الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

République Algérienne Démocratique et Populaire

وزارة التعليم العالي و البحث العلمي

Ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche scientifique

جامعة الإخوة منتوري قسنطينة 1
كلية علوم الطبيعة و الحياة
قسم البيولوجيا و علم البيئة النباتية

Université des Frères Mentouri Constantine 1
Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie
Département : Biologie et Ecologie Végétale

مطبوعة دروس لمادة
التشكل و التطور الداخلي عند النباتات الراقية
Poly copie de cours
Ontogénèse des plantes supérieures
موجهة
لطلبة السنة الثالثة ل.م.د. تخصص بيولوجيا و فيسيولوجيا النبات

الأساتذة : زغمار مريم

السنة الجامعية 2021-2022

العنوان	ص
الفهرس.....	أ -ح
ديهمت.....	1
المقدمة.....	2
I.**التشكل النباتي**.....	5
1.I. التمايز الخلوي La différenciation cellulaire	6
1.1.I. الحالة الجنينية للخلايا Embryonnaire.....	6
3.1.I. الحالة المرستيمية للخلايا Méristématique.....	8
4.1.I. الحالة الوظيفية للخلايا Fonctionnel.....	8
1.I. 5.الحالة المتخصصة للخلايا Spécialisé.....	9
6.1.I. مميزات التمايز الخلوي.....	9
6.1.I. التشكل و النشوء على مستوى الخلايا.....	9
7.1.I. التشكل و النشوء على مستوى الجدار الخلوي.....	9
8.1.I. كيفية تكوين الجدار البكتوسليلوزي.....	10
I 1.8.1. تكوين الصفيحة الوسطى.....	10
I 2.8.1. تكوين الجدار الابتدائي.....	11
3.8.1.I. تكوين الجدار الثانوي.....	12
4.8.1.I. مكونات الجدار البكتوسللوزي.....	14
9.1.I. تكوين الأنسجة histogenèse	15
1.9.1.I. الأنسجة المرستيمية.....	16
1.1.9.1.I. المرستيمات الاولية.....	17
2.1.9.1.I. المرستيمات جديدة النشأة اصطناعيا (néoformée artificiellement)	17
3.1.9.1.I. المرستيمات الثانوية أو الطبقات المولدة (assisse génératrice).....	17
4.1.9.1.I. المرستيمات البينية (M. Intercalaires).....	18
5.1.9.1.I. المرستيمات الورقية.....	18
2.9.1.I. الانسجة الاساسية (بارنشيمية parenchymes)	18
2.9.1.I. 1. البرنشيم الكلوروفيلي	18

chlorenchymes.....	
I.2.9.1. 2. البرنشيم التخزيني	19
I.3.9.1. الانسجة الدعامية ....soutien.....	19
I.3.9.1. 1. أنسجة كولنشيمية (collenchymes).....	19
I.3.9.1. 2. نسجة سكلرنشيمية **(**sclérenchymes**)**.....	19
I.4.9.1. الأنسجة الواقية protecteurs أو revêtement.....	20
I.1.4.9.1 . البشرة épiderme).....	20
I.4.9.1. 2. الفلين suber ou liège.....	20
I.5.9.1. الأنسجة الناقلة conducteurs أو الوعائية vasculaires.....	21
I.6.9.1. الأنسجة الإفرازية sécréteurs.....	23
I.10.1. تكون الأعضاء organogenèse.....	23
I.11.1. النمو croissance.....	24
I.12.1. التطورdéveloppement	24
I. 2. التمايز الرجعي : شروطه و الميكانيزمات dédifférenciation cellulaire: conditions et mécanismes.....	25
I. 2. 1. تعريف التمايز الرجعي.....	25
I.2.2. خصائص التمايز الرجعي.....	26
I.3.2. مراحل التمايز الرجعي.....	26
I.3. الإخصاب المضاعف عند مغطاة البذور fécondation chez les Angiospermes.....	27
I .1.3. تكوين الأمشاج عند النبات gamétogenèse.....	27
I .1. 1.3. تكوين حبوب اللقاح micro gamétogenèse	27
I .2. 1.3. تكوين الكيس الجنيني méga gamétogenèse	30
I.3. 1.3. نضج حبة اللقاح maturation de grain de pollen	31
I.4. 1.3. تشكل أنبوبة اللقاح.....	31
I .2.3. الإخصاب المزدوج.....	33
I.1.2.3.نواتج الإخصاب.....	34
II. مراحل التطور عند النبات Les étapes du développement du végétal	35

1.II. مرحلة التشكل الجنيني عند النبات L'embryogenèse	35
1.1.II. انقسام الزيقوط Segmentation du zygote	35
2.1.II. مرحلة التشكل الجنيني المبكر Embryogenèse précoce.....	36
3.1.II. مرحلة تشكل أعضاء الجنين organogenèse embryonnaire	37
4.1.II. نضج الجنين Maturation embryonnaire.....	39
II .5.1. نضج السويداء	39
6.1.II. تشكل و نضج البذرة.....	40
II .6.1. 1. طبيعة مدخرات البذرة.....	41
II .7.1. التشكل الجنيني عند احادية الفلقة	42
1.II. 7. القراءة الجينية لعملية التشكل الجنيني Lecture génétique de l'embryogenèse.....	43
8.1.II. الكمون عند البذور.....	45
1.II. 8. 1. عوامل كمون البذرة	45
1.II. 8. 2. معاملات تشجيع الإنبات.....	46
1.II. 8. 3. مساعدات الإنبات	46
8.1.II. 4. القراءة الجينية للكمون	47
9.1.II. الإنبات عند مغطاة البذور.....	47
1.II. 9. 1. مراحل الانبات.....	47
أ- المرحلة الأولى:مرحلة امتصاص الماء Phase d'imbibition d'eau.....	47
ب- المرحلة الثانية: مرحلة هضم المواد الغذائية.....	48
ت- المرحلة الثالثة: مرحلة النموPhase de croissance	48
1.II. 9. 2. مظاهر الإنبات.....	49
❖ الانبات الهوائي.....	49
❖ الإنبات الأرضي.....	49
II .3.9.1. الكمون و الإنبات: حوار هرموني.....	50
- نظرية التوازن الهرموني	51
2.II. الحالة الخضرية L'état végétatif	52
1.2.II. توضع الساق الورقية Mise en place de la tige feuillée	52
1.1.2.II. تركيبة و وظيفة المرستيم الساقي Structure et fonctionnement du méristème Caulinaire.....	53

II.1.2. 1. 1. نظريات المرستيم	54
أ- نظرية الخلية الابتدائية القمية cellule apicale initiale	54
ب- نظرية هانشتاين (HANSTEIN) (1868- 1870)	55
ت- نظرية KOCH، 1891 وSCHMIDT، 1912- 1924.....	55
ث- نظرية نمو المناطق zones de croissances	56
ج- نظرية PLANTFOL (1947) و BUVAT (1955) و NOUGAREDE (1965).....	58
II.1.2.2. تشكل ونشوء للأوراق Ontogenèse des feuilles.....	60
II.1.2. 2. 1. الدور الصناعي للأوراق plastochrone	61
II.1.2.3. مفهوم الفيلوتاكسيا la phyllotaxie.....	62
II.1.3.1.2. تعدد الترتيبات الفيلوتاكسية	63
II.2.3.1.2. متسلسلة فيبوناتشي في النبات.....	65
II.4.1.2. تشكل ونشوء البراعم الجانبية Ontogenèse des bourgeons axillaires	68
II.5.1.2. مفهوم الفيتومار Notion de phytomères végétatifs	69
II.1.5.1.2. تشكل السيقان	70
II.6.1.2. مفهوم القطبية و التناظر عند النبات Notions de polarité et de la symétrie	71
أ- القطبية polarité.....	71
ب- التناظر la symétrie.....	71
II**.2.2. تركيبة و وظيفة المرستيم الجذري** Structure et fonctionnement du méristème racinaire	71
II.1.2.2. تنظيم النقطة الخضرية الجذرية Organisation du point végétatif racinaire.....	73
II .2.2. 1 .1. وظيفة الجذور	73
II.2.2.2. تشكل الجذور الابتدائية Racines primaires	73
II .2.2. 2. 1. البنية التشريحية للمقطع الطولي للجذر**.....**	74
II .2.2. 2. 2. العوامل المؤثرة على نمو الجذور.....	**76**

II .2.2. 2. 3. تصنيف الجذور بطريقة المجاميع.....	79
II .3.2.2. نشأة الجذور الجانبية ontogenèse des racines latérales	79
II.3.2.2. 1. العلاقة بين منشأ الجذور الجانبية ووضع مجاميع الخشب الابتدائي....	80
II.3.2. المراقبة الجينية للتشكل الخضري (النبات نموذج.*maïs* modèles ..... *Arabidopsis*, *pétunia*,	82
II.3. دور الهرمونات و تأثير العوامل البيئية على التشكل عند النبات rôle des hormones et des facteurs environnementaux sur la morphogénèse...	84
II. 3. 1. دور الهرمونات	84
II. 1.3. 1. الهرمونات المنشطة.....	84
II. 1.3. 1. 1. دور الاوكسين	84
II. 1.3. 1. 2. دور السيتوكينين	85
II. 1.3. 1. 3. دور الجبرلين	85
II. 1.3. 2. الهرمونات المثبطة	86
II . 1.3. 2. 1. حمض الابسيسك.....	86
II. 1.3. 2. 2. الايثيلين	87
II. 3. 2. العوامل ةيئيبلا	87
II. 3. 2. 1. الحرارة.....	87
II. 3. 2. 2. الضوء.....	87
II.4. الحالة التكاثرية L'état reproducteur	87
II.1.4. عوامل الكبح و التعبير عن الحالة الخضرية Facteurs de répression et d'expression de l'état reproducteur.....	88
II.2.4. إعادة برمجة و تنظيم المرستيم الساقي Réorganisation du caulinaire méristème	88
II.4. 2. 1. تعريف الإزهار.....	88
II.4. 2. 2. مراحل الإزهار.....	88
II.4. 2. **2.** العوامل المتحكمة **بالإزهار**.....	90
- عمر النبات.....	90
- تنبيهات الوسط.....	91
- العامل الغذائي.....	95

II.3.4. المراقبة الجينية للحالة الزهرية Contrôle génétique de l'état floral....	95
II.4.4. نظام ال ABCDE	96
II.4. 4. 1 . النظريات المتعمقة بأصل الزهرة.....	98
a. نظرية التغير الشكلي (ميتامورفوز).....	98
b. نظرية المدرسة الفرنسية.....	98
III. مفهوم الهندسة النباتية Le concept d'architecture des végétaux.....	99
III 1. . تاريخ الهندسة المعمارية النباتية historique de l'architecture végétale ...	99
III.1. 1. طريقة النمو و التفرعات عند النبات Modes de croissance et de ramification.....	100
III .1. 2. خصائص التفرع.....	102
III.1. 3. التباين و الاختلاف المرفولوجي لتطور الأغصان عند النبات hétéro morphologie du développement des rameaux.....	103
III .2. 4. تمايز المحاور différenciation des axes	104
III .2. 5. توضع الجنسية position de la sexualité	105
III.1. 6. مفهوم الوحدات notion de module	103
III.2. مفاهيم و نماذج في هندسة النبات Concepts et modèles en architecture des plantes	106
III.2. 1 . التكرار La réitération	106
III.2.2. بعض النماذج الهندسية عند النبات Modèles architecturaux.....	106
▪ **نموذج** Holttum.....	107
▪ **نموذج** Corner.....	107
▪ **نموذج** Leeuwenberg	108
III.2. 4. دراسة تواترات النمو.....	109
III.2. 4. 1. ظواهر النمو التواتري (phénomènes rythmiques).....	110
- ترتيب المحاليق vrilles	111
- طول السلاميات entre-nœuds	112
- خاصية الحاجز diaphragme	112
- نمو الأغصان الثانوية.....	113
III .3. العوامل المؤثرة على المورفوجيناز.....	113

III. 4. إمكانية التجدد عند النبات attitude à la régénération.....	115
III.1.4. التقشير الحلقي décortication annulaire.....	116
III4..2. الأساس الفسيولوجي لتكوين الجذور على العقل.....	116
III.5. سكون البراعم dormance des bourgeons.....	117
III .6. مختلف أنواع التشعبdifférentes modes de ramification	118
III . 7. الأشكال أو قطر النبات.....	119
IV. الشيخوخة و الجفاف عند النبات.....	122
الخاتمة **.....**	123
المراجع.....	124

تمهيد

تم تدريس مقرر هذه المادة لطلبة السنة الثالثة تخصص بيولوجيا و فيسيولوجيا النبات و قدمت هذه المادة من طرفي بصفتي مسئولة أولى على المادة و من طرف الأستاذة شايب غنية بصفتها أستاذة مسئولة ثانية و قد قدمناها للطلبة في شكل محاضرات و دعمت ببحوث مقترحة و كذلك ثمانية حصص عملية تطبيقية مع تقديم حصيلة المقياس في شكل عشرة محاضرات على شكل عرض تقديمي و سيتم عرض هذه المادة عما قريب كمشروع كتاب من تأليفي وتأليف الأستاذة شايب.

تهدف مادة التشكل و التطور الداخلي عند النباتات الراقية **(Ontogénèse des plantes supérieurs)** إلى التعرف على ظواهر مورفوجيناز النبات و على مختلف الأسس و العمليات الفيسيولوجية الأساسية لبناء و تكوين جسم النبات انطلاقا من المرحلة الجنينية إلى مرحلة البلوغ. دراسة التوصيف البيولوجي والجزيئي وعوامل الوسط (الحرارة- الرطوبة....) و كذا العوامل الداخلية (الجينات-الهرمونات..) المتحكمة في تحديد الشكل العام للنبات. التعرف على العوامل المتعلقة بالتعبير عن الحالات الجنينية والنباتية و طرق التكاثر المختلفة عند النبات.

تحوي المادة على المعلومات اللازمة للتعرف على طرق التشكل عند النبات. يتم عرض الجوانب النظرية والعملية، وكذلك تأثير العوامل البيئية على اكتساب الشكل النهائي للنباتات.

تتمحور فصول هذا المقياس حول عددًا من النقاط التي تشرح كيفية التشكل والإنشاء في النباتات ، من الناحية الخضرية و من الناحية التكاثرية في محاولة لإظهار كيف يمكن للخصائص الجوهرية للنبات (النمط الجيني) أن تتكيف مع الظروف البيئية من أجل تحديد مورفولوجيا النبات و تنتهي بالنمط الظاهري.

ويقدم المقياس الآليات العامة التي يكتسب بها النبات شكله الخاص(النمط الظاهري) بالتعبير عن برنامجه الجيني (التركيب الوراثي). يتم التحكم في هذا التعبير من خلال عدد كبير من العوامل البيئية حيث ترتبط تأثيرات الضوء والجاذبية هنا بالنمط الظاهري للنبات، و هذا من خلال جملة من الملاحظات على الأشجار المختلفة والدراسات التجريبية على الإنبات.

مقدمة

يقصد بمصطلح **ontogenèse** التحديد النسبي للمراحل الأولى للتشكل الجنيني عند النبات. و تثبت نظرية تناوب أو تعاقب الأجيال على أن التطور الجيني للنبات يحدث وفقًا لدورة مكونة من مرحلتين: الأولى إنتاج الأبواغ اللاجنسي أي الطور البوغي ، والثانية المنتجة للأمشاج أو ما يعرف بالنمط المشيجي (BLONDEL, 1893).

تهتم مادة التشكل النباتي بدراسة عمليات وظواهر التطور عند الجنين. و يُنسب أصل مصطلح مورفولوجيا بشكل عام إلى يوهان فولفجانج (**1992,** Johann Wolfgang). أصدر يوهان فولفجانج كتاب la Métamorphose des plantes حيث أوضح أن هناك تنظيم أساسي للتنوع عند النباتات الزهريةune organisation fondamentale sous-jacente ، و أطلق عليه مصطلح Bauplan أي (خطة البناء) في تنوع النباتات المزهرة. حيث اقترح أن Bauplan أنه يمكن أن يتنبأ بشكل النباتات التي لم يتم اكتشافها بعد. و هو أول من اقترح أن الأزهار هي عبارة عن أوراقً متحورة (Kaplan, 2001).

إن النمو و التشكل عند النبات هو الصورة الطبيعية التي تبديها النباتات كغيرها من الكائنات الحية، مما استوجب التعرف على كيفية النمو بالنبات وهل ينمو النبات بصورة عشوائية أم هناك مواد تتحكم أو تهيمن على نموه وتطوره فهذا سيتضح من خلال دراسة الهرمونات النباتية أو منظمات النمو الطبيعية التي يفرزها النبات بتركيزات ضئيلة في أماكن معينة من أعضائه وتبدى نشاطها في مناطق أخرى غيرها...ألخ من المواضيع الجديدة مع الأخذ في الاعتبار العديد من التطورات الحديثة في مجال فسيولوجيا النبات . وقبل التطرق إلى فسيولوجيا النبات لابد من التعرف على أشكال و هندسة و تكاثر النبات.

إن علم تطور النبات هو مجموعة فرعية من الظواهر التطورية التي تهتم بتطور النباتات. وهذه الظواهر التطورية هي خصائص الكائنات التي نستطيع وصفها وتوضيحها بالمتوسط والوسيط والتوزيعات والطرق والأساليب الإحصائية الأخرى. وهذا ما يميز تطور النبات عن علم تشكل النبات، وهو فرع من البيولوجيا التطورية التي تختص بالتغيرات التي تمر بها هذه الكائنات خلال دورة حياتها. تحاول دراسة تطور النبات شرح طريقة نشأة التنوع الحالي للنباتات على مدار الزمن الجيولوجي. ويشمل ذلك دراسة التغير الوراثي أو الطفرات وما ينتج عنها من تباين، والذي غالباً ما يؤدي إلى حدوث الـ تـنوع، وهو أحد أهم أنواع التشعب التطوري في علم التصنيف والذي يطلق عليه اسمه "كلاد" أو الفرع الحيوي. يُطلق على وصف الانتواع مصطلح علم الوراثة العرقي، وغالباً ما يُمثّل بنوع من المخططات يدعى شجرة تطور السلالات.

تقدمت دراسة المورفولوجيا والبنية الوعائية في بداية القرن العشرين، واتضحت العلاقات بين السوق والأوراق والجذور، وتم التعرف على مراحل الانتقال من البنية الورقية إلى البنية الزهرية، وسادت نظرية التيلوم التي تشرح تكون الأعضاء النباتية، وتقدمت دراسات الانتقال من الحياة المائية إلى الحياة الهوائية وتعاقب الأجيال.

وقد تم إنتاج أنظمة تصنيف جديدة ومعدلة "للنشوء والتطور" في المملكة النباتية، وربما كان أبرزها هو أغسطس إيشلر(1839-1887) ، وكارل برانتل (1849-1893) نشرت خلال الفترة 1887 و 1915 (Morton, 1981) وسهل إدخال الحواسيب التحليل السريع لمجموعات البيانات الضخمة المستخدمة في التصنيف العددي (وتسمى أيضا علم الوراثة). التركيز على السلالات الطبيعية حقا ولدت تخصصات كلاديستيك وعلم النشوء والتطور. وكانت العلاقة الدقيقة بين الفطريات والنباتات غير مؤكدة لبعض الوقت. وأشارت عدة خطوط من الأدلة إلى أن الفطريات تختلف عن النباتات والحيوانات والبكتيريا، بل ترتبط ارتباطا وثيقا بالحيوانات أكثر من النباتات. كشف التحليل الجزيئي في ثمانينات القرن الماضي الاختلاف التطوري للفطريات من الكائنات الحية الأخرى قبل حوالي 1 مليار سنة – سبب كاف لإقامة مملكة فريدة من نوعها منفصلة عن النباتات (Bruns, 2006) .

الفصل الاول:**التشكل النباتي**

يتناول هذا الفصل عملية التشكل عند النبات ابتداء من أصغر جزء و الذي يقاس بالميكرون ألا و هو البناء و التشكل على مستوى الخلية و بما أن الخلية النباتية تتكون من جدار بكتوسيليلوزي و كذلك مجموعة من العضيات فلابد من التطرق إلى التكوين و البناء على مستوى الخلايا مع الأخذ بعين الاعتبار التشكل على مستوى العضيات، على مستوى الجدار وكذا طرق انقسام الخلايا.

يتناول هذا الفصل 3 محاور ، يتمركز المحور الأول حول التشكل و النشوء على مستوى الجدار الخلوي ، العضية التي تميز الخلية النباتية عن الخلية الحيوانية إضافة إلى دور الحماية الذي يقوم به الجدار الخلوي فان طبيعته الفيزيائية و كذا البيوكيميائية تلعب دورا هاما في تحديد وظائف الخلايا و الأنسجة النباتية. يعالج هذا المحور جميع العمليات الحيوية التي تحدث في مستوى الخلايا الجنينية و المرستيمية من انقسام، استطالة و كذا تمايز و كذلك اكتساب الشكل و اكتساب الوظيفة.

المحور الثاني يتناول دراسة التمايز الرجعي و تشكل المرستيمات الثانوية عند النباتات و بالضبط في ثنائية الفلقة . كيفية تشكل الفلين و الكامبيوم.

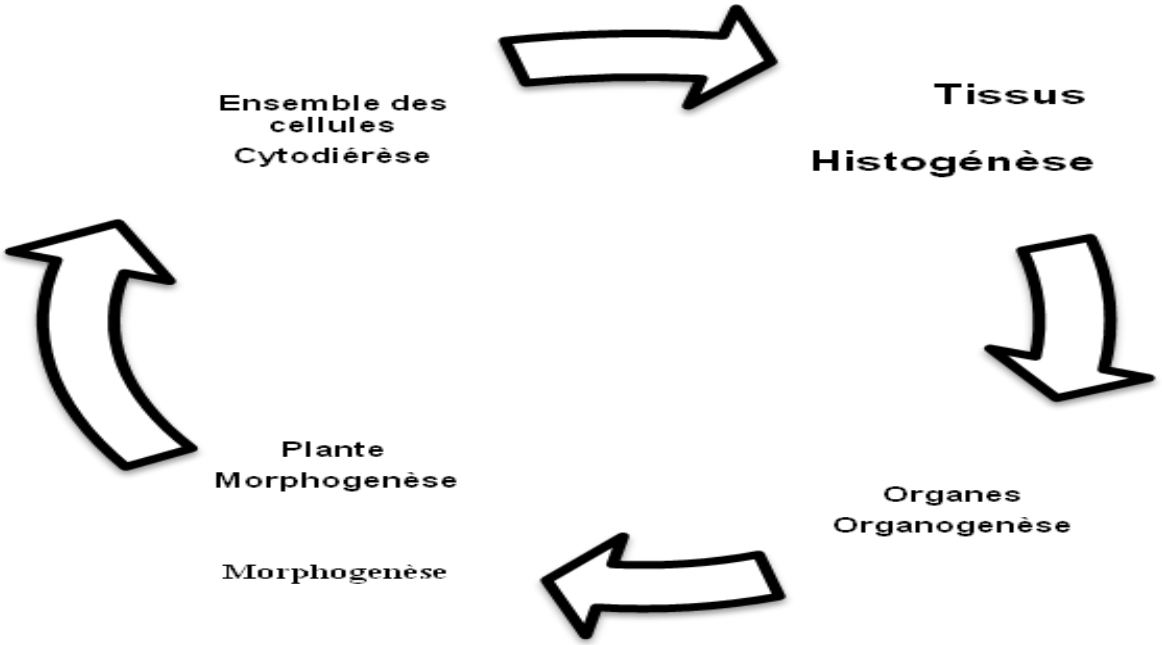
أما المحور الثالث فهو يعالج المراحل التمهيدية للتشكل و هي عملية تشكل الأمشاج. تلي هذه المرحلة (تشكل الكيس الجنيني و نضج حبوب الطلع) مرحلة الإخصاب المضاعف عند النباتات البذرية.

I. الـ تـ شكل النباتي

التشكل النباتي أو المورفوجيناز (تكوين الشكل) هو دراسة القوانين التي تتسبب في إعطاء شكل معين للأجسام أو الأعضاء، بصفة أخرى المورفوجيناز هي دراسة النمو والتطور أي فسيولوجيا النمو والتطور. نمو النبات أو بصفة أدق تكوين الشكل، متعلق بعدة عوامل والشكل المميز لنبات ما أو كائن حي ما يحدد في أول مراحله التطورية.

لإحداث شكل معينا يجب ظهور بعض الأعضاء (**organogenèse**) ولتكوين عضو ما لابد من تكوين أنسجة **histogenèse** و لتكوين أنسجة (نسيج هو مجموعة من الخلايا) لابد من حدوث انقسام و تكوين مجموعة من الخلايا **cytodierèse.**

إن عملية انقسام و تكوين مجموعة من الخلايا يطلق عليها **cytodierèse** و مجموعة من الخلايا المتشابهة تؤدي إلى ظهور نسيج و**Histogenèse** تكوين مجموعة من الأنسجة يؤدي إلى ظهور مجموعة من الأعضاء **Organogénèse** و مجموعة هذه الأعضاء تعطي الشكل الكلي للنبات **Morphogenèse (شكل 1).**



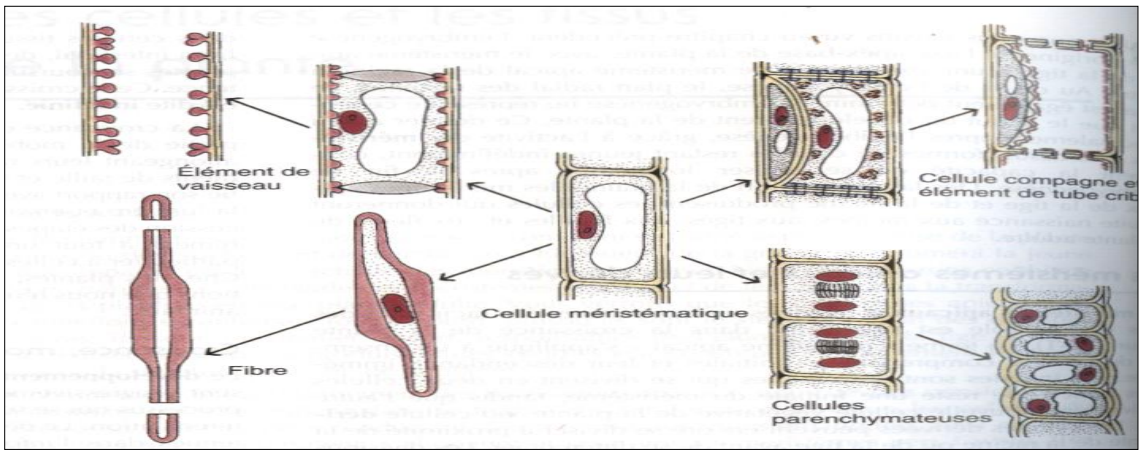
شكل 1. **مخطط يوضح عملية التنظيم لمختلف مراحل النمو و التطور عند النبات انطلاقا من الخلية (زغمار، 2016)**

1.I. التمايز الخلوي La différenciation cellulaire

يمكن تعريف التمايز الخلوي بأنه اختصاص الخلية النباتية بوظيفة فسيولوجية معينة ; تبعا لذلك بنية مرفولوجية واضحة ومحددة إذن يتميز بفقد تدريجي للميزات السيتولوجية والفسيولوجية للخلية الجينية (المرستيمية) و اكتساب تدريجي للشكل و الوظيفة. كيف يمكن لخلايا متشابهة ناتجة عن انقسام ميتوزي (لها نفس المعلومة الوراثية) أن تؤدي إلى خلايا غير متشابهة، أنسجة مختلفة ووظائف مختلفة كذلك؟ !

1.الفرضية الأولى: فقد المعلومة الوراثية باطلة والدليل على ذلك هو القدرة على الرجوع إلى الحالة المرستيمية.

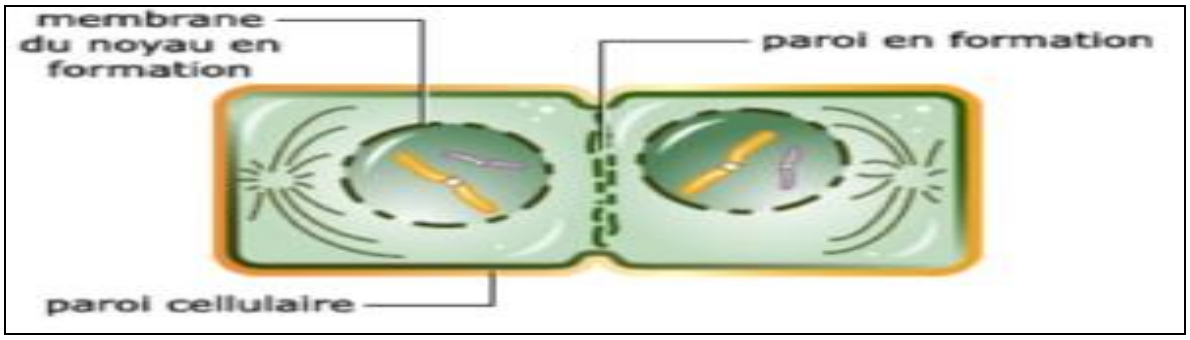
2.الفرضية الثانية: وهي الفرضية التي اتفق عليها الجميع هو التعبير التفاضلي للجينات (expression différentielle des gènes) وهذا غالبا ما يحدث في الظروف الطبيعية. فالتمايز إذن يحدث بتنشيط بعض الجينات وكبت (تثبيط) البعض الآخر وهذه العملية تحدث في الظروف الطبيعية التمايز يكون تدريجي مبرمج ومنظم تماما.



شكل 2 . يوضح مختلف مراحل تمايز خلايا وظيفية انطلاقا من خلية المرستيمية للبروكامبيوم (الكامبيوم الابتدائي)

1.1.I. الحالة الجنينية للخلايا Embryonnaire

تعرف عملية النشوء على مستوى الخلايا بمصطلح **cytodierèse** حيث يحدث الانقسام في مستوى النواة للخلية الجنينية مع حدوث ترسبات على مستوى السيتوبلازم تسمح بانفصال الخليتين المتشكلتين البنتيتين .



شكل 3. شكل يوضح عملية الانقسام إلى خليتين

يحدث التشكل و النشوء على مستوى الخلايا الجنينية و هي خلايا الجنين بالظواهر التالية :

-انقسام الخلايا؛

-اتساع و كبر حجم الخلايا؛

-تميز الخلايا.

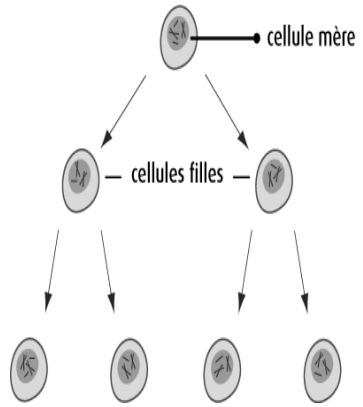
يلعب مستوى انقسام الخلايا دورا هاما من الناحية المرفولوجية في تحديد شكل العضو النباتي. يحدث انقسام الخلايا النباتية تبعا للنظم المعروفة في عدة مستويات عندما:

-يحدث في مستوى واحد لينتج عن ذلك تكوين عضو مستقيم مثل الساق؛

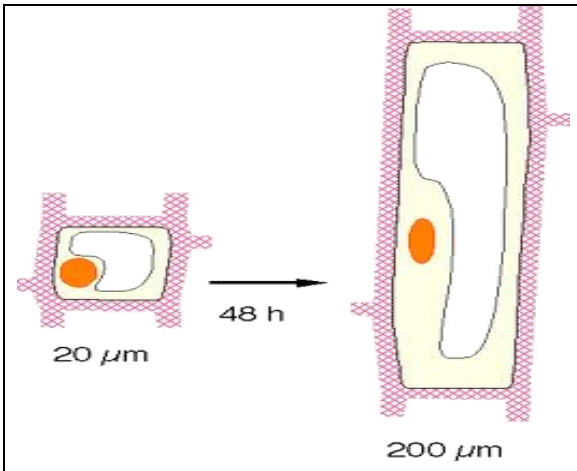
-يحدث الانقسام في مستويين متقابلين ينتج عن ذلك عضو مسطح مثل الورقة؛

-يحدث الانقسام في عدة مستويات يكون العضو الناتج ذو شكل كروي مثل الثمار.

إن عملية انقسام الخلايا وحدها لا تؤدي إلى حدوث النمو بل إلى زيادة عدد الخلايا. و لحدوث النمو لابد أن تتعرض هذه الخلايا إلى عملية الاتساع و الاستطالة من اجل زيادة الحجم و بالتالي حدوث النمو. فقد وجد أن الزيادة في حجم الخلايا يكون بحوالي 20 مرة في الطول و 5 مرات في العرض أو القطر و أن عملية الاستطالة تتطلب جعل جدر الخلايا قابلة للتمدد و ذلك كون جدار الخلايا و غشاء البلازما يتسعان تدريجيا بزيادة الفعاليات الحيوية للخلية بسبب وجود هرمون الاوكسين و كذلك دخول الماء الذي يسمح بامتلاء الفراغات الناشئة نتيجة للضغط الذي يطبق على الخلايا من الوسط الخارجي الذي يعتبر اقل تركيز من الوسط الداخلي فيسمح بانتقال الماء في هذه الحالة إلى داخل الفجوة و الذي يسمح بانتباج الفجوة وهذه الأخيرة تؤمنه تمدد الخلية.



شكل 4. يوضح عملية انقسام و تضاعف الخلايا



شكل 5. يوضح عملية اتساع و استطالة الخلايا

تعتمد عملية استطالة الخلايا كذلك على الضغط الاسموزي للخلية أو ما يطلق عليه جهد الماء في الخلايا فكلما زادت المحتويات الاسموزية التي تتمثل في الذائبات في الخلايا ازداد الضغط الاسموزي و قل جهد الماء. وعليه فزيادة المحتويات الاسموزية تسبب في النهاية دخول الماء إلى الخلية و بالتالي انتباجها و زيادة تمددها.

I.2.1. الحالة المرستيمية للخلايا Méristématique

يمتاز جسم النبات بامتلاكه لأنسجة مولدة (مرستيمية) لها القدرة على الانقسام و نتيجة لنشاط هذه الخلايا المولدة الإنشائية تتكون الأنسجة المستديمة tissus permanents و يطلق على الخلايا الناتجة عن انقسام الخلايا المولدة بالمشتقات cellules dérivés و التي تمر بمرحلة التمايز.

I.3.1. الحالة الوظيفية للخلايا Fonctionnel

الخلايا الناتجة عن الانقسام و التي تعرف بالمشتقات يطرأ عليها سلسلة من التغيرات في تراكيبها مرورا بالتمايز إلى اكتسابها شكلا معينا يسمح لها بالقيام بوظيفتها و بالتالي عملية تمايز الخلايا عبارة عن مجموعة من التغيرات التركيبية مما يمكنها من اكتساب شكل معين يسمح لها بالقيام بالوظائف الفيسيولوجية معينة .

I.4.1. الحالة المتخصصة للخلايا Spécialisé

يتكون جسم النبات البالغ من مجموعة من الوحدات البنائية و التي تدعى بالخلايا و تعرف الخلية أنها الوحدة التركيبية و الوظيفية في جسم الكائن الحي. تتماسك مجموعة من الخلايا مع بعضها مكونة ما يسمى بالنسيج . التغير الذي يحصل في الخلية أو النسيج يؤدي إلى تحديد الوظيفة أو القابلية الكامنة أو القدرة على التكيف للظروف المختلفة و قد يؤدي إلى زيادة الكفاءة.

I.1.5. مميزات التمايز الخلوي

يمكن أن نلخصها كما يلي:

- تغيير تركيب (فيما يخص شكل الخلية) وتحصل وظائف مخصصة؛
- ارتفاع نسبة المواد الجامدة **paraplasme** على المواد الحية **protoplasme** ؛
- التمايز يؤدي دائما شيخوخة وهرم خلوي؛
- فقد النشاط الانقسامي الخلوي (**التكاثر الخلوي**) ؛
- تخفيض ثم إضفاء إمكانيات السيتوجينية(**histogène**) .

Paraplasme : مكونات الخلية الجامدة وهي الفجوة، الجدار الخلوي...

Protoplasme : وهي مكونات الخلية الحية و هي النواة، الميتوكوندريا...

I.1.6. التشكل و النشوء على مستوى الخلايا

بعد أن تنقسم خلايا المرستيم انقسام ميتوزي ، فإنها تستطيل وتتمايز ، وتكتسب العضيات اللازمة لوظيفتها (البلاستيدات الخضراء للخلايا التي تقوم بعملية التمثيل الضوئي ، تصلب الجدار الخلوي للانسجة التي تقوم بدور النقل (الانسجة الوعائية). يمكن ملاحظة ثلاث أنواع من حالات النمو و النشوء عند الخلايا النباتية (أي على المستوى الخلوي) و هي على التوالي:

1.انقسام الخلايا

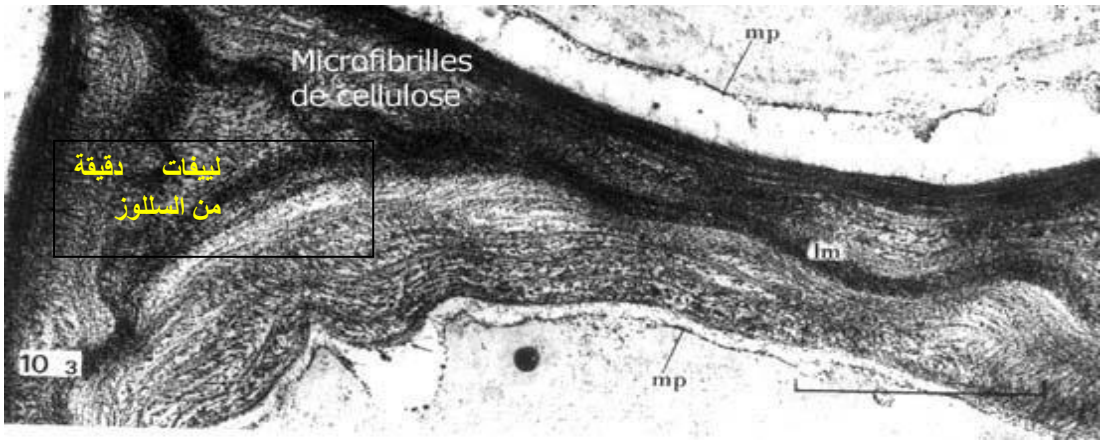
2.اتساع او استطالة الخلايا

3. تميز الخلايا

I.1.7. التشكل و النشوء على مستوى الجدار الخلوي-Différenciation de la paroi pecto-cellulosique

الجدار البكتو-سليلوزي paroi pecto-cellulosique : هو عنصر في البنية الخلوية التي تحمي كل خلية نباتية. النباتات ليست الوحيدة التي تحيط خلاياها بجدار **بكتو- سللوزي** في الواقع الفطريات (mycètes)هي أيضا تتميز بجدار بكتوسللوزي. إن جدار الخلايا النباتية هو هيكل يتغير وفقًا لعمر الأنسجة النباتية. لذلك نعتبر ما يسمى بخطوة الجدار الأساسي(ابتدائي) وخطوة الجدار الثانوي و صفيحة وسطى.

تختلف درجة تمايز **الجدار البكتوسللوزي** من نوع نسيجي إلى أخر في النبات , حيث كلما زادت درجة التمايز خاصة في مستوى الجدار كلما تغيرت وظيفة الخلية فعملية التمايز عملية **غير عكسية irréversible.** و الشكل التالي يوضح البنية الفوق خلوية structure ultra-cellulaire للجدار الخلوي.



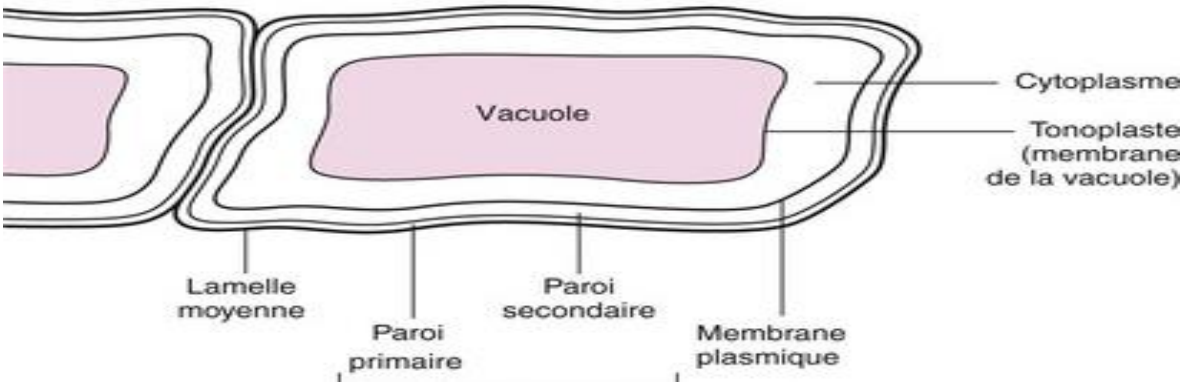
شكل 6 . صورة توضح الجدار البكتوسللوزي لخلية نباتية في جذر نبات البزلاء *Pisum sativum* بالمجهر الالكتروني بقوة (X 45 000)(المصدر : *Atlas de biologie cellulaire par J.C Roland.*

I.8.1. كيفية تكوين الجدار البكتوسليلوزي paroi pecto-cellulosique

يطلق على هذه العملية مصطلح Fibrillogenèse. إن دراسة تكوين جدار الخلية وتحليل بنيته تؤدي إلى تمييز ثلاث أجزاء رئيسية و هي على التوالي:

I .1.8.1. تكوين الصفيحة الوسطى lamelle moyenne

عبارة عن طبقة تتكون بشكل أساسي من مركبات بكتينية **composés pectiques** تفصل بين خليتين نباتيتين. وهي مشتقة من الحجاب الحاجز **phragmoplaste** , يحدث هذا أثناء مرحلة الانقسام الخلوي و بالضبط في مستوى النواة أي انقسام النواة **la cytodiérèse** و بالتحديد خلال المرحلة النهائية من الانقسام الميتوزي **télophase de mitose** . حيث تترسب ألياف من السللوز المكونة للجدران الأولية والثانوية على هذا الشريط المتوسط. تلعب الصفيحة الوسطى دورا هاما هو إلصاق الخلايا النباتية فيما بينها **cohésion intercellulaire (شكل 7).**



شكل 7. يوضح تركيبة الجدار الخلوي في الخلية النباتية

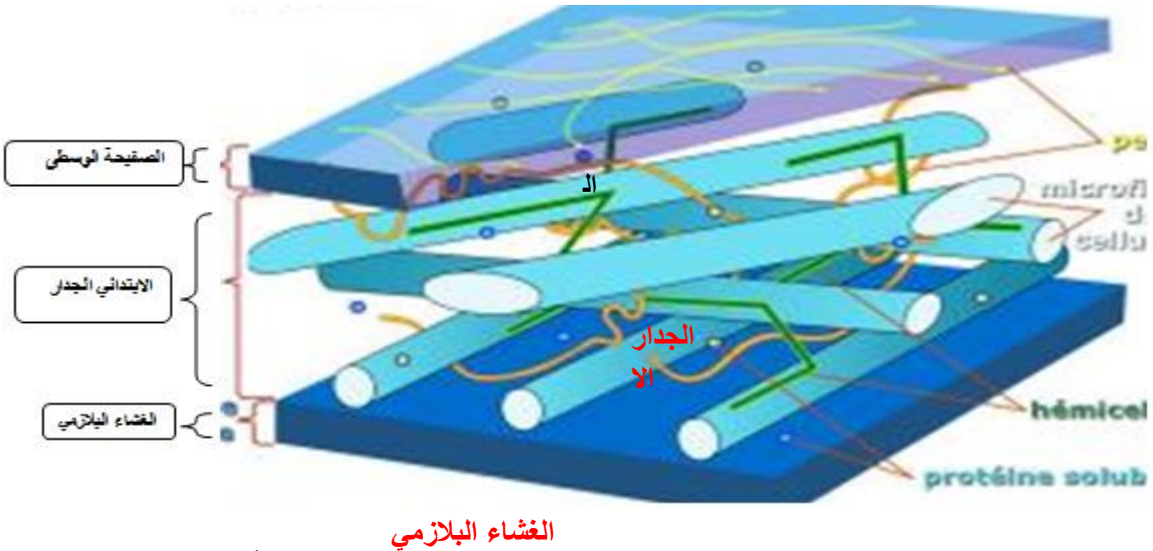
المصدر: (https://clemedicine.com/la-morphogenese-vegetale)

I .2.8.1. تكوين الجدار الابتدائي paroi primaire

ذو طبيعة مرنة يتراوح سمكه من **1** إلى **3 ميكرون**، يشمل السليلوز **celluloses** ، **hémicelluloses** ومركبات ذات طبيعة بكتينية **pectine** في هذا **الجدار الابتدائي** تترسب الألياف الدقيقة **mico-fibrilles** بدون ترتيب (بنية متناثرة) وبالتالي تشكل شبكة على شكل مصفوفة غير متبلورة . **Matrice amorphe** الجدار الأساسي هو أول تشكيل والوحيد للخلايا غير المتمايزة ويسمح للخلايا بالنمو الطولي والعرضي. يتميز الجدار الابتدائي بما يلي(شكل 8 و 9):

- إطار من ألياف السليلوز، هيميسليلوز وسلاسل ومركبات ذات طبيعة بكتينية pectine
- ماء (حتى 80٪ من كتلة الجدار)
- يتميز بخاصية اللدونة و المرونة التي تسمح بالنمو وتقسيم الخلايا.
- يحتوي الجدار الأساسي على طبقات من ألياف السليلوز غير المنظمة ، فهو عبارة عن نسيج ذو بنية مبعثرة و مشتتة.

شكل 8. صورة توضح مكونات الجدار الخلوي مقطع عمودي على اتجاه النمو في الطبقات الأخيرة (60,000×) (المصدر (Jean Claud et *al*., 1993:Roland)



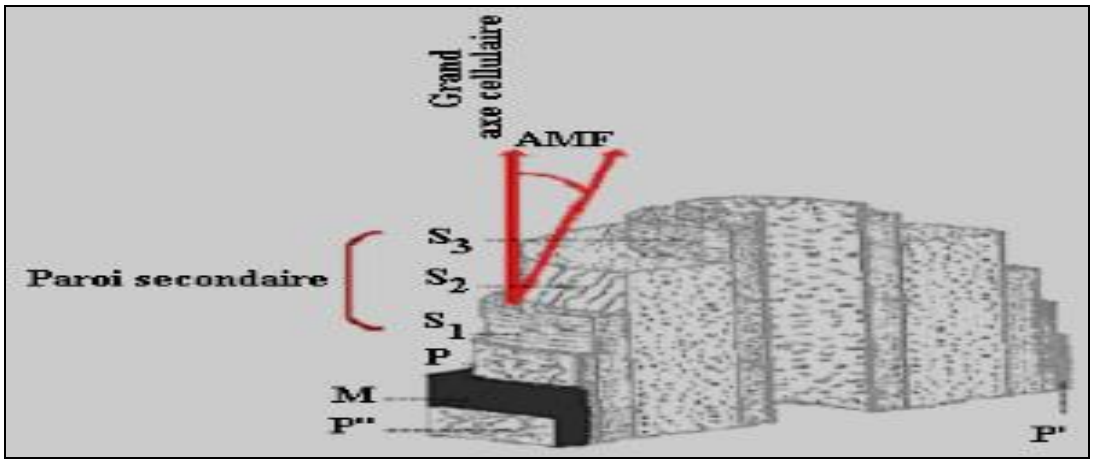
الغشاء البلازمي

شكل 8. يوضح مكونات الجدار الخلوي مقطع عمودي على اتجاه النمو في الطبقات الأخيرة (60×000)

المصدرJean Claud et *al*., 1993:Roland

I.3.8.1. تكوين الجدار الثانوي

يشكل الجدار الثانوي، بهيكله وحجمه، الجزء من الخلية الخشبية الأكثر مقاومة ميكانيكياً. تميز الدراسات الخلوية الكلاسيكية داخل هذا الجدار الثانوي ثلاث طبقات فرعية **trois sous couches strates** متراكبة تسمى **Strate** 1 و **Strate 2** و **Strate 3**، تترسب على التوالي أثناء النضج (Dunning, 1968)، ويتم تمييزها ليس فقط من خلال حجمها وبواسطة تكوينها الكيميائي (نسبة الجزيئات الكبيرة) ، ولكن أيضًا من خلال ميل الألياف الدقيقة نسبة إلى المحور الخلوي الرئيسي (لاحظ زاوية الألياف الدقيقة AMF ، الشكل 6.



الشكل 9. شكل تخطيطي لجدار خلوي نموذجي لقصيبة trachéide لنبات الصنوبر ، مأخوذة ومكيفة حسب (Siau, 1984)

P : paroi primaire, **P', P''** paroi primaire de cellules adjacentes ; **M** : lamelle moyenne

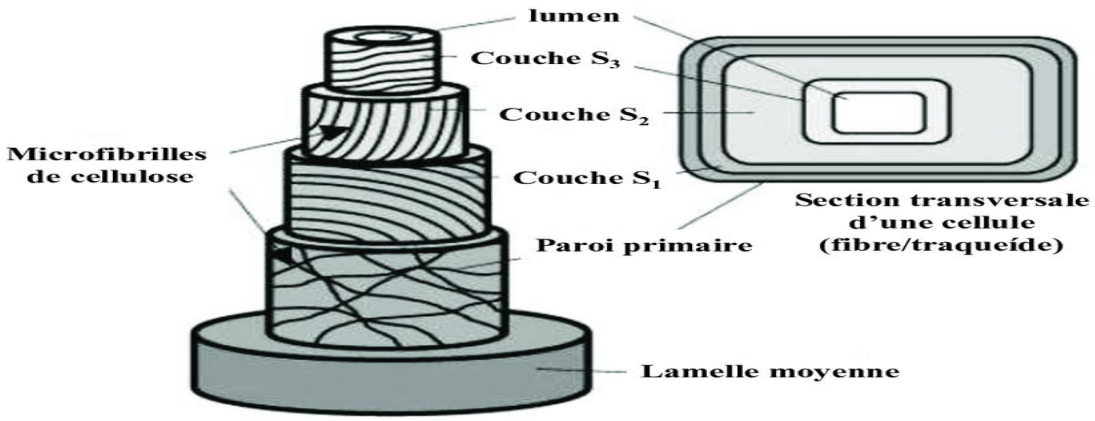
S1 : sous couche externe de la paroi secondaire ; **تحت الطبقة الخارجية للجدار الثانوي**

S2 : sous couche centrale de la paroi secondaire **تحت الطبقة الوسطى للجدار الثانوي**

S3 : sous couche interne de la paroi secondaire **تحت الطبقة الداخلية للجدار الثانوي**

تحتوي الطبقة الفرعية الخارجية **strate S1**، وهي التكوين المتوسط بين الجدار الابتدائي والطبقات الفرعية الداخلية للجدار الثانوي (**strates S2 et S3**) من 3 إلى 6 صفائح وهي ذات بنية رقائقية. تمثل هذه الطبقة الفرعية ما بين 5 و 10٪ من السماكة الإجمالية لجدار الخلية. إن الجدار الثانوي صلب ويمكن أن يصل إلى سمك كبير في بعض الأنسجة الداعمة. يتكون بعد الجدار الابتدائي إلى الداخل. يتميز بصلابته مما لا يسمح بزيادة نمو و استطالة الخلايا.

إذن فالجدار الثانوي يتكون من ألياف دقيقة من السليلوز **micro fibrilles de celluloses** متوضعة في شكل مصفوفة **matrice** مثل الجدار الابتدائي ، ولكن يتم ترتيب الألياف الدقيقة بطريقة منتظمة حيث تتوضع على شكل لوالب التي تم تقويمها جدًا بالنسبة للمحور الرئيسي للخلية. تترتب هذه الألياف الدقيقة في طبقات متتالية ثم يتغير اتجاه اللوالب بها فجأة من طبقة إلى أخرى. ينقسم جدار الخلية إلى طبقات مختلفة، ولكل طبقة ترتيب خاص بها من الألياف الدقيقة السليلوزية ، والتي تحدد الخصائص الميكانيكية والفيزيائية للخشب في هذه الخلية. يمكن محاذاة هذه الألياف الدقيقة السليلوز بشكل غير منتظم (كما هو الحال في جدار الخلية الأساسي)، أو بزاوية معينة بالنسبة لمحور الخلية (كما في الطبقات S1 و S2 و S3). تضمن الصفائح الوسطى الالتصاق بين الخلايا حسب الشكل التالي



شكل 10 . يوضح هيكل ثلاثي الأبعاد لجدار خلوي نموذجي Structure tridimensionnelle de la paroi لقصيبة trachéide حسب (Plomion et *al*., 2001)

P : paroi primaire, **P', P''** paroi primaire de cellules adjacentes ; **M** : lamelle moyenne,

S1, S2 et S3: و هي على التوالي الطبقة الفرعية الخارجية، الوسطى و الداخلية للجدار الثانوي

I.4.8.1. مكونات الجدار البكتو سللوزي

1. تشكل ثلاث مجموعات من الكربوهيدرات جدران خلايا النباتات

- البكتين pectine
- السليلوز cellulose
- الهيمسليلوز hémicellulose

في الجدار الأبتدائي **paroi primaire**، يتكون السليلوز من حوالي 2000 إلى 25000 وحدة من الغلوكوز بينما نلاحظ في الجدار الثانوي من 13 إلى 16000 جزيء من الغلوكوز. تشكل سلاسل السليلوز بنية بلورية تسمى الـ لـ يـ يـ فات الـ دقـ يـ قة micro-fibrilles de celluloses تحتوي على 2000 جزيء ويبلغ قطرها 20 إلى 30 نانومتر. هناك روابط داخل السلسلة تعمل على استقرار الجزيئات حيث أنها تعمل على تمسك الجزيئات مرتبة بالتوازي في الألياف الدقيقة. البناء الحيوي للييفات السيليلوز يطلق عليه مصطلح fibrillogenèse يحدث كما يلي:

ترتبط وحدات الجلوكوز بروابط كليكوزيدية **β(1-4)** مكونة سلاسل من الوحدات المتكررة من الجلوكوز عديد السكريات polymère de glucose مكونة ما يعرف بالسيليبيوز cellubiose.

