المقـــدمة

النبات واهب الحياة للإنسان والحيوان. وعلم فسيولوجيا النبات هو أهم علوم النبات جميعها من الناحية الأكاديمية لأنه يبحث عن آلية العمليات المختلفة والتى ينتج عنها نمو وإزهار وإثمار النبات وبعبارة أخرى فإنه العلم الذى يبحث آلية وظائف الأعضاء المختلفة للنبات. تحدث هذه العمليات المختلفة فى إيقاع رائع مهيب فى مساحات غاية الدقة وفى سرعة أكثر من فائقة وسبحان الله جل جلاله ﴿وما أوتيتم من العلم إلا قليلا﴾.

يشمل هذا الكتاب الحديث عن فسيولوجيا النبات فجزء الفيزياء الحيوية يشمل الحديث فى ذلك الصدد، وجزء العلاقات المائية تم شرحه بإستخدام قوانين الديناميكا الحرارية، وباب منظمات النمو فقد تم شرحه بإختصار شامل، أما جزء الكيمياء الحيوية النباتية فقد تم شرحه على أساس الحديث فى ذلك الموضوع كما يضم فصلين جديدين يندر أن يتم شرحهما بهذه الطريقة وبهذا الوضوح والإسهاب فى المراجع العربية أو الأجنبية وهما فصل التنفس الضوئى وفصل CAM ، يضم الكتاب ثلاثة أبواب حديثة وهى مزارع الأنسجة والهندسة الوراثية والضغوط stress ، وخير ما نختتم به هذا الكتاب وختامه مسك هو كيفية تفسير آيات من القرآن الكريم بإستخدام الحديث من تجارب فسيولوجيا النبات، وفى هذا الصدد فإننى لفخور بأن أشرح وأفسر بعض آيات من القرآن الكريم بتفسير جديد لم يذكر من قبل ليزيد من عظمة ودقة آيات القرآن الكريم وإن شاء الله يضاف هذا التفسير لهذه الآيات فى المستقبل القريب.

أننى أهيب بجميع دارسى علم فسيولوجيا النبات فى الوطن العربى قراءة هذا الكتا ب فإنه بحق شامل ومبسط وواضح وحديث وعميق وهادف. وأدعو من الله العلى القدير أن يلهمنى الصواب، ويوفقنى فى مؤلفات قادمة.

المؤلـــف

openkandil.com

الباب الأول
الخليـة النباتيـة

The Plant Cell

أثبت العالم الانجليزى روبرت هوك Robert Hook سنة ١٦٦٥ بعد أن فحص قطعة من الفلين بواسطة ميكروسكوبة البدائى، أن نسيج الفلين يتكون من وحدات، أطلق على كل وحدة من هذه الوحدات إسم خلية cell . تحقق هوك من أن خلايا الفلين خلايا ميتة وذلك عندما قارنها بالخلايا الحية الموجودة فى أوراق النبات حيث وجد أن الأخيرة تحتوى على ماأسماه بالعصير والذى عرف فيما بعد بالبروتوبلاست Protoplast . عقب ذلك بسنوات قليلة حوالى سنة ١٦٧٦ شاهد صانع العدسات الهولندى أنطون فان لوفنهوك Anton van Leouwen hock أجساما خضراء بداخل الخلايا النباتية، وهذه عرفت فيما بعد باسم البلاستيدات الخضراء. وفى سنة ١٨٣٣ أكتشف العالم الانجليزى روبرت براون Robert Brown النواة وذلك أثناء فحصه لخلايا نسيج بشرة نبات الأوركيد. ثم أثبت العالم الألمانى شلايدن M. Schleiden أن النواة تحتوى على نوية. وفى سنة ١٨٣٩ وضع كلا من عالم النبات شلايدن Schleidenوعالم الحيوان الألمانى شفان T. Schwann نظرية الخلية Cell theoryوفحواها أن الخلية هى الوحدة الأساسية لتكوين الكائن الحى وانها تقوم بجميع العمليات الحيوية وانها تنشأ من انقسام خلايا أخرى. وفى سنة ١٨٣٩ أطلق Purkinje إسم بروتوبلازم على المادة الحية للخلية. وفى سنة ١٨٩٨ اكتشف العالم الايطالى جولجى C. Golgi جهاز جولجى وذلك فى خلايا حيوانية. وفى سنة١٩٠٠ اكتشف العالم الألمانى التمان R. Altmann الميتوكوندريات.

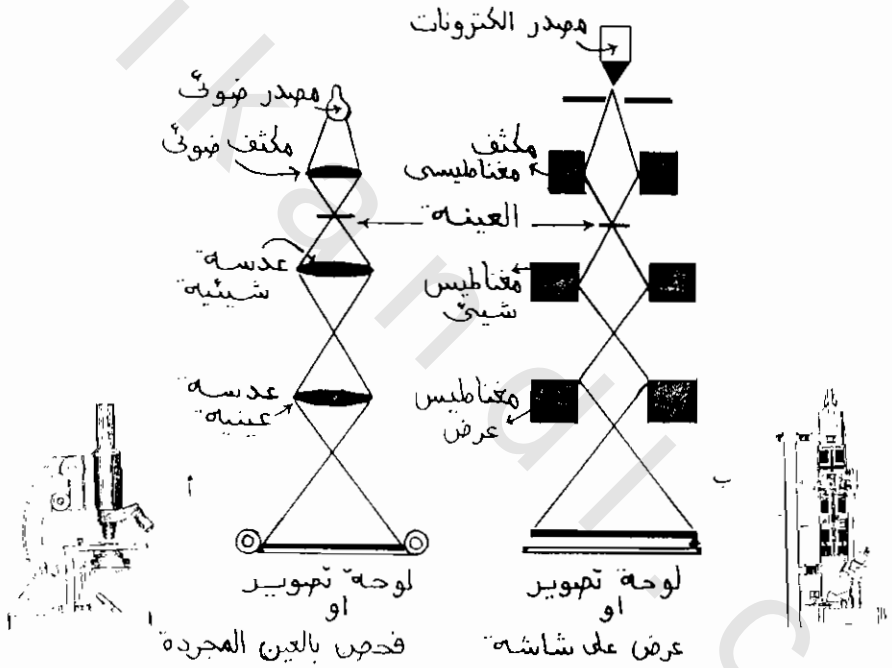
تتركب الخلية النباتية الحية من جدار خلوى يحيط بالبروتوبلاست. والبروتوبلاست هو إصطلاح أدخلة هانشتين Hanstein سنة ١٨٨٠ ليعرف به جميع مكونات الخلية ماعدا الجدار الخلوى. والبروتوبلاست يتكون من مواد بروتوبلازمية وغير بروتوبلازمية.

طرق فحص الخلية النباتية

تمت الدراسات الحديثة للخلية النباتية بعد أن أمكن التوصل إلى فحص الخلايا بقوى تكبير تصل حوالى ٣ مليون مرة وذلك باستخدام المجهر الإلكترونى بعد أن كانت أقصى قوة تكبير للمجهر الضوئى العادى حوالى ألف مرة.

يستعمل المجهر الضوئى الضوء العادى بينما يستعمل المجهر الإلكترونى الأشعة الإلكترونية المارة فى أنبوبة مفرغة وذلك لتكوين الصورة. وفى المجهر الضوئى تستخدم عدسات عينية وشيئية وعدسة مكثف وكلها زجاجية وذلك لتوجيه وتجميع الضوء بينما يستعمل فى المجهر الإلكترونى مجالات مغناطيسية لتوجيه وتجميع الأشعة الإلكترونية بدلا من العدسات الزجاجية (شكل ١).

وفى المجهر الضوئى يمكن رؤية الصورة بالعين أو بالتصوير، أما فى المجهر الإلكترونى فتظهر الصورة على شاشة خاصة أو تصور بجهاز خاص.



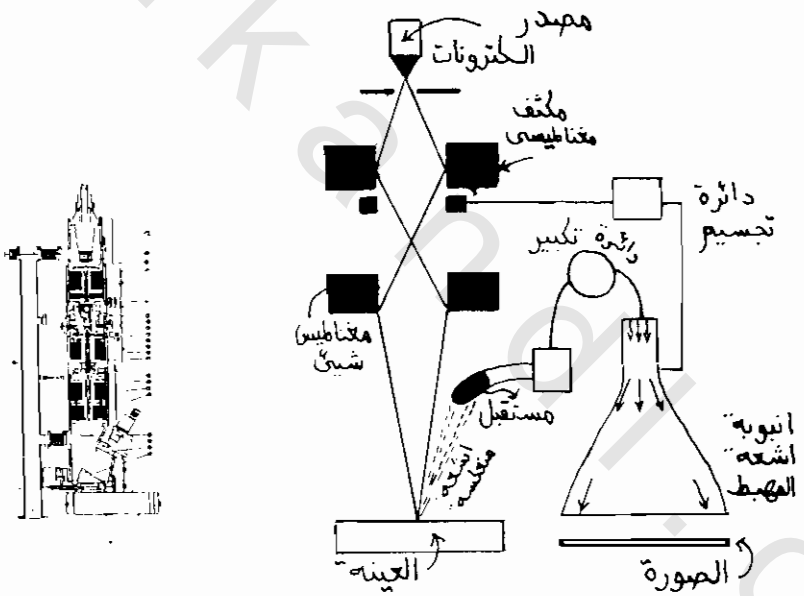
(شكل ١): المجهر الضوئى والمجهر الالكترونى العادى.

رسم تخطيطى مبسط يوضح تركيب المجهر الضوئى (أ) والمجهر الالكترونى

(ب) ومسار الأشعة فيهما مع بيان كيفية تكوين الصورة.

يوجد نوعين من المجهر الإلكترونى electronic microscope وهما المجهر الإلكترونى العادى transmission e. m. ويستعمل لفحص سطح العينة فى مستو واحد. والمجهر الإلكترونى المجسم scanning e. m. . ويستعمل لفحص مجسم للعينة وذلك فى ثلاثة أبعاد أو إتجاهات. وفى هذا المجهر لايوجد مجال مغناطيسى يحل محل العدسة العينية بل نجد أن الالكترونيات تنعكس وتتشتت من على سطح العينة المفحوصة ويوجد جزء حساس detector يستقبل هذه الأشعة الإلكترونية ويليه جزء آخر مكبر للأشعة ثم تنقل الأشعة إلى أنبوبة أشعة الكاثود (المهبط) ومنها تتكون الصورة. توجد دائرة تجسيم تصل إلى أنبوبة أشعة الكاثود (شكل ٢).

لفحص الأنسجة النباتية وخلاياها بواسطة المجهر الضوئى تعمل قطاعات رقيقة باستعمال أمواس حادة يدويا أو بواسطة جهاز الميكروتوم microtome الشمعى أو الثلجى. أما الفحص بالمجهر الإلكترونى فيحتاج إلى عمل قطاعات رقيقة جدا قد تصل فى السمك إلى ٣٠ ملليميكرون ويتم ذلك بتثبيت العينة ثم تحميلها فى نوع خاص من البلاستيك.



(شكل ٢): المجهر الالكترونى المجسم

رسم تخطيطى مبسط يوضح تركيب المجهر الالكترونى المجسم ومسار الأشعة فيه مع بيان كيفية تكوين الصورة.

ويجرى عمل القطاعات بواسطة أمواس خاصة من الزجاج المشطوف أو من الماس المصقول وذلك بواسطة جهاز ميكروتوم دقيق ultramicrotome وتستعمل حديثا وبكثرة طريقة لعمل القطاعات لفحصها بالمجهر الإلكترونى وتسمى طريقة التجميد والتبخير تحت تفريغ freeze etching. وفى هذه الطريقة تجمد العينة بسرعة ثم يجرى تقطيع الجزء المجمد بواسطة موس بارده. وعمل قطاعات تحت هذه الظروف بسبب إنشقاق الخلايا فى أضعف أجزائها وهى أسطح الأغشية الموجودة فى الخلية مما يسبب كشف التركيب الداخلى للخلية. ثم يسمح لبعض الماء المتجمد حول الأغشية أن يتبخر وهذا مايسمى etching ويعرض القطاع لبخار مزيج من البلاتين والكربون والذى يتراكم على السطوح المقطوعة مكونا صورة مكرره replica أو negative للتركيب الخلوى. تجرى جميع الخطوات السابقة تحت تفريغ under vacuum وذلك فى حجرة مفرغة. ثم تزال جميع أجزاء الخلية وتبقى الصورة المكرره replica للخلية وهى التى تفحص بالمجهر الإلكترونى وتعتبر هذه أحسن طريقة لفحص التركيب الدقيق للخلايا الحية.

وتتراوح أحجام الخلايا النباتية ومكوناتها كالآتى:

الوحدة	الطول أو القطر بالميكرون
أغلب خلايا النباتات الزهرية	٥ – ١٠٠
أغلب الخلايا البكتيرية	٠,٥ – ٥
البلاستيدات الخضراء	٢ – ١٠
الميتوكوندريا	٠,٥ – ٥
الريبوسومات	٠,٠٢

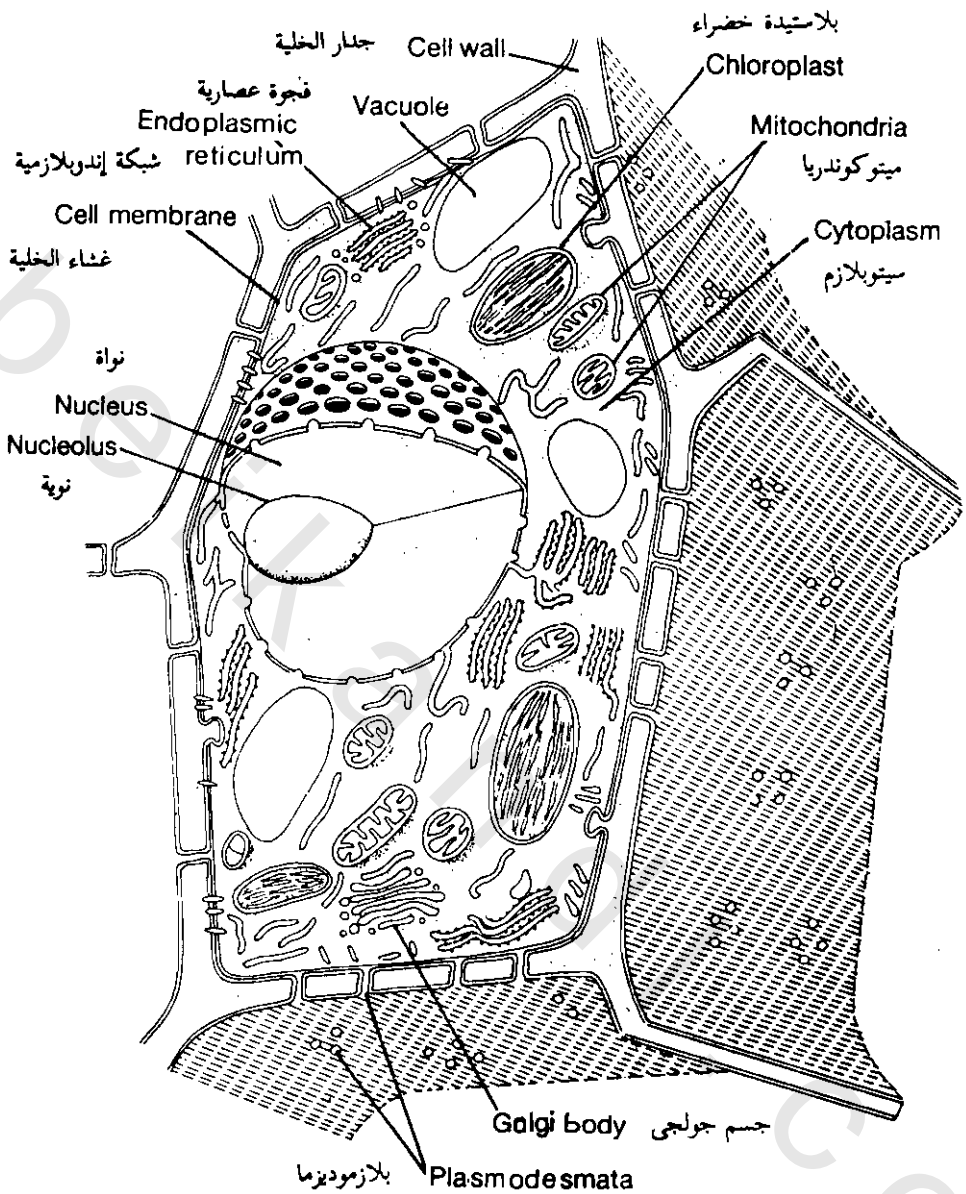
والوحدات التى تستعمل فى قياس أجزاء الخلية هى:

الميكرون ويرمز له μ أو m μ ($\frac{١}{١٠٠٠}$ من المليمتر.) ميكرومتر.

المليميكرون ويرمز له m μ = نانومتر nanometer ويرمز له nm

$= \frac{١}{١,٠٠٠,٠٠٠}$ من المليمتر

أنجستروم ويرمز له $A^{o} = \frac{١}{١٠,٠٠٠,٠٠٠}$ من المليمتر



(شكل ٣): قطاع فى خلية نباتية (مجسم).

صوره بالمجهر العادى

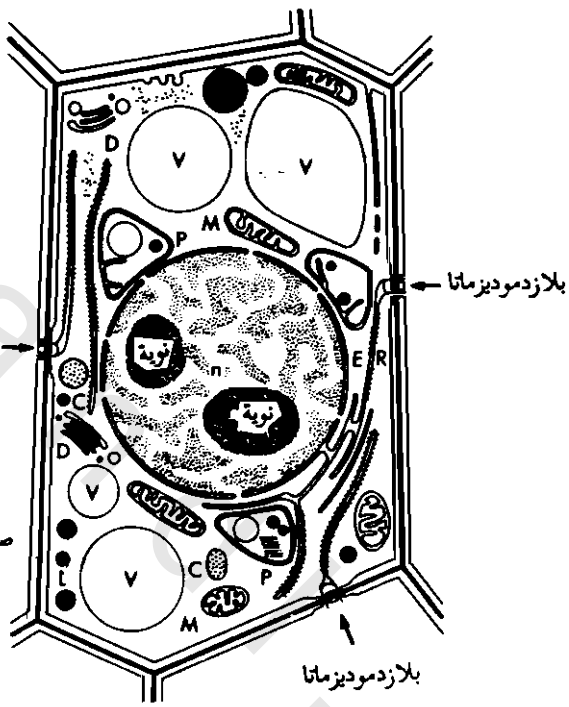
جدار الخلية

سيتوبلازم

نواة

بلاستيدة خضراء

فجوة عصارية



(شكل ٣ أ): قطاع طولى فى خلية

V- فجوة عصارية	M- ميتوكوندريا
ER- شبكة إندوبلازمية	P- بلاستيدة
D- جهاز جولجى	n - نواه
C- ليسوسوم	L- دهون

أجزاء الخلية النباتية

يمكن تقسيم أجزاء الخلية النباتية كالآتى (شكل ٣ و ٣ أ):

١ـ بروتوبلاست.

(أ) بروتوبلازم(مكونات بروتوبلازمية)

١) سيتوبلازم. ٢) نواة.

٣) ريبوسومات. ٤) بلاستيدات.

٥) ميتو كوندريات. ٦) أجسام كروية.

٧) جهاز جولجى. ٨) أنابيب دقيقة.

٩) بيروكسيسومات.

(ب) مكونات غير بروتوبلازمية.

١) فجوات عصارية.

٢) مواد غير حية مثل النشا والدهون والبروتين والبلورات

٢ـ جدار خلوى

البروتوبلازم Protoplasm

يقصد بالبروتوبلازم المادة الحية للخلايا، وتوجد فى داخل الكائن الحى فى نظام دقيق مكونة فى مجموعها الحياة. والبروتوبلازم مادة هلامية غير متجانسة تظهر بالفحص الميكروسكوبى الدقيق أنها تتكون من محلول غروى متجانس نسبياً يعرف بالسيتوبلازم، يوجد معه مكونات أخرى أكثر كثافة وهى النواة والبلاستيدات والميتو كوندريات والريبوسومات والأجسام الكروية. والبروتوبلازم فى مجموعة يتكون أساساً من بروتينات وأحماض نووية ودهون وماء.

يمتاز البروتوبلازم بعدة خواص أهمها الحركة والحساسية والتحول الغذائى والتكاثر والنمو. يوجد أنواع من الحركة motility للبروتوبلازم أهمها الحركة الانسيابية وفيها يتحرك السيتوبلازم فى اتجاهات عديدة داخل الخلية ومن خلية إلى أخرى خلال قنوات سيتوبلازمية تعرف بالبلازمودزمات plasmodesmata. الحساسية irritability هى قدرة البرتوبلازم على

obeikandl.com

الاستجابة للمؤثرات الخارجية يمكن إظهار ذلك بالاسراع أو بالاقلال من حركة البروتوبلازم بتعريض الخلايا لمؤثر ميكانيكى أو كهربائى أو طبيعى. التحول الغذائى metabolism ينتج عن النشاط الإنزيمى للبروتوبلازم ويشمل عمليات الهدم catabolism وعمليات البناء anabolism.ظاهرة التكاثر reproduction وينتج عنها زيادة عدد وحدات البرتوبلازم وظاهرة النمو growth وينتج عنها زيادة حجم النبات وتكشفه، يمكن مشاهدتهما فى مناطق النمو كالقمم النامية للسيقان والجذور.

السيتوبلازم Cytoplasm

السيتوبلازم هى المادة الغروية الأساسية للبروتو بلازم ويتكون من البلازم الأرضى (السيتوسول) والأغشية البلازمية والشبكة الاندوبلازمية.

البلازم الأرضى أو الأساسى groundplasm أى السيتوسول cytosol عبارة عن محلول غروى حقيقى يختلف فى لزوجته باختلاف الخلية ونوعها وعمرها. يحتوى على الماء بنسبة ٨٥ ـ ٩٠٪ كما يحتوى على أنواع مختلفة من البروتينات والدهون فى حالة غروية وسكريات وأملاح فى حالة ذائبة وهو المحلول الذى ينغمس فيه بقية أجزاء السيتوبلازم والخلية.

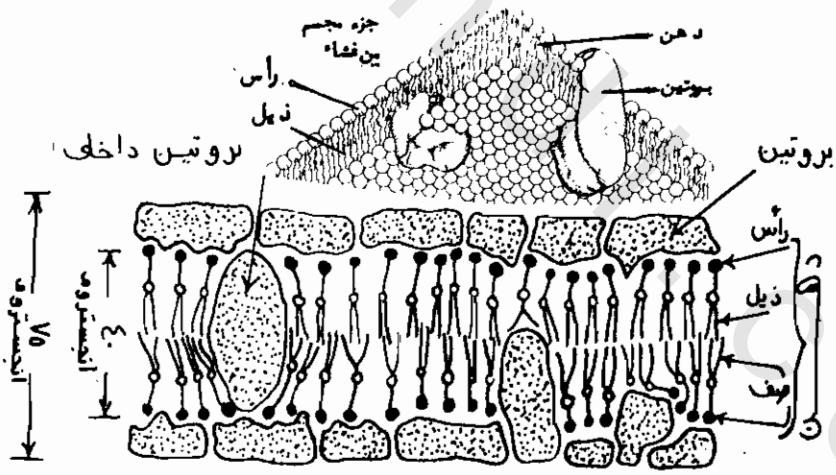
يمتاز السيتوبلازم بأغشيتة البلازمية plasma membranes التى تشاهد فى مناطق تلامسه مع الجدار الخلوية وتعرف بالاغشية البلازمية الخارجية ectoplasts أو plasmalemma ومع الفجوات العصارية وتعرف بالأغشية البلازمية الفجوية tonoplasts الاغشية البلازمية الخارجية والفجوية تغلف البلازم الارضى، وتمتاز بارتفاع نسبة البروتينات والدهون بها عن السيتوسول. والغشاء البلازمى رقيق سمكه حوالى ٧٥ انجستروم ويتكون من طبقتين بروتينيتين يوجد بينهما طبقة ثالثة دهنية. ويظهر الغشاء البلازمى عند الفحص بالميكروسكوب الإلكترونى كخطين غامقى اللون سمك كل منهما حوالى ١٧ أنجستروم هما طبقتى البروتين ويفصل بينهما طبقة رائقة سمكها حوالى ٤٠ أنجستروم هى الطبقة الدهنية.

وقد وجد أن طبقة البروتين تتكون من جزيئات بروتين منفصلة. كما يتخلل طبقة الدهن جزيئات بروتين. وطبقة الدهن تتكون من جزيئات دهن متراصة فى صفين بجانب بعضها البعض وكل جزئى يتكون من رأس head محب للماء وذيل tail كاره للماء(شكل ٤).

والأغشية البلازمية أغشية حية إختيارية النفاذية selective permeable أى لها القدرة على التحكم فى دخول الذائبات والمذيبات. كما أنها تحتوى على أنزيمات وحاملات أيونات

وجزيئات تساعد على نفاذ أيونات وجزيئات خاصة فى إتجاه عكسى بالنسبة للاتجاه الطبيعى لمنحدر التركيز وذلك تبعا لاحتياجات الخلية، وهذا يعرف بالنقل النشط active transport وعادة يوجد اختلاف فى النفاذية الاختيارية لكل من الغشاء البلازمى الخارجى والغشاء البلازمى الفجوى فمثلا نجد فى الطحلب الأخضر *Valonia* أن الغشاء البلازمى الخارجى ينفذ المغنسيوم، بينما لاينفذه الغشاء البلازمى الفجوى، لهذا نجد المغنسيوم موجودا فى السيتوسول ولايوجد فى الفجوة العصارية لهذا الطحلب.

الشبكة الإندوبلازمية endoplasmic reticulum عبارة عن أنابيب وحويصلات دقيقة متشابكة منغمسة فى السيتوسول وجدرها تماثل فى تركيبها الغشاء البلازمى. الشبكة الإندوبلازمية قد تكون ملساء أو خشنة (شكل٣). ويرجع خشونة النوع الأخير إلى أنها تحمل على سطوحها أجسام دقيقة تعرف بالريبوسومات. تتصل الشبكة الإندوبلازمية بالغشاء البلازمى الخارجى وبالغلاف النووى كذلك قد تتصل بجهاز جولجى. يعتقد أن وظيفة الشبكة الاندوبلازمية هى سهولة تمرير المواد داخل الخلية أو تخزينها وخاصة المركبات البروتينية. فالبروتين الذى يتكون على الريبوسومات يمر إلى تجاويف الشبكة الإندوبلازمية ويتجمع فيها وقد ينتقل بعد ذلك الى جهاز جولجى أو يرشح إلى السيتوبلازم. ومن المعروف أن الشبكة الإندوبلازمية يحدث لها تبرعم وتنفصل منها حويصلات تحتوى على البروتين وتتحرك عبر السيتوبلازم لتلتحم بالغشاء البلازمى الخارجى وتفرغ محتوياتها خارجة أو تلتحم بأغشية جهاز جولجى لتفرغ محتوياتها بداخله وبذلك تنقل محتويات الشبكة الاندوبلازمية إلى جهاز جولجى.



(شكل ٤) : الغشاء البلازمى الخارجى

قطاع عرضى فى جزء من غشاء بلازمى خارجى.

النـواة Nucleus

النواة جسم كروى أو بيضاوى، توجد وسط السيتوبلازم، ويختلف قطرها كثيرا حسب نوع الخلية ونوع النبات، وهى كبيرة نسبياً وتتوسط عادة الخلية فى الخلايا المرستيمية وصغيرة نسبياً، وتوجد عادة جانبيا فى الخلايا البالغة تحتوى الخلية النباتية للنباتات الراقية على نواة واحدة، عادة إلا أنه فى بعض الحالات كما فى الأنابيب اللبنية latix tubes نجد أن الخلية الواحدة تحتوى على عديد من النوايات. ومن المعروف أن الخلية تموت إذا فصلت منها النواة، إلا أن الأنابيب الغربالية الناضجة تستمر حية برغم خلوها من النواة. ويقال أن نواة الأنبوبة الغربالية الناضجة توجد فى حالة إنتشار فى سيتوبلازم الخلية. ويرى البعض أن الأنبوبة الغربالية تكون دائماً على صلة وثيقة بخلية مرافقة أو أكثر، وكل خلية مرافقة لها نواتها التى تخدمها وتخدم الأنبوبة الغربالية المجاورة.

تختلف النواة عن السيتوبلازم فى زيادة لزوجة النواة عن السيتوبلازم وفى زيادة نسبة الأحماض النووية فى النواة عن السيتوبلازم.

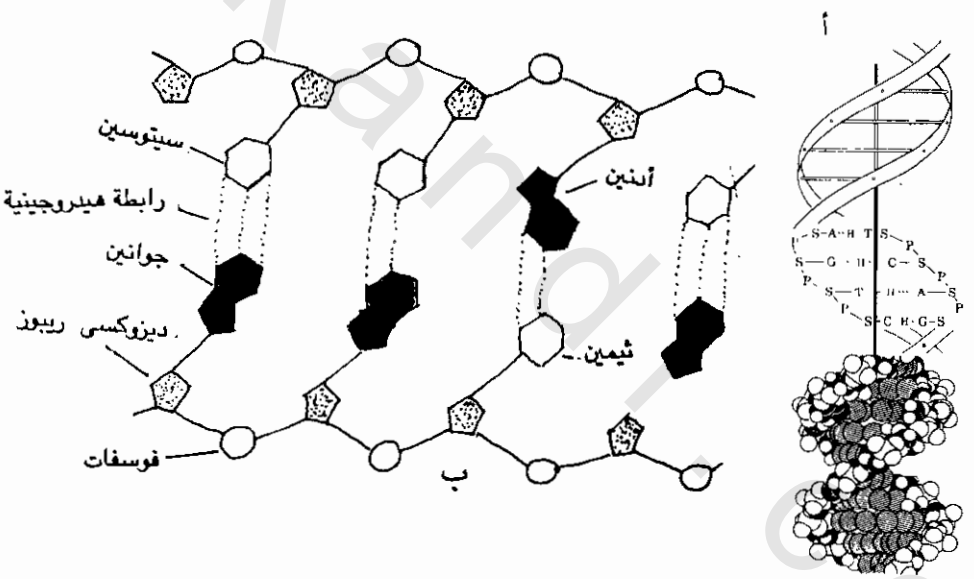
يوجد بالنواة نوعان رئيسيان من الأحماض النووية هما حمض الـدى اكسى ريبوز النووى deoxyribonucleic acid الذى يرمز له بالرمز DNA وحمض الريبوز النووى ribonucleic acidالذى يرمز له بالرمز RNA . يتركب كل من الحمضين النووين RNA أو DNA من وحدات تسمى نيو كليوتيدات nucleotides وكل وحدة من هذه الوحدات تتكون من جزىء من السكر الخماسى دى اكسى ريبوز فى حالة الحمض DNA أو سكر ريبوز فى حالة الحمض RNA ويرتبط مع السكر جزىء فوسفات من ناحية وقاعدة نيتروجينية من ناحية آخرى، والقاعدة النيتروجينية هى أدنين adenine أو ثيمين thymine أو جوانين guanine أو سيتوسينcytosine فى حالة الحمض DNA وأدنين أوجوانين أو سيتوسين أو يوراسيل فى حالة الحمض RNA . والقواعد النيتروجينية جزيئاتها حلقية فهى تتكون من حلقة واحدة سداسية كما فى سيتوسين وثيمين أو تتكون من حلقتين خماسية وسداسية كما فى أدنين وجوانين.

الحامض النووى DNA عبارة عن سلسلتين حلزونيتين من النيو كليوتيدات تلتفان حول بعضهما ويربط بين القواعد المتقابلة فى السلسلتين روابط إيدروجينية وهذه الروابط تربط بين أدنين وثيمين فى السلسلة الأخرى وأيضاً نفس الشىء بالنسبة لجوانين وسيتوسين(شكل٥) وأحيانا يكون عبارة عن خيط يوجد على هيئة حلقة كما فى البكتيريا كما قد يوجد فى الميتو كوندريا والبلاستيدات الخضراء شكل(٦).

الحامض النووى RNA عبارة عن خيط غير حلزونى ولايوجد إلتحام بين خيط وآخر بالروابط الإيدروجينية بعكس ماهو موجود DNA ولكن فى بعض الحالات كما فى حالة RNA ناقل فانه قد توجد روابط إيدروجينية بين القواعد فى نفس الجزيىء. ويوجد أنواع عديدة من RNA ولها وظائف مختلفة فى الخلية وهى كالآتى:

١ـ RNA ناقل(transfer RNA) وهو أصغر أنواع RNA حجما وله وزن جزئى ٢٥٠٠٠ دالتون daltons وهو يتكون من نيوكليوتيدات مرتبطة ببعضها توجد على هيئة قاعدة وساق وفرعين أو ثلاثة فروع وكل فرع ينتهى بدائرة.

وتوجد روابط إيدروجينية تصل بين أدنين ويوراسيل وبين سيتوسين وجوانين فى كل من الساق والفروع فقط. أما القاعدة والدوائر الثلاثة فلايوجد فيها روابط إيدروجينية والجزء القمى هو الذى يرتبط به الحامض الأمينى عند تكوين البروتين (شكل٩).



(شكل ٥): الحمـض النووى DNA

أ. ب – جزء من الحمض النووى DNA

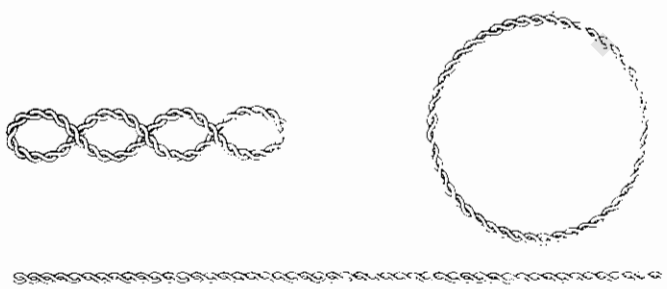
٢ـ RNA رسول(messenger RNA)وهو غير ثابت ويتغير وزنه الجزيئى ويتراوح من ٥٠,٠٠٠ ـ٥ مليون دالتون. وهو كبير الحجم نسبيا بحيث يمكن رؤيته بالمجهر الإلكترونى كخيط رفيع. ولايوجد روابط ايدروجينية للربط بين القواعد النيتروجينية (شكل ٨).

٣ـ RNA ريبوسومى(ribosomal RNA) يوجد أنواع عديدة منه تدخل فى تركيب الريبوسوم وتركيب بعض منها معروف. يوجد روابط ايدروجينية بين القواعد النيتروجينية فى بعض أجزاؤه.

تتكون النواة من مادة هلامية كثيفة غنية بالبروتينات أهمها الهستونات histones والبروتينات الدهنية والحمض النووىRNA وتعرف بالسائل النووى nuclear sap وتغلف بغلاف رقيق يتكون من غشائين يشبهان فى تركيبهما الأغشية البلازمية ويعرف بالغلاف أو الجدار النووى nuclear envelope والذى قد يحمل على سطحه الخارجى ريبوسومات. يوجد بالغلاف النووى ثقوب تمتلىء بمادة لزجة تفصل السائل النووى عن السيتوبلازم، ويمكن اعتبار الغلاف النووى ضمن الشبكة الغشائية للخلية لاتصاله فى أجزاء متعددة منه بالشبكة الاندوبلازمية.

يوجد وسط السائل النووى نوية أو أكثر. والنوية nucleolus جسم كروى أو بيضاوى أكثر لزوجة من السائل النووى. والنوية غنية بجزيئات الحامض النووى RNA والبروتينات وبها قليل من DNA. ولاتحاط النوية بغشاء. ويعتقد أن النويات تعمل كمراكز لتكوين الحمض النووى RNA والبروتينات وكما يعتقد أيضا أنها أماكن تخليق الريبوسومات ثم تعبر الريبوسومات من فتحات النواة إلى سيتوبلازم الخلية (شكل ٣).

تتركب الشبكة الكروماتينية chromatin reticulum من وحدات تشاهد منفصلة محددة فى بعض مراحل إنقسام الخلية تعرف باسم كروموسومات chromosomes وتكون فى الطور الوسطى وفى الخلايا البالغة فى شكل شبكة غير منتظمة. تتكون الشبكة الكروماتينية من بروتينات نووية، والبروتين النووى حمض نووى مرتبط مع بروتينات أهمها الهستونات histones



(شكل ٦): DNA حلقى وشريطى ومضفر.

ويعتقد أن فائدة هذا الارتباط هى حفظ الهستون لجزىء DNA من الضغوط التى تقع عليه وأيضا معادلة شحنات DNA السالبة. والحمض النووى DNA هو الحمض الأساسى الذى يدخل فى تركيب البروتينات النووية للشبكة الكروماتينية، كما يوجد الحمض النووى RNA بنسب أقل.

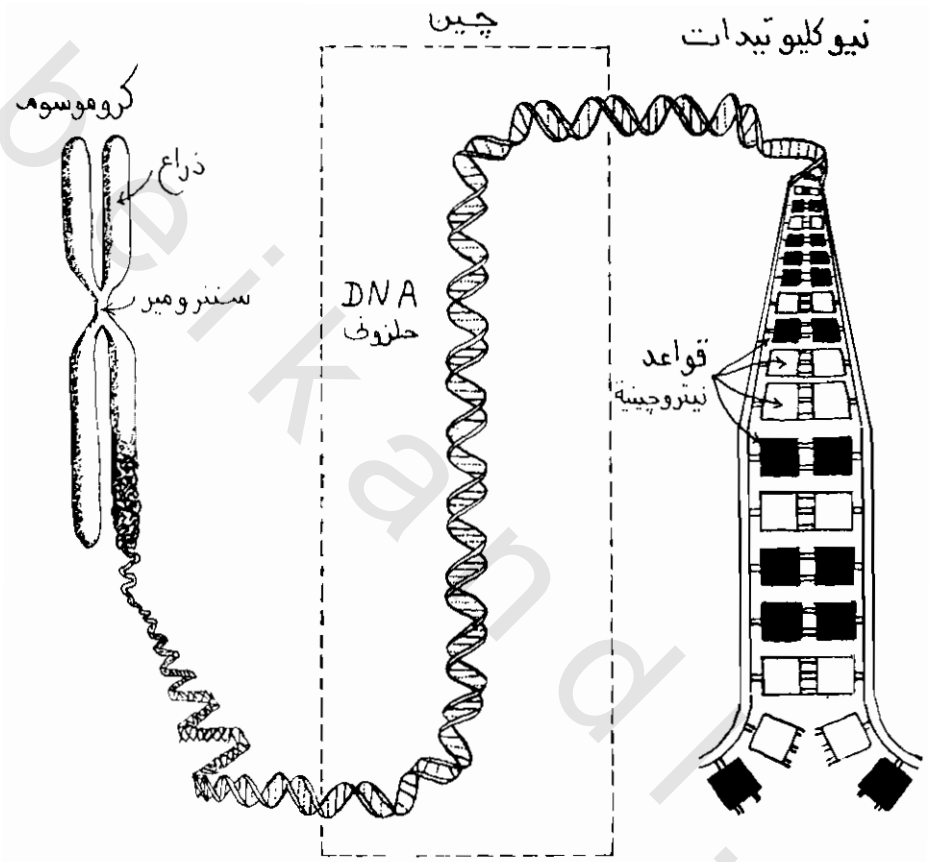
الكروموسوم يتكون من وحدتين طوليتين وتسمى كل وحدة كروماتيدة chromatidوكل كروماتيدة لها ذراعين arms . كروماتيدتى كل كروموسوم تلتحمان بواسطة جزء ضيق يسمى السنترومير centromere. الكروماتيدة تتكون من ماتريكس matrixوهو عبارة عن مادة تكون جسم وشكل الكروماتيدة وتتكون من بروتين وأحماض نووية وينغمس فى الماتريكس DNA ملفوف ملتو ويوجد على هيئة سلسلتين حلزونيتين من النيو كليوتيدات. تحمل الكروموسومات الجينات genes أى العوامل الوراثية وهى التى تتحكم فى الصفات الوراثية والتفاعلات الحيوية للنبات. الجين عبارة عن جزء من DNA ويتكون من عدد من النيوكليوتيدات (شكل ٧) يختلف باختلاف الجين.

ويحتوى السائل النووى، أيضا، على ريبوسومات ribosomes لها القدرة على تخليق أنواع مختلفة من البروتينات.

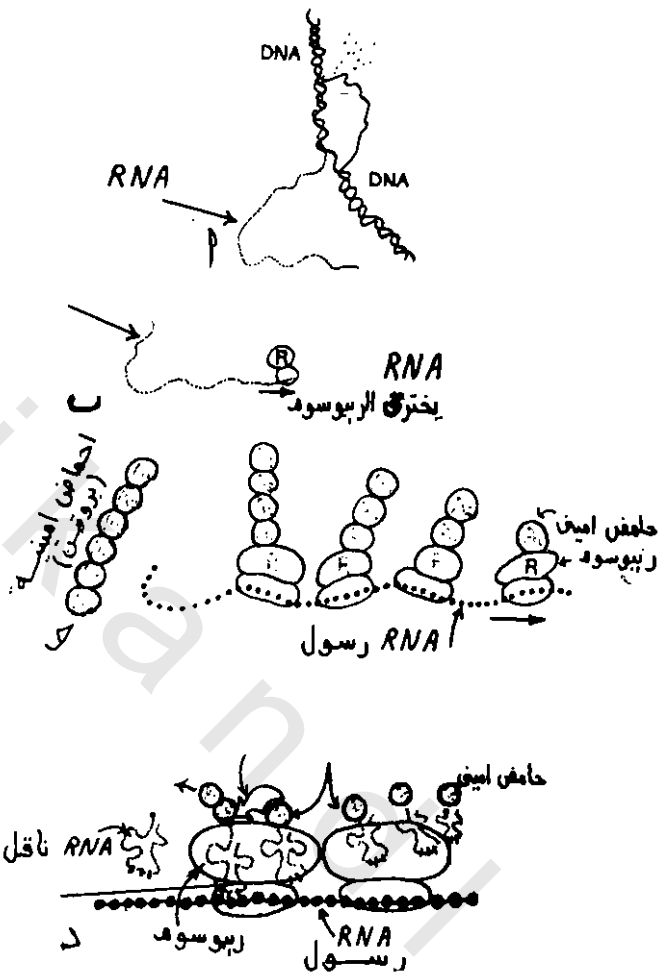
تتحكم النواة فى الوظائف الحيوية للخلية إذ أنه من المعروف أن الحمض النووى DNAالذى يدخل فى تركيب الشبكة الكروماتينية قادر على تكرار نفسه، أى أن جزىء معين من حمض DNA يمكنه تكوين جزيئات أخرى مشابهة منه. كما أن جزىء الحمض DNA قادر على التحكم فى تكوين نوع أو أكثر من جزىء الحمض RNA وذلك بتحديده لترتيب وحدات النيوكليوتيدات فى جزيئات الحمض RNA وذلك بأن ينفكا حلزونى DNA عن بعضهما ويسمحا بذلك تكوين RNA رسول الذى ينفصل عن DNA ويخترق الريبوسومات، وبذلك يربطها ببعضها مكونا عديد الريبوسومات. وأما عن RNA ناقل فانه يقوم بنقل الأحماض الأمينية إلى عديد الريبوسومات وذلك بأن تستقر قاعدته على RNA رسول، ثم يستمر إرتباط الأحماض الأمينية بروابط ببتيدية على هيئة سلسلة لتكوين البروتين الذى ينفصل عن الريبوسوم(شكل ٨).

ومن المعروف أن وحدة البروتين هى الحامض الأمينى. ومن ذلك يتضح أن جزيئات الحمض RNA المتكونة تتحكم فى تكوين نوع البروتين على الريبوسومات فى النواة أو فى السيتوبلازم، فالحمض النووى RNA يحدد ترتيب ربط الأحماض الأمينية ببعضها لتكون البروتين ونتيجة لإختلاف الترتيب تتكون أنواعا مختلفة من البروتينات والتى منها الإنزيمات.

وبهذا نجد أن النواة تتحكم فى عمليات النشاط الحيوى للخلية.



(شكل ٧): الكروموسوم والجين و D.N.A



(شكل٨): خطوات تكوين بروتين الخلية

(أ) تكوين RNA رسول من DNA .

(ب) اختراق RNA رسول للريبوسوم.

(جـ) عديد الريبوسوم يكون البروتين.

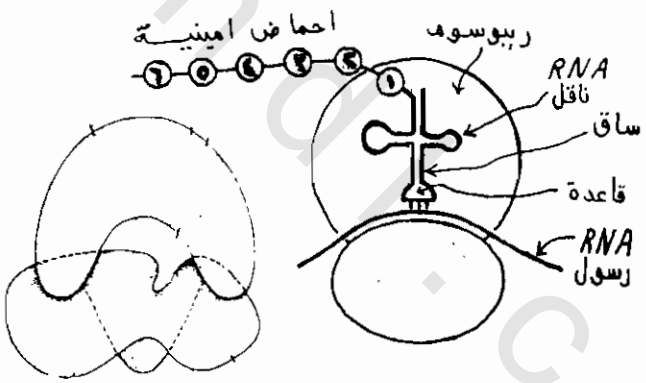
(د) منظر تفصيلى لعديد الريبوسومات وتكوين البروتين.

الريبوسومات Ribosomes

الريبوسومات أجسام بروتوبلازمية صغيرة، توجد حرة فى السيتوبلازم أو على أسطح الشبكة الإندوبلازمية الخشنة (شكل ٣)، كما توجد فى داخل البلاستيدات الخضراء والأنوية والميتو كوندريا والريبوسومات الموجودة فى البلاستيدات الخضراء. والميتوكوندريا أصغر فى حجمها عن المعتاد.

يتركب الريبوسومات من تحت وحدتين two subunits غير متساويتين فى الحجم. وتحت الوحدة الواحدة كروية إلى بيضاوية تقريبا وتتكون من بروتين مختلط معه الحمض النووى (شكل٩). والتميز بين حجم تحت الوحدتين يكون على أساس سرعة الترسيب عند تعريضهم لقوة طاردة مركزية قوية ultracentrifugation .

ترتبط الريبوسومات عادة فى مجاميع بواسطة نوع من الحمض النووى يسمى RNA رسول messenger RNA. وتعرف تلك المجاميع بعديد الريبوسومات polyribosomes أو polysomes. ويعتبر عديد الريبوسومات أماكن تخليق البروتين فى الخلية (شكل ٨). RNA رسول يخترق تحت الوحدة الصغيرة أو الكبيرة ولكن الرأى الحديث أنه يوجد مضغوط بين تحت الوحدتين الصغيرة والكبيرة.



(شكل ٩): الريبوسوم وحامض RNA ناقل وشكل مجسم للريبوسوم

البلاستيدات Plastids

البلاستيدات هى أجسام بروتوبلازمية لها القدرة على النمو والانقسام سواء كانت فى خلايا مرستيمية أو خلايا بالغة. وتنشأ البلاستيدات من أجسام صغيرة توجد فى خلايا الأنسجة المرستيمية وتعرف بمبادىء البلاستيدات proplastids أو تنشأ من إنقسام البلاستيدة الخضراء إلى بلاستيدتين.

لاتوجد البلاستيدات فى بعض النباتات الدنيئة كما فى البكتريا والفطريات. وقد تحتوى الخلية الواحدة على بلاستيدة واحدة كما فى بعض أنواع الطحالب. أما فى النباتات الراقية فغالبا ماتحتوى خلاياها على عديد من البلاستيدات.

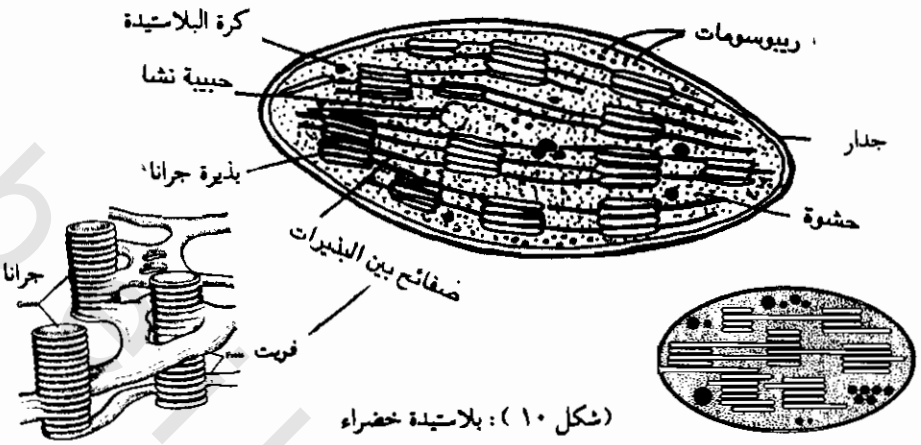
تقسم البلاستيدات على أساس غياب أو وجود صبغات معينة إلى بلاستيدات خضراء وبلاستيدات ملونة وبلاستيدات عديمة اللون. ويمكن للبلاستيدات أن تتحول من صورة إلى أخرى فتتحول البلاستيدات الخضراء فى الثمار والأزهار الصغيرة إلى بلاستيدات ملونة فى الثمار الناضجة والأزهار الكاملة النمو كما فى حالة ثمار الطماطم. ويمكن أيضا للبلاستيدات العديمة اللون أن تتحول إلى بلاستيدات خضراء عند تعرضها للضوء كما فى درنات البطاطس.

(أ) البلاستيدات الخضراء Chloroplasts: هى بلاستيدات ذات لون أخضر وذلك لاحتوائها على أصباغ الكلوروفيل واهمها كلوروفيل أ وكلوروفيل ب، وأصباغ الكاروتين ومنها الكاروتين والزانثوفيل. كما تحتوى على كل من الحمض النووى DNA ، RNA .كذلك تحتوى البلاستيدات الخضراء على ريبوسومات أصغر فى الحجم من الريبوسومات العادية ولذلك يمكنها الانقسام والتكاثر.

تختلف البلاستيدات الخضراء فى الحجم وغالباً ماتكون ذات أشكال قرصية أو كروية أو بيضاوية فى النباتات الراقية.

تتكون البلاستيدة الخضراء من كتلة كثيفة من وسط مائى به بروتين أساسا تعرف باسم stroma الحشوة وتغلف بغلاف يتكون من غشائين يشبهان باقى الاغشية البلازمية فى كون الغشاء يتركب من طبقتين بروتينيتين بينهما طبقة دهنية. وتحتوى الحشوة على اجزاء دقيقة محببة تعرف بالبذيرات grana وتتكون كل بذيرة من أقراص مجوفة متراصة فوق بعضها. وتتركب هذه الأقراص من أغشية تسمى ثيلاكويد thylakoid وتتركب الأغشية من بروتينات ودهون وصبغات الكلوروفيل والكاروتينات. وتوجد أيضاً أغشية تصل حواف أقراص كل بذيرة بحواف أقراص بذيرة أخرى مجاورة، وتسمى هذه الأغشية باسم صفائح بين البذيرات intergrana lamellae أو فريت fret. ويوجد فى الحشوة أيضاً أجسام كروية تعرف باسم كرات

البلاستيدة blastoglobuli، وهذه تحتوى على مركبات دهنية أو محبة للدهون ويعتقد أن هذه الكرات تخزن بها الدهون الزائدة عن حاجة البلاستيدة (شكل ١٠).

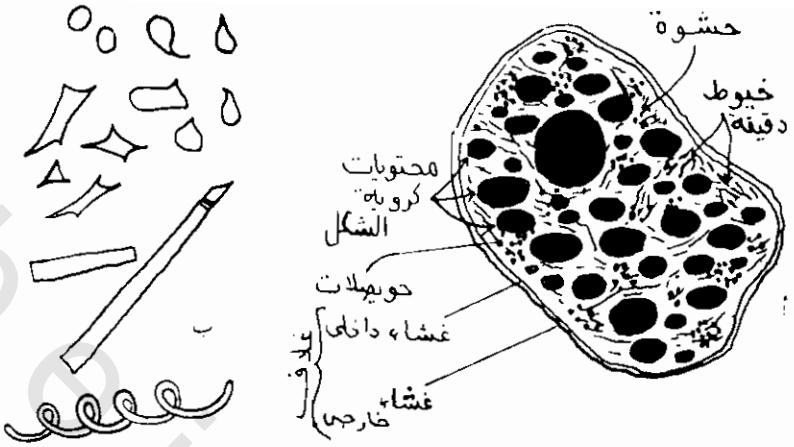


(شكل ١٠): بلاستيدة خضراء

وظيفة البلاستيدة الخضراء تحويل الطاقة الضوئية المستمدة من أشعة الشمس إلى طاقة مخزنة فى الغذاء المصنع الذى يكون على صورة سكريات ونشويات ويخزن السكر الزائد فى البلاستيدة على هيئة نشا وتتم هذه الخطوة فى الحشوة. والنشا المتكون فى البلاستيدة الخضراء يسمى بالنشا الانتقالى أو التمثيلى.

(ب) البلاستيدات الملونة Chromoplasts : هى بلاستيدات ذات ألوان مختلفة، عدا اللون الأخضر، فمنها الأصفر والبرتقالى والأحمر، ويتوقف اللون على نوع الصبغة الكاروتينية الموجودة ومقدارها. تختلف البلاستيدات الملونة كثيراً فى الشكل فمنها القرصى والكروى والعصوى والشريطى والخيطى والحلزونى المفصص وعديد الاضلع والبلورى(شكل ١١). وهذه البلاستيدات هى المسئولة عن اللون فى الأزهار والثمار كما فى الطماطم وبعض أنواع الجذور كالجزر.

تتكون البلاستيدة من كتلة كثيفة تسمى الحشوة stroma وتغلف بغلاف يتكون من غشائين كما فى البلاستيدة الخضراء. يوجد بالحشوة حويصلات قليلة العدد جدرانها غشائية وخيوط دقيقة fibrillar elements غير معروف طبيعتها ومحتويات كروية الشكل غير محاطة بأغشية ويعتقد أنها تحتوى الصبغات الكاروتينية الصفراء. وهى كثيرة العدد وتختلف كثيراً فى الحجم وقد يصل قطرها إلى ٥٠٠ نانومتر(شكل ١١).



(شكل ١١): بلاستيدات ملونة

أ- قطاع عرضى فى بلاستيدة ملونة. ب- أشكال مختلفة لبلاستيدات ملونة.

ومما يميز البلاستيدات الملونة أن لها القدرة على التمدد بدرجة كبيرة وذلك لكى تلائم شكل بلورات الصبغات التى قد تتبلور بداخلها.

وظيفة البلاستيدات الملونة غير معروفة بالضبط.

(جـ) البلاستيدات عديمة اللو... Leucop...: هى بلاستيدات لاتحتوى على صبغات، ذات أشكال متعددة كما فى البلاستيدات الملونة، ويمكن أن يتغير شكلها لأنها ذات قدرة عالية على التمدد والمطاطية. توجد البلاستيدات عديمة اللون فى الخلايا البالغة غير المعرضة للضوء كالدرنات والكورمات وفى اندوسبرم وفلقات البذور.

تقوم البلاستيدات عديمة اللون بتكوين وتخزين المواد الغذائية فمنها مايختص بالنشا ويعرف ببلاستيدات النشا ومنها مايختص بالدهون ويعرف ببلاستيدات الدهن.

بلاستيدات النشا amyloplasts تقوم بتحويل السكر إلى نشا، ثم تخزنه بداخلها ولهذا يعرف النشا الموجود بها بالنشا الاختزانى reserve ويختلف النشا الاختزانى الذى يتكون فى البلاستيدات العديمة اللون عن النشا الانتقالى الذى يتكون فى البلاستيدات الخضراء فى أن الأول حبيباته كبيرة الحجم ويوجد بأعداد قليلة ومستديمة فى البلاستيدة، فى حين أن الثانى

حبيباته صغيرة ويوجد بأعداد كبيرة ويختفى فى الظلام لتحوله إلى سكريات تنتقل إلى أنسجة النبات الأخرى. تتكون حبيبة النشا داخل البلاستيدة عديمة اللون وتكبر فى الحجم وذلك بترسيب طبقات جديدة فينتج عنها إنتفاخ جدار البلاستيدة الذى ينفجر عادة فى النهاية. وقد تتكون أكثر من حبيبة نشا داخل البلاستيدة الواحدة.

بلاستيدات الدهن elaioplasts تقوم بتكوين وتخزين الزيوت والدهون وهى موجودة أساسا فى بعض نباتات ذات الفلقة الواحدة وبعض النباتات الحزازية.

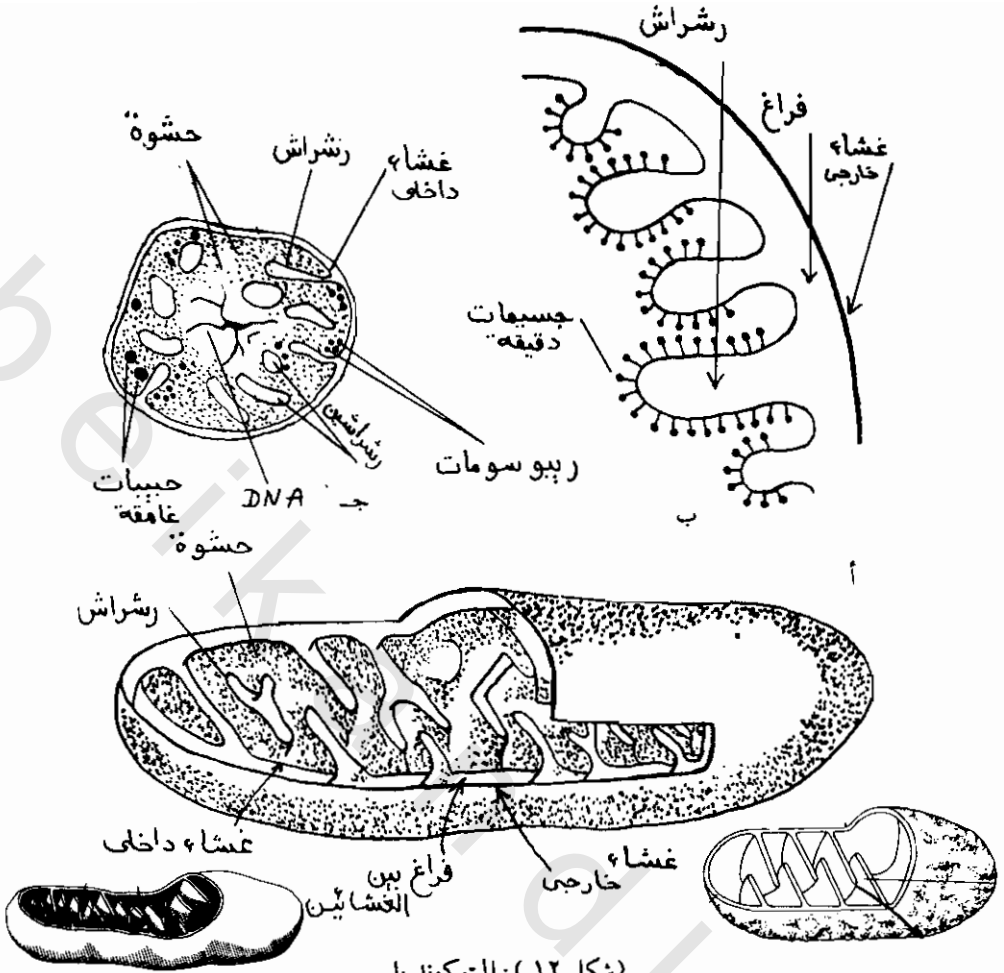
الميتوكوندريات Mitochondria

الميتوكوندريات هى أجسام بروتوبلازمية حية لها القدرة على النمو والإنقسام، وتشاهد مغمورة فى سيتوبلازم الخلايا النباتية المختلفة وبخاصة الخلايا المرستيمية، تضمحل وتختفى من الأنابيب الغربالية.

تشاهد الميتوكوندريات بأشكال مختلفة منها الكروى والعصوى والخيطى، والشكل العصوى هو الغالب(شكل ١٢). تتركب الميتوكوندريا من بروتينات ذائبة تعرف بالحشوهmatrix ويوجد بها DNA على هيئة جزء وسطى يخرج منه خيوط وريبوسومات أصغر فى حجمها عن المعتاد وحبيبات غامقة electron opaque granules غير معروف وظيفتها(شكل ١٢).

تغلف الحشوة بغلاف يتكون من غشائين بينهما فراغ يتكون كل غشاء من طبقتين بروتينيتين بينهما طبقة دهنية. الغشاء الداخلى متعرج وذو نتوءات تمتد للداخل تسمى رشراشات cristae ويوجد على الغشاء الداخلى للميتوكوندريات آلاف من جسيمات دقيقة يتركب كل منها من رأس كروى وساق أسطوانية جوفاء وقاعدة أسطوانية متصلة بالغشاء (شكل ١٢).

ويعتقد أن هذه الجسيمات تحتوى على الانزيمات اللازمة لتحويل مركب أدينوسين ثنائى الفوسفات الذى يرمز له بالرمز ADP إلى مركب أدينوسين ثلاثى الفوسفات الذى يرمز له بالرمز ATP .وكذلك فان الميتوكوندريا تحتوى على الانزيمات المختلفة اللازمة لدورة كربس وكذلك إنزيمات السيتوكروم. لهذا تظهر أهمية الميتوكوندريات فى أنها تقوم بتفاعلات التنفس لإعطاء الطاقة لمختلف أنشطة الخلية.



(شكل ١٢) : الميتوكوندريا

أ– منظر عام. ب– جزء من غلاف الميتوكوندريا. جـ ـ قطاع عرضي.

الأجسام الكروية Spherosomes

الاجسام الكروية أجسام بروتوبلازمية صغيرة كروية (شكل ٣) توجد فى الخلايا النباتية، وتشابه الليسوسومات lysosomes الموجودة فى الخلايا الحيوانية. يتكون الجسم الكروى من حشوة كثيفة بروتينية تحاط بغشاء مفرد، وهى تحتوى على أنزيمات تقوم بتحليل الجزيئات الكبيرة للمواد الداخلة فى تركيب بروتوبلازم الخلية. ومن المعروف أن هذه الانزيمات تبقى غير

نشطة مادامت موجودة داخل الأجسام الكروية، أما عند تمزق جدار هذه الأجسام فان الأنزيمات تنطلق لتساعد على هدم محتويات الخلية وموتها وذلك عند كبر الخلايا فى السن وكما يحدث فى الأوعية الخشبية والألياف والقصيبات عند نضجها.

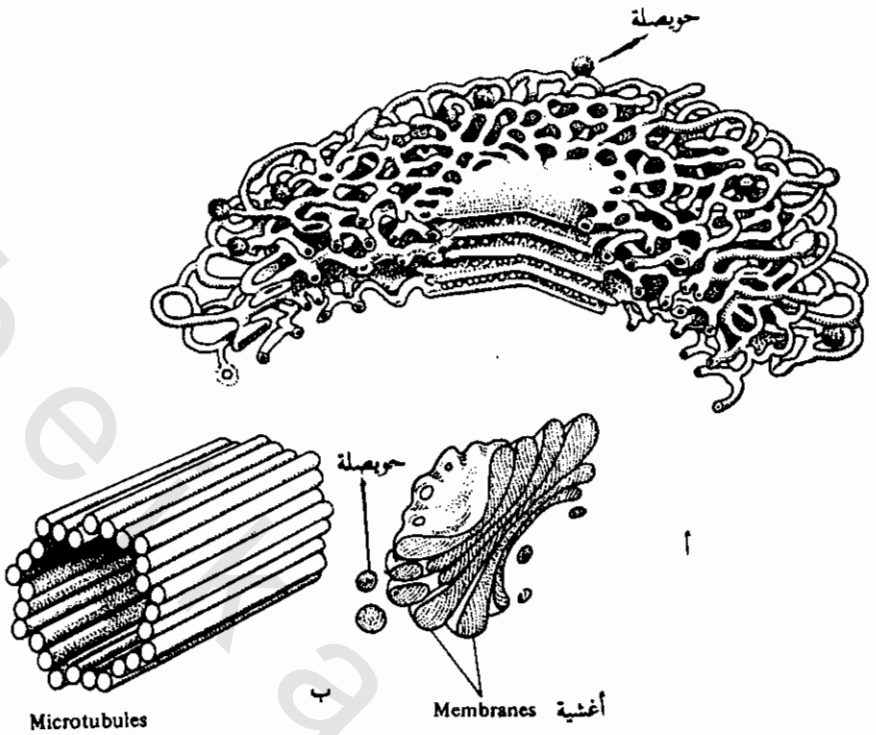
جهاز جولجى Golgi apparatus

يتكون من مجموعة أجسام تسمى ديكتيوسومات dictyosomes منتشرة فى البلازم الأرضى. ويتكون كل ديكتيوسوم من مجموعة أقراص جوفاء تسمى سستيرنى cisternae بداخلها مركبات عديدة مثل البروتينات والكربوايدرات. جدار كل قرص عبارة عن غشاء يتكون من بروتينات ودهون ويخرج من حواف هذه الأقراص أنابيب عديدة متفرعة ومتشابكة تنتهى عادة بحويصلات(شكل ١٣).

وظيفة جهاز جولجى هى الإفراز. فنجد أن الحويصلات التى يكونها جهاز جولجى جدارها عبارة عن بروتين ودهون ومماثل فى تركيبه الغشاء البلازمى الخارجى ولذلك فانها تتحرك فى الخلية حتى تلتحم بالغشاء البلازمى وتزيد من مساحة سطحه وخاصة فى الخلايا المنقسمة والتى تكبر فى الحجم(شكل ١٦). كما أن المحتويات الموجودة بداخل الحويصلات وهى عبارة عن بروتين وكربوايدرات ومواد إفرازية فانها تفرز خارج الغشاء البلازمى فالكربوايدرات تدخل فى تكوين الجدار الخلوى والصفيحة الوسطى مسببة زيادة مساحتها والبروتين قد يدخل فى تركيب الغشاء البلازمى، كما قد يكون فى صورة إنزيمات كما أن المواد الافرازية تفرز خارج الخلية ولذلك يزداد عدد وحدات جهاز جولجى فى خلايا النبات المختصة بالإفراز كما فى خلايا قلنسوة الجذر والتى تفرز مواد هلامية خارج الخلايا لتساعد على سهولة إنزلاق الجذر بين حبيبات التربة.

أنابيب دقيقة Microtubules

عبارة عن أغشية بروتينية عصوية الشكل جوفاء صلبة تختلف فى أطوالها كثيرا وقطرها حوالى ٢٧ نانومتر وقطر التجويف حوالى ٨ نانومتر. تتكون الأغشية من وحدات كروية كثيرة متلاصقة(شكل ١٣). وغير معروف وظيفتها حتى الآن ويوجد فى ذلك آراء كثيرة منها أنها تحدد مكان إنقسام النواة أو أنها تحدد إتجاه الحركة الإنسيابية للسيتوبلازم أو أنها عبارة عن هيكل للسيتوبلازم cytoskeletal وبذلك تعطيه شكله أو أنها تتحكم فى إتجاه ترسيب اللويفات الصغيرة السيليلوزية فى الجدار الخلوى وبذلك تتحكم فى شكل الخلية النهائى.



(شكل ١٣) : جهاز جولجى وأنابيب دقيقة

أ- ديكتيوسوم بعد ازالة نصفه الأمامى.

ب- منظر سطحى للانابيب الدقيقة.

بيروكسيسومات Peroxisomes

هى عبارة عن حويصلات قطرها حوالى ١ ميكرون ويوجد بداخلها محلول متجانس من البروتين. وهى تحتوى على إنزيمات عديدة مختصة بانتاج وتحليل مركبات فوق الاكسيد مثل فوق أكسيد الإيدروجين يد٢ أ٢ والذى يقوم بتحليله إنزيم الكاتاليز وهذه الأجسام لها دور رئيسى فى القيام بعملية التنفس الضوئى Photorespiration .

مكونات الخلية غير البروتوبلازمية

تحتوى الخلية النباتية بجانب البروتوبلازم على مكونات أخرى غير حية لاتدخل فى تركيب البروتوبلازم. توجد هذه المكونات فى صورة ذائبة أو غير ذائبة فى العصير الخلوى cell sap الذى يوجد فى الفجوات العصارية vacuoles أو توجد فى السيتوبلازم على هيئة بلورات أو فى صور غير ذائبة عادة.

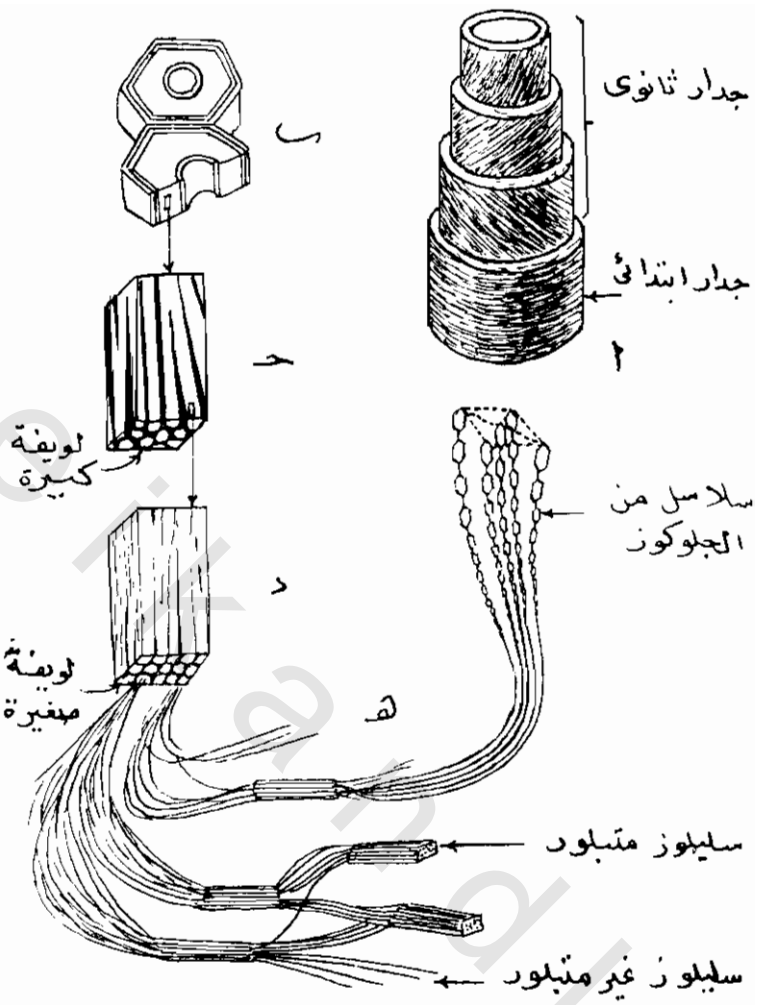
تحتوى الخلية النباتية على فجوة عصارية أو أكثر تبعاً لنوع الخلية وعمرها . وتحاط الفجوة العصارية من الخارج بغشاء بلازمى فجوى tonoplast ويتكون العصير الخلوى من محلول مائى مذاب فيه أو موجود به فى حالة غروية مركبات مختلفة منها السكريات والبروتينات وأحماض عضوية وأملاح غير عضوية وقلويدات وأصباغ، وقد تحتوى على بلورات مترسبة. وعادة تكون هذه المركبات هى نواتج عمليات التحويل الغذائى الغير مرغوب وجودها فى السيتوبلازم لتأثيرها الضار عليه. وجد حديثاً أن الفجوات العصارية قد تحتوى على إنزيمات محللة للـ RNA، DNA والبروتين والنشا ومثال ذلك خلايا القمم النامية لجذر الذرة.

الجدار الخلوى Cell Wall

فى الخطوات الأخيرة لإنقسام خلية نباتية يتكون غشاء يفصل البروتوبلاستين الناشئين، يعرف بالصفيحة الخلوية cell plate تتحول الصفيحة الخلوية إلى جدار بكتينى يعرف بالصفيحة الوسطى middle lamella تتكون أساساً من بكتات الكالسيوم والمغنسيوم ويعقب ذلك حدوث ترسيب على جانبى الصفيحة الوسطية مكونة الجدار الابتدائى primary wall الذى يتكون أساساً من السليلوز ويختلط معه مركبات أخرى مثل الهيميسليلوز والبكتين والبروتين. وقد يعقب ذلك ترسيب جدار آخر، يتكون بعد تمام نمو الخلية فى الحجم ويعرف بالجدار الثانوى secondary wall يتكون الجدار الثانوى عادة من ثلاث طبقات الوسطية منها سميكة، أما الطبقتان الخارجية والداخلية فرقيقتان ويتركب الجدار الثانوى من السليلوز أساساً، وتختلط معه مركبات أخرى غير سليلوزية أهمها اللجنين والسيوبرين.

أمكن باستعمال الميكروسكوب الإلكترونى، معرفة التركيب الدقيق للجدار الخلوى، فوجد أن الهيكل السليلوزى المكون للجدار يتركب من لويفات صغيرة microfibrils عديدة تختلف فى إتجاه ترتيبها ففى الجدر الابتدائية للخلايا التى ستصبح متطاولة، نجد أن اللويفات متوازية وعمودية أو موازية للمحور الطولى للخلية وفى الخلايا التى ستصبح كروية فان اللويفات تكون شبكة متداخلة. أما فى الجدر الثانوية فان اللويفات تكون متوازية ومائلة على المحور الطولى للخلية(شكل١٤). وعند تكون الجدار الثانوى من أكثر من طبقة فان اتجاه ميل اللويفات يختلف من طبقة إلى أخرى. ويمكن تحديد الجدار الثانوى من الجدار الإبتدائى بمعرفة إتجاه وضع اللويفات بالنسبة للمحور الطولى للخلية عند فحصها بالميكروسكوب الألكترونى (شكل١٤).

يتراوح سمك اللويفة الصغيرة من ١٠ـ٢٥ نانومتر، وقد تصل فى الطول إلى عدة ميكرونات وتحتوى كل لويفة صغيرة على عديد من الحزم bundles، وتتكون كل حزمة من عديد من جزيئات السليلوز. ويمكن تمييز سليلوز الحزمة الواحدة باستخدام أشعة X والضوء المستقطب إلى مناطق من سليلوز متبلور crystalline cellulose وتعرف باسم الميسيلى micelle، وتكون فيها جزيئات السليلوز متوازية وأخرى من سليلوز غير متبلور amorphous cellulose وتكون فيها جزيئات السليلوز غير متوازية (شكل ١٤). وترجع مرونة الجدر الإبتدائية إلى انخفاض نسبةالسليلوز المتبلور بها وارتفاع نسبة السليلوز غير المتبلور، فى حين ترجع قلة مرونة الجدر الثانوية الى ارتفاع نسبة السليلوز المتبلور وانخفاض نسبة السليلوز غير المتبلور ولهذا



(شكل ١٤): تركيب الجدار الخلوى

أ – اتجاه اللويفات الصغيرة فى كل من الجدار الابتدائى والجدار الثانوى.

ب – قطاع عرضى يبين الجدر الابتدائية والجدر الثانوية.

جـ ـ جزئ من الجدار الثانوى الوسطى مكبر يبين اللويفات الكبيرة.

د – جزء من لويفة كبيرة مكبر يبين اللويفات الصغيرة.

هـ ـ تركيب اللويفة الصغيرة.

نجد أن السليلوز المتبلور يوجد بنسب منخفضة فى جدر الخلايا الحديثة وتزداد هذه النسب مع كبر الخلايا فى السن حتى تصل نسبته إلى ٩٠٪ فى جدر بعض الألياف النباتية.

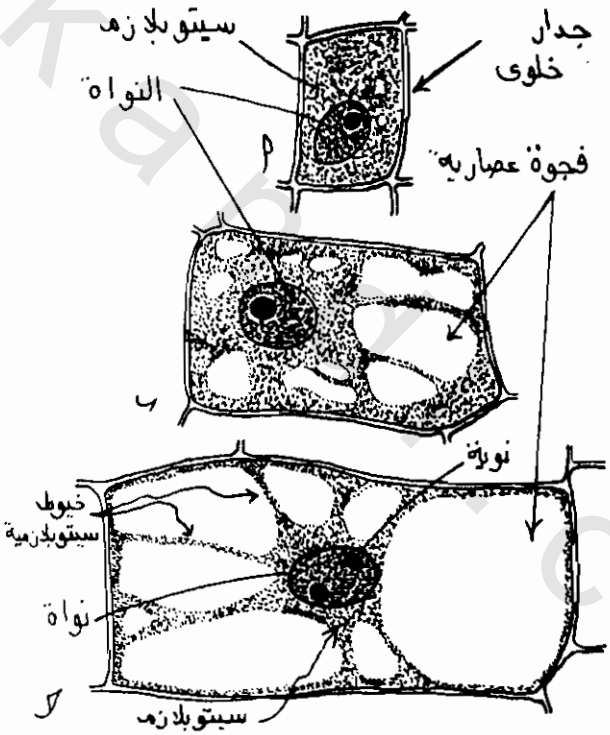
مما سبق يتضح أن الجدار الخلوى عبارة عن هيكل شبكى من سلاسل من السليلوز تتجمع فى حزم تفصلها فراغات. كما تتجمع الحزم فى لويفات صغيرة تفصلها أيضاً فراغات، كما قد تتجمع اللويفات الصغيرة فى الجدر الثانوية فى لويفات كبيرة macrofibrils تفصلها أيضاً فراغات (شكل ١٤) تترسب بهذه الفراغات المختلفة مواد مختلفة، تختلف حسب نوع الجدار ونوع وعمر الخلية ففى الجدر الابتدائية تمتلىء الفراغات أساساً بمركبات بكتينية، وفى جدر الأنسجة الخشبية والاسكلر نشيمية تمتلىء الفراغات أساساً باللجنين، وفى جدر البشرة يترسب الكيوتين، وفى جدر خلايا الفلين يترسب السيوبرين أما فى حالة الجدر التى تكاد تكون سليلوزية بحتة مثل الجدر الثانوية لشعيرات القطن فان الماء يشغل تلك الفراغات.

وظيفة الجدار الخلوى هو حفظ مكونات الخلية بداخلة كما أنه يعطى الخلية صلابة ومتانة.

obeikandl.com

الخلايا والأنسجة المرستيمية

الأنسجة المرستيمية هى أنسجة تتكون من خلايا ذات قدرة على الإنقسام والنمو، ولهذا فهى توجد فى مناطق النمو بالنبات. وتمتاز الخلايا المرستيمية بجدرها الرقيقة غير المغلظة وإحتوائها على سيتوبلازم كثيف ونواة كبيرة نسبياً (شكل ١٥). مع وجود فجوات صغيرة الحجم وقد تكون غير موجودة، الا أنه فى بعض الخلايا المرستيمية مثل خلايا الكامبيوم الوعائى تكون الجدر سميكة نسبيا والفجوات كبيرة وواضحة (شكل ١٨). توجد الخلايا المرستيمية متراصة والمسافات البينية بينها غير واضحة إلا بالفحص بالميكروسكوب الإلكترونى. تتحول بعض خلايا هذه الأنسجة إلى خلايا بالغة بأن تفقد خاصية الانقسام وتدخل فى مرحلتين متميزين، الكبر فى الحجم extension والتشكل differentiation المقصود بالتشكل هو أن تأخذ الخلية الشكل النهائى الذى يتلاءم مع وظيفتها وذلك حسب نوع النسيج البالغ المتكون (شكل ١٥ و١٨). فى بعض الاحيان وتحت ظروف خاصة تستعيد بعض الخلايا البالغة قدرتها على الانقسام متحولة إلى خلايا مرستيمية.

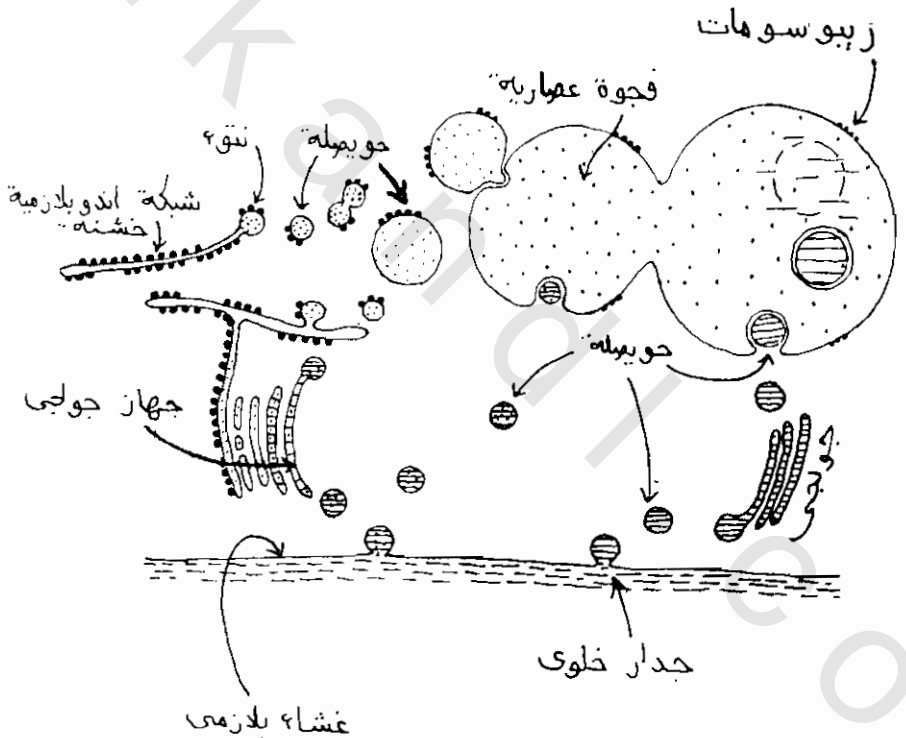


(شكل١٥): كبر وتشكل الخلايا.

(أ، ب، جـ) خطوات تكوين خلية بالغة من خلية مرستيمية.

وعادة تحتوى الخلايا المرستيمية والحديثة على فجوات صغيرة وعديدة ومع النضج يقل عدد الفجوات بالخلية وتزداد فى الحجم وفى النهاية قد تتحد الفجوات ويصبح بالخلية فجوة واحدة كبيرة وأحيانا قد يمتد خلال الفجوة العصارية الكبيرة خيوط سيتوبلازمية. أما عن كيفية تكون هذه الفجوات فانه يحدث نتوءات صغيرة على الشبكة الإندوبلازمية وتنفصل هذه النتوءات على هيئة حويصلات صغيرة وهذه الحويصلات تنتفخ وتتحد مع بعضها لتكون حويصلات أكبر وهذه بدورها تتحد مع الحويصلات الأكبر منها وفى النهاية تتكون فجوة أو فجوات عصارية كبيرة. كما أن أجسام جولجى ينطلق منها أيضا حويصلات منها مايستعمل فى بناء الغشاء البلازمى والجدار الخلوى ومنها مايتحد بالفجوة العصارية (شكل ١٦).

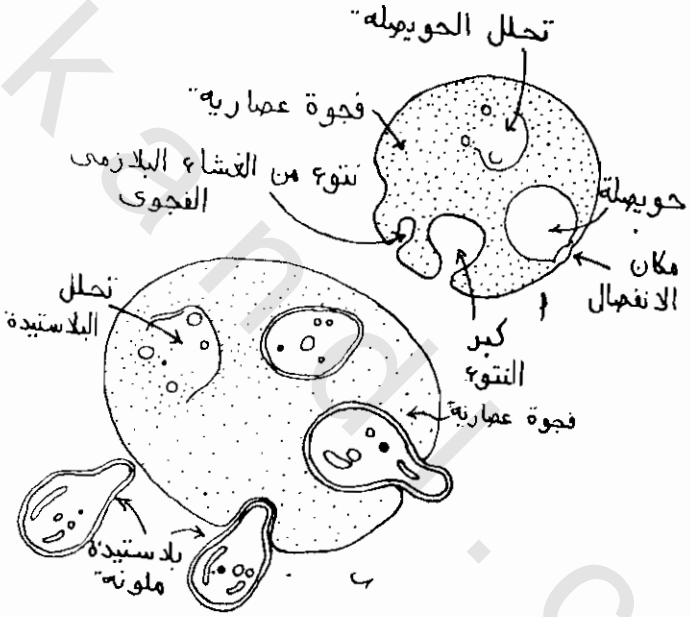
فى بعض الخلايا المرستيمية والعادية نجد أن الفجوات العصارية تحتوى أنزيمات عديدة تحلل DNA و RNA والبروتين والنشا ويكون لها القدرة على أخذ أجزاء من السيتوبلازم وتحليلها بداخلها وتسمى هذه الفجوات العصارية الملتقمة autophagic vacuoles .



(شكل ١٦): خطوات تكوين الفجوة العصارية والغشاء البلازمى والجدار الخلوى.

أما عن كيفية أخذ الفجوة العصارية لأجزاء السيتوبلازم فهى تختلف باختلاف الخلايا ففى بعض الخلايا نجد أن الفجوة العصارية تلتقم البلاستيدة أو الميتو كوندريا وفى البعض الآخر أن الغشاء البلازمى الفجوى يكون نتوءات للداخل وكل نتوء يأخذ جزء من السيتو بلازم ويكبر فى الحجم تدريجيا ثم ينفصل عن الغشاء البلازمى الفجوى وبذلك يوجد بداخل الفجوة حويصلات جدارها عبارة عن جزء من الغشاء البلازمى الفجوى وبداخلها جزء من السيتوبلازم (شكل ١٧).

ونتيجة لوجود الفجوات العصارية الملتقمة يقل حجم البروتوبلازم ويكبر حجم الفجوة العصارية مع كبر الخلية وذلك مايحدث فى أثناء تكوين خلايا الأنابيب الغربالية وقد يستهلك البروتوبلازم تماما وتصبح الخلية ميتة كما فى الأوعية الخشبية والقصيبات.



(شكل ١٧) : فجوات عصارية ملتقمة

أ – فجوة عصارية يتكون من غشائها البلازمى حويصلات

ب – فجوة عصارية وخطوات إلتقام بلاستيدة ملونة

الكامبيوم الوعائى Vascular Cambium

يعرف الكامبيوم الوعائى أيضا بالنسيج المرستيمى الوعائى. ويكون الكامبيوم الوعائى نسيجا ابتدائيا اذا نشأ عن استمرار انقسام بعض خلايا المرستيم القمى. ويكون نسيجا ثانويا اذا نشأ عن تجديد النشاط الانقسامى لبعض الخلايا البالغة، وعادة يكون خليطا من الحالتين كما يحدث عند التغليظ الثانوى للسيقان والجذور. تنقسم خلايا الكامبيوم الوعائى بجدر موازية لمحيط العضو النباتى معطية لحاء ثانويا للخارج وخشبا ثانويا للداخل، كما تعطى خلايا الأشعة النخاعية والوعائية. ويتسبب عن نشاط الكامبيوم الوعائى زيادة النمو فى السمك.

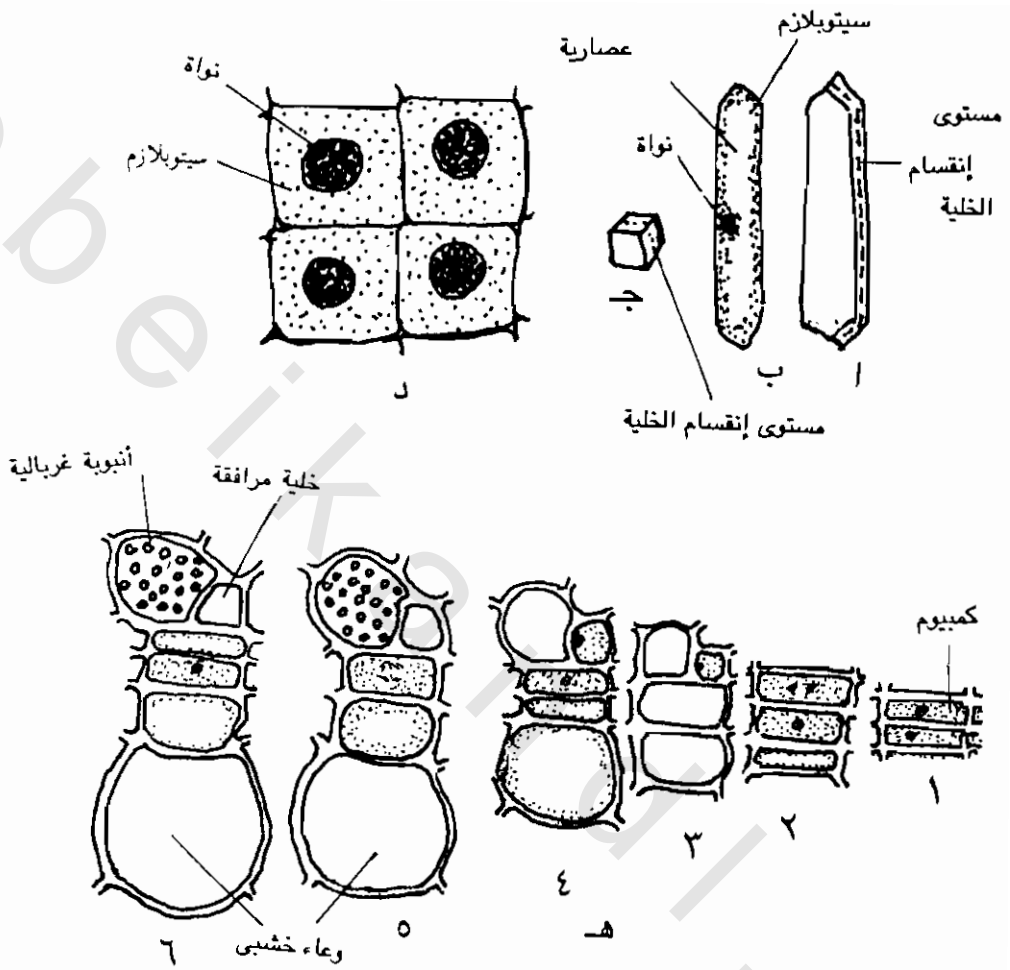
يوجد نوعان من خلايا الكامبيوم الوعائى. خلايا مغزلية وخلايا شعاعية.

الخلايا المغزلية fusiform هى خلايا طويلة فى اتجاه المحور الطولى للعضو النباتى، نهايتها مسحوبة قليلا. ويتكون منها خلايا أنسجة الخشب واللحاء فعند انقسام خلية مغزلية تعطى خليتين تبقى احداهما مرستيمية وتتحول الأخرى إذا كانت خارجية إلى خلية نسيج لحاء، أما إذ كانت داخلية فتتحول إلى خلية نسيج خشب. وبتكرار الانقسام تعطى مرة خلية نسيج لحاء وأخرى خلية نسيج خشب. وقد يتم ذلك بالتساوى، وكثيراً مالا يحدث ذلك بالتساوى فيكون معدل تكوين نسيج الخشب يزيد عن معدل تكوين نسيج اللحاء. والخلايا الشعاعية ray هى خلايا صغيرة متطاولة قليلا أو متساوية الأقطار تعطى عند انقسامها الخلايا البرنشيمية المكونة للأشعة النخاعية والأشعة الوعائية(شكل ١٨).

يحدث تغيرات فى أجزاء خلايا الكامبيوم على مدار السنة وهذه الأجزاء هى الفجوة العصارية والميتوكوندريات وجهاز جولجى والشبكة الإندوبلازمية.

الفجوة العصارية فى أثناء الخريف والشتاء تتجزأ إلى فجوات عصارية صغيرة متطاولة غير منتظمة الشكل وتسمى فى هذه الحالة بشكل ميلين myelin form ثم تصبح بعد ذلك كروية الشكل ولكن مع تكوين نتوءات وتكوين هذه النتوءات يدل على أن هذه الخلايا فى فصل الشتاء تكون غير ساكنة تماما بل لها نشاط نسبى. وفى شهر فبراير تتحد هذه الفجوات بأن يكبر كل نتوء ليكون شكل خطافى ويتداخل كل خطافين مع بعضهما ثم يزول مكان الإتصال بينهما ويحدث الإلتحام ويتكون نتيجة لذلك شكل شبكى يسمى بالشبكة الميلينية myelnic network (شكل ١٩).

وفى أوائل الربيع تبدأ الخلايا فى النشاط وإمتصاص الماء ولذلك فان الشبكة الميلينية تمتص الماء وتنتفخ لتكون فجوة عصارية مركزية قد يتخللها شرائط سيتوبلازمية. وهذا التحول فى شكل الفجوة العصارية من فجوات عصارية كروية إلى شبكة ميلينية أمكن إحداثه معمليا برفع



(شكل ١٨): أنسجة مرستيمية

أ ، ب – خلية كامبيوم مغزلى جـ – خلية كامبيوم شعاعى

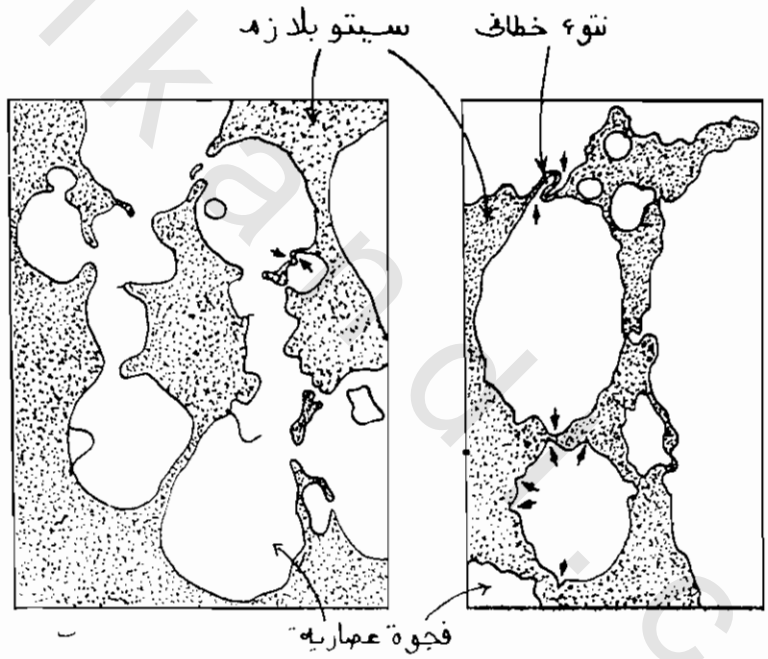
د – خلايا مرستيم قمى

هـ – خطوات إنقسام خلية كامبيوم وعائى وتكوين الخشب واللحاء

درجة الحرارة أو بخفض الضغط الأسموزى للخلايا. أما الخطوة العكسية والتى يحدث فيها تجزأ للفجوة العصارية إلى فجوات عصارية صغيرة الحجم لم يمكن إحداثها معمليا وغير معروف بالضبط العوامل التى تتحكم فى ذلك. ويعتقد أن المسئول عن ذلك هو حامض الأبسيسيك abscissic acid والذى يوجد فى سيقان النباتات فى فصل الخريف.

تحدث دورة للميتوكوندريا فى داخل خلايا الكامبيوم وهذه الدورة (شكل ٢٠) موجودة فى كثير من النباتات ومنها نبات الأسفندان *Acer pseudoplatanus*.

فى أوائل الربيع وقبل إنقسام الخلايا وعندما تمتص الخلايا الماء وتنتفخ خلايا الكمبيوم فان الميتوكوندريا تصبح مستطيلة. وفى أثناء موسم النمو فى الربيع تكون الميتوكوندريا كروية عادة، وفى أثناء الصيف تقل سرعة إنقسامها ويزيد طولها، وفى الخريف تكون طويلة ولها



(شكل ١٩) : الفجوات العصارية فى خلايا الكامبيوم.

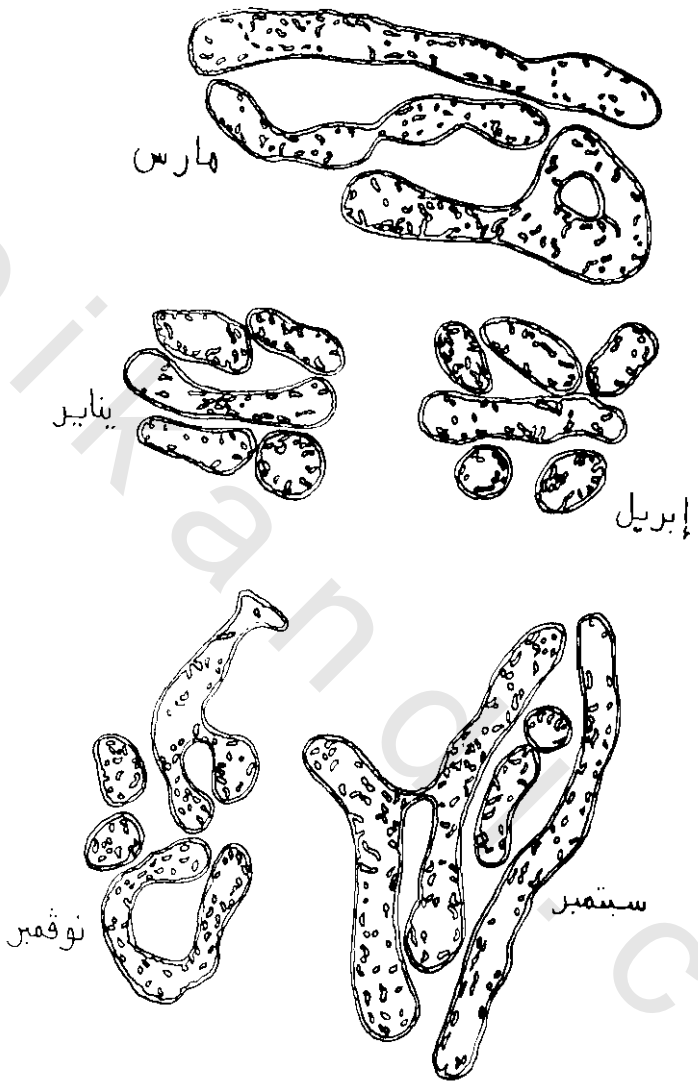
أ- خطوات تكوين الشبكة الميلينية. ب- شبكة ميلينية.

أشكال مختلفة مثل Q,y,x وفى وقت السكون للخلايا فى شهر يناير تصبح مرة أخرى قصيرة وكروية. وفى أثناء هذه الدورة يكون التركيب الدقيق للميتوكوندريا ثابت. وأما عن العوامل التى تتحكم فى حدوث تغير فى حجم الميتوكوندريا فهى إنخفاض درجة الحرارة وقلة الماء فى النسيج النباتى وسرعة الإنقسام الغير مباشر لخلايا الكمبيوم وزيادة سرعة الحركة الإنسيابية للبروتوبلازم داخل الخلايا كلها تسبب صغر حجم الميتوكوندريا وتصبح كروية والعكس صحيح.

فى جهاز جولجى فانه فى بعض النباتات لايوجد تغيير فى أجسام جولجى ولكن فى نباتات أخرى فان عدد أجسام جولجى فى الشتاء يكون قليل كما لاتوجد حويصلات منفصلة من هذه الأجسام ولكن فى الربيع فان عدد هذه الأجسام يزيد كما أنه يحدث تكوين وإنفصال حويصلات بكمية كبيرة ومن أحسن الأمثلة للنباتات التى يحدث فيها هذه الدورة هى الحور *Populus* والجميز.

تتكون الشبكة الإندوبلازمية بكميات كبيرة فى خلايا الكمبيوم. وعادة تتكون الشبكة الاندوبلازمية الخشنة بكميات كبيرة فى الربيع والصيف والعكس صحيح فى الشتاء وحيث تزيد كمية الشبكة الاندوبلازمية الملساء وفى المعتاد تكون الريبوسومات على هيئة عديد الريبوسومات فى الربيع وتصبح ريبوسومات منفردة فى الشتاء.

يعتقد أن التغيرات الموسمية فى تكوين جهاز جولجى والشبكة الإندوبلازمية مرتبط بتأثير الهرمونات النباتية. فوجود الهورمون النباتى إندول حامض الخليك يزيد من تخليق البروتين و RNA، ويسمح بتكوين أجسام جولجى وريبوسومات، بينما حامض الأبسيسيك يقلل من تخليق RNA ، DNA . ولذلك يعتقد أن دخول خلايا الكمبيوم مرحلة السكون فى الخريف والشتاء نتيجة لتثبيط كبير فى تكوين مركب RNA وذلك نتيجة لوجود حامض الأبسيسيك فى هذه الفترة.

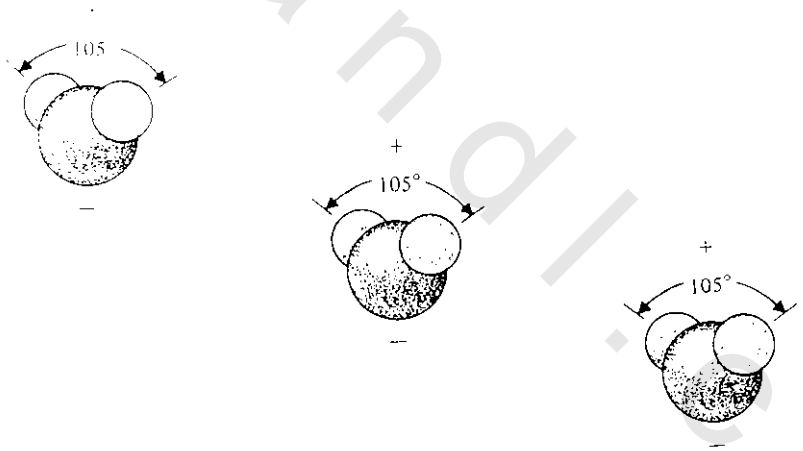


(شكل ٢٠) : دورة الميتوكوندريا داخل خلايا الكامبيوم الوعائى

الباب الثانى
أساسيات الطبيعة الحيوية
Principles of Biophysics

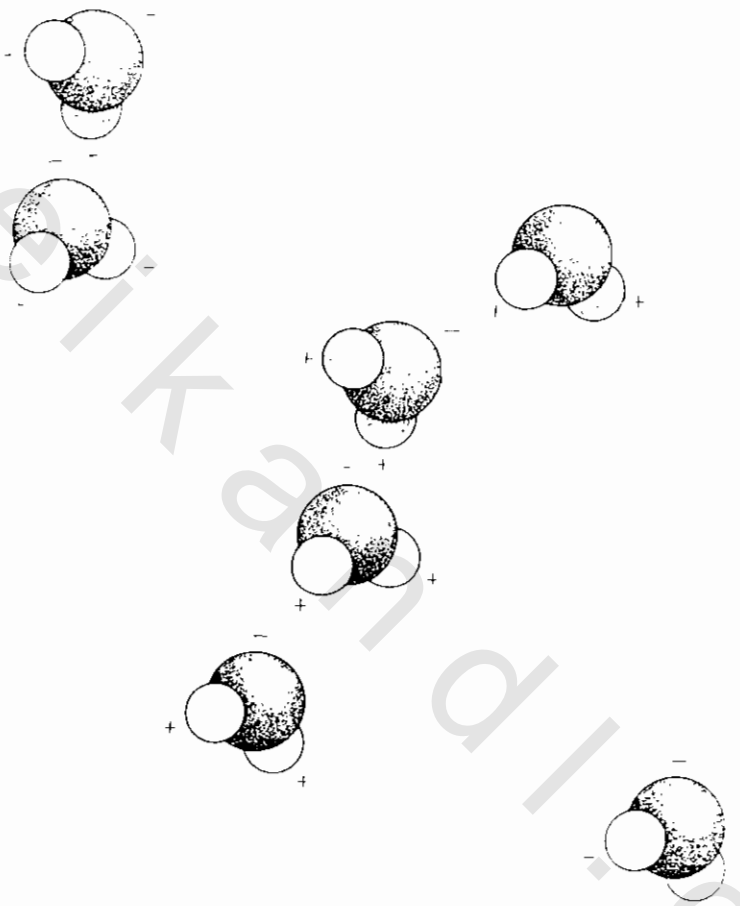
التركيب الجزيئى للماء

يتكون جزئى الماء من ذرة أكسجين وذرتين أيدروجين وهى ترتبط بروابط تعاونية ولذلك يعتبر جزئى الماء عبارة عن جزئى يرتبط تعاونيا covalently bonded molecule. ونتيجة للتجاذب القوى بين نواة ذرة الأكسجين والأيدروجين فإن ألكترونات ذرتى الإيدروجين يختلف وضعها نسبيا عن وضعها الطبيعى فى الذرة. تكون الزاوية بين ذرتى الإيدروجين هى ١٠٥ درجة ولكن أذا كانت متماثلة تكون الزاوية بين ذرتى الأيدروجين ١٨٠ درجة نتيجة لعدم التماثل بين موضع ذرتى الإيدروجين على ذرة الأكسجين يصبح جزيئ الماء ذو قطبين dipole. ويصبح الجزيئ على درجة كبيرة من الأستقطاب highly polarized مع فصل قوى للشحنة الموجبة والشحنة السالبة (شكل ٢١) وتتميز ذرتى الأيدروجين بالطرف الموجب وتتميز ذرة الأكسجين بالطرف السالب.



(شكل ٢١) : التركيب الجزيئى للماء
يوضح التركيب عدم الأنتظام فى تركيب الجزيئ ولذلك فله قطبين dipolar nature .
والزاوية بين ذرتى الأيدروجين هى ١٠٥ درجة.

ولذلك يرتبط جزيء الماء بشدة بجزيء الماء وتتصل الجزيئات ببعضها بشدة كما أن جزيئات الماء تتصل بشدة بالجزيئات الأخرى التى تحتوى أكسجين. عند أتحاد جزيئات الماء تتحد مع بعضها بترتيب ونظام معين السالب مع الموجب كما فى الشكل (شكل ٢٢) ويطلق على هذا النوع من

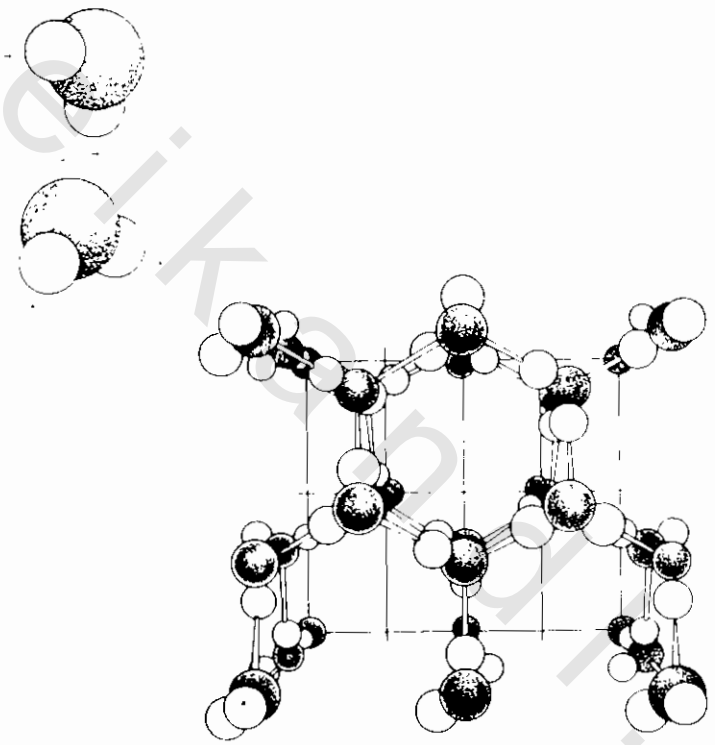


(شكل ٢٢) : الرابطة الإيدروجينية فى جزيء الماء

يوجد جذب أيونى بين القطب الموجب للماء والقطب السالب وذلك مصدره ذرة الأوكسجين. يحدث تكوين رابطة إيدروجينية بين الماء والمركبات التى تحتوى أوكسجين مثل السكريات وغيرها من الجزيئات أو الأيونات التى لها شحنة سالبة أو بها مواقع ذات شحنات سالبة.

obeikandl.com

الألتحام بين جزيئات الماء أسم cohesiveness. وعندما يتجمد الماء يحدث ترتيب لجزيئات الماء فى طبقات (شكل ٢٣). عند أنصهار الثلج يحدث كسر الروابط الإيدروجينية وتزداد كثافة الماء حتى درجة ٤ مئوية حيث يحدث تكسير لطبقات الثلج وتصبح أكثر كثافة. عندما تزداد درجة الحرارة عن ٤ مئوية ينكسر عدد أكبر من الروابط نتيجة للحرارة والأهتزاز الحرارىthermal agitation ويصبح الماء أقل كثافة وعندما ترتفع درجة الحرارة إلى ١٠٠°م تنكسرالروابط الإيدروجينية تماما وكلية وتكون النتيجة هروب جزيئات الماء على هيئة بخار. يتضح مما سبق أن الروابط الأيدروجينية لها دور فريد مؤثر على خواص الماء.



(شكل ٢٣): التركيب الطبقى lattice structure للماء
ينتج هذا التركيب أيضا نتيجة لوجود الراوبط الأيدروجينية

تعتبر درجة الكثافة العظمى maximum density للماء هى ٤ مئوية (شكل ٢٤) وليست أقل من ذلك كما فى المواد الأخرى ولهذه الخاصية تأثير واضح وكبير على الأحياء المائية. كثافة الثلج عند درجة صفر مئوى هى ٠,٩١٧ جم / سم٣ بينما كثافة الماء عند هذه الدرجة أى صفر مئوى هى ٠,٩٩٩ جم / سم٣ وعند درجة ٤ مئوية تكون الكثافة ١ جم / سم٣. يحدث تجمد للماء من أعلى إلى أسفل وليست العكس ولذلك فأن الماء المتجمد يقوم بعزل الماء أسفله وبذلك يمنع تجمد الماء أسفله وبذلك لا يحدث موت للحيوانات المائية.

وخاصية ألتصاق الماء بالأسطح adhesion هى نتيجة لوجود الروابط الأيدروجينية وحيث ترتبط هذه الروابط الأيدروجينية الخاصة بالماء على سطوح أخرى قطبية polar ومنها السطوح التى تحتوى على جزيئات أوكسجين. وحيث أن جزيئات الماء قطبية بدرجة كبيرة وهى ذات قطبين dipole ويكون نتيجة لذلك أن تظهر جزيئات الماء قوى ألكتروستاتيكية وقوى جاذبية أرضية electrostatic and gravitational forces على مركبات مشحونة إلكتروستاتيكيا chareged electrovalnt compounds وأيضا على القطبين لمركبات قطبية تعاونيةdipolar of polar covalent compounds. ولذلك فأن الماء يدمص على بعض المواد مثل سيليلوز شعره القطن ويكون ذلك بدرجة كبيرة وذلك لوجود الأوكسجين ولكن العكس صحيح فى حالة بولى أستر polyester حيث لا يدمص الماء على سطوح البولى أستر لقلة وجود ذرات الأوكسجين القادرة على الأرتباط وعمل روابط إيدروجينية مع الماء.

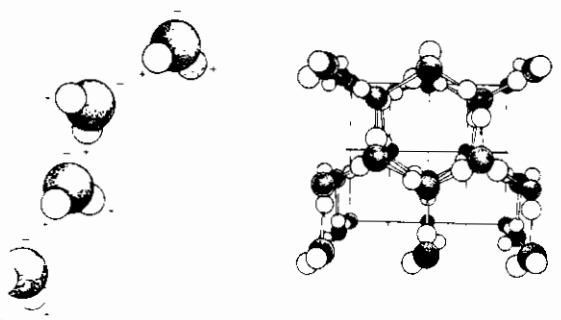
عامة جميع الخواص الهامة والفريدة للماء والتى تميزها عن المركبات الأخرى نتيجة لأن جزيئ الماء ذو قطبين dipolar. هذا التركيب الغير متماثل لجزيئ الماء ينتج عنه جذب إلكتروستاتيكى electrostatic attraction لأقطاب أخرى وأيونات أخرى وأيضا ينتج عنه حدوث أرتباط إيدروجينى hydrogen bonding مع جزيئات أخرى تحتوى أكسجين. ومن الجدير بالذكر أن كسر الرابطة الإيدروجينية أسهل بكثير عند المقارنة بكسر الروابط التعاونية حيث أن طاقة الرابطة الإيدروجينية تتراوح بين ١٠ ـ ٣٠ كيلو جول kilogoules لكل جزيئى.

الخواص الطبيعية للماء:

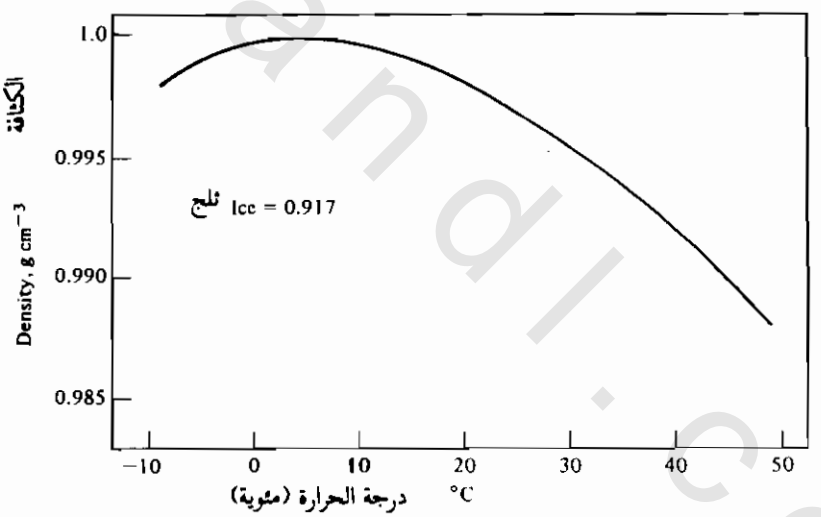
تعتبر الخواص الطبيعية للماء ذات أهمية كبيرة لفهم العلاقات المائية للنباتplant water relations.

١ـ الحرارة اللازمة للبخر heat of vaporization

تعتبر الحرارة اللازمة للبخر latent heat of vaporization هى كمية الحرارة اللازمة



ماء　　ثلج



(شكل ٢٤) : العلاقة بين كثافة الماء ودرجة حرارته

يلاحظ أن كثافة الماء العظمى عند ٤ درجة مئوية. يلاحظ أن كثافة الثلج أقل من كثافة الماء السائل العادى.

لتحويل وحده من السائل إلى بخار. وتعتبر هذه الكمية كبيرة فى حالة الماء عنه فى السوائل الأخرى وهى تقدر بحوالى ٢٤٣٥ جول لكل جرام عند درجة حرارة ٢٥ مئوية (٥٨٢ كالورى لكل جرام)وهذه الكمية من الحرارة هى اللازمة لكسر الأرتباط والألتحام بين جزيئات الماء cohesiveness. عند مقارنة غاز الميثان CH_4 بالماء فنجد أن حرارة البخر هى ٥٧٧ جول لكل جرام عند – ١٥٩ مئوية وفى حالة كحول الأيثيل فأن حرارة البخر هى ٨٥٤ جول لكل جرام عند ٧٨,٣ مئوية. ومن أهم نتائج وتوابع بخر الماء هو تبريد السطح المتبخر منه الماء.سواء فى الكائنات الحية أو الجوامد الأخرى ومنها تبريد الماء فى القلل والزير ويسمى ذلك cooling effect. وفى حالة النبات فـأن كل جرام من الماء يفقد من الأوراق يحتاج إلى ٢٢٥٨ جول وحيث يفقد كمية كبيرة من الحرارة لكل جرام ماء نتح.

٢ـ حرارة الأمتزاج Heat of fusion

حرارة الأمتزاج هى عبارة عن كمية الحرارة اللازمة لتحويل صلب إلى سائل وهى أيضا كميتها كبيرة فى حالة تحويل الثلج إلى ماء بالمقارنة بالسوائل الأخرى ومن أمثلة ذلك أن حرارة الأمتزاج للماء هى ٣٣٣,٥ جول لكل جرام وفى حالة الميثان هى ٦٠,٧ جول لكل جرام عنددرجة حرارة ـ ١١٤,٤ مئوية. تستخدم هذه الظاهرة فى حدائق البرتقال لتلافى ضرر الصقيع. حيث يتم غمر التربة بالماء flooding وعندما يتجمد الماء يحدث تحرر للحرارة أثناء تجمد جزئيات الماء لتكوين ثلج وبذلك فأن هذه الحرارة تستعمل فى تدفئة الأشجار وتقيها ضرر الصقيع.

٣ـ اللـزوجة Viscosity

اللزوجة أى مقاومة الأنسياب resistance to flow هى كبيرة فى الماء أيضا لبعض السوائل الأخرى وذلك راجع أيضا لوجود الروابط الإيدروجينية. لزوجة الماء هى ١ سنتى بواز centi poise عند درجة حرارة ٢٠ درجة مئوية ولزوجة كحول الأيثيل هى ١,٢ سنتى بواز ولزوجة إيثيل أيثر هى ٠,٢ سنتى بواز عند درجة ٢٠ مئوية. تقل اللزوجة بزيادة درجة الحرارة ويعلل ذلك بأنه كلما زادت درجة الحرارة كلما زاد عدد الروابط الأيدروجينية المكسورة. ولذلك فأن درجة الحرارة لها أحد الأدوار فى أنتقال الماء فى داخل النبات نتيجة لتأثيرها على لزوجة الماء والمحاليل أى أن درجة الحرارة لها دور جزيئى فى حركة الماء داخل النبات.

٤ـ الحجم والكثافة Volume and density

تكون كثافة الماء أكبر ما يمكن عند ٤ مئوية ولذلك عند هذه الدرجة يكون وزن ١ جرام من الماء حجمه ١ سم مكعب. عندما تزيد درجة الحرارة عن ٤ مئوية أو تقل عن ذلك فأن حجم المكعب يزيد لنفس الوزن من الماء. عند درجة صفر مئوية للماء فأن حجم الماء يكون ١,٠٠٠١٢

سم مكعب لكل جرام ويكون حجم الثلج ١,٠٩ سم مكعب لكل جرام. يكون حجم الماء عند ٢٠ درجة مئوية هو ١,٠٠١٧٧ سم٣ لكل جرام.

٥ـ التوتر السطحى Surface tension

يعرف التوتر السطحى للماء بأنه ميل الماء لتكوين قطرات كروية الشكل تقريبا. ينتج عن ذلك عن طاقة أقل لكل وحدة مساحة بالنسبة للحجم. الطاقة المرتبطة بالسطح عبارة عن توتر سطحى ويمكن أن يعبر عنها بالداين لكل سم (dyn / cm).

أحد نتائج التوتر السطحى هو أرتفاع السائل فى الأنبوبة الشعرية أى الخاصة الشعرية. درجة إرتفاع السائل يعتبر نتيجة مباشرة للتوتر السطحى وكلما زاد التوتر السطحى كلما زاد إرتفاع السائل فى الأنبوبة. تعتبر الخاصة الشعرية أحد العوامل فى صعود العصارة فى النبات. أرتفاع الماء فى الأنبوبة الشعرية يمكن التعبير عنه بالمعادلة الآتية

$$h = \frac{2\ \gamma \cos\ \theta}{p \cdot g \cdot r}$$

حيث أن γ لها طاقة التوتر السطحى (وهذه الطاقة للماء هى ٧٢ داين لكل سم عند درجة ٢٠مئوية) و $\cos\ \theta$ هى cosine جتا زاوية التلامس بين الماء والأنبوبة الشعرية وp هى كثافة الماء أى ١ جم / سم٣ و g هى السرعة نتيجة للجاذبية ٩٨١ داين لكل جرام و r نصف قطر الأنبوبة الشعرية.

٦ـ الحرارة النوعية Specific heat

للماء درجة حرارة نوعية كبيرة وذلك بالمقارنة بأغلب السوائل ويستعمل الماء كسائل قياسى للكالوريcalorie. حيث أن الكالورى عبارة عن كمية الحرارة اللازمة لرفع درجة حرارة حجم ١ سم مكعب من الماء درجة واحدة هى درجة الحرارة من ١٥,٥ إلى ١٦,٥. ولذلك فأن الماء له درجة حرارة نوعية هى ١ كالورى لكل جم لكل درجة (١ كالورى = ٤,١٨٤ جول) والعكس صحيح فأن كحول الأيثيل له حرارة نوعية ٠,٨٥ كالورى لكل جرام لكل درجة عند درجة ٢٥ مئوية. يعتبر للحرارة النوعية المرتفعة أهمية فى تسخين وتبريد الأجسام الموجودة فى الماء أو القريبة من الماء. ففى حالة وجود كميات كبيرة من الماء مثل البحيرات والمحيطات فأنها تلطف درجة الحرارة القريبة منها ولذلك فأن درجة الحرارة تكون متوسطة حول المحيطات. ولذلك فأن الجو الجاف يميل أن تكون درجة حرارته مرتفعة عن الجو الرطب. ولذلك أيضا فأن سرعة التسخين

والتبريد فى أنسجة النباتات يتحكم فيها جزئيا السعة الحرارية للماء heat capacity of water. ولذلك أيضا فأن الكائنات الحية التى تحتوى على كمية كبيرة من الماء فأنها تقى نفسها إلى حد ما من التغيرات الكبيرة فى درجة الحرارة وذلك نتيجة للتغير الضئيل فى حرارتها أى التغير الضئيل فى heat load.

٧ـ الخواص الضوئية Optical properties

يعتبر الماء عديم اللون شفاف وعديم الطعم والرائحة وهو سائل فى درجات الحرارة العادية. وحيث أن جزيئات الماء المتحركةتحول transmit اللون الأحمر وتمتص absorb اللون الأحمر البعيد وتشتت scatter اللون الأزرق فأن المحيطات والبحار يصبح لونها أزرق عادة. أما الأشعة الفوق بنفسيجية فأن تخترق الماء بدرجة كبيرة.

٨ـ الخواص الكيماوية Chemical properties

يتفاعل الماء مع كثير من المركبات الغير عضوية ولكنه يحتاج إلى طاقة لعمل هذه التفاعلات. يتفاعل الماء مع المغنيسيوم والزنك فى النباتات كثيرا لتكوين أوكسيداتها ولكن تحتاج هذه التفاعلات إلى درجة حرارة عالية. يكون الماء فى النبات إيدروكسيدات من أكاسيد الكالسيوم والبوتاسيوم. يمكن أن يكون الماء مع الأكاسيد اللامعدنية أحماض كما يلى:

ك أ٢ + يد٢ أ ⟵ يد٢ ك أ٣

كب أ٢ + يد٢ أ ⟵ يد٢ كب أ٤

يعتبر التفاعل الأول أكثر أهمية للأهمية القصوى لثانى أكسيد الكربون فى النبات كما أن حامض الكربونيك يمكن أن يعمل كمنظم للبروتوبلازم buffer. تعتبر تفاعلات التحللhydrolyses التى تدخل فيها الماء من أهم التفاعلات الكيموحيوية ومنها كسر الرابطة الببتيدية وكسر الرابطة الجلوكوسيدية والأستيرية وغيرها.

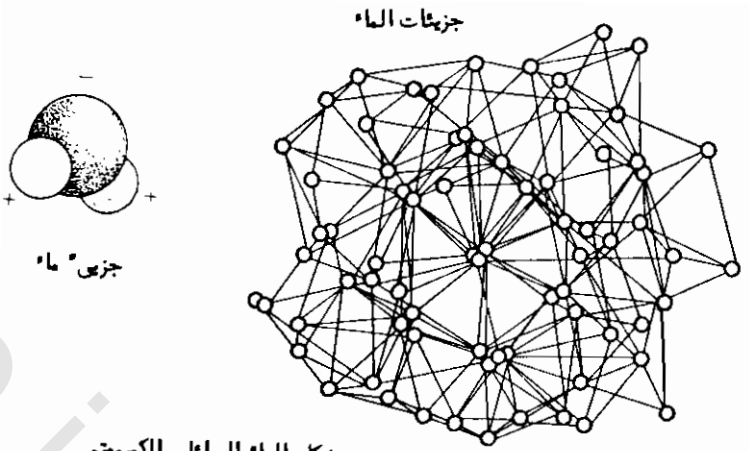
خواص المحاليل الحقيقية

كثير من التفاعلات التى تحدث فى الخلية النباتية عبارة تفاعلات محاليل حقيقية حيث أنها مركبات ذائبة تماما فى الماء. وسيتم شرح كثير من الخواص للمحاليل الحقيقية فى الجزء التالى حيث يكون لها دور هام فى العلاقات المائية للنبات والخلايا.

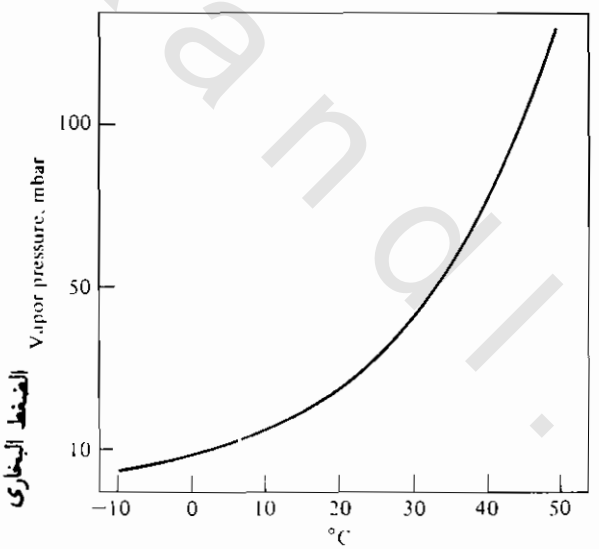
تعتبر المحاليل الحقيقية خليط متجانس من مواد توجد فى طورين على الأقل at least two phases وهما المذيب solvent أى الطور المستمر continuous phase وعادة يكون المذيب فى النبات والحيوان أى فى الأنسجة الحية عبارة عن الماء أما الطور الثانى وهوdiscontinuous phase أى الطور الغير مستمر ويسمى أيضا المذاب solute particles فعادة تكون متغيرة حيث أن المواد المذابة كثيرة جدا فى الخلية بعكس الطور المستمر فهو دائما الماء. يمكن فى المحاليل أن يكون الغاز أو المواد الصلبة ذائبة فى الماء . وعادة تكون المحاليل عبارة عن أملاح أو سكريات أو مواد عضوية أو أحماض أمينية أو جزيئات بروتين صغيرة ذائبة فى الماء. وفيما يلى بعض الخواص المتعلقة بعدد جزيئات المذاب فى المحلول والتى تسمى colligative properties وهذه الخواص تتوقف على عدد جزيئات المذاب أساسا وليس نوع جزيئات المذاب. وفيما يلى بعض الخواص الهامة للمحاليل:

أ ـ الضغط البخارى Vapor pressure :

وهو عبارة عن درجة ميل السائل liquid للتبخير أى درجة ميل لجزيئات للهرب من المحلول. تتناسب درجة الضغط البخارى مع درجة الحرارة تناسب طردى (شكل ٢٥) . يمكن أن يعرف الضغط البخارى أنه الضغط المتسبب عن البخارأعلى السائل وهو فى حالة أتزان مع نفسه in equilibrium with itself. تحدث درجة الغليان عندما يكون الضغط البخارى للسائل مساو للضغط على السائل. ولذلك فى الظروف القياسية المثالية standard من درجة الحرارة والضغط فأن الماء يغلى عندما يكون الضغط البخارى ١ ضغط جوى أى يساوى ضغط ٧٦٠ ملليمتر زئبق . ولكن عادة تكون وحدة الضغط البخارى هى بار bar أو ملليبار millibar. ١ بار يساوى ٠,٩٨٧ ضغط جوى atmosphere. يستعمل البار بكثره عن الضغط الجوى حيث أن البار وحده طاقة energy unit بينما الضغط الجوى atmosphere وملليمتر زئبق mm of Hg عبارة عن وحدات ضغط. ١ بار يساوى 10^6 داين لكل سم٢.



