الأولى هو الاسيتابولاريا المتوسطي A.Mediterranea دو القامة الطويلة والقبعة الكبيرة (الشكل 6 أ) والثاني هو الاسيتابولاريا الرتشتايني A. Wettsteinii دو القامة القصيرة والقبعة الصغيرة (شكل 6 ب) .

ان تطعيم الجزء الأكبر من سويقة النوع المتوسطي على جدريد من النوع الوتشتايني الدي يحتوي على النواة يؤدي الى تجديد قبعة تكون في البداية مشابهة لقبعة النوع المتوسطي ولكنها لاتلبث ان تكتسب بسرعة خصائص قبعة النوع الوتشتايني حامل الطعم.

ان نواة النوع الثاني املت معلوماتها الوراثية وفرضت تاثيراتها المحددة للشكل عن طريق RNA الرسول الدي ترجم هده المعلومات في سويقة تحتوي على سيتوبلازمة غريبة ولكن مع شيئ من التاخير تمكنت خلاله انزيمات و RNA النوع الأول التي بقيت في السويقة من اظهار تاثيرها الدي لم يدم طويلا امام غزارة الرسل الوراثية القادمة من نواة النوع الثاني (الشكل 6 ج)



الشكل رقم (٦)

آ ـ الاسيتابولاريا المتوسطي

ب ـ الاسيتابولاريا الوتشتايني

جـ ـ جذريد الوتشتايني الذي طعم برجيلة المتوسطي

الخلاصة:-

نرى من خلال هدا العرض مدى التشابه بين حادثات التشكل التي تؤدي الى تشكل الفريونات وتلك المؤدية الى تشكل العضيات الخلوية وتعد كلها حادثات تشكل أولية (او من المستوى الابتدائي) والسؤال المهم الدي يطرح نفسه هو هل يوجد علاقة بين التشكل في هدا المستوى والتشكل في المستوى الارقى (الاعلى) ? .

وللاجابة تبدوا الملاحظات التالية في غاية الأهمية :

ينبغي ان نعترف بوجود اختلاف أساسي بين التشكل في هدين المستويين ففي تشكل الفريونات لايتدخل الا النتاثير المتبادل بين الجزيئات Interaction entre les molécules التي هعي بالأساس مواد جامدة Objets inertes بينما يتدخل في المستوى اغلارقى جملة من التاثيرات المتبادلة بين الخلايا Interaction entre les cellules ان ما تتمتع به تلك الخلايا من حصائص البرمجة والتوجيه كما شلهدنا يلعب دورا أساسيا في هده التاثيرات المتبادلة .

ان امكان تعرض البروتينات الى بعض التبدلات الشكلية تبعا لشروط الوسط يضفي عليها بعض الخصائص الأولية في البرمجة والتوجيه تشبه الى حد ما خصائص الخلايا وكما هو معروف تستطيع هده الخصائص للجزيئلات البروتينية ان تتدخل في اليات الضبط الخلوي ومن وجهة النظر هده يوجد بالتأكيد نوع من التشابه بين الحادثات المؤدية الى تشكل الفريون T4 وتلك المكونة للورقة مثلا من نبات راق.

الكل يعلم ان الحركات التشكلية Mouvements morphogénétiques او ما يعرف بهجرة الخلايا خلال تشكل المعيدية في جنين الحيوان تلعب دورا أساسيا في حادثات التشكل الا ان مثل هده الهجرة الخلوية لاتهم علماء التشكل النباتي لانهال اتحدث على هدا النحو كما ان النباتات لاتبني اشكالها الا ادا نمت وبتعبير اخر يكون تشكل النباتات مرتبطا بالنمو أي بتكاثر الخلايات واستطالاتها ويبدو ان هدا الاختلاف لايكون الا ظاهريا لان اتجاه مغازل الانقسام واتجاة الاستطالات الخلوية ماهي بالحقيقة الا نتيجة للتشوهات الشكلية وحركة الكتل السيتوبلازمية ضمن الخلية والمدهش حقا هو النتيجة التي توصلت اليها الباحثة Larpant في اطروحتها فقد بينت ان تفرع خيط من

الخيوط الأولية للطحالب انما ينتج عن تشوه مسبق للخلية التي سينشا عنها هدا التفرع ودلك قبل ان يتشكل مغزل الانقسام انه دون شك مثال من حالة عامة .

فكل تشكل يستوجب ادا هجرة او انتقال نسبي للكتل السيتوبلازمية .

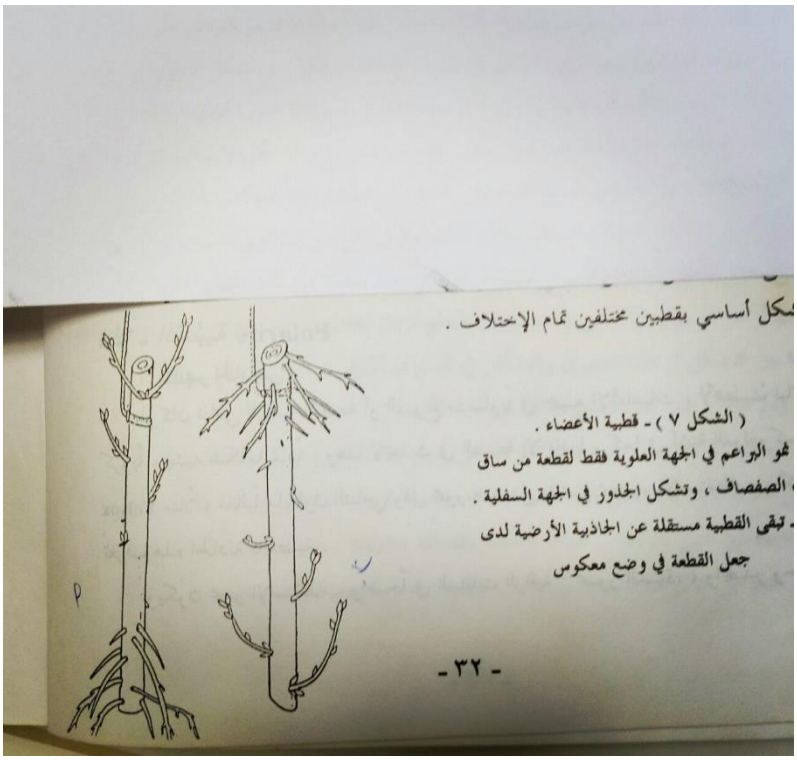
ثالثا- القطبية Polarité

أ- المظهر الخارجي:

لو كان تنامي البيضة الملقحة او البوغ متساويا في جميع الاتجاهات لاعطت نباتا كرويا يشبه شكلها تماما وهدا لايحدث في الطبيعة الا نادرا كما في اشنة الفولفوكس Volvox مثلا فغالبا ما يكون التنامي وفق محور مفضل يدعى بمحور الاستقطاب كما تعرف هده الحادثة بالقطبية .

ويكون محور الاستقطاب واضحا في النباتات الراقية : محور الساق والجدر وحتى محور الورقة المار بمعلاقها وضلعها المتوسط .....الخ وكدلك في معظم النباتات الدونيا : من اشنيات وفطريات وطحالب وتتصف نهايتا هدا المحور باستطاعات مختلفة اختلافا جدريا : كالقمة اغلاعاشية للساق والجدر وحتى في الجنين داخل البدرة تكون هده القطبية شديدة الوضوح : فهناك البريعم او القطب الورقي والجدير او القطب الجدري.

وتؤكد الدراسات التجريبية امكان ظهور القطبية على اية قطعة من النبات وحتى على اية خلية منه سواء اكان من النباتات الدونيا ام الراقية .



شكل أساسي بقطبين مختلفين تمام الإختلاف .

(الشكل ٧) - قطبية الأعضاء .

نمو البراعم في الجهة العلوية فقط لقطعة من ساق
الصفصاف ، وتشكل الجذور في الجهة السفلية .
- تبقى القطبية مستقلة عن الجاذبية الأرضية لدى
جعل القطعة في وضع معكوس

- ٣٢ -

(الشكل ٨) ـ مراحل ظهور القطبية في بوغة ذنب الخيل Equisetum .
آ ـ توزع الصانعات البخضورية بالنظام حول النواة المركزية .
ب ـ هجرة كل من الصانعات والنواة إلى قطبين متعاكسين وظهور محور الإستقطاب .
جـ ـ تشكل اللوحة الإستوائية في المستوى العمودي على محور الإستقطاب .

- ٣٣ -

فقطع قمتي اشنة الكلادوفورا Cladophora على سبيل المثال او عزل احدى خلاياها يؤدي دائما الى تجديد خيط يخضوري في القطب العلوي وجديد مثبت في القطب السفلي وهدا ما ينطبق أيضا على اية فسيلة او قطعة من ساق النباتات الراقي لاتحتوي على اية بداءة للبرعم حيث يتشكل ادا ما وضعت افقيا على تربة رطبة او زرعت في الزجاج على وسط مناسب عدد من البراعم في الجهة التي كانت علوية وعدد من الجديرات في الجهة المقابلة اما ادا كانت الفسيلة حاملة لعدد من البراعم فان الاستقطاب يبقى على حاله فتنمو البراعم القريبة جدالا من الطرف العلوي بينما تبقى البراعم في الطرف السفلي مثبطة ويتشكل بالقرب منها عدد من الجدور (الشكل 7–أ) وتكون هده القطبية مستقلة عن الجادبية الأرضية لان وضع الفسيلة في اتجاة معاكس يعطي النتيجة نفسها (الشكل 7–ب) وهدا ما ينطبق حتى على مستوى النسج الداخلية فعمليات التطعيم مثلا لايكتب لها النجاح الا ادا كانت النهايات العلوية والسفلية لخلايا الطكامبيوم في كل من الطعمى وحامله متطابقة وعلى

هدا الأساس يمكن تشبيه النبات او أي جزء منه بقطعة من المغناطيس التي تتصف بشكل أساسي بقطبينى مخàتلفين تمام الاختلاف .

ب–القطبية الخلوية ' أهميتها ' وطبيعنها والية تحريضها

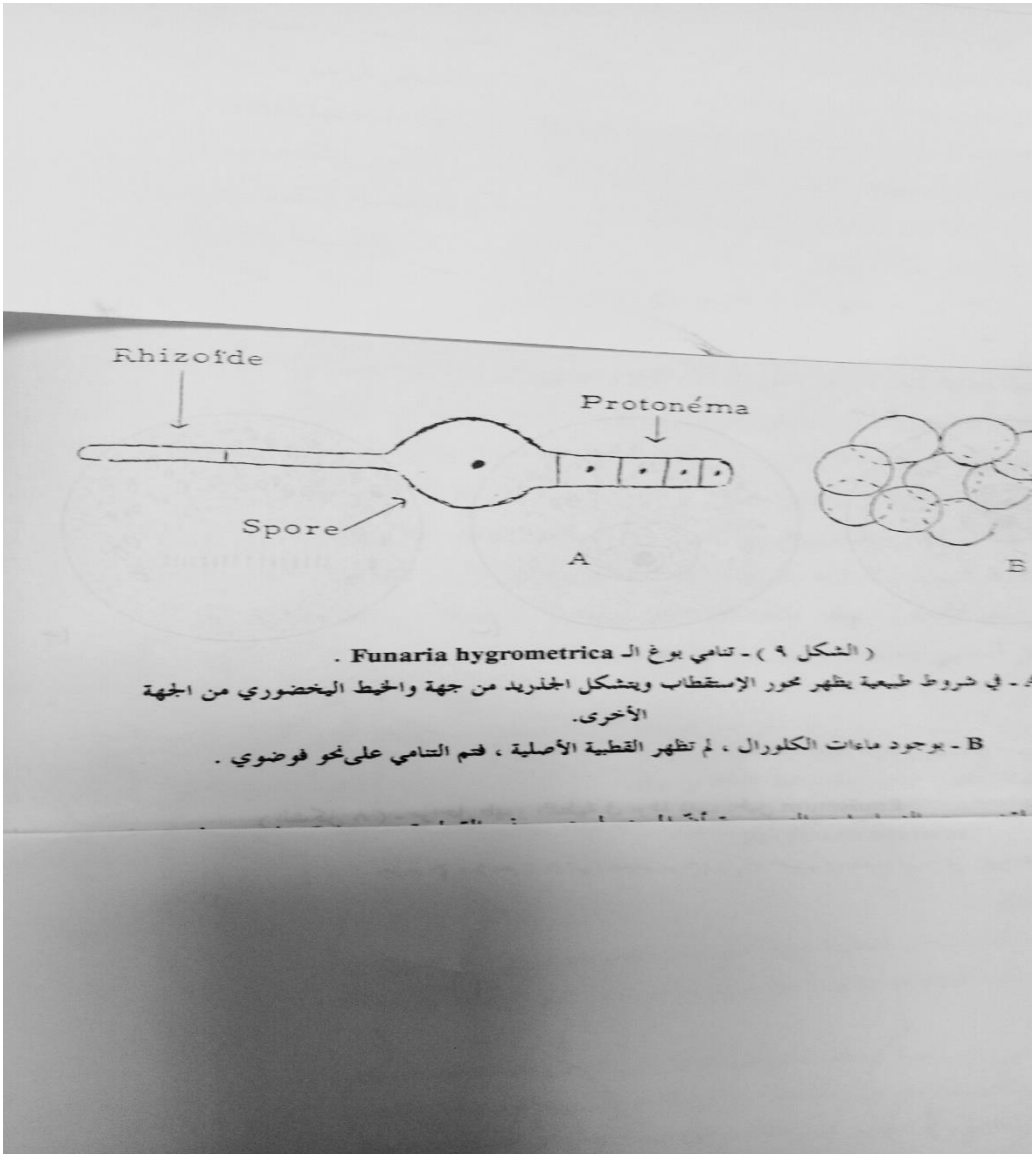
ان استقطاب اية قطعة من البساق او الجدر او حتى من النسجى مشابهة تماما لاستقطاب النبات ككل ومن هنا جاء الاعتمادى بانى لكل خلية من خلايا النبات استقطابا خاصا بها وان المظهر الخارجي البدي شاهدناه ماهو الا نمحصلة استقطابلا تلك الخلايا .

ان الأمثلة التي توضح القطبية الخلوية كثيرة ندكر منها على سبيل المثال بوغة دنب الخيل Equisetum كروية الشكل والتي تحتوي على صانعات خضراء موزعة بانتظام حول النواة (البشكل 8–أ) وقبل كل انقسام خيطي تتجمع هده الصانعات في قطب بينما تهاجر النواة الى القطب الاخر وبدلك يتحدد محور الاستقطاب (الشكل 8–ب) وتتشكل الوحة الاستوائية في المستوى العمودي على هدا المحور (الشكل 8–ج)

1– أهمية القطبية الخلوية وطبيعتها

ان الظاهرة الاساسية التي تحدث لخلية البيضة الملقحة او البوغة خلال المراحل الأولى من تناميها هي دون شك اكتساب القطبية او ما يعرف بالقطبية الاصلية Acquisition de la polarité initiale ويصبح التعضي على ما يبدو مستحيلا دونها فعندما نمنع او نعيق ظهور هده القطبية او اكتسابها يصبح التنامي فوضويا فقد لاحظ Bunning ان ابواغ الفوناريا Funaria hygrometrica تعطي بعد معالجتها بماءات الكلورال Hydrate de chloral (وهو سائل عديم اللون يحضر من الكلور والكحول ويستخدم كمنوم وله تاثير مثبط على مغزل الانقسام طيلة مراحل الانقسام) كتلا على شكل الأورام مؤلفة من نسج غير متمايزة بدلا من ان تهعطي خيطا يخضوريا وجدريدا مثبتا (الشكل 9) فما هو كنه او طبيعة هده القطبية ?

شكل (9) تنامي بوغ الـ Funaria hygrometrica



(الشكل ٩) - تنامي بوغ الـ **Funaria hygrometrica** .

أ - في شروط طبيعية يظهر محور الإستقطاب ويتشكل الجذير من جهة والخيط البخضوري من الجهة الأخرى.

B - بوجود ماءات الكلورال ، لم تظهر القطبية الأصلية ، فتم التنامي على نحو فوضوي .

لقد بينت الدراسات التجريبية ان المسؤول عن هده القطبية هو مادة تتلقى المحرضات فتتاثر بها فتظهر قطبية الخلية وتسمى هده المادة مداد الاستقطاب Substrat وتكون القطبية التي تكتسبها الخلية نتيجة تعرضها للمحرضات الخارجية غير عكوسة ادا جاوز التحريض مرحلة معينة وتدعى هده القطبية المكتسبة في اتلبدء بالقطبية الاصلية Polarité initiale .

وتنتفي هده القطبية في مرحلة ما من مراحل حياة الخلية بخاصة اثناء تشكل البيضة الكروية او البوغ وتحتاج من اجل اكتسابها مرة أخرى الى محرض جديد .

ولا نعرف الان الا القليل عن كيفية اختفائها الا اننا نملك الكثير عن الية تحريضها .

2- الية تحريض القطبية الاصلية

هناك بعض الدراسات المعمقة عن العوامل التي تحرض القطبية الاصلية لابواغ عدد من الاشنيات وبخاصة اشنة الفوقس وتكون هده العوامل فيزيائية او كيميائية .

2-1 – العوامل الفيزيائية

- **الضوء :** – تكون بيوض الفوقس الملقحة كروية الشكللا وحرةى في ماء البحر ويصبح شكلهالا بيضويا قبل ان تنقسم انقساماهما الاوللا فتعطي نهليتها الدقيقة الجدريد بينما تتشكل المشرة من الجهة المقابلة وبدلك تتحدد القطبية الاصلية ولكن ليس لها اتجاة مفضل أي ان محاور الاستقطاب تتوزع في جميع الاتجاهات .

ويؤدي وضع هده البيوض في الظلام الى النتيجة نفسها السابقة (الشكل 9-أ) اما ادا وضعت في ضوء وحيد الاتجاه فيصبح محور الاستقطاب موازيا لاتجاه الضوء يتشكل الجدريد في القطب المظلم دائما (الشكل 9-ب)

اما ادا كان الضوء متعدد الاتجاهات فان اتجاه محاور القطبية يكون عشوائيا كمالا لو كانت في الظلام .

ان اكثر الموجات فعالية هي الزرقاء (500-400 مص) مللي صغير والاشعة فوق البنفسجية ينبغي تعريض البيوض الملقحة للضوء مدة ساعة واحدة على الأقل بغية الحصوللا على تاثير واضح للضوء في القطبية الاصلية لهده البيوض وتمر البيضة الملقحة بمرحلة حساسة عظمى بين الساعة (10-7) بعد الالقاح .

ويمكن ان نزيل تاثير المعالجة الأولى للبيوض بضوء وحيد الاتجاه بمعالجتها مرة أخرى ولكن بعد عكس اتجاة الضوء ويتشكل جدريدان متقابلان ادا عكسا اتجاه الضوء كل

التنـــاظر

ان ما يميز اكثر النباتات والحيوانات وجود محور التناظر تكون الأعضاء الجانبية متوزعة بانتظام على جوانبه وهدا ما يدل على ارتباط مفهوم التناظر ارتباطا وثيقا بمفهوم القطبية وبدقة اكثر فان التناظر هو افضل تعبير عن هده القطبية فالشكل في كثير من الحالات ينتج عن توزع النسج والأعضاء على نحو متناظر حول محور او عدة محاور تبعا لمخطط نوعي والتناظر لايقتصر على الكائنات الحية فبنية البلورات المعدنية تمثل نمودجا للتناظر في الطبيعة .