هناك عدة فئات من البروتينات الهيكلية و الإنزيمات التي تدخل في تركيبة جدار الخلية النباتية و هي هيدروكسي برولين hydroxy-prolines (HRGP) ، ثريونين thréonines (HTRGP) ، البرولين (PRP) والجليسينglycines (GRP) والأرابينو غالاكتات arabino-galactates (AGPs).

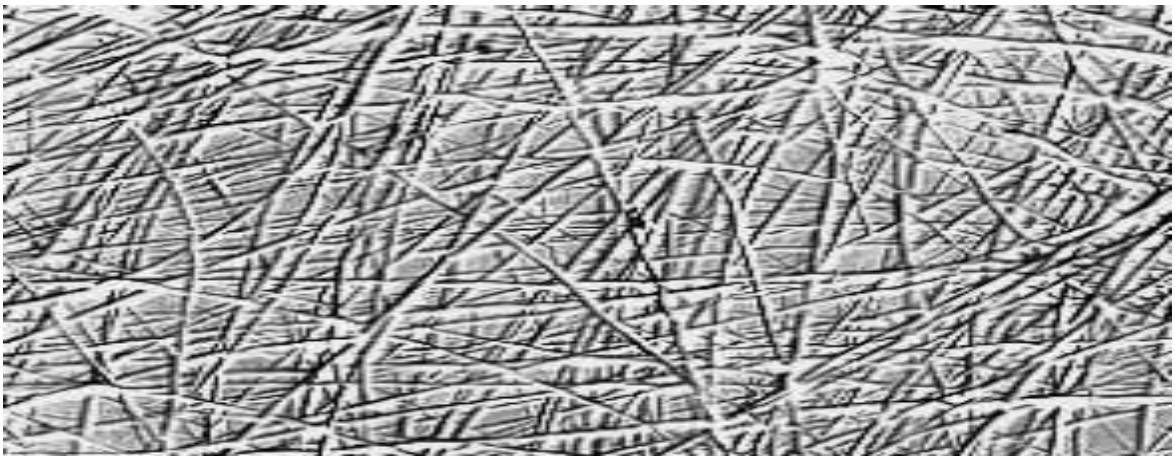
تشارك هذه البروتينات بفضل التيروزين الذي يخلق جسور ايزو دي التيروزين (داخل وبين الجزيئات في البنية الفوق خلوية) des ponts iso di-tyrosines (intra et intermoléculaires) و هذه الجسور قوية جدًا وتعزز تركيبة الجدار.

تشارك كذلك جزيئات الماء في تركيبة الجدار حيث أن عديدات السكريات المكونة للجدار les constituants polysaccharidiques تتميز بأقطابها المحبة للماء sont hydrophiles

يوجد العديد من الأيونات اثنتان منها تلعب دورًا أساسيًا منها:

الكالسيوم: الذي يلعب دور مهم في تكوين هلام البكتين

البروتونات: تزيد من درجة الحموضة في الجدار و pH يلعب دورًا مهمًا في التعبير عن النمو (وسيط التفاعل auxinic على المدى القصير) ، كذلك تترسب مركبات العطرية مثل الليجنين و السوبرين.



شكل 11 . يوضح هيكل السليلوز للجدار X30، Charpente cellulosique de la paroi (000 المصدر (Histologie végétale(http://vdsciences.e-monsite.com

I.9.1. تكوين الأنسجة histogenèse

نستطيع ترتيب الأنسجة حسب الأصل، الطبيعة الكيميائية و حسب الوظيفة كما يلي:

جدول1. ترتيب الانسجة النباتية حسب الأصل، الطبيعة الكيميائية

الأنسجة		
الأصل Ontologique	**Biochimique**	**Fonctionnels**
أنسجة الناتجة عن المرستيمات الأولية أنسجة الناتجة عن المرستيمات الثانوية		

تتألف أجسام النباتات الراقية من عدد كبير جدا من الخلايا والتي تخصص كل مجموعة منها أثناء التمايز بالقيام بوظيفة معينة (ادخار- نقل- دعم...). ويطلق على كل مجموعة متشابهة من الخلايا تقوم بنفس الوظيفة اسم "نسيج" والعلم الذي يهتم بدراسة النسيج المختلفة يسمى بعلم النسيج histologie. أما عملية

تكوين الأنسجة عند النبات يطلق عليها مصطلح **histogenèse**، تصنف الأنسجة النباتية إلى خمس مجموعات:

- الأنسجة البارشيمية parenchymes أو الأساسية
- الأنسجة الناقلة conducteurs أو الوعائية vasculaires
- الأنسجة الواقية protecteurs أو revêtement
- الأنسجة الدعامية soutien .
- الأنسجة الإفرازية sécréteurs

وكل هذه الأنسجة آتية من الأنسجة المرستيمية أو الإنشائية embryonnaire أو méristématique هي التي تنتج إما من المرستيمات الأولية أو المرستيمات الثانوية.

I.1.9.1. الأنسجة المرستيمية :

وهي مجموعة من الخلايا صغيرة الحجم وذات أشكال مختلفة فقد تكون متساوية الأبعاد كروية أو بيضوية أو تكون متعددة الزوايا، متجانسة فيما بينها isodiamétrique و ذات قدرة كبيرة على الانقسام تتميز بما يلي:

- المسافات البينية معدومة (أي تكون خلاياها متراصة)؛
- جدرانها ابتدائية رقيقة و ذات سيتوبلازم كثيف ؛
- الفجوات صغيرة وقد تكون مفقودة والنواة كبيرة؛
- المواد الايضية **Ergastic substances** مفقودة عادة؛
- البلاستيدات بدائية proplastes .

I.1.1.9.1. المرستيمات الأولية:

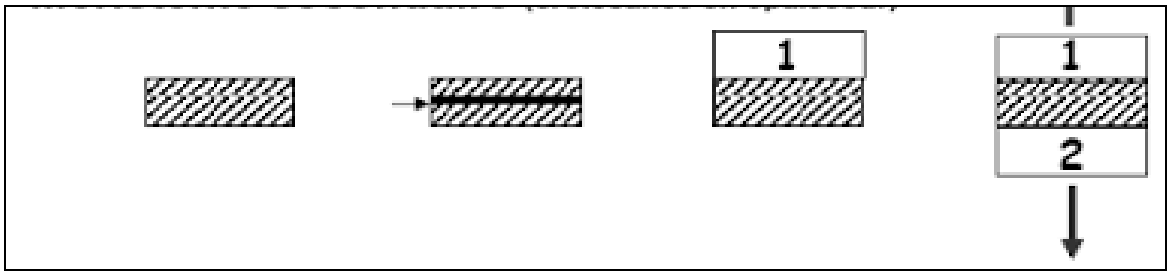
هي أنسجة تقوم ببناء الأجزاء الابتدائية في جسم النبات، وهي تنشأ من طلائع المرستيم péri-méristèmes) في الجنين (الجذيرة أو السويقة) هذه الأنسجة توجد في المحاور الرئيسية والجانبية للساق والجذور. وتكون مسئولة على النمو الطولي (المتواجد في المحاور الرئيسية) وتشكل مجموعة من النسج التي تعرف بالنسج ذات البنية الابتدائية، إذن المرستيمات الابتدائية تكون دائما قمية (أو في نهاية المحاور الطرفية) وتكون مسئولة على النمو الطولي. وتشكل مجموع من النسج التي تعرف بنسج البنية الابتدائية (tissus primaire). إذن المرستيمات تكون دائما قمية. تظهر المرستيمات العارضة في الساق أو الجذور بعد تمايز رجعي، وتعتبر انسجة جنينية طبيعية عادية تحدث عند بعض النباتات.

I.2.1.9.1. المرستيمات جديدة النشأة اصطناعيا (**néoformée artificiellement**):

هي الخلايا التي تنشأ على الكال (cal) (هو المرحلة الانتقالية مابين الأنسجة المميزة وغير المميزة) تعتبر تركيبة غير عادية أو تجريبية ، لأنها قد تظهر سلالة غير متجانسة في التكاثر الخضري.

I.3.1.9.1. المرستيمات الثانوية أو الطبقات المولدة (assisse génératrice):

تعتبر خلايا إنشائية ثانوية، هذه الأنسجة تظهر بعيدا عن قمم الأعضاء وتحدث بعد تمايز رجعي لخلايا مميزة. تتسبب هذه المرستيمات بالنمو العرضي للنبات. هذه المرستيمات تعطي طبقات من الخلايا نحو الداخل والخارج وتبقى المرستيمات الثانوية في الوسط. إذن هي المرستيمات (**histogène**) التي تستطيع تكوين أنسجة ابتدائية. فهذه المرستيمات لها القدرة بعد التمايز الرجعي أن تصبح أعضاء (**organogène**) إذن **phellogène** يتكون غالبا بعد تكون الكامبيوم، ويمكن أن يكون هذا النسيج **phellogène** غائب في بعض النباتات و يؤدي دوره في هذه الحالة نسيج المحيط الدائر (**péricycle**) **شكل 12**.

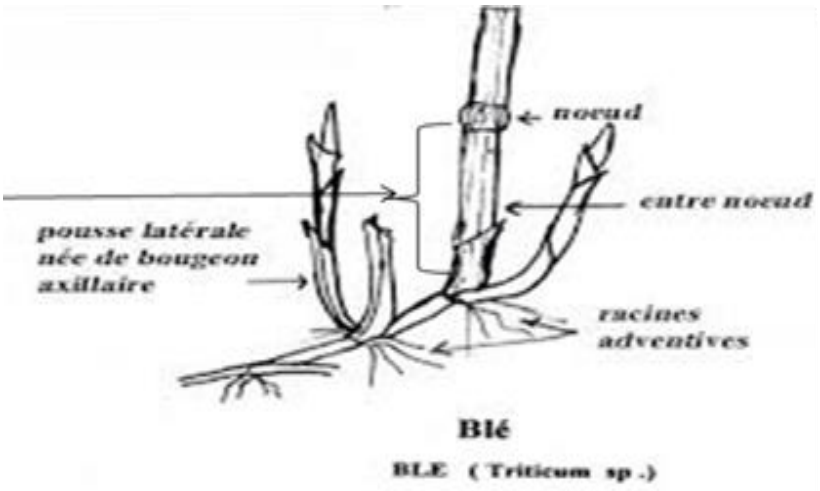


شكل 12. المرستيم الثانوي (الكامبيوم ;http://vdsciences.e-monsite.com)

I.4.1.9.1. المرستيمات البينية (M. Intercalaires)

هي أنسجة مرستيمية ابتدائية تنشا مباشرة من المرستيم القمي **(apical)** ويكون نشاطها في مناطق بعيدة نسبيا عن القمم النامية، وهذا النشاط يكون مؤقت حيث ينتهي عند اكتمال نمو العضو.

مثال



شكل 13 . يوضح موقع و دور المرستيمات البينية في استطالة السلاميات و زيادة الطول عند النبات

I.1.9.1.5. المرستيمات الورقية

هي مختلف المناطق المرستيمية الموجودة في الورقة الفتية والتي تمكن من التحصل على شكل خاص للورقة.

I.1.9.2. الأنسجة الأساسية (بارنشيمية parenchymes)

تعتبر أنسجة قليلة التمايز والقدرة للرجوع إلى خلايا مرستيمية، كذا تعتبر أنسجة أساسية لأهمية الوظائف الاستقلابية (الايضية) التي تدور حولها، وتوجد في كل أعضاء النبات.

وتتميز بدور كبير في ظاهرة التأقلم. تعتبر خلاياها ذات جدار خلوي رقيق، وكذا عدم وجود جدار ثانوي وهذا يدل على تمايزها القليل وشكل خلايا مختلف، منها الدائري البيضوي و توجد بكثرة في الأعضاء الطرية، مثل الأوراق، الثمار، الأزهار و النخاع. يوجد نوعين من الأنسجة البرنشيمية :

I.1.1.2.9.1. البرنشيم الكلوروفيلي chlorenchymes

يوجد خاصة في الأوراق ويمثل النسيج العمادي **mésophile**. يتكون من طبقة واحدة عند معظم النباتات،عند ثنائية الفلقة يتكون من طبقتين أو ثلاثة يتكون 5 إلى 7 خلايا في مجموعات مختلفة الشكل، يوجد بها فراغات واسعة . عند أحادية الفلقة لا يوجد خلايا عمادية أو أسفنجية، ولكن عدة طبقات خلايا متشابهة مليئة بالبلاستيدات وفراغات بينية.

I.1.1.2.9.1.البرنشيم التخزيني

يقوم بالتخزين (نشاء بروتينات أو مواد كربوهيدراتية) في النبات، توجد هذه الأنسجة البرنشيمية خاصة في أعضاء التخزين مثل تخزين الماء خاصة النباتات العصارية **succulents**

I .1.9.1. 3. الأنسجة الدعامية soutien

تقوم هذه الأنسجة بوظيفة قوام وصلابة أعضاء النبات و تنقسم إلى نوعين:

I .9.1. 3. 1. أنسجة كولنشيمية (collenchymes)

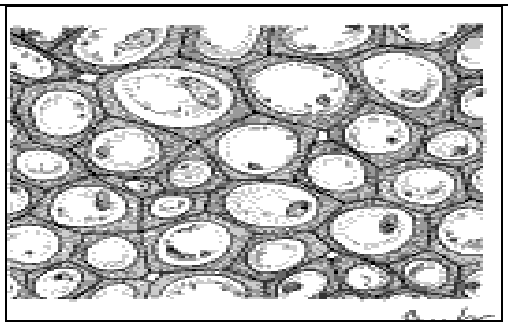
يعتبرهذا النسيج دائم يوجد في الأعضاء في طريق النمو. تتميز خلاياه بجدار ابتدائي خالي من **liguinine** وعدم وجود مسافات بينية، مع وجود مواد كثيفة كثيرة (pectine).

I .9.1. 3. 2. أنسجة سكلرنشيمية sclérenchymes

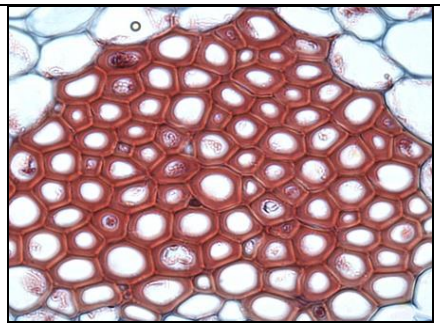
يعتبر نسيج دائم **permanent** لكن خلاياه تنمو تدريجيا، يتواجد في أجزاء النبات التي انتهت نموها ثم تموت ويبقى هيكلها. يقوم بوظيفة الدعم، جداره سميك كذلك يضاف إلى جدار ابتدائي جدار ثانوي. تتميز هذه الأنسجة بنوعين من الخلايا:

السكليريدات cellules sclérytes: تعتبر خلايا متصلبة غالبا قصيرة، شديدة التغلظ وكثيرة النقر **(ponctuation)** ou **(trou)**. هذه السكليريدات توجد في عدة أعضاء من النباتات هوائية أو أرضية، تشكل طبقة هامة أو بشكل مجاميع أو منفردة داخل أنسجة أخرى.

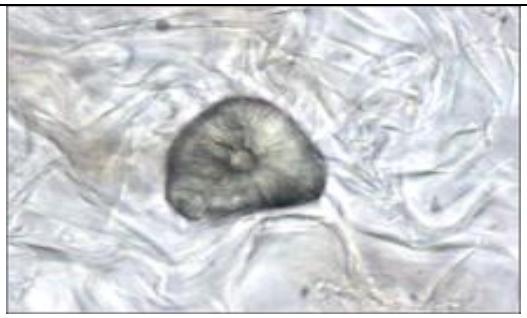
شكل 14. البرنشيم الكلوروفيلي للورقة

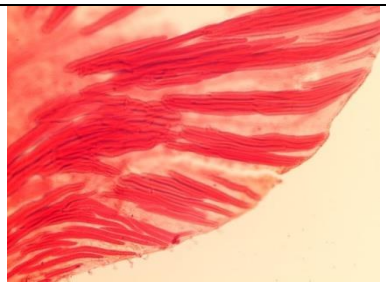


شكل 15. خلايا الكولنشيم

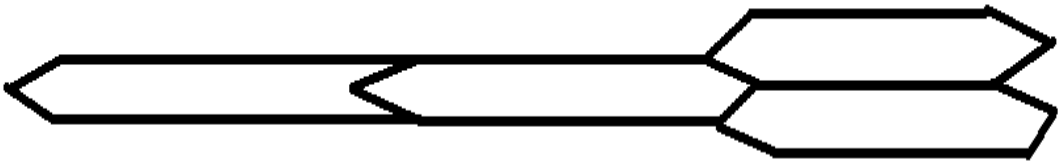


شكل 16 .خلايا سكلرنشيمية





شكل 17 . خلية سكليريدية	شكل 18. الياف نباتية



شكل 19 . ألياف

المصدر(**Histologie végétale**(http://vdsciences.e-monsite.com)

- **الالياف** :تعتبر خلايا طولية (بعض النباتات لها ألياف تقارب 50 سم) مغزلية الشكل مطاطية élastique، وتوجد إما منفردة وإما في مجاميع موزعة في جسم النبات.

I .4.9.1. الأنسجة الواقية protecteurs أو revêtement

الأنسجة الواقية تحمي النبات (الطبقات الداخلية) من المؤثرات الخارجية في الوسط الذي يعيش فيه، تعتبر أنسجة سطحية تغطي جميع أعضاء النبات (أرضية أو هوائية). توجد على نوعين:

I .4.9.1. 1. البشرة (épiderme)

هي الطبقة الخارجية الواقية للسيقان و الجذور الأوراق.عند النباتات البالغة وفي حالات كثيرة لا توجد بشرة حقيقية، ويقوم نسيج périderme بوظيفة الوقاية. تتكون من طبقة واحدة غالبا من الخلايا الحية مغلفة بطبقة شمعية cuticule تتوسطها ثغور stomates .وغالبا ما تحتوي البشرة السفلى على شعيرات أو طبقة شمعية (pilosité أو villosité) إن سمك طبقة الكيوتيكل يختلف حسب الأنواع ولذا فهي تعتبر ميزة خاصة لكل نوع نباتي سمكها يتراوح ما بين 0.15mm -15mm.

I .4.9.1. 2. الفلين suber ou liège:

هو نسيج ثانوي ينشأ من الطبقة المولدة subero- phéllodermique والطبقة الوبرية rhizoderme الوظيفة الأساسية هي الوقاية بوجود مادة suberine في جدار خلاياها، تعتبر مادة ال suberine غير نفاذة imperméable للماء والغازات. يتميز النسيج الفليني بخلايا مكدسة ومسطحة الواحدة فوق الأخرى وتكون عدة طبقات خلوية ويلعب دورا اقتصاديا فيما يخص شجرة الفلين -chêne. liège يحتوي كذلك على linguinine و tanine. وطبقة الفلين مثل ما رأينا في البشرة تكون غلاف مستمر غير متقطع، يوجد فيه فتحات صغيرة تخرق هذا النسيج المسطح والمكدس (تسمى العديسيات lenticelles) والتي تقوم بالتبادلات الغازية.

I .5.9.1. الأنسجة الناقلة conducteurs أو الوعائية vasculaires

هي عبارة عن أنسجة مسئولة عن نقل المواد الغذائية النسغ (sève) تميز بنوعين كبيرين:

a.**ملجنن:** مغطى دائما بمادة اللجنين وهو النسيج الخشبي.

b.**غير ملجنن**: وهو النسيج الغربالي **phloème**.

في الحالتين هي خلايا طويلة مستطيلة موازية للمحور الرئيسي للأعضاء و هما اللحاء والخشب لهم نفس الوظيفة إلا أن الخشب ينقل النسغ الناقص sève brute واللحاء ينقل النسغ الكامل la sève élaborée و لهما منشأ مشترك و هو طبقة الكامبيوم الابتدائي procombium .

A. الخشب أو النسيج الليفي (xylème ou bois)

هذا النسيج يقوم بنقل النسغ الخام (الناقص) أي مسؤول عن صعود النسغ الناقص ascendance de la sève brute والذي يمر من الجذور مرورا بالساق حتى الأوراق، يحتوي النسيج الخشبي على أربع عناصر وعائية.

a. **القصيبات (Trachéides)**: والذي يعتبر نسيج ميت عند اكتمال تمايزه وهو كثير النقر (trous ou ponctuations).

b. **الأوعية الليفية أو الخشبية** (vaisseaux ligneux)**:** كذلك تعتبر أنسجة فتية عند اكتمال تمايزها.

c. **الألياف الخشبية**: تعمل كحامل دعامي وكذا هي ألياف مقترنة بنسيج الخشب و لها وظيفة ميكانيكية ذات جدران سميكة و ملجننة أكثر مقارنة

d. **البرنشيم الليفي**: خلاياه حية ودورها التخزين parenchymes de réserves.

B. النسيج الغربالي أو اللحاء(phloème ou liber)

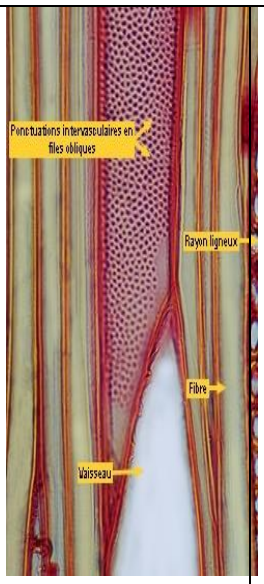
يقوم بنقل النسغ الكامل من الأوراق إلى مختلف أعضاء النبات أي مسؤول عن نقل و هبوط النسغ الكامل descendance de la sève élaborée. يتكون من أربع عناصر نسيجية.

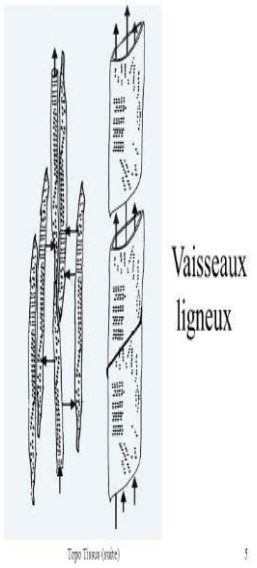
a. الأنابيب الغربالية (**tube ou criblés**)

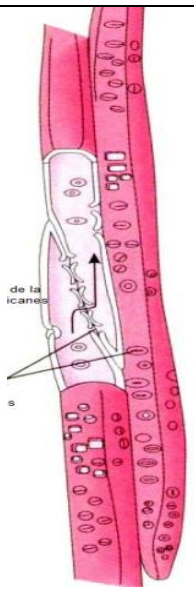
b. الخلايا المرافقة: التي تكون مجاورة للأنابيب الغربالية cellules compagnes

c. البرانشيم اللحائي

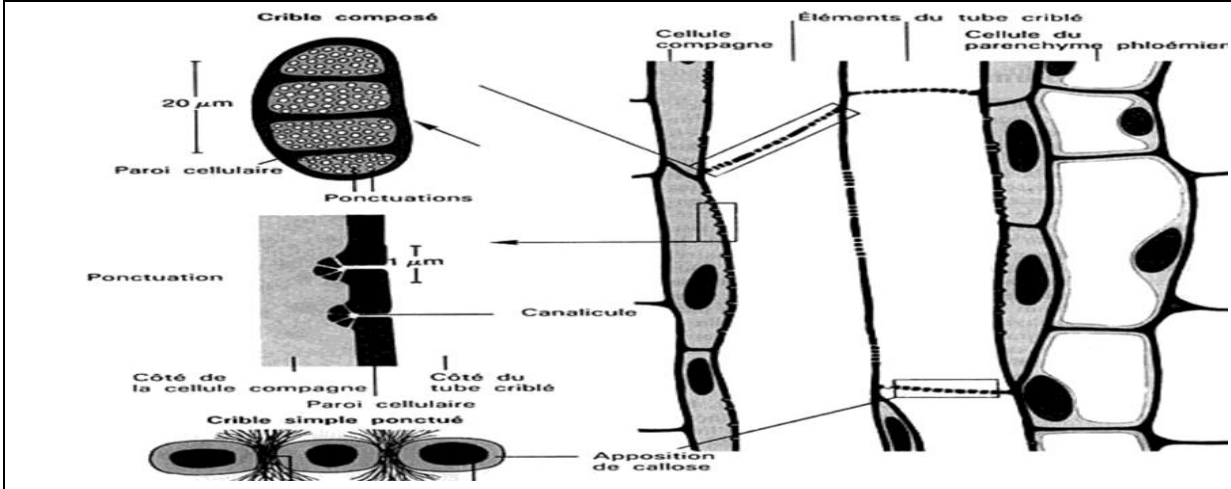
d. الألياف اللحائية.





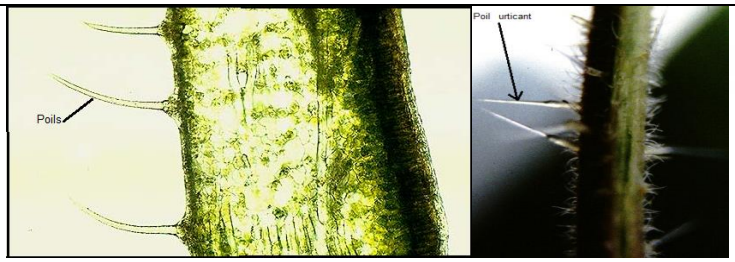


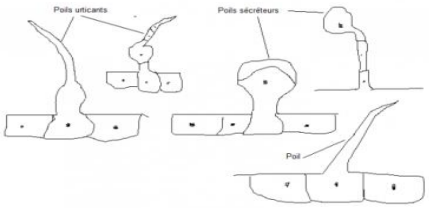
d.برنشيم الخشب	c.الألياف الخشبية	b.الأوعية الخشبية	a.القصيبات (Trachéides)



شكل 21. (a,b,c,d) 20 . صور توضح عناصر الخشب و اللحاء

Histologie végétale(http://vdsciences.e-monsite.com





شكل 22. اوبار إفرازية المصدرHistologie végétale(http://vdsciences.e-monsite.com

I .6.9.1. الأنسجة الإفرازية sécréteurs

الأنسجة الإفرازية sécréteur تعتبر أنسجة حية، تقوم بإفراز مواد مختلفة التركيب تتجمع خارجيا على سطح النبات أو داخليا، هذه المواد إما تتكدس وإما تفرز خارجيا.

a. خلايا منفردة إفرازية: مثل خلايا الطانين **(tanins)** في البرنشيم.

b. خلايا مجتمعة إفرازية: مثل خلايا البشرة الإفرازية التي تفرز مواد طيارة كالعطور cellules sécrétrices épidermique أو تغيرات بشرية إفرازية poils sécréteurs. وكذا على شكل أكياس إفرازية poches sécrétrices مثل ما هو الحال في الحمضيات. وكذلك القنوات الليفية (**laticifères**) تفرز latex مثل نباتات العائلة euphorbiacée.

I.10.1. تكون الأعضاء organogenèse

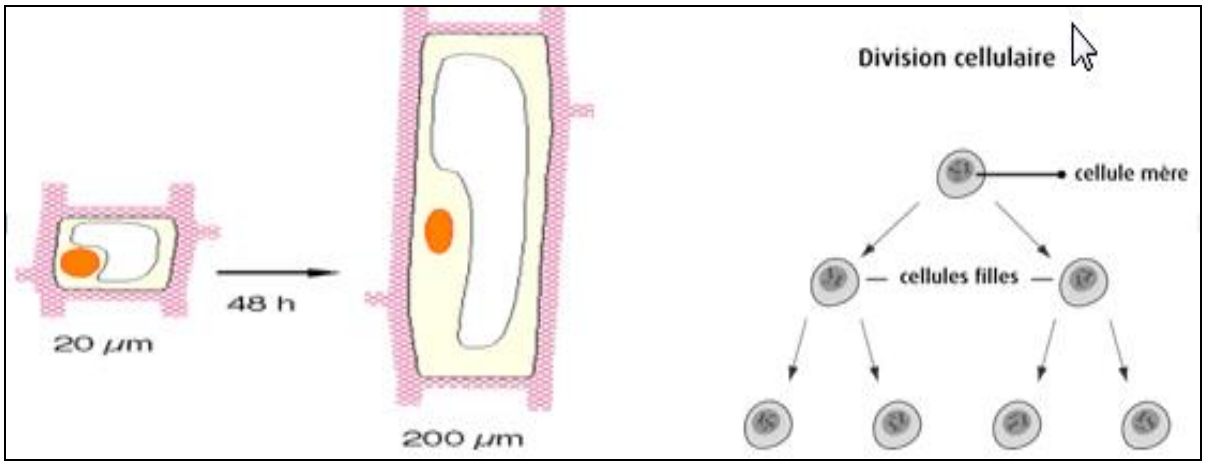
يحدث التكشف ابتداء من الزيجوت حيث ينمو قطبيا متأثرا بالعوامل البيئية مثل الضوء كماً وكثافة، كمية الاكسيجين المتاحة لكل خلية أو نسيج ، كمية الماء المتاحة ، ضغط الخلايا المجاورة، كمية الغذاء العضوي والمعدني المتاح بالخلية نتيجة توزيع السيتوبلازم الغير متساوي، الجاذبية الأرضية، درجة *pH* الخلية ، اختلاف الجهد الكهربى غير الخلايا المختلفة وأخيرا كمية ونوع الهرمونات المتمركزة بالخلايا نتيجة توزيع السيتوبلازم الغير متساوي .فتنقسم خلايا الزيجوت إلى عدد كبير لتكوين الجنين كل خلية من الخلايا المتكاثرة تحتوى على نفس التركيب الوراثي لخلية الزيجوت ألام ولكن بالرغم من ذلك فالخلايا الناتجة تتميز إلى أنسجة و منه تكوين أعضاء و هي (جذور وسيقان).

I.11.1. النمو croissance

النمو هو عبارة عن الزيادة المستمرة غير العكسية في حجم أو وزن أو طول النبات كله أو عضو معين به ويقاس بتغيرات كمية فهو يشمل تزايد الكائن الحي (وزنه، طوله، حجمه...)، والنمو عملية غير عكسية (irréversible) ويتم بحادثتين أساسيتين:

- Méiose انقسام خلوي
- Auxèse اتساع و تطور خلوي (استطالة خلوية)

-النمو = الانقسام الخلوي + الاستطالة الخلوية
Croissance = division cellulaire+grandissement-



شكل23. شكل يمثل حالتي النمو(Meiose et Auxése)

12.1.I. التطور développement

هو تغيرات كيفية وتشمل الخصائص الجديدة التي يكتسبها الكائن الحي شكلية كانت أم وظيفية وهذا ما نسميه بالتمايز. مجموع هذه التغيرات الكمية أو الكيفية يطلق عليها اسم التطور أو التنامي أي أنه النمو مع اتخاذ الشكل ويتم بثلاث ظواهر رئيسية.

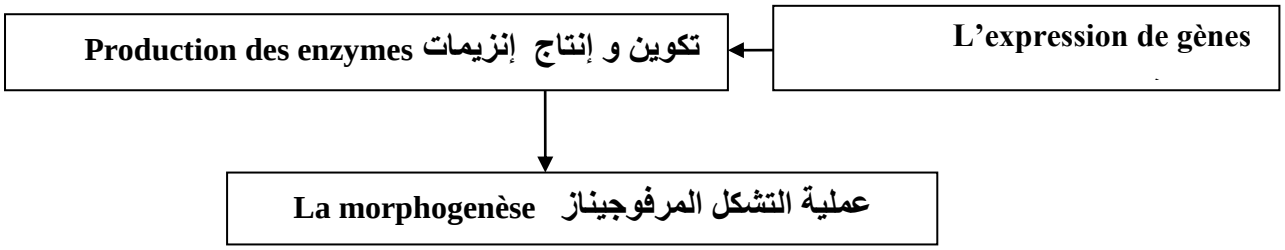
التطور = الانقسام الخلوي + الاستطالة الخلوية + التمايز الخلوي = النمو + التمايز الخلوي

Développement =Division cellulaire +Grandissement cellulaire+ Différentiation cellulaire= croissance + Différentiation cellulaire

الـ تمايـ ز Méiose auxèse وDifférentiation cellulaire

إذن تمايز الخلايا يؤدي إلى تكوين نسيج **histogène** وتنوعها، طريقة تجمع هذا النسيج تؤدي إلى تكوين أعضاء **organogénèse** التي تعطي لكل نبات شكله الخاص وهذا ما يسمى بتكوين الشكل أو التشكل المورفوجيناز. إذن فالتشكل أو المورفوجيناز ينشأ بين تنوع النسيج، اختلاف الأعضاء وبين بناء الشكل المميز لكل نوع نباتي، وكلها صفات وراثية تتحكم فيها المورثات إلا أن الوسط الخارجي يمكن أن يؤثر على مظهرها الداخلي.

المورثات الموجودة على مستوى الصبغيات في مواقع محددة هي المسئولة عن تحديد الشكل النوعي للنبات تنتج هذه المورثات إنزيمات تتحكم بأفعال الاستقلاب المختلفة في الخلية كما وكيفا، وبالتالي فهي التي تقود تميز النسيج وتكون بالتالي الشكل حسب المخطط التالي:



2.I. التمايز الرجعي : شروطه و الميكانيزمات dédifférenciation cellulaire

1.2.I. تعريف التمايز الرجعي

تستطيع الخلية المتمايزة في بعض الأحيان العودة إلى حالتها المرستمية (تمايز رجعي) أو بالتمايز بالعكسي وهو الانتقال من المركب إلى البسيط (**Dédifférenciation cellulaire**) في أثناء هذه العملية الخلية تفقد الميزات التي تحصلت عليها أثناء تمايزها وتسترجع الميزات أو الخصائص التي فقدتها أثناء تمايزها، إذن من الناحية التطبيقية (التكاثر الخضري في بيئة مصطنعة) التطور التبسيطي أو التمايز الرجعي يعتبر أساس جوهري للمورفوجيناز في الحالة الطبيعية نادرا ما يحدث.

للتوضيح أكثر إن الخلايا النباتية تختلف عن الخلايا الحيوانية في قدرتها على العودة و الرجوع إلى الحالة المرستيمية أو الجنينية و بالتالي استئناف و معاودة الانقسام. ليست جميع الخلايا النباتية وجميع الأنسجة قادرة على استئناف عملية الانقسام بعد تمايزها أي قادرة على عملية التمايز العكسي (dédifférenciation cellulaire) بل هناك خلايا متخصصة وظيفيا–شكليا و تركيبيا و كذلك حسب مكان تواجدها. إذن التمايز الرجعي يمر عبر مرحلتين خاصة فيما يخص ثنائيات الفلقة.

خلية ممايزة (برنشيمية) ← مرستيمية ثانوية ← مرستيم ثانوي

(لهذا المرستيم القدرة على تخليق الأعضاء)

2.2.I. خصائص التمايز الرجعي Dédifférenciation cellulaire

يمكن أن نلخصها كما يلي:

- العودة إلى المرحلة الفتية؛
- انخفاض نسبة **(المواد الجامدة) paraplasme/(المواد الحية) Protoplasme**؛
- إعادة ظهور الإمكانيات الهستوجينية histogénétique؛
- استرجاع النشاط التكاثري والانقسام الخلوي.

3.2.I. مراحل التمايز الرجعي

هذه الظاهرة تمر عبر مرحلتين :

-**المرحلة الأولى histogène** (تؤدي إلى تكوين أنسجة) والتي تتمثل في الرجوع في تركيب خلايا مرستيمية جنينية (فيما يخص ذوات الفلقتين) هذه العملية تخص نواة الخلية أين يتغير لون السيتوبلازم و يصبح كثيف ، الصانعات الخضراء تتناقص والميتوكوندريا تتقطع.

-**المرحلة الثانية organogène** مكونة أعضاء والتي ظهورها يطابق تماما ظهور العضو الذي تسبب في انشائها ورجوع النواة إلى مكانها المركزي وهي ذات شكل ضخم، تقطع الميتوكوندريا. وكذلك البلاستيدات والتي تصبح منعدمة النمو والتطور أوالتطور يعني مجموع التغيرات التي تحدث في الكائن الحي منذ تلقيحه إلى موته.عند تسلسل هذه الظواهر يحدث في نقس الوقت تغيرات كمية (نمو) وكذا تغيرات كيفية وهذه التغيرات هي تغيرات ستولوجية (cytologique).

الخلايا التي تتصف بقدرتها على العودة و الرجوع إلى الحالة المرستيمية أو الجنينية و استئناف عملية الانقسام هي الخلايا البرنشيمية. انطلاقا من هذه الخلاصة يمكن القول أن هذه الخلايا (خلايا النسيج البرنشيمي) متمايزة تمايز جزئي peu différenciées و أن عملية التمايز ترتبط ارتباطا وثيقا بدرجة تمايز الجدار الخلوي فكلما زادت درجة تمايز و تصلب الجدار الخلوي كلما فقدت الخلايا قدرتها على العودة و استئناف عملية الانقسام.

3.I. الإخصاب المضاعف عند مغطاة البذور fécondation chez les Angiospermes

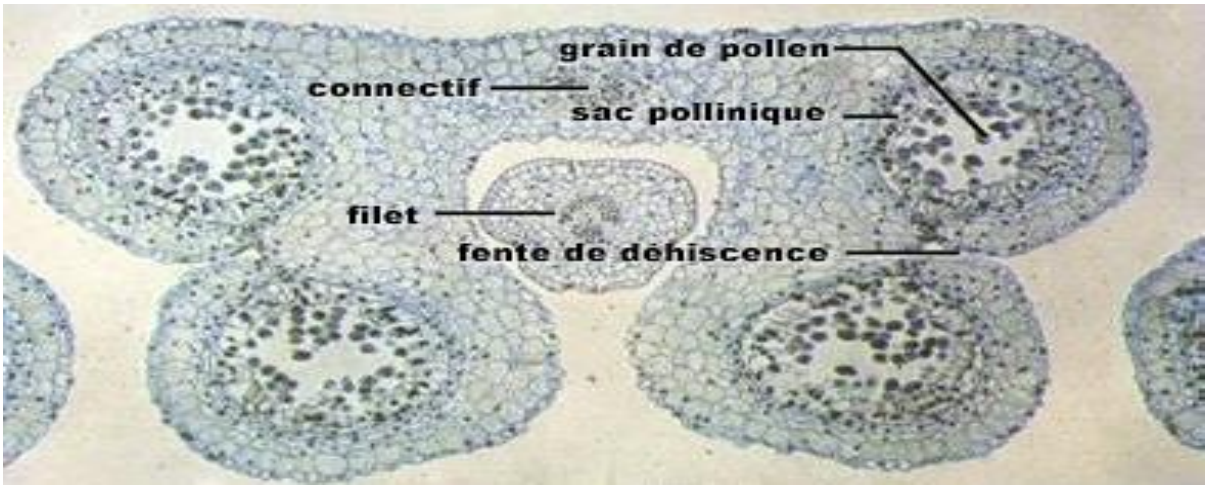
قبل التطرق إلى عملية الإخصاب المضاعف الذي يعتبر صفة مهمة عند النباتات البذرية les plantes spermaphytes لابد من التعرف أولا على كيفية تكوين الابواغ (أي كيفية تكوين حبوب اللقاح و الكيس الجنيني).

1.3.I . تكوين الامشاج عند النبات La formation du gamétophytes=gamétogénèse

إن عملية تشكل الجاميطات **la gamétogenèse** تحدث خلال مرحلة الإزهار (الدورة التكاثرية). خلال هذه المرحلة تتشكل الأعراس الذكرية (تكوين و نضج حبوب اللقاح) و الانثوية (تكوين و نضج الكيس الجنيني) خلال طورين. هاتين الظاهرتين متزامنتين و تتحكمان فيهما عوامل داخلية (الهرمونات ...) وعوامل الوسط (حرارة..)

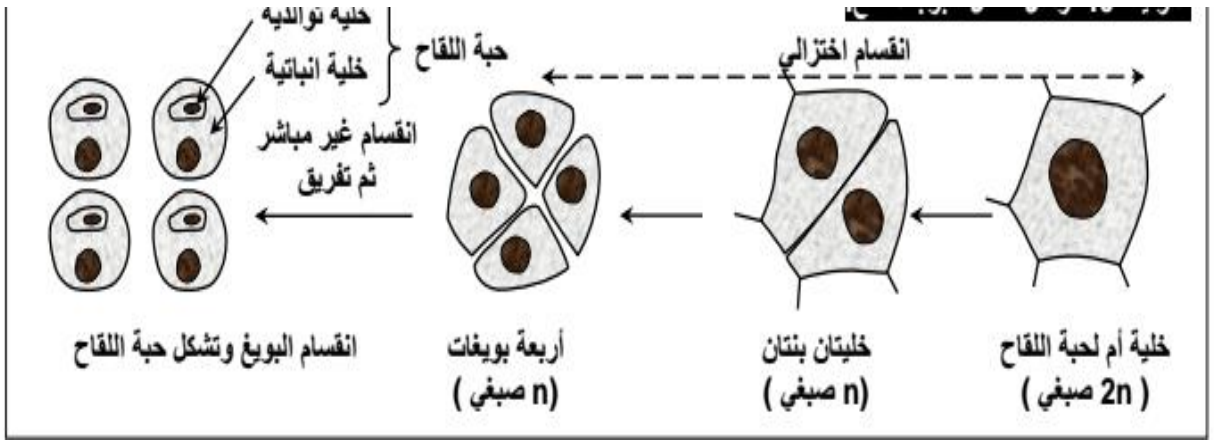
1. 1.3 .I. تكوين حبوب اللقاح la micro -sporogenèse ou micro gamétogenèse

يعرف أيضا بالطور المشيجي الذكري .تتشكل حبوب اللقاح داخل الأكياس اللقاحية. يعرف كل منها بكيس الابواغ الصغيرة (Microsporangonium). يقوم كل كيس من الابواغ الصغيرة بتكوين خلايا أمهات حبوب اللقاح (Microsporocytes).



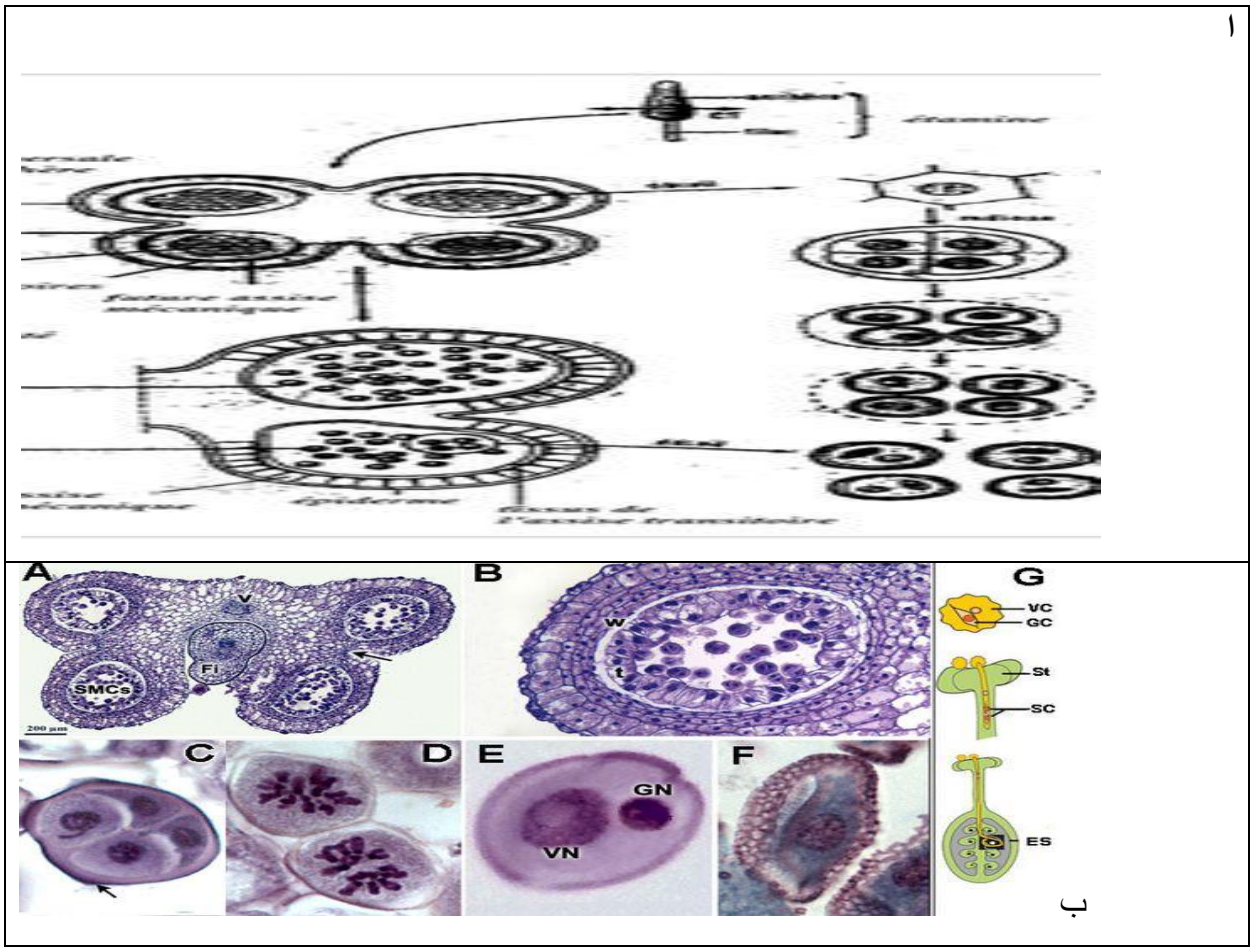
شكل 24. ملاحظة مجهرية لمقطع عرضي لمئبر يوضح الأكياس اللقاحية

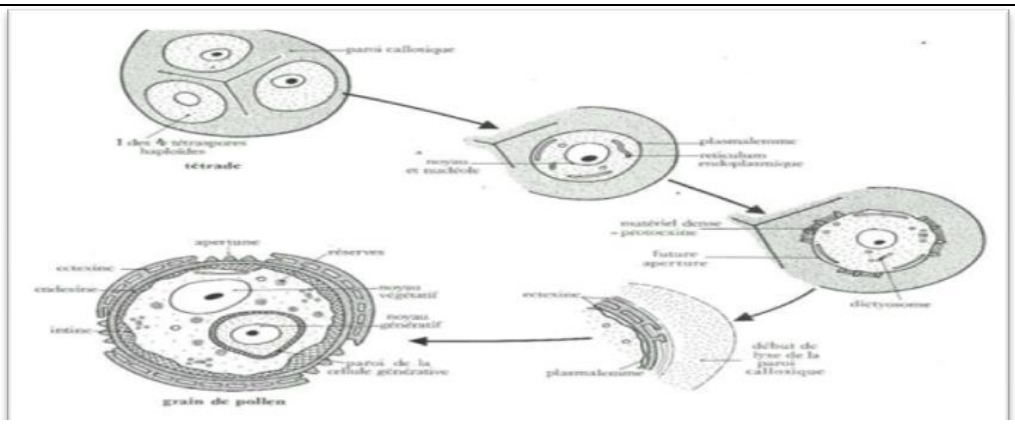
تخضع الخلايا الأم (cellules mère) لحبوب اللقاح ثنائية الصيغة الصبغية لانقسام اختزالي أو ما يعرف بمرور خلايا أمهات حبوب اللقاح على دورة انتصافية le cycle méiotique يؤدي إلى تكون أربع خلايا أحادية الصيغة الصبغية تكون هذه الخلايا متلاصقة في نهاية الانقسام مكونة مجموعة رباعية (tétra spores= cellule tétrade) يطلق علي كل واحدة من الخلايا الرباعية في هذه الحالة مصطلح البوغ الصغير (Microspore)، تنفصل الابواغ لكل مجموعة رباعية عن بعضها البعض بواسطة جدار مكون من مادة الكالوز **(4 -ß1)** paroi de callose حيث تمر بمرحلة نضج و تنفصل الخلية رباعية الابواغ المجهرية في وجود انزيم الكالاز الذي تنتجه الخلايا التابيتالية cellules tapitalles.



شكل 25. مراحل تشكل الخلية البوغية الصغيرة لحبة اللقاح Microspore

يكون كل بوغ جدارا سميكا حول نفسه يخضع كل بوغ مجهري لانقسام غير مباشر ليعطي حبة اللقاح gamétophytes mâle=**grain de pollen mâture**) المكونة من نواتين أحاديتا الصيغة الصبغية، النواة التوالدية (cellule reproductrice) والنواة الإنباتية (cellule végétative) .يطلق على هذه المرحلة مصطلح La palynogenèse وتمثل حبة اللقاح وأنبوبة اللقاح التي تنمو منها هي النبات المشيجي المذكر (Micro-sporophyte) ويتم إنبات حبة اللقاح عادة في الظروف البيئية المناسبة بعد دقائق من ملامستها لسطح الميسم وعادة تنمو أنبوبة لقاح واحدة وتقوم أنبوبة اللقاح بنقل الخليتين الذكريتين من الميسم إلى الكيس الجنيني. وتختلف الفترة الزمنية التي تنقض بين إنبات حبة اللقاح والإخصاب اختلافاً كبيراً من نبات لأخر وبالنسبة لنباتات كثيرة تتراوح بين 12-48 ساعة وقد تقل عن الساعة الواحدة في قليل من النباتات كالشعير وقد تصل في بعض الأنواع كالبلوط والصنوبر إلي شهور وقد تتجاوز العام في قليل من الأنواع. ينفتح كل كيس فتحة صغيرة ينطلق من خلالها حبوب اللقاح.





ج

شكل 26 .أشكال (ا- ب و ج) توضح تشكل حبوب اللقاح، تشكل الاكياس اللقاحية– تشكل الخلية رباعية لحبة اللقاح tétrade و تشكل النواة الخضرية و التكاثرية لحبة اللقاح (Ducreux, 1995)

I.1.3. 2. تكوين الكيس الجنيني la mégasprogenèse ou méga gamétogenèse أو الطور المشيجي الأنثوي

La formation du gamétophyte femelle=Sac embryonnaire achevé

تسمى عملية تكوين الأمشاج الأنثوية بعملية تكوين المبيض (Méga-sporogénèse) تتم في مبيض الزهرة (ovaire) تؤدى هذه العملية إلى تكوين الخلايا المشيجية الأنثوية والتي يطلق عليها تشكل الكيس الجنيني (La formation du sac embryonnaire) وتتم كما يلي:

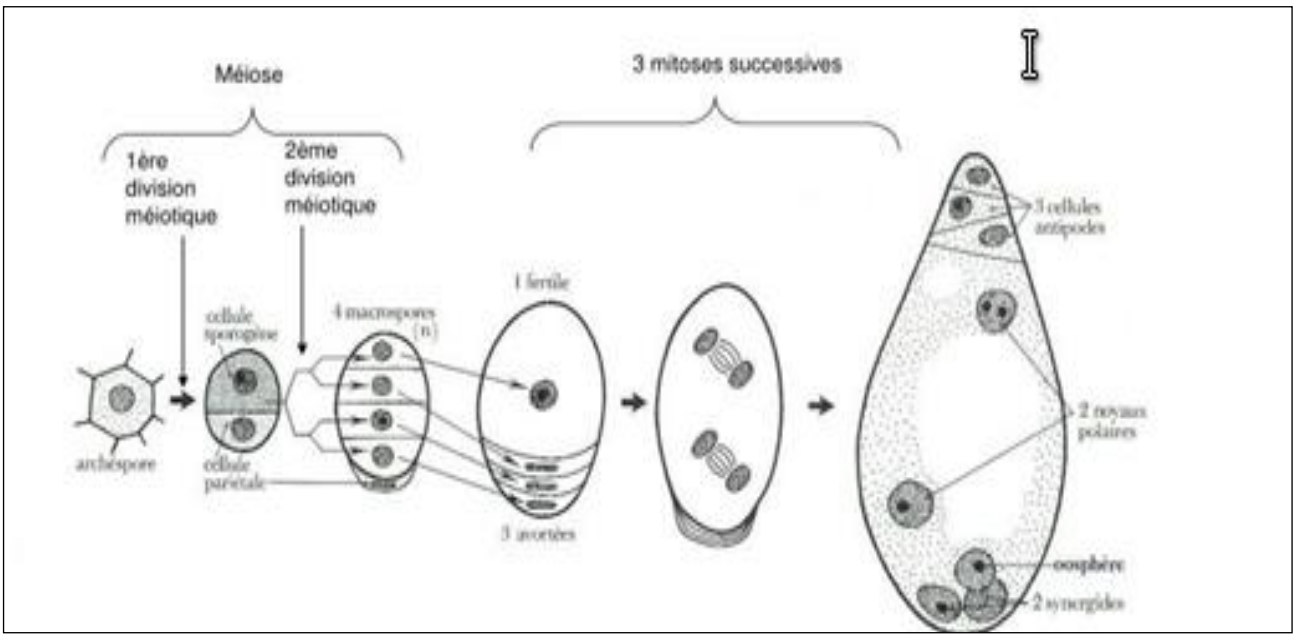
يوجد في كل مبيض كيس البوغ الكبير(Mégasporangium) يقوم بتكوين خلية أم للمبيض (Mégasporocyte) تخضع الخلية الأم داخل البويضة لانقسام اختزالي (deux méiose) لتعطي أربع خلايا أحادية الصيغة الصبغية (**1N**) **(**quatre Méga spores**)** تتلاشى ثلاث خلايا وتبقى واحدة **(نواة البوغ الكبير المتبقي)** لتتعرض لثلاث انقسامات غير مباشرة مؤدية بذلك إلى إنتاج خلية بها ثمانية أنويه بكل منها العدد الأحادي للكروموزومات مكونة الكيس الجنيني، تعرف الخلية في هذا الطور بالكيس الجنيني غير الناضج (Sac embryonnaire immature) أهم خلية في الكيس الجنيني هي الخلية البيضة الغير ملقحة التي توجد قرب فتحة النقير(micropyle).