شكل الماء السائل بالكمبيوتر



درجة الحرارة مئوية

(شكل ٢٥) : العلاقة بين الضغط البخارى ودرجة الحرارة

يمكن التعبير بين العلاقة بين الضغط البخارى (p) ودرجة الحرارة كالآتى

$$\log p = \frac{k}{T} + C$$

حيث أن k و T ثوابت constants و Tدرجة الحرارة المطلقة.

عند أضافة محلول إلى سائل نقى فأن المحلول يصبح مخفف. ينتج عن تخفيف المحلول خفض الضغط البخارى للماء حيث تصبح كمية الماء أقل فى حيز معين ثابت. والحقيقة أن خفض الضغط البخارى للماء نتيجة لوجود الذائبات فى المحلول يكون نتيجة للتفاعل بين المذيب والمذاب والذى ينتج عنه خفض الطاقة الحرة free energy للمذيب والذى ينتج عنه خفض الضغط البخارى.. يمكن قياس الأنخفاض فى الضغط البخارى نتيجة أضافة ذائب solute إلى مذيب نقى ويمكن تقديرة بالمعادلة الآتية وهى عبارة عن قانون راولت raoult's law

$$p = \left(\frac{m}{m_S + m}\right) p^o$$

حيث أن p^o هى عبارة عن الضغط البخارى لمذيب نقى. m_S الوزن الجزيئى للمذاب. m الوزن الجزيئى للمذيب.

ولذلك ١ جزيئى محلول السكروز يسبب خفض الضغط البخارى للماء عند درجة ٢٠ مئوية من ٢٣,٣٨ ملليبار إلى ٢٢,٩٧ ملليبار ويكون الحساب والتعويض فى المعادلة السابقة كما يلى:

$$p = \left[\frac{٥٥,٦}{١ + ٥٥,٦}\right] \quad ٢٣,٣٨$$

$$= ٢٢,٩٧ \quad \text{ملليبار}$$

حيث أن m= ٥٥,٦ أى أن جزيئات الماء فى ١٠٠٠ جرام من الماء (١٠٠٠ جرام لكل ١٨ جرام لكل جزيئى) وحيث أن m_S عبارة عن ١ جزيئى محلول سكروز.

يلاحظ أن $\frac{m}{m_S + m}$ mole fraction of solvent

mole fraction of solute $\frac{m_S}{m_S + m}$

ب ـ درجة الغليان Boiling point :

تسبب المواد المذابة رفع درجة الغليان للسوائل النقية حيث أن المواد المذابة تسبب خفض الضغط البخارى. وحيث أن تعريف درجة الغليان هى الدرجة التى يتساوى عندها الضغط البخارى للسائل مع الضغط الكلى العادى على السائل. وفى الظروف القياسية من درجة الحرارة والضغط (STP) فأن الماء يغلى عندما يكون الضغط البخارى له يساوى واحد بار. ولذلك فأن المحاليل يكون لها ضغط بخارى أقل من الماء النقى ولذلك فأنها تحتاج إلى درجة أعلى لحدوث الغليان.

يتضح مما سبق أيضا أن واحد جزيئى من المحلول المائى له درجة غليان ٠,٥٢ مئوية أعلى من درجة غليان الماء النقى أى درجة غليان المحلول واحد جزيئى هى ١٠٠,٥٢ مئوية. ولذلك فأن الأرتفاع فى درجة الغليان ΔP_B لأى محلول يمكن تقديرها من المعادلة الآتية

$$\Delta P_B = 0.52 \quad m$$

حيث أن m هى عبارة عن الوزن الجزيئى للمحلول (أى وزن المذاب لكل ١٠٠٠ جرام ماء).

يتضح من المعادلة السابقة أن درجة الغليان معتمدة تماما على الضغط البخارى وأن الأخير معتمد تماما على عدد جزيئات المذاب ولا يعتمد على نوع جزيئات المذاب ولذلك تعتبر هذه من الخواص أو الصفات colligative أى colligative properties.

جـ ـ درجة التجمد Freezing point :

تنخفض درجة التجمد للمحاليل بالمقارنة بدرجة التجمد للماء النقى حيث يقل الضغط البخارى للمحاليل بالمقارنة بالماء النقى. وجد أن واحد جزيئى للمحاليل يسبب خفض درجة التجمد بمقدار ١,٨٦ مئوية. ولذلك فأنه يمكن قياس درجة التجمد لأى محلول تبعا للمعادلة الآتية

$$\Delta P_f = - 1.86 \ m$$

حيث أن m عبارة عن الوزن الجزيئى للمحلول.

ولذلك فأن المستخلصات النباتية تتجمد تحت درجة الصفر بدرجات قليلة. ومما هو جدير بالذكر أن السيتوبلازم فى خلايا النبات الحى لا يتجمد حتى فى درجات حرارة أقل من ٤٠ من الصفر المئوى. حيث أن فى هذه الحالة لا تتكون نويات الثلج ice nucleation ولا يتجمد الستوبلازم ويصبح فى حالة درجة برودة زائدة super cooling. ولكن يتجمد الماء ويكون ثلج فى المسافات البينية أى بين الخلايا وينتج عن هذا الثلج ضرر للخلايا المجاورة. يسبب أيضا وجود الثلج بين الخلايا سحب الماء من الخلايا وحدوث جفاف للخلايا.

د ـ الضغط الأسموزى Osmotic pressure :

يعتبر الضغط الأسموزى من الصفات colligative للمحاليل حيث أن الضغط الأسموزى معتمد تماما على الضغط البخارى. يمكن تعريف الضغط الأسموزى بأنه الضغط اللازم لمنع أنسياب المذيب من المذيب النقى إلى المحلول بشرط أن يفصل بينهما غشاء شبه منفذ أى غشاء ينفذ المذيب ولا ينفذ الذائب. يمكن تقدير وحساب الضغط الأسموزى تبعا للمعادلة الآتية

$$\pi = C.R.T$$

π هى عبارة الضغط الأسموزى مقدرا بالبار

C هى الوزن الجزيئى

R ثابت الغازات = ٠,٠٨ × $\frac{\text{L. bar}}{\text{mol . deg}}$

T درجة الحرارة المطلقة وهى تساوى درجة الحرارة المئوية + ٢٧٣ مئوية.

ولذلك بالتعويض فى المعادلة فى حالة محلول واحد جزيئى فى درجة صفر مئوى سينتج عنه ضغط أسموزى ٢٢ بار .

$$\pi = 1 \times 0.08 \times \frac{\text{L. bar}}{\text{mol . deg}} \times 273$$

$$= 22 \text{ bar}$$

يقلل تفاعل الذائب مع المذيب من كمية المذيب الفعالة وينتج عن ذلك ضغط أسموزى أعلى . تفاعل الذائب مع الذائبات الأخرى فى المحلول ينتج عنه خفض فى نشاط الذائبات عن المتوقع وأيضا خفض الضغط الأسموزى عن المتوقع. وتختلف الخليةالنباتية عن هذه الحالة حيث أنها تحتوى على ذائبات إلكتروليتية electrolytes أى ذائبات متأينة مثل كلوريد الصوديوم حيث

يتأين إلى أيون كلور وأيون صوديوم. أما محلول السكروز يعتبر ذائبات غير إلكتروليتية non electrolytes أى ذائبات غير متأينة.

هـ ـ الألكتروليتات Electrolytes :

الألكتروليتات هى عبارة عن المواد التى عند ذوبانها فى المحلول تسبب توصيل وسريان وأستمرارية conduct التيار الكهربائى. أى أن المركبات التى تتأين تعتبر إلكتروليتات. توجد إلكتروليتات قوية فى خلايا النبات مثل الأيونات الغير عضوية مثل البوتاسيوم والصوديوم والكالسيوم والمغنسيوم والمنجنيز والزنك والكلور والكبريتات والفوسفات.

تعرف الألكتروليتات القوية بأنها المركبات ذات التأين الكامل. توجد أيضا ألكتروليتات ضعيفة complete ionization فى خلايا النبات مثل الكاتيونات والأنيونات العضوية مثل الأحماض الأمينية والأحماض العضوية والبلمرات المشحونة charged polymers مثل البروتينات والأحماض النووية. تعرف الألكتروليتات الضعيفة بأنها المركبات ذات التأين الضعيف أى غير الكامل incomplete ionization .

هذه المركبات المختلفة تغير من صفات الماء السابق ذكرها أى colligative properties .

تم أكتشاف خواص الألكتروليتات بواسطة Arrhenius عام ١٨٨٠ . حيث أفترض حدوث التأين في بعض المواد مثل كلوريد الصوديوم وكلوريد البوتاسيوم وكبريتات الكالسيوم. وحيث أن جزيئ الألكتروليت ينتج عنه نتيجة لتأينه أكثر من وحدة أى أكثر من أيون لكل جزيئى. وفى حالة التأين الكامل لواحد جزيئى من محلول كلوريد الصوديوم ينتج عنه خفض فى الضغط البخارى للماء الضعف عنه فى حالة وجود جزيئى غير متأين. وأيضا يحدث أنخفاض فى درجة التجمد قدره ٣,٧٢ درجة مئوية وأيضا يحدث أرتفاع فى درجة الغليان ١,٠٤ درجة مئوية ويصبح الضغط الأسموزى ٤٣,٧ بار. يحدث ذلك فى حالة الألكتروليتات القوية وحيث يكون التأين كامل وأيضا فى حالة المحاليل المخففة جدا وحيث لا يوجد تفاعل أو تأثير بين وحدات الذائبات. ولذلك فأن محلول واحد جزيئى من كلوريد الصوديوم يكون له ضغط أسموزى فعلى حقيقى هو ٤٣,٢ بار بينما الضغط الأسموزى المتوقع ٤٣,٧ بار.

تميل الذائبات أى الألكترونات ونتيجة لدخولها فى تفاعلات(solute) electron interactions إلى خفض عدد الوحدات الفعالة فى المحلول. تعرف هذه التفاعلات interactions بأسم تأثيرات ديبى هيكل Debye- Huckel effects ويمكن أن يعبر عنها بالمعادلة الآتية فى المحاليل المخففة

$$\log \gamma = -0.51 Z^2 \sqrt{\mu}$$

وحيث أن

γ = معامل النشاط activity coefficient أو هو عبارة عن التركيز الفعال للأيون.

Z = صافى شحنة الأيون.

μ = قوة الأيون وتعرف كالأتى

$$\mu = 1/2 \Sigma C. Z^2$$

وهى عبارة عن نصف مجموع تركيزات الأيونات أى $1/2$ C

Z^2= تربيع الشحنة.

يحدث أيضا تغيير وأنحراف فى النتائج نتيجة للتفاعلات بين المذيب والمذاب كما يحدث أيضا تغيير فى حالة وجود تركيزات كبيرة من الذائبات.

والعكس صحيح فى حالة السكروز حيث أن جزيئات السكروز ترتبط بالماء بواسطة روابط إيدروجينية ويكون لها ضغط أسموزى أعلى من المتوقع، حيث أن واحد جزيئى محلول سكروز له ضغط أسموزى ٢٥,١ بار بينما المتوقع ٢١,٨ بار.

obeikandl.com

الباب الثالث

أساسيات الديناميكا الحرارية للخلية

Cellular Energetics

تتم التفاعلات الكيموحيوية فى الخلية نتيجة التغيرات فى الطاقة الحرةfree-energy changes. ولذلك فأن التفاعلات الخلوية يمكن تقييمها تبعا للأتزان equilibrium وتبعا للطاقة الحرة الخاصة بكل تفاعل free energies of reaction

ومثال ذلك فى حالة التفاعل

$$y \longrightarrow x,$$

فأنه يحدث خفض فى الطاقة الحرة أى بعبارة أخرى خفض فى طاقة العملenergy availalable for work كما أن هذا التفاعل يحدث تلقائيا. يسمى هذا التفاعل exergonic. والعكس صحيح عندما يحدث التفاعل منy إلى x فأنه يحتاج إلى طاقة أى يحتاج إلى زيادة فى الطاقة الحرة ولذلك لا يحدث هذا التفاعل تلقائيا بعكس الحالة السابقة حيث أن يحتاج إلى طاقة خارجية أى energy input لكى يحدث ويسمى هذا التفاعلendergonic. كمية الطاقة الحرة الموجودة أو الطاقة المتوفرة للأستعمال available energy تتبع قانون الديناميكا الحرارية ويمكن التعبير عنها بالمعادلة الآتية

$$G = H - T . S,$$

حيث أن

G الطاقة الحرة أى الطاقة القابلة للأستعمال available for work

H كمية الحرارة الموجودة heat content or enthalpy

S عبارة عن entropy

T درجة الحرارة المطلقة

وحيث أنه من الصعب تقدير قيم هذه المعادلة بدقة أو حتى لا يمكن تقديرها . ولذلك فأنه الأكثر شيوعا تقدير التغيرات التى تحدث أثناء التفاعل تبعا للمعادلة الآتية

$$\Delta G = \Delta H - T. \Delta S.$$

حيث أن

ΔG عبارة عن درجة أو كمية التغير فى الطاقة الحرة أثناء التفاعل

ΔH كمية التغير فى الحرارة أثناء التفاعل

ΔS كمية أو درجة التغير فى entropy.

عندما يكون ناتج هذه المعادلة قيم بالسالب أىΔG بالسالب فأن التفاعل يسمىexergonic ويحدث تلقائيا spontaneously وحيث أنه يحدث خفض فى الطاقة الحرة أثناء التفاعل. والعكس صحيح عندما تكون قيم المعادلة بالموجب أى ΔG بالموجب فأن التفاعل يسمىendergonic ولا يحدث تلقا ئيا ويحتاج إلى طاقة خارجية لكى يحدث التفاعل.

لكـل تفـاعل يوجد تغير قياسى فـى الطاقة الحرة a standard free energy change أى ΔG^oيمكن تقدير وحساب هذا التغير كما فى المعادلة التالية

$$\Delta G^o = - R .T. 1n\ K ,$$

حيث أن

K هو عبارة عن ثابت أتزان التفاعل عندما تكون مواد التفاعل ونواتج التفاعل فى وحدة النشاط عند pH صفر.

يمكن التعبير عن التغير فى الطاقة الحرة ΔG لأى تفاعل والذى يكون له صلة related بالمنحنى القياسى للتغير فى الطاقة الحرة ΔG^o تبعا للمعادلة التالية وحيث يمكن التعويض عن K بـ $\frac{X}{Y}$

$$\Delta G = \Delta G^o + R . T . \ln \frac{X}{Y}$$

يمكن أيضا التعبير عن التغير القياسى فى الطاقة الحرة للتفاعل عند pH = ٧وذلك بحساب قيمة $\Delta G^{o'}$ حيث أن هذه القيمة أكثر فائدة من القيمة السابقة فى فسيولوجيا النبات حيث أن كثير من التفاعلات الحيوية يحدث عند pH متعادل أو قريب من التعادل.

عند أستعمال الغازات وهوعبارة عن ٨,٣١ جول لكل درجة جزيئىjoules per mole degree عند درجة حرارة ٢٥ درجة مئوية ويحول إلى الأساس logarithms 10- فأنه يمكن أستعمال المعادلة السابقة لتقدير التغير القياسى فى الطاقة الحرة $G^{o'}$ عند pHيساوى ٧ كما يلى

$$\Delta G^{o'} = -5.7 \times 10^3 \text{ J mol}^{-1}. \log k$$

تفاعلات الأكسدة والأختزال عادة يكون تقديرها وتقييمها عن طريق جهد الأكسدة والأختزال oxidation reduction potential (redox) . تعرف الأكسدة بأنها فقد ألكترونات ويعرف الأختزال بأنه أكتساب ألكترونات تبعا للمعادلة

$$A_{oxide} + e \rightleftharpoons A_{red.}$$

حيث أن A مركب قابل لأستقبال ألكترون وأيضا قابل لأعطاء ألكترون. وتبعا لما سبق فأن المركبات الأكبر سالبية أى بالسالب تعتبر مركبات جيدة لأعطاء الألكترونات electron donors وأن المركبات الأكبر بالموجب أى بالموجب تعتبر مركبات جيدة لأستقبال الألكترون electron acceptors . ولذلك فأن المركبات المختزلة أى لها تفاعل أختزالى أى تكون ذات جهد سالب negative potential سوف تختزل المركبات التى لها جهد موجب positive potential.

النسبة بين المركبات المؤكسدة oxidized component إلى المركبات المختزلةreduced component فى أى تفاعل به هذين النوعين من المركبات redox couple سوف تؤثر على التفاعل بالأشتراك مع درجةpH ودرجة الحرارة . أى أن التفاعل يتأثر بالنسبة بين المركبات المؤكسدة إلى المركبات المختزلة ودرجة الحرارة ودرجة pH. ومن المعتاد التعبير عن جهد الأكسدة والأختزال redox potentials كجهد قياسى standard potentials عند pH صفر وتركيزات جزئية أى التركيز بالجزيئى. يقدر الجهد الأختزالى التأكسدى القياسىstandard redox potential عند E^{o} عند درجة pH ٧ بأنه $E^{o'}$ يمكن تقديرE من$E^{o'}$ عن طريق المعادلة الآتية

$$E = E^{o'} + \frac{R \cdot T}{n \cdot F} .1n \frac{\text{oxidized component}}{\text{reduced component}}$$

حيث أن

R = ثابت الغازات (٨,٣١٤ جول درجة مكافىء jdegree equivalent)

T= درجة الحرارة المطلقة (^{o}k)

n= عدد المكافئات number of equivalents

F= ثابت فارادى Farady constant

وهو عبارة عن ٩٦,٤٠٠ جول مكافىء فولت

أى 96.400 J equivalent volt

عند درجة حرارة ٢٠ مئوية وتركيزات بالجزيئى والتحويل إلى القاعدة logs 10- فأن التعبير عن ذلك كما فى المعادلة الآتية بوحدات ملليفولت.

$$E = E^{o'} + 60\ m\ V.\ \log \frac{\text{oxidized component}}{\text{reduced component}}$$

إذا كان التغيـر فى جهد الأكسدة والأختزال القياسى Standard redox potential $\Delta E^{o'}$ والذى يحدث أثناء تفاعل الأكسدة والأختزال مدروس ومعروف قيمته ومقدره تماما فأنه يمكن إيجاد العلاقة بينها وبين التغير القياسى فى الطاقة الحرة $\Delta G^{o'}$ بأستعمال المعادلة الآتية

$$\Delta G^{o'} = - n . F . \Delta E^{o'}$$

openkandl.com

الباب الرابع
الأنتشـــــــار

Diffusion

يعتبر الأنتشار ظاهرة هامة للكائنات الحية حيث أن البناء الضوئى يعتمد على أنتشار ثانى أوكسيد الكربون من الهواء الجوى إلى خلايا النبات عبر الثغور كما يعتبر أيضا فقد الماء من النبات عبارة عن عملية إنتشار كما أن أخذ العناصر من التربة بواسطة الجذر تعتمد جزئيا على الأنتشار. تعتبر جميع العمليات الكيموحيوية التى تحدث فى النبات وأيضا التى يتم عملها بواسطة الأنزيمات تحدث نتيجة لأنتشار الجزيئات وأصطدامها ببعضها.

ظاهرة الأنتشار:

أبسط وأوضح مثال الأنتشار هو أنتشار جزيئات العطور عند فتح زجاجة العطر حيث تنتشر الرائحة من الزجاجة إلى جو الحجرة وذلك نتيجة لأنتشار جزيئات العطر من الزجاجة إلى الجو الخارجى ولذلك دائما نشم ونشعر بوجود رائحة العطور. ومثال آخر واضح للأنتشار هو أنه عندما نسكب حبر فى كأس به ماء فأن الحبر ينتشر فى الكأس أى أن جزيئات الحبر تنتشر فى الكأس ويصبح الماء ملون بلون الحبر.

يمكن أن يعرف الأنتشار بأنه أنتشار جزيئات المركب من الموضع الذى يكون به تركيز الجزيئات مرتفع إلى الموضع الذى يكون خال من الجزيئات أو تركيز الجزيئات به أقل وذلك نتيجة لوجود طاقة حركية كامنة فى الجزيئات.

يمكن تعريف الأنتشار بعبارة أخرى هو عبارة عن صافى حركة الجزيئات من منطقة ذات طاقة حرة مرتفعة إلى منطقة ذات طاقة حرة منخفضة.

net movement of molecules from a region of high free enevgy to a region of low free energy.

تعرف الطاقة الحرة بأنها الطاقة القادرة على عمل شغل energy to do work ويتحكم فيها تركيز الجزيئات المنتشرة.

obeikandl.com

يحدث الأنتشار فى الغازات والسوائل والجزيئات والأيونات الصلبة. جميع الجزيئات فى درجة حرارة أعلى من صفر مطلق أى ـ ٢٧٣ درجة مئوية تكون فى حركة مستمرة نتيجة لوجود طاقة حركية كامنة بها kinetic energy يتحرك الجزيئ فى خط مستقيم حتى يصطدم بجزيئ آخر ولذلك يتغير أتجاه الحركة ويتغير أتجاه ومسار الجزيئ دون أن يفقد طاقة أطلاقا. يستمر حدوث ذلك عند وجود فرق فى التركيز فى الجزيئات فى منطقتين متقاربتين أو متباعدتين. ولكن عند وجود حيز محدود مغلق وبه حدوث الأنتشار التام فى هذا الحيز وبحيث يصبح تركيز الجزيئات متماثل فى جميع أجزاء الحيز فأن الجزيئات تتحرك أيضا وتصطدم ببعضها أيضا وتغير مسارها أيضا ولكن حيث أن المسافة بين الجزيئات متساوية فى جميع أجزاء الحيز فأن الجزيئات تنتشر أو تتحرك فى حيز معين ومسافات ثابتة ولكن لا يوجد أنتشار عادى net diffusion حيث أن الجزيئات توجد فى حالة أتزان فى توزيعها فى الحيز المغلق.

القوى المحركة الأنتشار The driving force of diffusion :

يمكن فهم القوى المحركة للأنتشار بأستخدام قوانين الديناميكا الحرارية. حيث يحدث تغير فى الطاقة الحرة free energy ويعبر عنها ΔG حيث يحدث حركة للجزيئات من مكان إلى آخر ويعبر عنها بالمعادلة

$$G_2 - G_1 = - \Delta G$$

وعندما يكون التغير فى الطاقة الحرة موجب أى $\Delta G +$ فأن العملية تحتاج طاقة. وفى حالة الأنتشار فأن التركيز المرتفع من الجزيئات وأن يكون لها درجة من الترتيب ومن التوزيع الغير أعتباطى بدرجة كبيرة with certain amount of order or nonrandomness (أى يكون ذلك له درجة معينة من entropy ويرمز له بالحرف S) ونتيجة للأنتشار فأن الجزيئات تصبح أقل أستجابة للترتيب less ordered كما تصبح ذات درجة من التوزيع الأعتباطى more random ونتيجة لذلك فأنه entropy يزيد. توجد علاقة بين خفض الطاقة الحرة وزيادة entropy حيث أن زيادة entropyناتجة عن خفض الطاقة الحرة للجزيئات. ولذلك يوجد يوجد ميل كبير للتوزيع الأعتباطى للجزيئات أثناء الأنتشار وهذا الميل هو القوة الدافعة للأنتشارdriving force.

قانون فك للأنتشار Fick's low for Diffusion :

يعتبر قانون فك للأنتشار قانون رئيسى لشرح الأنتشار وهو يشرح العلاقة بين سرعة الأنتشار وحركة الجزيئات بعد زمن معين وفيما يلى المعادلة الخاصة بذلك

$$\frac{dQ}{dt} = - D.\frac{dc}{dx}$$

حيث أن

Q= كمية الأنتشار

t= الزمن

D= معامل الأنتشار

$\frac{dc}{dt}$ = الأنحدار أو التدرج gradient

$\frac{dQ}{dt}$ = سرعة الأنتشار rate of diffusion أو سرعة الأنسياب flux

والوحدة فى حساب هذه المعادلة هى

جم/ دقيقة

أو جزيئات / دقيقة

يعرف الأنتشار على أنه الأنتشار الذى يحدث خلال وحدة المساحة فى وحدة الزمن.

تفسير معنى الأنحدار أو التدرج Gradient :

تفسير معنى الأنحدار هام لفهم الأنتشار. يعتبر الأنحدار هو الفرق فى التركيز بين نقطتين أو منطقتين. يمكن أيضا أن يكون الأنحدار أو التدرج هو أصطلاح أعم وأشمل من ذلك حيث يكون هو الفرق فى التركيز بين أى نقطتين أو منطقتين لحالات أخرى مثل الفرق فى الضغط فى حالة الغازات أو أى حالات أخرى تتبع قانون الطاقة الحرة.

ولتفسير الأنحدار فأذا بدأنا بـ C_1 وهى وزن الماء ٢٠ جم للماء ويعبر عنها gL^{-1} أى جم لتر وتعتبر C_1 وزن الماء فى نقطة البداية كما يوجد مكان آخر به كمية من الماء أقل من الكمية الأولى وتعتبر C_2 وفيها وزن الماء ٦ جم أى gL^{-1} جم لتر ولذلك يكون فرق التركيز بين المنطقتين أى ΔC هو ما يأتى

$$\Delta c = c_1 - c_2 = 20 - 6 = 14$$

لتعريف الأنحدار أو التدرج بالضبط يجب تحديد المسافة بين المنطقتين. ولو كانت المسافة مثلا ١٠ سم وبذلك يمكن حساب الأنحدار أو التدرج بقسمه الفرق بين التركيزين على المسافة

$$\frac{c_1 - c_2}{x} = \frac{20 - 6}{10} = 1.4 \text{ g } L^{-1} \text{ cm}^{-1}$$

ولذلك فى حالة قانون فك فأن الأنحدار gradient هو عبارة عن dc/dx حيث أن c التركيز و x

هى المسافة. ولذلك فأنه ليس من الضرورى أن يكون الأنحدار خط مستقيم . ولكنه قد يكون خط مستقيم. وفى حالة الأنحدار الشديد تكون سرعة الأنتشار كبيرة . يتضح من الشكل أن الأنحدار فى أحد الخطين أكبر من الثانى (شكل ٢٦) ولذلك تكون سرعة الأنتشار مختلفة فى كلا الحالتين وهى بالطبع أكبر فى حالة الأنحدار الشديد.

معامل الأنتشار The diffusion coefficient :

توضح المعادلة الآتية العوامل التى تؤثر فى معامل الأنتشار وبالتالى تؤثر على الأنتشار ولذلك يمكن تعريف D كما يأتى

$$D = \frac{K \cdot T}{\sqrt{m} \cdot \eta}$$

حيث أن

K= ثابت

T= درجة الحرارة المطلقة

m= الوزن الجزيئى للمادة المنتشرة

η = لزوجة الوسط الذى يحدث فيه الأنتشار أى لزوجة وسط الأنتشار.

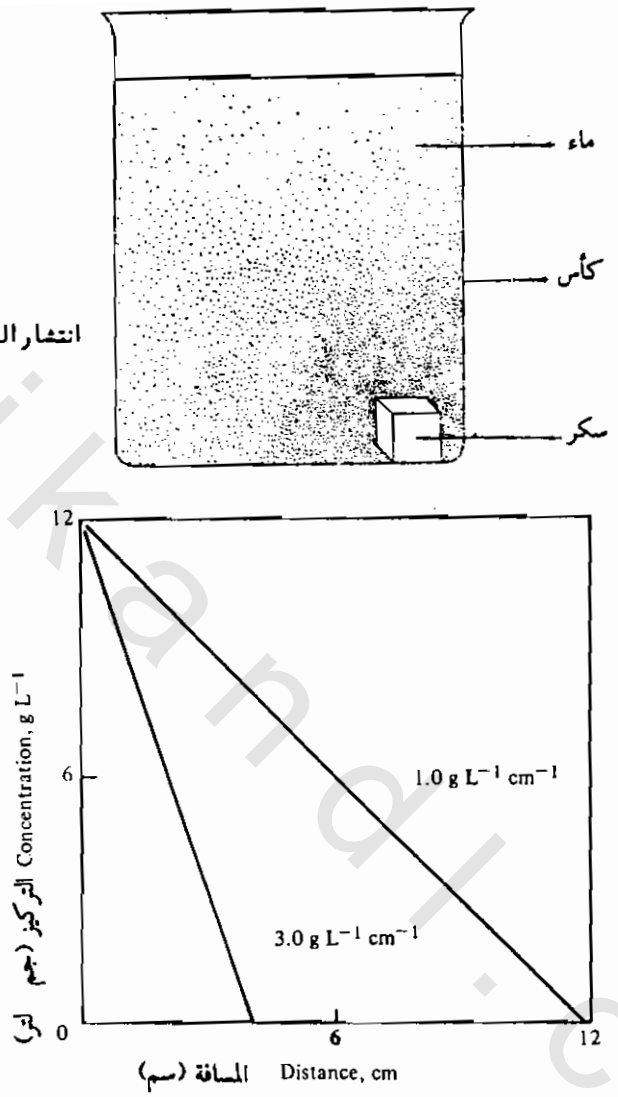
ومما هو جدير بالذكر فأن k هى عبارة عن مجموعة ثوابت طبيعيةa combination of physical constants غير معتمدة على المادة المنتشرة. وكما يتضح من المعادلة فأن درجة الأنتشار تزداد بزيادة درجة الحرارة أى D . حيث أن درجة الحرارة تؤثر مباشرة على حركة الجزيئات وبالتالى تؤثر على طاقة حركة الجزيء kinetic energy .

تتناسب D عكسيا مع لزوجة البيئة. وكلما زادت لزوجة البيئة كلما قلت سرعة الأنتشار حيث أن لزوجة الوسط تتداخل وتؤثر على إنتشار الجزيئات. ومما هو جدير بالذكر أن درجة اللزوجة تقل بزيادة درجة الحرارة.

يجب ملاحظة أن اللزوجة هى وصف لحالة وسط الأنتشار وليس لها علاقة مباشرة بالأنتشار أو الدقائق المنتشرة ويلاحظ أن زيادة اللزوجة تضاد سرعة الأنسياب ولا تعتبر عامل مساعد فى الأنتشار.

تزيد درجة لزوجة الماء ٥٥ مرة عن لزوجة الهواء ومعنى ذلك أن الدقائق المنتشرة particles(أيونات ions أو جزيئات molecules) تنتشر بسرعة فى الهواء عنه فى الماء بسرعة مقدارها ٥٥ ضعف. تعتبر هذه القاعدة هامة لفهم أنتشار الغازات داخل أوراق وسيقان

obeikandl.com



(شكل ٢٦): درجة الأنحدار steepness of gradient أو التدرج فى التركيز مع المسافة فى الإنتشار.
تأثير تدريج الإنحدار. التدريج عبارة عن تغيير فى التركيز (أو مقياس آخر مناسب) لمسافة معينة dc/dx
المنحنى السفلى درجة أنحداره ٣ جم لتر سم $3.0\ gL^{-1}\ cm^{-1}$
وهى أكبر من درجة أنحدار المنحنى العلوى ١ جم لتر سم $1.0\ gL^{-1}\ cm^{-1}$

وجذور وأزهار وثمار النبات. وحالة الأوراق كمثال فأن الغازات تنتشر بسهولة فى المسافات البينية بين خلايا النسيج الوسطى حيث أن هذه المسافات مملوءة بالهواء ولذلك فإن الغالبية العظمى من خلايا النسيج الوسطى تكون على أتصال مباشر بالمسافات البينية ذات الهواء. ولذلك فأن هذه المسافات البينية تسهل وتزيد من سرعة أنتشار الغازات داخل الورقة. وحيث أن المسافات البينية فى الورقة كبيرة وذلك بالمقارنة بالساق والجذور وبالتالى فأن سرعة أنتشار الغازات داخل الورقة تكون كبيرة بالمقارنة بسرعتها داخل الساق والجذور.

تتناسب D عكسيا مع كثافة الدقائق المنتشرة أى أنه كلما زادت كثافة الدقائق كلما قلت سرعة أنتشارها. تقدر الكثافة النسبية بواسطة الجذر التربيعى للوزن الجزيئى للمادة المنتشرة. ينتشر بخار الماء (الوزن الجزيئىm = ١٨ جرام أى $18\ g\ mol^{-1}$) بسرعة أكبر من أنتشار ثانى أكسيد الكربون (الوزن الجزيئى ٤٤ أى $44\ g\ mol^{-1}$) ولذلك فأن السرعة النسبية للأنتشارrelative rate of diffusion للماء بالمقارنة بغاز ثانى أكسيد الكربون هى ١,٥٦ .

$$\frac{\sqrt{٤٤}}{\sqrt{١٨}} = ١,٥٦ .$$

الباب الخامس
الحجم الجزيئى للدقائق

Molecular Size of Particles

جميع الدقائق وأيضا أجزاء الخلية الأكبر حجما مثل الفيروسات والكروموسومات والريبوسومات والأحماض النووية والبروتينات يمكن وصفها على أساس حجمها . وللأكثر دقة يمكن وصفها على أساس كتلتها mass. وتبعا لقواعد الأتحاد الدولى للكيماويين الأكاديميون والتطبيقيون International Union of Pure and Applied Chemists (IUPAC) فأن وحدة الكتلة هى دالتون dalton تعريف الدالتون هو بالنسبة للنظير المشع كربون ١٢ أى ك١٢أى C^{12}. حيث أن الدالتون يساوى $\frac{١}{١٢}$ من كتلة النظير الكربونى ك١٢ . تبعا لذلك فأن وزن النظير للكربون هو ١٢ دالتون. يمكن تحويل الدالتون إلى جرام وذلك بضربه فى $١,٦٦ \times ١٠^{-٢٤}$ جرامات.

ولكن المعتاد وصف الجزيئات على أساس وزنها الجزيئى ولذلك فأن IUPAC تصف المركبات علي أساس وزنها الجزيئى ويكون الوزن منسوب إلى وزن $\frac{١}{١٢}$ من النظير للكربون١٢. وحيث كما فى أعلى أن الوزن الجزيئى هو عبارة عن نسبة ولذلك فأنه رقم ليس له أبعاد dimensionless number.

عندما يستعمل علماء علوم الحياة الوزن الجزيئى molecular weight فأنه يكون عادة للتعبير عن molar mas (M) حيث أن molar mass هو عبارة عن المساوى العددى numeri-cal equivalent للوزن الجزيئى ولكن بالوحدات جرام لكل جزيئ gram per mole . مثال لما سبق فأن جزيئ الجلوكوز له كتلة ١٨٠ دالتون وله وزن جزيئى ١٨٠ ولهmolar mass ١٨٠ جرام جزيئى $g\ mol^{-1}$. وأثناء الشرح فى هذا الكتاب فأن الكتلة الحقيقية سوف يعبر عنها بوحدات دالتون بينما الوزن الجزيئى ورمزهM معناه molar mass ووحداته جرام جزيئى$g\ mol^{-1}$.

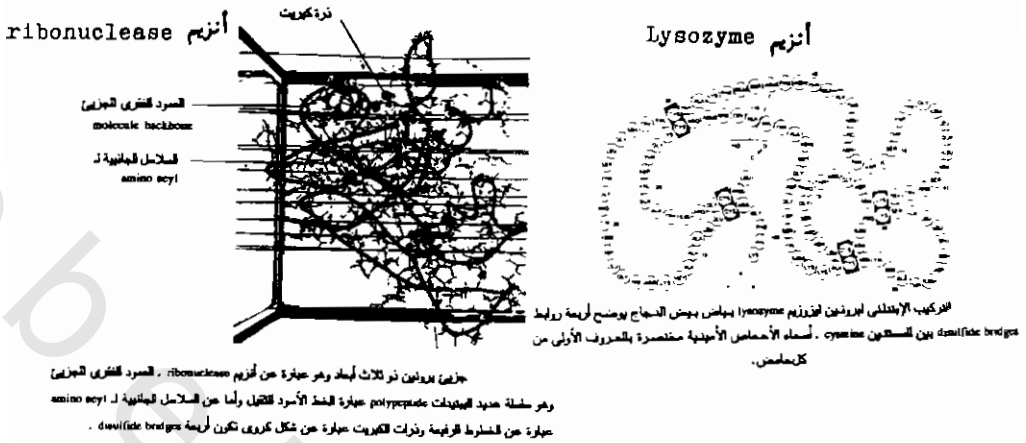
ويلزم لتوضيح ما سبق متى يتم أستعمال دالتون ومتى يتم أستعمال الوزن الجزيئى. كثير من المواد أو الأجزاء فى علوم الحياة يتم وصفها بالكتلة mass وليست بالوزن الجزيئى حيث أنها ليست جزيئات حقيقية. ومثال لذلك فأن الفيروسات تتكون من بروتين وأحماض نووية وأيضا البروتينات المركبة ومركبات أخرى مثل البوليمرات polymers مثل الأحماض النووية والتى يكون مرتبط بها عادة الماء والأيونات. يمكن أيضا عزل الكروموسومات والريبوسومات صحيحة من الخلية ويتم دراستها. وعندما يتم تحديد كتلها فأنه يعبر عنها بوحدات دالتون لأنها ليست جزيئات حقيقية. ومن الجدير بالذكر أن الوزن الجزيئى لا يستعمل إلا فى التعبير عن الجزيئات

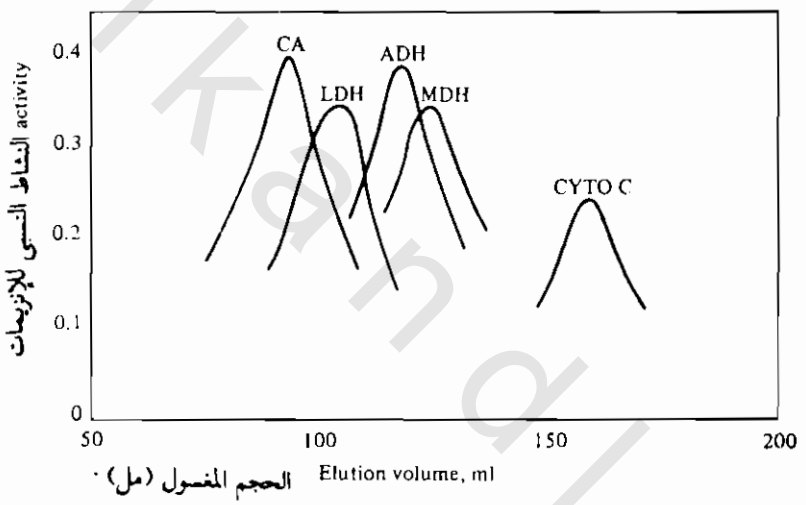
الحقيقية actual molecules. ولتوضيح ما سبق فأن «مادة معينة X مثلا لها وزن جزيئي Y دالتون » لا تعتبر هذه العبارة صحيحة ولتصحيح هذه العبارة يقال أن مادة X لها كتلة mass مقدارها Y دالتون ولها وزن جزيئي قدره Y جرام جزيئي $g\ mol^{-1}$. وبمعنى آخر فأن الوزن الجزيئي يستعمل فقط لوصف المركبات التي لها تركيب جزيئي معروف ومحدد actual molecular for-mula. يمكن أستعمال دالتون لوصف أي مادة حيث أنها عبارة عن تعبير للكتلة mass.

توجد طرق عديدة لتقدير الكتلة والوزن الجزيئي للمواد البيولوجية. وقد أمكن تقدير ذلك بواسطة قياس colligative properties وتقدير مدى أنحراف أو أنكسار أو تبعثر أشعة X ray dif-fraction studies وتقدير حساب سرعة الترسيب في جهاز ultra centrifuge القوة الطاردة المركزية الفائقة السرعة sedimentation rate وطرق الفصل الكهربائي في وسط غروي electrophoretic gel وطرق الفصل الكروماتوجرافي والتي تستعمل الغرويات الغربالية chromatographic techniques using sieving gels وطرق أنحراف أو تبعثر الأشعة light scattering methods وأيضا التحليل الكيماوي المباشر direct chemical analysis. أحيانا تعطي الطرق المختلفة نتائج مختلفة وذلك لسببين رئيسيين. أولا السبب الأول لأنه قد يوجد أختلاف بين الوزن الجزيئي molecular weight وبين formula weight الفورمة الجزيئية. يمكن حساب الفورمة الجزيئية وذلك بجمع الوزن الجزيئي لجميع الدقائق (جزيئات أو أيونات) التي تدخل في تكوين المركب. وفي حالة تساوي قيمة الفورمة الجزيئية formula weight مع الفورمة الجزيئية الحقيقية true molecular formula ولذلك فأن وزن الفورمة الجزيئية يساوي الوزن الجزيئي. وفي حالة الجزيئات التي تكون روابطها تعاونية يتساوى فيها وزن الفورمة الجزيئية مع الوزن الجزيئي عادة وذلك في حالة الغازات والسوائل والجوامد. أما في حالة كثير من المواد مثل الأملاح ليس لها وزن فورمة جزيئية ثابتة ولكنها تختلف تبعا للحالة الطبيعية للمحلول أو الوسط. وأيضا في حالة كثير من البلمرات الطبيعية مثل البروتين والدهون والأحماض النووية حيث أن لكل منها تركيب بسيط ولكنها توجد على هيئة أملاح أو بلمرات أو تجمعات من هذه المركبات ولذلك في هذه الحالة لا يكون الوزن الجزيئي مساو للفورمة الجزيئية الحقيقية. ثانيا السبب الثاني هو الأختلاف بين متوسط عدد number average وبين متوسط وزن weight av-erage الوزن الجزيئي ويتوقف ذلك على الطريقة المستعملة في التقدير ومثال لذلك تقدير الوزن الجزيئي على أساس الصفات المجمعة colligative properties فأنها تعطي تقدير متوسط العدد number-average ويكون هذا صحيح وسليم لأن الصفات المجمعة colligative proper-ties تعتمد على عدد الجزيئات وهي الأساس في تعريف الخاصة المجمعة colligative proper-ty. ولذلك فأنه عند تقدير الوزن الجزيئي لمادة بواسطة colligative property ثم بواسطة بعثرة

الضوء light scattering فأن التقديرات تكون مختلفة بالطريقتين وحيث أن التقدير بواسطة بعثرة الضوء يعتمد على وزن المادة فأنه يكون تقدير لمتوسط الوزن a weight average وفى غالبية تقديرات أحجام أغلب البوليمرات البيولوجية فأن الفرق بين الوزن الجزيئى والكتلة يكون هام جدا ومثال difference between molecular weight and mass becomes very important لذلك أن يمكن تقدير حجم أى عديد الببتيدات polypeptide بواسطة سرعة نفاذيته فى غروى غربالى sieving gel. يتم تصنيع حبيبات beads الغروى الغربالى بواسطة بلمرة مواد كربوايدراتية معقدة polymerization of a carbohydrate material. وكلما زادت درجة البلمرة كلما صغر حجم المسام الموجودة بين حبيبات أو دقائق الغروى. ولذلك نجد أن لجزيئات البروتين الصغيرة تتخلل الجل الغروى ذو المسام الصغيرة وأن جزيئات البروتين الكبيرة لا تتخلل الجل الغروى بل تبقى حوله. وهكذا فأن مخلوط من جزيئات البروتين الكبيرة والصغيرة يمكن فصلهما وذلك بأمرار المخلوط على عمود يحتوى غروى غربالى. وتبعا لذلك أيضا فأن غسيل وأزالة elution البروتين ذو الجزيئات الكبيرة يكون أسرع بكثير من جزيئات البروتين الصغيرة. وهذه الأعمدة columns يمكن معايرتها بواسطة جزيئات بروتين أخرى أو مواد أخرى ذات جزيئات معروفة الحجم. عند مرور البروتين فى العمود فأنه يحدث له تميأ hydration كما يرتبط به أيونات ولذلك فأنه لا يمكن تقدير الوزن الجزيئى للبروتين ولكن يمكن تقدير الكتلة mass ولذلك فأن وحدات التقدير تكون دالتون. عند تحليل البروتين إلى الأحماض الأمينية التى يتكون منها فأنه يمكن تقدير الوزن الجزيئى وذلك بمعرفة التركيب الجزيئى للأحماض الأمينية الداخلة فى البروتين أو بأفتراض أن متوسط الوزن الجزيئى للحامض الأمينى هو ١٠٠ ثم يتم ضرب ١٠٠ فى عدد الأحماض الأمينية الداخلة فى البروتين. تعطى الطريقة السابقة تقدير للوزن الجزيئى للبروتين. يمكن بنفس الطريقة حساب وتقدير الوزن الجزيئى للأحماض النووية. وفى حالة أستخدام gel filteration أو الطرد المركزى فأن النتيجة تكون تقدير الكتلة mass وليست الوزن الجزيئى للبروتين أو الأحماض النووية أو غيرها وبالتالى فأن الوحدة تكون دالتون وليست جرام لكل جزيء grams per mole .

وفى حالة أجزاء أو عضيات الخلية الكبيرة مثل الريبوسومات ومكونات الغشاء الخلوى الأكتوبلاست فأنه يمكن تقدير حجمها ولكن لا تستعمل وحدات دالتون. وعندما تستخدم القوة الطاردة المركزية فى ذلك فأن الوحدة تكون Svedberg unit وهو وحدة مقارنة comparative unit. يوضح شكل رقم (شكل ٢٧) غسيل وأزالة البروتين من عمود به غروى غربالى a sieving gel column - يتضح من الشكل أن فصل أنزيم الكاتاليز وأنزيم لاكتيك ديهيدروجينيز lactate dehydrogenase وأنزيم كحول ديهيدروجينيز alcohol dehydrogenase ومالیك





(شكل ٢٧) : فصل البروتين باستعمال الغروى الغربالى

يوضح الشكل elution profile لخمسة بروتينات تختلف فى أحجامها وهى

CA = كاتاليز وهو ٢٥٠ ألف دالتون

LDH= لاكتيك ديهيدروجينيز وهو ١٣٦ ألف دالتون

ADH= كحول ديهيدروجينيز وهو ٨٤ ألف دالتون

MDH= ماليك ديهيدروجينيز وهو ٦٦ ألف دالتون

CYTO c= سيتوكروم c وهو ١٢ ألف وخمسمائة دالتون

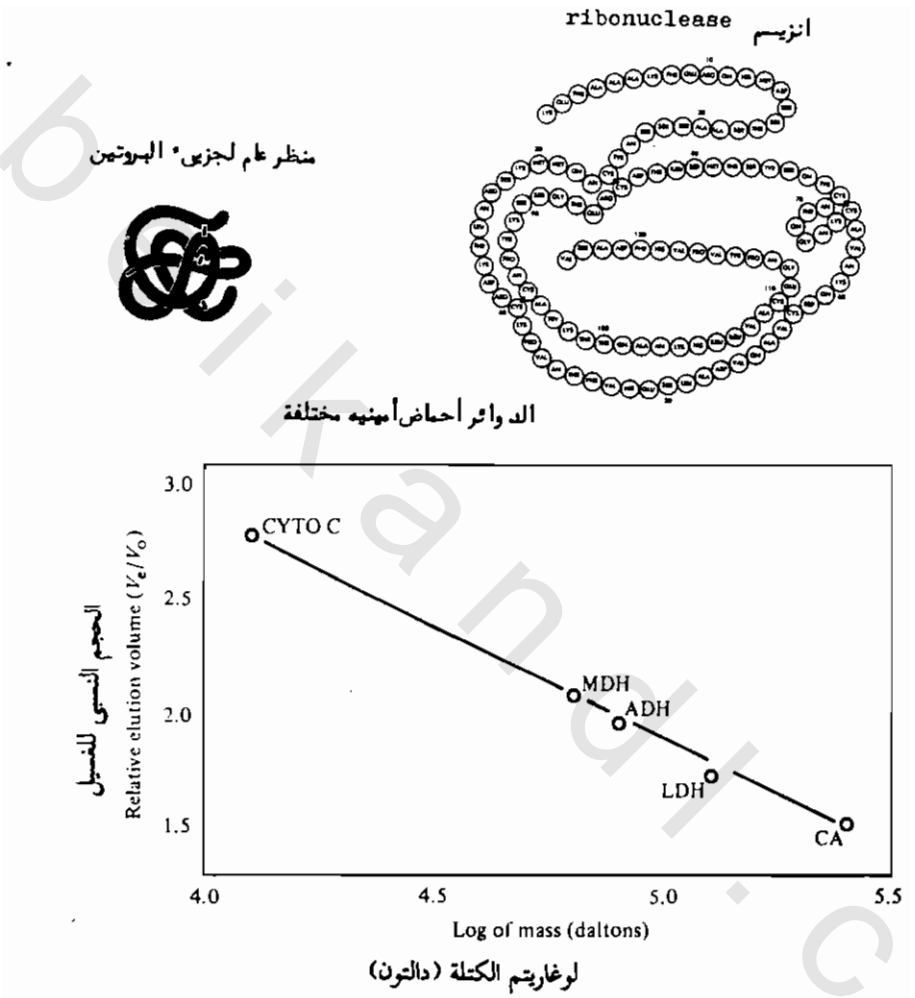
ديهيدروجينيز malate dehydrogenase وسيتوكروم c على أساس حجم جزيئاتهم. يوضح الشكل نشاط كل أنزيم على حدة وكل أنزيم موجود فى حجم معين من محلول elution وذلك نتيجة لغسيل البروتين من العمود بواسطة محلول منظم buffer. وجد أن غسيل وأزالة الكاتاليز من العمود أسرع من أنزيم لاكتيك ديهيدروجينيز حيث أن حجمه أكبر. حيث أن كتلة الأول ربع مليون دالتون وكتلة الثانى ١٣٦ ألف دالتون. وجد أن الكحول ديهيدروجينيز كتلته ٨٤ ألف دالتون ويتم أزالته بعد أنزيم لاكتيك ديهيدروجينيز ولكن قبل ماليك ديهيدروجينيز والذى له كتلة ٦٦ ألف دالتون. يعتبر سيتوكروم c الأصغر فى الكتلة حيث أن كتلته ١٢ ألف وخمسمائة دالتون.

يمكن أيضا بأستعمال elution profile لمجموعة من البروتينات a set of proteins لها كتلة معلومة أو وزن جزيئى معلوم فبمعايرة عمود فصل column والذى يكون قد أستعمل فى معايرة بروتين غير معروف حجم أو كتلة جزيئاته يمكن من ذلك رسم منحنى حيث يكون المحور الصادى حجم محلول الغسيل والأزالة النسبى relative elution volume والمحور السينى يكون لوغاريتم الكتلة والوحدة دالتون logarithm of mass in daltons. حجم محلول الأزالة النسبى هو عبارة عن نسبة المحلول الحقيقى للأزالة عند النقطة الوسطية فى قمة المنحنى ويرمز لها بالرمز V_e إلى حجم المحلول الكلى للأزالة فى العمود ويرمز له بالرمز V_O.

the relative elution volume is expressed as the ratio of the actual elution volume (taken as the midpiont of the peak)V_e to the void volume of the column V_O.

يعتبر V_O أى حجم المحلول الكلى اللازم للأزالة ولغسيل المادة خلال العمود والذى يتم أستقباله والخارج من العمود بعد مروره على حبيبات الغروى الجل فى العمود gel beads. وهو يساوى حجم العمود الخال من gel beads. وحيث أن جزيئات البروتين تقريبا كروية فأن المنحنى يكون خط مستقيم. حيث أن المحور الصادى V_e/V_O والمحور السينى لوغاريتم الكتلة بالدالتون log of mass (daltons) (شكل ٢٨).

عند معايرة عمود الغروى الغربالى sieving-gel column ومعرفة سعة ثقوبه أو مسامه فأنه يمكن أن يستعمل فى تقدير كتلة البروتين المجهولة والمارة خلال العمود وحيث يمكن التعرف على حجم محلول الغسيل والأزالة النسبى لهذا البروتين أى V_e/V_O للبروتين المجهول يمكن التعرف على حجم الجزيئات بالدالتون من المنحنى وذلك بطريقة المنحنى القياسى standard curve. يمكن الحصول تجاريا على الجل الغربالى Sieving gel والذى يكون له درجات مختلفة بدرجة كبيرة من المسامية وبذلك يمكن فصل المواد تبعا لوزنها الجزيئى بواسطة هذا الجل الغربالى

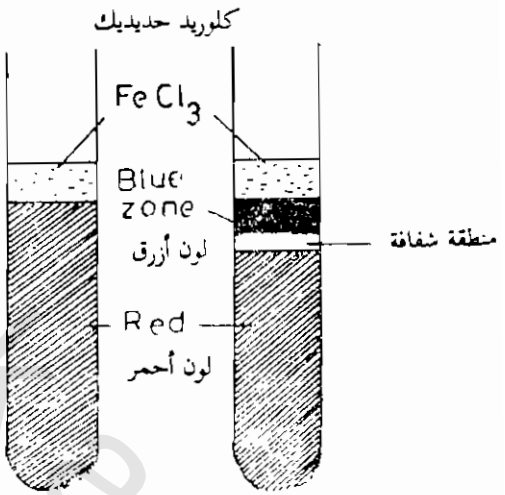


(شكل ٢٨) : تقدير الأحجام المجهولة لجزيئات البروتين

العلاقة بين لوغاريتم كتلة البروتينات مع حجم السرعة النسبية للغسيل فى العمود relative elution volume (Ve / Vo).

وذلك فى مدى وزن جزيئى يتراوح بين أقل من ١٠٠ إلى أعلى من نصف مليون.

توجد تجربة يمكن أجراؤها فى المعمل بسهولة فائقة ولا تحتاج إلى أى أجهزة أطلاقا أو حتى أدوات وهذه التجربة توضح أن الغروى الجل يمكن أن يميز ويفصل أيونات كلوريد الحديديك إلى أيونات كلور(Cl^-) وأيونات حديد(Fe^{+++}) تبعا إلى أحجامها وحيث أن أيونات الكلور أصغر فى حجمها من أيونات الحديد فأن أنتشارها فى الغروى يكون أسرع من أنتشار أيونات الحديد. وفى هذه التجربة يتم تحضير محلول غروى من الجيلاتين فى أنبوبة الأختبار ويضاف إليه قطرات من محلول حديدو سيانور البوتاسيوم وقطره واحدة من محلول أيدروكسيد الصوديوم وقطره من محلول الفينولفثالين فيصير لون المحلول أحمر لقلويته ثم يترك حتى يتجمد . يضاف قليل من محلول كلوريد الحديديك ويترك مدة حوالى ساعة يلاحظ تكون طبقة زرقاء فى أعلا الجيلاتين وطبقة عديمة اللون أسفلها. نستنتج من هذه التجربة تحول لون دليل الفينولفثالين تبعا لدرجة حموضة الوسط الموجودة فيه ففى الوسط الحامضى يصبح شفافا وفى الوسط القلوى يصبح أحمر اللون. يتأين كلوريد الحديديك إلى أيونات كلور وأيونات حديد وهذه الأخيرة أكبر نسبيا فى الحجم ونظرا لأن أيونات الكلور أصغر فى حجمها من أيونات الحديد فأنها تنتشر فى الجيلاتين الغروى بسرعة أكبر من أنتشار أيونات الحديد وبما أن وجود الكلور فى أى وسط يحوله إلى وسط حامضى فأن الفينولفثالين سيصبح شفافا وتتكون الطبقة الشفافة والتى تدل على مكان وجود الكلور. وأما أيونات الحديد فأنها تنتشر بسرعة أقل نسبيا عن الكلور نظرا لكبر حجم أيوناته وبالتالى فأنه يتفاعل مع حديدو سيانور البوتاسيوم مكونا حديدو سيانور الحديديك (أزرق بروسى) ولذلك تتكون طبقة زرقاء تدل على وجود الحديد . ويدل ذلك على أن آيون الكلور أسرع فى إنتشاره من آيون الحديد ويستنتج من ذلك أن سرعة إنتشار الآيونات تتناسب عكسيا مع حجمها (شكل ٢٩). وذلك بإستخدام الجل الغروى. وكلما زادت مدة التجربة كلما زاد أتساع المنطقة الشفافة والمنطقة الزرقاء.



(شكل ٢٩) : سرعة إنتشار الكلور والحديد فى الغروى gel

obeikandl.com

الباب السادس
المحـــاليل Solutions

دراسة خواص وأنواع المحاليل المختلفة، من الموضوعات الهامة لدارسة علم فسيولوجيا النبات، حتى يتسنى فهم كثير من العمليات الفسيولوجية، وذلك لأن محتويات الخلية النباتية، توجد فى وسط مائى على هيئة محاليل مختلفة الأنواع.

أنواع المحاليل Types of solutions

تنقسم المحاليل بالنسبة إلى حالة وجود المادة الذائبة فى المادة المذيبة، وعلاقة كل منهما بالآخر إلى ما يأتى: ـ

١ـ المحاليل الحقيقية True Solutions

فيها تتجزأ المادة الذائبة فى السائل إلى جزيئات، أو إلى أيونات فى أغلب الأحيان. وتتكون الوحدات التى تتجزأ اليها المادة من الدقة بحيث لا يمكن رؤيتها بالعين المجردة ولا بأية وسيلة أخرى، لأن قطر هذه الوحدات (أيونات أو جزيئات) أصغر من واحد مليون من الملليمتر أى واحد ميلليميكرون أى واحد نانومتر. وتعطى محلولا متجانساً، حيث تظل المادة منتشرة بين جزيئات المذيب. ومن أمثلتها محلول سكر القصب (جزيئات) فى الماء ومحلول كلوريد الصوديوم (أيونات) فى الماء.

٢ـ المعلقات Suspensions

وهنا لا تتأثر المادة بالسائل عند خلطها، مثلما يحدث عند وضع الرمل فى الماء. فأن الرمل سرعان ما يرسب، وتكون الوحدات التى تتجزأ إليها المادة من الكبر بحيث يمكن رؤيتها بالمجهر. ويقدر قطر الوحدات بأكثر من ٢٠٠ ملليميكرون.

٣ـ المحاليل الغروية (الغرويات) Colloids=Colloidal Solutions

تتجزأ المادة إلى وحدات تقع وسطاً بين حجم دقائق المحاليل الحقيقية والمعلقات، أى أن

أقطارها تتراوح بين واحد إلى ٢٠٠ نانومتر والبعض يعتبر مداها هو ١ـ١٠٠ نانومتر كما فى Meyer, Anderson وتظل وحداتها منتشرة فى محاليلها ولا تترسب أبداً من تلقاء نفسها، كما أنها من الصغر بحيث لا يمكن رؤيتها بالميكروسكوب، إلا أنه يمكن مشاهدتها الضوئية بطرق خاصة. ومن أمثلة المحاليل الغروية محلول الجيلاتين فى الماء ومحلول النشا فى الماء وبعض حالات التربة الطينية.

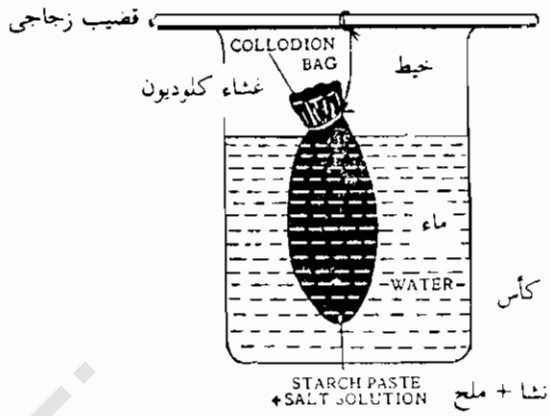
٤ـ المستحلبات Emulsions :

المستحلبات هى نظم تفتقد الثبات stability عادة. أى تفتقد القدرة الكاملة على الأمتزاج ومن أفضل الأمثلة على ذلك مخلوط الزيت والماء حيث لا يمتزجان أطلاقا وعند رج المخلوط أى المستحلب بشدة يمتزجان لفترة قصيرة ثم تنفصل قطرات الزيت وتتجمع على سطح الماء. يكون قطرالدقائق المنتشرة أى الزيت فى هذه الحالة هو أكثر من ٠,١ ميكرون. لا تعتبر المستحلبات بصفة عامة غرويات حقيقية ولكنها تقارب الغرويات فى بعض الصفات. توجد المستحلبات فى خلايا الحيوان والنبات وهى جزء أساسى من مكونات البروتوبلازم. وعند فحص البروتوبلازم بالمجهر الضوئى بقوة تكبير كبيرة يلاحظ وجود مستحلب من الدهون أو شبه الدهون منتشرة فى البروتوبلازم. وهى بذلك موجودة فى جميع الخلايا.

والطريقة الوحيدة لثبات المستحلبات أى عدم أنفصالها أضافة مواد مستحلبة emulsifers ومنها الصابون و saponins والصوغ والجيلاتين. أما ثبات المستحلبات الموجودة فى الخلايا الحية يكون بواسطة البروتين.

خاصية الفرز الأنتشارى Dialyses :

فى هذه الحالة يمكن أستعمال أغشية مسامية ذات سعة ثقوب معينة وبحيث أن هذه الثقوب تسمح بنفاذية الأيونات أو الجزيئات الصغيرة ولا تسمح بنفاذية الدقائق الأكبر حجما ومن أمثلة هذه الأغشية الكلوديون collodion والسلوفان. يمكن أثبات ذلك بعمل التجربة الآتية. حيث يتم عمل خليط من حجمين متساويين من محلول كلوريد الصوديوم والنشا ثم يوضع الخليط فى كيس من الكوللوديون أو السلوفان. يقفل الكيس جيدا بخيط ثم يعلق فى حامل بحيث يغمر فى كأس به ماء مقطر (شكل٣٠) وبعد فترة طويلة نسبيا حوالى يوم يتم الكشف عن كلوريد الصوديوم والنشا فى ماء الكأس، يتضح أن الماء يحتوى على كلوريد صوديوم ولا يحتوى نشا. وتفسير ذلك أن المحاليل الغروية مثل النشا قطر دقائقها كبير نسبيا بين ١ـ٢٠٠ ملليميكرون



(شكل ٣٠) : تجربة الفرز الأنتشارى

ولذلك لا تنفذ خلال غشاء الكوللوديون ولذلك لا يتكون لون أزرق عند الكشف على النشا فى ماء الكأس بواسطة اليود. أما المحاليل الحقيقية مثل كلوريد الصوديوم قطر دقائقها صغير أقل من ١ ملليميكرون ولذلك فأنها تنفذ خلال غشاء الكوللوديون ولذلك يتكون راسب أبيض من كلوريد الفضة عند الكشف فى ماء الكأس عن ملح الطعام بواسطة محلول نترات فضة. أى أن المحاليل الحقيقية أصغر فى حجم دقائقها أيونات أو جزيئات من دقائق المحلول الغروى.

تستخدم هذه الطريقة لتنقية الأنزيمات المستخلصة من الأنسجة الحية حيث أن الأنزيمات أساسا بروتينات ولا تنفذ الأنزيمات إلى خارج الغشاء بل تنفذ المحاليل الحقيقية المختلطة مع الأنزيمات أثناء أستخلاصها من أنسجة النبات. وبذلك يحدث تركيز للأنزيمات داخل الغشاء.

أشكال وحالات الغرويات:

توجد المادة فى ثلاثة حالات وهى صلب solid وسائل liquid وغاز gas. وعندما يتم تجزيء جزيئات أحد الحالات السابقة إلى جزيئات أو أيونات صغيرة تتراوح أقطارها بين ١ـ٢٠٠ ملليميكرون أى نانومتر ويتم أنتشارها طبيعيا أو صناعيا فى حالة أخرى من الحالات الثلاثة السابقة

ينتج عن ذلك تسعة حالات للغرويات colloids. جميع هذه الحالات موجودة فى الطبيعة إلا حالة الغاز المنتشر فى الغاز والتى لا تكون أحجامها مناسبة لكى تصبح من حالات الغروى أى أنه توجد فى الطبيعة ثمانية حالات من الغروى تسمى الجزيئات أو الأيونات المنتشرة والتى يتراوح أقطارها بين ١ ـ ٢٠٠ ملليميكرون بأسم الطور المنتشرdispersed phase وأما الطور الذى يوجد فيه هذه المادة المنتشرة يسمى بالطور المستمر continous phase. عندما يوجد غروى صلب أو سائل فى غاز يسمى إيرسول aerosol. وعندما يوجد غروى سائل فى سائل يسمى مستحلب emulsion.

الطور المنتشر	الطور المستمر	نـــوع الغـــروى
غـــاز	صـلب	charcoal الفحم الحيوانى
غـــاز	سائـل	foams
سائـل	غـــاز	fogs ضباب وسحاب
سائـل	سائـل	emulsion مستحلب مثل اللبن
سائـل	صـلب	جيلاتين وآجار
صـلب	غـــاز	smoke and dust الدخان والغبار
صـلب	سائـل	suspensions معلقات
صـلب	صلـب	الماس الأسود هى عبارة عن بلورات ماس دقيقة مفصولة على جرافيت أو كربون غير بلورى.

يهمنا فى دراسة فسيولوجى النبات الطور المنتشر صلب والطور المستمرسائل وعلى وجه الخصوص الماء. حيث أن الماء عامل هام مؤثر فى حياة الخلية كما أنه يوجد بتركيز عال فى الخلايا النباتية ويختلف تركيزه بأختلاف النسيج أو العضو النباتى فتركيزه كبير جدا فى الأجزاء العصارية من النبات قد يصل ٩٠٪ وتركيزه أقل فى الخلايا العادية للنبات وتركيزه فى البذور والحبوب أقل من ١٢٪ عادة. عندما يكون الغروى فيه الطور المنتشر صلب والطور المستمر سائل يسمى صول sol.وعندما يكون الطور المستمر ماء يسمى صول مائى hydro sol. وعندما يكون العكس يسمى جل. يمكن تصنيف الصولات المائية hydro sols إلى صول معلقsuspensoid sol وإلى صول مستحلب emulsoid sol. تسمى الحالة الأولى بالغروى الكاره للمذيب lyophobic وحيث أن الطور المنتشر أو المذيب ماء فيسمى غروى كاره للماء hydrophobic والحالة الثانية تسمى بالغروى المحب للمذيب lyophilic وحيث أن الطور المنتشر أو المذيب ماء فيسمى غروى كاره للماء hydrophilic وحيث أن الطور المنتشر فى الخلية النباتية يكون فى كثير

من الحالات هو الماء ولذلك فسيتم تصنيفها إلى غرويات كارهة للماء وغرويات محبة للماء.

تصنيف الغرويات تبعا لوسط الأنتشـار:

يمكن تصنيف الغرويات تبعا لذلك إلى ما يأتى:

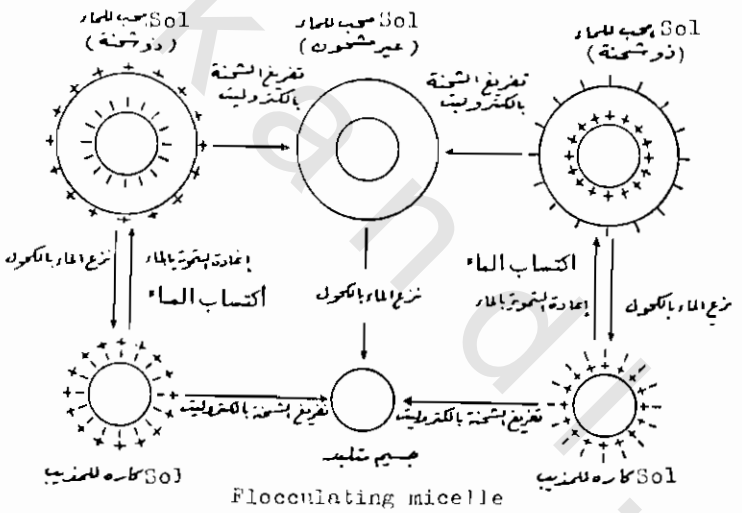
١ـ غرويات كارهة لوسط الأنتشار Lyophobic colloids:

حيث يرجع ثبات الغروى نتيجة لوجود الشحنة charge على جزيئات الطور المنتشر حيث يسبب ذلك أن تصطدم الجزيئات مع بعضها فى المحلول ولذلك تظل ثابتة ولا ترسب. ولايوجد غلاف مائى حول أيون الطور المنتشر حيث أن الطور المنتشر فى هذه الحالة كاره لوسط الأنتشار أى كاره للطور المستمر. وفى حالة أن يكون وسط الأنتشار أى الطور المستمر هو الماء فيسمى غروى كاره للماء hydrophobic (suspensiod sols) مثال محلول أزرق بروسى وهو يتكون من محلول حديد وسيانور الحديديك. يكون لهذا المحلول لزوجة مختلفة قليلا عن لزوجة viscosity المذيب. يتميز هذا النوع من الغروى بأنه يمكن ترسيبه أو تجميعه coagulated بسهولة ليرسب وذلك بواسطة محاليل إليكتروليتات مخففة. حيث أن هذا الألكتروليت يسبب معادلة الشحنة أو تقليلها وبذلك يحدث الترسيب. وعندما يتم ترسيب هذا النوع من الغروى يكون ترسيب نهائى ولا يمكن تغييره إلى محلول غروى مرة أخرى أى أعادة نثر الراسب بأنتظام فى الطور المستمر ولذلك يسمى هذا النوع بالغرويات الغير عكسية irreversible colloids. يجب أن يكون الألكتروليت المستعمل شحنته مخالفة لشحنة الدقائق أى الأيونات المنتشرة لكى يحدث الترسيب. كما وجد أيضا أنه كلما زاد تكافؤ الشحنة على الألكتروليت المستعمل كلما كانت كفاءته فى الترسيب أعلى وبالتالى يقل تركيزه اللازم لترسيب الغروى ومثال ذلك أن تركيز كلوريد الصوديوم إلى تركيز كلوريد الباريوم إلى تركيز كلوريد الألومونيوم اللازم لترسيب غروى كبريتيد الزرنيخوز هى النسبة ٥١ : ٠,٦٧ : ٠٠,٠٩٣ دقائق أحمر الكونجو ذات شحنة سالبة ودقائق أزرق الميثيلين موجبة وكلاهما غروى كاره للمذيب.

٢ـ غرويات محبة لوسط الأنتشار Lyophilic colloids:

حيث يرجع ثبات الغروى أى عدم ترسيبه إلى عاملين وهما وجود شحنة على دقائق الطور المنتشر وأيضا غلاف مائى hydration حول هذه الدقائق. وهو يعتبر أكبرثباتا من الغروى السابق. تحتاج هذه الغرويات إلى كميات وتركيزات كبيرة من محاليل الألكتروليتات لترسيبها ويمكن أعادتها إلى حالتها الأولى بأضافة مذيب مرة أخرى ولذلك يعرف هذا النوع من الغرويات بأسم الغرويات العكسية reversible colloids. يمكن أن يكون هذا الغروى فى درجات حرارة معينة وpH ومعينة حالة من الغروى جيلاتينة القوام تشبه الجيلى gelly تسمى semi-rigid gels

تعتبر هذه الحالة من الجل gel حالة عكسية حيث يصبح فيها الطور المنتشر هى عبارة عن وسط الأنتشار ويصبح وسط الإنتشار هو الطور المنتشر (شكل ٣١). توجد صفة مميزة لجميع أنواع الجل هى قدرتها على تشرب الماء وهى تسمى أيضا emulsoid sols . يعتبر الجيلاتين من أمثلة هذا النوع من الغروى والذى له قدرة كبيرة على تشرب الماء. تعتبر جزيئات الجيلاتين وغيرها ذات حالة الجل gel مثل جزيئات الآجار والنشا لها قدرة كبيرة على جذب جزيئات الماء بقوة وبشدة ولذلك يتم سحبها من الوسط المحيط ضد قوى شد كبيرة وتختلف قوى الشد تبعا لنوع المادة المتشربة وكمية المياه الموجودة بها. وبعد سحب جزيئات الماء من الوسط المحيط فأن الماء الذى تم تشربه يكون غشاء رقيق film حول جزيئات الجل وكلما زاد سمك الغشاء المائى حول جزيئات



(شكل ٣١) : خواص الغروى الكاره للمذيب والمحب للمذيب

الجل فأن جزيئات الجل تتباعد عن بعضها. أما درجة تباعد هذه الجزيئات عن بعضها نتيجة لسمك الغشاء المائى يتوقف على قوة جذب هذه الجزيئات للماءcohesive force of these particles. فى حالة الخشب الجاف الميت يمكن أن يتشرب الماء بدرجة معينة ولكن فى حالة الجيلاتين والآجار فأن تشرب الماء يستمر ويزداد سمك الغشاء المائى حول جزيئات الجيلاتين أو الآجار ويحدث ذلك بدرجة كبيرة جدا حتى يصبح الجيلاتين أو الآجار محلول غروى محب للمذيب ويحتاج حدوث ذلك فى حالة الآجار والجيلاتين إلى التسخين. ويسمى محلول الغروى السائل فى هذه الحالة colloidal emulsoid solution. تجربة عملية للتميز بين الغروى الكاره للمذيب والغروى المحب للمذيب:

يعتبر محلول أزرق بروسى (حديد وسيانور الحديديك) غروى مثالى كاره للمذيب بينما محلول النشا غروى محب للمذيب. ولذلك عن أضافة كلوريد كالسيوم تركيزه ١٠ ٪ فى أنبوبة بها أزرق بروسى يحدث ترسيب ولكن عند أضافة محلول كلوريد الكالسيوم ١٠ ٪ لأنبوبة النشا لا يحدث ترسيب ولكن أضافة محلول كلوريد كالسيوم مشبع للنشا يحدث ترسيب. من ذلك يتضح أن ثبات الغروى الكاره للمذيب أضعف بكثير من ثبات الغروى المحب للمذيب حيث أنه فى حالة كلوريد الكالسيوم ١٠ ٪ حدث تعادل بين شحنات أيون الكالسيوم الموجبة مع الشحنات السالبة الموجودة على دقائق أزرق بروسى فحدث الترسيب ويدل ذلك على أن ثبات أزرق بروسى هو نتيجة لوجود الشحنة فقط ولذلك فهو غروى كاره للمذيب. أما فى حالة محلول النشا فلم يرسب إلا بتركيز كبير من كلوريد الكالسيوم أى المشبع وذلك لأنه لابد أولا من سحب جزيئات الماء من حول جزيئات أو دقائق النشا ولا يتم ذلك بواسطة كلوريد كالسيوم ١٠ ٪ بل يتم بواسطة كلوريد كالسيوم مشبع ولذلك فأن النشا غروى محب للمذيب حيث أن ثباته راجع أساسا نتيجة للتميؤ أى لوجود غلاف من الماء حول جزيئات أو دقائق الغروى.

خواص الغرويات:

تعتمد خواص الغرويات على ظاهرة هامة فى الغرويات وهى تميز الغرويات بكبر سطحها النوعىlarge surface area يعتبر هذا السطح الكبير interfaces مهد للتفاعلات الكيماوية والطبيعية. وفيما يلى الخواص الهامة للغرويات.

١ـ مساحة السطح Surface area:

يوجد سطح كبير للغرويات وعلى هذا السطح الهائل الكبير تحدث التفاعلات الفسيولوجية

للبروتوبلازم فى النبات. عند قطع ١سم٣ إلى مكعبات صغيرة حجمها يماثل حجم جزيئات الغرويات وفى هذه الحالة من السهل حساب مساحة السطح الكبيرة لجزيئات الغروى. وقد زاد عدد المكعبات من واحد إلى ١٠نتيجة لتقسيم المكعب الكبير إلى مكعبات صغيرة يدخل حجمها فى نطاق حجم الغرويات أى قطرها ١٠-٦ ميكرومتر كما أن مساحة السطح ستزداد من ٦ سم٢ إلى ٦٠٠ متر مربع أى أن الزيادة مليون مرة. ولذلك فأن المساحة بالنسبة للحجم فى البروتوبلازم هائلة. وبذلك يكون هذا السطح مهد لحدوث كثير من التفاعلات.

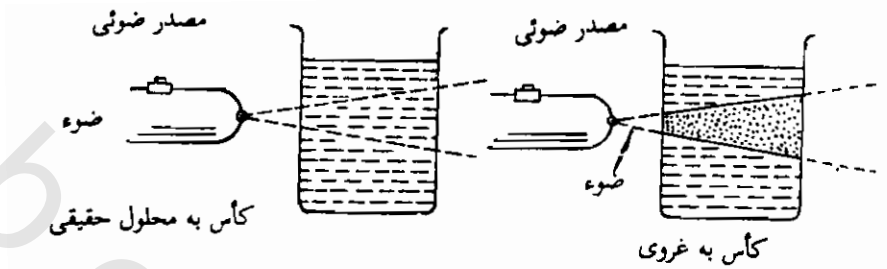
٢ـ القابلية للترشيح Filterability :

تعتبر الغرويات قابلة للترشيح لأنها تمر خلال المرشحات العادية. وجد أن ورق الترشيح والذى يكون فيه أقطار مسامه ١ـ٥ ميكرون يمرر الغرويات بسهولة. يمكن أستعمال مرشحات أكثر دقة ultrafilters لها مسام ضيقة جدا وبذلك يمكن أستعمالها فى فصل جزيئات الغرويات من المحلول أو من المحلول الحقيقى . يمكن ترسيب وأزالة الغرويات بواسطة القوة الطاردة المركزية الكبيرة. وجد أن قوة طاردة قدرها مائة ألف مرة جاذبية أرضية كافية لأزالة البروتين من الماء. يوجد البروتين فى الخلية فى صورة غروية. تبقى المحاليل الحقيقية ثابتة فى هذه القوة الطاردة المركزية ولا تتأثر بها..

٣ـ تأثير ظاهرة تندال The tyndall effect :

عندما يثار الغبار في حجرة يدخلها ضوء الشمس من أحدى نوافذها فأن مسار أشعة الشمس فى الغرفة يبدو ظاهرا لأن حبيبات الغبار من الكبر بحيث تعكس أشعة الشمس الساقطة عليها من النافذة ولما كانت الأطوال الموجية للألوان المختلفة تختلف فى درجة أنحنائها عند أنحناء الضوء فأن الطيف الضوئى ينفصل جزئيا وتظهر مجموعة من ألوان الطيف. أما أذا كان جو الغرفة نقيا من جميع الشوائب أستحالت رؤية مسار الضوء وذلك لأن حجم جزيئات الهواء من الصغر بحيث لا يمكن أن تنعكس عليها الأشعة الساقطة. والمحاليل الغروية تظهر خاصة ظاهرة تندال وهى عند مرور شعاع من الضوء فى محلول غروانى (شكل ٣٢) والنظر فى أتجاه عمودى على هذا الشعاع فأن يحدث أنعطاف وتشتت للضوء من أسطح الدقائق المعلقة كما يحدث عند مرور الشعاع فى غرفة يكتنف جوها الغبار.

وتسمى هذه الظاهرة بظاهرة تندال، وهى تعزى إلى تشتيت الضوء أو أنعطافه. ومن العوامل التى تحدد شدة التأثير التندالى الفرق فى درجة الانكسار للضوء بين طورى النظام الغروى، فكلما زاد هذا الفرق، كان هذا التأثير التندالى أقوى. ولما كانت الأطوال الموجية القصيرة للضوء (الطرف



(شكل ٣٢): ظاهرة تندال

الأزرق من الطيف) تنحنى عند انعطاف الضوء أكثر من الأطوال الموجية الطويلة، فإن الطيف ينفصل انفصالا جزئياً، ولذلك فإن الغروى الذى يكون طوره المنتشر عديم اللون كثيراً ما يبدو لونه أزرق باهتاً حينما يشاهد عمودى على مسار حزمة قوية من الضوء. وهذه الظاهرة لا تحدث فى المحاليل الحقيقية لصغر حجم دقائقها وبالتالى لا تعكس الضوء فلا يظهر مساره. ومن ذلك يتضح أن ظاهره تندال يمكن بها التمييز بين المحاليل الغروية والحقيقية.

٤ـ اللزوجة Viscosity :

تقل لزوجة الغرويات بزيادة درجة الحرارة. تزداد لزوجة الغرويات المحبة للمذيب كلما زاد عدد الدقائق المنتشرة ولذلك فأن الأصماغ النباتية والمواد الهلامية والنشا والبروتين تصبح رائدة اللزوجة عند تركيزها. أما فى حالة الغرويات الكارهة للمذيب فأن هذه الظاهرة غير واضحة لأنها كارهة للماء ولا تتفاعل معه.

٥ـ الخواص الكهربائية Electrical properties :

تحمل الدقائق المنتشرة للغرويات شحنات سالبة أو موجبة وفى حالة الغرويات الغير عضوية تكون الدقائق موجبة أو سالبة الشحنة بينما الغرويات العضوية الموجودة طبيعيا فى النبات عادة تكون

سالبة الشحنة ولذلك فأن جزيئات البروتين تكون عادة سالبة الشحنة. تنجذب لهذه الشحنات السالبة كاتيونات وينتج عن ذلك طبقة أيونية مزدوجة ionic double layer. تسبب الطبقة الأيونية المزدوجة ثبات الغروى.

أما فى حالة الغرويات المحبة للمذيب فالبرغم من وجود هذه الطبقة الأيونية المزدوجة فأن الدقائق المنتشرة تحاط أيضا بغشاء مائى film ولذلك فأنها تكون أكثر ثباتا حيث أن الغلاف المائى يسبب زيادة فى ثبات الغروى. ولذلك فأن البروتينات فى الخلية تكون ذات طبقة أيونية مزدوجة وأيضا محاطة بغشاء مائى.

٦ـ التجمع أو التجلط Coagulation :

حيث أن ثبات الغروى الكاره للمذيب يتوقف على الشحنة فأن معادلة الشحنة بألكتروليت مناسب تسبب تجمع وترسيب دقائق الغروى المنتشرة أما فى الغروى المحب للمذيب فأنه لا بد من سحب الغلاف المائى من حول الدقائق المنتشرة بواسطة كحول ثم أضافة ألكتروليت لمعادلة الشحنة. من الجدير بالذكر أن البروتينات تتجمع عندما تكون عند نقطة الأتزان isoelectric point أى عندما تكون شحنتها صفر أو يحدث تجمع لها أيضا عند أزالة الغشاء المائى حول الدقائق المنتشرة بمعامله مناسبة. تتبع هذه المعاملات عند تنقية البروتينات. تعتبر عملية التمليح salting out للبروتين أحدى طرق تنقية البروتين تزداد القوة الأيونية للبروتين وذلك بأضافة كربونات أمونيوم. وعندما تصل البروتينات المختلفة لنقطة الأتزان الخاصة بها حيث أن لكل بروتين نقطة أتزان خاصة به فأن البروتينات تصبح قابلة للتجمع ويمكن بعد ذلك ترسيبه بسهولة بواسطة قوة الطرد المركزية وبذلك يمكن فصله من الخلية أو من أنسجة النبات. يمكن أيضا حدوث تجمع للبروتين وذلك بإزالة الغشاء من حول الدقائق المنتشرة للبروتين ويحدث ذلك بأضافة بعض المذيبات مثل الكحول والأسيتون. تختلف أيونات الذائبات الكهربائية فى مقدرتها على التمليح. فى الكايتونات

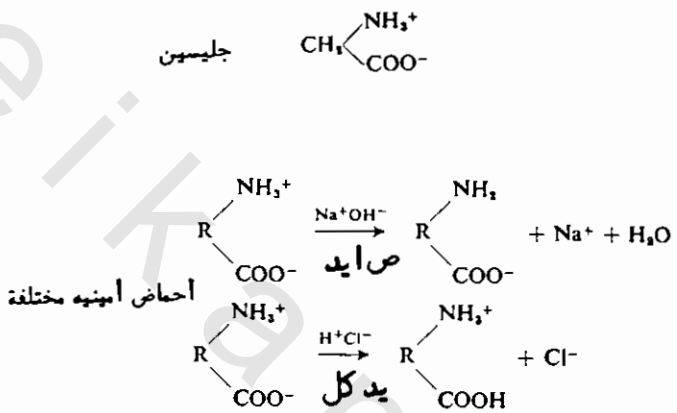
لى + > ص + > بو + > ربد + > سز + > مغ ++

وفى الأنيونات كب أ ٢ > يد فو أ ٤ > كل > بر > ن أ ٣ > ى > ك ن كب

٧ـ الأمفوتيريه Amphoterism :

يحدث فى كثير من حالات الجل الحيوية أى حالة الجل للبلمرات الموجودة فى خلايا النبات polymeric biological gels أنها يمكن أن تتفاعل كأحماض أو كقواعد حيث تحمل

شحنات موجبة أو شحنات سالبة ويتوقف ذلك على درجةpH . وهذه القاعدة صحيحة تماما فى حالة الصول البروتينىprotein sol ويحدث ذلك نتيجة لوجود مجاميع فعالة فى الأحماض الأمينية أى فعالة من الناحية الوظيفية أى تحمل شحنات سالبة أو موجبة حيث أن الأحماض الأمينية لها مجاميع كربوكسيل أو مجاميع أمين وقد تكون فى حالة أيونية أى مشحونة. وفى حالةpH عال أى تركيز قليل من البروتوناتlow concentration of protons يصبح البروتين الصول سالب الشحنة وفى حالةpH منخفض أى تركيز عال من البروتونات يصبح البروتين الصولsol موجب الشحنة. وهذه الصفة أى الأمفوتيرية هى من خصائص الأحماض الأمينية (شكل٣٣).



(شكل ٣٣): الأمفوتيرية فى الأحماض الأمينية (جليسين)

عندما يتأين جزيئ الحمض الأمينى أو جزيئ البروتين فى الماء المقطر نجد أن الجزيئ يحمل شحنات موجبة وأخرى سالبة ويسمى مثل هذا الأيون Zwitterion (شكل ٣٣).

٨ـ أنعكاس الحالةThixotrophy :

كثير من حالات الجلgels ومنها بروتوبلازم الخلايا لها خواص أنعكاس الحالة حيث أن الرج أو الأهتزاز العنيف يسبب تحول الجل إلى صول وعند الأمتناع عن الرج فأن الصول يصبح جل مرة أخرى وهذه الحالة تسمى بأنعكاس الحالة.

٩ـ الأحتكام Hystersis :

تتميز الجل بأن لها ذاكرة memory خاصة من نوع معين حيث أنها عند جفافها أو تغيير حالتها فأنه تفقد ماء ولكن عن تحولها مرة أخرى إلى جل تكتسب نفس القدر من الماء مرة أخرى أى أن عندها قدرة لقياس كمية الماء اللازمة لها وذاكرة خاصة بذلك وأفتراض الذاكرة هى تشبيه فقط للتوضيح حيث أنها ليست ذاكرة بالمعنى المفهوم .

١٠ـ الضغط الأسموزى Osmotic pressure :

الضغط الأسموزى للغرويات ضعيف جداً أو معدوم لكبر حجم دقائقه بالنسبة للمحلول الحقيقى. حيث أنه كلما قل عدد الجزيئات فى حجم معين كلما قل الضغط الأسموزى.

١١ – الحركة البراونية Brownian movement :

فى سنة ١٨٢٨ شاهد العالم النباتى روبرت براون خلال المجهر أن حبوب اللقاح التى كانت معلقة فى الماء تبدى حركة تذبذبية سريعة. وكان براون يميل أول الأمر إلى ينسب هذه الحركة إلى حياة حبوب اللقاح. ولكن فحص بعض المستحضرات من حبوب اللقاح والجراثيم الميتة دل على أنها تبدى مثل هذه الحركة أيضا، فاتضح له أن هذه الحركة لا صلة لها ألبته بالعمليات الحية. ونحن نعرف الآن أن أية دقيقة يبلغ قطرها ٤ أو ٥ ميكرونات تبدى هذه الحركة متى علقت فى أحد السوائل. ونسمى هذه الظاهرة باسم الحركة البراونية نسبة إلى مكتشفها.

وتشاهد هذه الحركة البراونية فى كثير من المعلقات التى تكون فيها الدقائق فى مدى الرؤية المجهرية، كما تشاهد بوضوح فى كثير من الأنواع الصغيرة من البكتريا متى علقت فى الماء. وفى غرويات الصلب فى الغاز مثل دخان السجائر تشاهد الدقائق المنتشرة فى حركة براونية قوية جداً. وكثيرا ما تشاهد الدقائق الموجودة فى بروتوبلازم الفطريات اللزجة وبعض أنواع أخرى فى حركة براونية يمكن رؤيتها بوضوح تحت المجهر وقد شاهد المؤلف ذلك فى هيفات الفطر *Rhizoctonia solani*. أما بالنسبة لدقائق كتلة معينة فإنه كلما صغر حجم هذه الدقائق عظمت سعة حركتها البراونية . أما بالنسبة للدقائق ذات الحجوم المتساوية. فإنه كلما صغرت كتلتها ازدات قوة حركتها البراونية. وعلى العموم فإن هذه الظاهرة تبدو فى دقائق الغرويات الكارهة للماء أكثر وضوحا منها فى الغرويات المحبة للماء، ومن العوامل الهامة التى تتحكم كذلك فى السرعة التى تتحرك بها الدقائق المنتشرة لزوجة الطور السائل، إذ أنه كلما كان السائل أكثر لزوجة كانت حركة الدقائق

أكثر بطئاً .

وتنشأ الحركة البراونية نتيجة النشاط الحركى لجزيئات المذيب. بل إن أصغر الدقائق التى يمكن مشاهدة الحركة البراونية فيها تكون كبيرة جدا بالنسبة لحجم جزيئات المذيب التى ترتطم بها. وتعرض كل دقيقة معلقة فى سائل كالماء لضربات مستمرة تنهال عليها من جزيئات الماء. وإذا كانت الدقيقة كبيرة نسبياً تعرضت فى أية لحظة من كل جانب لضربات جزيئات عديدة تتحرك فى جميع الاتجاهات الممكنة وبمختلف أنواع السرعة. ولذلك فأن هذه الاصطدامات العديدة تضاد بعضها إلى حد كبير فلا تتحرك الدقيقة إلا قليلا أو لا تتحرك على الإطلاق. أما إذا كانت الدقيقة أصغر حجماً فالنتائج تختلف كل الاختلاف، إذ يهاجمها فى أى لحظة عدد أكبر كثيرا من جزيئات الماء فى أحد الجهات، وبذلك لا تصبح القوى الناتجة متوازنة. ويكون المجموع الكلى لتأثير الضربات التى تتعرض لها الدقيقة على أحد الجوانب أكبر من تأثير الضربات على أى جانب آخر . ومن ثم تتحرك الدقيقة. وفى اللحظة التالية قد تتعرض الدقيقة لقوة دفع أكبر من اتجاه آخر، فيتغير مجرى حركتها. وبهذه الطريقة تنشأ حركات الدقائق المعلقة الصادرة على غير هدى، وهى المعروفة بالحركة البراونية. وتؤدى زيادة درجة الحرارة إلى زيادة معدل الحركة البراونية بسبب ازدياد الطاقة الحركية لجزيئات المذيب. وهذه الظاهرة هى أقرب الوسائل التى أتاحت لنا الدليل الفعلى المشاهد على صحة نظرية حركة المادة، وهى تكاد تعرض أمام أعيننا «رقص الجزيئات» على حقيقته.

طرق تحضير الغرويات :

يمكن تحضير كل المواد تقريباً فى صورة غروية ما دام من الممكن الوصول بحجم دقائق المادة إلى حجم يتراوح بين ١ ملليميكرون – ٢٠٠ ملليميكرون. ويوجد تبعاً لذلك طريقتان لتحضير المواد بصورة غروية:

١ – طريقة التجزيء dispersion method : وهى أن نبدأ بالمادة الصلبة ونجزئها حتى نصل إلى الحالة الغروية.

٢ – طريقة التجميع condensation method : وهى أن نبدأ بدقائق المادة فى صورة أيونات أو جزيئات محاليل حقيقية مثلا، ونرتفع بحجمها إلى نطاق حجم دقائق الغرويات.

ويستعان فى هاتين الطريقتين بوسائل عديدة كالحرارة أو الضوء أو الكهرباء أو التفاعلات الكيماوية أوالعمليات الميكانيكية.

ومن أمثلة طريقة التجزئ ما يستخدم فيها طواحين خاصة لسحق المادة الصلبة إلى دقائق لها

الحجم المطلوب. وقد يكون الطحن ميكانيكى بآلات الطحن الميكانيكية أو يتم فيها الطحن بواسطة الهواء المضغوط الذى يدخل من فتحات خاصة بضغط ١٠٠ رطل على البوصة المربعة.

ومن أمثلة طريقة التجميع تحضير غروى أزرق بروسيا (حديدوز سيانور الحديديك) وذلك بخلط محلول كلوريد الحديديك مع محلول من حديدو سيانور البوتاسيوم. تستخدم طريقة التجميع أيضاً فى عمل الكبريت الغروى والذى يوجد منه صورتين أو حالتين.

توجد صورتين من الكبريت الغروى أحدهما محبة للماء hydrophilic وتحضر بتمرير كبريتيد الأيدروجين فى محلول مشبع من ثانى أكسيد الكبريت فى الماء:

$$٢\ يد_{٢}\ كب + كب\ أ_{٢} \longleftarrow ٣\ كب + ٢\ يد_{٢}\ أ$$

ويكون الجزء الأكبر من الكبريت فيه على هيئة معلق عروى. والصورة الأخرى من الكبريت الغروى هى غير محبة للماء hydrophobic وتحضر بتحميض محلول الجير بواسطة حمض الكبريتيك أو الأيدروكلوريك، وتميل هذه المعلقات غير المحبة للماء للتجميع والترسيب وهذه الخاصية غير مرغوب فيها. ظهرت فى الأسواق مستحضرت تجارية من الكبريت الغروى تستعمل فى مقاومة الأمراض الفطرية مثل كولوفوج kolofog الذى يصلح تطبيقه رشاً وهو عبارة عن غروى الكبريت والبنتونيت colloidal - bentonite sulphur ، كما يوجد أيضاً مستحضرات أخرى مثل كولوفورم koloform وكولوتكس kolotex وكولودست kolodust وهذه جميعاً تصلح لتطبيقها سواء بطريقة الرش أو التعفير.

الباب السابع
الأدمصاص (الأمتزاز)

Adsorption

يعرف ميل الجزيئات أو الأيونات إلى الإلتصاق على أسطح المواد الصلبة أو السائلة بالإدمصاص adsorption ولذلك يمكن أن تسمى بالتجمع السطحى. ولما كانت هذه هى ظاهرة أسطح surface phenomenon لذلك فإن السعة الإدمصاصية adsorptive capacity تتوقف على كمية الأسطح المعرضة وأيضا على الطبيعة الكيميائية للمكونات المشتركة.

وهى أحدى الظواهر الطبيعية التى تتميز بها المحاليل الغروية تحدث نتيجة للمساحة السطحية الشاسعة لمكونات المحلول الغروى. ويمكننا أن نتصور ذلك إذا اعتبرنا المساحة السطحية لمكعب طول ضلعه ١ سم وهى تبلغ ٦ سم٢. فاذا جزأنا هذا المكعب إلى مكعبات طول ضلع كل منها ١ ملليمتر لحصلنا على ١٠٠٠ مكعب مساحتها السطحية ١٠ أمثال المساحة السطحية للسنتيمتر المكعب، ولما كانت أقطار الدقائق الغروية تتراوح بين ١– ٢٠٠ نانومتر فيمكن أن نتصور مقدار المساحة السطحية لهذه الدقائق والسعة الأدمصاصية فى المحلول الغروى ودقائقه (شكل ٣٣ ب).

وتفسير ذلك بالنسبة للطاقة فأن الجزيئات السابقة عند تجزيئها تحتاج إلى طاقة لتكسيرها وحيث أن الطاقة لا تفنى ولا تستحدث بل تتحول من صورة إلى أخرى وهو من القوانين الهامة فى الديناميكا الحرارية لذلك فأن الجزيئات الناتجة تأخذ جزء من الطاقة المستعملة فى تكسيرها وتصبح هذه الطاقة كامنة فى الجزيئات.

تسمى سطوح التلامس بين صلب وسائل سطوح بينية وتسمى كذلك أيضا فى حالة سائلين لا يمتزجان ويطلق هذا الأصطلاح أيضا على سطوح الأتصال بين الدقائق الغروية والسائل الذى تنتشر فيه. المساحة السطحية البينية فى النظم الغروية هائلة بالنسبة للكتلة الفعلية للمادة المنتشرة. ترجع بعض خواص النظم الغروية التى هى على جانب عظيم من الأهمية إلى مساحتها السطحية البينية. تعتبر لفظ السطوح البينية interfaces لفظ دقيق لهذه الحالة ولكن للسهولة فى هذا الجزء وفى المراجع المختلفة يطلق عليها السطح وعندما نذكر مساحة السطوح يعنى ذلك مساحة السطوح البينية. وفيما يلى شرح لتجربة توضح حدوث الأدمصاص. نذيب مقدارا مناسبا من صبغة أزرق الميثيلين فى الماء لنحصل على محلول تركيزه ٠٫٠٥ فى المائة تقريبا. يرشح قليل من هذا المحلول خلال ورقة الترشيح الموجودة فى القمع ويستقبل الراشح فى أنبوبة إختبار. يلاحظ مرور

ونفاذية دقائق أزرق الميثلين مع الماء خلال ورق الترشيح لأن دقائق أزرق الميثيلين أصغر فى حجمها من مسام ورق الترشيح. يضاف بعض من مسحوق الفحم الحيوانى إلى محلول أزرق الميثيلين المتبقى فى أنبوبة الأختبار ثم ترج وتترك لمدة خمسة دقائق بعدها ترشح المحتويات ويستقبل الراشح فى أنبوبة أختبار أخرى. نجد أن الراشح فى أنبوبة الأختبار سائل شفاف عديم اللون هو عبارة عن الماء المذاب فيه أزرق المثيلين. وفى هذه الحالة عند أضافة حبيبات الفحم الحيوانى إلى محلول أزرق المثيلين والرج فأن دقائق أزرق المثيلين تدمص أى تتجمع سطحيا على حبيبات الفحم الحيوانى وذلك نظرا لكبر السطح النوعى له أى مساحة السطح . وعند الترشيح تحتجز حبيبات الفحم الحيوانى بما عليها من دقائق أزرق المثيلين المدمصة عليها على سطح ورق الترشيح نظرا لكبر حجم حبيبات الفحم الحيوانى ويكون الراشح الناتج هو الماء الذى أذيب فيه أزرق المثيلين. يحدث الأدمصاص لأنه قوى الجذب بين حبيبات الفحم الحيوانى وأزرق المثيلين أكبر من قوى التجاذب بين دقائق أزرق المثيلين والماء وأيضا لأن جزيئات الماء تتجاذب مع بعضها البعض بقوة تزيد على قوة تجاذبها مع دقائق أزرق الميثيلين .يمكن عند صب كحول الإيثيل على الفحم على ورق الترشيح فنجد أن جزء كبير من جزيئات أزرق المثيلين أو أغلبها يذوب من جديد فى الكحول ويصبح الكحول الراشح أزرق اللون ومن ذلك يتضح أنه قوى الجذب بين جزيئات الكحول وجزيئات أزرق المثيلين أكبر من قوى الجذب بين جزيئات الفحم وأزرق المثيلين.

أما عن قوى الجذب فى حالة الأدمصاص فهى كثيرة فقد تكون لوجود الشحنة والتجاذب بين الشحنات المختلفة أو نتيجة لوجود فراغات صغيرة ودقيقة جدا على السطح البينى تسمح بدخول الجزيئات المدمصة إلى هذه الفراغات.والتجمع السطحى أى الأدمصاص عبارة عن تركيز للجزيئات عند سطح بينى كذلك الذى يحدث لجزيئات أزرق المثيلين عند السطح البينى للكربون والماء. وهى ظاهرة شائعة الحدوث جداً عند كل أنواع السطوح البينية. والتجمع السطحى للجزيئات الغازية على سطوح المواد الصلبة والغازات ظاهرة مألوفة. وقد تتجمع الذائبات عند السطوح البينية لصلب وسائل، أو لسائل وسائل، أو لسائل وغاز. وكذلك تتجمع سطحياً جزيئات المذيب، مثل جزيئات الماء، عند أنواع معينة من السطوح البينية. ومن المرجح حدوث التجمع السطحى على نطاق شامل عند السطوح البينية للنظم الغروية. وتجذب جزيئات السطح المجمع فى العادة مجموعات ذرية معينة فى الجزيئات المتجمعة بقوة تفوق جذبها لغيرها من المجموعات، الأمر الذى يؤدى إلى ترتيب الجزيئات المتجمعة ترتيباً منتظماً إلى حد ما عند الحدود السطحية البينية. وهذا الترتيب للجزيئات المتجمعة يسفر عادة عن زيادة إحكام تراصها وهو عامل هام فى التعليل لزيادة تركيزها فى السطح البينى عن تركيزها فى الوسط المحيط. وليست الجزيئات المتجمعة سطحياً ساكنة ولكنها ذات نشاط حركى دائب على قلته. وتكون الجزيئات المتجمعة عند السطوح البينية اتزاناً حركياً مع جزيئات

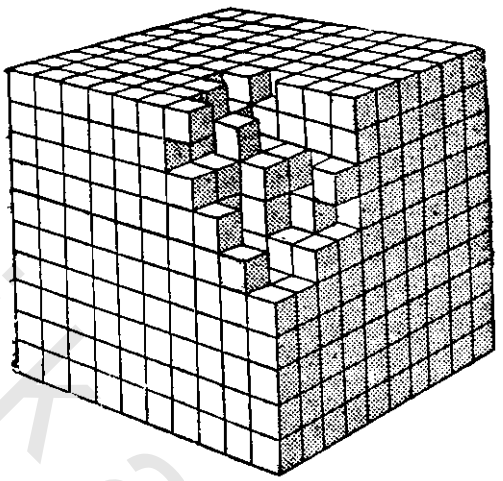
النوع نفسه الموجود فى جرم النظام. ويتحقق الاتزان التجمعى عندما يتعادل عدد الجزيئات المتجمعة التى تغادر السطح البينى فى وحدة من الزمن مع عدد ما يدخله من جزيئات. وعندما يحدث التجمع السطحى من سائل يحتوى على كثير من الذائبات، كما هى الحال بالنسبة لمعظم السوائل الأحيائية، فإن جميع الذائبات تتجمع بدرجة تتفاوت قلة وكثرة حسب خواصها النوعية بالنسبة للسطح المجمع لها. على أنه بوجه عام لا يتجمع أى ذائب فى مثل هذه الظروف تجمعا سطحياً كاملا كما لو كان موجوداً وحده.

ويجوز، تحت ظروف معينة، إدراك حالات من الاتزان يكون فيها تركيز واحد أو أكثر من مكونات نظام ما عند سطح بينى أقل من تركيزها فى الوسط المحيط. وتعتبر مثل هذه الاتزانات بمثابة لتجمع سطحى سالب. والتجمع السطحى السالب ظاهرة تقل فى شيوعها كثيرا عن التجمع السطحى الموجب.

والأدمصاص من العمليات الهامة فى التفاعلات الكيميائية الحيوية التى تحدث فى النبات وخاصة فيما يتعلق بالمواد الغروية مثل البروتوبلازم حيث أن البروتوبلازم محلول غروى مثالى وأيضا الأنزيمات وجدر الخلايا ودقائق التربة التى يعيش فيها النبات. ومن أمثلة ذلك عند صبغ الكروموسومات فأنها تظهر ملونة تبعا لنوع الصبغة ولونها وهذه الحالة عبارة عن أدمصاص الصبغة على الكروموسومات ومنها أشتق أسم الكروموسومات chromo أى ملون somes أى أجسام أى الأجسام الملونة chromosomes أى الكروموسومات. يوجد كثير من حبيبات التربة فى حالة غروية ولذلك فأن قدرتها على الأمتزاز أى الأدمصاص كبيرة . هذا وتمتز الدقائق الغروانية فى التربة عدةأيونات مثل أيونات الكالسيوم والمغنيسيوم والبوتاسيوم والصوديوم على الأسطح التى تفصل بين هذه الدقائق ومحلول التربة. ويتوقف تركيز ونوع هذه الأيونات على كيمياء التربة ذاتها. وهذه الأيونات القاعدية الممتزة يمكن أن تحل محلها أيونات الأيدروجين التى تنتج عن العمليات الحيوية كالتنفس فى الجذور الذى ينتج عنه حامض الكربونيك، أو الأحماض التى تنتجها كائنات التربة الدقيقة. وعند حلول الأيدروجين محل تلك الأيونات القاعدية تنطلق فى التربة وتصبح ميسورة لتغذية النبات، وعملية الأحلال هذه تعرف بعملية «التبادل القاعدى» base exchange التى تلعب دورا ملحوظا فى التغذية المعدنية للنبات وفى خصوبة التربة.

ومن الجدير بالذكر أيضا أن أول خطوة لعملية الأمتصاص التى يقوم بها النبات وهى أمتصاص الماء والعناصر الذائبة هى الأدمصاص على سطح جذور النبات ثم تحدث عملية الأمتصاص.

تستخدم أيضا ظاهرة الأدمصاص فى فصل المركبات عن بعضها فى بعض طرق التحليل الدقيق وذلك فى بعض أنواع خاصة من الفصل الكروماتوجرافى chromatography.



(شكل ٣٣ ب) مكعب تم تجزيئه إلى ألف مكعب صغير.

obeikandl.com

الباب الثامن

التشـــــرب Imbibtion

قد تتشرب المواد الماء، سواء كان فى حالة سائل أو بخار. ومن الأمثلة المألوفة لهذه الظاهرة انتفاخ الأبواب وأشغال النجارة أثناء الطقس الرطب وأيضا الأجزاء النباتية، إذا قل محتواها المائى بدرجة كبيرة، فإنها تتشرب بخار الماء. وفى العادة يختلف المحتوى المائى للبذور الجافة باختلاف تركيز البخار فى الهواء الجوى، فيرتفع بزيادة البخار، والعكس صحيح. يحدث التشرب فى الأنسجة الحية والأنسجة الميتة والمركبات المختلفة وغيرها من أوراق الترشيح والنشاف والخشب وغيرها..

ديناميكية التشرب

يعتبر التشرب عادة عملية أساسها الانتشار، ولكن ربما تشترك فى هذه العملية أيضا الخاصية الشعرية. فغالبا ما تتخلل المواد التى تتشرب الماء أنابيب شعرية مجهرية، ومن المستحيل تقدير ما يدخل من السائل عن طريق الانتشار، وما يدخل منه فى هذه الثقوب غير المرئية عن طريق الحركة أو الخاصية الشعرية. والسبب الأساسى فى حدوث عملية التشرب هو الفرق فى الضغط الانتشارى للسائل فى الوسط الخارجى وفى المادة المتشربة. فما دام الثانى أقل من الأول، فإن الماء يستمر فى حركته نحو المادة المتشربة. ولا تتم حالة الأتزان، كما فى الانتشار والظواهر الأسموزية، إلا إذا تساوت قيمتا الضغط الانتشارى للماء فى الوسط الخارجى والمادة المتشربة.

ولذلك يمكن أن يقال أن التشرب هو أحدى صور أنتشار الماء فى النبات وأن محصلة تحرك الماء أى أتجاه حركة الماء تتبع منحدر الأنتشار وتكون على طول تدرج الأنتشار أى من حيث الماء أكثر تركيز إلى المكان الذى به الماء أقل تركيز. ولكن يختلف الأنتشار عن الأسموزية فى أنه يحدث فى حالة التشرب تجمع سطحى للماء أى أدمصاص للماء على سطح المادة المتشربة.

ولكى يحدث التشرب لابد من توفر ما يأتى:

١ـ تدرج فى الجهد المائى بين سطح المادة المتشربة والسائل القابل للتشرب .

٢ـ لابد من وجود قابلية للأمتزاج أو التلامس بدرجة معينة وبشكل معين certain affinity بين سطح المادة المتشربة أو مكونات المادة المتشربة والسائل القابل للتشرب وقد تكون الجاذبية هى تجاذب بين شحنات موجبة وسالبة. ويمكن توضيح ذلك بأن المواد التى تتشرب سائل معين قد لا تتشرب سوائل أخرى ويمكن أن يكون العكس صحيح أيضا ومثال ذلك أحد الطحالب البحرية وهى طحلب الكلب kelp . وجد أن الساق الجافة (السويقة) لهذا الطحلب تنتفخ بشدة عندما تغمس فى الماء ولكنه لا ينتفخ إذا غمس فى الأثير أو السوائل العضوية الأخرى. وبالعكس، لا

تتشرب قطعة من المطاط الماء ، ولكنها تتشرب كمية لا بأس بها من الأثير والمركبات العضوية الأخرى إذا لامستها، سواء كانت هذه المركبات فى حالة سائلة أو فى حالة غازية. يتضح من ذلك أن عملية التشرب لا تتطلب فقط وجود فرق فى الضغوط الانتشارية للسائل فى المادة المتشربة وفى الوسط المحيط بها أى تدرج فى الجهد المائى، بل يلزم أيضاً وجود قوى تجاذب ثابتة بين جزيئات المادة المتشربة وبين السائل الذى تتشربه هذه المادة. فإذا لم توجد مثل هذه القوى، فإن عملية التشرب لا تحدث حتى ولو توافرت كل الشروط الضرورية الأخرى لها. وحيث إنه فى الكائنات الحية يعتبر الماء هو السائل الوحيد الذى تتشربه هذه الكائنات ولذلك فأن الشرح كله يتناول التشرب بالماء.

تغيرات الحجم فى عملية التشرب دليل على حدوث الأدمصاص:

يزيد دائماً حجم المادة المتشربة أثناء عملية التشرب. والحجم النهائى لكل النظام (السائل + المادة المتشربة) يقل، دائماً، عن مجموع حجم السائل والمادة المتشربة فى البداية. أو بعبارة أخرى، فإن انكماشاً يحدث فى حجم النظام المكون من السائل +المادة المتشربة أثناء عملية التشرب. وهذا الانكماش فى الحجم لا يرجع أساساً، كما قد يظن، إلى شغل السائل للفجوات الدقيقة التى توجد داخل كتلة المادة المتشربة، بالرغم من أنه فى بعض النظم ، قد يفسر جزء من انكماش الحجم بهذه الوسيلة. والتفسير الذى لا يتطرق إليه الشك هو أن هذه الحقيقة تعزى إلى أن جزيئات الماء التى تتجمع تجمعاً سطحياً تتجه اتجاهات معينة بالنسبة للسطوح التى تتجمع عليها، وعلى ذلك فهذه الجزيئات تشغل حيزاً أقل مما لو كانت فى حالة حرة طليقة. وذلك دليل على حدوث الأدمصاص على الأقل فى بعض حالات التشرب. يزداد الحجم النهائى للمادة المتشربة فقد تتشرب السويقة الجافة لطحلب الكلب الماء خمسة عشر ضعف وزنها الجاف. وأيضا جميع البذور عند الأنبات تتشرب الماء وتنتفخ بدرجة كبيرة وملحوظة ويمكننا بسهولة ملاحظة هذه الحقيقة بوضع بذور جافة هوائياً فى مخبار مدرج محتوى على ماء، ثم يقرأ الحجم الإبتدائى، ثم تقارنه بحجم النظام بعد إنتهاء التشرب والسبب فى هذا الإختلاف فى الحجم يرجع إلى أن جزيئات الماء تدمص على أسطح المادة الغروية الموجودة فى المادة الإدمصاصية وتلتصق بها بشدة. وبالتالى فإنهما يلتصقان مع بعضهما بشدة والنتيجة تكون نقص فى حجم الماء فى المخبار. ويمكن أن ينشأ ضغط هائل لو أن المادة المتشربة تحبس داخل حيز ضيق ثم يسمح لها بتشرب الماء. فعلى سبيل المثال خابور الخشب الجاف الذى يوضع فى حفر صغيرة الحجم بين الصخور فى الجبال ثم يسقى بالماء فينتج عن ذلك ضغط هائل يؤدى إلى تكسيرالصخور. هذه الصورة لتقطيع الأحجار كانت تستخدم فى الماضى حيث أستخدمها قد ماء المصريين فى كسر وشرخ الصخور ويعتبر قدماء المصريين أول الشعوب التى أكتشفت هذه الخاصية.

التشـرب وإنبـات البـذور :

تظهر مواد النبات الجافة سالبية شديدة جدا للجهود المائية. على سبيل المثال بعض البذور الجافة قد أظهرت جهد مائى يساوى ـ ٩٠٠ بارز، وبالتالى عند وضع هذه المادة فى ماء نقى فينشأ إنحدار شديد فى تدرج الجهد المائى ويتحرك الماء على أسطح المادة الإدمصاصية. وعند استمرار إدمصاص الماء يصبح الجهد المائى أقل سالبية حتى يتساوى ذلك فى النهاية مع الماء الخارجى نظرياً، وعند هذه النقطة ينشأ الاتزان ويتوقف التشرب وتحرك الماء من وإلى المادة الإدمصاصية يكون متساوياً فى الكمية.

توجد كميات ملحوظة من المواد الغروية فى كلا من الخلايا الحية والميتة النباتية، فالبروتينات والببتيدات العديدة غرويات محبة للماء ـ وهذا يعنى أن لها جذب شديد قوى للماء، بالإضافة إلى احتواء الخلايا النباتية لكمية كبيرة من الكربوهيدرات فى صورة سليولوز ونشا والتى إليها ينجذب الماء بشدة. إدمصاص الماء على أسطح تلك الغرويات المحبة للماء لها أهميتها الكبيرة لعملية التشرب. فالبذور التى تحتوى على مواد غروية عالية تكون مثلاً جيداً للمادة القادرة على عمل الأدمصاص . وفى الحقيقة فإن الماء اللازم لإنبات البذور يتم خلال عملية التشرب. والجهد للنظم الحيوية يكون أكثر سالبية بوجود تلك المواد القادرة على الأدمصاص أو مواد الارتباط بالماء-water bindingmaterials إلى تلك المواد أو إلى القوى التى تولدها فقد أقترح جهد الأدمصاص matric (ψm) potential . وكما هو متوقع فإن الجهد المائى لمكونات النبات الجاف مثل البذور يكون سالبا تماماً .

جهد الأدمصاص Matric potential

جهد الأدمصاص هو نظير للجهد الأزموزى من حيث أنه يعطى أقصى ضغط والذى تظهرة المادة الادمصاصية لو غمست فى الماء النقى . والضغط الفعلى الذى يتولد عند تشرب الماء ربما يعتقد أنه مماثل لضغط الامتلاء (جهد الضغط pressure potential) . ومع هذه الحقائق التى يجب أن تؤخذ فى الاعتبار يمكننا إستنتاج المعادلة التالية:

هذه المعادلة بالطبع مشابهة لتلك المستخدمة فى النظم الأزموزية، حيث أن جهد الماء يساوى الجهد الأزموزى زائد (+) ضغط الإمتلاء. نذكر أن جهد الأدمصاص دائما سالب. ولا ينشأ ضغط إمتلاء عندما تكون المادة الإدمصاصية حرة والمعادلة السابقة تحت هذه الظروف يمكن تبسيطها إلى:

وجهد الأدمصاص للبذور الجافة هوائيا مثل الشبيط cocklebur ربما تقترب من – ١٠٠٠ بارز وبعد إنتهاء التشرب فإن الجهد المائى الخارجى والداخلى يكون صفر. إلا أننا إذا غمسنا بذور محتوية على ماء له جهد مائى =– ٥٠٠ بارز فى محلول ص كل له جهد أزموزى= –٥٠ بارز (الجهد المائى يساوى – ٥٠بارز) فإن الجهد المائى لماء البذور عند الإتزان سوف يكون – ٥٠ بارز، وكما هو الحال فى النظم الأزموزية، فإن الجهود المائية تميل للاتزان.

علاقة الطاقة بعملية التشرب:

ينتج عن عملية التشرب أنطلاق للطاقة فى صورة حرارة. ويمكن بسهولة الكشف عن هذه الطاقة الحرارية المنطلقة وذلك بالسماح للنشا الجاف أو لبعض المواد الأخرى التى لها قدرة كبيرة على التشرب بتشرب الماء بعد وضعها فى مسعر حرارى calorimeter وملاحظة التغير فى درجة الحرارة (جدول ١) .

(جدول١): كمية الحرارة الناتجة من عملية تشرب النشا الجاف للماء

النسبة المئوية للماء المتشرب	كمية الحرارة المنطلقة جرام – سعر لكل جرام نشا
٠,٢٣	٢٨,١١
٢,٣٩	٢٢,٦٠
٦,٢٧	١٥,١٧
١١,٦٥	٨,٤٣
١٥,٦٨	٥,٢١
١٩,٥٢	٢,٩١

وينجم عن تجمع جزيئات الماء تجمع سطحى أى أدمصاص فى عملية التشرب أن تفقد جزءاً كبيراً من طاقتها الحركية، التى تظهر على هيئة طاقة حرارية. وفى عملية التشرب يحدث تغير جوهرى فى الطاقة، فالجزيئات التى تدمص أى تتجمع تجمعاً سطحياً تفقد بعض من طاقتها الحركية، وهذا الفقد فى الطاقة فى صورة حرارة هى التى تسبب ارتفاعا ملحوظاً فى درجة الحرارة. وكما هو مبين فى الجدول. يصحب الأطوار الأولى من عملية التشرب انطلاق الجانب الأكبر من الطاقة الحرارية حيث أن درجة ألتصاق جزيئات الماء بالمادة القابلة للتشرب وهى النشا فى هذه

الحالة تقل تدريجيا كلما زادت كمية الماء المتشربة. ففى البداية تكون جزئيات الماء ملتصقة بشدة كبيرة بجزئيات النشا وهكذا تقل شدة الألتصاق تدريجيا كلما زادت كمية الماء وبالتالى تقل وحدة الطاقة الحرارية المنطلقة بالنسبة للماء لكل وحدة من المادة القابلة للتشرب أى النشا.

العوامل المؤثرة على سرعة التشرب ودرجة التشرب:

تتأثر سرعة ودرجة التشرب بالحرارة والجهد الأسموزى للمادة المتشربة. لا تؤثر الحرارة على كمية الماء فى التشرب ولكن لها تأثير واضح على سرعة التشرب فكلما زادت درجة الحرارة كلما زادت سرعة التشرب حتى حد معين بالطبع فسرعة التشرب فى بذور الشبيط بالماء تزداد بزيادة درجة الحرارة فهى تزداد من خمسة إلى عشرون إلى خمسة وثلاثون درجة مئوية أى فى الدرجة الأخيرة يكون التشرب أكبر ما يمكن بالمقارنة فى التشرب فى درجتى الحرارة السابقتين. ويكون التشرب فى هذه الحالة أقل ما يمكن فى درجة ٥ مئوية.

تتأثر كل من كمية الماء المتشرب ومعدل التشرب بالجهد الأزموزى للمادة المتشربة وإضافة المذاب للماء النقى يسبب سالبية أكثر للجهد المائى. هذه الإضافة لها تأثير مغير للتدرج فى الجهد المائى بين ماء المحلول والبذور. تدرج الجهد المائى أقل إنحدارا عما إذا غمست المادة الإدمصاصية فى ماء نقى. وبالمثل النقص فى تدرج الجهد المائى سوف يسبب نقص فى المعدل الذى فيه يتشرب الماء، وبالتالى الكمية المأخوذة من الماء. توضح البيانات فى (جدول ٢) تأثير الجهد الأزموزى على التشرب فى بذور الشبيط الجافة هوائياً.

(جدول ٢) : تشرب بذور نبات الشبيط للماء عند غمرها فى محاليل تختلف فى ضغوطها الأسموزية

تركيز المحاليل بالجزيئات الجرامية الحجمية	الضغط الأسموزى للمحاليل بالضغوط الجوية	كمية الماء التى تتشربها الذور عند حالة الإتزان (٢٤ ساعة) كنسبة مئوية لوزنها الجاف فى الهواء
ماء	٠,٠	٥١,٥٨
٠,١ ج ص كل	٣,٨	٤٦,٣٣
٠,٢	٧,٦	٤٥,٥٢
٠,٣	١١,٤	٤٢,٠٥
٠,٤	١٥,٢	٤٠,٢٧
٠,٥	١٩,٠	٣٨,٩٨
٠,٦	٢٢,٨	٣٥,١٨
٠,٧	٢٦,٦	٣٢,٨٥
٠,٨	٣٠,٤	٣١,١٢
٠,٩	٣٤,٢	٢٩,٧٩
١	٣٨,٠	٢٦,٧٣
٢	٧٢,٠	١٨,٥٥
٤	١٣٠,٠	١١,٧٦
(لـ كل) مشبع	٣٧٥,٠	٦,٣٥
(ص كل) مشبع	٩٦٥,٠	– ٠,٢٩

والقاعدة العامة التى يمكن استخلاصها من نتائج هذه التجارب أنه بأنخفاض الجهد المائى للمحلول الذى تغمس فيه البذور، تنقص كمية الماء التى تتشربها وحدة وزنية من هذه البذور إذا ما بلغت حالة الاتزان.

الباب التاسع
العلاقات المائية للنبات

Plant Water Relations

يعتبر الماء أهم عامل فى الحياة لجميع الكائنات الحية. يعتبر الماء عامل محدد لنمو النبات فى جميع البيئات. نقص الماء بدرجة بسيطة يسبب نقص سرعة العمليات الفسيولوجية فى النبات مثل البناء الضوئى والتنفس. كما أن الماء هام لتميؤ hydration الخلايا وهذا التميؤ لازم للتمدد الحقيقى للخلايا أثناء نمو النبات.

وحيث أن الرابطة الأيدروجينية للماء ترتبط بجزيئات أخرى بسهولة وأن تحتوى هذه الجزيئات أوكسجين أو جزيئات أخرى والتى تكون سالبة الشحنة. وجد أن التركيب الثالثى لكثير من الجزيئات البلمرية polymeric molecules مثل البروتين والأحماض النووية يدخل فى تركيبه الماء وحيث يكون الماء غلاف حول الجزيئ. ومن الجدير بالذكر أن نشاط الجزيئات الصغيرة تتأثر بالتميؤ.

ومن الجدير بالذكر أن البروتوبلازم يحتوى ٨٠ ـ ٩٠٪ ماء وأن جفاف البروتوبلازم يغير من خواصه بدرجة كبيرة وهكذا عندما يزداد الجفاف بدرجة كبيرة جدا حتى حد معين يحدث عنده تجمع غير رجعى irreversible coagulation للبروتوبلازم.

ماء التميؤ هام للخلية حيث أن الضغط المائى الأستاتيكى hydrostatic pressure يسبب حدوث أنتفاخ الخلية كما يسبب أيضا أستمرارية حدوث الأنتفاخ وبالتالى يأخذ النسيج وضعه وشكله العادى وبالتالى يأخذ العضو النباتى شكله وحجمه العادى. يعتبر الضغط المائى الأستاتيكى هام جدا حيث أنه المسئول عن أستطالة وكبر حجم الخلية cell enlargment أثناء تكوينها. والخلايا ذات المحتوى المائى القليل تصبح صغيرة ومندمجة بالمقارنة بالخلية ذات المحتوى المائى العادى حيث أنها تكون كبيرة وعصارية.

يدخل الماء فى كثير من التفاعلات الكيموحيوية ومثال ذلك خروج الأوكسجين فى عملية البناء الضوئى وهو نتيجة لأنشقاق جزيئ الماء بالضوء photochemical splitting لينتج أوكسجين وأيدروجين ومنه إلكترونات تختزل ثانى أوكسيد الكربون الجوى لتكون مواد كربوإيدراتية (أنظر باب البناء الضوئى). يمكن للماء أن يعطى مجموعة إيدروكسيد OH فى حالة تفاعلات أدخال مجموعة hydroxylation OH . ومن أهم تفاعلات الماء عمليات التحلل المائى hydrolysis. تعتبر عمليات التحلل هامة فى تحليل الدهون وعمليات التحول الغذائى

للبروتين وتحلل المواد الكربوايدراتية.

يعمل الماء أيضا كمذيب ،حيث أن الحياة وسط مائى all life is aqueous والغالبية العظمى من التفاعلات الكيماوية فى الحياة تحدث فى محاليل مائية. يعتبر البروتوبلازم وسط مائى aqueous system.

الطاقة الحرة فى الماء Free Energy of Water :

ينتقل الماء من التربة إلى الجذور ثم إلى الساق ثم الأوراق ثم إلى جميع أجزاء النبات وفى النهاية يخرج من النبات على هيئة بخار ماء إلى الجو الخارجى وتحدث الحالة الأخيرة فى عملية النتح.

تنتقل جزيئات الماء دائما من المنطقة ذات الطاقة الحرة العالية إلى المنطقة ذات الطاقة الحرة المنخفضة. تعرف الطاقة الحرة بأنها الطاقة التى يمكن أستعمالها فى العمل energy available for work. يمكن أن تعرف الطاقة الحرة بأنها partial molal Gibbs free energy أى جزئيا طاقة جيبس الحرة الجزيئية.

يحتاج التعريف جزئيا الطاقة الحرة الجزيئية partial molal free energy. كل جزيئ له طاقة داخلية تساوى فى مجموعها أى مجموع الطاقة الداخلية total internal energy تساوى طاقته الحركية kinetic energy وطاقة الجهد potential energy أى أن

مجموع الطاقة الداخلية = الطاقة الحركية + طاقة الجهد

total internal energy = kinetic energy + potential energy

تعتبر الطاقة الحرة هى الطاقة المفيدة حيث أنها فى وجود الظروف المناسبة تكون قابلة للأستعمال available for work، الطاقة الحرة الجزيئية molal free energy تساوى متوسط الطاقة الحرة للجزيئ مضروبة فى عدد الجزيئات لكل واحد جزيئى mole . أما أستعمال الكلمة جزئيا partial حيث أن كميات الديناميكا الحرارية thermodynamic quantities تتكون من عديد من المتغيرات variables. ولذلك تعتبر الأشارة إلى الطاقة الحرة لكل جزيئ تكون هذه الطاقة ثابتة عند توحيد جميع العوامل الأخرى مثل درجة الحرارة وغيرها وأن تكون هذه العوامل ثابتة ولكن ذلك لايحدث فى الطبيعة ولذلك نستعمل اللفظ جزئيا partial.

ولشرح الديناميكا الحرارية للماء فأنه يجب الأخذ فى الأعتبار قاعدة معينة ثابتة وهى أن الماء تنساب إلى أسفل water runs downhill.