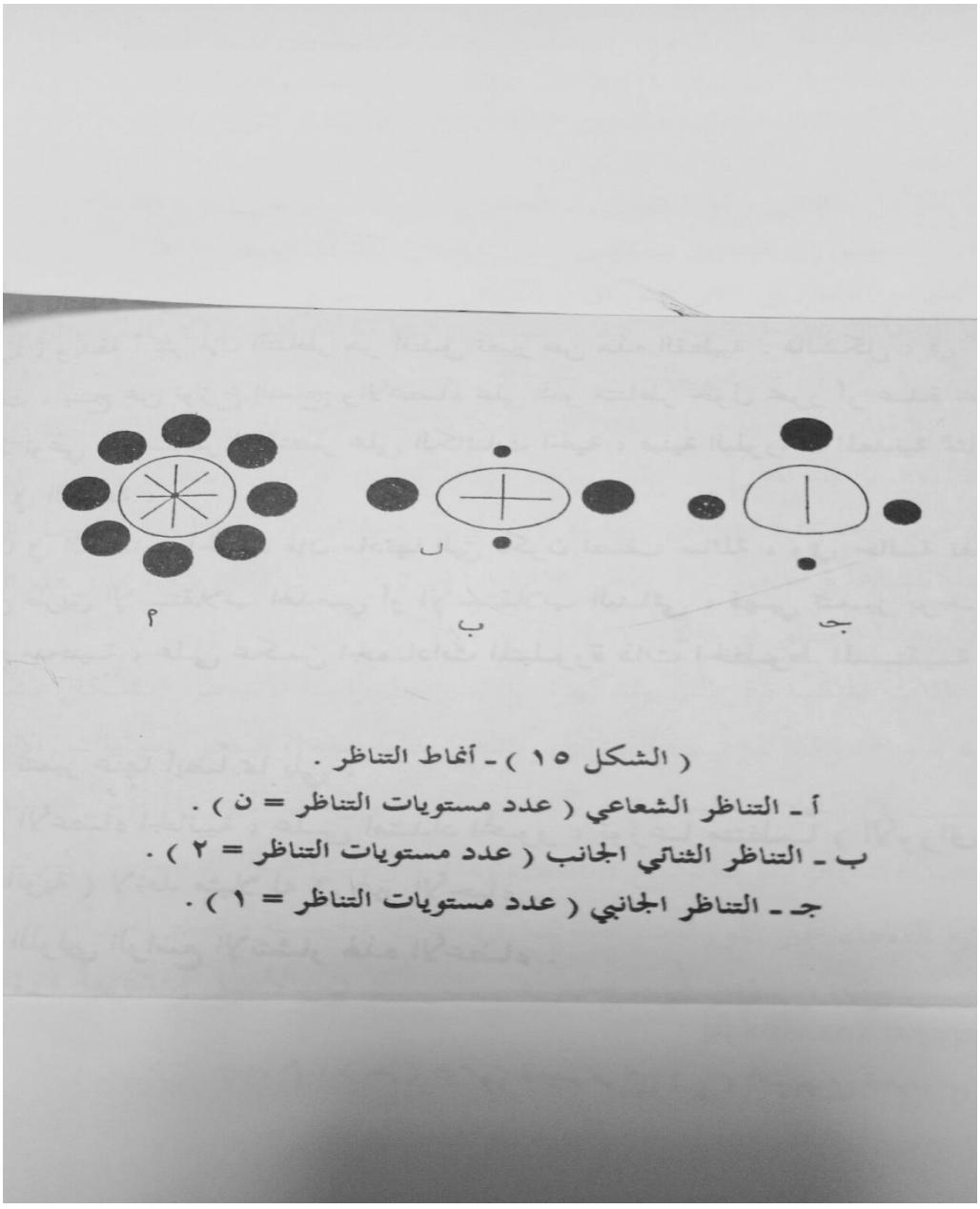
اما في الكائنات الحية فان مادتها التي تكون سائلة وفي حالة تغير مستمر سواء عن طريق الاستقلاب الهدمي او الاستقلاب البناء فهي تتميز بوجود خطوط وسطوح منحنية على عكس الجمادات المتبلورة دات الخطوط المستقيمة والسطوح المستوية .

كما تتميز عنها أيضا كما يلي :

1- تتوزع الأعضاء الجانبية على امتداد المحور توزعا منتظما (الأوراق الفروع والجدور الثانوية) لانجد مثيلا له نفي غير الاحياء .
2- التوزع اللولبي الواسع الانتشار لهده الأعضاء والتناظر هو اكبر دليل على وجود بنية متعضية دقيقة وله أنماط رئيسية عدة حسب عدد مستويات التناظر هي :-

1- اللاتناظر :- ويتميز بوجود عدد غير متناه من محاور التناظر كما في اشنة Volvox الكروية التي لاتبدي قطبية واحدة واللاتناظر نادر الوجود في الطبيعة.
2- التناظر الشعاعي :- كما في الجدور والسوق الرئيسية حيث تتوزع النسج والأعضاء الجانبية وفقا لعدة مستويات .
3- التناظر الثنائي الجانب:- ويتصف بوجود مستويين فقط للتناظر ويكونان متعامدان كما في سوق بعض الصباريات او في توزع الأوراق حسب لولبي منتظمين توزعا ثنائي الخطى في النجيليات او توزع الأعضاء في بعض عريانات البدور .
4- التناظر الجانبي (الظهري – البطني):- ويتميز بوجود مستوى واحد فقط للتناظر يقسم العضو الى قسمين مثماتلين ايمن وايسر الا ان الوجه الظهري لا يماثل الوجه البطني كما هو الحال في اكثر الأوراق .

مخطط لاشكال التناظر



(الشكل ١٥) ـ أنماط التناظر .

أ ـ التناظر الشعاعي (عدد مستويات التناظر = ن) .

ب ـ التناظر الثنائي الجانب (عدد مستويات التناظر = ٢) .

جـ ـ التناظر الجانبي (عدد مستويات التناظر = ١) .

تشكل الجدور Rhizogenése

يعد تشكل الجدور وتنوع اشكالها وتعدد وظائفها من الموضوعات التي لم تدرس بعد بشكل جيد كما ان المعلومات التي نملكها عن الجملة الجدرية مازالت قليلة بالمقلارنة مع ما نعرفه عن الجملة الفارعية التي لاقت اهتماما اكثر من علماء التشكل ودلك لان دراسة الجدور ايست صعبة المنال فحسب وانما تستوجب البحث عما هو مفترض من مواد كيميائية تعمل على ضبط تشكلها وتوجيه نموها

وتنطوي دراسة تنامي الجملة الجدرية على فوائد مهمة نظرية وتطبيقية في ان واحد فهي كاعضاء وعائية لا توجد في التريديات الأولية فقد تنامت في البداية كاعضاء للتثبيت وامتصاص الماء والاملاح المعدنية الضرورية ثم اكاتسبت بعض الوظائف الأخرى مثل الإحساس بالجادبية الأرضية Geoperception والاستجابة لها Georéaction وتركيب هرمونات النمو مثل السيتوكينينات كما تقوم الجدور بنسجى شبكة من الاتصالات المحدودة تقريبا مع المتعضيات الدقيقة في التربة وهدا ما يؤثر غالبا في تشكلها .

وتبقى بعض النباتات الوعائية مجردة تماما من الجدور (النباتات المتكيفة مع نمط حياتي خاص مثل : النباتات المائية الطافية والنباتات اللاجدرية مثل : السحلبيات الرمية والنباتات المتطفلة) وهي حالات محدودة ناتجة عن تخصص وظيفي دقيق وفيما عدا دلك تكون ظاهرة تشكل الجدور واسعة الانتشار في المجموعات النباتية الوعائية الا ان إمكانات تشكلها تتفاوت من مجموعة الى أخرى وتكون هده الإمكانات في الطبيعة ظاهرة بجلاء في كل من عاريات البدور وثنائية الفلقة .

وينبغي التميز بين الجدور الجانبية (لا الثانوية) التي تتشكل على الجدر الرئيسي المنحدر بالاصل عن تنامي الجدير وبين الجدور العرضية التي تعمل كلها على اتساع الجملة الجدرية بغية تامين التغدية الجيدة للنبات وتثبيته في التربة بشكلب متناسق مع تنامي الجملة الفارعية.

تشكل الجدور الثانوية

ان الدراسات المتعلقة بتشكل الجدور الثانوية قليلة نظرا لمنشئها الداخلي الدي يجعل الوصول اليها صعبا للغاية مع ان معرفة الالية التي تضبط تشكلها لاتقل من الناحية التطبيقية أهمية عن تشكل الجدور العرضية للفسائل كما تعد أساسية في فهمنا لكيفية تصميم المخطط الهندسي للجدر.

التي تتشكل اما على الفسائل او _على الجدر نفسه بعد قطع قمته ودلك بدءا من خلايا سبق وتقسمت انقساما نشيطا .

وينتج عن النشاالجدور كما هو معروف من خلايا المحيط الدائر بشكل أساسي مع مساهمة ممكنة لخلايا الادمة الباطنة فهدا المنشا الداخلي للجدور الجانبية يميزها عن الأوراق والبراعم خارجية المنشا.

ويبدا تشكل الجدر الثانوي بتراجع خلايا المحيط الدائر المقابلة للخشب الأول او اللحاء الأول (تبعا للانواع) عن تمايزها كخلايا برنشيمية والعودة الى الحالة الجنينية دون انقسام خلوي مسبق وتدعى هده المرحلة **باصالة الجدر الجانبي Initium radiculaire** الشكل 57–أ) أي ان اصالة الجدر الجانبي تتشكل بدءا من خلايا لم تنقسم مسبقا على عكس اصالة الجدور العرضية التي تتشكل اما على الفسائل او _على الجدر نفسه بعد قطع فمته وداك بدءا من خلايا سبق وتقسمت انقساما نشيطا.

وينتج عن النشاط التقسمي لاصالة الجدر كتلة من الخلايا المرستيمية المتجانسة والمتماثلة تعرف **باوالة الجدر primordium radiculaire** (الشكل 57 –ب) تكون هده الاوالة في البداية مطبقة على الأسطوانة المركزية ثم تبدا بدفعها نحو الخارج مما يؤدي الى تمزق الادمة الباطنة وتهشم بضع طبقات من خلايا القشرة العميقة وتتابع هده الاوالة نموها فيتزايد ضغطها الميكانيكي على خلايا القشرة وتدفعها نحو الخارج فيزداد تهشم القشرة وتستطيع هده الاوالة في الحقيقة ان تخترق كل الطبقات الخلوية للقشرة ميكانيكيا وكيميائيا فقد تبين ان الخلايا المرستيمية لاوالة الجدر تفرز انزيم البكتيناز الدي يفكك الصفائح المتوسطة للخلايا التي تتكون من المركبات البكتية مما يسهل عملية انسياب اوالة الجدر ونموها (Robert et catesson /1990).

وتبدا هده الاوالة خلال اختراقها للقشرة بالتعضي تدريجيا فتتشكل القلنسوة وتظهر البنية المنطقية للمرستيم القمي الواقع تحت القلنسوة حيث يظهر المركز الهاجع والمرستيم المحيط به فتدعى هده المرحلة عندئد **ببداءة الجدر Ebauche radiculaire** (الشكل 57 –ج) ثم تظهر طليعة الكامبيوم بالقرب من الأسطوانة المركزية للجدر الرئيسي حيث تبدا خلايالا بداءة الجدؤر الجانبي بالتمايز الى أسطوانة مركزية وقشرة ويستمر هكدا النمو والتمايز حتى تجتاز البداءة طبقات القشرة (بعد 3 أيام تقريبا) فتظهر عندئد نهاية الجدر الجانبي الفتي على سطح الجدر الرئيسي وما ان تبرز

على السطح حتى يتغير اتجاه نموه من الافقي الى الشاقولي تحت تاثير الجادبية الأرضية ويكونى معدل تشكل الجدور الثانوية في مرحلة النمو النشيط للجدر الرئيسي نحو 10 جدور ثانوية في اليوم .

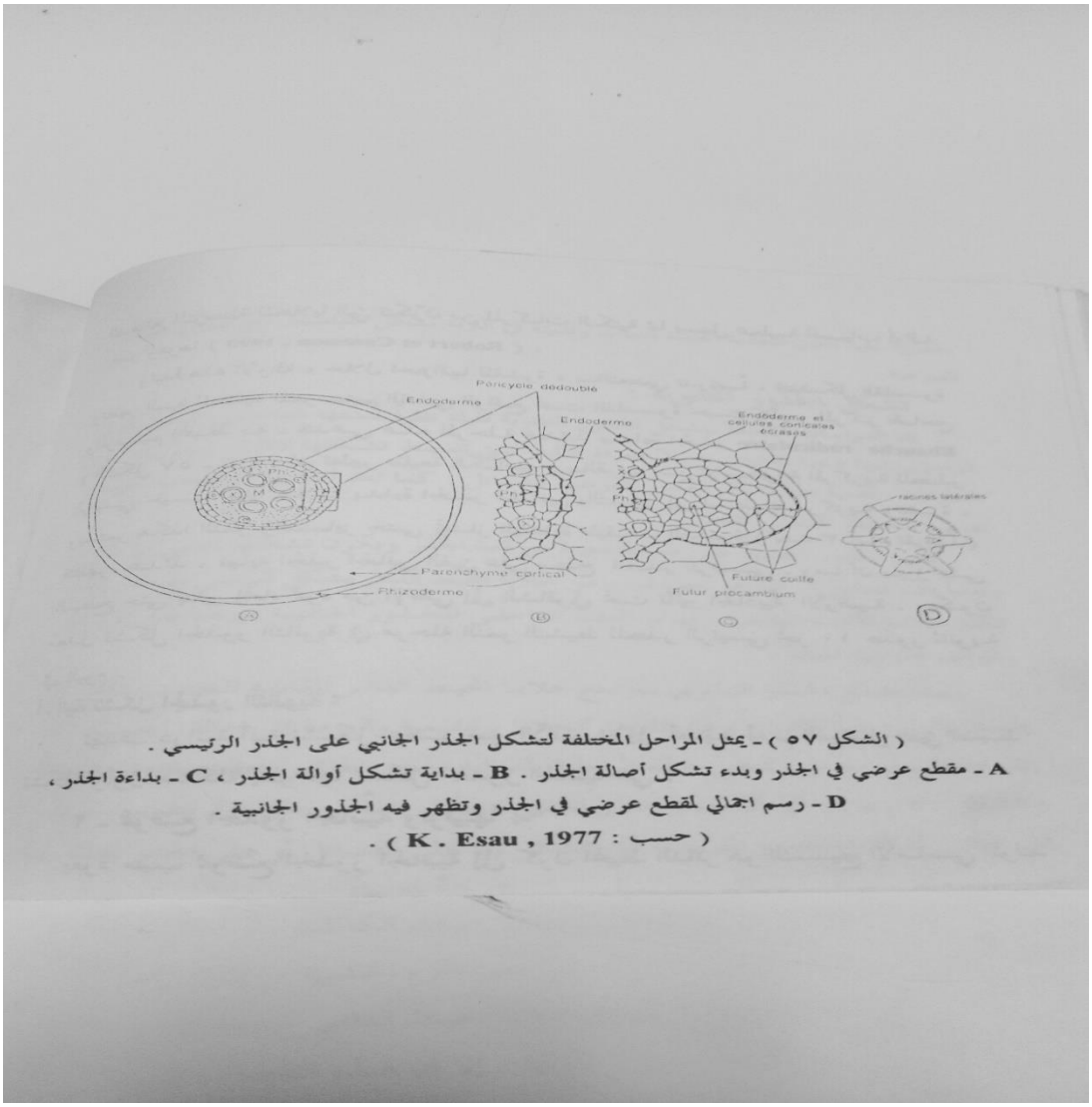
أ- الية تشكل الجدور الثانوية

تهدف دراسة الية تشكل عضو من الأعضاء الى تحديد اهم العوامل التي تضبط تشكله وأول مشكلة يطرحها تشكل الجدور الجانبيةى هي :-

1- تموضع تشكل الجدور الجانبية وترتيبها

يعود سبب تموضع الجدور الجانبية الى كون المحيط الدائر هو النسيج الأساسي المولد للجدور الجانبية وهدا ما جعل Bouillenne /1961-1964 يفترض ان المحيط الدائر واثناء المراحل المبكرة من تشكله يكتسب تلك الخاصة المولدة للجدور بينما يرى Torrey /1965 ان تشكل الجدور الجانبية هو نتيجة لوجودى تدرج طولي من النضج الدي يصيب محيط الدائر بدءا من قمة الجدر وحتى قاعدته وفي عتبة معينة من هدا التدرج تظهر الجدور الجانبية باتجاة قمي ولكن لاتكون خلايا المحيط الدائر قادرة كلها على تشكيل الجدور الجانبية التي لاتظهر عادة الا مقابل رؤوس الخشب الأول او مقابل اللحاء الأول في بعض البحالات ويبدو ان تاثيرات متبادلة بين النسج هي التي تحدد مكان تشكل هده الجدوؤر ويلعب الخشب الأول دورا أساسيا.

الشكل(57):- المراحل المختلفة لتشكل الجدر الجانبي على الجدر الرئيسي



(الشكل ٥٧) - يمثل المراحل المختلفة لتشكل الجذر الجانبي على الجذر الرئيسي .
A - مقطع عرضي في الجذر وبدء تشكل أصالة الجذر . B - بداية تشكل أوالة الجذر ، C - بداءة الجذر ،
D - رسم اجمالي لمقطع عرضي في الجذر وتظهر فيه الجذور الجانبية .
(حسب : K . Esau , 1977) .

لقد استطاع Dyanat/1972 ان يبين على نبات الكاكاو ان التاثير الدي يضبط تشكل الجدور الجانبية انما ينتقل بشكل أساسي عبرالحزم الخشبية ولدلك تتوزع الجدور الجانبية تبعا لطبقات مولدة شاقولية تقابل خلايا المحيط الدائر الممتدة على طول الجدر الرئيسي والمحايدة لمسار الاوعية الخشبية الأولية الا ان هده الطبقات من المحيط الدائر لا تشكل كلها جدورا ثانوية حيث تبقى بعض المناطق مجردة من الجدور ويبدو ان انتظام هده الجدور وتحديد اماكنها على الجدر الرئيسي ليس محض الصدفة وانما هو نتيجة للتاثير الدي تمارسه بداءات الجدور الأولى او المبكرة pré éxistantes فقد بين Riopl/1969 ان الجدور الجانبية التي تسبق في تشكلها تثبط تشكل الجدور الجانبية اللاحقة ولدلك نرى بينها مسافات مجردة من الجدور كما استطاع Neville ومساعدوه 1972 تأكيد هده النتيجة على نبات الكاكاو تجريبيا فان حدف او استاصال الجدور الجانبية الفتية جدا ينشط تشكل

الجدور الجانبية الجديدة في مناطق لاتظهر فيها الجدور بالحالة الطبيعية وبتعبير اخر يثبط الجدر الفتي تشكل الجدور الجانبية الجديدة المجاورة له .

2 – العوامل التي تضبط تشكل الجدور الجانبية

يكون تشكل الجدور الجانبية تحت اشراف جماة من العوامل الداخلية والخارجية .

- **العوامل الخارجية**

لقد أشار Nobbe / 1862 الى دور بعض الاملاح المعدنية في التربة على تفرع الجدور وبخاصة بعض الشوارد المعدنية مثل شوزارد البوتاسيوم K^+ (Torrey /1965) وكدلك بالنسبة لرطوبة التربة وتهويتها ويبدوا ان بعض العوامل الفيزيائية كالضوء والحرارة تؤثر أيضا في حادثات تشكل الجدور ففي شروط مناسبة من الحرارة (30°م – 26°م) والرطوبة (70–80 %) تتشكل الجدور الجانبية باعداد كبيرة كما تزداد سرعة نموها .

كما تبين ان النبات لايستجيب الى تاثير درجات الحرارة الا بعد يومين من زراعة البدور أي عندما تبدا خلايا المحيط الدائر بالانقسامات الموازية.

- **العوامل الداخلية**

يخضع تشكل الجدور الجانبية الى جملة من التاثيرات المتبادلة القادمة من أجزاء مختلفة من النبات وتعتمد الطرائق التجريبية التي تهدف الى تحديد التاثير المفترض لهدا العضو او داك او مجموعة من الأعضاء على استئصال هده الأعضاء او جزء منها (كالفلقات والسويقة فوق الفلقات ومرستيم الجدر الرئيسي ومرستيم الجدور الجانبية) .

ويرى Nozeran /1970 ان تغيرات عوامل الوسط الخارجي تؤثر في أجزاء من النبات بصورة اكثر من الأجزاء الأخرى وبخاصة المناطق المولدة للنسج والأعضاء وهدا ما يؤدي الى اضطراب (خلل) في التاثيرات المتبادلة بين هده الأعضاء او الأجزاء ينتج عنها في النهاية تبدل أساسي في التشكل ولكن بطريقة غير مباشرة

1- تاثير قمة الجدر الرئيسي : تمارس قمة الجدر الرئيسي تاثيرا مثبطا في تشكل الجدور الجانبية فيؤدي قطعها كما هو معروف مند زمن بعيد الى زيادة عدد الجدورالجانبية ان هدا التاثير يشبه تاثير المرستيم القمي الساقي المثبط لتشكل البراعم الجانبية . مع فرق وحيد وهو ان قمة الجدر تؤثر في مسافة أطول قليلا كما ان هده الظاهرة ليست بالسيطرة القمية لانها تثبط نمو جدور لم تتشكل بعد .