يتم نضج الكيس الجنيني بتوزيع أنويته الثمانية كالتالي شكل (27):

- تأخذ ثلاثة من هذه الأنوية مكانا قريبا من الثقب التي تدخل منه حبوب اللقاح إلى المبيض، اثنتان من هذه الأنوية الثلاث تسمى المرافقتان(cellules synergides) واللتان تفنيان فيما بعد أما النواة الثالثة تعرف بالخلية البيضية (la cellule œuf: **l'oosphère**)
- تتخذ مجموعة أخرى مكونة من ثلاث أنوية مكانا عند القطب المعاكس; تعرف هذه الأنوية بالنقيضة أو المقابلة للقطب(**les noyaux antipodales**)

- تتخذ النواتان المتبقيتان مكانا وسطيا وتعرف بالنواتين القطبيتين أو نواتا الكيس الجنيني. يعرف الكيس الجنيني الناضج بالنبات المشيجي المؤنث **Mega gamétophyte)**

شكل 27 .مراحل تشكل الكيس الجنيني المصدر -Wikipedia® organisation États

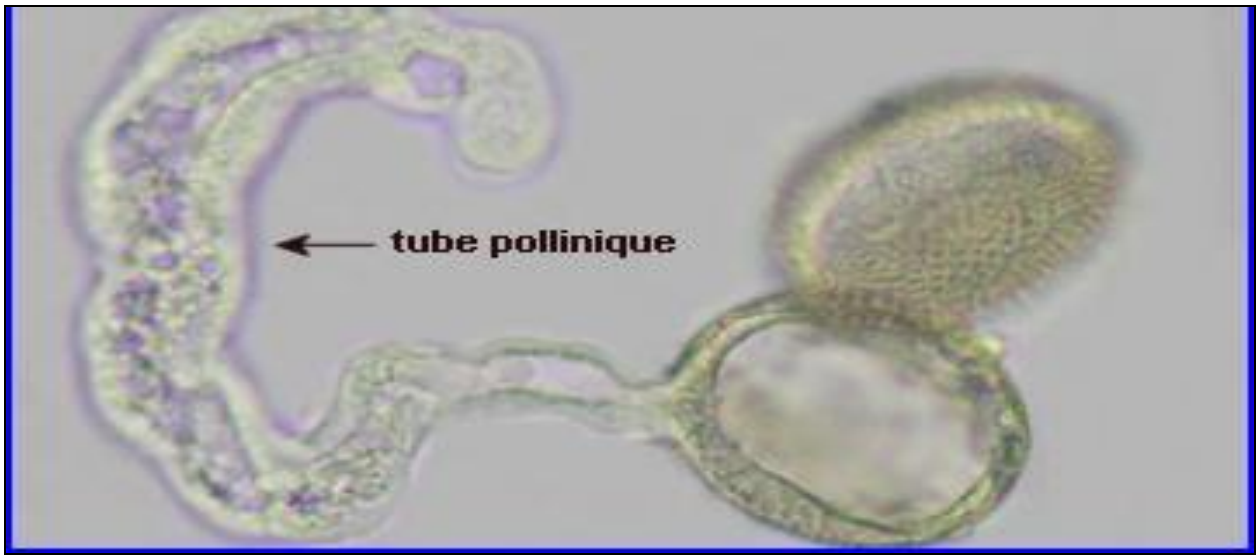


Unis.2019

3. 1.3.I. نضج حبة اللقاح maturation de grain de pollen

4. 1.3.I. تشكل أنبوبة اللقاح

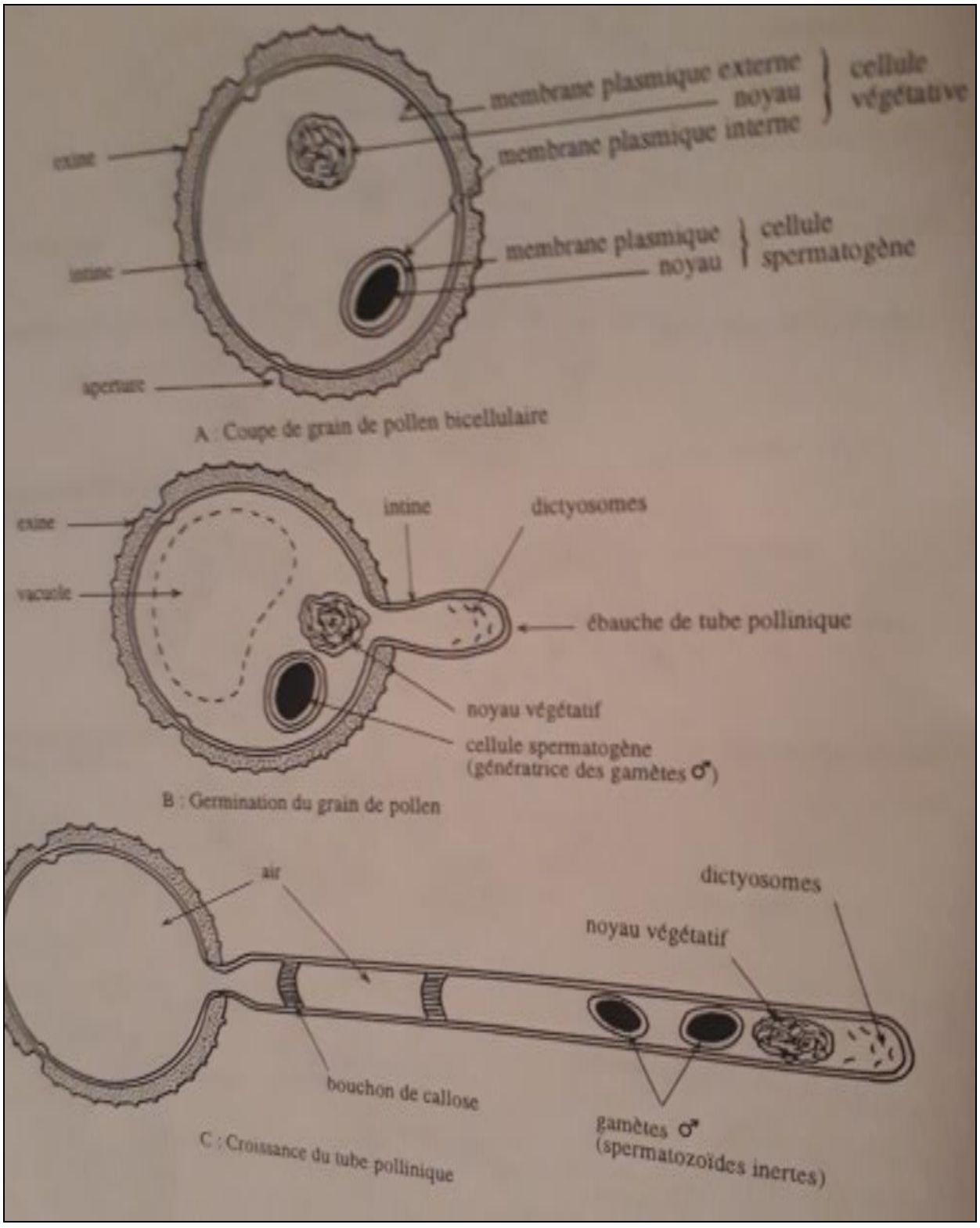
يطلق عليها مصطلح La siphonogamie أو إنبات حبة اللقاح فوق ميسم الزهرة. تنبت بعد أن يتم ترطيبها بسرعة عند ملامستها لمركبات سطح الميسم حيث تقوم بامتصاص المحلول السكري من الميسم وتنتفخ وتخرج منها أنبوبة اللقاح حيث ان الميسم يفرز مادة كيميائية تحدد اتجاه نمو حبوب اللقاح و هذا ما يعرف بظاهرة الانتحاء الكيميائي **chimiotropisme**



شكل 28 .نضج حبة اللقاح و تكوين أنبوبة اللقاح
Wikipedia® organisation États-Unis.2019

في الظروف الطبيعية تمتص حبة اللقاح الماء و العناصر المغذية الموجودة في الميسم فتنبت و تمتد أنبوبة اللقاح التي أصلها النواة الخضرية فتخترق القلم بواسطة إنزيمات تفرزها حيث تحلل الخلايا التي في طريقها ثم تفرغ محتواها في الكيس الجنينى عبر فتحة النقير.
في بداية الإنبات تحتل النواة الخضرية مقدمة أنبوبة اللقاح متبوعة بالنواة التوالدية التي تخضع لانقسام غير مباشر معطية نواتين ذكريتين (Deux cellules spermatiques).

عندما تصل أنبوبة اللقاح إلى الكيس الجنيني تكون النواة الانباتية قد انحلت و تلاشت.
إن إنبات حبوب اللقاح يتطلب عدة شروط من بينها نضج و جودة حبوب اللقاح و كذلك حدوث توافق بين حبوب اللقاح و الميسم.



شكل 29 .مراحل تكوين أنبوبة اللقاح

I .2.3. الإخصاب المزدوج

تم اكتشاف عملية الإخصاب المزدوج في عام 1898 من قبل عالم النبات الروسي سيرجي جافريلوفيتش Sergej Gavrilovič Navašin، الذي كان يعمل في ذلك الوقت في الحدائق النباتية بجامعة كييف (Kordium , 2008). الإخصاب المضاعف أو ما يطلق عليه بمصطلح الطور اللزج أي **Phase Syngamique** يحدث كما يلي:

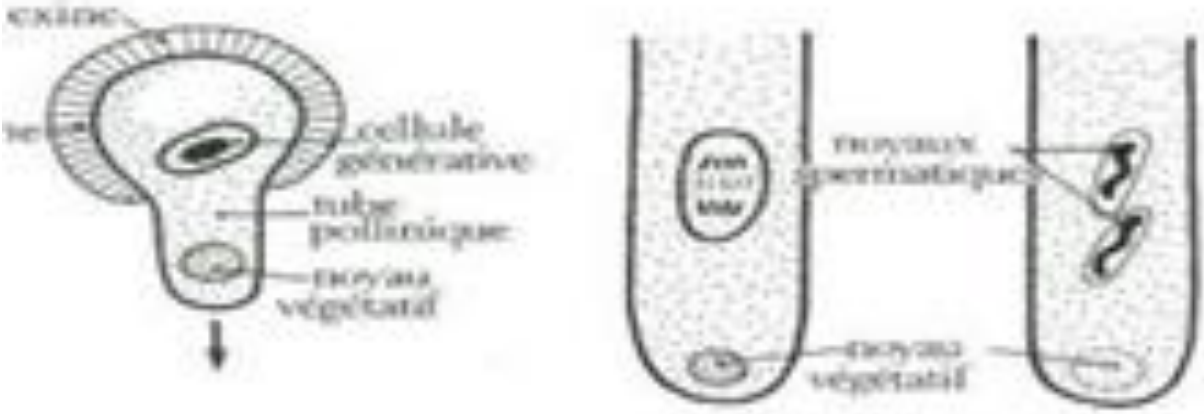
- تتحد النواة الذكرية بالنواة الأنثوية في البيضة مكونة الزايقوط الذي ينمو مكوناً الجنين في البذرة (الزايجوت الأساسي **zygote principal** =2ن)
- تتحد النواة الذكرية الثانية مع النواتين القطبيتين وتنتج نواة ثانوية ثلاثية الصيغة الصبغية التي هي أصل الإندوسبرم وتنمو مكونة النسيج المغذي في البذرة (الزايقوط الثانوي (**zygote accessoire** = 3ن) **شكل** (30) .

1.2.3.I. نواتج الإخصاب المزدوج

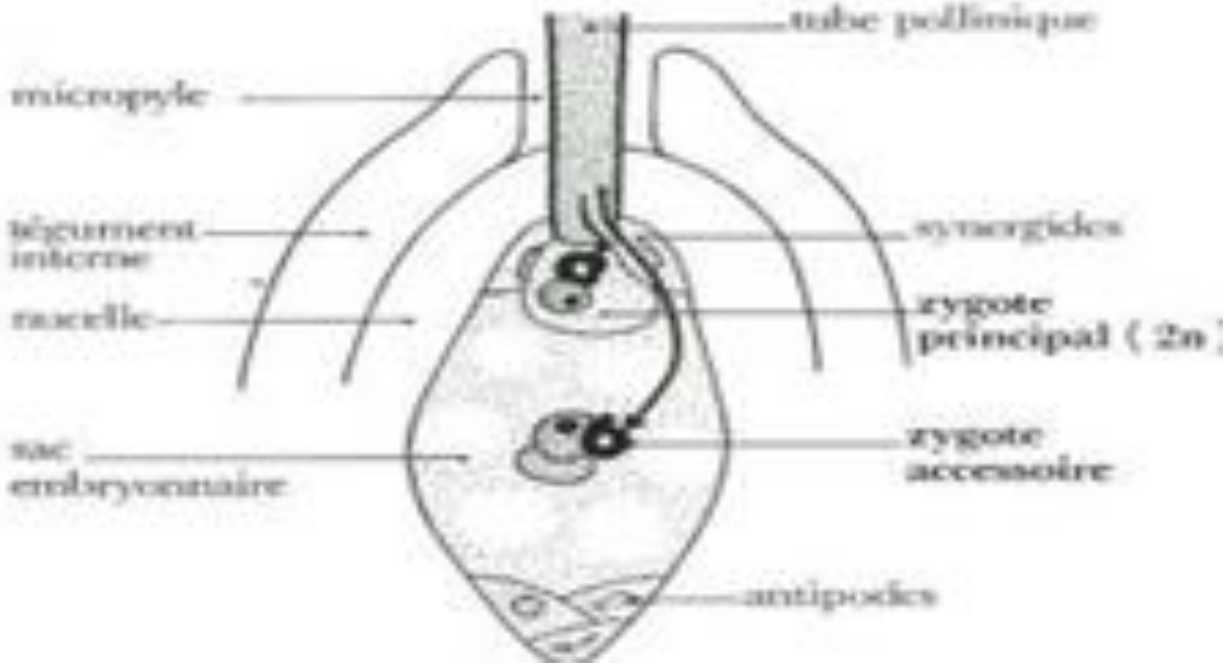
ينتج عن عملية التلقيح عند النبات خليتين بيضيتين ، الخلية البيضية الاساسية و هي التي تعتبر أصل الجنين و الخلية البيضية الثانوية و التي تنمو و تتطور مكونة السويداء كما يوضح الجدول التالي:

جدول.2 . يوضح نواتج الإخصاب المضاعف

نواتج الإخصاب المضاعف Déterminisme gamétique de la double fécondation
تتحد النواة الذكرية بالنواة الأنثوية في البيضة مكونة الزايقوط الذي ينمو مكوناً الجنين في البذرة (الزايقوط الأساسي zygote principal diploïde =2ن) وهو أصل الجنين
تتحد النواة الذكرية الثانية مع النواتين القطبيتين وتنتج نواة ثانوية ثلاثية الصيغة الصبغية و هي الزايقوط الثانوي le zygote accessoire triploïde (3N) التي هي أصل الإندوسبرم وتنمو مكونة النسيج المغذي في البذرة



rtie et allongement du tube pollinique



شكل 30. الإخصاب المزدوج عند مغطاة البذور

Wikipedia® organisation États-Unis.2019

الفصل الثاني : مراحل التطور عند النبات Les étapes du développement du végétal

الفصل الثاني : مراحل التطور عند النبات Les étapes du développement du végétal

يتناول هذا الفصل عملية التطور عند النبات من الخلية البيضية الى الجنين و المراحل المتسلسلة لظهور اعضاء الجنين يشتمل على كل الظواهر الجينية الفيسيولوجية المراقبة لكيفية التشكل

يشتمل على جميع النظريات التي تدور حول وظيفة المرستيمات القمية للجذر و الساق .الانبات عند النبات و نظم الفيلوتاكسيا

كيفية تحول القمة الخضرية للنبات الى قمة تكاثرية و كيفية اعادة برمجة المرستيم القمي وظيفيا ليتحول و يشكل مرستيما زهريا و كذا العوامل الخارجية المتحكمة في حدوث الظواهر الفيسيولوجية للنبات يشتمل على كيفية تنظيم المنطقة الجذرية القمية ....

يحوي على مجموعة من الاستنتاجات حول بنية و وظائف البنى المرستيمية المسؤولة على وضع الشكل العام و المتحكمة في جميع الخصائص و المراحل الفنولوجية لاستمرارية نمو النباتات.

II. مراحل التطور عند النبات Les étapes du développement du végétal

1.II. مرحلة التشكل الجنيني L'embryogenèse عند النبات

لدراسة التشكل الجنيني في مستوى البذور عند النبات تمت متابعة نوع من النباتات, *arabidopsis thaliana* et *Capsella bursa-pastoris* التابعة للعائلة الخردلية *Brassicacées* و هذا لان دورة حياتها قصيرة و تمكن من عملية الدراسة و المتابعة. إن تتبع مراحل النمو التطورية المتسلسلة le mode de développement séquentiel من الإخصاب إلى تكوين البذور عند هذه الأنواع النباتية مكنت من فهم و توضيح جميع الظواهر الفيسيولوجية للنمو و النشوء لجنين النبات و التي تتلخص فيما يلي:

يحدث التشكل الجنيني في عدة مراحل على حسب الوضعية التطورية للجنين :

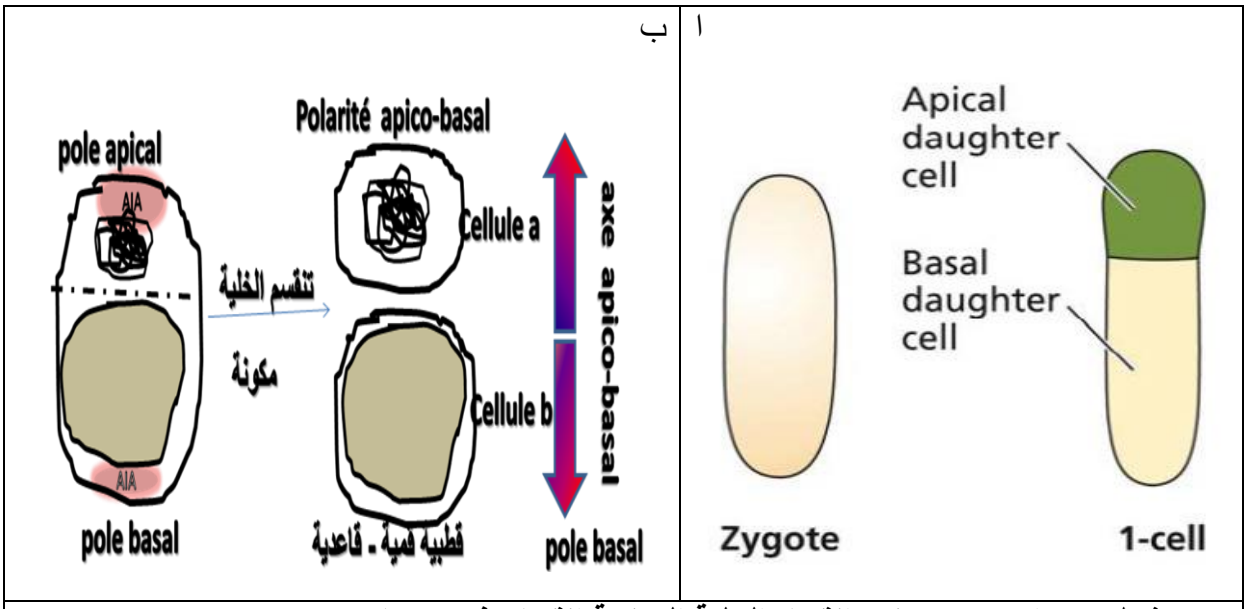
- **مرحلة ما بعد الاخصاب phase post-fécondation**
- **مرحلة تحول الجنين من الشكل الكروي إلى قلبي أو فراشي phase de transition**
- **مرحلة النضج و الدخول في الحياة البطيئة phase d'expansion et de maturation**

يحدث بساعات قليلة بعد عملية الإخصاب المضاعف يحدث التكشف ابتداء من **zygote** حيث ينمو هذا الأخير قطبيا متأثرا بالعوامل البيئية مثل الضوء كماً وكثافة ، كمية الأكسيجين المتاحة لكل خلية أو نسيج ، كمية الماء المتاحة ، ضغط الخلايا المجاورة ، كمية الغذاء العضوي والمعدني المتاح بالخلية نتيجة توزيع السيتوبلازم الغير متساوي ، الجاذبية الأرضية ، درجة pH الخلية ، اختلاف الجهد الكهربى عبر الخلايا المختلفة وأخيرا كمية ونوع الهرمونات المتمركزة بالخلايا نتيجة توزيع السيتوبلازم الغير متساوي فتنقسم خلايا **zygote** إلى عدد كبير لتكوين الجنين كل خلية من الخلايا المتكاثرة تحتوى على نفس التركيب الوراثي لخلية **zygote** الأم ولكن بالرغم من ذلك فالخلايا الناتجة تتميز إلى أنسجة (جذور وسيقان).

1.1.II. انقسام الزيقوط Segmentation du zygote

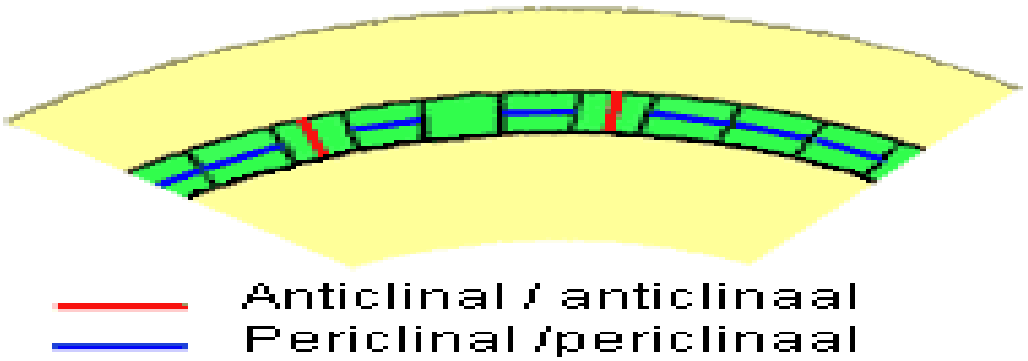
الخلية البيضة الأساسية (zygote principal) متطاولة في محتواها، تتوزع عضياتها بطريقة غير متساوية (Inégale) حيث تحتل الفجوة القطب القاعدي (pole basal) وتكون كبيرة، في حيث تتمركز النواة في القطب ألقمي (**le pole apical**) محاطة بغشائها الخلوي مع سيتوبلازم كثيف مما يكسب الخلية البيضية المخصبة (zygote principal) **قطبية_ قمية_ قاعدية= polarité apico_basal**) يتم انقسام هذه الخلية البيضية بشكل غير متساوي division Inégale، وهذا راجع إلى الانقسام الغير متساوي في محتواها (عدم التناظرposition asymétrique) حيث تنقسم إلى خليتين

الخلية القمية تكون صغيرة دائرية plus petite هي أصل تكون الجنين المستقبلي وخلية قاعدية كبيرة (cellule basal plus grande) والتي هي أصل المعلق **le suspenseur**.



شكل 31 (ا وب). يوضح انقسام الخلية البيضية انقسام غير متساوي division Inégale

إن عملية انقسام الخلية مبرمجة حيث تحدث انقسامات متتالية إما أن تكون متوازية مع سطح الخلايا (انقسامات موازية للسطح division périclines أو تكون عمودية على السطح وتسمى anticlines division حسب الشكل التالي :



شكل 32 . يوضح طرق انقسام الخلايا(انقسام موازي و عمودي على السطح division péri et anticlines)

II.2.1. التشكل الجنيني المبكر Embryogenèse précoce

بعد انقسام الخلية البيضية المخصبة (zygote principal) تتكون الخلية القمية التي هي أصل الجنين حـ يث تدخل في سلسلة من الانقسامات العمودية على السطح division anticlines تكون لنا أربعة خلايا و هي مرحلة أربع خلايا تعيد هذه الأخيرة انقسامها لتكون ثمانية خلايا (stade octant)، بعد هذه المرحلة تتواصل الانقسامات عمودية و موازية للسطح في جميع الاتجاهات تؤدي إلى تكوين الجنين ما قبل كروي embryon pré-globulaire ثم تواصل الانقسامات مشكلة الجنين الكروي sphérique ou globulaire. يتميز الجنين في هذه المرحلة بتناظر شعاعي أو محوري. الجنين المتشكل في المراحل الأولى بعد الإخصاب مباشرة هو: الجنين رباعي الخلايا quadrant, embryon de 4 cellules ثم الجنين ذو ثمانية خلايا ,l'octant embryon de 8 cellules و هاتان المرحلتان تحددان لنا شكل الجنين ما قبل الكروي ثم الجنين الكروي حيث نميز في هذه المرحلة تتميز ثلاث طبقات:

- **الأولية البشرة** **Protoderme** : future épiderme de l'embryon
- **الأنسجة الناقلة الابتدائية** **Pro cambium**
- **القشرة** **Ecorce**

جميع هذه المراحل تتلخص في المرحلة الأولى من التشكل الجنيني و هي مرحلة التشكل الجنيني المبكر.

II.2.2.1 . تشكل أعضاء الجنين l'organogénèse embryonnaire

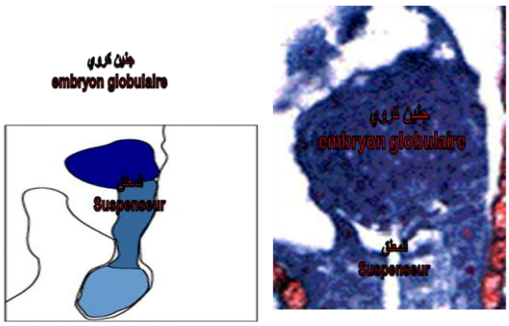
و تبدأ هذه المرحلة بتغير في شكل الجنين من شكل الجنين ذو تناظر محوري أو ألشعاعي Embryon à symétrie axiale إلى تناظر ثنائي الجانبينembryon à symétrie bilatérale و ذلك بظهور حدبتين أو نتوئين على جانبي الجنين deux expansions latérales مشكلتين ما يسمى ببداءات فلقية هما أساس الفلقتين خلال هذه المرحلة يتشكل حسب الاشكال الموالية (شكل :

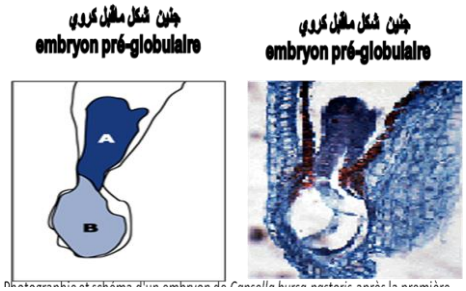
الطور 1. الجنين القلبي stade cordiforme

الطور 2. طوربيل stade torpille

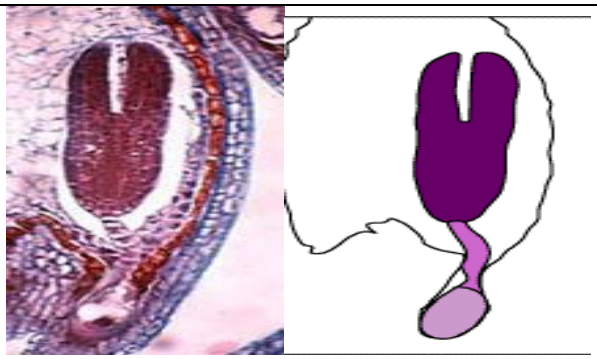
الطور 3. الجنين الفلقي أو ألفراشي stade cotylédonaire **(شكل 33).**

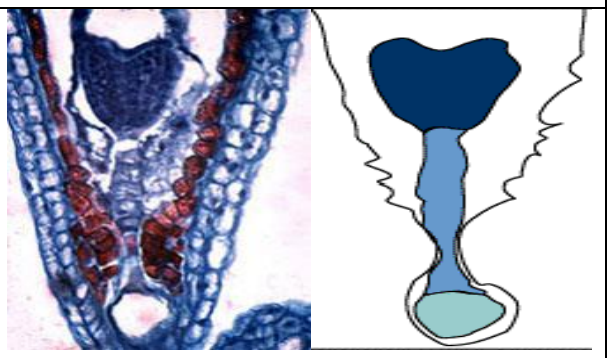
جميع هذه المراحل و الأطوار تشكل البنية الأولية للجنين و هي المرستيم القمي الساقي، الفلقتين ، السويقة الجنينية و المرستيم القمي الجذري **شكل (33) و شكل (34)** .



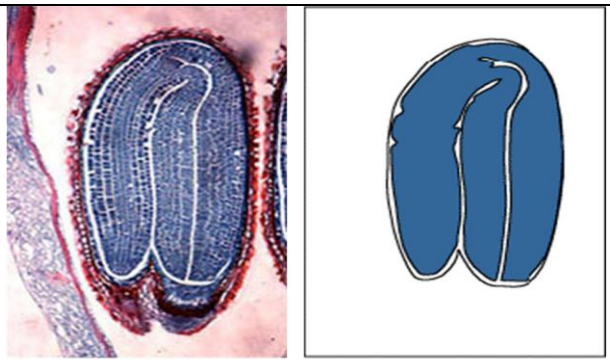


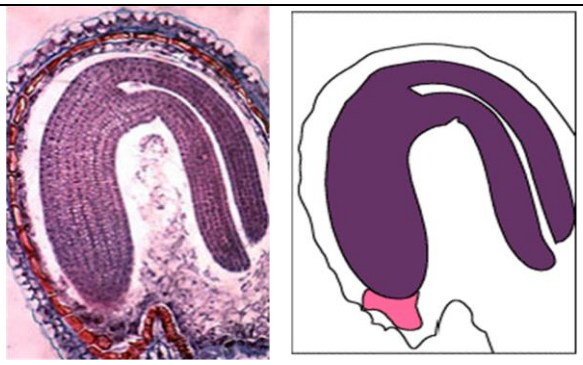
أ- شكل الجنين (طور ماقبل الكروي – الكروي)





ب- شكل الجنين (طور قلبي) | **ت-** طوربيل stade torpille

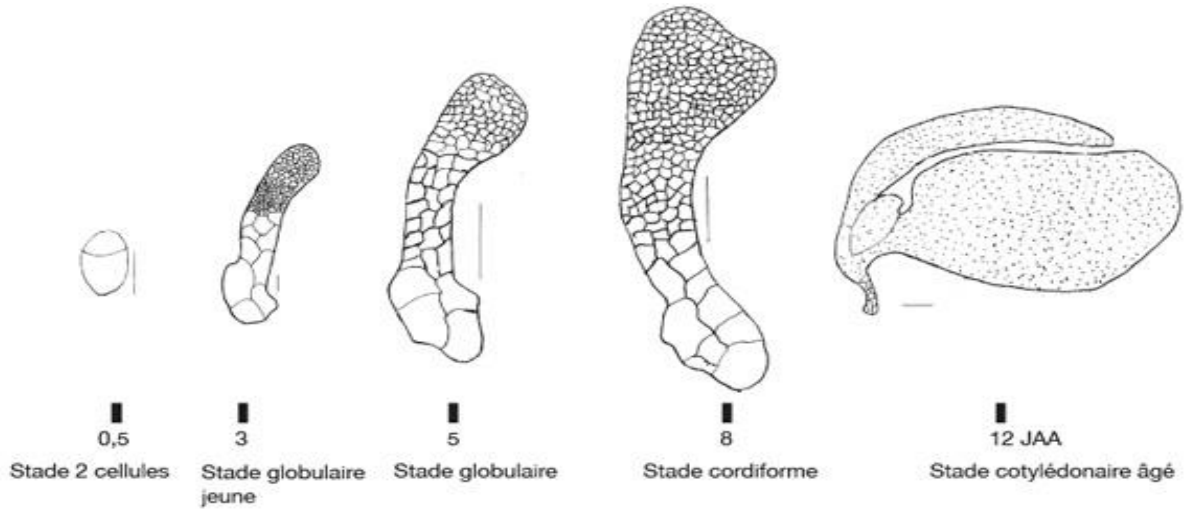




ث- شكل الجنين(طور فراشي) | **ج- شكل الجنين ناضج**

شكل 33.(ا- ب- ت- ث و ج) مراحل التطورالجنيني عند *capsella bursa pastoris*

في النهاية مصيرالخلية القاعدية هي تكوين المعلق الذي يربط الجنين بأنسجة المبيض يعتقد أن المرستيم الجذري القمي MAR يتطور من الخلية الراقية العليا للمعلق **(le suspenseur)** القريبة من الجنين.



شكل 34. التطورالجنيني عند الصنف BAT93 الفاصولياء *Phaseolus vulgaris* L.

II .3.1. نضج الجنين Maturation embryonnaire

عملية النضج الجنيني تحدث على عدة مراحل و ذلك بنضج الجنين ، نضج السويداء و نضج المبيض و تشكل البذرة.

1. نضج السويداء

تنمو وتتطور السويداء فسيولوجيا مع بداية نمو و تشكل الجنين حسب الجدول التالي :

جدول 3. تمايز و نضج نسيج السويداء

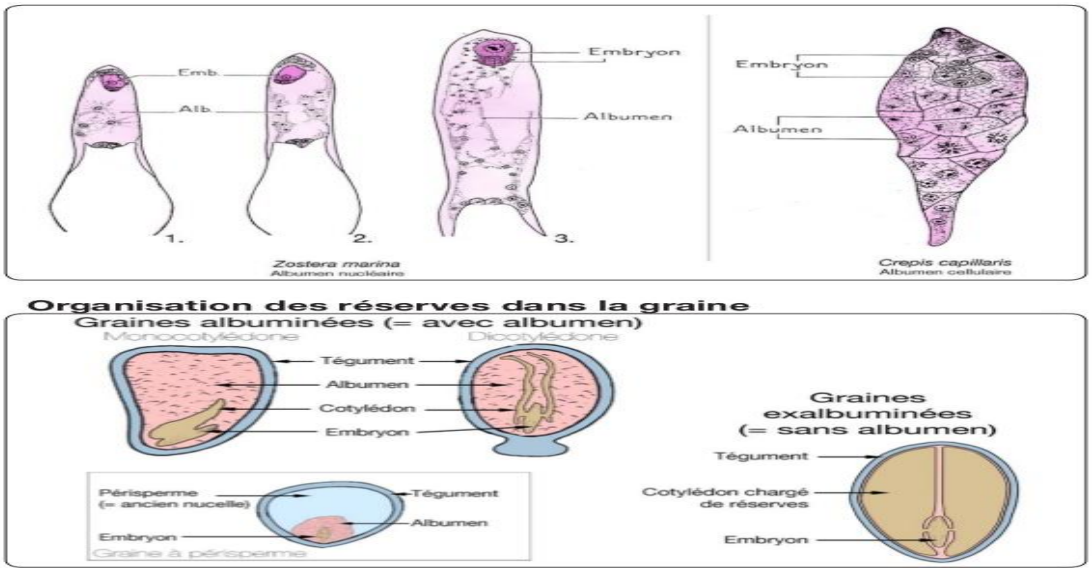
Zygote principal (2N)	**Embryon à 4cellule** **الجنين رباعي الخلايا**	**Embryon Globulaire** **الجنين الكروي**	**Embryon cordiforme** **الجنين القلبي**
Zygote accessoire (3N)	**Albumen syncitial** **الالبومين الخليوي**	**Albumen cellulaire** **الالبومين الخلوي**	**Différentiation de l'albumen** **تمايز الألبومين**

تختلف طبيعة السويداء باختلاف نوع النبات :

- فعند **ثنائية الفلقة** تنتقل مدخرات مثال الفاصولياء من السويداء إلى الفلقتين و تسمى البذور الغير اندوسبرمية **grains ex albuminées**
- عندما تبقى المدخرات في مستوى السويداء قد يبقى هذا النسيج خارج الجنين ويشغل الاندوسبرم جزء من البذرة مثل ذات الفلقة الواحدة حبوب القمح والذرة وتسمى البذور بالاندوسبرمية **.grains albuminées**

- **I.1. 5.1. طبيعة مدخرات البذرة**

- تعتبرهذه المدخرات ذات طبيعة بروتينية سكرية و دهنية. تتراكم في البذرة حوالي 70 % من بروتينات التخزين وهي albumine 2S و Globuline 12 S و التي تمثل ثلث البذرة الجافة من ناحية الوزن و تخزن في عضيات سيتوبلازمية على شكل بلورات يطلق عليها مصطلح Cristaux de phytate
- السكريات عبارة عن سكريات ذوابة وهي السكروز، oligosaccharides عديدات السكريات ، stachyose و raffinose. أما الليبيدات فهي عبارة عن acide linoléique, oléique و ester de glycérols.

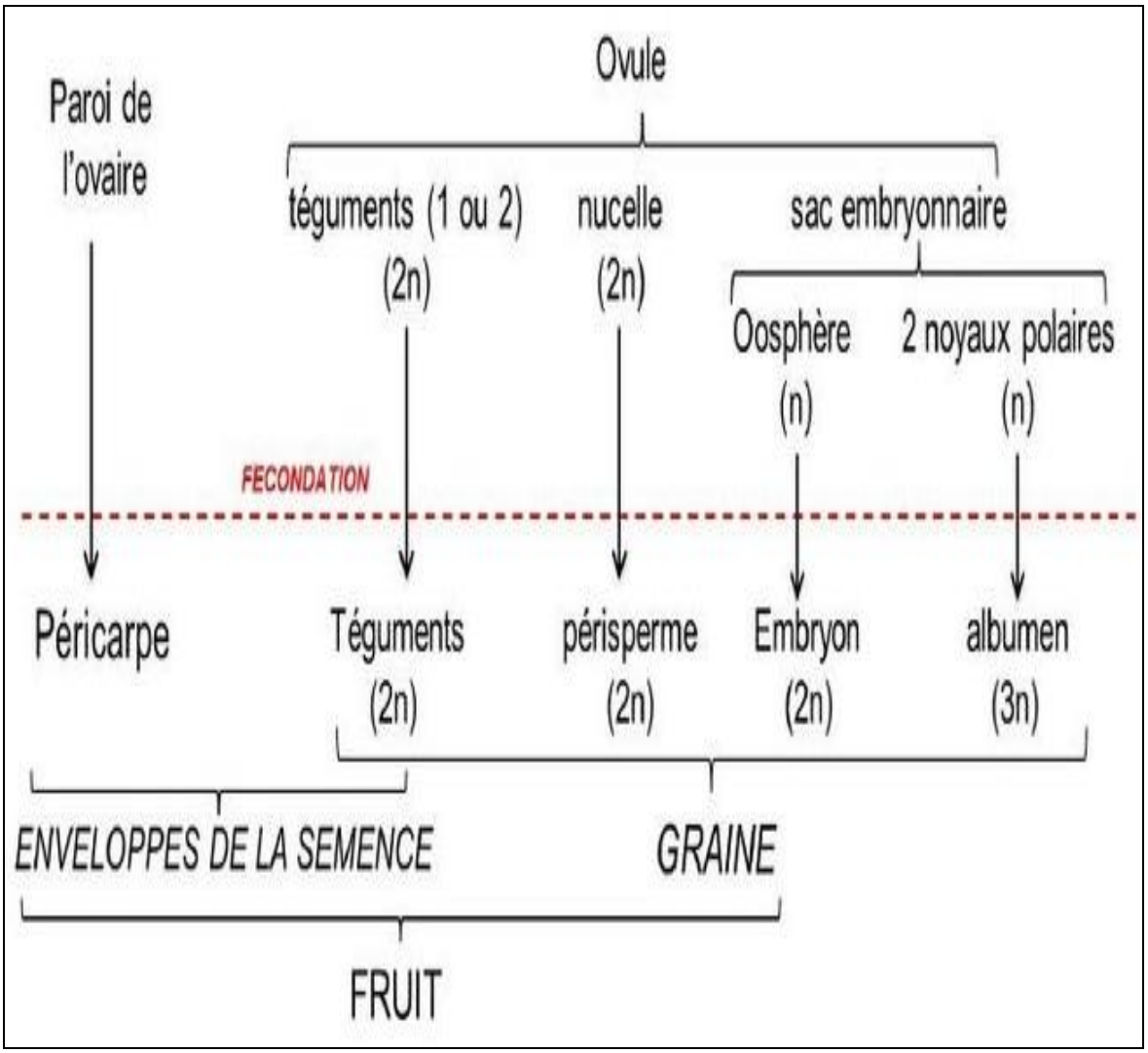


شكل 35. كيفية تشكل السيويداء و انواع البذور(الاندوسبرمية و الغير الاندوسبرمية)

5.1.II . تشكل و نضج البذرة Maturation de l’embryon et de la graine

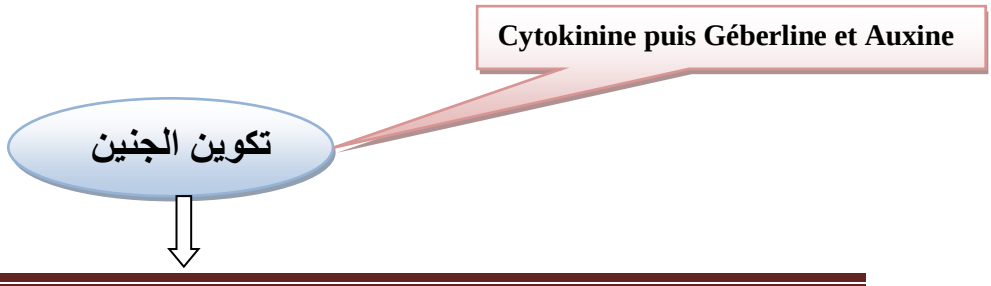
تنتج البذرة عن تطور البيضتين الرئيسية والثانوية بعد تلاشي الخلايا المساعدة .ليتحول المبيض إلى ثمرة وتعطي بيضات ملقحة بذورا.على العموم نضج البذرة هو دلالة على زيادة المادة الجافة و هذا راجع إلى نقص المحتوى المائي في البذرة إلى أدنى مستوياته مع زيادة في تراكم هرمون الجفاف acide abscissique في أخر مراحل التشكل الجنيني خاصة خلال **au stade torpille**.

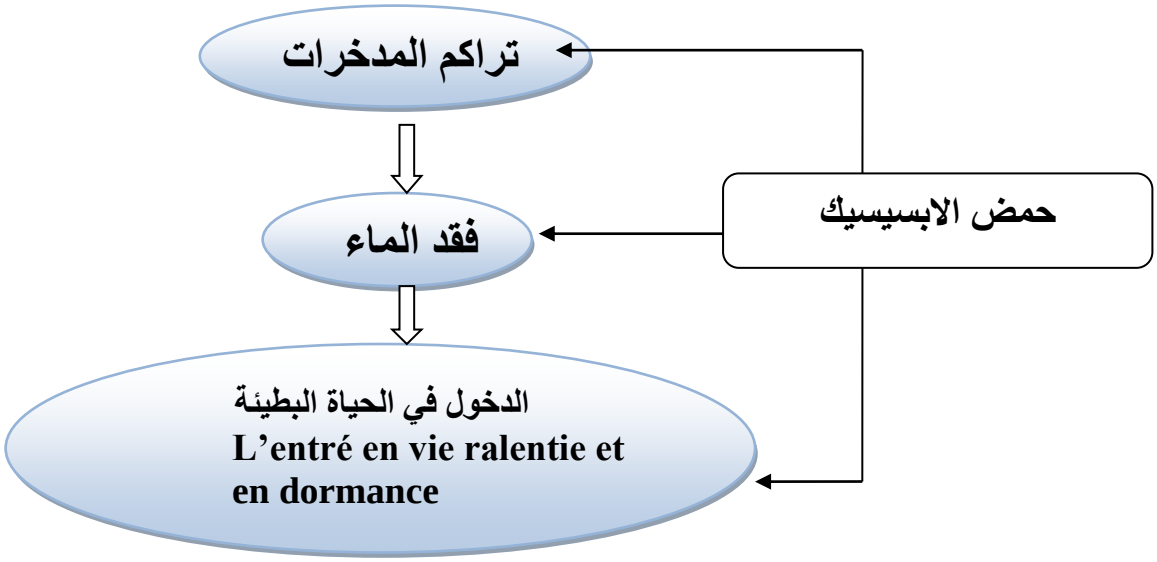
المخطط التالي يوضح جميع مراحل النضج تشكل الجنين و السويداء و نضج البذرة(دخول البذرة والجنين في الحياة البطيئة) و كذلك تشكل الثمرة (**شكل 36**).



شكل 36. ملخص لمراحل الاساسية لتشكل الجنين و البذرة و الثمرة عند مغطاة البذور

و المخطط التالي يوضح كيفية النضج و دخول الجنين في الحياة البطيئة بالتداخل بين العوامل الداخلية و التي تتمثل في منظمات النمو و كذا العوامل الخارجية من حرارة و رطوبة ...

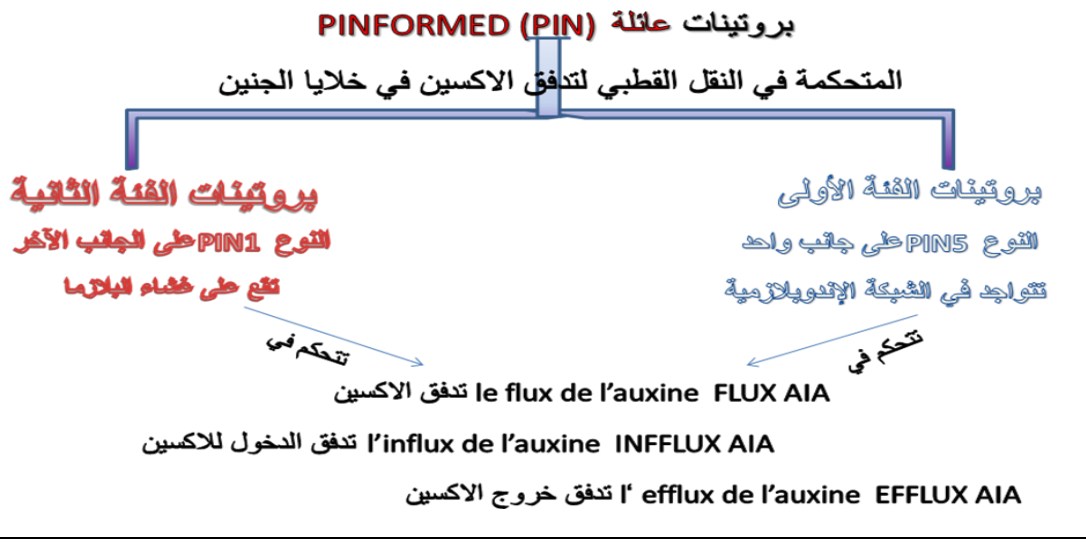


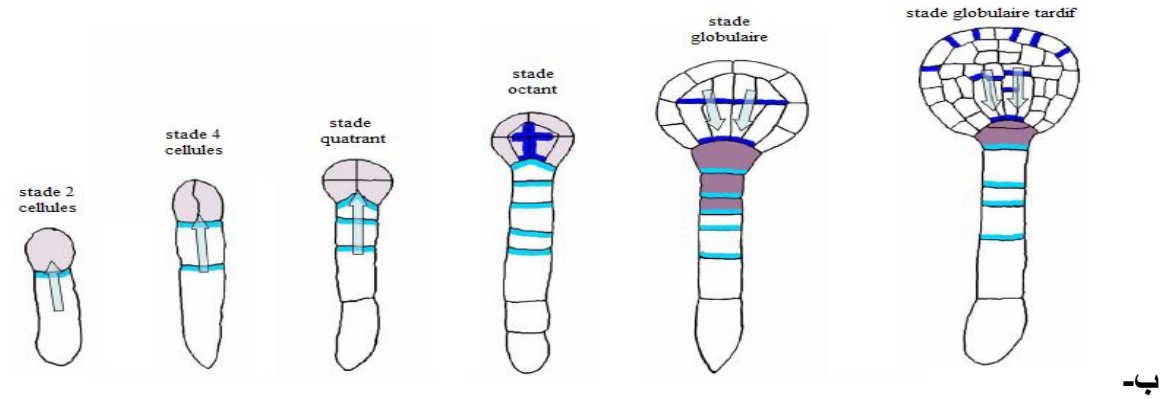


4.1.II. القراءة الجينية لعملية التشكل الجنيني Lecture génétique de l'embryogenèse

تتم عملية تكوين الجنين بمراقبة الجينات و بالتداخل مع هرمون الاوكسين AIA حيث أن الانتقال النوعي لل AIA يتحكم في قطبية وتشكل الجنين و هذا بفعل فئة من الجينات من النوع بروتينات عائلة PINFORMED (PIN) .

تنظم الخلايا نقل وتراكم الاوكسين في الجنين، وكذا أجزاء معينة من النبات (بتأسيس محور من المراحل الأولى من التطور axe embryon) عن طريق مجموعة من الجينات على سبيل المثال بروتينات عائلة PINFORMED (**PIN**) حيث تنظم مراقبة التدفق الحيوي و النقل النوعي للأوكسين، ويعكس توطينها في الخلية مباشرة اتجاه تدفق الأكسين. تنقسم هذه المجموعة من البروتينات إلى فئتين حسب المخطط التالي شكل(37) :

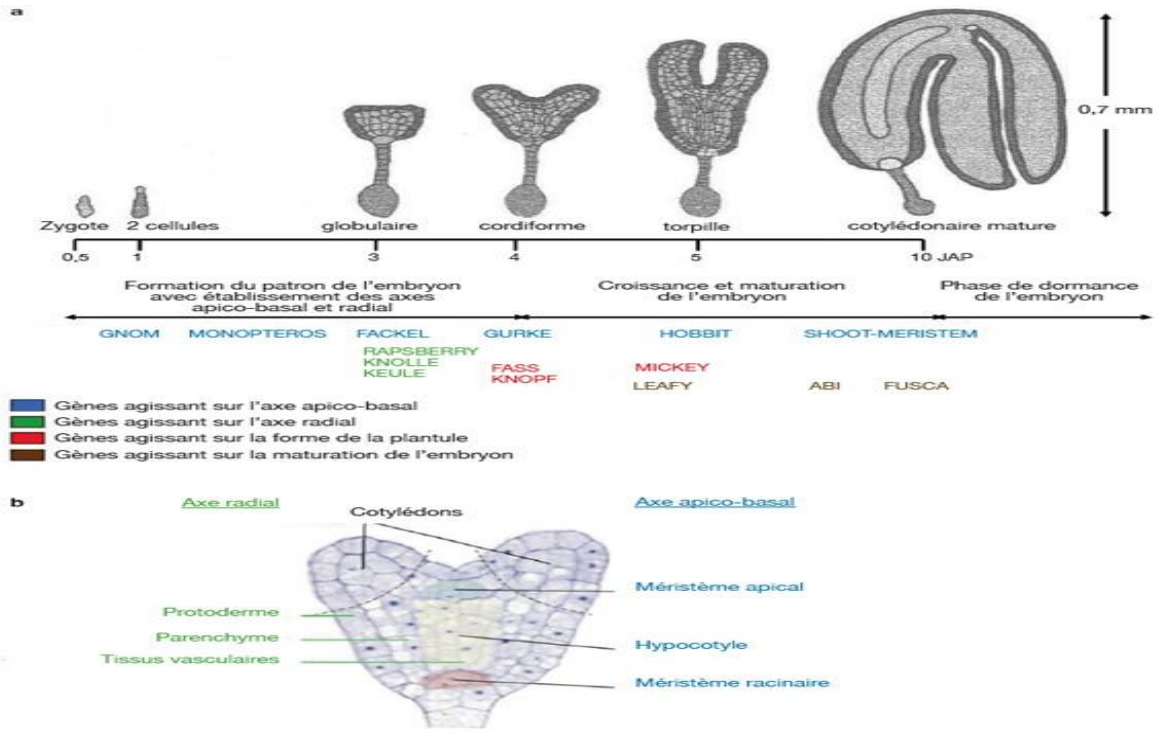




شكل 37 (أ-ب). البروتينات المتحكمة في النقل القطبي للاوكسين Protéines PIN 1 et PIN 5

(Capron et *al*., 2009)

بغض النظر على دور هذه الجينات هناك جينات أخرى تم اكتشافها من خلال تتبع مراحل التشكل الجنيني عند *arabidopsis thaliana* حسب الشكل التالي (Ducreux, 2002):



شكل 38. تمثيل بياني للمراحل الاساسية للتشكل الجنيني و كذلك اهم الجينات المسؤولة عن التشكل من الخلية البيضية المخصبة الى طور الجنيني الناضج حسب (Ducreux, 2002 ; Vernoud et *al*., 2005 et Raven et *al*., 2007)

- **الجينات** (..GNOM, MONOPTEROS, FACKEL) مسئولة عن التشكل في مستوى المحور القمي القاعدي للجنين
- **الجينات** KNOLLE, KEULE.... مسئولة عن التشكل في مستوى المحور ألشعاعي axe radial
- **الجينات** FASS, KNOPF, MICKEY تساعد في تشكل النبتة
- **الجينات** FUSCA, ADI مسئولة عن نضج الجنين.