يتضح أنه يمكن حساب الطاقة الحرة الجزيئية جزئيا partial molal free energy على

أنها الفرق بين الماء المتأثرة بعوامل عديدة مثل العوامل الكيماوية والكهربائية والجاذبية الأرضية والضغط وغيرها وبين الماء النقى الحر free pure water.

$$\mu_w - \mu_{w^o} = RT \ln e - RT \ln e^o$$

أى

$$\Delta \mu_w = RT \ln \frac{e}{e^o}$$

حيث أن

μ_w = الجهد الكيماوى للماء chemical potential (جول جزيئى $J\ mol^{-1}$)

μ_{w^o} = الجهد الكيماوى للماء النقى الحر.

R = ثابت الغازات

T = درجة الحرارة المطلقة.

e = الضغط البخارى للماء vapour pressure.

e^o = الضغط البخارى للماء النقى الحر.

يلاحظ أيضا أن الرطوبة النسبية هى عبارة عن $100 \times e / e^o$

يتضح من المعادلة السابقة مايأتى: -

١ـ أنه أذا كان e تساوى e^o أى أن e ماء نقى حر ولذلك فأن $\ln e/ e^o$ تساوى صفر وأيضا $\Delta \mu$ تساوى صفر ولذلك فأن الماء الحر النقى إلى الماء الحر النقى يساوى صفر .

٢ـ عندما تكون e أقل من e^o ولذلك تكون $\ln e/ e^o$ قيمة سالبة ولذلك فإن $\Delta \mu_w$ تكون أقل من صفر أى بالسالب.

ملحوظة : Δ تنطق دلتا Delta و μ تنطق ميو Mu .

جهد الماء أو الجهد المائى Water potential :

يقوم علماء فسيولوجيا النبات بتعريف الطاقة الحرة للماء وذلك بتحويل وحدات الطاقة بالجول لكل جزيئ (joules per mol) إلى وحدات ضغط بالبارات bars والوحدة بار bar. يتم ذلك بقسمة طاقة الماء والوحدة فيها joules per mol على الحجم الجزيئى الجزئى للماء partial

obeikandl.com

molal volume of water ويرمز لها بالرمز $\overline{V}$.

يمكن التعبير عن ذلك للتعبير عن الجهد المائى كما فى المعادلة الآتية :

$$\psi = \frac{\mu - \mu^{\circ}}{\overline{V}} = \frac{RT \ln \frac{e}{e^{o}}}{\overline{V}}$$

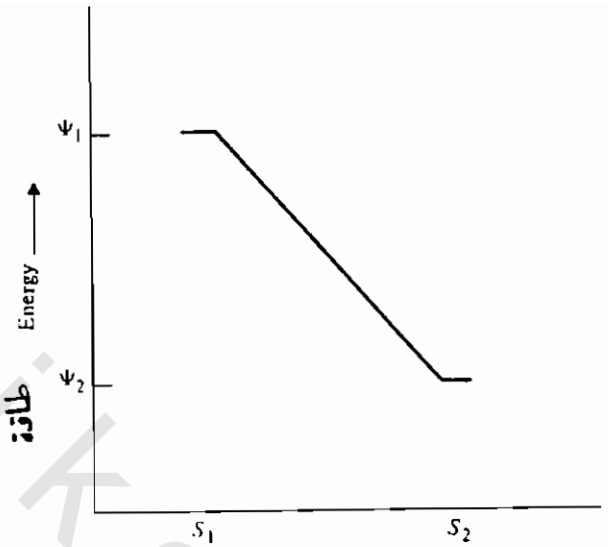
تصبح الوحدات فى المعادلة السابقة جول لكل سم٣ بدلا من جول لكل جزيئىjoules per mole . ولذلك فأن جولات لكل سم٣ joules per cm^3 تساوى داين لكل سم٢ . ولذلك فأن 10^6 داين لكل سم٢ يساوى بار واحد فقط. يستعمل البار كوحدة أساسية للجهد المائى والأخير يعبر عنه بالعلامة ψ وتنطق بصاى Psi . ومن المعروف أيضا أن الضغط الجوى يساوى ٠,٩٨٧ بار أى أن 0.987 bars per at mosphere.

- تستخدم أيضا وحدة أخرى فى المعادلات المائية للخلايا وهى باسكال pascal ويرمز لها بالرمز Pa وهى عبارة عن وحدة ضغط تساوى قوة نيوتن واحد one newton موزعة بالتساوى على المتر المكعب. وأيضا بار واحد يساوى 10^5 باسكال.

يوجد مبدأ رئيسى هو أن الماء ينتقل من المنطقة ذات الجهد المائى العالىhigh water potential إلى المنطقة ذات الجهد المائى المنخفض low water potential. عند معرفة قيمة الجهد المائى لمنطقتين مختلفتين فأنه يمكن التنبؤ بأتجاه حركة الماء.

أحد أساسيات الديناميكا الحرارية أن أى عملية أو تفاعل يمكن أن يتم تلقائيا دون أحتياج لأى طاقة خارجية أى من مصدر خارجى energy input ويحدث فى أثناء أو حتى نهاية العملية أو التفاعل فقد فى الطاقة loss in free energy upon completion of the process. ولذلك فأن قيمة ψ تعتبر مقدار أو دليل على أتجاه وقدره أنتقال الماء حيث أن ψ هى الفرق بين المنطقة التى هى مصدر الماء والمنطقة المستقبلة للماء أى المصب Hence the diference in between source (the region supplying the water) and sink (the receiving region).

وبمعنى آخر فأن الطاقة الحرة للماء فى المصب sink لابد وأن تكون أقل من الطاقة الحرة للماء عند المنبع وذلك. فى حالة الأنتقال الذاتى للماء spontaneous water transfer (شكل ٣٤).



(شكل٣٤) : يوضح الشكل الأنخفاض فى الطاقة الحرة نتيجة لأنخفاض جهد الماء من ψ1 إلى ψ2 يعتبرs1 هو المصدر وله ψ1 ويعتبرS2 المصب وله ψ2. تعتبر Δψ القوة الدافعة driving force لتحويل الماء من S_1 إلى S_2.

لو أن الفرق بين S_1 و S_2 عبارة عن المسافة والتى تساوى $(S_1 - S_2)$ / $(\psi_1 - \psi_2)$ أو Δψ / Δ S وهى عبارة التدرج أو المنحدر gradient. كلما إزداد أنحدار الخط كلما زاد التدرج أو المنحدر.

ولحساب مقدار التغير فى الجهد المائى أى Δψ يتم كما فى المعادلة الآتية

$$\Delta\psi = \psi \text{ sink} - \psi \text{ source}$$

حيث أن ψ sink هى الجهد المائى عند النهاية أو المصب و ψ source هى الجهد المائى عند البداية أو المنبع .

تكون $\Delta\psi$ سالبة عندما يكون أنتقال الماء ذاتى دون طاقة خارجية.

يتضح من المعادلة السابقة أنه لايوجد أعتبار أو قيمة أو مدلول لسرعة أنتقال الماء وأيضا وجود حواجز من عدمه أثناء أنتقال الماء تعوق من أنتقال الماء أولا. أى أن المعادلة تشرح التوازن فى البداية والنهاية فقط.

يمكن شرح تطبيق عملى هام على ماسبق وهو أثناء أنحدار المياه فى الشلالات فأن فى أعلى الشلال لها قيمة أعلى منها أسفل الشلال وحيث أن الجاذبية الأرضية لها دور فى ذلك وأنها أحد العوامل فى ذلك وأثناء ذلك تنطلق طاقة حرة تستعمل فى أدارة عجلات paddle wheels وهذه بدورها يمكن أن تدير التوربينات لتوليد الطاقة الكهربائية أى الكهرباء hydroelectric power. عندما يكون أنحدار الماء أقل نسبيا يمكن منع حدوث أنسياب الماء وذلك بعمل خزان dam. وبذلك لايوجد إختلاف فى جهد الماء فى منطقة الخزان أى أمام الخزان. وفى حالة دفع مياه النهر على عكس أنسياب الماء أى عكس أنحدار النهر فأنه يلزم طاقة خارجية لضخ الماء فى عكس الأنحدار وفى هذه الحالة فأن $\Delta\psi$ تكون بالموجب.

يكون ψ من مكونات عديدة أى من قوى عديدة several forces. أى من جهود عديدة potentials. ، ولذلك يجب تقدير قيم هذه الجهود العديدة لتقدير قيمة ψ ومن هذه القوى أو الجهود الضغط الأسموزى والضغط الهيدروستاتيكى وقوى الجاذبية الأرضية. والقوى الكهربائية وغيرها ولذلك فأن تقدير يكون كما فى المعادلة الآتية.

حيث أن

$$\psi = \psi_{\pi} + \psi_{p} + \psi_{m} + \psi_{..}$$

ψ_{π} = الجهد الأسموزى osmotic potential.

ψ_{p} = جهد الضغط pressure potential.

ψ_{m} = جهد الأدمصاص adsorptive or matric potential.

ψ..... = أى قوة أخرى لها تأثير على .

وفيما يلى شرح لأنواع الجهود المذكورة سابقا.

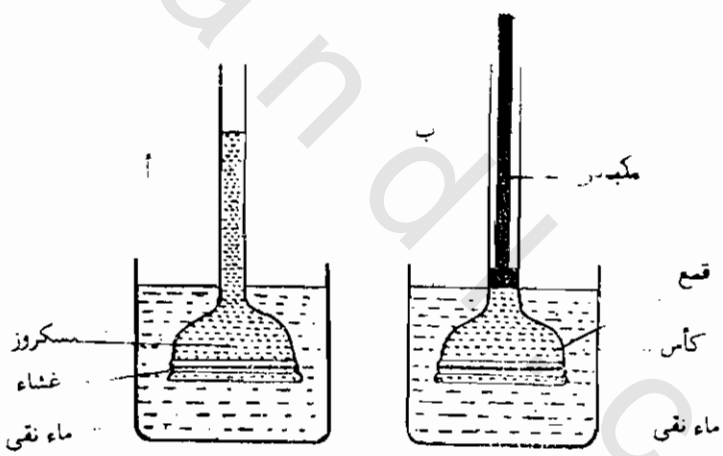
الجهد الأسموزى Osmotic potential :

ظاهرة أنتقال المذيب أى الماء من المحلول الأقل تركيز إلى المحلول الأكثر تركيز عبر الغشاء الأختيارى النفاذية أو شبه منفذ والذى يفصل بين هذين المحلولين تعرف بالأسموز أو

الأسموزية osmosis. أما الضغط الأسموزى osmotic pressure عبارة عن مقدار الضغط على المحلول الأكثر تركيز اللازم لمنع أنتقال الماء إليه من المحلول الأقل تركيز (شكل ٣٥) وكلما زاد الضغط كلما زاد الضغط الأسموزى.

يعتبر الغشاء شبه المنفذ semi permeable هو الغشاء الذى ينفذ الماء ولا ينفذ الذائبات أما الغشاء الأختيارى النفاذية فهو كما فى الغشاء شبه المنفذ ولكنه ينفذ بعض الذائبات دون البعض الآخر ومثال ذلك أنه يمكن للغشاء الأختيارى النفاذية differentially permeable أن ينفذ الأيونات أى الألكتروليتات electrolytes ولا ينفذ الغير الكتروليتات non electrolytes مثل الجزئيات الغير متأينة. يلاحظ أن نوع ودرجة النفاذية صفة خاصة مميزة للغشاء وليست صفة خاصة مميزة للمحلول أو المذيب أو المذاب. وفى حالة خلايا النبات بالطبع فأن غشاء الأكتوبلاست وغشاء التونوبلاست هى أغشية أختيارية النفاذية.

كان إلى عهد قريب يعتقد أن الأسموزية هى نتيجة لأنتشار عادى للماء تبعا لقوانين الأنتشار ولكن أتضح أن الأسموزية تحدث بسرعة كيرة نسبيا أكبر من سرعة الأنتشار العادية للماء وغير معروف تفاصيل كيفية حدوث هذه العملية بالضبط ولكن يعتقد أنها نتيجة لضغط الأنسياب للماء pressure flow .

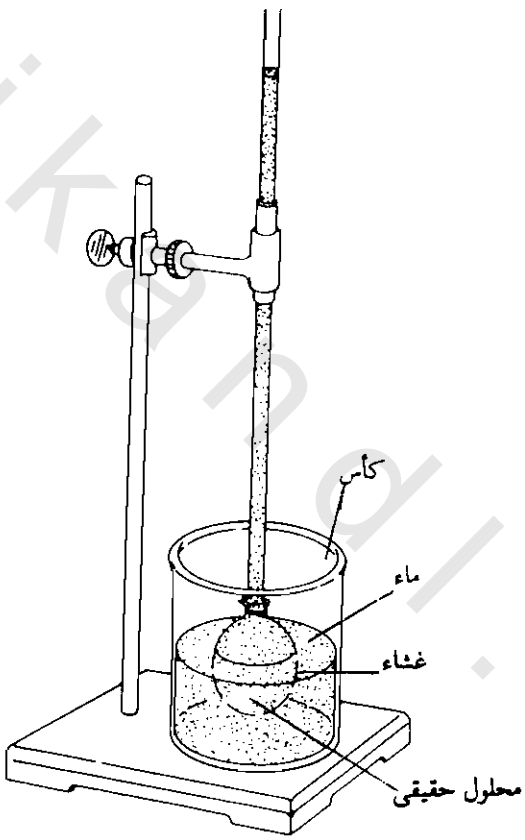


(شكل ٣٥) : الضغط الأسموزى

أ ـ يبين دخول الماء إلى محلول السكر فى القمع خلال غشاء شبه منفذ

ب ـ يبين منع الماء من النفاذية إلى محلول للسكر فى القمع وذلك بضغط سطح محلول السكر

يمكن شرح الضغط الأسموزى وذلك بتجربة بسيطة هى تجربة الأسمومترosmometer (شكل ٣٦) . يعتبر الأسمومتر عبارة عن حجرة أو كيس جدارة شبه منفذ ويتم لصق وتوصيل الغشاء بأنبوبة شعرية أو بمانومترmanometer . يتم ملأ الكيس بمحلول مثل محلول السكر. يعتبر الضغط الأسموزى من الصفاتcolligative أى التى تعتمد على عدد جزيئات الذائبات فى المحلول ولاتعتمد على نوع هذه الذائبات. يتم وضع الأسمومتر فى كأس به ماء مقطر حيث قيمتها صفر ونتيجة لذلك فأن الماء ينساب من الكأس إلى الأسمومتر. يمكن قياس الضغط الهيدروستاتيكىhydrostatic pressure الناتج عن الزيادة فى حجم الماء فى الأسمومتر بواسطة مقدار أرتفاع الماء فى المانومتر. وعند حدوث حالة الأتزان أى توقف أرتفاع الماء فى المانومتر فأن الأتزان أى درجة أرتفاع عمود الماء يتوقف على تركيز محلول السكر أى عدد جزئيات السكر.



(شكل ٣٦) : عند وضع محلول من السكروز فى الحجرة وماء نقى فى الكأس فأن الضغط الأسموزى يكون ٢٣,٤ بار عند درجة حرارة الغرفة ٢٠ درجة مئوية عند الاتزان

يعتبر الضغط الهيدروستاتيكى عند الأتزان هو الضغط الأسموزى. أما الضغط الهيدروستاتيكى الناتج عن وجود الماء فى الكيس أو الحجرة أو الخلية فيسمى ضغط الأنتفاخ turgor pressure. وتبعا لذلك فأن تعريف الضغط الأسموزى هو قيمة الضغط الهيدروستاتيكى الموجود فى الكيس أو الحجرة أو الخلية أو فى الأسمومتر عندما يكون المحلول الموجود فى هذه الأجزاء فى حالة أتزان مع الماء النقى. يعتبر التعريف مماثل تماما للتعريف السابق وهو عبارة عن الضغط اللازم لمنع أنسياب جزيئات الماء من الماء النقى إلى المحلول عبر غشاء شبه منفذ أو أختيارى النفاذية.

ولذلك فأنه من الأهمية بمكان التمييز بين ضغط الأنتفاخ وقد سبق تعريفه وبين الضغط الأسموزى حيث أن ضغط الأنتفاخ الموجود فى أى زمن فى الكيس أو الحجرة أو الخلية أو الأسمومتر هو عبارة عن الضغط الهيدروستاتيكى للماء فى أى زمن ولكن الضغط الأسموزى هو القيمة العددية numerical value للضغط الهيدروستاتيكى عند الأتزان أى لابد أن يكون عند الأتزان equilibrium .

أضافة ذائبات إلى الماء يسبب خفض الطاقة الحرة لجزيئات الماء ولذلك فأنه يحدث تبعا لذلك خفض قيمة Ψ . ويمكن شرح ذلك حيث أنه فى حالة الأسموزية تنتقل جزيئات الماء من الماء النقى إلى المحلول ولذلك فأن جزيئات الماء تنساب من Ψ عال إلى Ψ منخفض وتفقد طاقة فى هذه الأثناء ولذلك فأن الطاقة الحرة free energy للماء فى المحلول أقل من الطاقة الحرة للماء النقى.

من القيم الهامة الجهد الأسموزى osmotic potential ويرمز له بالرمز Ψ_π ويمكن تقدير الجهد الأسموزى من الضغط الأسموزى π وذلك بتغيير العلامة من موجب إلى سالب. حيث أنه يمكن تقدير الضغط الأسموزى تبعا للمعادلة الآتية:

$$\pi = C\ R\ T$$

حيث أن

C التركيز moles per liter

R ثابت الغازات

T درجة الحرارة المطلقة

ولذلك فأن الجهد الأسموزى يمكن حسابه من المعادلة الآتية:

$$\Psi_\pi = - C\ R\ T$$

من المعروف أن ١ جزيئى من المحلول له Ψ_π تساوى ـ ٢١,٨ بار.

$$\Psi\pi = - (1 \text{ mol } L^{-1}).(0.08).\frac{\text{L. bar}}{\text{mol. deg}}.(273^{o})$$

$$= - 21.8 \text{ bars}$$

وبذلك يمكن حساب $\Psi\pi$ لأى محلول له تركيز معروف بالمعادلة الآتية :

$$\Psi\pi = (- 21.8) . M . (\frac{T}{273})$$

وللتطبيق فى المعادلة السابقة سنفترض وجود محلول سكروز ٠,١ جزيئى فى دجة حرارة ١٥ مئوية فأن قيمة $\Psi\pi$ تكون كما فى المعادلة التالية

$$\Psi\pi = (- 21.8) . (0.1) (\frac{288}{273}) = - 2.3 \text{ bars}$$

ملحوظة : سبق تعريف جهد الأسموز $\Psi\pi$ بأنه القيمة بالسالب للضغط الأسموزى ولذلك فأن $\Psi\pi$ أى الجهد الأسموزى أحد مكونات جهد الماء water potential ويرمز لها بالرمز Ψ . وحيث أن الذائبات فى المحاليل تسبب خفض الطاقة الحرة للماء ولذلك فأن الجهد الأسموزى يكون بالسالب دائما.

جهد الضغط Pressure potential :

فى حالة الأسمومتر السابق شرحه فأن الماء ينساب flow من الكأس إلى الأسمومتر فى وجود منحدر تدريجى لجهد الماء water potential gradient ولذلك فأن Ψ للماء فى الكأس مقدارها صفر.

$$\Psi_{\text{beaker}} = 0$$

وكما سبق شرحه فأن جهد الماء فى الأسمومتر فى وجود محلول سكروز ٠,١ وجد أنه ٢,٣- بار ولذلك فأن فرق الطاقة الحرة بين البداية والنهاية أى الفرق فى جهد الماء أو الجهد المائى بين البداية والنهاية أى بين المنبع والمصب والذى يرمز له بالرمز Ψ يمكن حسابه كما يأتى .

This the free energy difference or water potential difference between source and sink is

$$\Delta\Psi = \Psi_{\text{sink}} - \Psi_{\text{source}} = (-2.3) - 0 = - 2.3 \text{ bars}$$

وحيث أن $\Delta\Psi$ بالسالب فأن الماء يستمر فى أنسيابه من البداية source أى الكأس إلى

النهاية sink أى الأسمومتر ويستمر الحال كذلك حتى تصبح $\Delta\psi$ تساوى صفر أو يحدث تساوى ψ بين فى الكأس والأسمومتر. وفى هذه الحالة تستمر قيمة فى الكأس ثابتة ولاتتغير وهى صفر. وفى داخل الأسمومتر يتكون الضغط الهيدروستاتيكى ويزداد ليتوازن مع الضغط الأسموزى أى يساويه.

قيمة الضغط الهيدروستاتيكى أى ضغط الأنتفاخ تسمى جهد الضغط pressure potential ويرمز له بالرمز ψp . عندما ينشأ ضغط هيدروستاتيكى موجب فأن ψp تصبح موجبة. ولكن فى بعض الحالات يمكن أن تكون قيمة ψp سالبة وذلك فى حالة وجود الماء تحت ضغط أوتوتر under tension .

وفى حالة الأسمومتر السابق فأن الماء ينساب من الكأس إلى الأسمومتر حتى يصبح فى الأسمومتر صفر حيث يحدث توازن ومساواه وتعادل مع الكأس. يحدث ذلك عندما يكون جهد الضغط p.p. قيمته + ٢,٣ بار ولذلك فأن

$$\psi = \psi\pi + \psi p$$

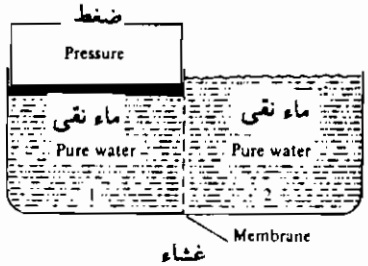
$$\psi = -2.3 + (+2.3) = 0$$

ولذلك تحدث حالة الموجب فى ψp عندما يميل الضغط الهيدروستاتيكى للتعادل مع $\psi\pi$.

يمكن شرح ماسبق بطريقة أخرى لشرح قيمة ψp (شكل ٣٧) .حيث يوجد وعائين بهما ماء نقى ويفصل بينهما غشاء. يوجد أعلى أحد الوعائين مضخة لضغط وكبس الماء. ولذلك فى البداية يكون ψ فى كلا الوعائين صفر ولذلك لايوجد أنسياب نهائى للماء no net water flow وفى حالة تشغيل المكبس لضغط وكبس الماء فى الوعاء الأيسر فأن ذلك يسبب زيادة الطاقة الحرة لجزيئات الماء فى الوعاء الأيسر أى زيادة ψ ولذلك ينساب الماء من اليسار إلى اليمين أى أن الماء ينساب ψ من عالى إلى ψ منخفض.

يمكن أن يقال أن ψp أحد مكونات ψ وهى نتيجة للضغط الهيدروستاتيكى الحقيقى وقيمه تكون عادة موجبة وهى عادة تتغير لتتوازن مع $\psi\pi$ ولكن أحيانا يمكن أن تكون سالبة.

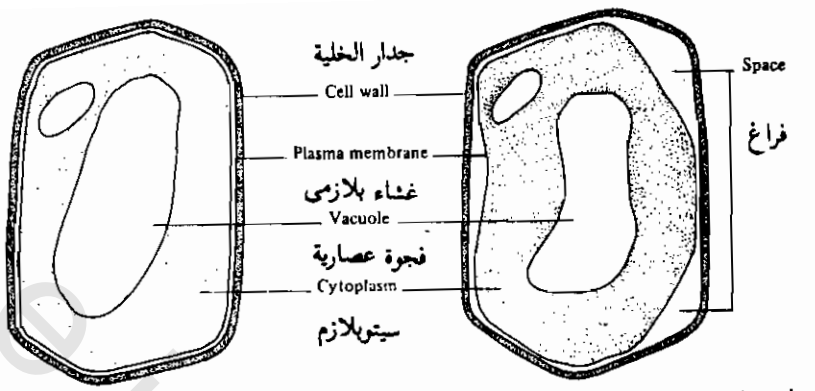
القيمة الموجبة لـ ψp تحافظ على أنتفاخ الخلايا. وجد أن المحاليل لها $\psi\pi$ وأن زيادة الماء تسبب حدوث الضغط الهيدروستاتيكى أو جهد الأنتفاخ turgor potential ويكون ذلك مقداره كبير فى الفجوات العصارية فى الخلايا. وكذلك فأن أنتفاخ الفجوات العصارية نتيجة للقيمة الموجبة لـ ψp يسبب الضغط على السيتوبلازم وأنتفاخه ضغطه على جدار الخلية مسببا تمدد جدار الخلية بدرجة محدودة ولذلك تأخذ الخلية النباتية شكلها وحجمها العادى. وعندما تصبح قيمة ψp عبارة عن صفر فهو نتيجة لفقد الخلية للماء ولذلك يحدث لهذه الخلية فى النهاية



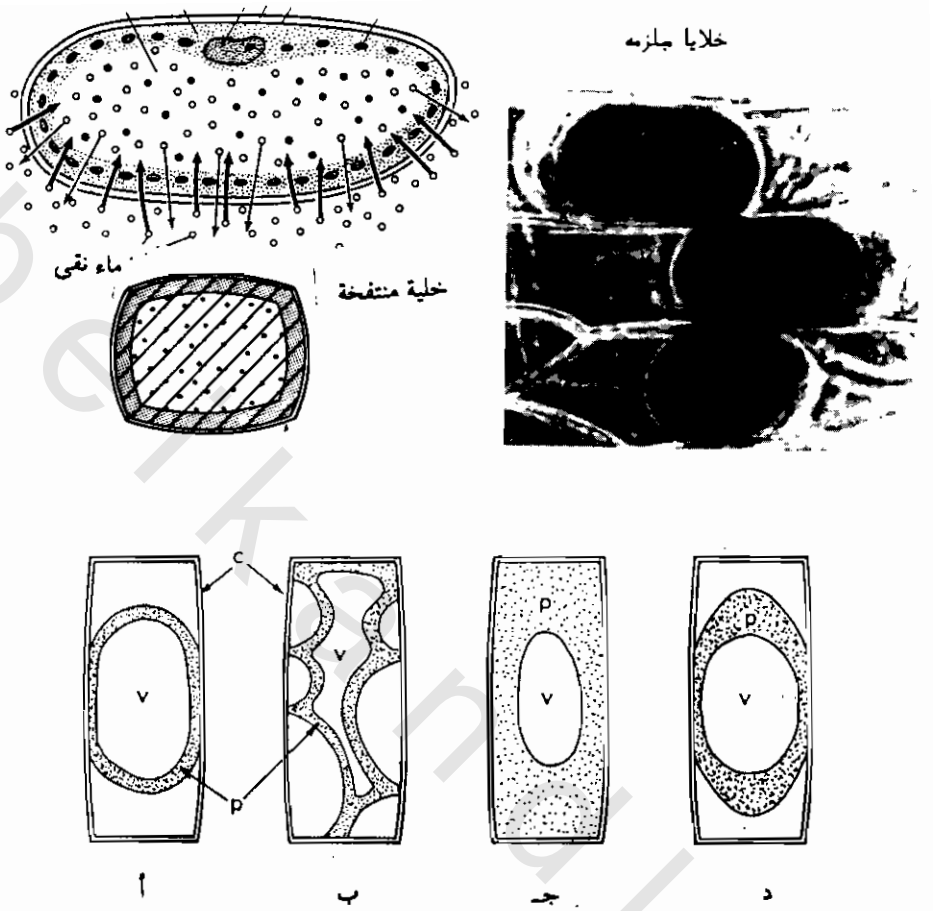
(شكل ٣٧) : الضغط وجهد الماء (الجهد المائى)
شكل يوضح أن الضغط يزيد من جهد الماء (الجهد المائى) ويسبب إنسياب الماء النقى من الإناء رقم ١ إلى الماء النقى فى الإناء رقم ٢ خلال الغشاء. قوة ضغط المكبس على الماء النقى تزيد من الطاقة الحرة للماء (ولهذا تزيد ψ) ولذلك فإن ψ_1 أكبر من ψ_2 . ولذلك فإن الماء ينساب من الحجرة ١ إلى الحجرة ٢ فى منحدر متدرج لجهد الماء.

البلزمة (شكل ٣٨). توجد عامة أشكال عديدة من البلزمة فى خلايا النبات (شكل ٣٩). أحيانا فى وجود الهواء لايحدث بلزمة للخلايا حيث أن غشاء الأكتوبلاست يكون ملتصق بجدر الخلية نتيجة التميؤ hydration. تحدث البلزمة عندما تكون ψ_p عبارة عن صفر حيث أن السيتوبلازم يبتعد عن الجدار نتيجة لفقد الماء من الفجوات العصارية للخلايا ولذلك تصبح الفجوات العصارية فى هذه الحمالة مرتخية أو مترملة flaccid . فى حالة خلايا الحيوان يمكن شرح أنتقال الماء من وإلى الخلايا على أساسا منحدر الأسموزية osmotic gradients ولكن فى خلايا النبات فأن لها جدار صلب ولذلك فى حالة خلايا النبات يجب شرح وأنتقال الماء من وإلى الخلايا على أساس منحدرات الجهد المائى water - potential gradients وفيها مكونات عديدة وهى وأيضا ψ_π

ψ_p يوضح الشكل (شكل ٤٠) كيف تتغير قيم ψ و ψ_π و ψ_p عندما يكبر حجم الخلية أى تنتفخ عند دخول الماء إليها. تزداد قيمة ψ عند دخول الماء وزيادة الماء تسبب زيادة ψ_p تزداد قيمة ψ_π حيث أن الماء الداخل إلى الخلية يسبب تخفيف تركيز العصير الخلوى أى قلة التركيز. عند أتزان الخلية مع الماء النقى فأن تساوى صفر حيث أنه عند الأتزان تكون قيمة ψ للخلية تساوى صفر.



(شكل ٣٨): رسم توضيحى يوضح خلايا مبلزمة وخلايا غير مبلزمة
فى الخلايا المبلزمة يحدث نقص فى إنتفاخ الفجوة العصارية فإن الفجوة تنقبض والأغشية البلازمية تبتعد عن جدار الخلية تاركة مساحة فارغة وفى حالة الصورة السفلية بالمجهر الإلكتروني وحيث توجد خلايا ميزوفيل لنبات pinto beans معرضة لغاز الأوزون (التكبير ٥٠,٠٠٠×). يسبب الأوزون رشح للخلية وبلزمة للخلايا (لاحظ أن الغشاء البلازمى تم إبتعاده عن جدار الخلية تاركا فراغ). التراكيب المشار إليها CF عبارة أجسام شبه متبلورة crystalloid bodies والتى تظهر نتيجة للمعاملة بالأوزون.



(شكل ٣٩) : أنواع البلزمة

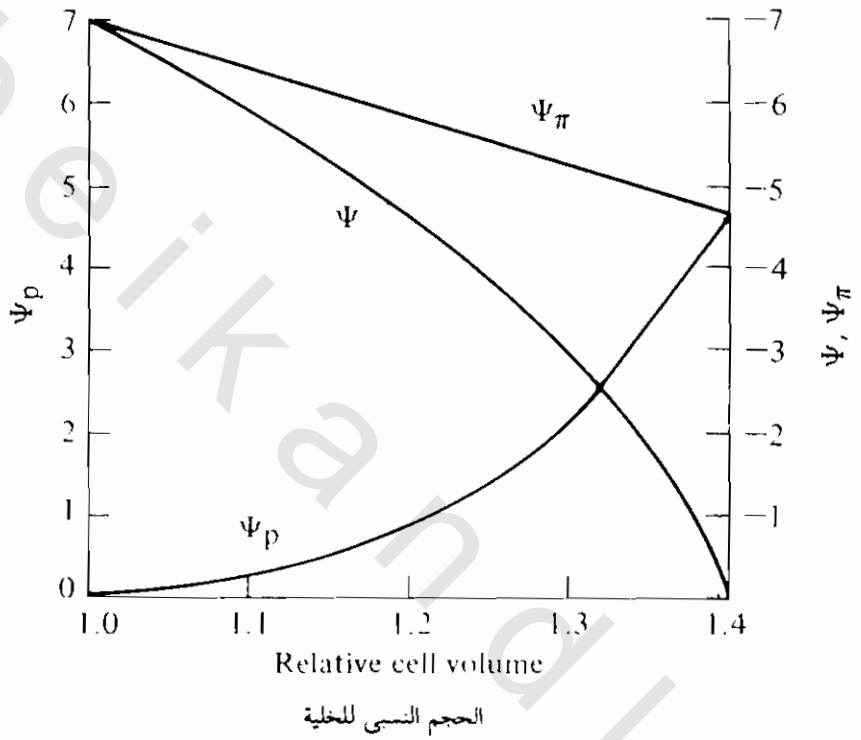
أ ـ بلزمة محدبة convex plasmolysis

ب ـ بلزمة مقعرة concave plasmolysis

جـ ـ بلزمة الغشاء الفجوى tonoplast plasmolysis

د ـ بلزمة قبعية cap plasmolysis

تحدث بلزمة الغشاء الفجوى بمعاملة الخلايا بمحاليل تحتوى ثيوسيانات البوتاسيوم وحيث ينخفض حجم الفجوة بينما يزداد السيتوبلازم فى الحجم. يعتقد أن هذا النوع من البلزمة يسب تدمير وفساد خواص إختيارية النفاذية لغشاء الأكتوبلاست (البلازماليما) . تعتبر حالة البلزمة عند طرفى الخلية . جميع حالات البلزمة السابقة عكسية أى رجعية أى يمكن إرجاعها لحالة الخلية العادية عدا حالة بلزمة الغشاء الفجوى فهى غير عكسية أى غير رجعية v. irreversible فجوة عصارية و p سيتوبلازم و c جدار.



(شكل ٤٠) : تغير جهد الماء والجهد الأسموزى وجهد الضغط
التغير فى الضغوط السابقة فى خلية ينساب إليها الماء من إناء يحتوى على ماء
حر ويزداد حجم الخلية نتيجة لذلك.

يعبر الرقم ١ على المحور السينى (حجم الخلية النسبى) للخلية المرتخية flaccid . بأستمرار إنسياب الماء إلى الخلية فإن حجم الخلية يزداد ويصبح الجهد المائى فى الخلية مقارب للجهد المائى خارج الخلية فى الوعاء الموضوع فيه الخلية. يزداد جهد الضغط نتيجة لنفاذية الماء إلى داخل الخلية وتخفيف بسيط لمحتويات الخلية مسببا أن يصبح جهد الضغط أقل سالبية. عند وصول الجهد المائى للخلية إلى صفر ومماثلا فى ذلك الماء النقى فى الوعاء فإن الماء لاينفذ إلى الخلية أى تتوقف نفاذية الماء من خارج الخلية إلى داخلها.

جهد الأدمصاص Matric potential :

هو عبارة عن أحد مكونات جهد الماء water potential وهو عبارة عن الماء المدمص على أجزاء ومكونات الخلية. أدمصاص الماء adsorption على السطوح يسبب خفض الطاقة الحرة للماء ولذلك فأن قيمة جهد الأدمصاص تكون سالبة ويرمز لجهد الأدمصاص للماء بالرمز ψ_m .

يحدث التشرب imbibition فى النبات وهو عبارة عن عملية أدمصاص للماء على السطوح الجافة أو الشبه جافة مثل الخشب والبذور الجافة وينتج عن هذه العملية تحرر كمية من الطاقة على هيئة حرارة. ولذلك عند أنبات البذور ينطلق أثناء ذلك حرارة. ولذلك فأن فقد الحرارة من الماء أثناء الأدمصاص وأيضا التشرب يعتبر مقياس مباشر للأنخفاض فى الطاقة الحرة للماء. وينتج عن التشرب أنتفاخ وهذا الأنتفاخ يكون كاف أى طاقة كافية لكسر الأحجار أو شرخها. وكان قدماء المصريون يكسرون أو يشرخون الجرانيت بواسطة ألواح خشب جافة ثم تبليلها أى بأستعمال ألواح خشب مبللة.

لايعتبر جهد الأدمصاص بنفس أهمية ψ_π و ψ_p إلا فى حالات قليلة مثل حالة البذور الجافة وربما فى حالات النباتات العصارية ذات التركيز المرتفع من المواد الهلامية. أغلب قيم ψ_m عبارة عن ٠,١ بار فى حالة كثير من النباتات.

وفى حالة التربة يعتبر ψ_m أهم عامل. يعتبر ψ_π فى حالة التربة ليس له أهمية أو قليل الأهمية عدا حالة التربة الملحية حيث أن ψ_π يكون له أهمية ملحوظة.

تأثير الجاذبية الأرضية والتيار الكهربائى

Gravitational and electrical components

عادة لاتحسب فى ψ تأثير الجاذبية الأرضية ψ_g وتأثير الكهرباء ψ_e . وربما تصبح ψ_g عامل من العوامل له تأثير فى حالة الأشجار العالية حيث أنه بزيادة أرتفاع الشجرة يمكن أن يحدث تصحيح للسرعة نتيجة للجاذبية الأرضية. وبأفتراض أن سرعة متوسطة نتيجة للجاذبية الأرضية (g) هى ٩٨٠ سم لكل ثانية٢ ولكن يكون التصحيح هو ـ ٠,٠٠٠٣١ . سم ثانية٢ لكل متر ولذلك لايتعدى مقدار التصحيح فى شجرة طولها مائة متر مقدار ٠,٠٠٣٢١ ٪ ولكن عادة يتم أهمال قوى الجاذبية الأرضية فى العلاقات المائية للنبات.

تعتبر الأسموزية الكهربائية عبارة عن طريقة يتم فيها حركة الماء عبر منحدر كهربائى electrical gradients . وحيث أن الماء ذات قطبين فأنها يمكن أن تتحرك فى حقل

كهربائى. فرق الجهد عبر الأغشية الحية هو عبارة عن ١٠٠ ملليفولت فقط. يعتبر الفولت عامل هام فى أنتقال الماء فى النبات وتبعا لذلك فأنه يأخذ فى الأعتبار عادة

عامة توجد عوامل أخرى كثيرة تؤثر على الطاقة الحرة للماء عند حساب ψ ولكن أهم العوامل فى المعادلة هى ψ_p و ψ_π ولذلك تكون المعادلة كالآتى :

سرعة أنتقال الماء

The Rate of Water Transport

القوة المحركة The driving force :

جهد الماء أو الجهد المائى ψ والذى تم تفسيره تبعا لقوانين الديناميكا الحرارية له دور فعال فى فهم أتجاه الجهد أثناء أنتقال الماء potential direction of water transport. حيث يوجد أنخفاض فى جهد الماء من المنبع إلى المصب from source to sink وحيث أن الماء تنساب من المصدر إلى المصب تلقائيا ولذلك فأن قيمة $\Delta\psi$ تم تقديرها من ψ للمنبع والمصب. ولذلك فأن $\Delta\psi$ تعتبر القوة المحركة فى حالة أنتقال الماء.

وسرعة أنتقال الماء يتم تقديرها وحسابها من عدم الأتزان فى الديناميكا الحرارية nonequilibrium thermodynamics. وسرعة أنتقال الماء يمكن التعبير عنها بما يأتى

$$dw / dt$$

يمكن أن تكون الوحدات جرام من الماء لكل ثانية أو أى وحدات مناسبة. أنسياب الماء أى dw / dt يتم التعبير عنه Jw . حيث أن Jw هو عبارة هن حجم الماء المنساب عبر مساحة معينة من السطح لكل زمن معين ومثال ذلك جم ماء لكل سم مربع من سطح النسيج النباتى فى الثانية.

أنسياب الماء من خلية إلى أخرى تعبر عن مدى نفاذية الغشاء المعين للماء ويعبر عنها L_p أن القوة الدافعة للماء للأنتقال driving force for water transport ويرمز لها $\Delta\psi$. ولذلك فأن أنسياب الماء يمكن التعبير عنه بالمعادلة الآتة :

$$J_w = L_p \, \Delta\psi$$

وحيث أن

$$\psi = \psi_p + \psi_\pi$$

$$\Delta\psi = \Delta\psi_p + \Delta\psi_\pi$$ فأن

حيث أن Δ تعبر عن الفرق فى كل جهد بين المصدر والمنبع والمصب source and sink. ولذلك فأن أنسياب الماء أى J w

$$J_w = L_p\ (\Delta\psi_p + \Delta\psi_\pi)$$

توضح المعادلة السابقة كيفية أنتقال الماء بين الخلايا أو الأنسجة أو من الخارج إلى داخل النبات وذلك مع الأخذ فى الأعتبار أن الأغشية الخلوية أختيارية النفاذية تماماtruly differentially permeable. ولكن ليس ذلك هو حقيقة الوضع فى النبات حيث أن بعض الأغشية ترشح بعض الذائبات leaky with respect to solutes. قليل جدا من الذائبات تطرد كلية من خلايا النبات أو تحفظ تماما داخل خلايا النبات. يتم نقل الجلوكوز والسكروز بسهولة داخل النبات وأيضا بعض الأيونات مثل الكلور والكبريتات والصوديوم والبوتاسيوم بينما بعض المركبات تنتقل فى داخل النبات بدرجة محدودة مثل السكريات الكحولية sugar - alcohols مثل المانيتول والسربتول. ينخفض الضغط الأسموزى تبعا لدرجة فقد الغشاء لخاصية النفاذية الاختيارية للذائبات ولذلك فأن أى رشح للغشاء leakiness يسبب تغيير فى القيمة النظرية للضغط الأسموزى.

معامل الأنعكاس The reflection coefficient :

درجة نفاذية الغشاء لمركب معين يمكن التعبير عنها بالمعادلة الآتية

أى عن النسبة بين الجهد الأسموزى الفعلى ψ_π^a والجهد الأسموزى النظرى ψ_π^t

$$\sigma = \frac{\psi_\pi^a}{\psi_\pi^t}$$

فى حالة عندما تكون قيمة σ هى واحد فأن الغشاء لن يسمح للذائبات تنفذ أطلاقا ولذلك فأن الجهد الأسموزى الفعلى يساوى تماما الجهد الأسموزى النظرى. وعند معرفة قيمة σ للذائب فأن ψ_π^a الحقيقية أى الفعلية يمكن حسابها من المعادلة الآتية وطبعا قيمة القيمة النظرية تكون ψ_π^t معلومة

$$\psi_\pi^a = \sigma . \psi_\pi^t$$

تعتبر σ هى قيمة معامل الأنعكاس وهى معروفة لكثير من المركبات. ويوضح جدول رقم ٣ بعض قيم σ لغلاف البلاستيدة الخضراء فى البسلة

(جدول ٣) : بعض معاملات الأنعكاس لمركبات غلاف البلاستيدة الخضراء

الذائبـــات	قيمة
السكروز	١
erythritol	٠,٩
جليسرول	٠,٦٣
أيزوليوسين	٠,٣٣
ألانين	٠,٠١

ولذلك يمكن أستعمال معادلة أخرى مناسبة للتعبير عن أنسياب الماء من مكان إلى آخر.

$$J_w = L_p (\Delta\psi_p + \sigma\Delta\psi_\pi)$$

يعتبر L_p هو مقدار أو قيمة نفاذية الماء عبر الغشاء.

وكلما زادت النفاذية كلما زاد أنسياب الماء وتأخذ هذه المعادلة فى الأعتبار قوة الحركة driving force أى $\Delta\psi$ حيث يعبر عنها بأنها $\Delta\psi_p + \Delta\psi_\pi$

المـاء الجوى Atmospheric water :

يتكون الجو حول الأرض من خليط من أحدى عشر غاز وبخار ماء وذلك كما فى الجدول رقم ٤ . حيث يعتبر النيتروجين أكثر الغازات أنتشارا وهو ٧٨٪ من الجو ويلى ذلك الأوكسجين ٢١٪. تركيز الأرجون حوالى ١٪ وتركيز ثانى أكسيد الكربون ٠,٠٣ أما الغازات الأخرى فأنها توجد بكميات أثرية. يحتوى الغاز الملوث على كميات مختلفة من الأيدروجين والفلوريد وثانى أكسيد الكربون وأكاسيد النيتروجين والأوزون ومركبات عضوية معقدة. كثافة الهواء عند درجة حرارة وضغط قياسية S T P هى ١,٢٨ ملليجرام سم٣.

تختلف كمية الماء فى الهواء ولكنها تكون فى المتوسط بين ٠,٠٢ ٪ إلى ٠,٤ ٪ بالوزن. وفى حالة أعتبار المتوسط ٢,٢٪ فأن متوسط الضغط البخارى عند S T P هو ٢ ملليبار mbar تبعا لقانون

(جدول ٤) : النسبة المئوية للغازات فى الهواء الجاف عند مستو سطح البحر

نـوع الغـاز	٪
نيتروجين	٧٨,٠٩
أوكسجين	٢٠,٩٥
أرجـــون	٠,٩٣
ثانى أكسيد الكربون	٠,٠٣
نيـــون	$١,٨ \times ١٠^{-٣}$
هيليوم	$٥,٢٤ \times ١٠^{-٤}$
كريبتون	١×١٠^{-٤}
أيدروجين	٥×١٠^{-٥}
زينون	٨×١٠^{-٦}
أوزون	١×١٠^{-٦}
رادون	٦×١٠^{-١٨}

Raoult's lawأى تم حسابه بهذا القانون. ويعتبر الضغط البخارى الحقيقى أى الفعلىactual vapor pressure هام للعلاقات المائية للنبات حيث أن البخر من سطح النبات هو نتيجة للفرق بين الضغط البخارى للماء فى النبات والضغط البخارى للماء فى الجو.

كمية الماء فى الهواء يعبر عنها بالرطوبة النسبية relative humidity . وهى عبارة عن النسبة بين كمية الماء فى الهواء وبين كمية الماء التى يمكن أن يتشبع بها الهواء. وحيث أن كمية الماء فى الهواء تزداد بارتفاع درجة الحرارة فلابد من تقدير الحرارة لتقدير الرطوبة النسبية ويمكن التعبير عن الرطوبة النسبية بالمعادلة الآتية.

$$\% \text{ RH} = \frac{e}{e^o} \cdot 100$$ أى النسبة المئوية للرطوبة النسبية.

حيث أن e عبارة عن الضغط البخارى للماء فى الهواء عند درجة حرارة معينة وأن e^o عبارة عن الضغط البخارى للماء النقى عند درجة الحرارة المعينة .

من المعروف أن الضغط البخارى للماء النقى عند S T P هو ٦,١ ملليبار mbar وحيث أن متوسط الضغط البخارى للماء فى الجو عند S T P هو ٢ ملليبار mbar ولذلك فأن المتوسط للرطوبة النسبية على مستوى العالم هى ٣٢,٨٪.

$$\frac{2.0 \text{ mbar}}{6.1 \text{ mabar}} \quad (100) = 32.8\ \%$$

يزداد الضغط البخارى زيادة exponentially بزيادة درجة الحرارة (شكل ٢٥). لايزداد الضغط البخارى للماء فى الهواء exponentially مع زيادة درجة الحرارة لأن الهواء يتمدد أيضا تبعا لقانون الغازات gas law يعوض تخفيف الماء زيادة الضغط ولذلك فأنه فى المعتاد أن تكون درجة الرطوبة النسبية ثابتة أثناء النهار والليل فى الهواء العادى فى منطقة معينة فى زمن معين.

يصبح الهواء جاف تماما فى المناطق المرتفعة عن سطح البحر بدرجة كبيرة. ومثال ذلك أن درجة الضغط البخارى على قمة أعلى جبل فى الولايات المتحدة (أرتفاعه ٤٤٢٠ متر) تقل من ٢ ملليبار إلى ١,٢ ملليبار وأيضا درجة الضغط البخارى على قمة أعلى جبل على الأرض وهو جبل إفرست Everest (أرتفاعه ٨٨٥٠ متر) فأن الضغط البخارى يصبح ٠٦٢, ملليبار. يعتبر هذا النقص هام عند زراعة النباتات على المرتفعات .

قيـــاس Ψ و Ψ_p و Ψ_π

أولاً : جهد الماء Water Potential

تعتبر الطرق المستعملة لتقدير جهد الماء هى طرق أتزان equilibrium methods. ولتقدير أو قياس ذلك فى الأنسجة يكون بأستعمال محلول جهد مائى water potential معروف.

التغير فى الوزن أو الحجم Weight or volume change :

يتلخص العمل فى القياسات والتجارب هو أستخدام سلسلة من محلول معروف فيها جهد الماء w.p. يتم ذلك بأستعمال محاليل السكروز أو المانيتول أو كلوريد صوديوم أو كلوريد كالسيوم

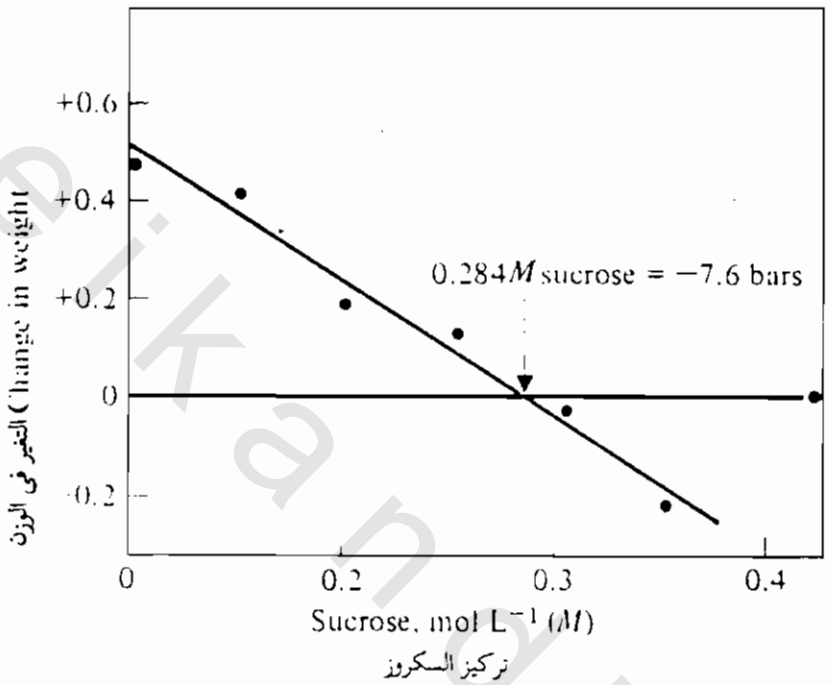
لها جهد مائى معروف وفى حالة المحاليل الموجودة فى حيز مفتوح غير مقيد حر فأن جهد الماء بعد فترة يساوى الجهد الأسموزى للمحلول فى الحيز المفتوح.

يوجد فى جدول رقم ٥ الجهد الأسموزى لمحلول السكروز.

(جدول ٥) : الجهد المائى (بار) لمحاليل سكروز عند ٢ درجة مئوية

M جزيئى	Ψ	M جزيئى	Ψ
0.0	0.0	1.0	- 34.6
0.1	- 2.64	1.1	- 39.8
0.2	- 5.29	1.2	- 45.4
0.3	- 8.13	1.3	- 51.6
0.4	- 11.11	1.4	- 58.4
0.5	- 14.31	1.5	- 65.8
0.6	- 17.77	1.6	- 73.9
0.7	- 21.49	1.7	- 83.0
0.8	- 25.54	1.8	- 93.2
0.9	- 29.70	1.9	- 104.5

عندما يوضع النسيج أو الجزء النباتى فى المحلول المجهول الجهد الأسموزى فأنه من المفروض أن يحدث أنتقال للماء من داخل النسيج النباتى للخارج أو العكس تبعا لتركيز المحلول الخارجى لكى تحدث حالة أتزان أى النتيجة هى دخول أو خروج الماء من النسيج أو الجزء النباتى ويكون ذلك فى الأتجاة لحدوث أتزان بين المحلول الخارجى والنسيج أو الجزء النباتى. وفى حالة النسيج الذى يكون له جهد مائى أعلى من المحلول الخارجى فأن الماء ينتقل من داخل النسيج إلى المحلول و تبعا لذلك يقل وزن النبات. والعكس صحيح فى حالة الأنسجة التى لها جهد مائى منخفض فأن الماء ينتقل من المحلول إلى الأنسجة أو الأجزاء النباتية ولذلك يزيد وزن النبات. يمكن عمل شكل يبين التغيير فى الوزن مع مايقابله من جهد الماء فى المحلول وذلك فى صورة منحنى بيانى يسمى منحنى قياسى standard curve (شكل ٤١). وبذلك يمكن بعد تقدير وزن الجزء النباتى بعد



(شكل ٤١) : التغير فى الوزن مع التغير فى تركيزات محلول السكروز

دياجرام يوضح التغير فى وزن نسيج درنات البطاطس عند وضعها فى تركيزات أسموزية مختلفة من محلول السكروز. التركيز الأسموزى للسكروز يعبر عنه بالبار عند نقطة عدم التغير فى الوزن (خط الصفر) مساو للجهد المائى لأنسجة البطاطس. فى هذه التجربة لايحدث تغير فى وزن نسيج البطاطس عند وضعها فى محلول سكروز ٠,٢٤ جزيئى. عند وضع النسيج فى محلول مخفف يزداد الوزن لدخول الماء والعكس صحيح عند وضعها فى محلول مركز. التركيز ٠,٢٤٨ جزيئى يساو جهد أسموزى – ٧,٦ بارات وبالتالى فإن الجهد المائى لدرنات البطاطس هو – ٧,٦ بارات.

التجربة وتقدير الزيادة فى الوزن أو نقصها يمكن معرفة الجهد المائى لمحلول خلايا الجزء النباتى من المنحنى القياسى. وفى حالة النسيج النباتى الذى لا يمتص ماء أو يفقد ماء يعتبر الجهد المائى له مساو تماما الجهد المائى للمحلول أى

$$\Delta\psi = \psi \text{ tissue} - \psi \text{ solution} = 0$$

أى أن

$$\psi \text{ النسيج} = \psi \text{ المحلول}$$

وفى هذه التجارب ليس من الضرورى الأنتظار حتى حالة الأتزان حيث يجب الأنتظار حتى فترة مناسبة تتراوح عادة من عشرون دقيقة إلى ساعة عادة ولكنها قد تزيد عن ذلك حيث يتوقف ذلك على نوع النسيج المستعمل ودرجة نفاذيته ومثال ذلك أن الأوراق الجلدية ذات الكيوتيكل السميك فأنها تحتاج ماء أكثر من الأوراق العادية ذات الكيوتيكل الرقيق.

يستعمل فى هذا الصدد طرق كثيرة أهمها ما يأتى :

١ـ طريقة الصبغة The dye method :

تم عمل هذه الطريقة بواسطة العالم الروسى شارداكوف Chardakov ويمكن أن تسمى طريقة الصبغة البروسية. حيث يوضع النسيج فى عدد من أنابيب الأختبار تحتوى على سلسلة من التركيزات لها جهد أسموزى معلوم ثم تترك فترة لحدوث الأتزان. أساس هذه الطريقة أن المحاليل الخارجية التى ستكتسب ماء من النسيج النباتى سيحدث لها إنخفاض فى كثافتها والعكس صحيح فى حالة المحاليل الخارجية التى ستفقد ماء حيث تصبح أكبر فى درجة كثافتها. وبعد عمل التجربة فأن درجة تغيير كثافة المحلول فى كل أنبوبة يمكن تقديرها بأخذ قطرة من المحلول قبل بداية التجربة أى المحلول الأصلى وصبغها بصبغة مناسبة مثل أزرق المثيلين ثم وضع هذه القطرة المصبوغة فى مركز المحلول بعد التجربة بواسطة ماصة. عند سقوط القطرة يعنى ذلك أن كثافة المحلول أنخفضت أى أن الجزء النباتى فى هذا المحلول له جهد مائى عال وفقد ماء. والعكس صحيح فى حالة أرتفاع القطرة إلى سطح المحلول يعنى ذلك أن المحلول الخارجى فقد ماء وأصبح أعلى كثافة. وفى حالة المحلول الذى لا يحدث فيه تغير فى الكثافة يكون له جهد مائى مساو للجهد المائى للجزء أو النسيج النباتى.

يمكن عمل هذه الطريقة فى الحقل بعمل مجموعتين أى سلسلتين من التركيزات أحداهما مصبوغة بأزرق المثيلين والأخرى تستعمل فى التجربة لأختبار الأنسجة أو الأجزاء النباتية. يمكن أستخدام هذه الطريقة فى المعمل وتكون لها درجة من التقدير الكمى وذلك بأستعمال

. refractometer

٢ ـ طريقة أتزان الضغط Pressure equilibrium :

تتلخص هذه الطريقة فى أستخدام أدوات أو أجهزة يمكنها تقدير جهد الماء فى الأنسجة وذلك بعمل ضغط بدرجة معينة يكون مساو لجهد الماء فى النسيج النباتى .

وأبسط صور عمل ذلك هو تعريض الجزء النباتى لضغط حتى يتم خروج الماء ويكون الجزء النباتى ورقة أو جزء من ساق آلخ. ولذلك فأن الضغط اللازم لخروج الماء من النسيج يكون مساو لجهد الماء فى العضو النباتى . ومن أفضل الأدوات المستخدمة فى ذلك هو جهازScholander bomb (شكل ٤٢). حيث يوضع ورقة أو ساق فى حجرة الضغط وفيها عنق الورقة أو قمة الساق المقطوعة معرضة إلى أعلى خارج حجرة الضغط. يتم أحتفاظ الجزء النباتى للماء بقوة معينة مقدرة بالبار مساوية لجهد الماء. يتم زيادة الضغط فى الحجرة حتى بداية خروج الماء من قمة الساق أو العنق وفى هذه الحالة وعند هذه الدرجة يكون هذا الضغط مساو لجهد الماء فى الجزء أو النسيج النباتى.

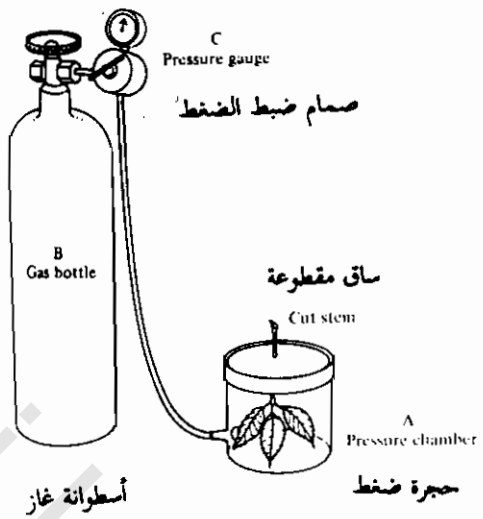
ومن عيوب هذه الطريقة موت أو ضغط وإهتراء الأنسجة نتيجة الضغط وأيضا المضاعفات والمشاكل نتيجة لدفع الماء خلال الخلايا والأنسجة. ومن محاسن هذه الطريقة أنها مناسبة وملائمة ويمكن الأعتماد عليها بدرجة كبيرة. كما يمكن أستعمال الجهاز فى الحقل والدراسات الحقلية.

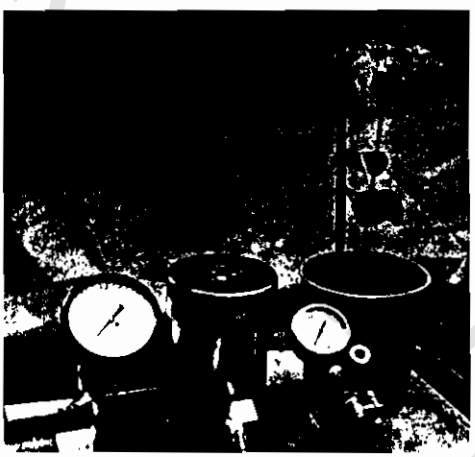
٣ ـ طريقة أتزان البخار Vapor equilibrium :

تعتبر الطريقة المميزة لقياس الجهد المائى. حيث تعتمد هذه الطريقة على تبادل بخار الماء بين النبات والجو. أدق الطرق المستعملة فى ذلك هى أستعمال thermocouple psychrometer لتقدير الضغط البخارى. يحتوى هذا psychrometer حجرة ذات درجة حرارة معينة تحفظ بداخلها العينة النباتية وأيضا يوجد بداخل الحجرة ترمومترين كل منهما ذو أنتفاخ زجاجى أحدهما مبلل والآخر جاف thermocouple وذلك لتقدير الرطوبة النسبية فى داخل الحجرة حول النسيج يتم أخذ القياسات عندما تكون رطوبة الحجرة فى أتزان مع رطوبة النسيج. وفى هذه الحالة يكون جهد الماء للحجرة مساو لجهد الماء فى النسيج أو العضو النباتى.

حيث توضع قطرة من الماء على الأنتفاخ المبلل للترمومتر ثم تقاس الرطوبة النسبية فى الحجرة والتى تحتوى النسيج النباتى وذلك بدرجة تبريد الأنتفاخ الزجاجى فى الأنتفاخ المبلل. تعتبر هذه هى طريقة psychrometer لتقدير الرطوبة النسبية. ويتم تقدير الجهد المائى بالمعادلة الآتية

$$\Psi = RT \ \ln \frac{e}{e^o}$$





(شكل ٤٢): جهاز شولاندر لقياس الجهد المائى

يتم وضع ساق مقطوع أو ورقة مقطوعة فى غرفة ضغط A مع تعريض الطرف المقطوع للخارج يتم عمل ضغط بالحجرة بواسطة نيتروجين من الأنبوبة B حتى يظهر السائل على السطح المقطوع. كمية الضغط (يمكن قراءتها على الصمام C) اللازمة لخروج السائل من الأنسجة يفترض أنها تساوى الجهد المائى للنسيج.

حيث أن e / e^o الرطوبة النسبية.

ومن عيوب الطريقة أن الأملاح أو التراب أو القذارة الموجودة على النسيج تسبب قراءات خاطئة. وأيضا يجب ضبط درجة حرارة الغرفة بدقة حتى ٠,٠٠١ درجة مئوية. وعيب ثالث أن الأتزان بين الرطوبة فى الحجرة والعينة يأخذ وقت طويل جدا. ومما هو جدير بالذكر أنه توجد أدوات أو أجهزة أخرى مشابهة تحتاج إلى دقة أقل لضبط درجة الحرارة وأيضا يمكن معايرتها بقياس سرعة تبريد الأنتفاخ الزجاجى على هيئة تبخير فى الحجرة. يمكن أستعمال الأجهزة الأخيرة فى الحقل لأن ضبط الحرارة بدقة كبيرة غير مطلوب وأيضا لاتحتاج إلى وقت طويل للأتزان.

ثانيا : الجهد الأسموزى

Osmotic Potential

توجد طرق عديدة لتقدير الجهد الأسموزى وهى ما يأتى :

١ـ طريقة البلزمة The plasmolytic method :

تعتمد هذه الطريقة على إيجاد محلول قياس له جهد أسموزى يسبب بلزمة مبتدئةincipient plasmolysis للخلية. وفى حالة الخلايا لابد من وجود ٥٠٪ من الخلايا تكون ذات بلزمة مبتدئة ولذلك لابد من فحص الخلايا مباشرة ولذلك لابد من أستعمال أنسجة تظهر فيها البلزمة بوضوح مثل أوراق الأيلوديا أو أوراق نبات الريو *Rheo* أو خيوط طحلب الأسبيروجيرا. يمكن تقدير نسبة ٥٠٪ من رسم المنحنى وأستنتاج نسبة ٥٠٪ من الخلايا كما فى طريقة البلزمة التى سيلى شرحها. عند البلزمة تكون قيمة الجهد الأسموزى هى صفر أى أن $\psi = \psi_\pi$ وفى هذه الحالة فأن المحلول القياسى يساوى الجهد الأسموزى للنسيج.

٢ـ الطريقة الكريوسكوبية The cryoscopic method :

يعتبر الجهد الأسموزى خاصية colligative أى أنها تتوقف على عدد الجزئيات ولذلك فأنه يمكن قياس أى صفة colligative بواسطة ضغط البخار حتى نقطة التجمد. أسهل الطرق فى هذا الصدد هى قياس نقطة التجمد وذلك كما تم شرحه فيما سبق حيث أن محلول واحد جزيئى 1 molal يسبب خفض نقطة التجمد ١,٨٦ درجة.

وللقيام بعمل هذه الطريقة يجب أستخلاص العصير الخلوى من النسيج ومن أفضل الطرق فى ذلك هى دفع المحلول خارج الخلايا تحت ضغط أو يمكن سحق الخلايا وأستخلاص المحلول ولكن الأخيرة غير مفضلة. ثم تجرى عملية التبريد لعصارة النبات ويمكن حساب الجهد

الأسموزى للمحلول من المعادلة الآتية.

$$\psi_\pi = \Delta P_f \cdot \left(\frac{-22.7}{1.86}\right)$$

وفى المعتاد يتم معايرة وتقدير المحاليل بالنسبة لنقطة التجمد أى معايرة محاليل قياسية معروفة ومقدر لها نقطة التجمد.

٣ـ طريقة الضغط البخارى The vapor - pressure method:

حيث أن الضغط البخارى صفة colligative فأنه يستخدم فى تقدير الجهد الأسموزى يمكن أستخدام طريقة أتزان البخار vapor - equilibrium والتى تسمى الطريقة السيكرومترية psychrometric method والتى سبق شرحها فى طرق تقدير جهد الماء. يمكن كسر وتمزيق أغشية الخلايا النباتية فى النسيج وذلك بواسطة التجميد السريع quick - frozen حيث أن التجميد يسبب تمزيق أغشية الخلية. يسبب التجميد ترهل وتمزيق الخلايا وبذلك يستبعد جهد الضغط pressure potential. ولذلك فأن $\psi_\pi = \psi$ ولذلك فأنه يمكن تقدير الجهد الأسموزى مباشرة.

ثالثا : جهد الأدمصاص
Matric Potential

يعتبر تقدير جهد الأدمصاص من الصعوبة بمكان. يحتوى مخلوط السيتوبلازم والعصير الخلوى على عديد من الغرويات والأسطح الغروية والتى تدمص الماء ولذلك فأن تقدير الجهد الأسموزى يشمل جهد الأدمصاص حيث أن أدمصاص الماء على مكونات الخلية سيقلل من ضغط البخار v.p. . ولذلك فأن تقدير الجهد الأسموزى وجهد الأدمصاص لايمكن التمييز بينها بالطرق العادية. وفى حالة وجود جهد الأمصاص فقط دون الجهود الأخرى مثل جهد الماء والجهد الأسموزى فأن الطرق المستخدمة فى تقدير الجهود الأخرى تستعمل فى تقدير جهد الأدمصاص .

وفى حالة جهد الأدمصاص على حبيبات التربة فأنه يمكن قياسه بواسطة الضغط أى توجيه ضغط إلى حبيبات التربة لأنتزاع الماء المدمص من حول حبيبات التربة الغروية أو من حول التربة الغروية. وفى هذه الحالة فأن الضغط اللازم لتحرير الماء المدمص من حول حبيبات التربة يساوى تماما جهد الأدمصاص. يمكن أتباع طرق مشابهة لتقدير جهد الأدمصاص لغرويات النبات مثل الصموغ والمواد الهلامية mucilages داخل الخلايا.

رابعا : جهد الضغط
Pressure Potential

تقدير جهد الضغط من أصعب بل أصعب الجهود تقديرا. وفى الطـــريقة العادية يتـــم تقدير ψ و ψ_π ثم يتم حساب جهد الضغط تبعا للمعادلة الآتية.

$$\psi_p = \psi - \psi_\pi$$

وهذه هى الطريقة الوحيدة الدقيقة لتقدير جهد الضغط ولذلك يلزم تقدير دقيق لقيمة كل من ψ_π و ψ .

توجد طرق أخرى ولكن من الصعب تطبيقها. توجد طرق فيها يتم المحاولة لقياس جهد الضغط وذلك بأستعمال خلايا نباتية كبيرة الحجم وربط هذه الخلايا بواسطة مانومترات صغيرة micromanometers ومولدات ضغط pressure transducers . تعتبر هذه الأجهزة كبيرة الحجم.

obeikandl.com

obeikandl.com

الباب العاشر
فسيولوجى الثغور وتبادل الغازات

Gas Exchange and Stomatal Physiology

من أهم الصفات الفسيولوجية للنبات هي تبادل الغازات بين الأوراق والجو المحيط. ومن أهم الغازات في هذا الصدد هي الأوكسجين وثاني أوكسيد الكربون. ومن هذه الصفات أيضا فقد بخار الماء عن طريق الثغور ليحدث الأتزان في الماء للنبات ويحدث ذلك عن طريق النتح. يحدث هذا التبادل خلال ثقوب صغيرة موجودة في النبات وتسمي هذه الثقوب بالثغور stomata والمفرد ثغر stoma والترجمة الأنجليزية لهذا الكلمة هى mouth أى فم. تعتبر الثغور أبواب أو مداخل رئيسية لدخول ثاني أوكسيد الكربون أثناء البناء الضوئى وأيضا لخروج بخار الماء عن طريق النتح. وحيث أن تبادل الغازات يلعب دور رئيسى فى فسيولوجيا النبات فأن الدراسة المستفيضة لفسيولوجى الثغور وأساسيات تبادل الغازات تعتبر من الأهمية بمكان لفهم فسيولوجيا النبات.

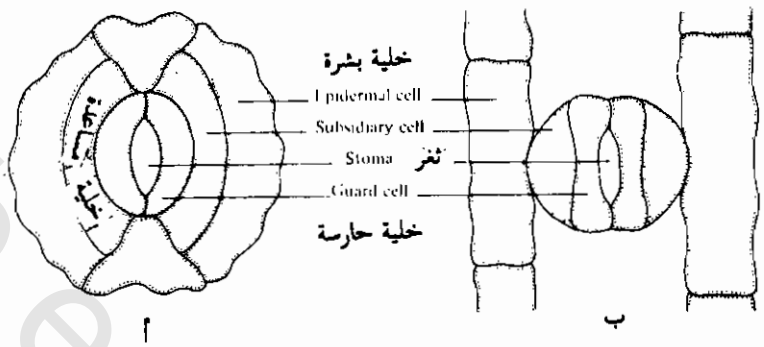
نبذة عن الثغور :

توجد الثغور علي سطح النبات علي الأجزاء المعرضة للهواء ولذا فهي لاتوجد على الجذور ولذلك فأنها توجد على الأوراق أساسا وبكثرة ولكنها توجد أيضا على السيقان والأجزاء الزهرية والثمار. توجد الثغور على جميع النباتات عدا الطحالب والفطريات ولذلك فهو توجد على النباتات الزهرية وعاريات البذور والتيريديات والحزازيات.

ويختلف عدد الثغور بأختلاف النبات ونوعه وبيئته. وفى المعتاد أن يكون معدل وجود وأنتشار وتوزيع الثغور هو عشرة آلاف ثغر لكل سنتيمتر مربع من سطح الورقة. ولكن في كثير من النباتات الصحراوية يقل المعدل عن ذلك ومثال ذلك التين الشوكى والصبارات و*Sedum* ونبات الثلج فأن معدل التوزيع يكون ألف لكل سنتيمتر مربع ولكن فى بعض النباتات متساقطة الأوراق قد يزيد معدل التوزيع حيث يصل إلى مائة ألف ثغر لكل سنتيمتر. عادة يكون عدد الثغور على السطح العلوى أعلى من عدد الثغور على السطح السفلى. عادة أيضا تفتح الثغور نهارا وتغلق ليلا. يعتبر للثغور دور بارز فى فسيولوجى النبات حيث أنها تنظم عملية تبادل الغازات.

الشكل الظاهرى للثغور :

يتكون الشكل الظاهرى للجهاز الثغرى stomatal apparatus من خليتين حارستين تحيطان بالثغر وخليتين مساعدتين subsidiary cells ويوجد أسفل الثغر تجويف تحت الثغر (شكل ٤٣).



(شكل ٤٣): أشكال الثغور
أ ـ خلايا حارسة كلوية الشكل لنباتات ذات الفلقتين
ب ـ خلايا حارسة دمبلية الشكل لنباتات ذات الفلقة

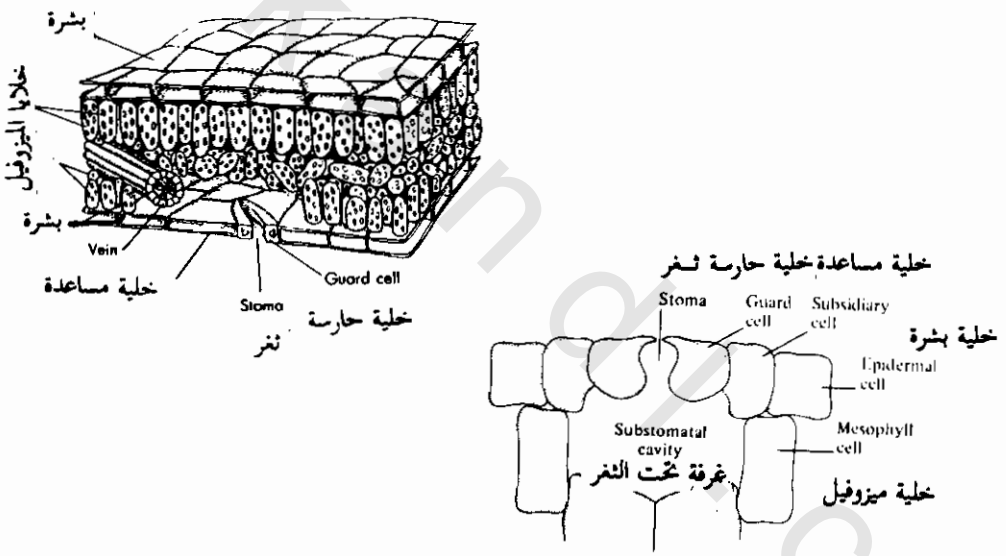
توجد أشكال مختلفة من الخلايا الحارسة ويوجد نوعان رئيسيان وهما خلايا كلوية الشكل kidney shaped وخلايا دمبلية الشكل dumbell - shaped كما فى النجيليات. تحتوى الخلايا الحارسة على نواة مميزة كبيرة وبلاستيدات صغيرة بينما لاتحتوى خلايا البشرة الأخرى على بلاستيدات خضراء. تحتوى الخلايا الحارسة على محتويات أخرى وهى بذلك تماثل الخلايا العادية. توجد خيوط بلازموديزماتا قليلة العدد وأحيانا لاتوجد لربط الخلايا الحارسة بالخلايا المساعدة. وبالرغم من ذلك تكون الجدر الجانبية بين الخلايا الحارسة وبين الخلايا المساعدة رقيقة فأن عملية نقل المواد لا تحتاج بذلك إلى وجود روابط بين الخلايا cellular connections.

الخلاية الحارسة لها جدار سميك ناحية فتحة الثغر والعكس صحيح حيث أن الجدار فى الجهة المقابلة رقيق وكما سبق ذكره والجدر الخارجية والداخلية متوسطة السمك ونتيجة الأختلاف فى سمك الجدار وعند أنتفاخ الخلية الحارسة فأن الثغر ينفتح أى أن درجة سمك الجدار لها دور فى فتح الثغور (شكل ٤٥) يغطى الجهاز الثغرى بالكيوتين والذى يمنع فقد الماء من الخلايا الحارسة .

وفى حالة الخلية الحارسة فى النجيليات فأنها تتكون من جزء وسطى ضيق سميك الجدار

ونهايتى الخلية منتفختين رقيقتى الجدر. لاتوجد بلازموديزماتا تربط بين الخلايا الحارسة والخلايا المساعدة. نتيجة لأنسياب الماء إلى الخلايا الحارسة فأن الطرفين المنتفخين فى الخلية الحارسة ينتفخان ويكبران فى الحجم ويسببان أنتفاخ طرفى الخلية الحارسة وينتج عن ذلك إنفتاح الثغر. يلتصق بالخلايا الحارسة خلايا مساعدة والتى تساعد فى فتح الثغر.

جميع الخلايا الحارسة لها خلايا مساعدة والتى يعتقد أن لها دور فى مساعدة فتح الثغور ويمكن أن تختلف الخلايا المساعدة فى شكلها أو حجمها عن الخلايا الحارسة كثيرا أو قليلا تبعا لنوع النبات وأحيانا تكون الخلايا المساعدة مشابهة بدرجة كبيرة جدا لخلايا البشرة ومثال ذلك الخلايا المساعدة لأوراق الفول وحيث أن الأختلاف بينها وبين خلايا البشرة طفيف. جدر الخلايا المساعدة رقيقة أى غير سميكة ولاتحتوى بلاستدات خضراء. يمكن أن توجد بلازموديزماتا تصل الخلايا المساعدة بخلايا البشرة المجاورة. توجد الخلايا الحارسة أعلى تجويف تحت الثغر محمولة بواسطة الخلايا المساعدة (شكل ٤٤). يغطى الكيوتين جميع سطوح الخلايا المحيطة بتجويف تحت الثغر ليحفظ هذه الخلايا من الضرر ومن الجفاف الزائد.



(شكل ٤٤): الجهاز الثغرى stomatal apparatus

يلاحظ إتصال الخلايا الحارسة بالخلايا المساعدة. لاحظ أن الخلايا المساعدة معلقة فوق الغرفة تحت الثغرية

حجم الثغور Size of stomata :

تعتبر الخلايا الحارسة أصغر فى الحجم عن الخلايا المساعدة المجاورة لها وأيضا عن بقية خلايا البشرة. أبعاد الخلية الحارسة هى ٤٠ × ١٥ ميكرومتر وهى تختلف بأختلاف النبات (جدول ٦). عند فتح الثغور لايتغير الطول أو يتغير قليلا ويتغير العرض قليلا أى يصبح أصغر قليلا لأن الأرتفاع يزيد. يختلف قطر فتحة الثغر بإختلاف النبات ومتوسط القطر ١٠ ميكرومتر. وجد عند إنفتاح الثغر أن أقصى عرض لفتحة الثغر هى ١٠ ميكرومتر للبصل و ١٢ للفول و ٩ للشقيق *Ranunculus bulborus* ولايتغير طول الفتحة.

(جدول ٦) : أبعاد بعض الخلايا الحارسة بالميكرومتر

نوع النبات	مفتوح	مغلق
البصل	١٤ × ٣٨	١٧ × ٣٨
الفول	٩ × ٤٠	١١ × ٤٠
نوع من الشقين *Ranunculus bulborus*	١٣ × ٤٥	١٤ × ٤٥

توزيع الثغور The distribution of stomata :

عادة تكون الثغور على سطحى الورقة وكثيرا مايكون عددها على السطح السفلى أعلى من السطح العلوى وفى النباتات الخشبية يمكن أن توجد على السطح السفلى فقط دون السطح العلوى. عندما توجد الثغور على سطحى الورقة تسمى amphistomatous وعندما توجد على السطح السفلى فقط تسمى hypostomatous . فقد توجد الثغور على السطح العلوى فقط كما فى النباتات المائية العائمة على سطح الماء epistomatous. لاتحتوى الأوراق المغمورة على ثغور. عندما يكون متوسط عدد الثغور عشرة آلاف لكل سنتيمتر مربع وله متوسط فتحة قطرها ١٠ميكرومتر ولذلك تكون المسافة بين الثغور١٠٠ ميكرومتر ولذلك عندما تفتح الثغور فأنها تشمل ١ ٪ من مساحة الورقة. يوضح الجدولين (جدول ٧ و ٨) أبعاد الثغور المفتوحة فى بعض النباتات.

(جدول٧) : أبعاد الثغور فى بعض النباتات الهامة

نوع النبات	عدد الثغور لكل سنتيمتر مربع	فتحة الثغر (ميكرومتر)	المسافة بين الثغور
الفاصوليا	٢٨,١٠٠	٥,٤	١٢,٦
Begonia	٤,٠٠٠	١٥,٦	١١,٥
الخروع	١٧,٦٠٠	٧,٦	١١,٢
Coleus	١٤,١٠٠	٧,٩	١٢
حبل المساكين	١٥,٨٠٠	٨,٣	١٠,٩
البلارجونيم	٥,٩٠٠	١٥,٩	٩,٢
الذرة	٦,٨٠٠	١٣,٩	٩,٩
الزمير	٢,٣٠٠	٢٧,٥	٨,٦
عباد الشمس	١٥,٦٠٠	١٦,٥	٥,٥
الطماطم	١٣,٠٠٠	١٠,٤	٩,٥
القمح	١,٤٠٠	٢٧,٤	١١,٠
المتوسط	١١,٢٣٧	١٤,٢	١٠,٢

• فتحة الثغر قدرت بحساب الطول × العرض.

• المسافة بين الثغور قدرت بقسمة المسافة بين الثغور من المركز إلى المركز على مساحة فتحة الثغر أى أنه عندما تكون المسافة بين الثغور ١٠٠ ميكرومتر ومساحة الفتحة ١٠ ميكرومتر فأن المسافة تكون $\frac{١٠٠}{١٠} = ١٠$ ويطلق على المسافة بين الثغور فى هذه الحالة spacing.

عامة تكون الأوراق العلوية فى النبات عليها ثغور أكثر عددا وأقل حجما وقد وجد أن معدل أنتشار الثغور فى أعلى ورقة نبات القمح تحت القمة وتسمى هذه الورقة العلم flag leaf يكون ٥٠٠٠ لكل سنتيمتر مربع على السطح العلوى بينما عدد الثغور على الورقة الثالثة أسفل ورقة العلم هو ٣٩٠٠ ثغر لكل سنتيمتر مربع أى أن العدد أقل بدرجة ٢٢٪ . يمكن أيضا أن يختلف معدل أنتشار الثغور على الورقة الواحدة تبعا لموقعها ومثال ذلك ورقة الذرة وحيث يوجد ٧٧٠٠ ثغر لكل سنتيمتر مربع على الورقة فى الجزء القريب من الساق و ٩٨٠٠ ثغر لكل سنتيمتر مربع فى الجزء الوسطى من الورقة و ١٠٨٠٠ فى الجزء القمى من الورقة وذلك على السطح العلوى للورقة

. وأما على السطح السفلى فى الورقة السابقة فأن عدد الثغور يكون ٨٢٠٠ و ١٠٨٠٠ و ١١٨٠٠ لكل سنتيمتر مربع للمواقع السابقة على التوالى.

(جدول٨) : معدل أنتشار الثغور فى اسم مربع وأيضا مجموع مساحة الثغور المفتوحة كنسبة مئوية

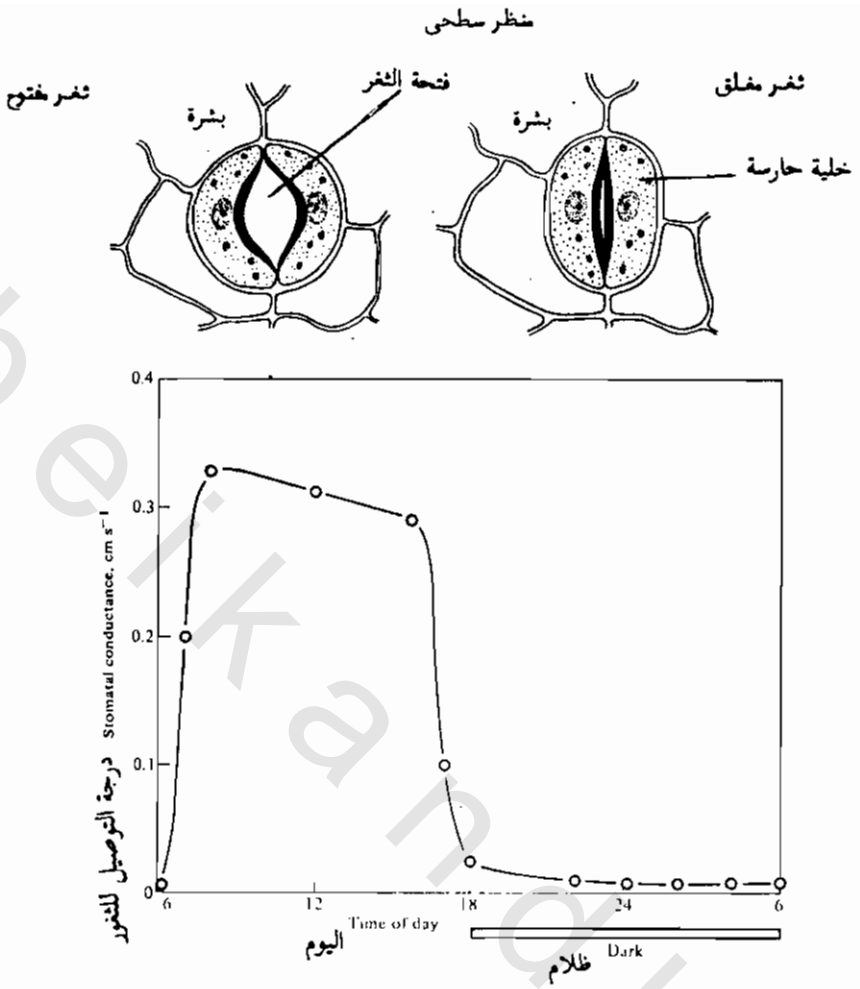
نوع النبات	معدل انتشار الثغور للورقة		مساحة الثغور المفتوحة ٪
	سطح علوى	سطح سفلى	
الصنوبر	١٢٠٠٠	١٢٠٠٠	١,٢
Larix	١٤٠٠	١٦٠٠	٠,١٥
البصل	١٧٥٠٠	١٧٥٠٠	٢
الذرة	٩٨٠٠	١٠٨٠٠	٠,٧
الزيزفون	—	٣٧٠٠٠	٠,٩
عباد الشمس	١٢٠٠٠	١٧٥٠٠	١,١
الفول	٦٥٠٠	٧٥٠٠	١,٠
Sedum spectabilis	٢٨٠٠	٣٥٠٠	٠,٣٢

دورة فتح وغلق الثغور Diurnal opening and closing cycle :

تعتبر أحد الصفات الفسيولوجية الهامة للثغور أنها تفتح فى الضوء وتغلق فى الظلام (شكل ٤٥) فى جميع النباتات عدا بعض النباتات العصارية وحيث يكون العكس صحيح.

وسيتم شرح هذه النباتات العصارية بالتفصيل فى باب تال فى هذا الكتاب وعنوانه التحول الغذائى الكراسيولى الحامضى (تسمى هذه النباتات CAM إختصار crassulacian acid metabolism).

فى الحالات العادية المثالية يفتح الثغر بعد نصف ساعة من شروق الشمس وعادة تكون فتحتها لها أقصى أتساع. يظل الحال كذلك أثناء النهار وأحيانا يقفل الثغر قليلا عند نهاية النهار وأحيانا يكون غلق الثغور تام بعد الظهر. وفى حالة النباتات التى تعانى من نقص الماء فأن الثغور تغلق كليا أو جزئيا أثناء منتصف النهار. غلق الثغور نتيجة لذلك يكون نتيجة لترهل الخلايا الحارسة. وغلق الثغور أثناء الليل يكون بسرعة أبطأ قليلا من سرعة فتح الثغور فى النهار عادة.



(شكل ٤٥) : المنحنى اليومى لفتح الثغور

تم شرح فتح الثغور على المنحنى الصادى بدرجة التوصيل ($cm\ s^{-1}$) كدليل على قدرة الأنتشار خلال الثغور وكمقياس غير مباشر لفتحة الثغر. تفتح الثغور بسرعة فى الضوء وتقفل فى نهاية النهار. تظل الثغور مغلقة أثناء الظلام. هذه البيانات خاصة بنبات *Pepromia* .

obeikandl.com

أحيانا يلاحظ فتح للثغور أثناء الليل وخاصة فى آخر الليل.

وجد أن الثغور تفتح ليلا وتغلق نهارا فى بعض النباتات العصارية ومثال ذلك نباتات الكاكتس cacti وأيضا *Kalanchoe*. (شكل ٤٦). عامة يوجد فى النباتات العصارية جميع حالات فتح الثغور ليلا أو نهارا ولكل نبات من هذه المجموعة مواعيده الخاصة بفتح الثغور وغلقها.

حركيات أنتقال الغازات خلال الثغور Kinetics of gas - transfer :

تبادل الغازات بين النبات والجو الخارجى المحيط بالنبات من أساسيات فسيولوجى النبات. تبادل غازات الأوكسجين وثانى أكسيد الكربون أثناء عملية التنفس وأثناء عملية البناء الضوئى وأيضا فقد بخار الماء أثناء النتح يحدث عن طريق الثغور.

عندما يحتوى وعاء على الماء أو يشبع أى سطح بالماء فأنه يفقد ماء تبعا لقانون البخر law of evaporation. يحدث البخر نتيجة للفرق فى الطاقة الحرة بين السطح وبين الجو. وعندما يحدث العكس فى الطاقة الحرة أو منحدر جهد الماء فأنه يحدث تكثيف للماء.

يتوقف بخر الماء النقى على درجة حرارة الماء ودرجة حرارة الجو ودرجة الرطوبة النسبية.

وفى حالة still air أى طبقة من الهواء ملاصقة للتربة فأنه لابد من معرفة ضغط البخار للسطح المبتل وأيضا ضغط البخار لبخار الماء الموجود فى الجو لمعرفة الجهد اللازم للبخر the potential for evaporation. ولذلك عند بخر سطح مائى نقى تماما ويكون تبعا لذلك جهد الماء هو صفر أى $\Psi = 0$

ولذلك تكون المعادلة الآتية هى للتعبير عن الجهد اللازم للبخر

$$\Delta e = e^o - e$$

حيث أن

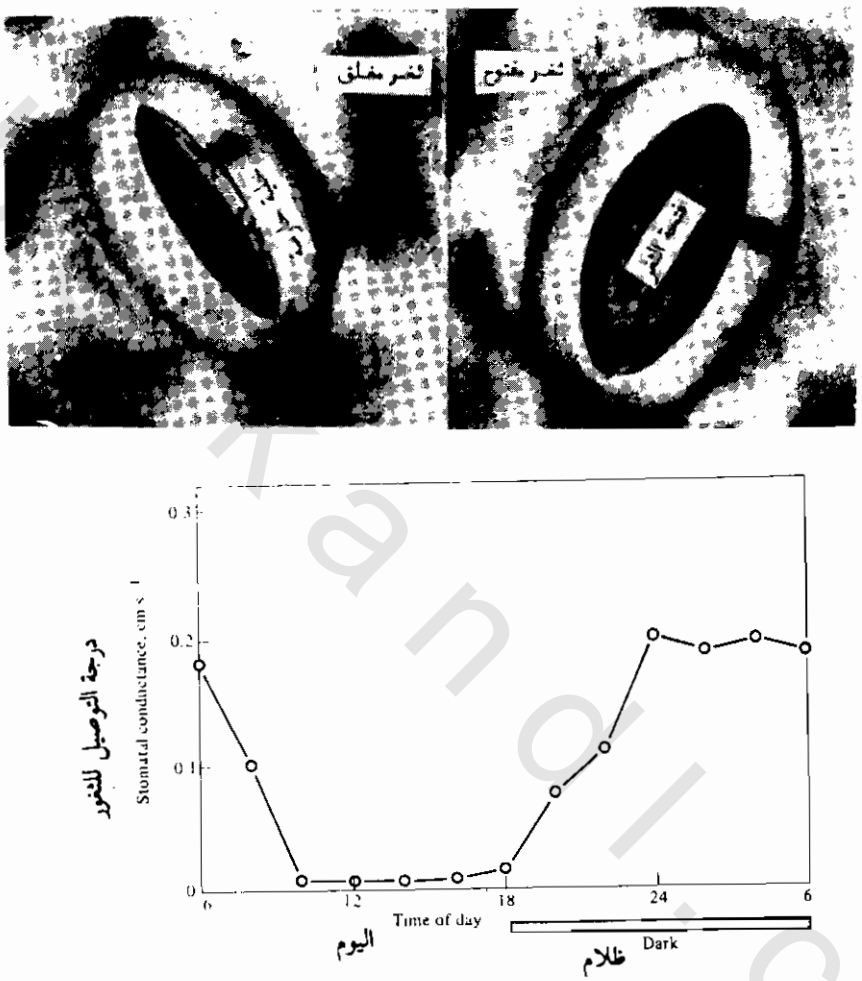
e^o = الضغط البخارى للسطح المائى.

e = الضغط البخارى للماء فى الهواء.

Δe هى الفرق بين الضغط البخارى للسطح والضغطالبخارى للهواء أى أن الفرق هو عبارة عن القوة اللازمة للبخر driving force for evaporation. وكلما زادت القوة اللازمة للبخر Δe أى زاد الفرق بين الضغط البخارى كلما زاد الجهد اللازم للبخر.

يمكن أستخدام الوحدة ملليبار m bar فى حالة e ولكن فى حالة النتح فأنه يفضل أستخدام الوحدة الخاصة بكثافة البخار الحقيقية actual vapor densities ولذلك يفضل الوحدة جرام

منظر سطحى للثغر

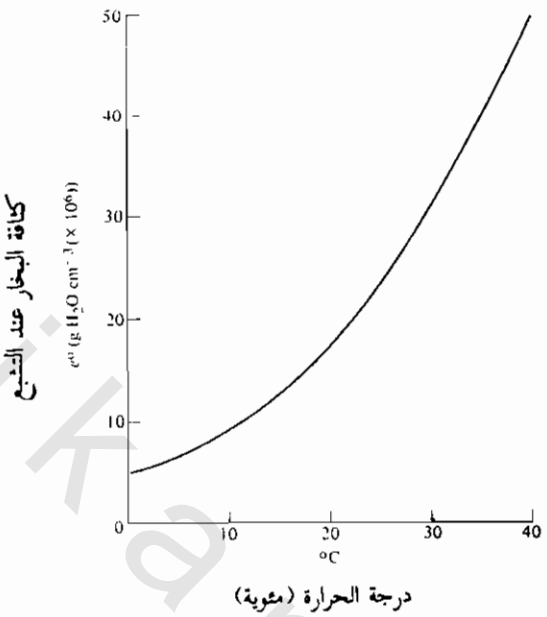


(شكل ٤٦) : المنحنى اليومى لفتح الثغور فى نباتات CAM

المنحنى اليومى لفتح الثغور لنباتات Crassulacean acid metabolism (CAM) .

تم شرح فتح الثغور على المنحنى الصادى بدرجة التوصيل ($cm\ S^{-1}$) كدليل على قدرة الأنتشار خلال الثغور وكمقياس غير مباشر لفتحة الثغر.

ماء × ١٠ ٦ لكل سم مكعب هواء. ترتبط درجة تشبع الهواء ببخار الماء e^o بدرجة الحرارة (شكل ٤٧).



(شكل ٤٧): العلاقة بين كثافة البخار عند التشبع ودرجة الحرارة
وحدات e^o تكون [g x 10^{-6} Cm^{-3}].

ومن الشكل السابق فى حالة درجة الحرارة ٢٥ درجة مئوية فأن كثافة البخار عند التشبع saturation vapor density (e^o) تكون ٢٣ × ١٠ ٦ جرام لكل سم مكعب ولتقدير ضغط البخار الحقيقى actual vapor density للهواء (e) فأنه لابد من معرفة وتقدير الرطوبة النسبية ودرجة حرارة الهواء. تعرف الرطوبة النسبية بأنها كمية الماء الموجودة فى الهواء ويعبر عنها كنسبة مئوية من قيمة التشبع أى درجة التشبع. وفى حالة عندما تكون درجة الرطوبة النسبية ٧٠٪ ودرجة حرارة الجو ٢٥ درجة مئوية وأن e هى ١٦ × ١٠ ٦ جرام لكل سم مكعب. يمكن تفسير ذلك بطريقة أخرى أى ٧٠٪ رطوبة نسبية منسوبة إلى ٢٣ × ١٠ ٦ جرام لكل سم مكعب. ويمكن حساب أى قيمة لـ e وهذه يمكن حسابها من e^o والرطوبة النسبية.

$$e = e^{o} \times \frac{\%\ RH}{100}$$

حيث أن RH ٪ النسبة المئوية للرطوبة النسبية.

ولتقدير Δe لابد من تقدير e^{o} بدقة لدرجة حرارة الماء للسطح المراد قياسه ويعتبر ذلك هو تقدير للبخر. يجب تقدير e من الرطوبة النسبية وتقدير e^{o} عند درجة حرارة الهواء. عندما تكون درجة حرارة الهواء ودرجة حرارة السطح متساوية فأن e^{o} تكون لها نفس القيمة.

أحيانا يسمى Δe عجز الضغط البخارى vapor pressure deficit لأنها تمثل كمية الماء التى يمكن أن يكتسبها الهواء. يعتبر الأخير فعال فقط عندما يجرى تقدير e^{o} لدرجة حرارة الجو. يمكن بل ويفضل أعتبار Δe هو القوى اللازمة للبخر driving force or evaporation.

معادلة أنتقال الغازات :

لمعرفة كيفية أنتقال الغازات أثناء عملية البناء الضوئى وذلك بالنسبة لثانى أوكسيد الكربون وأيضا فقد بخار الماء أثناء النتح وذلك بإستعمال قانون أوم للتيار الكهربائى Ohm's law of electric current.

$$I = \frac{E}{R}$$

I= أنسياب التيار current flow

E= الفولت voltage

R= المقاومة للتيار الكهربائى resistance

حيث أن E هو الفرق فى الجهد الكهربائى electrical potential difference بين المصدر والنهاية source and sink أى أنه عبارة عن درجة أنتقال التيار الكهربائى من نقطة إلى أخرى. وكلما زاد فرق الجهد أى كلما زاد مقدار الفولت بين النقطتين كلما زاد أنسياب التيار الكهربائى. ولذلك فأن فرق الفولت هو القوة المحركة للتيار الكهربائى. خواص R أى المقاومة هى التى تتحكم فى سرعة أنسياب التيار الكهربائى. يمكن أن تكون R هى خواص السلك الذى يسرى فيه الكهرباء. حيث أن السلك الرفيع الطويل له مقاومة أكبر أى R أكبر من السلك السميك القصير. مدى قدرة السلك على التوصيل تتحكم أيضا فى درجة المقاومة.

يعتبر القانون الذى يتحكم فى تبادل وأنتقال الغازات بين النبات والجو الخارجى يماثل أو يشابه قانون أوم.

$$f = \Delta / R$$

حيث أن

f= درجة أخذ (أكتساب) أو فقد الغاز ويكون التعبير عنه بوحدات مناسبة مثل جرام غاز لكل سم مربع من سطح النبات لكل ثانية ($g / cm^2 / s$).

Δ = الفرق فى جهد الغاز بين سطح النبات والجو أى يشابه فرق الفولت voltage. عادة يتبع الرمز Δ بحرف ليدل على نوع الغاز ومثال ذلك Δe هى للماء و Δc لثانى أوكسيد الكربون.

R= المقاومة لأنتقال الغاز.

وفى حالة النتح فأن f تكون وحداتها جرام فقد للماء سم٢ من مساحة سطح الورقة لكل ثانية وعادة يتم الرمز للنتح بالعلامة T ولذلك تكون المعادلة.

$$T = \Delta e / R$$

ولذلك فأن القوة اللازمة للنتح transpiration driving force هى Δe تماثل فرق الجهد فى قانون أوم وهى الفرق فى الضغط البخارى بين الورقة والجو. ولذلك فأن Δe تماثل Δe التى تم ذكرها فيما سبق فى البخر. ويتم تقدير Δe بنفس الطريقة المستخدمة فى تقدير Δe فى البخر ولذلك فأن Δe النتح يتم حسابها وتقديرها من المعادلة.

$$\Delta e = e^o - e$$

ومن المعروف أن الرطوبة النسبية فى تجويف أى غرفة تحت الثغر يكون عادة أو حتى أفتراضا ١٠٠ ٪ . يعنى ذلك الأفتراض أن الماء داخل الورقة هو ماء نقى. وهذا الأفتراض غير صحيح تماما حيث أن الماء فى هذه الأجزاء لايكون نقى تماما بل يكون محلول ولكن بسبب هذا المحلول خفض بسيط جدا فى الضغط البخارى بالمقارنة الماء النقى ولذلك يمكن تجاهل ذلك فى غالبية الأحوال وأعتبارها كما لو كانت ماء نقى. ولذلك لتقدير للماء e^o فى الورقة فأن درجة حرارة الورقة لابد من تقديرها. ولذلك فأن e^o هى عبارة عن كثافة بخار الماء اللازم للتشبع saturation vapor density فى درجة حرارة الورقة.

كثافة بخار الماء فى الهواء أى الضغط البخارى يمكن حسابها تماما كما فى البخر. فأن الرطوبة النسبية للهواء ودرجة حرارة الهواء يجب قياسهما وبذلك يمكن حساب e من e^o عند درجة حرارة هواء معينة والتى يمكن تقديرها من شكل رقم ٤٧ والرطوبة النسبية.

وفى حالة المقاومة R فى حالة معادلة الغازات هى عبارة عن الثغور وطبقة الهواء الموجودة أعلى الورقة والتى تتداخل مع أنتشار الغازات. ولذلك فأن المقاومة يمكن تصنيفها إلى نوعين. يعتبر

أهم عامل فى المقاومة هو عامل الثغور ويطلق عليه R_s ويسمى مقاومة الثغور. يعتبر R_s هو نتيجة لحجم وعدد الثغور والمسافات بينها والأهم من ذلك فى هذه الحالة هى هل الثغور مفتوحة أو مغلقة. وعندما تكون الثغور مفتوحة فأن R_s تكون منخفضة وعندما تكون الثغور مغلقة فإن R_s تكون عالية. تعتبر R_s مقاومة متغيرة بدرجة كبيرة نتيجة لفتح أو غلق الثغور. تعتبر هذه المقاومة هى نتيجة لعوامل فسيولوجية أى فتح وغلق الثغور وأيضا عوامل أخرى مثل أبعاد الثغور. وحده المقاومة R هى ثوان لكل سنتيمتر.

فى حالة سلسلة المقاومة R_s يوجد مقاومة طبقة الهواء المحيطة بالثغور boundary layer resistance وتسمى R_a وهى عبارة عن طبقة من الهواء بين الورقة والهواء العادى غير مهتزة unstirred. وهى عبارة عن خاصية من خواص سطح الورقة وحركة الهواء. وفى حالة وجود حركة للهواء على السطح فأن R_a تنخفض.

يوجد نوع أضافى من المقاومة ففى حالة بعض الأوراق التى لاتوجد على أسطحها ثغور فأن الماء يمكن أن ينتشر ويخرج من بشرة النبات ولكن وجود طبقة الكيوتيكل تمنع ذلك. تبعا لذلك يوجد نوع من المقاومة يسمى مقاومة الكيوتيكل cuticular resistance ويرمز له R_c.

ومن الشكل رقم ٤٨ فأن R_c مقاومة موازية للمقاومة R_s ولكنها فى سلسلة وفى مجموعة المقاومة R_a. المقاومة الموازية parallel resistance لاتضاف مباشرة مع بعضها ولكنها تضاف على هيئة متبادلة reciprocals وينتج عن ذلك المجموع الكلى المتبادل reciprocal of the total resistance كما فى المعادلة الآتية

$$1 / R = 1 / R_c + 1 / R_s$$

عند حساب المقاومة بهذه الطريقة فأنها تضاف إلى المقاومة R_a لتعطى المقاومة الكلية للورقة total leaf resistance.

يمكن تجاهل R_c وعدم حسابها لأن قيمتها كبيرة جدا وليست لها أهمية فى المقاومة الكلية المحسوبة لهذه الحالة. يمكن أخذ مثال على ذلك أن عكس هذه القيمة reciprocal يعتبر قيمة منخفضة جدا ويتضح ذلك من المثال التالى وهى ما يأتى :

عندما تكون R_a هى ٠,٢ ثانية لكل سم وتكون R_s هى ١ ثانية لكل سم وتكون R_c هى ٥٠٠ ثانية لكل سم.

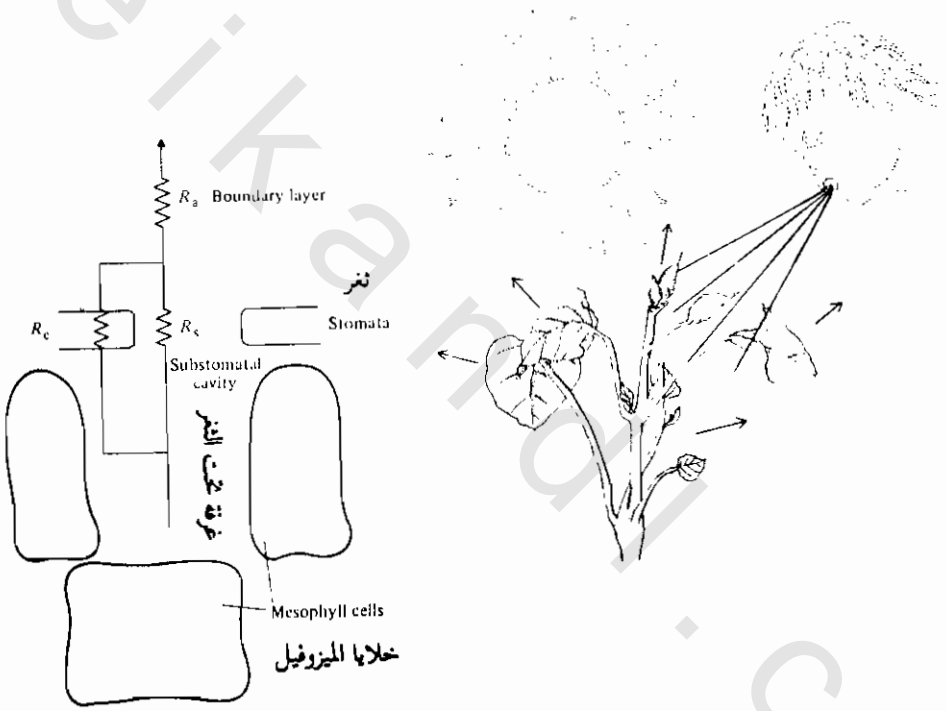
ولذلك لحل هذه المسألة يجب تقدير مجموع R_c وR_s وذلك بأستخدام reciprocal أى ، $1 / R_c$, $1 / R_s$ ثم يضاف المجموع إلى R_a .

يتضح مما سبق أن قيمة R_c هى قيمة يمكن التغاضى عنها.

عامة المدى المعتاد للقيمة R_s فى المحاصيل والنباتات الزراعية الاقتصادية فى حالة الثغور المفتوحة هى١-٢ ثانية لكل سم وفى حالة R_a فهى حوالى ٠,٢ ثانية لكل سم و تكون كبيرة جدا لها مدى يتراوح بين ٥٠٠ - ١٠٠٠ ثانية لكل سم.

فى حالة المقاومة R_s والمقاومة R_a توجد فى السلسلة are in series (شكل ٤٨) فى أستقامة واحدة ولذلك يمكن أن تجمع مباشرة للحصول على R أى المقاومة الكليةtotal resistance وحيث يتم تجاهل R_c كما فى المعادلة.

المقاومة الكلية للورقة $R = R_a + R_s$



(شكل ٤٨): العلاقة بين إنتشار بخار الماء من الورقة إلى الجو كهربائيا أثناء النتح.

مقاومة boundary layer (Ra) ومقاومة الثغور (Rs) ومقاومة الأدمة أى الكيوتيكل(Rc). (Rs)، Rcمقاومة متوازية. Rs ، Ra مقاومتين فى سلسلة كما فى حالة Rc ، Ra مقاومتين فى سلسلة

ولذلك فأن معادلة الأنتقال النهائى للغاز overall transfer هى كما يأتى.

$$T = \frac{\Delta e}{R_a + R_s}$$

ولذلك يتضح من المعادلة السابقة أن فقد الماء من سطح النبات يبدأ بالبخر من سطح جدر خلايا الميزوفيل إلى الغرفة أو الفجوة تحت الثغرية. وقد أفترضنا أن e^o . أى saturation vapor density قد تم تقديرها عند درجة حرارة الورقة بأستعمال المنحني الموجود فى شكل ٤٧ . إنتشار بخار الماء من الورقة يقابل أولا بمقاومة متغيرة نتيجة للثغور.

حيث أن مقاومة الثغور هى R_s فأنها تكون منخفضة فى حالة فتح الثغور ومرتفعة فى حالة غلق الثغور وبعد ذلك يصادف ضغط بخار الماء طبقة الهواء المحيطة بالثغورboundary - layer resistance أى والذى يقاوم فقد الماء من الورقة. وفى حالة الهواء المتحرك فأن R_a تكون أقل بالمقارنة فى حالة الهواء الغير متحرك still air.

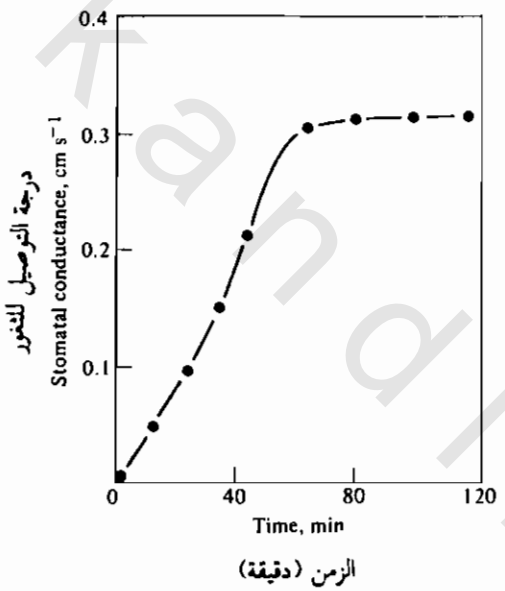
العوامل البيئية التى تؤثر على فتح الثغور

Environmental Factors Affecting Stomatal Opening

توجد عوامل كثيرة تؤثر على فتح الثغور وأهمها ما يأتى :

١ـ الضوء Light :

كقاعدة عامة فأن الثغور تفتح فى الضوء وتغلق فى الظلام وحدوث ذلك يدل على أن الأتزان المائي فى الثغور والأنسجة فى حالة جيدة وصحيحة. ويجب فى هذا الصدد التمييز بين سرعة فتح الثغر ومساحة فتحة الثغر النهائية أى أقصى مساحة لفتحة الثغر المفتوح. تزداد سرعة فتحة الثغر ومساحة فتحة الثغر بزيادة شدة الضوء. تكون سرعة فتحة الثغر وأيضا تمام إنفتاح الثغر سريعة وتحدث فى زمن بين ١٥ إلى ستون دقيقة (شكل ٤٩) بعد بداية التعريض للضوء . تعتبر بداية



(شكل ٤٩): منحنى فتح الثغور فى الصباح الباكر فى أشجار اللوز

عند الصفر تسقط الشمس على الأوراق. بعد ساعة تكون الثغور فى الدرجة العظمى للإنفتاح. عند هذا الوقت تكون قوة الأشعاع ٢٠٪ من القوة العظمي للإشعاع أثناء النهار (القوة العظمى ١٦٠٠ ميكرو إينشتين م٢ ثانية $^{-1}$ s $^{-2}$ m microeinsteins 1600 = maximun) .

التعريض للضوء threshold light levels هى شدة أضاءة مقدارها ١ـ٢ ٪ من شدة الأضاءة التامة أى أثناء الظهيرة فى جو صاف تماما full sunlight. تتوقف سرعة فتح الثغر ومساحة فتحة الثغر على نوع النباتات. حيث أن بعض النباتات تحتاج إلى شدة أضاءة قوية والعكس صحيح فأن البعض يحتاج إلى أضاءة خافتة أو حتى ظلام دامس.

وجد أن ألوان الطيف الضوئى تختلف فى تأثيرها على فتح الثغور وقد وجد أن أكثر الألوان تأثيرا هى اللون الأحمر واللون الأزرق وهى نفس الألوان الفعالة فى عملية البناء الضوئى. يعتبر تأثير الضوء على فتح الثغور ليست مجرد تأثير لعملية البناء الضوئى بل أكثر من ذلك بكثير. حيث أنه من المعروف أن الخلايا الحارسة تحتوى على بلاستيدات خضراء ولذلك تحدث عملية البناء الضوئى فيها.

ينتج فى المركبات الناتجة من البناء الضوئى أنها تحتوى طاقة وهذه الطاقة يتم أستخدامها فى الطاقة اللازمة لمضخة الكايتون cation pumping أو لتخليق المركبات العضوية ولأختزال الضغط الجزئى لثانى أوكسيد الكربون. ومن المعروف أن خفض تركيز ثانى أوكسيد الكربون يصاحبه فتح الثغور .

غلق الثغور أثناء الظلام قد يكون سريع أو بطيء. أحيانا فى الظلام يكون غلق الثغور سريع وأسرع من فتح الثغور ولكن فى المعتاد فأن غلق الثغور يحتاج ساعات.

٢ـ ثانى أوكسيد الكربون:

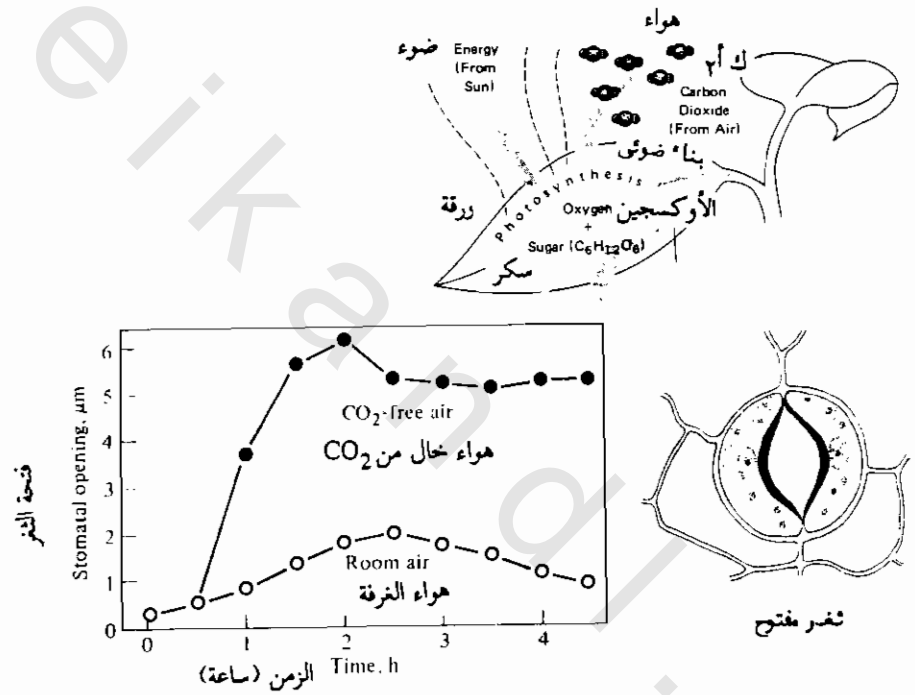
وجد Linsbauer عام ١٩١٦ أن خفض تركيز ثانى أوكسيد الكربون حول الورقة سبب فتح الثغور ليلا أو نهارا أى أن الضوء لم يؤثر فى هذه الحالة. فى غالبية النباتات فأن أقصى فتحة للثغر تحدث عند ضغط ٠,١ ملليبار ثانى أوكسيد الكربون أو تقترب من ٣٣ ٪ of ambient بالنسبة للمحيط المختبر. هذا التركيز من ثانى أوكسيد الكربون يساوى تركيز ثانى أوكسيد الكربون عند نقطة التعويض compenstion point.

تعرف نقطة التعويض بأنها النقطة التى يحدث فيها أتزان بين كمية ثانى أوكسيد الكربون حيث أن كمية ثانى أوكسيد الكربون المأخوذة up take أثناء البناء الضوئى تساوى كمية ثانى أوكسيد الكربون الناتجة من التنفس. أى يمكن أن يقال أنها النقطة التى لا يتبادل فيها ثانى أوكسيد الكربون مع الجو الخارجى أثناء الضوء. حيث لايعطى النبات ثانى أوكسيد الكربون ولايأخذ ثانى أوكسيد الكربون من الجو الخارجى.

حيث أن الكمية الناتجة من التنفس تساوى الكمية الداخلة فى عملية البناء الضوئى. توجد

أنواع قليلة من النباتات مثل الذرة لها نقطة تعويض بالقرب من الصفر. حيث أنه فى حالة الذرة فأن أقصى فتحة للثغر المفتوح تكون عندما يكون تركيز ثانى أوكسيد الكربون فى الجو يساوى صفر. يتضح مما سبق أن الثغور تفتح أقصى درجة نتيجة تركيز ثانى أوكسيد الكربون وعندما يكون تركيز ثانى أوكسيد الكربون بالقرب من نقطة التعويض لثانى أوكسيد الكربون الخاصة بنوع النبات.

تسبب التركيزات المنخفضة من ثانى أوكسيد الكربون فتح الثغور بينما تسبب التركيزات العالية غلق الثغور. أثبتت الدراسات على ثانى أوكسيد الكربون أن تأثير عملية البناء الضوئى على فتح الثغور هى خفض تركيز ثانى أوكسيد الكربون فى الجو المحيط بالخلايا الحارسة (شكل ٥٠).



(شكل ٥٠): تأثير ثانى أوكسيد الكربون على فتح الثغور

يوضح الشكل فتح الثغور لنبات *Xanthium* عند تعريضه لهواء خال من ك أ ٢ فى الظلام. فى التجربة تم رفع درجة الحرارة من ٢٧ مئوية إلى ٣٦ مئوية بعد مدة ١٤ ساعة فى الظلام عند ٢٧ مئوية. سبب إرتفاع درجة الحرارة فتح الثغور، ولكن الاستجابة الأبتدائية كانت للهواء الخال من ك أ ٢.

obeikandi.com

٣ـ الماء والرطوبة Water and humidity :

حيث أن فتح الثغور عملية طبيعية متوقفة على ضغط الأنتفاخ فى الخلايا الحارسة ولذلك فأن أى عملية تؤثر على الحصول على الماء تؤثر على فتح الثغور. أحيانا يحدث غلق للثغور فى منتصف النهار حيث أن خلايا الورقة تصبح مترهلة غير منتفخة flaccid عندما يفوق فقد الماء أمتصاص الماء.

ومن المعروف أن ذبول النبات أو قلة الماء water stress يسبب غلق الثغور. وحيث أن فتح الثغور يتوقف على درجة الأنتفاخ للخلايا الحارسة بالنسبة لدرجة الأنتفاخ لخلايا البشرة للورقة ولذلك فأن تغيرات بسيطة فى المحتوى المائى للخلايا قد يسبب فتح الثغور ولذلك فأنه فى الخطوات الأولى من الذبول فأنه يلاحظ تغير طفيف فى فتح الثغور.

فى حالة الرطوبة النسبية المنخفضة يوجد ميل لغلق الثغور وفى حالة الرطوبة النسبية العالية تفتح الثغور حيث أن تأثير الرطوبة يكون على الخلايا الحارسة.

٤ـ درجة الحرارة :

فى درجات الحرارة العالية يفتح الثغور. وعادة تكون أقصى أتساع لفتحة الثغر فى درجات الحرارة المرتفعة وتكون إتساع فتحة الثغر أقل فى درجات الحرارة المنخفضة.

٥ـ الظروف البيئية مجتمعة Environmental interaction :

من الصعوبة بمكان فصل تأثير العوامل السابقة كل على حده. حيث أن جميع هذه العوامل تكون متداخلة مع بعضها ولايمكن فصلها من حيث تأثيرها على فتح الثغور. حيث أن الضوء القوى يكون مصحوب بدرجة حرارة عالية والتى تؤثر على الماء. يحدث البناء الضوئى فى الضوء ولذلك فأن تركيز ثانى أوكسيد الكربون بالقرب من الخلايا الحارسة يكون منخفض أثناء النهار أو فى وجود الضوء. يؤثر كل من الماء ودرجة الحرارة على عملية البناء الضوئى.

ينتج فتح الثغور نتيجة لتفاعل عديد من العوامل البيئية مع بعضها البعض. يسبب الضوء فتح الثغور لأنه يسبب خفض جزئى فى تركيز ثانى أوكسيد الكربون نتيجة لعملية البناء الضوئى ويسبب فتح الثغور فقد الماء فى عملية النتح وبعض الذبول. نتيجة لذلك تغلق الثغور ويقل تركيز ثانى أوكسيد الكربون داخل النبات وتقل نتيجة لذلك عملية البناء الضوئى ولذلك يصبح فى النبات ماء بكمية كبيرة نسبيا وينتج عن ذلك فتح الثغور مرة أخرى. نتيجة لذلك يحدث تغير نسبى فى فتحة الثغر أثناء النهار.

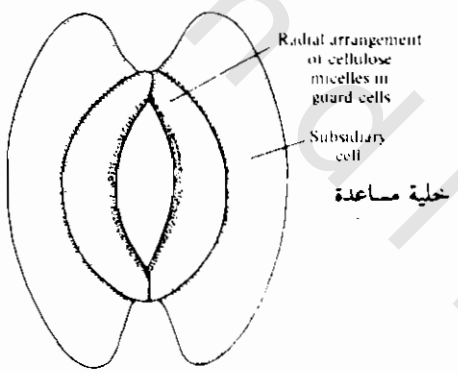
ميكانيكية فتح الثغور

Mechanism of Stomatal Opening

بالرغم من أن ميكانيكية فتح الثغور كانت تحت الدراسة منذ أكثر من قرن فأنه حتى الآن لانعرف بالضبط تماما كيف تفتح الثغور وكيف يتم غلق الثغور. ولكن من الواضح أن فتح الثغور هو نتيجة لزيادة أنتفاخ الخلايا الحارسة وذلك بالمقارنة بالخلايا المساعدة المجاورة وبقية خلايا البشرة والعكس صحيح حيث أن غلق الثغور مصحوب بإنخفاض فى الأنتفاخ وفى هذا الجزء سيتم شرح النظريات العلمية الثابتة فى هذا الصدد.

تفسر ميكانيكية فتح الثغور على أساس تغيرات الأنتفاخ فى الخلايا الحارسة وخلايا البشرة المجاورة وأيضا على أساس التشريح الدقيق للخلايا الحارسة . حيث أن ترتيب ميسلات micelles جزيئات السيليلوز هى عبارة عن أنها تنبع من جهة الخلية الحارسة المواجهة للثغر أى للثقب وتتشعع من جهة الثغر حيث الجدار سميك جدا أى من الجهة البطنية للخلية الحارسة إلى الجدار الرقيق الظهرى للخلية الحارسة والملاصق للخلية المساعدة (شكل٥١). يحدث تمدد الخلية الحارسة

ترتيب قطرى لميسيلات السيليلوز فى الخلايا الحارسة



(شكل ٥١) : ترتيب ميسيلات micelles السيليلوز فى الخلايا الحارسة.

يلاحظ ترتيب قطرى لميسيلات السيليلوز فى الخلايا الحارسة. لأن الترتيب يمتد من الجدار الظهرى الرقيق إلى الجدار البطنى السميك مسببا زيادة ضغط الخلايا الحارسة مسببا إنحناء الجدر البطنية للداخل وفتح الثغر.

بدرجة كبيرة نتيجة للأنتفاخ ويكون التمدد مواز لطول الخلية الحارسة وأيضا محصور ومحدود فى أتجاه العرض. عندما يزداد الأنتفاخ فأن الجدار الظهرى الرقيق للخلية الحارسة سوف يتمدد مسببا ظهور الجدار المواجه للثغر أى الجدار البطنى للخلية الحارسة فى شكل مقعر. النتيجة النهائية لزيادة الضغط هى تحرك الجدار البطنى للخلية الحارسة فى عكس فتحة الثغر أى الثقب وينتج عن ذلك فتح الثغر. والتركيب الدقيق لجدار وميسيلات الجدار فى الخلية الحارسة يوضح سبب أتساع فتحة الثغر عرضيا فقط وثباتها طوليا. ويبقى فى هذا الصدد سؤال هام ما هو السبب فى حدوث أنتفاخ للخلايا الحارسة لكى يحدث فتح الثغر. يتضح أن الزيادة فى الأنتفاخ للخلايا الحارسة نتيجة لانخفاض جهد الماء .w.p. وهذا أيضا نتيجة لأنخفاض الجهد الأسموزى .o.p فى داخل الخلايا الحارسة نفسها. أنخفاض الجهد الاسموزى هو نتيجة لتجمع ذائبات نشطة أسموزيا osmotically active solutes وهو نتيجة لتخليق هذه الذائبات فى الخلايا الحارسة أو نتيجة لأنتقال هذه الذائبات إلى الخلايا الحارسة من الخلايا المجاورة. وفيما يلى شرح الدلائل على ذلك أى تجمع الذائبات فى الخلايا الحارسة. يوجد أيضا أحتمال حدوث نقل نشط للماء إلى داخل الخلايا الحارسة.

العوامل الطبيعية التى تؤثر على فتح الثغور

: Physical factors affecting stomatal opening

تؤثر العوامل البيئية على فتح الثغور مثل الضوء وثانى أوكسيد الكربون والرطوبة ودرجة الحرارة وقد سبق شرح ذلك. عامة فأن الثغور تفتح فى الضوء وتغلق فى الليل وهى تفتح نتيجة لأنخفاض تركيز ثانى أوكسيد الكربون حولها وربما تكون بالقرب من نقطة التعويض كما أنها تتأثر أيضا بالرطوبة ودرجة الحرارة. لابد من أخذ جميع هذه العوامل فى الأعتبار عند أنتفاخ الخلايا الحارسة.

غلق الثغور نتيجة لأنخفاض الرطوبة النسبية هو عبارة عن حالة تقوم بها الخلايا الحارسة للتأقلم والتوافق مع أنخفاض الأنتفاخ وفقد الماء. تأثير درجة الحرارة العالية على الثغور هو نتيجة لفقد الماء أو أنها تنظم تفاعلات كيموحيوية معينة وتتحكم هذه التفاعلات فى الخلايا الحارسة.

تأثير الأوكسجين على فتح الثغور :

يمنع التنفس اللاهوائى للنبات فتح الثغور. يتضح أن الأوكسجين هام لهذه العملية وربما لعملية التنفس. ويثبت ذلك أن مثبطات التنفس أو كثير منها تمنع فتح وغلق الثغور فى وجود الضوء أى أن التنفس له دور فى عملية فتح الثغور. ومثال ذلك بعض المركبات الفينوليه والأزيد azide والزرنيخ ar senate – الزرنيخات – ربما يكون فتح الثغور مختلف عن غلق الثغور

حيث أن الأزيد يمنع غلق الثغور فى الظلام. وجد ايضا أن مثبطات البناء الضوئى تمنع فتح الثغور. ولذلك يبدو وأن كلا من التنفس والبناء الضوئى لازمان لفتح الثغور.

تأثير الحموضة على فتح الثغور:

وجد أن معاملة سلخ البشرة epidrmal strips بمحلول قلوى يسبب فتح الثغور. يوجد دليل على أن pH الخلية الحارسة يزداد عند فتح الثغور. زيادة pH الخلايا الحارسة فى الضوء هو نتيجة لنقص تركيز ثانى أوكسيد الكربون فى الخلايا الحارسة أثناء عملية البناء الضوئى أو نتيجة لفقد البروتونات protons بواسطة عملية أفراز أى طرد البروتونات proton secretion . سيتم شرح سبب أرتفاع pH الخلية عند شرح نشاط أنزيم الفوسفوريليز فى العنوان بعد التالى.