لقد تبين من خلال مجموعة من التجارب البسيطة التي تقوم على قطع قمة الجدر الرئيسي لبادرات فتية جدا من نبات الكاكاو او اجراء قطع افقي على بعد 1ملم من القمة بحيث يقتصر على نصف ثخانة الجدر فقط او استئصال نصف قمة الجدر او قطع القمة شاقوليا او تخفيف سرعة نمو الجدر الرئيسي عن طريق توجيه نموه بعد الانتاش مباشرة الى أنبوب زجاجي في وضع افقي (الشكل 58) الى اهم النتائج Dyanat et Neville / 1972 التي يمكن تلخيصها :

- – يؤدي قطع قمة الجدر الرئيسي ليس فقط الى زيادة عدد الجدور الجانبية وانما تزداد اطوالها أيضا .
- – ان عزل جزء من المنطقة التي ستتشكل فيها الجدور الجانبية عادة عن المرستيم القمي للجدر الرئيسي بوساطة شق افقي يشمل نصف ثخانة الجدر الواقعة تحت احدى الفلقتين يؤدي أيضا الى النتيجة السابقة نفسها ولكن في المنطقة الواقعة فوق الشق فقط حيث تبقى الجهة المقابلة للشق عادية ويدل دلك على ان مرستيم الجدر الرئيسي لا يستطيع ان يؤثر تاثيرا مثبطا لتشكل الجدور الجانبية ولنموها بالالتفاف من حول منطقة الجرح لان هدا التاثير ينتقل مباشرة بواساطة الاوعية الخشبية الواصلة بين المرستين ومنطقة تشكل الجدور الجانبية والتي قطعت بعملية الشق الافقي وكدلك الحال لدى قطع نصف مرستيم الجدر الرئيسي بشق شاقولي واخر افقي .

ان مرستيم الجدر الرئيسي لايستطيع القيام بتاثيره المثبط على نحو فعال الا عندما يؤدي وظائفه كوحدة متكاملة تماما فشطر هدا المرستيم طوليا الى نصفين متساويين تقريبا بشق شاقولي محوري يزيد من عدد الجدور الجانبية واطوالها أي يوقف او يخفف من تاثيره المثبط ولكن لمدة محدودة جدا وهي المدة التي يكونى فيها منشغلا بترميم نفسه حيث يعود هدا التاثير ثانية فور نجاح كل شطر بتجديد مرستيم كامل مشابه للمرستيم الأول .

- – يؤدي تغير اتجاة نمو الجدر الرئيسي بوساطة أنبوب زجاجي في وضع افقي الى تخفيف سرعة نمو الجدر الرئيسي الى النصف تقريبا ويرافق دلك تناقص في تاثيره المثبط أيضا فشدة التاثير المثبط تتناسب مع سرعة النمو
- باختصار:–

يعمل مرستيم الجدر الجدر الرئيسي على الحد من عدد الجدور الجانبية المتشكلة ومن سرعة نموها ولكن يؤدي هدا الدور بفعالية ينبغي ان يبقى كوحدة متكاملة وفي شروط تتيح له النمو الشاقولي النشيط وينتقل هدا التاثير من المرستيم الى منطقة تشكل الجدور الجانبية عبر الاوعية الناقلة الأولية .

ونتساءل الان: كيف يحدث هدا التثبيط وما هي طبيعته ? وما هي نوعية المواد التي يمكن ان تنتقل باوعية الخشب الأول ?

- – لقد افترض simon /1904 ان هدا التثبيط نتيجة تحويل المواد الغدائية لصالح الجدر الرئيسي وحرمان الجدور الجانبية منها بينما يرى Pecket / 1955 ان مرستيم الجدر الرئيسي يحول لصالحه منشطا ما غير معروف والدي يتم تركيبه تحت اشراف الاوكسين (AIA) تلبك المادة المعروفة بتاثيرها المولد للجدور مند زمن بعيد ويميل اخرون الى الاعتقاد بان مرستيم الجدر الرئيسي يصنع مثبطا نوعيا لتشكل الجدور الجانبية (Zimmerman et al / 1935).
- لقد تمكن Katunskij /1935 من تثبيط تشكل الجدور الجانبية بعد قطع قمة الجدر الرئيسي واستبدال قمة الكوليوبتيل التي تكون كما هو معروف مركزا نشيطا للاصطناع وبخاصة للاوكسين ومع دلك لايمكن لهدا الأخير وعلى الرغم من تاثيره المثبط لتشكل البراعم الجانبية ان يكون مثبطا نوعيا لتشكل الجدور الجانبية فهو على تقيض دلك معروف بتنشيطه لتشكل البجدور ,
- ويرى champagnat / 1961 إمكانات تفسير هده النتيجة مع انها غامضة ومحيرة ادا ما قبلنا بالفرضية التي تعزو التاثير المثبط الى تحويل المواد الغدائية فقمة الكوليوبتيل تستطيع فعلا ان تلعب دورا محركا وجادبا على نحو مشابه للدور الدي تقوم به قمة الجدر داتها لقد أجريت العديد من الأبحاث حول هدا المو ضوع

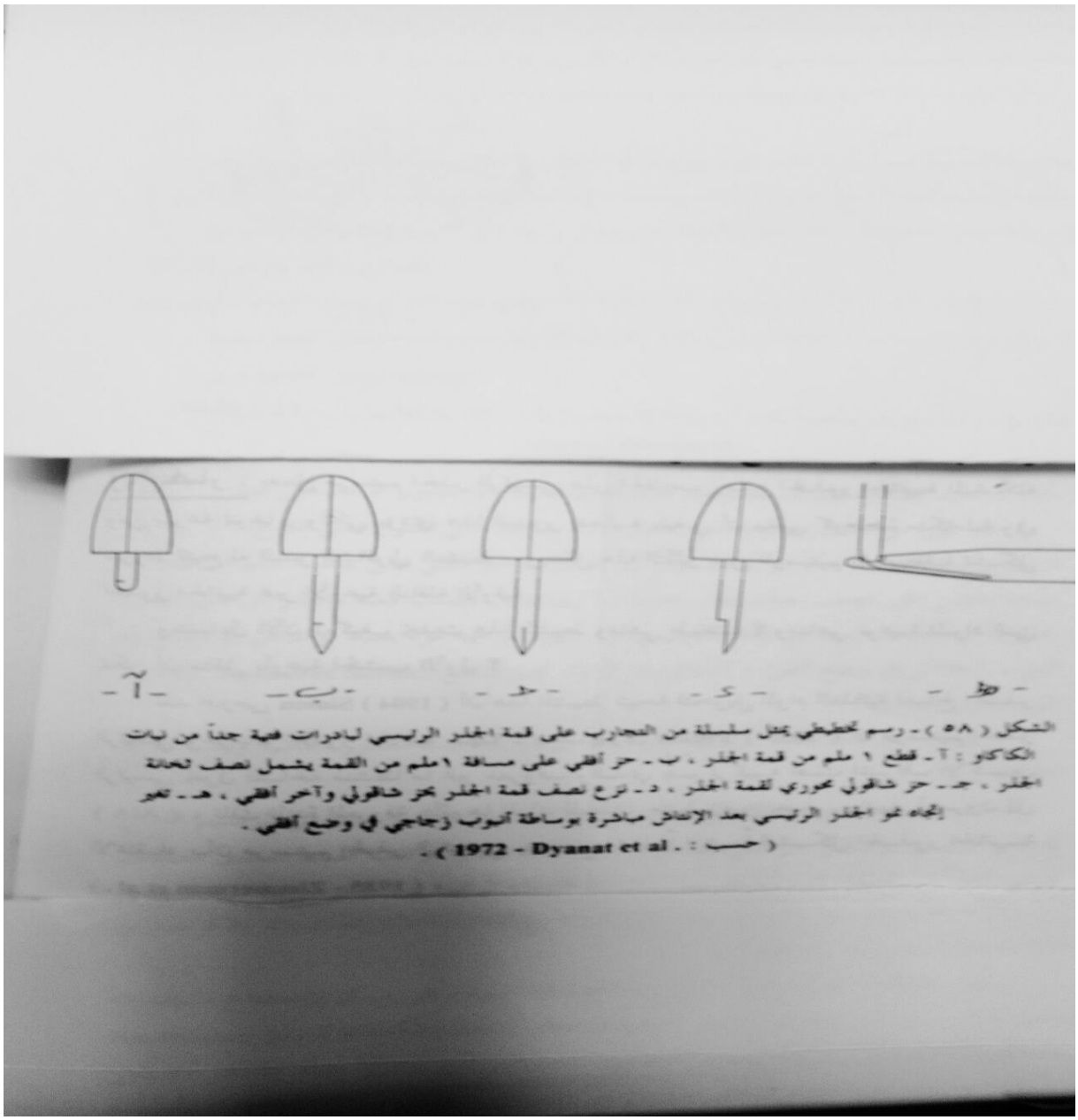
فتبين لكل من Libbert ; Torrey /1956-1959 بعد سلسلة من الدراسات الحيوية – الكيميائية وجود مثبطات من طبيعة فينولية Nature phénolique تمنع تشكل الجدور الجانبية كما امكن عزل هدا المثبط فتبين انه طليعة هرمون العلاقات المتبادلة بين البرعم والدي يمكن استبداله بالكومارين Caumarine وهي مادة فينولية .

- وتبين حديثا ان قمة الجدر الرئيسي وبخاصة القلنسوة هي مركز الاصطناع المثبطات ومنها بخاصة حمض القطع (ABA) Acide abscissique والكسانتوكسين Xanthoxine (Torrey /1976) ويبدو ان لهاتينى المادتينى إضافة الى دورهما في تثبيط تشكل الجدور الجانبية ونموها دورا في ضبط الانتحاء الأرضي للجدور (Audus /1975) Géotropisme

2-تاثير الفلقات والجملة الفارعية

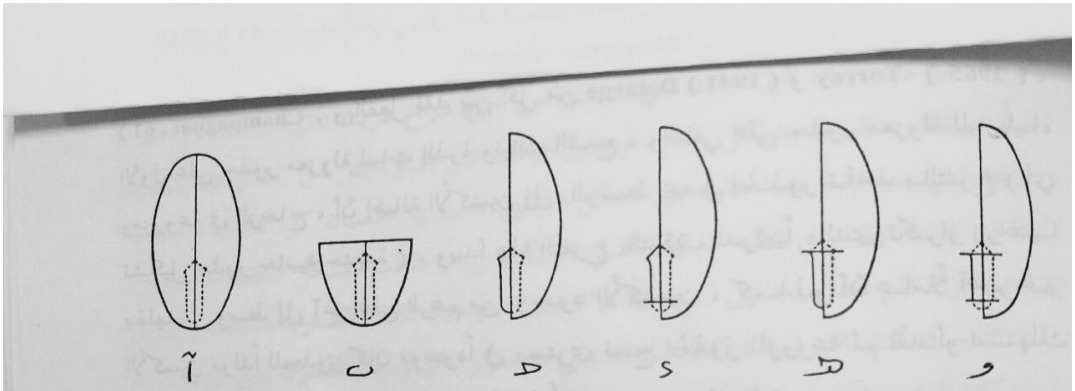
ويقابل هدا التاثير المثبط لتشكل الجدزر الجانبية والصادر عن قمة الجدر ناثير منشط لتشكل هده الجدور منبعث عن الجملة الفارعية وربما الأجزاء الكبيرة من الجملة الجدرية أيضا فقد لاحظ Haanet ومساعدوه مند زمن بعيد 1935 ان شق السويقة تحت الفلقات لبادرات فتية من نبات الفول شقا افقيا يعيق تشكل الجدور الجانبية في المنطقة الواقعة اسفل الشق وهدا ما دفعهم الى الافتراض بوجود عامل منشطلاى لتشكل هده الجدور قادم من الساق او من احدى الفلقتين وينتقل باتجاه قاعدي نحو قمة الجدر كما أجريت حديتا تجاربلا متعددة تقوم على نزع الفلقات او جزء منها او قطع البريعملا في اليوم لد ى نزرع فيه البدور (الشكل 59) وتؤكد النتائج كلها صحة النتيجة السابقة

شكل 59



الشكل (٥٨) - رسم تخطيطي يمثل سلسلة من التجارب على قمة الجذير الرئيسي لبادرات قمية جداً من نبات الكاكاو : آ - قطع ١ ملم من قمة الجذير ، ب - حز أفقي على مسافة ١ ملم من القمة يشمل نصف الحافة الجذير ، جـ - حز شاقولي محوري لقمة الجذير ، د - نزع نصف قمة الجذير بحز شاقولي وآخر أفقي ، هـ - تعور إتجاه نمو الجذير الرئيسي بعد الإلتقاط مباشرة بوساطة أنبوب زجاجي في وضع أفقي .

(حسب : Dyanat et al. - 1972) .



الشكل (٥٩) - رسم تخطيطي يمثل تجارب نزع إحدى الفلقتين أو جزء منها فقط مع حذف أجزاء أخرى : مثل البريعم والجذير وذلك على بذور نبات الكاكاو قبل زراعتها مباشرة (آ - حالة شاهدة ، ب - قطع النصف العلوي للفلقتين ، حـ - قطع إحدى الفلقتين قطعاً تاماً ، د - نزع إحدى الفلقتين مع قطع قمة الجذير ، هـ - نزع إحدى الفلقتين مع قمة البريعم ، و - نزع إحدى الفلقتين مع قمتي كل من البريعم والجذير) .

وكان كل من Went , Bouillenne /1933 قد بيننا ان الأوراق تركب في الضوء عاملين : احدهما مغدي والأخر هرموني ولهما تاثير مشترك في تنشيط تشكل الجدور واطلق على العامل الهرموني مصطلح مولد الجدور Rhizocaline والدي يمكن ان يتجمع في كل من الفلقات والبرعم ثم اعتقد كل من Went , Thimann /1934 ان مولد الجدور هدا ما هو بالحقيقة الا الاوكسين .

- ان تاثير الاوكسين المنشط لتشكل الجدور معروف مند امد كما استخدم في تجدير الفسائل وبين TORREY /1956 ان الاوكسين يستطيع ان يمارس تاثيره المنشط سواء على النبات التام او على جزء منه كالجدور والنسج المزروعة في الزجاج وهدا ما يؤكد صحة الافتراض القائل ان العامل الصادر عن الجملة الفارعية والفلقات والمنشط لتشكل الجدور الجانبية انما هو الاوكسين .

ب- الضبط الفيزيولوجي للانجداب الأرضي للجدور Control physiologique du géotropisme

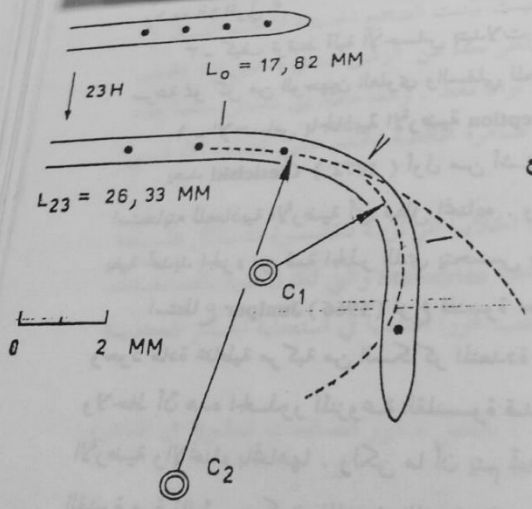
تبدي الجملة الجدرية للنباتات الراقية كما هو الحاللا في الجملة الفارعية نوعا من التعدد الشكلي polymorphisme ودلك تبعا لاتجاه نموها او ما نطلق عليه مصطلح الانجداب او الانتحاء Tropisme والانجداب نمو موجه بعامل من عوامل الوسط فنمو الجملة الفارعية باتجاه منبع الضوء دائما يدعى بالانجداب الضوئي phototropisme بينما تنمو الجملة الجدرية باتجاه الجادبية الأرضية او الانجداب الارضيلا Géotropisme والانجداب الأرضي للساق بالاصل سالب بينما هو موجب

للجدر ولكن في الحالتين يكون اتجاه النمو شاقوليا (مستقيما) Orthtrope إضافة الى دلك يوجد في العديد من الأنواع جدور او سوق تنمو بالاتجاه الافقي او المائل بدلا من الاتجاه الشاقولي plagiotrope وتتصف الجدور الافقية بنموها البطيئ والمحدود ودقة اقطارها (أي انها تبقى نحيلة ودقيقة).

ان المعلومات التي نملكها وبخاصة في السنوات الأخيرة عن الالية الفيسيولوجية التي تضبطى الانجداب الارضيى للجدور وعلى الرغم من غزارتها تبقى عاجزة عن تفسير الية الانجدابلا الافقي للجدور الجانبية الدي يكتسب اكتسابا بتحريض من الجدر الرئيسي لان معظم الابحات والدراسات أجريت على جدور شاقولية بالاصل ولدلك سنكتفي بدراسة الانجداب الأرضي الشاقولي للجدر الرئيسي .

- يعد sachs /1874 اول من لاحظ ان تغير الوضع الشاقولي للجدر بوضعه افقيا مثلا يجعله ينحني دائما باتجاه الجادبية الأرضية حتى يعود الى وضعه الأصلي وتقابل منطقة الانحناء الكبير منطقة الاستطالة الشديدة ودلك عن طريق وضع إشارات على الشكل فقط من الحبر الصيني عند كل واحد ملم بدءا من قمة الجدر الموضع افقيا (الشكل 60)

(الشكل 60)



الشكل (٦٠) - رسم تخطيطي يوضح طريقة وضع نقاط من الحبر الصيني كل (١) ملم على الجذر الموضوع أفقياً بغية تحديد منطقة الانحناء وشدتها . والتي تكون مقابلة لمنطقة الاستطالة الشديدة .

لقد أظهرت الدراسة الخلوية – النسيجية لمنطقة الانحناء بالمجهر العادي تبدلا في حجم وابعاد الخلايا فبينماتميل خلايا الوجه العلوي (المحدب) الى الاستطالة بشدة في الاتجاه الطولي فان خلايا الوجه السفلي (المقعر) تتسع تدريجيا في كل الاتجاهات أي ان سرعة استطالة الخلايا في الوجه العلوي اكبر من سرعة استطالة خلايا الوجه السفلي .

- ان دراسة البنية الدقيقة لتلك المنطقة بالمجهر الالكتروني مع انها لا تظهر الا تبدلا طفيفا في بنية خلايا الوجه السفلي فان خلايا الوجه العلوي على النقيض تبدي تبدلات عميقة : نقص لزوجة السيتوبلازما – كدلك عدد الجسيمات الريبية – بينما يزداد عع الخنيدرات وكدلك نشاط غشائها الداخلي ولزوجة الستروما وتنامي الجهاز الفجوي على شكل فجوات قليلة العدد ولكنها كبيرة الحجم – خفض كمية RNA وزيادة نشاط الانزيم R.Nases حسب Pilet et Nougared / 56 ,69,70 .
- ويرى الباحث Audus /1975 ان دراسة هده الالية تطرح ثلاث مشكلات رئيسية :-

1- كيف يتم الإحساس بالجادبية الأرضية ؟

2- أي نمط من المنظمات الكيميائية يشرف على استجابة الجدر بالانحناء لدى تغيير وضعه الشاقولي ؟

3- كيف ترتبط الية الإحساس بتبدلات النمط الهرموني الدي يؤدي الى اختلاف في سرعة نمو كل من الوجهين العلوي والسفلي للجدر الموضوع افقيا ؟

1- الإحساس بالجادبية الأرضية Géoperception

- يعد Clesielski /1872 اول من أشار الى ان قطع النهاية القمية للجدر تلغي استجابته للجادبية الأرضية أي تبطل انحناءه وما تزال الأبحاث مند دلك الوقت مستمرة بغية تحديد الجزء من قمة الجدر الديلا يتحسس بالجادبية الأرضية .
- استطاع luniper /1966 نزع قلنسوة جدور نبات الدرة الصفراء بسهولة (بسبب وجود مادة مخاطية مركبة من السكاكر البمتعددة والتي تتوضع بين القلنسوة وطليعة البشرة) ولاحظ ان هدهى الجدور المنزوعة القانسوة قد فقت قدرتها على الاستجابة للجادبية الأرضية والانحناء باتجاهها ولكن ما ان يتمى تجديد قلنسوة أخرى حتى يستعيد الجدر هده القدرة مرة ثانية ويكون دلك في اللحظة التي تظهر حبات النشاء في خلايا تلك القلنسوة المتجددة (من 16 –244

ساعة بعد النزع) كما توصل الى النتيجة داتها عدد اخر من الباحثين فيما بعد على جدور لانواع مختلفة .