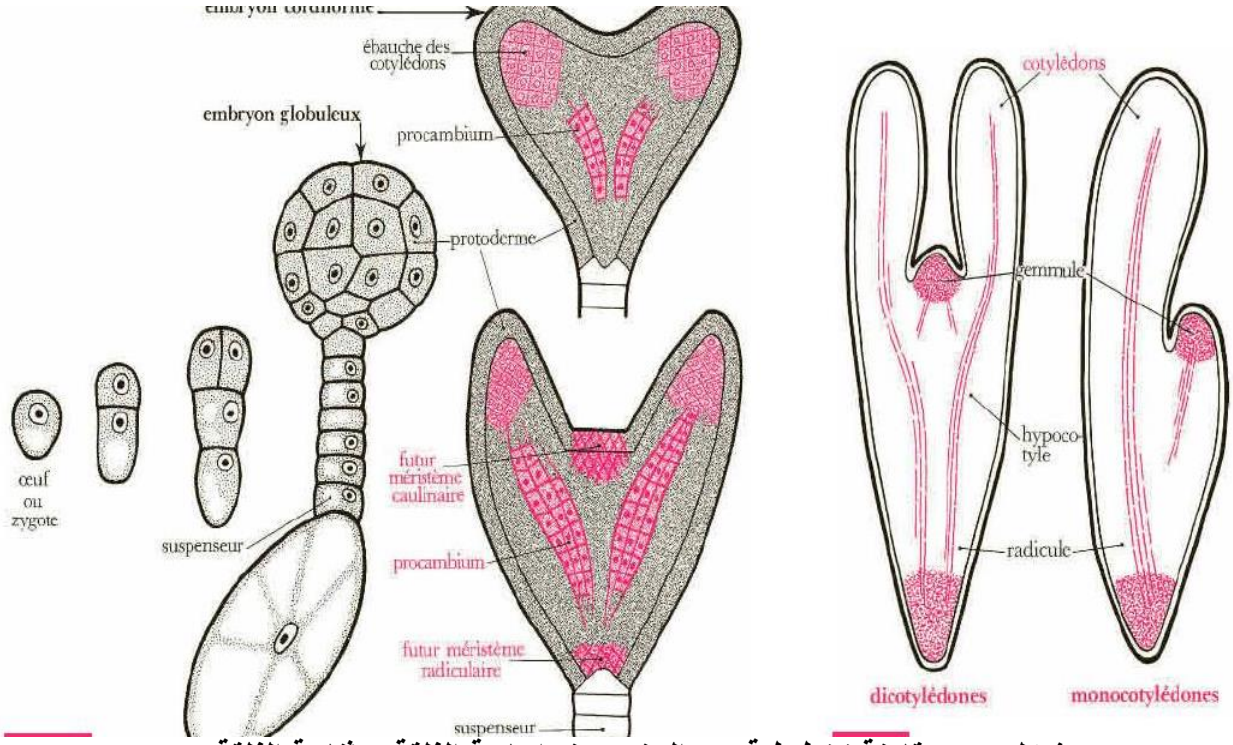
و للهرمونات النباتية دور فعال في النضج الجنيني و تتلخص فيما يلي :

- **السيتوكينينات:** مستويات عالية في بداية التطور الجنيني تساهم في الانقسامات الخلوية.
- **الاكسين :** مستوى عالٍ خلال المراحل الوسيطة (إنشاء خلايا Méristèmes) ، يساهم في انقسام الخلايا وتضخيمها وتمايزها أثناء التطور الجنيني.
- **الجبرلينات :** مستوى عالٍ خلال المراحل الوسيطة (إنشاء méristèmes) ، ينظم تضخم الخلايا أثناء التطور الجنيني.

- **حمض الأبسيسيك:** يظهر أثناء النضج وبالتالي في المراحل المتأخرة من التطور الجنيني ، ويحفز تراكم البروتينات الاحتياطية ، ويسمح بتحمل الجفاف ، ويمنع الإنبات المبكر.

- **التشكل الجنيني عند أحادية الفلقة: L'embryogénèse chez les mono cotyles**

التشكل الجنيني عند أحادية الفلقة هو تقريبا نفس المراحل مع تشكل فلقة واحدة (**cotylédon ou** seul **scutellum)** كذلك يتشكل المرستيم القمي الساقي MAC و الجذري MAR اللذان يحيطان بغلافين coléoptile و coléorhize شكل (**39**).



شكل 39. مقارنة تخطيطية بين الجنين عند احادية الفلقة و ثنائية الفلقة

II.6.1. الكمون عند البذور

يعرف كمون البذور بعدم قدرة البذور الحية على الإنبات تحت الظروف الطبيعية للإنبات. وقد يرجع ذلك إلى عدة عوامل بيئية أو عوامل داخلية بالبذرة نفسها. وإذا كان عدم الإنبات يرجع إلى نقص عامل أو أكثر من العوامل البيئة المناسبة للإنبات مثل الرطوبة، الحرارة، والأكسجين فيعرف بالكمون الظاهري (الخارجي).

II.6.1.1.عوامل كمون البذرة

العوامل التي تؤدي إلى كمون البذرة هي:

- **أغلفة البذرة المانعة لامتصاص الماء:** توجد بعض من النباتات لبذورها أغطية جامدة غير منفذة للماء. ومن فوائد هذه الأغطية الجامدة غير المنفذة أنها تطيل مدة تخزين البذرة.
- **أغلفة بذرية مانعة لتمدد ونمو الجنين في معظم البذور:** وبمجرد امتصاصها للماء يتمدد الجنين وينمو ويضغط على غطاء البذرة ويسبب تمزقه، في بعض البذور يقاوم غطاء البذرة ذلك، مثل بذور المشمس، الخوخ، اللوز، والبرقوق.
- **أغلفة بذرية غير منفذة للغازات في بعض البذور:** يعزي الكمون إلى وجود أغطية بذرية غير منفذة للغازات كالأكسجين وثاني أكسيد الكربون، ومما يدل على ذلك أنه إذا فصل الجنين يحدث الإنبات مباشرة.
- **الأجنة الكامنة:** هذه الأجنة لا تنمو بالرغم من توفر العوامل المناسبة للإنبات، وتحتاج إلى معاملة خاصة (كمر بارد) لمدة معينة قبل أن يحدث الإنبات، وفي أثناء هذه المدة تحدث تغيرات فسيولوجية في البذرة تؤدي إلى الإنبات، وهذه التغيرات تسمي بتغيرات بعد النضج.
- **الأجنة غير مكتملة النمو وهي أجنة توقف تكوينها خلال نضج الثمار مثل الجزر**
- **وجود كوابح (مثبطات) النمو** توجد مواد مانعة أو مثبطة للإنبات في أجزاء النبات المختلفة كالبذور والثمار وعصارة الأوراق والجذور.
- تلك المواد تتكون طبيعياً في النبات، وتوجد بتركيزات تمنع إنبات البذور، ولا يتم إنبات البذور إلا بعد أن يقل تركيز هذه المواد عن حد معين، ويحدث ذلك عقب إجراء معاملة الكمر البارد للبذرة ـ مثل الخوخ.

II.2.6.1. معاملات تشجيع الإنبات

- **الخدش الميكانيكي**

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

- **نقع البذور في الماء**

تستخدم هذه المعاملة للمساعدة على تقليل صلابة أو زيادة نفاذية أغلفة البذور الصلبة وأحيانا إزالة موانع النمو أو تقليل تركيزها. ويجري نقع البذور في الماء العادي لمدة 1 - 2 يوم وقد تزيد عن ذلك.

- **المعاملة بالحمض**

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

- **الكمر البارد**

تساعد هذه المعاملة على تطرية ونفاذية أغطية البذرة الصلبة وكما تساعد على اكتمال نضج الجنين في البذور التي لها فترة ما بعد النضج، تجري هذه العملية بتعريض البذور لدرجة حرارة منخفضة ولمدة معينة من الزمن قبل إنباتها. تحدث عدة تغيرات فسيولوجية في الجنين أثناء عملية الكمر البارد

وتستخدم بيئة مكونة من الرمل والبيت موس بنسبة 1 : 1 , توضع البذور في طبقات بالتبادل مع طبقات البيئة في صناديق أو أكياس مـن البولي أثيلين وغيرهـا، وتحفظ في ثلاجـات علـى الدرجـة المناسبـة (صفر - 10 م°) ويجب بأن تكون بيئة الكمر رطبة باستمرار.

3.6.1.II. مساعدات الإنبات

- **الهرمونات النباتية:** وهي مواد كيميائية تعامل بها البذور وتساعد في الإسراع من إنباتها، إما بواسطة كسر طور الكمون في البذور، أو يكون لها تأثير مضاد لفعل المواد المانعة للنمو. وأهم هذه المواد نترات البوتاسيوم, ثيويوريا, سايتوكينيات, جبريلين.
- **الضوء:** تحتاج بعض البذور مثل بذور البنجر، الخس، والتبغ إلى تعريضها للضوء لكي يتم إنباتها. ويعتبر الإشعاع الفعال في هذا الضوء الأحمر والأحمر البعيد.
- **الضغط:** لزيادة نفاذية البذور المحاطة بأغلفة صلبة يتم تعريضها لضغط هيدروليكي عالي.
- الجمع بين طريقتين أو أكثر: للتغلب على كمون البذرة الناتج من عدة عوامل مثل صلابة أغطية البذرة والأجنة الساكنة والذي يعرف بالكمون المزدوج.

7.1.II. القراءة الجينية للكمون

أمثلة على الجينات المعبر عنها في الجنين أين يتم التقليل أو توقيف السكون بواسطة الجينات التالية

- جينات **LEC1 و LEC2 و FUS3 و ABA ABI3)**
- جينات التوليف والاستجابة لل ABA

إن وجود حمض الابسيسيك ABA يهيمن بشكل مباشر على نشاط البذور و يحفز عملية السكون و هذا في وجود جينات **DELLA التي تهيمن بشكل مباشر على الجدار.**

GA: يحفز تحلل بروتين DELLA

8.1.II. الإنبات عند النباتات مغطاة البذور

هو مقدرة البذرة على إعطاء بادرة واستئناف نمو الجنين بعد توقفه عن النمو أو سكونه مؤقتا , وتشمل عملية الإنبات عمليات طبيعية فيسيوكيميائية وحيوية تنقسم الى عدة مراحل .

1.8.1.II. مراحل الانبات

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

أ- المرحلة الأولى:مرحلة امتصاص الماء Phase d'imbibition d'eau :

وفيها تقوم المواد الغروية في البذور الجافة بامتصاص الماء مما يزيد من المحتوى الرطوبى للبذور، ويعقب ذلك انتفاخ البذور وزيادة أحجامها وقد يصاحب هذا الانتفاخ تمزق أغلفة البذرة .وتجدر الملاحظة هنا أن عملية امتصاص الماء وانتفاخ البذرة يمكن أن تحدث حتى مع البذور الغير حية .وعقب امتصاص الماء وانتفاخ البذور يبدأ نشاط الأنزيمات التى تكونت أثناء تكوين الجنين، وكذلك تخليق بعض الأنزيمات الجديدة .آما تنشط بعض المركبات الكيميائية الخاصة أو الأدينوزين ثلاثى الفوسفات **(ATP)** بإنتاج الطاقة اللازمة لعملية الإنبات مثل وفي نهاية هذه المرحلة يمكن مشاهدة أولى مظاهر الانبات والتى تتمثل في ظهور الجذير والذى يظهر آنتيجة لاستطالة الخلايا أآثر من آونه نتيجة للانقسام الخلوى . وعادة ما يظهر الجذير من البذور خلال عدة ساعات أو أيام من الزراعة وبظهوره تنتهى المرحلة الأولى.

ب- **المرحلة الثانية: مرحلة هضم المواد الغذائية**

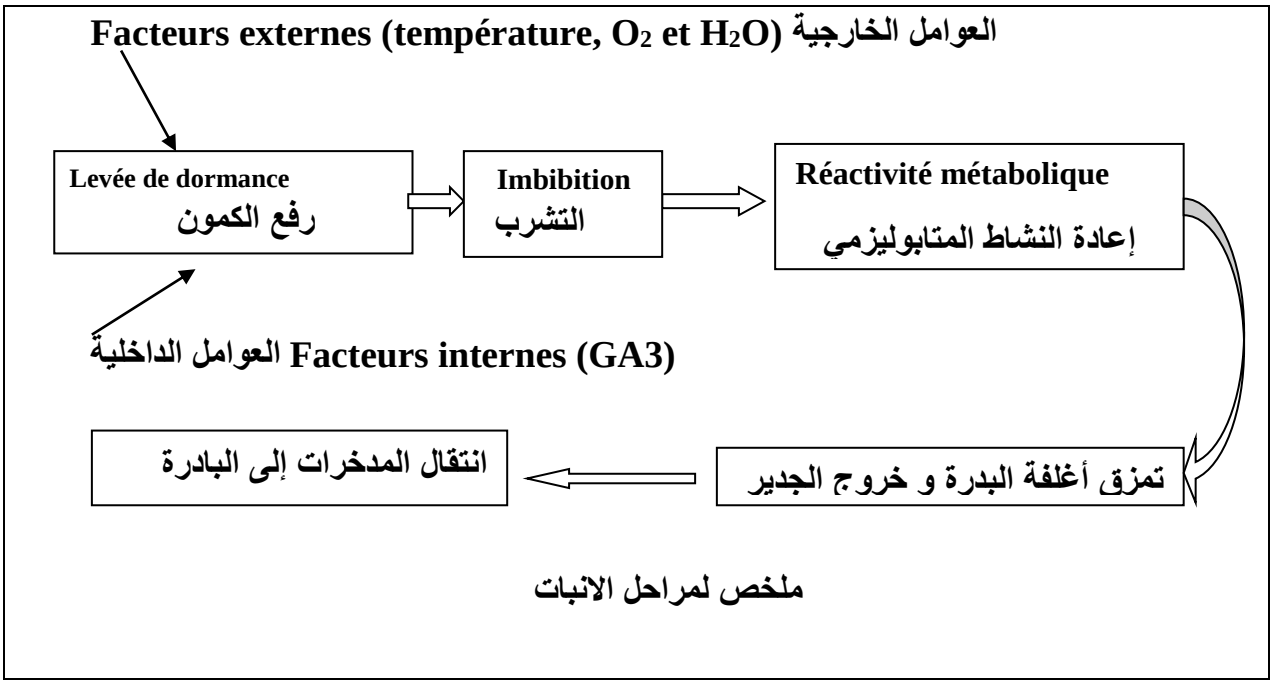
ويحدث في هذه المرحلة تحول المواد الغذائية المعقدة مثل الكربوهيدرات والدهون والبروتينات المخزنة في الأندوسبيرم أو الفلقات الى مواد بسيطة والتي تنتقل إلى نقط النمو الموجودة بمحور الجنين، والتي يسهل على الجنين تمثيلها.

ت- **المرحلة الثالثة: مرحلة النموPhase de croissance**

وفي هذه المرحلة يحدث نمو البادرة الصغيرة نتيجة لاستمرار الانقسام الخلوي الذى يحدث في نقط النمو المختلفة والموجودة على محور الجنين .وبتقدم مراحل النمو تأخذ البادرة الشكل الخاص بها.

ويتكون الجنين من المحور الذى يحمل واحدة أو أآثر من الأوراق الفلقية، والجذير الذى يظهر من قاعدة محور الجنين، بينما تظهر الريشة من الناحية العلوية لمحور الجنين فوق الأوراق الفلقية .ويقسم ساق البادرة إلى السويقة الجنينية العليا والتي توجد أعلى الفلقات، والسويقة الجنينية السفلى التي توجد أسفل الفلقات.

وعليه يمكن القول أن الإنبات يعرف بالمرور من حالة السكون و الكمون إلى حالة النمو النشط passage d'un état de vie ralentie à un état de vie active. حسب المخطط التالي :



II.1.8.1. مظاهر الانبات

ويأخذ إنبات البذور صورتين مختلفتين:

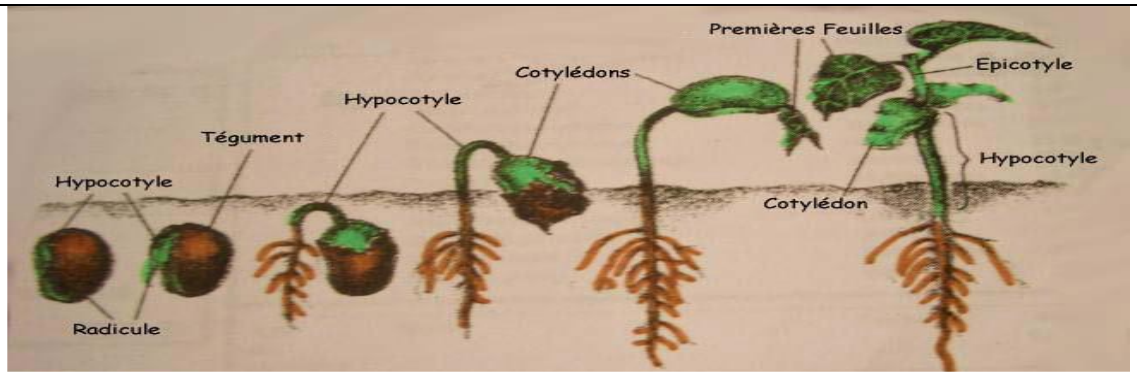
- **الانبات الهوائي:**

وفيه تنمو و تستطيل السويقة الجنينية السفلى hypocotyle إلى أعلى، حاملة الفلقات لتظهر فوق سطح التربة شكل)

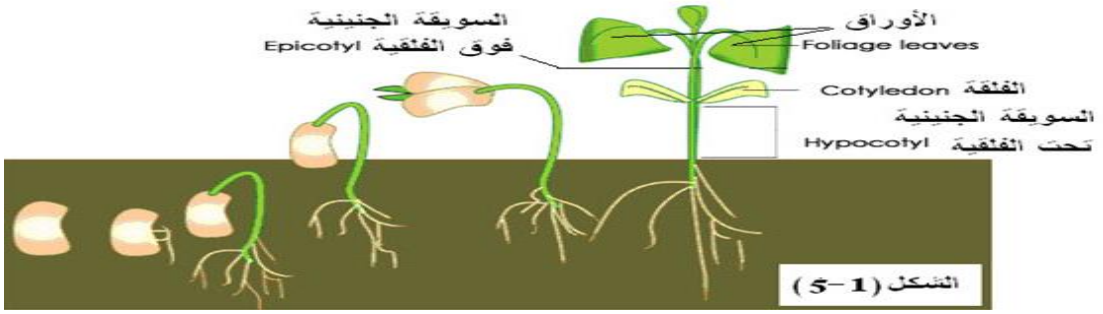
- **الإنبات الأرضي:**

وفي هذه الحالة تنمو السويقة الجنينية السفلى إلا أنها لا تتمدد بالقدر الذى يسمح برفع الفلقات فوق سطح التربة ولكن الذي يظهر فوق سطح التربة هي السويقة الجنينية العليا، كما هو الحال عند إنبات بذور الخوخ .

إن الإنبات عند أحادية الفلقة يوضح جيدا عملية الإنبات الأرضي حيث أن كل من الجذ ير و الرويشة يحيطان بغشاء يطلق عليهما على التوالي مصطلح Coléorhize و هو الغشاء الذي يحمي الجذير و Coléoptile و هو الغشاء الذي يحمي الرويشة خلال عملية الإنبات يستطيل الجذير مخترقا و ممزقا هذا الغشاء إلا أن السويقة الجنينية السفلى hypocotyle لا تستطيل و تبقي الفلقة داخل التربة و بالتالي يصبح الإنبات في هذه الحالة ارضي.

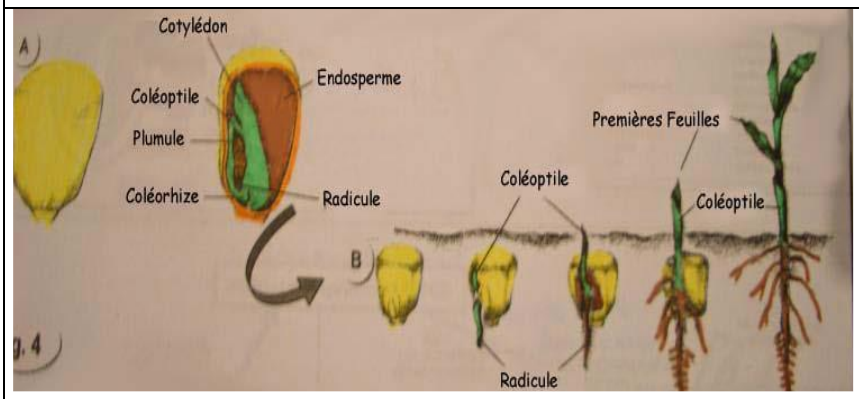


أ-



أ-

ب-



ت-

شكل40 (أ- ب-ت). مظاهر الانبات الهوائي و الارضي عند النبات على التوالي

II. 9.1. الكمون و الإنبات: حوار هرموني

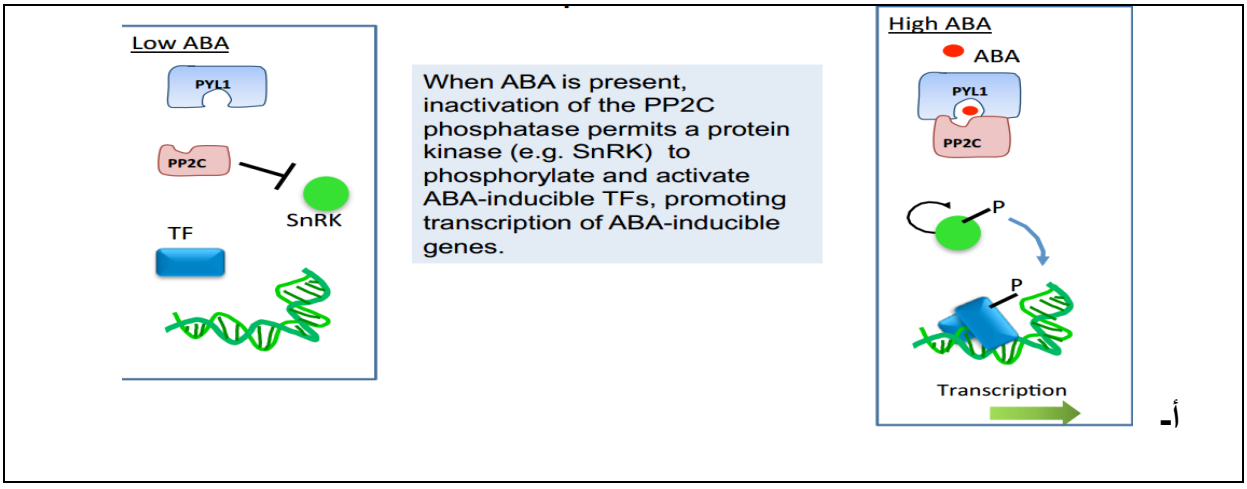
إن الكمون والإنبات عند النبات هما ظاهرتان متعاكستان في الزمان و المكان و هما أساسا جوهريا لعملية النمو و الحفاظ على النوع عند النباتات الراقية. تلعب الهرمونات النباتية دورا هاما في تحديد و برمجة هاتان الظاهرتان الفسيولوجيتان عند النبات. الهرمون المسؤول عن عملية استئناف الإنبات هو الجبرلين في حين تتوقف هذه العملية عند النبات و تصبح غير قادرة على الإنبات و تدخل في الحياة البطيئة و تصبح ساكنة في وجود حمض الابسيسيك و لهذا السبب رجح الكثير من الباحثين وجود توازن هرموني تفرضه العوامل الخارجية و الجينات و تتحكم بصورة مباشرة في هاتين العمليتين الحيويتين (انبات و كمون).

حمض الابسيسيك ABA هو منظم نمو أساسي و المسؤول الأول على دخول النبات أو بصفة عامة البذور في الحياة البطيئة و كذلك تحمل الإجهاد في جميع مراحل تطور النبات.

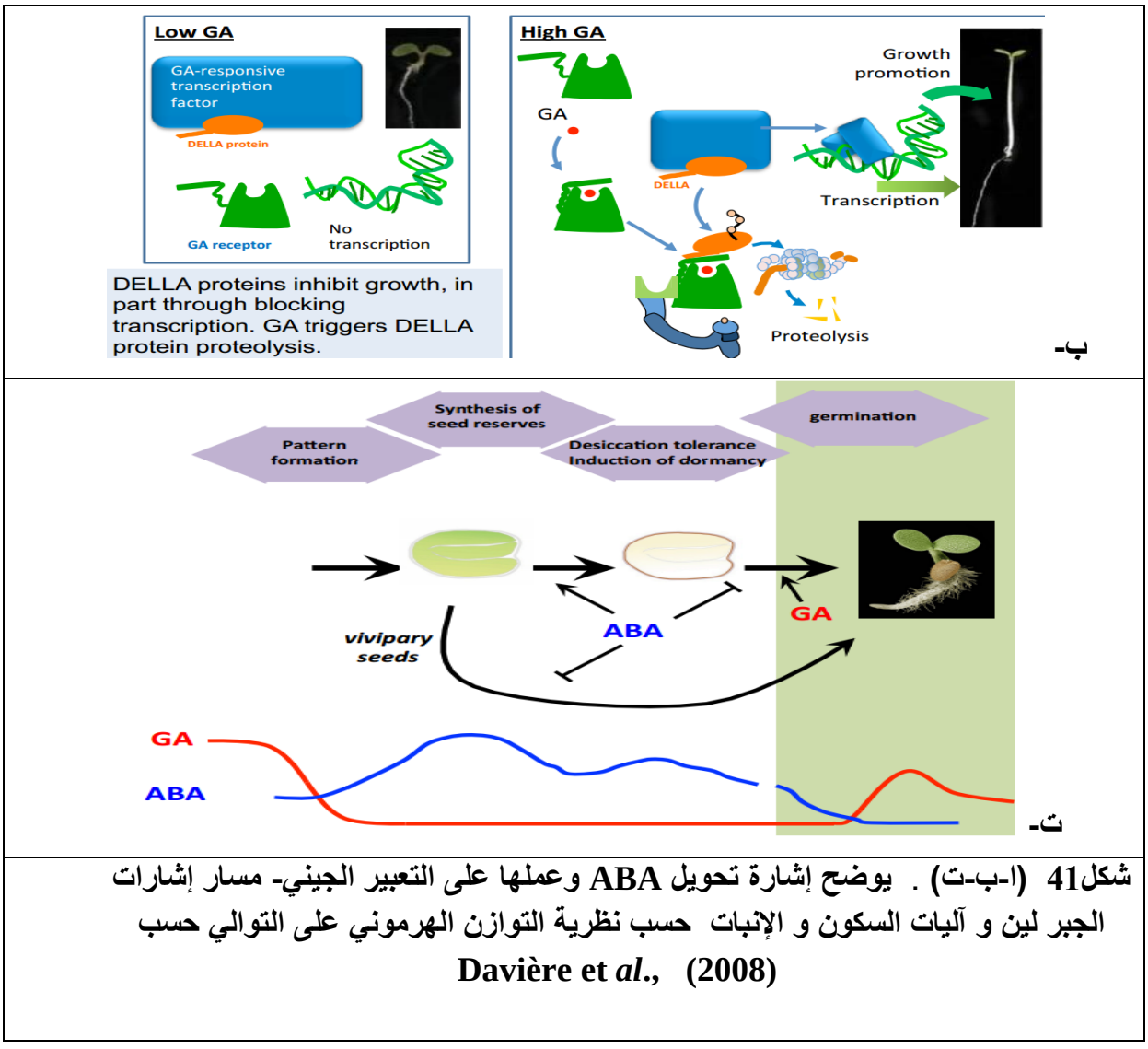
إن التحكم في هذه العمليات الفسيولوجية ينطوي على تنظيم تخليق وتدهور الهرمون وكذلك تحويل الإشارة الهرمونية. يتم تصنيع ABA من الكاروتينات المؤكسدة مع 40 ذرة كربون. ولفهم مسار تخليق ال **ABA** تم تحديد جينات اصطناعية للفيولاكسانثين والنيوكسانثين ، والتحليل الوظيفي لعائلة جينات NCED التي ترمز للإنزيم epoxycarotenoid dioxygenase **cis--9** المسؤول عن انقسام الكاروتينات.

- **نظرية التوازن الهرموني**

إن السكون تحت السيطرة الهرمونية. حمض الأبسيسيك (ABA) يمنع الإنبات وحمض الجبريليك (GA) يحفز الإنبات. التداخل بين منظمي النمو حمض الابسيسك –جبريلين يتحكم بشكل مباشر في هاتين العمليتين الحيويتين عند النبات.



أ-



شكل41 (ا-ب-ت) . يوضح إشارة تحويل ABA وعملها على التعبير الجيني- مسار إشارات الجبر لين و آليات السكون و الإنبات حسب نظرية التوازن الهرموني على التوالي حسب Davière et *al.*, (2008)

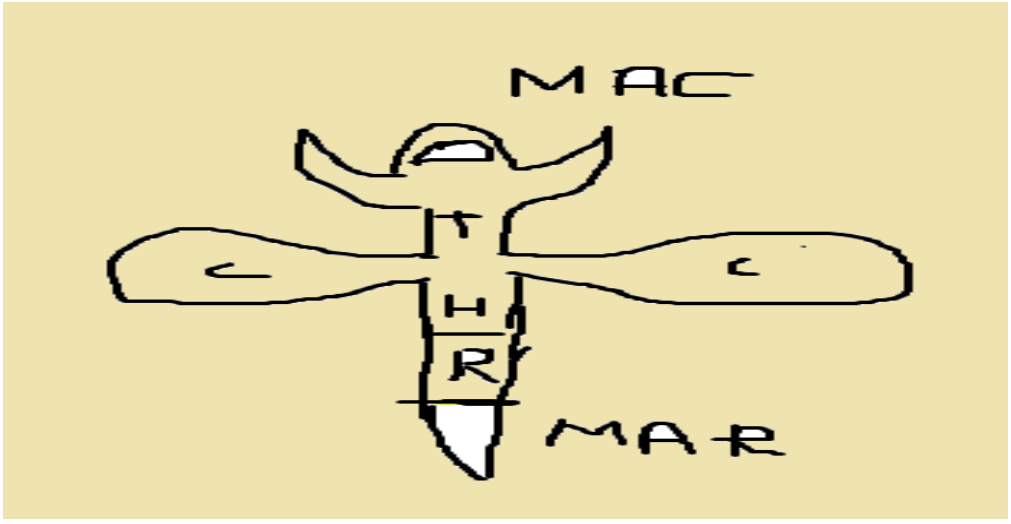
II.2.الحالة الخضرية L'état végétatif

II.2.1. توضع الساق الورقية Mise en place de la tige feuillée

المرستيمات هي المسؤولة عن وضع شكل النبات أو بصفة أخرى بوضع الشكل المعماري للنبات (forme architecturale de la plante) وهذه الوظيفة مبرمجة في بداية مراحل التطور، وبالضبط عند الانقسامات الأولية للزيقوط مع ظهور قطبية وتكون مرستيمين متقابلين مسؤولين عن تكون الجذير والسويقة. يبدأ النمو في مناطق متخصصة و هي المرستيمات و التي تتكون من خلايا غير متمايزة ذات قدرة على الانقسام. تظهر الخلايا المرستيمية تحت المجهر في حالة انقسام. في هذه المنطقة، تكون الخلايا صغيرة مع نواة كبيرة بالنسبة لحجم الخلية، والعديد من الفجوات الصغيرة مرئية، والجدار رقيق. هذه الخلايا غير متمايزة. تتمركز هذه الخلايا الإنشائية في قمة الجذر (نسيج الجذر)

وفي البراعم القمية والإبطية (النسيج الإنشائي الساقي أو المرستيم القمي الساقي). خلال المرحلة الجنينية يتشكل محور صغير axe hypocotylaire و هو أصل السوقية الجنينية. تتشكل السويقة الجنينية من ثلاث مناطق متوضعة و متراصة فوق بعضها البعض و هي على التوالي :

- المنطقة القاعدية و تمثل الجذر
- المنطقة الوسطى و تمثل السويقة الجنينية السفلى **l'hypo cotyle** و هي المنطقة التي توجد بين الساق و الفلقتين و الجذر .
- المنطقة العليا تحوي المرستيم القمي الساقي ، الفلقة او الفلقتين و في بعض الاحيان ورقتين أوليتين حسب الشكل التالي.



شكل 42 . يوضح تركيبة الساق الجنينية عند مغطاة البذور

II.1.1.2. تركيبة و وظيفة المرستيم الساقي Structure et fonctionnement du méristème Caulinaire

المرستيم القمي الساقي الخضري هو مجموعة من المناطق النسيجية يمكن وصفها أيضًا بأنها مراكز إنتاج ومراكز تكوين أجزاء النبات على مستوى المحور الجذعي. أو بمعني أخر يلعب دور جد مهم عن طريق التركيب المتكرر للوحدات الانباتية أو المقاييس، كما تقوم كل المرستيمات النباتية بالصيانة الذاتية حيث تنقسم خلاياها وتعطي خلية مرستمية و خلية أصلية و تشمل (انظر الشكل الأتي)

- منطقة محيطية **(ZP)** في الطبقات L1 ، L2 و L3 و تعتبر الطبقة L1 هي أصل البشرة و تختلف وفقا للأصناف
- منطقة قمية مركزية هادئة (ZC) تقسم القليل ("مركز ساكن" أي "جسم") وتتجدد ذاتيًا.
- المناطق الجانبية التي غزتها الانقسامات والتي تغطي الوريقات الأولية والبراعم.

نظريات المرستيم

نظرية تركيب المرستيم الابتدائي صعبة التفسير، قبل التطرق إلى القمة المرستيمية و دراسة المرستيمات هناك نظريات كثيرة طرحت بغرض فهم تركيبة ونشوء النبات وأهمها عدة نظريات طرحت حسب الشعب أو الفروع و هذه النظريات هي :

3.1. نظرية الخلية الابتدائية القمية cellule apicale initiale

وضعت هذه النظرية من قبل Hofmeister عام 1857 وأسندت من قبل Nageli عام 1878 وتقترح هذه النظرية وجود خلية قمية واحدة في قمة الساق تقوم بتكوين جميع الأنسجة والأجزاء النباتية بانقساماتها المتكررة .لوحظ وجود مثل هذه الخلية في الطحالب والحزازيات والسرخسيات وتكون الخلية هذه بأشكال مختلفة ففي الطحلب *Dictyota* وبعض الحزازيات مثل *Metzgeria* وبعض السرخسيات مثل *pteridium* تكون الخلية عدسية الشكل Lenticular أو هرمية pyramidal كما نبات ذنب الحصان *Equisetum* حيث تكون قاعدة الهرم متجهة نحو الخارج ويكون الانقسام بمستويات موازية للأوجه الجانبية، إما الوجه الخارجي فلا يحصل فيه انقسام موازي له، وهذا يحافظ على بناء الخلية القمية في موقعها عند القمة. من مساوئ هذه النظرية، انه لا يمكن تطبيقها على النبات البذرية (معراة ومغطاة البذور) وإنما يمكن تطبيقها على النباتات عديمات الزهرة .

تقول هذه النظرية أنه يوجد خلية ابتدائية رباعية مسئولة بتكوين الساق والجذر. هذه النظرية مقبولة عند عديمات الزهرة (ptéridophytes). فيما يخص مغطاة البذور phanérogames ou spermatophytes ou plantes à fleurs نظرية الخلية الأولية غير مقبولة، وعدة نظريات طرحت فيما يخص شعبة الزهريات، ومعظم العلماء متفقين على عدم وجود خلية واحدة مسؤولة على النمو غير المحدد للنبات.

شكل 43 . يوضح الخلية القمية حسب Homfaster (1856) و Nagelli (1878)

3.1. نظرية هانشتاين (HANSTEIN) (1868- 1870)

نظرية هيستوجين لانشتاين (Théorie histogène d'HANSTEIN) بحسب هذه النظرية المحور القمي متكون من ثلاث خلايا أولية أو ثلاث أصناف من الخلايا الأولية (أنسجة) والتي تحدد بعد انقسامها ثلاث مناطق خلوية ذات إمكانيات مختلفة.

- **البلروم (Plérome) منشئ الاسطوانة الوعائية :**الذي ينشأ الأسطوانة الوعائية.
- **البيربلام (Périblème) منشئ القشرة**: وهي تحيط بالمنطقة السابقة (الأسطوانة الوعائية).
- **درماتوجين (Dermatogène) منشئ البشرة** :

يتكون من طبقة واحدة من الخلايا. ويتكون من صف واحد يقع إلى الخارج تنقسم خلاياه عموديا Division anticline مكونة طبقة واحدة هي البشرة Épiderme.

- **منشئ القشرة: periblem** وهي المنطقة الوسطية وتكون القشرة.
- **منشئ الاسطوانة الوعائية: plérome**

وهو الجزء المركزي ويقوم بتكوين الحزم الوعائية والنخاع والأشعة اللبية والدائرة المحيطة **péricycle** . وفي حالة الجذر يوجد منشئ أخر هو منشئ القلنسوة **Calyptrogen** حيث يكون القلنسوة **calyptra (root cap)** . إن هذه النظرية تنطبق تماماً على القمة الجذرية ولكنها لا تنطبق على القمة الساقية للأسباب التالية:

- عدم وجود حد فاصل بين منشئ البشرة والقشرة أو منشئ القشرة والاسطوانة الوعائية. قد يكون كل منشئ أكثر من طبق فقد تنشأ البشرة والقشرة من منشئ واحد. قد لا تتكون الأنسجة من منشأها الأصلي.

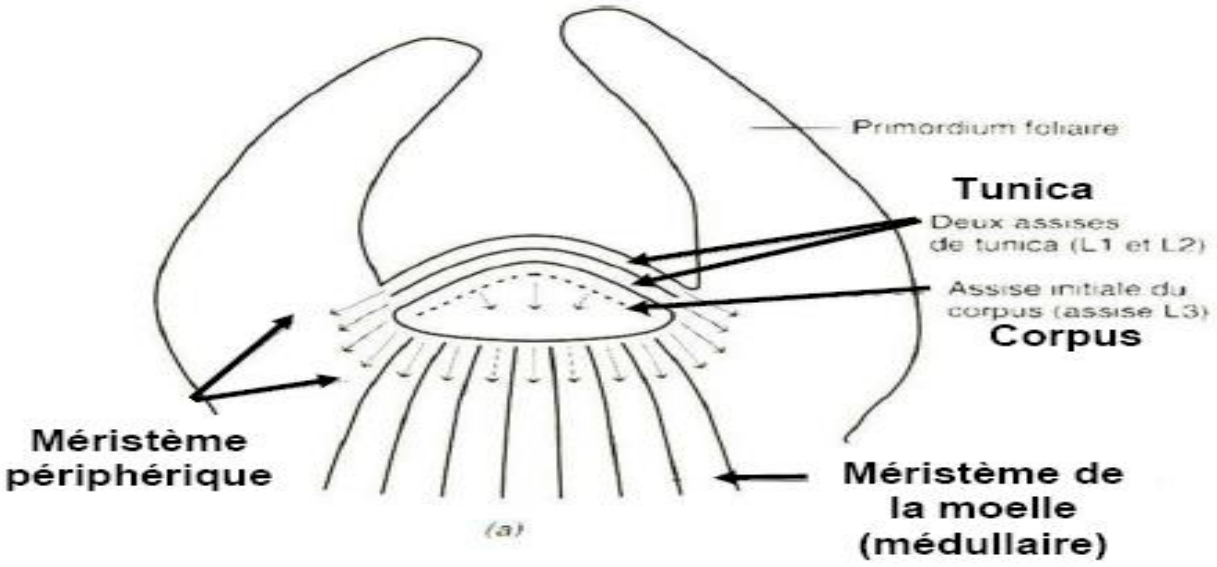
- الدراسات النسيجية المعتمدة على التشكيلات النسيجية (الكاميرات chimeras (اثبت صحة هذه النظرية فيما يتعلق بمنشئ البشرة في معظم الأحيان ولم تثبت صحة مضمونة النظرية فيما يتعلق بمنشئ القشرة أو الاسطوانة الوعائية

3.2. نظرية KOCH، 1891 وSCHMIDT، 1912- 1924:

لاحظ بأن الحد ما بين منشئ الطبقات النسيجية الثلاث Plérome، Périblême، Dermatogène غير واضح وفسروا بوجود منطقتين متمايزتين بصفتهما الخلوية والنسيجية طبقة أو عدة طبقات سطحية مؤلفة من خلايا صغيرة وتنقسم فقط باتجاه عمودي على السطح: أطلق على هذه الطبقة اسم القميص أو الغلاف (Tunica).

- منطقة داخلية مركزية متوضعة تحت Tunica (الغلاف)، وتتألف من خلايا كبيرة متساوية الأضلاع وتنقسم في كافة الاتجاهات: أطلق على هذه المنطقة اسم الجسم Corpus.

- القميص يؤمن التوسع السطحي للنبات بينما الجسم يؤمن التوسع الحجمي للنبات، وفي بعض الأنواع النباتية يشكل القميص القشرة فقط، بينما يساهم مع الجسم في أنواع نباتية أخرى في تشكيل القشرة والأسطوانة المركزية وهذا التغير لا يزال يدرس في أكثر أنواع العالم نظرا لمرونته في تعداد الطبقات القميصية، وفي عدم تجديد الخلية الأصلية بالذات وعدم تحديد الدور الذي يلعبه كل من القميص والجسم والأعضاء المختلفة في النبات. وبعد نظرية الغطاء و الجسم جاءت نظرية أخرى أثبتت هي الأخرى فعاليتها و هي نظرية نمو المناطق.



شكل 44. يوضح بنية المرستيم القمي الساقي حسب نظرية الغلاف و الجسم حسب Koch، 1891 وSchmidt، 1912- 1924

3.3. نظرية نمو المناطق zones de croissances (Cytohistological Zonation)

وجد إن النظريات السابقة لا تنطبق على معظم عاريات البذور ولذلك فقد درست هذه المجموعة من النباتات وتبين إن المنطقة المرستيمية فيها متخصصة إلى مناطق ذات صفات مميزة تفسر العلاقة بينها وبين ما ينشأ عنها من أنسجة متكيفة، وقد لاحظ العالم Foster سنة 1938 ذلك في نبات الجنكو Ginkgo من رتبة الجنكوالات وبين وجود عدة مناطق تختلف عن بعضها البعض في طريقة الانقسام وحجم الخلايا وكثافة السايتوبلازم وقابلية الاصطباغ، وهذه المناطق هي :

- **المنطقة الإنشائية القمية apical initial zone**

وهي مجموعة من الخلايا تقع في قمة الساق تنقسم عمودياً لتعطي على الجانبين منطقتين هما surface layers وتنقسم مماسياً وأحيانا عمودياً لتكون منطقة تدعى خلايا الأم المركزية **central mother cells**

- **منطقة خلايا الأم المركزية**

إن هذه المنطقة تقع تحت الأولى وتكون صغيرة وشديدة الاصطباغ، وتنقسم خلاياها المحيطة بسرعة ونشاط لتكون الطبقة المحيطة إما الخلايا المركزية فتنقسم بدرجة اخف وأبطأ لتكون المرستيم الضلعي rib meristem

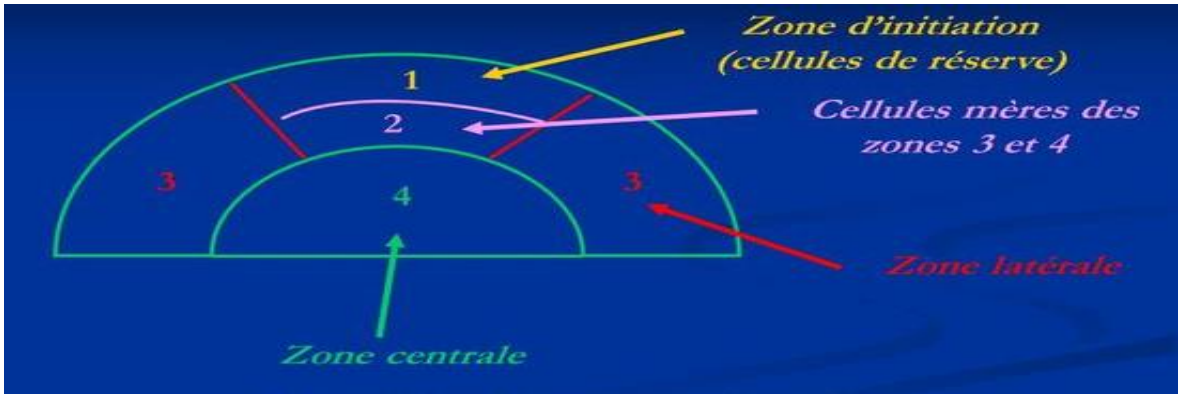
- **الطبقة المحيطية Peripheral layer**

وتمتاز خلايا هذه المنطقة بصغر الحجم وقلة التخصص وشدة اصطباغ للسيتوبلازم وتنشأ منها الأصول الورقية Leaf primordia كما إنها تسهم في تكوين أنسجة داخلية في الساق كالقشرة والنسيج الوعائي وأحيانا جزء من اللب.

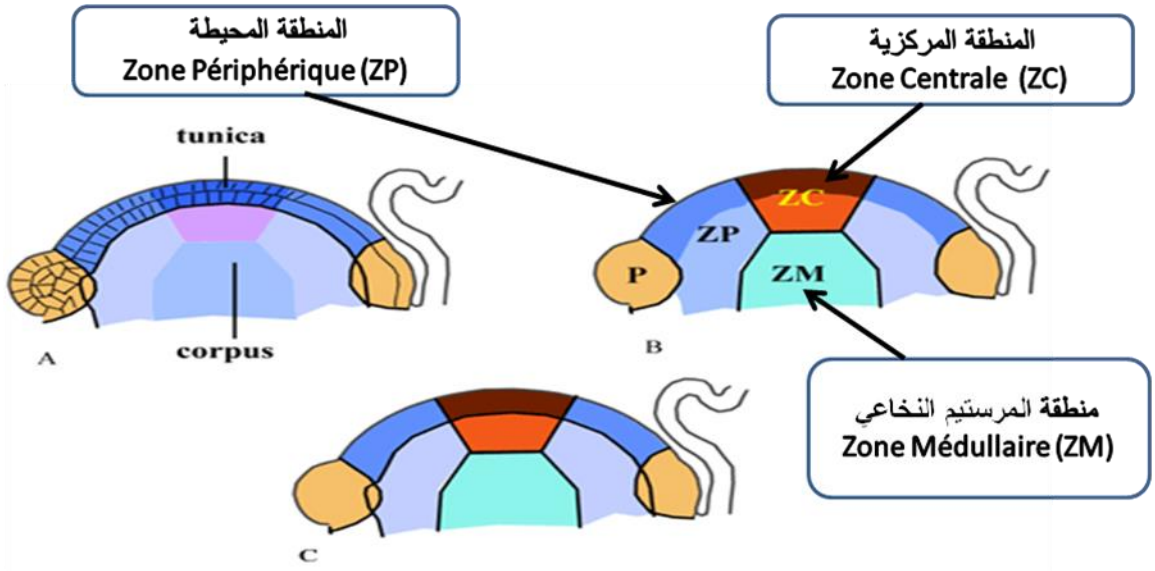
- **المرستيم الضلعي:** وهي مجموعة من الخلايا المرستيمية تقع تحت منطقة الخلايا الأم المركزية ويكون الجزء الأكبر من اللب.

ملاحظة:

إن هذه النظرية تتضح في نبات الجنكو، إما في السيكادات Cycads فإنها اقل وضوحاً وهي واضحة في معظم المخروطيات، إما في رتبة النتيلات Gnetales والتي تضم الأجناس *Gnetum* ، *Ephedra* فإنها تظهر نمطاً شبيهاً بنظرية الغلاف والبدن. كل النظريات السابقة تعتبر أن الخلية القمية الابتدائية هي الخلية الأصلية (cellule Initiale) وبعد انقساماتها يتشكل النبات، ومن هنا جاء المفهوم الذي يعطي للساق صفة النمو ، وهذا ما يتفق مع النظرية القديمة لتوزيع الاوراق على الساق شكل).



شكل 45. يوضح بنية المنطقة المرستيمية في نبات الجنكوGinkgo حسب Foster سنة 1938



شكل 46. يوضح بنية المرستيم الساقي القمي حسب نظرية الغلاف و البدن لFoster سنة 1938 و حسب نظرية نمو المناطق ل Koch، 1891 وSchmidt، 1912- 1924

4. نظرية PLANTFOL (1947) و BUVAT (1955) و NOUGAREDE (1965)

يطلق عليها بنظرية الحلزون المولد الوحيد (théorie génératrice spiral unique) أو نظرية الحلزونات العديدة hélices multiples او نظرية الحلقة الاصلية théorie de l'anneau initial

كان الاعتقاد بتوزيع الأوراق على الساق حسب حلزون مولد وحيد في كل القطريات السابقة، جاء PLANTFOL وقضى على النظرية الحلزون المولد الوحيد مبينا أن الأوراق تتوزع على الساق حسب لوالب ورقية متعددة، بحيث تكون الأوراق في كل لولب ورقي مع صفة مع بعضها البعض بواسطة قطعها الورقية وتنشأ من مركز مولد للأوراق. إذا تابعنا هذه اللوالب المتعددة حتى قمة الساق(apex، نجد أنها لا تصل إلى القمة تماما، وإنما إلى المنطقة الجانبية فيها، وهي نفس المنطقة التي تتشكل فيها الأوراق (primordium foliaire) (أوليات الأوراق) هذا ما دعي PLANTFOL إلى التفكير بأن المنطقة المولدة للأعضاء ليست انتهائية subapicale ، وتتشكل حلقة أطلق عليها اسم الحلقة الأصلية، وعلى هذا الأساس يوجد في الحلقة الأصلية عدد من المركز المولدة للأوراق متساويا لعدد اللوالب الورقية.

ثم جاء تأكيد أفكار PLANTFOL من طرف BUVAT، من حيث دراسة خلوية لقمة الساق. دراساتBUVAT أظهرت بدقة أن خلايا المنطقة الجانبية التي تقلل الحلقة الأصلية تختلف اختلافا كبيرا عند الخلايا الانتهائية، فالأولى لها صفات الخلايا النشيطة تنقسم بشدة، وأما الخلايا المنطقة

الانتهائية فلها خصائص خلايا ساكنة (لا تنقسم الا نادرا) وهكذا استطاع BUVAT أن يميز المناطق التالية:

- **الحلقة الأصلية**:

وتشمل المنطقة الجانبية (méristème fonctionnel de flame) تحت القمة وتتألف بشكل خاص من طبقات القميات، وتتصف خلاياها بالانقسام الشديد ومن هذه الحلقة تتشكل أوليات الورقة (primordium foliaire) .

- **المرستيم القمي المحوري (M. axial apical)**

يتكون من طبقات القميص الساكنة (الخاملة غير النشطة) من ناحية الوظيفة والشكل، الا أنها أكبر من خلايا الحلقة الأصلية، وتبقى هذه الخلايا ساكنة طيلة الحياة الا . (الخضرية **végétative**) للنبات. الا أنها تكتسب صفة الخلايا النشيطة عندما ينتقل النبات الى الحياة التكاثرية ويسمى بالمرستيم ألانتظاري أو المترقب (**M. D'attente**)

- **المرستيم المخي** (**M. médullaire**):

يقع تحت المرستيم المترقب وتكون خلايا نشيطة وتنقسم بشكل متشابه لتعطي المخ أو النخاع moelle.

ويتفق جميع الباحثين (مهما كنت المدرسة) على أن بنية المرستيم الساقي في النباتات الزهرية عامة (phanérogames) وفي ثنائيات الفلقة خاصة، هي بنية منطقية (مناطق) تتميز فيها هذه المناطق الثلاثة. الغلاف يبقى سائد فيها يخص الخلية الأصلية (مكان وجودها).

إن تركيب المرستيم الجذري أبسط بكثير من تركيب المرستيم الساقي. المرستيم الجذري يعتبر محور متفرع لا يوجد فيه تمديدات جانبية مباشرة حول القمة الطرفية، الجذور الجانبية تظهر دائما وعادة بعيدة شيئا ما من القمة المرستيمية. كذا يتميز هذا المحور من الناحية السيتولوجية مجموعات خلوية طولية.

شكل 47. يوضح بنية التركيبية للمرستيم الساقي القمي حسب BUVAT, 1952

- **تركيبة المرستيم الساقي القمي**:

ما هو النسيج الإنشائي الأساسي أو المرستيم الأولي ؟

تقع المرستيمات الأولية تحديدا في نهايات الأعضاء وفي البراعم الإبطية أو الثانوية ، وهي مجموعات من خلايا قليلة التمايز ، متخصصة في تطوير خلايا جديدة (الأولى). تتطور هذه الأخيرة إلى أعضاء (تشكل الأعضاء) متكونة بدورها من أنسجة (تكوين الأنسجة أي وضع الأنسجة الأولية). يتم تنظيم النشاط الميتوزي داخل المرستيم والمناطق الخلوية التي أقامها وفقًا لخطط عدة اتجاهات للانقسامات الميتوزية التي تحدد مصير الخلايا.

ان تركيب المرستيم الساقي مختلف حسب الأصناف (عكس ما هو الحال في المرستيم الجذري) ويمكن جمع مختلف التركيبات إلى ثلاثة انماط :

- **Ptéridophytes** : وجود خلية قمية كبيرة الخلية الأصلية أو الابتدائية (كما هو الحال في النظرية الأولى) والذي بانقسامها تؤدي إلى بقية الخلايا المرستيمية.
- **عند معراة البذور gymnosperme** : التركيب مختلف ونلاحظ في المنطقة القمية عدة مجموعات خلوية شعاعية.
- **عند مغطاة البذور**: ظهور واضح لمجموعتين من الخلايا خلايا الغطاء (tunica) وخلايا الجسم (corpus).

2.1.2.II. التشكل الداخلي للأوراق Ontogenèse des feuilles

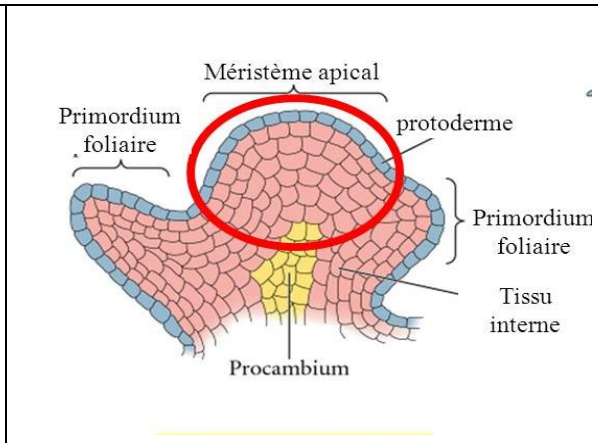
الأوراق تعتبر تمديدات جانبية ذات نمو محدد والبراعم التي بالعكس تتميز بنمو غير محدد. هذه التمديدات (سواء كانت ورقة أو براعم...) متناظرة فوق الساق.

تظهر الأوراق عندما القمة الطرفية تعترض وتصبح مساحاتها كبيرة و ذلك بانقسامات ميتوزية متوازية، تحدث في طبقتين أو ثلاثة للحلقة الأصلية مؤدية إلى ظهور كتلة وبالضبط في قاعدة الحلقة الأصلية، ويؤدي الى أصالة ورقية (initium foliaire) هذه الظاهرة تبدأ بنمو أفقي للقمة المرستيمية والتي تصبح مساحتها قصوى هذه الأصالة الورقية تتطور إلى حدبة على شكل هلال بعد نمو عمودي وتبرز إلى أوالة ورقية (.primordium foliaire) هاتين المرحلتين لخلايا مازالت مرستيمية بحتة.