دور البوتاسيوم فى فتح الثغور :

من المعروف أن الثغور المفتوحة تسبب تجمع أيون البوتاسيوم وربما يكون ذلك من خلايا البشرة المجاورة. عند معاملة سلخ البشرة بمحلول بوتاسى فأن الثغور تفتح. توجد علاقة طردية بين كمية البوتاسيوم المتجمعة فى الخلايا الحارسة وبين فتح الثغور. يمكن أن تكون الأيونات لبعض المركبات العضوية مثل السترات والماليك وهى سالبة الشحنة والتى تتكون داخل الخلية الحارسة دور فى معادلة الشحنة الموجبة لأيون البوتاسيوم عندما يزيد تركيزه داخل الخلايا الحارسة وبذلك يحدث أتزان فى الشحنات داخل الخلايا الحارسة. كما وجد فى بعض الحالات وبعض أنواع النباتات أن الخلايا الحارسة تأخذ ايضا بعض الكلور مع البوتاسيوم وبذلك يوجد أتزان ذاتى للخلايا الحارسة من حيث تعادل الشحنات الموجبة مع الشحنات السالبة حيث أن الكلور أنيون والبوتاسيوم كايتون. وفى حالة غياب أيون الكلور يمكن أن يحدث تبادل exchange فى بروتونات الأحماض العضوية مع البوتاسيوم وينتج عن ذلك زيادة فى pH الخلايا الحارسة. ومن المعروف أن فتح الثغور مرتبط بالزيادة فى pH الخلايا الحارسة.

يمكن أفتراض أن للأنخفاض فى الجهد الأسموزى .o.p للخلايا الحارسة هو نتيجة لحدوث أخذ نشط active uptake أى أنتقال نشط لأيونات البوتاسيوم والكلور إلى الخلايا الحارسة ويحتاج ذلك إلى طاقة ATP وأيضا لتخليق الأحماض العضوية فى داخل الخلايا الحارسة. اما دور الضوء هنا فهو لازم لعملية البناء الضوئى لتخليق مركبات ذات طاقة ومن هذه المركبات يتم أنتاج ATP اللازم للنقل النشط وكما سبق ذكره. دور التركيز المنخفض من ثانى أوكسيد الكربون فى فتح الثغور غير واضح ولكن ربما يكون له تأثير على pH .

نظرية فتح الثغور :-

النظرية القديمة لفتح الثغور وملخصها أن أرتفاع الـ pH وأنخفاض تركيز ثانى أوكسيد الكربون يسبب فتح الثغور وأيضا وجود الضوء يساعد فى ذلك حيث يتم أختزال ثانى أكسيد الكربون فى عملية البناء الضوئى وأيضا قلة فى تركيز النشا فى الخلايا الحارسة ويساعد فى ذلك أيضا وحيث يزداد تركيز الذائبات فى الخلايا الحارسة أثناء فتحها.

تشرح النظرية السابقة أن الضوء عبارة عن طاقة لازمة لعملية البناء الضوئى وفى هذه العملية يتم أختزال ثانى أوكسيد الكربون فى داخل سيتوبلازم الخلايا الحارسة. أختزال ثانى أوكسيد الكربون فى عملية البناء الضوئى يلازم زيادة فى pH الخلية الحارسة والذى يسبب نشاط أنزيم الفوسفوريليز phosphorylase. يزداد نشاط هذا الأنزيم فى pH مرتفع عنه فى pH منخفض. يحلل هذا الأنزيم النشا أو مركبات أخرى عديدة التسكر إلى جلوكوز ـ١ـ فوسفات وهذا الأخير يتحلل بدوره إلى جلوكوز وفوسفات غير عضوى ونتيجة لذلك يحدث إنخفاض فى الجهد الأسموزى o.p. أنخفاض الجهد الأسموزى بسبب خفض جهد الماء w.p. فى الخلايا الحارسة وينتج عن ذلك أمتصاص الماء بواسطة الخلايا الحارسة وبالتالى يزداد أنتفاخ الخلايا الحارسة. نتيجة لأنتفاخ الخلايا الحارسة تنفتح الثغور.

توجد أعتراضات على النظرية السابقة وهى مايأتى:

١ـ زيادة قليلة فى تركز ثانى أوكسيد الكربون لاتؤثر جوهريا على pH.

٢ـ لاتحتوى جميع الخلايا الحارسة فى النباتات المختلفة على نشا وربما أيضا لا تحتوى على أنزيم الفوسفوريليز.

٣ـ لاتدخل هذه النظرية أيون البوتاسيوم فى الأعتبار أى تغاضى هذه النظرية عن أهمية أيون البوتاسيوم فى هذه العملية.

٤ـ لاتشرح هذه النظرية حالة النباتات العصارية التى تفتح ثغورها ليلا وتغلق نهارا. ومن المعروف أن فتح الثغور فى هذه النباتات ليلا هو نتيجة لنقص تركيز ثانى أوكسيد الكربون نتيجة لأختزاله وتثبيته ليلا.

وجد أيضا أن هذه النباتات تجمع البوتاسيوم فى الخلايا الحارسة ليلا.

ومما سبق يتضح أن ميكانيكية فتح الثغور غير معروفة بدقة حتى الآن ولكن توجد بعض الحقائق الثابتة الخاصة بذلك وهى :

١ـ أغلب الثغور فى النباتات الخضراء تفتح فى الضوء وفى غياب ثانى أوكسيد الكربون أو انخفاض تركيزه.

٢ـ زيادة أنتفاخ الخلايا الحارسة بالمقارنة بخلايا البشرة المجاورة.

٣ـ يكون أنتفاخ الخلايا الحارسة نتيجة لتجمع الذائبات فيها والتى تسبب خفض الجهد الأسموزى o.p. وأن هذه الذائبات تشمل السكريات والبوتاسيوم والأحماض العضوية.

٤ـ تجمع البوتاسيوم فى الخلايا الحارسة يكون بالنقل النشط ضد منحدرات التركيز ولذلك يحتاج إلى طاقة ATP.

٥ـ أنتقال الماء إلى الخلايا الحارسة يكون نتيجة للأختلاف فى جهد منحدر التركيزwater potential gradients نتيجة للتجمع النشط للذائبات energy - dependent salt accumulation.

٦ـ وجد أن حامض الأبسيسيك abscisic acid يزداد فى حالة النباتات التى تعانى من نقص الماء. وجد أيضا أن هذا المركب يسبب غلق الثغور عندما تعامل الأوراق أو سلخ منها به. ولذلك فأنه يوجد أعتقاد أن حامض الأبسيسيك له دور فى ذلك وعلى الأقل فى حالة النباتات التى تعانى من نقص الماء.

٧ـ وجد أن نقص الماء دون العوامل الأخرى جميعها يسبب ترهل الخلايا الحارسة وغلق الثغور.

الطرق المستخدمة فى قياس فتحات الثغور:

توجد طريقتين رئيسيتين لتقدير فتح الثغور وهى الملاحظة المباشرة direct observation وقياس سعة الثقوب porometry. فى حالة الملاحظة المباشرة يكون ذلك باستخدام المجهر العادى وفى هذه الحالة يعطى هذا القياس فكرة عن الفتحة ولكن لايقيس العلاقة بين أنتشار الغازات وفتحة الثغر. حيث أنه أحيانا أنخفاض ٥٠٪ فى مساحة فتحة الثغر يسبب ٢٠٪ فقط خفض في أنتشار الغازات. وفى حالة قياس سعة الثقوب يكون بواسطة أجهزة تدفع الغاز أو السائل خلال الثغور المفتوحة. تتناسب مقاومة الثغر لأنتشار الغاز عكسيا مع مساحة فتحة الثغر. يمكن الأستدلال على مساحة فتحة الثغر من درجة الضغط اللازمة لأنسياب الغاز أو السائل خلال الثغور.

١ـ القياس (الملاحظة) المباشر :

فى جميع هذه التجارب يتم عمل سلخ من بشرة النبات العليا والسفلى ويتم عمل شريحة ويتم الفحص بالعدسة الكبرى وفى حالة وجود ميكرومتر يمكن وضعه فى العدسة العينية وبذلك يمكن قياس فتحة الثغر. بعد عمل السلخ يتم وضع السلخ مباشرة فى كحول مطلق يفضل كحول إيثيل وفى هذه الحالة فأن الماء سيمتص من البشرة ويحل محله الكحول وبذلك يحدث تثبيت

للبشرة والثغور كما هو عليه قبل عمل السلخ ثم يتم عمل الشريحة.

يمكن قياس فتحات الثغور بطريقة أخرى وهى عمل تكرار مباشر للسطحdirect surface replication للثغور. ومن أبسط هذه الطرق هى طلاء أو دهان السطح بمركب خلات الصوديوم ثم ترك السطح ليجف لمدة دقيقة إلى دقيقتين ولذلك عند عمل أزالة للغشاء الذى كونه هذا المركب على الثغور فأن يعتبر صورة مرآه للبشرة والثغور وعددها وسعة فتحاتها. وعند وضع هذا الغشاء فى قطرة ماء مقطر على شريحة وفحصها بالميكروسكوب. فأنها تعطى صورة ممتازة للسطح. تسبب هذه الطريقة ضرر للبشرة ولايمكن تكرارها مرة أخرى لنفس البشرة.

وفى طريقة أخرى تم تعديل الطريقة السابقة يتم تحضير سيليكون مطاط silicone - rubber ويتم معاملة الورقة أو السطح بهذا المركب ثم يسمح له لكى يتجمع على سطح الورقة ويكون غشاء ولذلك يتكون شكل مطابق تماما للسطح ويعتبر صورة مرآة للسطح mirror image . ثم يتم أزالة الغشاء السيليكونى من سطح الورقة وبذلك سيكون ذو شكل مماثل تماما لسطح الورقة أى صورة مرآة أيضا. ثم يتم بعد ذلك معاملة هذه الغشاء السيليكونى المطاط بمركب خلات السيليلوز وهذا الأخير يأخذ شكل السطح تماما وعند فحصه يعطى صورة طبيعية تماما للبشرة والثغور وسعة فتحاتها. ومن مزايا هذه الطريقة أنه لايوجد ضرر للأوراق أو الأسطح المعاملة بهذه الطريقة أو حتى ضرر بسيط جدا وليست ذلك بالنسبة للأوراق فقط بل أيضا بالنسبة للسيليكون المطاطى. ولذلك يمكن أجراء التجربة مرات عديدة على نفس المساحة من الورقة دون أى ضرر.

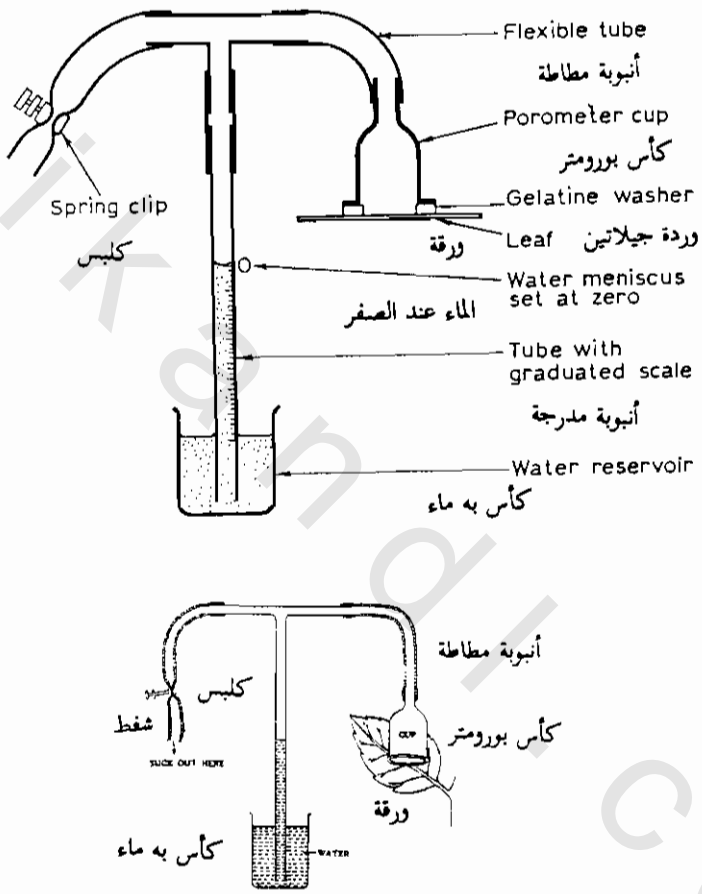
٢ ـ إستخدام البورومتر Porometry :

ومنها طرق عديدة وهي ما يأتى :

أ ـ Infiltration أستخدام سلسلة من المحاليل ذات تركيزات مختلفة وذات لزوجة مختلفة ومن هذه المحاليل مخلوط من nujol المخفف الزيلول. وجد أن النسبة المئوية لمحلول النيجول الذي يخترق الورقة خلال الثغور هو عبارة عن قياس وفهرس لفتحة الثغورindex of stomatal opening. ومن مميزات هذه الطريقة أنه يمكن بسهولة وبالعين المجردة ملاحظة دخول السائل إلي داخل الورقة حيث يتغير لونها وذلك دليل علي أن الثغور مفتوحة. ومن عيوبها أنه لايمكن تكرار القياس علي نفس السطح لفساده وضرره بعد القياس.

ب ـ Viscous - flow porometry : توجد أنواع عديدة من هذه الأجهزة وأول جهاز من هذا النوع هو الخاص بدارون وبرتز Darwin and Pertz عام ١٩١١ وفي هذه الحالة يثبت على سطح الورقة حجرة صغيرة بواسطة وصلة محكمة air - tight joint . يتم سحب الهواء تحت تفريغ إلى داخل الورقة خلال الثغور الموجودة فى المنطقة خارج الحجرة الصغيرة ويمر الهواء عبر المسافات

المسافات البينية ثم إلى خارج الورقة فى منطقة الحجرة ويكون خروج الهواء فى هذه الحالة فى وجود تدرج فى الضغط pressure gradient الناتج عن عمود من الماء له أرتفاع معين فى الأنبوبة. سرعة أنخفاض عمود الماء فى الأنبوبة تستخدم كمقياس لمتوسط فتحات الثغور فى المنطقة المحيطة بالحجرة الصغيرة. يجب معايرة هذه القراءات بقراءات وفحص مباشر لأتساع فتحات الثغور بواسطة المجهر ويمكن عمل منحنى قياسى لذلك لأيجاد العلاقة بين أتساع فتحات الثغور ودرجة أنخفاض الماء فى الأنبوبة (شكل ٥٢) يجب معايرة القراءات بواسطة قياسات مجهرية مباشرة لفتحات الثغور لنفس الورقة.



(شكل ٥٢): بورومتر بسيط.

توجد أنواع أخرى من الأجهزة تعتمد على قنطرة ويتستون أو تحوير لهذه القنطرة Wheatstone bridge modification (شكل ٥٣). وفى هذا الجهاز فأن الهواء ينساب بعد أنفصال تيار الهواء إلى جزئين متساويين متوازنين بين الورقة وصمام أبرة needle valve ويتم ضبط ذلك بواسطة مانومتر. حيث يتم ضبط صمام الأبرة بفتحها أو غلقها بدرجة معينة لتتحكم فى ضغط وتوجيه الهواء المنساب خلال الورقة. كلما زادت قراءة صمام الأبرة كلما قلت مقاومة الورقة لأنسياب الماء إلى داخلها. وحيث أن درجة أنسياب الهواء فى هذه الحالة يتوقف على حجم الثقوب أى يتبع قانون بواسيل Poiseuille's law وحيث أن سرعة الأنسياب تكون متناسبة أو مرتبطة بالأس ٤ لنصف قطر الثقب كما فى المعادلة الآتية :

$$F = k p r^4$$

حيث أن

F= سرعة الأنسياب تحت ضغط

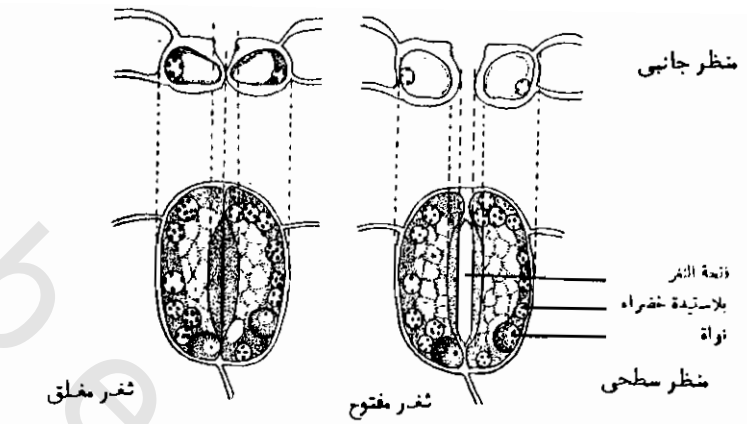
k= ثابت يتناسب عكسيا مع طول مسافة أنسياب الهواء واللزوجة.

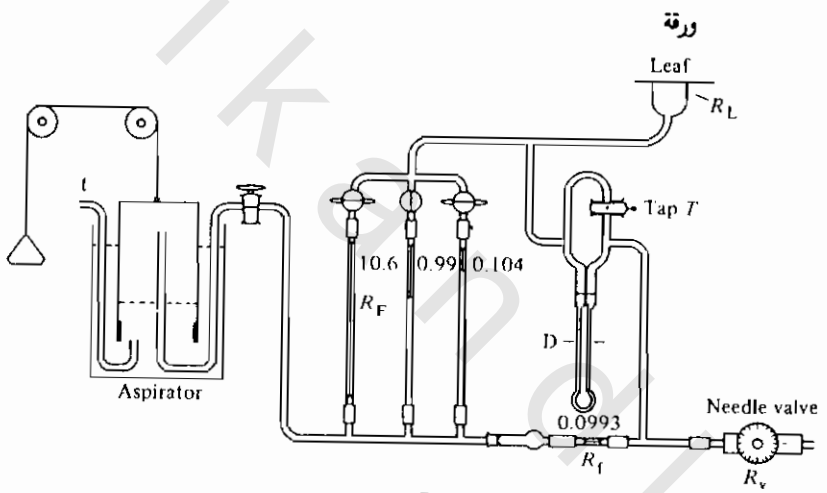
p= الضغط اللازم لأنسياب الهواء.

r= نصف قطر الثقب.

جـ ـ Diffusion Porometry : توجد أنواع عديدة من هذه الأجهزة القياسة لفتحات الثغور وهى تعتمد على مدى أنتشار الغاز إلى داخل أو إلى خارج الأوراق وذلك لتقدير مقاومة الثغور لهذا الأنتشار ولذلك تسمى هذه الأجهزة gas - diffusion porometers . يستخدم فى هذه الأجهزة انتشار الأيدروجين وأوكسيد النيتروز nitrous oxide ولكن لصعوبة العمل بها وتداولها ولذلك تستعمل أجهزة تستخدم بخار الماء الآن water - vapor - diffusion porometers. وفكرة هذه الأجهزة إستخدام microammeter وجزء حساس للرطوبة النسبية sensor يتكون من كلوريد ليثيوم lithium chloride relative humidity sensor. يتم حفظ الجزء الحساس أى السنسور فى حجرة صغيرة وتسمى أيضا بالكأس leaf cup. حيث يتم تثبيتها على الورقة بأحكام بواسطة ماسك. عند أنتشار بخار الماء من الورقة تزداد الرطوبة ويمكن قياسها بواسطة الأميتر ammeter حيث أن درجة توصيل الليثيوم conductivity تزداد بزيادة الرطوبة. وقل بداية التجربة يتم تمرير هواء جاف خلال الكأس.

وبذلك يتم التعرف وتحديد درجة الرطوبة النسبية للسنسور قبل التجربة. يتم حساب الزمن اللازم لحدوث النتح وأرتفاع الرطوبة النسبية فى الكأس إلى درجة معينة يمكن قياسها. يعتبر هذا الزمن مقياس لسرعة النتح وأيضا هو عبارة عن مقدار درجة مقاومة الأوراق لأنتشار بخار الماء.





$$\frac{R_L = R_v R_F}{R_f}$$

$$\text{or } \log R_L = \log R_v + \log(\frac{R_F}{R_f})$$

(شكل ٥٣) : بورومتر عبارة عن تحوير لقنطرة ويتستون Wheatstone

شكل توضيحى لبورومتر قنطرة ويتستون محورة بواسطة Heath and Russell . حيث أن الهواء يتم سحبه بواسطة aspirator خلال الورقة وفى آن واحد أيضا يتم سحبه خلال صمام الأبرة needle valve . يتم ضبط انبوبة المانومتر حرف U بواسطة صمام الابرة. مقاومات الأنبوبة الشعرية (R_F هى ١٠,٦ ، ٠,٩٩ ، ٠,١٠٤) تغطى مدى واسع للجهاز. يتم حساب مقاومة الورقة R_L من مقاومة صمام الأبرة R_V ونسبة R_f إلى المقاومة القياسية standard resistance (R_f = 0.0 993) .

معايرة وضبط الجهاز فى صورة وحدات مقاومة للورقة leaf - resistance units يمكن عمله بأستخدام المعادلة الآتية

$$R_S = \frac{S\ \Delta t - L_O}{D}$$

حيث أن

R_S= مقاومة الورقة ثانية لكل سم.

S= درجة حرارة الكأس.

t= الزمن اللازم للنتح لتحويل الرطوبة النسبية للكأس من مستو إلى مستوى آخر أى من درجة إلى درجة أعلى.

L_O= عامل خاص بالكأس وهو متعلق بشكل الكأس وحجمه leaf - cup geometry.

D= معامل الأنتشار للماء.

يتم معايرة الجهاز بواسطة قياس t وذلك نتيجة لأنتشار الماء خلال أسطوانات لها أطوال مختلفة ($R_S = L / D$) أو خلال أطباق مثقوبة لها R_S معروفة . منحنيات R_S بالنسبة للزمن يجب تقديرها عند درجات حرارة مختلفة لأيجاد العلاقة بين S ودرجة الحرارة.

تعتبر الأجهزة ممتازة لقياس مقاومة الورقة R_S والنتح ويمكن تقديرها فى مدى ثوان معدودة مع عدم حدوث أى تغيير أو أضرار للورقة.

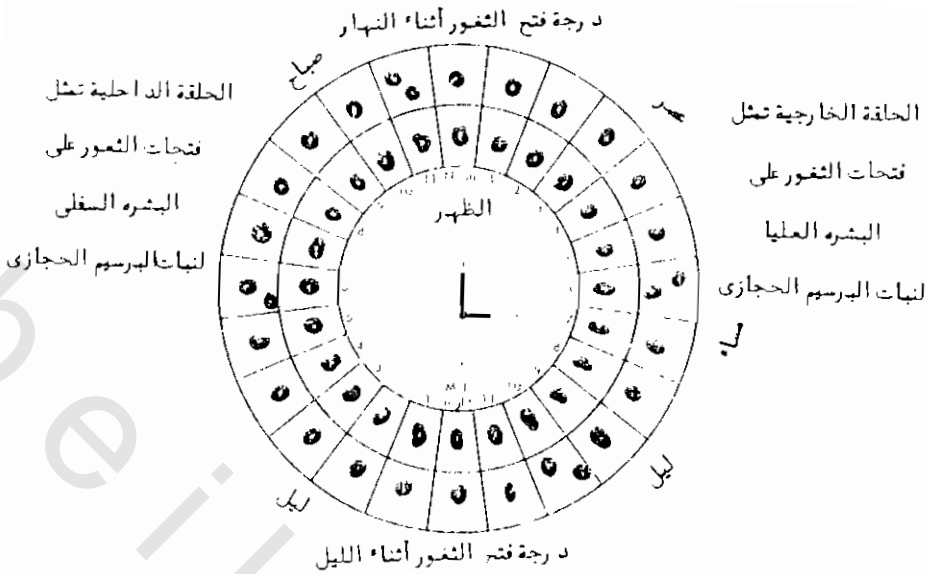
يمكن أستخدام بورومتر يستخدم عناصر مشعة isotope poromrters تستخدم الماء المشع tritiated water أو ثانى أوكسيد كربون مشع وذلك لقياس النتح أو البناء الضوئى وذلك بقياس مقاومة الورقة R_S. ومن أمثلة هذه البورومترات جهاز يتكون من زجاجة تتحمل ضغط عال من الغاز تحتوى على ثانى أوكسيد كربون مشع وأبرة تنظم أنسياب الغاز وكأس للورقة يسمح تعريض الورقة لثانى أوكسيد الكربون المشع. يتم ضغط وضخ الغاز على الورقة بسرعة منتظمة وأن كمية الكربون المشعة الموجودة فى الورقة بعد زمن معين من الضخ يكون مقياس لسرعة عملية البناء الضوئى. تقدير المقاومة الكلية total resistance أى R بالنسبة إلى أمتصاص ثانى أوكسيد الكربون uptake أى P يتوقف على المعادلة الخاصة بنقل الغازات وهى:

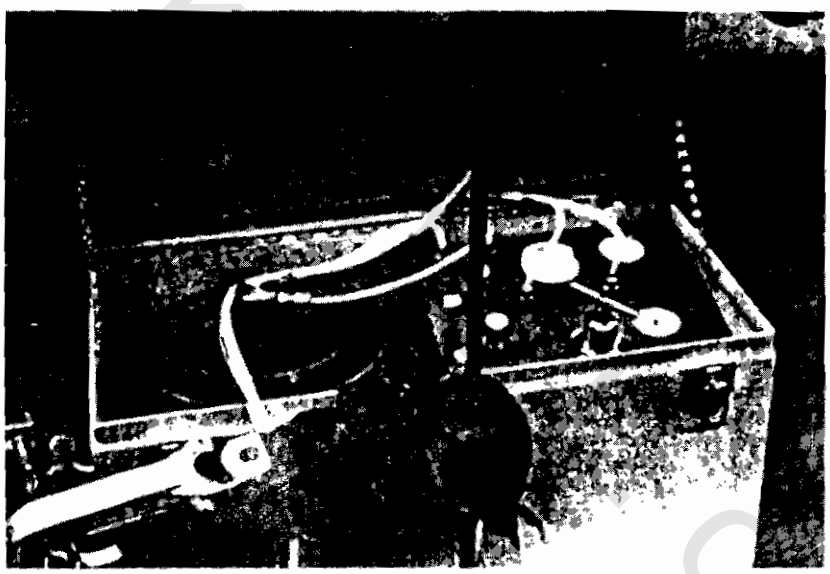
$$P = \frac{\Delta}{R}$$

حيث أن

P= تثبيت ثانى أوكسيد الكربون المشع بوحدات تحلل العناصر المشعة لكل دقيقة (d pm) لكل سنتيمتر مربع لكل ثانية.

Δ = كمية ثانى أوكسيد الكربون المشعة التى تغذى بها الورقة والوحدة وهى d pm .





(شكل ٥٤) : بورمتر ثنائى المركبات المشعة

يستعمل الجهاز لقياس البناء الضوئى والنتح في آن واحد فى العينة الواحدة أى نفس العينة. يتم ضخ ثانى أوكسيدكربون مشع ك ١٤ من إناء مضغوط بالغاز بدرجة كبيرة خلال مستودع ماء يحتوى ماء مشعtritiated water ويتم مد الورقة بذلك بواسطة leaf gun . يمكن من هذه البيانات حساب سرعة البناء الضوئى وسرعة التنفس وتوصيل ثانى أوكسيد الكربون conductances for Co_2 ونقل الماء water transfer.

أى disintegrations per minute لكل سنتيمتر مكعب.
R= المقاومة لأمتصاص ثانى أوكسيد الكربون المشع ثانية لكل سم.

ولذلك فأن

$$R = \frac{\Delta}{P} = \frac{dpm \quad cm^3}{dpm \quad cm^2 \ s} = s \ cm$$

يمكن قياس النتح والبناء الضوئى فى آن واحد وذلك بضخ ثانى أوكسيد الكربون المشع أولا خلال ماء مشع tritiated water (THO) فى خزان فى درجة حرارة معلومة وذلك لأنتاج بخار ماء مشع فى تيار ثانى أوكسيد الكربون المشع حتى مستو معين أى حتى تركيز معين معروف. كلا من ثانى أوكسيد الكربون المشع و THO يتم أمرارها على الورقة ولذلك فأن كمية الكربون المشعة والترتيم الممتصة يمكن تقديرهما.

حيث أن فقد الماء من الورقة تعتبر عملية طبيعية ويحددها مقاومة الورقة لأنتقال بخار الماء ولذلك فأن أخذ THO سيواجه بنفس المقاومة ولذلك فأن مقاومة أخذ هذه المركبات تماثل وتساوى مقاومة النتح وذلك بشرط أن تكون هذه القياسات يتم عملها قبل توازن THO مع ماء الورقة.

Thus the uptake resistance of THO will equal the transpiration resistance provided that the measurement is completed prior to THO equilibriun with the water of the leaf.

يمكن أستخدام بورومتر ثنائى المركبات المشعة double isotope pormeter لهذه التجارب والقياسات (شكل ٥٤).

obeikandl.com

الباب الحادى عشر
انتقـــــال المـــــاء

The Translocation of Water

تحصل الغالبية العظمى من النباتات على الماء اللازم لها من التربة. وتفقد فى عملية النتح نسبة كبيرة هائلة من الماء الذى تمتصه جذور النباتات الأرضية. وتستخدم كميات أصغر فى النمو وفى البناء الضوئى، وتفقد بعض الأنواع النباتية كميات محدودة من الماء عن طريق الإدماع. لهذا لابد للماء أن يتحرك خلال الأنسجة والأعضاء من المناطق الماصة بالجذر إلى الأنسجة التى يستخدم فيها أو التى ينتشر منها خارج النبات. ويطلق على العملية التى يتحرك بها الماء خلال النبات توصيل أو نقل أو انتقال الماء translocation و transport و conduction .

وفى الأنواع العشبية وكثير من النباتات الشجيرية لاتزيد المسافة التى يتحرك الماء خلالها فى مروره من القمم الجذرية إلى الأوراق عن ثلاثة إلى أربعة أمتار عادة. وتخدعنا المظاهر حتى فى مثل هذه النباتات فى بعض الأحيان، إذ قد يكون لبعض الأنواع العشبية والشجيرية كالبرسيم الحجازى مجموعات جذرية عميقة فكثيراً ما يصعد بعض الماء الممتص لمسافات تبلغ حوالى ستة أمتار قبل أن يصل إلى مستوى سطح التربة.

ومن الأمثلة الرائعة لحركة الماء العلوية هى التى تحدث فى الأشجار . وأطول شجرة لدينا سجل صحيح عنها هى نموذج من أشجار السيكويا العملاقة *Sequoia sempervirens* وصل ارتفاعها إلى حوالى ١١١ متراً. ويزيد ارتفاع كثير من الأفراد الأخرى لهذا الجنس ولعدة أنواع أخرى على ٩١,٤ متراً ومن بينها الأشجار الكبيرة مثل السيكويا *Sequoia gigantea* وبعض أنواع جنس الكافور *Eucalyptus*. وتوجد كثير من الأشجار فى غابات أمريكا يتراوح ارتفاعها من ٣٠,٥ إلى ٦١ مترا. ولما كانت المجموعات الجذرية للأشجار تتغلغل فى الأرض بضع أمتار، فإن المسافة الرأسية الحقيقية التى يرتفع خلالها جزء على الأقل من الماء الممتص تزيد دائماً على ارتفاع الشجرة فلابد للماء إذن من أن يصعد فى الأشجار لارتفاعات يبلغ مداها نحو ١٢٢ مترا فوق مستوى امتصاص الماء.

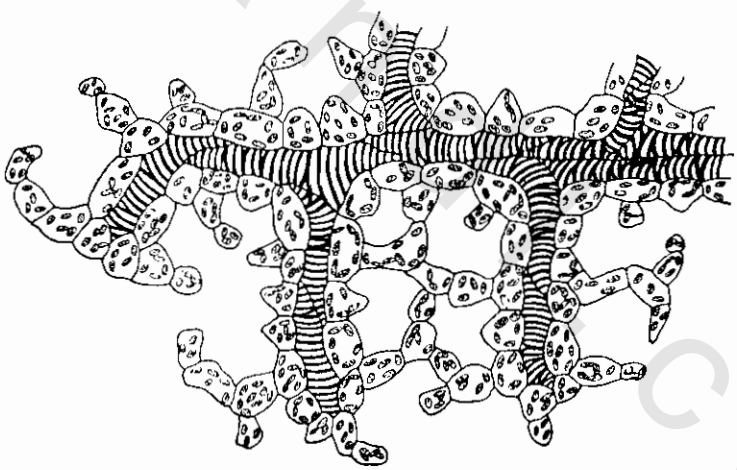
أما الآلية التى يتحقق بها هذا الأمر الفذ فى الأشجار الطويلة فقد كانت موضع الكثير من التجارب، بل والكثير من التفكير. وذلك لأن الكثير مما أجرى على هذا الموضوع من تجارب كان

قد تم على أنواع خشبية. وأى تفسير لهذه الظاهرة يمكن أن تتضح صلاحيته بالنسبة للأشجار الطويلة لابد أن يكون صالحاً كذلك بالنسبة للنباتات الأقل طولاً.

والماء الذى يتحرك خلال النباتات ليس نقياً، ولكنه يحتوى دائماً على كميات نادرة ذائبة من ذائبات غير عضوية عادة. وكثيراً مايسمى هذا المحلول المخفف بعصارة الخشب xylem sap .

مسلك الماء خلال النبات

يدخل الماء النبات بصفة أساسية من خلال خلايا البشرة والشعيرات الجذرية عند أطراف الجذور أو قريباً منها ويعبر القشرة والاندوديرمس وجزءاً من البريسيكل ثم يدخل فى النهاية تجويف أوعية الخشب أو القصيبات فى الجذر. وتتجه حركته بصفة عامة إلى أعلى بمجرد وصوله للقنوات الخشبية الأوعية والقصيبات. والنسيج الخشبى نسيج متصل يمتد ابتداء مما يلى القمم الجذرية مباشرة، ثم خلال الجذور، فخلال السوق، فأعناق الأوراق، وينتهى أخيراً – بعد أن يتفرع كثيراً عادة – فى ميزوفيل الورقة (شكل ٥٥). فقد تنتهى آلاف من الحزم الوعائية فى ١ سم٢ من



(شكل ٥٥) : نهاية الأوعية فى ميزوفيل ورقة تفاح

سطح الورقة. وعلى ذلك فالنسيج الخشبى الذى يتحرك الماء خلاله إنما هو جهاز موحد متصل داخل جسم النبات. ويتحرك الماء كتلة واحدة فى معظم مجراه عبر أوعية الخشب أو قصيباته. ويمر الماء من القنوات الخشبية بالأوراق إلى خلايا الميزوفيل ويتحرك الماء فى الميزوفيل من خلية إلى خلية، حيث تفتقد الخلايا معظمه فى النهاية عن طريق تبخيره فى المسافات التى بين الخلايا. ويجب اعتبار حركة الماء من خلايا الجذر وميزوفيل الورقة جزءاً لا يتجزأ من عملية انتقال الماء.

ومع أن قدراً كبيراً مما يمر من خلال النبات من ماء إنما يسلك الطريق الذى سبق وصفه، ويفقد فى عملية النتح، فإن كميات صغيرة منه تنحرف عن هذا المسار. فعلى طول مسار حركته تدخل كميات صغيرة منه فى الخلايا الحية المجاورة، وتستعمل فى زيادة حجم الخلية، وعلى الأخص فى طبقة الكمبيوم. كذلك تستعمل القمم الساقية والجذرية والثمار التى تنمو بنشاط كميات هائلة من الماء بصفة أساسية أثناء الزيادة فى الحجم، بينما تستعمل الخلايا الكلورنشيمية الماء فى عملية البناء الضوئى. ومع ذلك فلا يزيد مايستعمله النبات مما يدخله من ماء فى النمو وعمليات التحول الغذائى بمعظم الأنواع على ١ أو ٢ فى المائة، أما الباقى فيفقده النبات فى النتح.

أما كون الخشب هو النسيج النباتى الموصل بصفة أساسية للماء فقد تحقق عند إجراء مالبيجى Malpighi لتجارب التحليق girdling, ringing فى عام ١٦٧١، وسوف تذكر هذه التجربة فيما بعد.

ينتقل الماء والعناصر الذائبة من خلية إلى أخرى ويسمى هذا بالأنتقال لمسافة قصيرة short-distance transport وفى هذه الحالة ينتقل الماء والعناصر الذائبة فيه من خلية إلى خلية عبر خيوط تصل الخلايا ببعضها وهذه الخيوط عبارة عن أنابيب دقيقة وتسمى بلازموديزماتا plasmodesmata. وحيث أن هذه الخيوط تتخلل الجدار الخلوى وتصل بروتوبلازم الخلايا بعضها لذلك يعتبر النبات الواحد وحدة واحدة متصلة ببعضها وهذه الوحدة تسمى سمبلازم symplasm ومعناها الدقيق وحدة حية واحدة للنبات الواحد حيث أن البروتوبلازم مادة حية ومتصل ببعضه فى النبات الواحد عبر خيوط البلازموديزماتا ويعبر عنها بالأنجليزية entire living portion. والعكس صحيح فى حالة الوحدة الواحدة الغير حية للنبات nonliving portion أى الوحدة غير السمبلازمية non - symplastic portion فأنها تسمى أبو بلازم apoplasm وهى عبارة عن الأتصال المستمر للخلايا عبر النبات نتيجة لتلاصق الخلايا بعضها البعض عن طريق الجدار الخلوى. أنتقال الماء والأملاح الذائبة من خلية إلى أخرى خلال

خيوط البلازموديزماتا يسمى أنتقال سمبلاستى symplastic transport وأما عن أنتقال الماء والأملاح الذائبة خلال جدار الخلايا والمسافات البينية بين الخلايا يسمى أنتقال أبو بلاستى apoplastic transport أى انتقال خلال الجزء الغير حى من النبات.

ينتقل الماء والعناصر الذائبة أنتقال آخر لمسافات كبيرة عبر الجهاز الوعائى للنبات وهو نسيج الخشب دون اللحاء فى هذه الحالة ويسمى هذا بالأنتقال لمسافات طويلة long distansce transport.

أولاً : الأنتقال لمسافة قصيرة

Short Distance Transport

يعتبر الأنتقال السمبلاستى هو الأكثر حدوثا أو الأكثر أهمية للخلية بالمقارنة بالأنتقال الأبوبلاستي. سيتم أستعمال الأنتقال السيتوبلازمى وذلك للسهولة وكترجمة عربية للأنتقال السمبلاستى وأيضا سيتم أستعمال الأنتقال الجدارى وذلك للسهولة وكترجمة عربية للأنتقال الأبوبلاستى. أى أنه بعبارة أخرى يمكن القول بأن أنتقال الماء والذائبات يكون بدرجة أكبر كإنتقال سيتوبلازمى وبدرجة أقل كأنتقال جدارى عادة. يحدث الأنتقال السيتوبلازمى عبر خيوط البلازموديزماتا. أول من أطلق أسم بلازموديزماتا على الخيوط التى تصل الخلايا ببعضها هو عالم النبات الألمانى الشهير ستراسبرجر Strasburger عام ١٩٠١. وطريقة أنتقال الماء والذائبات عبر خيوط البلازمويزماتا غير معروفة بالتفصيل ولكن يعتبر الأنتشار diffusion عامل فعال فى ذلك. أما عن أنتقال الماء والذائبات فى داخل الخلية الواحدة يكون بواسطة الأنتشار والحركة الأنسيابية للسيتوبلازم cytoplasmic streaming (cyclosis) . يساعد على حدوث الحركة الأنسيابية فى داخل الخلايا خيوط دقيقة بروتينية protein microfilaments موجودة فى داخل الخلية. وتبعا لذلك يمكن القول أن أنتقال الماء والذائبات من خلية إلى أخرى فى حالة الأنتقال السيتوبلازمى يكون بواسطة الأنتشار وأيضا بواسطة الحركة الأنسيابية للسيتوبلازم.

فى بعض الحالات يكون أنتقال الماء والذائبات من خلية إلى أخرى عبارة عن عملية أنتقال نشط أى عملية أنتقال تحتاج إلى طاقة أى تحتاج ATP . توجد هذه الحالة على وجه الخصوص فى خلايا عروق الورقة عندما يحدث تحميل loading وتفريغ unloading أثناء أنتقال السكريات فى اللحاء. وغير معروف حتى الآن نوع هذا الأنتقال النشط هل هو أنتقال سيتوبلازمى أو أنتقال

جدارى.

فى بعض الأنسجة التى تحدث فيها عملية الأنتقال النشط يوجد بها نوع من الخلايا المتخصصة تسمى الخلايا الناقلة transfer cells. وهذه الخلايا تتميز بأن لها مساحة سطح كبيرة جدا فعالة فى أنتقال الماء والذائبات عن طريق الأنتقال الجدارى.

١- الأنتقال السيتوبلازمى Symplastic transport :

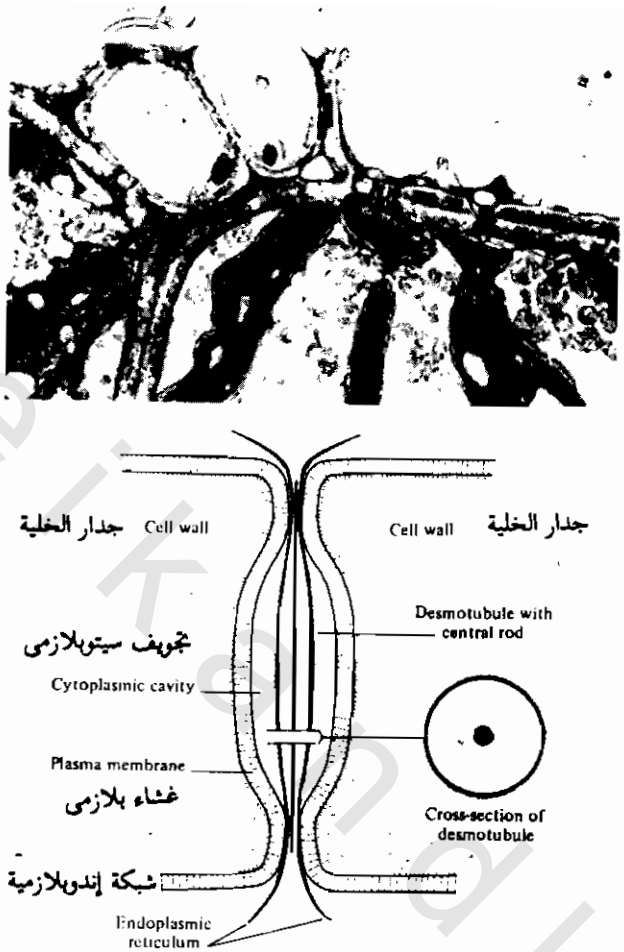
تعتبر البلازموديزماتا عبارة عن أنابيب دقيقة سيتوبلازمية cytoplasmic tubules تربط الخلايا ببعضها (شكل ٥٦). توجد هذه البلازموديزماتا فى جميع خلايا النباتات الراقية عادة ولكنها لا توجد بين الخلايا الحارسة البالغة وبين الخلايا المساعدة المجاورة لها.

كما أنها لاتوجد فى الأوعية والقصيبات. يمكن أن توجد بأعداد هائلة تصل إلى واحد مليون بلازموديزماتا لكل ملليمتر مربع. تصل هذه البلازموديزماتا جميع خلايا النبات الواحد ببعضها. ولذلك فأنه يوجد أنتقال سيتوبلازمى للماء والذائبات خلال النبات عبر خيوط البلازموديزماتا.

تظهر البلازموديزماتا بالمجهر الألكترونى محاطة تماما أى مغلفة بالأغشية البلازمية للخلايا المحيطة. يوجد فى داخل قناة البلازموديزما plasmodesma channel أنيبوبة (أنبوبة صغيرة) tubule تسمى ديزموتيوبيول desmotubule تتكون هذه ديزموتيوبيول من الشبكة الأندوبلازمية للخلايا المجاورة. يوجد فى مركز الديزموتيوبيول قضيب مركزى. يتضح من ذلك أن الشبكة الأندوبلازمية للخلايا متصلة ببعضها وأيضا الأغشية البلازمية.

يتضح من ذلك أن البلازموديزماتا تظهر مقاومة بسيطة لأنتقال الذائبات أى الجزيئات غير الأيونية ومن ذلك يتضح أيضا أنها لا تظهر إختيارية فى أنتقال هذه الجزيئات أو تظهر أختيارية بسيطة. ولكن بالرغم من ذلك فأن أنتقال الجزيئات الكبيرة حتى الذائبة منها لا يحدث خلال البلازموديزماتا ومن هذه المركبات البروتين والأحماض النووية. أما أنتقال الأيونات أو الجزيئات المشحونة سيكون محدد بواسطة التدرج فى الجهد الكهربائى electrical gradients. توجد أدلة على أن جزيئات الفيروس تنتقل خلال خيوط البلازموديزماتا حيث وجدت الفيروسات فى داخل هذه الخيوط.

يعتبر الدليل الحقيقى على أنتقال الذائبات من خلية إلى أخرى غير كاف. أما عن أسباب وضع هذه النظرية لأنتقال الذائبات هى عاملين أساسيين. أولهما أن البلازموديزماتا عددها كبير



(شكل ٥٦) : صورة بالمجهر الإلكترونى للبلازمودزمات

بلازموديزما تصل خلية ورقة محتوية على بلاستيدات خضراء وخلية بارنشيمة اللحاء المجاورة لها. مع وجود إفتراض بوجود إنتقال سيتوبلازمى من النسيج القائم بعملية البناء الضوئى إلى النسيج الوعائى.

أسفل الصورة رسم توضيحى للبلازموديزما التى تربط خليتين ببعضهما. لاحظ أن الغشاء البلازمى متصل ومستمر بين الخليتين وأن الشبكة الإندوبلازمية تتخلل مركز البلازموديزما المكونة للأنبوبة الدقيقة the tubule. يوجد قطاع عرضى يوضح شكل desmotubule المركزية ذات القضيب rod بالنسبة للرسم المقابل.

جدا بين الخلايا التى يحدث فيها إنتقال للذائبات بدرجة كبيرة. ثانيا: أنه عند أمداد الخلايا بأيون الكلور فأنه يمكن ترسيبه فى قناة البلازموديزماتا وذلك بواسطة معاملة الخلايا بنترات الفضة ويكون الراسب على هيئة كلوريد فضة.

نترات فضة + أيون كلور ←——— أيون نترات + كلوريد فضة

وحتى الآن الطريق الذى يسلكه الذائبات خلال أنتقالها فى البلازموديزماتا غير معروف the exact pathway is not clear . ولكن الغالبية العظمى من الأدلة توضح أن الأنتقال يكون عن طريق desmotubule بمساعدة الشبكة الأندوبلازمية. ولا يكون ذلك بدرجة كبيرة عن طريق قناة البلازموديزماتا حيث أن عنق أى مدخل القناة من الجهتين يكون ضيق جداً ويسبب غلق القناة عن الخلايا المجاورة.

٢- الأنتقال الجدارى Apoplastic transport :

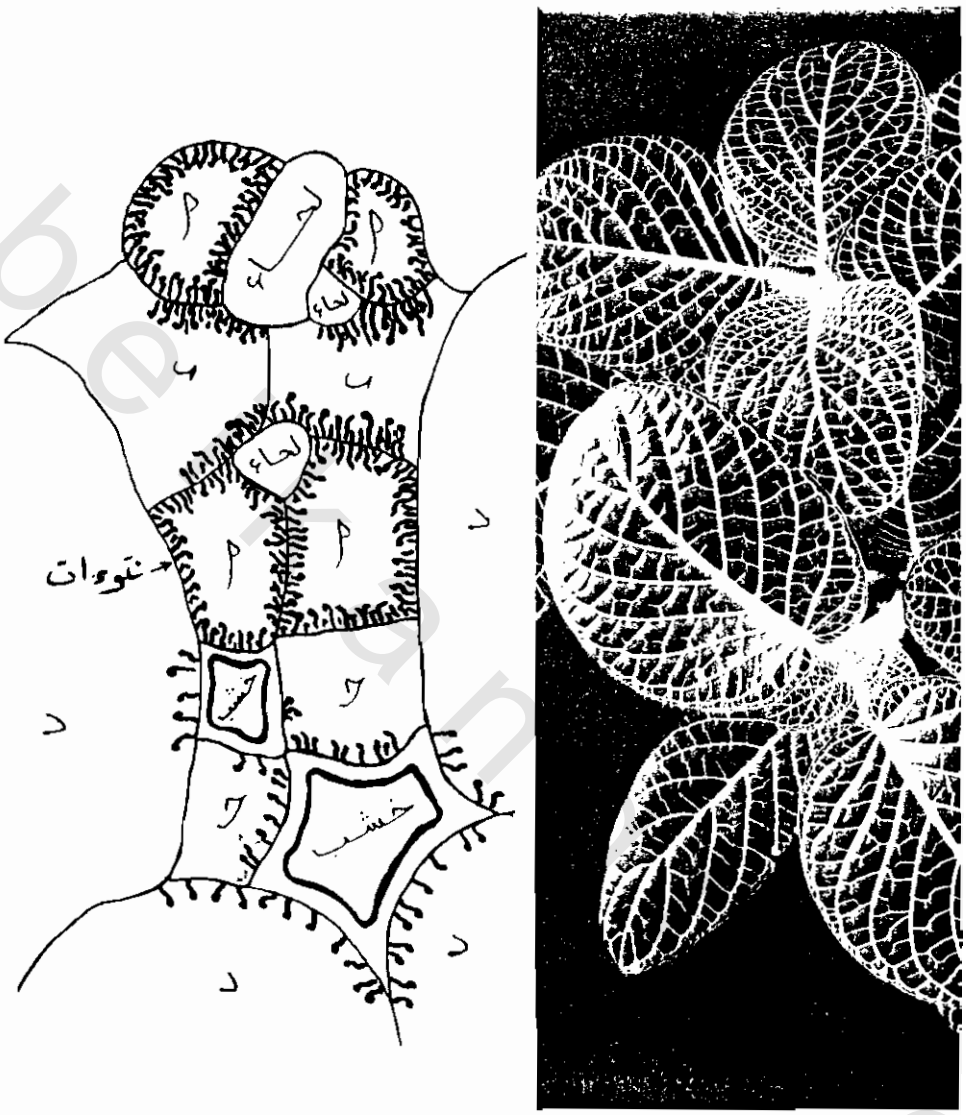
أحد أنواع الأنتقال الجدارى يكون عن طريق الخلايا الناقلة transfer cells.

وهى خلايا تتميز بأن جدارها الخلوى يخرج منه نتوءات كثيرة تمتد إلى داخل الخليه. ويحيط بهذه النتوءات الغشاء البلازمى الخارجى (شكل ٥٧). نتيجة لذلك تزيد نسبة المساحة إلى الحجم حيث نجد أن مساحة الجدار والغشاء البلازمى تكوناًكبر فى هذه الخلايا عنه فى حالة خلايا أخرى لها نفس الحجم وليس بها هذه النتوءات ولذلك فأن الوظيفة الرئيسية لهذه الخلايا أنها ذات كفاءة عالية فى امتصاص وإفراز العناصر والمواد العضوية نتيجة لكبر السطح بالنسبة للحجم وقد أمكن إثبات ذلك باستخدام العناصر المشعة.

هذه الخلايا عادية التركيب ولكنها تتميز عن الحالة العادية بغزارة سيتوبلازمها وكثافة الشبكة الاندوبلازمية وبوجود عدد كبير من الميتوكوندريا ذات الرشراشات الكثيرة وخاصة بجانب هذه النتوءات.

هذه الخلايا تقسم على أساس كيفية توزيع النتوءات داخل الخلية إلى خلايا غير قطبية non polar - حيث توجد النتوءات موزعة بانتظام على محيط السطح الداخلى للخلية كله وخلايا قطبية polar حيث توجد النتوءات فى جهة واحدة أو جهتين من الخلية أو أكثر أى تكون غير موزعة بانتظام ومركزة فى مناطق دون أخرى.

هذه النتوءات توجد فى أنواع كثيرة من الخلايا فهى توجد فى الخلايا البارنشيمية والكلورنشيمية وبارنشيمة اللحاء وبارنشيمة الخشب والبشرة والبريسيكل والخلايا الغدية.



(شكل ٥٧) : الخلايا الناقلة

قطاع عرض فى عرق ورقة صغير يبين أنواع الخلايا الناقلة المختلفة (أ، ب ، جـ ، ء)

عادة توجد هذه الخلايا في العروق الصغيرة للأوراق وملاصقة لأنسجتها الوعائية وحيث يكون تبادل العنصر والمركبات العضوية بين النسيج الوسطى للورقة والعروق على أشده. وهذه الخلايا هى المسئولة عن سرعة إنجاز عملية التبادل لكبر سطحها. وقد أمكن إثبات ذلك باستعمال العناصر المشعة لأوراق كثير من النباتات ومنها نوع من البسلة *Pisum arvense*. وفى حالات العروق الصغيرة للأوراق ويوجد من هذه الخلايا ٤ أنواع وهى: أ (A)، ب (B) ، جـ (C) ، د(D).

النوع أ : يكون ملاصق للأنابيب الغربالية لنسيج اللحاء وتتميز بغزارة سيتوبلازمها وأنها غير قطبية (تعتبر خلية مرافقة متحورة).

النوع ب : يكون ملاصق للأنابيب الغربالية لنسيج اللحاء أو الخلايا المرافقة أو خلايا النوع أ. وسيتوبلازمها أقل كثافة من النوع السابق وهى قطبية حيث توجد النتوءات فى الجزء من الخلية الملاصق للأنابيب الغربالية أو الخلايا المرافقة أو خلايا النوع أ. ولا توجد النتوءات فى الأجزاء المقابلة للمسافات البينية أو الأنواع الأخرى من الخلايا (تعتبر خلية بارنشيم لحاء متحورة).

النوع جـ : يكون ملاصق للأوعية الخشبية والقصيبات. وهى قطبية حيث توجد النتوءات فى الجزء من الخلية الملاصق للأوعية الخشبية والقصيبات فقط. أقل فى كثافة سيتوبلازمها من النوع السابق وعدد النتوءات أقل من الأنواع السابقة (تعتبر بارنشيم خشب متحورة).

النوع د : يكون ملاصق لغلاف حزمة الورقة. وهى قطبية حيث توجد النتوءات فى الجزء من الخلايا المقابل لأقرب أوعية خشبية أو قصيبات.

وعدد النتوءات قليل. السيتوبلازم عادى الكثافة ومماثل للخلايا العادية الأخرى (تعتبر خلية غلاف حزمة متحورة).

النوع أ، ب هى أكثر الأنواع شيوعا فى عروق الأوراق.

توجد الخلايا الناقلة فى اللحاء والخشب وفى الأنسجة الأفرازية الغدية. يعتقد أن وظيفتها هى جمع ثم أفراز المحاليل ومثال ذلك الغدد الملحية salt glands التى تستقبل ثم تفرز تركيزات عالية من كلوريد الصوديوم ويكون ذلك بواسطة النقل النشط active transport.

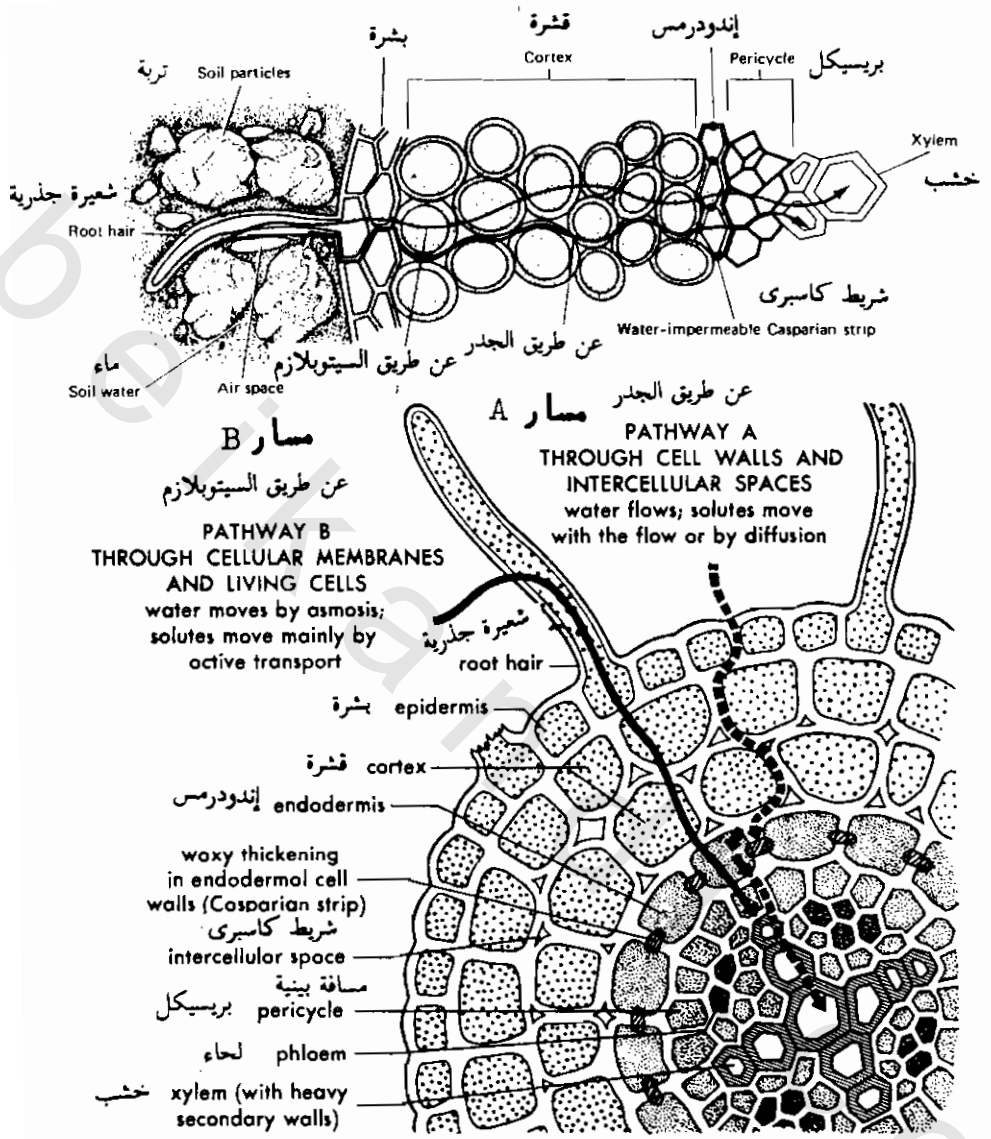
ويتضح من تشريح الخلايا الناقلة أن هذه النتوءات التى تمتد إلى داخل الخلايا تزيد من مساحة السطح بدرجة كبيرة والتى تساعد فى نقل العناصر. عادة يكون الأنتقال أى النقل فى هذا النوع عكس منحدرات التركيز ولذلك يحتاج إلى طاقة أى ATP . وحيث أن الأنتقال يحدث من السيتوبلازم عبر الغشاء البلازمى أى الأكتوبلاست أى البلازماليما إلى الجدار ولا يحدث عن

طريق البلازموديزماتا فيعتقد أن له خاصية الأختصاص أى الإختيارية بدرجة كبيرة selectivity. حيث يلاحظ أن قناة البلازموديزما يمكن أن تسمح بنفاذية جميع الجزيئات الصغيرة الذائبة والعكس صحيح حيث وجد أن الأنتقال من الخلايا الناقلة إلى الخلايا الأخرى يحتاج إلى ناقلات خاصة specific transporters تعمل على محاليل خاصة specific solutes . وحيث أن الخلايا الناقلة بأنواعها المختلفة والتى يمكن أن تسمى خلايا بشرة ناقلة epidermal transfer cells وخلايا خشب ناقلة xylem transfer cells وخلايا لحاء ناقلة phloem transfer cells وخلايا ناقلة أخرى تسمى تبعا لوظيفتها وموقعها. وهذه الخلايا تتميز أيضا بأن لها سطح نوعى كبير حيث أن الغشاء البلازمى يحيط بهذه النتوءات وبذلك تزيد مساحة السطح بدرجة كبيرة جدا كما أنها تحدث فى المناطق ذات النقل النشط الكثيف. ولذلك يتضح تماما أن وظيفة هذه الخلايا هى النقل.

ولذلك فأن النقل عن طريق الخلايا الناقلة يكون من نوع الأنتقال الجدارى حيث أن الذائبات تترك السيتوبلازم وتنتقل إلى الجدار. يعتبر هذا النوع من الأنتقال خلال الخلايا الناقلة أحد حالات النقل الجدارى. وتوجد حالات أخرى من النقل الجدارى كثيرة فى النبات وهى لاتشمل الخلايا الناقلة مثل أمتصاص الماء والذائبات من التربة وتنتقل عبر جدر الخلايا والمسافات البينية فى الجذر (شكل ٥٨). وأيضا الأنتقال عبر الأوعية الخشبية والقصيبات يعتبر نقل جدارى حيث أن هذه الخلايا ميتة حيث لايوجد بها مادة حية وهى عبارة عن جدران فقط. ويوجد أيضا أحتمال كبير أنه عند حدوث حالة الأنتقال الجدارى فأن أنتقال الذائبات إلى أو من الجدار يكون عن طريق الخلايا الناقلة.

ملخص الأنتقال لمسافة قصيرة :

نظرية الأنتقال السيتوبلازمى ملخصها أن النبات عبارة وحدة واحدة متصلة ببعضها تماما أى symplasm ويحدث ذلك نتيجة لأتصال الخلايا ببعضها عن طريق خيوط البلازموديزماتا وتعتبر هذه الخيوط عبارة عن قنوات تصل الخلايا ببعضها. كثير من المركبات التى تنتقل لمسافة قصيرة مثل الأيونات غير العضوية والسكريات والأحماض الأمينية والهرمونات النباتية تنتقل عن طريق البلازموديزماتا. ولكن يمكن فى حالات أخرى وحيث لاتوجد بلازموديزماتا بين الخلايا كما فى حالة الخلايا الحارسة والخلايا المساعدة وخلايا البشرة حيث يحدث أنتقال العناصر من خلال الغشاء البلازمى ثم خلال الجدار من الخلية الحارسة إلى الخلية المساعدة والعكس



(شكل ٥٨) : مسار الماء فى الجذر

المسار يكون بطريقتين symplast , apoplast

أى طريق الجدر الخلوية والمسافات البينية ، أو عن طريق السيتو بلازم أو كليهما

صحيح. وهذا الإنتقال عن طريق الجدار أى الأنتقال الجدارى يمكن أن يتميز بخاصية الأختصاص أى الأختيارية selectivity إلى حد كبير أى ينفذ أيونات أو مركبات دون أخرى وهذه الخاصية لا تحدث فى حالة الأنتقال السيتوبلازمى من حيث أن الأنتقال عن طريق البلازموديزماتا يكون غير أختيارى nonselective. وربما فى حالة فتح الثغور فأن خاصية الأختيارية أو الأختصاص فى نفاذية الذائبات عن طريق النقل الجدارى تتحكم فى دخول الأيونات والذائبات وبذلك فأنها تسمح لأيون البوتاسيوم فقط للأنتقال من الخلايا المساعدة إلى الخلايا الحارسة ولا تسمح للذائبات أو الأيونات الأخرى للدخول وذلك أثناء فتح الثغور ويعتبر ذلك مثال متميز عن مدى قدرة الأنتقال الجدارى فى النقل الأختيارى والنفاذية الأختيارية للخلية. علاوة على ذلك يحدث أنتقال جدارى للماء والذائبات عبر خلايا الجذور بعد عملية الأمتصاص وأيضا يحدث أنتقال جدارى للماء والذائبات خلال الأوعية الخشبية والقصيبات.

ثانيا : الأنتقال لمسافة طويلة

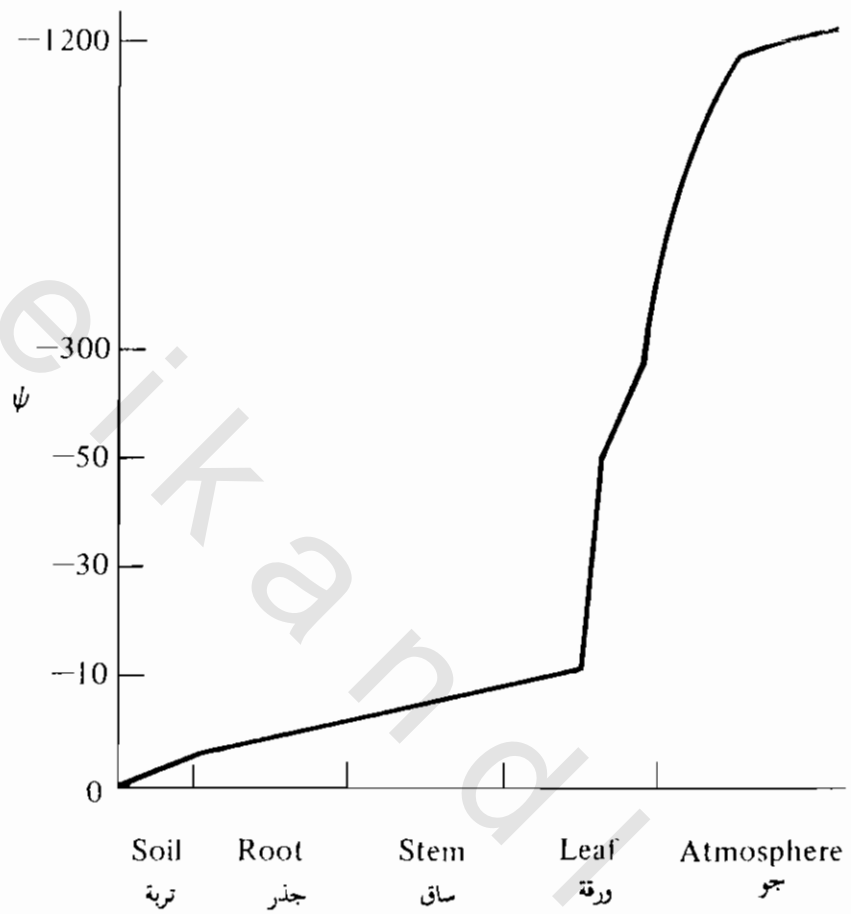
Long Distance Transport

وهو عبارة عن أنتقال الماء والذائبات من التربة إلى الجذور ثم الساق ثم الأوراق.

إنتقـــال الماء Water transport :

أنتقال الماء والذائبات من التربة عبر الجذور والساق والأوراق ثم خروجها إلى الجو مرة أخرى يكون عن طريق النتح. يسمى النظام وهو أنتقال الماء من التربة إلى الجو عبر النبات فى مجموعها وكوحدة واحدة بأسم SPAC وهى أختصار للتعبير soil - plant - air - continum أى تربة نبات هواء أستمرارية. وحيث أنه يوجد نقص فى جهد الماء من التربة إلى الهواء فأن الماء سوف يسرى وينتقل فى النبات تبعا لمنحدر الجهد المائى (أى التدرج فى الجهد المائى) water - potential gradient. سرعة أنتقال الماء وطريقة أنتقال الماء يتوقف على تشريح النبات وعلى العوامل الطبيعية التى تتحكم فى أنتقال الماء.

التدرج فى الجهد المائى من التربة حتى الجو خلال SPAC يمكن رسمه على هيئة منحنى (شكل ٥٩). تتراوح قيمة ψ فى التربة ذات الماء الميسور من -٠,٣ إلى -١٥ بار. ولذلك فأن الجهد المائى للتربة الجيدة الرى حوالى صفر أى قريبة من الصفر. يوجد أنحدار خفيف للمنحنى



(شكل ٥٩): إنخفاض الجهد المائى خلال أستمرارية التربة والنبات والهواء

ينخفض الجهد المائى خلال SPAC (أستمرارية وحدويه للتربة والنبات والهواء SPAC وهى إختصار- Soil Plant - Air Continuum) حتى يتغير الوضع بين ميزوفيل الورقة والغرفة تحت الثغرية. يوضح أن الرطوبة النسبية أقل من ١٠٠ ٪، يمكن أن ينخفض الجهد المائى إلى أقل من − ١٠٠٠ بارز . لأن التغير حاد جدا فى الجهد المائى عند سطح التلامس بين الهواء والورقة leaf - air surface، لقد إفترض أن أكبر تحكم للنتح عند الثغور.

من التربة إلى أنسجة الجذر. يكون الجذر فى التربة قريب من السعة الحقلية capacity وحيث لا يقل الجهد المائى كثيرا عن −٥ بار. عند جفاف التربة وعندما يقترب الجهد المائى من نقطة الذبول wilting point أى حوالى −١٥ بار فأن الجهد المائى فى الجذر ينخفض أيضا تبعا لحالة التربة. تتميز الجذور بأن لها القدرة على ضبط جهدها المائى تبعا لحالة محلول التربة أى ماء وذائبات التربة. قام Bernstein عام ١٩٦١ بقياس الجهد الأسموزى osmotic potential للجذور والأوراق لنباتات نامية فى محاليل مختلفة الجهد الأسموزى. عند إنخفاض الجهد الأسموزى للمحلول فأن الجهد الأسموزى للنبات ينخفض تبعا لذلك ويعتقد أن ذلك نتيجة لأمتصاص النبات الأملاح. أنخفاض الجهد الأسموزى وفقد أنسجة الجذر للماء تسبب إنخفاض فى الجهد المائى (جدول ٩)

(جدول ٩): الجهد الأسموزى لأعضاء نبات القطن فى محاليل ص كل مختلفة التركيز

تركيز كلوريد الصوديوم	الجهد الأسموزى (بار)	
	π ١/ جذور	π ١/ أوراق
صفر	−٥,٦	−١٠,٢
−٣	−٨,٦	−١٢,٥
−٦	−٨,٢	−١٧,٩
−١٢	−١٢,٤	−٢١,٣

يوجد أنخفاض فى الجهد الأسموزى من الجذور إلى الأوراق ويكون ذلك نتيجة لتجمع الذائبات فى الأوراق ولكن أيضا نتيجة لأنخفاض جهد الضغط pressure potential.

قام Scholander عام ١٩٦٥ بقياس الجهد المائى على أرتفاعات عالية فى الأشجار وقد وجد أن الجهد المائى W. P. ينخفض تدريجيا كلما تم الأرتفاع فى الشجرة. أى أن الجهد المائى يتناسب عكسيا مع الأرتفاع فى الأشجار. فى حالة شجرة Douglas fir يوجد دائما أنخفاض فى الجهد المائى من قاعدة تاج الشجرة (أرتفاع ٣٠ متر) إلى قمة التاج (أرتفاع ٧٩ متر). أثناء منتصف النهار يكون جهد الماء لقمة التاج هو −٢٢ بار.

يوجد إنخفاض كبير فى الجهد المائى بل الأنخفاض الأكبر عندما يتحول ماء أنسجة الورقة

إلى الحالة الغازية على هيئة بخار ماء فى الجو فى نظام SPAC. وفى الهواء الجاف فأن الأنخفاض فى الجهد المائى يكون كبير جدا فقد يصل ألف بار.

يعتبر من المتعارف عليه أن سطح خلايا ميزوفيل الورقة له جهد مائى متساو تقريبا وأن الرطوبة النسبية حوالى ١٠٠ ٪ وتكون تقريبا مساوية لدرجة تشبع الضغط البخارى فى درجة حرارة نسيج الورقة being nearly equal to the saturation vapor pressure of the temperature of the tissue.

ولكن وجد فى بعض الحالات أن أنخفاض الرطوبة النسبية فى جدر خلايا ميزوفيل الورقة نتج عنها أختلاف فى قيم الجهد المائى عن الجهد المائى المتوقع بمقدار -١٠ إلى -٢٠ بار. وجد أن الجهد المائى لجدر خلايا ميزوفيل الورقة يكون أقل من -١٠٠ بار فى بعض النباتات الصحراوية. يفقد حوالى ٩٩ ٪ من الماء الممتص بواسطة النبات فى عملية النتح فى موسم النمو ويتبقى حوالى ٩, ٪ من الماء الحر فى أنسجة النبات و١, ٠ ٪ يدخل فى تفاعلات التحول الغذائى للنبات. يعتبر الماء الأخير ماء مقيد فى مركبات النبات ولا يعتبر ماء عادى. ومن الأفضل دراسة أنتقال الماء من التربة إلى الجذور ومن الورقة إلى الهواء ومن الجذر إلى الورقة. حيث أن أمتصاص الماء بواسطة الجذور عبارة عن عملية أسموزية بحتة ومن السهل فهم ميكانيكية حدوثها. أما أنتقال الماء من الجذر إلى الورقة أى صعود الماء إلى أعلى فأنه يحدث أساسا نتيجة للنتح أى نتيجة لبخر الماء من أنسجة الورقة إلى الهواء. ولفهم كيفية أنتقال الماء فى النبات فلابد أولا من فهم كيفية أمتصاص الماء إلى داخل النبات، وثانيا كيف يتم فقد الماء من النبات وينتج عن ذلك قوى لسحب الماء إلى أعلى.

كيفية أمتصاص الماء من التربة Water uptake :

يتم أخذ الماء من التربة أى أمتصاص الماء بواسطة الجذور من التربة بواسطة الخاصية الأسموزية osmosis تبعا لمنحدر الجهد المائى أى تدرج الجهد المائىwater potential gradients . حيث أن الجهد المائى فى التربة أكبر من الجهد المائى فى الجذور ونتيجة لذلك ينتقل الماء إلى الجذور. يوجد قوى أمتصاص سالبة passive water uptake وقوى أمتصاص نشط active water uptake وسيتم مناقشة هاتين الحالتين من الأمتصاص فيما بعد.

طريق أمتصاص الماء من التربة إلى الجذور The path of water uptake :

يحدث أمتصاص الماء أساسا فى منطقة الشعيرات الجذرية وحيث من الواضح أنه توجد مقاومة لأمتصاص الماء فى منطقة القمة النامية ومنطقة الأستطالة وحيث يحدث أنقسام وأستطالة للخلايا. وأعلى منطقة الشعيرات الجذرية تصبح جدر الخلايا مسوبرة أى مغلظة بمادة السيوبرين وبذلك يصعب نفاذية الماء فى هذه المنطقة أو حتى يستحيل نفاذية الماء فى هذه المنطقة، إلا أنه أحيانا توجد شقوق فى هذه المنطقة وبذلك تسمح بنفاذية الماء خلالها بسهولة.

ومن مميزات منطقة الشعيرات الجذرية أن لها سطح كبير جدا وبذلك تصبح ذات كفاءة عالية فى أمتصاص الماء ومثال ذلك أن نبات الراى الواحد له ١٤ بليون شعيرة جذرية ولها سطح مساحته ٤٠٠ متر مربع ومساحة السطح الكلى للجذر هى ٦٠٠ متر مربع. ولذلك فأن وجود الشعيرات الجذرية يزيد مساحة سطح الجذور ٦٧ ٪ . تزيد الشعيرات الجذرية من تلامس الجذور وحبيبات التربة بمقدار عشرون مرة على الأقل وتسمح بأختراق الجذور لحجم كبير من التربة.

عند أمتصاص الشعيرات الجذرية للماء فأن جزء من الماء ينقل من الجدار للشعيرات الجذرية إلى جدران خلايا البشرة ثم جدران خلايا القشرة وأيضا خلال المسافات البينية. وجزء آخر من الماء يدخل إلى سيتوبلازم الخلية ومنه ينتقل إلى سيتوبلازم الخلايا الأخرى خلال خيوط البلاذموديزماتا.

ثم ينتقل الماء من خلية إلى أخرى فى الجذر أنتقال جدارى حيث ينتقل من جدار خلية إلى جدار خلية أخرى كما ينتقل الماء عبر المسافات البينية أيضا ولكن توجد أيضا كمية من الماء تنتقل أنتقال سيتوبلازمى عن طريق خيوط البلاذموديزماتا من سيتوبلازم الخلية إلى سيتوبلازم خلية أخرى. من الثابت أن الأنتقال الجدارى للماء فى هذه الحالة يحدث بكمية أكبر من الأنتقال السيتوبلازمى.

عندما يصل الماء إلى الأندودرمس فلا يمكن أن ينتقل عن طريق الجدار لوجود شريط كاسبرى أو تغليظ كاسبرى المتكون من مادة السيوبرين الغير منفذة للماءa waterproof barrier. ولذلك أنتقال الماء من خلايا القشرة إلى خلايا الأسطوانة الوعائية عن طريق سيتوبلازم خلايا الأندودرمس أى خلال symplasm. وأينما كان أنتقال الماء فى خلايا نسيج القشرة عن طريق جدران الخلايا أو عن طريق المسافات البينية فأنه ينتقل عبر خلايا الأندودرمس عن طريق السيتوبلازم وليست عن طريق الجدار لوجود شريط كاسبرى. وفى بعض الحالات يوجد فى الجذور فى خلايا الأندودرمس خلايا مرور وهى خلايا لا تحتوي على شريط كاسبرى ولذلك فأنه يمكن

أن ينتقل جزء من الماء فى هذه الحالة عن طريق جدران خلايا الأندودرمس دون أن يمر على السيتوبلازم.

يعتبر الجدار الخلوى منفذ للماء تماما وأيضا العناصر الذائبة. يتكون الجدار الخلوى أساسا من السيليلوز وكميات أخرى من المركبات البكتينية وأهمها البكتين والهيميسليلوز. يتكون السيليلوز من بوليمر للوحدة بيتا –د– جلوكوز B- D - glucose ويتكون البكتين من بوليمر للوحدة ألفا أستر ميثيل حامض الجلاكتيورونيك ester methyl alphagalacturonic acid ويتكون الهيمسليلوز من بوليمرات لسكريات عديدة منها المانوز والأرابينوز.

معنى كلمة بوليمر polymer أى عديد من الوحدات المذكورة مرتبطة ببعضها البعض.

يعتبر السليلوز والبكتين والهيميسليلوز من المركبات المحبة للماء hydrophilic . ولذلك فأنها تنفذه بسهولة. يوجد اللجنين فى جدر بعض الخلايا النباتية مثل الأوعية الخشبية والقصيبات وهو يتكون من مركبات معقدة عديدة الفلافونات complex polyflavone وهى محبة للماء أيضا وينفذه بسهولة. يوجد أيضا فى جدر الخلايا النباتية بروتينات محبة للماء وأيضا مواد كربوإيدراتية فى صورة بوليمرات ومنه الصموغ والمواد الهلامية mucilages وهى أيضا محبة للماء. أما المركبات الوحيدة الكارهة للماء الموجودة فى جدار الخلية هى الأحماض الدهنية المكونة للدهون والشموع والكيوتين والسيوبرين. وهى بذلك تعمل كحاجز يمنع مرور أو نفاذية الماء. ولذلك فأن الأغشية البلازمية للخلية تحد نوعا ما وبدرجة ما من نفاذية الماء ولكن يكون ذلك بدرجة بسيطة جدا ولذلك يمكن القول بأن خلايا النبات منفذة للماء تماما. وأن خاصية الأختصاص selectivity فى نفاذية الخلايا هى غير خاصة بالماء على الأطلاق ولكنها خاصة بالذائبات الموجودة فى الماء.

الأمتصاص النشط والأمتصاص السلبى Active versus passive water uptake :

يعنى الأمتصاص النشط للماء أنه يحدث نتيجة وجود قوة أو قوى driving forces موجودة بالجذر. وقد يكون ذلك نتيجة لمنحدر التركيز الأسموزى osmotic gradient أى تدرج التركيز الأسموزى بين محلول التربة ونسيج الجذر أو نتيجة الأمتصاص النشط الذى يحتاج إلى طاقة. أما الأمتصاص السالب يعنى أن أمتصاص الماء ليست نتيجة لقوى موجودة بالجذر بل نتيجة لقوى موجودة فى أنسجة الورقة أو فى الجو المحيط بالورقة. وهنا يكون الأنحدار فى الجهد بين التربة والجو

أو بين التربة وأنسجة الورقة. والحقيقة أن الماء الممتص بواسطة النبات يسحب ويشد من أعلى .

الأمتصاص النشط للماء Active water uptake :

يحدث الأمتصاص النشط للماء نتيجة أمتصاص للماء يحتاج إلى طاقة لدفع الماء فى نسيج الجذر أو يحدث نتيجة للأسموزية ويسمى فى هذه الحالة بالضغط الجذرى وفى هذه الحالة لا يحتاج إلى طاقة. ولكى لا يحدث ألتباس فى التسمية فأن الأمتصاص النشط للماء يكون نتيجة للأمتصاص الطاقى أى المحتاج إلى الطاقة أو نتيجة للضغط الجذرى. ومما هو جدير بالذكر أنه أحيانا لا تحدث حالة الأمتصاص الطاقى ويحدث الأمتصاص بالضغط الجذرى فقط وذلك فى بعض الأحوال أو فى ظروف بيئية معينة.

الأمتصاص الطاقى Metabolic uptake :

يعرف الأمتصاص الطاقى بأنه الأمتصاص الذى يحتاج إلى طاقة يستمدها من عمليات التحول الغذائى داخل الخلية. ولذلك فأن هذا النوع من الأمتصاص لا يتوقف على الأنتشار diffusion أو على الأنسياب الهيدروستاتيكى hydrostatic flow . ولذلك يعتقد فى وجود مضخة pump حيوية أى تفاعلات حيوية فى داخل الخلية تسبب ضخ الماء إلى داخل النبات. وتوجد دلائل كثيرة على وجود هذه المضخة الحيوية وهى ما يأتى:

١- وجد فى حالات كثيرة أن الجهد الأسموزى للمحلول o.p. خارج الجذر يكون أقل بكثير من الجهد الأسموزى لأنسجة الجذر ويسبب ذلك توقف أمتصاص الماء ولكن يستمر أمتصاص الماء فى هذه الحالة إلى داخل الجذر عكس منحدرات الجهد المائى أى عكس تدرج الجهد المائى water potential gradient .

٢- وجد أن مثبطات التنفس مثل الداى نيتروفينول والأزيد azide ومركبات الزرنيخ arsenic تمنع أمتصاص الماء.

٣- يسبب حدوث التنفس اللاهوائى فى النسيج بدلا من التنفس الهوائى توقف عملية أمتصاص الماء.

يتضح مما سبق أن للتنفس الهوائى دور هام فى عملية أمتصاص الماء. وأن هذه المضخة

الحيوية هى عبارة عن تفاعلات حيوية تسبب أمتصاص الماء.

وجد أن معاملة الجذور بالأوكسينات مثل أندول حامض الخليك ونفثالين حامض الخليك تسبب زيادة فى أمتصاص الماء. ويوجد لهذه الحالة تفسيرات عديدة ولكن عليها مآخذ عديدة وغير معروف بالضبط ميكانيكية حدوث ذلك. ولذلك ليس من المعروف هل لهذه الأوكسينات دور فى الأمتصاص الطاقى أولا.

الضغط الجذرى Root pressure :

عند قطع الجزء العلوى من الساق فأن قطرات من الماء والذائبات تظهر على السطح المقطوع ويحدث ذلك فى بعض النباتات مثل الكوليس *Coleus* والعنب. تنشأ هذه القطرات نتيجة لدفعها من داخل الساق إلى السطح المقطوع ويكون ذلك بقوة معينة أى بضغط معين من أسفل إلى أعلى يقدر بوحدات الضغط وهى البار وعادة يكون هنا الضغط بين ١ – ٢ بار وفى بعض الأحوال قد يزيد حتى يصل إلى ٥ بار. ومن ذلك يتضح أن المجموع الجذرى للنبات يعمل كأسمومتر osmometer وأن الضغط الناشئ يسمى بالضغط الجذرى. يمكن حساب كمية السائل المنساب نتيجة للضغط الجذرى بالمعادلة الآتية :

$$F = L_p (\Psi\pi_s - \Psi\pi_r)$$

حيث أن

F = كمية السائل المنساب نتيجة للضغط الجذرى

L_p = كفاءة عملية التوصيل فى الجذور conductivity للماء مقدرة بالجرام ثانية بار

$\Psi\pi_s$ = الجهد الأسموزى للتربة بالبار

$\Psi\pi_r$ = الجهد الأسموزى للأوعية الخشبية فى الجذر بالبار

يعتبر الضغط الجذرى هو القوة الدافعة driving force لأمتصاص الماء وهو نتيجة للفروق بين الجهد الأسموزى بين الجذر ومحلول التربة.

النـتـــح Transpiration

يحدث النتح أساسا عن طريق الثغور المفتوحة. وفى الثغور المفتوحة يدخل ثانى أوكسيد الكربون أثناء عملية البناء الضوئى ويخرج بخار الماء فى عملية النتح وتكون كمية بخار الماء الخارجة من الثغور تساوى ألف ضعف كمية ثانى أوكسيد الكربون الداخلة خلال الثغور فى وحدة الزمن. وتعريف بسيط للنتح هو خروج بخار الماء من غرفة تحت الثغر إلى الجو الخارجى عبر الثغور.

كمية (سرعة) النتح The magnitude of transpiration :

تتراوح سرعة النتح فى الأيام العادية فى أثناء النهار بين ٠,١ إلى ٢,٥ جرام فقد للماء لكل ديسمتر مربع لكل ساعة. وفى أثناء الليل تكون السرعة منخفضة بدرجة كبيرة أقل من ٠,١ جم / ديسمتر مربع / ساعة. ترجع سرعة النتح الكبيرة أثناء النهار إلى فتح الثغور. يوجد نوع آخر من النتح وهو عن طريق الكيوتيكل ويسمى النتح الأدمى أى النتح الكيوتيكلى cuticular transpiration وهو يتراوح فى قيمته بين ١٪ إلى ١٠٪ من النتح الثغرى stomatal transpiration فى حالة الثغور المفتوحة. ولذلك فأن النتح الأدمى يتراوح فى سرعته أثناء النهار بين ٠,٠٠١ إلى ٢٥, جم لكل ديسمتر مربع لكل ساعة.

تبعا لذلك يمكن قياس سرعة النتح فى النباتات المختلفة ومثال ذلك وجد أن شجرة *Catalpa* عمرها ٢١ سنة وطولها عشرة أمتار وتحمل ستة وعشرون ألف ورقة. وعند تقدير مساحة الورقة الواحدة فأنه يمكن تقدير مساحة سطح الأوراق وهى ٣٩٠ متر مربع للشجرة وعند حساب متوسط النتح ١ جم/ ديسمتر مربع / ساعة فأن الشجرة تفقد ٣٩٠ كيلو جرام من الماء كل عشرة ساعات نهارا. وفى مثال آخر فى شجرة الأسفندان maple طولها ٤٧ قدم وتحمل ١٧٧ ألف ورقة ولها مساحة مسطح ٦٧٥ متر مربع فأنها تفقد ٢٢٠ كيلو جرام ماء كل ساعة فى الصيف. وجد فى الغابات أن الفقد يكون ٧٥ ألف كيلو جرام ماء لكل هكتار لكل سنة (هكتار يساوى ٢,٥ فدان تقريبا).

سرعة النتح على مدار اليوم :

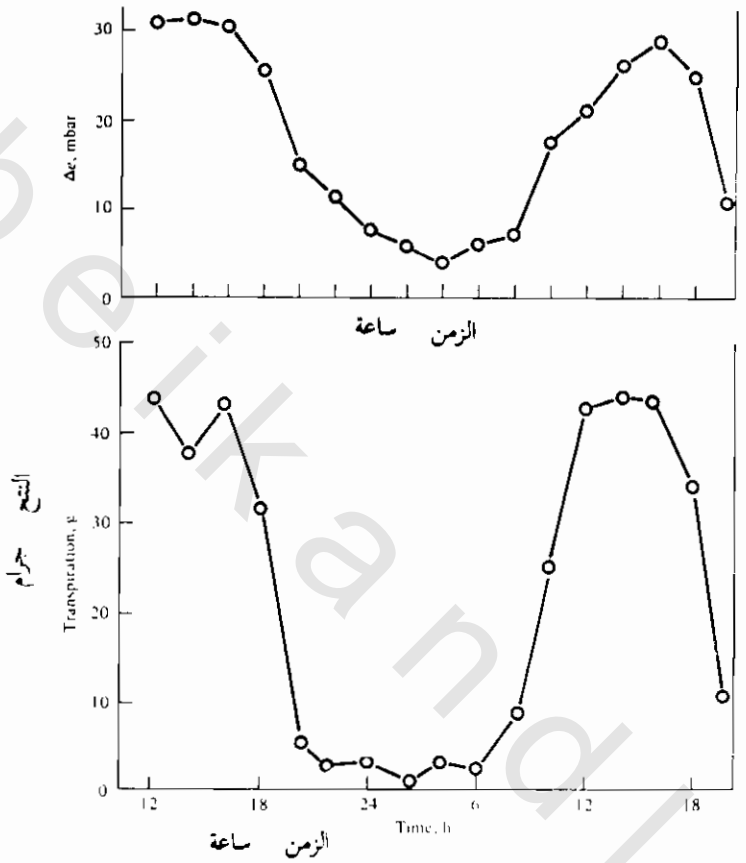
عند تقدير سرعة النتح على مدار اليوم أثناء ساعات النهار وأثناء ساعات الليل فأنها تتبع وتماثل إلى حد كبير عجز الضغط البخارى ($e_s - e_a$) للهواء الجوى ويكون ذلك على الأقل أثناء فتح الثغور. يقل فقد الماء من النبات أثناء الليل نتيجة لقفل الثغور. يمكن إثبات ذلك على نباتات كثيرة منها نبات عباد الشمس (شكل ٦٠) . كثيرا ما نجد أثناء منتصف النهار خفض فى سرعة النتح لأن سرعة فقد الماء أكبر من سرعة أمتصاص الماء. نتيجة لذلك تقفل الثغور لفترة وجيزة ثم تفتح مرة أخرى بعد أن تصبح الورقة منتفخة مرة أخرى.

يمكن ملاحظة التغير فى فقد الماء على مدار اليوم فى كثير من النباتات (شكل ٦١) هذا التغير فى فقد الماء مصحوب بتغير فى فتحات الثغور. ويكون ذلك راجع إلى عجز فى الماء water deficits بسيط جدا نتيجة لأن فقد الماء يكون أسرع من أمتصاص الماء (شكل ٦٢). تعتبر الجذور مقاومة نسبيا لأمتصاص الماء. وفى حالة النباتات النشيطة النتح، عادة يفوق فقد الماء أمتصاص الماء أثناء النهار وخاصة وقت الظهيرة ويكون نتيجة لذلك ذبول مبتدئ incipient wilting أثناء الظهيرة أو أثناء النهار. يحدث الذبول المستديم permanent wilting عندما يقل الماء الميسور فى التربة.

تأثير التركيب التشريحى للورقة على الأمتصاص :

يغطى سطح النبات بنسيج البشرة وتغطى البشرة بطبقة من الكيوتين يختلط معها الشمع لتكون طبقة الكيوتيكل، تعتبر طبقة الكيوتيكل حائل يمنع نفاذية الماء من داخل النبات إلى خارجه. تمتد طبقة الكيوتيكل لتغلف سطح الخلايا المحيطة بغرفة تحت الثغر ولكن تكون نسبة الشمع فى طبقة الكيوتيكل على سطح الخلايا المحيطة بالغرفة تحت الثغرية أقل بكثير من نسبة الشمع على سطح خلايا البشرة حيث أن كثير من بخر الماء يحدث عن طريق سطح هذه الخلايا.

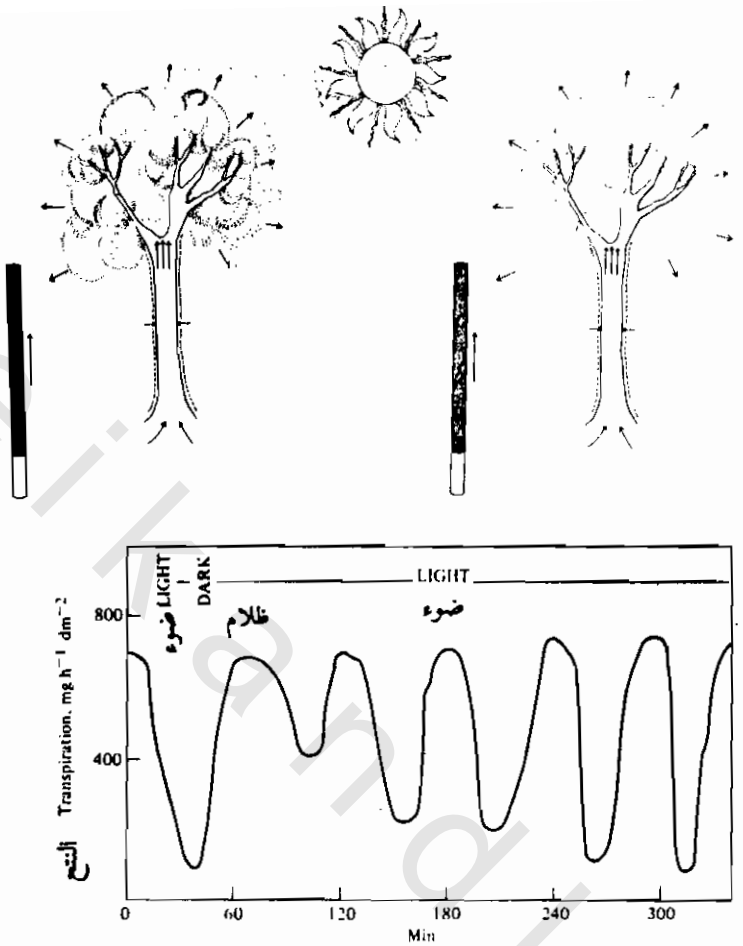
مساحة السطح للخلايا داخل الورقة وتأثيرها على النتح غير فعالة حيث أن الرطوبة النسبية حول خلايا الميزوفيل فى داخل الورقة وفى الغرفة تحت الثغرية هى ١٠٠ ٪ ولذلك فأن مساحة السطح الخارجى للأوراق هى الفعالة فى عملية النتح حيث أنه كلما زادت مساحة السطح كلما زادت كمية النتح والعكس صحيح. مما سبق يتضح أن مساحة السطح الخارجى للأوراق هى المؤثرة على النتح أما مساحة السطح الداخلى لخلايا الورقة فليس لها تأثير على عملية النتح. ولكن فى



(شكل ٦٠) :حدوث النتح بعد vapor pressure deficit Δe الجوى

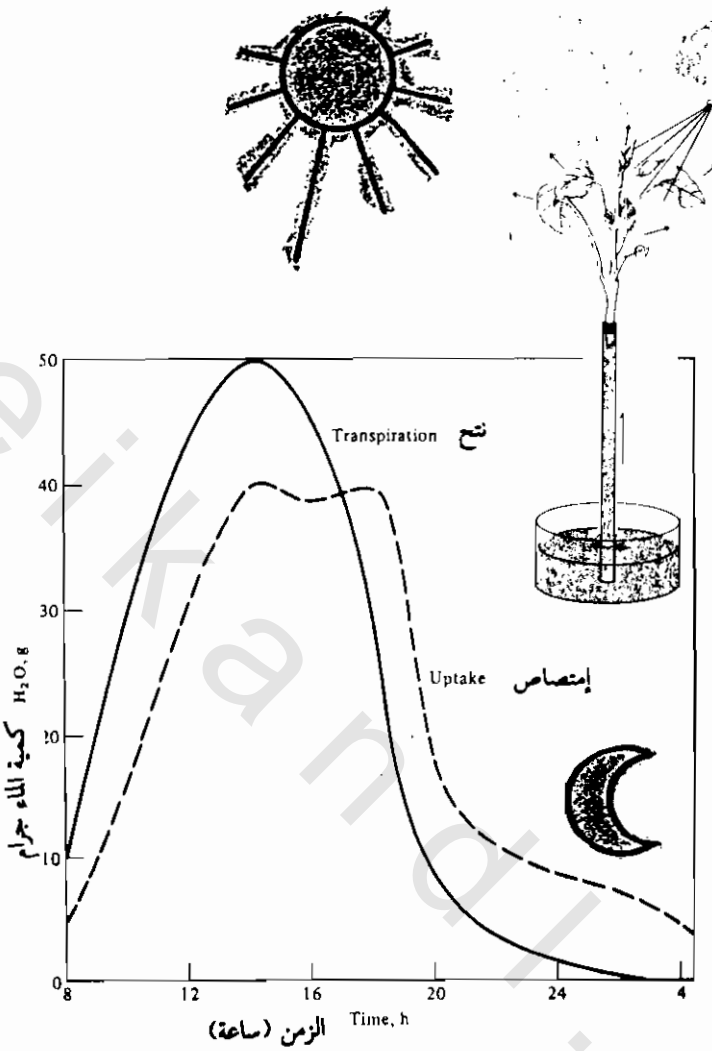
المنحنى العلوى : عجز الضغط البخارى vapor pressure deficit مرتفع أثناء النهار حيث الدفء ومنخفض أثناء الليل حيث البرودة.

المنحنى السفلى : النتح بواسطة نبات عباد الشمس معبرا عنه بواسطة كمية فقد الماء بالجرام. أثناء دوره اليوم الأول يوجد إنخفـــــاض فى النتح أثناء منتصف النهار وهى ليست لها علاقـــة بـ e Δ . ذلك نتيجة لغلق الثغور نتيجـة للذبول الإضطـــــرارى. أخذ الماء بالجذور لا يتماشى مع فقد الماء بالأوراق. النتح المنخفض جدا أثناء الليل أساسا لأن الثغور مغلقة.



(شكل ٦١) :دورة النتح فى نباتات القطن

حدوث دورة النتح فى نباتات القطن بعد فترة ظلام ٢٠ دقيقة. الجزء السفلى من الشكل راجع إلى غلق الثغور. يحدث غلق الثغور لوجود ذبول خفيف للأوراق عندما يزيد فقد الماء عن إمتصاص الماء. بعد غلق الثغور تكتسب الأوراق إنتفاخ خلاياها ونضارتها مرة أخرى وتفتح الثغور مرة أخرى. بالإضافة، عندما تغلق الثغور فى الضوء، قلة تركيز ثانى أكسيد الكربون أثناء عملية البناء الضوئى ستسبب فتح الثغور.



(شكل٦٢) : العلاقة بين النتح وإمتصاص الماء فى نبات عباد الشمس

أثناء الصباح ومنتصف النهار، يزيد النتح عن إمتصاص الماء بواسطة الجذور. فى المساء وفى الليل يكون إمتصاص الماء أسرع من النتح ويحدث إمتلاء وإنتفاخ لخلايا النبات.

بعض أنواع النباتات يوجد جفاف مبتدئ فى خلايا الميزوفيل للورقة وينتج عن ذلك أنخفاض فى الضغط البخارى داخل الورقة. ونتيجة لهذه الظروف لعدم التشبع الكامل. تعتبر مساحة السطح الداخلى عامل هام فى النتح.

أما عن مسار الماء فى داخل الورقة فيكون عن طريق الخشب. ينتقل الماء من قمة الأوعية الخشبية المفتوحة إلى جدران خلايا ميزوفيل الورقة. يتبخر الماء من جدران الخلايا إلى المسافات البينية وهذا البخر هو المسئول عن وجود قوى لشد الماء لأعلىforces for upward water pull.

يؤثر الشكل الظاهرى للورقة على النتح. يسبب الكيوتيكل الرفيع نتح أدمى بدرجة أكبر منه فى حالة الكيوتيكل السميك. يتناسب النتح الأدمى عكسيا مع تركيز الشمع فى طبقة الكيوتيكل. وجود الثغور الغائرة يحد من النتح وأيضا وجود زوائد البشرة أو غيرها من الزوائد يحد من النتح ولذلك فأن مقاومة الثغور (R_s) للنتح تكون كبيرة. وجود الشعيرات والمثانات والغدد تزيد من مقاومة سطح النبات للنتح (R_a) . وكذلك الأوراق المغطاة بحراشيف أو أفرازات على هيئة حراشيفloose scales لونها أبيض مثل كثير من النباتات الصحراوية تصبح أكثر برودة وبالتالى يقل النتح.

العوامل المؤثرة على النتح :

توجد عوامل كثيرة تؤثر على فقد الماء من النبات ومن أهمها العوامل البيئية حيث أنها تؤثر مباشرة على الضغط البخارى للماء فى الورقة كما أنها توثر على الضغط البخارى للماء فى الجو. وهذه العوامل البيئية هى الضوء ودرجة الحرارة والرطوبة والرياح. وبالإضافة إلى العوامل البيئية تعتبر العوامل الفسيولوجية من الأهمية بمكان ومن هذه العوامل ميكانيكية فتح الثغور والمحاليل والهرمونات وترسيبات الشمع على الأوراق وأيضا صفات الشكل التشريحى والظاهرى لسطح النبات.

١ – رطـــوبة التربـــة :

حيث أن قوة الأمتصاص أى القوة الدافعة driving force لأخذ الماء water uptake من التربة بواسطة الجذور هى $\Delta\psi$ فأن الماء لن يكون ميسور للنبات بنفس الدرجة فى درجات الرطوبة المختلفة فى التربة أى من السعة الحقلية –٣, بار إلى النسبة المئوية للذبول الدائم – ١٥ بار . حيث أنه عند جفاف التربة فأن الجهد المائى للجذر يميل للأنخفاض وبذلك يعوض جزئيا الأنخفاض فى الجهد المائى للتربة. وعامة فأن رطوبة التربة ليس لها تأثير مباشر على النتح.

٢ – **العوامل الجوية** Atmospheric factors :

سبق دراسة تأثير الضوء ودرجة الحرارة والرطوبة والرياح على فتح الثغور وبالتالى على النتح. يعتبر للضوء تأثير مباشر على النتح لأنه يسبب فتح الثغور. تفتح معظم الثغور فى الضوء ويحدث النتح. وفى هذه الحالة تتوقف سرعة النتح على الظروف البيئية الخارجية مثل درجة الحرارة والرطوبة والرياح.

تعتبر درجة الحرارة عامل هام فى سرعة النتح حيث أن العامل الهام الوحيد تقريبا الذى يتحكم فى الضغط البخارى للماء هو درجة حرارة الماء. عندما ترتفع درجة الحرارة يرتفع الضغط البخارى أى كثافة البخار vapor density كما فى المنحنى (شكل ٢٥) .

تعتبر الرطوبة النسبية للهواء عامل هام فى النتح. فى درجة الحرارة الواحدة يزداد النتح مع أنخفاض الرطوبة النسبية حيث أن الفرق بين الضغط البخارى فى الورقة وفى الجو يزداد ويزداد تبعا لذلك النتح. وقد سبق شرح ذلك بالتفصيل فى الجزء الخاص بالثغور. عندما تزداد درجة حرارة الورقة أو تنخفض درجة الرطوبة فى الجو فأن القوة المحركة ويرمز لها Δ e ترتفع ويزداد تبعا لذلك النتح.

تعتبر درجة حرارة الورقة أكثر أهمية من درجة حرارة الهواء فى تأثيرها على الضغط البخارى. يزداد الضغط البخارى exponentially بأرتفاع درجة الحرارة فى حالة الورقة. وفى حالة الجو يحدث نفس الشئ ولكن يتمدد الهواء expands تبعا لذلك أيضا وبذلك يعوض الزيادة فى الضغط البخارى ولذلك فإن صافى الفرق فى الضغط البخارى يكون منخفض little net change.

تلعب الرياح دور مزدوج فى عملية النتح ويكون التأثير عكسى لكل منهما بمعنى أن الرياح تزيد النتح لأنها تقلل من الطبقة المحيطة بالثغور boundary layer (R_a) من الهواء. ولكن التأثير العكسى أن الرياح تغير من درجة حرارة الورقة وبذلك تصبح درجة حرارة الورقة مقاربة لدرجة حرارة الرياح. وفى حالة زيادة درجة حرارة الورقة عن درجة حرارة الرياح المحيطة بها فأن الورقة تنخفض درجة حرارتها ونتيجة لذلك يحدث خفض طفيف فى سرعة النتح. وفى هذه الحالة يكون الأنخفاض فى سرعة النتح أقل من الزيادة فى سرعة النتح لوجود الرياح وذلك نتيجة للأنخفاض فى درجة مقاومة الطبقة المحيطة بالثغور والورقة- because of the reduction in the boundary layer resistance ولذلك فعادة تكون الرياح مصحوبة بزيادة فى سرعة النتح. والعكس صحيح فى حالة أرتفاع درجة حرارة الرياح عن الورقة فأن ذلك يسبب أرتفاع درجة حرارة الورقة وبالتالى

يزداد الضغط البخارى للماء فى الورقة وتبعا لذلك يزداد النتح.

يتأثر النتح بدرجة رطوبة الرياح فإذا كانت الرياح أكثر رطوبة فأن النتح يقل والعكس صحيح فى حالة الرياح الجافة.

أنواع فقد الماء غير الثغرى Nonstomatal water loss :

يعتبر النتح الثغرى هو الأساس فى النتح حيث لا تتعدى جميع أنواع النتح الأخرى ١٠٪ من مجموع النتح. وتوجد أنواع عديدة من النتح وهى كما يلى : (لا يعتبر الإدماع نتح).

١ - النتح الأدمى Cuticular transpiration :

يمكن أن يسبب النتح الآدمى فقد فى الماء يصل ١٠٪ أو يزيد وذلك يتوقف على خواص الكيوتيكل الكيماوية والطبيعية. وتختلف كمية النتح الأدمى بأختلاف النبات (جدول ١٠).

(جدول ١٠) : سرعة النتح الأدمى فى بعض النباتات

نـــــوع النبـــــات	سرعة النتح (ملجرام ماء لكل ساعة لكل جرام وزن جاف)
Impatiens	١٣٠
Caltha	٤٧
البلوط	٢٤
الصنوبر	١,٥
Opuntia	٠,١

ومن الجدول يتضح أن سرعة فقد الماء من الأدمة مرتبط بالبيئة. حيث أن نبات *Impatiens* يعتبر نبات عادى ينمو فى البيئات العادية يكون النتح فيه أكبر من النتح فى الصنوبر أو البلوط. وفى حالة النباتات الصحراوية مثل *Opuntia* تكون كمية النتح الأدمى ضئيلة جدا . حيث أن الكيوتيكل أى الأدمة سميكة. وجد فى حالة نبات الكاكتس *Cactus* أن مقاومة الكيوتيكل أى الأدمة لفقد الماء مرتفعة جدا وهى ألف ثانية لكل سم . حيث يتميز الكاكتس بأن الكيوتيكل يحتوى على طبقة سميكة من الشمع. ويعتبر الشمع عائق كبير لنفاذية وفقد الماء.

٢ -• النتح العديس Lenticular transpiration :

يمكن حدوث نفاذية للماء خلال العديسات فى بعض النباتات وخاصة الخشبية. وغير معروف بالضبط كمية هذا النتح فى النباتات المختلفة.

٣- الإدمـــاع Guttation :

يحدث الإدماع عندما يكون أمتصاص الماءكبير وسرعة فقد الماء ضئيلة وعادة يحدث الأدماع عند الفجر. وعادة يحدث عند وجود رطوبة نسبية عالية فى الجو. يحدث نتيجة لأن سرعة أمتصاص الماء فى التربة أكبر من سرعة فقد الماء عن طريق النتح فينفذ الماء خلال الثغور المائية إلى خارج الورقة على حوافها عادة ويكون فى صورة قطرات مائية ولذلك يسمى بالإدماع. يحدث الأدماع فى نباتات كثيرة مثل الطماطم والقمح والشليك وأبو خنجر وذلك على سبيل المثال وليس الحصر. يحدث ذلك الأمتصاص للماء نتيجة لوجود ضغط جذرى عال يدفع الماء إلى أعلى فى الأوعية الخشبية وقد تنتهى هذه الأوعية فى فتحات على حواف الورقة تسمى بالثغور المائية hydathodes (شكل ٦٤).

٤- النتح عن طريق الغدد والشعيرات والزوائد

Water loss from glands, hairs and appendages

يمكن أن تكون زوائد البشرة مصدر لفقد الماء من النبات بالرغم من أنها مغطاة بالكيوتين. تفرز الغدد تبعا لنوعها محاليل أو أملاح أو راتنجات أو تربينات أو غيرها من المركبات العضوية ويخرج مع هذه المركبات الماء أيضا. ولكن عادة لا يكون الفقد فى الماء فى هذه الحالات كبير.

تأثير الهورمونات النباتية على النتح :

من المعروف أن الأوكسينات والجبريللينات لها تأثير على التوازن المائى فى داخل النبات وعلى النتح أيضا. كما وجد أن معاملة الأوراق بحامض الأبسيسك تسبب غلق الثغور وبذلك يقل النبات ويتحمل النبات ظروف الجفاف .

أهمية النتح فى النبات :

يعتقد البعض أن النتح شر لابد منه للنبات necessary evil حيث أن الثغور تفتح فى وجود الضوء ويدخل ثانى أوكسيد الكربون خلال الثغور ويفقد الماء عن طريق الثغور المفتوحة.

يوجد للنتح تأثيرين واضحين على النبات وهما أن النتح يسبب تبريد النبات كما يسبب أنتقال الماء والعناصر الذائبة فى النبات. وجد أن كل واحد جرام ماء متبخر من النبات فى عملية النتح يسبب فقد حوالى ٢,٣ كيلو جول . ولذلك فأن النتح يسبب تبريد للأوراق حيث أن تبخر الماء يحتاج إلى حرارة يستمدها من حرارة الورقة فتسبب لها برودة. يشابه ذلك حدوث تبريد للماء فى القلة أو الزير نتيجة لبخر الماء من مسام القلة أو الزير.

يسبب النتح أيضا أنتقال كميات كبيرة من الماء والذائبات من الجذور إلى الأوراق وبذلك يساعد على أنتقال الماء والعناصر الذائبة إلى الأوراق وحيث تحدث عملية البناء الضوئى بسرعة كبيرة.

يمكن تقدير تبريد النبات كميا وذلك بحساب سرعة النتح فى صورة وحدات جم ماء لكل سنتيمتر مربع لكل ثانية وتقدير كمية الطاقة المستخدمة فى بخر جرام من الماء وهى حوالى ٢,٤ كيلو جول. يمكن تقدير سرعة النتح من المعادلة.

$$T = \frac{\Delta e}{R}$$

حيث أن

T = هى سرعة النتح جم ماء لكل متر مربع لكل ثانية.

Δe = الفرق فى الضغط البخارى بين الورقة والهواء جرام / متر مكعب.

R = المقاومة للنتح ثانية لكل متر.

ولذلك فأن الطاقة المفقودة بالنتح ويرمز لها LE . يتم حساب هذه الطاقة وذلك بضرب سرعة النتح ويرمز لها T فى الفقد فى الطاقة the latent heat of evaporation ممثلة فى الحرارة المستهلكة لحدوث عملية بخر جرام من الماء وخروجه على هيئة نتح ويرمز لها L وهى عبارة عن ٢,٤ كيلو جول لكل جرام ماء.

أى أن حساب $LE = L \times T$

ووحداتها كيلو جول لكل متر مربع لكل ثانية.

وبالطبع تختلف قيمة LE فى النباتات المختلفة وفى النبات الواحد فى فصول السنة المختلفة بل قد تختلف من يوم إلى يوم أو من ساعة إلى أخرى. ولذلك عند قياس درجة حرارة الأوراق فى الأيام الصحوة الشمسية تكون درجة حرارتها أقل من درجة حرارة الجو.

مضادات النتح Antitranspirants :

نتيجة لندرة الماء فى كثير من المناطق وأحتياجها فى الزراعة لدى النباتات فأنه تجرى الآن تجارب لأستنباط سلالات من النباتات الأقتصادية ذات أحتياج أقتصادى للماء. يمكن تقليل أحتياج النبات للماء بطريقة أخرى وهى تقليل النتح وذلك بأستعمال مركبات تسبب غلق الثغور وبذلك يقل النتح وتسمى هذه المركبات بمضادات النتح.

ومن مميزات هذه المركبات أنها تؤثر على النتح بدرجة كبيرة ولها تأثير ضعيف على البناء الضوئى أى على سرعة دخول ثانى أوكسيد الكربون إلى النبات عبر الثغور وبذلك تؤثر على النتح وتكون ذات تأثير طفيف على سرعة نفاذية ثانى أكسيد الكربون إلى داخل النبات وبذلك لا تعوق عملية البناء الضوئى. ومن أمثلة هذه المركبات خلات فينيل الزئبق phenylmercuric acetate ولكن وجد أنه يؤثر على عملية البناء الضوئى وبذلك يقلل من المحصول. ولكن يمكن أستعماله فى النباتات التى لا يحتاج منها محصول مثل نباتات الزينة والمسطحات الخضراء وغيرها. توجد أيضا بعض المركبات sealants وهى مركبات تمنع فقد الماء ولا تؤثر على نفاذية ثانى أوكسيد الكربون إلى داخل النبات ولكن جميع هذه المركبات عليها مآخذ ونتائجها غير مرضية. ومن الأمثلة الأخرى فى ذلك الصدد هو تغليف الثمار وبعض الأصول root stocks بالشمع لمنع بخر الماء أثناء التخزين والشحن أو النقل وفى هذه الحالة لا يعتبر أخذ ثانى أوكسيد الكربون من الجو ذو أهمية حيث أن هذه الأجزاء تكون غير محتاجة لهذا الغاز وذلك على عكس تماماً فى حالة النباتات فى الحقول والزراعة المحمية.

صعود الماء فى النبات :

صعود الماء فى النبات يكون نتيجة لشد الماء من أعلى water is pulled under tension وليس نتيجة لدفعه من أسفل pushed under pressure. وحيث أن بعض الأشجار يزيد فى طوله عن مائه متر. وحيث أن واحد بار كاف لرفع الماء ١٠ متر ولذلك تحتاج الشجرة العالية إلى عشرة بار.

يمكن حساب الضغط بالبار المذكور فى المثال السابق تبعا لقانون Poiseuille والذى يشرح أنسياب الماء فى الأنابيب الشعرية إلى أعلى.

وهذا القانون هو ما يأتى :

$$h = \frac{2\ \gamma\ \text{Cos}\ \theta}{p \cdot g \cdot r}$$

حيث أن :

h = أرتفاع السائل فى الأنبوبة الشعرية.

γ = طاقة التوتر السطحى (هى ٧٢ داين سم للماء فى درجة حرارة ٢٠ مئوية).

$\cos\theta$ = cosine جتا الزواية بين الماء والأنبوبة الشعرية.

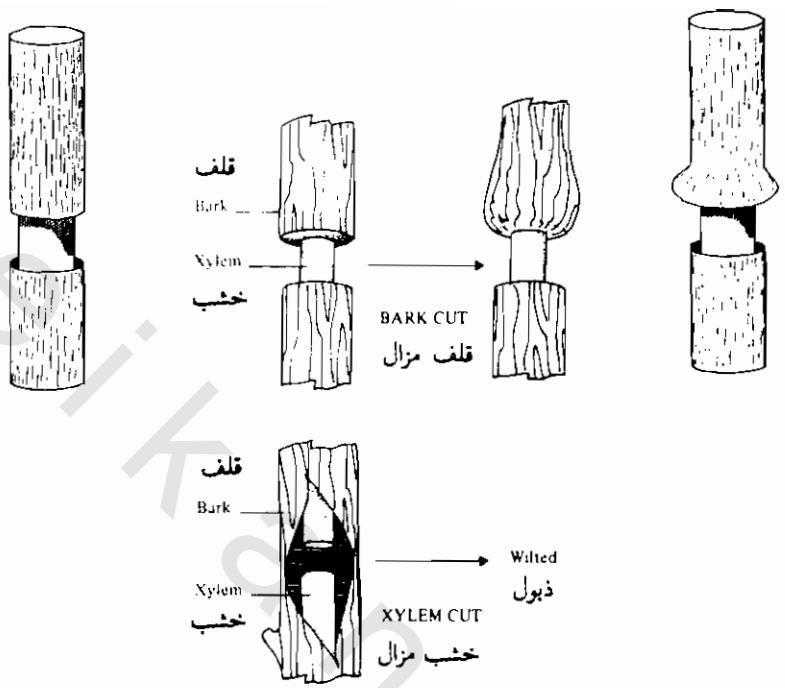
p = كثافة السائل (الماء ١ جرام لكل سم٣).

g = الزيادة فى السرعة نتيجة الجاذبية الأرضية (٩٨١ داين جم).

r = نصف قطر الأنبوبة الشعرية.

وعند حساب السرعة ٤,٥ متر لكل ساعة وحتى ثلاثون متر وقطر الأوعية الخشبية ١ مم فأنها تحتاج ضغط قدره ٠,١ بار لكل متر. وفى حالة عندما يكون قطر الأوعية الخشبية ٠,٥ مم فأنها تحتاج ٠,٥ بار لكل متر وفى حالة ١ , مم وهو القطر المناسب لغالبية الأوعية الخشبية فأنها تحتاج ١ بار لكل متر. عند حساب السرعة لا يزيد قطر الأنبوبة عن ٠,٥ مم حيث أنه أحيانا توجد فقاعات هوائية تتخلل الوعاء ولذلك يعتبر قطر أوسع أنبوبة هو ٠,٥ مم.

أما عن مكان أنتقال الغذاء المجهز وأيضا مكان أنتقال الماء والعناصر الذائبة فأنه أمكن بتجربة بسيطة أثبات ذلك وهى على مجموعتين من النبات مجموعة تم فيها قطع الخشب وفصله مع ترك اللحاء والقشرة والبيريدرم (القلف) وذلك فى ساق النبات والمجموعة الثانية يتم فيها قطع اللحاء والقشرة والبيريدرم (القلف) فى الساق وترك الخشب. بعد مدة يلاحظ ذبول نباتات المجموعة الأولى لعدم وصول الماء إليها وفى المجموعة الثانية يظل النبات عادى ثم ينتفخ الجزء السفلى أعلى القطع مباشرة وذلك لأختزانه الغذاء المجهز به لأنه ينتقل فى اللحاء وحيث أن اللحاء مقطوع فيتم أختزان الغذاء فى هذه المنطقة . مما سبق يتضح أن الماء والعناصر الذائبة تنقل فى الخشب والغذاء المجهز ينتقل فى اللحاء (شكل ٦٣) . وفى حالة تجربة قطع الخشب لابد من فصل القلف عن الخشب عن بعضهما بواسطة غشاء عازل للماء لمنع الأنتقال الجانبى للماء.



(شكل ٦٣): التحليق وقطع الخشب وعلاقتها بإنتقال الماء والعصارة الناضجة

تجربة تم فيها إزالة القلف (مع اللحاء) وترك الخشب سليم. تجربة أخرى فيها تم قطع الخشب مع ترك القلف مع اللحاء السليم. فى حالة النبات ذو الخشب المقطوع واللحاء السليم سيحدث ذبول، موضحا أن صعود الماء فى النبات يكون عن طريق الخشب. عند قطع القلف والخشب سليم فإن إنتقال العصارة الناضجة إلى أسفل يتوقف عند موقع القطع. تراكم السكريات ينتج عنه نمو زائد أعلى منطقة القطع مباشرة.

مسار إنتقال الماء The path of water transport :

ينتشر الماء فى مسار أعوج فى النباتات فى خشب الحزم الوعائية. وفى حالة الخشب نوع مسامى حلقى ring - porous ينتقل الماء فى الحلقة الخارجية فى أوعية الخشب الكبيرة ومثال ذلك نباتات البلوط وأبو فروة و ash و *Artemisia filifolia* . وفى حالة الخشب نوع مسامى منتشر diffuse - porous فأن الماء ينتشر فى الأوعية الخشبية الكبيرة المنتشرة فى بعض الحلقات الخارجية، ومثال ذلك ذلك نبات *Artemisia kauaiensis* ولذلك فأن أنتقال الماء فى الأوعية الخشبية يكون حلزونى بدرجة شديدة.

تعتبر القصيبات والأوعية الخشبية هى الأساس فى أنتقال الماء والأملاح الذائبة. تعتبر القصيبات متطاولة ولها جدار سميك به نقر تفتح فى الجدر القطرية radial walls . يتحرك الماء إلى أعلى خلال القصيبات وينتقل جانبيا من قصيبة إلى أخرى عبر النقر. أما فى حالة الأوعية الخشبية فأنها وحدات متطاولة ولها جدر ثانوية سميكة وبها نقر ولها نهايتين مثقوبتين أو مفتوحتين ولذلك تتراص هذه الأوعية طوليا فوق بعضها البعض وقد يصل طول هذه الوحدات من الأوعية المتراصة فوق بعضها البعض عدة أمتار. ولذلك يصعد الماء بسرعة خلال الأوعية إلى أعلى وأيضا خلال القصيبات. ولكن لا يستمر طول هذه الأنابيب من الأوعية بطول الشجرة الطويلة ولذلك توجد وصلات جانبية lateral connections بين الأوعية الخشبية ليستمر أنسياب الماء إلى أعلى فى الأشجار الطويلة. يمكن أن يكون أنتقال الماء جانبى فى الأوعية والقصيبات عبر النقر.

سرعة إنتقال الماء فى الخشب Transport velocity in xylem :

يمكن تقدير سرعة أنتقال الماء فى النبات بطرق عديدة. يمكن تقدير سرعة أنتقال الماء بأستخدام نظائر مشعة أو بأستخدام صبغات أو بأستخدام طريقة النقل بواسطة النبض الحرارى heat pulse transport. وفى الطريقة الأخيرة يتم تدفئة جزء معين من الساق ثم يتم حساب الزمن اللازم لأنتقال الحرارة إلى أعلى لمسافة معينة فى النبات ويكون ذلك دليل على سرعة النتح. تكون السرعة كبيرة ٤٥ متر لكل ساعة فى بعض الأشجار ولكن عادة تكون السرعة ١ – ٥ متر لكل ساعة.

سرعة إنتقال الماء فى الخشب المسامى الحلقى فى الأوعية الكبيرة ذات قطر يصل ٠,٣ م أكبر من سرعة أنتقال الماء فى الخشب حلقى منتشر ring - diffuse ذو أوعية لها قطر صغير ٠,١

م ويمكن مقارنة ذلك فى نباتين خشبيين من نفس النوع . الأنتقال فى المخروطيات ذات القصيبات الصغيرة يكون بطئ جداً وحيث يكون قطر القصيبة ٠,٠٥ م.

أما عن سرعة صعود الماء فيتحكم فيها سرعة النتح وأيضا مقدار مقاومة الأوعية الخشبية لأنسياب الماء وكما سبق القول فأن سرعة النتح عادة تفوق سرعة أمتصاص الماء أثناء النهار.

النظريات المختلفة لشرح ميكانيكية صعود الماء فى النبات :

Hypotheses for water transport

توجد نظريات عديدة لشرح آلية صعود الماء فى النبات وهى ما يأتى بـ

النظرية الحيوية Vital theory :

بالرغم من أن الأوعية والقصيبات التى يتم انتقال الماء خلالها غير حية، فهى دائماً على اتصال وثيق بخلايا حية مثل خلايا برنشيمية الخشب وخلايا أشعة الخشب لذلك وضعت من وقت لآخر مقترحات تقول بأن الانتقال العلوى للماء إنما يتم بطريقة بوساطة خلايا الساق الحية، مع أنه لايكاد يوجد أى دليل مباشر يعزز من هذا الرأى. ولقد كان بوز Bose عام ١٩٢٣ واحداً من أعظم الأنصار تحمساً للنظرية «الحيوية» الخاصة بحركة الماء العلوية فى النباتات.

وقد اتضح من تجارب ستراسبيرجر Strasburger (١٨٩٣) بجلاء تام أن الوسيلة الابتدائية لصعود العصارة فى الأشجار إنما تعمل مستقلة عن الخلايا الحية بالساق. فقد أجرى تجارب كثيرة على حركة الماء خلال سوق خشبية قتلت فيها الخلايا الحية بطريقة أو بأخرى. فاستعمل فى إحدى التجارب، مثلا، شجرة بلوط عمرها ٧٥ عاماً وارتفاعها نحو ٢٢ متراً. وقطع هذه بالقرب من الأرض وغمس الطرف المقطوع من الجذع فى محلول حامض البكريك السام للخلايا الحية وحيث يقوم بقتل جميع الخلايا الحية فبالرغم من ذلك صعد محلول حامض البكريك فى الساق ببطء. كذلك صعد الفوكسين، عند إضافته للسائل الذى غمر فيه الطرف القاعدى للشجرة لمدة ثلاثة أيام بعد حامض البكريك، إلى قمة الشجرة عبر أنسجة قتل حامض البكريك خلاياها الحية. وواصل الماء صعوده أيضاً خلال سيقان مماثلة بعد أن قتلت تماماً بتعريضها لدرجة حرارة ٩٠°م.

وقد أجرى الباحثون فيما بعد تجارب مماثلة، لا سيما روشاردت Roshardt عام ١٩١٠ واوفرتن Overton عام ١٩١١ ، وماكدوجال Mac Dougal وآخرون عام ١٩٢٩ ، وأيد هؤلاء الباحثون جميعاً نتائج ستراسبيرجر وهى أن الماء يواصل صعوده بعض الوقت خلال سيقان عرضت قطع منها لمعاملة أو أخرى من شأنها أن تقتل جميع ما يوجد من الخلايا الحية. ولذلك فأن صعود الماء فى النبات لا يرتبط بالخلايا والأنسجة الحية ويمكن أن يحدث فى خلايا وأنسجة ميتة تماما.

ومن ذلك يتضح أن النظرية الحيوية تعتبر غير مقبولة لثبوت خطئها. وأن أهم العوامل فى صعود الماء هى الخاصية الشعرية والضغط الجذرى وشد النتح.

ولذلك توجد نظريات عديدة لشرح ميكانيكية صعود الماء فى النبات وهى ما يأتي : -

١- الخاصية الشعرية Capillarity :

يمكن أن يرتفع الماء أرتفاع محدود فى الأنابيب الشعرية نتيجة لوجود ظاهرة التوتر السطحى. وفى حالة الأنبوبة الزجاجية الشعرية وقطرها ٠,٠١ مم (قطر التجويف دون الجدار الزجاجى) فأن الماء يرتفع بالخاصة الشعرية إلى مسافة ٣ متر. وفى حالة النبات فأن قطر الوعاء الخشبى أو القصيبة فى النباتات عاريات البذور يتراوح بين أقل من ٠,٠١ مم إلى ٠,٣. يتضح من ذلك أن الخاصية الشعرية غير كافية لرفع الماء إلى الأرتفاع الكافى لهذه الأشجار والتى يزيد طولها عن عشرة أمتار والذى قد يزيد عن ذلك كثيرا فى كثير من الأشجار.