- ويبدوا هكدا ان القلنسوة هي مركز الإحساس بالجادبية الأرضية والتقاط تاثيرها ولكن أي جزء او عضية من عضيات خلايا القلنسوة يكون قادرا على ان يعمل كمستقبل او لاقط لهدا التاثير ? وبتعبير اخر في أي مستوى من الخلية تتم عملية الإحساس هده ? .
- وتعد فرضية حبات النشاء Théorie des graines d'amidon statolites الأولى حول هدا الموضوع Haberland et Nemee / 1900 والتي بقيت سائدة حتى عام 1942 عندما اعلن Brauner فرضية الكهرا – أرضية Géo–électrique .
- وينتجى حسب هدهلاى الفرضية لدى جعل الجدر الشاقولي في وضع افقي فرق الكمونلا بين وجهيه العلوي والسفلي ودلكى تحت التاثير المتباين للجادبية الأرضية في شدة انتشار الشوارد عبر الاغشية الخلوية دات الاتجاهات المختلفة .
- ان فرق الكمون هدا مسؤول عن إعادة الجدر الى وضعه الشاقولي وبقيت هاتان الفرضيتان المتعارضتان حتى عام 1965 حيث بينت النتائج الحديثة ان هدا الفرق الكمون الكهربائي لا يتشكل الا بعد وقت متأخر جدا عن الزمن الدي ينحني فيهلاى الجدر استجابة للجادبية الأرضية والدي لا يتعدى 8 ثواني فقط وهدا ما قاد الى دحض صحة هده الفرضية التي أصبحت عاجزة عن تفسير ظاهرة محافظة الجدر على انجدابه الأرضي الشاقولي فبدات الفرضية الأولى اكثر احتمالا .
- ويرى juniper وزملاؤه 1970 ان الخلايا المركزية للقلنسوةتشكل نسيجا متخصصا statenchyme مكونا من خلايا خاصة statocytes والتي تكون غنية بالصانعات النشوية Amyloplastes او Statolithes التي تلعب دورا أساسيا في استجابة الجدر للجادبية الأرضية (الشكل61) .
- ويمكن تلخيص اهم المعطيات التي تؤكد بالفعل دور الصانعات النشوية في ظاهرة استجابة الجدور للجادبية الأرضية كالاتي :
- تكون قلنسوة الجدور التي تستجيب للجادبية الأرضية غنية كلها بحبات النشاء ولا يوجد في الطبيعة الا حالات نادرة جدا من الجدور المجردة من الصانعات النشوية (الجدور الهوائية لبعض السحلبيات مثلا).

- تشكل الأوراق والبراعم الجانبية

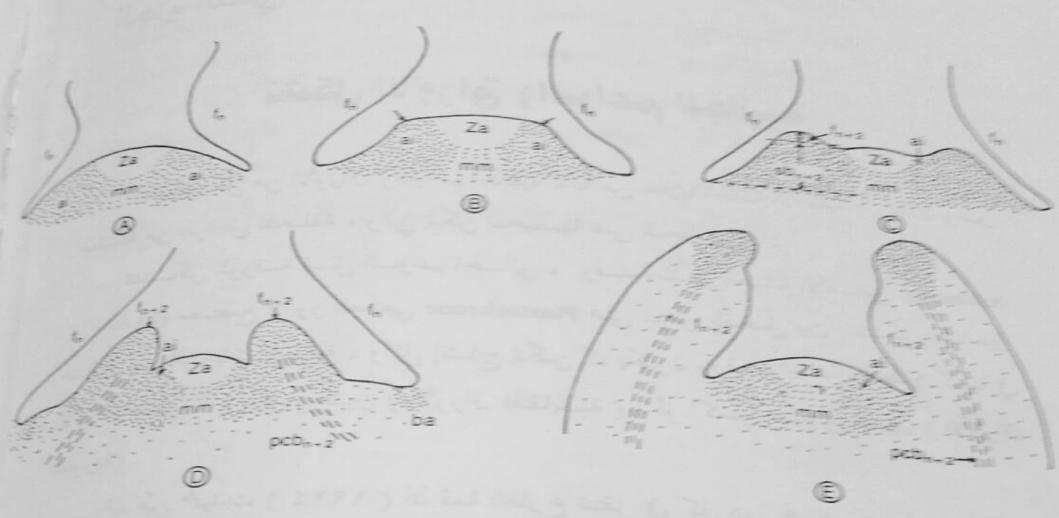
يتشكل كل من الأوراق والبراعم الجانبية بدءا من خلايا الحلقة الاصلية ودلك وفق سلسلة من المراحل المختلفة والتي يمكن تلخيصها على النحو التالي:

تتشكل الورقة قبل البرعم الجانبي وقد اطلق العالم الألماني Askenasy / 1880 مصطلح الدور الصنعي Plastochrone على الزمن الفاصل بين تشكل انتاجين متتاليين من البداءات الورقيةوكل انتاج يمكن ان يكون ورقة واحدة فقط (كما في الأوراق المتناوبة)او ورقتين (الأوراق المتقابلة) او اكثر من ورقتين (الأوراق الدورية).

وقد بين شميدت 1924 ان قمة الفارع تنتقل في كل دور صنعي من قيمة عظمى الى قيمة صغرى وان هدا التعاقب مابين هاتين القيمتين يميز قمة الفارع في أداء وظائفها .

أولا: تشكل الورقة

يبدا تشكل الورقة عندما تصل قمة الفارع اثر تقسمها الداتي الى قيمة عظمى من حيث الحجم والاتساع وعدد الخلايا (الشكل 68 –أ) ويحدث عندئد عدد من الانقسامات الموازية للسطح في كل من الطبقتين القميصيتين الثانيـة والثالثة من الحلقة الاصلية تدعى هده المرحلة غير المرئية بالعين المجردة والتي لايمكن تميزها الا بالدراسة الخلوية – النسيجية بالاصالة الورقية **Initium Foliaire** (الشكل 68–ب).



الشكل (٦٨) ـ مقاطع طولية تمثل المراحل المختلفة لتشكل زوج من الأوراق في نبات ذات أوراق متقابلة متصالبة .

A ـ قمة القارع وقد وصلت إلى القمة العظمى بين الورقتين (fn و fn) .

B ـ تشكل زوج من الأصالات الورقية في الحلقة الأصلية ، على تشكل تحديين جانبيين (أشير إلى كل منهما بسهم) .

C ـ بروز هاتين الأصالتين على شكل حلمتين أو كتلتين صغيرتين جانبيتين . تدعى كل منهما بالأوالة الورقية . (لاحظ ضمور الحلقة الأصلية وانتقالها إلى القبيمة الدنيا) . يعطي الجزء العلوي من كل أوالة الورقة $fn + 2$ ، بينما يعطي الجزء السفلي منها القطعة الورقية التابعة ($sbn + 2$) .

D ـ نمو الأوالتين ، وتمايز طليعة الكامبيوم لكل منهما ($pcbn + 2$) ، وتجديد الحلقة الأصلية من جديد . ويظهر في إبط الورقتين (fn و fn) منطقة صدفية الشكل (على شكل صدفة المحار) تشير إلى بداية تشكل البرعم الجانبي وتدعى بمرحلة أصالة البرعم الجانبي (ba) .

E ـ تمايز الأوالتين إلى بدائتين ورقيتين ($fn + 2$) وتضخم القمة وعودتها إلى القيمة العظمى لتشكل من جديد زوجاً آخر من الأوالات الورقية للصف ($fn + 3$) وهكذا ...

Za : المرستيم المزقب ، mm : المرستيم المخي ، ai : الحلقة الأصلية) .

تؤدي هده الانقسامات الموازية في خلايا الطبقات القميصية مع العديد من الانقسامات التي تحدث في خلايا الحلقة الاصلية الواقعة تحتها والتي تتم في كل الاتجاهات الموازية منها والعمودية الى بروز الاصالة على سطح الحلقة اغلاصلية على هيئة حلمة صغيرة تدعى بالاوالة الورقية **primordium foliaire** (الشكل 68 – ب–ج) وبينما تتابع الاوالة نموها فان انقسامات الخلايا الواقعة تحتها تشكل القطعة الورقية التي ستعطي السلامية التابعة لها .

وما ان تبدا خلايا الاوالة بالتمايز الى برنشيم ظهري على الوجه الوحشي واخر بطني على الوجه الانسي حتى تدعى الاوالة **بالبداءة الورقية Ebauche foliaire** (الشكل 68 –د) ويبقى على الهامش (الحواف) عدد من الخلايا المرستيمية تعرف بالمرستيم الهامشي الدي يؤمن التوسع السطحي للورقة كما يبقى بين البرنشيم الظهري والبطني صف او اكثر من الخلايا المتطاولة التي تحتفظ بخصائصها المرستيمية فتدعى بطليعة الواصل الدي سيعطي الواصل والدي سيعطي بدوره النسج الناقلة الابتدائية من لحائية وخشبية .

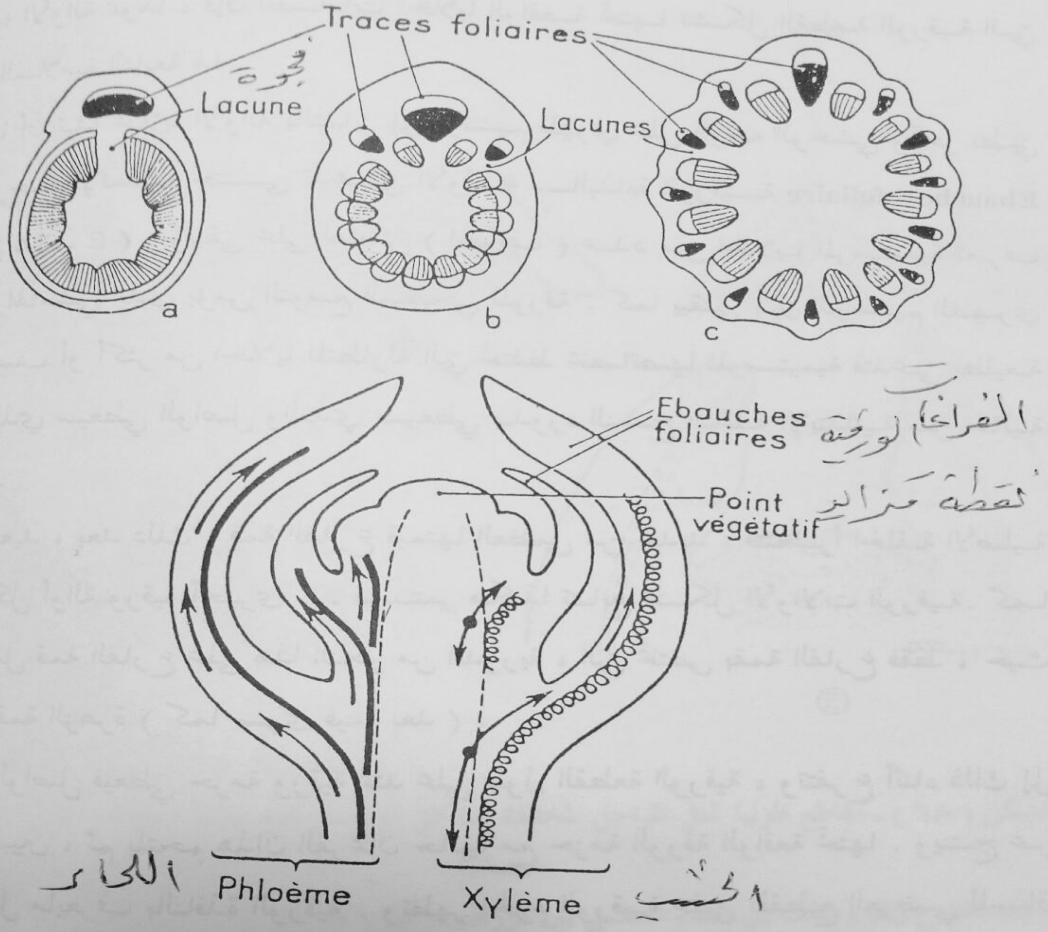
تستعيدى بعد دلك قمة الفارع قيمتها العظمى من جديد فتتجزء الحلقة الاصلية ثانية لتشكل اوالة ورقية أخرى .....فيستمر هكدا تتابع تشكل الاوالات الورقية كما يستمر عمل قمة الفارع على هدا النحو من الدورية التي تختص بقمة الفارع فقط حيث تختفي في قمة الزهرة .

اما الواصل فيعطي حزمة ورقية امتد على طول القطعة الورقية وتتفرع اثناء دلك الى فرعين جانبين ثم يلتحم هدان الفرعان جانبيا مع حزمة الورقة الواقعة تحتها وينتجى عن دلك تشكل ما يعرف بالنافدة الورقية وتظهر الحزم الورقية على المقطع العرضي للساق متوضعة على شكل حلقة واحدة في سلاميات عاريات البدور وثنائيات الفلقة من مغلفاتها (الشكل 69) بينما في عدة حلقات متحدة المركز في سلاميات احاديات الفلقة.

وتظهر النوافد الورقية في مستوى العقدة والتي يكون عددها مساويا عدد الحزم الورقية الدي يكون فرديا دائما (7–5–3–1 ....ن) ويميل التطور بشكل عام الى اختزال هدا العدد.

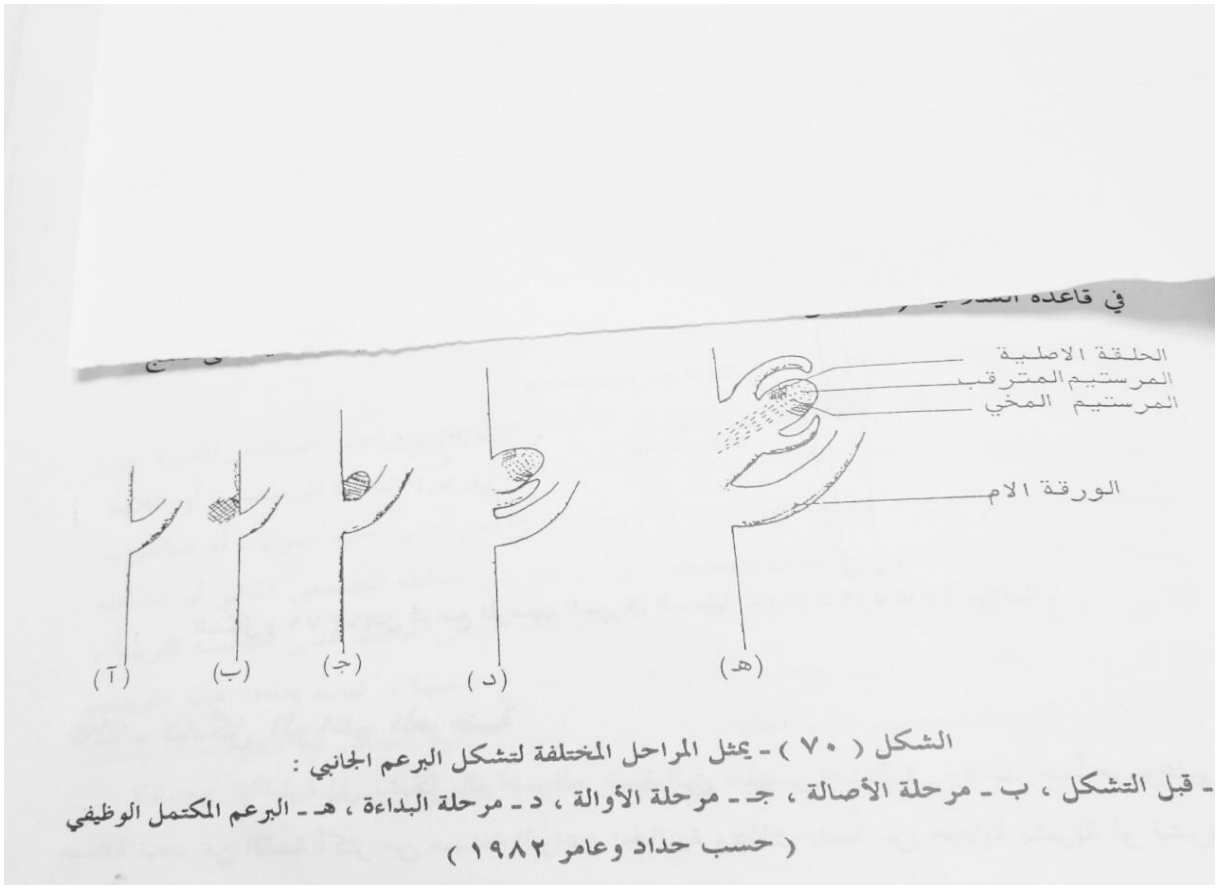
ثانيا: تشكل البرعم الجانبي

يمر تشكل البرعم الجانبي كما الورقة بالمراحل نفسها تقريبا ولكن لايظهر البرعم الجانبي في ابط الاوالة الورقية الا بعد ان تصل هده الأخيرة الى مرحلة معينة من تناميها وعندئد فقط يحدث عدد من الانقسامات في ابطها تؤدي الى عزل منطقة على هيئة صدفة المحار وهي اول إشارة خلوية – نسيجية لبداية تشكل البرعم الجانبي ونطلق عليه مصطلح المرحلة الصدفية او اصالة البرعم الجانبي وتتابع الانقسامات مما يؤدي الى بروز الاصالة على شكل كتلة صغيرة جدا من الخلايا المرستيمية نطلق عليها اسم مصطلح اوالة البرعم وما ان تبدا البنية المنطقية بالارتسلم حتى تسمى الاوالة ببداءة البرعم الدي يبدا بأداء وظائفه مباشرة (الشكل 70) وتتابع البداءات الورقية التي تشكل في ابطها البراعم الجانبية هي الأخرى نموها بفضل الانقسامات التي تجتاح مجمل خلاياها ونتيجة لزيادة حجم هده الخلايا وابعادها ويعطي الجزء السفلي من البداءة معلاق الورقة في ثنائيات الفلقة في حين يحتفظ الجزء القمي منها الدي سيعطي النصل بخصائصه المرستيمية لمدة طويلة ثم تبدا الانقسامات بالتوقف في المنطقة القمية أولا بينما تستمر في قاعدة النصللا لفترة من الزمن امالا فير احاديات الفلقة وعاريات البدور حيثى تكونى الأوراق متطاولة ولاطئة أي مجردة من المعلاق فان النمو يتوقف بسرعة في المنطقة القاعدية فيتشكل عندئد ما يعرف بالمرستيم البيني دات النشاط المحدود عادة وقد يستمر تشاطه لعدة شهور أحيانا كما في النجيليات (الحلفاء مثلا) وحتى طوال حياة النبات كما في نبات welwitschia الدي ينمو في المناطق الصحراوية الجنوب – غرب افريقيا والدي لا يملك الا ورقتين شريطيتين فقط .

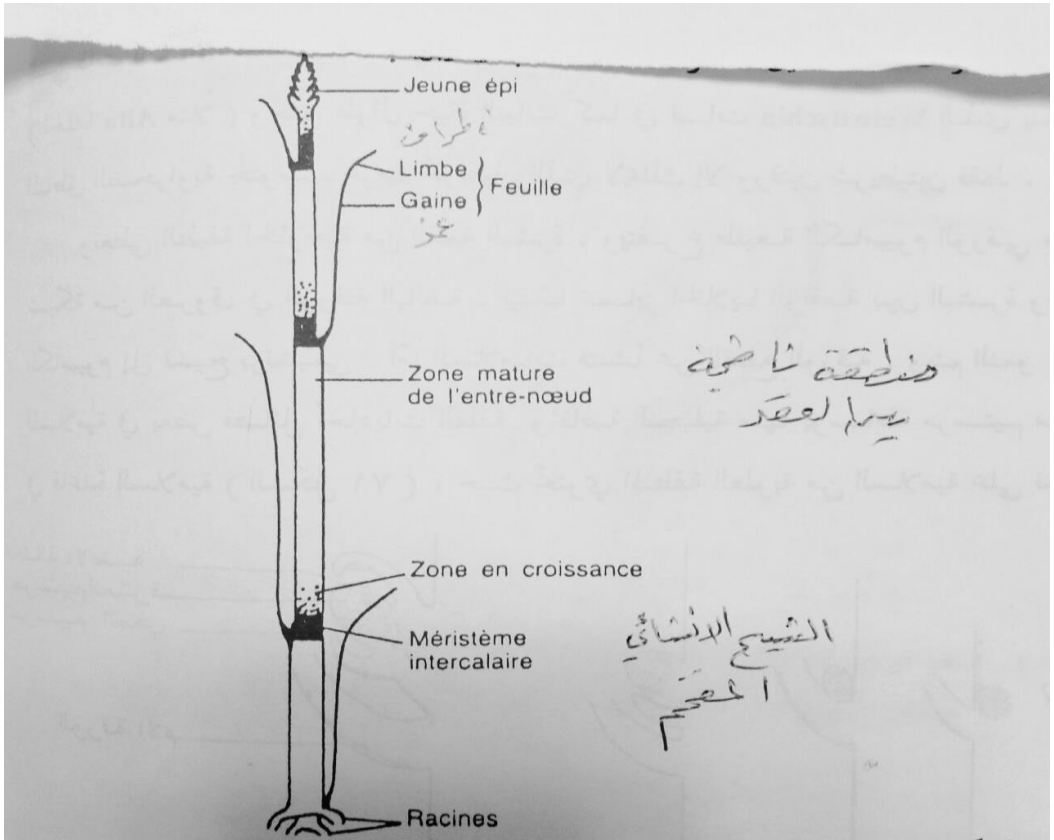


الشكل (٦٩) - مقاطع عرضية في العقدة توضح الحزم الورقية في ثنائيات الفلقة (في الأعلى : c , b , a) ومقطع طولي يوضح التمايز الطولي للعناصر الناقلة (في الأسفل) .