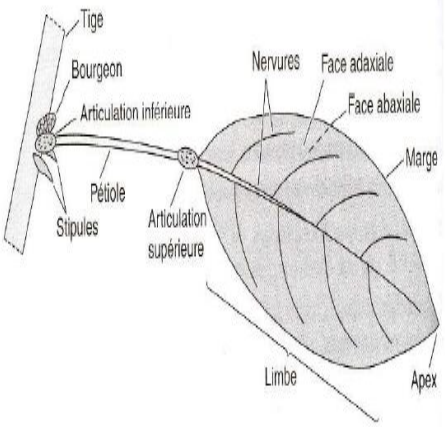
الحلقة الأولية (الأصلية) بعد ظهور الأوالة الورقية تصبح ناقصة ومساحة القمة المرستيمية تعود إلى حالتها الأصلية و تنحصر إلى قيمتها الدنيا، الأوالة الورقية تنمو وتتطور إلى ورقة مخططة (ورقة صغيرة) (ébauche foliaire).

Initium foliaire ⟶ Primordium foliaire⟶ébauche foliaire.

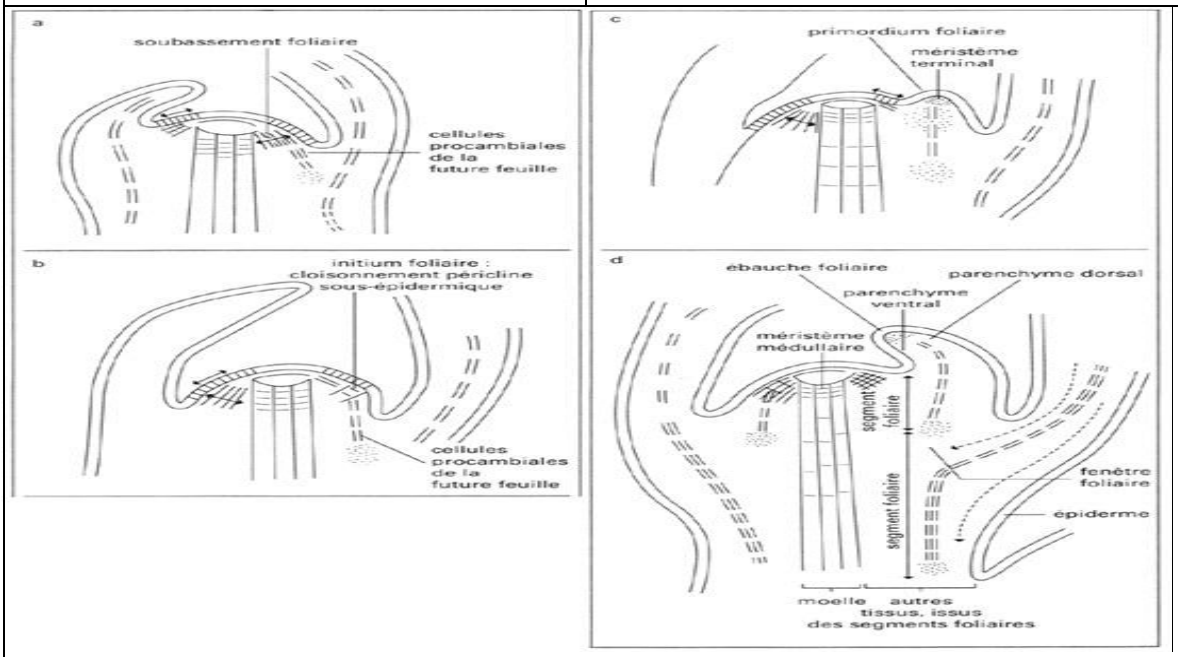
ورقة مخططة أوالة ورقية أصالة ورقية



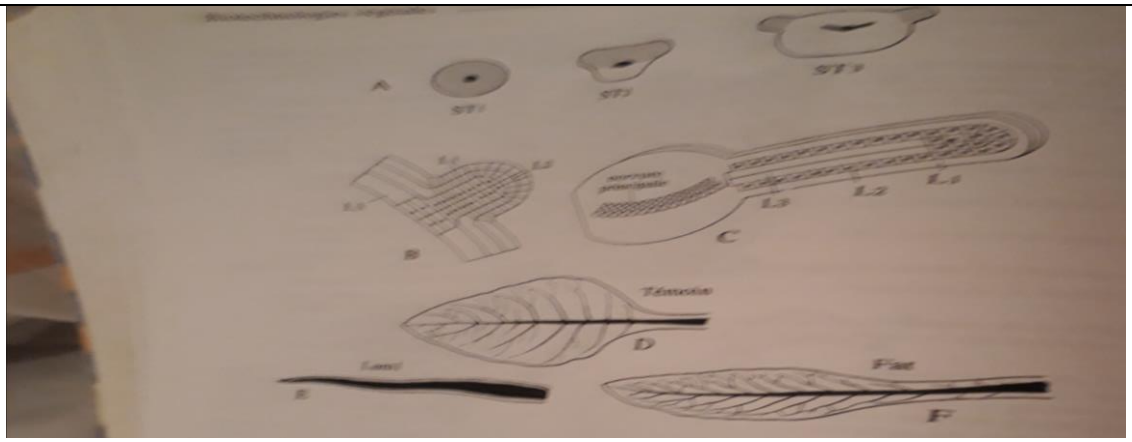
أ-



ب-



ت-



ث-

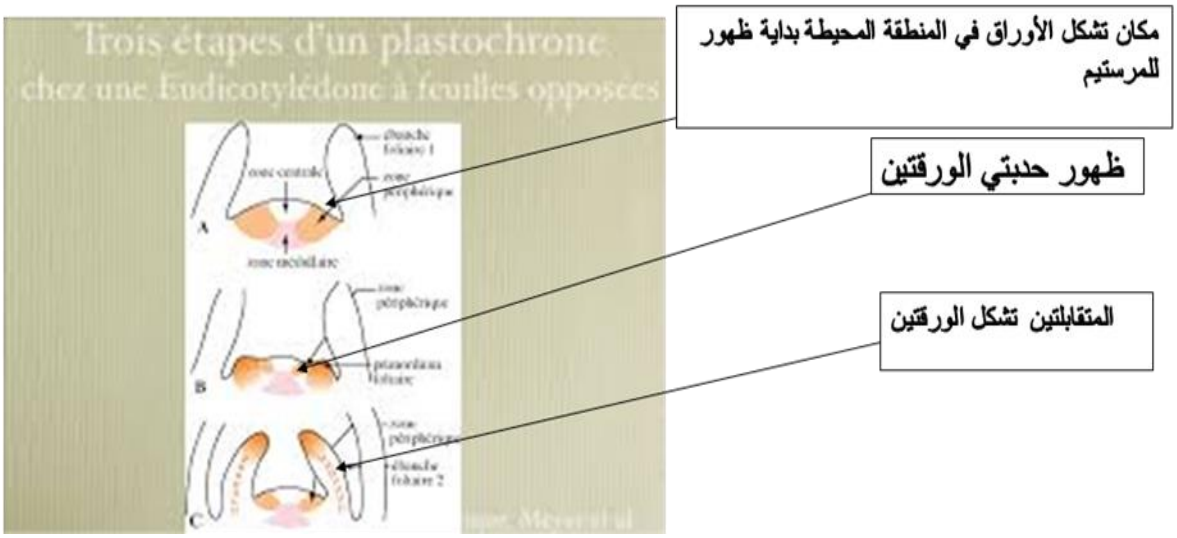
شكل 48(أ-ث). كيفية تشكل الورقة تشكل الوجه الظهري Face ad axiale و الوجه البطني face ab axiale

4.1. الدور الصناعي للأوراق plastochrone

الحلقة الأولية أو المنطقة المحيطية (الأصلية ZP) بعد ظهور الأوالة الورقية تنقص مساحتها تدريجيا ومساحة القمة المرستيمية تعود إلى حالتها الأصلية و تنحصر إلى قيمتها الدنيا، الأوالة الورقية تنمو وتتطور إلى ورقة مخططة.

تتجدد القمة المرستيمية بانقسام خلوي للحلقة الأصلية التي تتواجد في المنطقة المحيطة anneau initial ou zone péripherique. ونفس العملية تتكرر من جديد بعد حين، إذن نشاط القمة المرستيمية دوري ودورته تسمى بـ plastochrone أي الدور الصناعي وبالتالي:

الدور الصناعي Plastochrone هو الزمان الذي ينقضي بين إنتاجين من الأوالات الورقية، كل إنتاج يمكن أن يشمل ورقة واحدة أو ورقتين كما هو الحال في النباتات ذات أوراق متقابلة.



شكل 49. المراحل الثلاثة للدور الصناعي plastochrone الذي يسمح بالتشكل التواتري للأوراق

خلايا الحلقة الأصلية المرستيمية هي خلايا نموذجية يطرأ عليها تغيرات دورية لحالتها المرستيمية تزداد في مرحلة تكوين الأصالة الورقية وتبلغ حدا أقصى في النمو التكاثري الانقسامي في ظهور الأوالات الورقية، ثم ينخفض نشاطها عند مرحلة الراحة. تحت بشرة الأوالة الورقية يبدأ تمييز طلائع الكامبيوم (**pro-cambium**) الذي يعتبر مبدأ في تكوين الأنسجة الناقلة وكذا البرنشيم.

حسب **BUVAT** وبعد دراسة سيتولوجية للقمة المرستيمية أكد أن النمو غير المحدد للمرستيمات ناتج عن وجود توازن غير مستقر ما بين التمايز و التمايز الرجعي.

3.1.2.II. مفهوم الفيلوتاكسيا (ترتيب الأوراق - phyllotaxie)

أصل الأوراق يبدأ في منطقة الجنينية في القمة المرستيمية للساق، وبالضبط على قاعدة الحلقة الأصلية قبل أن تبلغ تمر الورقة على عدة مراحل، معروفة:

b. أصالة ورقية (***initium foliaire***)

c. أوالة ورقية (***primordium foliaire***)

d. ورقية مخططة (***ébauche foliaire***)

II.1.3.1.2. تعدد الترتيبات الفيلوتاكسية:

الترتيبات الفيلوتاكسية ميزة للعائلة النباتية جنسا ونوعا ومنها

1- الترتيب المنفرد أو متبادل (**alternos, isolés**) أي ورقة في كل عقدة؛

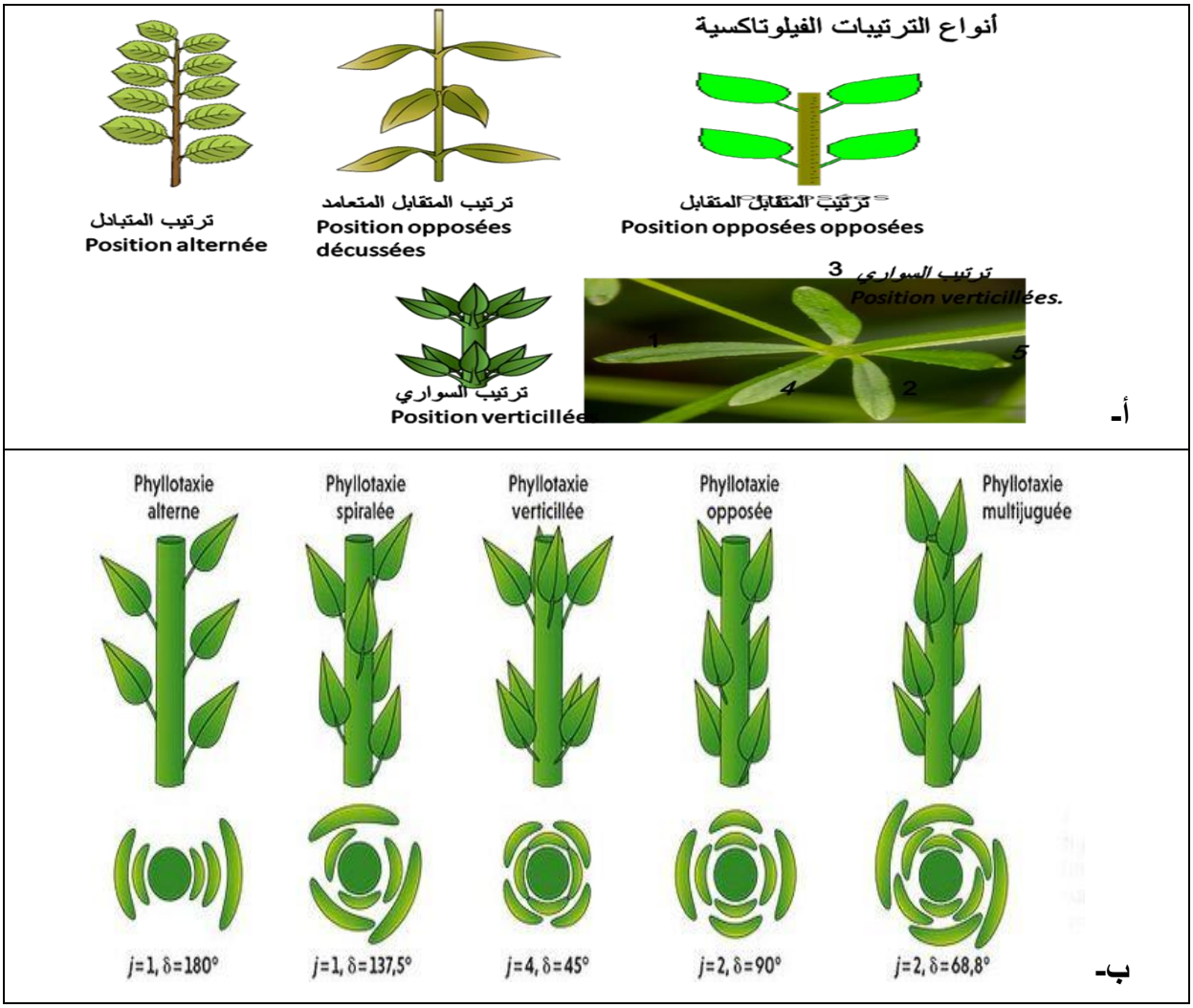
2- الترتيب المتقابل (**les feuilles opposées**)؛

3- ترتيب متقابل متقاطع .(**opposées décussées**) ؛

4- الترتيب السواري (**verticillées**)؛

5- الترتيب اللولبي أو الحلزوني (**spirale**).

ترتيب الأوراق لا يحدث عن طريق الصدفة لكن بقوانين.



شكل 50(أ-ب). مختلف أنواع الترتيبات الفيلوتاكسية للأوراق و كذا قيم زوايا التباعد حسب كل ترتيب

بالنظر إلى الاختلاف في أنواع ترتيب الأوراق على السيقان طرحت نظريتين:

النظرية الكلاسيكية: نظرية الحلزون المولد (spirale génératrice) كل الأوراق مرتبة حسب حلزون واحد. حاليا هذه النظرية متروكة لعدة أسباب:

- لا تأخذ بعين الاعتبار الواقعية الفيلوتاكسية.
- لا تأخذ بعين الاعتبار الحالات غير العادية وكذا الحالات العادية.
- من المستحيل وجود حلزونة وحيدة في ادراج الأوراق ذات زاوية انحرافية أو تباعد ثابتة.

النظرية الحيدثة PLATEFOL تعدد الحلزونات

هذه النظرية تتعارض قطعيا لوحدانية الحلزونة المولدة، كما أثبت **PLANTFOL** عندما وضح نشاط المرستيم القمي الساقي، بالعكس من النظرية الأولى هذه النظرية تأخذ بعين الاعتبار الواقعية الفيلوتاكسية، وكذا كل الترتيبات الملحوظة في الطبيعة عادية كانت أو غير عادية.

زاوية الانحراف مقدرة بالطريقة التالية ابتداءا من الورقة المختارة، نتبع اندماج أوراق حتى لقاء ورقة تطابق تماما الورقة المختارة وعدد الدورات حول الساق هو بسط كسر nominateur d'une fonction) وعدد الأوراق المصادفة تعتبر مقام لكسر. لكن في الترتيب الحلزوني من الصعب والمستحيل ورقتين مطابقة بالضبط عدد الحلزونات مصادفتها عند النبات تكون غالبا حسب سلسلة fibonacci حيث كل رقم هو مجموع الرقمين السابقين (1،،32،5،8،11....)شكل 51 .

كل ورقة (ébauche foliaire) في الترتيب الحلزوني تكون في اتصال الورقتين الخارجيتين التي تكون بقربها مباشرة وتبين حلزونتين تدور بالعكس إحداها يسارية (senestre) والأخرى باليمين (dextre) وتسمى بالحلزونة (parasitique de contact).

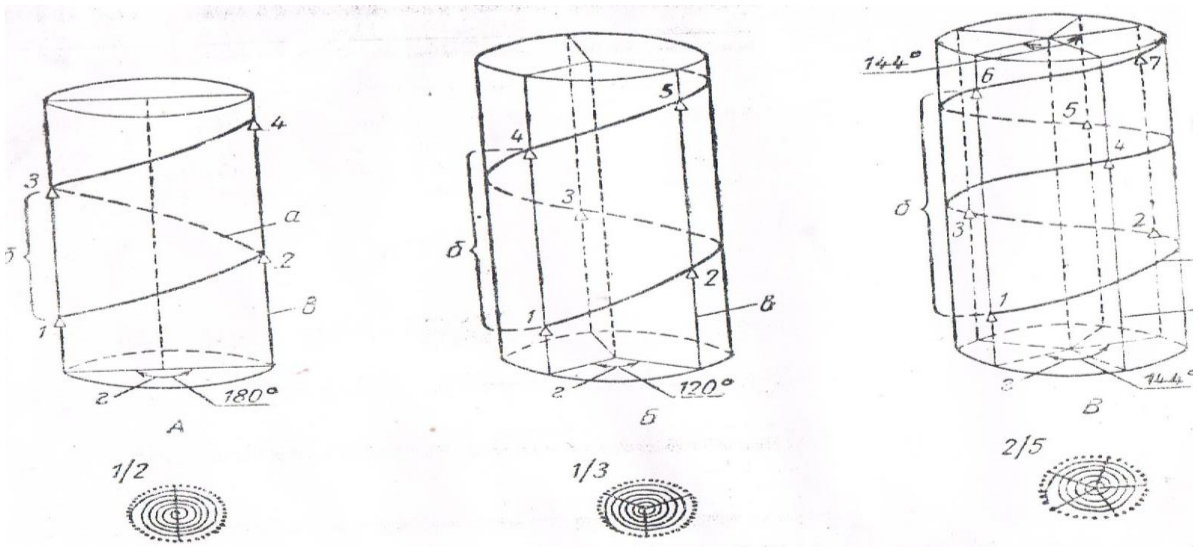
من خلال هذه النظريات يمكن حساب زاوية التباعد angle de divergence لكل نوع نباتي. يمكن تقدير زاوية التباعد و ذلك بحساب عدد الدورات التي يقطعها الحلزون الورقي على عدد الأوراق التي يمر بها دون احتساب أول ورقة انطلق منها حسب هذا القانون

زاوية التباعد أو الافتراق الزاوي هي عدد الدورات التي يقطعها الحلزون الورقي \ عدد الأوراق التي يمر بها الحلزون شكل (51).

A. عند الذرة Zea mays

B. عند الكارك carex riparia

C. عند الخوخPrunus domestica



شكل 51. بعض نماذج نظم الأوراق على الساق

3.3.1.2.II. متسلسلة فيبوناتشي في النبات

أرقام فيبوناتشي أو متسلسلة فيبوناتشي هي نظام ترقيم مرتبط بالطبيعة. تظهر في كل مكان في الطبيعة، فنراها في ترتيب أورق النباتات، إلى النمط الذي تظهر به أوراق الزهور والبتلات، وكذلك أكواز الصنوبر، والأناناس. أرقام فيبوناتشي تنطبق على نمو كل شيء حي، بما في ذلك الخلية، وحبة القمح، وخلية النحل، وجميع الكائنات الحية(**شكل 52**).

تنمو النباتات بطرق أكثر فعالية. والعديد من النباتات تُظهر أرقام فيبوناتشي في ترتيب الأوراق حول الجذع. كما تظهر هذه الأرقام في بعض أكواز الصنوبر وأكواز التنوب ، وكذلك الإقحوان وعباد الشمس. ونباتات أخرى عديدة، مثل النباتات العصارية، كما تظهر الأرقام في بعض الأشجار الصنوبرية وكذلك في تفرعات جذوع الأشجار, وفي الحلقات على جذوع النخيل.

لماذا تحدث هذه الترتيبات؟ في حالة ترتيب أوراق النباتات قد تكون ذات صلة بتحقيق أقصى قدر من الحيز لكل ورقة؛ للتعرض لأكبر كمية من الضوء الساقط على كل واحدة **(شكل 52)**.

تظهر أرقام فيبوناتشي أيضاً عندما نقوم بالدوران حول جذع النبات ونعد الأوراق التي تقابلنا حتي نقابل الورقة التي تقع مباشرة فوق أول ورقة بدأنا العد منها وإذا قمنا بالدوران في الاتجاه المضاد حول الجذع وقمنا بعد الأوراق سنجد أن عدد الأوراق وعدد اللفات تمثل أعداد فيبوناتشي.

على سبيل المثال: إذا بدأت من أحد الأوراق وقمت بالدوران حول جذع النبات 3 دورات حتى تصل لورقة تقع مباشرة فوق الورقة التي بدأت العد من عندها ستجد عدد الأوراق التي قابلتك 5 أوراق, وإذا قمت بالدوران في الاتجاه المضاد ستدور 2 دورة فقط وستجد عدد الأوراق 5 أوراق وستلاحظ أن 2, 3, 5 هي أعداد متتالية في متسلسلة فيبوناتشي**(شكل 52)**.

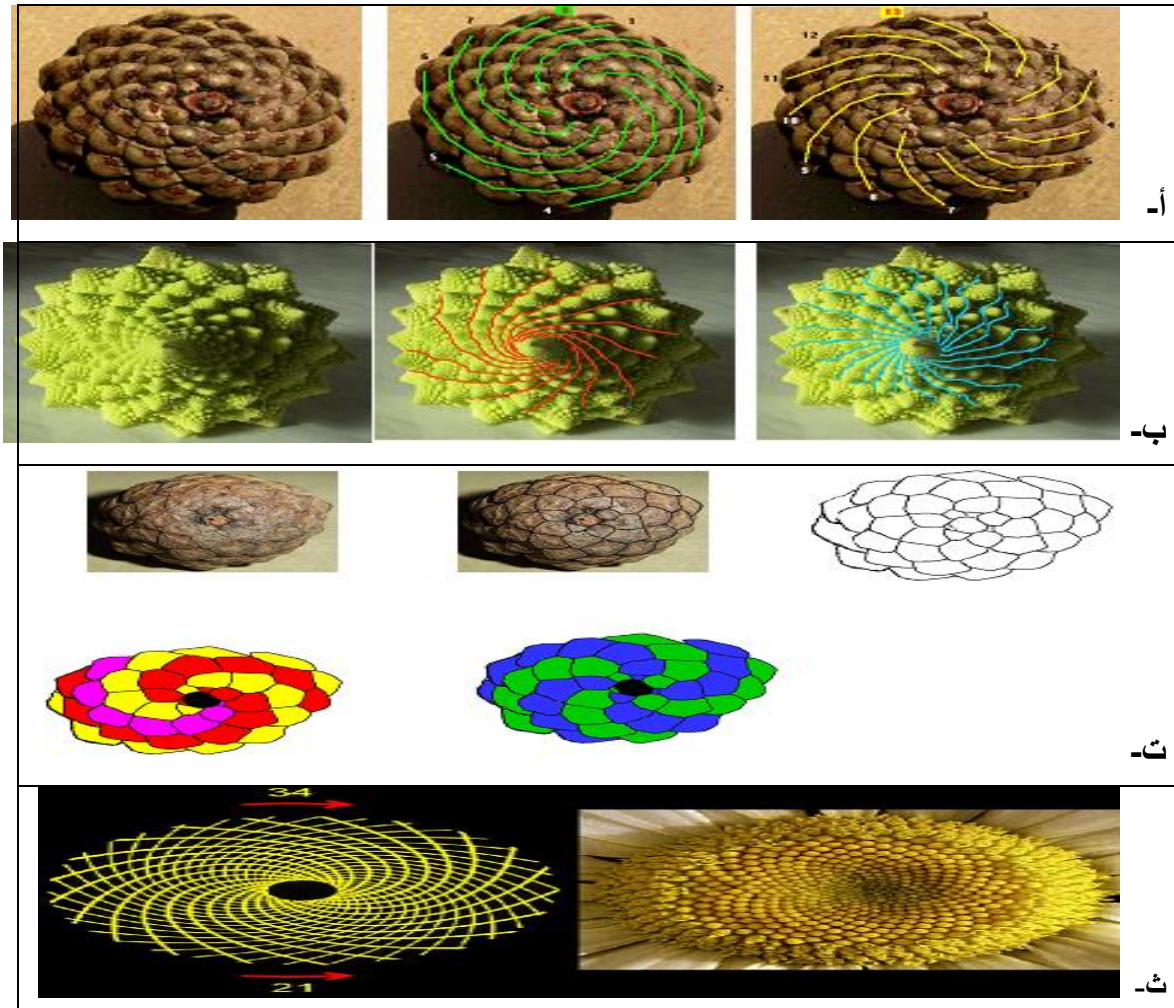
ترتيب الأوراق ومواضع ترتيب الأوراق على الجذع. وتداخل الأوراق على هذا النبات في شكل حلزوني للسماح للتعرض الأمثل لأشعة الشمس. إذا ما طبقنا النسبة الذهبية على دائرة يمكننا أن نرى كيف أن هذا النبات يظهر أرقام فيبوناتشي.

من خلال تقسيم الدائرة إلى النسب الذهبية، حيث نسبة طول القوس تساوي النسبة الذهبية، نجد زاوية القوس تكون 137.5 درجة في الواقع، هذه هي الزاوية التي تتخذها الأوراق المتجاورة حول الجذع. ويلاحظ هذه الظاهرة في العديد من أنواع النباتات**(شكل 52)**.

في حالة أكواز صنوبر أو الأناناس، نرى مجموعة مزدوجة من الحلزون – واحدة تسير في اتجاه عقارب الساعة وواحدة في الاتجاه المعاكس. عندما تحسب عدد الحلزونات في المجموعتين، يتضح أن المجموعتين تكون أرقام فيبوناتشي متتالية **(شكل 52)**.

لاحظ تلك الحلزونات في الصور التالية وقم بعدها ستجد أنها تحقق أرقام فيبوناتشي وبالمثل، عباد الشمس فإن ترتيب البذور يأخذ شكل حلزوني. وهذه ميزة بيولوجية لأن هذا الشكل الحلزوني يسمح بزيادة عدد البذور التي يمكن أن تكون معبأة في الرأس الى أقصى حد ممكن. أنظر الصورة التالية وقم بعد الحلزونات في اتجاه عقارب الساعة وضد عقارب الساعة ستجدها تحقق أرقام فيبوناتشي.

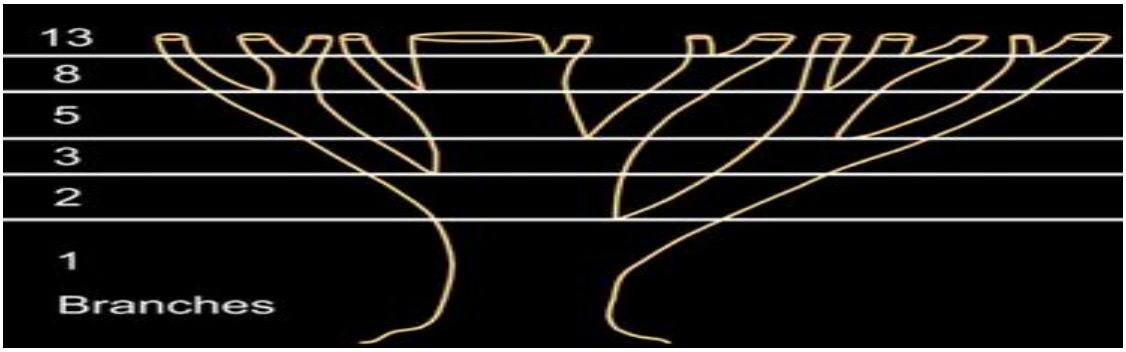
كما أن العديد من ثمار النباتات من الداخل تكون مقسمة إلى أجزاء وهذه الأجزاء تكون أعدادها مثل أرقام فيبوناتشي ويمكن أن نلاحظ وجود نظام فيبوناتشي في ثمرة الموز تحتوي من الداخل على 3 أقسام والتفاح يحتوي 5 أقسام كذلك، العديد من الزهور لديها عدد من البتلات تتبع أرقام فيبوناتشي. أنظر الصورة التي أمامك وعد أوراق تلك الوردة. ستجد 5 ورقات في الخارج , 8 ورقات في الداخل وهذه أرقام فيبوناتشي**(شكل 52)**.



شكل 52(ا- ث) .اشكال النبات حسب متسلسلة فيبوناسي

وكذلك تفرعات جذوع الأشجار تتبع أرقام فيبوناتشي حيث نلاحظ أن الجذع الرئيس يتفرع إلى فرعين أحد هذين الفرعين يثبت على هذا الوضع والفرع الأخر يتفرع إلى فرعين يكون لدينا ثلاثة افرع أحدهم

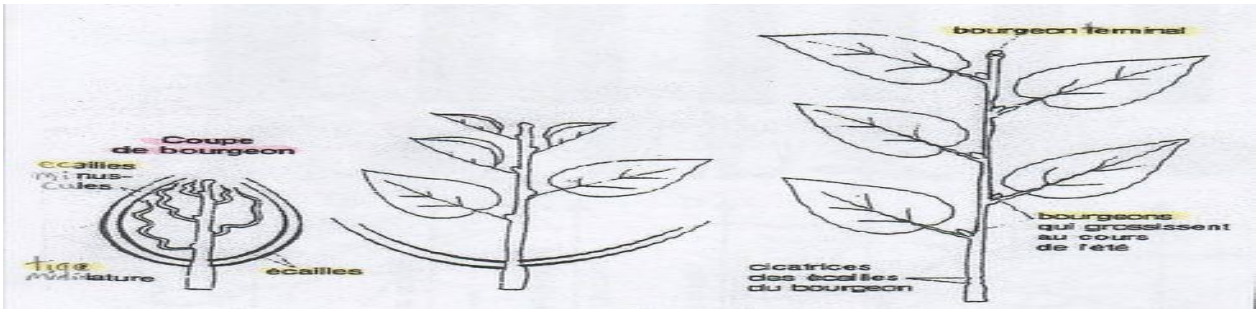
يثبت والإثنين الأخرين كل واحد يتفرع إلى فرعين وهكذا تتبع الفروع متسلسلة فيبونتشي. أنظر الصورة التالية:



شكل 53. انتظام الجذع الرئيسي و الاغصان الثانوية حسب متسلسلة فيبوناتشي

4.1.2.II. تشكل و نشوء للبراعم الجانبية Ontogenèse des bourgeons axillaires

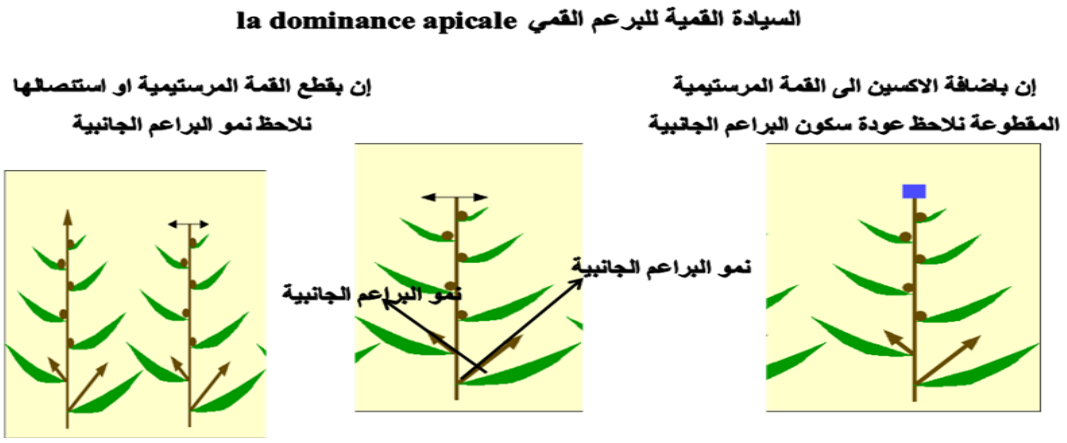
البراعم الابطية تتسبب في ظهور فروع جانبية للساق بنفس الطريقة التي رأيناها فيما يخص القمة المرستيمية . في إبط الورقة توجد طبقتين أو ثلاثة من الخلايا تحت البشرة تكون كتلة مرستيمية ابتدائية (تمايز رجعي) والتي تعتبر منشأ البرعم الابطي للبراعم الابطية تؤدي إلى تكوين سيقان ورقية ثانوية. إذن أصل السيقان الورقية خارجي المنشأ (**Exogène**).



شكل 55. بنية البرعم و كيفية توضع البراعم عند النبات (نهائي او طرفي)

4.1.2.II. 1. السيادة القمية

تتشكل البراعم بنفس طريقة تشكل الأوراق و لكن هناك براعم جانبية لا يمكنها ان تنمو الا وفق ظروف و السبب الرئيسي ما يعرف بالسيادة القمية للبرعم ألقمي **la dominance apicale** الذي يثبط في وجود الاكسين البراعم الجانبية . هناك تجارب أثبتت أن البرعم ألقمي هو المسئول عن عدم نمو البراعم الجانبية

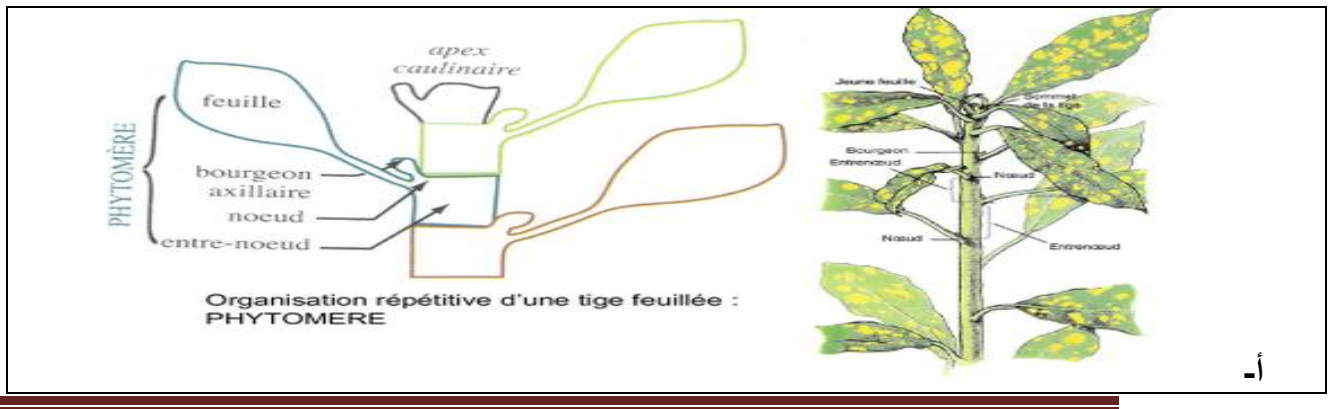


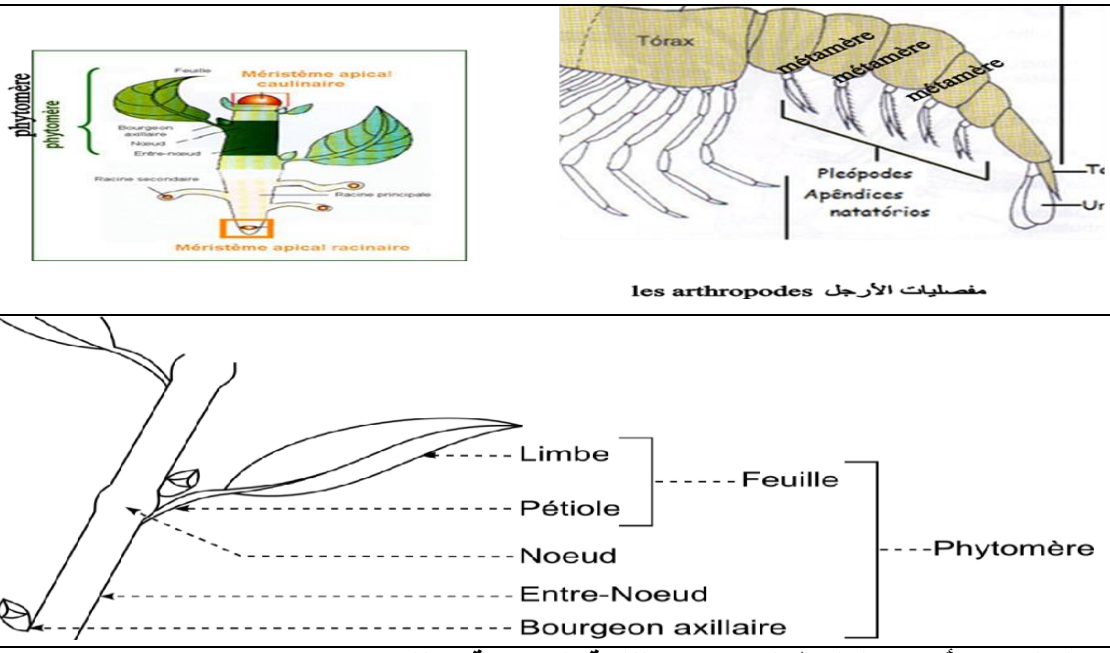
شكل 56 . تجربة توضيحية لعملية قطع و استئصال Ablation القمة الطرفية

5.1.2.II. مفهوم الفيتومار Notion de phytomères végétatifs

إن من النشاط الرئيسي للمرستيم الساقي MAC هو تكوين الأوراق حيث تظهر العقد كل عقدة تحمل ورقة أو اثنان أما عن المسافة بين الأوراق التي تتشكل و التي تليها فتحدث هناك استطالة خلوية Elongation cellulaire المرستيم المسؤول عن هذه الاستطالة الخلوية هو المرستيم البيني, méristème intercalaire يطلق على هذه الاستطالة بين العقدتين مصطلح السلامية entre-nœuds تشكل لنا كل من الورقتين – العقدتين و السلامية ما يسمى ب الوحدة الساقية phytomère إن هذه الوحدات الانباتية تتكرر بطريقة ريتمية مكونة الشكل المعماري للنبات apparition rythmique d'un plusieurs fragment de tige appelé phytomère

إن من عجائب الكون آن هذه الوحدات المكررة و المنتظمة لا تتواجد عند النبات فقط بل لوحظت عند المملكة الحيوانية و بالضبط عند مفصليات الأرجل les arthropodes يطلق عليها مصطلح métamère و هنا تتجلى قدرة الخالق سبحانه و تعالى شكل (57) .





شكل 57 (أ-ت). النشاط المرستيمي للقمة الخضرية (الفيتومار phytomère) و مقارنتها مع الوحدات التركيبية المتتالية لمفصليات الأرجل Métamère

II.1.5.1.2. تشكل السيقان

يكون النمو الطولي للساق بإضافة خلايا جديدة تنتج من انقسام المرستيم الطرفي العلوي ثم عملية استطالة الخلايا والتي تحدث في منطقة أسفل منطقة المرستيم القمي وتتسبب استطالة الخلايا في الزيادة الحجمية والراجعة لزيادة الفجوات في الخلايا ثم تبدأ عملية تميز الخلايا حيث تتكون مختلف أنواع الأنسجة في لساق الناضجة. هذا وقد يحدث انقسام الخلايا في الساق عند مناطق بعيدة عن طرف الساق العلوي. فقد يتكون المرستيم méristème intercalaire

II .1.2. 6. مفهوم القطبية و التناظر عند النبات

أ- القطبية: polarité

تبدأ مبكرا في الانقسامات الخلوية الأولية للزيقوط تتمثل في الاختلاف في العضيات الخلوية في العضية وتوجيهها داخل الخلية يؤدي إلى ظهور مناطق مستقطبة كهربائيا (polarité) الذي يتميز الى قطبين ذا ميزات مختلفة، لذلك أن للنبات مركز قطبية ولهذه القطبية نتائجها المرفولوجية. في النبتة في الجنين polarité apico-basal في الأنسجة توجد القطبية، لكن يمكن حدوث تغيير القطبية وهذا في ظروف اصطناعية.

ب- التناظر:(symétrie)

ما يميز معظم النباتات والحيوانات وجود حور للتناظر ويوجد حتى في البلورات. التناظر هو أفضل تعبير عن القطبية (polarité) التي تنتج في توزع النسيج والأعضاء بشكل متناظر حول محور أو عدة محاور.

- **التناظر الشعاعي : (symétrie radiale)**

كما هو الحال في الجذور والبقايا الرئيسية حيث تتوزع النسيج والأعضاء الجانبية لعدة مستويات أو محاور. يوجد عموما في النباتات الرئيسية (طحالب، فطريات) وكذا النباتات الراقية.

- **التناظر الثنائي الجانبي:**

يتصف بوجود مستويين فقط للتناظر يكونان متعامدين مثل الصباريات.

- **التناظر الجانبي الظهري البطني:**

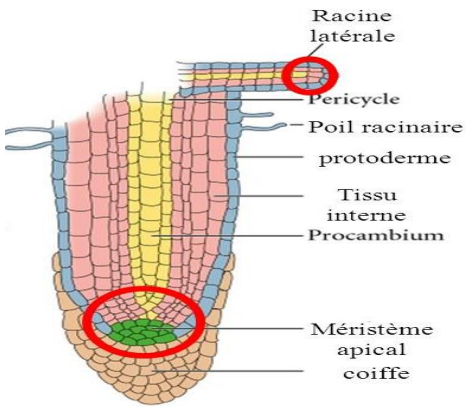
يتميز بوجود سقوط واحد يقسم العظم الى قسمين متماثلين أيمن وأيسر ، الا أن الوجه الظهري لا يماثل الوجه البطني. كما هو الحال عند الورقة (الوجه الظهري – الوجه البطني)

- **اللاتناظر : (absence de symétrie)** ويعتبر نادر الوجود في الطبيعة

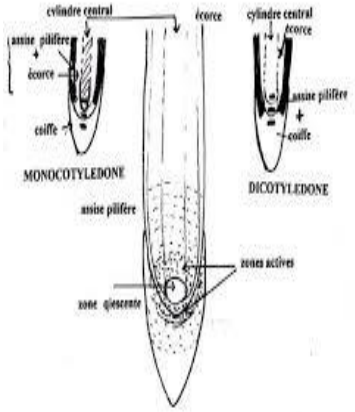
.

II .2. 2. تركيبة و نشاط المرستيم الجذري:

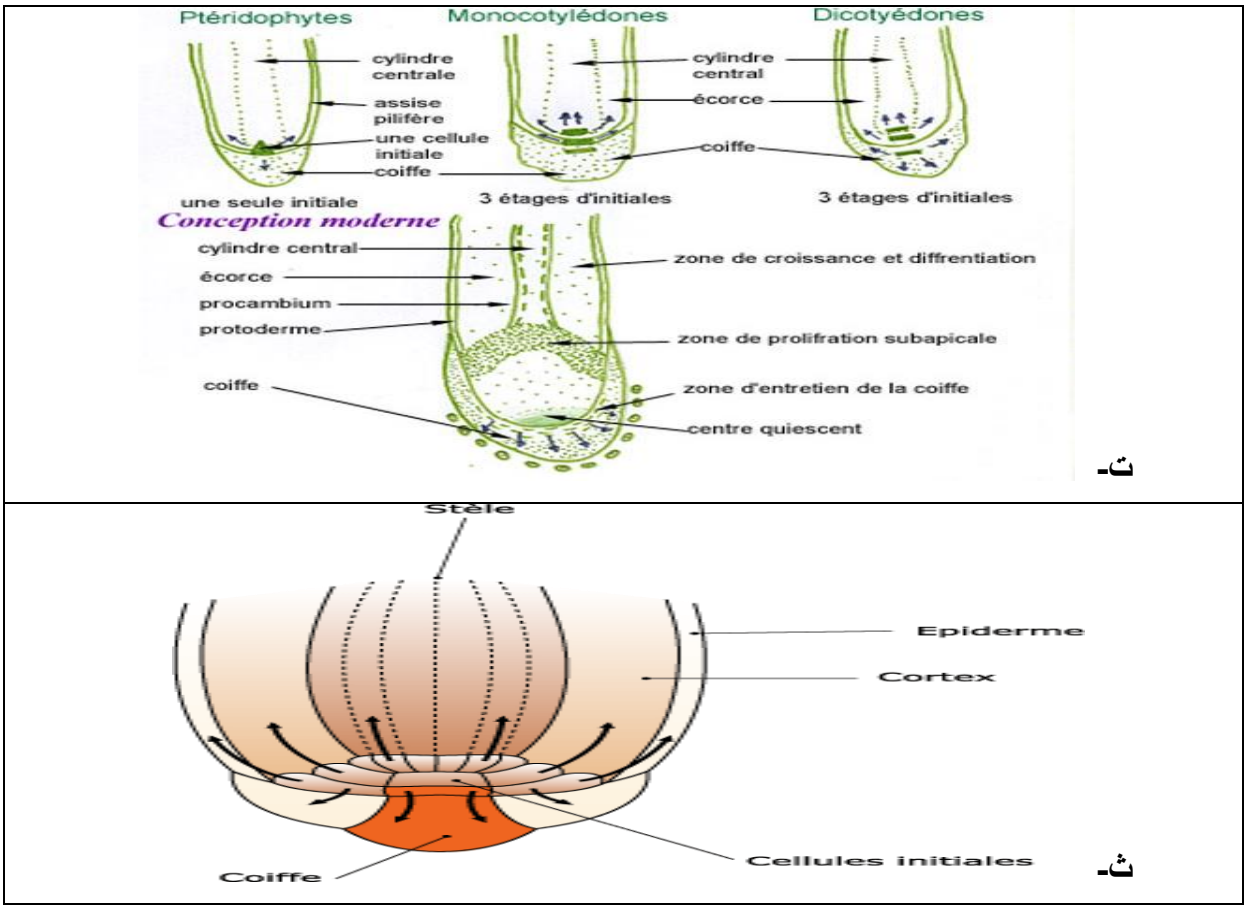
تركيب المرستيم الجذري أبسط بكثير من تركيب المرستيم الساقي .ينشا في المرحلة الجنينية خلال التشكل الجنيني فهو سابق التشكل Préformé و هو أصل الجذر. المرستيم الجذري يعتبر محور متفرع لا يوجد فيه تمديدات جانبية مباشرة حول القمة الطرفية، الجذور الجانبية تظهر دائما وعادة بعيدة شيئا ما من القمة المرستيمية. كذا يتميز هذا المحور من الناحية السيتولوجية مجموعات خلوية طولية.



أ-



ب-



شكل 58 (ا-ث) . بنية المرستيم الجذري القمي

II .2.2. 1. تنظيم المنطقة الخضرية الجذرية

المرستيم الجذري هو أصل الجذور الابتدائية و يؤمن النمو الطولي

II .2.2. 1 .1. وظيفة الجذور

أ- نقل الماء والغذاء بواسطة الأنسجة المتخصصة (الخشب –اللحاء)

ب- امتصاص للأملاح المعدنية والماء

ت- خزن الغذاء:

حيث يتحور الجذر إلى وظيفة تخزينية، ففي ثنائيات الفلقة فإن كامل الغذاء المرسل إليه عبر اللحاء يستهلك جزء صغير منه ويخزن الباقي مثل اللفت وشمندر. أما في أحاديات الفلقة الحولية فإن الغذاء يستهلك ولا حاجة له لتخزينه، لأنها نباتات حولية حيث يستعمل الغذاء فيها للنشاط الانقسامي، مثل القمح والشوفان والشعير .يكون تخزين الغذاء في أحاديات الفلقة المعمرة في أعضاء أخرى مثل الجذمور أو منطقة التاج أو بصيلات.وفي النباتات ثنائية الحول، مثل البقدونس والشمندر والجزر،

فإن الغذاء المخزن في الجذر خلال العام الأول يستهلكه النبات في العام التالي لإنتاج بذور أو وحدات تكاثرية.

ث- إيجاد صلة بين النباتات والمتعضيات الحيوية

إيجاد صلة بين النباتات و الاحياء الدقيقة الحيوية الموجودة في التربة، كبكتريا المستجذرة المثبتة للآزوت الجوي في جذور البقوليات، مثل العدس وفول الصويا والفول العادي، حيث أن هذه الجذور تقوم بإفراز مواد خاصة تتغذى عليها هذه البكتريا فتقوم هي بدورها بتثبيت الآزوت الجوي محققة الفائدة للتربة والنبات معاً.

ج- التكاثر

للجذر وظيفة تكاثرية كما في نباتات البطاطا الحلوة والهليون والفصة التي تعتمد على جذورها في التكاثر بعد رعيها من قبل الحيوانات.

II .2.2.2. تشكل الجذور الابتدائية

تقسم الجذور إلى جذور ابتدائية و ثانوية .يتكون الجذرالابتدائي طوليا من ثلاث مناطق خلوية مختلفة وهي من الأسفل إلى الأعلى على التوالي :

- **المنطقة المرستيمية : zone méristématique**

و هي محاطة بمنطقة خلوية يطلق عليها القلنسوة خلايا هذه الأخيرة متجددة من المنطقة المرستيمية تسمح بتغلغل و اختراق الجذر للتربة بإفراز مواد تساعدها في التغلغل في التربة و تحلل مكونة وسطا تعيش فيه الكائنات الحية الدقيقة مثال البكتيريا المثبتة للنتروجين في التربة مكونة ما يسمى

- **منطقة الاستطالة: zone d'élongation**
- **منطقة النضج : أين تتميز خلايا البشرة مكونة الاوبار ماصة rhizoderme**

II.2.2. 2. 1. البنية التشريحية للمقطع الطولي للجذر:

البنية التشريحية للمقطع الطولي توضح أن الجذور الابتدائية تتكون من النسج التالية:

القلنسوة- منطقة خلايا المركز الهامد- منطقة النسج غير المتمايزة- منطقة الأوبار الماصة و المنطقة الفلينية شكل (59).

- **القلنسوة**

هي مجموعة من الخلايا البرنشيمية الحية تكثر فيها الفجوات وتتآكل باستمرار في النوع النباتي الواحد. حجمها دائما ثابت ولكن الحجم متغير بين الأنواع - طولها لا يزيد عن1 مم .(تتواجد في قمة الجذر من الأسفل بشكل عام في كل النباتات ما عدا النباتات المائية إلا في حالة نبات الياسنت المائي الذي تحيط

بجذوره الطافية قلنسوة طولها 1 سم لتحميه من الحشرات وعادة ما تحيط إحاطة كاملة بمخروط قمة النمو الميريستيمي للجذر.

منشأها ميرستيم الكاليبتروجين الذي يقع بين مخروط النمو والقلنسوة في أحاديات الفلقة مثل القمح. أما في ثنائيات الفلقة مثل الفول فيكون المنشأ ميرستيم الكاليبتروجين والدرماتوجين. تقوم القلنسوة بالوظائف التالية:

- حماية القمة النامية؛
- مركز للانتحاء الأرضي الموجب؛
- مصدر غني بالطاقة للخلايا الجنينية؛
- تسهل اختراق الجذر للتربة بفضل الإفرازات المخاطية الناتجة عن خلاياه.

بما أن منطقة بقايا خلايا القلنسوة المتحللة من جهة و من جهة ثانية فهي تفرز مادة لزجة على شكل هلام نباتي(mucilage) يسهل عملية تغلغل الجذور favorise la pénétration des racines dans le sol في التربة فهي أذا تشكل وسط نمو للبكتيريا العقدية و الأحياء الدقيقة الموجودة في التربة و بالتالي بقايا القلنسوة و هذه البكتيريا تشكل وسط يطلق عليه وسط Rhizosphère و هو وسط حول الجذور يحوي الأحياء الدقيقة و ما تبقى من خلايا القلنسوة المنحلة و المواد اللزجة التي تفرزها هذه الاخيرة.

Reste des cellules du coiffe+micro-organismes (azotobacters) =rhizosphères

- **منطقة خلايا المركز الهامد centre quiescent**

وظيفتها تلوين المواد المشجعة على الانقسام مثل الهرمونات أو أنها تقوم بتصنيع تلك الهرمونات. خلاياها تتصف بما يلي: 1 -البروتين فيها تركيزه منخفض 2- الحمض نووي ريبوزي منقوص الأكسجين والحمض نووي ريبوزي كميتهما قليلة 3 -السيتوبلاسم فيها قليل 4- الشبكة الإندوبلاسمية (البلاسما الداخلية) كميتها قليلة 5- كمية الميتوكوندريا فيها قليلة. ووجد أن عدم نشاطها يعود لموقعها وليس لصفات خاصة بالنسيج فمثلاً لو زرع هذا النسيج في بيئة ملائمة فإنه ينشط وينقسم.

- **منطقة النسج غير المتمايزة (zone méristématique +zone d'élongation)**

مسؤولة عن نمو الجذور طولاً ويعود ذلك إلى: 1- الانقسام المتكرر. 2 - تطاول هذه الخلايا.

أقسامها:

1. منطقة الميرستيم القمي.
2. منطقة الاستطالة.

وهي منطقة مخروطية خلاياها تنقسم باستمرار وذلك لتعويض الخلايا التي فقدت بالاستطالة أو بالتمايز.
وتتصف خلاياها بما يلي:

1. طولها لا يتجاوز 1 مم؛

2. فجواتها معدومة ؛

3. البروتوبلازم كثيف ومركز؛

4. أنويتها ضخمة؛

5. جدرها رقيقة؛

يبلغ طول منطقة الاستطالة أو القمة النامية من 1 إلى 10 مم. خلاياها لا تنقسم بل تستطيل ويختلف معدل الاستطالة من 2 إلى 10 مم يومياً حسب نوع وظروف النبات.