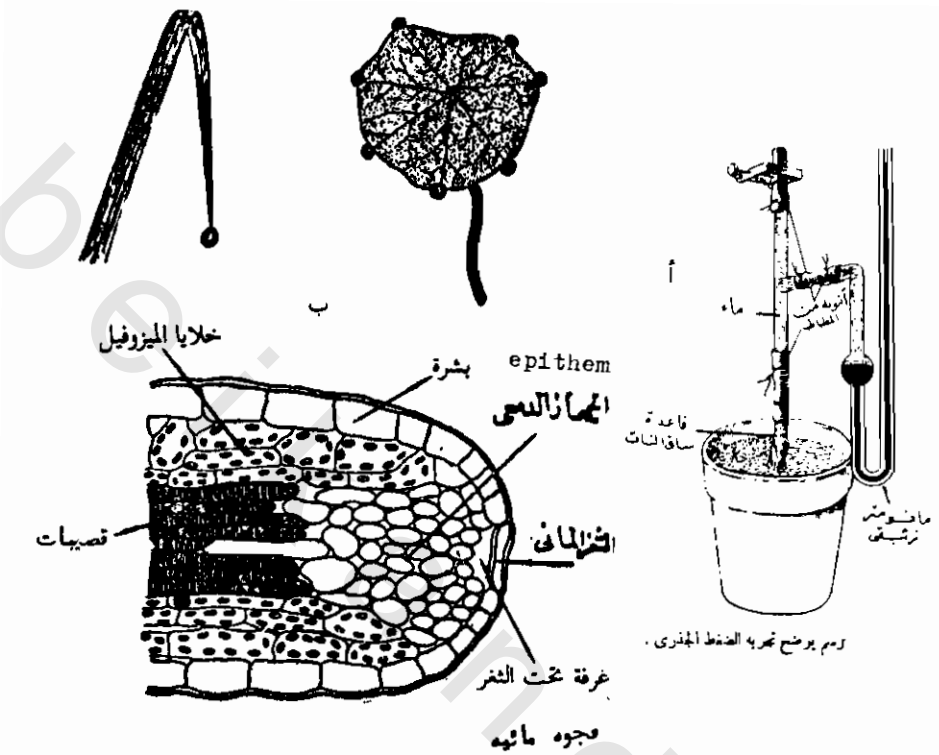
٢- الضغط الجذرى Root pressure :

كثيراً ما تنساب العصارة الخشبية من طرف ساق أو جذامة (ساق مقطوعة) شجرة قطعت حديثاً، أو من جروح أو ثقوب فى النبات. ومثل هذه الانسياب هو نتيجة لنشوء ضغط فى العصارة المخففة بالقنوات الخشبية بفعل آلية تعمل فى الجذور، ليست مفهومة حتى الآن فهماً تاماً - ومن هنا جاءت عبارة «الضغط الجذرى». والإدماع فى النباتات سببه أيضاً الضغط الجذرى.

ويقاس عادة مقدار الضغط الجذرى فى أى نبات بوساطة مانومتر (شكل ٦٤) ولا يزيد ما سجل للنباتات من ضغوط انسياب العصارة الخشبية، باستثناء القليل، على ٢ جو، وأكثر الضغوط تقل عن هذه القيمة. وعلى العموم فليس ثمة علاقة بين الضغط الذى تنساب به العصارة الخشبية من سوق مقطوعة وبين حجم ما ينساب منها. ففى بعض الأنواع تنساب أحجام كبيرة نسبيا تحت ضغط منخفض نسبياً، وقد نجد عكس هذه العلاقة تماماً فى أنواع أخرى.

ومن بين النباتات الخشبية التى يحدث فيها انسياب العصارة الخشبية maple الاسفندان والجوز والجميز والتامول birch والعنب، ولا تنساب عادة عصارة الخشب من الأشجار الخشبية، وهى تعانى ضغطاً، إلا أثناء فصول السنة حين تكون النباتات لا تحمل أوراقاً، وأكثر ما يحدث ذلك فى الشهور الأولى من الربيع فى ساعات الليل والنهار على السواء.

يحدث أيضاً انسياب عصارة الخشب فى أنواع كثيرة من النباتات العشبية عندما تكون التربة رطبة نسبياً.



(شكل ٦٤) : تجربة تثبت حدوث الضغط الجذرى وظاهرة الإدماع

أ – يتحرك الماء من الجذور إلى الساق مسببا ضغط الماء على الزئبق وإنفاعه فى المانومتر

ب – قطاع عرضى فى ورقة يبين الثغر المائى وإدماع فى أبو خنجر وقمح

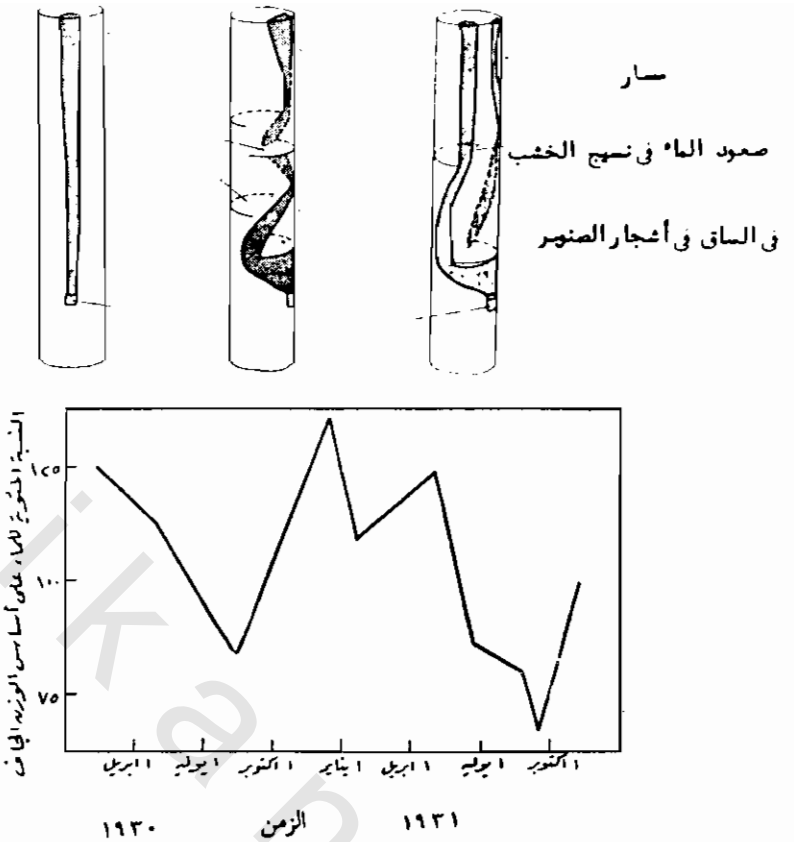
ومع أن حجم ما ينساب من العصارة الخشبية تحت تأثير الضغوط الجذرية صغير فى العادة، فهو كبير للغاية فى بعض الأحيان. فقد بلغ حجم ما انساب من العصارة الخشبية فى يوم واحد من شجرة تامول كبيرة ٢٨ لتراً. وانساب من الجذوع المقطوعة للنباتات العشبية كالذرة وقصب السكر والقرع أكثر من ١٠٠ مل من العصارة الخشبية فى اليوم الواحد تسمى هذه الحالة بالإدماء bleeding.

ومع أنه صحيح بلا ريب أن الضغط الجذرى يعلل بالفعل لتحرك جزء من الماء إلى أعلى فى بعض أنواع من النباتات، وفى ظروف معينة، إلا أن هناك عدة أسباب تحول دون اعتبار هذه العملية الآلية الأساسية لحركة الماء خلال النباتات: فأولا ، هناك أنوع كثيرة لم تشاهد فيها هذه الظاهرة على الإطلاق. وثانياً، قلما يكون مقدار الضغط الناشئ كافياً لدفع الماء إلى قمم النباتات إلا تلك الأنواع التى تنمو غير مرتفعة نسبياً. كذلك فإن معدل الانسياب، كما يحدث فى معظم الأنواع النباتية، غير كاف لتعويض المعدلات المعروفة للنتح. وثالثاً، فإن الضغوط الجذرية ضئيلة عادة، فى المناطق المعتدلة على الأقل، أثناء فترة الصيف حين يبلغ النتح أقصى سرعته. وخلال أوقات النتح السريع، لا تعجز السطوح المقطوعة لمعظم النباتات عن إفرازها للعصارة فحسب، بل كثيراً ما تمتص الماء عند وضعه فوق تلك السطوح.

ويتباين المحتوى المائى لجذوع أنواع كثيرة من الأشجار المتساقطة الأوراق تبايناً موسمياً واضحاً (شكل ٦٥). ويبلغ المحتوى المائى حده الأدنى أثناء منتصف الصيف أو أواخره، ثم تمتلئ الجذوع شيئاً فشيئاً أثناء الخريف والربيع. وكثيراً ما ينقص محتواها المائى بصفة مؤقتة أثناء شهور الشتاء، ولكن الفترة الأساسية لنقص المحتوى المائى للجذع إنما هى فى الربيع والصيف. ويرى بعض العلماء أن الخلايا، وكذلك المسافات التى بينها، تصبح ممتلئة بالماء أثناء هذه الزيادة فى المحتوى المائى للجذوع الشجرية. ولا شك أن الضغط الجذرى يعلل تعليلا جزئياً على الأقل لمثل تلك الامتلاءات الموسمية بما يختزن من الماء فى الجذوع الشجرية. ومن الجائز أن يكون للخلايا الخشبية الحية دور فعال فى هذه العملية. فقد توجد بالخلايا الحية فى الخشب تيارات بطيئة صاعدة من الماء تعمل مستقلة عن الأعمدة المائية فى الأوعية أو القصيبات. ولا تشاهد بجذوع الكثير من المحروطيات تغيرات موسمية واضحة فى المحتوى المائى، ومن الممكن أن نعزو هذا إلى عدم وجود ضغوط جذرية محسوسة فى مثل هذه الأنواع. الإدماع والإدماء دلائل على حدوث الضغط الجذرى.

٣- نظرية شد النتح The transpiration - pull hypothesis :

نظرية شد النتح يمكن أن تسمى نظرية ألتحام جزئيات الماءthe cohesion of water thoery وتفسير ذلك أن صعود الماء إلى أعلى فى النبات يكون نتيجة لشد الماء من الأجزاء العلوية من الساق وذلك نتيجة لتكوين قوى جذب للماء فى الأوراق تنتج من النتح. وتعتبر هذه النظرية هى الصحيحة ولا يوجد عليها مآخذ حتى الوقت الحاضر . يتضح من هذه النظرية أنه يمكن تخليق قوى كافية على سطح الميزوفيل وأن قوى الألتصاق بين جزئيات الماء من القوة بحيث أنها يكون عمود مستمر من الماء لا يتقطع أى لا يتجزأ حتى تحت قوى ضغط شديدة تصل



(شكل ٦٥) : تغير موسمى فى المحتوى المائى لسيقان الحور الرجراج (*Populus tremuloides*)

٢٠ بار وذلك لشد الماء إلى أعلى لمسافة ١٠٠ متر. والمأخذ الوحيد على هذه النظرية أنه يمكن أن تتكون فقاعات هوائية تكسر أى تفصل عمود الماء وبالتالى لا يمكن سحب عمود الماء إلى أعلى كوحدة واحدة. أما عن الأجابة عن هذا المأخذ فيتم توضيحها فى الجزء الخاص بتكوين التجاويف cavitation.

الشد داخل الخشب Tensions within the xylem :

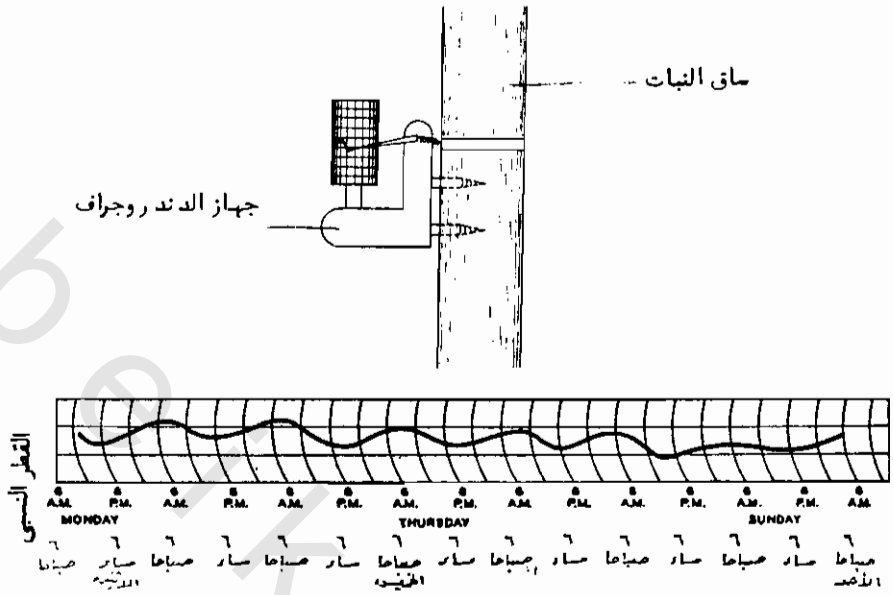
عندما يكون شد الماءمن أعلى نتيجة للنتح فأن محلول نسيج الخشب أى الماء الذائب فيه أملاح يكون تحت تأثير شد وليس ضغط under tension not pressure .

توجد ثلاثة دلائل توضح أن الماء فى الأوعية الخشبية والقصيبات تحت شد وليس تحت ضغط وهى : أولا تجربة العالم الألمانى Strasburger وقد سبق شرحها . ثانيا تجربة البوتومتر والتى يتم فيها قطع ساق أو فرع من نبات مناسب مثل الكافور وتركيبها وفى البوتومتر فأنه يتم سحب الماء من البوتومتر نتيجة لنتح النبات. ثالثا تجارب وقياسات جهاز الدندوجراف dendograph والتى تثبت أن سيقان النبات يقل قطرها عندما يكون النتح شديد. وفيما يلى شرح مفصل لذلك.

لقد حصلنا من مشاهدات مباشرة للأوعية تحت الميكروسكوب على دليل قاطع بأن الماء فى الأوعية الخشبية كثيراً ما يكون فى حالة توتر. فسوق بعض الأنواع من النباتات العشبية، وخصوصاً القرعيات، تناسب بصفة خاصة مثل هذه المشاهدات. فمن الممكن أن نحضر بإحكام فوق مسرح الميكروسكوب ساق نبات كامل سريع النتح من مثل هذه النباتات، ثم نفحص، بالتشريح الدقيق، الأوعية واحداً فواحداً. وإذا ما وخزنا إحدى الأوعية التى نشاهدها بسن إبرة دقيقة، فإننا نرى على الفور هزة انفصال عمود الماء فى نقطة الفتق، مما يدل على أن الماء فى الوعاء السليم كان فى حالة توتر.

وقد حصلنا عن طريق جهاز الدندروجراف على دليل هام بأن الماء فى قنوات الخشب بالسوق الخشبية إنما يكون مشدوداً، فى بعض الأحيان على الأقل. وهذه هى آلة تسجيل ذاتى تقيس التغيرات فى أقطار جذوع الأشجار. وهى مركبة بطريقة تجعل حساسيتها كبيرة للغاية وتسجيلاتها لا تتأثر بتأثيرات درجة الحرارة على الآلة. وتستخدم الدرندوجرافات بصفة أساسية لقياس التغيرات الدورية فى النمو القطرى للأشجار. ومع ذلك، وحتى فى الأشجار التى توقف فيها النمو القطرى، فإنه تحدث بانتظام تغيرات طفيفة يومية دورية فى قطر الأشجار.

ويصور (شكل ٦٦) تسجيلا لتغيرات دورية فى قطر شجرى لعدة أيام فى موسم كان حدوث النمو القطرى فيه قليلا. وقد بلغ قطر الجذع حده الأدنى خلال ساعات ما بعد الظهر، وهى الفترة التى كانت الأعمدة المائية متوترة فى أثنائها بلا ريب إلى الحد الأقصى. وفى أثناء التوتر تصبح الأعمدة المائية مشدودة وينقص قطرها. وبفضل التلاصق الهائل بين الماء وجدر القنوات، يحدث انقباض طفيف فى قطرها. وترجع مثل هذه التغيرات اليومية فى قطر الجذع الشجرى إلى تعاقب انقباض الأوعية أو القصيبات حين يكون الماء فيها مشدودا وما يلى ذلك من اتساعها عندما يتراخى الشد.



(شكل ٦٦) : كمية الماء وقطر الساق

تغيرات يومية في قطر ساق الصنوبر مونتيرى (*Pinus radiata*) تم قياسها بجهاز الدندروجراف

ومع توافر الأدلة على وجود التوترات فى أعمدة ماء النباتات، فليس من السهل أن نحصل على تقديرات جيدة لمقاديرها المضبوطة. ومن الجائز أنها لا تزيد على بضعة أجواء فى الأعشاب وعلى بضع عشرات من الأجواء فى النباتات الخشبية. ومع ذلك، ففى ظروف النقص المائى الشديد بالداخل، وهو قد يحدث فى ظروف الجفاف، قد تنشأ، فيما يبدو، بالأعمدة المائية لبعض الأنواع على الأقل شدود متفاوتة تبلغ ١٠٠ جو على الأقل.

وكلما كان هناك ضغط جذرى كان الماء فى القنوات الخشبية وقعاً تحت ضغط موجب. أما فى معظم الأوقات الأخرى فيكون مشدوداً. وفى بعض النباتات، خصوصاً الأنواع العشبية، يكثر حدوث التعاقبات اليومية من ضغط موجب فى الأعمدة المائية ليلا إلى توتر نهاراً، مادام يتوافر إمداد التربة بالماء. ويؤخذ من حساب ستوكنج عام ١٩٤٥ أن وضع الماء من الوجهة الطبيعية فى خشب القرع يتفاوت من ضغط موجب قيمته نحو ١ جو أثناء الليل، إلى شدود تصل فى نهار

صيفى دافئ إلى نحو ٤ جو وإلى نحو ٩ جو أثناء الذبول.

وتحتوى الأوعية والقصيبات فى العادة على الماء فى الوقت الذى تتنوع فيه وتظل ممتلئة بالماء لفترات متفاوتة فيما بعد. وفى النهاية تتقطع معظم الأعمدة المائية فى النبات، ولكن ذلك لا يحدث لها جميعاً فى وقت واحد إلا تحت ظروف قصوى كالجفاف الذى يطول. وتنفصم أعمدة الماء بصفة أساسية فى أوقات تعرضها لشدود عالية.

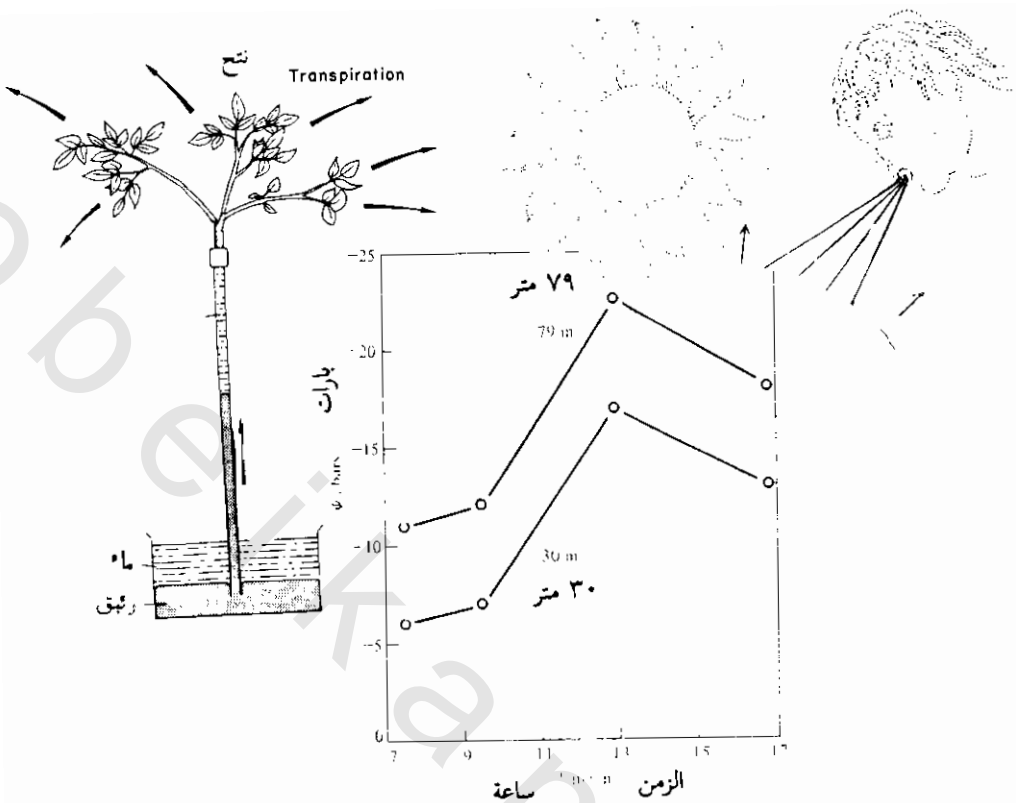
فى بعض النباتات المتساقطة الأوراق فى الربيع وقبل تكوين الأوراق فى الربيع فأنه يمكن قياس ضغط موجب فى نسيج الخشب أى ضغط وليست شدpositive pressure . فقد أمكن جمع عصير أى محلول من نسيج الخشب فى هذه الظروف يعتمد على ضغط موجب، ومثال ذلك تجميع لمحلول أشجار maple وأيضا بأشجار Douglas fir . ولكن بعد تكوين الأوراق وأشتداد النتح يحدث إنخفاض فى الضغط يد أعادة من قاعدة النبات ومتجها إلى أعلى (شكل ٦٧). توجد أدلة كافية على أن النباتات التى تنتح بكفاءة عالية يكون سائل الخشب فى حالة توتر لأنه يتم سحبه إلى أعلى بواسطة النتح.

قوة أرتباط جزيئات الماء ببعضها The tensile strength of water :

يوجد قوى أرتباط قوية بين جزيئات الماءنتيجة لوجود الروابط الأيدروجينية كما سبق شرحه بالتفصيل فى باب سابق. حيث توجد قوى أرتباط قوية جدا تصل جزيئات الماء ببعضها. وقد وجد أنه لكى يرتفع عمود الماء ١٠٠ متر فى الأشجار يحتاج قوة على الأقل مقدارها ١٠ بار وإذا وجدت قوى فى النبات تقاوم ذلك نسبيا فأن قوى الشد تكون أكثر من ١٠ بار. وجد فى بعض تجارب القوة الطاردة المركزية وذلك بتعريض أنابيب شعرية لقوة طاردة مركزية قوية حتى ينقطع أى يتكسر عمود الماء فى الأنابيب يحتاج إلى مئات من البارات. ولذلك فأن قوة ألتحام جزيئات الماء فى الأنابيب الشعرية والدقيقة قوية جدا وتسمح بشدها إلى أعلى لمسافات تزيد عن ١٠٠ متر فى الأشجار دون إنفصال أو تقطيع .

قوى ميزوفيل الورقة Mesophyll forces :

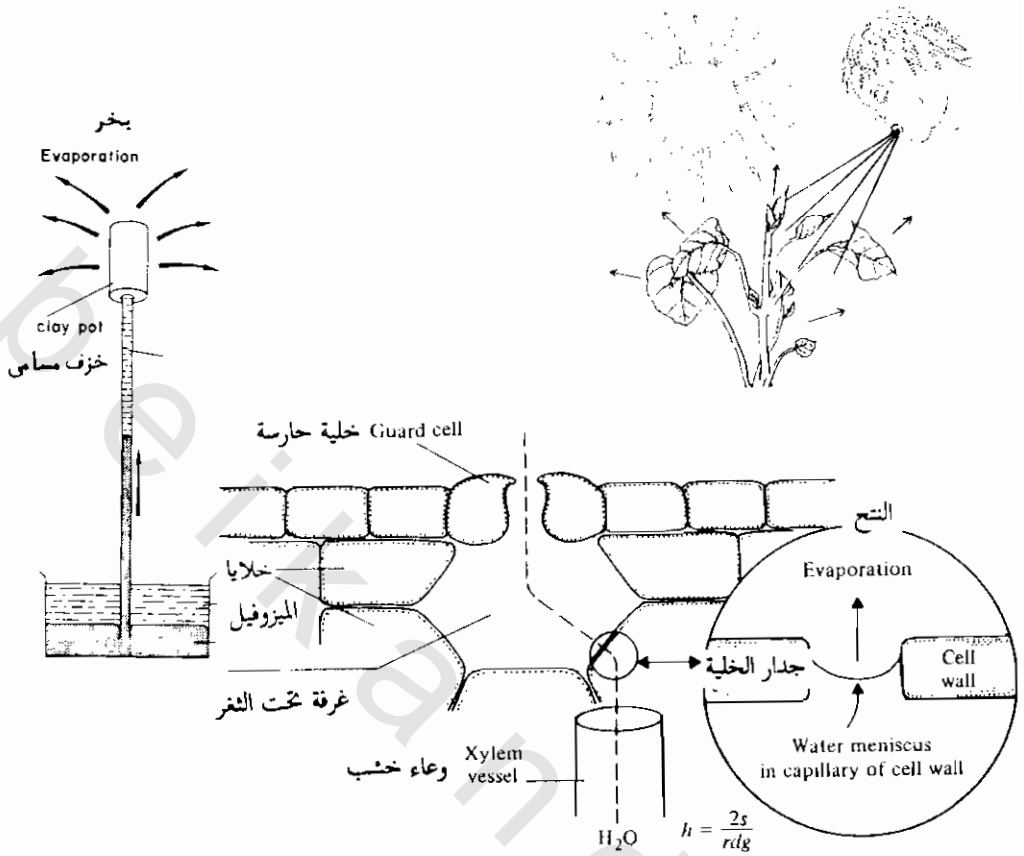
من المعروف أن البخر من سطح خلايا ميزوفيل الورقة على هيئة نتح يسبب شد الماء بقوى كبيرة إلى أعلى فى النبات. وفى حالة أفتراض وجود أنابيب شعرية فى جدران خلايا الورقة فأنه فى



(شكل ٦٧) قياس الجهد المائى فى ساق النبات

قياس الجهد المائى Ψ عند إرتفاعين فى تاج شجرة دوجلاس فير Douglas fir . يكون الجهد أقل عند ٧٩ متر عنه عند ٣٠ متر أثناء فترة النهار موضحا أن الماء فى الشجرة يكون متوتر وفى حالة توتر أو شد. هذا يتماشى مع النظرية التى تفسر أن الماء يتم سحبه إلى أعلى فى الشجرة بواسطة قوى ناشئة عن النتح . من الصباح الباكر إلى منتصف وقت العصر تنخفض قيم Ψ ثم يحدث شفاء من ذلك فى المساء.

حالة وجود أنابيب شعرية قطرها ٠,١ مم فأنه ينتج عنها قوى شعرية كافية لرفع الماء ٣٠ متر. وفى حالة الأنابيب الشعرية قطرها ٠,١ ميكرومتر فى جدران ميزوفيل الورقة فأنه ينتج عنها قوى شعرية capillary forces تكون كافية لرفع الماء ٣٠٠ متر. يمكن شرح وتوضيح ذلك فى الشكل (شكل ٦٨) وحيث يحدث بخر من فتحات شعرية فى جدران خلايا الميزوفيل فى عملية النتح.



(شكل ٦٨) : العلاقة بين شد الماء إلى أعلى والبخر

شكل يوضح كيف أن بخر الماء من الأنابيب الشعرية (h) الدقيقة من جدر خلايا الميزوفيل يخلق قوة أى يسبب نشوء قوة لسحب الماء إلى أعلى . المعادلة توضح إرتفاع السائل فى الأنبوبة الشعرية نتيجة لطاقة التوتر السطحى (s) وتتناسب عكسيا مع نصف قطر الأنبوبة الشعرية (r) وكثافة السائل (d) والسائل هو الماء كما أن السرعة تتناسب أولها علاقة مع الجاذبية (g) .

وتبعا للقانون الذى سبق شرحه والخاص بأرتفاع الماء فى الأنابيب الشعرية وهو

$$h = \frac{2 \ \gamma \cos \theta}{P . g . r}$$

وحيث أن الأنابيب الشعرية الدقيقة الموجودة فى جدران خلايا ميزوفيل الورقة تولد قوة لشد الماء إلى أعلى وتبع للقانون السابق. ولذلك فأنه يوجد عمود مائى مستمر من الجذور ثم خلال نسيج الخشب ثم خلال الأنابيب الشعرية الدقيقة الموجودة فى جدران خلايا الميزوفيل. ويكون أستمرارية هذا العمود المائى نتيجة للقوى الشعرية capillary forces .

تكوين فقاقيع الهواء فى عمود الماء Cavitation :

تعتبر نظرية شد الماء بقوة من أعلى مع وجود ضغط خفيف من أسفل وهو الضغط الجذرى. – أى أن الأساس فى صعود الماء هو شد النتح – هى النظرية المعترف بها حاليا. ولكن يوجد مأخذ وحيد على هذه النظرية هو نتيجة لشد الماء من أعلى فأن الغازات الذائبة فى الماء تميل إلى أن تخرج من عمود الماء وأهمها ثانى أوكسيد الكربون والأوكسجين والنيتروجين وتتجمع لتكون فقاعة أو فقاعات هوائية. تكوين هذه الفقاعات الهوائية فى وجود ضغط منخفض تسمى cavitation. تكوين هذه الفقاعات يعوق أو يمنع شد عمود الماء لأعلى وبالتالى تمنع أنتقال الماء فى الخشب بالإضافة إلى ذلك فى درجات الحرارة المنخفضة جدا وهى درجات التجمد تصبح أيضا عائق فى أنسياب الماء فى الخشب وذلك لقلة درجة ذوبان الغازات فى الثلج وبذلك تتكون فقاقيع.

نتيجة للأنتقال الجانبى للماء بكثرة بين الأوعية الخشبية المتجاورة فأنه يتم أستمرار سريان الماء بالرغم من وجود الفقاقيع. لا يمكن للفقاقيع أن تنتقل جانبيا من خلية إلى أخرى عبر النقر لكبر حجم الفقاقيع بالنسبة لفتحات النقر وذلك فى النقر الموجودة فى خلايا نسيج الخشب، ولكن من المحتمل حدوث ذلك فى المخروطيات conifers . ولذلك فى حالة هذه المخروطيات تتحرك السرة لتغلق النقرة وبذلك تمنع مرور الفقاقيع الغازية من قصيبة إلى أخرى وبذلك يمكن عزل الأوعية الخشبية التى تحتوى على فقاعة أو فقاقيع هوائية عن بقية الأوعية الخشبية. أما فى حالة الأوعية الخشبية المعزولة فيمكن أن يعود فيها أتصال عمود الماء أثناء الليل حيث تزداد برودة الجو أو أثناء فترات سرعة النتح المنخفضة. وفى حالة تكوين الفقاقيع أثناء درجات حرارة التجمد ثم يحدث ذوبان للثلج وأرتفاع درجة الحرارة وتمتص الغازات مرة أخرى فى المحلول وتختفى الفقاقيع ويحدث أتصال مرة أخرى لعمود الماء فى الخشب.

تعتبر تكوين الفقاقيع الهوائية فى أعمدة الماء فى نسيج الخشب هو المأخذ الوحيد على نظرية شد النتح لأنها تسبب فصل عمود وأعمدة الماء فى نسيج الخشب ولكن ، وكما يتضح سابقا فإن

للنبات طرقه الخاصة العديدة التى يمكنه بها التخلص من هذه الفقاعات الهوائية أو إعادة أمتصاصها.

طرق قياس النتح :

يمكن قياس النتح بطرق عديدة مباشرة أو غير مباشرة حيث أنه فى بعض الطرق يؤخذ معدل الإمتصاص دليل على معدل النتح كما فى حالة إستعمال جهاز البوتومتر وفيما يلى وصف لأهم هذه الطرق (شكل ٦٩).

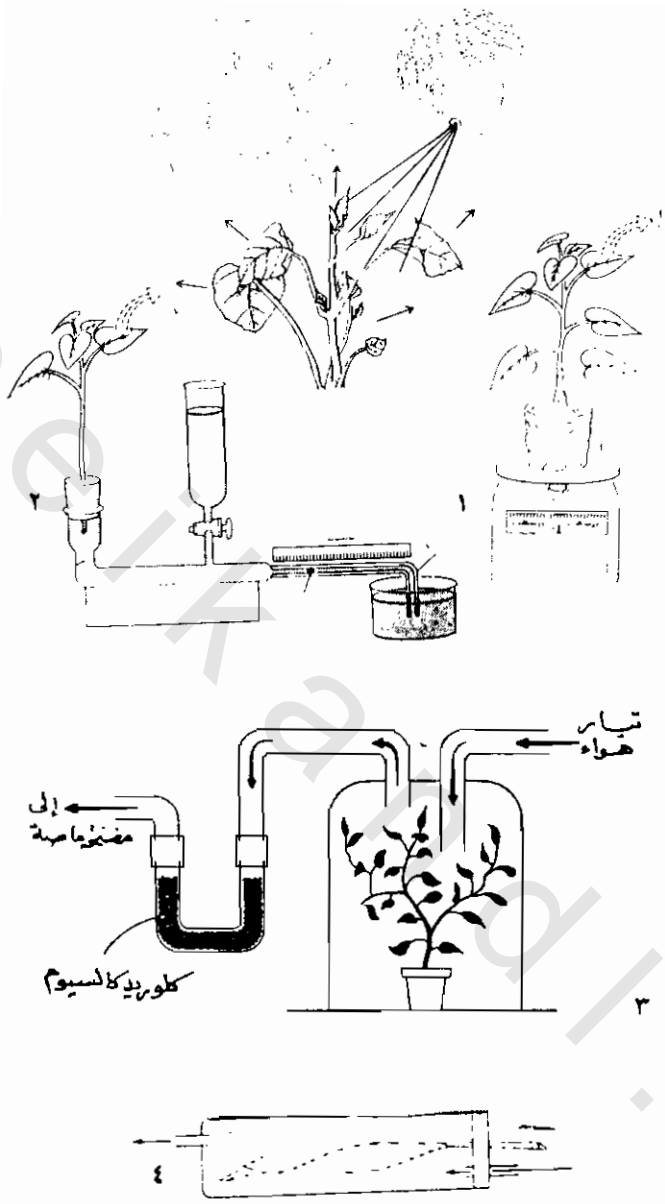
١ – **طريقة وزن النباتات فى أصص** : لا تستعمل هذه الطريقة إلا فى النباتات التى تنمو فى أصص أو أية أوعية أخرى مناسبة. وللتجارب المعملية، تستعمل غالباً نباتات نامية فى أصص، ويحاط الأصيص عادة بغلاف معدنى، كما يغطى سطح التربة بالشمع بحيث لا يحدث أى فقد للماء من الأصيص نتيجة لعملية التبخير، إلا من خلال أنسجة النبات. وفى تجارب الحقل أو التى تجرى على نطاق واسع، وجد أنه يحسن استعمال أوعية معدنية، وفى هذه الحالة لا يلزم غير تغطية التربة بالشمع أو بأية طريقة أخرى تمنع التبخير منه. وتقتصر هذه الطريقة عملياً على النباتات التى تنمو فى أوعية يسهل حملها. وبهذه الطريقة أمكن قياس معدلات النتح لنباتات بلغت أطوالها طول نبات من الذرة تام النمو، وكذلك أشجار من البن طولها خمس أقدام.

ويمكن اعتبار النقص فى وزن الوعاء والنبات فى فترة زمنية معينة نتيجة لعملية النتح، وذلك لأن تأثير العوامل الأخرى على هذا الوزن يمكن فى الغالب إهمالها، وإذا استمرت التجربة فترة طويلة نسبياً، فإنه يلزم تجهيز هذا الوعاء بأنبوبة رى تمر خلالها حجوم معينة من الماء يمكن إدخالها فيه، فى فترات مناسبة، فيتم توزيعها داخل الوعاء فى كل أنحاء التربة.

وعند استعمال هذه الطريقة يمكن وزن الوعاء وما فيه من نبات نام، على فترات مختلفة وذلك بطريقة وضع الأوزان المناسبة باليد على كفة الميزان أو بوزنه على ميزان مجهز بطريقة خاصة بحيث إن كل كمية قليلة معينة يفقدها (جرام واحد مثلا) تسجل أتوماتيكياً على آلة تسجيل خاصة أو ميزان كهربائى من نوع خاص .

وقد أنتجت بعض الشركات موازين خاصة بلغتْ طاقة الواحد منها ٢٥٠٠ كجم أمكن استعمالها فى تعيين سرعة النتح لأشجار كبيرة فى أصص مناسبة، وبدقة بالغة.

٢ – **طريقة وزن جزء من النبات أو ورقة واحدة** : وتصلح لقياس النتح لفترات



(شكل ٦٩) : طرق قياس النتح

١ – وزن النبات

٢ – إستعمال البوتومتر

٣ – قياس كمية بخار الماء الناتجة

٤ – الأنبوبة بها ورقة نبات

وجيزة، فتنزع ورقة من النبات قبيل تقدير سرعة النتح مباشرة، وتعلق فى مشبك من سلك رفيع، لا يحجب شيئا من سطح الورقة. وتوزن الورقة بعد فترات متقاربة، لا تعدو بضع دقائق لتعيين ما يطرأ عليها من نقص. ويستعمل لوزنها ميزان حساس جدا يسمى torsion balance يمتاز بدقته، وسرعة ثباته أثناء الوزن.

وفى طريقة وزن جزء من النبات : وتصلح لقياس سرعة النتح لمدد طويلة نسبيا. فيوضع نبات كامل صغير الحجم، أو فرع من نبات فى دورق زجاجى به ماء يغمر الجزء السفلى من النبات. ثم يحكم غطاء الدورق حول ساق النبات بسدادة من المطاط، تمنع تبخر الماء من الدورق، وتنفذ فيها أنبوبة شعرية للتهوية ويعين وزن الجهاز كاملا بين آن وآخر بميزان مناسب لتعيين النقص فى وزنه نتيجة للنتح. ويمكن بواسطة هذا الجهاز دراسة تأثير الظروف الجوية المختلفة على النتح.

٣- طريقة تجميع ووزن بخار الماء المنتوح : تحتاج هذه الطريقة إلى تجهيز تجريبى محكم نوعاً ما، ولكنها الطريقة الوحيدة التى يتم بها تقدير معدل عملية النتح بطريقة كمية. وفى هذه الطريقة يمرر تيار الهواء الجوى خلال حيز مغلق من الزجاج أو السيلوفان يحوى النبات أو أى جزء منه، وبعد ذلك يمرر تيار الهواء فى أنابيب أو أوعية تحتوى على مادة مثل كلوريد الكالسيوم تمتص بخار الماء. فالزيادة فى وزن أنابيب الأمتصاص فى أثناء فترة التجربة تدل على كمية بخار الماء التى ينتحها النبات مضافاً إليها كمية بخار الماء التى تدخل هذا النظام من الجو الخارجى. ولتقدير هذه الكمية المضافة من بخار الماء التى مصدرها الهواء الجوى، يلزم تركيب جهاز للمقارنة، خال من أى نبات ويمرر الهواء من خلاله بنفس السرعة التى يمر بها من خلال الجهاز الذى يحوى النبات. فالزيادة فى وزن أنابيب الإمتصاص فى جهاز المقارنة تمثل بخار الماء الموجود فى الهواء الجوى، وقد أستعملت هذه الطريقة لتقدير النتح فى أفرع متصلة بالأشجار ولتقدير معدل النتح لأوراق من أشجار التفاح متصلة بالنبات.

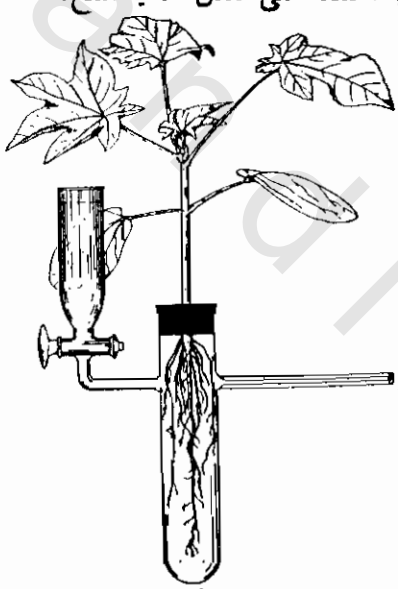
يستخدم بعض الباحثين فى الحقل حجرات خيمية tent chambers مزودة بمدخل ومخرج مناسب للهواء وحيث يمرر الهواء المعروف بمحتواه المائى إلى الخيمة وفوق النبات والهواء الخارج يقاس محتواه الرطوبى والزيادة فى الرطوبة هى تقدير جيد للنتح.

٤ - طريقة الأنبوبة Cuvette method :

تشبه هذه الطريقة فى فكرتها حالة جمع بخار الماء من الهواء الخارج من النبات إلا أنه فى هذه الحالة تستعمل ورقة واحدة. حيث يتم مرور الهواء المعروف درجة رطوبته داخل الأنبوبة الواسعة نوعا مارا فوق الورقة ثم تجمع وتقدر الرطوبة النسبية للهواء ثم يقدر معدل النتح. تفيد هذه

الطريقة فى المعمل ولكنها غير مفيدة فى الحقل ويمكن إستعمالها فى المعمل عند دراسة العوامل المختلفة المؤثرة على عملية النتح مثل الضوء والحرارة والرطوبة.

٥ – **طرق البوتومتر** Potometer : يستعمل لقياس فقد الماء المنتوح من عملية النتح أجهزة خاصة تسمى البوتومترات ومنها أشكال وأنواع عديدة. وهذه الطريقة محدودة فى استعمالها، وفيها تغمس القاعدة المقطوعة لساق مورقة فى الماء الموجود فى خزان البوتومتر potometer ويقدر معدل فقد الماء بمعدل انحسار الماء فى الجهاز. ويمكن متابعة ذلك بملاحظة معدل تحرك فقاعة هوائية يتم إدخالها فى الماء الذى فى الأنبوبة الشعرية الجانبية للجهاز. ويتم تركيب بعض البوتومترات بطريقة خاصة بحيث يمكن غمس كل المجموع الجذرى للنبات فى خزان الجهاز، ويزرع هذا النبات خصيصاً لهذا الغرض فى مزارع مائية خاصة (شكل ٧٠). ويقيس البوتومتر معدل الامتصاص الفعلى وليس معدل النتح. فبينما يتساوى، فى الواقع، معدل هاتين العمليتين فى أحوال كثيرة، نجد أن ذلك لا يعتبر صحيحاً دائماً، خصوصاً إذا وجد نقص فى كمية الماء الداخلى فى النبات. ومعدل النتح لفرع مقطوع قد لا يمت بأية علاقة إلى معدله إذا كان متصلا بالنبات. والغرض الرئيسى من استعمال البوتومتر هو استغلاله فى التجارب المعملية التى يمكن بها مشاهدة تأثيرات العوامل البيئية المختلفة على معدل عملية النتح.



(شكل ٧٠) : بوتومتر لقياس سرعة إمتصاص الماء بواسطة الجذر
يستعمل عادة فى طور البادرة أو النبات الصغير

٦ – **طرق ورق الرطوبة** : إذا تشربت ورقة ترشيح محلولا مخففاً (حوالى ٣ فى المائة) من كلوريد الكوبلت ثم جففت، فإنها تصبح زرقاء رائقة اللون. أما إذا عرضت للهواء الرطب، فإن لونها يتغير تدريجاً إلى اللون القرمزى. وينشأ نفس التغير فى اللون إذا لامست قطعة من الورقة سطح ورقة نباتية ناتحة. وإذا حملت قطع صغيرة من هذه الأوراق بطريقة خاصة بحيث يمكن وقايتها من بخار الماء الموجود فى الهواء الجوى وذلك بتغطيتها بألواح من الزجاج، أو الميكا mica، أو السيلولويد celluloid، وجعلها تلامس سطح الورقة النباتية، فإنه يمكن أن يتخذ المعدل الذى تتغير به هذه الورقة من اللون الأزرق إلى اللون القرمزى مقياساً للمعدل الذى تفقد به الورقة النباتية بخار الماء، فالورقة النباتية التى تغير لون قطعة من ورقة الكوبلت من لونها الأزرق الخالص إلى اللون القرمزى الخالص فى ٣٠ ثانية، مثلا، تفقد الماء بمعدل يبلغ ضعف المعدل الذى تفقده ورقة نباتية يلزم لها ٦٠ ثانية لكى تغير لون ورقة الكوبلت مثل هذا التغيير. ولا يمكن بهذه الطريقة الحصول على معدلات مطلقة لعملية النتح، وذلك لأنه إذا غطى جزء من الورقة النباتية بقطعة من ورقة الكوبلت فإن الأحوال البيئية التى تؤثر على الورقة النباتية وهى فى وضعها أسفل ورقة الكوبلت تختلف كثيراً عن الأحوال التى تؤثر عليها إذا ما تركت معرضة للهواء الجوى. فالورقة النباتية التى توجد أسفل ورقة الكوبلت تتعرض لشدة إضاءة، ولضغط بخار، فى بداية التجربة، أقل من الورقة التى تترك معرضة للهواء الجوى. وفضلا على ذلك فإنها لا تتأثر كلية بالرياح. وعلى ذلك قد يختلف معدل فقد بخار الماء من الورقة النباتية لورقة الكوبلت عن معدل فقد بخار الماء من نفس المساحة من سطح الورقة النباتية إلى الهواء الجوى. وتستعمل هذه الطريقة، بدقة لا بأس بها فى أحوال معينة، لتقدير المعدلات النسبية للنتح من أنواع مختلفة من النباتات. وحتى لقياس التقديرات النسبية لمعدلات النتح، فإن هذه الطريقة لا تعطى نتائج صحيحة إلا إذا نمت جميع النباتات فى ظروف جوية متشابهة.

تقدير البخر نتح Evapotranspiration :

أحيانا يحتاج علماء النبات أو الأراضى إلى تقدير البخر من التربة والنتح من النبات معا وهذا ما يسمى البخر نتح. يستخدمون فى ذلك ميزان كبير جدا يسمى بالليسيمتر lysimeter . حيث يوضع النبات الكبير النامى فى أصيص كبير مملوء بالتربة والذى يوضع على الميزان وكمية المفقود من التربة والنبات يطلق عليها البخر نتح ويمكن التعرف عليها بوزن الأصيص على فترات. يمكن تقدير النتح على حدة بنفس الطريقة وذلك بعد تغطية سطح التربة فى الأصيص كما سبق ذكره وبذلك يمكن تقدير النتح والبخر نتح وبالتالى البخر كل على حده.

obeikandl.com

الباب الثانى عشر
أنتقال العصارة النا ضجة (الغذاء المجهز)

Translocation of Solutes

يوجد فى الخشب واللحاء عصارة قابلة للأنتقال وهى أكثر تركيزا فى اللحاء عنه فى الخشب. معنى عصارة sap ماء به ذائبات. وجد أن وزن المادة الجافة فى اللحاء هى ٥٠ – ٣٠٠ ملليجرام مادة جافة لكل ملليلتر بينما فى الخشب هى ١ إلى ٢٠ ملليجرام مادة جافة لكل ملليمتر. عادة تكون العصارة قلوية فى اللحاء وذات pH يتراوح بين ٨ إلى ٨,٤ وعادة حامضية فى الخشب وذات pH يتراوح بين ٥,٢ إلى ٦,٥ .

تعتبر عصارة الخشب مخففة نسبيا ويوجد بها أنواع عديدة من المواد العضوية والغير عضوية. حيث يوجد فى عصارة الخشب مركبات أزوتية عديدة وخاصة من المركبات التى تم تخليقها فى الجذور، حيث وجد أن المركبات المخلقة فى الجذور توجد فى عصارة الخشب وتنتقل من الجذور إلى الأوراق عبر نسيج الخشب، ومن أفضل الأمثلة لذلك هو وجود السيتوكينينات فى عصارة الخشب وهى عبارة عن مركبات عضوية تم تخليقها فى الجذر. يوجد أيضا فى عصارة الخشب أحماض أمينية وأميدات وأمينات. ومن الأحماض الأمينية الشائعة الوجود فى الخشب حامض الأسباريتك ومن الأميدات الأسبارجين والجلوتامين. يمكن أن توجد المركبات الأزوتية السابقة بتركيز ٠,١ إلى ٥ ملليجرام لكل ملليلتر. يوجد أيضا علاوة على ذلك فى عصارة الخشب بعض السكريات والأحماض العضوية وبعض الهرمونات النباتية. يوجد حامض منتشر فى عصارة الخشب يسمى حامض الستريك وأحيانا يتم خلبه chelated بالحديد. تحتوى ثلث عصارة الخشب على مركبات أو عناصر غير عضوية مثل البوتاسيوم والكالسيوم والمغنسيوم والصوديوم والفوسفات والكلور والكبريت. بعض الفوسفات والحديد توجد فى صورة عضوية.

أما فى حالة اللحاء فأن العصارة تكون أكثر تركيزا من الخشب وهى تعتبر الطريق الرئيسى والأكثر أهمية فى نقل العصارة الناضجة أى الغذاء المجهز وبعبارة أخرى هى الأكثر أهمية فى نقل المركبات الناتجة عن عملية البناء الضوئى مباشرة أو بطريقة غير مباشرة وهى المقصود بها هنا الغذاء المجهز. حوالى ٨٠–٩٠٪ من تركيز الوزن الجاف فى اللحاء وهو كما سبق ذكره يتراوح بين ٥٠ – ٣٠٠ ملليجرام لكل مل عبارة عن سكر. والسكر الأكثر شيوعا فى هذه الحالة هو السكروز وهو

أهم مركب عضوى ينتقل فى اللحاء من حيث الكمية.

قد توجد بعض سكريات أخرى يمكن أن تنتقل مثل الرافينوز و stachyose وverbacose وقد تنتقل فى وجود السكروز ولكن أحيانا تكون هى السكريات الوحيدة المنتقلة دون السكروز. وفى بعض النباتات توجد بعض السكريات الكحولية هى المركبات الوحيدة المنتقلة مثل السربتول والمانيتول ومن أمثلة ذلك نبات التفاح. تعتبر الأحماض الأمينية من المركبات الشائعة فى عصارة اللحاء ونوع الأحماض الأكثر شيوعا هى نفسها أيضا الأكثر شيوعا فى الخشب كما سبق ذكره ولكنها تكون أكثر تركيز فى عصارة اللحاء عنه فى عصارة الخشب حوالى ٢٠ – ٨٠ ملليجرام لكل مل. قد توجد مركبات آزوتية أخرى وقد يوجد بروتين. الغالبية العظمى من البروتين التى توجد فى اللحاء هى بروتين P ، P - protein، يعتقد أن بروتين P غير قابل للأنتقال. يوجد قليل من النترات فى عصارة اللحاء وقد توجد الأمونيا. قد توجد أحماض عضوية مثل حامض الماليك والستريك فى عصارة اللحاء. ومنها الهورمونات النباتية ولكن الأوكسينات تنتقل فى أتجاه واحد أى أتجاه قطبى فى الخلايا البارنشيمية. يوجد فى عصارة اللحاء بعض الأيونات غير العضوية وهى تماثل الموجود منها فى عصارة الخشب ولكنها تختلف فى التركيز ومثال ذلك أن تركيز أيون الكالسيوم فى عصارة اللحاء أقل من تركيزه فى عصارة الخشب ونسبة البوتاسيوم إلى الصوديوم وأيضا نسبة المغنسيوم إلى الكالسيوم كبيرة فى عصارة اللحاء. أما أنيونات الكلوريد والكربونات والكبريتات والفوسفات فهى شائعة الوجود فى عصارة اللحاء. وقد توجد كلا من الكبريتات والفوسفات مرتبطة مع مركبات عضوية لتكون سكريات فوسفورية وأيضا أحماض أمينية مثل الميثيونين والسستين والسستئين. يمكن أيضاً للحاء أن ينقل مركبات ذات جزيئات كبيرة الحجم بلمرية polymers مثل البروتين والدهون. تنقل كثير من الفيروسات عن طريق الأنسجة الوعائية. حيث أنه عند تلقيح ورقة نبات تبغ بالفيرس فأن الفيرس يظهر فى أوراق النبات الأخرى. وغير معروف بالتفصيل هل ينتقل الفيرس كجزيئ متكامل من بروتين RNA أو RNA من فقط دون البروتين. يمكن أن تنتقل الفيروسات عن طريق اللحاء أو الخشب. وفيما يلى تركيب الغذاء المجهز فى اللحاء فى نبات الخروع (جدول ١١).

(جدول ١١): تركيب الغذاء المجهز أى العصارة فى لحاء نبات الخروع.

المركـــــــــب	التركيز (ملجم / ملليلتر)
المادة الجافة dry matter	١٠٠ – ١٢٥
سكـــــــروز	٨٠ – ١٠٦
سكريات مختزلة	صفـــــر
بروتين	١,٤٥ – ٢,٢٠
أحماض أمينية	٥,٢
أحماض كيتونية (مثل حامض الماليك)	٢ – ٣,٢
فوسفات	,٣٥ – ٠,٥٥
كبريتات	٠,٠٢٤ – ,٠٤٨
كلوريد	٠,٣٥٥ – ,٦٧٥
نترات	صفـــــر
بيكربونات	٠,٠١
بوتاسيوم	٢,٣ – ٤,٤
صوديوم	٠,٠٤٦ – ٠,٢٧٦
كالسيوم	٠,٠٢ – ٠,٠٢٩
ماغنسيوم	٠,١٠٩ – ٠,١٢٢
أمونيوم	٠,٠٢٩
أوكسين	١٠,٥ × ١٠$^{-٦}$
جبريللين	٢,٣ × ١٠$^{-٦}$
سيتوكينين	١٠,٨ × ١٠$^{-٦}$
ATP	٠,٢٤ – ٠,٣٦
pH	٨ – ٨,٢
الجهد الأسموزى	-١٤,٢ إلى -١٥,٢

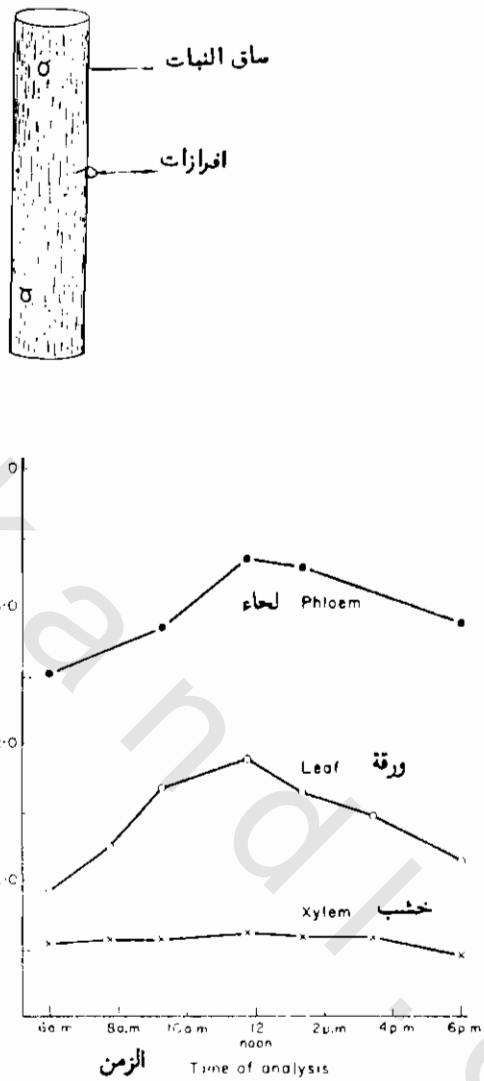
نقل العصارة فى الخشب Xylem transport :

أنتقال العصارة فى أوعية وقصيبات الخشب أنتقال سلبى passive transport حيث أن الذائبات تحمل وتنتقل فى تيار النتح ولذلك فأن سرعة أنتقال الذائبات مرتبطة بسرعة النتح. تنتقل كثير من العناصر من الجذور إلى الأوراق نتيجة لتيار النتح وهى أيضا تكون موجودة فى تيار النتح ومثال ذلك البورون والكالسيوم. توجد أدلة على أنه فى حالة النتح السريع يتراكم الكالسيوم فى الأوراق حيث أن الكالسيوم لا ينتقل بسهولة not very mobile . كما يحدث نقص للكالسيوم في غياب النتح وعلى العكس من ذلك فأن عنصر البوتاسيوم متحرك mobile عند وصوله إلى الأوراق يتم توزيعه بسهولة ويحدث له أنتقال فى أنسجة اللحاء.

نقل العصارة فى اللحاء Phloem transport :

يعتبر Hartig أول من أكتشف خلايا الأنابيب الغربالية عام ١٨٣٧ وقد وجد عند قطع القلف حتى يصل إلى اللحاء فإن عصارة تتدفق من اللحاء على هيئة قطرات تحتوى على ٣٠٪ سكر. ومن التجارب العظيمة فى هذا الصدد تجارب ماسون وماسكيل Mason and Maskell عام ١٩٢٨ حيث قاما بتحليق ساق نبات القطن حيث قاما بقطع حلقة من ساق النبات تحتوى على نسيج اللحاء والأنسجة خارج هذا النسيج فى الصباح الباكر ثم قاما بأخذ عينات من اللحاء والخشب أعلى وأسفل الحلقة ولمدة عشرون ساعة بعد عملية التحليق فلاحظا تجمع للسكريات فى اللحاء والخشب أعلى التحليق مباشرة والعكس صحيح أسفل التحليق. ومن ذلك يتضح أن اللحاء هام فى أنتقال العصارة الناضجة. وفى تجربة أخرى على نبات القطن العادى. وجدا أيضا علاقة بين تركيز العصارة الناضجة فى الأوراق واللحاء حيث أن تركيز هذه العصارة كبير فى اللحاء عنه فى نسيج الخشب أو الأوراق وذلك على مدار اليوم (شكل ٧١) مما يثبت أهمية اللحاء فى نقل العصارة المجهزة من الأوراق إلى بقية أجزاء النبات. وقد وجدا أن تركيز العصارة ثابت فى الخشب على مدار اليوم وأن هذا التركيز متغير فى اللحاء والأوراق وحيث تبلغ ذروة التركيز عند منتصف النهار فى الأوراق واللحاء أى أنه يوجد تلازم وتطابق فى منحنى التركيز فى كل من الأوراق واللحاء ولا يوجد هذا التلازم بين الأوراق والخشب مما يدل على أهمية اللحاء فى نقل الغذاء المجهز.

ومن التجارب العظيمة فى هذا الصدد تجارب تسمرمان Zimmermann حيث أستعمل أجزاء فم حشرة المن كأنابيب شعرية تخرج منها العصارة الناضجة من اللحاء وقد أجريت هذه التجارب على نباتات كثيرة منها الصفصاف والفول وبعض عاريات البذور. حيث أن حشرة المن



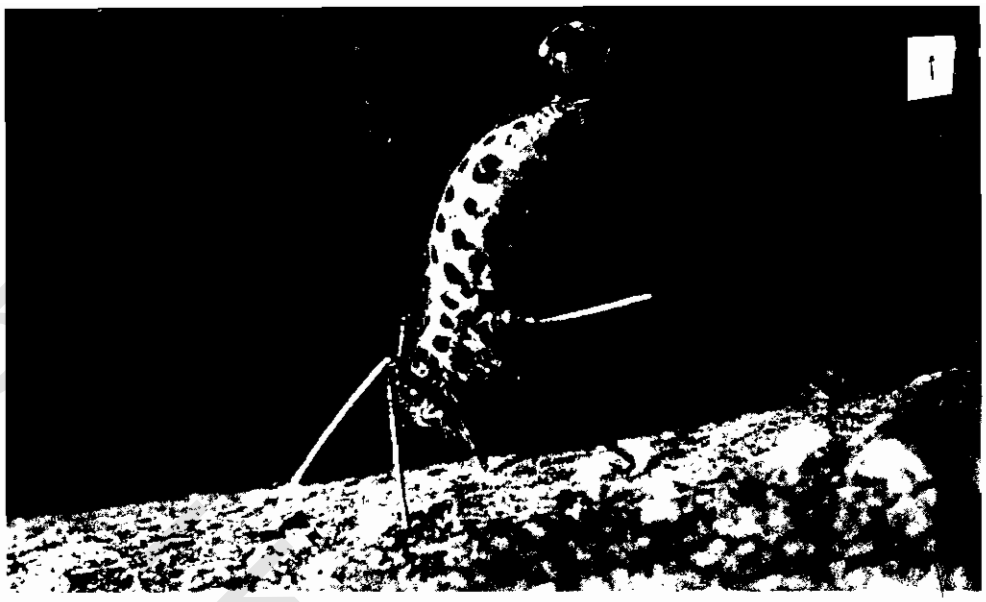
(شكل ٧١) : تركيز العصارة الناضجة اليومى

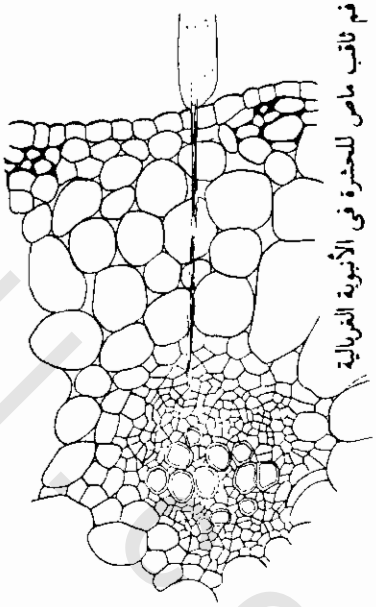
تركيز السكريات الكلية فى عصارة الخشب واللحاء والأوراق على مدار اليوم فى نبات القطن

ذات فم ثاقب ماص تثقب به النبات وتدخل طرف فمها إلى لحاء النبات حيث أن لها قدرة وحساسية كبيرة على تمييز الأنسجة المختلفة ووضع الجزء الطرفى من فمها فى اللحاء لأنه بالطبع يحتوى على تركيز عال من العصارة الناضجة المجهزة وبالتالى يكون أكثر كفاءة فى تغذية الحشرة وخاصة أن به سكريات يمكن أن تتذوقها الحشرة وتشعر بوجودها ولذلك ترسل طرف فمها إلى اللحاء لأخذ الغذاء المجهز ولا ترسل طرف هذا الجزء من فمها إلى نسيج آخر. وبعد ترك حشرة المن تتغذى على النبات لفترة قد تصل ثلاث ساعات يجرى له عملية تخدير وذلك بأمرار تيار بتركيز عالى نسبيا من ثانى أوكسيد الكربون على حشرات المن فتحدث لها عملية تخدير وبعد ذلك يتم قطع وفصل الحشرة عن فمها الثاقب الماص وبذلك يصبح جزء الفم عبارة عن أنبوبة شعرية دقيقة جدا وعن طريقها تخرج عصارة اللحاء ويمكن جمع هذه العصارة بواسطة أنابيب شعرية دقيقة وبعد ذلك يتم تحليلها والتعرف على مكوناتها. توجد أنواع كثيرة من المن (شكل ٧٢) تستعمل فى هذه التجارب فى عاريات البذور وكاسيات البذور (النباتات الزهرية) مثل *Cupressobium juniperi* على نبات juniper و *Cinara laricicola* على نبات و على نبات *Metasequoia* و *Acyrthosiphon pisum* على نبـــات الفول و *Longistigma caryae* على نبات *linden* و *Tuberolachnus salignus* على نبات الصفصاف. يعتبر أستعمال المن فى هذه الحالات أفضل طرق الدراسة ولاتقارن بالطرق الميكانيكية الأخرى خاصة وأن أستخلاص العصارة الناضجة أى الغذاء المجهز يتم طبيعيا بالحشرة ودون أى كيماويات أو مذيبات أو ضرر للخلايا.

يستعمل الآن أيضا تجارب تستخدم فيها العناصر المشعة وقد أثبتت هذه التجارب أنتقال الغذاء المجهز فى اللحاء. وفيما يلى شرح لأحد التجارب الهامة فى هذا الصدد وقد أجريت بواسطة Rabideau and Burr عام ١٩٤٥ على نبات القطن.

تنزع جميع أوراق النبات عدا ورقة واحدة ثم تعرض الورقة لثانى أكسيد كربون مشع ك ١٣ بعد وضعها فى حجرة صغيرة زجاجية أو بلاستيك. ثم تجرى معاملات عديدة وذلك بتحليق الساق ويشمل التحليق ringing نسيج اللحاء أيضا أى لا يتبقى فى منطقة التحليق إلا نسيج الخشب فقط. فى الحالة الأولى بدون تحليق يتم توزيع الغذاء الناتج من الورقة أى الغذاء المجهز إلى أعلى وإلى أسفل ويمكن الأستدلال على ذلك وعلى تركيز هذه المركبات من تركيز درجة الأشعاع الموجودة فى هذه المركبات. حيث يكون تركيز الأشعاع عال فى الغذاء المجهز القمة النامية والعكس صحيح فى الجذر. وفى الحالة الثانية يتم عمل تحليق للساق أعلى الورقة فيكون تركيز الأشعاع فى الغذاء المجهز فى القمة النامية صفر والعكس فى الجذور ويدل ذلك على أنه لا يوجد إنتقال للغذاء المجهز فى الورقة إلى القمة النامية بينما ينتقل الغذاء المجهز فى الورقة إلى الجذر. وفى





فم ثاقب ماص للحشرة فى الأنبوبة الغربالية

(شكل ٧٢) : جزء من فم حشرة المن داخل النبات

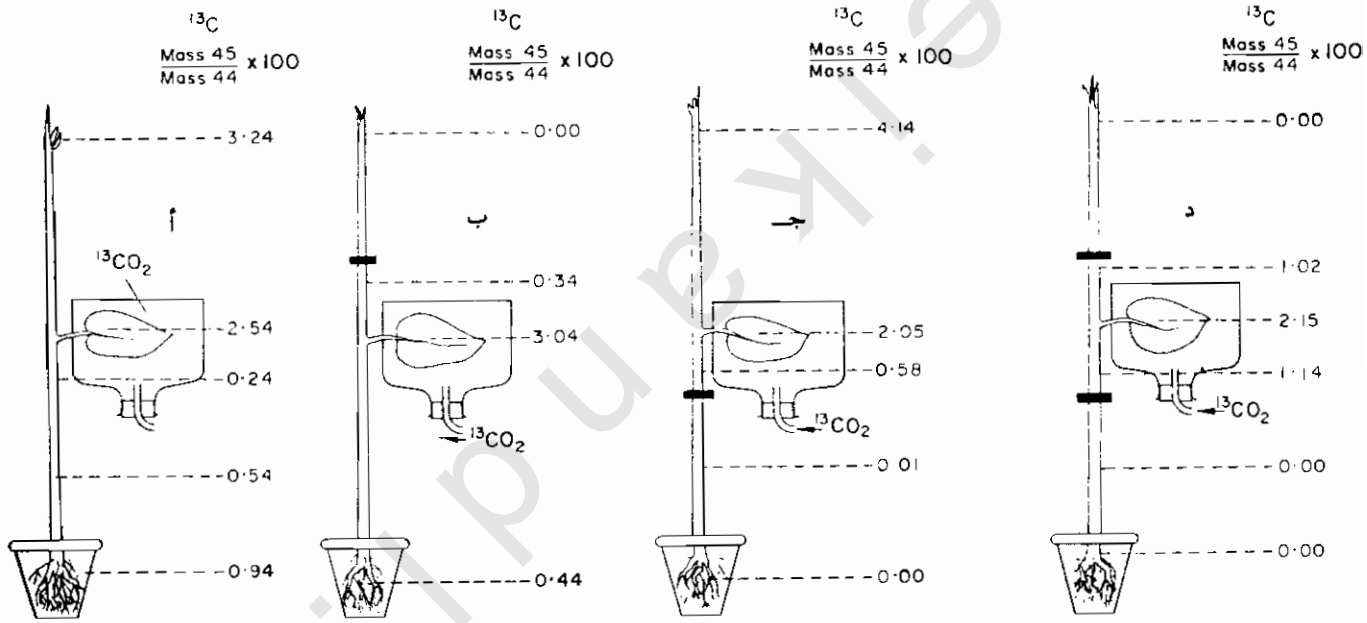
أ – حشرة من.

ب – جزء من الفم داخل نسيج النبات.

الحالة الثالثة وعند تحليق الساق أسفل الورقة يحدث عكس الحالة السابقة تماما. وفى الحالة الثالثة يتم تحليق الساق أعلى وأسفل الورقة ولذلك لا يوجد أى غذاء مجهز مشع فى القمة النامية أو فى الجذور بينما يوجد غذاء مجهز مشع فى الساق بين منطقتى التحليق. يستعمل الأشعاع فى هذه التجربة للأستدلال على الغذاء المجهز فى الورقة أى أن أجزاء النبات أى المناطق الخالية من الغذاء المشع لم تستقبل أى غذاء من الورقة أى لم يصل إليها غذاء من الورقة والعكس صحيح فى حالة المناطق التى تحتوى غذاء مجهز مشع. ومن هذه التجربة يستنتج بطريقة قاطعة أن اللحاء هو النسيج الأساسى فى إنتقال الغذاء المجهز ولذلك فإن التحليق يمنع إنتقال الغذاء المجهز من الورقة إلى المناطق أعلى التحليق (فى حالة التحليق على الساق أعلى الورقة) كما يمنع أنتقال الغذاء المجهز من الورقة إلى المناطق أسفل التحليق (فى حالة التحليق على الساق أسفل الورقة) (شكل ٧٣).

تشريح اللحاء Phloem anatomical considerations :

يعتبر اللحاء نسيج مركب غير بسيط حيث أنه يتكون من أربعة أنواع من الخلايا وهى الألياف والخلايا البارنشيمية وخلايا الأنابيب الغربالية والخلايا المرافقة والأخيرة ترافق خلايا الأنابيب الغربالية أما فى النباتات عاريات البذور لا توجد الخلايا المرافقة بل يوجد بدلا منها خلايا ألبيومينية albuminous cells. تعتبر خلية الأنبوبة الغربالية هى وحدة النقل فى اللحاء ويصل طولها ٥٠ ميكرومتر فى كاسيات البذور وقد يصل طولها ١ مم فى عاريات البذور. تختلف هذه الخلايا فى قطرها ومتوسط القطر ٥ ميكرومتر. وهى تتميز بأن لها حاجز غربالى أو صفيحة غربالية sieve plate وبها ثقوب غربالية sieve pores. وفى حالة كاسيات البذور توجد صفيحة غربالية فى نهاية أى قمة الخلية كما توجد مساحات غربالية sieve areas فى الجدر الجانبية وفى حالة عاريات البذور لا توجد صفيحة غربالية على قمة الخلية ولكن توجد مساحات غربالية على الجدر الجانبية. هذه المساحات الغربالية والصفائح الغربالية تصل وحدات الأنابيب الغربالية ببعضها وتكون ممر للعصارة الناضجة من خلية إلى أخرى وبذلك ينتقل الغذاء المجهز أى العصارة الناضجة عبر نسيج اللحاء. ومما هو جدير بالذكر أن خلايا الأنابيب الغربالية تفقد النواة أثناء نضجها ولذلك عند نضجها تصبح خالية من النواة. يلتحم بكل خلية أنبوبة غربالية خلية مرافقة أو أكثر وكل خلية مرافقة بها نواة ربما تخدم أيضا خلية الأنبوبة الغربالية الملتصقة بها. لا تحتوى وحده الأنبوبة الغربالية على فجوة عصارية واضحة ولذلك فأنها خالية من الغشاء البلازمى الفجوى أى التونوبلاست. يمر خلال الأنبوبة الغربالية خيوط عابرة للخلية transcellular strands وتسمى



(شكل ٧٣) : تأثير التحليق فى اللحاء على إنتقال الذائبات المشعة من ورقة نبات القطن

أ – دون تحليق　　ب – التحليق أعلى الورقة

جـ – التحليق تحت الورقة　　د – التحليق أعلى وتحت الورقة

فى جميع الحالات إدخال ك أ٢ مشع فى حجرة محيطة بالورقة. والأرقام عبارة عن المحتوى فى المصارة على الكربون ١٣ وهى نتيجة للحساب

$$\frac{\text{الكتلة ٤٥}}{\text{الكتلة ٤٤}} \times ١٠٠ \text{ فى الأنسجة}$$

الخيوط العابرة للخلايا وهى بذلك تصل وحدة أنبوبة غربالية بأخرى ولذلك فأن خلايا الأنابيب الغربالية تكون على أتصال وثيق نتيجة لوجود هذه الخيوط. تتكون هذه الخيوط من بروتين يسمى بروتين اللحاء phloem - protein أى بروتين P . يتميز هذا النوع من البروتين بسهولة ترسيبية مكونا أجسام لزجة slime bodies وسدادات لزجة slime plugs . ويعتقد أن تكوين مادة لزجة من بروتين P بعد جرح الأنبوبة الغربالية يمنع خروج مكونات الأنبوبة الغربالية لأنه يعمل لها كسدادة تحفظها. ولذلك فأن تكوين سدادة لزجة أوسدادات لزجة تعتبر آلية واقية protective mechanism تمنع فقد محتويات الخلايا والتى تعتبر هامة فى عملية توصيل الغذاء المجهز وهى بذلك تحافظ على كفاءة عملية التوصيل. وقد كان تفسير أهمية بروتين P غامض وغير معروف بالضبط ولكن من الثابت الآن أن هذا البروتين لا يرسب فى الخلايا السليمة الحية أطلاقا ولكن يرسب مكونا سدادات فى الخلايا المجروحة وذلك لحفظ الغذاء وزيادة كفاءة التوصيل خاصة وأن الغذاء المجهز موجود تحت ضغط ولذلك يمكن أن تبرز محتويات الخلية خلال الثقوب أو الجروح ولذلك سرعة ترسيب بروتين P تعمل كسدادات للثقوب والجروح وبذلك تقى الخلية من الضرر. ومرة أخرى لا يحدث ترسيب لبروتين P فى الخلايا الحية السليمة أطلاقا لأن ذلك قد يعوق كفاءة عملية نقل الغذاء المجهز وما ذكر سابقا عن ذلك فى المراجع كان غير سليم وغير دقيق لعدم دقة التحضيرات والأستنتاجات artifact. وجد أن الغشاء البلازمى الأكتوبلاست يبطن جدار خلايا الأنابيب الغربالية من الداخل ويصل بين خلية وأخرى وأنه أختيارى النفاذية أيضا ولذلك فأنه يمكن أن يحدث بلزمة لخلايا الأنابيب الغربالية ولذلك يتضح أن الغشاء البلازمى لأنابيب الغربالية يماثل الغشاء البلازمى للخلايا الأخرى تماما. ولكن عند نضج النبات وكبر خلايا الأنابيب الغربالية فى السن فأنه يتكون ترسيب من مادة كربوإيدراتية معقدة تسمى بالكالوس callose تسبب سد الثقوب الغربالية جزئيا أو كلية ويحدث ذلك فقط عند كبر وشيخوخة خلايا الأنابيب الغربالية وعندما تفقد فاعليتها وكفاءتها فى التوصيل.

سرعة النقل فى اللحاء Rate and velocity of transport in phloem :

يمكن دراسة ذلك بكفاءة عالية وذلك بتعريض الأوراق لثانى أوكسيد كربون مشع ثم أستقبال المركبات المشعة بعد مسافة معينة من الساق ويتم رصد الزمن اللازم لذلك. وجد أن كمية النقل للغذاء المجهز تتراوح بين ٠,٥ إلى ٥ جرام مادة جافة لكل سم لكل ساعة. يوجد فرق بين كمية النقل rate of transport وهى عدد الجزيئات أو وزن جاف يمر عبر نقطة معينة وهى

السابق ذكرها أى كمية النقل لمسافة معينة فى زمن معين. أما سرعة النقل velocity of transport فهى عبارة عن درجة حركة الجزيئات وهى تتراوح بين ١٠ إلى ١٠٠ سم لكل ساعة أى أبطأ خمسة مرات من سرعة النقل فى الخشب. وفى بعض القرعيات مثل البطيخ يوجد سرعة أنتقال كبيرة أو هائلة من الأوراق إلى الثمار وقد وجدت أنها قد تصل ٣ متر لكل ساعة وقد أجريت تجارب بأستعمال نظائر مشعة فيها عنصر الكربون مشع ويرمز له ك١١ وهو فى هذه الحالة مشع ولكنه قصير العمر أى يفقد أشعاعه بعد مدة قصيرة وبذلك يقى النبات والبيئة مضار التلوث وذلك بالمقارنة بالكربون ١٤ أى ك ١٤ طويل العمر. وقد وجد أن سرعة النقل فى هذه التجارب هى ٢٥٠ سم لكل ساعة.

الأنتقال أو الأنسياب فى أتجاهين Bidirectional flow :

تم دراسة الأنسياب فى أتجاهين بأستعمال عناصر مشعة فيها كربون مشع ومن نوع ك ١٤ وذلك بتعريض الأوراق لثانى أوكسيد كربون مشع وأيضا تغذية الجذور بفوسفات مشع أى فو ٣٢. وجد أن الفوسفات أنتقل إلى أعلى والكربون أنتقل إلى أسفل أى أنسياب المركبات يكون فى أتجاهين وبالطبع يكون الفوسفات فى الخشب والكربون فى اللحاء.

وجد أن الكربون المشع يتحرك بسرعة ٢٠٠ إلى ٥٠٠ سم لكل ساعة بينما البوتاسيوم المشع يتحرك بسرعة ٣٠ – ٦٠ سم لكل ساعة وذلك فى نسيج اللحاء أى أن سرعة أنتقال المركبات فى اللحاء تختلف فيما بينها.

غير معروف حتى الآن بالتفصيل هلى يمكن أن تنساب المركبات فى أتجاهين فى نسيج اللحاء أم لا. حيث أن جميع التجارب التى أجريت فى هذا الصدد غير حاسمة ولا يمكن تفسير نتائجها بدقة. ولكن من الثابت أن المركبات تنتقل بسرعات مختلفة فى اللحاء وذلك تبعا لنوع المركب. ولكن من الواضح أيضا أن بعض المركبات يمكن أن تنساب فى أتجاهين.

العوامل المؤثرة على إنتقال الغذاء المجهز فى اللحاء :

توجد عوامل بيئية كثيرة تؤثر على أنتقال الغذاء المجهز فى اللحاء وأهمها ما يأتى:

١ – **الضوء** : تزداد سرعة الأنتقال فى وجود الضوء وليس للضوء تأثير مباشر على عملية الأنتقال بل هو تأثير غير مباشر حيث أن الضوء لازم لعملية البناء الضوئى وناتج هذه العملية تكوين

السكريات وغيرها من الغذاء المجهز ولذلك تزداد كمية وسرعة النقل نتيجة لتكوين هذه المركبات بكفاءة عالية. تزداد سرعة النقل نتيجة لزيادة تركيز السكريات والمركبات الأخرى فى لحاء الأوراق وينتج عن ذلك زيادة سرعة خروج هذه المركبات من لحاء الورقة إلى الأجزاء الأخرى من النبات ولذلك تزداد سرعة النقل نتيجة لعملية البناء الضوئى وليست نتيجة لتأثير مباشر من الضوء على العملية.

٢- **درجة الحرارة** : تؤثر درجة الحرارة على سرعة النقل وقد وجد أن درجة الحرارة المنخفضة تقلل من سرعة النقل. عند تبريد أعناق الأوراق بدرجة كبيرة وذلك بواسطة غطاء بارد cold jackets فأن سرعة النقل تقل بدرجة كبيرة جدا ومن ذلك يتضح التأثير المباشر لدرجة الحرارة على نقل الغذاء المجهز.

٣- **التحول الغذائى** metabolic factors : وجد أن بعض المركبات تثبط من عملية النقل مثل السيانيد والزرنخيت والفلوريد وخلات اليود و dinitrophenols فأنها تثبط أيضا عملية التنفس وتقلل من تخليق ATP . ومن الثابت أن عملية النقل فى اللحاء تحتاج إلى طاقة وغير معروف بالضبط هل تحتاج الطاقة لعملية النقل أو عملية التحميل loading أو كلاهما.

٤- **الهورمونات** : يعتقد أن السيتوكينينات لها دور فى الحد من أنتقال الغذاء المجهز من الأوراق إلى بقية أجزاء النبات وخاصة فى حالة الأوراق الكبيرة السن أى الأوراق فى دور الشيخوخة.

٥- **نقص البورون** : يسبب نقص البورون نقص فى سرعة أنتقال المركبات وغير معروف تفسير ذلك.

آلية إنتقال الغذاء المجهز فى اللحاء :

يحدث إنتقال الغذاء المجهز فى اللحاء ومن الثابت أن عملية الأنتقال تحتاج إلى طاقة فى صورة ATP. حيث توجد أدلة كثيرة على ذلك منها أن مثبطات التنفس تسبب تثبيط أنتقال الغذاء المجهز كما سبق ذكره. ولذلك فأن الأنتقال يحتاج إلى طاقة يستمدها من التنفس. ولكن يمكن فصل عملية الأنتقال إلى ثلاثة خطوات وهى أولا التحميل loading ثم ثانيا الأنسياب flow ثم ثالثا التفريغ unloading . ومن الثابت أن عملية الأنسياب هى عملية طبيعية بحتة process ولذلك لا تحتاج إلى طاقة عادة. ولذلك فأن الطاقة تكون لازمة لعملية التحميل

وقد تحتاج عملية التفريغ إلى جزء من الطاقة. يعرف التحميل بأنه عبارة عن أخذ الغذاء المجهز من خلايا بارنشيمية اللحاء والخلايا المرافقة والخلايا الناقلة إلى الأنابيب الغربالية. وبمعنى آخر أن الأنابيب الغربالية يتم تحميلها بالغذاء المجهز والموجود فى الخلايا السابق ذكرها وذلك يحتاج إلى طاقة وهذه الطاقة تكون ناتجة من التنفس فى صورة ATP .

تتميز عملية التحميل بأنها على قدر كبير من الأختيارية selectivity أى أنها تختار تحميل مركبات أو جزيئات دون أخرى ومثال ذلك أنها لا تحمل حامض الماليك أو الستريك ولكنها تحمل أحماض أمينية مثل السيرين والألانين والثيريونين ولا تحمل أحماض أمينية أخرى مثل حامض الأسبارتيك يوجد أيضا أختيارية فى تحميل الأيونات الغير عضوية حيث يتم تحميل الكاتيونات الأحادية مثل الصوديوم والبوتاسيوم ولكن بعض الكاتيونات الثنائية مثل الكالسيوم غير قابلة للتحميل. ومما هو جدير بالذكر أنه بالرغم من وجود أختيارية فى التحميل فأن العكس صحيح فى حالة الأنسياب فأن جميع المركبات الموجودة بالأنابيب الغربالية محملة أو غير محملة تنساب فى الأنابيب الغربالية. وصفة الأختيارية التى يتميز بها التحميل واضحة بدرجة كبيرة فى السكريات. حيث أنه يحدث تحميل فقط فى السكريات غير المختزلة والعكس صحيح فى السكريات المختزلة. وأكثر السكريات أنسيابا فى النباتات المختلفة وأكثر السكريات شيوعا فى النباتات هو السكروز مع وجود بعض الشواذ لهذه القاعدة.

أما عن كيفية وصول الغذاء المجهز إلى الأنابيب الغربالية من الخلايا المجاورة فهل هو عن طريق خيوط البلازموديزماتا أى أنتقال سيتوبلازمى symplast أو أنتقال جدارى apoplast يتضح من التجارب والبحوث أنه يمكن أن تصل بعض المركبات عن طريق الأنتقال السيتوبلازمى وبعض المركبات الأخرى عن طريق الأنتقال الجدارى أى أنه يمكن أن تصل المركبات المختلفة بأحد الطريقتين أو كليهما. ففى حالة نبات البسلة، أمكن أثبات أن الغذاء المجهز ينتقل من الخلايا الناقلة المجاورة للأنابيب الغربالية إلى الأنابيب الغربالية عن طريق خيوط البلازموديزماتا أى أنتقال سيتوبلازمى. ولكن من المآخذ على ذلك أنه فى حالات أخرى وفى نباتات أخرى قد لا توجد خيوط بلازموديزماتا تصل بين الأنابيب الغربالية والخلايا المجاورة. ونفس القاعدة فى حالة نبات crabgrass حيث وجد أن غلاف الحزمة وهو يتكون من طبقة من خلايا كلورنشيمية تحيط بالحزمة الوعائية وذلك فى عروق الأوراق. كما وجد أن خيوط البلازموديزماتا تصل بين هذه الخلايا الكلورنشيمية، والتى تقوم بعملية البناء الضوئى بكفاءة عالية، وبين خلايا الحزم الوعائية. ومن هذه الحالة يتضح أيضا أن أنتقال الغذاء المجهز من خلايا غلاف الحزمة إلى الأنسجة الوعائية

يكون عن طريق خيوط البلازموديزماتا أى أنتقال سيتوبلازمى. والعكس صحيح فى حالة غلاف الحزمة فى نبات الذرة الشامية فقد أتضح أن أنتقال السكريات خلال الجدار وخلال المسافات البينية بين خلايا غلاف الحزمة والأنابيب الغربالية والأنسجة الوعائية وقد وجد أن السكر الرئيسى الذى ينتقل بهذه الطريقة أى أنتقال جدارى هو السكروز. وتعتبر هذه الحالة أى أنتقال السكريات خلال جدران الخلايا والمسافات البينية حالة معروفة فمن المعروف أنه يمكن أن تنتقل السكريات من خلايا بارنشيمية اللحاء إلى الأنابيب الغربالية أنتقال جدارى. وفى حالة التحميل فأن الأختيارية موجودة فى كلا من الحالتين وهما الأنتقال السيتوبلازمى والأنتقال الجدارى.

وجد أيضا أثناء التحميل يمكن أن يحدث تحليل للسكريات وقد لا يحدث وذلك تبعا لنوع السكر. حيث وجد أثناء عملية التحميل يتم تحليل السكروز إلى جلوكوز وفركتوز وبعد دخول هذين المركبين الأنابيب الغربالية يحدث أعادة تكوين لجزيئ السكروز وتحدث هذه الحالة فى قصب السكر. والعكس صحيح فى حالة بنجر السكر حيث يتم التحميل وهو فى صورة سكروز دون تحليل. أثناء التفريغ قد يحدث تحليل للسكروز وقد لا يحدث تبعا للنبات.

النظريات المفسرة لآلية الأنتقال Transport hypotheses :

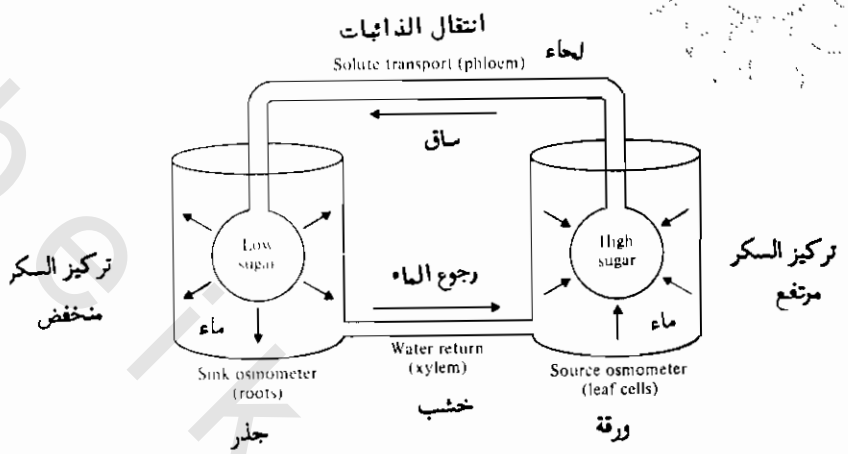
توجد نظريات عديدة لتفسير آلية الأنتقال فى اللحاء للغذاء المجهز وأهمها نظرية الإنسياب الكتلى mass - flow concept وفيما يلى وصف لبعض هذه النظريات :

١- نظرية الأنسياب الكتلى Mass flow hypothesis :

وضع هارتج Hartig عام ١٨٦٠ تفسير لظهور بعض الأفرازات exudation على الأنسجة أو على سطح النبات وقد أوضح أن هذه الأفرازات تكون تحت ضغط pressure exudation وأن ذلك يحدث نتيجة للإنسياب الكتلى أو الأنسياب تحت ضغط mass or pressure flow .

تم شرح وتعميم لهذه النظرية بواسطة مينش Munch عام ١٩٣٠ لتشمل النقل للغذاء فى جميع الخلايا ثم أختصرت لتصبح صالحة لنقل الغذاء المجهز فى خلايا اللحاء فقط دون النقل فى خلايا أخرى.

يمكن أجراء تجربة رئيسية توضح نظرية الإنسياب الكتلى وتتلخص هذه التجربة فيما يأتى (شكل ٧٤):



(شكل ٧٤) : نظرية الإنسياب الكتلى لمنش داخل اللحاء

تم توصيل أسمومترين بأنبوبة شعرية ويعتبر الأسمومتر الأيسر هو المصدر أو المنبع (الأوراق مثلاً) والأسمومتر الأيمن هو المصب (الجذور مثلاً) وكلاهما تم غمره فى محلول مائى مخفف. الأسمومتر الأيسر به تركيز عال من السكر نتيجة لعملية البناء الضوئى والأيمن به تركيز مخفف من السكر نتيجة للإستهلاك

وضع أثنين أسمومتر osmometers كل واحد منهم على حدة فى كأس به محلول مخفف يتصل الكأسين من قاعدتهما بأنبوبة توصيل ويتصل الأسمومترين من قمتيهما بأنبوبة شعرية. وفى أحد الأسمومترين محلول سكر مركز ويسمى هذا الأسمومتر بأسم المصدر sink حيث يمثل أنسجة النبات التى يحدث فيها بناء ضوئى مثل الأوراق والتى تحتوى تركيز عال من السكر. وفى الأسمومتر الآخر محلول سكر مخفف يسمى المصب وحيث يمثل أنسجة النبات التى تستهلك السكر مثل الجذور. نتيجة لذلك ينساب الماء من الكأس إلى الأسمومتر عال التركيز أى المصدر ونتيجة لذلك يتولد أو ينشأ ضغط هيدروستاتيكى hydrostatic pressure. تسبب زيادة الضغط

الهيدروستاتيكى إنتقال المحلول من أسمومتر المصدر إلى أسمومتر المصب عبر الأنبوبة الشعرية. ينتقل الماء من كأس المصب إلى كأس المصدر عبر أنبوبة الأتصال بينهما وهكذا تستمر هذه العملية والأنتقال خاصة عند أستهلاك السكر فى المصب. تبعا لهذه النظرية تعتبر عملية إنتقال الغذاء المجهز عملية طبيعية بحتة. يمكن التعبير عن إنسياب المحلول تبعا للمعادلة الآتية:

$$F = \frac{k\, r^4 \ (P_1 - P_2)}{\eta \cdot \ell}$$

حيث أن :

F = سرعة الأنسياب (جم مادة جافة لكل سم٢ لكل ثانية).

k = معامل التوصيل (جرام بواز g - poise لكل سم −٥ لكل بار لكل ثانية).

r = نصف قطر الموصل بالسم (الموصل أى الأنبوبة الشعرية).

P_1 = ضغط الماء hydrostatic pressure فى المصدر بالبار.

P_2 = ضغط الماء فى المصب بالبار.

ℓ = طول الموصل أى الأنبوبة الشعرية بالسم .

η = لزوجة سائل اللحاء أى عصارة اللحاء بوحدات البواز.

الأنسياب الكتلى للعصارة فى الأنابيب الغربالية تبعاً للمعادلة السابقة هى نتيجة مباشرة للفرق بين الضغطين بين المصدر والمصب أى ΔP يتناسب الأنسياب طردى مع نصف قطر الأنبوبة الشعرية للأس ٤ ويتناسب عكسى مع طول الأنبوبة الشعرية ولزوجة السائل. يمكن دمج التعبيرات أو القيم السابقة فى قيمة أو تعبير للمقاومة resistance term ويعبر عنها بالرمزR ولذلك فأن

$$R = \frac{\eta \cdot \ell}{k \cdot r^4}$$

ولذلك فأن الأنسياب عبر الأنبوبة الشعرية يمكن التعبير عنه بالمعادلة الآتية :

$$F = \frac{\Delta P}{R}$$

يوجد أختلافات كثيرة عند تطبيق هذا القانون على اللحاء حيث توجد مقاومة للأنسياب فى نسيج اللحاء ولا توجد هذه المقاومة فى الأنبوبة الشعرية الخاصة بالجهاز منها أن خلايا الأنابيب الغربالية ممتلئة بالبروتين P فقد تقاوم الأنسياب وأيضا وجود الخيوط أو الشرائط العابرة للخلايا

تتكون من بروتين P .كما أن ثقوب الصفيحة الغربالية ضيقة بالنسبة لأتساع الأنبوبة ولذلك فأنها تمثل أختناق كأختناق عنق الزجاجة. ولذلك فأن العوامل السابق ذكرها وغيرها من العوامل تسبب مقاومة كبيرة نسبيا لأنسياب الغذاء المجهز فى خلايا اللحاء. تبعا لذلك لابد من وجود فرق كبير فى الضغط بين المصدر والمصب ليقاوم هذه المقاومة الكبيرة. معنى ذلك أن أنسياب العصارة الناضجة فى الأنابيب الغربالية يكون خلال الجزء الداخلى من الأنابيب الغربالية وليس خلال الجدار ويقابل هذه الأنسياب مقاومة كبيرة نسبيا من محتويات الأنابيب الغربالية.

توجد على هذه النظرية مآخذ كثيرة ومنها ما يأتى :

١- أن الأنابيب الغربالية فى الغالبية العظمى من النباتات تكون متصلة ببعضها أتصال مباشر بواسطة ثقوب الصفيحة الغربالية ولكن فى نباتات العائلة dioscoraceae توجد خلايا بارنشيمية تفصل خلايا الأنبوبة الغربالية عن بعضها ومع ذلك يحدث نقل للغذاء المجهز بسهولة.

٢- فى بعض الحالات قد يكون تركيز الغذاء المجهز أو السكروز فى الأوراق أقل من السيقان أو حتى الجذور ومع ذلك يحدث الأنتقال.

٣- إنتقال مكونات الغذاء المجهز فى داخل اللحاء يكون بسرعات مختلفة وذلك كما سبق ذكره فى حالة الإنتقال حيث أن السكروز يتحرك بسرعة أكبر من كاتيون البوتاسيوم. وفى تجارب أخرى على السكريات المختلفة وبأستعمال الكربون المشع وجد أن سرعة أنتقال السكريات داخل الأنابيب الغربالية مختلفة فأن السكروز يكون الأسرع فى الأنتقال بالمقارنة بالجلوكوز والفركتوز. وتبعا لصحة نظرية الأنسياب الكتلى لابد أن تكون سرعة الأنتقال واحدة للسكريات وأيضا واحدة للسكروز وكاتيون البوتاسيوم.

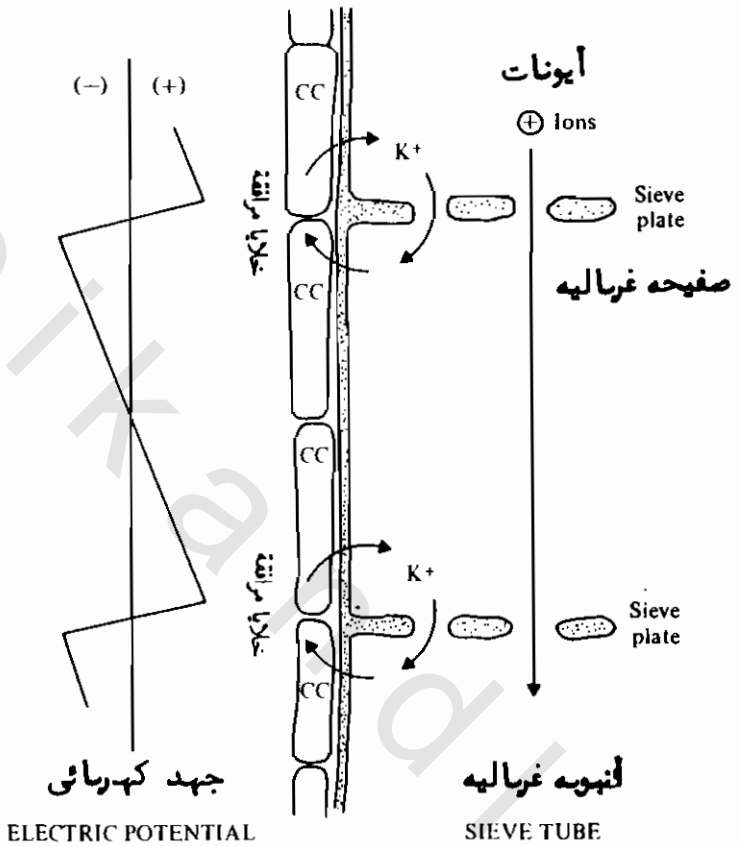
٢- نظرية الأسموزية الكهربائية Electroosmosis :

حيث أن دفع أو مرور المواد أو الغذاء المجهز عبر الثقوب الغربالية يحتاج إلى قوة دفع لهذه المواد عبر هذه الثقوب فقد أقترح Spanner عام ١٩٥٨ نظرية الأسموزية الكهربائية وفحواها أن المواد تنساب خلال وداخل الأنابيب الغربالية نتيجة للأنسياب الكتلى أما منطقة الثقوب الغربالية وهى منطقة المقاومة الكبيرة لأنتقال المواد والغذاء المجهز فيكون عن طريق الأسموزية الكهربائية. وتفسير الأسموزية الكهربائية فى أبسط صورها هو أنه عند مرور الأيونات عبر غشاء نتيجة لفرق الجهد الكهربائى أى منحدر الجهد الكهربائى electric gradient فأنها تسحب معها ماء ومواد أخرى فى تيار الماء المندفع. ومن المعروف أن الثقوب الغربالية فى الصفيحة الغربالية تكون سالبة

الشحنة وينجذب إليها شحنات موجبة. ولذلك توجد كاتيونات ذائبة متحركة عنه فى حالة الأنيونات. عند وجود فرق فى الجهد الكهربائى خلال الصفيحة الغربالية فأن الكايتونات المتحركة mobile cations تتجه ناحية الكاثود والأنيونات المتحركة ناحية الأنود وكلاهما يسحب الماء معهما وفى تيار الماء المسحوب توجد المواد مسحوبة أيضا مع تيار الماء. وحيث أنه توجد كاتيونات مسحوبة بكمية أكبر من الأنيونات المسحوبة فأن أتجاة تيار الماء يكون ناحية الكاثود. علاوة على ذلك فأن جزئيات الماء ذات القطبين تهاجر تبعا لمنحدر الجهد الكهربائى حاملة المواد والذائبات فى تيار الماء المهاجر.

يوجد شكل يوضح الأسموزية الكهربائية (شكل٧٥) وحيث يتوسط العملية كاتيون البوتاسيوم أى أن هذا الكاتيون له دور هام فى هذه الحالة وذلك فى خلايا اللحاء. حيث أنه يوجد منحدر للجهد الكهربائى ثابت فى تيار أنسياب العصارة الناضجة أعلى خلية الأنبوبة الغربالية أى أعلى أنسياب المحلول والمواد الموجودة به وذلك بواسطة مضخة البوتاسيوم المتصلة بالخلايا المرافقة. يوجد البوتاسيوم دائما بتركيز مرتفع دائما فى أعلى خلية الأنبوبة الغربالية تتحرك أعلى الصفيحة الغربالية فى تيار أنسياب العصارة الناضجة وبتركيز منخفض فى أسفل الصفيحة الغربالية تتحرك الكاتيونات مع الماء إلى أسفل فى الأنابيب الغربالية ناحية الكاثود تبعا لمنحدر الجهد الكهربائى حاملة معها الغذاء المجهز فى تيار الماء والكاتيونات. ولذلك فأن الأنسياب الكتلى يدفع الغذاء المجهز خلال الأنابيب الغربالية وأما عن أختراق وعبور ثقوب الصفيحة الغربالية يكون بمساعدة الأسموزية الكهربائية ومضخة البوتاسيوم potassium pump.

ولو أن نظرية الأسموزية الكهربائية يمكن أن تعتبر صحيحة خاصة وأن نقص البوتاسيوم فى النبات يسبب نقص فى سرعة أنتقال الغذاء المجهز ولكن يوجد عليها أيضا مآخذ عديدة وأهمها: أولا: ميل البوتاسيوم للأنتقال داخل محتويات اللحاء. ثانيا: يوجد شك فى أمكانية أو درجة توليد جهد كهربائى كاف خلال أو عبر الصفيحة الغربالية ليسرع من عملية الأنتقال. وفى حالة أستعمال طحالب وحيدة الخلية فى التجارب أمكن أثبات أنه يمكن توليد ضغط عبر الصفيحة الغربالية ويختلف على جانبى الصفيحة الغربالية بمقدار ألف بار لكل فولت ونتيجة لذلك لا يمكن أن يحدث رشح عكسى للماء أى رشح للماء للخلف. وقد قدرت المقاومة للأسموزية الكهربائية خلال الثقوب فى الصفيحة الغربالية بمقدار أكبر من ١٠ منها بالنسبة للمقاومة فى الأتجاة العكسى أى أن المقاومة كبيرة جدا. ولذلك فوجود جهد كهربائى عبر الصفيحة الغربالية مقداره ٠,١ فولت قادر على توليد ضغط مختلف على جانبى الصفيحة الغربالية مقداره واحد ملليبار وهذا الضغط غير كاف للنقل عبر ثقوب الصفيحة الغربالية.



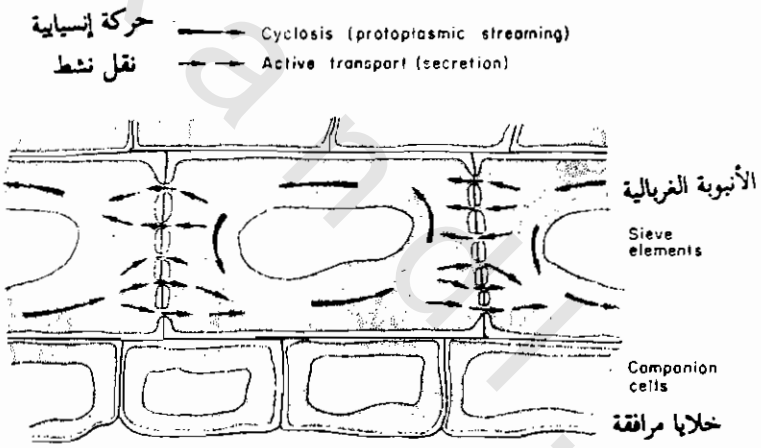
(شكل ٧٥) : الأسموزية الكهربائية

يتم ضخ البوتاسيوم إلى أعلى فى الأنبوبة الغربالية بواسطة مضخة البوتاسيوم المرتبطة بالخلية المرافقة. توزيع أيون البوتاسيوم خلال الحاجز الصفيحى الغربالى يحافظ على تدرج فى الجهد الكهربائى خلال الحاجز أى الصفيحة الغربالية. يحمل الماء المشحون بشحنة موجبة بسيطة أى ضعيفة والذى يتحرك خلال تدريج فى الجهد الكهربائى حاملاً معه الذائبات.

٣- نظرية الحركة الأنسيابية للسيتوبلازم Cytoplasmic streaming :

أول من لاحظ الحركة الأنسيابية للبروتوبلازم فى الخلية هو De Vries عام ١٨٨٥ حيث وجد أن السيتوبلازم يتحرك بداخل الخلية فى أتجاهات مختلفة وفسر أهمية هذه الحركة بأنها تساعد على توزيع الغذاء داخل الخلية. وبعد ذلك أوضح Curtis ومساعدوه أن الحركة الأنسيابية يمكن أن تحدث بين خلية وأخرى فى خلايا الأنابيب الغربالية للحاء حيث توجد شرائط أو خيوط سيتوبلازمية تصل خلية بأخرى ويمكن أن يحدث أنتقال للسيتوبلازم من خلية إلى أخرى عبر هذه الخيوط السيتوبلازمية (شكل ٧٦).

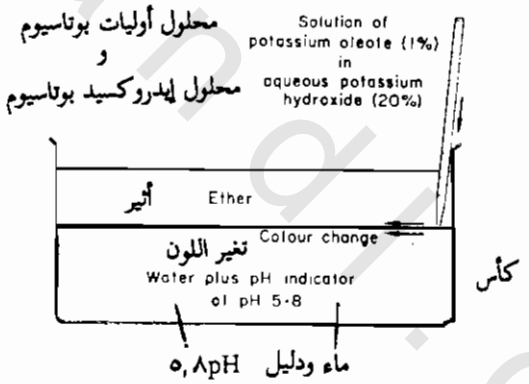
ومن أهم المآخذ على هذه النظرية أن الحركة الأنسيابية للسيتوبلازم تقل بدرجة كبيرة أو تتوقف تماما عند نضج الأنابيب الغربالية ولذلك لا تصلح هذه النظرية لتفسير أنتقال الغذاء فى اللحاء.



(شكل ٧٦) : الحركة الإنسيابية للسيتوبلازم
توضح الأسهم الكبيرة الحركة الإنسيابية للسيتوبلازم والأسهم الصغيرة توضح النقل النشط خلال ثقوب الصفيحة الغربالية.

٤- نظرية السوائل الغير قابلة للمزج Immiscible liquids :

وضع هذه النظرية فان دن هونيرت Van den Honert عام ١٩٣٢ وملخص هذه النظرية أن الجزيئات تتحرك على السطح الفاصل بين سائلين غير قابلين للمزج بسرعة كبيرة جدا تفوق سرعة الأنتشار العلوى للجزيئات بل قد تصل هذه السرعة فى بعض الحالات ٦٨ ألف ضعف سرعة الأنتشار العادية. وفى هذه التجربة توضع طبقة من الماء فى أناء زجاجى يعلوها طبقة من الأثير ولا يحدث أمتزاج بين هذين السائلين ويتكون سطح فاصل، يوضع بواسطة ماصة على السطح الفاصل بين الماء والأثير خليط من محلول أوليات البوتاسيوم potassium oleate بكمية قليلة مع أيدروكسيد بوتاسيوم بكمية كبيرة. يتحرك هذا المحلول بسرعة كبيرة على السطح الفاصل وحيث أن المحلول قلوى ينتج تفاعل قلوى له لون alkaline colour reaction أثناء حركة المحلول على السطح الفاصل. يستعمل اللون كدليل وكشاف لسرعة حركة المحلول بين سطح السائلين (شكل ٧٧).



(شكل ٧٧) : نظرية السوائل الغير قابلة للمزج

إثبات أن السطح الفاصل بين السوائل الغير قابلة للمزج يمكن أن يساعد فى حركة العصارة أو المركبات

يمكن تطبيق هذه النظرية على السطح الفاصل بين السيتوبلازم والفجوة أو شبه الفجوة العصارية. حيث يمكن أن يكون السطح الفاصل مكان لأنتشار الجزيئات.

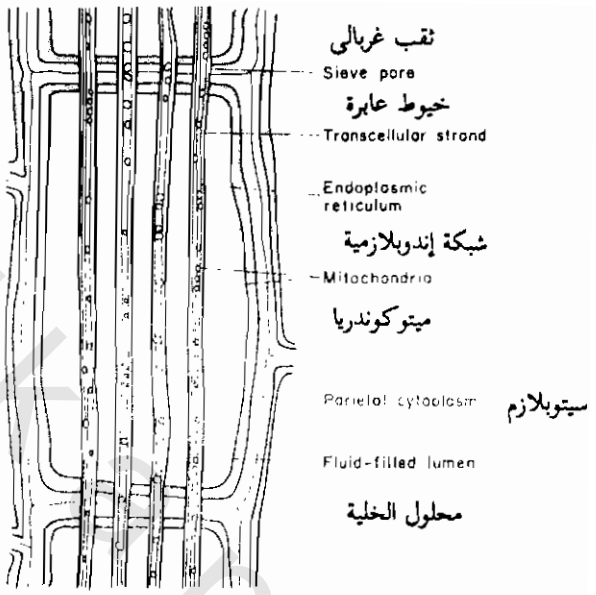
ولكن من المآخذ على هذه النظرية أن مساحة السطح الفاصل بين السيتوبلازم والفجوة أو شبه الفجوة العصارية صغيرة بالنسبة لكميات الغذاء المجهز المنتقلة فى السيتوبلازم. حيث أنه النسبة بين المساحة وكمية الغذاء صغيرة جدا حيث لا تكفى هذه المساحة لأنتقال هذه الكمية الهائلة من الغذاء فى خلية الأنبوبة الغربالية.

٥- نظرية أنقباض الشرائط العابرة للخلايا Contractile transcellular strands :

تفترض هذه النظرية أن البروتين المكون للشرائط أو الخيوط العابرة لخلايا الأنابيب الغربالية transcellular strands والتى تتكون من بروتين P. أن بروتين P قابل للأنقباض ثم الأنفراج أو الأرتخاء وهذه العملية المتتالية من أنقباض أو أرتخاء تسبب أو تساعد نقل الغذاء المجهز فى داخل الأنابيب الغربالية (شكل ٧٨).

ولكن من المآخذ على هذه النظرية أنه لا يوجد حتى الآن دليل على أنقباض بروتين P.

تعليق على النظريات السابقة : تعتبر أكثر النظريات قبولا فى هذا الصدد حتى الآن هى نظرية الأنتقال الكتلى وقد يكون للنظريات الأخرى دور جزئى صغير أو كبير فى نقل الغذاء المجهز.



(شكل ٧٨) : الشرائط العابرة خلال الأنابيب الغربالية

obeikandl.com

الباب الثالث عشر
النفـــــاذية

Permeability

تعرف النفاذية أنها كمية أو عدد الجزيئات التى تنفذ من جانب إلى آخر خلال وحدة سطح الغشاء أو الجدار (١مم٢ أو ١سم٢) فى وحدة الزمن دقيقة أو ثانية أو ساعة تحت ظروف ثابتة من الضغط ودرجة الحرارة.

من المعروف أن خلايا النبات عامة لها جدار خلوى سيليلوزى وهو يسمح بنفاذية الماء والذائبات تماما أو بدرجة كبيرة جدا ولذلك يقتصر دوره على تكوين هيكل الخلية والمحافظة على البروتوبلازم فقط ولذلك فإن الجدار الخلوى منفذ تماما permeable للماء والذائبات.

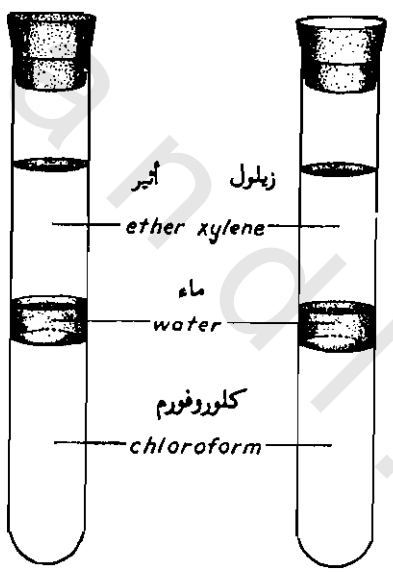
أما الأغشية الموجودة فى خلية النبات وأهمها غشاء البلازماليما (الأكتوبلاست) plasmalemma والغشاء المحيط بالفجوة العصارية التونوبلاست tonoplast وغيرها من الأغشية المحيطة بالميتوكوندريا أو البلاستيدات الخضراء. فقد وجد أن الذى يتحكم فى نفاذية الماء والذائبات من وإلى الخلية هذه الأغشية ولذلك إتجه إهتمام الباحثين نحو دراسة نفاذية هذه الأغشية البلازمية بالتفصيل.

تعتبر النفاذية أحد خواص الغشاء ولذلك تختلف النفاذية بإختلاف الغشاء ولذلك توجد أغشية صناعية كثيرة منها المطاط وورق البارشمنت parchment paper والكولوديون collodion والجيلاتين وحديدوسيانور النحاس وتوجد أغشية طبيعية وهى الموجودة فى خلايا النبات مثل البلازماليما والتونوبلاست.

يمكن تصنيف الأغشية بطريقة أخرى غير طبيعية أو صناعية إلى أغشية عديمة النفاذية تماما impermeable لجميع المركبات أو المواد مثل غشاء من الفلين وأغشية شبه منفذه semi permeable، وهى أغشية تنفذ الماء ولا تنفذ الذائبات أو تنفذ الماء والذائبات صغيرة الحجم دون الكبيرة الحجم وذلك تبعا لسعة ثقوب الغشاء. ولذلك يفضل الآن أستخدام التسمية أغشية مفرقة النفاذية أى أغشية أنتخابية النفاذية differentially permeable وليست شبه منفذة أو إختيارية النفاذية.

تصنف آلية النفاذية فى الأغشية أنتخابية النفاذية إلى نوعين وهما النوع الأول النفاذية الناشئة

عن سعة ثقوب الغشاء وهكذا يمكن تشبيه الغشاء فى هذه الحالة بغربال أو منخل كلما صغر حجم ثقوبه يمرر جزيئات صغيرة والعكس صحيح فى حالة كبر سعة ثقوبه ولذلك فيفضل المؤلف بتسميتها بالنفاذية الغربالية sieving permeability ومثال ذلك أغشية الكلوديون collodion وورق البارشمنت parchment paper وحديدوسيانور النحاس والسلوفان. ومثال ذلك فى حالة الكلوديون مثلا يمكن عمل أغشية ذات درجات مختلفة فى سعة ثقوبها وبالتالى يمكن الحصول على درجات مختلفة من النفاذية أى لكل غشاء درجة نفاذية معينة. والنوع الثانى تكون النفاذية ناشئة عن قابلية المركب للذوبان فى الغشاء فقد تكون قابلية الذوبان معدومة أو متوسطة أو كبيرة وهكذا تتأثر النفاذية ويفضل المؤلف تسمية هذا النوع بالنفاذية الذوبانية solublility and per meability ومثال ذلك أن غاز ثانى أوكسيد الكربون أكثر ذوبان فى غشاء المطاط عن الأوكسجين والنيتروجين ولذلك فإن غشاء المطاط أكثر نفاذية لغاز ثانى أوكسيد الكربون عن الأوكسجين والنيتروجين. ومثال آخر لذلك التجربة الآتية (شكل ٧٩).



(شكل ٧٩) : النفاذية الذوبانية

فتوضع فى أنبوبة اختبار طبقة رقيقة من الماء فوق طبقة من الكلورفورم، ثم تملأ الأنبوبة إلى حافتها تقريباً بالأثير وتسد بغطاء. وبطريقة مماثلة تحضر أنبوبة ثانية، ولكن يستعمل الزيلين بدلا من الأثير. وبعدة عدة أيام يلاحظ ارتفاع طبقة الماء فى الأنبوبة الأولى، وانخفاضها فى الثانية، إلا أن المسافة التى تتحركها هذه الطبقة فى ارتفاعها تكون أكبر من المسافة التى تتحركها فى انخفاضها. ففى الأنبوبة الأولى ينتشر الأثير أسموزيا عبر الغشاء المائى بمعدل أسرع من انتشار الكلورفورم، وعلى ذلك يزداد حجم السائل أسفل الغشاء، وبالتالى ترتفع طبقة الماء. أما فى الأنبوبة الثانية فإن الكلوروفورم ينتشر أسموزيا عبر الغشاء المائى بمعدل أسرع من انتشار الزيلين، وعلى ذلك تنخفض طبقة الماء فى الأنبوبة . وفى وحدة زمنية معينة تقل كثيراً كمية الكلوروفورم التى تنتشر أسموزيا عبر طبقة الماء فى الأنبوبة الثانية عن كمية الأثير فى الأنبوبة الأولى. فمن هذه المركبات الثلاثة، يعتبر الأثير أكثرها ذوبانا فى الماء، ويليه الكلوروفورم، ثم الزيلين وهو أقلها ذوباناً. وواضح أن نفاذية هذه المركبات الثلاثة فى الغشاء المائى ترتبط ارتباطاً وثيقاً بدرجة ذوبانها فى الماء.

النفاذية فى النبات

يمكن تصنيف النفاذية فى النبات تبعا لنوع العناصر أو المركبات المطلوب نفاذها إلى ما يأتى: –

١ – نفاذية الماء : ينتقل الماء بسهولة ويسر خلال الخلايا النباتية الحية سواء بالدخول أو بالخروج وذلك لصغر حجم جزيئاته وكبر طاقتها الحركية ولذلك تعتبر الأغشية البلازمية منفذة له تماما.

٢ – نفاذية الغازات : تنفذ الغازات خلال أغشية الخلايا الحية بسرعة فائقة، فيشاهد تصاعد الأكسجين نتيجة التمثيل الضوئى من خلايا نبات إلوديا، أو طحلب سبيروجيرا، بمجرد تعرضها للضوء، وكذلك تمتص الخلايا الخضراء غاز ك أ٢ بسرعة ، لا تعدو جزءاً من الثانية. كما تنفذ الغازت الأخرى، مثل أول أكسيد الكربون، والنوشادر، وغاز حمض السيانيك، والكلورودريك بسرعة كبيرة، خلال الأغشية البلازمية، فتسبب أضرارا بالغة للبروتوبلازم. ومن المعروف أن الغازات تنفذ إلى داخل الخلية وهى ذائبة فى الماء.

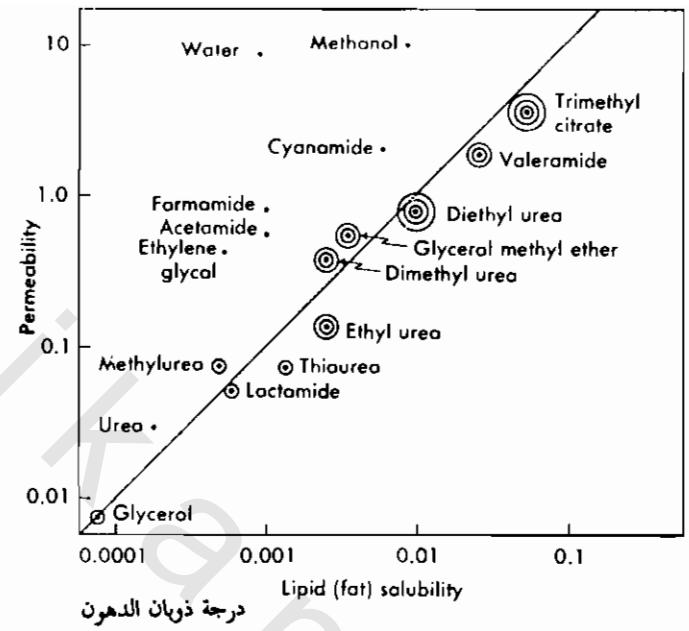
٣ – نفاذية الذائبات العضوية : توجد بالخلية ذائبات عضوية كثيرة ومنها ما هو كبير الحجم وفى حالة غروية مثل النشا والبروتين وهذه الجزيئات لا تنفذ خلال الأغشية البلازمية لخلية النبات

بهذه الصورة لكبر حجمها.

توجد ذائبات عضوية أخرى أصغر حجما وهذه الذائبات العضوية قد تكون متأينة أو غير متأينة. فى حالة الذائبات الغير متأينة توجد قواعد كثيرة للنفاذية ويمكن تلخيصها فى الشكل التالى (شكل ٨٠) والجدول التالى (جدول ١٢).

(جدول ١٢): العلاقة بين تركيب بعض الذائبات العضوية وسرعة نفاذيتها فى خلايا طحلب كارا

المادة	تركيبها الكيماوى	وزنها الجزيئى	نسبة ذوبان المادة فى زيت / ماء	الزمن اللازم لتراكم المادة بتركيز يساوى نصف تركيزها خارج الخلية
كحول ميثيل	ك يد ٣ . أ يد ن يد ٢	٣٢	٧٨×١٠^{-٤}	١,٣ دقيقة
إيثيل يوريا	ك : ١ ن يد . ك يد ٢ . ك يد٣	٨٨,٠٨	$٥,٥ \times ١٠^{-٤}$	٤٥ دقيقة
ميثيل يوريا	ن يد ٢ ك : ١ ن يد . ك يد٣	٧٤,٠٦	$٤,٤ \times ١٠^{-٤}$	١٩٠ دقيقة
يوريا	ن يد٢ ك : ١ ن يد٢	٦٠,٠٥	$١,٥ \times ١٠^{-٤}$	٣٢٠ دقيقة
جلسرين	ك يد٢ . أ يد ك يد . أ يد	٩٢	$٠,٧ \times ١٠^{-٤}$	١٧٠٠ دقيقة
إريثريتول	ك يد٢ . أ يد ك يد٢ أ يد . ك يد أ يد. ك يد أ يد . ك يد٢ أ يد	١٢٢	$٠,٣ \times ١٠^{-٤}$	٢٨٠٠٠ دقيقة
سكروز	ك١٢يد٢٢أ١١	٣٤٢	قليل جداً	٤٢٠٠٠ دقيقة



(شكل ٨٠) : النفاذية فى خلايا الكارا

نفاذية المركبات المختلفة خلال طحلب الكارا (عدد الدوائر تدل على حجم الجزيء كلما زادت زاد حجم الجزيء)

يمكن للجزيئات ذات الحجم الصغير أن تمر بسهولة جدا وهى التى يقل وزنها الجزيئى عن ٥٠ إلى ٦٠ دالتون مثل الماء وكحول الإيثيل وجليكول الإثيلين ويحدث ذلك بالنسبة للجزيئات غير المتأينة أما الجزيئات المتأينة فلا ينطبق عليها القاعدة لأنها يمكن أن تحاط بأغلفة من الماء فتكبر فى الحجم جداً ويصعب نفاذها أو تتوقف تماما. ولذلك فإن الأحماض الضعيفة والقواعد الضعيفة مثل حامض الكربونيك وحامض الخليك وإيدروكسيد الأمونيوم تنفذ بسهولة خلال الخلية عن الأحماض القوية مثل حامض الإيدروكلوريك والقلويات القوية مثل ص أ يد حيث أن درجة

تأين يد كل وص أ يد كبيرة قد تصل ٩٠ ٪ وبذلك تتكون أيونات وتحاط بأغلفة مائية وبذلك يكبر حجم الجزيئ وتصعب نفاذيتها وذلك بالمقارنة بالأحماض الضعيفة والقلويات الضعيفة ولذلك فإن الأخيرة أسرع فى النفاذية.

من المعروف أن الغشاء البلازمى يتكون من دهون مطمور بها بروتين ولذلك فإن نفاذية المركبات خلال الغشاء البلازمى البلازماليما تتوقف على درجة ذوبانها فى الدهون أو الزيوت وتعرف درجة الذوبان لأى مركب فى الدهن بمعامل الذوبان وكلما زاد معامل الذوبان كل ما كان نفاذية المركبات أسهل أى تكون درجة ذوبانها فى الدهون أكبر. ولذلك يؤخذ معامل الذوبان كدليل على درجة النفاذية.

يتضح أيضا من الشكل (شكل ٨٠) ومن الجدول (جدول ١٢) أنه يتوقف درجة نفاذية الأغشية البلازمية للذائبات العضوية على تراكيبها الكيماوى ولذلك فالمواد التى تحتوى على مجموعات غير قطبية، مثل الميثيل (ك يد ٣)، أو الإيثيل (ك يد٢ ك يد ٣) أو البنزين (ك٦ يد٦) تنفذ خلال الأغشية البلازمية بسرعة أكبر من سرعة نفاذ المواد التى تحتوى على مجموعات قطبية مثل الإيدروكسيل (أ يد) والكربوكسيل (ك أ أ يد) ، والأمينو (ن يد ٢)، والألدهيد (ك يد أ) ، وغيرها. ومن صفات المواد ذات المجموعات غير القطبية أنها تمتزج بالزيت أو الدهن بدرجة أكبر من امتزاجها أو ذوبانها بالماء، على عكس المواد ذات المجموعات القطبية . والقطبية polarity هى أن جزيئ المركب يكون له طرف موجب وطرف آخر سالب الشحنة وتميل المركبات القطبية إلى الذوبان فى الماء بدرجة كبيرة وتعمل المجاميع الأخيرة على تكوين روابط إيدروجينية تؤدى إلى جذب الماء حولها وبذلك يحدث لها تميؤ وتكبر فى الحجم قليلاً أو كثيراً.

يتبين من الجدول أيضاً أن كحول الميثيل يذوب فى الزيت بدرجة أكبر من ذوبان المواد الأخرى، وأن سرعة نفاذه إلى داخل خلايا الطحلب تفوق سرعة نفاذ باقى المواد الواردة بالجدول. وأن السكروز وهو أبطؤها نفاذا يكاد لا يذوب فى الزيت، وهو يحتوى على ٨ مجموعات قطبية (أ يد). كذلك يلاحظ أن خلايا كارا تسمح بنفادية إثيل اليوريا بسرعة أكبر من ميثيل اليوريا، ومن اليوريا بالرغم من أن حجم جزئ الأول أكبر من حجم الجزيئين الآخرين وذلك لأنه يحتوى على عدد أكبر من المجموعات غير القطبية، ولأن درجة ذوبانها فى الدهن أو الزيت أعلى منها فى المواد الأخرى. وتشير هذه الظاهرة إلى أن نفاذية أغشية الخلايا للذائبات العضوية ليس مجرد نفاذية غربالية فيزيائية، بمعنى أن النفاذية لا تتوقف على حجم الجزيئات بالنسبة إلى حجم ثقوب الغشاء، بل يتوقف على تركيب المادة النافذة وتكون فى هذه الحالة النفاذية الذوبانية.

توجد أحيانا علاقة بين حجم جزيئ المادة العضوية الذائبة، ونفاذية الغشاء لها. إذ يلاحظ ان إنفاذ الخلية للمواد العضوية يقل بزيادة حجم جزئ المادة عندما تتساوى درجة ذوبان هذه المواد فى الزيت، أى أن الأغشية البلازمية تتحكم فى الذائبات العضوية تحكما غربالياً فى حالات خاصة. ومن الأمثلة على ذلك أن سرعة إنفاذ خلايا طحلب كارا لمادة إثيلين جليكول (ك يد٢ أ يد. ك يد٢ أ يد) تفوق سرعة إنفادها لمادة ميثيل يوريا (ن يد٢ . ك أ ن يد. ك يد٣) رغم تساوى ذوبانها الزيت، وذلك لأن جزئ المادة الأولى أصغر حجما من جزئ الثانية.

توجد شواذ عن القاعدة السابقة حيث توجد علاقة بين النشاط الحيوى داخل الخلايا، وبين إنفاذها للذائبات العضوية ، وبذلك لا تنطبق القواعد السابقة فقد وجد أن جذور الشعير تمتص السكريات الأحادية بدرجات مختلفة فتمتص الجلوكوز، والمانوز، والفركتوز بسرعة تفوق سرعة امتصاصها للجلاكتوز، والسوربوز، بألف مرة تقريبا، رغم تماثل جميع هذه السكاكر فى التركيب العام، والوزن الجزيئى والسبب فى ذلك غير معروف وقد يعزى ذلك إلى نشاط بعض الإنزيمات فى خلايا النبات.