وتعطي الطبقة الخارجية من القمة البشرة ويتفرع طليع الكامبيوم الورقي مكونا شبكة من العروق في الورقة البالغة بينما تتمايز الخلايا الواقعة بين البشرة وطليعة الكامبيوم الى نسيج برنشيمي اما السلاميات فتنشا عن القطع الورقية ويتم النمو الطولي للسلامية في بعض فصائل أحادية الفلقة وبخاصة النجيلية منها بوساطة مرستيم متوضع في قاعدة السلامية (الشكل 71) حيث تحتوي المنطقة العلوية من السلامية على نسج مغايرة بينما تبقى خلايا المنطقة القاعدية مرستيمية . اما في النباتات الأخرى فيتم النمو الطولي عن طؤريق انقسام مجموع الخلايا ثم تبدا الانقسامات بالتناقص تدريجيا حتى تتوقف في النهاية ابتداءا من القاعدة كما تبين ان استطالة السلاميات تكون تحت اشراف مجموعة من العوامل : داخلية (الهرمونات النباتي كالجبريلينات والاوكسينات والمواد الغذائية كالسكريات) وخارجية (كالضوء) فحادثة الهيج المعروفة في النباتات على اثر زواعتها في الظلام تتصف بظهور سلاميات نحيفة وشديدة الاستطالة فالطول النهائي للسلامية يكون ادن تحت تاثيرات متبادلة لعوامل الوسط والخصائص الأساسية للنوع وكدلك التاثيرات المتبادلة بين الأجزاء المختلفة للنبات داته



الشكل (٧٠) - يمثل المراحل المختلفة لتشكل البرعم الجانبي :
- قبل التشكل ، ب - مرحلة الأصالة ، جـ - مرحلة الأوالة ، د - مرحلة البداءة ، هـ - البرعم المكتمل الوظيفي
(حسب حداد وعامر ١٩٨٢)



الشكل (٧١) - يمثل تموضع المرستيم البيني في النجليات وذلك في قاعدة السلامية .

ثالثا: تشكل البراعم العرضية

لابد من الإشارة الى تشكل البراعم العرضية التي تظهر عادة في وقت متأخر وعلى مسافة تبعد عن القمة اكثر من مسافة البراعم الجانبية ودلك بدءا من خلايا بشرية او قشرية سطحية والتي تتراجع عن تمايزها وتستعيد خصائصها الجنينية من جديد وغالبا ما تظهر على الجدور او في مستوى العنق وتعطي البراعم العرضية في بعض الأنواع كالحور والعليق اغصانا منتصبة Drageons او الفسائل ويمكن ان تتشكل أيضا على اثر رض او جرح كما في الجدور العرضية يؤدي الى قطع التاثيرات المتبادلة التي توجد عادة بين الأعضاء المختلفة للنبات داته وهدا ما يحدث بخاصة لدى قطع جدوع الأشجار او تقليم الاغصان فيتشكل على اثر دلك عدد من الاغصانى تتصف بالفتوة والنشاط مما يجعلها قابلة للافتسال على نحو افضل بكثير من الاغصانى الأكبر عمرا وكدلك بالنسبة للبراعم التي تتشكل على قطع من الازهار او النسج المزروعة في الزجاج ويكتسب تجديد البراعم بهده الطريقة أهمية خاصة في التحريج والبستنة وامكن تحسين اغلاكثار الاعاشي للانواع وهدا ما أتاح حديثا التوسع في زراعة النسج والأعضاء وتطبيقاتها في التقاناتى الحيوية .

رابعا: ألية تشكل الأوراق والبراعم الجانبية

ان اكثر ما يلفت الانتباه في النباتات الزهرية وبخاصة مغلفات البدور منها التلازم الحميم بين الأوراق والبراعم الجانبية فهده الأخيرة لاتظهر الا في ابط الأوراق وهدا ما يفترض وجود صلات او تاثيرات متبادلة قد تلعب دورا أساسيا في تحديد مكان تشكل هده الأعضاء على الساق.

ان صفة التشكل الجنيني غير المحدود في النبات والتي تعد من اهم الخصائص المميزة عن الحيوان انما تعود الى دلك العدد من الخلايا المرستيمية او الخلايا الجنينية المنشئية والتي تتوضع في قمم الاغصان والجدور على حد سواء او ما يعرف بالمرستيم القمي الابتدائي فهو يتميز بنشاطه التفسمي الداتي الدي ينتج عنه مءات الخلايا المرستيمية البنات يبقى محافظا على حجمه تقريبا فهو لايزداد ولكنه لايتلاشى أيضا والاسئلة التي تطرح نفسها .

- كيف يحافظ هدا المرستيم على حجمه
- ماهو مصير هده الخلايا
- ماهي العوامل التي تتحكم في تحديد هدا المصير وتوجيهه
- هل هد العوامل متشابهة في كل من التريديات والبدريات

لقد كانت هده التساؤلات وما تزال منطلقا خصبا للعديد من الأبحاث التجريبية المهمة بغية فهم الية تشكل الأوراق والبراعم من خلال دراسة الية عمل هدا المرستيم المولد لهده الأعضاء .

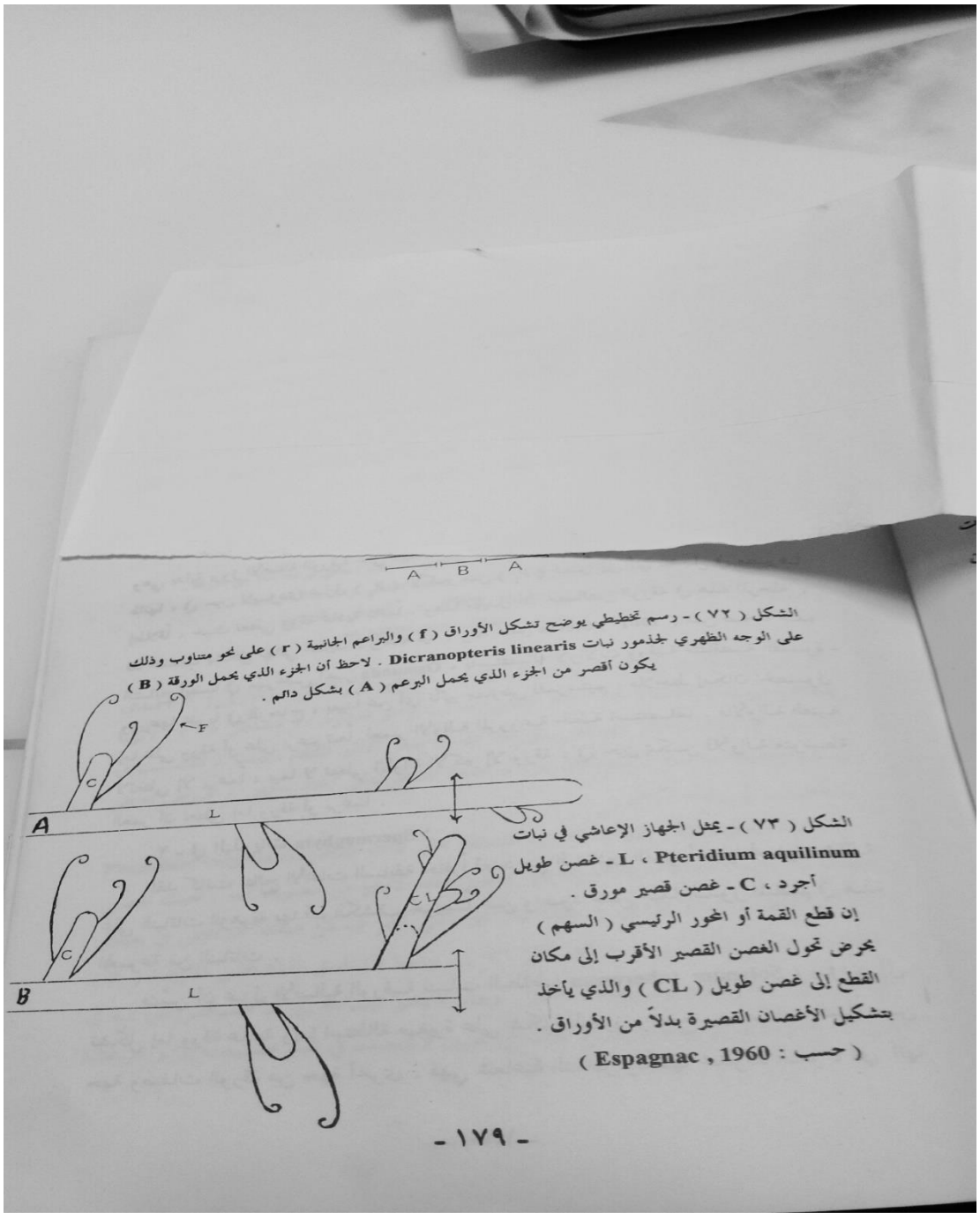
أ- التاثير المنظم للمرستيم القمي

تحدث الأوراق بالمرستيم القمي الساقي دائما فهي لاتتشكل الا من حوله وبتماس مباشر معه لقد كانت هده الملاحظة المورفولوجية نقطة البداية لابحاث تجريبية متعددة كان الهدف منها توضيح الدور الدي يمكن ان يلعبه هدا المرستيم في تشكل هده الأعضاء في كل من السرخسيات والبدريات.

1-في السرخسيات Fougéres

يصبح التلازم بين الورقةوبرعمها الجانبي المشاهد في معظم النباتات الزهرية نادرا جدا في السرخسيات فغالبا ما تكون الأوراق متناوبة مع البراعم الجانبية كما في نبات Dicranoptera linearis (الشكل 72) فقد تبينى ان سرعة استطالة المرستيم القمي من فوق الخلايل المرستيمية

التي ستشكل البرعم الجانبي اكبر من تلك التي تبعده عن الخلايا التي ستعطي ورقة ونتيجة لدلك تكون المسافة التي تفصل بين المرستيم القمي الدي يعد مركزا منظما والمنطقة الخلوية التي ستشكل الأعضاء متباينة مما يؤدي الى تباين في مدة التاثير أيضا ولدلك يمكن للمجموعة الخلوية داتها ان تعطي اما ورقة او برعما تبعا لسرعة استطالة المرستيم القمي التي تبعده عن المنطقة الخلوية المولدة للاعضاء وبالتالي تبعا لمدة تاثيره في تلك المنطقة.



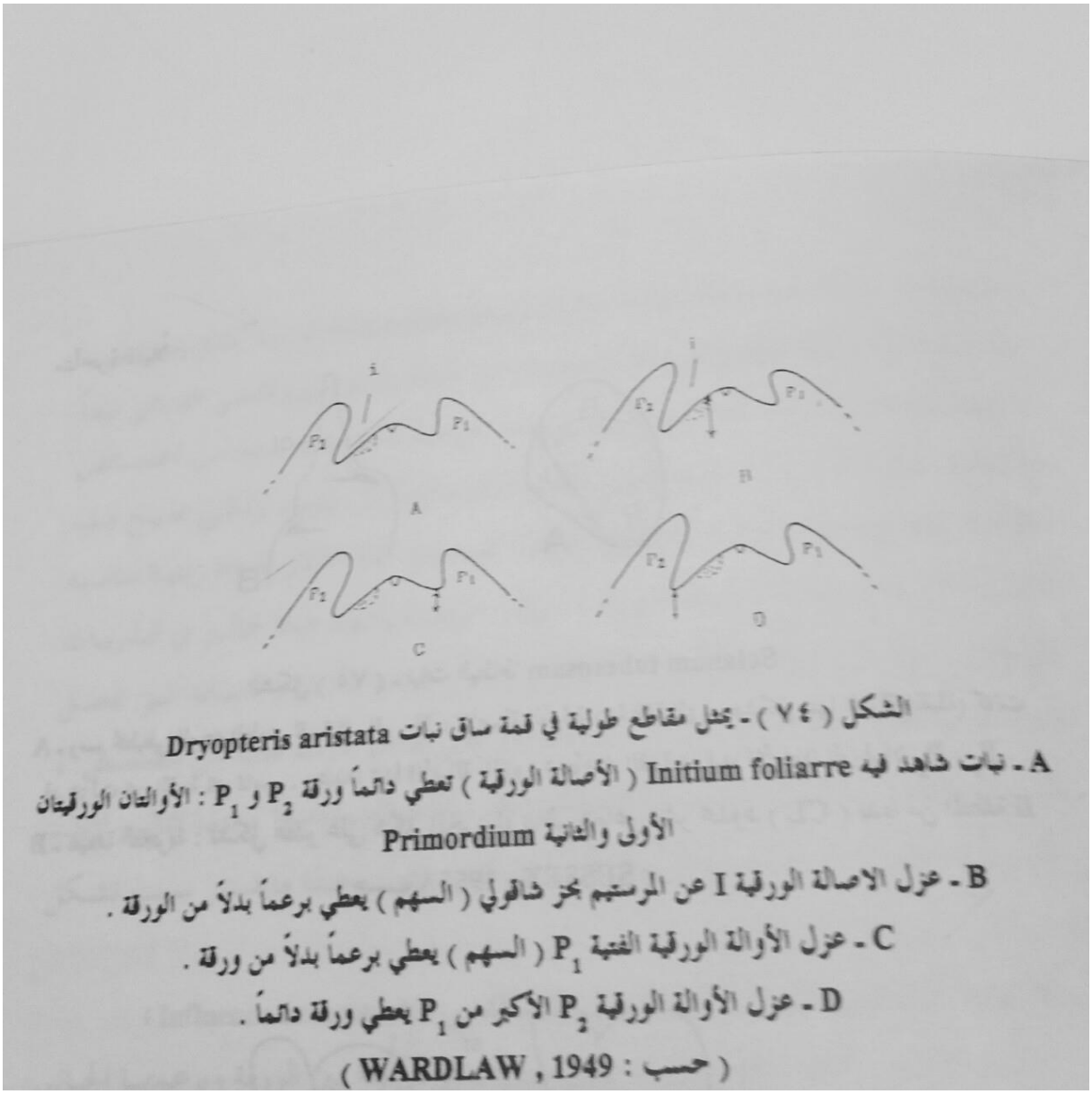
الشكل (٧٢) - رسم تخطيطي يوضح تشكل الأوراق (f) والبراعم الجانبية (r) على نحو متناوب وذلك على الوجه الظهري لجذمور نبات Dicranopteris linearis . لاحظ أن الجزء الذي يحمل الورقة (B) يكون أقصر من الجزء الذي يحمل البرعم (A) بشكل دائم .

الشكل (٧٣) - يمثل الجهاز الإعاشي في نبات Pteridium aquilinum ، L - غصن طويل أجرد ، C - غصن قصير مورق . إن قطع القمة أو المحور الرئيسي (السهم) يحرض تحول الغصن القصير الأقرب إلى مكان القطع إلى غصن طويل (CL) والذي يأخذ بتشكيل الأغصان القصيرة بدلاً من الأوراق . (حسب : Espagnac , 1960)

وكدلك في نبات Pteridium aquilinum (الشكل 73 –أ) الدي يتالف من اغصان طويلة مجردة من الأوراق ولا تحمل الا اغصانا قصيرة مورقة التي لاتحمل بدورها الا أوراقا فقط فهي مجردة من البراعم الجانبية وبمعنى اخر لايعطي مرستيم الغصنى الطويل الا براعم جانبية بينما يعطي الغصن القصير الأوراق فقط ويبدو كما يرى Espagnac /1960 ان المنطقة المرستيمية الجانبية داتها يمكن ان تعطي بالاصل اما برعما او ورقة تبعا للشروط السائدة فهي لاتعطي في حالة الاغصان القصيرة الا أوراقا نظرا لقصر المسافة التي تفصلها عن المرستيم القمي مما يجعلها خاضعة لتاثيره المنظم مدة طويلة نسبيا على نقيض الاغصان الطويلة حيث تكون مدة التاثير قصيرة تظرا لابتعاد المرستيم القمي عن تلك المنطقة الجانبية بسرعة نتيجة لاستطالتها السريعة وبدلك تفلت من التاثير المنظم الدي يحرض تشكل الأوراق في وقت مبكر ولدلك نحصل على غصنا بدلا من ورقة الا ان هده الاغصان تبقى قصيرة لان نموها مثبط من قبل الغصن الطويل بظاهرة السيطرة القمية ان قطع قمة الغصن الطويل (الشكل 73–ب) يحرر الاغصان القصيرة من تلك السيطرة فتنمو بسرعة ويتحول الغصن الأقرب الى منطقة القطع الى غصن طويل الدي يبدا بتشكيل اغصان قصيرة بدلا من الأوراق .

وباختصار : تدعو هده الملاحظات المورفولوجية الى الاعتقاد بان المنطقة المرستيمية الجانبية المولدة للاعضاء في السرخسيات تعطي عندما تفلت في مرحلة مبكرة من التاثير المنظم للمرستيم القمي برعما جانبيات على نقيض المناطق التي تبقى خاضعة لهدا التاثير مدة أطول فتعطي أوراقا .

- لقد تمكن كل من wardlaw /1949 وتلميدته cutter من التحقق من صحة هده الملاحظات تجريبيا فعزل الأول الاصالة الورقي بواسطة شق طولي عميق عن التاثير المباشر للمرستيم القمي لساق نبات dryopteris aristata فحصل بدءا من هده المنطقة على برعم مع انها معدة بالاصل لتشكل الورقة المقبلة (الشكل 74).



الشكل (٧٤) - يمثل مقاطع طولية في قمة ساق نبات Dryopteris aristata

A - نبات شاهد فيه Initium foliarre (الأصالة الورقية) تعطي دائماً ورقة P_2 و P_1 : الأوالتان الورقيتان الأولى والثانية Primordium

B - عزل الاصالة الورقية I عن المرستيم بخز شاقولي (السهم) يعطي برعماً بدلاً من الورقة .

C - عزل الأوالة الورقية الفتية P_1 (السهم) يعطي برعماً بدلاً من ورقة .

D - عزل الأوالة الورقية P_2 الأكبر من P_1 يعطي ورقة دائماً .

(حسب : WARDLAW , 1949)

- إعادة cutter التجربة على النبات نفسه ولكنها عزلت الاوالة الورقية (P1 وهي بداية بروز الاصالة الورقية على هيئة حليمة صغيرة) فحصلت على النتيجة السابقة داتها في حين لايؤدي عزل (P2) الأكبر من (P1) عمرا الى أي تبديل في مصيرها اطلاقا حيث تعطي ورقة عادية دائما وهدا ما يدل ان خصائص الورقة في هده المرحلة قد تحددث بشكل نهائي تحديدا لارجعة فيه وقد تحقق steves /1961 من صحة هده النتائج أيضا في سرخس اخر osmunda باستئصاله لاوالات ورقية متناقصة الفتوة وزرعها مخبريا في الزجاج بعيدا عن أي تاثير مفترض للمرستيم فلاحظ امكان الحصول اما على ورقة او على برعم تبعا لعمر الاوالة

المزروعة لحظة استئصالها فالاوالة الفتية لاتعطي الا برعما بينما لاتعطي الاوالة الأكبر الا ورقة في حين يمكن للاوالة متوسطة العمر ان تعطي امالاى ورقة او برعما.

2- في البدريات Spermaphyta

لقد كانت نتائج الأبحاث السابقة حافزا لعدد من الباحثين الدين اجرو أبحاث وتجارب مماثلة على النباتات الزهرية بهدف الكشف تجريبيا عن وجود مثل هدا الدور المنظم في هدهى المحموعة من النباتات .