- **منطقة الأوبار الماصة zone des poils absorbants**

طولها من(2 إلى 15 مم) وتمتاز بأنها تتقدم باستمرار مع نمو الجذر وهي في حالة تجدد مستمر أي تنشأ أوبار فتية دائماً من استطالة خلايا البشرة وبالتالي فإن الأوبار تلامس تربة جديدة دائماً مع كل اندفاع جديد نحو الأسفل من قبل الجذر وهذا يفيدنا في معرفة أهمية الأوبار الماصة في اختيار النباتات المتحملة للجفاف ومعدل الاستطالة اليومي يختلف من نبات إلى آخر فهو من 2 - 10 ملم يومياً.
أصل الوبرة الماصة خلية بشرة تطاول جدارها الخارجي وشكل نتوءاً هاجر إليه كل من السيتوبلاسما والنواة. ولهذه الوبرة إفرازات مخاطية وتفيد في:

1. التصاقها بحبيبات التربة.

2. تفكيك المركبات الكيميائية وخاصة الفوسفورية منها.

3. تقوم الوبرة بامتصاص محلول التربة وبالتحديد شوارده وإذا غابت الشوارد المعدنية من الوسط أو لم تتوفر في منطقة الامتصاص فبعض النباتات تعتمد على الفطور في عملية التغذية شكل (59).

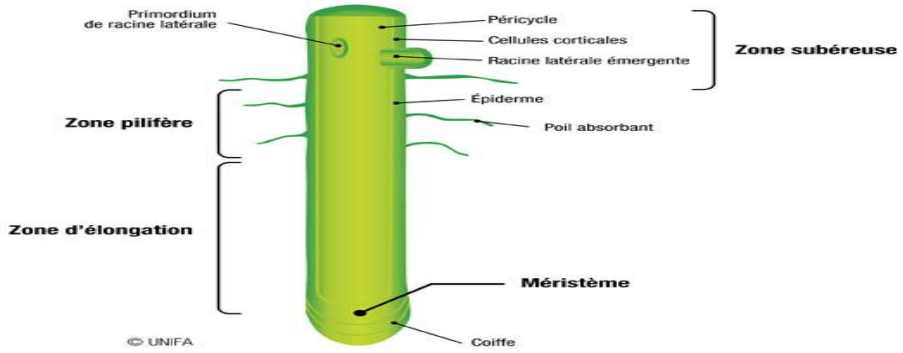
إن الاوبار الماصة ناتجة عن تمايز خلايا البشرة الأولية أين تكون مجموعة من الخلايا الأولية و تبدأ في التمايز تدريجيا إلى فئتين من الخلايا

أ- طبقة خلوية تلعب دور واقي تكون منتبجة نتيجة تكدس الماء tissus de revêtement

ب-طبقة خلوية يتم فيها عملية بناء و استقلاب النشاء لتكوين الحمض النووي تراكم هذا الأخير يؤدي إلى تكوين الوبرة الماصة trichoblastes

- **المنطقة الفلينية**

وهي منطقة الجذور الجانبية وهي المنطقة الأقرب إلى سطح التربة وتحاط بطبقة من الفلين وفيها تكون النسج قد أكملت تمايزها وتشكل المساحة العظمى من الجذر، ومنها نلاحظ نشوء جذور جانبية.



شكل 59. البنية التشريحية للمقطع الطولي للجذر

II .2.2. 2. 2. العوامل المؤثرة على نمو الجذور

- الانتحاء - العوامل الوراثية - مستوى الرطوبة الأرضية - درجة الحرارة - خصوبة التربة - طبيعة التربة - تهوية التربة ووجود الأوكسجين.

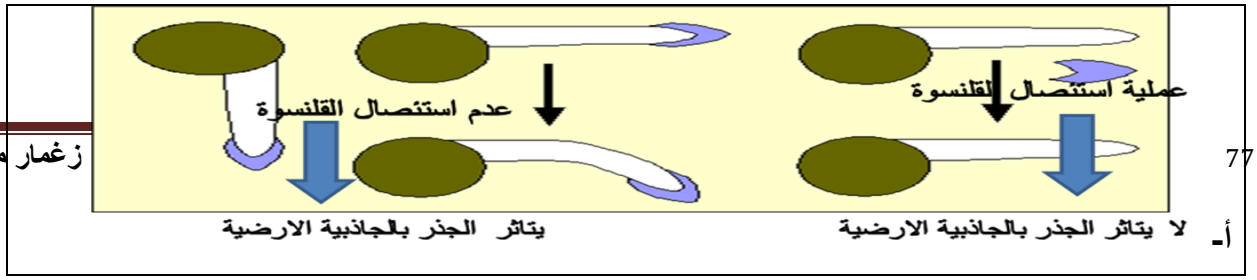
- **الانتحاء**

يعرف الانتحاء بأنه استجابة الجذر للظروف البيئية السائدة ويحدد شكل واتجاه الجذر يتمثل في :

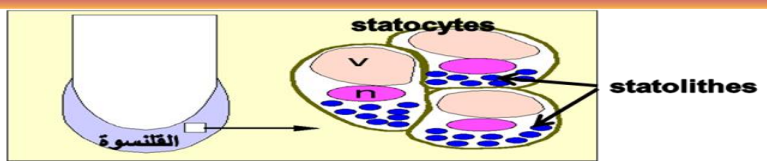
- انتحاء أرضي موجب يستجيب الجذر للجاذبية الأرضية؛
- انتحاء مائي موجب ويستجيب الجذر بأن يتوجه إلى أماكن الرطوبة العالية؛
- انتحاء ضوئي سالب يخالف فيه الجذر مصدر الضوء.

اثبت Charles darwin أن النظام المسؤول عن الانتحاء في الجذر هو القلنسوة حيث لاحظ أن نمو هذا الجزء يكون عكس الضوء و في اتجاه الجاذبية الأرضية و ذلك من خلال تجربة قام فيها بنزع جزء القلنسوة في الجذر و عرضه للضوء فلاحظ أن النمو يكون بـ الـ ذ سـ بة للجزء المنزوع القلنسوة اتجاه الضوء بينما الجذر الذي يحوي القلنسوة ينمو عكس اتجاه الضوء شكل .

فسرهذه النظرية بان القلنسوة تحتوي على حبيبات نشوية كبيرة الحجم amyloplastes يطلق عليها مصطلح sthatolithes تتواجد هذه الحبيبات في خلايا يطلق عليها sthatocytes .



ملاحظة : إن خلايا القلنسوة التي تحوي هذه الحبيبات النشوية يطلق عليها مصطلح **statocytes**



ح-

شكل 60(ا و ح). دور القلنسوة في عملية انتحاء الجذر و خلايا ال statocytes

http://uel.unisciel.fr/biologie/module1/module1_ch04/co/apprendre_ch4_12.html

إن تراكم هذه الحبيبات النشوية statolithes مع بعضها يسمح بتغيير حركة الجذر اتجاه الجاذبية الأرضية. عندما يحدث تغيير في اتجاه الخلية بفضل تراكم هذه الحبيبات النشوية يؤثر بشكل مباشر على اتجاه الجذر حيث أن هذه الحبيبات النشوية الموجودة في خلايا القلنسوة تتجه دائما نحو الأسفل شكل 60.

- **العوامل الوراثية**

تحدد العوامل الوراثية شكل الجذر وطبيعة نموه ففي ثنائيات الفلقة يكون الجذر وتديا وفي أحاديات الفلقة شكله ليفي ومعلوم أن الجذر الوتدي ينشأ من البذرة وتخرج منه مجموعة من التفرعات كما في ثنائيات الفلقة مثل :الفول *Vicia faba L* وفول الصويا *Glycine maxima* والفصّة وقد لا يتفرع كما في الجزر والشمندر . أما في أحاديات الفلقة فإن المجموع الجذري الليفي تكون الجذور فيه عارضة (عرضية) مثل القمح والبصل .وعموم هناك تناسب بين الكتلة الخضرية والمجموع الجذري.

- **مستوى الرطوبة الأرضية**

تبحث الجذور دوما عن الماء وتبتعد عن الطبقات السطحية الجافة (إلا في حالة تواجد الري أو الماء باستمرار)، ولذلك فإن المحاصيل المزروعة بعلا تمتلك مجموعا جذريا أكبر وأكثر تعمقا من نفس المحاصيل إذا كانت مروية .كلما انخفض معدل الرطوبة في طبقة من التربة ازداد تعمق الجذور. نبات العاقول 15م طول جذره أما الصبار فجذوره سطحية لأنه ينمو في بيئات رملية خفيفة لذلك فإن مجموعه الجذري سطحي حيث أن أي هاطل مطري إما أن يتبخر أو يبقى في السطح لذلك لا بد من الاستفادة منه. أيضاً يجب أن نعلم أن ازدياد الرطوبة في التربة (التربة الغدقة) يؤدي إلى توقف نمو الجذور نهائياً بسبب عدم توفر الأكسجين ويتوقف نمو الجذور على معدل الأمطار السنوي وطبيعة توزيعه أثناء العام فقلته توسع المجموع الجذري والعكس صحيح.

- **درجة الحرارة**

عموماً الجذور تنمو في أوساط حرارية أدنى في تلك التي ينمو فيها الساق والأوراق وحرارة التجمد المنخفضة تؤدي إلى تثبيط كثير من العمليات الكيميائية أو تخريب النظام الأنزيمي للجذر وتؤدي إلى تقطع الجذور.

- **طبيعة التربة: بنية، قوام وخصوبة التربة**

في الترب الثقيلة يكون نمو الجذور فيها ضعيف وذو بنية قاسية خاصة، أما في الترب الخفيفة فهو ينتشر بسهولة. تتغلغل الجذور أعمق في الترب الرملية من الترب الطينية .يمنع انضغاط التربة تعمق الجذور ويتم التعويض عن ذلك بانتشار أفقي وزيادة في التفرعات ضمن منطقة النمو، مما يؤدي إلى شكل متقزم للجذور. كلما زادت خصوبة التربة زاد النمو والعكس صحيح. من المعروف أن الفسفور يشجع نمو الجذور، ولذلك فهو ضروري بالذات في المراحل الأولى لنمو النبات.

أوكسيجين التربة يشكل الهواء من 20-25% من حجم التربة ولدينا منه 20 O_2 % وهو ضروري لتنفس الجذور والنبات ككل وعند نقص الأوكسجين (المناطق المغمورة بالماء مثلا) فإن الجذور وكائنات التربة الأخرى يتوقف نشاطها وتزداد كمية ثاني أكسيد الكربون.

- **صحة النبات (المجموع الخضري والجذور)**

تؤثر الحشرات والآفات التي تصيب الجذور (حفارات الجذور أو دودة جذور الذرة) على انتشار الجذور وامتصاص الماء، وكذلك يؤدي نقص الغذاء الوارد من المجموع الخضري بسبب مرض ما أو فقدان الأوراق إلى انخفاض نشاط الجذور.

II .2.2. 2. 3. تصنيف الجذور بطريقة المجاميع

تـ صـ نف الجذور إلى :

أ- مجموع جذري ليفي :système racinaire vasculaire

وهي جذور عرضية وتنشأ من أي جزء ما عدا الجذر الأولي الذي يموت مبكراً أو ينمو ضعيفاً. ويلاحظ تفرع هذه الجذور العارضة في بعض الأحيان إلى ثانوية وثالثية كما في الأقماح.

ب- مجموع جذري وتدي système racinaire pivotant:

قد يكون مغزلياً كما في الشمندر أو مخروطياً كما في الجزر أو وتدي متكور كما في اللفت، وهذا الجذر ينشأ ويتضخم انطلاقاً من الجذير الأولي وتختص به ثنائيات الفلقة ومعراة البذور ويمتاز بسيطرة الجذر الرئيسي مدى حياة النبات.

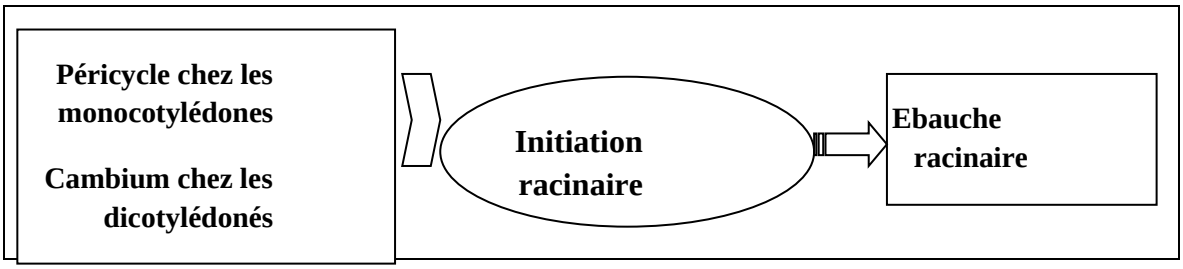
ت- مجموع مختلط:

كما في نبات الفريز الحراجي أي نميز فيه النمطين الليفي والوتدي معاً.

II .3.2.2. نشأة الجذور الجانبية ontogenèse des racines latérales

المرستيمات التي تتسبب في نشأ الجذور الثانوية تتميز في أنسجة داخلية (الكامبيوم في dicotylédones و المحيط الدائر péricycle في monocotylédones) هذه العملية تشترط تمايز عكسي لهذه الأنسجة وإنشاء كتلة مرستيمية التي تبرز الى الخارج بعد عدة تطورات متتالية.

نشأة الجذور الثانوية دائما داخلي (**elles sont un origine endogènes**) عكس ما هو الحال للتفرع الجانبي الساقي exogènes.



يعتبر ظهور هذه الزوائد الجانبية من المميزات الرئيسية التي تميز الجذور عن السيقان، تنشأ الجذور الجانبية من أنسجة مستديمة. وتتكون عادة في المنطقة الموجودة خلف منطقة الشعيرات الجذرية وهي داخلية المنشأ endogène أي أن المرستيمات المكونة لهذه الجذور تتكون في الأنسجة الداخلية للجذور التي تفرعت منها، ففي النباتات مغطاة البذور وعاريات البذور تنشأ عن الدائرة المحيطية، أما في النباتات البتيريدية ptéridophyte فتنشأ من البشرة الداخلية.

II .3.2.2. 1. العلاقة بين منشأ الجذور الجانبية ووضع مجاميع الخشب الابتدائي:

في الجذور ثلاثية مجاميع الخشب أو أكثر تظهر الجذور الجانبية مقابلة الخشب الأول وبذلك يكون عدد صفوف الجذور الجانبية مساويا لعدد مجاميع الخشب، أما في بعض النباتات ثنائية مجاميع الخشب فتتكون الجذور الجانبية على جانبي مجاميع الخشب، ولهذا تكون صفوف الجذور الجانبية مساوية لضعف عدد مجاميع الخشب.

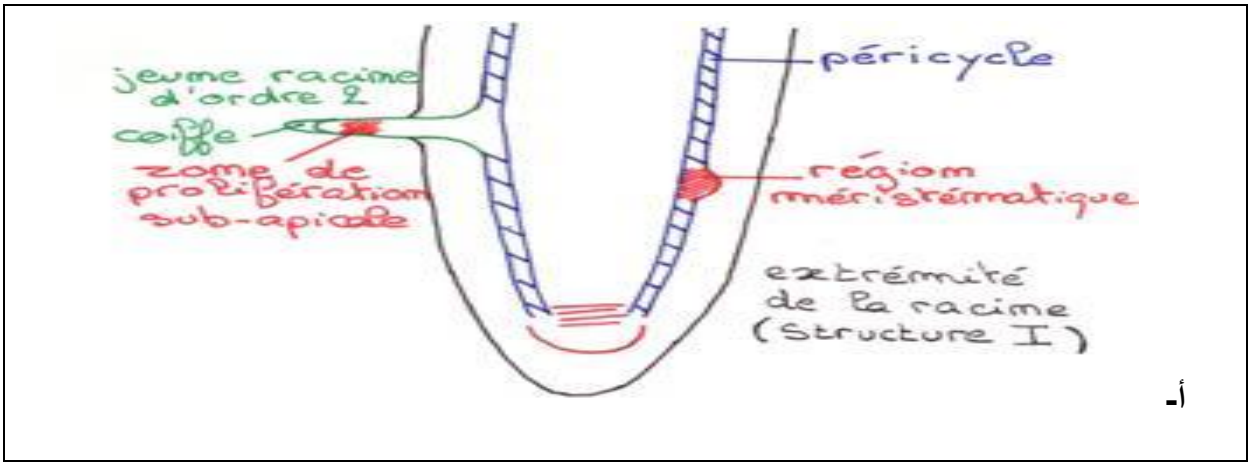
أ- تتكون الجذور الجانبية على جانبي الخشب الأول ويكون عددها ضعف عدد مجاميع الخشب الأول "الجزر".

ب- تتكون الجذور الجانبية مقابل الخشب الأول ويكون عددها مساويا لعدد مجاميع الخشب الأول وفي بعض النباتات ذوات الفلقة الواحدة حيث عدد مجاميع الخشب كبيرة تتكون الجذور الجانبية مقابل بعض كتل اللحاء دون البعض الآخر.

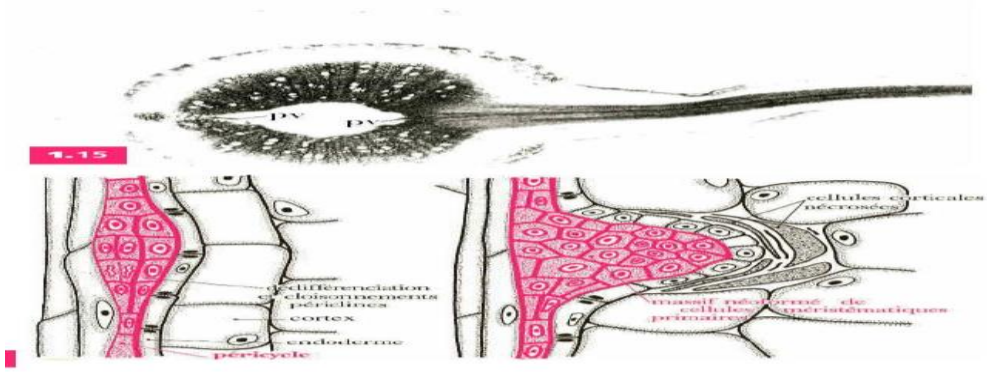
عندما تبدأ الجذور الجانبية في التكون بصبح خلايا الدائرة المحيطية مرستيمية في مساحة دائرية على المقطع المماسي يبلغ قطرها خليتين على الأقل. وتنقسم في البداية انقساما مماسيا، وأما الانقسامات التالية فتحدث في جميع الاتجاهات وبذلك تتشكل بداءة الجذور الجانبية Root primordium . التي يمكن فيها تمييز القلنسوة والمرستيم القمي ومنطقة الأنسجة الابتدائية وذلك قبل ظهورها خارج سطح الجذور التي نشأت منها.

حيث ينمو المرستيم القمي تغطيه القلنسوة مخترقا باقي أنسجة القشرة والبشرة وبأخذ الجذر النامي في شق طريقه في أنسجة القشرة والبشرة بفعل التحلل الكيميائي الجزئي لأنسجة القشرة بواسطة القلنسوة وامتصاص جزئي للنسيج المحيط من قبل الجذر الجانبي.

وفي عديد من النباتات مثل الجزر والذرة وغيرها تشترك البشرة الداخلية في الجذور الوالدة جزئيا في تكوين بداءات الجذور الجانبية. وفي مثل هذه الحالات تنقسم خلايا البشرة الداخلية انقسامات قطرية فقط. وقد نقسم انقسامات قطرية ومماسية وتشكل أكثر من طبقة من الخلايا. وعندما تخرج الجذور الجانبية الى الخارج تموت الأنسجة المغلفة للجذور الجانبية والناشئة من البشرة الداخلية وتسقط. وفي بعض النباتات المائية و بعض نباتات العائلات الفراشية والقرعية تشترك الطبقات الداخلية من القشرة في تشكيل الجذور الجانبية شكل (61).



أ-



ب-

شكل61(ا-ب). تشكل الجذور الجانبية

II .2. 3. المراقبة الجينية للتشكل الخضري

للتعرف اكثر على الجينات المهيمنة بالتداخل مع تاثيرات الوسط على تشكل الجهاز الخضري الجذري و الساقي تمت الدراسة على نبات *arabidopsis thaliana* كنموذج لتتبع مدى تحكم الجينات في نشاط القمم النامية الخضرية للنبات خلال مراحل النمو من تشكل للاوراق، الاستطالة ،تشكل البراعم، الجذور...) أسفرت هذه الدراسة على ما يلي :

النسيج الإنشائي القمي الجذعي أو MAC هو البنية التركيبية الأولى لتطوير جميع الهياكل والأعضاء في النباتات الأرضية (أو النباتات الوعائية). و هي تركيبة ديناميكية منتظمة، فهو يتكون من 1 إلى 3 صـ فوف من الطبقات الخلوية الغير متمايزة حيث تختلف عن بعضها البعض في درجة و شدة الانقسام و لخلايا هذه الطبقات القدرة على إعادة استئناف نشاطها الانقسامي totipotentes (الخلايا الجذعية) ، ينتج عن انقسام و استطالة خلاياها أعضاء النبات (الجذع ، الأوراق ،الازهار....) (Gao et *al*., 2015).

يتضمن المرستيم القمي الساقي MAC مركزًا منظمًا centre organisateur، وهي منطقة تراكم السيتوكينين (هرمون نباتي) ، ومنطقة مركزية يتم فيها التعبير عن جينات **CLV3** (عائلة CLAVATA) (تقسيم الخلايا للخلايا الجذعية) ، ومناطق التعبير عن جينات مختلفة من فئة TALE.
يتم تنظيم نشاط MAC بواسطة بروتينات TALE.

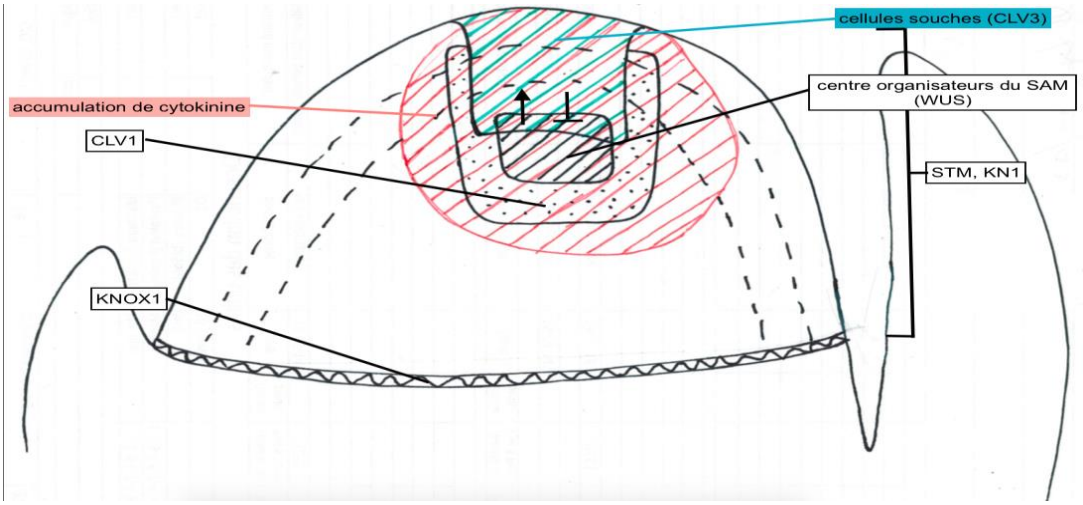
توصل الباحثون إلى أن كثافة plasmodes mas وهي واصلات هيولية على شكل قنوات تسمح بالتبادلات ما بين الخلايا تمرعبر جدران خلايا MAC تختلف من نبات إلى آخر. حيث يمكن تصنيف كثافة هذه الواصلات السيتوبلازمية (عدد لكل وحدة مساحة) من plasmodesmas على أنها عالية أو منخفضة ، ويلعب هذا المتغير دورًا مهمًا في تنظيم الأنشطة ، ولا سيما في النقل بين خلايا RNAm ، لعوامل النسخ ، الهرمونات النباتية ..شكل (62).

تم تحديد ثلاثة فئات من الجينات التي تعمل على تكوين أعضاء النبات :

- **جينات بروتينات الفئة الأولى** : ومنها KNAT2/6, STM (shoot meristemless) et KNAT 1 (حيث أن جينات **STM (shoot meristemless)** تعمل على تحديد المناطق الانشائية و تشارك في الحفاظ على المرستيم وهي نشطة في المرستيم ولكن تكون غير نشطة في أماكن ظهور الأوراق (كبح **STM)** كما أن هذه الجينات تبقي الخلايا في حالة غير متمايزة STM maintient les cellules dans un état indifférencié. أما بالنسبة للجين1 KNAT حيث لوحظ أنه أول جين يتم التعبير عنه في النباتات (عند *Arabidospis thaliana*) و بالضبط خلال مرحلة إنبات البذور Gao et *al*., 2015.
- **جينات بروتينات الفئة الثانية :** KNAT7 et KNAT3/4/5 Gao et Sinha, (1999); *al*., 2015
- **جينات بروتينات الفئة الثالثة:** KNATM حسب (Gao et ; Hamant et Pautot, 2010 *al*., 2015

كذلك تلعب الجينات من الفئة1 وهي جينات الصندوق وحيد العقدة **gènes KNOX** *(knotted-like homeobox*) دورا هاما في عملية النمو وهي معروفة أن لها دورًا في تطوير النباتات. إنها جينات متجانسة تعمل على بناء وصيانة الهياكل الهوائية في جميع النباتات البرية ومجموعات معينة من الطحالب الخضراء شكل(62). حيث أوضحت الدراسات أنه خلال مرحلة تخلق الورقة primordia تهيمن جينات الصندوق وحيد العقدة **KNOX** إذ تنشط بواسطة بروتينات من نوع PHANTASTICA et MGOUN و التي تؤدي الى تشكل المحور الظهري – البطني للورقة axe adaxial- abaxial.

يبدو أن بروتينات CLV) CLAVATA) ، التي يظهر تعبيرها من خلال CLV1 و CLV3 في المرستيم القمي الساقي (MAC) ، تنظم تراكم الخلايا الجذعية cellules souches في MAC. كما تقوم بدور مضادًا لدور جين STM ، والذي يبدو بدوره أنه يحفز تكاثر الخلايا الجذعية ويبطئ التمايز (Gao et *al*., 2015 ; Bharathan et *al*., 1999 et Bellaoui et *al*., 2001).



شكل 62. الهياكل والمناطق النموذجية لـ MAC (النسيج الإنشائي القمي الجذعي) عند النباتات ، مناطق التعبير عن بعض الجينات النمائية المهيمنة عن النمو

II .3. دور الهرمونات و تأثير العوامل البيئية على التكوين و التشكل عند النبات

نمو النبات أو بمعنى أدق مورفوجيناز النبات يخضع الى عدة عوامل داخلية وراثية و هي كل العوامل التي تتدخل في تقوية (vigueur) نمو نشاط النبات من تغذية (المائية، المعدنية والكربونية.....) التوازن الهرموني وخارجية(عوامل الوسط) الخ..

بين Sachs في منتصف القرن التاسع عشر وجود مواد منظمة لنمو النبات تتكون في الأوراق وتنتقل إلى أسفل النبات . وفي نفس الوقت كان العالم دارون 1870 يدرس تأثير حركة النبات Tropisme كاستجابة لتاثير الجاذبية والضوء المنبعث من جهة واحدة phototropisme واستنتج أن نمو النبات يقع تحت تأثير مواد خاصة يفرزها النبات (أي انه أيد فرضية Sachs).

II .3. 1. دور الهرمونات

هي مواد عضوية قادرة على التأثر على جميع الظواهر المتحكمة في النمو بكميات ضئيلة جدا أي جزيء من المليون (ppm) (partie par million) (10^{-6}). وتنتقل إلى مواقع أخرى لتسيطر على فعاليات النبات المختلفة. يعرف تقليديا خمس منظمات للنمو منها منشطة ومنها مثبطة وأضيف إليها نوع جديد وهو البوليامين polyamine.

الهرمونات المنشطة: polyamine, cytokinines, gibbérellines, auxines

الهرمونات المثبطة: éthylènes , (ABA) acide abscissique

II. 1.3. 1. الهرمونات المنشطة

II .1.3. 1. 1. دور الاوكسين

الأوكسين الطبيعي عند النبات هوacide indole acétique يوجد عدة أوكسينات صناعية تستعمل اصطناعيا، AIB،ANA، 2.4D. يعتبر الحامض الاميني Tryptophane بشكل عام هو منشأ البناء الحيوي للاوكسين في النبات .

يعتبر المرستيم القمي مركز البناء الحيوي لمادة الاوكسين AIA ، أما المرستيم الجذري فينتج القليل جدا من AIA، كذلك مناشئ الأوراق و الأوراق الفتية تعتبر مركز إنشاء ال AIA عكس ماهو الحال في الأوراق البالغة. يتم إنشاء الاوكسين في البذور أثناء مراحل تكوينها.

نقل الأوكسين مستقطب من الساق إلى الجذور ، حسب تركيزها في النبات الأكسينات تكون إما منشطة وإما مثبطة. للاكسين دورا فعال في عملية الانقسام والاستطالة الخلوية و في تكوين الأعضاء كما يلي

- اتساع الخلية: حيث يحفز اتساع الخلايا ونمو الساق؛
- انقسام الخلية: إذ يحفز انقسام الخلية في الكامبيوم؛
- تخصص الانسجة الوعائية للخشب واللحاء Vascular tissue differentiation ؛
- نشوء الجذور؛
- الاستجابة للانتحاءات Tropistic response (الأرضية والضوئية والميكانيكية والمائية والكيميائية) ؛
- السيادة القمية إذ يعمل الاوكسين المتكون في البراعم القمية على منع نمو البراعم الجانبية .

ان ألجين المسؤول عن النقل النوعي أو القطبي للاوكسين هو الناقل transporteur PIN1 الذي يراقب و يسمح بتوزيع الاوكسين في المنطقة المحيطة للمرستيم القمي zone périphérique من خلية إلى أخرى.

إن صعود (basipète) و هبوط (acropète) نسبة الاوكسين في هذه المنطقة يسمح بتنشيط الانقسام و بالتالي ظهور وتشكل بداءات الأوراق. بعد تشكل الورقة ينتقل الاوكسين عبر الأنسجة الناقلة إلى الأسفل acropète حيث تنزل مستوياته اما بهدمه أو تثبيطه من طرف جينات أخرى أو بالتداخل مع هرمونات أخرى.

II .1.3. 1. 2. دور السيتوكينين

من الناحية الكيميائية قريبة جدا من الأحماض النووية التي يوجد فيها جزء adénine، وبالتالي هذه المواد تنشط الانقسامات الخلوية مكان إنشائه هو المرستيمات الجذرية بين auxines و cytokemines يوجد تفاعل معقد وحسب الحال إما تعاون synergie أو تضاد antagonisme.
السيتوكينين له دور في التمايز الزهري وارتفاع نسبة الانعقاد في الثمار والدور الأساسي لها هو قدرتها على إنشاء مرستيمات ساكنة، كما أنها تؤثر على هرم الأوراق (تطيل المرحلة الفتية للأعضاء) **شكل 63**.

II 1.3. 1. 3. دور الجبرلين

مكان تخليقه هي الأوراق الفتية الثمار الصغيرة في نموها و السيقان والجذر وهذه الأحماض الجبريلية لا تنتقل كثيرا من مكان إنشائها. لها دور فعال في التضاخم أو استطالة الأعضاء كذلك لها دور تخليق التميز الزهري initiation florale في رفع السكون على البراعم والبذور. كذلك تساعد على إعطاء ثمار بدون بذور (parthénocarpie) ضخمة.

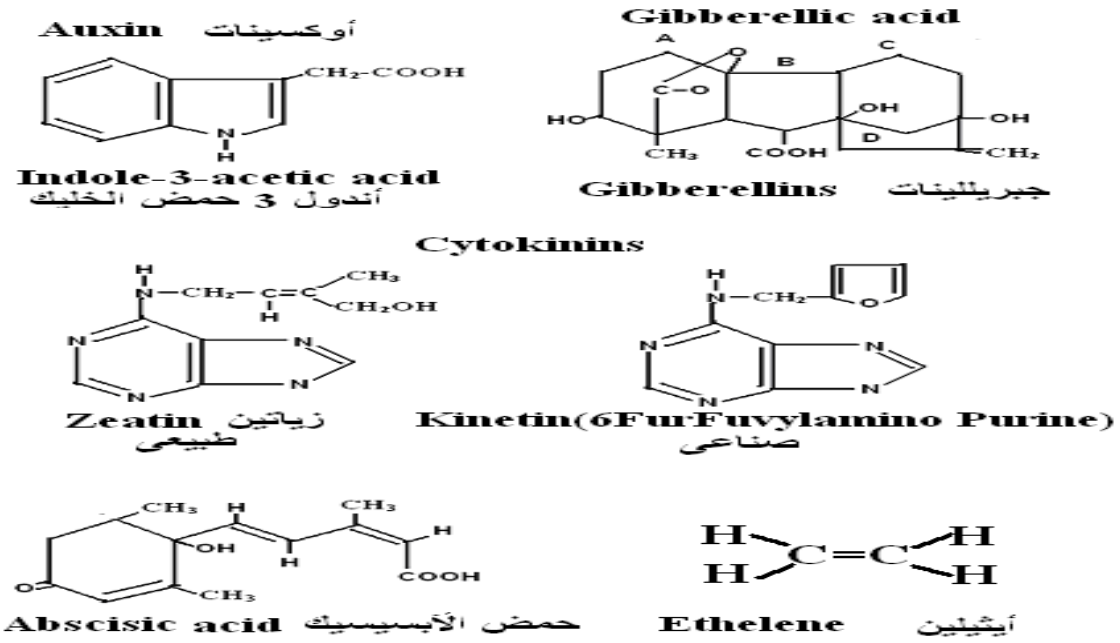
II .1.3. 2. الهرمونات المثبطة

II .1.3. 2. 1. حمض الابسيسك

اكتشف من طرف (Addicott et *al*., 1963) في نبتة القطن، المكان المفضل لإنشاء ABA هو كل الأعضاء في طور الشيخوخة. بعد ذلك During وAlleweldt (1972) أثبت أن تخليق ABA يكون ناشط في الأيام القصيرة. ثم جاء Kriedemann وآخرون (1973) و (1998) ., Liu et *al* و Scienza (1980) حـ يث اثبتوا أن لهذا الحمض دور فعال في وقف النمو، سكون البراعم، غلق المسامات، تخفيض النقل النشط، سقوط الأوراق شكل (63).

II 1.3. 2. 2. الايثيلين

يوجد بكثرة في الثمار وله دور فعال في نضج الثمار وكذا له دور في سقوط الأوراق **شكل 63**.



شكل 63. الصيغ الكيميائية للمختلف الهرمونات النباتية

II .3. 2. العوامل الـ بـ يـ ئـ ية :

تتعلق بالبيئة التي يعيش فيها النبات: العوامل المناخية، عوامل التربة édaphique، والعوامل الحيوية (biotique) بالنسبة للمناخية يوجد الماء الحرارة الضوء الجاذبية (géotropisme gravi ou morphisme) الرطوبة الهوائية.

II .3. 2. 1. الحرارة

تعتبر الحرارة عامل مناخي هام جدا فيما يخص مورفوجيناز النبات، إما ينشط أو يثبط نمو النبات، ولها تأثير في كل التفاعلات الحيوية التي تـ حدث في النبتة، التركيب الضوئي، النتح، انتقال المواد...
الدورة الحرارية تضبط الجوانب الهامة للمورفوجيناز (الإزهار، الكمون و النمو)
درجات الحرارة المنخفضة لها دور هام في رفع سكون البراعم، كذا اكماخ البراعم débourrement، (انفتاح البراعم) وكذلك zéro de végétation.

II .3. 2. 2. الضوء

يلعب دور مهم في كل النباتات وتقيد النمو بعدة أشكال بتأثيره على التمثيل الضوئي والنتح في آن واحد مع الحرارة وبتأثيرها الحراري وكذا تنشيط.الدورة الضوئية طول النهار (jours longs) هي التي تلعب دورا مهما في تنظيم نمو النبات في نفس الوقت مع النهار. أثبت Alleweldt (1964) أن سرية النمو تزداد مع طول النهار وبالعكس النمو يتوقف عند النهارالقصير jour court.

II .4. الحالة التكاثرية L'état reproducteur

يشير لفظ النمو التكاثري في النباتات البذرية إلى تكوين الأزهار والثمار والبذور. والأحداث الرئيسية في النمو التكاثري لنبات بذري هي ظهور مرستيم أصل الزهرة ونضج الأجزاء الزهرية وتكوين حبوب اللقاح داخل آلمتك وتكون كيس جنيني يحوي نواة البيضة والتلقيح والإخصاب وتكوين الجنين من البيض المخصبة وتكون اندوسبيرم من نواة الاندوسبيرم وتكون البذرة من البويضة وتكون الثمرة من المبيض والأنسجة المجاورة له ويمكن تمييز مرحلتين رئيسيتين في النمو التكاثري هما مرحلة الأزهار ومرحلة الأثمار. وتتحكم في مرحلة الأزهار الهرمونات النباتية الداخلية.

II .4. 1. عوامل الكبح و التعبير عن الحالة الخضرية Facteurs de répression et d'expression de l'état reproducteur

حسب (Meyer et *al* ., **2006**) إن عملية الحث الزهري مراقبة وراثيا من طرف جينات بعضها منشط وبعضها مثبط, بعضها يؤثر على المرستيم القمي والبعض الآخر على الأوراق. مراقب بجين منشط وآخر كابح مراقب بمؤثرات الوسط حيث يعمل على تغيير تدفق جزيئات الأيض و التمثيل الضوئي.

II.4. 2. إعادة برمجة و تنظيم المرستيم الساقي Réorganisation du Méristème caulinaire

تستمر بعض مرستيمات السوق القمية في النمو الخضري غير أن بعضها يتحول في حياة معظم النباتات إلى مرستيم زهري يحدث تحول من الحالة الخضرية إلى الحالة الزهرية كلما هيأت الظروف البيئية ظروفا داخلية في المرستيم تكفي حفز تكون الأزهار ويختلف الزمن الذي يقضيه مرستيم قمى معين في الحالة الخضرية قبل أن يتحول إلى مرستيم زهري اختلافاً كبيرا من طراز نباتي إلى آخر ومن مرستيم إلى أخر أو نتحكم فيه العوامل الوراثية و البيئية تحكما جزئيا قبل حدوث التخلق في البرعم الزهري يحدث ما يعرف بالتنبية الزهرى أو الحث الزهرى Flower Induction وهو عبارة عن تميزات فسيولوجية غير المرئية التى تتعلق بالظروف الأيضية داخل المرستيم , تلي تلك المرحلة حدوث نشأ البرعم الزهري Initiation وهو أول تغير ميكروسكوبي يحدث عند تحول المرستيم الخضري إلى مرستيم زهري وهو تغير يشمل شكل المرستيم إذ يبدو كما لو كان قد تعطل في الجزء المركزي حتى يصبح المرستيم مفلطحا عند قمته بدلا من شكله المخروطي نوعا.

II.4. 2. 1. تعريف الإزهار

هو الانتقال من الحالة الخضرية إلى الحالة التكاثرية بهدف ضمان بقاء النوع ويتجلى في انتقال البرعم من التطور الخضري إلى التطور التكاثري أو دخول مرستيم الانتظار في النشاط تحت ظروف الوسط.

II.4. 2. 2. مراحل الإزهار و العوامل المتحكمة بها

حسب كل من Ducreux (2002), Hopkins (2003) , Meyer et *al* (2008) ; (1978) Heller ; Côme(1992) يمر الإزهار عبر اربـ ع مراحل متتابعة حسب الجدول التالي :

جدول 3. أطوار تشكل الجهاز التكاثري

ORGAGENESE FLORALE التشكل الزهري	VIRAGE FLORAL الانعطاف الزهري_
- INITIATION FLORALE بداءات الزهرية	- INDUCTION FLORALE التنبيه الزهري
- FLORAISON - الازهار	- EVOCATION FLORALE الاستحضار الزهري

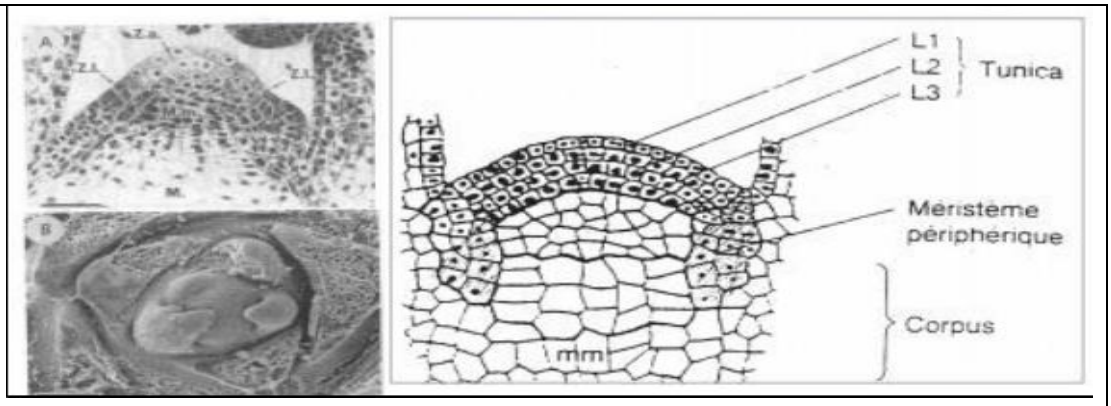
طور المنعطف الزهري يشمل مرحلتين و هما على التوالي :

- الحث الزهري عبر مؤشرات خارجية وداخلية
- الاستحضار الزهري أو المنعرج الزهري الذي يمثل تحول البرنامج المرستيمي من الحالة الخضرية إلى الحالة الزهرية.

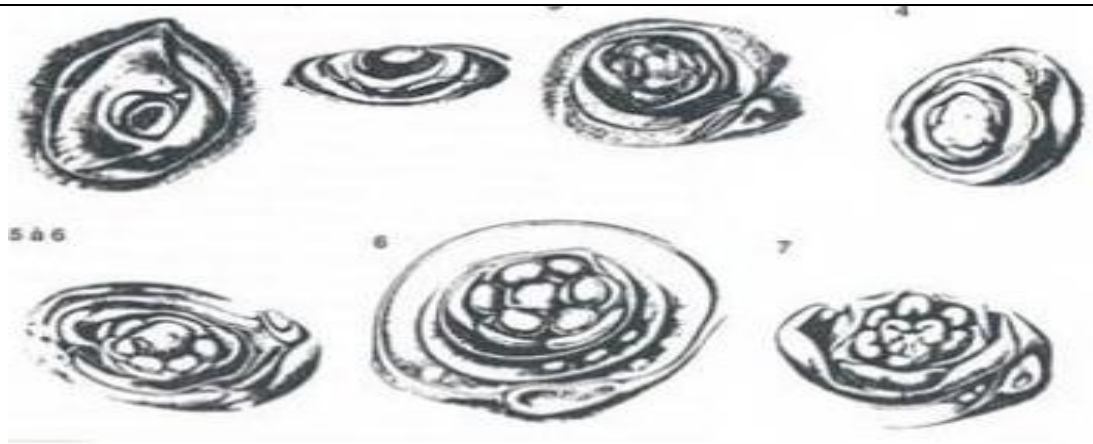
طور التشكل الزهري و يشمل مرحلتين و هما على التوالي:

- تشكل البداءات الزهرية

- إنتاج الأعضاء الزهرية عن طريق المرستيم الزهري شكل (64- 65)



شكل 64. بنية التشريحية للمرستيم الزهري و برمجة المرستيم الخضري



شكل 65 . مختلف مراحل الإزهار من استحضار وتشكل زهري عند النبات

Tulipe

(Hartsema, 1961)

1- مرستيم خضري، 2 - إستحضار زهري، 3 - ظهور الأولات الزهرية للثلاث بتلات الخارجية 4 - ظهور الثلاث بتلات الداخلية، 5 و6- إنبثاق محيطات الأسدية، 7- ظهور الأوراق الكربلية الثلاث.

الحث الزهري

يخضع الحث الزهري لعدة عوامل وتنبيهات (مراقبة متعددة العوامل) وتتمثل في:

عمر النبات

الذي يؤثر على حساسية المرستيمات لتنبيهات الوسط الخاصة بالإزهار فالنبات يجب أن يصل إلى مرحلة من التطور دنيا تعرف بالنضج للإزهار, وعلى أساس تواتر التطور تنقسم النباتات (شكل 66) إلى 3 مجموعات:

- **نباتات حولية :**

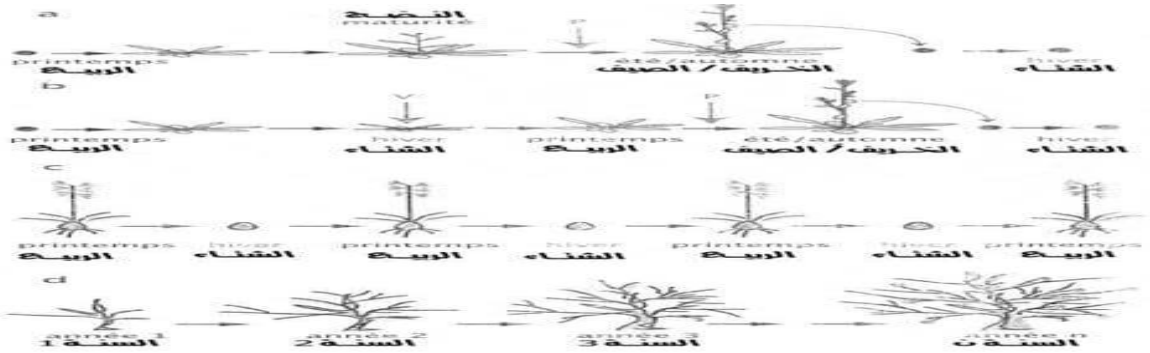
تجتاز دورتها التطورية من البذرة إلى البذرة خلال أقل من عام (15 يوم عند النباتات العابرة les ephémèrophytes) المنعرج الزهري بها يتم أين الجهاز الخضري مختزل ويتبع مباشرة بتفتح الأزهار وتشكيل البذور والثمار ثم موت النبات

- **نباتات ثنائية الحول:**

تستمر دورتها التطورية أكثر من 12 شهر أين خلال السنة الأولى وبالخريف تشكل مخزون ثانوي بالأعضاء التحت أرضية عامة وفي الشتاء تسقط جهازها الهوائي وتدخل في كمون, أما في الربيع فيحدث المنعرج الزهري باستعمال مخزون السنة الماضية ويتشكل الجهاز التكاثري ثم يموت النبات.

- نباتات متعددة الحول دائمة أو معمرة :

بعضها لا يزهر إلا مرة واحدة مثل لغاف (الصبار) الذي يبقى في الحالة الخضرية لعدة سنوات ثم يزهر ليموت بعدها والبعض الآخر يزهر بعد فترة طويلة نسبيا (بعض السنوات عند الأشجار المثمرة (أين يصبح تشكيل الأزهار بصفة دورية (Ducreux, 2002).

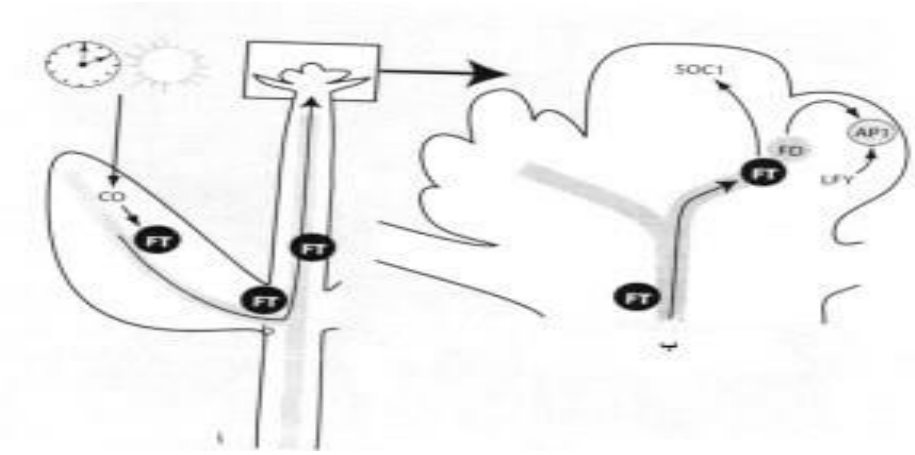


شكل 66 . مختلف أنواع النباتات حسب دورتها التطورية (Ducreux, 2002)

a.نبات حولي b. ,نبات ثنائي الحول c. ,نبات معمر d. ,نبات مستديم.

تنبيهات الوسط

ممثلة في الفترة الضوئية و التي تلتقط عن طريق الأوراق و تنتقل إلى المرستيم القمي (شكل 67)ودرجات الحرارة المنخفضة (الإرتباع) التي تلتقط عن طريق المرستيمات القمية مباشرة وحسب الأنواع هذين العاملين يتكاملان أولا من أجل الحث الزهري.



شكل 67 . استقبال الفترة الضوئية بالأوراق ونقلها للمرستيم بواسطة الفلوريجان ,Ducreux 2002)

تتشارك عدة بروتينات منها FD و LFY في حث جينات مراقبة ظهور المرستيم اذ أن آلية تحويل التنبيه الملتقط غير معروفة حيث يعتقد أن هذا الأخير يحث نقل الهرمونات النباتية المحثة على الإزهار(الأكسين ،السيتوكينين والجيبريلين) عن طريق اللحاء نحو المرستيمات، كذلك نقل السكروز الذي يعتبر رسالة داخلية في عملية الإزهار. فالإحساس بالدورة الضوئية والحرارة المنخفضة يؤثر على حساسية المرستيمات القمية لمجموع هذه الرسائل.

- **التقاط الحرارة**

إن البرد من العوامل المؤدية للحث الزهري بظاهرة تعرف الإرتباع وهي الحث على الإزهار عن طريق درجات الحرارة المنخفضة, التي تستقبل عن طريق المرستيمات القمية أما الآلية الجزيئية فغير معروفة, فالإرتباع يدخل عنصر نشط la vernaline والذي يتمثل في هرمون الجيبريلين وهرمون غير معروف يدعى florigène .

كذلك الفترة الحرارية و إختلافيا بين الليل والنهار هي جد هامة للظواهر البيولوجية فتؤثر على التشكل حيث تتطور مثلا النباتات بشكل أفضل عند تعاقب الحرارة بين الليل والنهار بمعدل 7°م بالمناطق المعتدلة.

وتقسم النباتات حسب متطلباتها من البرد للدخول في الإزهار إلى:

- **نباتات محايدة** تزهر دون التعرض للبرد الشتوي وتتمثل في النباتات الربيعية أو الصيفية ،النباتات الدائمة التي تشكل أولاتها الزهرية قبل حلول الشتاء وبعض النباتات المعمرة.
- **نباتات تفاضلية** : لا تتطلب الإرتباع بصفة حتمية لحدوث المنعرج الزهري فمثلا نبات Seigle الشتوي يزهر بعد تشكل 6 أوراق في حال تعرض بذوره للإرتباع ويزهر بعد تشكل الورقة 16 إلى

25 إذا لم تتعرض بذوره للإرتباع. ومن فئة النباتات التفاضمية النباتات الحولية الشتوية وبعض ثنائية الحول.

- **نباتات متطلبة للإرتباع** : وتتمثل في النباتات ثنائية الحول والمعمرة التي تجتاز الشتاء في شكل وريدة والنباتات المعمرة ذات السوق.

عند بعض النباتات الحث الزهري يتطلب فترة حرارية مرتفعة نسبيا تتبع بالدخول في الكمون (حث حراري ساخن) الذي يرفع بفترة حرارية باردة ومنه تطور هذه النباتات يتطلب فترات حرارية دورية متفاوتة.

كما أن بعض النباتات يمكن أن تعوض ظاهرة الإرتباع في الحث الزهري بدرجات حرارة مرتفعة أو تغذية خاصة أو هرمون الجبرلين أو فترة ضوئية ملائمة (Côme, 1992).

- **الدورة الضوئية photopériodisme رد فعل النبات على تتابع الضوء و الظلام**

الدورية الضوئية هي مجموع التأثيرات الممارسة من طرف الفترة النسبية للنهار والليل على العديد من الظواهر والتفاعلات المتنوعة والهامة للنبات ومنها الإزهار.

فحسب المتطلبات من الفترة الضوئية تقسم النباتات إلى:

- **نباتات محايدة** تزهر مهما كان طول الفترة الضوئية أو طول النهار والليل مثل الطماطم.
- نباتات النهار الطويل (Héméropériodismes) يتوقف إزهارها عند انخفاض فترة الإضاءة .فتتطلب فترة ضوئية حرجة ترتفع عن قيمة معينة للانتقال من الحالة الخضرية مثل الخروب. أحيانا هذا المتطلب نسبي حيث قصر الفترة الضوئية يؤدي إلى تأخير الإزهار فقط.
- **نباتات النهار القصير** (Nyctipériodiques) لها كذلك متطلبات خاصة أو نسبية حيث لا يمكن الإزهار أو يتأخر الإزهار إذا كانت فترة الظلام أقل من فترة حرجة مثال المشمش.

لابد من الإشارة هنا لأهمية فترة الظلام حيث له نأخذ نبات نيار قصير متطلباته للإزهارهي 10 ساعات إضاءة و 14 ساعة ظلام ونعرضه لبعض الإشارات الضوئية ليلا يتوقف إزهاره أو يبقى في حالة خضرية والعكس لو نأخذ نباتات نهار طويل ونضعها في ظروف من الفترة الضوئية غير الملائمة يمكن أن تدخل بالإزهار بتعريضها لومضات من الضوء ليلا. ومنه نتكلم عن نباتات الليل الطويل ونباتات الليل القصير.(Hilman, 1962 ; Ducreux, 2002 ; Meyer et *al*., 2008) .

وأضاف (Heller, 1966) النباتات الغير ضوئية Aphotiques وتمثل النباتات القليلة التي تكّون أولاتها الزهرية في الظلام أين لا نتكلم عن دورة ضوئية ولكن عن محتوى خاص بالنسبة للضوء.

- **أنواع أخرى لها فترتين حرجتين** واحدة دنيا وأخرى قصوى.