٤- نفاذية العناصر : توجد العناصر عادة على هيئة أيونات وكلما زادت شحنة الأيون كلما زادت درجة التميؤ hydration أى درجة تغليفها بجزيئات الماء. فمثلا كاتيون ص+ أو بو+ يحيط نفسه بغلاف من الماء ولكن كاتيون كا ++ ومغ++ يحيط نفسه بغلاف أكثر سمكا من الصوديوم والبوتاسيوم ولذلك فإن حجم الأيون المتميأ يكون فى الأيونات الثنائية أكبر من الأحادية. ولذلك فإن الكاتيونات الثلاثية التكافؤ مثل ح +++ تدخل الخلية أبطء من الكاتيونات الأحادية والثنائية السابق ذكرها. وما سبق وصفه عن الكاتيونات ينطبق تماما على الأنيونات حيث أن الأنيونات الأحادية مثل الكلوريد تنفذ إلى الخلية أسهل من الأنيونات ثنائية التكافؤ مثل الكبريتات. تعرف حالة التميؤ بأنها قابلة العنصر أو المادة لتكوين روابط إيدروجينية مع الماء وبذلك يتم تغليفها بغلاف مائى. كما أن عدد الأغلفة والمدارات الألكترونية التى تحيط بنواة العنصر لها دور فى درجة التميؤ فكلما زادت عدد المدارات كلما قلت القدرة على تكوين غلاف من الماء حول الأيون وبذلك تكون نفاذيته أسهل ومثال ذلك أن الليثيوم له غلاف واحد من الإلكترونات فإن محصلة شحناته تكون أقوى وبالتالى يجذب حوله ماء أكثر والعكس فى حالة البوتاسيوم حيث أن عدد الأغلفة والمدارات الالكترونية أكبر فإن محصلة الشحنات تكون أقل من الليثيوم وبالتالى يجذب حوله ماء أقل بالمقارنة بالليثيوم ولذلك فإن نفاذية كاتيون البوتاسيوم أسهل من نفاذية كاتيون الليثيوم حيث أن حجم كاتيون الليثيوم يكون أكبر من حجم كاتيون البوتاسيوم نتيجة للتميؤ.

وأيضا فى حالة الأنيونات المتماثلة التكافؤ فإنها تختلف فى سرعة نفاذيتها تبعا لنفس القاعدة ففى حالة الأنيونات الأحادية تنفذ النترات أسرع من الكلوريد. وهكذا فإن ذلك يفسر إختلاف سرعة دخول الأيونات المختلفة إلي الخلية فى حالة تماثلها فى التكافؤ. وملخص ذلك أن درجة التكافؤ وعدد مدارات وأغلفة الإلكترونات لها دور فى درجة التميؤ وبالتالى لها دور على النفاذية .

من المعروف أن إنتشار العناصر والذائبات خلال الأغشية الإنتخابية النفاذية الصناعية تستمر حتى يصبح تركيزها متساو على جانبى الغشاء ثم يتوقف الإنتشار بعد ذلك ولكن نفاذية الأغشية البلازمية فى الخلايا لأيونات العناصر لا تخضع لهذه القاعدة. حيث وجد أن إنتشار الأيونات إلى داخل الخلايا الحية بعد تساوى تركيزها خارجها وداخلها يحدث ثم تتجمع وتتراكم فى الخلايا حتى يصبح التركيز الداخلى مرتفعا جدا بالنسبة للتركيز الخارجى. أى أن نفاذية الأغشية البلازمية لأيونات العناصر قد يستمر فى إتجاه عكس منحدر التركيز وقد أمكن إثبات ذلك فى خلايا النباتات المختلفة مثل البطاطس والجزر وفى حالة طحلب نيتلا *Nitella* وهو من طحالب الماء العذبة يزداد تركيز كاتيون البوتاسيوم داخل خلايا نيتلا على تركيزه خارجها ألف مرة وكانت نسبة التركيز الداخلى إلى الخارجى ٤٦ فى الصوديوم و١٣ فى الكالسيوم و١٠٠ فى الكلور. أما فى طحلب الفالونيا *Valonia* وهو من طحالب الماء المالح فقد كانت هذه النسبة ٤٢ فى البوتاسيوم ولم يحدث تراكم للصوديوم أو الكالسيوم أو الكلور فى هذا الطحلب ومن ذلك يتضح أيضا أن درجة تراكم الأيونات فى الخلايا الحية تختلف بإختلاف الأيون وبإختلاف النبات.

تمتاز الخلايا الحية بنفاذيتها الإنتخابة للأيونات فإذا إحتوى المحلول المحيط بالنسيج النباتى على عدة أملاح ذات كاتيونات مختلفة وتركيزاتها متساوية لوحظ تراكمها داخل الخلايا بنسب مختلفة بعد فترة من الزمن مما يشير إلى وجود نفاذية إنتخابية للأيونات وذلك كما يتضح من الجدول (جدول ١٣).

(جدول١٣) : النفاذية الإنتخابية للكاتيونات فى نباتات مختلفة

النبات	النسبة المئوية للكاتيون				التركيز الاجمالى للكاتيونات مليمكافئ / كجم جاف
	ص +	يو +	ما + +	كا + +	
– نباتات وسطية					
عباد الشمس	٢,٣	٥٤	١٧	٢٧	٣٢٢٠
ذرة	٢,٩	٧٠	١٦	١١	٢٤٢٠
بطاطس	٤,١	٤٤	٢٥	٢٧	٤٢٩٠
– نباتات ملحية					
قطف	١٩,٧	٣٩	٣١	١٠	٤٧٩٠
لسان الحمل	٢٨,٥	٣٩	١١	٢١	٤٣٧٠
– المحلول الغذائى	٢٥	٢٥	٢٥	٢٥	٠٠٠٠

يتضح من الجدول أن النباتات إمتصت البوتاسيوم بدرجة أكبر من الكاتيونات الأخرى وأن إمتصاص الصوديوم كان مرتفعا بدرجة ملحوظة فى النباتات الملحية عنه فى النباتات الوسطية. ويمكن عامة القول مع وجود بعض إستثناءات أن نفاذية خلايا النبات للكاتيونات أحادية التكافؤ مثل بو+ وص+ أكبر من نفاذيتها للكاتيونات الثنائية مثل كا ++ ومغ ++ وبا ++ أو الكاتيونات عديدة التكافؤ مثل لو +++. ونفس القاعدة ينطبق على الأنيونات الأحادية التكافؤ مثل كل– وبر– و(ن أ٣)– أكبر من نفاذيتها للأنيونات الثنائية مثل (كب أ ٤)––.

تتأثر نفاذية الخلايا بوجود أيونات مختلفة التكافؤ فعادة يؤدى وجود الأيون الأعلى فى التكافؤ إلى منع أو تعطيل نفاذية الأيون الأقل فى التكافؤ ومثال ذلك أن وجود كاتيون الكالسيوم كا ++ بتركيز معين يؤدى إلى خفض درجة نفاذية الخلايا للصوديوم أو البوتاسيوم وقد أمكن إثبات ذلك فى جذور نبات الشعير. وتسمى هذه الظاهرة بالتضاد antagonism حيث أن زيادة تركيز أيون معين سواء كاتيون أو أنيون عن تركيز معين يسبب نقص فى نفاذية أيونات أخرى أقل منها فى التكافؤ. ومثال ذلك أن كاتيون الكالسيوم يضاد نفاذية كاتيونات الصوديوم والبوتاسيوم ويضاد أنيون الكبريتات نفاذية أنيونات الكلوريد والنيترات. وذلك يفسر سبب موت الطحالب البحرية عند نقلها إلى محلول ملح واحد فقط وعدم موت الطحلب إذا وضع فى محلول ملحين مختلفين التكافؤ

ومثال ذلك طحلب *Laminaria* ولذلك فإن الطحالب البحرية تعيش فى مياه البحار والمحيطات سليمة دون ضرر من زيادة تركيز الملح. وجد أن كاتيون النحاسوز يضاد كاتيون الكالسيوم فى جذور الترمس. لا يوجد تضاد بين البوتاسيوم والصوديوم ولا يوجد تضاد بين الكالسيوم والباريوم ولكن يوجد تضاد بين الربيديوم + Rb وكاتيون البوتاسيوم وكذلك بين أنيون البروم والكلور. آليه التضاد غير واضحة تماما وهى عامة من خواص الغشاء البلازمى. والعكس صحيح فى بعض الحالات حيث لوحظ أن إضافة بعض الأيونات بتركيزات معينة يؤدى إلى زيادة نفاذية الخلايا لأيونات أخرى تحمل نفس الشحنة وتسمى هذه الظاهرة بالمعاونة synergism حيث وجد أن جذور الشعير فى وجود تركيزات منخفضة من الكالسيوم أقل من ١٠٠ ملليكافئ فى اللتر أدت إلى زيادة سرعة إمتصاص كاتيونات البوتاسيوم والبروم. آلية المعاونة غير واضحة تماما وهى عامة من خواص الغشاء البلازمى.

وجد أن نفاذية الخلايا للأملاح والعناصر تتأثر بالعوامل التى تؤثر على التنفس فى نفس الإتجاه فعند رفع درجة الحرارة لحد معين تزداد درجة النفاذية وتزداد سرعة التنفس وقد أمكن إثبات ذلك فى حالة إمتصاص نسيج أقراص البنجر لمحلول بروميد البوتاسيوم حيث تزداد سرعة إمتصاص كاتيون البوتاسيوم ولكن عند خفض درجة الحرارة إلى ٥ مئوية توقفت النفاذية وقلت سرعة التنفس كثيرا. وجد أيضا أن المثبطات التى تؤثر على عملية التنفس تؤثر على النفاذية حيث وجد أن أستعمال سيانيد البوتاسيوم وهو مركب مثبط تماما لعملية التنفس يسبب وقف نفاذية كاتيونات البوتاسيوم وذلك فى أقراص البنجر. يفسر ذلك أن نفاذية الأملاح أو العناصر ضد منحدرات التركيز تحتاج إلى طاقة تستمد من التنفس ولذلك فإنها تحتاج إلى جزيئات ATP .

النفاذية النشطة أو النقل النشط Active transport :

معنى النفاذية النشطة أى نفاذية الأملاح أو العناصر أو المركبات ضد منحدرات التركيز وذلك لا يحدث بسهولة ولكنه يحتاج إلى طاقة عالية يستمدها من التنفس على هيئة جزيئات ATP.

وضحت الدراسات على الكائنات الحية الدقيقة أنه توجد جزيئات بروتينية خاصة مطمورة فى الغشاء البلازمى وهذه الجزيئات ترتبط بالمركبات العضوية مثل السكريات والأحماض الأمينية. وقد تم عزل هذه الجزيئات البروتينية والتعرف على تركيبها وهى أساسية فى نفاذية السكريات والأحماض الأمينية عبر الغشاء البلازمى للخلية. ووجد أنه يوجد تخصص فى البروتين فمنها ما يرتبط وينفذ السكريات ومنها ما يرتبط وينفذ الأحماض الأمينية ومنها ما ينفذ الأيونات وهكذا.

أما فى النباتات الزهرية فلم يمكن التعرف على هذه البروتينات حتى الآن أو توضيح خواصها ولكن من الثابت أنه يوجد فى الغشاء البلازمى بروتين أنزيم معين وهذا البروتين خاص بإنزيم تحليل ATP أى الأنزيم المحلل للـ ATP والذى يسمى ATPase . ومن الثابت أن بروتين هذا الأنزيم يعمل وهو أساسى لعملية النقل النشط أى النفاذية النشطة. أما عن كيفية عمل هذا البروتين فى إتمام عملية النفاذية النشطة أى النقل النشط فإنه سيتم شرحه فى الجزء التالى وهو مضخة البوتاسيوم لأنزيم محلل ATP (ATPase) .

طريقة نفاذية أى إنتقال البوتاسيوم :

تتلخص هذه الطريقة فى شرح حالة مضخة البوتاسيوم لأنزيم محلل ATP (ATPase) potassium pump .

وجد أن تحلل ATP بواسطة إنزيم ATPase معين specific ATPase ينتج عنه نقل ونفاذية أيون البوتاسيوم. ويتم ذلك كله فى الغشاء البلازمى للخلية. تتم حالة تعادل الإلكترونات electronic neutrality بواسطة النقل النشط للبروتون أو كاتيونات أخرى مثل الصوديوم. توجد بروتينات أخرى خاصة من ATPase مخصصة للكاتيونات الأخرى . وجد أيضا أن حاملات الأنيونات anion carriers يمكن أن تقود حالة نقل الأنيون.

حالة المنحدر فى pH الناتجة عن تبادل البروتون تسبب نشوء حالة نقل ونقل فعلى لأنيون أ يد وبذلك تسمح بحدوث تبادل أنيونى. ويمكن شرح أو توضيح ذلك بأن الأيونات يتم نقلها خلال الغشاء نتيجة أحد عاملين. العامل الأول هو المضخات pumps التى تحتاج ATP أو العامل الثانى بواسطة المنحدر فى pH الناتج عن تحلل ATP .

والدلائل التى تشير فى أن آلية نقل أو نفاذية الكاتيونات ناتجة عن ATP أى تحلل ATP هى وجود نشاط كبير ونقل كبير للكاتيون أثناء تحلل ATP بواسطة ATPase المرتبط بالغشاء البلازمى. وجد أن البوتاسيوم يشجع تحليل ATP .

$$ATP + H_2O \xrightarrow{K+} ADP + Pi$$

كما أن حركيات kinetics تحلل ATP مماثلة تماما لحركيات إمتصاص ونفاذية البوتاسيوم

بواسطة أنسجة النبات. ولذلك يمكن تأكيد بأنه يوجد مضخات كاتيونات معتمدة على تحليلATP في الأغشية البلازمية للنبات ولكن النقل النشط خلال التونوبلاست غير واضح تماما كما هو الحال فى غشاء البلازماليما. يوضح الشكل (شكل ٨١) حالة نقل نشط للبوتاسيوم بواسطة تحليلATP . تحليلATP يسبب سحب البروتون خلال الغشاء البلازمى (مضخة بروتونproton pump) وحركة كاتيون البوتاسيوم إلى الداخل سلبيلاpassivel محافظا بذلك على التوازن الكهربائى. عند خروج الأنيونات مثل أ يد مع البروتونات فإنه لابد أن يحدث تعويض بأنيونات أخرى X^-. وهكذا فإن مضخة البروتون التى تعمل بواسطة تحليلATP يجب أن يلازمها نقل كل من الأنيونات والكاتيونات لكى يحدث توازن كيماوى كهربائى أى كيمو كهربائى.

يوجد الآن تدعيم لهذه النظرية وهى نظرية مضخة البروتون حيث أنها شائعة الحدوث فى الفسفرة الضوئية فى البلاستيدات الخضراء وفى عملية الفسفرة فى الميتوكوندريا وأيضا عملية فتح الثغور تعمل بهذه النظرية فى وجود أيون البوتاسيوم كما تحدث أيضا فى حالة نباتاتCAM .

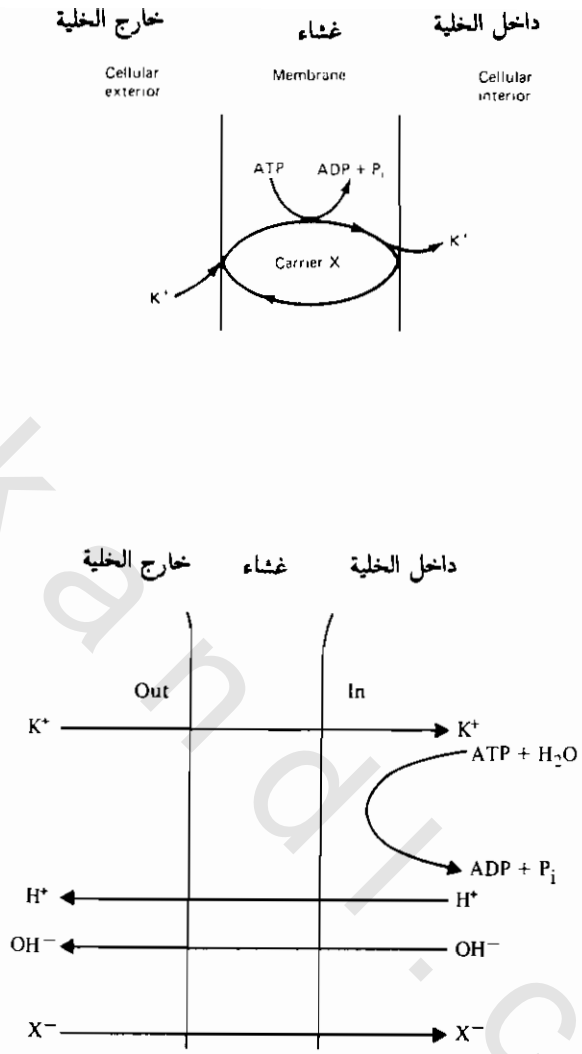
إتزان دونان Donan equilibrium :

يعتبر إتزان دونان من القواعد أو القوانين الهامة فى نفاذية العناصر فى الأنسان والحيوان والنبات. وهو عبارة عن نفاذية أى أخذ الأيونات ضد منحدر تركيز ظاهر. والنفاذية ليست ضد منحدر الجهد الكيموكهربائىan electrochemical potential gradient .

عندما يفصل الغشاء محلول من أيونات قابلة للإنتشار فإن هذه الأيونات ستنتشر عبر الغشاء إلى المحلول. فى أى وحدة زمن . فإن كلا من الأنيونات والكايتونات ستنتشر وبذلك يستمر التوازن أى التعادل الكهربائى. أيضا ستتعادل وتتوازن الأنيونات مع الكاتيونات. ولكن فى حالة وجود أيون أو أيونات غير قابلة للإنتشار عبر الغشاء على أحد الجوانب فإن الأيونات القابلة للأنتشار تنتشر عبر الغشاء فى الأتجاهين حتى يحدث توازن بين الكاتيونات والأنيونات على كل جانب من جانبى الغشاء أى يكون تركيز الكاتيونات والأنيونات على كل جانب متساو.

نفترض أنه على أحد جوانب الغشاء يوجد أنيون بروتين غير قابل للإنتشار وأيضا كاتيون بوتاسيوم ويوجد على الجانب الآخر محلول كلوريد بوتاسيوم (شكل ٨٢). ولذلك مبدئيا أى فى البداية يكون تركيز أنيون الكلور مساو تركيز كاتيون البوتاسيوم فى جهة وفى الجهة الأخرى يكون تركيز كاتيون البوتاسيوم مساو تركيز أنيون البروتين وخلاف ذلك يحدث عدم إتزان كهربائى.

بعد ذلك يحدث إنتشار لأنيون الكلور من الجانب ١ إلى الجانب ٢ وسيصاحبه كاتيون



(شكل ٨١): مضخة البوتاسيوم لأنزيم ATPase

بروتين X^- فى الغشاء يتحد مع البوتاسيوم ويحمله عبر الغشاء ثم يلقيه فى داخل الخلية مستغلاً طاقة ATP فى هذه العملية

البوتاسيوم. عند الأتزان لابد أن يكون الأيونات المنتشرة متساوية أى أن الكلور والبوتاسيوم على الجانبين متساويين.

لو أن C_1 هو التركيز الإبتدائى لكاتيون البوتاسيوم ١ يساوى التركيز الابتدائى لأنيون الكلور فى الجهة ١ فإن C_2 يكون التركيز الابتدائى لكاتيون البوتاسيوم فى الجهة ٢. تكون X هى عبارة عن تركيز كاتيون البوتاسيوم المساو أيضا لتركيز أنيون الكلور المنتشر من الجهة ١ إلى الجهة ٢. ولذلك فإن :

$$(C_1 - X)\ (C_1 - X) = X\ (C_2 + X)$$

وتبعا لذلك يوجد تركيز زائد من كاتيون البوتاسيوم على الجهة ٢ وذلك فى وجود أنيون غير قابل للإنتشار وهو البروتين. ولذلك يتضح أن كاتيون البوتاسيوم يتجمع ضد منحدر التركيز. ولذلك فإن تجمع كاتيون البوتاسيوم على الجانب ٢ فى وجود أيون البروتين الغير قابل للإنتشار السالب الشحنة يتوافق مع إحتياجات التوازن الكيموكهربائى.

وجد أن الأنيونات العضوية مثل الماليت malate وكاتيون البوتاسيوم لها دور فعال فى فتح الثغور. إنتاج أنيونات الماليت المعتمدة فى إنتاجها على الطاقة فإنها تكون مصحوبة بأخذ كاتيون البوتاسيوم تبعا لإتزان دونان. وهذا مثال للنقل النشط لكاتيون البوتاسيوم حيث أنه معتمد فى ذلك على الطاقة. فى هذه الحالة هى ليست نقل نشط بالمعنى المفهوم بالنسبة لكاتيون البوتاسيوم حيث أنه ينفذ إلى الخلية سلبيا وبذلك يحافظ على الأتزان أى التعادل الكهربائى.

K^+	K^+
Cl^-	P^-
(1)	(2)

أ

Initially,

$$[K^+]_1 = [Cl^-]_1 \quad \text{and} \quad [K^+]_2 = [P^-]_2\,;$$

ب

$$[K^+]_1[Cl^-]_1 = [K^+]_2[Cl^-]_2.$$

جـ

$$(C_1 - x)\ (C_1 - x) = x(C_2 + x).$$

Assume that on one side of the membrane there is a negatively charged protein (nondiffusible) and K^+ counter-ions. On the other side, a KCl solution is present.

K^+		K^+
Cl^-		P^-
(1)		(2)

Initially,

$$[K^+]_1 = [Cl^-]_1 \quad \text{and} \quad [K^+]_2 = [P^-]_2;$$

otherwise, there would be electric imbalance.

Chloride will diffuse from (1) to (2) and K^+ will accompany it. At equilibrium, the products of the diffusible ions must be equal:

$$[K^+]_1[Cl^-]_1 = [K^+]_2[Cl^-]_2.$$

If C_1 is the initial concentration of $K_1^+ = Cl_1^-$, C_2 the initial concentration of K_2^+, and x the amount of $K^+ = Cl^-$ diffusing from (1) to (2), then

$$(C_1 - x)\ (C_1 - x) = x(C_2 + x).$$

Thus there will be more K^+ on side (2) in the presence of the nondiffusible anion (that is, P^-), and it will appear that K^+ is accumulated against a concentration gradient. The accumulation of K^+ on side (2) in the presence of the nondiffusible, negatively charged protein takes place, meeting the requirement of electrochemical balance.

(شكل ٨٢) : ملخص خطوات إتزان دونان

الباب الرابع عشر
منظمات النمو Growth Regulators

قبل أن نتناول بالتفصيل شرح منظمات النمو سنشرح بإختصار النمو فى النبات.

مقدمة عن النمو فى النبات:

يحدث النمو فى النبات نتيجة لنشاط الأنسجة المرستيمية حيث أنها عبارة عن خلايا مريستيمية لها قدرة كبيرة على الإنقسام وبسرعة زائدة. وعادة تكون هذه الأنسجة المريستيمية مركزة فى أجزاء معينة من النبات منها قمم الجذور وقمم السيقان وقمم الأزهار والثمار الصغيرة ألخ.

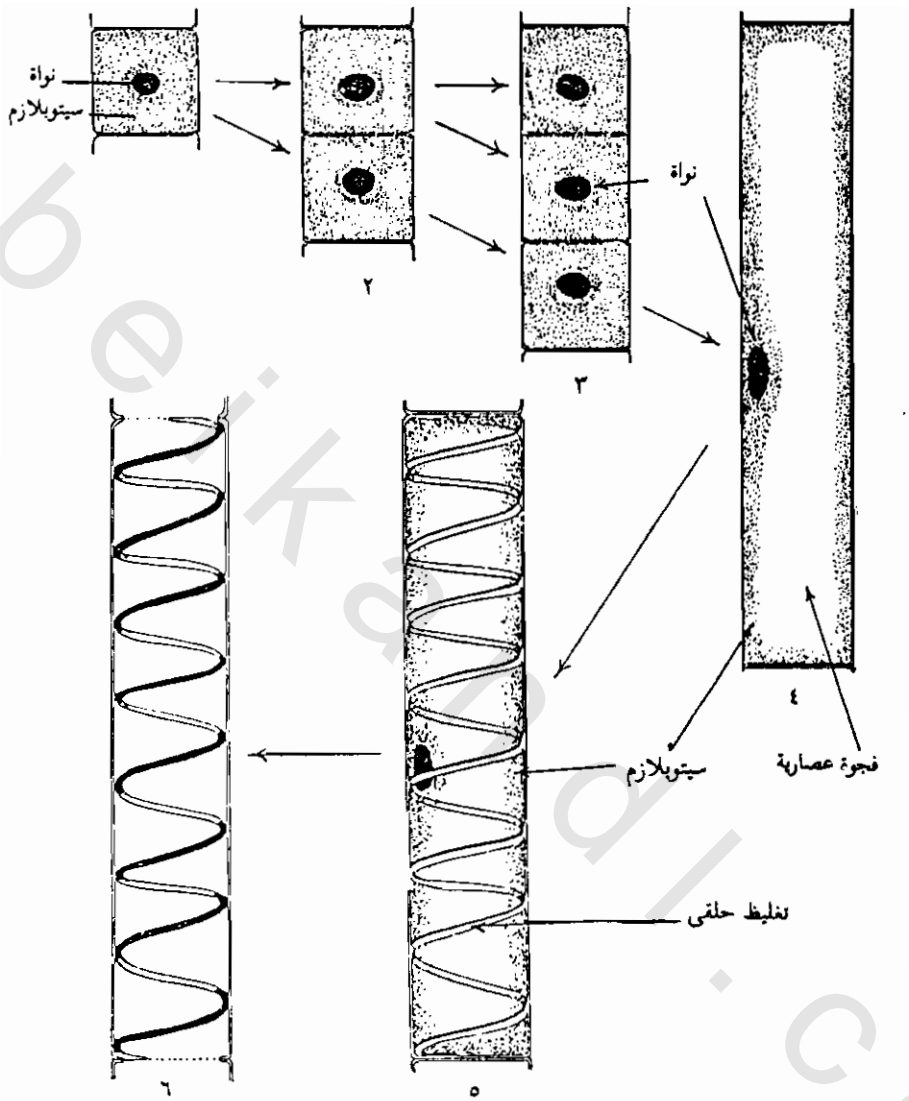
ولكى يحدث النمو فى النبات نجد أن الخلايا المريستيمية تمر فى عدة مراحل هى:

١- الإنقسام division.

٢- الكبر فى الحجم extension أو الاستطالة elongation.

٣- التميز أو التكشف أو التشكل differentiation ومعناه أنه يحدث فى الخلية تغيرات فى شكلها أثناء زيادتها فى الحجم أو بعد تمام زيادتها فى الحجم بحيث يتلاءم هذا الشكل مع الوظيفة التى تقوم بها الخلية بمعنى أن خلية الوعاء الخشبى يكون لها تغليظ حلقى أو لولبى أو شبكى أو منقر وذلك لكى تتلاءم هذه الخلية مع نقل الماء وصعودها بسرعة فى النبات فهى مهيأة ومشكلة لذلك تماما. وهذه الخلية بالطبع تختلف فى شكلها عن الخلايا الكلورانشيمية التى تتراوح فى شكلها من كروى إلى أسطوانى ولكنها تحتوى على بلاستيدات خضراء لكى تتلاءم مع وظيفتها الأساسية وهى القيام بعملية البناء الضوئى وهذه الأنواع من الخلايا هى على سبيل المثال وليس الحصر. وبالرغم من الإختلاف الكبير فى شكل خلية الوعاء الخشبى عن الخلية الكلورانشيمية فإن نشأتها كانت نشأة واحدة من خلايا مريستيمية متشابهة تماما وحدث بعد ذلك فى هذه الخلايا المريستيمية التغير فى الشكل لينتج خلايا كلورانشيمية أو خلايا الوعاء الخشبى - وهذا الجزء الأخير هو مانقصد به التشكل أو التميز أو التكشف (شكل ٨٣).

والغالبية العظمى من علماء فسيولوجيا النبات تعتبر النمو هو عبارة عن إنقسام للخلايا واستطالة أو كبر لحجم الخلايا فقط وأن المرحلة الثالثة وهى التشكل أو التميز لاتعتبر أحد أطوار النمو إلا أنه فى بعض الأحيان وبواسطة علماء مشهورين فى فسيولوجيا النبات يعتبرون أن النمو

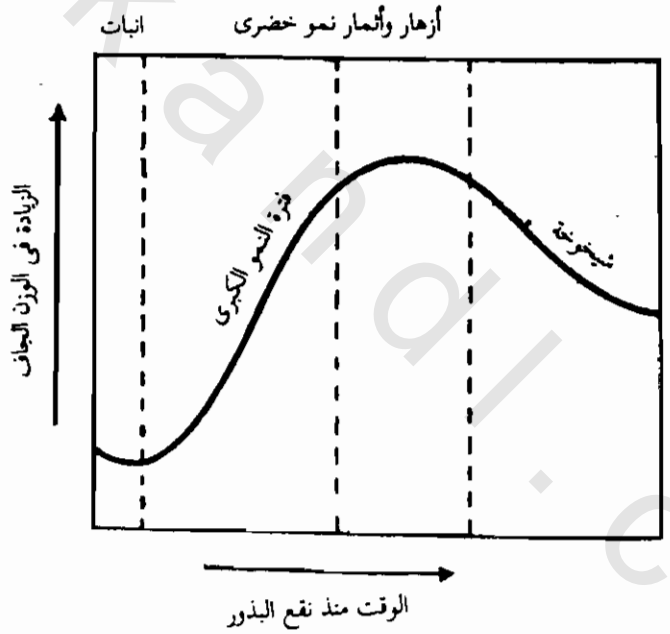


(شكل ٨٣): التشكل فى الخلايا وتكوين خلايا بالغة من خلايا مرستيمية.

يضم الثلاث مراحل وهى الإنقسام والكبر فى الحجم والتشكل.

طرق تقدير النمو:

توجد طرق كثيرة لتقدير النمو ومنها طريقة الوزن الرطب وطريقة عد الخلايا وغيرها. ألا أن أهم هذه الطرق وأدقها حتى فى البحوث العلمية هى طريقة الوزن الجاف dry weight. وعند تقدير النمو فى النبات أثناء مراحله المختلفة وذلك بطريقة الوزن الجاف ورسم ذلك على منحنى رسم بيانى فإن شكل المنحنى الناتج يأخذ شكل حرف S ويسمى هذا المنحنى بإسم sigmoid curve. وفى هذا المنحنى نجد أن الوزن الجاف أثناء الإنبات يقل ثم يزداد زيادة منتظمة أثناء مرحلة النمو الخضرى ثم تتوقف الزيادة فى الوزن الجاف أثناء مرحلة الإزهار والإثمار فى بعض الأحيان يقل الوزن الجاف فى مرحلة عجز النبات وكبره فى السن وتسمى بمرحلة الشيخوخة (شكل ٨٤).



(شكل ٨٤): منحنى sigmoid للوزن الجاف لمراحل النبات المختلفة.

العوامل التى تؤثر على نمو النبات:

يتحكم فى نمو النبات عوامل وراثية وعوامل بيئية حيث أن النمو فى النبات صفة مثل أى صفة عادية فى النبات حيث أنها تتأثر بتفاعل العوامل الوراثية والبيئية ومثال لذلك أنه توجد سلالات فى نبات الذرة قصيرة جدا وعلى النقيض توجد سلالات أخرى طويلة ذات طول ملحوظ وذلك راجع للإختلاف فى التركيب الوراثى، ونفس الحالة موجودة فى سلالات الفاصوليا والبسلة ونبات *Pharbitis* .

أما من حيث العوامل البيئية فهى كثيرة ونلخص أهم هذه العوامل فيما يأتى:

١- درجة الحرارة temperature للتربة والجو.

٢- الضوء - شدته ونوعه ومدته.

٣- كمية ماء التربة وخواصها.

٤- بخار الماء فى التربة وفى الجو.

٥- الذائبات الموجودة فى محلول التربة وأهمها العناصر المغذية للنبات الكبرى والصغرى.

٦- الغازات الموجودة فى التربة.

٧- الأيونات فى التربة القابلة للتبادل exchangeable ions in soil .

٨- نوع الغازات الموجودة فى الهواء الجوى فإذا وجدت غازات ضارة سيقف النمو.

٩- الضغط الجوى فإذا وجد ضغط عالى جداً أو منخفض جداً سيؤثر على نمو النبات.

١٠- الرياح - لو زادت سرعتها فلها تأثيرات ضارة واختلال فى النتح.

تعريف منظمات النمو:

منظمات النمو هى مركبات طبيعية تنتج بواسطة النبات أو مركبات صناعية لاتنتج بالنبات ولكن تخلق وتنتج صناعيا فى المصانع والمعامل وعند توفر هذه المركبات بتركيزات صغيرة يكون لها تأثير منظم على العمليات الكيموحيوية للنبات وبالتالى فإنها تؤثر على النمو والتكشف.

ومنظمات النمو تشمل منشطات النمو growth activators ومثبطات النمو growth inhibitors والتركيز الصغير من منظمات النمو كلمة عامة مطلقة غير محددة ولذلك قد اصطلح على أن التركيز الصغير فى حالة منظمات النمو هو لابد أن يكون أقل من ١٠-٣ جزيئى. ومنظمات النمو تنقسم إلى منظمات نمو هرمونية وهى المقصود بها أيضا منظمات

النمو الطبيعية أى التى تنتج طبيعيا بالنبات وهى التى تسمى بالهرمونات النباتيةplant hormones أو phytohormones. ومنظمات النمو غير الهرمونية وهى التى لاتنتج بواسطة النبات حيث أنها منظمات نمو صناعية أى تركيبية حيث أنه وجد فى كثير من الحالات ولحسن الحظ مركبات تحضر صناعيا ولاتتكون طبيعيا فى النبات ولها دور كبير فى تنظيم النمو كما فى الهرمونات النباتية ولذلك لاتسمى بالهرمونات النباتية على الإطلاق ولكن تسمى بمنظمات النمو. ومنظمات النمو تشمل مركبات كثيرة يمكن وضعها فى خمسة مجاميع هامة هى:

أ- الأوكسينات auxins .

ب- الجبريللينات gibberellins.

جـ- السيتوكينيات cytokinins.

د- حامض الأبسيسيك abscisic acid.

هـ- غاز الايثيلين ethylene.

يمكن أن تضاف مجموعة سادسة وهى المركبات المثبطة للنمو.

تعريف الهرمونات النباتية:

هى منظمات للنمو تنتج بواسطة النبات وتنتقل من أماكن تكوينها site of production إلى الأماكن التى يظهر فيها تأثيرها site of action، ومثال ذلك إندول حمض الخليك. ينتج على سبيل المثال وليس على سبيل الحصر فى القمم النامية للسيقان ولكن ينتقل من القمة النامية وهى أماكن تخليقه إلى أسفل فى الساق حيث يظهر تأثيره بوضوح فى منطقة الاستطالة.

كيفية اكتشاف الهرمونات النباتية (منظمات النمو):

كان أول دليل على وجود الهرمونات النباتية هو نتيجة لبحوث وتجارب العلامة دارون Charles Darwin وابنه Francis أثناء تجاربهم على نبات من العائلة النجيلية هو نبات *Phalaris canariensis* فقد وجدا أن تعريض غمد الريشة coleoptile إلى اضاءة جانبية يؤدى إلى انحناء الغمد فى اتجاه الضوء. كما وجدا أيضا أن تغطية الغمد بغلاف معتم منع انحناء قمة البادرة. كما وجدا أن تغطية منطقة تحت القمة دون القمة بغلاف معتم لم يمنع إنحناء الغمد وأدى ذلك حدوث انحناء للغمد. وقد استنتجوا من ذلك أن قمة الغمد فقط هى القادرة على استقبال الضوء وتحويله إلى حالة نشطة حيث يظهر تأثيره أسفل القمة، وذكر دارون

ذلك فى كتابه الذى ألفه سنة ١٨٨١ واسم الكتاب The Power of Movement in Plants القوة الحركية فى النبات. وقد ذكر فى هذا الكتاب نتيجة للتجربة السابقة أنه يوجد مادة أو مواد منشطة تنتقل من قمة الغمد إلى أسفل حيث تظهر تأثيرها فى حدوث الانحناء (الانحناء فى هذه الحالة يسمى انتحاء ضوئى موجب phototropism أى أن الغمد ينمو فى اتجاه الضوء). وتلا ذلك كثير من العلماء ومن أهمهم مايأتى (شكل ٨٥):

Boysen - Jensen سنة ١٩١٣ حيث أنه وجد أن وضع طبقة من المايكا mica sheet فى الغمد أسفل القمة النامية فى الناحية البعيدة عن الضوء فإنه لايحدث انحناء وعندما وضع هذه الطبقة فى الجانب القريب من الضوء حدث انحناء. وعندما وضع بين القمة المقطوعة والجذع stump طبقة من الجيلاتين حدث انحناء - الجذع هو الجزء المتبقى من الغمد بعد إزالة القمة النامية.

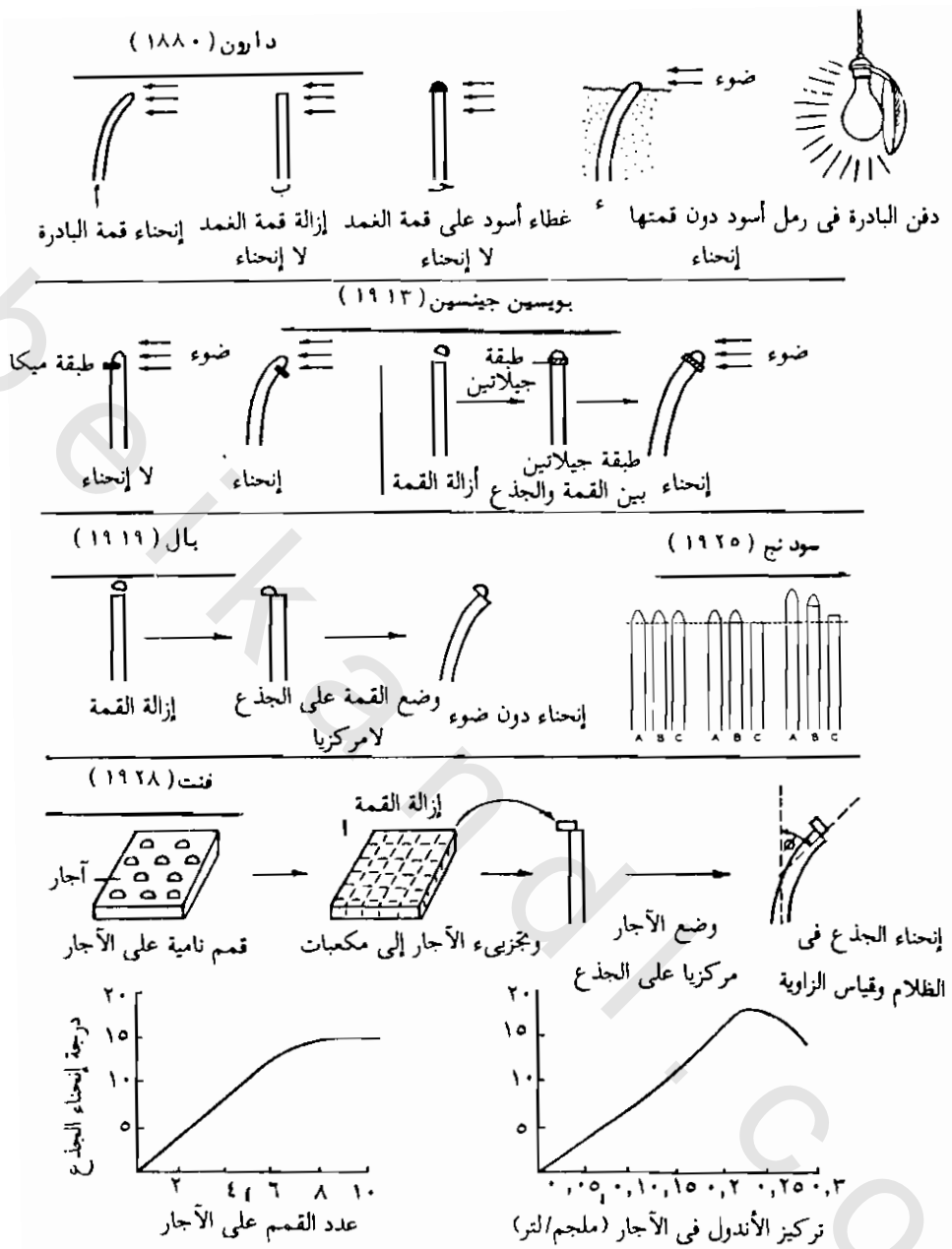
ومن النتائج السابقة نستنتج أنه يوجد مادة أو مواد منشطة تنتقل من القمة إلى أسفل وتنتشر خلال الجيلاتين وذلك فى الجزء البعيد من الضوء.

وجد بال Paal سنة ١٩١٩ أن قطع القمة النامية ووضعها لا مركزياً على منتصف قمة الجذع فى عدم وجود ضوء جانبى حدث انحناء للجذع.

عندما أزال سودنج Soding عام ١٩٢٥ قمة الغمد أى عدة ملليمترات فإن قمة الجذع تنمو ببطء شديد وعند اعادة وضع القمة فإن الجذع ينمو عاديا وإذا أعيد قطع الجذع مرة ثانية لعدة ملليمترات فإن نموه يتوقف تماما. ومن هذه التجارب استنتج أنه يوجد فى القمة مركبات نشطة تنتقل من القمة إلى القاعدة لكى تظهر تأثيرها وإن عدم وجود جزء كبير من القمة يسبب عدم نمو الجذع.

تجارب العالم الهولندى فنت Went سنة ٢٨-١٩٣٥ كانت حاسمه فى هذا الشأن. حيث وضع القمم النامية للغمد بعد قطعها من بادرات الزمير على طبقة رقيقة من الآجار بتركيز ٣٪ وبعد زمن مناسب أى بعد ساعات أزال القمم وقطع طبقة الآجار إلى مكعبات صغيرة متساوية ومساوية فى أعدادها لأعداد القمم النامية الموضوعة عليها وعند وضع هذا المكعب على الجذع فإن الجذع ينمو إلى أعلى نمو عادى وعند وضع مكعب خالى من أى مركبات نشطة فإنه لايحدث نمو للجذع وعندما ماوضع المكعب على منتصف الجزء البعيد من الجذع حدث النمو وأنحناء للجذع. ومن هذه التجارب استنتج Went بطريقة لاتقبل الشك أن القمة النامية تنتج مركبات تنتقل إلى الجذع وتنتشر فى الآجار دون أن تفقد خصائصها مسببة نمو الجذع وذلك بإستطالة خلاياه (شكل٨٥).

غمد الريشة فى نباتات العائلة النجيلية ينمو فى الضوء العادى حتى طول ١,٥ إلى ٢سم ولكن فى الظلام يصل إلى ٦ سم. ووجد أيضا أن نمو الغمد يرجع لإنقسام واستطالة خلاياه



أهم التجارب التى أثبتت وجود الأوكسين .

(شكل ٨٥): تجارب الرواد الأوائل للأستدلال على وجود الهورمونات النباتية.

حتى ربع طول الغمد أما الطول الباقى ٧٥٪ يكون راجع إلى استطالة الخلايا فقط، ومن ذلك فإن جميع التجارب السابقة يكون النمو راجع لاستطالة الخلايا فقط وتأثير المركبات المنشطة للنمو هى نتيجة لتأثيرها الفعال على استطالة الخلايا. وجد هذا التأثير أيضا على غمد الورقة فى النباتات النجيلية وعلى السيقان وأعناق الأوراق وأعناق الازهار. وأجريت بعد ذلك تجارب عديدة لعزل هذه المركبات.

عزل الهرمون النباتى:

أجريت فى هذا الموضوع تجارب كثيرة لاستخلاص هذه المركبات من النباتات ألا أن كثيرا من هذه التجارب باءت بالفشل حيث أن تركيز هذه المركبات فى النباتات العادية يكون بكميات ضئيلة جداً يصعب فصلها أو عزلها فى ذلك الوقت. تمكن العالم Kogl ومساعدوه عام ١٩٣٤ من عزل ثلاثة مركبات نقية فى صورة بللورية ووجد أن هذه المركبات تعطى نفس التأثير فى التجارب السابقة على غمد الريشة لنبات الشوفان وذلك من مصادر طبيعية وهذه المصادر هى زيوت نباتية مختلفة والمولت malt وأيضا من بول الإنسان. وهذه المركبات الثلاثة سميت بإسم auxin a وتركيبه $C_{18}H_{32}O_5$ وauxin b وتركيبه $C_{18}H_{30}O_4$ والمركب الثالث heteroauxin وتركيبه $C_{10}H_9O_2N$، وهذا المركب الأخير اسمه الكيماوى اندول حامض الخليك.

عزل Auxin a من بول الإنسان وعزل auxin a و auxin b من زيوت نباتية مختلفة والمولت، أما heteroauxin فقد عزل من بول الإنسان كما عزل أيضا من بعض أنواع الخميرة والفطريات. ومنذ ذلك الوقت اعتقد أن هذا المركب الأخير لايوجد فى أنسجة النباتات الزهرية. وبعد ذلك وبتقدم طرق الفصل ثبت خطأ ذلك وأمكن عزله لأول مرة من حبوب الذرة بواسطة Haagen - Smit سنة ١٩٤٤ وبعد ذلك ثبت وجود هذا المركب فى جميع النباتات الزهرية.

يعتبر إكتشاف اندول حامض الخليك هو أول اكتشاف للهرمونات النباتية وأيضا أول أكتشاف للأوكسينات حيث يعتبر هذا المركب هو أول أوكسين طبيعى اكتشف وبعده حدث اكتشاف لمركبات أوكسينات عديدة أخرى كما سيلى شرحه بالتفصيل عند الحديث عن الأوكسينات.

الأوكسينات AUXINS

كلمة أوكسين هى مشتقة من اللغة اليونانيـة حيـث أنـه باللغة اليونانيـة auxin معناهاto grow

تعريف الأوكسينات:

الاوكسين هى تسمية عامة لأى مركب يسبب استطالة فى خلايا الساق. وقد يكون له تأثيرات أخرى حيوية مثل التأثير على انقسام الخلايا وتشكل الخلايا وغيرها من الظواهر الحيوية للنبات.

وفى التجارب المعملية لاثبات نشاط وفاعلية الاوكسين تستعمل أجزاء من غمد الريشة للنباتات النجيلية أو من السيقان فإذا تم حدوث نمو طولى أو أنحناء لهذه الأجزاء المقطوعة فيكون ذلك دليل كبير على أن المركب أوكسين.

الحالات المختلفة التى توجد عليها الأوكسينات:

١ – الاوكسين الحر Free Auxin:

.وهو عبارة عن أوكسين قابل للإنتشار. وهو بالفعل ما وجد فى تجارب فنت حيث أنه قام بفصل الأوكسينات من القمم النامية نتيجة لانتشارها من القمم إلى طبقة الآجار أو الجيلاتين وهذا هو الحال فى جميع الاوكسينات الحرة أنها قابلة للإنتشار.

٢ – الاوكسين المقيد Bound Auxin:

توجد الاوكسينات فى صورة أخرى غير حرة وتكون مرتبطة بمكونات الخلية ولذلك تكون غير قابلة للإنتشار ولذلك لعزل وفصل هذه الاوكسينات لابد من سحق العضو النباتى المراد استخلاص الاوكسين منه فى مذيب مناسب. تحدث عملية أستخلاص الأوكسين من العضو النباتى بواسطة مذيبات عضوية معينة مثل الكلوروفورم وكحول الميثيل و diethyl. etherومن المعروف أن النباتات تحتوى على الحالتين السابقتين من الاوكسينات ولكن من الثابت أن نسبة الاوكسينات الحرة لاتتجاوز ١٠٪ من التركيز الكلى للاوكسينات أى أن تركيز الاوكسين المقيد هو ٩٠ ٪.

أنواع الاوكسينات:

تقسم الاوكسينات أيضا إلى أوكسينات طبيعية natural وهى الاوكسينات التى تتكون وتنتج فى النبات ومثال ذلك اندول حامض الخليك Indole acetic acid (IAA)، وأوكسينات

تركيبية synthetic وهى التى لاتوجد فى النباتات ولكن يتم تصنيعها فى المصانع والمعامل لما لها من خصائص المركبات الاوكسينية. وهذه المركبات كثيرة وعديدة وتنتمى إلى مجاميع كيماوية محددة وسيتم ذكر أمثلتها فيما بعد عند شرح التركيب الجزيئى للأوكسينات. ومن أمثلة ذلك مركب 2,4-D .

أماكن تكوين وتخليق الاوكسينات:

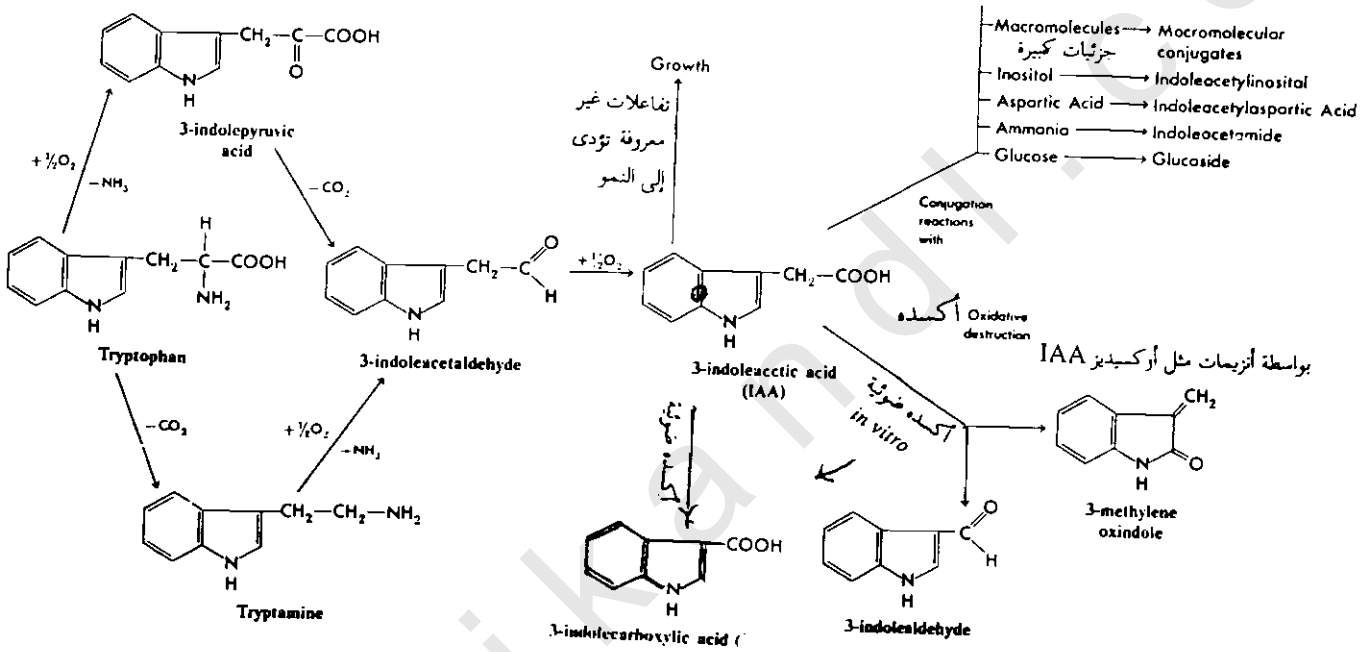
من المعروف أن الاوكسينات تتكون وتخلق فى القمم النامية وفى المناطق المريستيمية على وجه الخصوص مثال ذلك القمم النامية للساق ولغمد الريشة والاوراق الصغيرة والبراعم الخضرية والزهرية والقمم النامية فى جنين البذرة والثمار والبذور الصغيرة بمعنى أن الأجزاء النشطة فى الانقسام وهى الاجزاء الميريستيمية تكون عادة فيها تركيز الاوكسينات عال بالمقارنة بالأجزاء البعيدة عنها.

كيفية تخليق وأرتباط وهدم أوكسين اندول حامض الخليك:

من المعروف أن النباتات تحتوى على أحماض أمينية كثيرة ولكن يهمنا فى هذا الحامض الامينى تريبتوفان tryptophan حيث أن الحامض يعتبر المركب الاصل والمنشئprecursor الذى يتكون منه IAA وذلك عن طريق تفاعلات انزيمية يتحول هذا الحامض الامينى إلى مركبات وسطية، ومن هذه المركبات يتكون اندول حامض الخليك وذلك نتيجة لتفاعلات انزيمية أى يدخل فيها الانزيمات. ومن الشكل يتضح أن التربتوفان يمكن أن يتحول إلى اندول بيروفيك أسد indolepyruvic acid وذلك بواسطة عملية oxidative deamination ومعناها اعطاء الاوكسيجين وأخذ ن يدم، وأن المركب الأخير فى حدوث decarboxylation يتحول إلى مركب indoleacetaldehyde، وعملية decarboxylation تعنى نزع ثانى أكسيد الكربون.

ويمكن أن يتحول التربتوفان بواسطة decarboxylation إلى مركب tryptamine والمركب الأخير فى وجود oxidative deamination يتحول إلى مركبindoleacetaldehyde ولذلك فإن الناتج النهائى لكل من هذين الطريقين هو تكوين الاندول أسيتالدهيد وهذا المركب الأخير وفى حدوث الاكسدة oxidation وذلك باعطاء الاكسيجين يكون الناتج هو مركب اندول حامض الخليك (IAA) ويعتبر ماسبق هى أهم طرق تكوين IAA (شكل ٨٦).

أما من حيث هدم destruction أو ازالة تأثير IAA فإنه يحدث بطرق عديدة فمن المعروف أنه لهدم IAA يكون ذلك بواسطة عديد من الانزيمات وهى phenolase وانزيمات peroxidase وانزيم Indoleacetic acid oxidase (IAA oxidase) ويعتبر الأنزيم



(شكل ٨٦) : طرق تخليق وهدم وأرتباط أندول حامض الخليك.

obeikandl.com

الأخير هو الأهم فى ذلك الشأن ومن المعروف أن الأنزيم الأخير يذكر فى المراجع كأنزيم هام فى تحطيم اندول حامض الخليك دون الأنزيمات الأخرى وذلك نظرا لانتشاره وتخصصه وأن هذا الأنزيم يحول اندول حامض الخليك إلى مركبmethyleneoxindole وهذا المركب غير فعال فى حدوث استطالة للخلايا أى غير فعال كمركب أوكسين. وقد وجد أيضا أنه يمكن هدمIAA بواسطة الأكسدة الضوئيةphoto - oxidation حيث يتحولIAA إلى مركب methyleneoxindole وindolealdehyde وكلاهما عديم الفاعلية (شكل ٨٦).

يمكن أيضا أن يدخلIAA فى تفاعل مع مركبات أخرى أى يحدث الأرتباطconjugation مع مركبات أخرى دون أن يفقد تركيبه ولكنه بذلك يصبح عديم الفاعلية وفى صورة غير فعالة. يعتبر البعض هذه التفاعلاتdetoxification reactions لتقليل السمية حيث أنها تقلل من تراكمIAA . حيث أن تراكم هذا الاوكسين لدرجة كبيرة جدا نسبيا تسبب سمية للنبات أو النسيج النباتى الموجودة فيه ولكن عند ارتباط الاوكسين بالمركبات المختلفة التى سيلى ذكرها فأنه يصبح عديم الفاعلية ولايحدث تأثير سام. فقد يتفاعل مع الجلوكوز فيكونIAA - glucoside أو سلسلة من سكر الجلوكوز فيسمىIAA - glucan وقد يتفاعلIAA مع الامونيوم ليكونindoleacetamide أو قد يتفاعل مع حامض الاسبارتيك ليكون indoleacetylaspartic أو قد يتفاعل مع inositol ليكون indoleacetylinositol أو يتفاعل مع سكريات أخرى غير الجلوكوز أو مشتقات لهذه المركبات والسكريات (شكل ٨٦)وقد يتفاعل مع البروتين ليكونIAA - protein .

أمثلة لحدوث الأرتباط والقيد:

من المعروف أن حبوب النجيليات لاتحتوى على أوكسين حر وقد وجد أن معاملة هذه الحبوب بمركب قلوى يساعد على ظهور الاوكسين. ولكن مايحدث فى الانبات يختلف عن ذلك ففى الحبة العادية يوجد اندول حامض الخليك على هيئةIAA-glucosides وهى عبارة عن مركبات تتكون من اتحاد اندول حامض الخليك مع سكريات أو مشتقاتها ولذلك فانه عند الانبات تنتقل هذه المركباتglucosides الى القمة النامية لغمد الريشة وبواسطة الأنزيمات فى هذه المنطقة يتحررIAA ويظهر تأثيره كما سبق ذكره وشرحه فى تجارب الرواد الاوائل لاكتشاف الهرمونات النباتية ومن هنا يجب التنوية على أن مصدرIAA فى غمد الريشة لنبات الشوفان وغيرها من النباتات النجيلية هو جليوكوسيدات اندول حامض الخليك الموجودة فى الحبة وأما قمة الغمد فانها فعالة فى عمل تفاعلات بواسطة الأنزيمات لتحررIAA وبذلك يتضح أن الهرمون الحر القابل للانتشار هو الفعال فى حدوث الانتحاء.

وقد وجد أيضا أن أوكسين IAA وشأنه كالمركبات الهرمونية الاخرى قد يوجد فى السيتوبلازم فى صورة حرة ولكن قد يوجد فى الفجوة العصارية فى حالة غير قابلة للأنتشار (مقيد) حيث ثبت أن فى بعض النباتات يوجد هذا المركب أيضا علاوة على السيتوبلازم فى الفجوة العصارية ويكون من الصعب خروجه من الفجوة والاستفادة منه ولذلك فان تقدير التركيز الكلى للهرمونات أو الاوكسينات غير هام لدراسة تأثيرها بالمقارنة الى مكان وجود الاوكسين فى الخلية وهذا مايطلق عليه compartmentation أى مكان وجود الاوكسين فى أجزاء الخلية المختلفة. ولذلك فان استخلاص الاوكسينات بطريقة المذيبات العضوية يعمل على استخلاص الاوكسين الكلى وقد يكون هذا التركيز الكلى مضلل اذا لم يؤخذ فى الاعتبار مكان وجود هذا الاوكسين فى أجزاء الخلية المختلفة حيث أن مكان وجود الهورمون وتركيزه متساويان فى الأهمية. فقد يكون التركيز كبير ولكن موجود فى مكان فى الخلية غير قابل للأستعمال وبذلك يكون عديم الفاعلية.

ولذلك فان تركيز الاوكسين فى نسيج معين من النبات يتوقف على عدة عوامل وهى كما يأتى :ـ

١ـ سرعة وكمية تخليق الاوكسين فى القمم النامية أو المناطق المريستيمية.

٢ـ سرعة انتقال وكمية انتقال الاوكسين الى المكان المحدد.

٣ـ حالة وجود الاوكسين مقيد أو مرتبط ومدى وجود وحدوث حالة compartmentation.

٤ـ مدى كفاءة ونشاط الانزيمات المحللة لـ IAA ومدى كفاءة وسرعة حدوث عمليات ازالة السمية detoxification reactions.

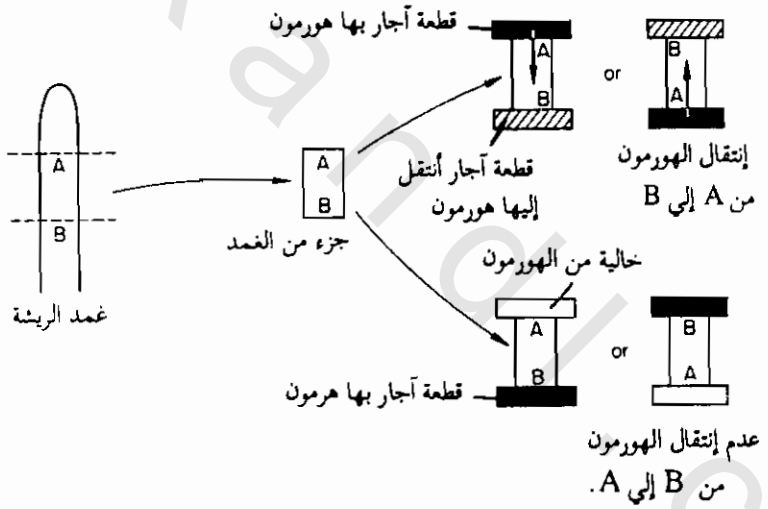
وعامة فانه من المعروف أن تركيز الهرمونات يكون عالى فى القمم النامية والمناطق القريبة منها ويقل تركيزه تدريجياً كلما ابتعدنا عن هذه المناطق .

كيفية انتقال اندول حامض الخليك:

من المعروف أن انتقال الاوكسينات الطبيعية ومنها IAA هو انتقال قطبىpolar translocation. والانتقال القطبى معناه انتقال الاوكسين فى اتجاه واحد فقط وليس فى الاتجاه العكسى. ومن التجارب السابقة جميعها يتضح أن أنتقال الاوكسين قطبى من أعلى الى أسفل فقط وليس فى الاتجاه العكسى وان ذلك غير راجع للجاذبية الارضية على الاطلاق بل هو نتيجة لعوامل فسيولوجية معقدة ويوجد لذلك نظريات ولكن من الثابت أن هذه العملية لها

علاقة بعمليات التحول الغذائى ووجود الأوكسجين aerobic metabolism وأيضا لابد من وجود خلايا حية بها أغشية خلوية وعامة فان النقل النشط active transport له دور فى هذه العملية (والنقل النشط معناه نقل الجزيئات أو الايونات فى عكس منحدر تركيزها وذلك يحتاج الى طاقة تستمد من التنفس ولذلك يسمى بالنقل النشط). وفيما يلى تجربة تثبت أن الانتقال قطبى غير راجع للجاذبية الارضية.

أنه عند قطع قمة الغمد وأخذ الجزء التحت طرفى subapical من الغمد وعند وضع هذا الجزء المقطوع بوضعه الطبيعى وبعد ذلك نستعمل مكعب من الآجار به IAA. عند وضع الآجار المحتوى على الاوكسين على الطرف العلوى سواء هذا الجزء من الغمد فى وضعه العادى أو فى وضعه المقلوب فان الاوكسين ينتقل من الطرف العالى إلى الطرف السفلى دون أى تأثير للجاذبية الارضية (شكل٨٧). وعند وضع الآجار والمحتوى على الاوكسين على الطرف السفلى



(شكل ٨٧): تجربة تثبت الأنتقال القطبى لأندول حامض الخليك فى الساق.

وذلك على الغمد فى وعند وضع الآجار والمحتوى على الاوكسين على الطرف السفلى وذلك على الغمد فى الوضع العادى أو فى الوضع المقلوب فانه لن يحدث انتشار للاوكسين من طبقة الآجار الى طبقة الآجار الخالية منه. وهاتين التجربتين تثبتان بما لايدعو الى الشك أن IAA وأيضا الاوكسينات الطبيعية تنتقل قطبيا فى اتجاه واحد من أعلى الى أسفل وليس فى الاتجاه العكسى مطلقا وذلك غير راجع أو متأثر بالجاذبية الارضية بل أنه نتيجة لعوامل فسيولوجية معقدة غير معروفة بالضبط حتى الآن.

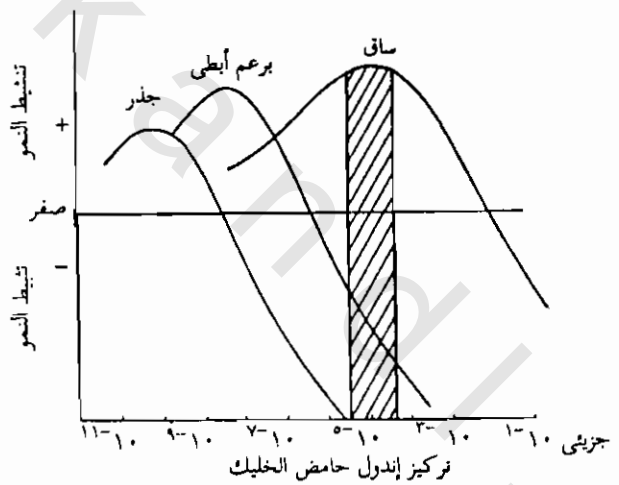
أما عن مكان انتشار الاوكسين فى النبات فهو الخلايا البارنشيمية واللحاء والخلايا المرستيمية فى القمم النامية. يتضح أن الاوكسين فى النبات يكون بتركيز كبير فى الأنسجة الناقلة ولذلك فانه ينتقل فى اللحاء أو الخشب وحيث أن الخشب نسيج ميت لايوجد به تفاعلات حيوية أو حتى أغشية بلازمية وهى من لوازم هذا الانتقال كما أن الأنتقال يحدث من أسفل إلى أعلى فى الخشب عكس أنتقال الأوكسين. وحيث أن الخشب نسيج ميت فانه لايتحكم فى الانتقال ولذلك فأنه من الثابت أن الانتقال يحدث أساسا فى نسيج اللحاء ولايحدث فى الخشب وهو نسيج حى خلاياه حية بها تفاعلات غذائية تحدث فى ظروف هوائية وعلاوة على ذلك فان به أغشية خلوية كثيرة وفيه أيضا ظاهرة النقل النشط موجودة وواضحة.

الانتحاء الارضى: Geotropism

عند إنبات البذور أيا كان وضعها فى التربة فنجد دائما أن الجذير ينمو الى أسفل أى ينتحى انتحاء أرضى موجب وأن الريشة تنمو الى أعلى أى تنتحى انتحاء أرضى سالب والسبب فى ذلك هو الهرمونات.

من المعروف أنه بزيادة تركيز الاوكسين تزداد سرعة النمو وسرعة استطالة الخلايا وذلك حتى تركيز معين هو التركيز الامثل للاوكسين وهو التركيز الذى يكون فيه سرعة النمو أسرع مايمكن واذا زاد التركيز عن هذا الحد فان سرعة النمو تقل وبزيادة التركيز عن حد معين يسبب تثبيط وضرر للجزء النباتى الموجود فيه وهذه القاعدة عامة وتنطبق على الجذور والسيقان والبراعم الزهرية ولكن من المعروف أن التركيزات اللازمة لتنشيط الساق هى أكبر بكثير من التركيزات اللازمة لنمو الجذر بمعنى أنه عند تركيز 10^{-7} جزيئى من IAA فان هذا التركيز يحدث تنشيط لانسجة الساق وتثبيط لانسجة الجذر وذلك كما يتضح من المنحنى(شكل ٨٨). ومن المعروف أن الاوكسين يتكون فى القمة النامية للساق وينتقل الاوكسين من القمة النامية الى منطقة الاستطالة وفى المنطقة الأخيرة فى حالة الساق يكون تركيز الاوكسين أقل من الامثل أما فى حالة الجذر فيكون تركيز الاوكسين أكثر من الامثل. وعند وضع البادرة أفقيا أو حتى مائلة فان

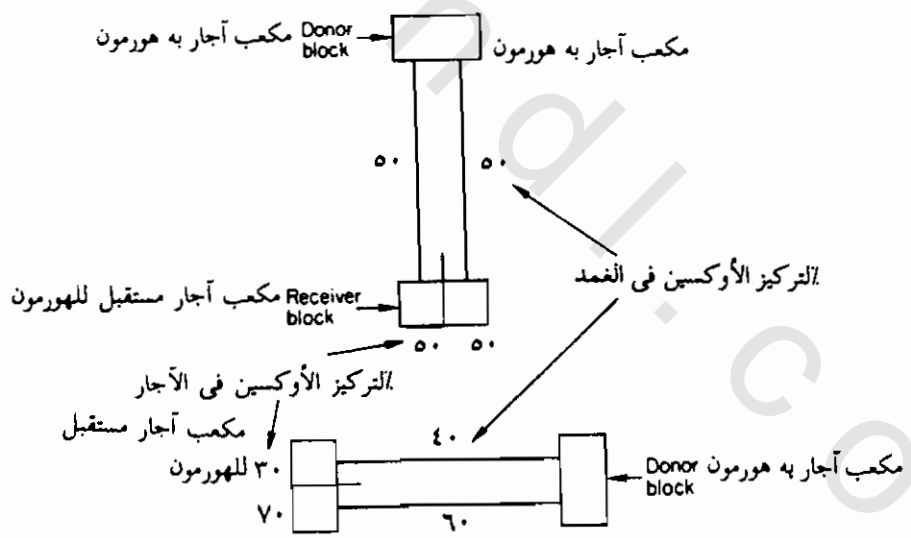
الاوكسين ينتقل من الجزء العلوى لمنطقة الاستطالة الى الجزء السفلى لمنطقة الاستطالة وذلك نتيجة لعوامل فسيولوجية معقدة كنتيجة مباشرة للجاذبية الأرضية وتفسير ذلك غير معروف حتى حتى الآن بالضبط ويوجد لذلك نظريات أهمها نظرية حبيبات النشا وتسمى بالـ statoliths theory. ولو أن هذه النظرية هى من أكثر النظريات قبولا الا أنها لاتفسر الحالة بالتفصيل وعليها مآخذ كثيرة. ونتيجة لما سبق نجد دائما أن الجزء السفلى من منطقة الاستطالة يحتوى على تركيز أعلى من الجزء العلوى. ومما يثبت ذلك التجربة التى أجريت على غمد الريشة لنبات الذرة فعند وضع كمية من الاوكسين فى الآجار ولتكن ١٠٠٪ ووضع الآجار على قمة الغمد المقطوع وعند أستقبال هذا الاوكسين فى الآجار الموجود تحت الجزء السفلى فوجد أن النصف الايمن من الآجار يحتوى على ٥٠٪ والنصف الايسر يحتوى على ٥٠٪ من الاوكسين المستعمل فى بداية التجربة وعند وضع هذا الجزء من الغمد فى حالة أفقية وتكرار ماسبق فقد



(شكل ٨٨): العلاقة بين تركيز أندول حامض الخليك ونمو الساق والجذر والبراعم الزهرية.

وجد أن الجزء السفلى للآجار المستقبل يحتوى على ٧٠٪ والجزء العلوى يحتوى على ٣٠٪ (شكل ٨٩)وفى حالة الساق نجد أن تركيز الاوكسين فى الجزء السفلى من منطقة الاستطالة قريب من التركيز الامثل بينما الجزء العلوى من منطقة الاستطالة للساق يكون التركيز فيها أقل من الامثل بكثير ونتيجة لذلك ينمو الجزء السفلى أسرع من الجزء العلوى ونتيجة لذلك يحدث انحناء ويتجه الساق فى نموه الى أعلى أى ينتحى انتحاء أرضى سالب. ويتضح أن انحناء الساق هنا ليس له علاقة بالضوء وليست للضوء أى ميكانيكية للتأثير. أما فى حالة الجذر فان الجزء السفلى من منطقة الاستطالة يزيد عن التركيز الامثل بكثير والجزء العلوى يكون قريب من الامثل أو الامثل فينمو الجزء العلوى أسرع من الجزء السفلى ونتيجة لذلك ينحنى الجذير الى أسفل وينتحى انتحاء أرضى موجب. الا أنه فى النظريات الحديثة الآن علاوة على ذلك يعتقد أن لحامض الابسيسيك دور فى هذه الحالة حيث يوجد أيضا هذا الحامض بتركيز كبير على الجزء السفلى من الجذر ويسبب هذا الحامض تقليل سرعة النمو.

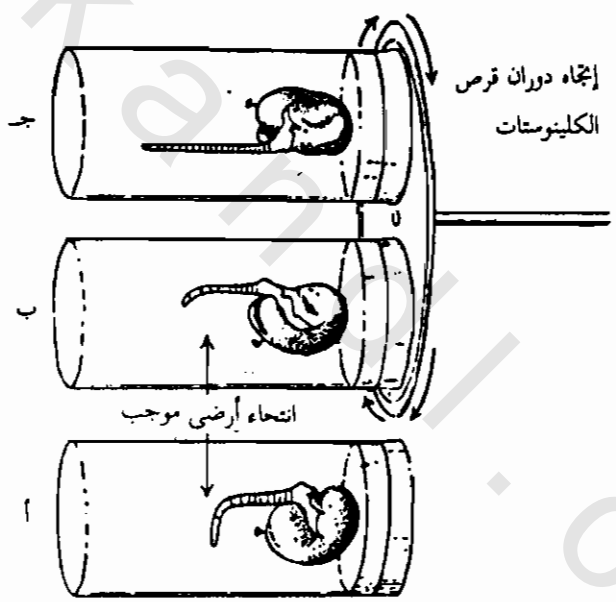
واذا منعنا الاختلاف فى تركيز الهرمونات على جانبى منطقة الاستطالة فى كل من الساق والجذر بحيث أن يكون تركيز الاوكسين فى أى جزء من منطقة الاستطالة للساق هو تركيز موحد وأيضا بالنسبة للجذر فان كل من الساق والجذر سينمو نموا أفقيا ولن يحدث له أى انتحاء ويمكن اثبات ذلك بواسطة جهاز الكلينوستات klinostat. والفكرة فى هذا الجهاز أنه يتكون من قرص فلينى ويثبت على هذا القرص بواسطة دبوس بادرة ملفوفة بجزء من قطن



(شكل ٨٩) : أنتشار أندول حامض الخليك فى الساق الأفقية والرأسية.

مبلل وان هذا القرص له غطاء بلاستيك ومتصل بموتور كهربائى والموتور وظيفته هو عمل دوران للقرص بسرعة منتظمة فى اتجاه واحد وبذلك يمنع الاختلاف فى تركيز الهرمونات فى منطقة الاستطالة وبالفعل ينمو كل من الجذر والساق أفقيا (شكل٩٠).

وحديثا وباستعمال الاقمار الصناعية وعند اجراء التجارب على حيوانات التجارب وغيرها ومنها الانسان فقد استعملت أيضا النباتات لاجراء التجارب عليها ووجد أنه عند خروج الاقمار الصناعية من مجال الجاذبية الارضية وفى اتجاهها الى الاقمار المختلفة أنه يحدث نمو للبذور والحبوب ولكن نجد أنه لايوجد اتجاه معين لنمو البذور أو السيقان كما هو الحال على الكرة الارضية حيث وجد أن الجذور والسيقان فى هذه الحالة تتجه فى أى اتجاهات وليست فى اتجاه معين. ولذلك يتضح أن للجاذبية الارضية تأثير مباشر على حدوث عملية الانتحاء الارضى الموجب والسالب.

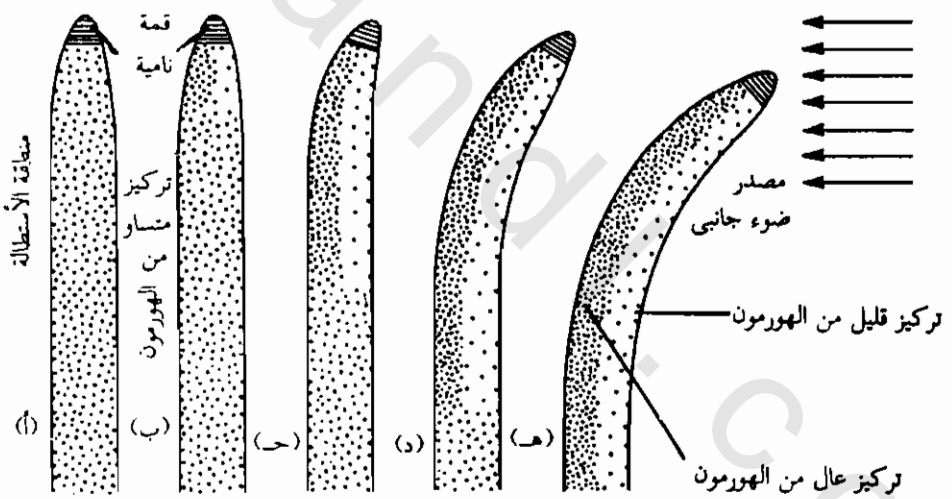


(شكل ٩٠): جهاز الكلينوستات

من المعروف أن الجزء من الجذر الذى يستقبل الاحساس بالجاذبية الارضية هو قلنسوة الجذر وقد وجد أنه بازالة قلنسوة الجذر root cap فانه لايحدث انتحاء أرضى. ويستمر ذلك فترة من الزمن طويلة أو قصيرة حتى يتمكن الجذر مرة أخرى من تكوين قلنسوة جديدة ومن ذلك يتضح أن القلنسوة تفيد فى حماية الجذر أثناء نموه بين حبيبات التربة وتستعمل كغطاء واقى لقمة الجذر الرهيفة وبذلك تساعدها على اختراق التربة دون تأثير ضار عليها. ولكن من المعروف أيضا أن قلنسوة الجذر هى التى تستقبل الحساسية للجاذبية الارضية وهى المسئولة عن إظهار تأثير الجاذبية الارضية وهى المسئولة عن اظهار تأثير الجاذبية الارضية فى حدوث الانتحاء الارضى للجذر.

الانتحاء الضوئى Phototropism

فى حالة وجود اضاءة منتظمة أو ظلام فان نمو غمد الريشة لنبات الشوفان أو الساق يكون نمو رأسى ولايوجد فيه أى أنحناء. ولكن عند تعريض الاجزاء السابقة لمصدر ضوئى من جهة واحدة unilateral light نجد أن الغمد أو الساق ينحنى ويتجه فى نموه ناحية مصدر الضوء، وهذا مايسمى بالانتحاء الضوئى الموجب positive phototropism (شكل ٩١).



(شكل ٩١): الأنتحاء الضوئى الموجب

يحدث هذا الانتحاء نتيجة لاختلاف فى تركيز الاوكسينات على جانبى الساق فنجد أن جزء من الساق المواجه للضوء يحتوى على تركيز ضئيل من الاوكسينات بينما الجزء البعيد عن الضوء يحتوى على تركيز كبير وأمثل من ناحية تركيز الاوكسين ونتيجة لذلك يحدث اختلاف فى سرعة نمو كل من جزئى الساق أو الغمد حيث نجد أن سرعة نمو الجزء البعيد عن الضوء أسرع بكثير من سرعة نمو الجزء المواجه للضوء ونتيجة لذلك نجد حدوث الانحناء فى اتجاه مصدر الضوء. وقد أختلفت التفسيرات لتفسير اختلاف تركيز الاوكسينات على جانب الساق أو الغمد فى حالة وجود المصدر الضوئى جانبى. وتوجد لذلك نظريات كثيرة أهمها:

١ـ أن الاوكسين يفسد فى الجزء المواجه للضوء بينما يكون بحالة نشطة فى الجزء البعيد عن الضوء. ومما يدعم هذه الحقيقة أنه من المعروف أن مركب IAA حساس للضوء وفى وجوده فى الاضاءة لمدة طويلة يتسبب فساده وتوقف فاعليته.

٢ـ أما عن النظرية الثانية فانها تعتقد أن الهرمون ينتقل من الجزء القريب من الضوء الى الجزء البعيد عن الضوء.

٣ـ وأن النظرية الثالثة تفترض أن الجزء من القمة النامية القريب من الضوء غير قادر على تخليق الاوكسين أما الجزء من القمة النامية البعيد عن الضوء وهو قادر على تخليق الاوكسين.

وهذه فى مجموعها نظريات عامة لها بعض من الدلائل العملية والتجارب العملية، ولكن الثابت أن تركيز الاوكسين فى الجزء البعيد عن الضوء أكبر من تركيزه فى الجزء القريب من الضوء وأن النظرية الثانية هى الصحيحة والأكثر قبولا.

أما عن أنواع الضوء الذى يسبب الانتحاء الضوئى الموجب فقد وجد أن الضوء العادى يسبب هذا الانتحاء ولكن من المعروف أن الضوء العادى يتكون من عديد من الألوان ولذلك فقد أجريت اختبارات تأثير كل لون من ألوان الطيف الضوئى كلاً على حدة. فقد وجد أن جميع ألوان الطيف الضوئى مثل الاصفر والاحمر والاخضر والبرتقالى ليست لها أى تأثير على الانتحاء الضوئى وأن الضوء الوحيد المؤثر على حدوث الانتحاء الضوئى هو اللون الازرق وجزء من الاشعة فوق البنفسجية ولذلك فان الجزء الفعال فى الضوء العادى هو اللون الازرق وجزء من الاشعة فوق البنفسجية، وأذا استخدمت جميع ألوان الضوء العادى عدا النوعين المذكورين أخيرا من الضوء فانه لن يحدث أى انتحاء ضوئى.

من المعروف أنه لكى يحدث للضوء تأثير فى النبات فلا بد أن يمتص أولا ويحدث امتصاص للضوء فى النبات بواسطة الصبغات والصبغة المسئولة عن الانتحاء الضوئى الموجب للساق أو قمة الغمد هى ليست صبغة الكلوروفيل حيث أن صبغة الكلوروفيل تمتص بشدة

كل من اللونين الأحمر والأزرق بينما يمتص الضوء الأزرق فى هذه الحالة ولذلك يعتقد أن الأمتصاص يحدث بواسطة صبغات الكاروتين والفلافين ومنها الريبوفلافين.

كيف يؤثر الاوكسين على خلايا النبات لحدوث الاستطالة:

من المعروف أنه فى الحشرات وبعض الحيوانات الاخرى أنه لكى يحدث نمو فلابد للحشرات من أن تنسلخ وقد يحدث عدة انسلاخات لكى تتمكن من الكبر فى الحجم. أما فى حالة الخلايا النباتية فان كل خلية يكون لها جدار خلوى سميك نسبيا وصلب نسبيا وبذلك يمنع الخلية من التمدد أو الاستطالة ولكن من المعروف أن خلايا النبات تستطيل ومعنى ذلك أنه لابد من حدوث تغيرات فى تركيب الجدار الخلوى لكى يسمح باستطالة وتمدد الخلايا.

ويمكن تمثيل هذه الحالة بواسطة بالون، فعند نفخ هذا البالون الى أقصى حد يمكن عمل زيادة فى حجم هذا البالون زيادة على الحد المعتاد وذلك بمعاملة جدار البالون بأى مذيب عضوى مناسب يساعد على تمدد جدار البالون وبذلك تكبر البالون فى الحجم دون نفخ للهواء وهذا مايحدث أيضا فى حالة الخلية النباتية حيث أن الاوكسينات هامة وضرورية لزيادة حجم واستطالة الجدر الخلوية. وقد أمكن اثبات ذلك كما هو معروف انه باستخدام مكعب من الآجار به أوكسين ووضعه على قمة الساق أو الغمد بعد ازالة الجزء القمى فان الساق يحدث له نمو باستطالة خلاياه وقد وجد أن استطالة الخلايا فى النبات وكبرها فى الحجم ترجع الى حالتين هما :

١ـ ترجع لوجود ضغط الانتفاخ turgor pressure وهو تمدد رجعى.

٢ـ ترجع لوجود مطاطية لجدار الخلية extensibility of cell wall .

والمطاطية لها نوعين فى الخلية:

أ ـ elastic extensibility وهى عبارة عن مطاطية رجعية reversible أى مثل الأستيك يتمدد ثم ينكمش.

ب ـ plastic extensibility وهى عبارة عن مطاطية غير رجعية irreversible أى يتمدد الجدار ولاينكمش مرة أخرى.

وقد وجد أن الاوكسينات تأثيرها على جدار الخلية هو من النوع البلاستيك(غير الرجعية). وباجراء تجارب على ذلك بقتل غمد الريشة ثم اختبار قدرته على المطاطية فيكون له قدرة محدودة على المطاطية ولكن عند معاملة الغمد بالاوكسين ثم قتله واختبار المطاطية تحدث مطاطية بدرجة كبيرة واضحة عنه فى الحالة الاولى. أمّا اذا قتل الغمد وعومل بالاوكسين بعد قتله فانه أيضا يكون ذو مطاطية الاّ أنها مطاطية محدودة. ومن ذلك يتضح أن المطاطية موجودة

فى الخلايا الميتة لكن معاملة الخلايا الحية بالاوكسين ثم قتلها يزيد بدرجة كبيرة جدا المطاطية ومن ذلك يتضح أن وجود الاوكسين فى الخلية الحية هام لحدوث المطاطية بدرجة ملحوظة. وغير معروف حتى الآن كيف يحدث ذلك بالتفصيل.

وقد ثبت أن للأوكسين دور فى تنشيط الأنزيمات المسئولة عن تكوين السيليلوز فى أثناء آستطالة الخلية لتتكون جزيئات السيليولوز الجديدة التى ستحل محل الفراغات الموجودة فى الجدار الجديد الرقيق. كما وجد أيضا للأوكسين تأثير فى تكوين أنواع معينة من RNA وأن هذه المركبات الاخيرة هامة فى تكوين البروتين ومنه البروتين اللازم للانزيمات حيث أنه من المعروف أن جزء كبير جدا من كل انزيم عبارة عن بروتين ولذلك فهو لازم أيضا لتخليق البروتين الذى يتكون منه مضخة أيونات الايدروجين الموجودة فى الغشاء البلازمى.

التركيب الجزيئى وعلاقته بنشاط الاوكسينات:

من المعروف أن اندول حامض الخليك يتوفر فيه خصائص معينة من ناحية تركيبه فهو أولا مركب حلقى وثانيا يحتوى على روابط مزدوجة غير مشبعة وثالثاً أنه حامض يحتوى على مجموعة كربوكسيل ورابعا أنه مركب حلقى له سلسلة جانبية. وقد دعى ذلك كثير من علماء فسيولوجيا النبات الى تجربته وحصر كثير من المركبات الاخرى التى لها نفس الخصائص وكذا المواصفات من ناحية التركيب الجزيئى.

وقد اختبرت هذه المركبات التى فيها الخصائص السابقة وذلك لتقدير كفاءتها من ناحية نشاطها كأوكسينات وذلك باختبارها على غمد الريشة لنبات الشوفان وقياس درجة الانحناء فى حالة هذه المركبات ونتيجة لذلك الحصر لهذه المركبات أمكن تحديد ٥ مجاميع رئيسية من المركبات وكل مجموعة تحتوى على عديد من المركبات وهذه المركبات هى(شكل ٩٢):

١ـ **مشتقات الفينوكسى** Phenoxy:

ومن أمثلتها 2,4-Dichloro phenoxyacetic acid (2,4 -D)

٢ـ **مشتقات الاندول** Indole:

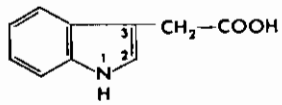
وهو مركب حلقى به روابط غير مشبعة ومثال ذلك أندول حامض الخليك IAA

وجد أن زيادة عدد ذرات الكربون فى السلسلة الجانبية يقلل من كفاءة المركب ولذلك نجد أن اندول حامض البيوتريك أقل كفاءة من IAA.

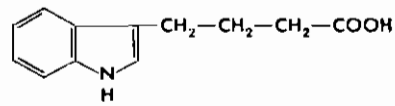
٣ـ مشتقات البنزويك Benzoic Acid

ومنها 2,6 - dichlorobenzoic acid

الاندول Indoles

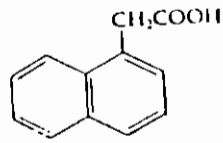


3-Indoleacetic acid (عال النشاط)



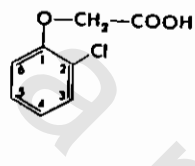
3-Indolebutyric acid (أقل نشاط)

النفثالين Naphthalene acids

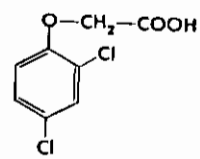


α -naphthalene acetic acid

الفينوكس Chlorophenoxy

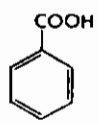


2-chlorophenoxyacetic acid (فعال)

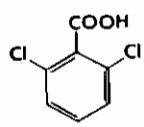


2,4-dichlorophenoxyacetic acid (زائد الفاعلية)

حامض البنزويك Benzoic acids

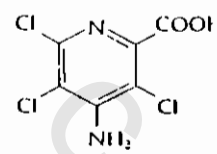


Benzoic acid (غير فعال)



2,6-dichlorobenzoic acid (فعال)

حامض بيكولينك Picolinic acid



4-amino-3,5,6-trichloropicolinic (tordon) acid (tordon or pichloram)

(شكل ٩٢): التركيب الجزيئى لمنظمات النمو المختلفة.

٤ـ مشتقات النفثالينNaphthalene

ومنها مركب نفثالين حامض الخليكNaphthalene acetic acid

٥ـ مشتقات حامض البيكولينيكPicolinic acid

وأهم مركب فى هذه المجموعة هو4- Amino ـ 3,5,6- trichloropicolinic acid

وعامة فان جميع المركبات المذكورة سابقا تعتبر أوكسينات تركيبية أى صناعية عداIAA . وعامة فان عدد الاوكسينات التركيبية كبير جدا وهى المستعملة عادة فى الاستعمالات الاقتصادية فى علوم البساتين والمحاصيل ولكن عدد الاوكسينات الطبيعية قليل جدا. وأهم الاوكسينات الطبيعية هى بالطبعIAA .

طرق تقدير تركيز الاوكسينات:

يوجد طرق كثيرة وأهمها ما يأتى:

١ـ طريقة Went Avena Coleoptile Method :

يستعمل فى هذه الطريقة غمد الريشة لنبات الشوفان النامى فى الظلام. وفى الحقيقة أول من عمل هذه الطريقة هوWent ولذلك سميت باسمه. يستعمل غمد الريشة ويتم عمل قطع للجزء الطرفى من الغمد وتسمى بعملية القصل decapitation (عملية ازالة القمة النامية للريشة) ثم يترك الغمد فترة ويعاد قطع بضع ملليمترات طرفية مرة أخرى وبذلك يتوقف الغمد عن الاستطالة تماما. ثم يوضع مكعب من الآجار ذو حجم معين به الاوكسين على أحد جوانب الغمد فان الغمد ينحنى أثناء نموه على الناحية الأخرى. وقد استعملت هذه الزاوية كمقياس لمقدار التركيز للاوكسين وسميت الوحدة بالوحدة الشوفانية. والوحدة الشوفانيةAvena unit (AU) تساوى التركيز من الاوكسين الذى يسبب زاوية مقدارها ١٠ درجة مئوية فى ٩٠دقيقة فى درجة حرارة ٢٥م ورطوبة نسبية ٩٠٪. يمكن معرفة تركيز الأوكسين بعمل تركيزات معلومة ورسم منحنى قياسىstandard curve يمكن منه معرفة تركيز الأوكسين (شكل ٨٥) .

٢ـ طريقة النمو الطولى:

فى ذلك يقدر النمو الطولى للاجزاء الشاحبة أيضا ويستعمل فى ذلك السويقة الجنينية لعباد الشمس وساق البسلة حيث تغمر فى المحلول وبعد زمن معين تقاس وتقدر درجة الاستطالة. ولتقدير التركيز يجرى أيضا عمل تركيزات معروفة وبوضع هذه القطع النباتية فيها وتقدر الاستطالة فى كل حالة ويرسم لذلك منحنى ومن المنحنى يمكن الاستدلال على التركيز

المجهول.

٣ـ طريقة ساق البسلة المشقوقة Split Pea Stem Test :

فى هذه الطريقة يستعمل أجزاء من سيقان نباتات بسلة موضوعة فى ظلام ثم يؤخذ الجزء تحت طرفى ويكون طول الجزء حوالى ٥سم ثم يشق هذا الجزء الى نصفين لمسافة ٣سم فقط ثم توضع فى ماء مقطر لبضع ساعات فيحدث انفراج للنصفين المشقوقين وبعد ذلك تنقل من الماء المقطر وتوضع فى محلول الاوكسين المراد تقدير تركيزه ففى الاوكسين يحدث انحناء للداخل لكل جزء من الشقين كما فى الرسم ودرجة الانحناء تتناسب طرديا مع درجة تركيز الاوكسين. وتقدير التركيز من المنحنى كما فى التجارب السابقة(شكل ٨٥).

٤ـ طريقة Paper Chromatography

وThin Layer Chromatography :

يوضع المحلول المراد اختباره على الورق أو علىthin layer وتستخدم مذيبات معينة وبعد نهاية التجربة تستخدم صبغات معينة للكشف عن الاوكسين. ومن هذه الصبغاتsalkowski reagent وهذه الصبغة عبارة عن كلوريد حديديك حامضى.acidified ferric chloride وأيضا يمكن استعمالErlich reagent حيث أن هذه الصبغات تصبغIAA بألوان معينة وكلما زاد تركيز اللون كلما دل ذلك على زيادة تركيزIAA أو الاوكسين.

٥ـ الطرق اللونية باستخدام جهاز Ultra Violet Spectrophotometer :

عند استخلاص أوكسين نباتى وتنقيته تماما(لان هذه الطريقة لاتصلح على الاطلاق الا اذا كان نقى تماما) ويمكن اذابة هذا الاوكسين النقى فى مذيب ويفحص بواسطة الجهاز. ويمكن التعرف على تركيزه، بقياس درجة الامتصاص للاشعة الفوق بنفسجية عند طول موجة ٢٨٠ نانوميتر(لانها عندها يمتص حامض الخليك الأشعة)، من منحنى قياسى.

٦ـ طريقة Gas Chromatography :

وتعتبر هذه من أدق الطرق حيث ان المشتق المتطاير للاوكسين أو الـIAA يمكن فصله عن الشوائب الموجودة فى مستخلص الاوكسين وذلك برفع درجة الحرارة بدرجة كبيرة ذاتيا بداخل الجهاز ويحدث ذلك الفصل عن طريق مرور المشتق المتطاير فى غاز عمودcolumn به مجموعة من المركبات معينة وهذه المواد تمتص الاوكسين وأيضا تمتص كل شائبة من الشوائب ولكن تمتص الاوكسين على حدة وفى زمن معين وأيضا كل شائبة على حدةdifferentially absorb hormones and impurities ومن المنحنىchart الذى يرسم

تلقائيا بواسطة الجهاز يمكن التعرف على وجود الأوكسين وأيضا تركيزه. حيث أنه يوجد فيه شكل ٨ على مسافة معينة من بدء الأختبار.

٧ـ طريقة High Pressure Liquid Chromatography:

يستعمل فى هذه الحالة محلول مضغوط من الاوكسين والشوائب يمر عبر عمودcolumn يحتوى على أنواع مختلفة من المركبات التى تدمص الاوكسين والشوائب لتفصلهم عن بعضهم differentially adsorb hormones and impurities وفى هذا الجهاز لانحتاج الى درجة الحرارة المرتفعة.

وفى كلا الطريقتين الاخيرتين لان كل من الاوكسين والشوائب تأخذ أزمنة مختلفة لتمر عبر المواد الموجودة فى العمود column فأنها تفصل عن بعضها ولذلك فان الاوكسين يكون فى حالة نقية ويقاس مباشرة بالجهاز وفى هذه الحالة فان يوجد جزء من الجهاز يسمى detector بعد العمود مباشرة ليقيس تركيز الاوكسين. وهو فى حالة IAA يقيس درجة الفلورة flourescence عند تعريض المحلول لأشعة فوق بنفسجية عند طول موجة معينة وهى nm٢٨٠.

التأثيرات الهامة للاوكسينات وبعض التطبيقات الاقتصادية لها

للاوكسينات تأثيرات كثيرة على النباتات الزهرية وأهمها مايأتى:

١ـ استطالة الخلايا: Cell Elongation

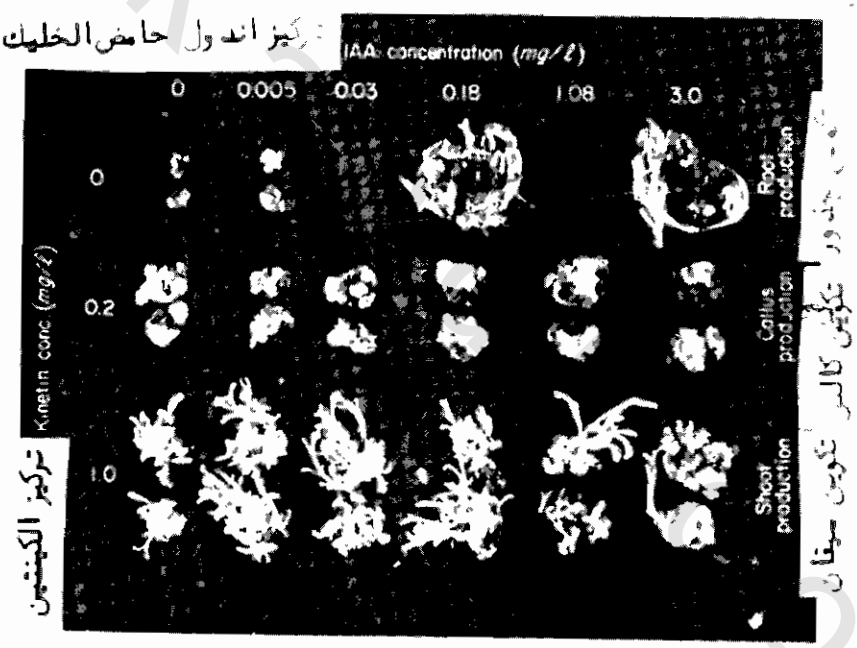
من المعروف أن الاوكسينات تسبب استطالة للخلايا وكبرها فى الحجم حيث تؤثر على الجدار الخلوى. وقد وجد علاوة على ذلك أنها عامل فعال فى تكوين mRNA وأنه لابد من وجود الاوكسين لكى يتكون هذا الحامض النووى بحالة عادية ومن المعروف أن هذا الحامض النووى مع الانواع الاخرى تشترك فى تخليق البروتين والذى يلزم تكوينه بدرجة واضحة لكى يملأ الخلية ولاتصبح الخلية خالية فيها جزء كبير فارغ نتيجة لتمدد الجدار وعدم تخليق بروتين جديد. ومن المعروف أن تخليق البروتين يلزم له مباشرة وجود السيتوكينينات أى أن تأثير الاوكسين على تخليق البروتين يكون بطريقة غير مباشرة وذلك عن طريق تحكمه فى تخليق RNA.

٢ـ انقسام الخلايا: Cell Division

من المعروف أن الاوكسينات تأثيرها الرئيسى هو على استطالة الخلايا ولكن يكون لها دور أيضا فى انقسام الخلايا وفيما يلى حالات كثيرة تثبت ذلك:

أ ـ لقد وجد فى تجارب Skoog and Miller أن وجود كل من الاوكسين والسيتوكينين هام لحدوث انقسام الخلايا وتكوين الكالس أو تكوين جذور أو تكوين سيقان(مجموع خضرى) ومعنى ذلك أنه يوجد interaction بين الاوكسينات والسيتوكينينات لتحدث النموات السابقة (شكل ٩٣).

ب ـ من المعروف والثابت الآن أن التغليظ الثانوى الذى يحدث فى الاشجار فى فصل الربيع هو نتيجة لوجود الاوكسينات وأيضا الجبريللينات. فمن المعروف أنه فى كثير من النباتات والأشجار تحدث فترة سكون للاشجار وفى بعض الانواع تتساقط الاوراق تماما وذلك فى النباتات متساقطة الاوراق حيث يكون نشاط النبات تقريبا معدوم. وعند حلول الربيع يحدث نشاط للبراعم



(شكل ٩٣): تأثير السيتوكينينات والأوكسينات على نمو أعضاء النبات.

الكامنة وتبدأ فى النمو وهى مراكز نشطة لتخليق الاوكسينات حيث تنتقل الاوكسينات من هذه البراعم الى الافرع والسيقان ومن المعروف أنها مسئولة عن النشاط لخلايا الكامبيوم وأنها أساسية لتكوين وتشكل خلايا نسيج الخشب بينما الجبريللينات تنشط فى ذلك الوقت أيضا ولكنها هى المسئولة عن تكوين وتشكل خلايا اللحاء. وكما سبق أن درسنا أن التغليظ الثانوى ينتج عنه خشب ثانوى ولحاء ثانوى وهذه الحالة من الوجهة التشريحية البحتة ولكن من الوجهة الفسيولوجية الحديثة أن الاوكسين هو المسئول عن تكوين وتشكل نسيج الخشب وأن الجبريللينات هى المسئولة عن تكوين وتشكل خلايا اللحاء. وقد أمكن اثبات ذلك كل على حدة باختبار تأثير الاوكسينات على حدة واختبار تأثير الجبريللينات على حدة وذلك خارج النبات وذلك باستعمال مزارع الأنسجة.

جـ ـ أنواع التطعيم المختلفة تعتبر أيضا حالة تطبيقية لوجود الاوكسين. فمن المعروف فى كثير من أشجار الفاكهة يستخدم أصل ويكون له جذور، ويستخدم هذا الاصل لان له مميزات لاتوجد أو لا تتوفر فى الطعم ومثال ذلك مقاومة الاصل للامراض أو له مميزات لاتوجد أو لاتتوفر فى الطعم. وعن وضع الطعم على الأصل فإنه ضرورى لنجاح عملية التطعيم أن يتكون فى منطقة الإتصال بين الأصل والطعم أنسجة وعلى الأخص وبالضرورة وجود أنسجة وعائية أى تحتوى على كل من نسيج الخشب واللحاء لكى يكون التوافق تام بين الأصل والطعم. وهذه الحالة أيضا تثبت أن للأوكسينات فيها دور كبير حيث تنتقل الأوكسينات من البراعم والقمم النامية وتنتقل قطبيا إلى أسفل فى مكان الالتحام بين الأصل والطعم لتساعد على تكوين وتشكل خلايا الأنسجة الوعائية.

د- من المعروف أن كثير من العقد والتورمات التى تحدث للنبات تقع تحت تأثير الأوكسينات الطبيعة فمن المعروف أنه لتكوين العقد الجذرية فى جذور النباتات البقولية فإنه يوجد نشاط كبير ملحوظ فى أماكن هذه العقد للأوكسينات الطبيعية وأهمها IAA. وأيضا فى الحالة المرضية لكثير من النباتات مثل التفاح والعنب وعباد الشمس ألخ والتى تتسبب عن البكتيريا *Agrobacterium tumefaciens* حيث تسبب هذه البكتيريا المرض المعروف crown gall أى التدرن التاجى حيث يلاحظ فى منطقة النبات عند سطح التربة وجود أورام تصل إلى حجم كبير فقد تصل إلى قطر ٨-١٠سم وقد تزيد. وأنه فى هذه المناطق يكون نشاط IAA كبير جدا وملحوظ عنه فى الأجزاء الأخرى فى نفس هذه المنطقة فى النباتات السليمة. تنطبق نفس القاعدة على العقد الجذرية root knots التى تتسبب عن النيماتودا nematodes وهى المسئولة عن حدوث العقد والتدرنات الكثيرة التى توجد على الجذور والمسبب لذلك هى أنواع من النيماتودا تتبع الجنس *Meloidogyne* حيث وجد أن فى مناطق هذه العقد نشاط كبير

واضح لـ IAA وذلك بالمقارنة بالمقارنة بالجذور السليمة.

هـ – تكوين الجذور على العقل: فمن المعروف أنه فى كثير من النباتات الإقتصادية نلجأ إلى زراعة هذه النباتات وذلك بواسطة العقل كما يستعمل كثيرا فى نباتات الفاكهة وبعض نباتات الخضر ونباتات الزينة وبعض أشجار الغابات فقد وجد أن غمر العقل الساقية وقد تكون أيضا عقل ورقية كما فى بعض نباتات الزينة فى محلول مخفف من الأوكسينات ويمكن أيضا بدلا من الغمر فى المحاليل يمكن معاملة العقل بمسحوق من الأوكسين، وعامة فهذه طرق مختلفة للمعاملة وتستعمل هذه المعاملات المختلفة لتشجيع تكوين الجذور العرضية على العقل الساقية وبالتالى يساعد ذلك فى نجاح عملية التعقيل والزراعة بالعقل. فقد وجد أن الأوكسينات تساعد على تنشيط خروج الجذور العرضية وبالتالى سرعة خروجها وهذا عامل محدد هام فى نجاح الزراعة بالعقل. حيث أن التأخير فى خروج الجذور العرضية للعقل بعد زراعتها ينتج عنه جفاف العقلة وموتها. وعند خروج الجذور العرضية بكمية كافية وبسرعة ملائمة فإن ذلك يساعد على اتصال العقلة الساقية بالتربة اتصال سليم عن طريق الجذور وينتج عن ذلك نبات عادى نتيجة لسرعة خروج الجذور العرضية. وقد وجد فى كثير من الحالات أن النباتات التى يتم اكثارها بالعقل يمكن فيها نجاح هذه العملية إلى درجة أكبر عند معاملتها بالأوكسينات ومن أهم الاوكسينات المستعملة فى هذه الحالة اندول حامض البيوتريك ونفثالين حامض الخليك.

وقد وجد فى بعض الحالات أن معاملة العقلة الساقية بمخلوط من أكثر من أوكسين يساعد بدرجة كبيرة جدا على كفاءة خروج الجذور العرضية عنه اذا استعمل أحدهما فقط. ومثال لذلك فى العقل الساقية لنبات camellia فإن معاملة العقل الساقية بمخلوط من اندول حامض البيوتريك مع نفثالين حامض الخليك فإن ذلك يساعد على خروج الجذور بدرجة كبيرة. وهذا لايعنى أن أى نبات يمكن أن نزرعه بالعقلة بعد معاملتها بالأوكسينات فإن كثير من النباتات التى لاتكون الجذور العرضية بسهولة ولاتنجح فيها عملية التعقيل تماما فإن المعاملة بالأوكسينات لاتفيد أيضا. وقد وجد فى حالات أيضا عكس ماسبق أن معاملة العقل الساقية والتى تكون الجذور العرضية بكفاءة عالية نسبيا بواسطة أوكسين فإن ذلك يقلل من كفاءة تكوين الجذور العرضية. والتعليل لذلك فى هذه الحالة الأخيرة أن العقل الساقية تحتوى على تركيز من الاوكسين إلى حد ما مناسب وأن اضافة كمية أخرى من الاوكسينات قد تسبب تأثير عكسى. معنى ذلك أنه عند استعمال الاوكسينات فى الزراعة بالعقل لابد أن نكون على علم بفاعلية الاوكسينات فى تكوين الجذور العرضية للنبات المراد زراعته.

٣- ظاهرة السيادة القمية Apical Dominance :

وهذه الظاهرة تحدث فى النباتات ذوات الفلقتين حيث نجد أن البرعم الطرفى يكون نشيط ويمنع هذا البرعم نمو البراعم الابطية والموجودة أسفله لمسافة ما وكلما زادت هذه المسافة كلما كان ذلك دليل على زيادة كفاءة ظاهرة السيادة القمية وعند إزالة القمة النامية لهذا الساق أو الفرع فإن البراعم الابطية الكامنة الموجودة أسفلة تنمو فى تتابع هرمى. وقد وجد أنه عند إزالة القمة النامية ونضع مكانها مباشرة عجينة لانولين lanolin بها تركيز مناسب من IAA فإن نمو البراعم الابطية يتوقف أيضا فى هذه الحالة (عجينة لانولين عجينة تشابه الفازلين إلا أنها غير سامة للنبات فى حين أن الفازلين عند وضعه على القمم المقطوعة يسبب تأثير ضار للنبات)(شكل ٩٤).

(شكل ٩٤): ظاهرة السيادة القمية فى النبات.

أ - فرع عادى وعدم نمو للبراعم الأبطية.

ب - فرع أزيلت قمته ونمو للبراعم الأبطية.

جـ - مكعب آجار به أوكسين وضع على القمة المقطوعة وعدم نمو للبراعم الأبطية

والتعليل للظاهرة السابقة أن البرعم الطرفى نشط ويكون كميات كبيرة من الاوكسينات تفرز وتنتقل قطبيا إلى أسفل حيث تنتقل إلى البراعم الابطية الموجودة إلى أسفل وحيث أن هذه البراعم الابطية تخلق اوكسينات ويدخل إليها علاوة على ذلك أوكسينات من البرعم القمى فنتيجة لذلك يزداد تركيز الاوكسينات فى هذه البراعم الابطية عن الحد المناسب فتمنع نموها ونتيجة لذلك تحدث ظاهرة السيادة القمية.

وقد أمكن استعمال هذه الظاهرة اقتصاديا فى حالات كثيرة جدا منها:

أ- تخزين درنات البطاطس بكفاءة عالية حيث أن من المعروف أن درنة البطاطس هى عبارة عن ساق وعليها عيون وكل عين به برعم خضرى أو أكثر وأنه فى الظروف العادية الغير مناسبة تماما للتخزين فإن هذه البراعم تنمو وتنبت الدرنة ونتيجة لنمو هذه البراعم وتكوينها لنموات ساقية فإنها تستهلك النشا الموجود داخل درنات البطاطس وذلك مما يقلل من القيمة الاقتصادية للبطاطس حيث نجد فى نهاية مدة التخزين أن هذه البطاطس النابتة عديمة القيمة الاقتصادية تماما ولايمكن بيعها ونتيجة لذلك فقد أمكن رش درنات البطاطس بأوكسين اندول حامض البيوتريك أو نفثالين حامض الخليك وقد أمكن بذلك تخزين البطاطس لمدد تتفاوت من سنة إلى ٣ سنوات دون أى نمو وإنبات للبراعم وبذلك تكون القيمة التسويقية والإقتصادية للبطاطس بعد التخزين كبيرة.

ب- فى كثير من نباتات الفاكهة وخاصة التفاح وحيث يزرع فى المناطق الباردة جدا نجد أن النمو المبكر للبراعم الساكنة يكون له تأثير ضار على النبات حيث تكون درجة الحرارة منخفضة ويتكون الصقيع الذى يقتل النموات الخضرية الناتجة من هذه البراعم وبذلك فإنه من المفيد جدا تأخير نمو هذه البراعم حتى يحل جو أكثر دفئا نسبيا ولايتكون صقيع وفى هذه الحالة ترش الأشجار بنفثالين حامض الخليك أو بالـ 2,4-D وذلك يساعد على تأخير نمو البراعم ونموها بعد حلول فترة دفء نسبيا أو فترة أقل برودة نسبيا.

ألا أن النظرية الحديثة نسبيا فى حالة السيادة القمية أنه يوجد أيضا تداخل بين عمل الاوكسين من ناحية تنشيط نمو البراعم والسيتوكينيات التى تصل البراعم السفلية فأنها تضاد وتثبط عمل الاوكسينات ومثال ذلك مرض مكنسة الساحرة.

٤- سقوط الأوراق Leaf Drop والأزهار والثمار الصغيرة:

من المعروف أن الورقة تظل ملتصقة بالساق حينما تكون عمليات التحول الغذائى فيها نشطة وتتكون الاوكسينات الطبيعية بتركيز كبير فى الورقة أكثر مما هو موجود الساق ويستمر انسياب الاوكسينات من الورقة إلى الساق وبذلك تظل الورقة متصلة بالساق بشدة. أما فى

حالات ضعف الورقة وقلة الكفاءة فى عمليات التحول الغذائى ينتج عنه قلة فى تكوين الاوكسينات وبالتالى يكون تركيزها مساوى أو أقل من تركيزها فى الساق ونتيجة لذلك يتكون عند قاعدة الورقة عند مكان اتصالها بالساق منطقة مختلفة فى تركيبها التشريحى وتعرف هذه المنطقة بمنطقة الانفصال وهى تعتبر نقطة الضعف فى مكان اتصال الورقة بالساق ونتيجة لذلك فإنه عند أى اهتزاز خفيف للورقة تسقط من الساق مباشرة. ويمكن تطبيق ذلك أيضا على الأزهار والثمار.

ويمكن استخدام هذه الظاهرة اقتصاديا وتوفير آلاف من الجنيهات لكثير من مزارعى الفاكهة برش نباتات مثل البرتقال والتفاح بأوكسينات معينة مثل 2,4-D أو ماشابهها وذلك بتركيزات بسيطة نسبيا فإن ذلك يمنع تساقط الأوراق وتساقط الثمار قبل نضجها فتظل الشجرة محملة بجميع الثمار وجميع الأوراق حيث أنه من المعروف أنه كلما كان عدد الأوراق الحية السليمة كبير كلما كانت كفاءة التخليق للمركبات وتكوين الثمار أكبر. وعلاوة على ذلك فى النباتات السابقة فإنه فى بعض الأحيان يحدث النضج مبكرا نسبيا لجزء من المحصول ويكون صاحب حدائق الفاكهة غير مستعد لجمع هذا المحصول فإنه يفضل جمعه مرة واحدة لتقليل تكاليف الجمع ويحدث ذلك فى الدول الغربية بالذات فإن رش النباتات السابقة بالأوكسينات المناسبة يساعد على عدم تساقط الثمار وجمعها فى مدة واحدة فى زمن متقارب نسبيا.

يمكن استغلال هذه الظاهرة بطريقة عكسية فمن المعروف أنه توجد مضادات للأوكسينات antiauxins وهذه المركبات فائدتها أنها تضاد عمل الاوكسينات وتلغى تأثيرها وبالتالى فإنها عكس ماسبق عند رشها على النباتات تساعد على سقوط الأوراق، ومن هذه المضادات المركبات trans cinnamic acid وأيضا2,4,6-trichlorophenoxyacetic acid (2,4,6-T).

ويمكن تطبيق هذه الظاهرة اقتصاديا فى حالات كثيرة وأهمها الجمع الآلى لشعر القطن حيث ترش النباتات بعد تمام تفتح اللوز وتكوين الشعر تماما بواسطة مضادات الاوكسينات فإن ذلك يسبب سقوط أوراق نباتات القطن تماما ويصبح نبات القطن عبارة عن ساق وفروع ولوز متفتح به شعر القطن وبذلك تسهل عملية الجمع الآلى للقطن بواسطة الآلات فتلتقط الشعر من اللوزة آليا. ولكن فى وجود الأوراق فإن الأوراق وخاصة الجافة ستلتصق بشعر القطن ويصبح القطن عديم الجدوى تماما وليست له أى قيمة اقتصادية. وتسمى هذه المركبات التى تسبب تساقط للأوراق بالـ defoliants أى المسببة لتساقط الأوراق.

٥- خاصية الاختصاص فى قتل النباتات Selectivity وعلاقتها بمبيدات الحشائش Herbicides:

يعتبر من أوائل المركبات التى اكتشفت كمبيد للحشائش وكان له خاصية اختيارية فى قتل النباتات دون الأخرى هو حامض الكبريتيك حيث وجد أنه لايؤثر على نباتات الحبوب ولكنه يسبب موت للنباتات ذات الأوراق العريضة ولكن لايستعمل هذا الحامض نتيجة لتأثيره الضار على النباتات والإنسان والحيوان.

وابتداء من سنة ١٩٣٩ وعند بداية الحرب العالمية الثانية ابتدأ العلماء فى الدول المختلفة ولأغراض عسكرية وكان فيها سرية تامة كانوا فى احتياج لإنتاج منظمات للنمو نباتية لها اختيارية فى السمية والقتل فى النباتات. وقد أمكن بالفعل إنتاج المركبين هما MCPA ومركب 2,4-D وقد اكتشفا أثناء الحرب، ولكن بعد إنتهاء الحرب أمكن استعمال 2,4-D على نطاق تجارى كمبيد للحشائش حيث أنه له اختيارية فى القتل حيث أنه يقتل النباتات ذات الفلقتين أى ذوات الأوراق العريضة ولايقتل النباتات ذوات الفلقة وهو يمكن أن يستعمل كمبيد حشائش فى حقول ذوات الفلقة. وبالرغم من أن 2,4-D مركب مبيد حشائش ألا أنه تنطبق عليه القاعدة الهامة للأوكسينات حيث أنه عند استعماله بتركيزات قليلة قد يفيد العمليات الحيوية للنبات أما فى تركيزات عالية نسبيا يسبب موت وقتل للنباتات. وماسبق يتضح أنه فى بعض المعاملات الزراعية المطلوبة فيستعمل محلول مخفف من 2,4-D بكفاءة عالية. وبالرغم من أن اكتشاف 2,4-D منذ حوالى ٥٥ سنة فأنه يعتبر أول مركب فعال واقتصادى اكتشف كمبيد حشائش أوكسينى اختيارى السمية فإنه حتى الآن لانعرف بالضبط كيف يقتل 2,4-D النبات. ولكن من المعروف أن 2,4-D مثله مثل أوكسين IAA يزيد أيضا من كفاءة تخليق الأحماض النووية والبروتينات مثل بروتينات الانزيمات وكذا البروتينات الموجودة من الغشاء البلازمى.

ومن المعروف أن تأثير 2,4-D يستمر لمدة أكبر من تأثير اندول حامض الخليك حيث أن 2,4-D غير قابل لان يتحلل بانزيم IAA oxidase كما أنه غير ممكن دخوله فى تفاعلات جانبية لتلغى تأثيره كما هو الحال فى IAA. ولذلك فإن 2,4-D يستمر لمدة أطول من مركبات IAA حيث يحدث فيها التغيرات السابق ذكرها.

ومثال آخر للمركبات الأوكسينية التى تستعمل كمبيدات حشائش ولها خاصية اختيارية هو المركب 2,4-dichlorophenoxybutyric acid حيث أن هذا المركب ترجع فاعليته إلى أنه يتحول إلى مركب 2,4-D حيث تحدث هذه العملية تبعا للنظرية المشهورة والتى درست

بالتفصيل فى الكيمياء الحيوية وهى الطريقة الشهيرة لهدم الاحماض الدهنية حيث ينتج عنه باستمرار النقص فى جزئ به ٢ ذرة كربون وهذه الطريقة تعرف باسم B-oxidation. فقد وجد أن جميع أو غالبية النباتات الزهرية تقوم بعمل هذا التفاعل وتحويل مشتق مركب البيوتريك إلى مشتق مركب حامض الخليك عدا نباتات عائلة واحدة فقط وهى العائلة البقولية حيث أن نباتات هذه العائلة غير قادرة على هدم هذا المركب وتحويله إلى مركب زائد السمية وهو 2,4-D ولذلك فأن النباتات البقولية لاتتأثر بهذا المبيد فى حين أن النباتات الأخرى تتأثر بهذا المبيد ولذلك فإنه مبيد ناجح ويستعمل بكفاءة عالية فى حقول نباتات العائلة البقولية (شكل ٩٥).

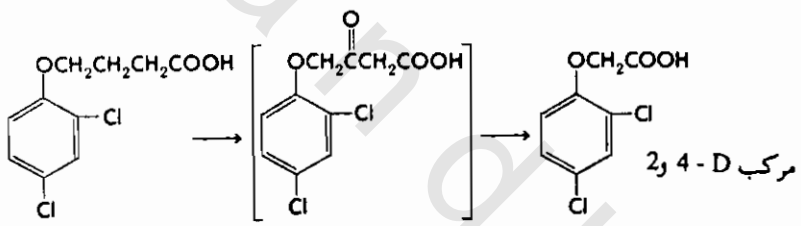
٦- نمو المبيض وتكوين الثمار بكريا:

من المعروف أنه لابد أن تحدث عملية التلقيح والإخصاب فى الغالبية العظمى من النباتات لكى تتكون الثمار. والثمار قد تتكون نتيجة لنشاط المبيض فقط كما فى الموالح والطماطم الخ. أو كما فى حالة بعض من النباتات حيث تتكون الثمار نتيجة لنشاط التخت كما فى الفراولة أو كما فى حالة الثمار الكاذبة ونتيجة لنشاط التخت والمبيض وذلك كما فى التفاح والكمثرى. ومن المعروف أن حبوب اللقاح تزيد من نشاط الهرمونات ومنها الاوكسينات بداخل مبيض الزهرة ليتحول إلى الثمرة ويوجد فى ذلك رأيين: أن حبوب اللقاح تحتوى على كمية كبيرة من الهرمونات ومنها الأوكسينات اللازمة لتنشيط المبيض؛ أو أن حبوب اللقاح بها مركبات معينة تساعد على تنشيط تخليق الأوكسينات وغيرها من الهرمونات اللازمة لنمو المبيض وتحوله إلى الثمرة. وبالطبع الرأى الثانى هو الصحيح.

وقد وجد فى حالة الطماطم أنه عند ازالة الاسدية تماما من الزهرة ورشها بمحلول نفثالين حامض الخليك فبالطبع فى عدم وجود حبوب لقاح فإن المبيض ينمو ويكّون الحجم العادى للثمرة وتكون ذات لون عادى طبيعى وذات مذاق طبيعى ألا أنها عديمة البذور. من ذلك يتضح أنه فى حالة الطماطم أن عملية تحويل مبيض الزهرة إلى ثمرة هى عملية تنشيط هرمونى بحتة. وقد وجدت نفس الحالة على تخت زهرة الشليك. فالتخت يوجد عليه أكينات أى ثميرات عديدة وكل أكين عبارة عن ثمرة صغيرة أى ثميرة، وفى حالة تلقيح وإخصاب الكرابل العديدة الموجودة على التخت تتحول إلى ثمار ويحدث تضخم التخت. أما فى حالة ازالة مبايض الأزهار من على التخت لايحدث نمو للتخت ويظل ضامر. وعند معاملة التخت بـB-naphthoxy acetic acid بعد ازالة مبايض الازهار فإن التخت ينمو تماما وبطريقة عادية ومن ذلك يتضح أن عملية التلقيح والاخصاب للكرابل الموجودة على التخت لازمة لنموه وأن هذه العملية راجعة إلى التنشيط الهرمونى البحت.

ومن المعروف أن النباتات التى تتكون ثمارها بكريا مثل البرتقال أبو سرة والجوافه البناتى والموز تحتوى مبايض أزهارها على تركيز عالى من الاوكسينات ولذلك لاتحتاج هذه المبايض إلى التلقيح والاخصاب. ومن المعروف أن تكوين الاوكسينات يحدث تنشيطه نتيجة لأحد ٣ حالات هى نتيجة للتلقيح يحدث تنشيط لتكوين الاوكسينات أو نتيجة للاخصاب أى اندماج النواة الذكرية مع نواة البيضة لتكوين البذور ونتيجة لذلك تتكون كمية كبيرة من الاوكسينات أو نتيجة لتكوين البذور فإنه تتكون كمية كبيرة من الأوكسينات.

ومما سبق يتضح أنه لايمكن فى جميع مبايض أنواع الازهار تحويلها إلى ثمار بل تحدث هذه العملية بكفاءة عالية فى بعض النباتات ولاتحدث فى النباتات الأخرى حيث أن النباتات الأخيرة لابد من حدوث عمليتى التلقيح والاخصاب لتكوين البذور وأيضاً لتكوين الثمار. وجد فى حالات أخرى أنه لايمكن انتاج الثمار بكريا فى وجود اوكسينات فقط ومثال لذلك ثمار بعض أصناف التفاح لابد من رش المبايض بكل من الاوكسين والجبريلين لكى تتكون الثمار بكريا ولكن فى حالات أخرى من أصناف التفاح يكفى الجبريللين.



مشتقات حامض الـ butyric

Acetic derivative (فعال)
مشتق حامض الخليك

(شكل ٩٥) : تكوين 2,4 - D من 2,4 - dichlorophenoxybutyric acid

الجبريللينات GBBERELLINES

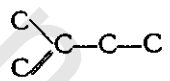
مقدمة تاريخية عن اكتشافها:

يرجع الفضل الى اكتشاف الجبريللينات الى العلماء اليابانيون حيث لاحظ مزارعو الارز اليابانيين أن بعض بادرات الارز تنمو بطول كبير جدا غير عادى بالنسبة للبادرات العادية وقد لاحظوا أيضا أن هذه البادرات تعطى نباتات طويلة لاتعطى أزهار بالكمية الكافية كما أنها لاينتج منها حبوب أو تتكون حبوب أرز ضامرة عديمة القيمة الاقتصادية. وقد اشتكى المزارعون من هذه الظاهرة كثيرا. وفى سنة ١٩٢٦ تمكن العالم اليابانى كوروساوا Kurosawa من اثبات أن هذه الحالة هنا حالة مرضية تنتج عن فطر اسمه *Fusarium moniliforme* وأن الطور الكامل لهذا الفطر يسمى *Gibberella fujikorei*. وقد أمكنه اثبات أن جراثيم هذا الفطر تحدث إصابة للبادرات وتحدث نفس الاعراض وقد سمى هذا المرض باسم foolish seedling disease مرض البادرة الحمقاء كما سمى أيضا Bakanae disease. وقد وجد هذا العالم علاوة على ذلك أنه عند تنمية هذا الفطر على بيئة سائلة ثم أخذ راشح هذا الفطر فى البيئة دون الهيفات أو الجراثيم فان هذا الراشح يمكن أن يحدث نفس الاعراض المرضية الأ أنه لسوء الحظ لم يتمكن من فصل المركب الفعال فى صورة نقية. تمكن Yabuta الياباني عام ١٩٣٥ من عزل مركب فعال يحدث نفس الاعراض السابقة وهو فى صورة بلورية نقية وسماه بالجبريللينgibberellin منسوبا الى اسم الفطر. وحيث أن جميع هذه الابحاث كانت تجرى فى معامل اليابان وبواسطة العلماء اليابانيون فان نشر هذه البحوث كان كله فى مجلات يابانية ولذلك لم يتنبه العلماء الغربيون الى هذه البحوث الأ بعد قيام الحرب العالمية الثانية وانتهائها ففى حوالى سنة ١٩٥٠ تنبه العلماء الغربيون لهذه البحوث القيمة وقد نشط كل من العلماء الامريكان والانجليز واليابانيون أيضا فى هذا الصدد حتى تمكن أحد العلماء الانجليز سنة ١٩٥٥ من عزل أول مركب فى العالم الغربى فى صورة نقية وأعطى تركيبه بالتفصيل الصحيح وقد كان هذا التركيب مخالفا الى حد ما للتركيب الذى حدده العلماء اليابانيون لهذا المركب وقد سمى العالم الانجليزى هذا المركب باسم حامض الجبريلليك gibberellic acid. وقد توالت البحوث بعد ذلك حيث أمكن عزل مركبات مختلفة للجبريللينات من فطر الفيوزاريم وأيضا من النباتات الراقية وفى فترة قصيرة نسبيا وصل عدد هذه المركبات الى أكثر من ٢٠ مركب وقد سميت هذه المركبات باسم gibberellin 1 (GA_1) و gibberellin 2 (GA_2) وكذلك gibberellin 3 (GA_3) وهكذا تسمى هذه المركبات بأعطاء أرقام حتى جبريللين٢٠ ولكن بتقدم طرق الفصل وطرق الكيمياء التحليلية فقد قفز هذا العدد الآن من مركبات الجبريللين الى أكثر من

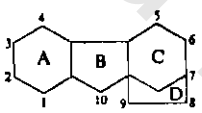
٥٠ مركب جبريللينى. وهذه المركبات لها هيكل أساسى واحد ولكنها تختلف فى موقع عدد الروابط المزدوجة الموجودة فى الجزىء وأيضا فى موقع مجموعة OH، وغيرها من المجاميع.

تعريف الجبريللينات:

الجبريللينات هى مركبات تسبب استطالة خلايا الساق السليم. ويوجد تداخل ملحوظ بين تأثير الاوكسينات والجبريللينات حيث أن كل منهما يسبب استطالة لخلايا الساق ولكن توجد فروق هامة بين هاتين المجموعتين من الناحية التركيبية للجزىء فان جميع مركبات الجبريللينات المكتشفة لها هيكل skeleton واحد أساسى ومشتقات مختلفة لهذا الهيكل وهذا الهيكل اسمه gibbane skeleton وهو مركب عديد الحلقات(٤ حلقات)(شكل ٩٦) بالاضافة الى ذلك أن تأثير الجبريللينات أساسا على النباتات السليمة ويكون تأثير الجبريللينات ضعيف على الاجزاء الساقية المقطوعة أو معدوم والعكس صحيح فى الاوكسينات حيث أنها تؤثر على أجزاء ساقية مقطوعة كما سبق شرحه فى الاوكسينات.