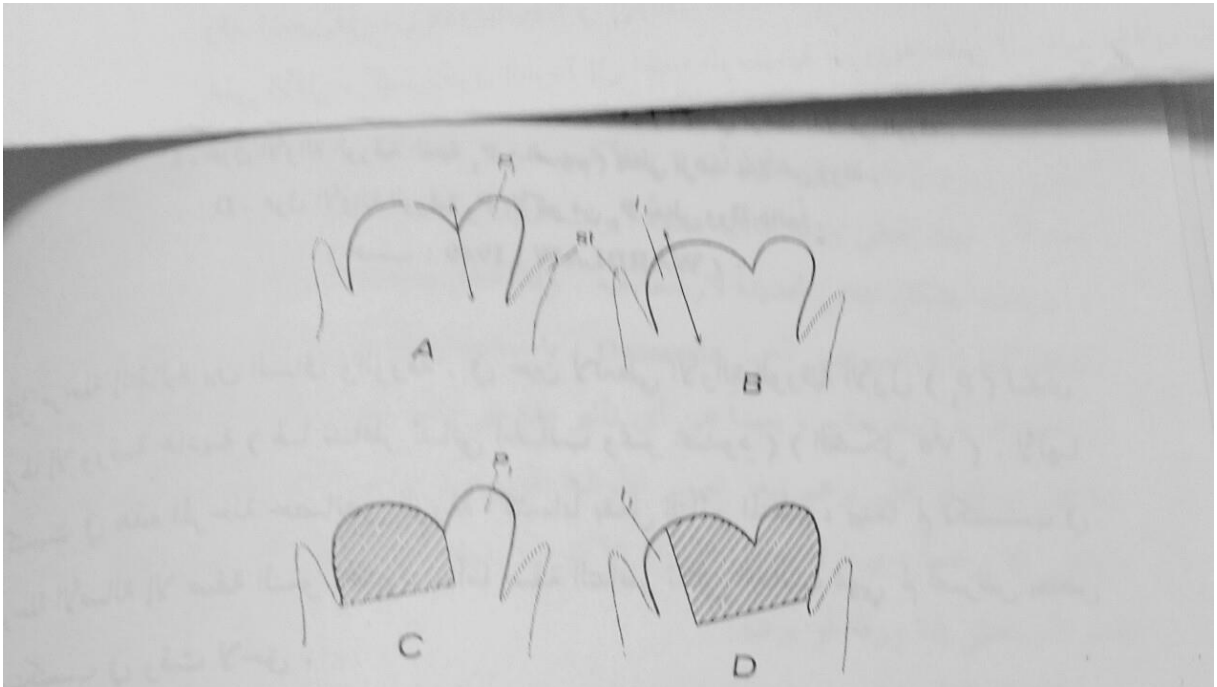
فتبين ان عزل الاصالة الورقية لنبات البطاطا Solanum tuberosum يؤدي الى تشكل اما ورقة عادية واما استطالة صغيرة على شكل شق وتجمع بين صفات الساق من جهة وصفات الورقة من جهة أخرى فهي شعاعية التناظر ولكنها محدودة النمو أي انها تمثل مرحلة انتقالية بين الساق والورقة في حين لاتعطي الاوالة الورقية الأولى (P1) لدى عزلها الا ورقة عادية (لها تناظر ثنائي الجانب ونمو محدود) (الشكل 75) لانها اكتسبت في هده المرحلة خصائص الورقة اكتسابالا بفعل التاثير المنظم بينما لم تكتسب في مرحلة الاصالة الا صفة النمو المحدود اما صفة التناظر ثنائي الجانب فهي لم تحرض بعض وستكتسب في وقت لاحق .

- أعاد Pellegrini /1961 التجربة السابقة على نبات الفاصوليا Phaseolum vulgaris فاتضح ان عزل الاصالة عزلا جزئيا بشق شاقولي فقط لايغير من مصيرها ابدا حيث تعطي دائما ورقة عادية اما ادا عزلت عزلا تاما بشق افقي اخر فيمكن عندئد ان تعطي في بعض الحالات برعما بدلا من ورقة (الشكل 76) بينما لاينطبق دلك على الاوالة (P1) حتى ولو ثم حدف المرستيم حدفا كاملا وهدا ما يشير ببساطة الى ان خصائص الورقة في البدريات تتحدد في مرحلة مبكرة جدا في حين لا تتحدد في السرخسيات الا في مرحلة متاخرة قليلا.

متأخرة قليلاً .

الشكل (٧٥) - نبات البطاطا Solanum tuberosum

A - رسم تخطيطي للوجه العلوي للقمة الساق . II : الأصالة الورقية (المنطقة التي سيتشكل منها الورقة القمية) كذ
قد عزلت عن القمة بخز نحاسي . وعندما تبدأ الأصالة بالبروز لتفاصيل القمة بما فيها الأولاد الورقيان P_1 ، P_2
B - نتيجة التجربة : تشكل عضو على شكل المخروط له تناظر شعاعي ونمو محدود (CL) بدءاً من المنطق
حسب (SUSSEX , 1955) .



الشكل (٧٦) - رسم تخطيطي لقمة نبات الفاصولياء **Phaseolus vulgaris**

A - عزل الأوالة الورقية الأكثر فتوة P_1 بخز تماسي (السهم) .

B - عزل المنطقة **Ii** التي ستتشكل منها الورقة المقبلة (السهم) .

C - استئصال المرستيم كاملاً (المنطقة المظللة) مع الاحتفاظ بالأوالة الورقية P_1 فقط .

D - حذف المرستيم حذفاً كاملاً (المنطقة المظللة) والاحتفاظ فقط بالمنطقة **Ii** .

النتيجة : يعطي كل من **Ii** ، P_1 ورقة في جميع الحالات ماعدا **Ii** في **D** فإنها يمكن أن تعطي برعماً بدلاً م
ورقة في بعض الحالات فقط

تشكل الزهرة والنورة والثمرة

ان التنامي الطبيعي للنبات سيفضي عاجلا ام اجلا الى تشكل أعضائه التكاثرية والتي تعرف في حالة النباتات البدرية بازهار والزهرة نادرا ما تكون وحيدة فتحتل عندئذ اما قمة الساق فتدعى بالزهرة الانتهائية او تكون في وضع جانبي فتدعى بالزهرة الجانبية وغالبا ما تتجمع الازهار في مجموعات مستقلة ومحددة تدعى بالنورة وتبدي النورة في الطبيعة تنوعا كبيرا ويمكن مع دلك جمعها في نمطين أساسيين كما في تفرع الساق تماما فالتفرع وحيد المحور للساق monopode يقابل النورة

العنقودية او النورة غير محدودة النمو وانماطها اتلمختلفة (العنقود – والسنبلة – والعدق – والخيمة – والرؤيس) بينما يقابل التفرع متعدد المحاور sympode النورة النمية او النورة محدودة النمو وانماطها (السنمة وحيدة الشعبة الحلزونية منها (العنقودية – والسنمة ثنائية الشعبة ومتعددة الشعب) .

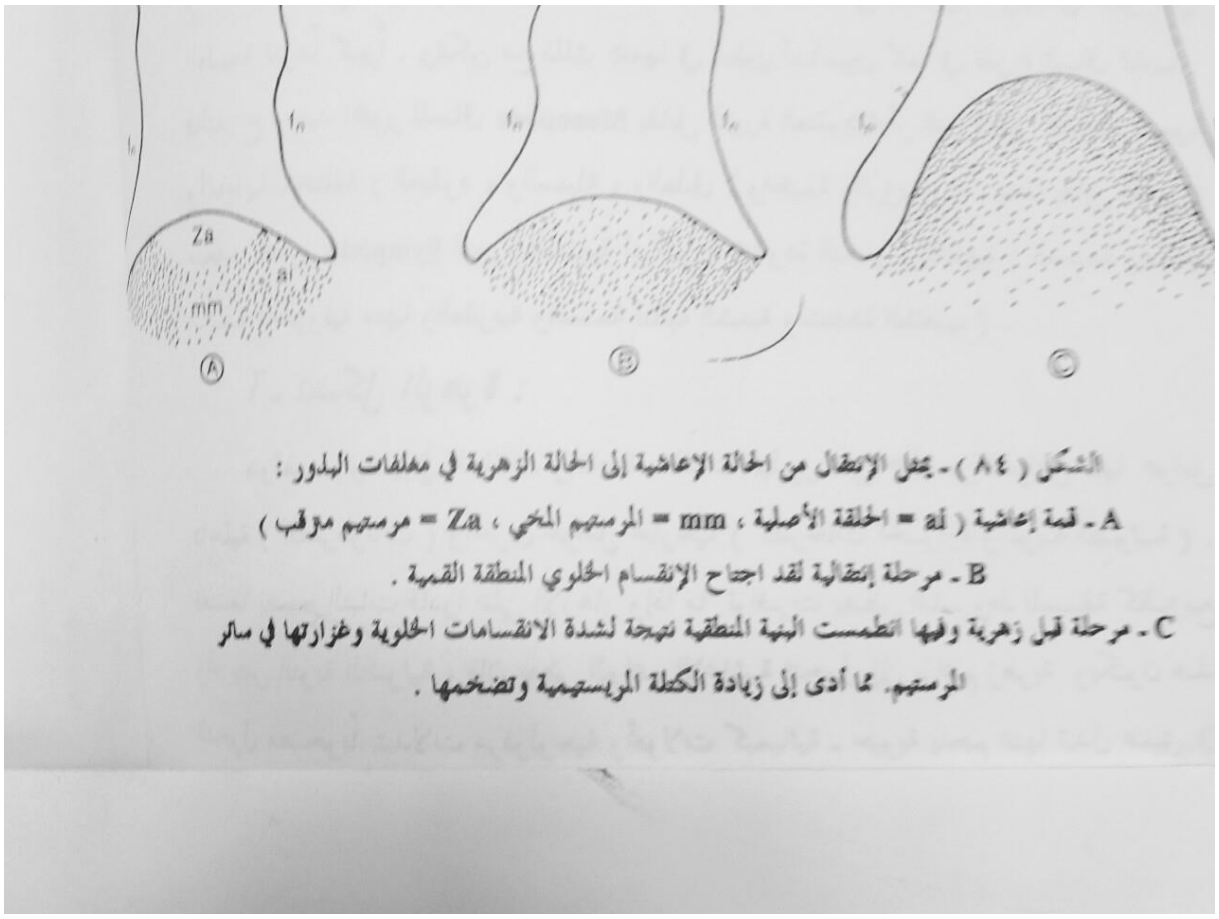
أ- تشكل الزهرة

يتوقف الازهار في النباتات وبخاصة مغلفات البدور على جملة من العوامل منها عوامل داخلية

(كالهرمونات) وأخرى عوامل خارجية (كدرجات الحرارة والنوبة الضوئية) فعندما يصبح النبات قادرا على الازهار وادا ما توافرت بعض الشروط المسبقة كالتربيع وتحريض النوبة الضوئية فان بعض البراعم الاعاشية تتحول الى براعم زهرية ويكون هدا التحول مصحوبا بتبدلات مرفولوجية وتحولات كيميائية – حيوية ينجم عنها تبدل عميق في الوظيفة والأداء .

1- المرحلة الانتقالية (او نهاية المرحلة الاعاشية)

ما ان تنتهي القمة نشاطها الاعاشي بتشكل البداءة الورقية الأخيرة حتى يطرا عليها جملة من التبدلات الشكلية منها والبنيوية فتصبح اكبر حجما واكثر بروزا واشد تحدبا وهدا مايشير الى بداية تشكل كرسي الزهرة كما يتسع النشاط التقسمي ليشكل خلايا القمة بما فيها خلايا المرستيم المترقب التي بقيت حتى هده اللحظة متوقفة في الطور G2 من الدارة الخلوية فتتضخم النوى ويزداد عدد الخنيدرات كما يتسع سطح الجمل الغشائية وتتجزء الفجوات وينشط اصطناع الحموض الريبية النووية فهده التبدلات البنيوية تشير الى تنشيط عمليات الاستقلاب وهدا ما يؤدي الى انطماس البنية المنطقية الدي يعد من اهم مميزات المرحلة الانتقالية او الطور ما قبل الزهري (الشكل 84).



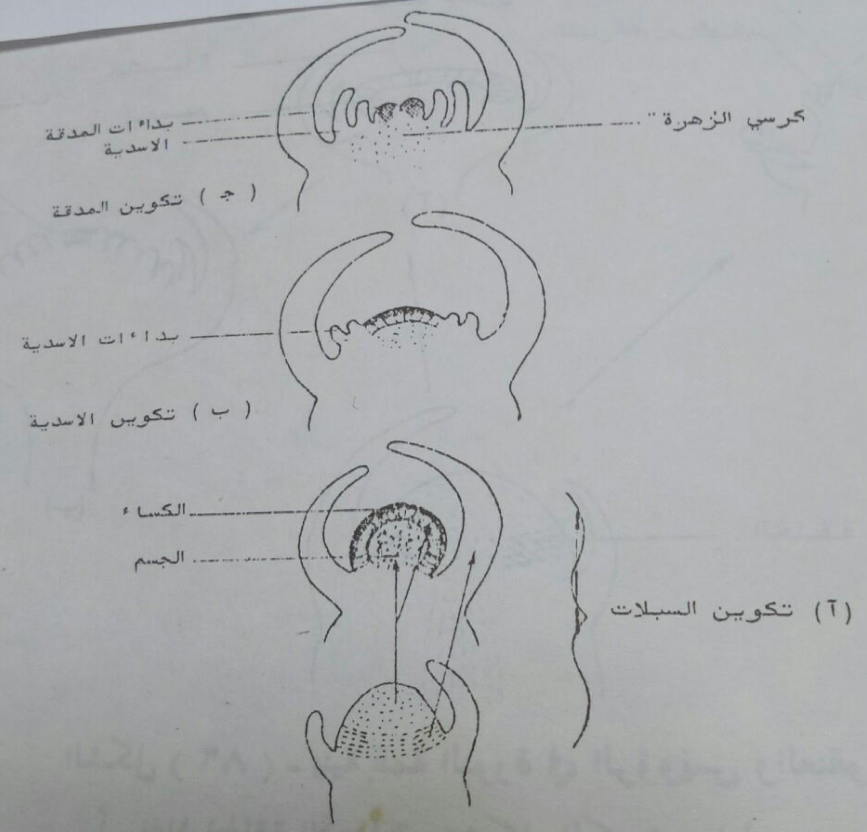
الشكل (٨٤) ـ يمثل الإنتقال من الحالة الإعاشية إلى الحالة الزهرية في مخلفات البذور :
A ـ قمة إعاشية (ai = الحلقة الأصلية ، mm = المرستيم المخي ، Za = مرستيم مؤقت)
B ـ مرحلة إنتقالية لقد اجتاح الإنقسام الخلوي المنطقة القمية .
C ـ مرحلة قبل زهرية وفيها انطمست البنية المنطقية نتيجة لشدة الانقسامات الخلوية وغزارتها في سائر المرستيم. مما أدى إلى زيادة الكتلة المريستيمية وتضخمها .

ثم تتمايز في هده القمة منطقتان خلويتان : الأولى سطحية وتدعى بالكساء وهي غطاء من الخلايا المرستيمية النشيطة الدي يغلف كامل المرستيم وينشا هدا الكساء عن نشاط كل من الحلقة الاصلية والمرستيم المرتقب القديمين كما يدعى هدا الكساء بالمرستيم مولد الابواغ Meristéme sporogéne الدي سيشكل القطع الزهرية اما الثانية فهي منطقة داخلية تقع على امتداد مخ الساق وتعرف بالجسم الدي سيشكل البرنشيم المخي لكرسي الزهرة ولدلك تعرف بالمرستيم المولد لكرسي الزهرة Meristéme séceptaculaire الشكل (85 –أ).

2 – مراحل تشكل الزهرة

يبدا تشكل الزهرة مع بروز السبلات في قاعدة المرستيم الزهري وتتشكل السبلات من الحلقة الاصلية في مرحلة مبكرة جدا او تتصف السبلات بنموها السريع مما يجعلها تغلف القمة في مرحلة مبكرة جدا ودلك قبل ان تتشكل اية قطعة أخرى من القطع الزهرية (الشكلا 85 –أ) وتظهر فيما بعد البتلات فوق السبلات مباشرة وبالتناوب معها ويستهلك تشكل البتلات كل ما تبقى من الحلقة الاصلية وهكدا

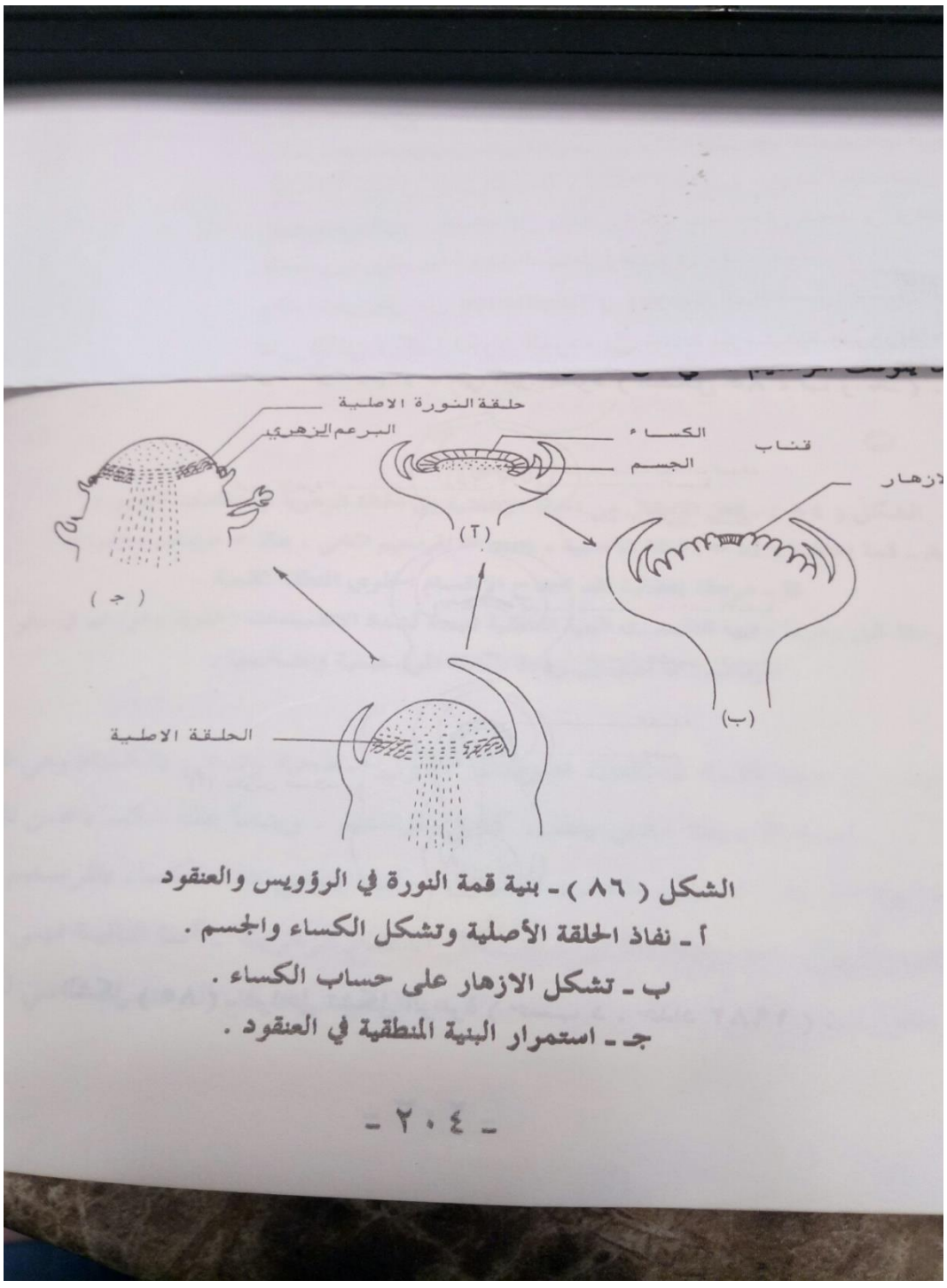
تنفد خلايا هده الأخيرة مع تشكل الحلقة الثانية من قطع الكم ولايبقى لتشكل القطع الخصبة من اسدية واخبية الا الجزء القمي من الكساء الدي كان قد نشا عن نشاط المرستيم المترقب فتظهر الاسدية أولا وفيما بعدى الاخبية وهكدا يكون تشكل القطع الزهرية قد استهلك خلايا المرسنتيم بكاملها مما يجعل استمرار النمو مستحيلا ولدلك يكون التشكل الجنيني في المرستيم الزهري محدودا بينما يكون المرستيم الاعاشي غير محدود (الشكل 85 – ب – ج).