فالنباتات تستقبل تغير الفصول وحسب حساسيتها لها تزهر عامة بالخريف أو بالربيع. حيث حسب خطوط العرض الحساسية للفترة الضوئية تختلف, فعند خطوط العرض المرتفعة (N6،60 °إلى 19 ساعة في اليوم) النباتات غالبا حساسة للنهار الطويل وتزهر صيفا وفي خطوط العرض المتوسطة (8 ،40 N°إلى 16 ساعة لليوم) يوجد خليط من النباتات (نباتات النهار القصير ونباتات النهار الطويل.

النباتات تقيس الوقت بواسطة الضوء فتواقت تواتر تطورها مع المناخ مما يسمح لها بالتكاثر قبل الفصل الغير ملائم. ان إدراك التغيرات الفصلية للفترة الضوئية اليومية (الفترة المرتبطة بالنهار والليل) وتزاوجها مع التغيرات الحرارية (القيمة المطلقة للحرارة خلال فترة معينة) يحفز إنطلاق ردود فعل مورفولوجية وراثية مثل الإزهار.

والإحساس بالفترة الضوئية للحث على الإزهار هو نتاج العلاقة بين Phytochromes و Cryptochromes مع الساعة الداخلية عند النباتات وتتم بالأوراق.

ترتبط الفترة الضوئية بـ:

- عمر النبات: المتطلبات من الدورة الطويلة تقل مع السن فالنبات المسن يتجه نحو الحياد.
- الحرارة المنخفضة: المتطلبات من الدورة الضوئية تقل مع الحرارة المنخفضة.
- التغذي حد أدنى من التغذية.
- الجيبريلين يعوض الفترة الضوئية عند النباتات التي تتطلب الإرتباع (Côme, 1992 ; Meyer et *al*., 2008).
- **العلاقة بين الفترة الضوئية والإرتباع**:

الدورة الضوئية تأتي لإتمام الحث الزهري الذي بدأ بالإرتباع (في الحالة الأكثر مثالية (فبعد الإرتباع لا يطرأ أي تغيير ظاهر على المرستيم الخضري الذي اكتسب القدرة على الإزهار وبعد تأثير الفترة الضوئية الأوراق الزهرية تتشكل أين نقول أن الحث الزهري إنتهى ولم يبقى إلا تطور الأولات الزهرية تحت الظروف الملائمة لنموها مع عدم تعرضيا للكمون.

إن الارتباط بين العاملين فترة ضوئية وارتباع جد متغير حسب الأنواع فنجد:

- نباتات تتطلب الإرتباع مع الفترة الضوئية.
- نباتات لا تتطلب الإرتباع ولا الفترة الضوئية.
- نباتات تتطلب الإرتباع فقط
- نباتات تتطلب فترة ضوئية فقط (Côme, 1992)

العامل الغذائي: إن تلقين الإزهار يتطلب مغذيات خاصة كمية ونوعية

الأهمية الكمية : الإنتقال من الحالة الخضرية إلى الحالة التكاثرية يتطلب توفر شروط من التغذية الجيدة أين هناك عتبة دنيا لايتم الإزهار تحتها كما توجد عتبة قصوى أين النمو الخضري يستحوذ على الغذاء.

الأهمية النوعية: المتطلبات الغذائية هي كذلك نوعية أين التغذية الغنية بالكربوهيدرات تحفز الإزهار أما التغذية الغنية بالآزوت فتحفز النمو الخضري فلما يكون المعاملC/N يساوي 20 يتم تحفيز الإزهار(Heller, 1978).

مؤشرات داخلية تنتقل على مسافة إلى المرستيم الخضري من أعضاء أخرى وخاصة الأوراق مقر حاصل التركيب الضوئي، فالحث يرتبط بتركيبة وتركيز السكريات (سكروز،جموكوز) والهرمونات النباتية بالمرستيم الكفئ، فالسكريات الآتية من حركية النشاء المخزن بالأوراق ، الساق والجذور, و الهرمونات من جبيريلنات ، سيتوكينينات والأكسين وبصفة أقل الإيثيلان وحمض الأبسيسيك تكون مشاركة وتأثيرا يختلف حسب الأنواع وحسب تركيزها.

II.4. 3. المراقبة الجينية للحالة الزهرية Contrôle génétique de l'état floral

إن تطور البدائيات الزهرية يتم بعد تشكلها مباشرة أو بعد مرورها بفترة حياة بطيئة (كبح أو كمون) فنموها يتطلب شروط ملائمة توافق تطور الجهاز الخضري من حرارة، رطوبة، ظواهر من الكمون ... وتطور هذه الأخيرة مراقب وراثيا فبالنسبة لنبات *Arabidopsis*عملية تحول البرعم من الحالة الخضرية إلى الحالة الزهرية مرتبطة بالعلاقة ما بين ثلاث جينات:

- **الجين (terminal flow er 1 lf1)** يشكل زهرة مكان البرعم القمي
- الجين (**leafy lfy**) أو الجين (**apetala 1 ap1**) يشكل سوق مورقة بدلا من الزهرة
- **الجين tlf1** يحدد هوية (وحدة) النورة للمرستيم أما **lfy** و **ap1** يحددان هويته الزهرية.

فبعد الحث الزهري يتغير البرنامج المرستيمي أين يتحول المرستيم ألقمي إلى مرستيم زهر،هذا التحول يعرف بالاستحضار الزهري ويتجلى بمجانسة مظهر المرستيم ألقمي بالعلاقة مع الدخول في النشاط الإنقسامي لخلايا المنطقة القمية المحورية. المرستيم الزهري يظهر مواضع مختلفة متحدة المركز كل واحد منها مسؤول عن إنتاج عدد محدد من الأعضاء الزهرية.

فالأوراق المحيطية تنتج خاصة أعضاء الثلاث محيطات الأولى ممثلة في : السبلات ،البتلات والأسدية مع ترتيب مغاير لترتيب الأعضاء الخضرية, المنطقة المركزية تنتج جهاز التأنيث (الكرابل) ومابين العقد تبقى قصيرة جدا (Meyer et *al*., 2008).

التشكل الزهري تحت مراقبة جينات التركيب السميم المعضوية (Homéotiques) **عند *Arabidopsis*)** توضح أن هوية الأعضاء الزهرية ترتبط بأربع جينات هي:

- **الـ جـ ين (ap 2 apetala 2)** يراقب تشكل السبلات
- **الجينات (apetala 3 ap3 ; ap 2 et ristillaita pi) تراقب** تشكل البتلات
- **الجينات (agamous, pi, ap 3)** تراقب تشكل الأسدية
- **الـ جـ ين (Agamous)** يراقب تشكل الكرابل

II.4. 4. نظام ال ABCD

فالمراقبة الوراثية لهوية وتنظيم الأعضاء الزهرية استنبطت من النموذج abc شكل (68)المقتـــرح من طرف Coen et Meyerouvitz (1991) أين تمثل:

A : تعرف هوية السبلات.

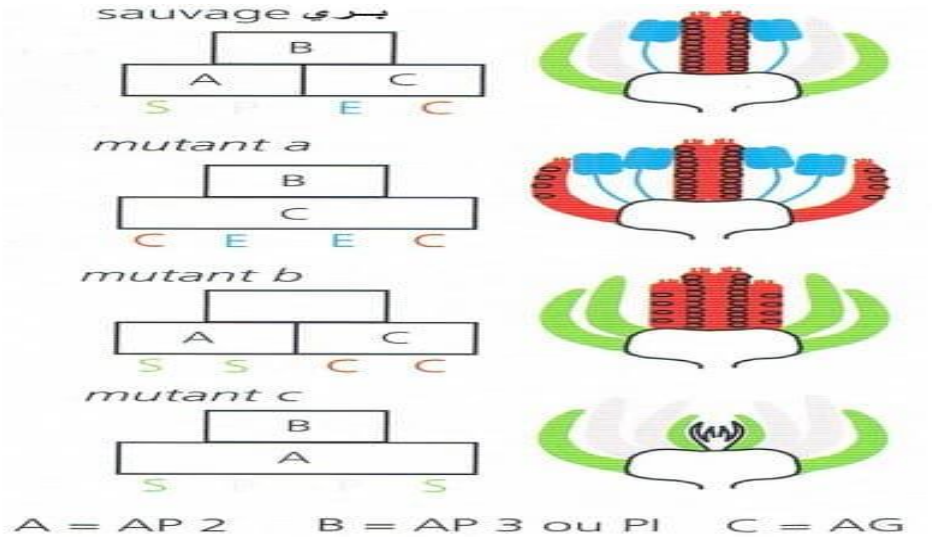
AB : تعرف هوية البتلات.

BC : تعرف هوية الأسدية.

C : تعرف هوية الكرابل.

الجينات A و B يعملان بصورة مستقلة أما C فيعمل بعلاقة مع A فإذا تحول الجين A الجين C هو الذي يعرف هوية الأعضاء الخاصة بالمحيطات المراقبة ب A و هذا متبادل.

من المهم ملاحظة أن الجينات المتحولة الثلاث **A-B-C** أو ag تعطي أوراق بدلا ap2, ap3, pi من الأعضاء الزهرية وهذا يدعم نظرية métamorphose الخاصة ب Goethe في نهاية القرن XVIIIeأين قال أن الأجزاء الزهرية أصلها من الأوراق و هي متمـاثـــــلة فيما بينـهاDucreux) . , 2002 ; Meyer et *al*., 2008)



شكل 68 . المراقبة الجينية للتشكل الزهري عند النوع (*Arabidopsis thaliana*)

II.4. 4. 1 . النظريات المتعمقة بأصل الزهرة

من بين أهم النظريات المطروحة حول أصل الزهرة نجد اثنان:

a. نظرية التغير الشكلي (ميتامورفوز)

اقترحت هذه النظرية من طرف العالم Goethe في م 1749-1832 حيث يذهب إلى أن أصل الزهرة هو الخلايا المتحولة حيث أن البرعم الخضري يتحول إلى برعم زهري وهو ما تدعمه حاليا معطيات البيولوجيا الجزيئية، وما تقود إليه العديد من الملاحظات منها:

- التركيب الوعائي للزهرة يشبه بشدة ذلك الخاص بالساق والأوراق.
- الأجزاء الزهرية بالمحيطات الخارجية لها مظهر وتركيبة تشريحية مماثلة لما يوجد عند الأوراق.
- دراسات بنيوية مقارنة تقود إلى أن الأسدية أو الكرابل عند مغطاة البذور البدائية لها هيئة الأوراق

b. نظرية المدرسة الفرنسية

تذهب هذه النظرية إلى وجود مرستيم انتظار في مستوى البرعم الخضري يعمل على تكوين الأسدية والكرابل عند نشاطه والانتقال من المرستيم الخضري إلى المرستيم الزهري عكس السبلات والبتلات التي تتشكل من الأوراق في مستوى الحلقة الأساسية لممرستيم الخضري.

ومنه حسب هذه النظرية الأسدية والكرابل تتشكل من مرستيم يختلف عن المرستيم الخضري، إذا هي ليست ذات طبيعة ورقية. واعتمدت هذه النظرية على ملاحظات تشريحية تمت خلال تطور وتحول المرستيم الخضري إلى مرستيم زهري (Robert et *al*., 1998).

الفصل الثالث: مفهوم الهندسة النباتية

Le concept d’architecture des végétaux

III. مفهوم الهندسة النباتية Le concept d'architecture des végétaux

و هي عبارة عن رسم تخطيطي تمثيلي لتشريح النبات و هو عبارة عن وصف و تمثيل بياني يؤخذ فيه بعين الاعتبار كل من نظام الجذر ، نظام الساق و الطوق Collet.

على مستوى تشريح الأجزاء البنيوية النباتية ، تشترك جميع نباتات الوعائية في نفس المكونات المعمارية الأساسية **composants de base architecturaux** : النظام الهوائي ، وهو الجزء الذي يتكون من فروع نباتية أو محاور أو سيقان ورقية و هو الجزء الذي يحمل أكثر الأوراق متفرعة و نظام الجذري ، مفصول عن النظام الهوائي بطوق un collet. يتم بناء الجهاز الخضري (الهوائي و الجذري) من المرستيمات الطرفية القمية (مرستيم قمي ساقي و مرستيم القمي الجذري) عن طريق انقسام النشط و المتواصل لخلايا هذه المناطق ثم ألاستطالة حيث ينتج عن ذلك تكون سلسلة من الوحدات الانباتية الوظيفية وهذه الوحدات النباتية الوظيفية يطلق عليها مصطلح **phytomère** التي تتكرر و تتراكم وتحمل الأعضاء، وهي العناصر الأساسية لبنية النبات. يتم ترتيب هذه الأعضاء على طول المحاور وفقًا لقواعد نظام الفيلوتاكسيا **la phyllotaxie** تتفرع المحاور الخضرية لتشكل بنية نباتية يمكننا من خلالها تحديد ترتيب التشعب و التفرعات و كذلك تحديد الشكل العام للنبات. يتم تمثيل النبات بيانيا وفق الوحدات الانباتية في نظام تصاعدي مع الأخذ بعين الاعتبار الترتيبات التالية

- **الترتيب 1**: هو الجذع الرئيسي le tronc
- **ترتيب 2**: الفروع الثانوية les rameaux secondaires
- **ترتيب 3**: فروع الترتيب الثالث

1.III. تاريخ الهندسة المعمارية النباتية historique de l'architecture végétale

اقترح عالم النبات البريطاني إدريد جون هنري كورنر (1906-1995) *Edred John Henry* Corner مصطلح "الهندسة المعمارية للنباتات" في الأربعينيات من القرن الماضي لتعريف مورفولوجيا الهياكل الهوائية في الأشجار.

قام كل من Hallé وOldeman في عام 1970 بوصف و إنشاء محاور نباتية أثناء تطور الأشجار في الغابات الاستوائية. وذلك بتحديث البيانات المتعلقة بهندسة النبات وإنشاء تصنيف وفقًا لنماذج معمارية شبيهة بالأشجار بناءً على أنماط تفرع الأشجار وإيقاع هذه التشعبات وديناميكية نموها وموقعها.

أسفرت هذه البحوث التي تدرس تطوير المحاور الخضرية للنباتات على تحديد حوالي عشرين نموذجًا مشتركًا للنباتات الوعائية الأرضية.

تعتمد النماذج المعمارية للنباتات على العديد من العوامل (على سبيل المثال تثبيط تطور فرع بواسطة فرع آخر، بسبب كل من الإشارات الداخلية و التظليل المتبادل).

يعد التحليل المعماري للنبات (analyse architecturale) مجالًا نشطًا للبحث والذي أصبح متعدد التخصصات منذ عام 2000، وذلك بفضل التقدم في علوم الكمبيوتر الذي جعل من الممكن تصميم نماذج "بنيوية-وظيفية للنبات على سبيل المثال (FSPM) "نموذج "نباتات افتراضية" تتكيف مع الموضوع مثل نماذج أشجار اندماجية (Janey, 1992) ،نموذج نظام متعدد العوامل Eschenbach).

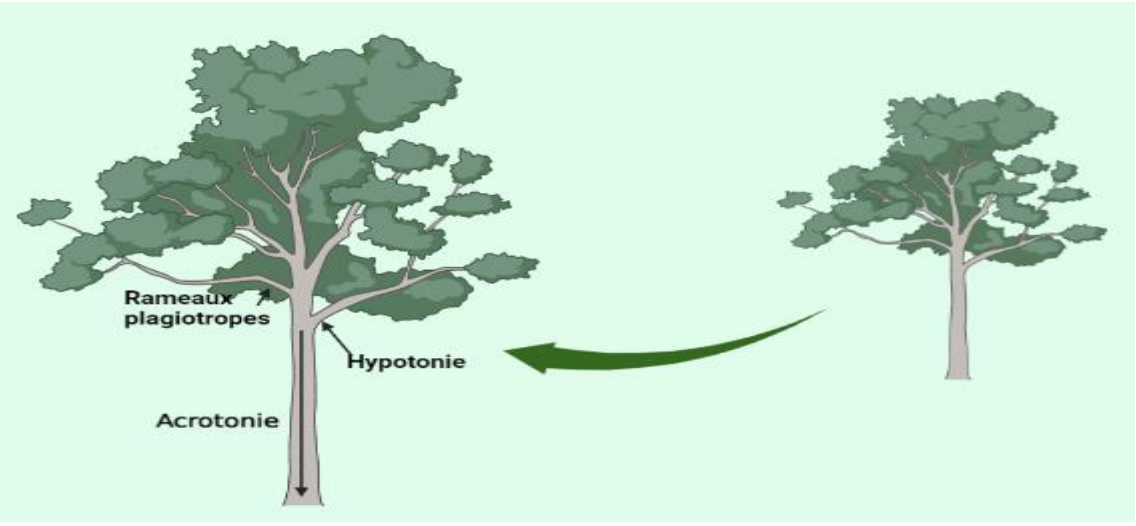
III .1.1. طريقة النمو و التفرعات عند النبات Modes de croissance et de ramification

في علم النبات ، يعتبر **التفرع ramification** إلى جانب النمو في الطول (الاستطالة) والزيادة في السمك (النمو الأولي والثانوي في المحاور الخضرية) ، إحدى العمليات التي تسمح للنباتات بالتكيف مع أسلوب حياتها الثابت، و ذلك بتوسيع وتحسين المساحات السطحية للتبادل مع البيئة الخارجية، وهي سمة إستراتيجية خاصة بالنباتات. تساهم عملية تفرع و تقسيم المحاور في الهندسة المعمارية وعادات النباتات.

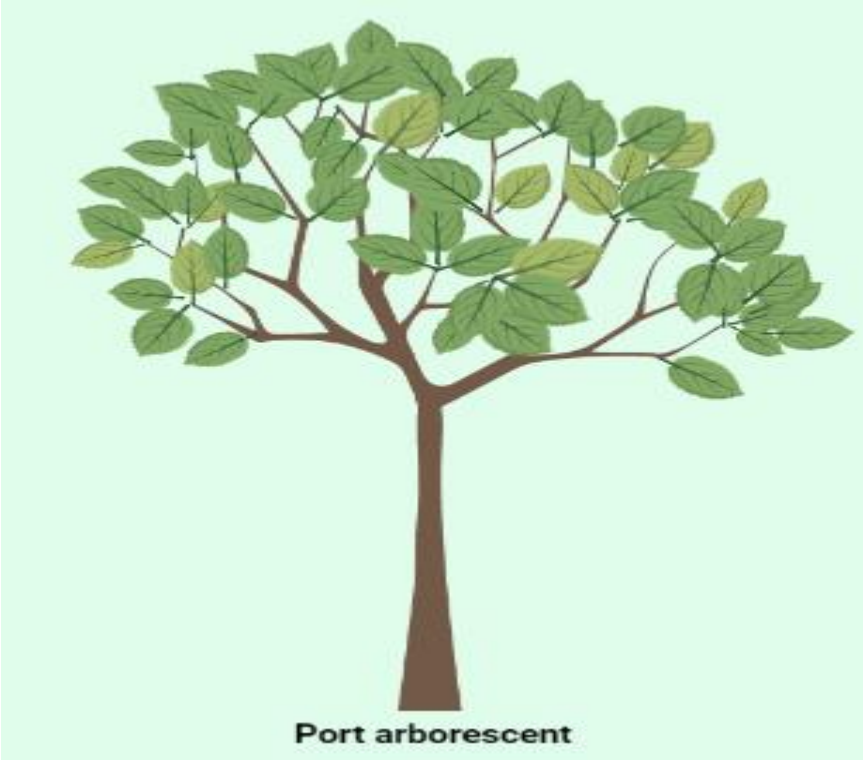
إن النمو يمكن أن يكون محدود أي ينتهي ببرعم هذا الأخير يتحول إلى زهرة أو يكون غير محدود.

- **المظهر الشجري (port arborescent)**

حسب الشكل 69 و 68 يشترط تكون الشجرة نمو ساق عمودية مستقيمة (acrotonie) بعد ذلك تظهر أغصان جانبية مائلة (**hypotonie**).



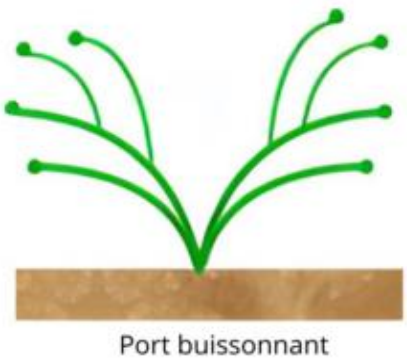
شكل 69. ليثمت بياني للمظهر الشجري للنبات يوضح طريقة التفرع



شكل 70.تمثيل بياني للمظهر الشجري(ا)

- **المظهر الشجيري أو ألدغلي (port buissonnant)**

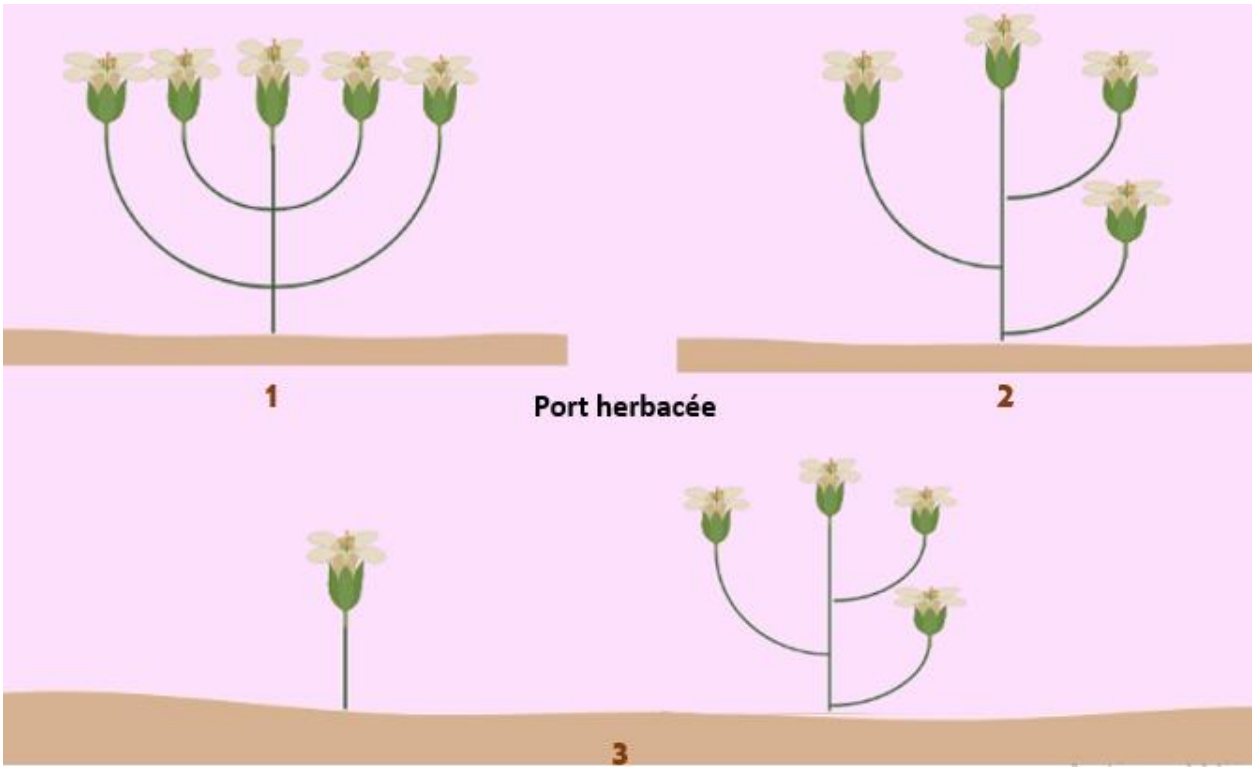
لا يحتوي الجزء السفلي لساق الشجرة على تفرعات إما فيما يخص المظهر الشجيري حيث تظهر في قاعدة الشجرة نمو عدة تفرعات مثل السدر و توت العلايق و هذا يحدث عندما تنمو البراعم السفلية لتعطي أغصان جانبية (أولوية نمو البراعم السفلية يطلق عليه و بعد ذلك تظهر أغصان عمودية على السيقان و يطلق عليها مصطلح (**epitonie**).



شكل 70.تمثيل بياني للمظهر الشجيري(ب)

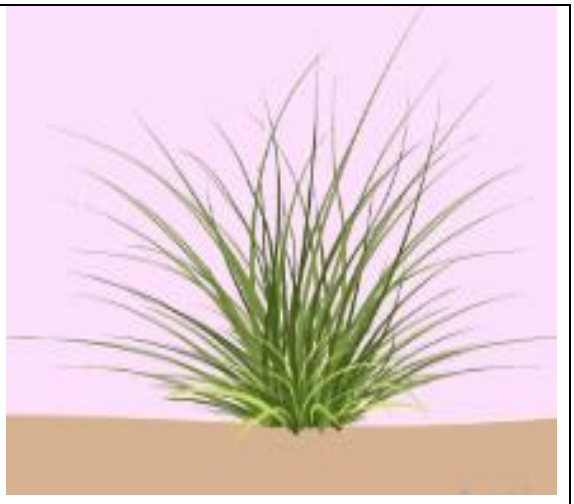
- **المظهر العشبي**

يتميز المظهر العشبي بتطور مهم جدا للبراعم الإبطية. عدم وجود هياكل ثانوية وجود براعم العرضية غالبا ما ينتهي البرعم القمي بزهرة ثم يموت **شكل 70**.



شكل 70. المظهر العشبي

يعتبر هذا المظهر أكثر تنوعا من المظاهر السابقة ففيه تثبط البراعم الابطية (سيادة كلية للبرعم الطرفي) و بالتالي عدم وجود تفرعات جانبية أو التثبيط يكون جزئي فقط و في هذه الحالة تكون الأغصان مندمجة إما في علو أو قاعدة الساق الرئيسية حسب الأنواع النباتية شكل 71.

	
مثال 1. يؤدي التفرع القاعدي لسوق النجيليات إلى ظهور باقة (touffe) كثيفة على مستوى الأرض بفضل الاشطاء	مثال2. يتميز التفرع التواتري للقرنفليات (**caryophyllacées**) بوجود في كل عقدة برعمين ينمو احدهما في حين يبقى الأخر مثبط كليا أو ينمو معطيا ساق صغيرة جدا.
لكش71. أمثلة عن المظهر العشبي	

III.1. 2. خصائص التفرع

الوظائف السيتولوجية للمرستيمات الخاضعة للتنظيم الداخلي (السيادة و الهيمنة القمية dominance apicale بواسطة الهرمونات النباتية مثل الأكسين، السيتوكينين) والعوامل البيئية (درجة الحرارة ، التناوب الموسمي) تحدد العديد من خصائص التفرع وتوزيعها على طول المحور الحامل axe porteur كما يلي :

- **نوع التفرع types de ramification**: طرفي terminale عندما (ينقسم النسيج الإنشائي إلى جزأين على مستوى القبة الإنشائية يسمى الانقسام في هذه الحالة dichotomie؛ عندما يحدث الانقسام على مستوى القمة المرستيمية إلى عدة أجزاء يطلق عليه مصطلح polytomie أو جانبي)؛
- **طريقة التفرع**:modes de ramification تفرع كاذب المحور آو صادق المحور؛
- **إيقاع التشعب rythmicité de la ramification:** تشعب مستمر أو متقطع discontinu؛
- **ديناميكية التفرع dynamique de la ramification**: فورية أو متأخرة؛
- **وضعية التفرع** position de la ramification: acrotonie، mesotonie، basitonie

III.1.3. التباين المرفولوجي و تطور الأغصان عند النبات hétéro morphologie et développement des rameaux

تنمو الأغصان على عدة أشكال و ذلك نتيجة لنمو و نشاط البرعم الطرفي أو البراعم الإبطية.غير أن نمو هذه البراعم يحدث نتيجة لظواهر ارتباطية بينها و ذلك بتثبيط برعم بالنسبة لبرعم أخر و يأخذ نمو الأغصان عدة مظاهر كما يلي :

- **Acrotonie**

هي أولوية نمو البرعم العلوي أي الطرفي على باقي كل البراعم الأخرى التحتية أو السفلية. هذه الظاهرة هي المسببة في المظهر الشجري و تكوين جذع الشجرة لكشد 72 (أ).

- **Hypotonie**

ظاهرة تحدث فقط في المظهر الشجري و تؤدي إلى ظهور أغصان جانبية مائلة **ramaux plagiotropes** لكشد 72 (ب).

- **Basitonie**

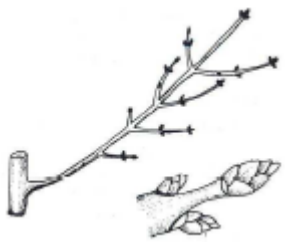
هي أولوية نمو البراعم السفلية عكس **acrotonie** مؤدية إلى المظهر الشجيري أو الدغلي لكشد 72 (ت).

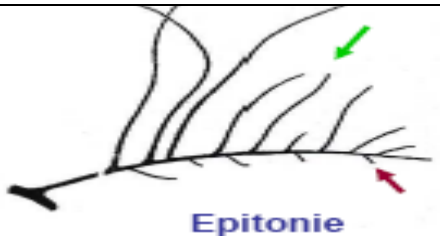
- **Epitonie**

هي ظاهرة خاصة بالمظهر الشجيري و تتميز بإعطاء أغصان مستقيمة فوق الأغصان الرئيسية 72 (لكشث)..

- **Amphitonie**

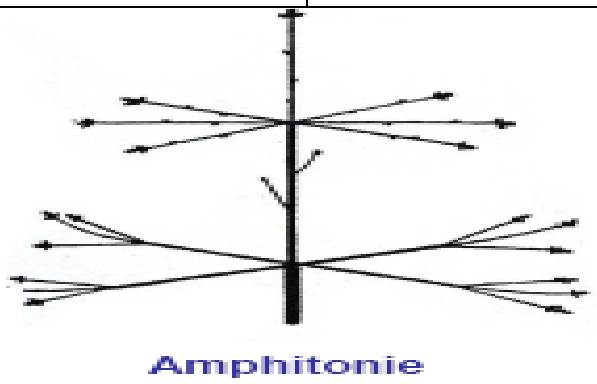
يظهر هذا النمط عند معراة البذور. إنشاء محاور أغصان مائلة plagiotropes يلء الجذع الرئيسي والتي ستتطور بالتتابع على نفس المستوى لكشد 72 (ج).

	
أ- Acrotonie	**ب- Hypotonie**



ث- Epitonie

ت- Basitonie



ج- Amphi tonie

شكل 72(ا-ج). أنماط المختلفة لتطور الأغصان الثانوية

4.1.III. تمايز المحاور

يتم تحديد عدة محاور نباتية مرتبة بترتيب هرمي بواسطة مصطلح الوحدة المعمارية. تم كذلك تطوير مفهوم المحور الخضري وفئة المحور، والذي ينطبق على مستوى السيقان (الفئات الجذعية) والجذور (فئات الجذر) ، لأول مرة في سياق الدراسات التي أجريت على الأشجار في المناطق الاستوائية، قبل أن تتكيف مع تلك الموجودة في المناطق المعتدلة.

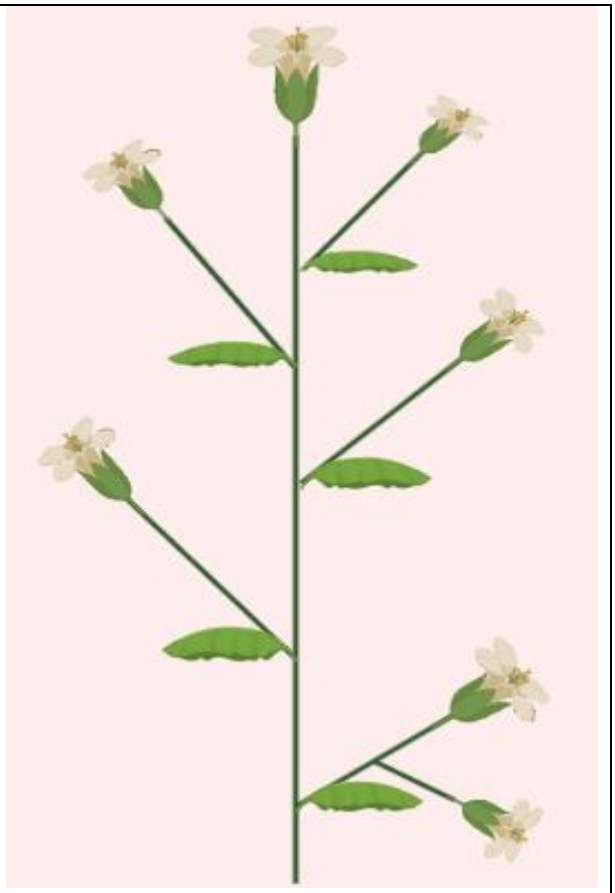
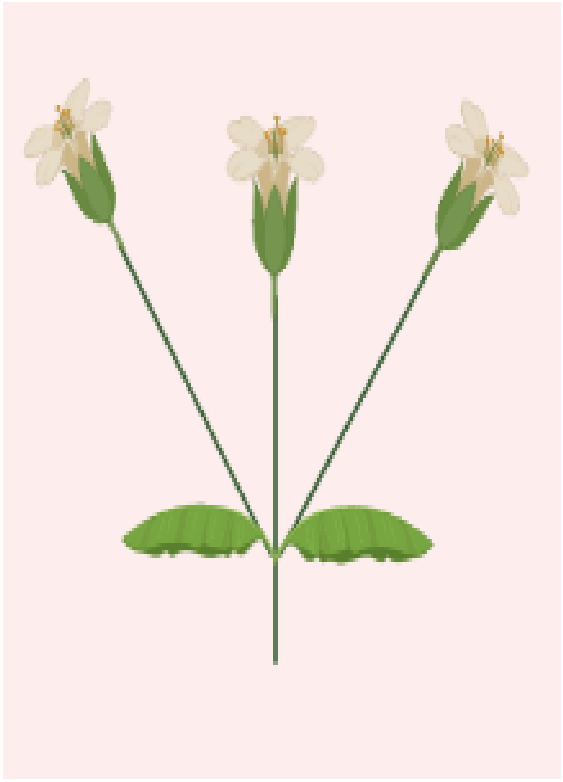
فالهندسة المعمارية النباتية هي نظام نباتي يعتمد على التحليل المورفولوجي الذي يسعى إلى حساب التنظيم المكاني والزماني للجهاز الخضري للنباتات. هذه البنية "هي في جميع الأوقات تعبير عن التوازن بين عمليات النمو الداخلية و العوامل الخارجية التي تفرضها البيئة (Édelin, 1984).

وهو يحدد التنظيم الأساسي للنبات ، والذي يتم تحديده وراثيًا وبنائه من خلال نشاط المرستيم الطرفي القمي للجزء الهوائي من جهة و من جهة أخرى نشاط المرستيم الطرفي القمي الجذري (تكوين الأغصان تفرع الجذر و الفروع التي تؤدي إلى طبع المظهر والشكل العام للنبات).

5.1.III. توضع الجنسية

عضوة الجنسية عند النبات هو دراسة أنماط توضع البراعم الزهرية أو النورية و كيفية توزيعها في النباتات و هي ميزة للتكاثر الجنسي عند النباتات الزهرية للمحافظة على الأنواع النباتية و استمراريتها . إن ترتيب البراعم الزهرية على جذع نبات مزهر يشبه نمط ترتيب الأوراق، و غالبًا ما يكون سمة من سمات عائلة ما، على سبيل المثال *Araceae spadix*.

تتوزع البراعم الزهرية بعدة أنماط قد تكون طرفية ، انتهائية أو جانبية كما توضح الأشكال التالية شكل73 :

	
مخطط يوضح فارع زهري تتوضع فيه البراعم الزهرية بالتناوب على محور واحد حيث يبدأ الإزهار من القاعدة ويستمر باتجاه القمة.	مخطط يوضح فارع زهري تتوضع فيه البراعم الزهرية بالتقابل حيث يعطي كل برعم زهرة جانبية

شكل73 . يوضح رسم بياني تمثيلي لتوضع الأزهار(توضع طرفي و جانبي)

كذلك يختلف توضع الأزهار و النورات من نوع نباتي إلى أخر حيث يمكن أن يحمل النبات أزهارا إما أنثوية أو ذكرية أو تكون معا في نفس النبات قد تكون الأزهار جالسة ، متدلية ...

III.2. مفاهيم في هندسة النبات: Concepts et modèles en architecture des plantes

III.2. 1. التكرار La réitération

هو العملية التي يقوم بها الكائن الحي كليًا أو جزئيًا بتكرار بنيته الخاصة (الاستنساخ عن طريق التكاثر اللاجنسي، و ذلك بتكوين أفراد جدد يُطلق عليهم الرامات ramets). هذه العملية تسمى تكرار أو ازدواجية. ينشئ التكرار المتسلسل syllepses (وتسمى أيضًا الفروع **sylleptic** ، تكرارات فورية أو متسلسلة). يؤدي التكرار المؤجل أو المتأخر إلى حدوث تدلي (يسمى أيضًا الفروع المتدلية).

الوحدات المعمارية أو الهندسية **les unités architecturales** هي عبارة عن تكرارات دورية **réitérats**، تظهر في النبات من سنة إلى أخرى، حيث تصبح شيئا فشيئا أصغر و يتزايد عددها أكثر كلما تطورت في مستوى المحيط التاج. تتوافق كل وحدة، وفقًا لدرجة التعقيد، مع تمايز عدد محدد من الفئات ذات المحاور المختلفة (خمسة في الشجرة المستوية). مع تقدم التفرع إلى محيط الشجرة ، فإنه يطور بالتالي سلسلة من الفروع الأبسط بشكل عام (الفروع المزهرة).

يؤخذ بعين الاعتبار عند تعريف النموذج المعماري للنبات النقاط الأساسية التالية:

تمايز المحاور différenciation des axes ، توضع الجنسية position de la sexualité و مفهوم الوحدات et notion de module

- **وضعية تفرع المحاور**: نظام تفرع صادق المحور أو كاذب المحور absent ou présent (ramification sympodiale ou monopodiale)؛
- **طريقة نمو المحور**: نمو مستمر أو نمو إيقاعي continue ou rythmique؛
- **اتجاه المحاور الثانوية**: قائمة orthotropes أو مائلة plagiotropes؛
- **موقع الجنسية** : توضع الفروع الزهرية جانبي أو طرفي : la position de la sexualité latérale ou terminale.

III .2.2. بعض النماذج الهندسية عند النبات Modèles architecturaux

تأتي المعرفة النوعية في الهندسة المعمارية النباتية المدمجة على شكل نماذج من بحث أجراه عالما النبات هيلي وأولدمان. حيث قاما بتحديد هذه النماذج وفقا لمفاهيم بسيطة (نمط النمو، التفرع، الإزهار، اتجاه المحور)،إن هذه المفاهيم (نموذج معماري وتكرار) تعتبر ضرورية لأي عمل يتعلق بهندسة النباتات.

ملاحظة: تم تسمية كل نموذج معماري على اسم عالم نبات الذي وصفه أو حدده. حدد *Hallé* و *Oldeman* 24 نموذجًا في عالم النبات من بين هذه النماذج :

- **نموذج *Holttum***

يتميز هذا النموذج بمحور أو جذع وحيد (**monocaule**) قائم أو عمودي (**orthothrophe**)، وفيه تتوضع الأعضاء التكاثرية في النهايات أو في القمم تؤدي إلى موت النبات. هذا هو الحال مع الموز والأغاف والنخيل الأحادي المسكن مثل Talipot. تم تسمية هذا النموذج كمرجع على اسم عالم النبات ريتشارد إريك هولتوم **botaniste *Richard Eric Holttum*** من خلال أعماله على الخصائص التي تحدد من صفات النمو عند أحاديات الفلقة أين أوضح أشكال تزهر مرة واحدة فقط قبل أن تموت شكل 74.

bardane Grande

(Arctium lappa)

Agave

Musa paradiaca

شكل 74. **أنواع نباتية مطابقة لنموذج *Holttum***

- **نموذج *Corner***

يتميز بوجود محور وحيد **monocaule** عمودي بأعضاء جنسية جانبية orthotrope à sexualité latérale و أللتي تسمح بنمو غير محدود للمحور الخضري. الانوع النباتية الممثلة لهذا النموذج هي *Cycas revoluta* femelle البابايا papayer و نخيل الزيت palmier à huile. الأشجار التي تتبع هذا النموذج لا تتميز بوجود تفرع و لكن المحور الرئيسي يمكن أن يحوي تواترات des réitérats شكل (75).

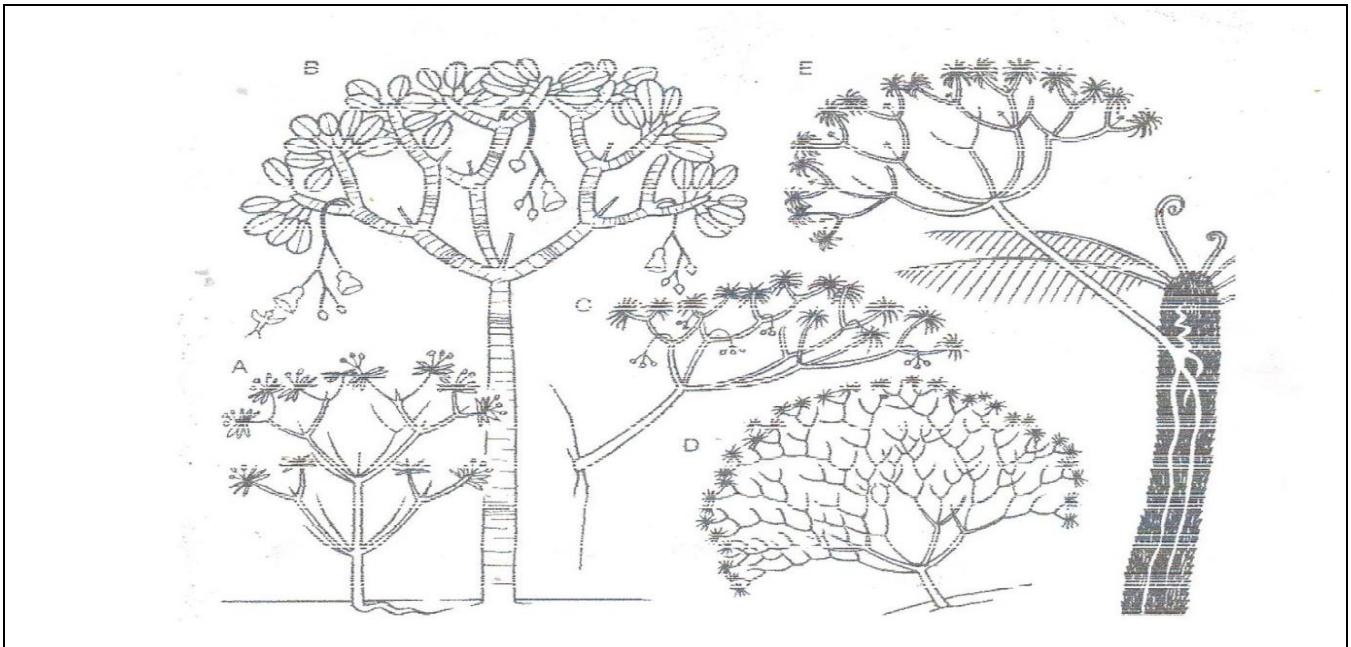
Arnica montana	*Elaeis guineensis*	*Carica papaya*
شكل 75. أنواع نباتية مطابقة لنموذج Corner		

- **نموذج *Tomlinson***

في هذا النموذج يتميز بوجود وحدات انباتية de modules orthotropes تضاف بصفة مستمرة انطلاقا من تفرع قاعدي (**polycaule**) à partir d'une ramification basale بجنسية طرفية أو جانبية à sexualité terminale ou latérale. **مثال**: les palmiers cespiteux

- **نموذج *Leeuwenberg***

و هو نموذج يمثل النباتات التي تكون أزهارها انتهائية . يتكون من سلسلة متعاقبة من الوحدات الانباتية ذات التفرع تحت القمي. على عكس نموذج كوريبا modèle de Koriba ، تظل المحاور الناتجة عن التشكل متعامدة (لا يوجد تغيير في وظيفة أحد المحاور التي تصبح مائلة الشكل لضمان دور الجذع). هذا النموذج شائع في Apocynaceae (تفرع الثنائي في الفرانجيباني الأبيض ، وتفرع ثلاثي في الدفلى) ، العائلة الباذنجانية ، والنباتات (نبات زيت الخروع ، السماق) حسب (Hallé, 2007) **لكشد (76).**



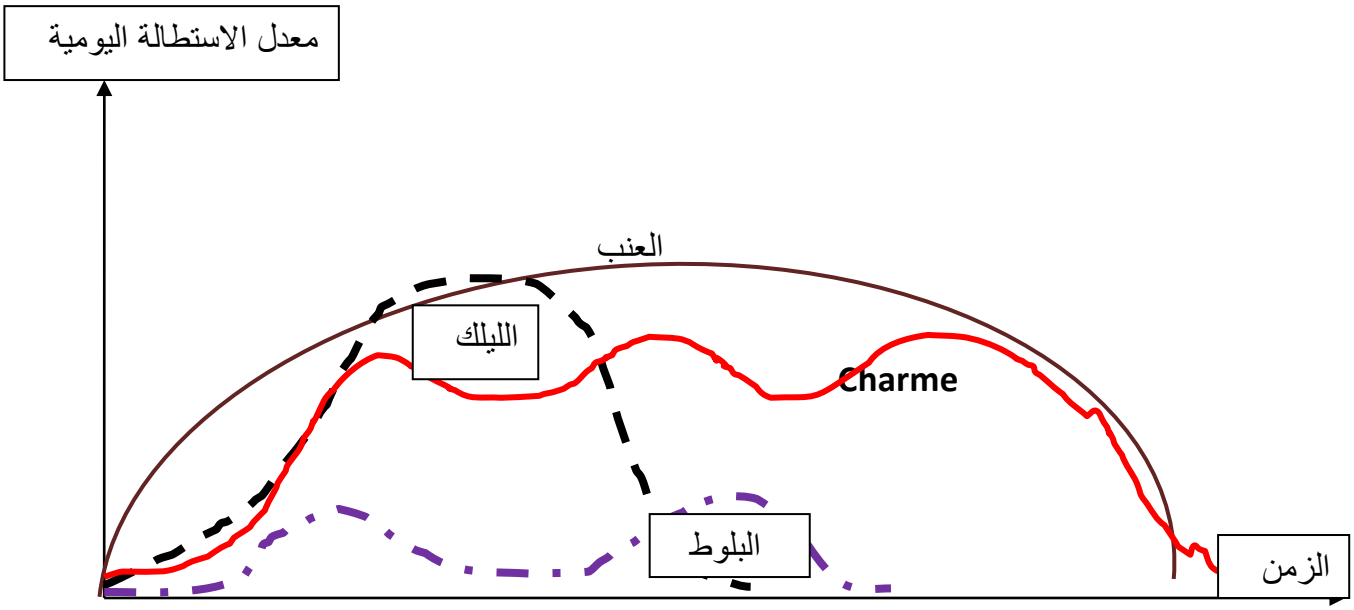
لكشد 76. نموذج **Leeuwenberg عند النجميات les astéracées endémiques حسب** Hallé, 2007

III.2. 4. دراسة تواترات النمو la croissance rythmique

هذه التواترات في النمو تلاحظ إما عندما نتابع النمو الكلي للنبات و إما في ظهور بعض الأعضاء النباتية فوق الغصن .

- **النمو الإجمالي أو الكلي (نمو منفرد uni modale نمو متعدد multi modale)**

حسب بن تشيكو (2000) عندما ندرس النمو الإجمالي لعدة أنواع من النباتات مثلا باعتبار الزيادات اليومية (**accroissement**) للنمو بالنسبة للزمن (**croissance cumulée**) حيث نلاحظ منحنيات مختلفة حسب الأنواع النباتية المختلفة .منحنى نمو شجرة العنب ***vitis viniféra*** يوضح أن هناك حد أقصى واحد في سرعة النمو مثل ما هو الحال كذلك في نبات الليلك (**lylas :*syringa vulgaris***) لكن مدته اقصر بكثير مقارنة مع شجرة العنب إذ تتميز بنمو إجمالي منفرد(**uni modale**). هناك نباتات أخرى بدرجات متفاوتة لأقصى حد للنمو في نفس الدورة الانباتية. تظهر شبه تمهيلات في النمو فيما يخص شجرة **charme (*carpinus betulus*)** و توقيفات حقيقية للنمو عند شجرة البلوط (*quercus sp*). هذه التواترات للنمو تعتبر وراثية الشكل **(morphogénétiques)** و داخلية المنشأ ، مستقلة عن العوامل الخارجية و لا يحدث تغير في سيرها عندما تكون الظروف المحيطة بالنبات ثابتة **لكشـ (77)**.

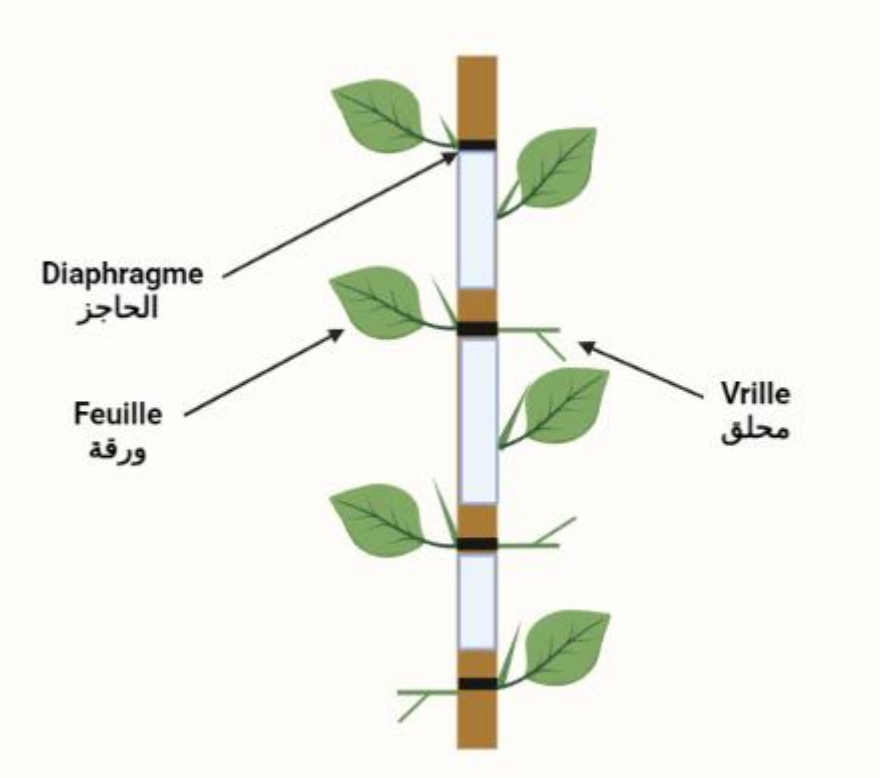


لكشـ 77. منحنى بياني يوضح الزيادات اليومية للنمو croissance cumulé بالنسبة للزمن عند أنواع نباتية مختلفة

III.2. 4. 1. ظواهر النمو التواتري (phénomènes rythmiques)

هذه الظواهر ليست نادرة و تظهر كثيرا عند بعض الأنواع النباتية خاصة منها النباتات المتسلقة مثل شجرة العنب. هذه الظاهرات معقدة و متنوعة جدا و تتمثل في عدة مستويات نمو النبات حيث يمكن

ملاحظة ذلك في توزيع مختلف الأعضاء فوق الغصن توزع الازهار و المحاليق، وجود و تكوين و تطور البراعم الابطية، طول السلاميات و وجود الحاجز.فيما يخص شجرة البلوط تخص هذه الظاهرات طول السلاميات و وجود أوراق مختلفة (hétéroplastie) شكل (78).

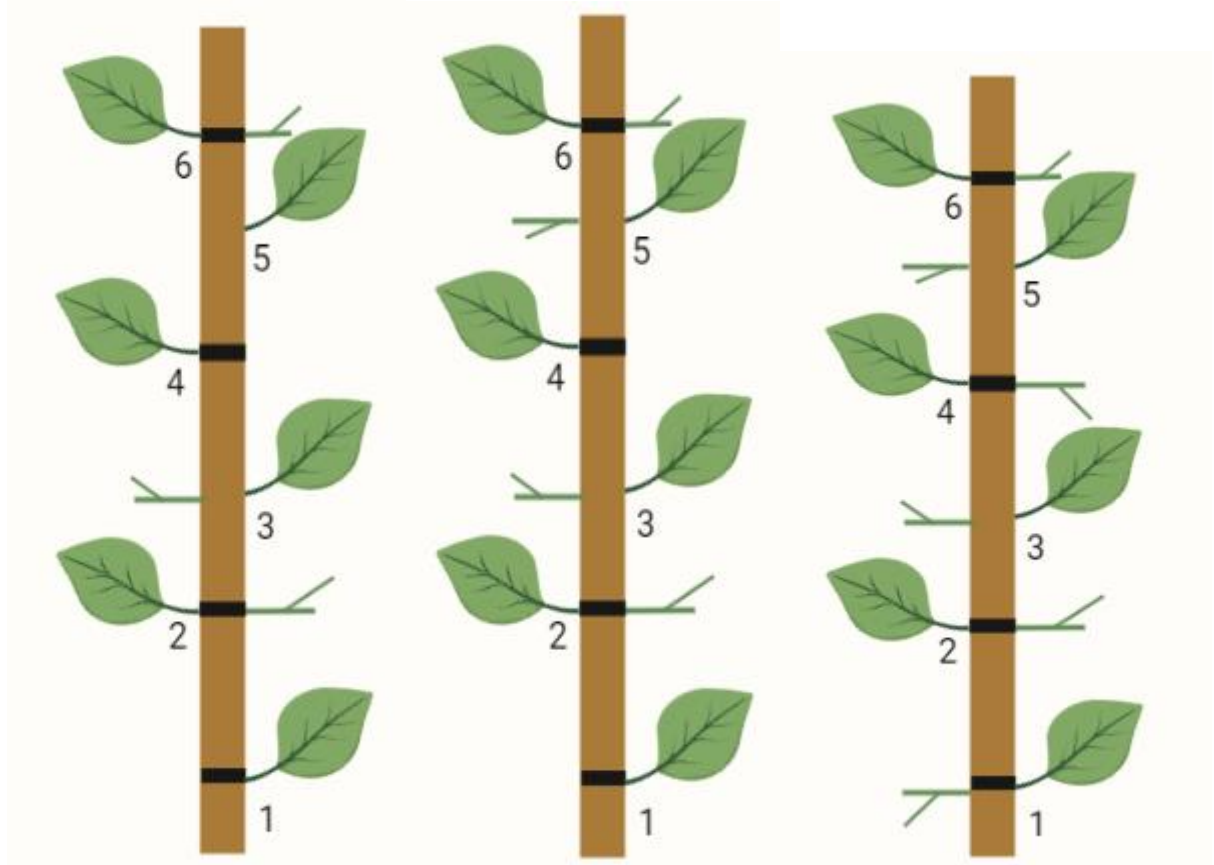


لكش78 . ظواهر النمو التواتري لمختلف الأعضاء فوق الغصن(الازهار و المحاليق و الاوراق)

- **ترتيب المحاليق**

لوحظ منذ القدم دورية فيما يخص ترتيب المحاليق عند انواع شجرة العنب داخل جنس vitis تتمثل في ثلاثة ترتيبات و هي على التوالي :

- **ترتيب منتظم مستمر continu: يوجد دائما محلاق مقابل الورقة**
- **ترتيب منظم متقطع discontinu :يوجد عقدة بدون محلاق تتبعها عقدتين بمحلاقين**
- **ترتيب غير منظم: أين لا يلاحظ ترتيب دوري منظم شكل(79)** .