Isoprene unit (5-C)



gibbane حلقات جزيء

(شكل ٩٦): تركيب هيكل gibbane وتركيب isoprene unit

تؤثر الجبريللينات على النباتات العادية بدرجة بسيطة ولكن تأثير الجبريللينات على النباتات القزمية يكون عظيما حيث أنه من المعروف أنه فى نباتات الذرة والفاصوليا والبسلة و *Pharbitis* توجد سلالات عادية فى الطول ولكن توجد سلالات أخرى من هذه النباتات قزمية وقد وجد أن الاختلاف الوحيد فى بعض هذه الحالات هو نتيجة اختلاف فى جين واحد فقط بين النبات القزمى والنبات العادى وأن هذا الجين هو المسئول عن تكوين الجبريللين أو عدم تكوينه. والدليل على ذلك أنه عند استعمال نباتات قزمية ومعاملتها بمحلول الجبريللين فقط كمعاملة وحيدة فان هذه النباتات تستطيل لتصبح فى طول النبات العادى فمعنى ذلك أن الفرق بين السلالات الطويلة والسلالات القزمية فرق واحد هو أن السلالات الطويلة قادرة على تخليق الجبريللين والسلالات القزمية غير قادرة على تخليقه.

وقد وجد أن الجبريللينات المختلفة قد تختلف فى تأثيرها على النباتات المختلفة تبعا لتركيبها. وقد وجد بتحليل النباتات العادية والقزمية أن النباتات القزمية تحتوى على تركيز قليل من الجبريللينات بالمقارنة الى تركيزها فى النباتات عادية الطول ولكن هذه الحالة فى بعض النباتات القزمية ولكن فى بعض من النباتات القزمية الأخرى وجد أن تركيز الجبريللينات فى النباتات القزمية ونباتات عادية الطول تقريبا تركيز متساوى وعند تحليل أنواع الجبريللينات الموجودة فى النباتات القزمية وجد أنها تختلف عن أنواع الجبريللينات الموجودة فى النباتات العادية الطول ومن ذلك يتضح أن نوعية الجبريللين تؤثر أيضا على الاستطالة بمعنى أن بعض الجبريللينات يكون تأثيرها ضعيف أو معدوم والبعض الآخر ذو تأثير كبير واضح.

ومن ذلك يمكن القول أن تركيز الجبريللينات مهم لتحويل النباتات القزمية الى نباتات عادية الطول وأيضا نوعية الجبريللينات مهمة فى حدوث هذا التأثير. بالاضافة الى الفرقين الرئيسين بين الاوكسينات والجبريللينات كما سبق ذكره وهما الفرق فى التركيب والتأثير على النبات السليم أو المقطوع فانه توجد فروق رئيسية أخرى أهما مايأتى:

	أوكسينات	جبريللينات
١ـ الانتقال القطبى	نعم	لا
٢ـ تشجيع تكوين الجذور	نعم	لا
٣ـ تثبيط نمو البراعم الابطية أسفل البرعم الطرفى	نعم	لا
٤ـ التأثير على الاجزاء الساقية المقطوعة	نعم	لا
٥ـ حدوث epinasty (التحول من زاوية حادة إلى زاوية منفرجة فى وضع الأوراق على الساق)	نعم	لا

	أوكسينات	جبريللينات
٦ـ تشجيع انبات البذور وكسر طور السكون	لا	نعم
٧ـ تحويل النباتات القزمية الى نباتات عادية الطول	لا	نعم
وأيضا استطالة غمد الورقة للنباتات النجيلية		

تخليق الجبريللينات:

معظم المعلومات المعروفة عن تخليق الجبريللينات نتيجة للبحوث على المركبات شبه التربينية terpenoids وهذه المركبات عبارة عن مجموعة من المركبات لها تركب جزيئى مختلف الاّ أنها تشترك فى أن الوحدة الجزيئية لجميع هذه المركبات هى isoprene unit وهى عبارة عن مركب يتكون من ٥ ذرات كربون(شكل ٩٦). وقد وجد أنه بإستعمال خلات مشعة ينتقل هذا الاشعاع الى مركب mevalonic acid وينتقل الاشعاع بعد ذلك الى مركبات الجبريللين ويدل ذلك على أن الجبريللينات المختلفة تتكون منه. وفيما يلى ملخص لهذه الخطوات(شكل ٩٧):

١ـ يتحول mevalonic acid الى isopentenyl pyrophosphate

٢ـ يحدث اتحاد لاربع جزيئات من المركب الاخير ليتكون مركب geranyl geranyl pyrophosphate.

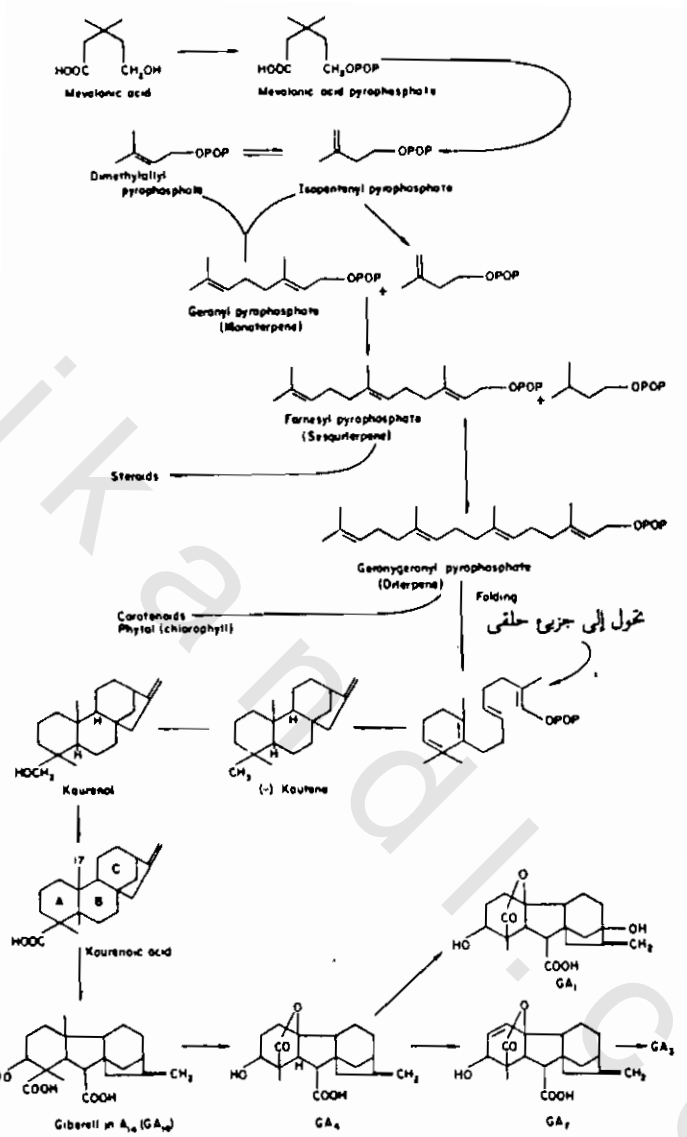
٣ـ يتحول المركب الاخير لتكوين مركب kaurine وذلك بأن يصبح المركب حلـقى أى يحدث له عملية cyclisation.

٤ـ يتحول kaurine الى kaurine-7-ol-19-oic acid أى إلى كحول ol ثم حامضoic.

٥ـ يتحول المركب الاخير لتكوين الجبريللينات وذلك بتكوين حلقة gibbane skeleton ثم حدوث خطوات أكسدة عديدة وادخال مجاميع ايدروكسيل أو كربوكسيل لتتكون الجبريللينات المختلفة.

ومن الملاحظ أن عملية تحويل الجبريللينات من مركب جبريللينى الى آخر يحدث بسهولة فى النباتات.

أمكن اثبات الخطوات الاولى فى عملية تخليق الجبريللين بواسطة مستخلصات من النباتات الراقية تحتوى على الانزيمات اللازمة لتحويل حامض الميفالونيك الى الكاورين. أمّا الخطوات التى تلى ذلك أمكن اثباتها باستعمال راشح فطر الفيوزاريوم الذى يحتوى على انزيمـات خاصة



(شكل ٩٧) : خطوات تخليق الجبريللينات

بتحويل الكاورين الى مركبات الجبريللين المختلفة وأيضا أمكن أثباتها فى مستخلصات النباتات الراقية.

كيفية التخلص من تأثير الجبريللينات:

من المعروف أن الجبريللينات عند وجودها بتركيزات كبيرة نسبيا لاتؤثر تأثير ضار على النباتات بينما العكس صحيح فى حالة الاوكسينات. وكذلك نجد أن سرعة تحول مركبات مثل IAA المعاملة بها النباتات تكون كبيرة وينتهى تأثيرها أو مفعولها فى النبات بعد وقت قليل نسبيا بينما فى حالة الجبريللينات فانه يستمر تأثيرها وفاعليتها لمدة أطول بكثير بالمقارنة بمركبات الاندول الاوكسينية ومن المعروف وكما سبق ذكره أنه توجد تفاعلات عديدة تقلل من تأثير وتركيز وفاعلية مركبات الأندول الأوكسينية كما سبق ذكره ولكن بعض هذه التفاعلات غير واضحة أو ملموسة فى الجبريللينات. من المعروف أن الجبريللينات ترتبط مع أنواع من السكريات وهذه المركبات تعرف باسمglycosides فمن المعروف أن الجبريللين يرتبط بالجلوكوز ليكون gibberellin-glucoside (شكل ٩٨) وينتج عن ذلك تثبيط لتأثير الجبريللين inactivation. وقد وجد أن الجبريللينات فى المحلول وفى وجود بيئة حامضية وخاصة مع درجات الحرارة العالية فان الجبريللين يتحلل الى ثلاثة مركبات وهى:

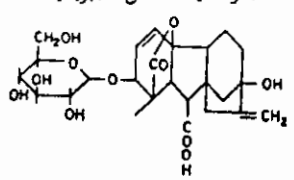
١ـ gibberic acid.

٢ـ allogibberic acid.

٣ـ gibberellinic acid.

المركب الأول عديم الفاعلية فى نشاطه كمركب جبريللينى أمّا المركبين الآخرين فان لهما نشاط ضعيف كمركبات جبريللينية.

جلوكسيد حامض الجبريلليك



(شكل ٩٨): التركيب الجزيئى للجلوكوسيد

أنواع الجبريللينات:

الجبريللينات على العكس تماما من الاوكسينات والسيتوكينينات ففى كل من السيتوكينينات والاوكسينات يوجد مركبات طبيعية ومركبات تركيبية ولكن فى الجبريللينات فانها كلها مركبات طبيعية ولذلك فان جميع الجبريللينات عبارة عن هرمونات نباتية.

وقد وجد أن الجبريللينات تختلف فيما بينها أساسا فى الروابط المزدوجة من حيث عددها ومكانها وأيضا مجموعات COOH و OH و CH_3 من حيث عددها ومكانها.

من أهم مركبات الجبريللين المستعملة فى الاغراض الزراعية هو مركب GA_3 والذى يسمى باسم حامض الجبريلليك gibberellic acid. حيث أن انتاج هذا الحامض يكون بكمية كبيرة وتكاليفه قليلة نسبيا وبذلك يمكن انتاجه بكميات كبيرة تفى بحاجة الاغراض التجارية وهذا بالاضافة أيضا الى أنه فعال كمركب جبريللينى. ولكن حديثا أمكن استخدام بعض من المخاليط من الجبريللينات لاغراض زراعية الا أن هذه المخاليط تكون مكلفة وباهظة التكاليف مثل مخلوط GA_4 و GA_7.

كما سبق القول الجبريللينات المختلفة تختلف فى تأثيرها فقد وجد أن GA_1 و GA_3 و GA_4 تسبب استطالة السويقة الجنينية السفلى لبادرات الخيار فى حين أن GA_8 ليس له أى تأثير فى ذلك. ومثال لحالة أخرى أيضا فقد وجد أن GA_7 يساعد على الازهار لنبات *Silene* فى حين أن GA_3 ليس له أى تأثير فى ذلك. وجد أيضا أن الاعمار المختلفة للنبات تتأثر بدرجات مختلفة بالمركبات الجبريللينية.

أماكن تخليق الجبريللينات فى النباتات:

تخلق الجبريللينات فى أماكن عديدة أهمها القمم النامية للسيقان والاوراق الصغيرة جدا leaf primordia التى تغطى القمم النامية، كما تتكون أيضا بكميات كبيرة نسبيا فى البذور أثناء تكوينها وأيضا أثناء انباتها كما تتكون فى الثمار أثناء تكوينها وكبرها فى الحجم كما توجد أيضا فى الجذور وقد وجد أن افرازات الجذور يمكن أن تحتوى على جبريللينات.

انتقال الجبريللينات:

الجبريللينات ممكن أن تنتقل فى أى اتجاه أى أنها لاتظهر خاصية الانتقال القطبى بمعنى أنها تنتقل من أعلى الى أسفل ومن أسفل الى أعلى وذلك بعكس الاوكسينات. كما وجد أيضا أنها تنتقل فى كل من نسيج اللحاء والخشب.

طرق تقدير الجبريللينات:

توجد طرق عديدة أهمها مايأتى:

١ـ طريقة النباتات القزمية Dwarf Plants:

فى هذه الطريقة تستعمل نباتات قزمية مثل الذرة أو البسلة حيث تعامل بالمركب المراد اختباره فاذا حدثت استطالة لهذه النباتات كان ذلك دليل على أن المركب جبريللين. ولتقدير تركيز هذا المركب تستعمل نباتات قزمية معاملة بتركيزات معروفة من حامض الجبريلليك ثم تقدر درجة الاستطالة فى كل تركيز ومن هذه التجارب يرسم منحنى قياسى standard curve ومن هذا المنحنى يمكن تقدير تركيز مركب الجبريللين المراد اختباره.

٢ـ طريقة التحليل الورق الكروماتوجرافى Paper Chromatograghy:

وهنا يفصل المركب المراد اختباره على ورق كروماتوجرافى بعد استعمال مذيب معين وبعد جفاف الورق تماما ترش الورقة بصبغة معينة تعطى لون معين مع مركب الجبريللين فاذا تكون هذا اللون دليل على وجود الجبريللين. ويمكن أخذ درجة شدة اللون الناتج كدليل على درجة تركيز الجبريللين.

٣ـ طريقة التحليل الكروماتوجرافى الغازى Gas Chromatography:

فى هذه الحالة تحقن العينة فى الجهاز وكما سبق ذكره فى الاوكسينات فان هذه العينة تمر على الاجزاء المختلفة للجهاز وبعد خروجها من العمود column تستقبل على جهازmass spectrometer وفى هذا الجهاز يحدث تأين لجزئيات الجبريللين وينتج عن ذلك أيونات جبريللين جزيئية molecular ions . وتكوين هذه الايونات فى الجهاز نتيجة لعملية التأين أو نتيجة لعملية الاصطدام بالالكترونات electron impactونتيجة لذلك فان هذه الجزيئات الايونية تختلف فى نسبة الوزن mass الى عدد الشحنات charge ratio - mass / charge ratio . ونتيجة لذلك فان يحدث اختلاف وتميز بين هذه المركبات نتيجة لاختلاف الشحنة والوزن. ويتم تسجيل ذلك بواسطة الجهاز فيمكن الاستدلال على وجود أو عدم وجود مركب جبريللين معين كما يمكن الاستدلال على تركيزه.

٤ـ طريقة تقدير السكريات المختزلة Reducing Sugars:

من المعروف أن الحبوب فى نباتات العائلة النجيلية تحتوى على نشا مختزن بكمية كبيرة ومن المعروف أنه عند نقع الحبة فى الماء فانه يحدث تنبيه وانبات وفى هذه الاثناء يتحلل النشا المختزن فى نسيج اندوسبرم الحبة. ولكن قد وجد أنه عند ازالة جنين الحبة ثم غمرها فى الماء لم

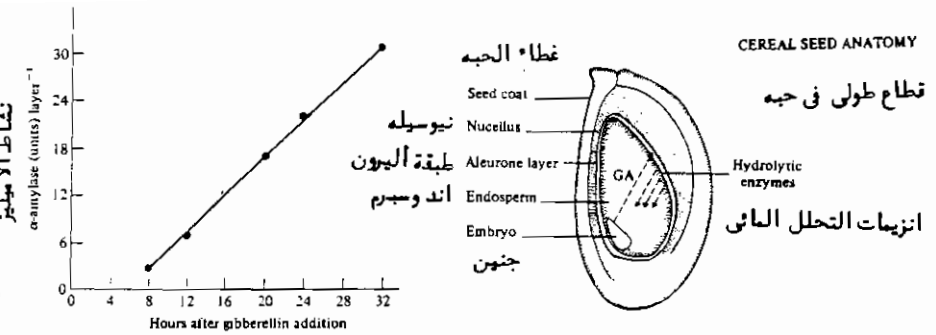
يحدث أى تحليل للنشا فى الحبة ولكن عندما أزيل الجنين وعوملت الحبة المنزوعة الجنين بماء يحتوى على مركب جبريللينى فقد حدث تحليل للنشا فى عدم وجود الجنين. ومن التجربة السابقة ثبت أن الجزء الوحيد فى الحبة القادر على افراز الجبريللين هو الجنين. وقد وجد أن الجبريللين يفرز من الجنين بعد تخليقه وينتقل الى طبقة الاليرون وفى طبقة الاليرون تتكون انزيمات عديدة للتحليل المائى وأهم انزيم مدروس هو انزيم الأميليز amylase - يقوم بتحليل النشا الى مواد كربوهيدارتية قليلة التسكر أو سكريات – ثم ينتقل انزيم الاميليز المخلق فى طبقة الاليرون الى نسيج الاندوسبرم حيث يقوم بتحليل حبيبات النشا ونتيجة لذلك تتكون مركبات سكرية قابلة للذوبان فى الماء تنتقل من الأندوسبرم الى منطقة الجنين النشط لكى يحدث النمو.

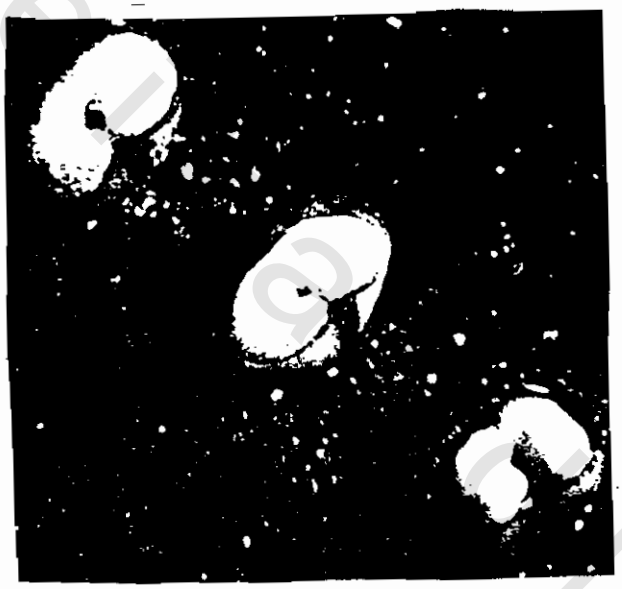
وفى هذه الطريقة تستعمل حبوب شعير أو قمح وتنزع منه الجنين ثم تعامل الحبوب بالمركب المراد اختباره وفى نهاية التجربة اذا وجد كمية من السكريات المختزلة أكبر من الكمية الموجودة فى المقارنة الغير معامل كان ذلك دليل على وجود الجبريللينات(شكل ٩٩). يمكن تقدير تركيز السكريات المختزلة بأى طريقة مناسبة من الطرق الشائعة فى الكيمياء الحيوية. يمكن عمل منحنى قياس للعلاقة بين تركيز الجبريللين وتركيز السكريات المختزلة وبذلك يمكن تقدير تركيزه فى العينة المجهولة.

ميكانيكية عمل الجبريللينات: (Mode of Action (How gibberillins work?)

أجريت تجارب كثيرة لمعرفة ميكانيكية عمل الجبريللينات ومن المعروف أن الجبريللينات لها تأثيرات عديدة مثل استطالة الخلايا وانقسام الخلايا وتشكل الخلايا وانبات البذور وكسر طور السكون. الا أن الحالة الوحيدة المدروسة بالتفصيل لميكانيكية عمل الجبريللينات هى كيفية تأثير الجبريللين على انبات الحبوب.

وجد أن تغذية الحبوب بأحماض أمينية معلمة أى مشعة أمكن انتاج بروتينات معلمة دليل على أن الانزيمات وهى تحتوى على جزء كبير من البروتين تخلق من الاحماض الامينية ولاتتكون من مركبات موجودة أصلا فى الخلية. وفى تجارب أخرى باستعمال مركبات مثبطة لتكوين البروتين مثل cycloheximide وعند معاملة الحبة أو طبقة الاليرون بهذا المركب فانه لايحدث تحليل للنشا أى أنه لايتكون البروتين ولايتكون الانزيم الخاص بتحليل النشا. وقد وجد أيضا أن معاملة الحبة أو طبقة الاليرون بمركب مثبط لتكوين mRNA من DNA ومثال ذلك مركب actinomycin فانه لم يتكون نتيجة لذلك البروتينات. ومن ذلك يتضح أن فاعلية الجبريللين هى فى عملية الاشتقاق ونشوء الـ mRNA من DNA ولاثبات ذلك بالتفصيل أجرى حديثا تجربة على مستوى كبير فى الكفاءة *In vitro* أى فى عدم وجود أنسجة حية وفى





(شكل ٩٩) : إختبار السكريات المختزلة لحبوب الشعير المنزوعة الجنين.

نصف حبة معامل بالماء كمقارنة (أسفل).

نصف حبة معامل بالجبريللين بتركيز ١ جزء فى البليون (وسط).

نصف حبة معامل بالجبريللين بتركيز ١٠٠ جزء فى البليون (أعلى).

هذه التجربة تم استخلاص mRNA الخاص بتكوين أنزيم ألفا أميليز وأضيف هذا mRNA الى بيئة بها ريبوسومات و tRNA وأحماض أمينية مختلفة وانزيمات معينة مختلفة فقد لوحظ تكوين نوع من البروتين فى هذه البيئة الصناعية وبالكشف عن هذا البروتين بواسطة طريقة immunoelectrophoresis فقد أتضح أنه عبارة عن انزيم ألفا أميليز. مما سبق يتضح أن الجبريللين فعال فى تكوين mRNA من DNA.

أما عن تأثير الحموضة فى النبات على استطالة الخلايا فانها غير مدروسة بالتفصيل كما هو الحال فى الاوكسينات ولكن التجارب المبدئية تشير أيضا أن الجبريللين يؤثر على استطالة الخلايا نتيجة زيادة حموضة بيئة الجدار الخلوى زهى تشابه بذلك حالة الاوكسينات ولكن غير معروف بالضبط الخطوات التى تحدث وذلك بالمقارنة بالاوكسينات.

التأثيرات المختلفة للجبريللينات وأهم التطبيقات الاقتصادية لها:

١ـ تسبب الجبريللينات استطالة للخلايا كما سبق ذكره.

٢ـ تساعد الجبريللينات على انقسام الخلايا وذلك كما سبق ذكره فى الاوكسينات حيث أنها تساعد على تكوين بعض الانسجة الثانوية أثناء التغليظ الثانوى.

٣ـ الجبريللينات مسئولة عن تكوين mRNA من DNA وبالتالى عن تخليق البروتين فى وجود السيتوكينينات.

٤ـ تستعمل الجبريللينات فى مزارع العنب البناتى حيث أن معاملة نباتات العنب ورشها بالجبريللين يساعد على أعطاء نمو قوى ومتجانس للنباتات كما أنه يساعد على انتاج ثمار عنب بناتى كبيرة الحجم حيث أنه يساعد على استطالة أعناق الازهار والثمار وبالتالى تتكون ثمار عنب بحجم كبير مناسب.

٥ـ رش نباتات الكريز بالجبريللينات يساعد على الازهار وتحسين صفات وخواص الثمار.

٦ـ رش نباتات الكمثرى والتفاح بحامض الجبريلليك يساعد على العقد وحدوثfruit seting . وخاصة فى الظروف البيئية الغير مناسبة لذلك.

٧ـ رش أشجار الموالح بالجبريللين لمنع شيخوخة وتدهور القشرة يساعد على تخزينها على الأشجار لمدة طويلة وبذلك تطول فترة موسم التسويق.

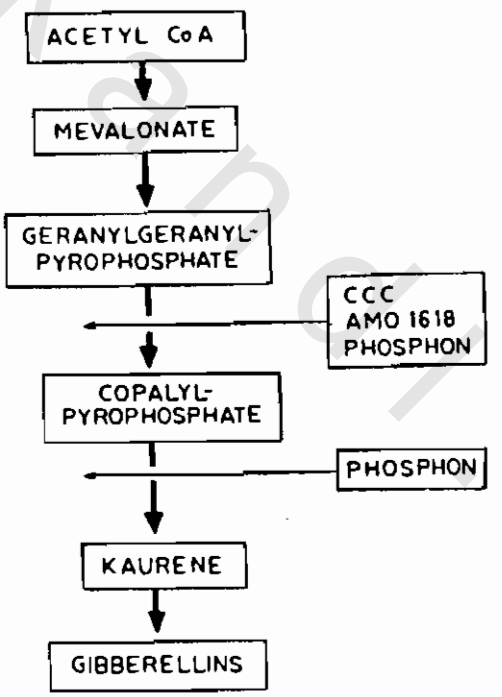
٨ ـ رش نباتات الخيار التى تكون أزهار مؤنثة فقط بالجبريللين يساعد على تكوين نسبة من الأزهار المذكرة وبذلك يحدث التلقيح للنباتات المؤنثة المجاورة وتنتج البذور المرغوبة هجينF_1.

٩ـ يساعد الرش بالجبريللين على زيادة طول ساق نبات القصب وبالتالى سيزيد المحصول نتيجة لزيادة الطول فى الساق وعلاوة على ذلك فان تركيز السكر يكون ثابت ومن ذلك يتضح أن انتاج السكر من الفدان الواحد يزيد نتيجة لرش النباتات بالجبريللين.

١٠ـ تزيد المعاملة بالجبريللين من كفاءة تكوين المولت malt فمن المعروف عند انتاج البيرة فان الحبوب المنبتة للشعير تعامل معاملة خاصة لانتاج عجينة تسمى malt وهذه العجينة هى الاساس فى حدوث عملية التخمر لينتج منها البيرة. وقد وجد أن اضافة الجبريللين أثناء أنبات حبوب الشعير يساعد على تكوين أنزيم ألفا أميليز وبالتالى فأن المولت يتكون بسرعة أكبر.

تأثير معوقات النمو(مضادات الجبريللينات):

توجد مركبات كثيرة تسمى growth retardants أى معوقات النمو كما تسمى أيضا بالـ antigibberellins أى مضادات الجبريللينات. وقد وجد أن بعض من هذه المركبات مثل amo-1618 ومركب CCC ومركب phosphon أنها تمنع تحول مركب geranyl pyrophosphate الى مركب kaurine. وبالتالى يتوقف تخليق الجبريللين (شكل ١٠٠).



(شكل ١٠٠): خطوات تخليق الجبريللين ومكان تأثير معوقات النمو.

ولهذه المركبات تأثيرات مختلفة أهمها مايأتى:

١ـ فى حالة نباتات العائلة النجيلية عند التسميد الازوتى الغزير فان هذه النباتات تستطيل لدرجة كبيرة مما ينتج عنه ضعفها وطراوة فى أنسجة الساق ولذلك يحدث لهذه السيقان سقوط وتصبح عديمة القيمة الاقتصادية. وعملية السقوط تسمى الرقاد lodging . وقد أمكن التغلب على هذه الظاهرة بمعاملة النباتات بمركب CCC وهو يمنع عملية الرقاد فى المحاصيل النجيلية مثل القمح.

٢ـ وجد أن معاملة نباتات الزينة مثل أنواع الكريزانثيمم والليلى lily بهذه المركبات يسبب قصرها وذلك مرغوب فيه من الناحية الاقتصادية لهذه الازهار حيث أنه يفضل أن يكون الطول بين ٣٠ـ٤٠سم ليلائم وضعها فى الفازات فمعاملة هذه النباتات بأحد هذه المركبات والمسمى A- REST يعطى قصر فى طول الساق دون أن يؤثر على الأزهار.

٣ـ بعض مضادات الجبريللينات لها تأثير جيد على نضج الثمار ومن أحد هذه الامثلة مركب alar وهذا المركب تعامل به ثمار الكريز فيتكون اللون بطريقة أحسن ويعطى نضج بطريقة أحسن وتصبح الثمرة أكثر صلابة وبذلك تحسن من صفات ثمار الكريز الناتج وتسهل عملية الجمع لا يستعمل هذا المركب الآن لأنه مسبب للسرطان.

٤- استعمال بعض مضادات الجبريللينات فى الاشجار الموجودة على الطرق لتقصير طول الفروع الجانبية مع عدم التأثير على عدد الأوراق أو حجمها. يفيد ذلك كثيرا حيث أننا لانحتاج إلى عمليات التقليم. حيث تعامل النباتات عند بدء نشاط البراعم وتفتحها وقبل حدوث استطالة للساق ملحوظة فى داخل البرعم فإن الفرع الناتج يكون قصير ويحمل نفس العدد من الأوراق فلا نحتاج إلى التقليم.

مما سبق يتضح أنه توجد مركبات معوقات للنمو كثيرة وهى تعتبر أيضا منظمات للنمو growth regulators حيث أنه كما سبق تعريف منظمات النمو أنها مركبات تؤثر على نمو النباتات سواء بزيادة الطول أو زيادة النمو أو حتى التأثير العكسى بتقليل الطول أو تقليل النمو.

السيتوكينينات CYTOKININS

هى عبارة عن مركبات لها دور أساسى واضح فى انقسام الخلايا ولكن لها أيضا وظائف أخرى علاوة على ذلك انها تسبب كبر حجم الخلايا وأيضا تؤثر على التشكل وأيضا لها تأثير على الشيخوخة.

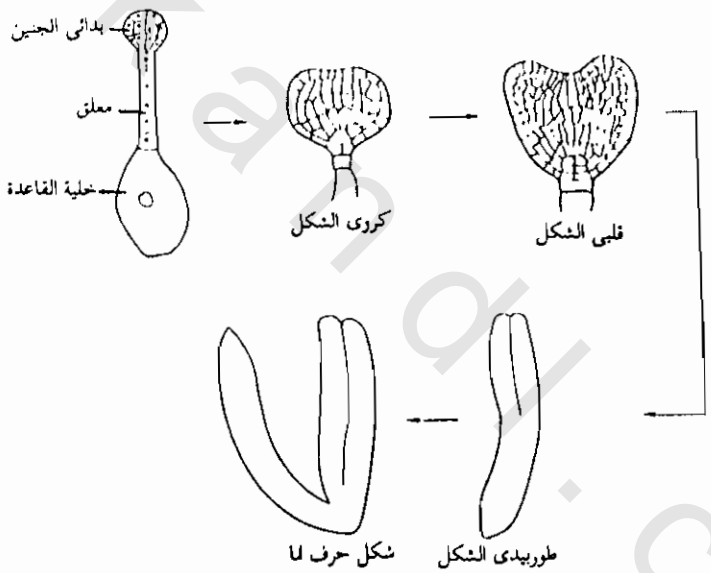
كيفية اكتشاف السيتوكينينات:

من التجارب التى أجريت قديما بصدد دفع خلايا النبات على الانقسام وحدوث النمو كان فى حوالى سنة ١٩٤٠ حيث حاول بعض من العلماء تنمية خلية البيضة من الكيس الجنينى على بيئة صناعية وكان مصير ذلك هو الفشل. وعندما قاموا بنزع الجنين فى مراحل نموه الاولى فانه لم يمكنهم تنمية هذا الجنين أيضا ولكن عندما فصلوا الجنين وهو فى الطور الطوربيدى torpedo وأيضا فيما بعد هذا الطور فقد أمكنهم تنمية هذا الجنين على بيئة صناعية تحتوى على مجموعة من المركبات منها مركبات عضوية ومنها الأوكسينات أيضا. وبعد ذلك حاولوا تجربة كثير من المركبات لمحاولة تنمية الجنين وهو صغير الحجم. فقد أمكن ذلك بعد وضع لبن جوز الهند coconut milk فى البيئة فقد وجد أن الأجنة فى طورها البدائى يمكن أن تنمو وفى هذه الفترة استنتجوا أن لبن جوز الهند يحتوى على مركب أو مركبات غير موجودة فى المركبات التى اختبروها وغير معروفة تؤثر على انقسام الخلايا وتكوين الجنين فى مراحل نموه الاولى. وهذه الطرق المستعملة تعتبر أحد أنواع الطرق المسماه بمزارع الأنسجة tissue cultures (شكل ١٠١)

قام Skoog ومساعدوه بعمل اختبار لكثير من المركبات الموجودة فى البيئة الطبيعية لاختبار قدرة كل مركب على كفاءته فى حدوث عملية انقسام الخلايا ولذلك فانه قد قاموا باختبار عدد كبير جدا من المركبات وبالفعل قد أمكن التوصل الى أن المركب الموجود فى الاحماض النووية والمعروف باسم أدنين. فقد وجد أن هذا المركب له قدرة على حدوث انقسام لخلايا نخاع ساق الدخان وأيضا بعض الانسجة الاخرى فى نباتات أخرى. كما وجدوا أيضا أن المركب المشتق منه وهو أدينوسين adenosine وهو عبارة عن مركب الادنين مرتبط بسكر الريبوز له نفس الكفاءة.

وقد استمرت التجارب لهذين المركبين لفترة وفى أثناء التجارب على herring sperms وهو السائل المنوى لاسماك الرنجة فقد وجد أن عينة قديمة من هذا السائل أى محفوظة لمدة طويلة عند اضافتها للبيئة أمكنها احداث انقسام للخلايا والتأثير عليها، ونتيجة لهذا الاكتشاف

فقد استخلصوا السائل المنوى فى هذا النوع من السمك وعينات حديثة منه وقاموا بتجربة هذه العينات الحديثة فقد وجدوا أنها غير مؤثرة على انقسام الخلايا، ومن هنا استنتجوا أن العينة القديمة قد حدث فيها تحلل لـ DNA للحيوانات المنوية(الجاميطات الذكرية) وان ناتج تحلل لـ DNA وليست الـ DNA نفسه هو الذى يسبب انقسام للخلية وقد استنتجوا أن نواتج تحلل الـ DNA ينتج عنه مركب يؤثر فى انقسام الخلايا. ولم يتمكنوا من معرفة هذا المركب وقاموا بعد ذلك بنشاط ملحوظ لتطبيق هذه القاعدة فقاموا باستخلاص الـ DNA أو الاحماض النووية من مصادر أخرى كثيرة، ولتحليلها قاموا بتعقيمها بالاتوكلاف فيحدث تحلل للمركبات ووجدوا بالفعل أن هذه العينات الحديثة بعد تعقيمها بالاتوكلاف فان ناتج التعقيم كان فعّالا ومؤثرا على انقسام الخلايا. ومن هذه التجارب اتضح بما لايدعوا للشك أن ناتج تحليل الـ DNA مركبات تؤثر وتنشط انقسام الخلايا.



(شكل ١٠١): خطوات تكوين الجنين.

وقد قاموا بالفعل بمحاولات لاستخلاص المركب المسئول عن ذلك، وفى سنة ١٩٥٥ تمكن Skoog ومساعدوه من عزل مركب فى صورة نقية وتركيبه الكيماوى عبارة عن 6-furfuryl adenine وقد سمى هذا المركب تسمية تجارية باسم kinetin وقد وجدوا هذا المركب الاخير لايؤثر فى انقسام الخلايا الأ فى وجود الاوكسين ولكن وجود الاوكسين فقط لايؤثر على الاطلاق فى انقسام الخلايا مما يدل على أن kinetin هو المركب المحدد لذلك فى انقسام الخلايا. ومن المعروف أن كفاءة kinetin تفوق بكثير كفاءة الادنين أو الادينوزين فى انقسام الخلايا.

ومما هو جدير بالذكر أن الكينيتين kinetin لايعتبر سيتوكينين طبيعى بل يعتبر سيتوكينين صناعى بالرغم من تكونه من DNA الخلايا حيث وجد أنه فى الحالة العادية للكائنات الحية لاينتج عن الـ DNA كينيتين سواء فى النبات أو الحيوان ولكن فى الظروف الغير طبيعية مثل التعريض للاوتوكلاف وخلافه ينتج الكينيتين.

بعض الخواص الهامة للكينيتين:

من المعروف أن للكينيتين تأثيرات كثيرة من أهمها مايأتى:

١ـ أنه بالاضافة الى تأثيره على انقسام الخلايا فأنه يؤثر على تكشف وتميز الاعضاء النباتية وتكوين البراعم ـ ومثال لذلك التجربة المشهورة لكل من Miller & Skoog وذلك على جزء من نخاع ساق الدخان ووضعه على بيئة صناعية (شكل ١٠٢).

ومن التجربة الشهيرة السابقة يتضح أنه فى البيئة الخالية من الاوكسين والكينيتين لايوجد نمو لنسيج ساق نبات الدخان، وفى الحالة الثانية عند وجود تركيز عالى من الأوكسين وتركيز منخفض من الكينيتين فى البيئة فانه يحدث نمو لهذا النسيج ويعطى نمو كالس فقط وفى الحالة الثالثة وعند وجود تركيز عال من الأوكسين ونادر من الكينيتين فانه يتكون جذور (مجموع جذرى). وفى الحالة الاخيرة وعند وضع تركيز من الكينيتين أكبر من الأوكسين فى البيئة فانه ينتج مجموع خضرى فى التجربة السابقة لو وضعنا فى البيئة كينتين فقط بالاضافة الى عدم الأوكسين فلا يحدث نمو.

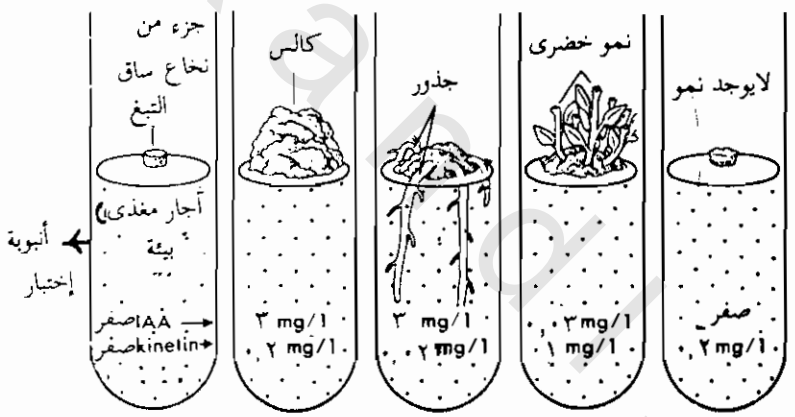
ومن التجربة السابقة يتضح أن الكينيتين هام فى انقسام الخلايا والتشكل وتكوين الاعضاء النباتية.

٢ـ من المعروف أن الكينيتين له تأثير هام فى أنه يضاد الشيخوخة فعند نزع ورقة من نبات الدخان وتركها فان المحتوى البروتينى داخل الورقة يقل تركيزه ويزداد تركيز النيتروجين الذائب

ونتيجة لذلك يحدث ضعف فى الورقة وترهل وتدخل فى مرحلة الشيخوخة وفى النهاية تموت.

وفى حالة نبات *Xanthium* وعند نزع ورقة من هذا النبات ووضعها فى محلول به كينيتين فان هذه الورقة تبقى محتفظة بحيويتها لمدة طويلة وذلك بالمقارنة بورقة لم تعامل بمركب الكينيتين حيث تدخل فى مرحلة الشيخوخة وتموت سريعا.

وفى تجربة أخرى عند معاملة نصف الورقة بالكينتين والنصف الاخر لايعامل بالكينتين ثم قطع هذه الورقة الى نصفين فيلاحظ أن نصف الورقة المعامل بالكينتين يظل محتفظ بحيويته لمدة طويلة ولايدخل فى مرحلة الشيخوخة ثم الموت الأ بعد فترة طويلة والعكس صحيح فى النصف الغير معامل.



(شكل ١٠٢): مزارع الأنسجة وتكوين المجموع الجذرى والمجموع الخضرى.

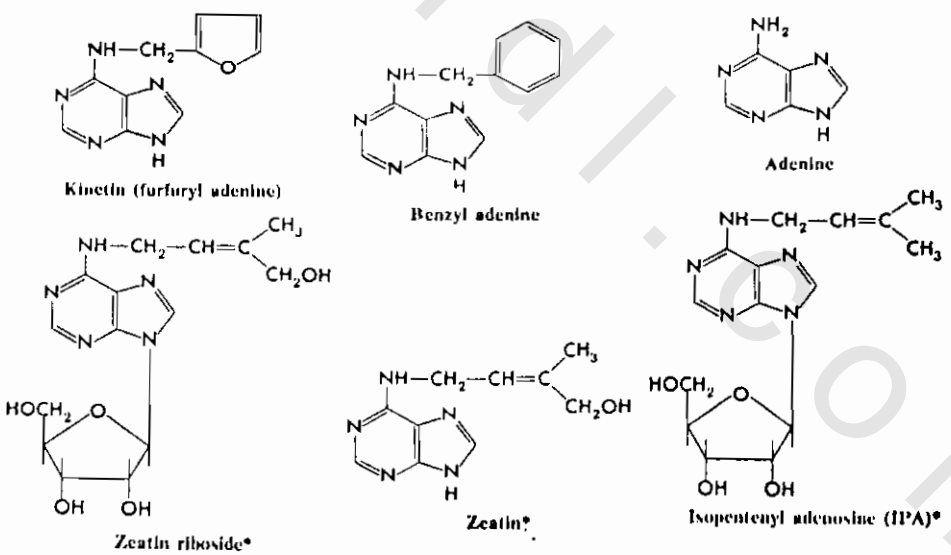
وفى تجربة أخرى عند معاملة جزء دائرى من الورقة بالكينتين وترك الاجزاء الاخرى غير معاملة فان الجزء الدائرى بعد فصله من الورقة يظل محتفظ بحيويته لمدة ولايدخل فى مرحلة الشيخوخة ثم الموت الأ بعد فترة طويلة والعكس صحيح فى باقى الورقة.

من التجارب السابقة يتضح أن الكينتين مضاد للشيخوخة. وقد وجد بالفعل أن المناطق التى يوجد بها الكينتين من الورقة تنجذب اليها السكريات والاحماض الامينية والعناصر من أجزاء الورقة الى الجزء المحتوى على الكينتين وذلك يدل على أن فى هذه المنطقة نشاط بيوكيماوى ملحوظ. وقد استدل على ذلك باستعمال سكريات مشعة وأحماض أمينية مشعة وعناصر مشعة فنجد أن كل هذه المركبات المشعة تنجذب وتتجه ناحية الجزء المعامل بالكينتين.

مما سبق يتضح أيضا أن السيتوكينينات يكون لها دور فى المحافظة على البروتين فى الاجزاء المعاملة بها حيث نجد أن هذه الاجزاء تعيش حية لفترة طويلة. وقد وجد بالفعل فى هذه الاجزاء أنه يوجد توازن بين كمية البروتين وبين كمية النيتروجين الذائب، فى حين أن الاجزاء غير المعاملة يكون فيها نسبة البروتين منخفضة جدا والنيتروجين الذائب تركيزه مرتفع وذلك عند نزع الاوراق من النبات.

تقسيم السيتوكينينات:

تقسم السيتوكينينات الى سيتوكينيات طبيعية وهى التى تنتج أساسا بواسطة النبات وسيتوكينينات تركيبية وهى التى لاتتكون فى النبات ولكنها تخلق صناعيا (شكل ١٠٣).



(شكل ١٠٣): التركيب الجزيئى لبعض السيتوكينينات الطبيعية (ذات النجمة) والتركيبية.

وعادة تنتج هذه المركبات التركيبية بكثرة لاستخدامها فى الأغراض الزراعية. ومثال ذلك علاوة على الكينتين مركب البنزيل أدينين benzyladenine وهذا المركب يستعمل بطريقة اقتصادية فى رش رؤوس البروكولى للاحتفاظ بحيوية النبات لمدة كبيرة أثناء التسويق.

نبذة تاريخية عن اكتشاف السيتوكينينات الطبيعية:

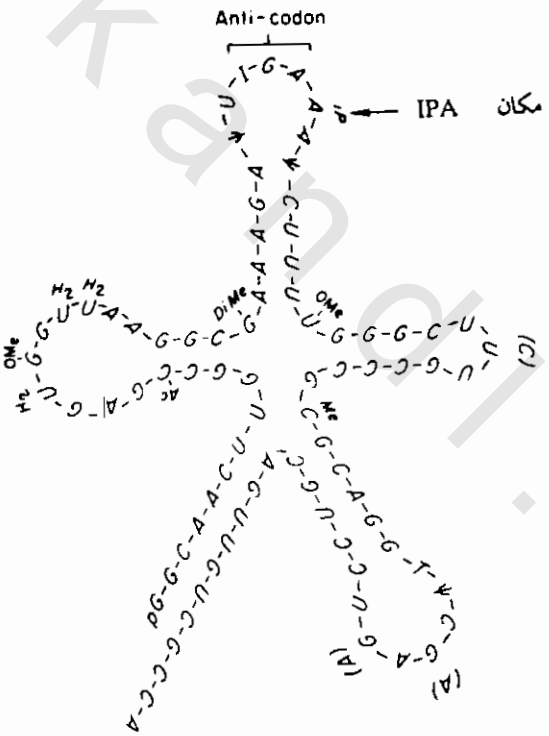
مما سبق يتضح أن اكتشاف السيتوكينينات التركيبية سبق بوقت كبير نسبيا اكتشاف السيتوكينينات الطبيعية فبعد اكتشاف الكينتين حاول كثير من العلماء استخلاص مركبات مماثلة من مصادر طبيعية وأجريت فى ذلك تجارب كثيرة وقد استخدمت فى ذلك ثمار التفاح والكمثرى الصغيرة حيث أنها تكون نشطة فى الانقسام وقد تكون مصدر للسيتوكينينات، كما استعملت بادرات كثير من النباتات حيث أنها أيضا تكون نشطة فى الانقسام. وقد عزلت بعض المركبات وقد كان لها نشاط مؤثر على انقسام الخلايا الا أن أول مركب طبيعى عزل بصورة نقية وعرف تركيبه وتأثيره بالتفصيل كسيتوكينين طبيعى هو مركب معزول من الحبوب الصغيرة للذرة الشامية فى أثناء تكوينها على الكوز ولان الذرة الشامية اسمها *Zea mays* فقد سمى هذا المركب باسم zeatin وكان ذلك بواسطة العالم Letham سنة ١٩٦٤، وهو نيوزيلاندى وبعد ذلك أمكن عزل مركب من حبوب الذرة السكرية واسمه zeatin riboside وتعتبر هذه المركبات أول مركبات سيتوكينين طبيعى عزلت بطريقة لاتدع مجال للشك. وأمكن بعد ذلك من معرفة ومن تحليل لبن جوز الهند أن هذا السائل يحتوى على مركب zeatin riboside ومن هنا يتضح أن هذا المركب هو الفعال فى انقسام الخلايا كما سبق ذكره فى تجارب مزارع الانسجة المذكورة سابقا. والـ zeatin riboside يختلف عن zeatin بأنه مضاف اليه مركب سكر خماسى الريبوز .

طريقة عمل السيتوكينينات فى النباتات: The Mode of Action of Cytokinins

حيث أن السيتوكينيات الطبيعية يكون لها علاقة بالاحماض النووية أو مشتقة منها أو مكملة لها فقد وجد أيضا أنه فى الكينيتين أنه ينتج من تحلل الـ DNA. من كل هذه التجارب يتضح أنه يوجد علاقة بين السيتوكينينات والاحماض النووية ولذلك اتجه العلماء الى دراسة وتفسير العلاقة بين هذه المركبات والاحماض النووية وقد درس ناتج التحلل لـ DNA لكثير من الكائنات الحية سواء فى النباتات الراقية والكائنات الدقيقة مثل الخميرة والبكتيريا *E. coli* والسبانخ والبسلة وغيرها من المصادر فقد وجد transfer RNA الناقل (tRNA) و messenger RNA الرسول (mRNA) و ribosomal RNA الريبوزومى (r'sRNA). فقد وجد أن RNA الناقل فى حالة تحلل الخميرة يوجد فيه أول مركب طبيعى عرف كسيتوكينين

كجزء مكمل للاحماض النووية وللنواة واسمه isopentenyl - adenosine ويعتبر هذا أول مركب وجد كجزء مكمل للاحماض النووية من نوع الايزوبنتيل أدينوزين RNA وبالذات tRNAوذلك من ناتج تحلل RNA الخميرة ثم عزل نفس هذا المركب من ناتج تحلل RNA من السبانخ والبسلة. وبعد ذلك وجد أيضا أنه يوجد علاقة كبيرة بين zeatin riboside وبين الموجود فى ناتج تحلل حبوب الذرة السكرية الغير ناضجة. مما سبق يتضح أن هذه السيتوكينينات تكون مرتبطة عادة وأساسا مع tRNAولاتوجد مع mRNA.

وقد وجد أن tRNA لبعض الاحماض النووية يحتاج الى مركب سيتوكينين والبعض الاخر لايحتاج. فمثلا فى حالة tRNA للحامض الامينى سيرين والحامض الامينى تيروسين والحامض الامينى ايزوليوسين تحتاج الى مركب سيتوكينين وهو أيزوبنتيل أدينوزين IPA أو الداى ميثيل ألايل أدينين DMAA. وفى حالة tRNA للحامض الامينى ارجينين وفالين وجليسين وفينيل ألانين لايتكون أو لايحتاج الى مركب سيتوكينينى. أما أهمية المركب السيتوكينينى لـ tRNA فانه لابد من وجوده لكى يحدث ارتباط بين tRNA والجزء المخصص له على mRNA (شكل١٠٤) ولفهم أو شرح ذلك سنشرح بطريقة مختصرة طريقة تكوين البروتين.

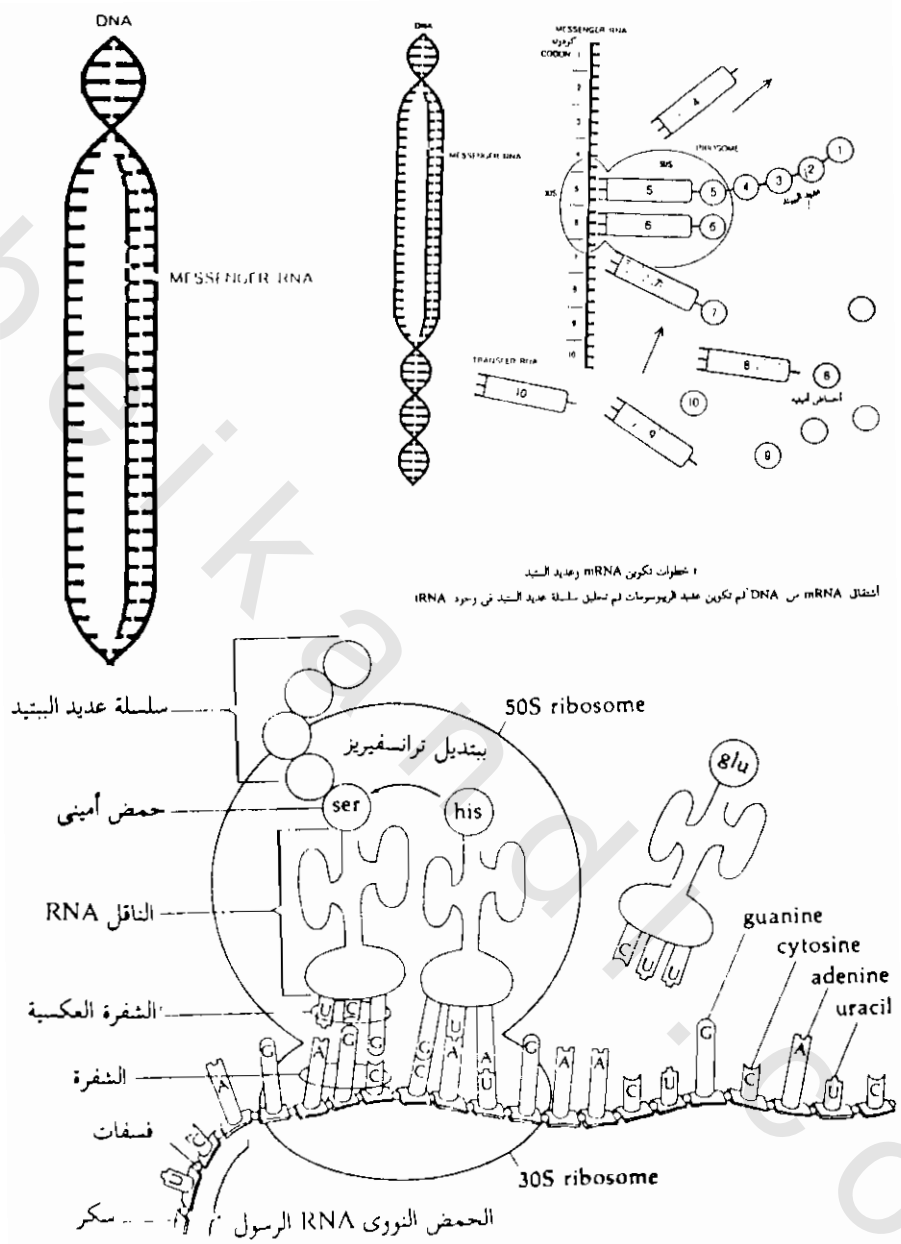


(شكل١٠٤): التركيب الجزيئى لـ tRNA .

فمن المعروف أن mRNA يتكون من DNA ثم ينفصل عن DNA ويرتبط بالريبوسومات ribosomes حيث يخترق الـ sub unit الصغيرة لكل ريبوسوم وهو يخترق بذلك عديد من الريبوسومات مسببا ربطها ببعض وتسمى بالـ polyribosomes عديد الريبوسومات. واختراق mRNA للريبوسومات كما يحدث لاختراق الفتلة فى العقد أو السبحة. أما عن tRNA فهى تختلف باختلاف الاحماض الامينية، وكل حامض أمينى له tRNA خاص به. وtRNA يتكون أساسا من ارتباط قواعد نيتروجينية نووية مثل الادينين واليوراسيل والجوانين والسيتوسين. وترتبط هذه القواعد لتكون شكل tRNA وهو فى مجموعة شكل له أذرع عديدة كما فى الشكل. وكما فى الرسم يكون له قاعدة تتكون من ثلاث قواعد، وتسمى هذه القواعد بالـ anticodon، وهذه الثلاث قواعد ترتبط بالثلاث قواعد الاخرى المكونة والموجودة على mRNA وهذه الثلاث قواعد الموجودة عليه تسمى بالـ codon. و mRNA يتكون أيضا من قواعد نووية مرتبطة ببعضها الا أنه يكون خيطى الشكل وكل ثلاث قواعد متتابعة تسمى بالـ codon. و tRNA يحمل فى قمته الطرفية الحامض الامينى الخاص به. وبعد ذلك يتحرك الريبوسوم على الخيط mRNA ليحل على codon آخر لـ tRNA آخر. وفى هذه الحالة يحدث ربط بين الحامض الامينى للـ tRNA الاول والحامض الامينى للـ tRNA الثانى بواسطة رابطة ببيتيدية peptide linkage ثم يتحرك الريبوسوم مرة أخرى على mRNA ليستقبل ثالث tRNAويكون فيه توافق وارتباط بين الـ anticodon والـ codon وينتج عن ذلك حامض أمينى ثالث. وهكذا تتكرر العملية مرّات عديدة ليتكون سلسلة من الاحماض الامينية مرتبطة ببعضها ليتكون منها بعد ذلك مركب البروتين(شكل ١٠٥).

وبعد تحرك الريبوسوم على mRNA وبعد تسليم tRNA الحامض الامينى الى الرابطة البيبتدية فانه ينفصل عن mRNA ويصبح حر فى سائل الخلية ليرتبط مرة أخرى بالحامض الامينى الخاص به ويرتبط مرة ثانية بالـ mRNA فى وجود الريبوسوم. وهكذا بتكرار هذه العملية باستمرار ولمرات عديدة لجميع tRNA فينتج عن ذلك تكوين عديد البيبتيد polypeptide ومنه يتكون البروتين..

وأمكن اثبات حدوث هذا التخليق بالتفصيل فى خلايا البكتيريا وبوضوح تام. الا أنه فى حالة النباتات الراقية يتعذر اثباتها بطريقة حاسمة، الا أنه فى بعض النباتات مثل القمح أمكن اثبات بعض هذه الخطوات ولكن من الواضح أن ميكانيكية تأثير وعمل السيتوكينينات فى النباتات الراقية (الزهرية) تماثل تماما ماسبق شرحه بالرغم من عدم اثباتها بالتفصيل فى هذه النباتات.



(شكل ١٠٥): خطوات تخليق ألبروتين.

أماكن وجود وتخليق السيتوكينينات:

السيتوكينينات توجد فى كثير من الخلايا الأ أنها توجد بتركيز عالى فى الحبوب والثمار الصغيرة وأيضا الازهار الصغيرة. وتوجد فى الجذور وفى بعض افرازات الجذور. أمّا عن **أماكن** تخليقها فانه من الثابت أن قمم الجذور تعتبر هى أماكن تخليق السيتوكينينات.

كيفية انتقال السيتوكينينات:

السيتوكينينات وكما سبق ذكره فى الكينيتين غير قابلة للحركة الذاتية immobile ولكن فانها تتحرك أساسا فى نسيج الخشب ابتداء من الجذور فى تيار النتح وتتوزع من نسيج الخشب إلى جميع أجزاء النبات أى أنها تحمل فى تيار النتح الموجود داخل النبات أى أن حركتها سلبية. وقد أمكن اثبات ذلك فعند حدوث الادماء bleeding فى حالة ساق نبات العنب فقد وجد أن السائل المائى الناتج من الادماء يحتوى فعلا على كمية كبيرة نسبيا من السيتوكينينات.

والادماء هو عبارة عن ظاهرة تساقط وظهور قطرات مائية بعد قطع الساق وخاصة فى منطقة قريبة من سطح التربة. وهذا السائل يخرج من الساق المقطوع من نسيج الخشب ويستمر فى اندفاعه على السطح المقطوع وأن المصدر لهذه العصارة والماء الناتج هو نتيجة للضغط الجذرى حيث أنه من المعروف أن صعود العصارة فى النبات هى أساسا للقوة الناشئة عن النتح الأ أن للضغط الجذرى أيضا دور فى صعود العصارة بسيط نسبيا والى ارتفاع بسيط ولذلك لاتظهر ظاهرة الادماء الأ عند قطع ساق النبات على ارتفاعات منخفضة من سطح التربة.

كيفية تكوين السيتوكينين فى النبات:

من المعروف أن السيتوكينين فى النبات ينتج عن تحلل بعض الاحماض النووية ولكن وجد أن تركيزه فى النباتات يكون أكبر بكثير من سرعة تحلل الاحماض النووية لتكوين السيتوكينينات ولذلك فانه من الثابت أنه توجد طرق لتخليق السيتوكينينات غير معروفة بالضبط. وقد وجد أن الداى ميثيل أليل ألانين DMAA يتحول الى zeatin فى وجود فطر عفن الخبز *Rhizopus*وكما سبق القول وحتى الآن الطرق السليمة الواضحة لتخليق السيتوكينينات غير معروفة الآن بالتفصيل أو بالتأكيد.

التطبيقات الاقتصادية للسيتوكينينات:

حيث أن اكتشاف السيتوكينينات حديث نسبيا وعامة فإنه لم يمكن حتى الآن استعمالها بصورة اقتصادية الأ فى حالات قليلة وذلك بالمقارنة باستعمال الاوكسينات والجبريللينات لعمل ظواهر وعمليات مختلفة فى النباتات لها عائد اقتصادى.

والظاهرة المستعملة لاستخدام السيتوكينينات على نطاق طبيعى اقتصادى هى ان السيتوكينينات مضادة للشيخوخة وبذلك يمكن أن تطيل فى عمر الثمار والنباتات الورقية لمدة طويلة أثناء النقل والتسويق وقد أمكن تطبيق ذلك كما سبق ذكره فى حالة البينزيل أدينين benzyladenine فانه يستعمل لرش أو لغمر محاصيل الخضروات فيه لمدة معينة حيث أنه يطيل من عمر هذه الخضروات بصورة غضة ومثال لذلك البروكولى والكرفس والأسبرجس الا أنه وجد أن السيتوكينينات لها تأثير على الأحماض النووية فقد يكون لها تأثير سام phytotoxicity على الانسان أو الحيوان ولذلك فى الدول المتقدمة تجرى تجارب فى هذا الموضوع لاختبار تأثير المعاملة على النباتات من حيث سميتها للانسان والحيوان حتى يصرح لها بالإستعمال.

التأثيرات المختلفة للسيتوكينينات:

توجد تأثيرات مختلفة للسيتوكينينات وهى مايأتى:

١ـ من المعروف أنه لتخليق الاحماض النووية DNA و RNA فانه لابد من وجود الاوكسينات والجبريللينات ولكن لابد من وجود السيتوكينينات لحدوث تضاعف لكمية البروتين بتخليقة قبل انقسام الخلية ومن هنا يتضح أنه لانقسام الخلية لابد من وجود أساسا للاوكسينات وأيضا الجبريللينات والسيتوكينينات حيث أن الجبريللينات والاوكسينات تساعد على تضاعف وتخليق الاحماض النووية وأيضا السيتوكينينات تساعد على تضاعف وتخليق البروتينات لكى يحدث انقسام للخلية.

٢ـ تأثير السيتوكينينات على حدوث morphogensis أى تكوين الاعضاء النباتية المختلفة كما سبق ذكره فى تجربة سكوج وميللر.

٣ـ من المعروف أن الأوكسينات تسبب استطالة للخلايا فى حين أن السيتوكينينات فى وجود الاوكسين تسبب إنقسام للخلايا.

حامض الابسيسيك ABSCISIC ACID

كيفية اكتشافه:

درس Addicott ومعاونوه فى الولايات المتحدة سقوط الاجزاء المختلفة للنبات وذلك بمعاملات كيماوية وجراحية وكانت دراستهم على لوز القطن الناضج وعلاقته بالتساقط وقد وجدوا أن لوز القطن يفرز مادة تساعد على سقوط الاوراق وبعض من الاعضاء النباتية وتضاد عمل الاوكسين فى إستطالة غمد الريشة واستخلصت هذه المادة وسميت باسم Abscisin .

وفى نفس الوقت فى بريطانيا كان Wearing ومعاونوه يجرون تجاربهم على نبات *Betula* وقد وجدوا أن الاوراق تنتج كميات متزايدة من مركب يسبب تثبيط وعدم نمو غمد الريشة لنباتات العائلة النجيلية كما أن هذا المركب يؤخر أيضا انبات بذور نبات *Betula* وهذا المركب يتكون فى الخريف عادة. وحيث أن قصر الفترة الضوئية التى تتعرض لها الاشجار تسبب حدوث نفس الاعراض لذلك فمن المحتمل أن وجود الفترة الضوئية القصيرة يسبب انتاج المركب المسئول عن التثبيط وفى النهاية عزل مركب فى صورة بللورية وأعطى اسم dormin لانه يسبب سكون dormancy وحيث أن كلا من هاتين المجموعتين فى الولايات المتحدة وبريطانيا كانت تعمل على حدة دون اتصال بالمجموعة الاخرى ولكن فى النهاية بعد الكشف عن المركب المسئول اتضح أن هذا المركب هو مركب واحد وسمى بعد ذلك باسم abscisic acid وهذه التسمية مشتقة من أن هذا المركب يسبب سقوط الاوراق والازهار... الخ من الاعضاء النباتية ولكن أصبحت هذه التسمية غير سليمة تماما حيث اتضح أن هذا المركب غير جوهرى وغير أساسى فى سقوط الاوراق... الخ من الاعضاء النباتية بل قد يكون له دور محدود فى عملية السقوط ولكن بالرغم من ذلك فان هذه التسمية مستمرة حتى الآن.

تخليق حامض الابسيسيك:

١ـ يتكون حامض الابسيسيك ABA من مركب mevalonic acid.

٢ـ أو يتكون عن طريق أكسدة بعض مركبات xanthophylls وخاصة مركب violaxanthin.

تغير تركيب ABA لتقليل تأثيره:

يحدث للـ ABA فى النبات تحولات كثيرة ونتيجة لذلك يفقد هذا المركب خصائصة ومن ذلك مايأتى(شكل ١٠٦).

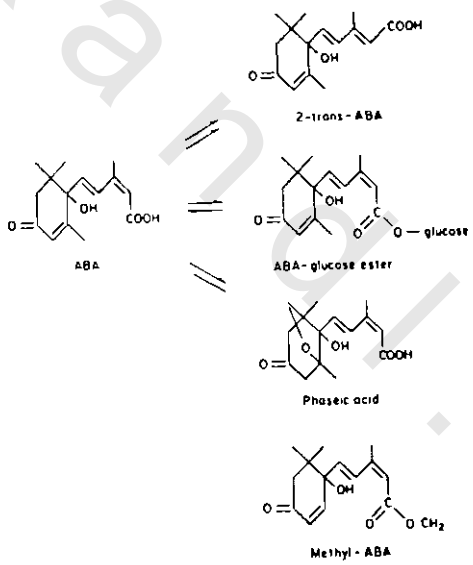
١ـ عن طريق التحويل الضوئى حيث يتحول إلى 2-trans ABA.

٢ـ الاكسدة لتكوين phaseic acid.

المركبان السابقان ليس لهما أى تأثير أو أى نشاط للحامض ABA.

٣ـ ممكن تحويله الى glucoside وهو مركب ABA glucose ester.

وهذا المركب أيضا غير فعال ولكن بواسطة العصير الخلوى فى الخلايا يمكن تحويله الى حامض الابسيسيك بسهولة.



(شكل ١٠٦): تركيب IBA وخطوات ربطه وهدمه.

أنواع حامض الابسيسيك Abscisic Acid (ABA):

ABA أيضا يمكن تقسيمه الى ABA طبيعى وهو الذى يخلق فى النبات وهو ABA + (+ يحول الضوء المستقطب ناحية اليمين). ولكن يوجد ABA تركيبى وهو لايوجد فى الطبيعة بل يصنع فى المعامل وهو racemic ABA (معنى racemic أى خليط ABA +و ـ). وعلاوة على ذلك أيضا أن ABA الموجود فى النبات عبارة عن خليط أيضا من cis+ABA و trans.

أماكن تخليق ABA:

من المعروف أنه يخلق فى أماكن عديدة غير محددة بالتفصيل حتى الآن ولكن الثابت قطعا حتى الآن أنه يتم تخليقه فى البلاستيدات وخاصة البلاستيدات الخضراء.

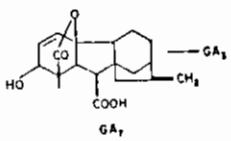
طريقة انتقال ABA:

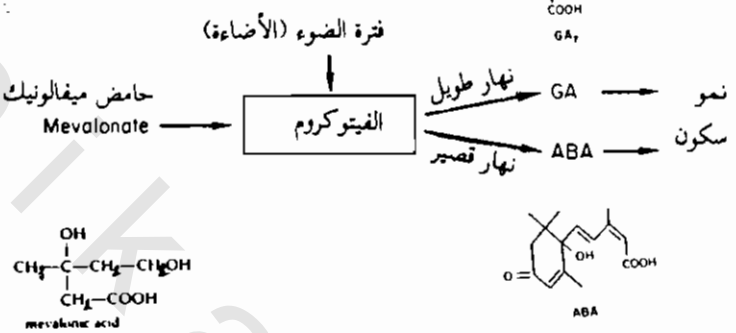
ينتقل ABA أساسا فى اللحاء وهو لايظهر حالة الانتقال القطبى والسرعة تكون ٢٠مم/ ساعة.

تـأثـــــيـرات ABA:

عندما تعامل القمم النامية لنبات *Betula* أو نباتات خشبية أخرى بهذا الحامض فأنها تنتج أعراض تشابه حالات السكون على هذه القمم مثل تقصير طول السلامية وانتاج أوراق حرشفية صغيرة بدلا من الاوراق الخضراء العادية كما أن الانقسام الغير مباشر للقمم النامية يقل بدرجة كبيرة جدا مع ملاحظة سقوط بعض الاوراق القريبة من القمم النامية كما أنها تسبب كمون البراعم وعدم نموها وقد وجد علاوة على ذلك أنها تسبب كمون البذور حيث أنه عند معاملة بذور قابلة للانبات بهذا المركب فانها لاتنبت الاّ بعد غسيل البذور جيدا أو معاملتها بالجبريللين أو الكينتين لتساعد فى انباتها ومن ذلك يتضح أن الجبريللين والكينتين يضادا فى تأثيرهما تأثير حامض الابسيسيك. ومما سبق يتضح أن حامض الجبريلليك وحامض الابسيسيك يمكن أن يشتق كل منهما من mevalonic acid وأيضا كل من المركبين له تأثير فسيولوجى مختلف عن الآخر ولكنهما يتكونا أيضا والى حد كبير من نفس metabolic pathway ولذلك يمكن للنبات أن يتحكم فى انتاج واحد دون الآخر عن طريق switching وحيث أن الجبريللينات تتكون فى أيام ذات النهار الطويل وحامض الابسيسيك يتكون فى الايام ذات النهار القصير. فمن المعتقد أن يكون التحكم عن طريق الفيتوكروم ففى النهار القصير يتأثر الفيتوكروم وينتج حامض الابسيسيك وفى النهار الطويل يتأثر الفيتوكروم وينتج الجبريللينات (شكل ١٠٧).

وجد أيضا أن نقص العناصر الغذائية وقلة المياه للنبات كلها تسبب زيادة تركيز ABA وزيادة ABA تسبب قفل الثغور لتقليل النتح.





(شكل ١٠٧): تكوين الجبريللين و IBA من حامض ميفالونك.

حامض الابسيسيك وفقد الماء:

يتكون ABA فى ظروف من water stress أى فى وجود قلة من الماء أو عدم توفر الماء. وقد وجد فى حالة نقص الماء فان حامض الابسيسيك يزداد تركيزه فى الاوراق وأن هذا الحامض يساعد على سرعة غلق الثغور عن طريق تحكمه فى الخلايا الحارسة.

من المعروف أن أيون البوتاسيوم فى الليل ينتقل من العصير الخلوى للخلايا الحارسة الى خلايا البشرة المجاورة ولذلك يقل الضغط الاسموزى لهذه الخلايا فتترهل وتغلق الثغور أمّا فى النهار فان أيون البوتاسيوم ينتقل من الخلايا المجاورة للخلايا الحارسة الى الخلايا الحارسة حيث ينتقل الى العصير الخلوى وفى هذه الاثناء يتحول النشا الى سكر وحامض ماليك ويزداد الضغط الاسموزى فينتقل الماء الى الخلايا الحارسة وتسبب فتح الثغر نتيجة لانتفاخ الخلايا الحارسة

ونجد أن الخلايا المساعدة وغيرها من الخلايا المحيطة بالخلايا الحارسة فى البشرة تعمل كمخزن حيث تختزن فيها أيون البوتاسيوم عندما تغلق الثغور.

وقد وجد أن حامض ABA يساعد أيون البوتاسيوم على ترك الخلايا الحارسة وعدم دخولها فتترهل وينغلق الثغر وبذلك يقل فقد الماء من النبات وبذلك يتحمل النبات فترات نقص الماء water stress . وعند وضع الماء للنبات فان الخلايا الحارسة لاتفتح مباشرة بل أولا تأخذ وقت معين قبل الانفتاح لكى ينخفض تركيز حامض ABA فى الخلايا الحارسة ثم بعد ذلك ينتقل الى الفجوة العصارية للخلايا الحارسة أيون البوتاسيوم من الخلايا المجاورة وتمتص الخلايا الحارسة الماء وتنفتح الثغور.

ميكانيكية تأثير ABA:

من الثابت الآن أنه يتدخل ويمنع تكوين البروتينات وأيضا تكوين RNA.

obeikandl.com

الأثيلين ETHYLENE

خواص الايثيلين:

الايثيلين عبارة عن غاز خفيف الوزن نسبيا ووزن الجزىء صغير وحجمه صغير وهو عديم اللون ذو رائحة معينة تشبه رائحة الايثير وهو سهل الاشتعال ويساعد على الاشتعال ويشتعل بفرقعة ودرجة غليانه ـ ١٠٣°م ويكون فى الحالة السائلة عند ـ ١٦٩°م.

مصادر الايثيلين:

للايثيلين مصادر عديدة جدا وكثيرة وهى على سبيل المثال وليست الحصر مايأتى:

١ـ النباتات: فمن المعروف أن الغالبية العظمى من النباتات تنتج أثناء قيامها بتفاعلاتها الكيموحيوية غاز الايثيلين.

٢ـ جروح النباتات واحتكاك النباتات بالاجزاء الصلبة وعند قطع أجزاء النبات ينتج عنه فى العادة غاز الايثيلين.

٣ـ عند انبات البذور ففى كثير من الحالات ينتج غاز الايثيلين عند انبات البذور.

٤ـ عند جمع النباتات وحرقها فان ناتج الاحتراق وفى الادخنة المتصاعدة تحتوى على نسبة من هذا الغاز تختلف باختلاف النباتات المحترقة والظروف البيئية التى تجرى فيها عملية الاحتراق.

٥ـ من المهم جدا معرفة أن الكائنات الحية الدقيقة الموجودة فى التربة من البكتيريا والفطر يمكن أن تنتج غاز الايثيلين، وماهو جدير بالذكر أن بعض البكتيريا فى الظروف اللاهوائية تنتج كميات كبيرة من غاز الايثيلين عنه فى الظروف الهوائية ومن ذلك يتضح أن التربة ممكن أيضا أن تكون مصدر لغاز الايثيلين.

٦ـ ينتج غاز الايثيلين أيضا فى عادم السيارات وأيضا غاز الاستصباح والغازات الناتجة من المصانع ومن المعامل كل هذه الغازات تحتوى على نسبة من غاز الايثيلين.

طرق تخليق الايثيلين:

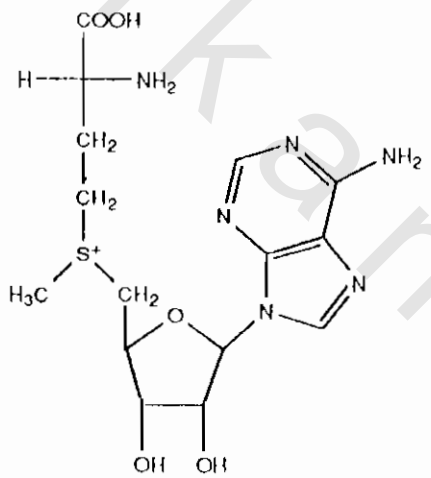
يعتبر من الهيدروكربونات ومن الثابت الآن أن هذا الغاز يتكون من الحامض الامينى ميثونين methionine.

ومن هذا المركب يتكون الايثيلين ويتضح أن غاز الايثيلين يتكون من ذرة الكربون رقم

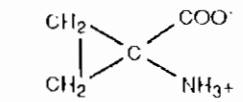
٣و٤ فى الحامض الامينى methionine وهذه هى الطريقة الحديثة (شكل ١٠٨). يمكن تلخيص طريقة تخليق الأثيلين حيث أن الميثيونين يتحول فى وجود ATP إلى مركب (SAM) S-adenosyl methionine ويتحول المركب الأخير فى وجود أنزيم ACC synthetase إلى مركب 1- aminocyclopropane -1- carboxylic acid (ACC) ومن الأخير يتكون الأثيلين والذى يتكون من ذرتى الكربون فى الميثيونين رقم ٣ و ٤. وقد أمكن التعرف على ذلك بإستخدام ميثونين مشع فى ذرتى الكربون ٣ و ٤.

أماكن تخليق الاثيلين:

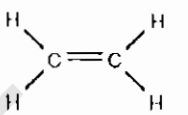
يخلّق فى الثمار أثناء تكوينها وأيضا فى الثمار الناضجة والازهار والبذور والبراعم والجذور والسيقان وسرعة تكوين وتخليق الغاز فى المعتاد تتراوح من ٠,٥ ـ ٥,٠ نانولتر لكل جرام / ساعة. ولكـن فى بعض الثمـار تصل النسـبة الى ١٠٠ نانولتر / جـرام / ساعة وأكبر كمية



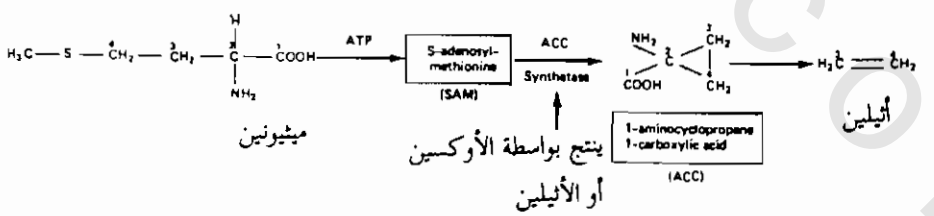
S-adenosyl methionine



1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC)



Ethylene



(شكل ١٠٨): خطوات تخليق الأثيلين.

ايثيلين من حيث سرعة التخليق حتى الآن تنتج من الازهار أثناء ذبولها فى أوركيد نبات vandaحيث تصل ٣٤٠٠ نانولتر / جم / ساعة (النانولتر = ١٠$^{-٩}$ لتر).

الظروف البيئية التى تؤثر فى تكوين الايثيلين:

١ـ درجة الحرارة العالية والمنخفضة تقلل من انتاج الايثيلين.

٢ـ وجود الاوكسيجين مهم وفى تركيز أقل من ٢ ٪ يتوقف انتاج الايثيلين ولذلك فانه عند التخزين يستعمل درجة حرارة منخفضة وتركيز قليل من الاوكسيجين فان ذلك يقلل من كفاءة الثمار على تكوين الايثيلين وبذلك يطول عمر تخزينها حيث أنه من المعروف وكما سيلى ذكره أن غاز الايثيلين يساعد على انضاج الثمار بسرعة.

٣ـ الجروح وقطع الانسجة وأماكن الاحتكاك تزيد من كفاءة تكوين الايثيلين.

٤ـ وجد فى تخزين ثمار التفاح أن وجود ك أ٢ بتركيز مناسب عالى نسبيا يضاد تأثير الايثيلين وبذلك يساعد على طول مدة وفترة التخزين.

٥ـ للضوء تأثير هام على انتاج الايثيلين عند انبات البذور فعند انبات البذرة يكون الجزء تحت القمى من السويقة الجنينية العليا أو السفلى منحنى hooked ويحدث ذلك لان هذه القمة تنتج اثيلين بتركيز كبير وعند تعريض البادرة للضوء العادى أو الضوء الاحمر فان الانحناء يستقيم. ووجد أن تركيز الايثيلين الناتج يقل بدرجة كبيرة جداً. وقد وجد أنه يمكن انتاج كمية كبيرة مرة أخرى من الايثيلين عند تعريض البادرة للـ far red ويحدث أيضا انحناء مرة أخرى ولذلك فان هذه الحالة من حيث تأثير الضوء وانتاج الايثيلين أو استقامة أو انحناء القمة للبادرة يتحكم فيها صبغة الفيتوكروم لانها تتأثر بالضوء الاحمر والضوء الاحمر البعيد far red بطريقة عكسية.

انتقال الايثيلين:

نظرا لان الايثيلين عبارة عن هرمون فى حالة غازية وهو الهرمون الوحيد الموجود فى الحالة الغازية وهو ذو وزن جزيئى صغير وحجم صغير فانه ينتقل فى داخل النبات بسهولة وحرية ومما يزيد سرعة انتقاله وتخلله لانسجة النبات أنه قابل للذوبان فى الماء وعلاوة على ذلك فانه قابل للذوبان بدرجة أكبر فى الدهون وقد وجد أن حركة الايثيلين فى النبات تماثل حركة ك أ٣ فى النبات تماما وأن كل منهما يتبع فى انتشاره فى النبات قانون Fick's للانتشار Fick's law diffusion:

حيث أن: dc = التركيز، و dt = الزمن ،

$$\frac{dc}{dt} = D \frac{dc}{dx}$$

و dx= المسافة، و D= ثابت الانتشار.

وحركةالايثيلين فى داخل أنسجة النبات تكون عن طريق المسافات البينية ولكن لقدرته الكبيرة على الذوبان فى الماء فانه ينتقل بواسطة الماء المنتشر ولقدرته العالية جدا فى الذوبان فى الدهون فيمكن أيضا أن يتخلل الخلايا ويخترقها بسهولة لانه يخترق الغشاء البلازمى للخلية بسهولة جدا لانه قابل للذوبان فى الدهن.

ومن المعروف أن الغشاء البلازمى يتكون أساسا من دهون فوسفورية وبروتين وأنه كلما زادت كفاءة المركب فى الذوبان فى الدهن كلما زادت كفاءته على النفاذية من الغشاء البلازمى من وإلى الخلية بسهولة جدا اذ أنه من المعروف أن العامل المحدد فى نفاذية المركبات من وإلى الخلية هو الغشاء البلازمى. كما أن كيوتيكل النبات يمنع خروج الغاز بدرجة كبيرة جدا وبذلك يحافظ على تركيز الايثيلين ثابت بداخل النبات بدرجة كبيرة ولذلك فانه من المعتاد وفى الظروف البيئية العادية يكون تركيزه داخل النبات أكثر من تركيزه خارجه.

طرق تقدير الايثيلين وتقدير تركيزه:

توجد لذلك طرق كثيرة يمكن بواسطتها تقدير تركيز غاز الايثيلين واثبات وجوده أو عدم وجوده ومنها طرق قديمة غير دقيقة ومنها طرق كيماوية بحتة ومنها طرق bioassay أى أنها طرق تستعمل النبات أو أجزاء منه فى تقدير تركيز الايثيلين. الاّ أنه ثبت الآن أن أهم هذه الطرق هو استعمال gas chromatography ولذلك فان جميع الابحاث الحالية التى تجرى على هذا الغاز تجرى بواسطة استخدام gas chromatography وفيما يلى شرح لهذه الطريقة:

هذه الطريقة أدق الطرق المستعملة وهى التى تستعمل الآن فى تقدير تركيز غاز الايثيلين حيث تؤخذ عينة من عضو النبات أو الثمار بواسطة حقنة (حقنة عادية) وتحقن هذه العينة فى الجهاز وفى عمود الجهاز يتم فصل الإيثيلين عن الغازات الآخرى وفى نهاية العمود يتم الكشف والتعرف على الغاز بواسطة flame ionization detector والذى يكون حساس جدا لتركيزات قليلة جدا من غاز الايثيلين حتى ١ جزء أثيلين لكل بليون جزء. وهذا التركيز قليل جدا وكاف جدا لدراسة العمليات الفسيولوجية فى النبات حيث أن هذه العمليات تحدث فى تركيزات أعلى من ذلك وباستعمال هذا الجهاز اتضح أن النبات السليم ينتج أيضا ايثيلين حيث يتدخل هذا الغاز فى العمليات الحيوية للنبات ولم يكن ذلك معروف من قبل الاّ بعد تقدم طرق الفحص باستعمال جهاز gas chromatography.

التأثيرات المختلفة للايثيلين على النبات Endogenous ethylene:

توجد تأثيرات كثيرة لهذا الغاز على نمو النبات أهمها مايأتى:

١ـ الشحوب الضوئى Etiolation:

تختلف النباتات التى تنمو فى الضوء عن النباتات التى تنمو فى الظلام حيث أن النباتات الاخيرة الشاحبة etiolated تكون سيقانها طويلة أكثر فى المعتاد وأوراقها المتكونة بطريقة غير طبيعية حيث أنها تكون صغيرة الحجم بدرجة واضحة وأن الجزء الموجود تحت البرعم الطرفى يكون منحنى ليكون مايسمى بالـ apical hook ويكون لون الساق والاوراق أصفر وليست أخضر. والايثيلين لايؤثر على جميع هذه الظواهر بل يؤثر على عملية أنحناء الجزء الطرفى ليكون الشكل الخطافى فقط دون الصفات الأخرى.

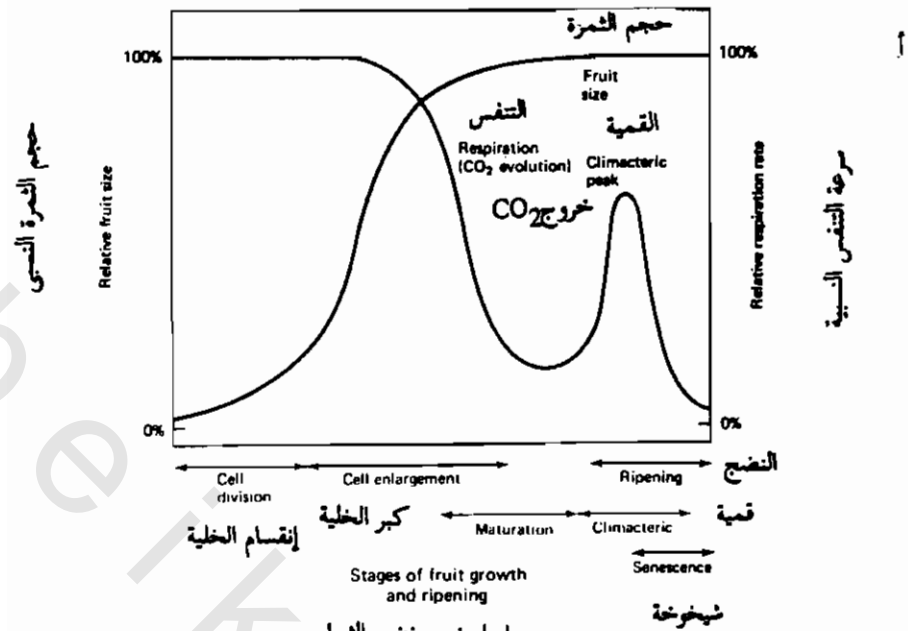
٢ـ نضج الثمار:

يلعب الايثيلين دور هام فى انضاج الثمار وسبق القول أنه بعد التلقيح يكبر حجم المبيض نتيجة لتكّون بعض من الهرمونات بتركيزات مناسبة منها الاوكسين والجبريللين ولكن بعد وصول الثمرة لتمام حجمها فانه يحدث فيها تغيرات لكى يحدث النضج.

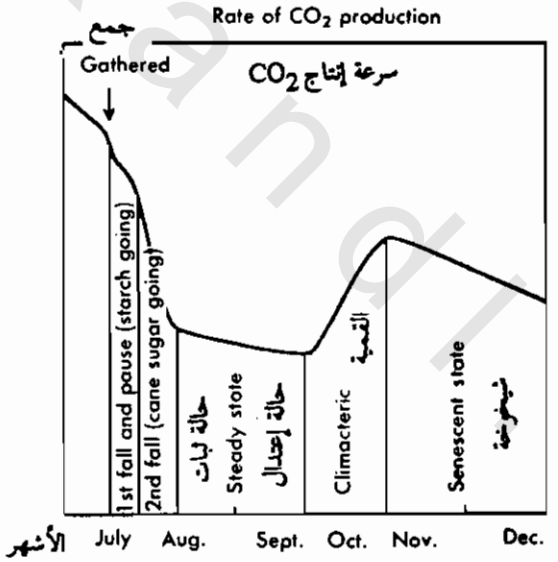
كثير من الثمار مثل التفاح بالرغم من وصولها الى حجمها الطبيعى تكون غير قابلة للاكل لحموضتها وصلابتها والنضج فى التفاح يكون ضرورى وفيه يحدث اختفاء كمية كبيرة من حامض الماليك والذى يسبب عدم نضج الثمرة ويكون طعمها أيضا حامضى أى يسبب الطعم الحامض أيضا وعامة فان كثير من الثمار تنضج بسرعة بعد قطفها وذلك يوضح أن تأثير النضج يحدث من الثمرة نفسها. والنضج فى بعض الثمار يكون مرتبطا بالزيادة فى سرعة التنفس وعند دراسة سرعة التنفس أثناء نضج الثمار فاننا نلاحظ عند زمن معين زيادة كبيرة جدا فجائية فى تركيز ك أ٢ الناتج من التنفس وذلك لمدة قصيرة ثم يلى ذلك نقص كبير فى التركيز فجأة أيضا وهذه الفترة التى يحدث فيها زيادة سرعة التنفس وزيادة انتاج ك أ٢ تسمى بالـ climacteric وبعد هذه الفترة مباشرة تتحول الثمرة بسرعة من ثمرة غير ناضجة الى ثمرة ناضجة قابلة للاكل وذلك كما فى المنحنى (شكل ١٠٩).

وهذا climacteric يمكن منعه باستخدام مثبطات التنفس أو بتركيز عالى من ك أ٢ أو بتركيزات من غاز النيتروجين أو بدرجة الحرارة المنخفضة وعلى العكس من ذلك فان غاز الايثيلين يساعد على حدوث climacteric والنضج فى الثمار البالغة.

قديما كان من الثابت أن الايثيلين ينتج بعد فترة climacteric ولكن باستخدام جهاز



مراحل نمو ونضج الثمار



(شكل ١٠٩)

أ- نشوء ونضج الثمار والتنفس.

ب - خطوات النضج فى ثمرة تفاح.

gas chromatography أوضح أن الايثيلين ينتج عند أو قبل بداية فترة القمة climacteric. وعامة فان الايثيلين ينتج بكميات قليلة طول الوقت ولكن تتضاعف كمية انتاجه مئات المرات فى الثمار عند فترة climacteric وقد وجد أنه عند منع نضج الثمار باستعمال درجة حرارة منخفضة فان انتاج الايثيلين يقل أيضا ولذلك فان الايثيلين يعتبر natural fruit ripen hormone هرمون طبيعى متخصص فى نضج الثمار. وأمكن اثبات ذلك أيضا وذلك باستبعاد الايثيلين المتكون بسرعة من الثمار وذلك بتعريض الثمار لضغط منخفض مع وجود تركيز عالى من الاوكسيجين وتحت هذه الظروف فان النضج يتأخر.

أمّا عن كيفية حدوث النضج بواسطة الايثيلين فانه بالرغم من أنه فى بعض الثمار مثل الافوكادو والمانجو فان انتاج الايثيلين وزيادة فى سرعة التنفس مصاحبة لبعضهما فانه فى بعض الثمار الاخرى مثل الموز فان الايثيلين يقل قبل وصول السرعة المثلى للتنفس وهذا يدل على أن الايثيلين ينشط بعض العمليات التى من شأنها تحدث نضج الثمار ولذلك فان للايثيلين تأثيرين:

(أ) عملية الانضاج تحتاج تخليق بروتين وأن الايثيلين يساعد على سرعة تخليق البروتين.

(ب) ان الايثيلين يؤثر على نفاذية الاغشية مثل غشاء tonoplast وبذلك يسمح بخروج مركبات من الفجوة العصارية الى السيتوبلازم ليحدث التفاعل وبذلك توجد المركبات فى السيتوبلازم بعد أن كانت محصورة فى الفجوة العصارية أو العضيات المختلفة للخلية. وبذلك تعمل الانزيمات الموجودة فى السيتوبلازم على هذه المركبات وذلك كما هو معروف بالتفصيل فى زهرة الايبوميافى ذبول الازهار.

٣- سقوط الأوراق:

يعتمدعادة سقوط الاوراق على وجود منطقة انفصال موجودة عند قاعدة عنق الورقة وهى تتكون اما مبكرا نسبيا عند تكوين الورقة أو عندما تكون الورقة بالغة تماما وذلك يتوقف على نوع النبات. وتشريح منطقة الانفصال أنها تتكون من خلايا بارنشيمية صغيرة الحجم عنه فى الخلايا المجاورة والالياف قد تكون غائبة من الحزم فى هذه المنطقة وأيضا أوعية الخشب وخلايا نسيج اللحاء تكون أقصر من مثيلاتها فى المناطق الاخرى وهذا التركيب التشريحى يجعل هذه المنطقة منطقة ضعف فى الورقة.

سقوط الاوراق يحدث نتيجة لشيخوخة الورقة أمّا نتيجة natural ageing كما فى الاشجار مستديمة الخضرة أو نتيجة للظروف البيئية كما فى الاشجار متساقطة الاوراق وفى الحالة الاخيرة فان العامل البيئى الذى يسبب ذلك هو قصر طول النهار وأيضا انخفاض درجة الحرارة وينتج عن هذين التأثيرين تغيرات فى التحول الغذائى فى داخل أنسجة الورقة والتى

تسبب سقوط الاوراق.

قبل سقوط الاوراق فانه تحدث تغيرات كثيرة فى منطقة الانفصال فانه يحدث انقسام للخلايا بسرعة كبيرة وتكون طبقة من الخلايا لها شكل قالب الطوب brick shaped cells فى قاعدة الورقة ثم تحدث تغيرات فى التحول الغذائى فى منطقة الانفصال من شأنها اذابة جزئية لجدار الخلايا والصفيحة الوسطى ولذلك تصبح الخلايا منفصلة ونتيجة لذلك نجد أن ثقل الورقة يسبب كسر فى منطقة الانسجة الوعائية وينتج عن ذلك سقوط الاوراق.

وتتكون طبقة من خلايا الفلين عند قاعدة الورقة لحماية أنسجة النبات من اصابتها بالفطريات أو البكتيريا ولتحد أيضا من فقد الماء. ونجد أن أوعية الخشب فى هذه المنطقة تسد بواسطة نتوءات وبروزات من الخلايا البارنشيمية المحيطة والتى تسمى بالتيلوزات وبذلك يسد تماما مكان سقوط الورقة.

كلا من الاوكسين والايثيلين يشتركا فى عملية سقوط الاوراق فى أثناء فترة نشاط الورقة يتكون باستمرار أوكسين جديد وينتقل من نصل الورقة خلال العنق الى الساق ولكن عندما تصبح الورقة فى حالة عجز أى شيخوخة فان انتاج الاوكسين وانتقاله يقل كما سبق شرحه فى الاوكسينات وهذا النقص هو علامة لكى تحدث التغيرات فى منطقة الانفصال والتى تسبب سقوط الاوراق وكما سبق القول فان اضافة أوكسين للأوراق فى هذه الحالة سيسبب عدم سقوط الاوراق لفترة أطول عنها فى حالة عدم اضافة الاوكسين.

وفى فترة الشتاء أيضا فان قلة امداد الاوراق بالسيتوكينين المخلق فى قمة الجذر والمنقول من الجذر يقل كميته لانخفاض درجة الحرارة وغيره من العوامل يساعد على عجز وشيخوخة الورقة لانه كما سبق القول أن السيتوكينين مضاد للشيخوخة فى الاوراق وعند عجز الاوراق فانها أيضا تنتج مواد فى هذه الخلايا الورقة تنتقل من النصل الى قاعدة الورقة لكى تسبب عجز أنسجة العنق وتكوين التفاعلات الخاصة والتغيرات الخاصة فى منطقة الانفصال وهذه العوامل تسمى بعوامل الشيخوخة أو العوامل المسببة للشيخوخة senescence factors وهذه المركبات غير معروفة بالتفصيل وبعض الآراء تقول أن حامض الابسيسيك هو أحد هذه المركبات ولكن الرأى الغالب الآن أن حامض الابسيسيك ليس له دور كبير فى سقوط الاوراق.

الايثيلين يساعد على سقوط الاوراق فى وجود شرط هام جدا وهو أن تكون الاوراق فى حالة شيخوخة والا لن يحدث السقوط أى أنه لو عوملت الاوراق أثناء تكوينها أو الاوراق الحديثة التكوين بالايثيلين فلن تسقط.

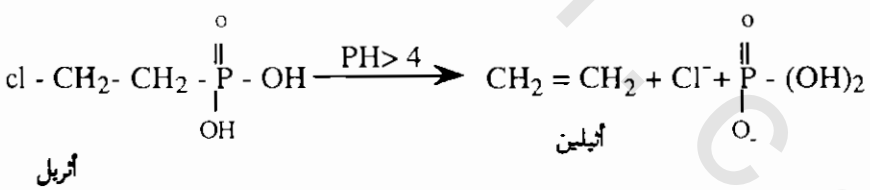
الايثيلين هورمون يسبب سقوط الاوراق وذلك بأسراعه فى حدوث الشيخوخة لمنطقة

الانفصال فانه مسئول مباشرة عن حدوث ذوبان الجدر الخلوية فى منطقة الانفصال فقد وجد أنه يشجع تكوين انزيم السيليوليز بدرجة كبيرة وعلاوة على ذلك فان غاز الايثيلين ينظم أيضا تحرر وانتقال الانزيم من السيتوبلازم الى الجدار وقد وجد أن الايثيلين يؤثر على هذه الخلايا فقط فى منطقة الانفصال وتكوين انزيم السيليوليز ولذلك فان منطقة الانفصال من الوجهة الفسيولوجية هى منطقة ذات خلايا متخصصة لاظهار تأثير الايثيلين بوضوح عليها وينتج عن ذلك سقوط الأوراق.

استعمال الايثيلين فى البستنة Horticulture وغيرها من الاستعمالات الاقتصادية:

نقل الموز وهو أخضر يكون أقل تأثر بضرر الاحتكاك من الموز الناضج ولذلك يفضل نقل الموز الاخضر ثم فى أماكن الوصول يعامل بالايثيلين لينضج.

كانت من الحالات المحددة لاستعمال الايثيلين فى الأغراض الاقتصادية أنه موجود فى الحالة الغازية وبذلك يحتاج الى حيز مغلق لكى يستعمل ولكن حديثا أمكن عمل مركبات عديدة يدخل فى تركيبها الايثيلين ثم تعامل بها النباتات حيث يتحرر منها الايثيلين بعد المعاملة وأحد هذه المركبات هو المركب المعروف باسم ethrel أو يعرف أيضا باسم ethephon وتركيبه عبارة عن ٢ـ كلوروايثايل فوسفونك أسد 2-chloroethyl-phosphonic وقد وجد أن هذا المركب يستعمل كمحلول مائى بتركيز ١٠٠ ـ ٥٠٠٠ جزء فى المليون ويحدث تحرر للايثيلين



أثريل — أثيلين

(شكل١١٠) : تكوين الأثيلين من الأثريل.

فى pH أعلى من ٣-٤ فبعد امتصاص هذا المركب فى خلايا النبات وتكون درجة pH فى هذا النبات أعلى من ٣ - ٤ فإن هذا التفاعل يتم ويتحرر الأثيلين كما فى الشكل (شكل ١١٠).

استعمالات هذا المركب Ethrel:

١ـ عند جرح أشجار المطاط لاخذ سائل المطاط فانه يحدث التأم للجرح بسرعة كبيرة نسبيا فنحتاج لعمل جروح أخرى ولكن وجد أن المعاملة بهذا المركب ethrel تؤخر من حدوث عملية الالتئام ولذلك فاننا ننتج سائل المطاط بكمية أكبر وجروح أقل.

٢ـ تكوين ثمار متجانسة من حيث اللون وايضا التجانس والتوحيد فى موعد النضج وبذلك تسهل عملية الجمع الالى فى وقت واحد ومثال ذلك نبات الطماطم حيث يعامل بـ ٢٥٠ جزء فى المليون من ethrel فيعطى لون متجانس مرغوب ونفس ميعاد النضج.

٣ـ سرعة سقوط الثمار بواسطة هذا المركب ليسهل عملية الجمع الآلى فى العنب والكريز والموالح.

٤ـ يزيد هذا المركب من انتاج الثمار المؤنثة فى نباتات القرعيات وبالتالى يزيد المحصول فى الخيار والقرع والبطيخ.

٥ـ تشجيع انتاج الازهار وتوحيد موعد النضج فى نبات الاناناس.

الباب الخامس عشر
مزارع الأنسجة Tissue Culture

تعريف مزارع الأنسجة:

هى عبارة عن زراعة أى جزء من النبات أو أى نسيج معين من النبات أو حتى أى خلية مفردة من النبات أو بروتوبلاست عارى أى عديم الجدار وذلك على بيئات صناعية فى المعمل وذلك لإنتاج أعضاء أو أجزاء معينة من النبات مثل الساق أو الجذر أو أنسجة معينة مثل نسيج callus الكلس أو حتى النبات الكامل ويكون ذلك فى ظروف معقمة تماماً.

مقدمة تاريخية عن مزارع الأنسجة:

يعتبر Hiberlandetسنة ١٩٠٢ أول من حاول زراعة خلية واحدة على بيئة صناعية ولم يتمكن من زراعة خلية واحدة منفردة وباءت جميع محاولاته بالفشل.

ويعتبر Whiteسنة ١٩٣٤ أول من نجح فى عمل مزارع للأنسجة وذلك بزراعة الجذور لنبات الطماطم على بيئة صناعية. أمكن إنتاج جذوراً أكبر حجماً وأكثر عددا.

تمكن Gauthert سنة١٩٣٩ من زراعة جزء من نسيج نبات الصفصاف من ساق النبات وإنتاج نسيج الكلس callus وقد أمكن بعد ذلك عمل تجارب كثيرة وإنتاج نسيج الكلس من نباتات كثيرة منها جذر نبات الجزر.

نسيج الكلس callus هو عبارة عن كتلة من خلايا رقيقة الجدر يوجد فى أجزاء منها خلايا مرستيمية تنقسم لتزيد من حجم نسيج الكلس. وبمعاملات معينة يمكن لنسيج الكلس أن يتميز إلى أنسجة النباتات المختلفة فمنه يتكون نسيج الخشب ونسيج اللحاء وقد يتكون منه خلايا كلورانشيمية.

تمكن Miller و Skoogسنة١٩٥٤ من زرآعة أجزاء من نخاع ساق نبات الدخان وقد أمكن إثبات أنه توجد مركبات خاصة تساعد على تكوين الجذور والسيقان من خلايا النخاع على بيئات صناعية.

وكان ذلك نتيجة لتجاربهما على مجموعة من المركبات لاختيار تأثيرها فى إنقسام الخلايا. وقد أمكنهما بإستعمال عينة من الحيوانات المنوية لنوع من الأسماك يشابه سمك

الرنجة وقد كانت هذه العينة محفوظة لمدة أكثر من سنة أن تسبب هذه العينة إنقسام خلايا النخاع وتشكيل الجذور والسيقان وذلك مع مركبات أخرى. وعند إستعمال عينة حديثة لهذه الحيوانات المنوية لم تعطى هذا التأثير على الإطلاق.

وقد استنتجا أن نواتج تحلل الحيوانات المنوية وهى غنية بالـ DNAينتج عنها مركب يسبب إنقسام الخلايا ونتيجة لذلك فقد قاما بإستخلاص حيوانات منوية من عينة حديثة وبدلاً من الإنتظار لمدة طويلة لتحليلها فقد قاما بوضعها فى جهاز الأوتوكلاف autoclaveلتعقيمها ولكى تتحلل فى درجة الحرارة العالية والضغط العالى.

وقد أمكن بالفعل إثبات أن ناتج التحلل يسبب إنقسام الخلايا وتكوين الأعضاء المختلفة وقد قاما بالكشف فى هذه العينات عن المركب الناتج من تحلل الـ DNA والمسئول عن إنقسام خلايا النبات فقد إتضح أنه مركب يسمى kinetin وهو يعتبر أول مركب استخدم فى تشجيع إنقسام خلايا النبات بدرجة ملحوظة ونتيجة لذلك أمكن إكتشاف مركبات كثيرة بعد ذلك تساعد على إنقسام خلايا النبات وسميت المركبات المسئولة عن ذلك السيتوكينينات Cytokininsولذلك يعتبر Miller و Skoog أول من أثبتوا وجود مركب ذو فاعلية كبيرة فى إنقسام خلايا النبات وفى اكتشاف السيتوكينينات وذلك نتيجة لتجاربهما لعمل مزارع للأنسجة وذلك لنسيج من نخاع ساق نبات الدخان.

Muir و Ricker سنة١٩٥٤ قد أمكنهما النجاح فى زراعة خلية واحدة وهو مافشل فيه Hiberlandet سنة ١٩٠٢.

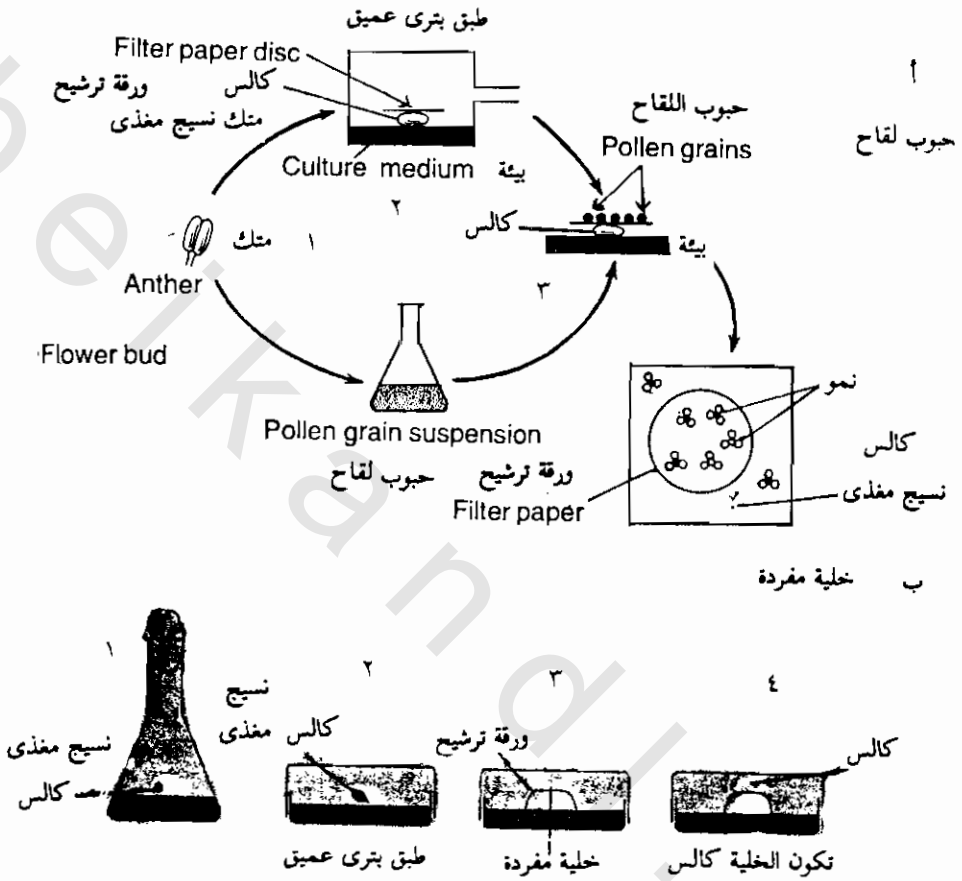
وقد كان ذلك بعمل paper raft techniqueحيث قاما بإستعمال نسيج مغذى nurse tissueلمساعدة الخلايا المفردة على الإنقسام وذلك بوضع النسيج المغذى فى طبق عميق ثم وضع عليه ورقة ترشيح ووضع على ورقة الترشيح الخلية المفردة ويتم تغطية هذا الطبق بغطاء وكل ذلك فى ظروف معقمة. فقد أمكن لهذه الخلية أن تنقسم وتكون نسيج الكلس Callus ذو حجم كبير نسبياً نتيجة لتغذيتها من المكونات الموجودة فى النسيج المغذى حيث تنتشر هذه المركبات من النسيج المغذى عبر ورقة الترشيح إلى الخلية المفردة. والنسيج المغذى هو عبارة عن جزء من نسيج نباتى حى(شكل ١١١) أو نسيج كالس.

تمكن Guhaسنة١٩٦٦ من زراعة المتك على بيئة صناعية وذلك لنبات الداتورة وقد نتج من المتك نبات صغير وكان النبات أحادى الأساس الكروموسومى وتسمى هذه النباتات الصغيرة plantlet.

تمكنت Nitsch و Bowrgin سنة١٩٦٧ من إنتاج نباتات من حبوب لقاح مفرده لنبات

الدخان. أى أنه أمكن إنتاج نبات صغير من حبة اللقاح ثم يكبر فى الحجم ويصبح نبات كامل ولكنه يكون أحادى الأساس الكروموسومى حيث أنه ناتج من حبة لقاح.

تمكن Takeba سنة ١٩٧٠ من زراعة بروتوبلاست عارى للخلايا النباتية أى خلايا عديمة الجدر وذلك لنبات الدخان وأمكنه بذلك إنتاج نباتات كاملة.



(شكل ١١١) طريقة paper raft technique

obeikandl.com

الظروف الواجب مراعاتها عند زراعة الأنسجة:

١ـ **التعقيم** : ـ عند إجراء تجارب مزارع الأنسجة يجب أن تكون الظروف معقمة تماماً فيجب أن تكون جميع الأدوات المستعملة من أطباق بترى وأنابيب ودوارق معقمة تماماً وأن يكون العمل فى ظروف بيئية معقمة تماماً يمكن إستخدام حجرات عزل خاصة بذلك.

٢ـ **البيئات** : ـ يجرى تنمية الأجزاء المختلفة من الأنسجة النباتية على بيئات صناعية خاصة ويجب أن يتوفر فيها الشروط الآتية (جدول ١٤) : ـ

١ـ أن تحتوى البيئة على مصدر للكربون وعادة يكون سكر الجلوكوز أو سكر السكروز.

٢ـ يجب أن تحتوى البيئة على مصدر للآزوت وقد يكون المصدر ملح بسيط مثل النترات وقد يكون عبارة عن مركب عضوى مثل الببتون أو أحماض أمينية مثل الجليسين أو حامض أسبارتك أو حامض جلوتاميك.

٣ـ فى حالات كثيرة تحتاج البيئة إلى وجود فيتامينات وهى فيتامينات مجموعة فيتامين ب المركب مثل الريبوفلافين riboflavine ـ البيوتين biotin ـ الثيامينthiamine

.para amino benzoic acid - nicotinic acid -pyridoxine

٤ـ فى كثير من الأحوال تحتاج البيئة إلى إضافة مركبات عبارة عن منظمات للنمو ومنها الهرمونات ومثال لذلك الجبريللينات مثل حامض الجبريلليك ـ اندول حامض الخليك أو الكينيتين.... إلخ من هذه المركبات.

٥ـ يجب أن يكون pH البيئة مناسب لنوع النسيج أو العضو المراد تكوينه.

٦ـ يمكن أن تضاف للبيئة أيضاً مصدر للعناصر اللازمة للنبات وذلك يكون فى صورة أملاح مثل النترات والكبريتات والكلوريد والفوسفات وتعتبر هذه الأملاح مصدر للعناصر الأساسية اللازمة للنبات.

وفى ظروف معينة يحتاج إلى وجود إضاءة وخاصة عند إنتاج المجموع الخضرى مثل الأوراق، والأفرع الخضرية حيث يلزم لاتمام تكوينها تكون الكلوروفيل والذى يلزم لتمام تكوينه الضوء.

يمكن أستعمال البيئات فى صورة سائلة كما يمكن أستعمالها فى صورة شبه صلبة وذلك بأضافة الآجار للبيئة بنسبة ٢٠ جرام فى اللتر.

جميع الأنسجة النباتية التى يجرى زراعتها يجب أن يتم تعقيمها أولاً قبل الزراعة وذلك بغمرها فى محاليل معينة معقمة مثل هيبوكلوريد الصوديوم أو الكالسيوم ـ نترات الفضة ـ فوق أكسيد

الأيدروجين يدء أو الكلوراكس Chlorax وهو مركب ينتج الكلور ويستعمل فى التعقيم حيث يعتبر الكلور من العناصر المعقمة.

ويمكن أن يستخدم أيضاً محلول السليمانى وهو عبارة عن كلوريد الزئبقيك وعادة يستعمل بتركيز ١,٪ أى (١) جرام/ لتر ماء ولكن يعتبر هذا المركب الأخير شديد التأثير وقد لايفضل فى بعض المعاملات.

وفى جميع الحالات وبعد غمر الجزء من النسيج النباتى فى محلول معقم فيجب غسيله فى ماء مقطر معقم عدة مرات وذلك للتخلص من الآثار الضارة لهذه المحاليل المعقمة التى قد يكون لها أثر ضار على النسيج النباتى أثناء تنميته.

مما سبق يتضح أنه لابد من توافر كيماويات معينة فى معامل مزارع الأنسجة ونتيجة لأن تحضير البيئات يأخذ وقت طويل فقد تم فى كثير من الأحوال عمل بيئات مخلوطة بتركيزات مناسبة تستعمل مباشرة بدلاً من تحضير البيئة ومثال لذلك بيئة Skoog وبيئة Muarashige.

ويجب أن يتوفر أيضاً أجهزة تعقيم « الأوتوكلاف » autoclave ـ أفران ـ حضانات ـ الأدوات الزجاجية ـ ميكروسكوبات ـ عدسات أو ميكروسكوبات بسيطة ـ أجهزة قوة طاردة مركزية ـ يجب أن تتوفر مصادر الإضاءة ومنها الأشعة فوق البنفسجية ـ حجرات معقمة.

بعض المصطلحات المستعملة فى مزارع الأنسجة

Plantlet (١)

هو عبارة عن النبات الصغير الذى ينتج من مزارع الأنسجة الذى ينتج من أى جزء من النبات أو من حبة اللقاح أو من خلية واحدة أو بروتوبلاست واحد.

Embryoid(٢) شبه الجنين

هو عبارة عن الجنين الناتج من مزارع الأنسجة وذلك يتميز عن الجنين الناتج من التلقيح والإخصاب فى دورة النبات العادية حيث أنه باستعمال مزارع الأنسجة ولإنتاج النبات الكامل فإن النسيج المستعمل ينقسم ليكون شبه الجنين كتلة كروية الشكل تتميز لتكون شكل قلبى ثم شكل طوربيدى torpedo shaped ثم يتكون بعد ذلك النبات الصغير(شكل ١١٥).

Totipotent cells (٣)

هى عبارة عن خلايا لها القدرة على الإنقسام وتكوين الأنسجة والقدرة على تكوين نبات كامل.

(٤) الكلس Callus

هو عبارة عن كتلة من نسيج ذو خلايا رقيقة الجدر يكبر فى الحجم نتيجة لوجود خلايا مرستيمية فى داخل هذا النسيج أو على سطحه.

قد يكون نسيج الكلس صلب أو هش وذلك تبعاً لنوع النبات ونوع النسيج.

الأنواع المختلفة لمزارع الأنسجة

توجد أنواع عديدة لمزارع الأنسجة وهى كما يأتى :-

(١) مزارع الجذور Root Culture

وفيها يؤخذ جزء من القمة النامية للجذر ويزرع على بيئة صناعية ويمكن تطبيقه فى كثير من النباتات حيث يزداد هذا الجزء فى الطول ويكون جذور ثانوية. أول من نجح فى ذلك White على جذور الطماطم (شكل ١١٢).

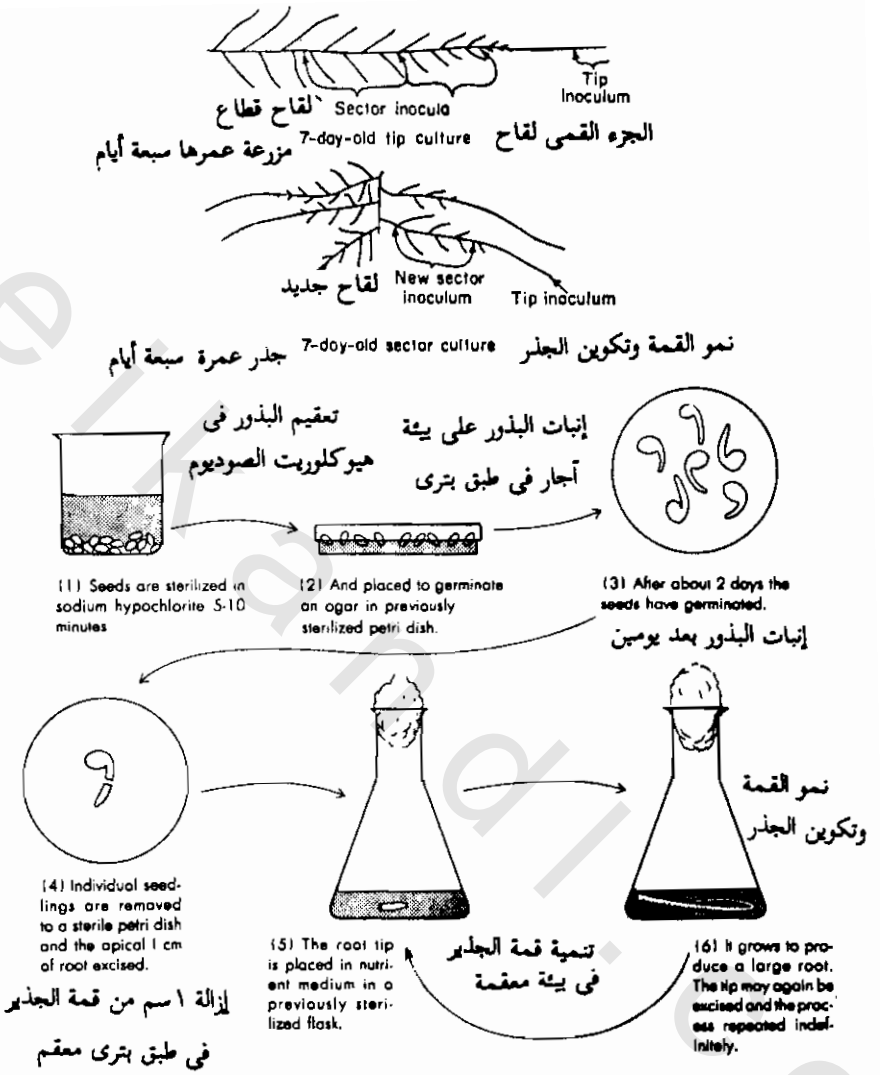
(٢) مزارع القمة النامية للساق Stem Apex Culture

وفيها تؤخذ القمة النامية للساق وتوضع على بيئة صناعية فيحدث نمو لهذا الجزء ويمكن أن يعطى ساق وعليه أوراق.

وقد أمكن عمل ذلك بالنسبة لنبات الاسبرجس حيث أن البيئة الصناعية تتكون من أملاح بسيطة ولكن فى نباتات أخرى تحتاج البيئة إلى إضافة مركبات عضوية ومنظمات للنمو وفيتامينات(شكل ١١٣).

ويمكن أن تستخدم مزارع القمة النامية للساق فى استعمالات إقتصادية كثيرة حيث أمكن زراعة نبات الأوركيد *Cymbidium* وإكثاره بهذه الطريقة. ومن المعروف أن بذور نباتات الأوركيد صغيرة الحجم رهيفة وتحتاج لعناية خاصة لزراعتها وإلى ظروف بيئية معقمة وأمكن التغلب على ذلك بإكثار هذا النبات بواسطة مزارع الأنسجة حيث تؤخذ القمة النامية وتزرع على بيئة صناعية فينتج نسيج الكلس ويتكون على نسيج الكلس نتوءات أو بروزات صغيرة كل نتوء أو بروز يسمى protocorm ويفصل هذا النتوء ويزرع على البيئة فيعطى نبات كامل (شكل١١٤).

ويمكن بتفصيص نسيج الكلس إلى هذه البروزات الكثيرة من إنتاج نباتات كثيرة كما أن التركيب الوراثى لهذه النباتات يكون معروف وبذلك تعطى أزهار جميلة الشكل ومرغوبة وذات



(شكل ١١٢): مزارع الجذور فى الطماطم.

أ – لقاح القطاع ولقاح القمة . ب – خطوات أداء التجربة.

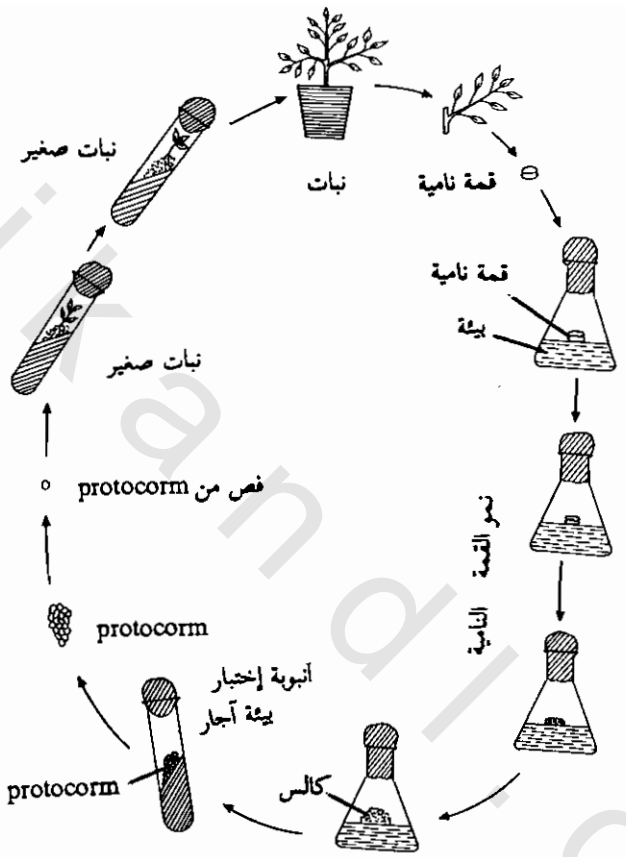
١ تعقيم البذور فى هيوكلوريت الصوديوم

٢ إنبات البذور على بيئة آجار فى طبق بترى

٣ إنبات البذور على بيئة آجار فى طبق بترى

٤

(شكل ١١٣) : خطوات زراعة قمة نامية للأسبرجس.



(شكل ١١٤): خطوات زراعة الأنسجة لأوركيد *Cymbidium*

قيمة إقتصادية عالية بينما فى حالة الزراعة العادية وحيث أن التلقيح فى الأوركيد يكون خلطى فيمكن أن تنتج تراكيب وراثية غير مرغوبة وذلك فى حالة الزراعة بالبذور.

ولذلك حالياً يجرى إنتاج نباتات وأزهار هذا الأوركيد بطريقة زراعة الأنسجة وهى تعتبر أسهل وأرخص وسريعة نسبياً وتعطى نباتات ذات تركيب وراثى مرغوب وذلك بالمقارنة بطريقة الزراعة بالبذرة.

مميزات هذه الطريقة:

١ـ سهولة إجرائها ورخص تكاليفها.

٢ـ تعطى نباتات ذات تركيب وراثى مرغوب محدد معروف.

٣ـ الحصول على أزهار مرغوبة الشكل

تستعمل طريقة زراعة القمة النامية للساق حالياً بطريقة إقتصادية وعلى نطاق تجارى واسع فى إنتاج نباتات إقتصادية خالية من الفيرس وأول من أستعمل هذه الطريقة وأمكن تطبيقها علمياً وتجارياً هو العالم الفرنسى Morel أثناء تجاربه على نبات الداليا فإتضح أن نباتات الداليا المصابة بالفيرس لاتكون نباتات سليمة أو حتى أزهار مرغوبة ولذلك فقد قام بفصل القمة النامية للنبات لأنه فى المعتاد أن النبات المصاب بالفيرس لايوجد الفيرس فى منطقة الجزء العلوى من القمة النامية وهى المنطقة الخالية من أى أنسجة وعائية مثل الخشب واللحاء وعند زراعة هذه القمة النامية الخالية من الفيرس على بيئة صناعية فقد أمكن إنتاج نباتات خالية من الفيرس تماما.

قد أمكن تطبيق هذه الطريقة على القمة النامية لنبات البطاطس لإنتاج درنات بطاطس خالية من الفيرس حيث تستعمل القمة النامية بما تحمله من بدائى ورقتين فقط.

ولإنتاج كميات كبيرة من درنات البطاطس فإنه يتم زراعة هذه النباتات الصغيرة فى صوب محكمة الغلق تقاوم فيها الحشرات تماماً وذلك لإنتاج كميات كبيرة من الدرنات والتى تكون خالية من الفيرس.

وحالياً تستعمل هذه الطريقة فى إنتاج تقاوى البطاطس فى كثير من الدول بطريقة إقتصادية حيث توجد معامل وشركات متخصصة لإنتاج درنات بطاطس خالية من الفيرس ناتجة من مزارع الأنسجة.

وقد أمكن حالياً تطبيق هذه الطريقة على نباتات أخرى كثيرة وعلى سبيل المثال لاعلى سبيل الحصر نبات قصب السكر ـ الموز ـ الفراولة.

وفى حالات أخرى تجرى نفس الطريقة ولكن قبل أخذ القمة النامية من النبات يجرى رفع درجة الحرارة فى الجو المحيط.

وتتبع هذه الطريقة فى بعض النباتات مثل نبات القرنفل حيث يتم رفع درجة حرارة الجو تدريجياً إلى حوالى ٣٧م أو ٣٨م ويستمر على هذه الدرجة لمدة اسبوعين وفى رطوبة نسبية عالية ٩٠٪ أو تزيد ثم يجرى بعد ذلك أخذ القمة النامية من هذه النباتات وزراعتها على بيئة صناعية لإنتاج نباتات قرنفل ذات صفات مرغوبة وخالية من الفيرس.

وعامة فإن معاملة النباتات بدرجة حرارة كما سبق ذكره تفيد فى بعض الأحيان فى مقاومة الفيرس أو الحد من تكاثر الفيرس فى النبات وبذلك فإن القمة النامية تكون خالية تماماً من الفيرس.

(٣) مزارع الورقة Leaf Culture

يمكن نزع أوراق صغيرة من القمة النامية للنبات وزراعتها على بيئة صناعية فإن الورقة تكبر فى الحجم وذلك كما فى النبات السرخسى *Osmunda* حيث أن الورقة تكبر فى حجمها وتشابه الورقة العادية إلا أنها تكون أقل سمكاً.

وفى هذه الحالة لابد من وجود إضاءة مناسبة ليتكون الكلوروفيل فى الورقة بالطريقة العادية.