الشكل (٨٥) ـ مراحل تشكل الزهرة (حسب د . حداد ١٩٨٢) .

ب–تشكل النورة دات النمو غير المحدود

تنقلب الحلقة الاصلية في البرعم الاعاشي الى حلقة اصلية نورية لدى الانتقال الى المرحلة التكاثرية فتعطي القنابات بدلا من الأوراق والازهار بدلا من البراعم الاعاشية بينما يستمر المرستيم المخي في تكوين المخ في محور النورة كما كان في الساق اما المرستيم المترقب فيبقى دا نشاط ضعيف او خاملا (الشكل 86 ج).

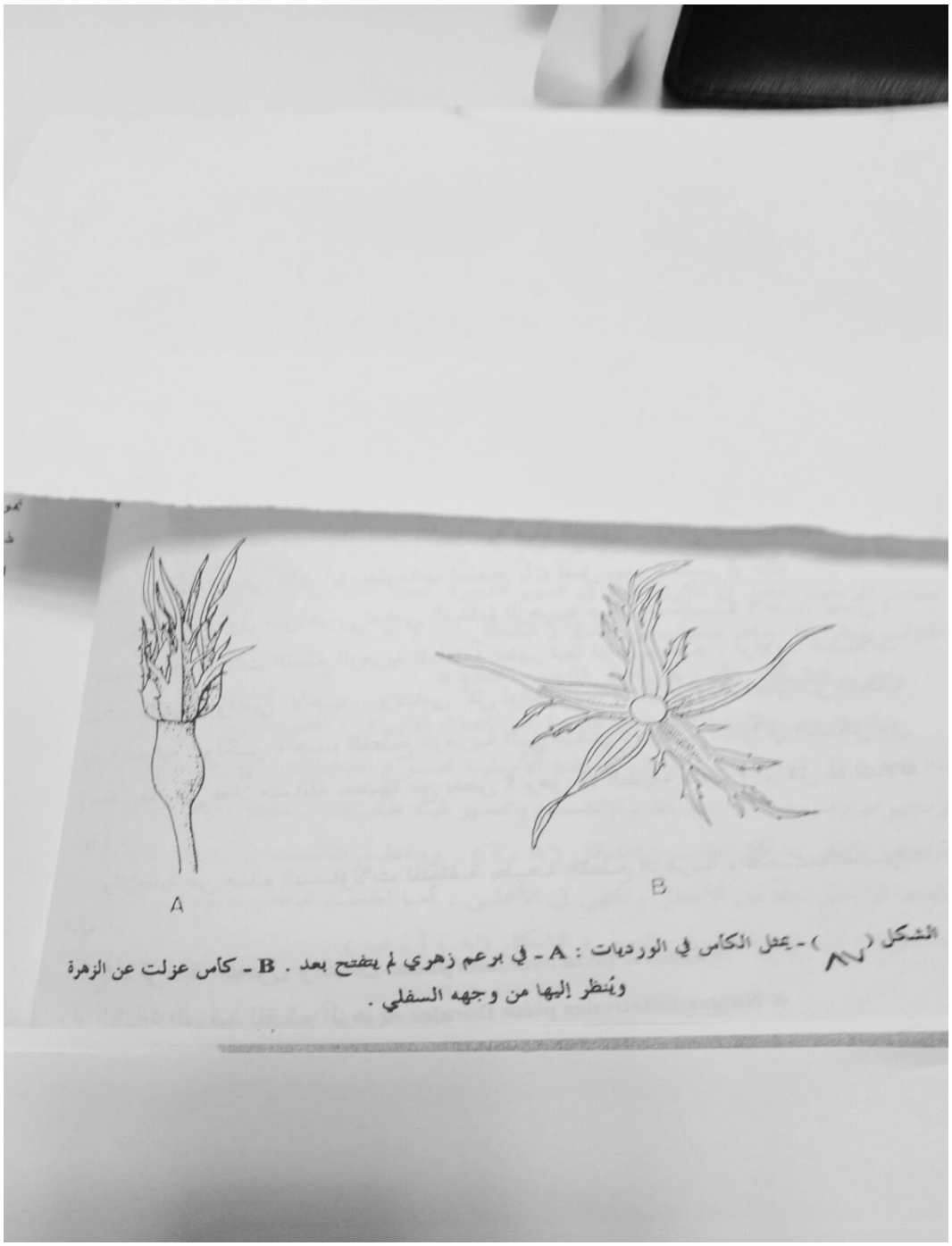


الشكل (٨٦) ـ بنية قمة النورة في الرؤويس والعنقود
أ ـ نفاذ الحلقة الأصلية وتشكل الكساء والجسم .
ب ـ تشكل الازهار على حساب الكساء .
جـ ـ استمرار البنية المنطقية في العنقود .

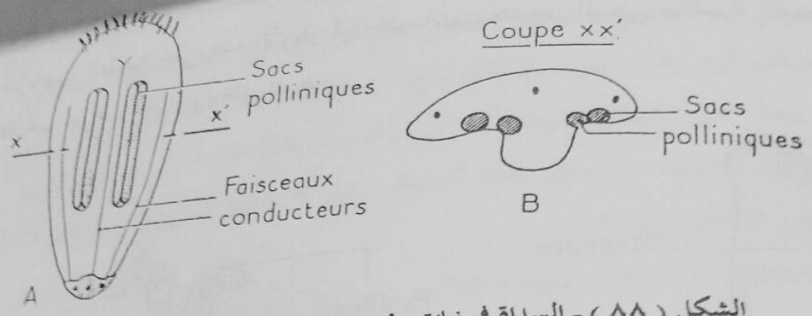
ـ ٢٠٤ ـ

تشكل النورة دات النمو المحدود

ما ان تتوقف الحلقة الاصلية في الفارع عن إعطاء الأوراق والقطع الورقية حتى تنقلب قمة الفارع الى قمة نورية فتعطي الحلقة الاصلية مجموع القنابات (او القناب) اما المستيم المترقب فيبداى بالنشاطى والانقسام وتتميز فيه طبقات سطحية تشكل الكساء ومرستيم داخلي يشكل الجسن (الشكل 86– أ) ويقطع الكساء في مرحلة تالية الى بدءات الازهار بدءا من الأسفل وتنتهي في الأعلى اما الجسم فيعطي كرسي النورة بينما يتوقف المرستيم المخي عن العمل (الشكل 86 – أ–ب).



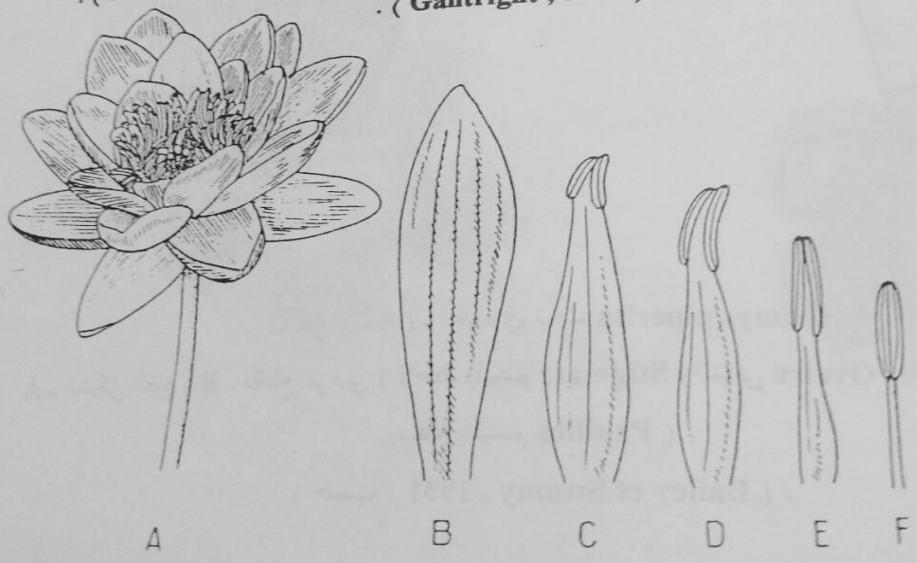
الشكل (٨٦) - يحمل الكأس في الورديات : A - في برعم زهري لم يتفتح بعد . B - كأس عزلت عن الزهرة ويُنظر إليها من وجهه السفلي .



الشكل (٨٨) ـ السداة في نبات **Degeneria vitensis**

A ـ الشكل العام ، **B** ـ مقطع عرضي في المستوى **X´X** . لاحظ الأكياس الطلعية **Sacspolliniques** .

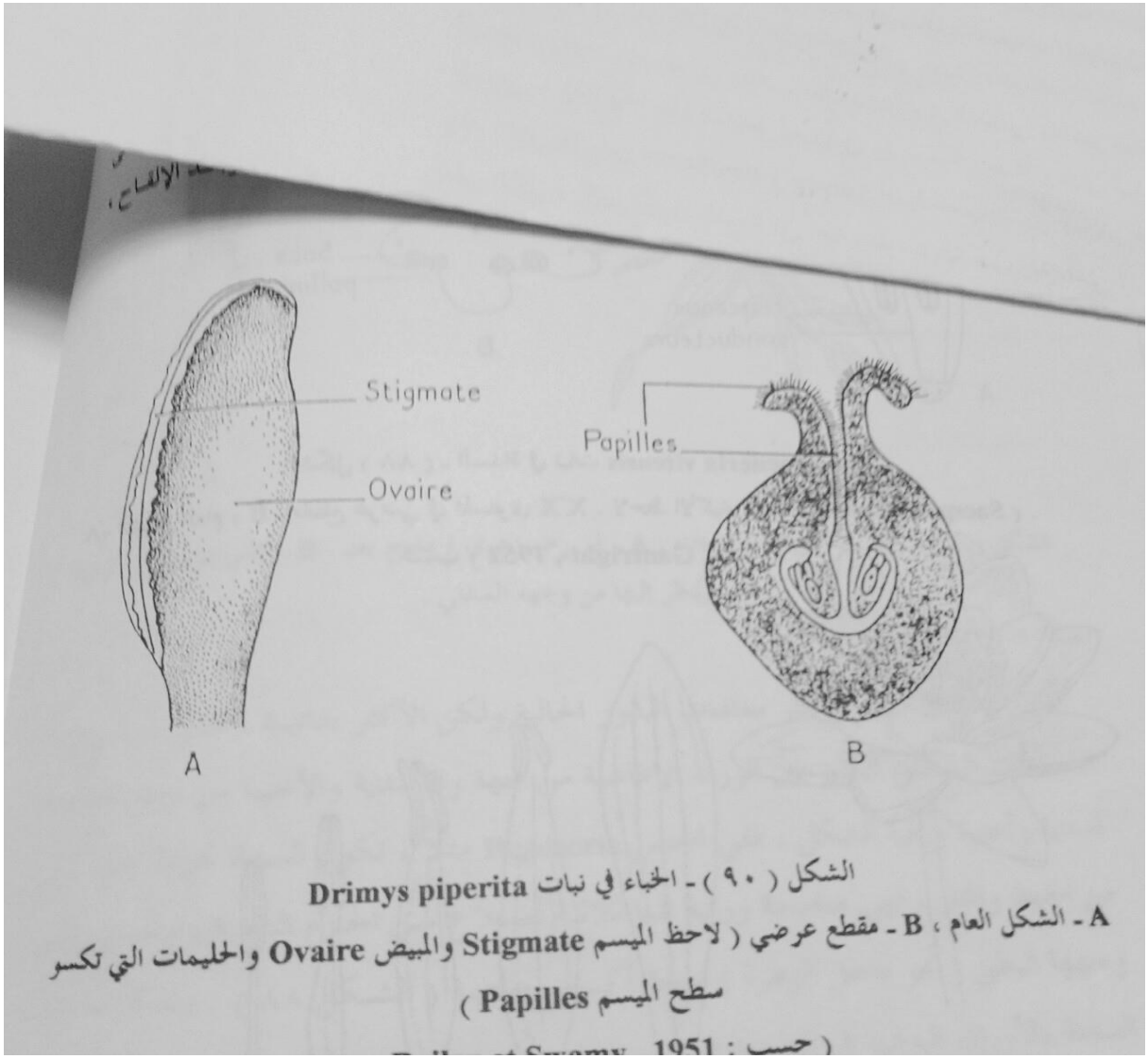
حسب (**Gantright , 1952**) .



الشكل (٨٩) ـ زهرة النيلوفر الأبيض **Nymphea alba**

A ـ الشكل العام للزهرة ، **B** ـ بتلة ، **E , D , C** ـ أشكال انتقالية بين البتلة والسداة ، **F** ـ سداة .

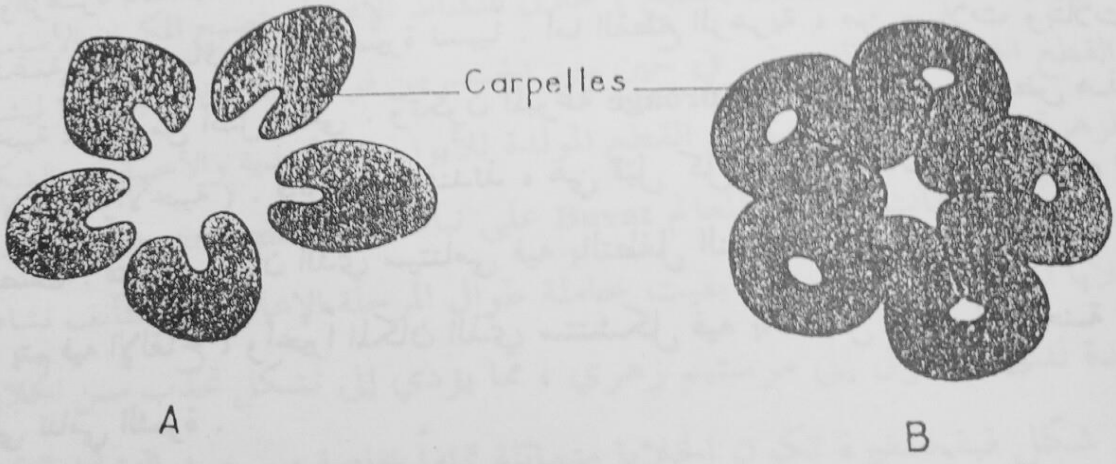
(حسب : **Troll , 1957**) .



الشكل (٩٠) - الخباء في نبات **Drimys piperita**

A - الشكل العام ، **B** - مقطع عرضي (لاحظ الميسم **Stigmate** والمبيض **Ovaire** والحليمات التي تكسو سطح الميسم **Papilles**)

(حسب : 1951

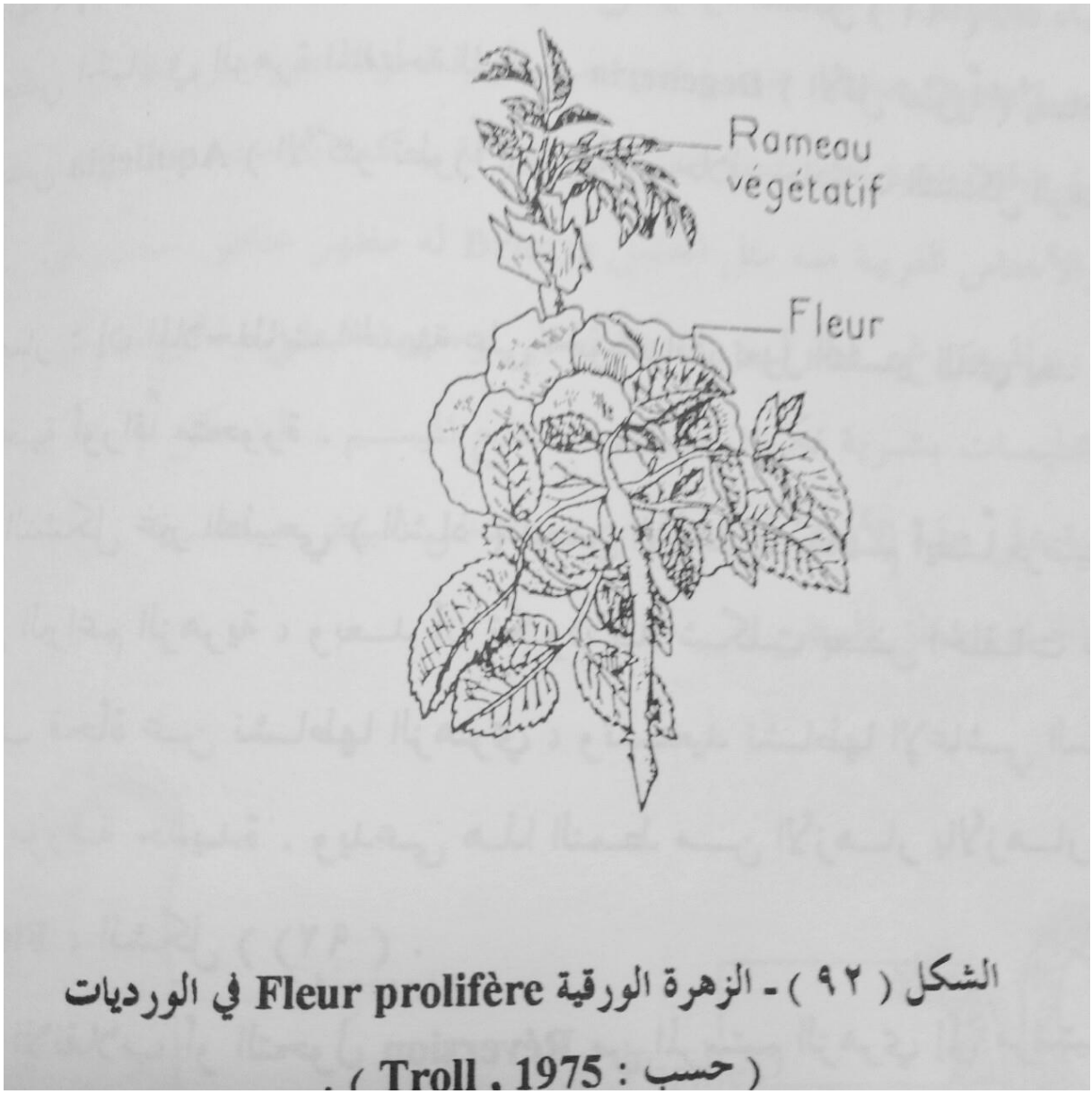


الشكل (٩١) - الأخبية في نبات **Aquilegia truncata** (مقاطع عرضية) :

A - أخبية فتية ماتزال مفتوحة .

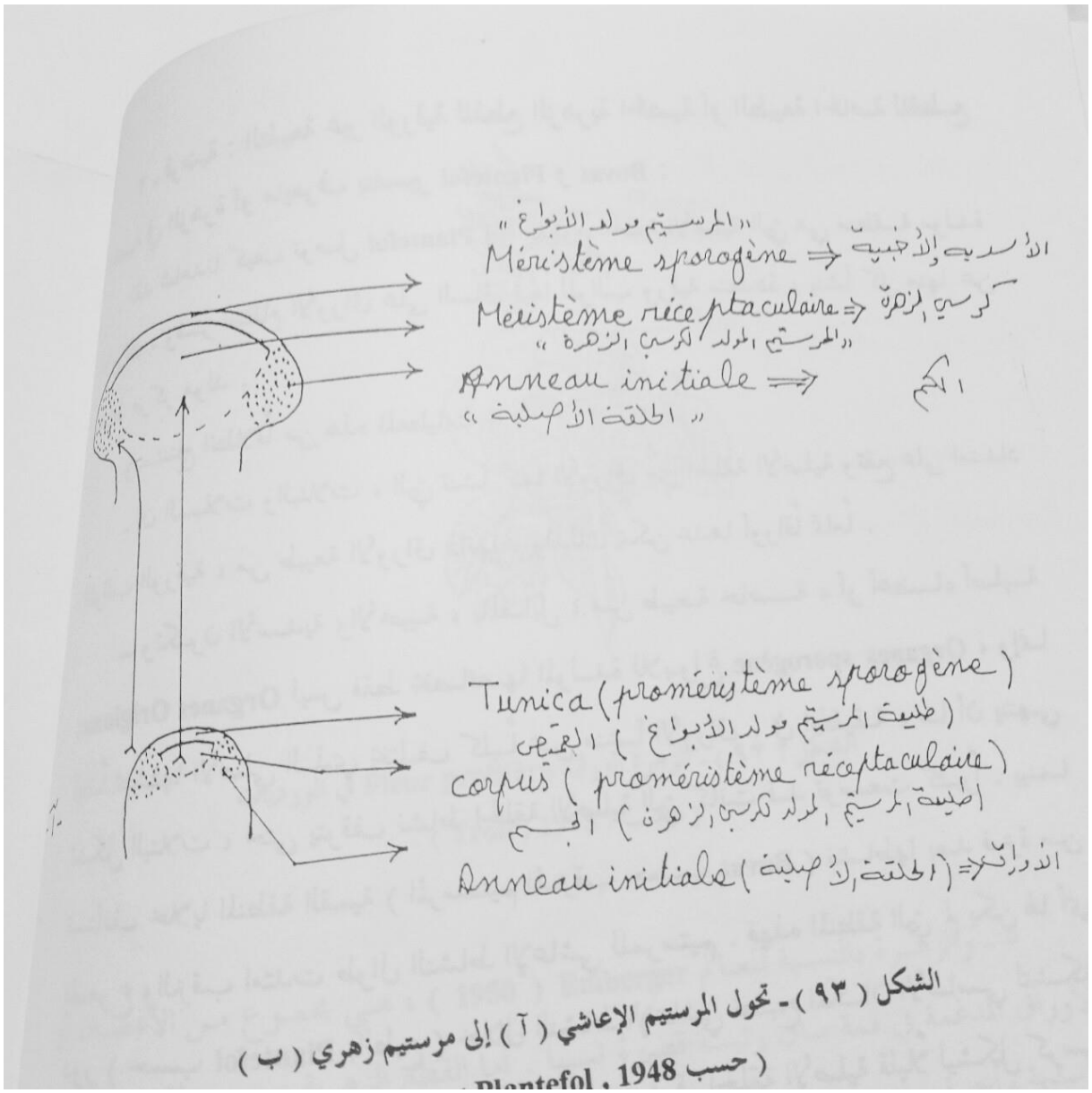
B - أخبية بالغة ملتحمة ومغلقة .