أ- رسم تخطيطي يوضح ترتيب منتظم مستمر continu	ب- رسم تخطيطي يوضح ترتيب منظم متقطع discontinu	ت- رسم تخطيطي يوضح ترتيب غير منظم

شكل 79. يوضح أنماط ترتيب المحاليق

- **طول السلاميات**

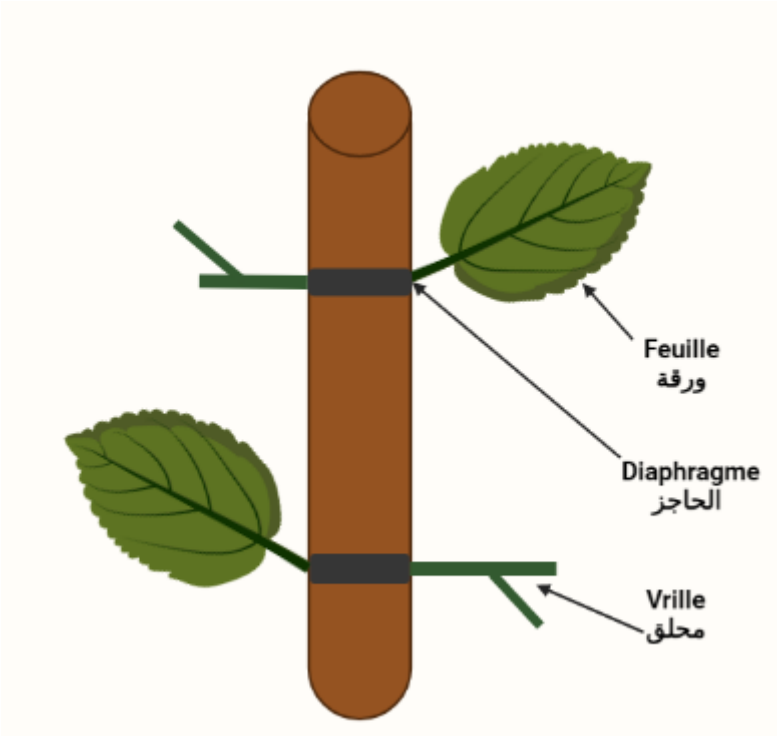
عند شجرة البلوط (جنس quercus) يوجد دورية مستمرة تتمثل دائما كالتالي: **سلم قصير – سلم طويل- قصير-طويل....**

عند شجرة العنب **(جنس *vitis*)** أطوال السلاميات تكون معقدة شيئا ما حيث لدينا **سلم:ع0 ع1 (n0 n1) دائما** قصير يكون متبوعا بسلم **ع1 ع2(n1 n2)** طويل متبوعا بسلم **ع2 ع0 (n2 n0) متوسط لاكن دائما يكون أطول من ع0 ع 1 إذن قياسات السلاميات مختلفة و دورية .**

ع1.ع2 > ع0 ع2> ع1 ع0

- **خاصية الحاجز**

الحاجز diaphragme هو القطعة النسيجية الوعائية التي تفصل النخاع حول منطقة العقدة و سمك هذا الحاجز يختلف حسب العقدة المعينة حيث تكون دائما كما يلي: **ح2 (D2)** اكبر من **ح1** (D1) و غالبا تكون كاملة و دائما اقل سمكا و غير كاملة و تتوزع بصفة دورية كما يلي: ح2 **> ح1 > ح0 شكل (80).**



شكل 80. يوضح الحاجز

- **نمو الأغصان الثانوية**

تتميز شجرة العنب بوجود نوعين من البراعم و هي البراعم الساكنة و البراعم الصيفية أو المبكرة و هذه الأخيرة تنمو مباشرة فوق الغصن الرئيسي بإعطاء أغصان ثانوية. نلاحظ دائما و بصفة دورية أن أقوى و أغلظ و أطول غصن من الأغصان الثانوية هو الذي ينطلق من العقدة ع1 (**n1**) و ع2 (**n2**) تكون قصيرة و نحيفة و غالبا ما تحدث عملية العهون(aoutement) و تأتي مرحلة السبات الشتوي لايبقى فوق الغصن الرئيسي إلا الأغصان الثانوية.

III.3. العوامل المؤثرة على المورفوجيناز

سبق و أن تطرقنا إلى العوامل المتحكمة في التشكل عند النبات من الجنين إلى تكون النبات البالغ المرور من الطور الخضري إلى الطور التكاثري و تشكل الإزهار (انظر جزء الزهرة و التشكل الخضري) حيث

تتداخل عوامل الوسط كمنبهات خارجية مع العوامل الداخلية و هذه العوامل الداخلية تتمثل في تأثير المباشر و الغير مباشر للجينات و الهرمونات.

تلعب الهرمونات دورا هاما في النمو الخضري للنبات من خلال تأثيرها على عمليتي الانقسام والاستطالة السابقة الذكر , فنجد أن ألاوكسينات تؤدى إلى زيادة النمو لان كمية الأوكسين الموجودة في القمة الطرفية والسوق لاى نبات ذات علاقة موجبة بمعدل النمو الطبيعى فعلى سبيل المثال السلامية الأولى القريبة من القمة النامية تكون أطول من مثيلاتها الأبعد من القمة وتقل في الطول كلما ابتعدنا عن القمة ولقد ثبت أن الأوكسين ليس هو الوحيد المسئول عن نمو الساق واستطالتها لكن يشاركه الجبريلينات وهرمونات أخرى, كما أشارت الدراسات أن الاستطالة الخلوية لا تحدث إلا في وجود تركيزات منخفضة من الأوكسين فالتركيز المرتفع يعمل على تثبيط النمو كما وجد ان الأوكسين اللازم لنمو ونشاط الأعضاء الهوائية للنبات لا يصلح لنمو وتنشيط المجموع الجذري كما ان التركيزات المثلى من الأوكسين اللازمة لنمو المجموع الخضري تكون مرتفعة عن التركيزات المثلى لنمو المجموع الجذرى لنفس النبات .

ظهور سلالات من النباتات القصيرة السيقان ذات سلاميات متقزمة يرجع إلى وجود نظام إنزيمي معقد داخل أنسجة تلك السوق النباتية تحتوى على بعض الأنزيمات المؤكسدة للاوكسينات خاصة أنزيم أندول حمض الخليك اوكسيديز المتخصص في هدم أندول حمض الخليك وتحويله إلى ثاني أكسيد الكربون والأكسيجين واندول الالدهيد الغير فعال بيولوجيا . بالإضافة الى أنزيم Peroxidase الحامل للحديد, وقد يرجع التقزم او بطئ النمو الخضرى لنقص أو تثبيط عمل ألا وكسينات نتيجة توفر نواتج الايض الغذائية التى تؤدى عند اتحادها مع IAA الى تثبيطه مثل توفر سكر الارابينوز الذى يتحد مع IAA ليكون أندول حمض الخليك الارابينوزى وكذلك توفر الحمض الامينى الاسبارتيك فيتكون اندول حمض الخليك الببتيدى IAA - Aspartate كذلك توفر الاسترات فيتكون مركب أندول ايثيل استرات Indol ethyl acetate وكذلك فالأصناف والسلالات النباتية طويلة الساق تحتوى على أنظمة أنزيمية تتحكم فى استطالتها حيث تمنع نشاط الأنزيمات المؤكسدة والمحللة لهرمونات النمو مثل ألا وكسين , كما تحتوى على تركيزات عالية نسبيا من المركبات العضوية الفينولية مثل حمض الكافيك وحمض الكلوروجينيك والتي تعمل على إيقاف النشاط الأنزيمي المؤكسد المشار إليه والتي تتركز في المجموع الخضرى ذو السيقان الطويلة.

وهناك تأثير أخر للاوكسينات على صلابة جدر الخلايا حيث يعمل الاوكسين على إزالة بكتات الكالسيوم والأيونات المعدنية المسئولة عن الصلابة كما يؤثر على بعض المركبات العضوية ويؤدى الى تحللها مثل البكتين والهيموسليولوز والتي توجد كمادة لاصقة بين الخلايا , وقد ترجع استطالة الخلايا بفعل الاوكسين أيضا حيث دورة فى زيادة نفاذية الأغشية خاصة طبقة الفسفوليبيدات مما يؤدى الى زيادة انتشار

المواد العضوية وأيونات الأيدروجين والمعادن الأخرى مما يرفع الضغط الاسموزي للخلايا وبالتالي زيادة امتصاص الماء والغذاء من الخلايا المجاورة وفى النهاية رفع ضغط الامتلاء مما يؤدى الى استطالة الخلايا وزيادة حجمها وزيادة نموها الغير عكسي كما وجد أن زيادة سمك السوق للنباتات ذات الفلقتين ترجع أساسا إلى النمو العرضي نتيجة نشاط الكامبيوم الوعائى والمسمى بالنمو الثانوى والمسؤول عنة وجود الأوكسين فى خلاياه, ومهمة هذا النمو هو تكوين الخشب الثانوي للداخل واللحاء للخارج وعند قطع القمم الطرفية وهى مصدر الأوكسين بالنبات يفشل الكامبيوم الحلقى فى تكوين النمو الثانوي وبإضافة الأوكسين إلى ساق هذا النبات منزوع القمم الطرفية يستأنف النمو العرضي وتزداد السوق فى السمك.

أما عن دور الجبرلين فنجد أن له دور في نمو الجذ ير لأسفل والريشة لأعلا عند إنبات الذرة حيث يعمل على زيادة الأنزيمات المحللة للمواد الغذائية في اندوسبرم البذرة ويؤدى زيادة تركيزه في السويقة الجنينية العليا الى سرعة انقسامها وحملها الريشة والقيام بالإنبات الأرضي والعكس صحيح بالنسبة للإنبات الهوائى فنجد التركيز العالي للجبرلين فى السويقة الجنينية السفلى أعلي منه في العليا مما يعمل على سرعة انقسامها فتأخذ السويقة الجنينية العليا والفلقات والريشة والصعود بها إلى أعلى سطح التربة والقيام بالإنبات الهوائى

بينما نجد في النباتات الحولية أن معدل نمو السلاميات العلوية يكون مرتفعا أو أكثر طولا من مثيلاتها القاعدية نتيجة ارتفاع محتواها من الجبرلين , وبذلك نرى أن دورة يكون من خلال دفعه لزيادة حجم الخلايا واستطالة المجموع الخضري .

أما عن دور الاثيلين في تنظيم نمو الأوراق فنج انه إذا زاد مستواه فأنه يعيق النمو ويثبطه فعلاقة الاثيلين بالنمو الخضري علاقة عكسية فزيادة تركيزه يؤدى إلى التقزم ويلاحظ إن التأثير المثبط على النمو الخضري خاصة نمو الساق يكون كبيرا في الظلام عنه في الضوء .

4.III. إمكانية التجدد عند النبات altitude à la régénération

التجدد هو ميل الكائن الحي إلى ترميم الجزء التالف أو المتقطع منه بكامله سواء كان هذا الجزء بنية نسيجية أو عضو (ساق ورقة ...) قابلية التجدد ظاهرة غير محدودة و خاصة عند النباتات الدنيا و لكن عند النباتات الراقية هذا التجدد يكون أكثر تعقيد و يستلزم إعادة إنشاء مرستيمات ابتدائية و منعدمة تماما عند الحيوانات عدا ظاهرة الاستنساخ و بعض الطبقات الادمية عند القشريات .

تحدث قابلية التجدد عند النباتات الراقية كلما كانت الأعضاء فتية قادرة على الانقسام و توليد و تكوين أعضاء جديدة

إن زراعة قطعة ساق أو ورقة تستطيع أن تعطي نباتا كاملا مع عدم وجود مرستيمات (التكاثر في بيئة مصطنعة **vitro culture ou culture in vitro** و هذه احدث الخصائص المميزة للنباتات الراقية حيث تستطيع الخلايا الرجوع إلى الحالة المؤستيمية و اكتساب صفة الخلايا الجنينية و بالتالي معاودة الانقسام و تكوين خلايا جديدة مختلفة **cellules redifférentes.**

يعتبر **التمايز الرجعي** قاعدة أساسية في المورفوجيناز بحيث لا يحدث التكاثر الخضري بدون تشكيل مرستيمات. الريزوجيناز أو تشكل الجذور **rhizogenèse** هي عملية تسمح بتشكل جذور جديدة و هذه الجذور تظهر في مكان غير مكانها الأصلي كعملية الترقيد **marcottage** و التعقيل **bouturage** تسمح بتكوين جذور عرضية و هذه الجذور تقوم بنفس وظيفة الجذور الطبيعية و تؤدي إلى إنتاج نبة كاملة مشابهة للنبات الأم و هذا ما يعرف بالتكاثر الخضري في بيئة مصطنعة . هذه العملية تقوم بها النباتات طبيعيا و تعرف بالتكاثر الخضري الطبيعي أو التلقائي. لحدوث عملية تخلق الجذور من أنسجة غير مرستيمية مثلا عند زرع عقلة (عبارة عن جزء من الساق يحوي براعم يتم قطعها و زرعها في التربة) تمر اولا بعملية تمايز رجعي حيث ان الانسجة المتمايزة التي فقدت قدرتها على الانقسام تفقد في هذه الحالة صفتها التي اكتسبتها بالتمايز و تكتسب صفة الخلايا الجنينية و تصبح قادرة على الانقسام مكونة كتلة من الخلايا المرستيمية التي تنقسم انقساما نشيطا مكونة جذور ابتدائية **(ébauche racinaire)** ثم بعد ذلك تشكل الجذور و خروجها من الساق بظاهرة الريزوجيناز rhizogenèse تتطلب هذه العملية عدة عوامل و عدة مواد. وعلى أساس هذه الميزة (الريزوجيناز rhizogenèse) تم تطبيق عدة تقنيات منها:

III .1.4. التقشير الحلقي décortication annulaire

هذه التجربة تمت على جزء من الجذع لنبات ما حيث تم تقشير طبقة البشرة و جزءا من اللحاء هذه التجربة بينت أن المواد الريزوجينية تكونت في قاعدة العقلة و فوق المكان الذي قمنا فيه بالتقشير و أن هذه المواد تسير في النسج الخارجية للساق (اللحاء) و سيرها مستقطب أي أن هذه المادة الريزوجينية هي هرمون الاوكسين و بتركيزات ضئيلة جدا تقدر ما بين $10^{-5}\mu$ - 10^{-7} **من AIA.** إن القول أن الاوكسين هو الهرمون الوحيد المسبب للريزوجيناز غير كاف و هذا ما أثبته (Cooper, 1935) و أكده كل من Went Bouillenne و Vanoverbeck .

III .2.4. الأساس الفسيولوجي لتكوين الجذور على العقل

إن تكوين الجذور يبدأ من مجاميع صغيرة من الخلايا المرستيمية التي تستمر بانقسامات متتالية لتتطور وتكون بادئات جذور تم تكوين أطراف الجذور وتتكون الحزم الوعائية في بادئات الجذور وترتبط بالحزم الوعائية للخلايا المجاورة . وينمو طرف الجذر للخارج من خلال القشرة والبشرة وتخرج من الساق.

إن استعمال تراكيز عالية من منظمات النمو يمكن آن تعمل كمبيدات أعشاب . وان الاوكسينات تعمل كمواد مسيطرة على الجذور وكان قديما يتم وضع الحبوب مع العقل حيث تنبت الحبوب وتحرر الاوكسين الذي يساعد في نجاح تجذير العقل . ووجد أن الجبريلينات لها تأثير تضادي على تكوين الجذور وقد يعود السبب إلى أن GA يمنع انقسام الخلية في الأنسجة الناضجة والذي يعتبر الأساس لتكوين مرستيم وبادئات جذور . أو قد يكون التأثير غذائي جزئي حيث إن GA يحفز النمو الخضري وبالتالي يستنفذ المواد الغذائية أو تتحرك معه إلى النمو الخضري ولا تبقى مواد غذائية كافية للجذور . إن تميز أو تخصص المرستيم إلى بادئات الجذور هي الخطوة الأولى لتكوين الجذور ووجد أن نوع التخصص يعتمد على نسبة الاوكسين الى السايتوكنين.

إن المركبات المولدة للاثلين مثل الاثيفون يمكن أن تكون مفيدة لعملية التجذير وهناك علاقة بين قابلية إنتاج الاثلين نتيجة المعاملة بالاوكسين وتكوين الجذور العرضية في الماش.

5.III. سكون البراعم

وفقًا لـ(Reynier, 2000)، فإن البراعم الكامنة، التي تشكلت في محاور و آباط الأوراق، لا تتطور في نفس العام الذي تشكلت فيه. حيث تبقى في حالة راحة حتى الربيع التالي ، وتتم خلال بخمس مراحل:

أ- مرحلة ما قبل السكون:

البراعم الكامنة لديها القدرة على التطور ، لكنها تبقى عادة في حالة راحة تحت التأثير المثبط للبرعم النهائي والبراعم الجانبية الطرفية. خلال هذه المرحلة يتم تنظيم البرعم من خلال تشكيل الخطوط العريضة للأوراق والمحلاق والنورات. تؤثر قوة الفرع والظروف المناخية خلال هذه المرحلة على درجة تنظيم البراعم.

ب- مرحلة دخول في السكون :

تفقد البراعم القدرة على التبرعم في غضون أسبوعين أو ثلاثة أسابيع. يحدث هذا الدخول في حالة السكون عندما تتوقف الأغصان عن النمو وعند بداية التصلب. إنه تحت سيطرة مادة نمو مثبطة (حمض الأبسيسيك) المنبعثة من الأوراق البالغة. يبدأ الدخول في حالة السكون مع البراعم الموجودة في قاعدة الغصين ويصل تدريجياً إلى القمة.

ت- مرحلة السكون الحقيقي:

تبقى البراعم كامنة خلال هذه المرحلة دون أن تخضع لتغييرات كبيرة.

ث- مرحلة كسر السكون:

تحت تأثير البرد الأول في الخريف، تستعيد البراعم تدريجياً القدرة على انفجار البراعم. تحدث هذه الظاهرة عندما تتساقط الأوراق وبطريقة تدريجية من القاعدة إلى أعلى الفرع.

ج- مرحلة ما بعد السكون:

تبدأ البراعم استعادة قدرتها على التبرعم لكنها بقيت في حالة راحة لأن الظروف المناخية الخارجية ليست مواتية للنمو. ومع ذلك ، فإنهم يستأنفون النشاط الداخلي كلما كانت هناك أيام مشمسة وحارة إلى حد ما من جانفي إلى فبراير. يمر هذا النشاط دون أن يلاحظه أحد في أعيننا ، لكن مجموع هذه الأنشطة اليومية يؤدي تدريجياً إلى المظهر المرئي لكسر الكمون و هو الاكماخ.

III. 6. مختلف أنواع التشعب différentes modes de ramification (الأشكال أو قطرالنبات

يتفرع الساق في الهواء فوق سطح الأرض ليعطي المجموع الخضري أكبر فرصة تعرضه للضوء والهواء، وبذلك تستطيع هذه الأعضاء أن تؤدي وظائفها على أكمل وجه.

وهناك نوعان رئيسيان لتفرع السيقان :

- **تفرع قمي Dichotomous Branching**

وفيه تنقسم القمة النامية إلى جزأين متساويين، يعطى كل جزء فرعاً مستقلاً، ثم تعود القمة في كل فرع من هذين الجزأين بالانقسام مرة أخرى لتعطى قسمين جديدين وتتكرر العملية السابقة عدة مرات. ويعرف التفرع في هذه الحالة بالتفرع ثنائي القمة، وينتشر بين النباتات الأولية كالطحالب البحرية، ويمكن أن يكون في بعض النباتات الراقية كنبات أم اللبن أو اللبنية.

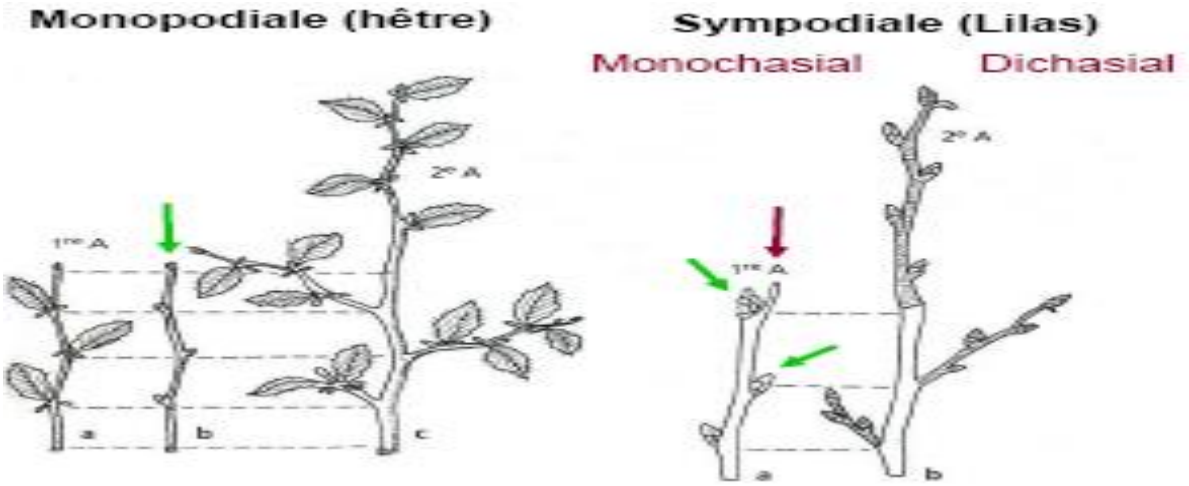
- **تفرع جانبي** وهو الأكثر شيوعاً بين النباتات الراقية، وهما نوعين **شكل (81)**.

- **تفرع كاذب المحور Sympodial branching**

في هذا النوع ينشط البرعم الطرفي لفترة محدودة في النمو ثم يتحول بعدها إلى محلاق أو زهره أو شوكه ويتكون فرع او أكثر جديد للنبات نتيجة لنشاط برعم او أكثر من البراعم الجانبية التي تقع أسفل البرعم الطرفي الذي توقف عن النمو الخضري. ومن أمثلة هذا التفرع في ساق العنب ***Vitis***.

- **تفرع صاق المحور Monopodial branching**

وفيه يستمر نشاط ونمو البرعم الطرفي إلى أجل غير محدد وطوال فترة حياة النبات ، ويضيف باستمرار أجزاء (سلاميات) جديدة إلى المحور الأصلي لنبات ، كما في أشجار الكازوارينا ***Casuarina***.



شكل 81 . مختلف أنواع التشعب

III.7. الإشكال و اقطار النبات

للتعرف أكثر على أقطار النبات أخذنا الجذر كنموذج لعرض و التعرف أكثر على البنية التشريحية لقطر الجذور عند النباتات. تحتوي جميع جذور النباتات على نفس البنية الابتدائية. وتتألف هذه البنية من مجموعة من النسج الأولية والتي تمايزت عن نشاط النسيج الجنيني الأولي وفي حال قمنا بعمل مقطع عرضي في جذر نبات فإننا سوف نلاحظ أسطوانتين لهما نفس المركز تسمى الخارجية منها بالـ (Cortex) أي القشرة الأولية أما الداخلية فهي الاسطوانة الوعائية المركزية. لتوضيح مفهوم القشرة الأولية

تنقسّم إلى عدة طبقات من الخلايا وهي من الخارج إلى الداخل: أدمة خارجية - أدمة متوسطة - أدمة داخلية. وفي عاريات البذور مثل الصنوبر وثنائيات الفلقة يكون عمر هذه القشرة قصير نسبياً لأن الكامبيوم يتمايز وبسرعة ليشكل البنية الثانوية والتي تحلّ مكانها. أما في أحاديات الفلقة فإن القشرة الأولية تستمر طيلة حياة النبات ولكن تساندها نسج متفلنة داعمة تلي البشرة الخارجية تماماً، ومن الطبيعي أن يزداد قطر الجذر في الحالة الأولى ولا يزداد في الحالة الثانية. تتكون القشرة الاولية من الخارج الى الداخل من الطبقات التالية :

الأدمة الخارجية exoderme

وهي طبقة واحدة أو عدة طبقات، وهي نسيج واقي، وفي منطقة الأوبار الماصة تستطيل خلاياها ومع نمو الجذر تتمزق الشعيرات ويحلّ مكانها الطبقة الخارجية للأدمة المتوسطة ويتم هذا عادةً في منطقة النضج وتغدو الخلايا متفلنة الجدران ما عدا بعض الخلايا التي تخلو من التفلن لتسمح بمرور الماء والغازات.

الأدمة المتوسطة mésoderme

خلاياها كبيرة ضخمة مستديرة رقيقة الجدار تحتوي على النشاء أحياناً. ولا تحتوي على اليخضور باستثناء: - الجذور التي تنمو في الضوء كما في جذور النباتات المائية (نبات ابن سينا). - جذور تنفسية كما في تين المطاط.

الأدمة الداخلية (البشرة الداخلية endoderme)

وهي صف واحد من الخلايا المتراصة وتمتاز خلاياها بأنها وفي مراحل متقدمة يحصل عليها ترسب عندئذٍ تسمى بشريط كاسبار، ويختلف شكل الترسب ما بين أحادي الفلقة وثنائي الفلقة فهو في أحادي الفلقة يكون بشكل حرف (U) وفي ثنائي الفلقة يكون بشكل مماسي. تتميز كذلك جذور النباتات لثنائية الفلقة بالنمو الثانوي و التغلض و طبيعة التغلظ تفرض حقيقة هامة وهي أن البشرة الداخلية في ثنائيات الفلقة هي عبارة عن نسيج مولد يمكن أن يتحول إلى نسيج قسوم يؤدي بانقسامه الطولي إلى زيادة ثخانة قطر البشرة الداخلية التي تتماشى مع زيادة ثخانة قطر الاسطوانة المركزية الناجم عن نشاط الكامبيوم.

الأسطوانة المركزية:

جميع البذريات تمتاز بوضوح الاسطوانة المركزية التي تستقل وتنفصل عن القشرة.

تمتاز الجذور أيضاً بوضوح اسطوانتها أكثر من السوق لأنها متصلة في أكثر امتداداتها في الجذور بينما في الساق فإن الاسطوانة المركزية تفاجئ دوماً بانقطاعات بسبب أماكن خروج الأوراق. وتتألف الاسطوانة المركزية من:

- الحزم الوعائية الناقلة (الجهاز الناقل)
- الكامبيوم.
- المحيط الدائر.
- النخاع.

المحيط الدائر

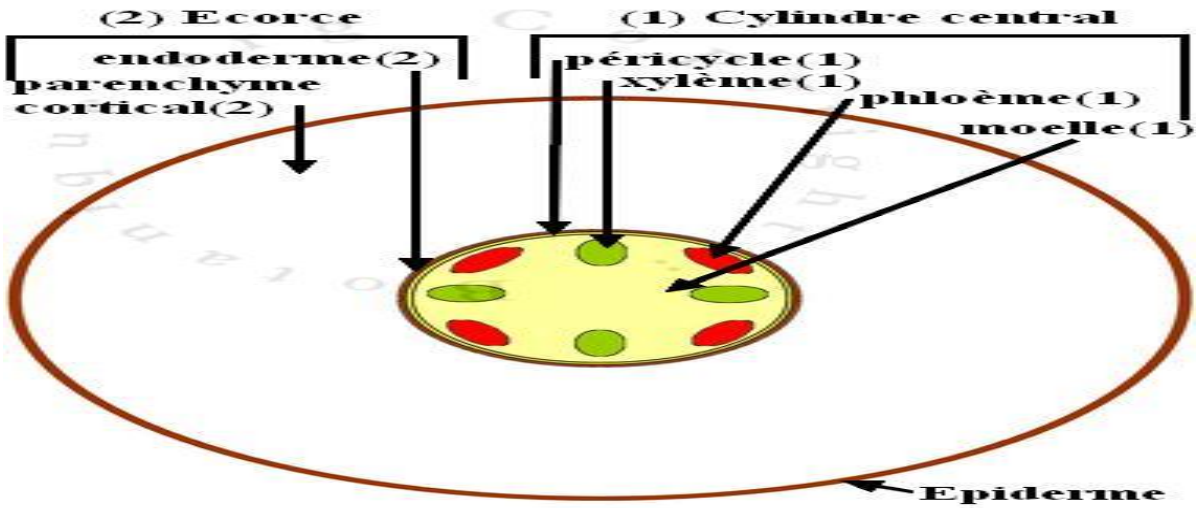
وهو صف واحد من الخلايا، يحيط بالحزم الوعائية، وهو يلي البشرة الداخلية، خلاياه برانشيمية، جدرانه رقيقة. ولكن نصادفه في معراة البذور مؤلف من أكثر من صف من الخلايا أو في بعض أحاديات الفلقة مثل النخيل وبعض ثنائيات الفلقة مثل الفول والعدس.

وقد نشاهد نباتات مائية لا تحتوي على هذا المحيط الدائر أبداً (لأنها ليست بحاجة إلى جذور جانبية)، وفي ثنائيات الفلقة تتخشب خلايا هذا المحيط الدائر لأنها تمتلك بنية ثانوية داعمة إذاً هو ذو نشاط انقسامي عالي لذلك يعتبر من النسج الميرستيمية. وينشأ عن نشاط المحيط الدائر جذور جانبية في معراة ومغلفات البذور لذلك نسميه طبقة مولدة للجذور، ويساهم أيضاً في تشكيل الكامبيوم الوعائي والعكس صحيح أي أنه يمكن

أن ينشأ المحيط الدائر عن نشاط الكامبيوم. لذلك تكون وظيفة المحيط الدائر المساهمة في تشكيل الكامبيوم الوعائي والمساهمة في تشكيل الجذور الجانبية.

الحزم الوعائية الناقلة (الجهاز الناقل)

وهي حزم متناوبة من الخشب واللحاء وعدد الحزم يختلف من نبات إلى آخر فهي حزمة واحدة من نبات كمأة الماء أو من حزمتين في نبات الملفوف أو رباعية الحزم في نبات الفول وخماسية الحزم في الحوذان وسداسية الحزم في البصل. إن أول الأوعية الخشبية تشكلاً يكون قريباً من المحيط الدائر ويدعى بالخشب الابتدائي بينما الأوعية الأقرب إلى المركز هي خشب تالي. في كل من أحاديات الفلقة وثنائيات الفلقة يكون الخشب الابتدائي ناجم عن انقسام وتمايز خلايا النسج الجنينية الأولية ولذلك يكون تمايز الخشب من المحيط نحو المركز. ويمتاز الخشب الابتدائي بأنه أوعية قابلة للاستطالة وتحدث فيها ترسبات للخشب (حلزوني- حلقي) أما الخشب التالي تحدث فيها ترسبات للخشب (سلمي- شبكي- منقر). أما بالنسبة للحاء ينطبق عليه نفس الكلام ما عدا موضوع التغلظ أو الترسب، وفي الجذر تكون كتلة الخشب أكبر من كتلة اللحاء وينتشر بين الخشب واللحاء خلايا برانشيمية **شكل 82.**



شكل 82. قطر الجذر

مفهوم البنية الثانوية

إن جميع الأنسجة التي ذُكرت سابقاً هي نسج ابتدائية تنشأ من نشاط النسيج الجنيني الموجود في قمة الجذر. جذور أحاديات الفلقة بنيتها الابتدائية دائمة لا تحصل فيها أية تغيرات ما عدا الجذور الجانبية. أما في ثنائيات الفلقة ومعراة البذور فخلال تطور الجذر تتمايز البنية الثانوية بعد تشكل الكامبيوم الوعائي و يتشكل الكامبيوم الوعائي بفضل ظهور أقواس خلوية داخل الاسطوانة المركزية وإلى أسفل حزم اللحاء، وتنمو هذه الأقواس عرضاً وذلك بتحول الخلايا البرانشيمية الموجودة بين الخشب واللحاء إلى خلايا قسومة، تحيط هذه الأقواس باللحاء وترتكز بطرفيها على المحيط الدائر والذي تبدي خلاياه نشاط انقسامي إضافة

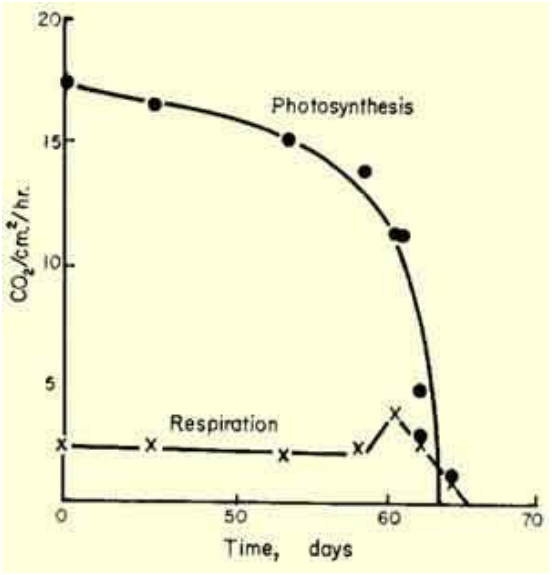
إلى خلايا الأقواس فتنضم الخلايا الناجمة عن نشاط المحيط الدائر إلى خلايا الأقواس فتتشكل أسطوانة متكاملة من خلايا الكامبيوم التي تقع بين الخشب واللحاء. لذلك تعتبر حلقة الكامبيوم حلقة غير متجانسة التركيب لأنها نشأت من نشاط الخلايا القسومة الناجمة عن نشاط الخلايا البارانشيمية الموجودة بين الخشب واللحاء عن نشاط خلايا المحيط الدائر . أما نشاط الكامبيوم فإلى المركز يتمايز الخشب الثانوي وإلى المحيط الخارجي يتمايز اللحاء الثانوي وأيضاً ينشأ عن نشاطه خلايا برانشيمية تشكل الأشعة المخية الواصلة ما بين مركز المقطع والقشرة.

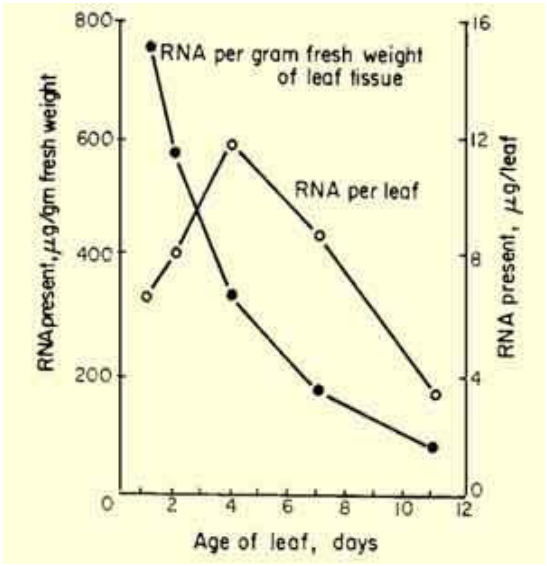
ويكون نشاط الكامبيوم مستمراً طيلة حياة الجذر ولكن يختلف من فصل إلى آخر. ويكون تراكم الخشب الثانوي أكثر من تراكم اللحاء الثانوي. أما الكامبيوم الفليني في ثنائيات الفلقة فينشأ إما عن تمايز ونشاط البشرة الداخلية أو عن المحيط الدائر أو عن طبقات عميقة من الاسطوانة المركزية. ويتشكل هذا النسيج الواقي بعد تموّت القشرة الأولية عندها يتوضع الفلين المتراكم على مستوى المحيط الدائر فيفصل بذلك القشرة الأولية كاملاً.

IV. الشيخوخة و الجفاف عند النبات :

تعتمد ميكانيكية الشيخوخة أولا على التنفس حيث انه مصدر للطاقة اللازمة لأتمام التفاعلات الحيوية ثم بناء أنظمة أنزيمية جديدة التى تعمل على إحداث التغيرات اللازمة للنضج والشيخوخة ثم تكسر الخلايا وتحللها وموتها شكل 83 و 84.

أما دور الهرمونات يكون على التأثير على تخليق الجديد من الرنا RNA تحت تأثير نظرية الهستون و التى تفترض أن البروتين الهستونى ينظم فعلها فى كل مرحلة من كل المراحل ابتدأ من المراحل الجنينية حتى الموت فالمادة الوراثية DNA المسئولة عن إنتاج RNA تثبط بأتحادها مع البروتين الهستونى وتنشط عن تحررها منه ويقع التنشيط والتثبيط تحت تأثير توازن هرمونى وهذا التوازن يقع تحت تأثير توازن حيوى يخضع لتوازن بيئى





شكل 83 .يوضح انخفاض التمثيل الضوئى وارتفاع التنفس مع تقدم عمر الورقة وبداية الشيخوخة

شكل84 يوضح انخفاض الأحماض النووية من نوع RNA بتقدم الورقة وبداية الشيخوخة

الخاتمة

يشمل التطور خلال مرحلة ما بعد التشكل الجنيني post-embryonnaire (طور تشكل الجهاز الخضري لكاسيات البذور العمليات الكمية (النمو) والنوعية (ظهور أنسجة وأعضاء جديدة) ، النمو في طول السيقان والجذور و تشكل الجهاز التكاثري. وهذه التشكلات تحدث نتيجة النشاط الانقسامي للمناطق القمية بشكل أساسي و يساعد في ذلك الإنزيمات الأولية ، الموجودة في شتلة البذور التي تساعد في عملية الانقسام وتنتج خلايا جديدة يتم كبتها تدريجياً خارج مناطق الاندماج ، وتلد أنسجة وأعضاء جديدة. وبالتالي ، فإن النسيج الإنشائي القمي الجذعي يكون نسجيًا وعضويًا. إنه يعمل بشكل إيقاعي عن طريق تكوين و استحداث وحدات أولية أو نباتية تتكون كل منها في نهاية التطور من ورقة ، وبرعم إبطي وجزء من الساق phytomères.

يتم تحديد أماكن ظهور أوراق الشجر وفقًا للقيود المكانية والكيميائية الحيوية (الضوء ..). إن استمرار عمل الخلايا الإنشائية الأولية مسؤول عن النمو غير المحدود للجهاز الخضري ، وهو أحد استجابات النبات لأسلوب الحياة الثابت. بمجرد تكوينها ، تنمو الخلايا الجديدة عن طريق انتقال الماء الى فجواتها حسب تركيز الوسط مما يسمح بانتباج الخلايا و اتساعها و منه النمو . يحافظ تركيب المواد الجدارية والخلوية الجديدة على النمو ويجعل من الممكن التعامل مع الزيادة السطحية للجدار والأغشية. يتحكم الهرمون النباتي ، الأوكسين ، بشكل أكثر تحديدًا في عملية الأكسدة. في نهاية النمو ، الخلايا تتمايز وهذا حسب موقعها داخل الأعضاء. ومع ذلك ، فإن بعض الطبقات الخلوية قادرة على استئناف النشاط الانقسامي مرة اخرى وإنشاء مناطق بارزة جديدة ، وهذا ما يعرف بالنمو الثانوي .

تعزز المادة بجلسات عملية :

الجلسة العملية الأولي: التعضي العام للنبات بالتعرف على توضع مختلف أعضاء النبات.

الجلسة العملية الثانية : تحديد و تخطيط ترتيب الأوراق (نظام الفيلوطاكسي).

الجلسة العملية الثالثة: دراسة عملية التعقيل (ملاحظة نمو الجذور الريزوجيناز Rhizogénése وتكوين الكال الكالوجيناز Callogénése

الجلسة العملية الرابعة: ملاحظة التطعيم و تتبعه

الجلسة العملية الخامسة: مدخل إلى الزراعة المخبرية (مقطع طولي في برعم مع عزل برعم)

الجلسة العملية السادسة : زيارة مشتلة لملاحظة جميع مظاهر تشكل و تطور النباتات الراقية

الجلسة العملية السابعة: مشاهدة شريط علمي حول قابلية التشكل و التجدد و التطور الداخلي للنبات.

قائمة المراجع

المراجع

1. Alvy Ray Smith, « Plants, fractals and formal languages », Computer Graphics, vol. 18, nº 3, 1984, p. 1–10 (lire en ligne [archive])
2. Christiane A. Eschenbach, « Emergent properties modelled with the functional structural tree growth model ALMIS : Computer experiments on resource gain and use », Ecological Modelling, vol. 186, nº 4, 2005, p. 470-488 (DOI 10.1016/j.ecolmodel.2005.02.013)
3. Kaplan D, « The Science of Plant Morphology: Definition, History and Role in Modern Biology », Am. J. Bot., vol. 88, nº 10, 2001, p. 1711–1741 (DOI 10.2307/3558347)
4. Tsvi Sachs & Ariel Novoplansky, « Tree form: architectural models do not suffice », Israel Journal of Plant Sciences, vol. 43, nº 3, 1995, p. 203-212 (DOI 10.1080/07929978.1995.10676605).
5. Alleweldt, D., and H. During. "Effect of photoperiod on growth and abscissic acid content of the vine." *Vitis* 11 (1972): 280-288.
6. Alleweldt, G. (1964). Studies on fruit bud initiation in the vine. *Vitis*, *4*, 176-184.
7. Bellaoui, Mohammed, et al. "The Arabidopsis BELL1 and KNOX TALE homeodomain proteins interact through a domain conserved between plants and animals." *The Plant Cell* 13.11 (2001): 2455-2470.
8. Benmehaia, R., & Bentchikou, M. (2017). Approche morphologique, physiologique et biochimique de la fertilité des bourgeons latents de lavigne (Vitis vinifera L.) (Doctoral dissertation, جامعة الإخوة منتوري قسنطينة).
9. Bharathan, Desikan, Yves Parent, and A. Vahab Hassani. "Method and apparatus for high-efficiency direct contact condensation." U.S. Patent No. 5,925,291. 20 Jul. 1999.
10. Buvat, Roger. "sur la structure et le fonctionnement du point vegetatif de selaginella-caulescens spring var amoena." *comptes rendus hebdomadaires des seances de l academie des sciences* 241.24 (1955): 1833-1836

11. Capron, Arnaud, et al. "Embryogenesis: pattern formation from a single cell." The Arabidopsis Book/American Society of Plant Biologists 7 (2009).
12. Claude Édelin, « L'architecture monopodiale : l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale », Thèse de doctorat d'État, Univ. Montpellier II, 1984, 258 p.
13. Claude Edelin, Images de l'architecture des Conifères, Thèse Spécialité, Univ. Montpellier., 1977, 254p.
14. Coen E.S., Meyerowitz E.M. 1991. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. Nature, 353: 31-37.
15. Côme, D. (1992). Les végétaux et le froid.
16. Cour biologie du developpement http://uel.unisciel.fr/biologie/module1/module1_ch04/co/apprendre_ch4_09.html
17. Cours de l'UE Biologie du développement végétal de la deuxième année de Licence BOPE (Scie...UBiologie du developpement végétal (EDSVC3B1) année (2016/17). Université Toulouse-III-Paul-Sabatier
18. Davière, Jean-Michel, Miguel De Lucas, and Salomé Prat. "Transcriptional factor interaction: a central step in DELLA function." *Current opinion in genetics & development* 18.4 (2008): 295-303.
19. Delmas, C. E. (2012). Interactions plantes-pollinisateurs et reproduction sexuée en habitat fragmenté. Le cas d'un arbuste à floraison massive (Doctoral dissertation, Université Toulouse III-Paul Sabatier).
20. Ducreux, Georges. Introduction à la botanique. Belin, 2002.
21. Dunning , C,E,(1968). Cell wall morphology of longleaf pine lat wood .wood sci1 :65-76.

22. During, H., & Scienza, A. (1980). Drought resistance of some Vitis species and cultivars. In *Proceedings of the 3rd International Symposium on Grape Breeding, Davis, Calif.(USA), 15-18 Jun 1980*. Dept. of Vitic. and Enology.
23. F. Hallé, R. Oldeman, Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux, 1970, 178 p.
24. Foster, Adriance S. "Structure and growth of the shoot apex in Ginkgo biloba." *Bulletin of the Torrey Botanical Club* (1938): 531-556.
25. Francis Kahn, « Analyse structurale des systèmes racinaires des plantes ligneuses de la forêt tropicale dense humide », Candollea, vol. 32, n° 2, 1977, p. 321-358
26. Franck Varenne, From Models to Simulations, Routledge, 2018, p. 81
27. Gao, Xiuhua, et al. "An effective strategy for reliably isolating heritable and Cas9-free Arabidopsis mutants generated by CRISPR/Cas9-mediated genome editing." *Plant physiology* 171.3 (2016): 1794-1800.
28. Hallé, F., Danton, P., & Perrier, C. (2007). Architectures de plantes de l'Île Robinson Crusoe, archipel Juan Fernández, Chili. Adansonia, 29(2), 333-350.
29. Hamant, Olivier, and Véronique Pautot. "Plant development: a TALE story." *Comptes rendus biologies* 333.4 (2010): 371-381.
30. Hartsema, A. M. (1961). Influence of temperatures on flower formation and flowering of bulbous and tuberous plants. *Encyclopedia of plant physiology.*, 123-167.
31. Heller, R. (1978). [Summary of plant physiology-Volume 2: Development [growth, morphogenesis, tropisms and other movements, growth substances; latent life; flowering]].[French].
32. Hofmeister, Wilhelm. *Beiträge zur kenntniss der gefässkryptogamen*. Vol. 4. No. 6. 1857.
33. Hopkins, William G. *Physiologie végétale*. De Boeck Supérieur, 2003.
34. Kriedemann, P. E., PE, K., & RE, S. (1973). Natural occurrence and photosynthetic utilisation of sunflecks by grapevine leaves.

35. Le concept d'architecture s'étend aussi au système racinaire mais les connaissance dans ce domaine sont encore fragmentaire. Cf Claire Atger, « Essai sur l'architecture racinaire des arbres », Thèse de doctorat en Physiologie et biologie des organismes et populations, Université des Sciences et Techniques, 1992, 287 p.
36. Morton, Alan G. (1981). History of Botanical Science: An Account of the Development of Botany from Ancient Times to the Present Day. London: Academic Press. ISBN 0-12-508382-3. Bruns, Tom (2006). "Evolutionary biology: a kingdom revised". Nature. **443** (7113): 758–61. doi:10.1038/443758a. PMID 17051197.
37. Nicolas Janey, 1992. Modélisation et synthèse d'images d'arbres et de bassins fluviaux associant méthodes combinatoires et plongement automatique d'arbres et cartes planaires., thèse en automatique et informatique de l'université de Franche-Compté, 321 p.
38. Nougarede, Arlette, Ernest M. Gifford Jr, and Pierre Rondet. "Cytohistological studies of the apical meristem of Amaranthus retroflexus under various photoperiodic regimes." *Botanical Gazette* 126.4 (1965): 281-298.
39. Ohkuma, K., J. L. Lyon, and F. T. Addicott. "Smith, 0. E.(1963). Abscisin II, an abscission accelerating substance from young cotton fruit." *Science* 142: 1592.
40. Philippe de Reffye, « Modélisation de la croissance des plantes. Cas du modèle GreenLab », Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon, vol. 86, n^{os} 5-6, mai-juin 2017, p. 142-143
41. Philippe de Reffye, Marc Jaeger, Daniel Barthélémy, François Houllier, Architecture des plantes et production végétale. Les apports de la modélisation mathématique, éditions Quæ, 2018 (lire en ligne [archive]), p. 14-18
42. Plant Physiology - Sinauer Associates, Inc, Publishers, 1999

43. Plantefol, Lucien. "Hélices foliaires, point végétatif et stèle chez les Dicotylédones. La notion d'anneau initial." *Rev. Gen. Bot* 54 (1947): 49-80.
44. Plomion, Christophe, Grégoire Leprovost, and Alexia Stokes. "Wood formation in trees." *Plant physiology* 127.4 (2001): 1513-1523.
45. Pour la Science - « De la graine à la plante » Dossier hors série Janvier 2000
46. Prusinkiewicz, A. Lindenmayer, J. Hanan, « Developmental Models of Herbaceous Plants for Computer Imagery Purposes », SIGGRAPH '88, Computer Graphics, vol. 22, nº 4, 1988, p. 141–150 (DOI 10.1145/54852.378503)
47. Reynier, A. (2000). Manuel de viticulture. 8eme édition. Ed. Tech and Doc., Paris
48. Roland, Jean-Claude. "Atlas de biologie cellulaire." (1974).
49. Sablowski, Robert WM, and Elliot M. Meyerowitz. "A homolog of NO APICAL MERISTEM is an immediate target of the floral homeotic genes APETALA3/PISTILLATA." *Cell* 92.1 (1998): 93-103.
50. Schmidt, Johs. "The reproduction and spawning-places of the fresh-water eel (Anguilla vulgaris)." (1912): 633-636.
51. Siau, John Finn. "Permeability." *Transport Processes in Wood*. Springer, Berlin, Heidelberg, 1984. 73-104.
52. Sinha, Neelima. "Leaf development in angiosperms." *Annual review of plant biology* 50.1 (1999): 419-446.
53. **Université en ligne biologie et physiologie végétale ;** http://uel.unisciel.fr/biologie/module1/module1_ch04/co/apprendre_ch4_09.html.
54. Vernoud, V., Hajduch, M., Khaled, A., Depège, N., & Rogowsky, M. P. (2005). Maize embryogenesis. *Maydica*, *50*(3/4), 469.

55. von Goethe, J. W., & Steiner, R. (1992). La métamorphose des plantes et autres écrits botaniques. Triades.
56. Winfried Kurth, « Morphological models of plant growth: Possibilities and ecological relevance », Ecological Modelling, vol. 75–76, 1994, p. 299-308 (DOI 10.1016/0304-3800(94)90027-2)↑ (en) Amram Eshel, Tom Beeckman, Plant Roots: The Hidden Half, CRC Press, 2013, p. 29-9 à 29-12
57. Xu, L., Ménard, R., Berr, A., Fuchs, J., Cognat, V., Meyer, D., & Shen, W. H. (2009). The E2 ubiquitin-conjugating enzymes, AtUBC1 and AtUBC2, play redundant roles and are involved in activation of FLC expression and repression of flowering in Arabidopsis thaliana. *The Plant Journal*, *57*(2), 279-288.

الملخص

تعالج هذه المادة مظاهر التشكل و النشوء عند النباتات الراقية على جميع المستويات (الخلايا ، الانسجة، الاوراق، الجذور والازهار ...) اشتملت المطبوعة على ثلاث فصول موجهة لطلبة السنة الثالثة ل.م.د. تخصص بيولوجيا و فيسيولوجيا النبات.

الفصل الاول يتمحور حول التشكل و النشوء على مستوى الجدار الخلوي ، العضية التي تميز الخلية النباتية عن الخلية الحيوانية إضافة إلى دور الحماية الذي يقوم به الجدار الخلوي فان طبيعته الفيزيائية و كذا البيوكيميائية تلعب دورا هاما في تحديد وظائف الخلايا و الأنسجة النباتية. يعالج هذا المحور جميع العمليات الحيوية التي تحدث في مستوى الخلايا الجنينية و المرستيمية من انقسام، استطالة و كذا تمايز و كذلك اكتساب الشكل و الوظيفة. المحور الثاني يتناول دراسة التمايز الرجعي و تشكل المرستيمات الثانوية عند النباتات و بالضبط في ثنائية الفلقة . كيفية تشكل الفلين و الكامبيوم.

أما المحور الثالث فهو يعالج المراحل التمهيدية للتشكل و هي عملية تشكل الأمشاج. تلي هذه المرحلة (تشكل الكيس الجنيني و نضج حبوب الطلع) مرحلة الإخصاب المضاعف عند النباتات البذرية.

يشتمل الفصل الثاني على جميع مراحل النمو التطورية le mode de développement séquentiel من الإخصاب إلى تكوين البذور و التي تتلخص في ما يلي : التشكل الجنيني embryonnaire - تشكل أعضاء الجنين l'organogénèse embryonnaire ونضج الجنين و البذرة و الحالة الخضرية و التكاثرية للنبات . و كذلك العوامل الخارجية المؤثرة في هذه الظواهر و هذا بتأثير تداخل العوامل الداخلية المستحثة بفعل الجينات. الاستجابات الفسلجية للنبات عديدة و تحدث بفعل الهرمونات التي لا تعمل على انفراد بل هناك تداخل بينها وان استجابة النبات هو محصلة التوازن بين محفزات ومثبطات النمو. **الفصل الاخير يشتمل على** التحليل الهندسي التشريحي النبات و هو عبارة عن وصف و تمثيل بياني يؤخذ فيه بعين الاعتبار كل من نظام الجذر ، نظام الساق و الطوق Collet. و كذلك قابلية التجدد للنبات. ان النمو والتكشف للنبات ما هي ألا ناتج سلسلة من التفاعلات الحيوية والتي تتأثر بعديد من العوامل الداخلية والخارجية ويكون تنظيمها عن طريق تنظيم عمليات التمثيل الحيوي.

الكلمات المفتاحية للمادة
التشكل- النشوء- النباتات الراقية - العوامل الداخلية- مرفوجيناز النبات-.....
السنة الجامعية 2022/2021