(حسب : **Tepfer , 1953**) .



الشكل (٩٢) - الزهرة الورقية Fleur prolifère في الورديات

(حسب : Troll , 1975) .

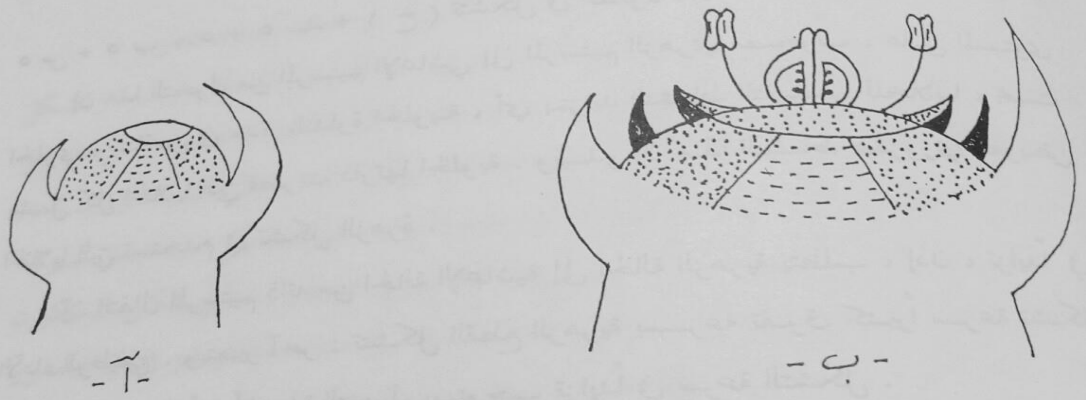


الشكل (٩٣) - تحول المرستيم الإعاشي (آ) إلى مرستيم زهري (ب)

(حسب Plantefol ، 1948)

د- طبيعة الزهرة Nature de la fleure

ان ما وصلت اليه زهرة مغلفات البدور من تعض وتخصص لم يكن دون ادنى شك الا نتيجة للتطور الدي أصابها عبر الاحقاب الجيولوجية ويتوقف قبولنا لايلاتفسير عن طبيعة الزهرة على معرفتنا بالمراحل الأساسية لهدا لبتطور ومع الأسف فان علم المستحاثات لم يقدم حتى الان اية معلومات تسمح بان نقبل بهدا التفسير او داك .



الشكل (٩٤) - رسم تخطيطي يمثل تحول المرستيم الإعاشي (آ) إلى مرستيم زهري (ب) ، في نبات
. Myosurus minimus
. (حسب Buvat)

وبعد payer اول من درس تنامي البداءة الزهرية دراسة معمقة فقد بين كما شاهدنا ان اوالات القطع الزهرية المختلفة تظهر تبعا لترتيب محدد : اوالات السبلات فالبثلات فالاسدية وأخيرا الاخبية وتتنامى كل اوالة منها في الاتجاه المحدد ونحو القطعة الزهرية النهائية ولكن هده القطع الزهرية التي تبدي اختلافا كبيرا في الشكل وفي الوظيفة هل هي فعلا متماثلة بعضها مع بعض ? وهل لها الطبيعة داتها ? او هل لها الدلالة داتها ?.

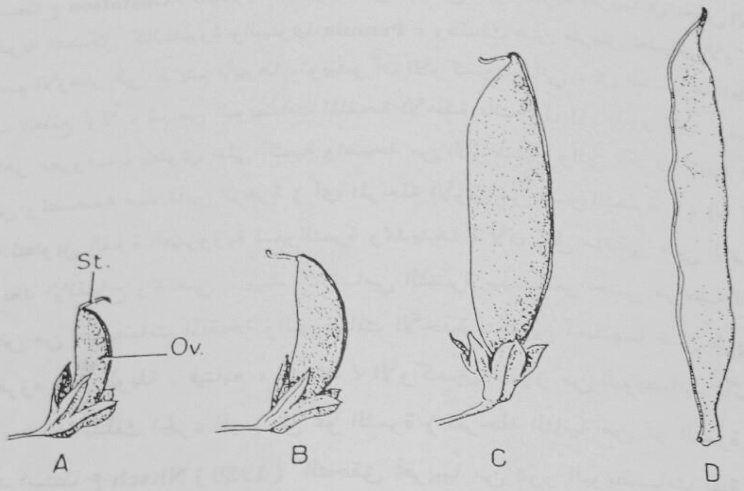
هـ- تشكل الثمـــــرة

تسقط البتلات بعد تابير الزهرة بقليل ودلك نتيجة لنشاط منطقة القطع zone d'abscission الموجودة في قاعدة الشمراخ بينما تبقى السبلات حتى بعد تشكل الثمرة في بعض الحالات اما الاسدية فتدبل ثم تسقط بدورها في حين يتنامى المبيض الى ثمرة تحتوي عند النضج على بدرة او عدة بدور .

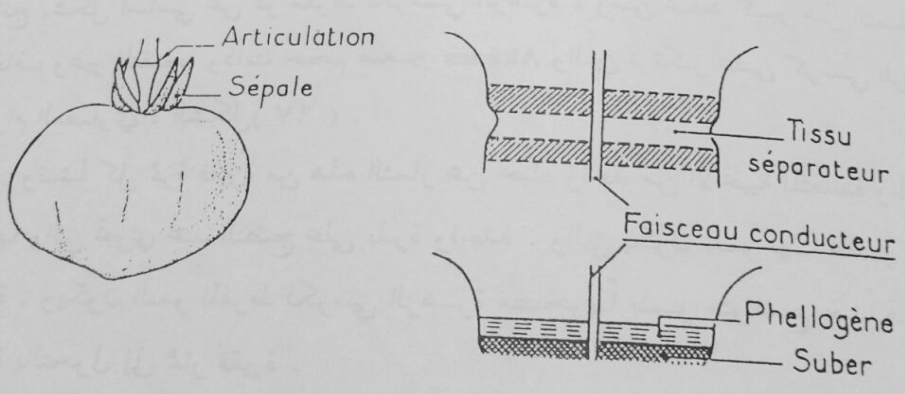
وتعد هده الطريقة في تشكل الثمرة عامة تقريبا مع ان أجزاء أخرى من الزهرة قد تساهم في بعض الأنواع مع عضو التانيت في تشكل الثمرة واحيانا النورة بكاملهالا (الفريز و التفاح –في حالة كرسي الزهرة – والتوت والاناناس في حالة النورة).

ان تحول المبيض الى ثمرة ما هو بالحقيقة الا نمو هدا الجزء المصحوب بتمايز نسيجي لجداره .

فنمو المبيض يكون عندما يتم تابير الزهرة مستمرا تقريبا مند تشكله في البرعم الزهرير وحتى تحولهى البلا ثمرة ناضجة (الشكل 95) ويتوقف هدا النمو فجاة ادا لم يتمى تابير الزهرة ودلكى بعد تفتحها بقليل كما ان الزهرة داتها تسقط بعد انفصالها عن النبات عن طريق نشاط منطقة القطع المتموضعة في قاعدة الشمراخ (الشكل 96).



الشكل (٩٥) ـ يمثل النمو المستمر لثمرة الفاصولياء (القرن) حتى مرحلة النضج (St = الميسم ، ov = المبيض) . (حسب Troll , 1957) .



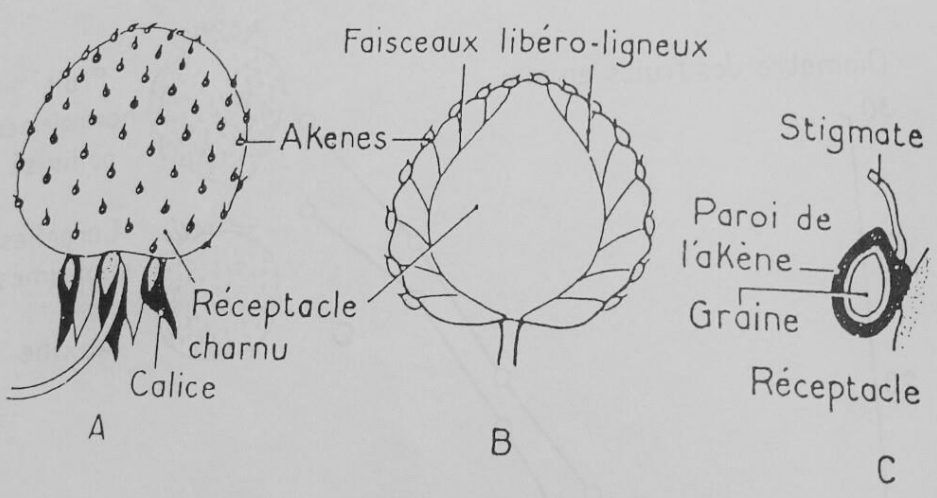
الشكل (٩٦) ـ منطقة القطع في ثمرة البندورة (على اليسار) . بنية هذه المنطقة (على اليمين) قبل سقوط الثمرة (في الأعلى) وبعده (في الأسفل) . لاحظ الطبقة المولدة للفلين Phellogène والفلين Suber والنسيج القاطع أو الفاصل Tissu séparateur) . (حسب : Ulrich , 1952) .

فتشكل الثمرة ادن هو إطالة او تمديد فترة نمو المبيض بشكل أساسي وتستوجب هده الاطالة تابيرا مسبقا للزهرة ولكن يوجد بعض الحالات الاستتنائية والنادرة جدا التي تشد عن هده القاعدة فبعض النباتات تستطيع تكوين ثمارها دون تابير ازهارها وهدا ما يعرف بالتكوين البكري او العدري parthenocarpie (الثمار العدرية) وتكون الثمار التاتجة عندئد مجردة تماما من البدور وهدا ما دفع الانسان الى انتقاء بعض هده الأنواع وزراهتها كاموز والبرتقال عديم البدور .

ويعزى نمو المبيض حتى مرحلة تكوين الثمرة الى تدخل الاوكسين (AIA) فقد استطاع Gustafson /1936 الحصوزل على تشكل ثمار عدرية تجريبيا في بعض الأنواع غير عدرية التشكل كالبندورة والبيتونيا petunia ودلك عن طريق تطبيق الاوكسين على ميسم الازهار التي لم يتم تابيرها ويبدو ان الاوكسين يأتي في الشروط الطبيعية من حب الطلع أولا ثم من البويضات الملقحة الاخدة بالتحول الى بدور ثانيا فحب الطلع كما هو معروف يحتوي على كمية واضحة من الاوكسين والتي تكون كافية لتحريض نمو المبيض وتضخمه مند تابير الزهرة (أي المرحاة اغلاولى من نمو الثمرة) الا انها لاتكون كافية لتطويل الفترة الضرورية لنمو الثمرة وتمديدها لان كل ما تبقى من الانبوب الطلعي يزول بعد الالقاح ويختفي بيد ان تنامي الثمرة سيستمر حتى مرحلة النضج ودلك بتحريض من البويضات الملقحة والبويضات الاخدة بتكوين اجنتها عن طريق اغلاوكسين الدي تفرزه لمدة طويلة فيتابع عندئد الاوكسين المفرز من البويضات الثير الاوكسين الطلعي محققا بدلك الجزء المهم من نمو الثمرة (المرحلة الثانية من نمو الثمرة) .

لقد استطاع Nitch /1950 التحقق تجريبيا من دور البويضات الملقحة في تشكل ثمرة الفريز .

وتتالف ثمرة الفريز كما هو معروف من جزء شديد التنامي عصاري القوام ناتج بشكل أساسي عن نمو مفرط لكرسي الزهرة ومن عدد كبير من الثمار الفقيرة الجاف وغير المتفتحة ودات حجم صغير Akénes والتي ترتكز على كرسي الزهرة دات القوام العصاري (الشكل 97) .



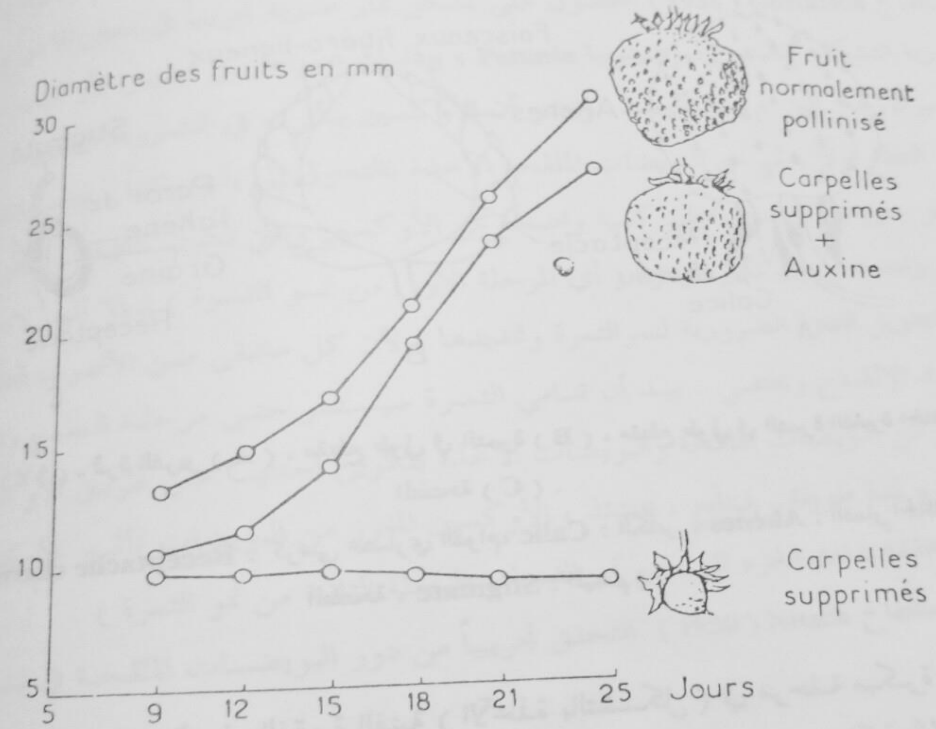
الشكل (٩٧) - ثمرة الفريز (A) ، مقطع طولي في الثمرة (B) ، مقطع طولي في الثمرة الفقيرة الجافة وغير المتفتحة (C) .

(Receptache charnu : كرسي عصاري القوام، Calic : الكأس ، Akènes : الثمار الجافة غير المفتحة ، Stigmate : الميسم) .

وتنشا كل ثمرة فقيرة من هده الثمار عن خباء واحد من الاخبية المتعددة والمنفصلة عن بعضها والتي تحوي عند النضج على بدرة واحدة والتي يكون مجموعها عضو التانيت في الزهرة ويكون النمو المفرط لكرسي الزهرة مصحوبا بنمو متواضع جدا لهده الاخبية الاخدة بالتحول الى ثمار فقيرة .

لقد تمكن Nitsche من توضيح العلاقة الموجودة بين نمو كرسي الزهرة وتشكل الثمار الفقيرة ومن تحديد طبيعة هده العلاقة :

1- لدى نزع الثمار الفقيرة الفتية (الاخدة بالتشكل) في مرحلة مبكرة جدا من زهرة تم تابيرها بشكل طبيعي فان كرسي الزهرة يبقى على حاله من دون ان يتعرض لاي نمو (الشكل 98).



الشكل (٩٨) - يمثل التأثير المنشط الذي تحدثه البويضات الملقحة على نمو كرسي الزهرة لنبات الفريز .
والذي يمكن استبداله بالأوكسين .
(في الأعلى ثمرة طبيعية ناتجة عن تأبير الزهرة وتلقيح البويضات ، في الوسط ثمرة عذرية ناتجة عن استبدال
الأخيبة بالأوكسين ، في الأسفل عدم نمو كرسي الزهرة نتيجة لحذف الأخيبة) .

2- لدى تابير خباء واحد فقط من الاخبية المتعددة تابيرا اصطناعيا ودلك بعد نزع كل الاسدية تجنبا لاي تابير طبيعي فان هدا الخباء فقط يتحول الثمرة فقيرة كما ان جزءا فقط من كرسي الزهرة المحيط بهده الثمرة ينمو نموا مفرطا بينما يبقى الجزء الكبير الاخر من كرسي الزهرة متوقفا عن النمو وهدا ما يؤدي الى بروز تلك الثمرة فقط فوق هدا الجزء المتوقف عن النمو (الشكا 99 –ب).

3- تجري عملية التابير الاصطناعي لعدد من الاخبية (3 –4 فقط)المتوضعة في امكنة متباعدة عن بعضها فيكون نمو كرسي الزهرة متوضعا في مستوى الثمار الاخدة بالتشكل فقط (الشكل 99 –س).

4- تنزع الاخبية كلها من كرسي الزهرة (كما في التجربة – 1ت) ويستبدل بها الاوكسين الدي يوضع على امتداد سطح كرسي الزهرة فياخد هدا الأخير بالنمو والتمايز تماما مثل كرسي الزهرة التي تم تابيرها طبيعيا ولكنه لايحمل اية ثمرة (كرسي مجرد من الثمار الفقيرة او كرسي تحول الى ثمرة عدراء) (الشكل 98).

ونيتخلص من هده التجارب النتائج التالية :

- تكون نمو كل نقطة من نقاط كرسي الزهرة محرضا بتنامي الثمار الفقيرة وبشكل ادق بالبويضات الملقحة والاخدة بالتحول الى بدور فانمو العام لكرسي الزهرة هو محصلة النمو المتوضع حول كل ثمرة من الثمار الفتية والدي ينتج عن تحريض هده الثمار داتها.
- يمكن استئصال هده البويضات الملقحة واستبدال تاثيرها المنشط لنمو كرسي الزهرة والمحرض له الاوكسين وهدا ما يدعو الى الاعتقاد بان الاوكسين الدي تصطنعه هده البويضاتى هو الدي يحرض نمو الثمرة وقد تم بالفعل التحقق من صحة دلك عن طريقلا استخلاص الاوكسين من البويضات الملقحة وغير الملقحة فتبينى ان كمية الاوكسين في البويضات العدراء اقل بكثير من تلكى الموجودة في البويضات الملقحة .
- يسمح الاوكسين بالإضافة الى تاثيره المنشطى لنمو المبيض بتنامي الثمرة تناميا طبيعيالا ودلك عن طريق اعاقته لنشاط الطبقة الفاصلة التي تكون متموضعة في قاعدة شمراخ الزهرة وهدا ما يمنع السقوط المبكر للثمار الفتية ويمكن الاستفادة عمليا من هدهى الخاصة عن طريق رش الأشجار

المثمرة بمحلول يحتوي على الاوكسينات الاصطناعية مثل : حمض ثنائي كلور الفينوكسي الخلي (2-4D)او Acide 2-4dichlorophénoxyacétique

فيمنع سقوط الثمار في مرحلة مبكرة أي سقوطها قبل نهاية نموها ونضجها.