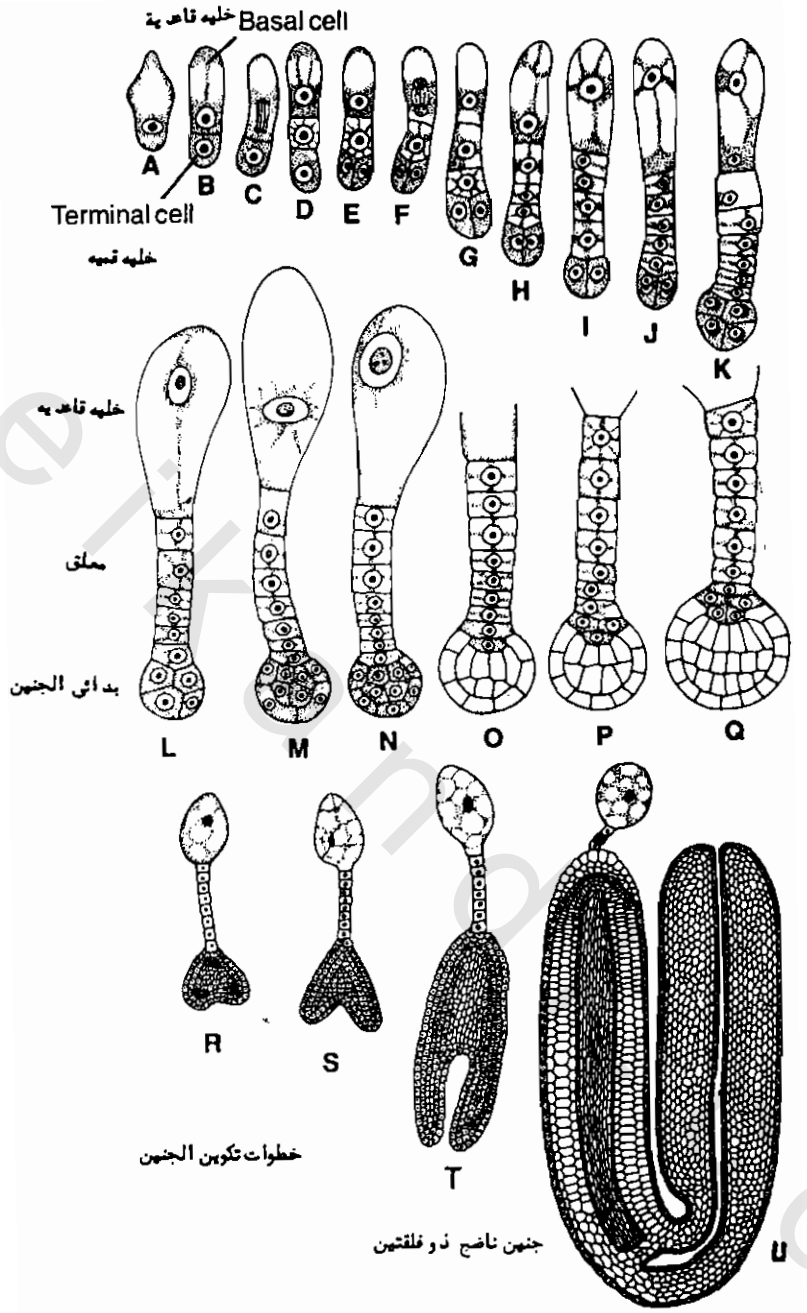
(٤) مزارع الأزهار Flower Culture

تؤخذ البراعم الزهرية الصغيرة وتزرع على بيئة صناعية فيتكون على البيئة أزهار ومثال لذلك نبات الخيار(نبات الخيار وحيد الجنس) فيمكن أخذ البراعم الزهرية المذكرة أو البراعم الزهرية المؤنثة وعند زراعة هذه البراعم على البيئة الصناعية تكبر فى الحال وتكون أزهاراً مذكرة أو أزهاراً مؤنثة تبعا لنوعها وعادة يضاف للبيئة فى هذه الحالة منظمات النمو.

(٥) مزارع البويضات Ovule Culture

قد أمكن عمل هذه الطريقة فى بعض النباتات ومنها نبات الخشخاش *Papaver* حيث تم أخذ البويضات الصغيرة أثناء تكوينها من مبيض الزهرة وزراعتها على بيئة صناعية فتكون بويضة كاملة مستعدة للإخصاب وقد أمكن أيضاً وضع حبوب اللقاح فى البيئة فيحدث تكوين لأنابيب اللقاح من حبوب اللقاح ويتم إختراق أنبوبة اللقاح للبويضة ويحدث الإخصاب ويتكون الجنين.

ويمكن فى هذه الطريقة نجاح عملية الإخصاب فى الحالات التى لايوجد فيها توافق بين حبوب اللقاح والبويضات ويكون ذلك نتيجة لعدم قدرة حبوب اللقاح على إختراق أنسجة الميسم



(شكل ١١٥): خطوات تكوين الجنين وشبه الجنين.

أو القلم أو للطول الزائد للقلم أو لسرعة موت أنابيب اللقاح أو عدم كفاءتها فى إختراق الميسم والقلم حتى تصل فى وقت مناسب إلى البويضة.

ميزة هذه الطريقة:

١ـ للتخلص من مشاكل عملية التلقيح.

٢ـ تقريب حبوب اللقاح من البويضات ليحدث التزاوج.

(٦) مزرعة الجنين(مزارع الأجنة) Embryo Culture

فى هذه الحالة يتم نزع الجنين من داخل البويضة فى أثناء تكوينه ثم زراعته على بيئة صناعية ويمكن أن يتكون الجنين الكامل النمو والذى يتكون منه نبات كامل بعد ذلك وكلما نزع الجنين من البويضة فى أطوار متأخرة أى أنه أكثر نضجاً كلما كان إحتياج هذا الجنين لبيئات أبسط فى تركيبها والعكس صحيح(شكل ١١٥).

فعند نزع الجنين فى بداية مراحل تكوينه فإنه يحتاج إلى بيئات خاصة تحتوى على مركبات كثيرة ويمكن تسمية هذه الطريقة بإسم طريقة إنقاذ الجنينembryo rescue technique.

وتوجد معامل متخصصة تقوم بهذه الطريقة بكفاءة عالية ومثال لذلك معمل الدكتورة Nitsch نتش فى فرنسا.

وتفيد هذه الطريقة فى تنمية الأجنة خارج البويضات والبذور وتفيد عندما لايوجد توافق بين الجنين ونسيج الاندوسبرم حيث لايتمكن الجنين فى أثناء تكوينه داخل البويضة من التغذية من نسيج الاندوسبرم وبذلك لايكتمل نموه ولايمكن لهذه البذرة عند زراعتها أن تكون نبات.

أو نتيجة لعدم تكون نسيج الإندوسبرم بطريقة مناسبة وفى هذه الحالة فإن نزع الجنين من داخل البذرة فى أثناء مراحل تكوينها وزراعته على البيئة سيعطى جنين كامل يتكون منه بادرة ونبات كامل بعد ذلك.

ميزة هذه الطريقة:

تفيد هذه الطريقة كثيراً على وجه الخصوص فى تربية النبات عند جدوث تهجينات بين الأنواع فى داخل الجنس الواحد حيث يكون التهجينات بين هذه الأنواع غير متوافقة تماماً ويوجد فرصة كبيرة لظهور عدم توافق بين الجنين والأندوسبرم ويكون مربى النبات فى إحتياج إلى هذه الأجنة الجديدة فى تكوينها الوراثى فيلجأ إلى embryo rescue technique.

ومن أمثلة النباتات التى تستعمل فى هذه الطريقة أنواع أجناس

Hordeum الشعير ـ *Brassica* الكرنب ـ *Linum* الكتان ـ *Allium* البصل والثوم والكرات. حيث تحدث تهجينات بين الأنواع داخل الجنس الواحد.

ملحوظة: ـ بعد الإخصاب أى بذرة لابد أن يوجد بها نسيج الاندوسبرم وتكون البذرة خالية من الاندوسبرم(لاإندوسبرمية) عندما مايكون الجنين شره جداً فيتغذى على الإندوسبرم بسرعة فائقة، نسيج الاندوسبرم نسيج مغذى للجنين.

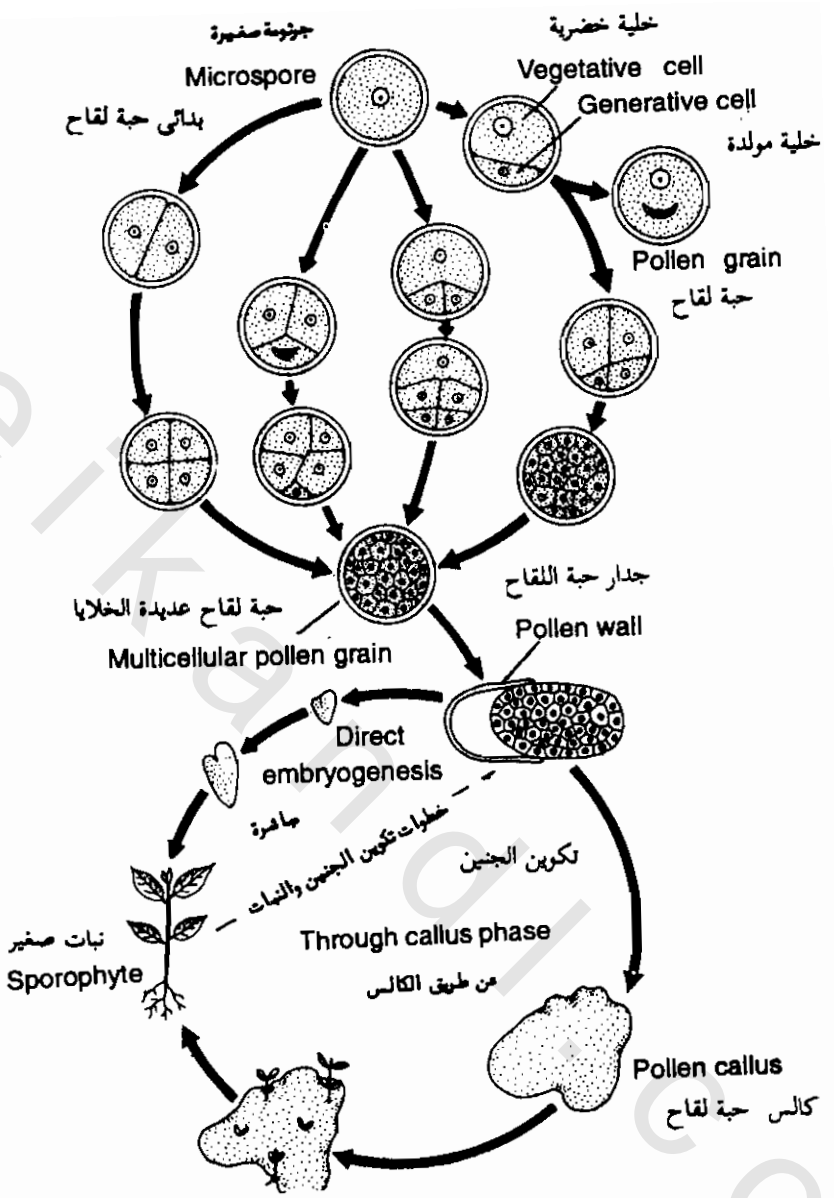
(٧)مزرعة حبوب اللقاح Pollen Grain Culture

تزرع حبوب اللقاح على بيئات صناعية ويمكن أن يتكون من حبة اللقاح نبات كامل ولكنه يكون أحادى الأساس الكروموسومى حيث أن حبوب اللقاح تكون أحادية الأساس وفى هذه الحالة يحدث أن خلية حبة اللقاح تنقسم ليتكون منها خليتان ثم ٤ خلايا ثم ٨خلايا وهكذا ثم تتكون كتلة من الخلايا داخل حبة اللقاح هذه الكتلة من الخلايا تضغط على جدار حبة اللقاح وتسبب تمزقه ثم تستمر الخلايا فى إنقسامها ويتكون شبه الجنين قلبى الشكل ثم الطوربيدى الشكل ومن شبه الجنين الأخير يتكون النبات الكامل(شكل ١١٦).

وقد إستخدمت هذه الطريقة إقتصادياً فى إنتاج نباتات تبغ(الدخان) مقاومة لمرض الذبول.

لشرح هذه الطريقة: من المعروف أنه يوجد نبات به زوجين من العوامل الوراثية لمقاومة فطر معين وأن أحد سلالات هذا النبات تحتوى على التركيب الوراثى AA bb وأن هذه السلالة مقاومة لبعض سلالات الفطر المسبب لمرض الذبول فى الدخان وأن السلالة النباتية الأخرى تتكون منaa·BB وهذه السلالة من النبات تكون مقاومة لمجموعة أخرى من السلالات الفطرية ويكون عامل المقاومة هنا A وB وللحصول على نباتات مقاومة لجميع سلالات الفطر فإنه طبيعياً يجرى عمل تلقيح بين هاتين السلالتين.

AAbb	x	aaBB	
	AaBb		F1
AABB	:	تراكيب أخرى	F2
1		15	



(شكل ١١٦) : خطوات زراعة حبوب اللقاح فى نبات ذو فلقتين

معنى ذلك أن كل ١٦ نبات به نبات واحد فقط مقاوم لجميع سلالات الفطر بدرجة أصيلة (أصيل فى المقاومة)(شكل ١١٧).

أما فى حالة إستعمال حبوب اللقاح من نباتات الجيل الأول F1 يحدث أثناء تكوين حبوب اللقاح إنعزال فيتكون ٤ تراكيب من حبوب اللقاح هى

AB Ab aB ab

وعند إنتاج نباتات من حبوب اللقاح وفى هذه الأثناء يجرى مضاعفة عدد الكروموسومات فى حبوب اللقاح هذه وذلك بإضافة مادة الكولشيسين فتنتج نباتات ثنائية الأساس الكروموسومى وهى كالآتى: -

AABB AAbb aaBB aabb

1 : 1 : 1 : 1

نسبة هذه التراكيب هى ١ : ١ : ١ : ١

الأبوين AAbb × aaBB *parents*

الجيل الأول AaBb F_1 *hybrid*

حبوب اللقاح Microspores	AB	aB	Ab	ab
AB	AABB	AaBB	AABb	AaBb
aB	AaBB	aaBB	AaBb	aaBb
Ab	AABb	AaBb	AAbb	Aabb
ab	AaBb	aaBb	Aabb	aabb

egg cells خلايا البيضة

(شكل ١١٧): قطعة الشطرنج فى حالة التهجين أو التزاوج بين نباتين فى الجيل الثانى.

من هنا يتضح أن نسبة النباتات المقاومة والأصيلة فى زوجى العوامل الوراثية هى ١ : ٣ ومن هنا يتضح أن النسبة المرغوبة من النباتات فى حالة إستعمال حبوب اللقاح أكبر من النسبة فى حالة التلقيح بالنباتات العادية وهذه أول ميزة.

وبالإضافة إلى ذلك يجرى إختبار هذه النباتات الناتجة فى حقل ملوث بالسلالات الفطرية المسببة للمرض فإن جميع النباتات الناتجة فى حالة زراعة حبوب اللقاح تكون مقاومة بحالة أصيلة بزوجى العوامل الوراثية وأن جميع النباتات التى تموت تكون غير مقاومة.

أما فى حالة زراعة النباتات الناتجة من التهجين العادى فإن بعض النباتات التى تعيش وتقاوم المرض تكون مقاومة ولكن بحالة غير أصيلة.

وبالطبع يفضل أن يكون توزيع النباتات على المزارعين للنباتات المقاومة بحالة أصيلة AABB وهى الناتجة من مزارع حبوب اللقاح وهذه ثان ميزة.

الميزة الثالثة لمزارع حبوب اللقاح فى هذه الحالة هو أن إنتاج هذه النباتات يستغرق وقت أقل من إنتاج النباتات بالطريقة العادية.

ولقد استخدمت بالفعل هذه الطريقة فى اليابان لإنتاج نباتات من الدخان مقاومة لمرض الذبول بطريقة زراعة حبوب اللقاح.

(٨) مزارع الكلس Callus Culture

تعريف الكلس Callus:

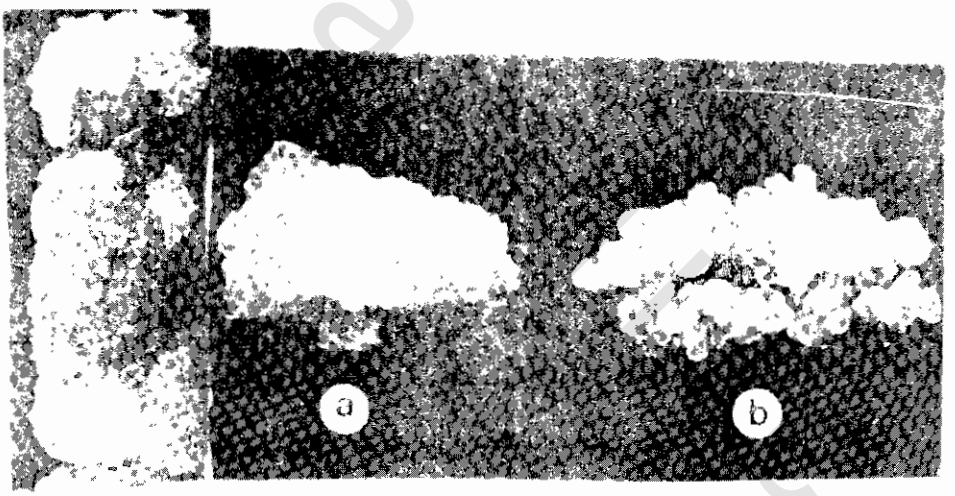
هو عبارة عن كتلة من خلايا رقيقة الجدر يتخللها خلايا مرستيمية قد تكون هذه الخلايا المرستيمية على سطح نسيج الكلس كما فى نبات الشقيق وقد تكون فى داخل نسيج الكلس كما فى الكلس الناتج من الساق القرصية للبصل وقد يكون نسيج الكلس هش وقد يكون صلب وقد يكون أملس وقد يكون ذو نتوءات وفى حالة وجود الضوء فإنه يمكن أن تتكون فى الخلايا بلاسيتدات خضراء وتصبح خلايا كلورانشيمية.(شكل ١١٨).

وفى حالة المعاملة بمركبات معينة مثل منظمات النمو يمكن أن تتميز خلايا نسيج الكلس إلى اللحاء والخشب. وفى بعض الحالات قد يتكون فى نسيج الكلس وفى داخل الخلايا فجوات عصارية ملونة ويصبح الكلس ملون وذلك كما فى نبات *Haplopappus* وحيث ينتج الكلس من بتلات الأزهار لهذا النبات وأن هذه البتلات تكون ملونة. وهذه الصبغات الملونة عبارة عن صبغة الأنثوسيانين anthocyanine.

بعض الصفات الخاصة لنسيج الكلس:

يمكن أن يستعمل نسيج الكلس فى مزارع الأنسجة فى إنتاج نباتات أو أجزاء أو أعضاء نباتية ولكن من المعروف أن نسيج الكلس فى حالات كثيرة يكون غير ثابت من ناحية التركيب الكروموسومى أى من الناحية الوراثية حيث إنه كثيراً مانجد أنه يوجد فى نفس نسيج الكلس خلايا تختلف فى عدد الكروموسومات ويوجد أيضاً فى بعض الخلايا حالات Chromosomal abberations ومنها التضاعف duplication والنقص deletion والإنقلاب inversion والانتقال translocation وحالات أخرى وهى التضاعف polyploidy و aneuploidy وهى التضاعف فى عدد الكروموسومات أو قلة وزيادة الكروموسومات حيث نجد أن الخلية الثنائية تصبح رباعية وقد تصبح سداسية.

أما فى حالات التضاعف aneuploidy الناقص فتنشأ حالات مختلفة منها على سبيل المثال وليس على سبيل الحصر حالات نقص كروموسوم واحد 2n-1 monosomic ونقص٢ كروموسوم 2n-2 nullisomic وقد يزيد النقص 2n-3 و 2n-4 و 2n-5 وهكذا وقد يزيد عدد الكروموسومات واحد ويسمى 2n+1 trisomic وقد يزيد عن ذلك ولذلك فإن جميع هذه الإختلافات فى أنواع الخلايا توجد فى نسيج الكلس.



بصل كاسافا Cassava كريزانثيمم Chrysanthemum

(شكل١١٨): نسيج الكلس فى نباتات مختلفة

ولذلك لايفضل فى بعض الأحيان إستعمال الكلس فى إنتاج نباتات جديدة لإختلافه الكبير فى التركيب الوراثى فى الخلايا المكونة لهذا النسيج.

إنتاج نباتات من نسيج الكلس:

تستعمل هذه الطريقة بكثرة فى إنتاج بعض النباتات ومثال لذلك إنتاج نبات الجزر من جزء من جذر النبات حيث يتم قطع الجذر ويؤخذ جزء صغير من داخل الجذر ويوضع على بيئة مناسبة فيتكون نسيج الكلس من هذا الجزء من الجذر. ويؤخذ نسيج الكلس ويوضع فى جهاز يشبه جهاز الطرد المركزى أو يوضع فى دوارق مخروطية ويعرض لهز مستمر على الـ shakerفينتج عن ذلك تفتت نسيج الكلس أو أجزاء منه ويكون ذلك فى محلول مناسب وبذلك يتكون معلق -s us pensionبه مجاميع من خلايا الكلس وعند زراعة مجاميع من هذه الخلايا على بيئة مناسبة فإنها تكون شبه الجنين القلبى ثم شبه الجنين الطوربيدى ثم يتكون من الأخير النبات الصغيرplantlet(شكل١٢٠ أ). ومنه يتكون النبات البالغ ومن ذلك يتضح إنه يمكن عمل دورة الحياة لنبات الجزر بالطريقة العادية بزراعة البذور وبزراعة الأنسجة.

(٩) مزارع الخلية الواحدةSingle Cell Culture

هو عبارة عن زراعة خلية مفردة فقط

كيفية الحصول على خلية مفردة:

يجرى الحصول على خلايا منفردة بطرق عديدة وعامة تختلف بإختلاف النبات فيمكن هز مزارع الكلس حيث يسبب ذلك فصل لمجاميع من الخلايا أو خلايا مفردة ثم تجرى عملية sieving نخل لهذه المجاميع أو الخلايا المفرده الناتجة فنحصل فى النهاية على خلايا مفردة.

وفى بعض الحالات الأخرى تجرى بأخذ نسيج الورقة وبعد إزالة نسيج البشرة من الورقة وتقطيع الورقة إلى أجزاء ووضعها فى بيئة سائلة مع الرج أو الهز فيحدث إنفصال لخلايا الورقة ويتكون محلول به نسبة من الخلايا المفردة cell suspension culture وذلك كما فى نباتplumpuppy . وقد يكون بأخذ جزء من الورقة وطحنها فى محلول مناسب بواسطة هون خزفى فيمكن أن ينتج عن ذلك كثير من الخلايا المفردة كما فى أوراق الفول السودانى حيث نحصل على محلول به نسبة كبيرة من الخلايا المفردة ويمكن أن تطبق نفس القاعدة على الأفرع المتورقة لنبات الإسبرجس حيث يمكن الحصول على خلايا مفردة بطريقة الطحن. وفى حالات أخرى كثيرة يمكن معاملة النسيج النباتى بأنزيمات محللة للمركبات البكتينية حيث تسبب هذه

الأنزيمات تحليل المركبات البكتينية التى تسبب إلتحام خلايا النسيج النباتى، ونتيجة لذلك تنفصل الخلايا عن بعضها ونحصل على نسبة من الخلايا المفردة.

تاريخ زراعة الخلية الواحدة :

كما سبق القول فإن العالم Hiberlandet سنة١٩٠٢ أول من حاول زراعة خلية واحدة على بيئة صناعية ولكنه فشل ولم يتمكن من زراعتها.

ثم تمكن Ricker&Muir سنة١٩٥٤ من زراعة خلية واحدة وذلك بعمل paper raft technique والذى سبق شرحه وفيه استعمل نسيج مغذى لمساعدة الخلايا المفردة على الإنقسام وذلك بوضع النسيج المغذى فى طبق عميق ثم نضع عليه ورقة ترشيح ونضع على ورقة الترشيح الخلية المفردة ويتم تغطية هذا الطبق بغطاء فأمكن لهذه الخلية المفردة أن تنقسم نتيجة لأخذها المواد الغذائية من النسيج المغذى عبر ورقة الترشيح(شكل ١١١).

ولكن بعد ذلك أمكن زراعة الخلية الواحدة على بيئة صناعية دون الإحتياج إلى نسيج مغذى وعادة تحتوى هذه البيئة الصناعية على كثير من المركبات وأصبح من السهل حديثاً زراعة خلية واحدة على بيئة صناعية.

التطبيق الإقتصادى لزراعة خلية واحدة:

تمكن العالم Carlson من إستعمال هذه الطريقة لإنتاج نباتات مقاومة للأمراض ومثال لذلك أنه قام بإستعمال خلية مفردة أى خلايا مفردة من داخل نسيج المتك وذلك من الخلايا الأمية لحبوب اللقاح أو المكونة لحبوب اللقاح وأن كل خلية تكون أحادية وقد عرض هذه الخلايا لمركب يسبب طفرات وهو مركب ethyl methan sulphonate حيث سبب هذا المركب طفرات فى بعض الخلايا وبدلاً من أن تكون هذه الخلايا prototrophe فإنها أصبحت auxotrophe.

auxotrophe تحتاج دائماً إلى مركبات أكثر من الـ prototrophe فى البيئة حيث أن الـ prototrophe تحتاج إلى بيئة ذات تركيب معين وأن الـ auxotrophe هى عبارة عن خلايا تحتاج إلى مركب أو أكثر يضاف للبيئة السابقة لكى تنمو وذلك نتيجة لحدوث طفرات تؤثر على تكوين الخلايا وتجعلها غير قادرة على تكوين مركب أو أكثر ولذلك تحتاج الخلايا لهذه المركبات فى البيئة لأنها فقدت القدرة على تخليقها ذاتياً وذلك بالمقارنة بالخلايا prototrophe .

يدخل مركب bromo deoxyuridine ـ 5 فى الخلايا المنقسمة فقط لأنه يدخل فى تكوين الـ DNA . توضع الخلايا فى بيئة الأساس التى تحتوى على مركب bromo

deoxyuridine ـ 5فإن الخلايا العادية الغير متطفرة prototrophe تنقسم لأن هذا المركب يدخل في تركيب DNA الخلايا المنقسمة فقط دون الساكنة وبتعريض هذه الخلايا للضوء فإنها تموت لأن هذا المركب يحتوى على البروم السام. ثم تنقل جميع هذه الخلايا إلى بيئة الأساس مضاف إليها مركبات عضوية غنية التركيب مثل casien hydrolysate، yeast extract فإن الخلايا العادية prototrophe لاتنمو لأنها قد قتلت وأما الخلايا المطفرة auxotrophe فإنها تنمو وتكون نسيج الكلس وبتجزىء نسيج الكلس وإختباره على بيئة أساس بها حامض أمينى أو أكثر أو فيتامين أو أكثر أو حامض نووى فقد أمكن إنتاج خلايا ينقصها الحامض الأمينى الأرجينين أو الليسين أو البرولين أو فيتامين البيوتين أو البارا أمينو بنزويك اسيد para amino benzoic acid أو الحامض النووى hypoxanthine ويمكن التعرف على ذلك بنقل الكلس على بيئة أساس+ أرجينين وهكذا.

ففى حالة نمو الكلس على هذه البيئة يعنى أن هذا الكلس ينقصه تكوين الأرجنينين وعند تجربة مركب آخر بالنسبة لأنواع الكلس التى لم تنمو يمكن التعرف على حالات النقص المختلفة من هذه الحالات المختلفة للخلايا auxotrophe. ومن ذلك أمكن إنتاج نباتات عادية ينقصها تخليق فيتامين أو أكثر أو حامض أمينى أو أكثر أو حامض نووى.

وقد أمكن لـ Carlson من هذه التجارب من إنتاج نباتات من نسيج الكلس حيث يتكون شبه الجنين القلبى الشكل ويضع فى البيئة مادة الكولشيسين لعمل التضاعف فيكون الجنين تركيبه(2n) ثم يتكون شبه الجنين الطوربيدى الشكل ومنه يتكون نبات كامل 2n مقاوم لمرض wild fire وهو مرض هام مؤثر على نبات التبغ (الدخان) والذى يسببه البكتيريا*Pseudomonas tabaci* حيث أمكنه بهذه الطريقة إنتاج نسيج كلس مقاوم لسم هذه البكتيريا والمسئولة عن حدوث المرض وقتل النبات وهو يسمى سم tabtoxin ومن هذا الكلس المقاوم لهذا السم أمكنه إنتاج نبات مقاوم لهذا المرض.يتم وضع السم السابق فى البيئة.

تمكن Binding and Binding سنة١٩٦٩ بنفس الطريقة ومن حبوب اللقاح لنبات البيتونيا *Petunia hybrida* إنتاج نسيج كلس مقاوم للمضاد الحيوى streptomycin resistant.

(١٠) مزارع البروتوبلاست Protoplast Culture

يمكن الحصول على مزارع البروتوبلاست وذلك بعد تخليص البروتوبلاست من جدار الخلية ويمكن ذلك بإحدى طريقتين: ـ

(١) الطريقة الأولى:

يجرى معاملة الخلايا بمحلول زائد التركيز قليلاً من mannitol أو sorbitol بتركيز حوالى ٧,١٢ حيث يسبب هذا المحلول بلزمة مبتدئة للخلايا حيث يبتعد البروتوبلاست قليلاً عن الجدار الخلوى ويفضل mannitol أو sorbitol عن محلول السكروز أو كلوريد الصوديوم فى عمل البلزمة حيث أنه يكون تأثيره خفيف على الخلايا ولايؤثر بدرجة كبيرة على التفاعلات الحيوية فى الخلايا.

يتم قطع الجدار الخلوى بواسطة جهاز خاص يسمى micromanipulator الجهاز مكون من عدسة و موس. يتم قطع الجدار الخلوى بواسطة الموس ويتم فصله ثم يتم تحرر البروتوبلاست من الجدار (شكل ١١٩).

(٢) الطريقة الثانية:

يمكن معاملة الخلايا ببعض الأنزيمات المحللة للمركبات البكتينية والأنزيمات المحللة للسليلوز حيث يتم تحليل الجدار ويتحرر السيتوبلازم ويصبح حراً.توجد مخاليط جاهزة لذلك.

أنواع الحويصلات vesicles:

فى أثناء إجراء عملية البلزمة وقطع الجدار وأثناء تحرر البروتوبلاست من الجدار تتكون حويصلات حيث ينبعج غشاء الإكتوبلاست للداخل مكوناً حويصلات صغيرة وهذه الحويصلات تنفصل عن غشاء الإكتوبلاست وتصبح موجودة بداخل الخلية ويوجد نوعين من الحويصلات هما :

plasmolytic vesicles وهى التى تتكون أثناء حدوث عملية البلزمة المبتدئة.

pinocytotic vesicles وهى تتكون فى أثناء الخطوات التى تلى ذلك.

مما سبق يتضح أن البروتوبلاست العارى عديم الجدار يمكن أن يتميز بخاصية الخلية الحيوانية وهى تكوين الحويصلات وإنتقالها إلى داخل الخلية.

كما وجد أيضاً أن للبروتوبلاست العارى للخلايا النباتية يمكنه أن يلتقم جزئيات صلبة مثل ferritin و thorium oxide وجزئيات الفيرس وتصبح هذه الجزئيات موجودة بداخل الخلايا.

وقد يمكن تطبيق هذه الظاهرة إقتصادياً حيث تجرى محاولات لجعل الخلايا تلتقم بكتيريا العقد الجذرية وبذلك تثبت هذه الخلايا النيتروجين الجوى وبذلك تتمتع هذه الخلايا بصفة موجودة فقط فى نباتات العائلة البقولية دون نباتات العائلات الأخرى. لكن حتى الآن لم ينجح

أحد فى عمل ذلك. يمكن الآن عمل هذه الحويصلات صناعياً من lipoproteins.

يختلف البروتوبلاست فى شكله وحجمه ولونه تبعاً لنوع الخلايا المأخوذة منها ففى حالة الخلايا الكلورانشيمية يكون البروتوبلاست لونه مخضر وبه فجوة عصارية واضحة، وفى حالة الخلايا الملونة أو بتلات الأزهار فإن البروتوبلاست يكون ملون، وفى حالة خلايا البشرة فإن البروتوبلاست يكون غير مخضر ويختلف حجم البروتوبلاست بإختلاف نوع الخلايا المأخوذ منها.

ومما هو جدير بالذكر أنه فى كثير من الحالات فى مزارع البروتوبلاست يكون البروتوبلاست شديد القدرة على تكوين جدار خلوى ويتكون هذا الجدار بسرعة كبيرة وهذه أحد الصعوبات التى توجد فى مزارع البروتوبلاست حيث أنه بعد إزالة الجدار فإن البروتوبلاست يكون جدار خلوى بسرعة كبيرة نسبياً وتصبح خلية بدلاً من البروتوبلاست. يمكن أيضاً عمل تزاوج بين بروتوبلاست وآخر وفى بعض الحالات يحدث التزاوج بين بروتوبلاست وآخر بسهولة كبيرة وذاتياً وبسرعة كبيرة.

ولكن فى بعض الحالات يحدث التزاوج بين البروتوبلاست بصعوبة نسبياً وفى هذه الحالة نحتاج إلى إضافة نترات الصوديوم حيث تساعد على التزاوج بين البروتوبلاست، ولكن يستعمل فى الأغراض العملية وبكفاءة كبيرة مركب البولى إثيلين جليكولpolyethylene glycol حيث أن هذا المركب له كفاءة عالية فى المساعدة على تزاوج البروتوبلاست.

وعامة التزاوج بين بروتوبلاست نفس النبات يكون أسهل من التزاوج بين بروتوبلاست نباتين من صنفين مختلفين أو من نوعين مختلفين أو من جنسين مختلفين.

التطبيق الإقتصادى لظاهرة تزاوج البروتوبلاست:

يمكن تطبيق ظاهرة تزاوج البروتوبلاست إقتصادياً وقد أجريت تجارب فى هذا الصدد فمن المعروف أن مرض التبقع البنى فى الفول المتسبب عن الفطر *Botrytis fabae* يسبب خسائر جسيمة فى كثير من الدول التى تزرع نبات الفول ومنها مصر. ولايوجد أصناف مقاومة بالمعنى المفهوم لهذا المرض فى الفول العادى *Vicia faba*. ولكن وجد أن french beans وأسمها العلمى *Vicia narobensis* فيها صفة المقاومة لهذا المرض فعند عمل التهجين بين بروتوبلاست من *Vicia faba* وبروتوبلاست من *Vicia narobensis* يمكن الحصول على بروتوبلاست وبالتالى نبات مقاوم لمرض التبقع البنى فى الفول حيث أن التهجين بين هذين النوعين بالطريقة العادية يحتاج إلى وقت كما إنه صعب الحدوث.

طريقة إنتاج نباتات دخان هجين غير حساسة للضوء بواسطة مزارع الأنسجة:

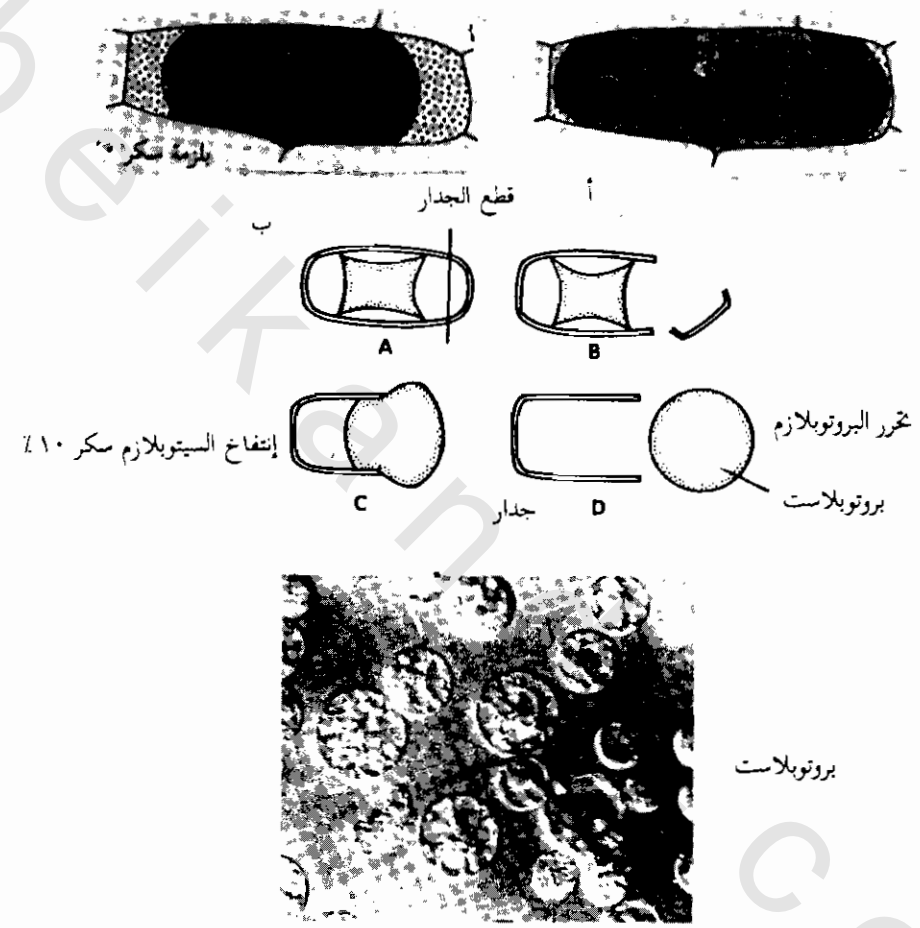
فى هذه الطريقة نبدأ بنبات حساس للضوء حيث أنه فى درجة الضوء العادى وهى10000 Lux يكون النبات ضعيف ولايأخذ اللون الأخضر ويصبح لونه مصفر أو أخضر باهت ويكون تركيب هذا النبات VV أو SS ثم يؤخذ من أزهار هذا النبات المتك عن طريق الخلايا الأمية بحبوب اللقاح PMS.

ومن هذه الخلايا الأمية لحبوب اللقاح يتكون رباعى حبوب اللقاح ثم يتكون من هذا الرباعى حبوب اللقاح ويتكون من حبة اللقاح على البيئة كتلة من الخلايا تتميز على البيئة إلى شبه جنين قلبى الشكل ثم طوربيدى الشكل ومن هذا يتكون النبات الصغير وتركيبهV أو Sوهذا النبات الصغير يكون haploid أحادى الأساس الكروموسومى أى أنه V أو S وليسVV أو SS لأنه ناتج من حبوب اللقاح.

ثم يؤخذ هذا النبات الصغير الأحادى الأساس الكروموسومى وينمى فى درجة ضعيفة من الإضاءة وهى 800 lux حيث تصبح البادرة والنبات المتكون فى الإضاءة الضعيفة ولأنه حساس للضوء يكون اللون الأخضر العادى وهذه حالة طريفة وهى حالة عكسية لما هو شائع فى جميع النباتات حيث أن جميع النباتات العادية فى وجود الإضاءة العادية يكون لونها أخضر وفى حالة الإضاءة الضعيفة يحدث لها شحوب ضوئى وتصبح خضراء باهتة أو مصفرة ولكن العكس صحيح فى هذه الحالة لأننا بدأنا بالنباتات الحساسة للضوء حيث أنه فى درجة الإضاءة العادية تكون خضراء باهتة وفى درجة الإضاءة المنخفضة تكون خضراء عادية اللون.

ومن هذه النباتات يؤخذ جزء من نسيج الورقة ومن الخلايا الكلورانشيمية لنسيج الورقة يؤخذ البروتوبلاست أى يتم عمل مزارع البروتوبلاست على بيئة مناسبة (جدول ١٤) ثم يحدث التزاوج بين البروتوبلاست V × البروتوبلاست S ليتكون كتلة من الخلايا ويتكون نبات هجين-SV hete rozygous ولأن هذا النبات غير متماثل أى خليط فى تركيبه الوراثى heterozygous يتميز بأنه نبات عادى.

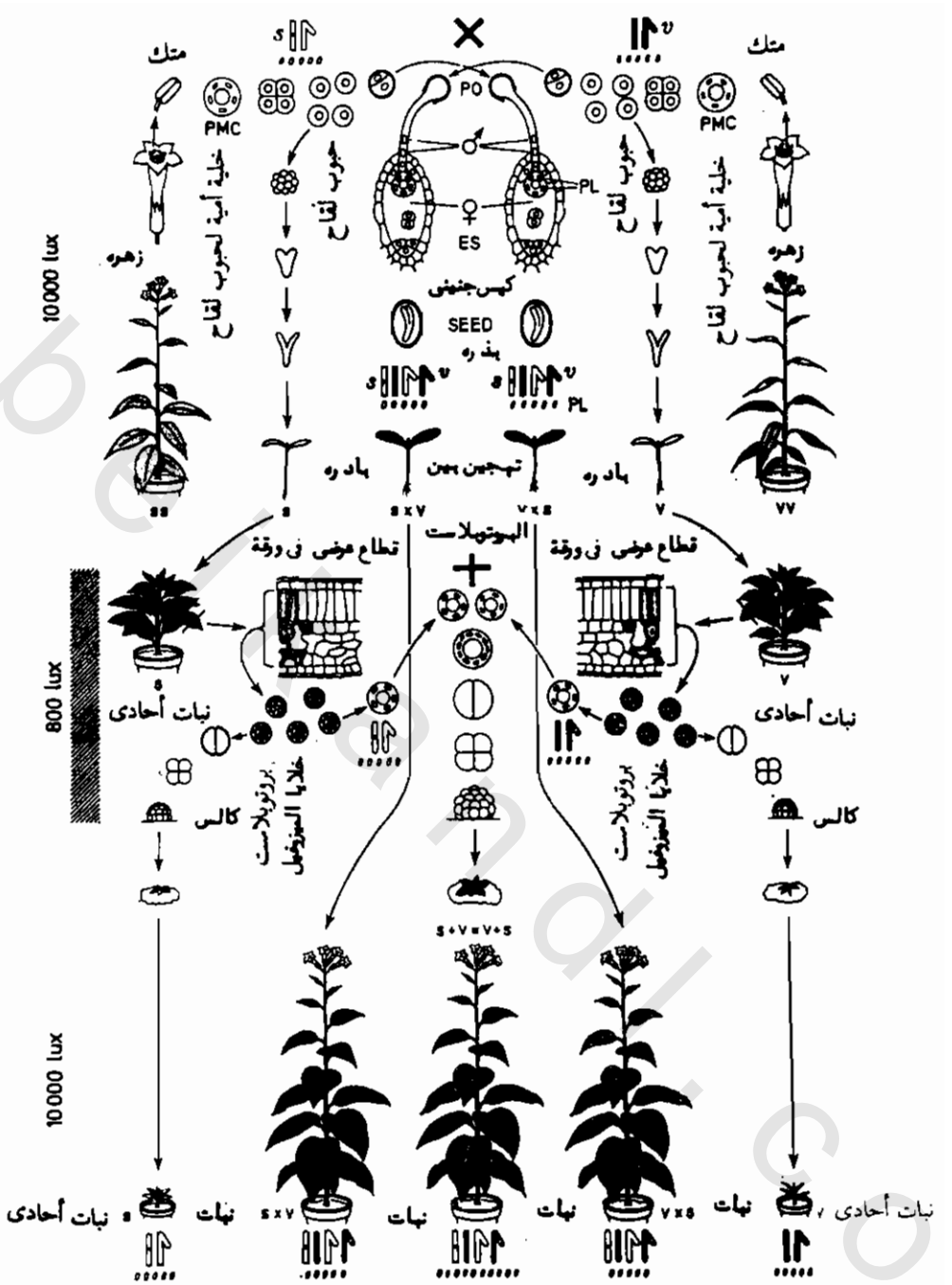
ففى درجة الإضاءة العادية وهى 10000 lux يكون نبات عادى وذلك عكس الأبوين VV ، SSحيث أن كل من الأبوين homozygous متماثل التركيب الوراثى. وبالفعل عندما أجرى تنمية البروتوبلاست فقط دون تزاوج فقد نتج نبات أحادى haploid من مزارع البروتوبلاست تركيبه V أو S ويكون هذا النبات ضعيف مصفر لأنه حساس للضوء العادى(شكل١٢٠) وهكذا يمكن إنتاج نبات خليط فى تركيبه الوراثى بالتهجين العادى وبمزارع الأنسجة.



(شكل ١١٩) : خطوات فصل البروتوبلاست من الجدار فى خلية بصل .

أ – خلية بها بلزمة مبتدئة.

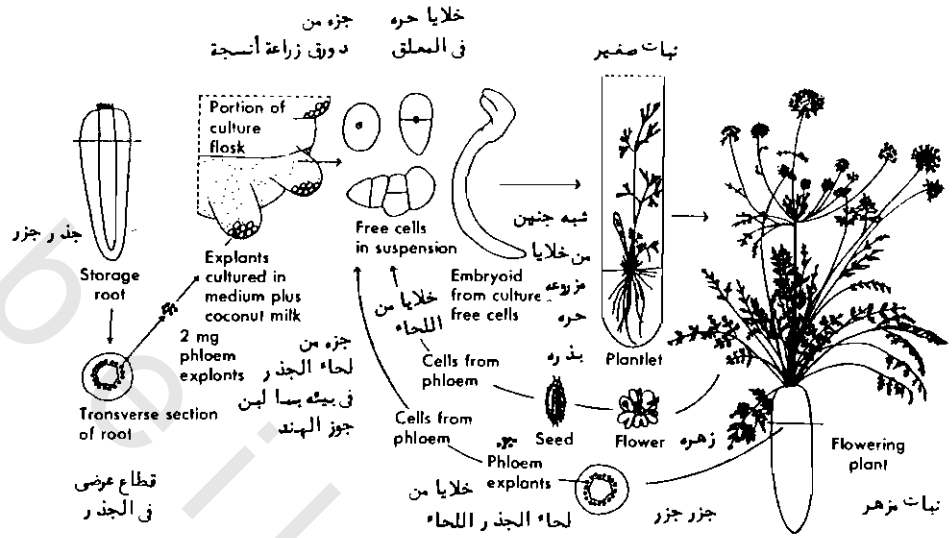
ب – خطوات فصل البروتوبلاست.



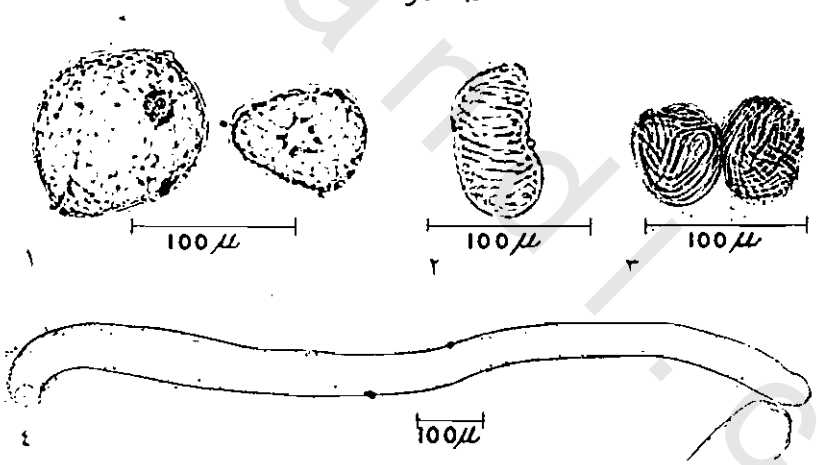
(شكل ١٢٠) : التهجين فى نبات التبغ وبإستعمال مزارع الأنسجة.

(جدول ١٤) : بيئة تستعمل فى مزارع البروتوبلاست

المكـــــونات	التركيز (ملليجرام/لتر)
أملاح معدنية	
كبريتات الأمونيوم	٧٩٠
نتـــرات الكالسيوم	٢٩٠
كبريتات المغنسيوم	٧٣٠
كلـوريد بوتاسيوم	٩١٠
نتـــرات بوتاسيوم	٨٠
نتـــرات صوديوم	١٨٠٠
كبريتات صوديوم	٤٥٠
فوسفات صوديوم ثنائية الأيدروجين	٣٢٠
حامض بوريك	١,٥
كبريتات نحاس	٠,٠٢
كلوريد المنجنيز	٦
يوديد البوتاسيوم	,٧٥
كبريتات الزنك	٢,٦
حامض المولبديك	٠,٠٠١٧
كلوريد الحديديك	٣,١
أثيليت ثنائى الأمين رباعى الخلات الصوديومى EDTA	٨
فيتامينات وأحماض أمينية	
ميسو إينوسيتول *meso* - inositol	١٠٠
جليسين	٣
ثيامين	٠,١
كلوريد البيريدوكسين	٠,١
حامض nicotinic	٠,٥
منظمات النمو	
2,4 - D	٠,١٥
كينتين	٠,١٥
مصدر الكربون	
سكروز	٢٠ جرام
آجـــــار	٢٠ جرام



خلايا مفردة



خلايا ١ و ٤ تصلح لمزارع الأنسجة خلايا ٢ و ٣ لا تصلح لمزارع الانسجة

(شكل ١٢٠أ) : تكوين نبات الجزر عن طريق مزارع الانسجه (جذور) .

الباب السادس عشر
الإنزيمـــات Enzymes

تحدث فى الخلايا النباتية الحية تفاعلات كيماوية كثيرة مثل تحلل أو بناء المواد الكربوإيدراتية، والدهنية، والبروتينية والأحماض النووية . ويمكن إجراء بعض هذه التحولات خارج الخلية، ولكنها تحتاج إلى درجات حرارة مرتفعة، لا تتحملها الخلايا، وإلى مواد كيماوية مختلفة لا توجد فيها. ويرجع السر فى سهولة حدوث هذه التحولات الكيماوية داخل الخلايا إلى وجود مواد عضوية خاصة، يفرزها البروتوبلازم، وتعرف بالإنزيمات. وكان كون Kuhne أول من استعمل لفظة إنزيم عام ١٨٧٨ . وأصلها يونانى، ومعناه اللفظى فى الخميرة en xyme، ثم عمم هذا اللفظ بحيث شمل كل الإنزيمات على اختلاف مصادرها، وصفاتها.

ويعرف الإنزيم بأنه مادة كيماوية عضوية معقدة التركيب، تتأثر بالحرارة وتتكون فى الكائنات الحية، وتؤدى إلى زيادة سرعة التفاعل الكيماوى دون أن تستهلك فى هذه العملية، ودون أن تصبح جزءا من نواتجها. أى أن الإنزيمات عوامل مساعدة حيوية من نوع خاص.

يعتبر أول دليل عملى ملموس واقعى على وجود الإنزيمات هو إكتشاف بوخنر Buchnerعام ١٨٩٧ ونتيجة لكثير من التجارب التى أجراها حيث وجد أن مستخلصات خلايا الخميرة المطحونة غير الحية قادرة على إحداث التخمر للمحاليل السكرية. ويعتبر هذا أول دليل ملموس على أن البروتوبلازم ليس ضرورياً لأكسدة السكر إلى الكحول وثانى أكسيد الكربون. ومن الواضح أن مثل هذا التخمر لم يحدث إلا فى وجود مركبات خاصة معينة تكونت فى خلايا الخميرة، وأن وجود هذه الجزيئات النشيطة بكميات قليلة كان كافياً لأكسدة السكريات. وأطلق تعريف الإنزيم ليشير إلى هذه المواد الفعالة (فى الخميرة in yeast) ومنذ اكتشف بوخنر هذا الاكتشاف الفريد اكتشفت وعزلت إنزيمات أخرى عديدة من الخلايا الحية.

ولقد أصبح من المسلم به الآن أن كل تفاعل من التفاعلات الكيميائية الكبيرة فى الخلايا الحية إنما يتم بوساطة الإنزيمات وتوجد الإنزيمات منتشرة فى البروتوبلازم، وفى العصير الخلوى، وتساعد على إتمام عمليات البناء والهدم، وينتج عن الهدم عادة انطلاق طاقة، تستخدم فى النمو وكافة الظواهر الأخرى، التى تمتاز بها الكائنات الحية. وتساعد الإنزيمات على زيادة سرعة تفاعلات كيماوية كثيرة طاردة للطاقة exergonic reactions، تتحول فيها مركبات معقدة

التركيب إلى مركبات أبسط منها، وفى أثناء ذلك ينطلق جزء من الطاقة يفقد النبات جزء منها ويحتفظ بجزء آخر من الطاقة فى صورة روابط غنية بالطاقة فى جزيئات ATP ويدخل جزء آخر من الطاقة فى تفاعلات ماصة للطاقة endergonic reactions، وفى بعض العمليات الحيوية الأخرى التى تحتاج إلى طاقة مثل اختراق الجذور للتربة ورفع السويقة الجنينية لما يعلوها من تربة أثناء الإنبات، وحمل السيقان لأفرعها، وأوراقها، وامتصاص الأملاح وتراكمها، والانسياب السيتوبلازمى ... وغيرها.

توجد بعض الإنزيمات ذائبة فى العصير الخلوى، أو متصلة اتصالا غير وثيق بمكونات البروتوبلازم، كما يوجد بعضها الآخر متصلا اتصالا وثيقا ببعض مكونات البروتوبلازم، مثل إنزيمات التنفس فى الميتوكوندريا. وتعمل معظم الإنزيمات فى النبات الراقية داخل الخلايا، حيث يتم بناؤها، وتسمى بالإنزيمات الداخلية intercellular enzymes ويعمل بعض الإنزيمات خارج الخلايا التى تقوم بإفرازها وتسمى الإنزيمات الخارجية extracellular enzymes ومن أمثلتها الإنزيمات التى تفرزها أنواع كثيرة من البكتريا والفطريات فى الوسط الذى تعيش فيه، وإنزيم بروتينيز الذى تفرزه النباتات آكلة الحشرات فى مصائدها، أو على أسطح أوراقها، حيث تعمل على هضم بروتينات الحشرات، وإنزيما سليوليز، وأميليز اللذان تفرزهما خلايا طبقة الأليرون فى حبوب العائلة النجيلية إلى الإندوسبرم حيث يعمل الأول على إذابة جدر الخلايا ويعمل الثانى على هضم حبيبات النشا.

ونظرا لأن معظم الإنزيمات خاصة فى النباتات الزهرية تتكون داخل الخلايا، ولا تنفذ خلال الأغشية البلازمية، فإن استخلاصها يحتاج إلى معاملات خاصة، تهدف أولا إلى تحطيم الأغشية البلازمية، ثم إلى استخلاص الإنزيم منها بمذيب مناسب، مثل الماء، أو الجلسرين، وغيرها من المذيبات.

الإنزيمات والعوامل المساعدة Enzymes and Catalysts :

العوامل المساعدة مركبات تؤثر فى سرعة التفاعلات الكيميائية دون أن تستهلك أو تتغير فى العملية. وتمتاز العوامل المساعدة بإسراعها للتفاعلات الكيماوية . والعوامل المساعدة تكون فعالة إذا استعملت بكميات قليلة، ويتناسب تأثيرها على سرعة التفاعلات تناسباً طردياً مع الكمية الموجودة منها، وهى غالباً متخصصة بمعنى أنها تؤثر فى معدل نوع واحد من التفاعلات، وأخيراً، فإن العامل المساعد يبقى بعد التفاعل بنفس الكمية وبنفس الحالة التى كان عليها قبل التفاعل.

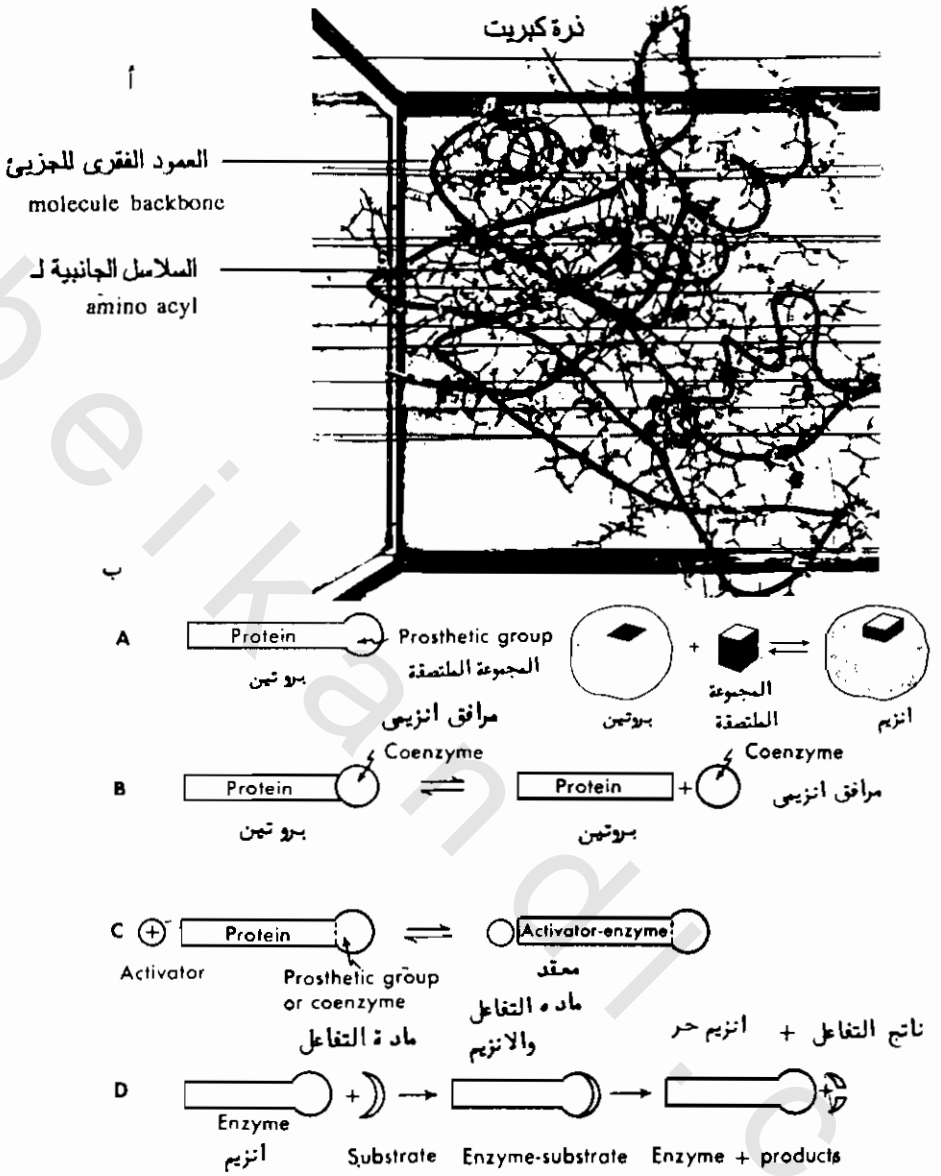
ويبدو أن للإنزيمات معظم خواص العوامل المساعدة وليس كلها، وكثيراً ما تعرف بأنها عوامل مساعدة عضوية تصنعها الخلايا الحية. وهى تسرع فى معدل التفاعلات الكيميائية بدرجة هائلة، وتكون فعالة إذا استعملت بكميات ضئيلة جداً، وهى أيضاً متخصصة لأن كل إنزيم يقوم بتفاعل كيميائى واحد أو بنوع واحد من التفاعل الكيميائى، أما الفروق الأساسية بين الإنزيمات والعوامل المساعدة فهى، أولا، أن بعض جزيئات الإنزيم يضيع نشاطها أو تتلف أثناء سير التفاعل الذى تنشطه، وثانياً، أن الإنزيمات تعمل فى مدى معين من درجات الحرارة حيث أنه فى درجات حرارة أعلى من ٦٠ مئوية تتأثر ويقل أو يقف نشاطها وفى درجات الحرارة المرتفعة يتوقف عمل الأنزيم تماما أما فى العوامل المساعدة فإنها تعمل أيضا فى درجات حرارة مرتفعة قد تصل لدرجة الغليان للماء أو تزيد يمكن أن يكون تفاعل الإنزيمات عكسى ولا يمكن ذلك فى العوامل المساعدة.

التركيب الكيماوى للإنزيمات :

يعتبر سمنر Sumner فى سنة ١٩٢٦ أول من قام بإستخلاص إنزيم، وتنقيته، وتخضيره على هيئة بلورات، وهو إنزيم اليوريز urease وقد تبين أنه يتكون من البروتين، ومنذ هذا التاريخ تتابع استخلاص عدد كبير من الإنزيمات، وتنقيتها، فتبين أنها جميعها تتكون من البروتينات، وأن وزنها الجزيئى يزيد على ٣٦٠٠٠.

وبدراسة التركيب الكيماوى للإنزيمات بعد استخلاصها، وتنقيتها تبين أن بعضها مكون من بروتينات بسيطة simple proteins مثل إنزيم أميليز amylase الذى يحلل النشا، وبعضها الآخر يتكون من بروتينات مرتبطة conjugated proteins تتركب من جزء بروتينى وآخر غير بروتينى (شكل ١٢١) ويسمى الجزء البروتينى بالإنزيم المجرد apoenzyme، ويسمى الجزء غير البروتينى بالعامل المرافق cofactor ويوجد منه ثلاثة أنواع وهى : ١- المجموعة الملتصقةprosthetic group وهى عبارة عن مركب متصل اتصالا وثيقا بالجزء البروتينى. ٢- المرافق الإنزيمى، أو مساعد الإنزيم Co-enzyme إذا كان اتصاله به غير وثيق، بحيث يمكن فصله عنه بسهولة بواسطة الفرز الغشائى مثلا. ٣- المنشط activator وفى هذه الحالة يكون أيون معدنى لازم لنشاط الأنزيم.

المرافق الإنزيمى هو مركب لازم لنشاط الإنزيم، ولا يعمل بدونه، وهو لا يتأثر بالحرارة على نقيض الجزء البروتينى من الإنزيم. وقد اكتشف Harden and Young سنة ١٩٠٤ أول مرافق إنزيمى من إنزيم الزيميز بواسطة الفصل الغشائى، ولذلك سمى مرافق الزيميز Co-zymase، أو المرافق الإنزيمى رقم ١ Co-enzyme 1. وقد وجد فيما بعد أنه عبارة عن نيكوتين أميد أدينين



(شكل ١٢١) : الإنزيم المجرد والمجموعة الملتصقة ومرافق الإنزيم

أ – منظر مجسم لإنزيم ribonuclease .

ب – تركيب الإنزيمات المختلفة.

ثنائى النيوكليوتيد nicotinamide adenine dinucleotide ويرمز له NAD وقد تبين بعد ذلك فى سنة ١٩٣٥ أنه يعمل مرافقا لمجموعة من الدهيد روجينيزات، ولذلك عدل اسم هذا المرافق الإنزيمى فأصبح مساعد ديهيدروجينيز رقم ١ Co-dehydrogenase 1.

ثم أكتشف بعد ذلك عديد من مرافق الأنزيم لإنزيمات كثيرة ومنها Coenzyme II و Coenzyme A. هذه المرافقات يدخل فى تركيبها الفيتامينات.

المجموعة الملاصقة هى الجزء غير البروتينى المكون للإنزيم، ويكون متصلا اتصالا وثيقا بالجزء البروتينى، ولا يمكن فصله منه بسهولة، بل يلزم لذلك استعمال الكيماويات. وهذا الجزء من الإنزيم مهما كان بسيط التركيب، فإن وجوده أساسى لعمل الإنزيم. ومثال ذلك مركب(TPP) thiamine pyrophosphate وهو يوجد فى إنزيم lyase ومركب pyridoxine (PP) phosphate وهو يوجد فى إنزيم aminotransferase وهذه يدخل فى تركيبها الفيتامينات أيضا.

المنشطات عبارة عن أيونات معدنية metal ions لازمة لنشاط الأنزيم وفى غيابها لا يعمل الإنزيم. ومن أمثلة ذلك أن المنشط فى إنزيم تيروسينيز tyrosinase هو عبارة عن ذرة نحاس ذات شحنتين موجبتين Cu^{++} وفى حالة إنزيمات التحليل المائى hydrolase تكون الذرة كاتيون كالسيوم Ca^{++} أو كاتيون زنك Z^{++} أو كاتيون حديد F^{++} أو كاتيون بوتاسيوم K^{+}. وفى إنزيمات أخرى يمكن أن يكون المنشط كاتيون مغنسيوم Mg^{++} مثل إنزيم ligase . وفى إنزيمات أخرى يمكن أن يكون كاتيون كوبالت Co^{++} أو كاتيون مولبيدنم Mo^{++} مثل بعض إنزيمات الأكسدة والإختزال oxidoreductases. تعتبر تسمية المنشط قديمة نسبيا ويطلق على المنشط الآن المرافق الغير عضوى inorganic cofactor.

ومن هذا نتبين أهمية وجود الأملاح المعدنية بكميات ضئيلة جدا ضمن العناصر الغذائية اللازمة لنمو النبات، إذ أنها تدخل فى تركيب الإنزيمات، يمكن فى بعض الإنزيمات أن يوجد المرافق الأنزيمى أو المجموعة الملاصقة وبالإضافة إلى ذلك تحتاج إلى المنشطات أى أن الإنزيم يعمل فى وجود المرافق الإنزيمى والمنشط أو يعمل فى وجود المجموعة الملاصقة والمنشط كما فى بعض إنزيمات الأكسدة والإختزال وأنزيمات aminotransferase. وفيما يلى مثال لذلك إنزيم حامض الماليك حيث أن المرافق الإنزيمى NADP والمنشط كاتيون المنجنيز Mn^{++} وحيث يعمل الإنزيم على حامض الماليك وينتج عن ذلك حامض البيروفيك وثانى أوكسيد الكربون.

حامض ماليك + إنزيم ماليك + مرافق إنزيمى $NADP + Mn^{++}$

Mn^{++} + إنزيم ماليك + حامض بيروفيك + ثانى أوكسيد الكربون ←

الأنواع المختلفة للمجموعة الملتصقة والمرافق الإنزيمى :

تعتبر مكونات فيتامين ب المركب وهى مجموعة مركبات هامة تدخل كثير منها فى تركيب مرافقات الأنزيم أو المجموعة الملتصقة (شكل ١٢٢).

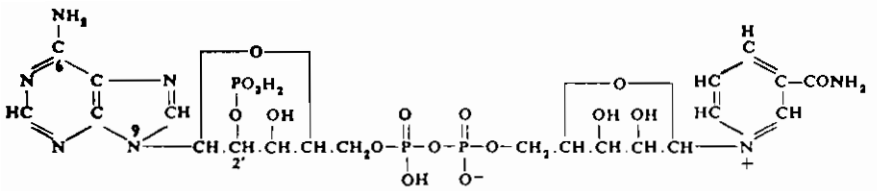
مركب حامض النيكوتنيك nicotinic acid يعتبر أحد مركبات فيتامين B . وهو يدخل فى صورة مركب nicotinamide adenine dinucleotide (NAD) ويسمى هذا المركب بإسم المرافق الإنزيمى١ أى coenzyme 1 أى co1 وهو يعتبر مرافق إنزيمى هام لكثير من إنزيمات الأكسدة والإختزال مثل إنزيم glyceric dehydrogenase ويدخل أيضا حامض النيكوتنيك فى مركب nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADP) ويسمى هذا المركب بإسم المرافق الأنزيمى II أى coenzyme II أى co II وهو يعتبر مرافق إنزيمى هام لكثير من إنزيمات الأكسدة والإختزال مثل إنزيم malic dehydrogenase .

مركب حامض البانتوثنيك pantothenic acid وهو أحد مركبات فيتامين B يدخل فى تركيب جزء هام من المرافق الأنزيمى A أى coenzyme أى co A . وهذا المرافق الأنزيمى يوجد فى إنزيمات كثيرة خاصة بعملية نقل مجموعة الخالات مثل إنزيمات transferase .

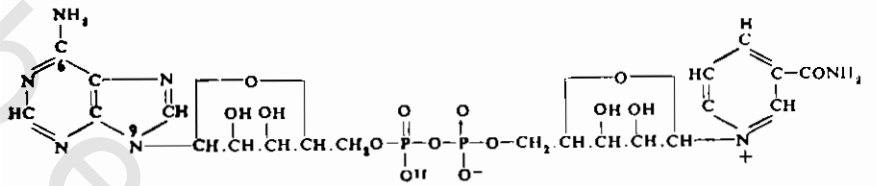
مركب الريبوفلافين riboflavin هو أحد مكونات فيتامين B وهو يدخل فى صورة مركب flavin adenine mononucleotide (FMN) ويسمى هذا المركب FMN وهو مجموعة ملتصقة لبعض أنزيمات الأكسدة والإختزال أو مرافق إنزيمى.

وأيضا يدخل فى صورة مركب flavin- adenine dinucleotide ويسمى FAD وهو مرافق إنزيمى فى بعض أنزيمات الأكسدة والإختزال مثل إنزيم succinic dehydrogenase.

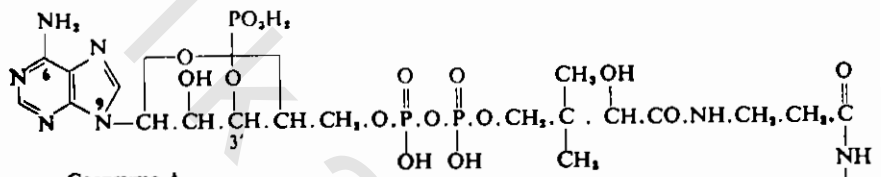
مركب الثيامين thiamine وهو أحد مركبات فيتامين B يدخل فى تركيب جزء هام من المرافق الأنزيمى thiamine pyrophosphate وهو مجموعة ملتصقة لبعض إنزيمات lyase مثل إنزيم pyruvic carboxylase.



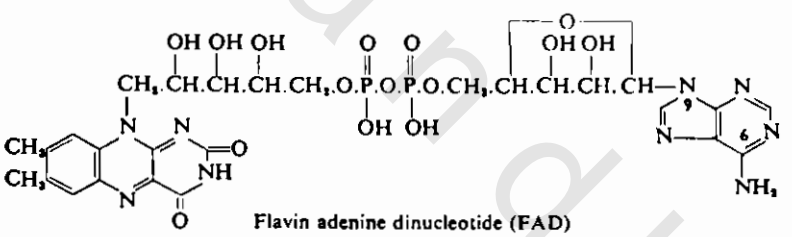
(NAD) nicotinamide adenine dinucleotide



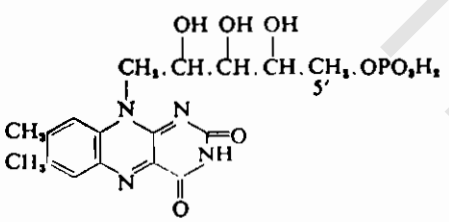
nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADP)



Coenzyme A



Flavin adenine dinucleotide (FAD)



Flavin mononucleotide (FMN)

(شكل ١٢٢) : التركيب الجزيئى لمرافقات الإنزيم والمجاميع الملتصقة

مركب البيريدوكسين pyridoxine وهو أحد مركبات فيتامين B يدخل فى تركيب المجموعة الملتصقة pyridoxine phosphate والخاصة بإنزيمات aminotransferase والتى تقوم بنقل مجموعة الأمين.

تصنيف الإنزيمات :

تعرف المادة التى يحللها الإنزيم بمادة التفاعل substrate . وتسمى الإنزيمات بإضافة مقطع « إيز ase » إلى اسم مادة التفاعل. وعلى ذلك فيسمى الإنزيم الذى يحلل السيليلوز بالسليوليز وتعرف الإنزيمات التى تحلل الدهون أى الليبيدات lipids بإسم ليبيز lipase. والبروتين بروتينيز proteinase وهكذا . وتعطى الإنزيمات أحياناً أسماء تصف نوع التفاعل الذى تشترك فيه وليس نوع المواد التى تحللها . فالإنزيمات التى تساعد على نقل ذرات الهيدروجين من مركب إلى آخر مثلا تعرف بألديهيدروجينيزات والمفرد ديهيدروجينيز dehydrogenase. وأحياناً تشترك جزيئات مادة التفاعل ونوع التفاعل فى تسمية الإنزيم مثل ديهيدروجينيز حمض السكسنيك وأكسيديز السيتوكروم. وتسمى المركبات التى تنتج من تحليل الإنزيم لمادة التفاعل بالنواتج النهائية للتفاعل end products. وعلى ذلك فعندما يؤثر السكريز على سكر القصب (السكروز) تنتج جزيئات متساوية من الجلوكوز والفركتوز.

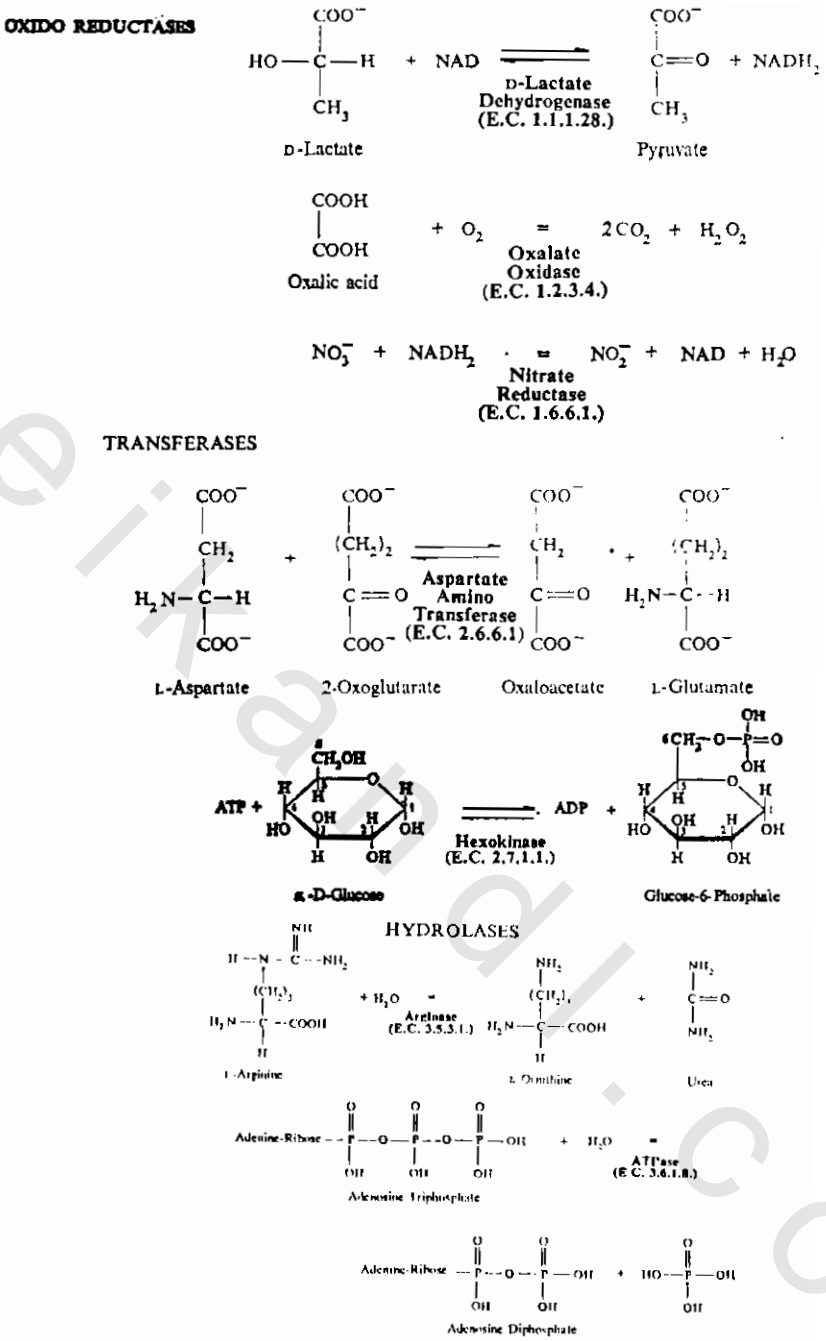
$$\underset{\text{سكروز}}{ك_{١٢}\ يد_{٢٢}\ أ_{١١}} + يد_{٢}\ أ \longrightarrow \underset{\text{جلوكوز}}{ك_{٦}\ يد_{١٢}\ أ_{٦}} + \underset{\text{فركتوز}}{ك_{٦}\ يد_{١٢}\ أ_{٦}}$$

وعلى ذلك يكون الجلوكوز والفركتوز هما النواتج النهائية لهذا التفاعل أى نواتج التفاعل.

تم تصنيف الإنزيمات بنظام عالمى متفق عليه تبعا لهيئة الإنزيمات التابعة للأتحاد العالمى للكيمياء الحيوية عام ١٩٦١ ويتم وضع الإنزيمات فى ستة مجاميع كما يأتى (وفى كل مجموعة من الستة مجاميع تعطى أرقام عديدة لكل أنزيم تدل على مجموعة ثم تخصص وقسم الإنزيم فى كل مجموعة) (شكل ١٢٣) وفيما يلى هذه المجاميع مرتبة تبعاً لأول رقم فى الإنزيم.

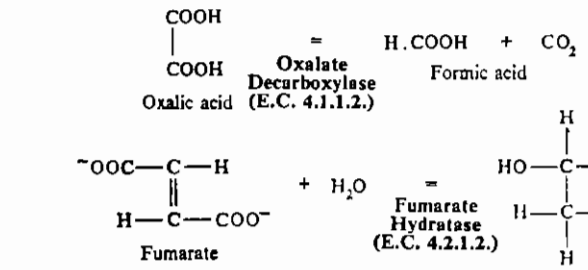
١ – إنزيمات الأكسدة والأختزال Oxidoreductases :

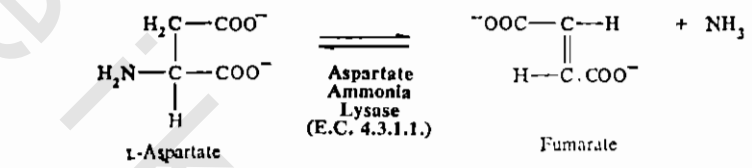
وهى إنزيمات كثيرة توجد فى التنفس والبناء الضوئى والتخمر وهى تتميز بالأكسدة للمركبات مثل ديهيدروجينيز حامض اللاكتيك lactate dehydrogenase وأوكسيديز حامض الأوكساليك oxalate oxidase (شكل ١٢٣) والسيتوكروم أكسيديز cytochrome oxidase



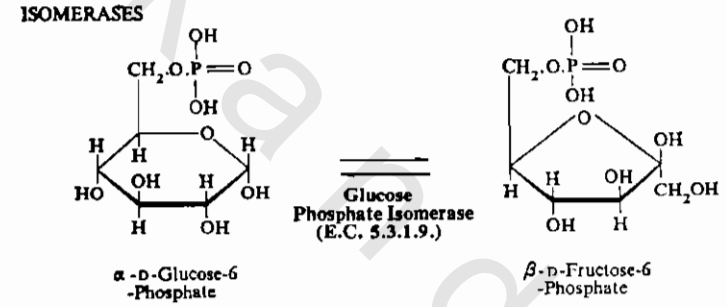
(شكل ١٢٣) : النشاط لأنزيمى لأنزيمات عديدة.

LYSASES

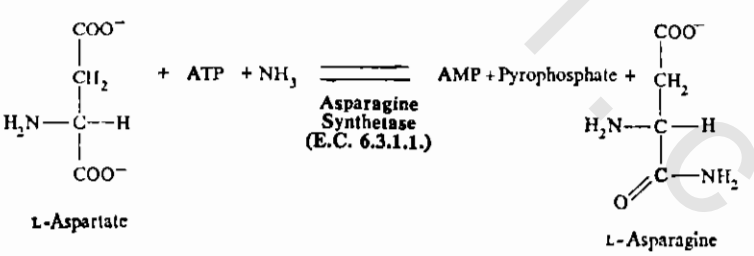




ISOMERASES



LIGASES (SYNTHETASES)



تابع (شكل ١٢٣) : النشاط لأنزيمى لأنزيمات عديدة.

٢- إنزيمات ناقلة للمجاميع Transferases :

وهى إنزيمات تنقل مجاميع معينة متخصصة مثل إنزيمات هكسوكينيز hexokinase والترانسفيريز transferase والأخيرة تقوم بنقل مجموعة الأمين من حامض أمينى إلى حامض كيتونى مثل إنزيم aspartate amino transferase (شكل١٢٣).

٣ - إنزيمات التحليل المائى Hydrolases

تشترك جميع هذه التفاعلات فى أن الماء يدخل فى التفاعل ومن أمثلة ذلك أنزيم السيليوليز cellulase والأميليز amylase والأرجينيز arginase والأخير يحلل الأرجينين إلى يوريا وأورنثين (شكل ١٢٣) وأيضاً إنزيم ATPase .

٤- إنزيمات التحليل الإنشقاقى Lyases :

وهى إنزيمات تقوم بعملية التحليل بواسطة كسر مباشر للروابط فى غياب الماء فينتج عن ذلك شق للمركب إلى جزيئين ومثال ذلك أن إنزيم أكساليك دى كاربوكسليز oxalate decarboxylase والذى يحلل حامض الأكساليك إلى حامض فورميك وثانى أكسيد الكربون (شكل ١٢٣).

٥- إنزيمات المشابهات Isomerases :

وهى إنزيمات تحول المركب إلى المشابهة له isomer حيث أن بعض المركبات يكون لها مشابهات isomers ومثال ذلك إنزيم lactate racemase حيث يحول إلى L - lactate إلى المشابه D- Lactate وأيضاً إنزيم جلوكوز فوسفات أيزوميريز glucose phosphate isomerase والذى يحول جلوكوز -٦- فوسفات إلى فركتوز -٦- فوسفات (شكل ١٢٣).

٦- إنزيمات الإلتحام (الربط) Ligases :

وهى إنزيمات تقوم بربط مركبات معينة وذلك بتخليق روابط معينة وهى C - O و C - S و C - N و C - C مثال ذلك يتم ربط حامض الخليك فى المرافق الأنزيمى A وينتج عن ذلك acetyl Co A . ويتم عمل هذا التفاعل بواسطة acetyl - Co A synthetase ومثال آخر إنزيم asparagine synthetase والذى يقوم بربط الأمونيا فى حامض الأسباريتك فى وجود جزيئ ATP (شكل ١٢٣).

ثابت ميخائيليس Michaelis Constant

أحد العوامل الهامة التى تتحكم فى سرعة التفاعلات الأنزيمية هى تركيز مادة التفاعل. حيث تم الإفتراض أن أى تفاعل إنزيمى يحدث فيه إرتباط بين الإنزيم ومادة التفاعل وذلك فى بداية التفاعل فقط ليتكون مركب معقد وهذا المركب المعقد يتحلل مرة أخرى إلى إنزيم وناتج تفاعل كما فى المعادلة الآتية (شكل ١٢٤).

$$E + S \rightleftharpoons ES$$

إنزيم enzyme مادة التفاعل substrate مركب معقد

$$ES \longrightarrow E + \text{نواتج التفاعل}$$

مركب معقد إنزيم

وجد من التجارب أن سرعة التفاعل تزداد بزيادة مادة التفاعل حتى تصل أقصى حد V وبذلك يصبح الإنزيم مشبع بمادة التفاعل. يعتقد أن كل جزيئ له مركز نشط لإتمام أى عمل تفاعل الإنزيم أى نشاط الإنزيم وله تركيب كيماوى معين معروف والذى به يرتبط مادة التفاعل. ولذلك فإن ثابت ميخائيليس لأى إنزيم Km يكون عبارة عن تركيز مادة التفاعل عندها تكون السرعة تساوى $\frac{1}{2}$ V أى أن سرعة التفاعل ν تساوى $\frac{1}{2}$ V

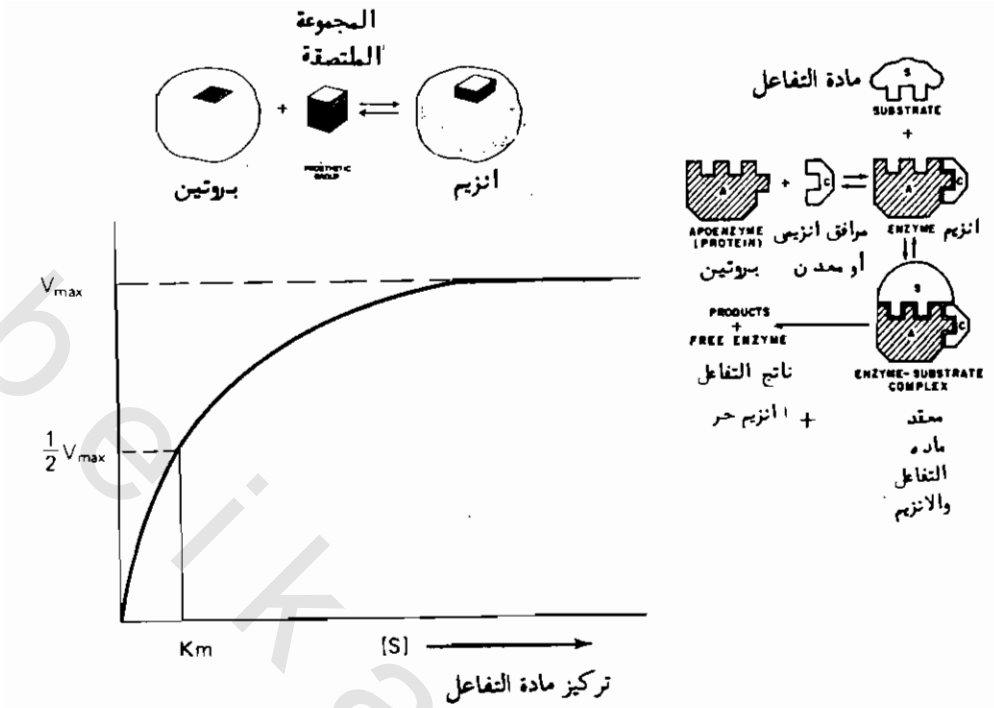
أى $\nu = \frac{1}{2} V$

أى أن $Km = \frac{1}{2} V$

العوامل المؤثرة على نشاط الإنزيمات :

تختلف الإنزيمات فى درجة نشاطها وعامة فإن إنزيم السكريز يحلل على الأقل مليون ضعف وزنه من السكروز دون أن يظهر قلة ملحوظة فى نشاطه. إنزيم الكاتاليز من أكثر الإنزيمات نشاطا إذ يستطيع جزيئ واحد من هذا الإنزيم أن يحلل ٥ مليون جزيئ فوق أكسيد الإيدروجين يد٢ أ٢ فى الدقيقة عندما تكون الظروف ملائمة. وهذه الظروف الملائمة هى عبارة عن عوامل كثيرة أهمها درجة الحرارة وpH وتركيز مادة التفاعل وغيرها وفيما يلى شرح مبسط لهذه العوامل (شكل١٢٥):

١- **درجة الحرارة** : تزداد سرعة التفاعلات الإنزيمية بإرتفاع درجة الحرارة من الصفر إلى

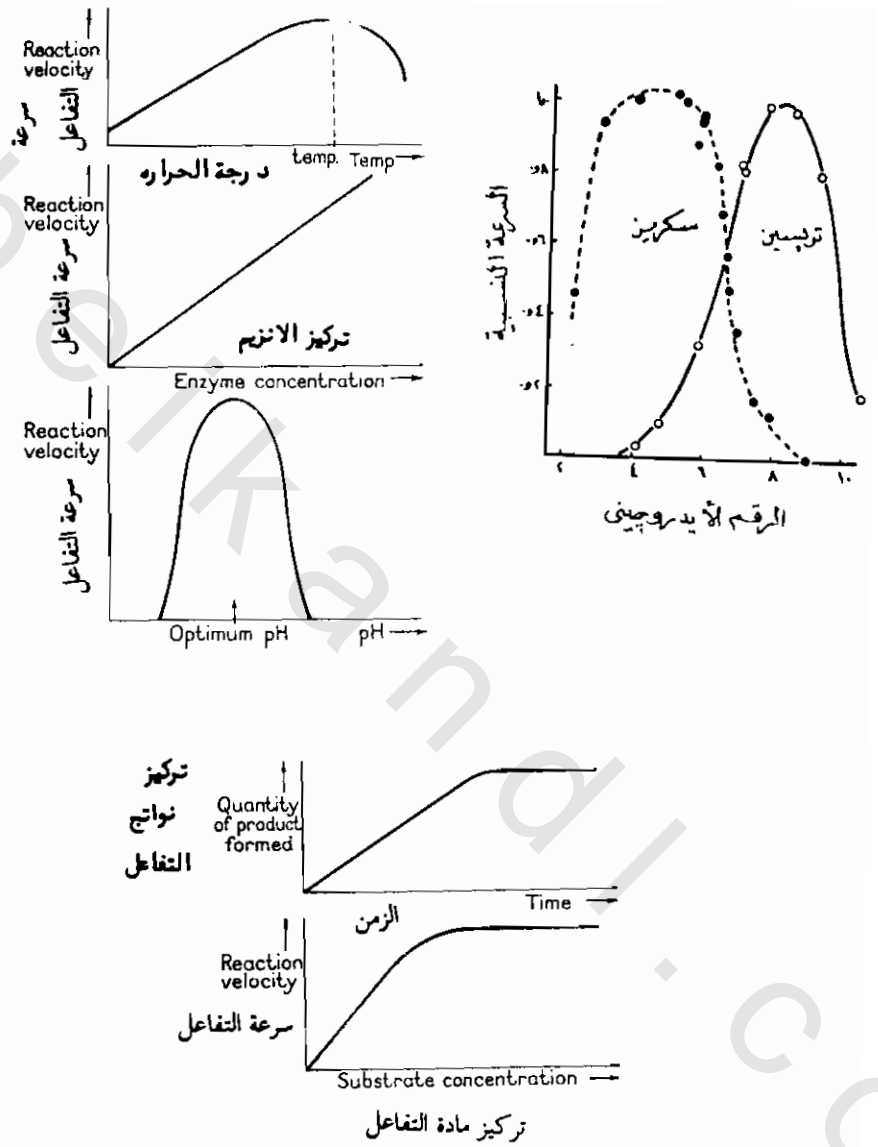


(شكل ١٢٤) : ثابت ميخائيليس Km

Vmax سرعة التفاعل العظمى أ و v

الدرجة المثلى للإنزيم وهذه تتفاوت بين ٣٧ إلى ٥٠ درجة مئوية ثم تقل سرعة التفاعلات بعد ذلك بإرتفاع درجة الحرارة . تتلف معظم الإنزيمات تماما عند تعريضها لدرجة حرارة بين ٦٠ – ٧٠ مئوية فى وسط سائل. بينما تستطيع قليل من الإنزيمات تحمل درجة من الحرارة تصل إلى ١٠٠ مئوية ولو لفترات قصيرة . ويعزى فساد الإنزيم لتخثر أى دنترة أى تجلط بروتين الإنزيم. قد يوجد لبعض الإنزيمات نشاط محسوس على درجات حرارة منخفضة جدا أقل من الصفر المئوى.

٢– تركيز أيون الإيدروجين : يزداد نشاط التفاعل بزيادة رقم pH حتى حد معين يكون نشاط التفاعل أكبر ما يمكن ويسمى ذلك pH الأمثل وبعد ذلك تقل سرعة التفاعل تدريجيا. وعامة يكون نشاط الإنزيمات فى مدى pH يتراوح بين ١,٥ لإنزيم الببسين pepsin و١٠ لإنزيم التربسين trypsin. ولكن معظم الإنزيمات تبلغ مدى درجات نشاطها فى مدى أضيق من ذلك يتراوح بين ٤,٥ – ٧,٥. وهكذا يتضح أن بعض الإنزيمات pH الأمثل لها حامضى مثل السكريز وهو ٤ والبعض الآخر pH الأمثل قلوى مثل التربسين وهو ٨ (شكل١٢٥).



(شكل ١٢٥) : العوامل المؤثرة على نشاط الإنزيمات

٣- **تركيز الإنزيم** : كلما زاد تركيز الإنزيم كلما زادت سرعة التفاعل حتى التركيز الأمثل وفيها تكون سرعة التفاعل أعلى ما يمكن وعندما يزداد تركيز الإنزيم بالنسبة لتركيز مادة التفاعل ويصبح تركيز مادة التفاعل عامل محدد حتى بزيادة تركيز الإنزيم (شكل ١٢٥).

٤- **تركيز مادة التفاعل** : زيادة تركيز مادة التفاعل يسبب زيادة فى سرعة التفاعل حتى حد معين يصبح تركيز مادة التفاعل مع تركيز الإنزيم مسببا النشاط الأمثل ويعتبر تركيز مادة التفاعل فى هذه الحالة هو التركيز الأمثل وبعد زيادة تركيز مادة التفاعل عن ذلك يصبح تركيز الإنزيم العامل المحدد على سرعة التفاعل (شكل ١٢٥).

٥- **المنشطات** activators : وهى مواد تنشط عمل الإنزيم أو لازمة لنشاطه ومثال ذلك أن كاتيون البوتاسيوم لازم لإنزيمات hydrolase و transferase وكاتيون الماغنسيوم لازم للإنزيمات السابقة وأيضا lyase و ligase وكاتيون الكالسيوم لازم لإنزيمات hydrolase وكاتيون الزنك لازم لإنزيمات hydrolase وكاتيون النحاس لازم لإنزيمات الأكسدة والأختزال وأيضا كاتيون الكوبالت وكاتيون المولبدنم وكاتيون الحديد لازم لإنزيمات الأكسدة والإختزال hydrolase و كاتيون المنجنيز لازم لإنزيمات الأكسدة والإختزال و transferase وhydrolase و lyase .

٦- **المثبطات** inbihitors : يوجد فى كل إنزيم مجاميع نشطة توجد فى وضع خاص فى التركيب الفراغى للإنزيم وتحدد تخصصه فى العمل. حيث أن الإنزيمات متخصصة فى عملها على مركبات معينة. فأى مادة تتحد بالمجموعة النشطة للإنزيم أو المراكز الفعالة الحرة اللازمة لإتحاد الإنزيم بمادة التفاعل تقلل من نشاط الإنزيم ومثال ذلك أن السيانيد يتفاعل مع المجموعة الملتصقة فى إنزيمات الكاتاليز والسيتوكروم أوكسيديز فيقلل أو يوقف نشاطها نهائيا .

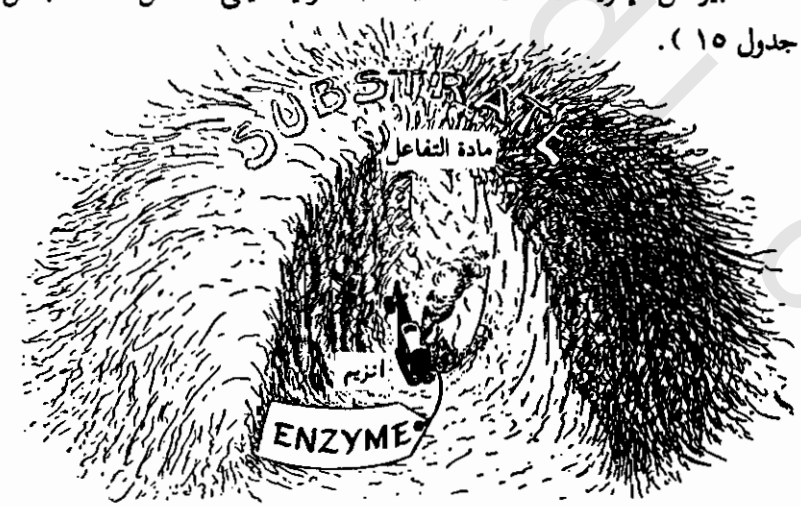
يمكن أن يتحد الإنزيم عن طريق المراكز النشطة active center بمواد تشابه مادة التفاعل ولكن هذه المواد أى المركبات الشبيهة لا تصلح لأن تكون مادة تفاعل. ولا يعمل عليها لإنزيم ولذلك يقل نشاط الإنزيم أو يتوقف تماما وذلك تبعا لتركيز هذه المركبات الشبيهة فى وسط التفاعل. ولذلك يكون عمل هذه المركبات المثبطة لنشاط الإنزيم ناتجا عن التنافس بينها وبين مواد التفاعل. كلما زاد تركيز هذه المركبات بالنسبة لتركيز مواد التفاعل فى وسط التفاعل يقل نشاط الإنزيم والعكس صحيح. تسمى هذه المركبات بالمثبطات التنافسية competitive inhibitors. عمل هذه المثبطات عكسى أى يمكن إستعاده نشاط الإنزيم بإزالة هذه المركبات من المراكز النشطة

للإنزيم بزيادة تركيز مواد التفاعل بكمية كافية فى وسط التفاعل وبذلك تنافس الأخيرة هذه المركبات المثبطة. ومثال ذلك مركب حامض المالونيك حيث يثبط نشاط إنزيم سكسينك ديهيدروجينيز succinic dehydrogenase والذى يؤكسد حامض السكسنيك ويحوله إلى فيومارك.

يوجد نوع آخر من المركبات المثبطة وهى لا تتحد بالمراكز النشطة أو بالمجاميع النشطة للإنزيم بل تتحد بمجموعة من المجموعات المنشطة لها والمحيطة بها ولذلك فإنها لا تتأثر بتركيز مواد التفاعل ولذلك فإن فعلها غير عكسى. أى أن زيادة تركيز مادة التفاعل لا تمنع المثبط من الإتحاد بالإنزيم. تتميز هذه المثبطات أيضا بأنها مشابهة فى تركيبها لحد ما لمواد التفاعل ولكنها أقل تشابها لها من المثبطات التنافسية. أى أن المثبطات التنافسية أكثر تشابهاً مع مواد التفاعل من المثبطات الغير تنافسية. تسمى هذه المركبات المثبطة فى هذه الحالة بالمثبطات اللاتنافسيةnon competitive inhibitors. ومثال ذلك أن الأحماض أحادية الأمين تثبط نشاط إنزيمarginase على مادة التفاعل تثبيطا لا تنافسيا. فى حين أن الأحماض ثنائية الأمين مثل الليسين تثبط عمل إنزيم الأرجينيز تثبيطا تنافسيا.

ملخص لنشاط بعض الإنزيمات الهامة :

يوجد حاليا عدد كبير من الإنزيمات ذات الأنشطة المختلفة وفيما يلى ملخص لنشاط بعض الإنزيمات الهامة (جدول ١٥).



(جدول ١٥) : نشاط بعض الإنزيمات الهامة

الإنـــــزيم	مادة التفاعل	النواتج النهائية
سكريز (انفرتيز)	سكروز + ماء	جلوكوز + فركتوز
مالتيز	مولتوز + ماء	جلوكوز
إملسين	جليكوسيدات + ماء	جلوكوز + مادة لاسكرية
سللوبابيز	سلوبايوز + ماء	جلوكوز
ملبابيز	رافينوز + ماء	سكروز + جلكتوز
لاكتيز	لاكتوز + ماء	جلوكوز + جلكتوز
أميليز	نشا + ماء	جلوكوز
ألفا أميليز	نشا + ماء	دكسترينات
بيتا أميليز	دكسترينات + ماء	مالتوز + دكسترينات
سليوليز	سليولوز + ماء	سلوبايوز
هيميسليوليز	شبه سليولوز + ماء	سكريات سداسية وخماسية
ليكينيز	ليكينين + ماء	سلوبايوز
إنيوليز	إنيولين	فركتوز
بولى جالاكتيورونيـز	حمض البكتيك + ماء	جلكتوز ـ حمض اليورونيك
لايبيز	الدهون	جلسرين + أحماض دهنية
كلوروفيليز	كلوروفيل (أ)	فيتول + كلوروفيليد (أ)
بكتين مثيل إستيريز	بكتين	حمض البكتيك+كحول الميثيل
تانيز	تانين	جلوكوز+حمض الداى جاليك
فوسفاتيزات	فوسفاتات أو مركبات تحتوى مجموعة فوسفاتية	فوسفات + مركبات غير فوسفاتية

(جدول ١٥): نشاط بعض الإنزيمات الهامة

الإنـــزيم	مادة التفاعل	النواتج النهائية
الفا جلوكوزان فوسفوريليز	جليكوجين أو نشا +يد٣ فو٤أ	جلوكوز -١- فوسفات
سكروز فوسفوريليز	سكروز + يد٣ فو أ٤	فركتوز+جلوكوز-١- فوسفات
ببسين	بروتينـــات	ببتونات
تربسين	بروتينـــات	عديدات البيتيد+أحماض أمينية
بابيين	بروتينـــات	عديدات البيتيد+أحماض أمينية
بروملين	بروتينـــات	عديدات البيتيد+أحماض أمينية
ببتيديزات	عديدات الببتيد	أحماض أمينية
يوريز	يوريا	نوشادر +ثانى أكسيد الكربون
أسباراجينيز	أسبارجين	حمض الاسبرتيك + نشادر
ارجينيز	أرجينين	يوريا + أورنيثين
كاتاليز	فوق أكسيد الهيدروجين	ماء + أكسجين
بيراكسيديز	فوق أكسيد الهيدروجين + مركبات مختزلة	مركبات مؤكسدة + ماء
كربونيك آنهيدريز	حمض الكربونيك	ثانى أكسيد الكربون + ماء
أكسيديز السيتوكروم	سيتوكروم جـ مختزل	سيتوكروم جـ مؤكسد
تيروسينيز	فينولات	كينونات
أكسيديز حمض الاسكوربيك	حمض الاسكوربيك	حمض ديهيدرو أسكوربيك
ديهيدروجينيز السكسنيك	حمض السكسنيك	حمض الفيوماريك
ديهيدروجينيز الكحول	كحول الايثيل	اسيتالدهيد
ديهيدروجينيز الماليك	حمض الماليك	حمض الاوكسال خليك
ديهيدروجينيز اللاكتيك	حمض اللاكتيك	حمض البيروفيك

(جدول ١٥): نشاط بعض الإنزيمات الهامة

الإنـــزيم	مادة التفاعل	النواتج النهائية
ديهيدروجنيز الفا جليسيرو فوسفات	فوسفـات ديهيـــدروكسى الأستون	ألفا جليسير وفوسفات
ديهيدروجينيز دايفوسفوجليسر الدهيد	٣،١ دايفوسفوجلسير الدهيد	٣،١ حمض دايفوسفوجلسريك
دايهيدروجينيز جلوتاميك الهكسوكاينيز	حمض الجلوتاميك	حمض ألفا كيتوجلوتاريك+ ن يد٣
فوسفوجلوكوميوتيز	جلوكوز أو فركتوز + أدنوسين ثلاثى الفوسفات	أدينوسين ثنائى الفوسفات + جلوكوز أو فركتوز -٦- فوسفات
فوسفوهكسوايزوميريز	جلوكوز -١- فوسفات	جلوكوز -٦- فوسفات
فوسفوهكسوكاينيز	جلوكوز -٦- فوسفات	فركتوز -٦- فوسفات
فوسفو جلسيريك ترانس فوسفوريليز	فركتوز -٦- فوسفات + أدينوسين ثلاثى الفوسفات	فركتوز-١، ٦- ثنائى الفوسفات + أدينوسين ثنائى الفوسفات
فوسفوجليسروميوتيز	حمض ٣،١ داى فوسفوجلسريك + أدينوسين ثنائى الفوسفات	٣- حمض فوسفوجلسريك+ أدينوسين ثلاثى الفوسفات
فوسفو بيروفات ترانسفو سفوريليز	٣- حمض فوسفوجلسريك	٢- حمض فوسفوجلسريك
فوسفوترايوزايسوميريز	٢- حمض فوسفوبيروفيك أدينوسين ثنائى الفوسفات	حمض البيروفيك + أدينوسين ثلاثى الفوسفات
الدوليز	٣- الدهيدفوسفوجلسريك فركتوز - ١ ، ٦ - ثنائى الفوسفات	دايهيدروكسى اسيتون فوسفات دايهيدروكسى اسيتون فوسفات+ ٣- فوسفورجليسير الدهيد
إينوليز	٢- حمض فوسفوجلسريك	٢- حمض فوسفبيروفيك +يد٢أ
أكونيتيز	حمض الأكونيتيك +يد٢أ	حمض ايسوستريك
فيوماريز	حمض الفومارك + يد٢أ	حمض الماليك
كربوكسيليز حمض البيروفيك	حمض البيروفيك	اسيتالدهيد + ثانى أكسيد الكربون
كاربوكسيليز أوكسال خليك	حمض الأوكسال خليك	حمض البيروفيك+ثانى أكسيد الكربون
كربوكسليز الأحماض الأمينية	الأحماض الأمينية	أمينات+ثانى أكسيد الكربون
أنزيمات ناقلة لمجموعة الأمين (ترانسأمينيزات أى ترانسفيريزات)	أحماض أمينية + حمض عضوى كيتونى	أحماض أمينية ناقصة مجموعة الأمين + أحماض عضوية بها مجموعة الأمين.

obeikandl.com

الباب السابع عشر
التغذية المعدنية
Mineral Nutrition

يوجد ١٦ عنصر ضرورية لنمو وإثمار النبات وهى الكربون والأوكسجين والإيدروجين والنيتروجين والبوتاسيوم والكالسيوم والمغنسيوم والفسفور والكبريت والكلور والحديد والمنجنز والبورون والزنك والنحاس والمولبيدنم توجد بعض عناصر أخرى قد تكون ضرورية لبعض أو جميع النباتات أى أنها مثار للجدل حول ضروريتها وهى الكوبالت والصوديوم والسيليكون.

أسس الحكم على ضرورية العنصر :

يمكن بإستخدام المزارع المائية water cultures إثبات أسس الحكم على ضرورية العنصر وهى ثلاثة كما يأتى:

١- نقص العنصر يسبب عدم إكتمال دورة حياة النبات .

٢- لا يمكن أن يقوم عنصر آخر محل العنصر تحت الدراسة فى أداء وظيفته. ومثال ذلك أن الصوديوم له خواص مشابهة للبوتاسيوم ولكنه لا يمكن أن يحل محل البوتاسيوم تماما.

٣- لابد أن يدخل العنصر مباشرة فى عمليات التحول الغذائى للنبات والخاصة بالنبات ولا يدخل فى تفاعلات جانبية.

ومثال ذلك أن الكوبالت يدخل فى تركيب فيتامين ب ١٢ وهذا الفيتامين لا يتكون فى النبات ولكنه ضرورى لبكتريا لعقد الجذرية *Rhizobium* المثبتة للنيتروجين فى عقد نباتات العائلة البقولية ولذلك فإن الكوبالت لازم لهذه البكتريا وليست لازم للنبات.

وجود العنصر بتركيز عال داخل النبات لا يدل على أهميته للنبات ومثال ذلك أن بعض النباتات مثل *Astragalus* و *Stanleya* تعتبر كشافات للسيلنيوم selenium indicators . هذه النباتات تحتوى على تركيزات كبيرة للسيلنيوم لا تحتاجها إطلاقا ولكن يمكن أن تتحملها tolerate it . ومثال آخر النباتات المتحملة للصوديوم مثل أنواع من العائلة الرمرامية ونباتات مقابر الإنسان mangroves وغيرها تحتوى على تركيز عال جدا من الصوديوم وهى لا

تحتاجه ولكنها تتحمله . وعامة فإنه وجد حديثا أن نباتات ك ٤ تحتاج الصوديوم.

وفيما يلى جدول يوضح متوسط عام أو تركيزات معتادة للعناصر الضرورية فى النباتات الزهرية (جدول ١٦).

(جدول ١٦): تركيزات شائعة للعناصر الضرورية فى النباتات الزهرية

العنصـــــر	الـــــوزن الجـــــاف ٪
الكربون	٤٥
الأوكسجين	٤٥
الإيدروجين	٦
النيتروجين	١,٥
البوتاسيوم	١
الكالسيوم	٠,٥
مغنسيوم	٠,٢
فوسفور	٠,٢
كبريت	٠,١
كلور	٠,٠١
حديد	٠,٠١
منجنيز	٠,٠٠٥
بورون	٠,٠٠٢
زنك	٠,٠٠٢
نحاس	٠,٠٠٠١
مولبيدنم	٠,٠٠٠١

يلاحظ أن الكربون والأوكسجين تكون ٩٠٪ من الوزن الجاف للنبات وأن الإيدروجين يكون ٦٪ . أى أن حوالى ٩٥ – ٩٦٪ من الوزن الجاف للنبات تكون هذه العناصر وهذا ليس بغريب حيث أن أساس المركبات العضوية هى هذه الثلاثة عناصر. يلاحظ أن الكربون والأوكسجين

والإيدروجين والنيتروجين والبوتاسيوم والكالسيوم والفسفور والمغنسيوم والكبريت توجد بتركيزات كبيرة نسبيا بالمقارنة بالعناصر الأخرى الموجودة بالجدول ولذلك تسمى بالعناصر الضرورية الكبرى macronutrients أى macroelements وتسمى الأخرى والتى يحتاجها النبات بتركيزات صغيرة بالعناصر الضرورية الصغرى micronutrients . وهكذا فإن العناصر الكبرى ٩ والصغرى ٧ . أحيانا يعتبر الحديد من العناصر المغذية الكبرى.

دور أى آلية العناصر فى التحول الغذائى للنبات :

سيتم مناقشة دور كل عنصر على حدة وتأثيره على النبات وقد تم أجراء هذه التجارب بكفاءة لأكتشاف آلية العناصر على النباتات وذلك بواسطة هوجلاند Hoagland وأرنون Arnon وستاوت Stout ومساعدوهم وذلك بإستخدام محلول معين (جدول ١٧) يسمى محلول هوجلاند وهو يحتوى على جميع العناصر الضرورية للنبات وبتركيزات مثالية لنمو النبات. نقص العناصر له صفات عامة على النباتات المختلفة ولكن قد يختلف من نبات إلى آخر ويتأثر بالبيئة.

(جدول ١٧): تركيب محلول هوجلاند

المركـــــــب	التركيز (ملليمول)
نترات كالسيوم	٥
نترات بوتاسيوم	٥
كبريتات مغنسيوم	٢
فوسفات أحادى البوتاسيوم	٢
حديد	١
مغذيات صغرى:	التركيز (جزء فى المليون)
H_3BO_3 حامض بوريك	٠,٠٢٩
$MnCl_2 . 4 H_2O$	٠,٠١٨
$ZnSO_4 . 7 H_2O$	٠,٠٠٢٢
$CuSO_4 . 5 H_2O$	٠,٠٠٨
$H_2Mo O_4 . H_2$	٠,٠٠٢

الكـــــربـون:

هو العمود الفقرى للمركبات العضوية، فى علوم الحياة نعتبر المركبات الكربونية البسيطة التركيب بأنها غير عضوية مثل ثانى أكسيد لكربون ويد ك ن . يوجد ميل بإعتبار أن المركبات الكربونية المختزلة فقط reduced carbon compounds بأنها عضوية. جميع الجزيئات المعقدة فى الكائنات الحية عضوية عدا القليل منها مثل المركبات عديدة الفوسفات فإنها غير عضوية ولكنها هامة. ولذلك فإن الكربون أساس للمركبات الكربوإيدراتية والبروتينية والدهنية والأحماض النووية. طبعا نقص الكربون على النبات ضار جدا فى كثير من التفاعلات. تركيز ثانى أوكسيد الكربون فى الجو العادى حوالى ٠,٠٣ ٪ بزيادة التركيز عن ذلك إلى ٠,٣ ٪ تزداد سرعة عملية البناء الضوئى.

الأوكسجين:

هام جدا حيث أنه لازم للتنفس ويدخل تقريبا فى جميع المركبات العضوية فى الكائنات الحية جميعها فهو يدخل فى المركبات الكربوإيدراتية والبروتينات والدهون والأحماض النووية والمركبات الفوسفورية المختلفة الغير عضوية. لا يوجد الأكسجين فى بعض النواتج الثانوية للنبات الغير هامة مثل المطاط وبعض مركبات الهالوجينات التربينويدية terpenoids .

أهمية الأوكسجين فى التنفس الهوائى أنه مستقبل للإلكترون فى نهاية عملية التنفس كما فى المعادلة الآتية:

$$O_2 + 4e^- + 4H^+ \longrightarrow 2H_2O$$

تركيز الأوكسجين ٢١ ٪ فى الجو العادى والتركيز اللازم للتنفس العادى أقل من ذلك بكثير حوالى ١ – ٥ ٪.

يعمل الأوكسجين كمادة تفاعل فى بعض تفاعلات الأكسدة لأنزيمات الأكسدة الطرفية terminal oxidases مثل أوكسيديز حامض الأسكوربيك والفينول أوكسيديز وأيضا ريبولوز ثنائى الفوسفات أوكسجينيز والأخير لازم لعملية التنفس الضوئى.

لا يمكن أن تستغنى النباتات الزهرية عن الأكسجين لأنها تتنفس هوائيا بعكس بعض الكائنات الحية الدقيقة الأخرى التى تتنفس لاهوائيا. ولكن قلة تركيز الأوكسجين فى الجو تزيد من سرعة عملية البناء الضوئى فى بعض النباتات وهى النباتات التى تتنفس ضوئيا.

الإيدروجين:

هام لأنه فى جميع المركبات. كما أن ذرة الإيدروجين المؤكسدة على هيئة بروتون تلعب دور هام فى التفاعلات الكيموحيوية ومنها التنفس والبناء الضوئى. درجة pH تتوقف على تركيز أيون الإيدروجين. كثير من عمليات الأكسدة والإختزال تحدث بواسطة أخذ أو عطاء ذرة إيدروجين كما فى كثير من مرافقات الأنزيمات الخاصة بذلك مثل NADH و NADPH . لا يمكن أن يحدث نقص للإيدروجين خاصة أنه موجود فى الماء.

النيتروجين:

يدخل فى كثير من المركبات العضوية الهامة من بروتينات إلى أحماض نووية.

أعراض نقصه شائعة على النبات وتظهر أولا على الأوراق السفلية المسنة. وحيث أن العنصر متحرك mobile فإنه ينتقل من الأجزاء السفلى إلى الأجزاء العلوية ولذلك تظهر أعراض النقص من أسفل إلى أعلى. وللدور الهام للأزوت على البروتين والكلوروفيل فإن أعراض النقص تظهر كأخضر باهت chlorosis أو أصفرار على النبات.

الفوسفور:

يوجد فى كثير من المركبات العضوية فى النبات وعلاوة على ذلك فهو أساس فى جزيئات ATP ، ADP المانحة للطاقة وأيضا أساس المركبات المفسفرة جميعها مثل السكريات المفسفرة والدهون الفوسفورية والأحماض الأمينية المفسفرة مثل الحامض الأمينى فوسفوسيرين. يلاحظ أن المركبات المفسفرة عادة تكون أسهل فى تفاعلها من المركبات الغير مفسفرة مثل السكريات وأيضا النيوكليوتيدات المفسفرة. توجد عمليات هامة جدا فى النبات لصيقة بالفسفور مثل عملية الفسفرة الضوئية فى عملية البناء الضوئى والأكسدة الفوسفورية فى التنفس.

أعراض النقص ضعف النمو وفى حالة النقص البسيط يلاحظ ظهور تلون غامق قرمزى نتيجة لتكون صبغة الأنثوسيانين. قد يحدث تقزم للنبات ونضج بطئ للثمار .

الكبريت :

يدخل الكبريت فى بعض المركبات الهامة مثل بعض الأحماض الأمينية وأيضا يدخل فى تركيب مرافق أنزيمى A أى Co A . للكبريت دور فى تنشيط تفاعلات الطاقة كما فى الفوسفور. يحدث فى بعض المركبات أن يوجد كبريت نشط activated sulfate كما هو الحال فى ATP مثـــــل adenosine phosphosulphate APS وأيضـــــا phosphoadenosine phosphosulphate PAPS. قد يكون الكبريت مراكز نشطة فى بعض المركبات كما فى عديد من الأنزيمات التى تعمل على البروتين وأيضا هام فى تركيب البروتين لأنه يكون الرابطة ثنائية الكبريت disulphide اللازمة للبناء التركيبى لجزيء البروتين.

نقص الكبريت عادة غير شائع حيث أن التربة عادة تحتوى على الكبريت ولا تظهر نقص الكبريت. وأعراض نقصه تكون إخضرار باهت على النبات لأنه يدخل فى تركيب البروتين وفى بعض الأحيان تظهر الأوراق بيضاء. أحيانا يظهر أصفرار للعروق قبل ظهور الإخضرار الباهت. حركة الكبريت العضوى ضعيفة جدا على النبات أو غير موجودة حيث أن الكبريت ينتقل فى النبات على هيئة كبريتات SO_4^{--} ولذلك فإن الأعراض تظهر أولا على الأوراق الصغيرة.

الكالسيوم:

له دور هام فى النبات حيث أنه يدخل فى عمليات التحول الغذائى. كما أنه يدخل فى عملية إنقسام الخلايا لأنه يدخل فى تركيب الصفيحة الوسطى مثل بكتات الكالسيوم والمغنسيوم. بالأضافة إلى ذلك يوجد الكالسيوم فى الفجوات العصارية لمعادلة الشحنات السالبة الموجودة على البروتين.

أعراض النقص تظهر على الأوراق الحديثة لأنه غير متحرك وأيضا لن تنقسم إلا فى وجوده لأهميته للصفيحة الوسطى ولذلك فإن القمم النامية تموت. يؤثر نقص الكالسيوم على حالة النفاذية الإنتخابية للغشاء البلازمى فى الخلية وقد يسبب إختلالها قليلا أو كثيرا. ظهور إخضرار باهت على نصل الورقة دون العروق حيث تظل الأخيرة خضراء. تصبح الأوراق مكرمشة crinkly. بطء فى تكوين الجذور وقد تكون جيلاتينية القوام. توقف الأثمار . يرى المؤلف أن أهمية الكالسيوم فى النبات والإنسان والحيوان متشابهة إلى حد ما حيث أن الكالسيوم لازم وضرورى للعظام فى الإنسان والحيوان وضرورى لجدر الخلايا فى النبات أى أنه يعتبر لازم لصلابة عظام الحيوان والإنسان وصلابة خلايا النبات.

المغنسيوم:

هام للنبات بدرجة كبيرة عن الإنسان والحيوان لأنه يدخل فى تركيب الكلوروفيل ويدخل على هيئة عامل مساعد cofactor على هيئة كاتيون ثنائىdivalent cation لكثير من التفاعلات الأنزيمية. عديد من الأنزيمات وخاصة kinasesوaminotransferase تحتاج المغنسيوم. يدخل فى تركيب الصفيحة الوسطى.

يوجد المغنسيوم على هيئة كاتيون حر فى سيتوسول الخلية وقد يكون مرتبط مع المركبات المشحونة السالبة الشحنة مثل البروتينات والنيوكليوتيدات خلال رابطة إيدروجينية.

أعراض النقص ظهور إخضرار باهت بين العروق على وجه الخصوص . هذا العرض يسبب ظهور الأوراق كأنها مخططة وخاصة فى نباتات ذوات الفلقة. ظهور بقع بنية وموت للقمم النامية أعراض شائعة. الأوراق براقة لامعة وأسهل وأسرع فى سقوطها. النقص الشديد يسبب موت الأنسجة فى الأوراق leaf necrosis . حيث أنه متحرك لدرجة ما فإن الأعراض تظهر على الأوراق المسنة أولا عادة.

نقص المغنسيوم فى التربة غير شائع وفى حالة وجوده يضاف كبريتات مغنسيوم.

البوتاسيوم:

على العكس من العناصر السابقة فهو لا يوجد فى النباتات على هيئة مركبات عضوية أو حتى فى صورة عضوية معقدة. وبالرغم من وجوده بكثرة فإن يعتقد أن دوره هو تنظيم الأسموزية والتوازن الأيونى. يوجد بكثرة فى الفجوات العصارية أو مرتبط مع البروتين أو مركبات سالبة الشحنة أخرى وذلك بواسطة روابط أيونية. له دور فى فتح الثغور. له دور كعامل مساعد أو منشط لعديد من الإنزيمات التى لها دور فى التحول الغذائى للبروتين أو الكربوايدرات وأحد هذه الإنزيمات الهامة هو pyruvic kinase. التركيز الفعال للبوتاسيوم للنشاطالفعال له هو ١٠ مل مول أو أكثر.

حيث أنه متحرك فإن أعراض النقص تظهر على الأوراق المسنة أولا على هيئة أصفرار خفيف. يظهر على حواف الأوراق إحتراق يصاحبه موت للأنسجة ولون بنى وفى grasses تصبح المساحات بين العروق فى الورقة بنية.

البوتاسيوم هام فى الإنسان للتوازن الأيونى مثل النبات وله دور فعال فى تنظيم ضغط الإنسان وأمراض الضغط.

الحديد :

يدخل الحديد فى تفاعلات الأكسدة والإختزال للكائنات الحية. له دور أساسى فى نقل الإلكترونات حيث يتحول من حديدوز F^{++} إلى حديديك F^{+++} والعكس صحيح. يوجد أساس فى تكوين جزيئ الهيم heme المكونة لبورفيرينات الحديد iron porphyrins. تعتبر بورفيرينات الحديد جزء أساسى فى مركبات السيتوكروم كما أنها جزء أساسى فى إنزيمات الكاتاليز والبيروكسيديز. يوجد الحديد فى غير صورة الهيم فى مركبات أخرى مثل فيرودوكسين ferrodoxin وهذا المركب سالب الشحنة فى النبات وهو من المركبات الهامة السالبة الشحنة الكهربائية electronegative component وله دور هام فى عملية نقل إلكترونات فى عملية البناء الضوئى حيث يختزل NADP إلى NADPH وأيضا يختزل الأزوت أثناء تثبيت الأزوت الجوى.

حيث أنه غير متحرك فإن أعراض النقص تظهر أولا على الأوراق الصغيرة. يظهر على الأوراق الصغيرة إخضرار باهت وأحيانا لون أبيض. يعتبر نقص الحديد من أعراض النقص الشائعة مع الأزوت. يحدث نقص الحديد لأن ذوبان الحديد متوقف تماما على درجة pH . يمكن إضافة الحديد على هيئة أملاح حديدوز أو حديديك للهاليدات أو الكبريتات ولكن عادة يتم إضافته على هيئة مخلبية لضمان سهولة استعماله بواسطة النبات حيث أن نقص الحديد راجع إلى عدم ذوبانه بالرغم من أن إضافة كبريتات الحديدوز يمكن أن تصلح من pH الغير ملائم وتسمح بذوبان الحديد.

المنجنيـــز:

يعتبر المنجنيز أحد العناصر الصغرى الضرورية لتفاعل هيل Hill reaction فى البناء الضوئى وحيث يتحلل الماء منتجا إلكترونات وأوكسجين كما فى المعادلة

$$2\,H_2O \xrightarrow{Mn^{+2}} 4\,H^+ + 4\,e^- + O_2$$

يعمل أيضا كعامل مساعد لكثير من الأنزيمات. وأهميته كعامل مساعد غير واضحة تماما لأنه يمكن أن يحل محله كاتيونات أخرى ثنائية مثل المغنسيوم والكوبالت والنيكل والزنك. ومثال لذلك أن أنزيم P - enolepyruvic carboxylase يمكن أن يستعمل أى من العناصر السابقة كعامل مساعد.

يعمل المنجنيز كأيون counter - ion فى مجاميع الأنيونات ويعمل توازن أيونى عام.

يسبب نقص المنجنيز البقعة الرمادية gray speck فى الزمير و marsh spot فى البسلة والإصفرار البقعى speckled yellows فى بنجر السكر. عادة يسبب المنجنيز نقص على هيئة بقع spots أو flecks وعادة يوجد مناطق إخضرار باهت بين العروق. يمكن أن يكون ذلك على هيئة تخطيط فى grasses حيث يكون مواز للعروق . تظهر الأعراض عادة أولا على الأوراق الصغيرة السن ثم المسنة .

الزنـــــك:

له دور فى عمليات الأكسدة والأختزال . لا يوجد فى حالة عضوية أى فى مركبات عضوية. عامل مساعد لأنزيم carbonic anhydrase والذى يسبب تفاعل ثانى أوكسيد الكربون مع الماء لتكوين حامض الكربونيك.

$$CO_2 + H_2O \overset{Zn^{+2}}{\rightleftharpoons} H_2CO_3 \rightleftharpoons H^+ + HCO_3^-$$

يلعب إنزيم carbonic anhydrase دور هام فى نقل مجموعة ثانى أوكسيد الكربون وتكوين HCO_3^- اللازمة لعملية إدخال CO_2 carboxylation reaction .

يحدث النقص التبرقش كثيرا وأيضا موت الأنسجة فى الورقة. نقص الزنك مرتبط مع أمراض الورقة الصغيرة فى النبات.

النحاس:

على العكس من المنجنيز والزنك عادة يوجد على هيئة مركبه مع المركبات العضوية. يعتبر مركب البلاستوسيانين عبارة عن إنزيم محتوى نحاس وله دور فى عمل الفسفرة الضوئية. بالإضافة فإن النحاس له دور فى الأكسدة الطرفية مثل إنزيم الفينول أوكسيديز والذى يؤكسد الفينولات إلى كينونات أثناء تكوين اللجنين والتانينات. توجد أنزيمات أخرى تحتاج إلى النحاس مثل أوكسيديز حامض الأسكوربيك والسيتوكروم أوكسيديز.

نقص النحاس نادر إلا أنه مرتبط بأمراض موت القمة مثل موت القمة فى الموالح يسبب النقص أخضرار باهت وإختزال الكاروتينويدات.

المولبيدنم:

غير معروف دوره بالضبط ولكنه مرتبط بالتحول الغذائى للأزوت . معروف أن له دور فى تثبيت الأزوت الجوى ويعمل كعامل مساعد لأنزيم nitrate reductase.

$$NO_3^- \xrightarrow{Mo^{+2}} NO_2^-$$

نقص المولبيدنم نادر ولكنه أحيانا يكون خاص بأمراض معينة مثل whiptail عرض الذيل السوطى فى القنبيط والبقعة الصفراء فى الموالح . يوجد إخضرار باهت وتقزم فى النمو فى حالة النقص.

الكلور:

لازم لعملية البناء الضوئى وهو يتم إحتياجه لعملية تفاعل Hill reaction

$$2\,H_2O \xrightarrow{Cl^-} 4\,H^+ + 4\,e^- + O_2$$

يمكن أن يحل اليود محل الكلور.

نقصه يسبب إخضرار باهت وموت أنسجة ولون برونزى.

البـــــورون:

يدخل البورون فى التحول الغذائى للكربوإيدرات والأحماض النووية. حيث أن السكريات تكون مركبات بورات معقدة ولذلك يعتقد أن أحد صور إنتقال السكريات فى النبات هو مركبات بورات معقدة. يوجد دور للبورون فى التحول الغذائى لجدار الخلية مثل الكالسيوم . نسبة ثابتة بين الكالسيوم والبورون يبدو أنها مثالية للنمو.

نقص البورون مرتبط بعديد من الأمراض مثل عفن القلب فى البنجر وتشقق الساق فى الكرفس وبقع الجفاف فى التفاح. يحدث موت للقمم ويشابه بذلك الكالسيوم وذلك فى حالات النقص الشديدة. قصر الجذور والسيقان ويحدث إختزال فى نشوء وتكوين الأزهار والبذور. سقوط الأوراق الطرفية وقد يحدث عرض التورد.

عناصر أخرى :

يعتبر السيلكون مكون تركيبى structural component لسيقان الـ grass وبعض ذوات الفلقة الأخرى. النقص يسبب نمو غير طبيعى ولكن دورة الحياة تتم فى غيابه، ولذلك لا يعتبر السليكون عنصر ضرورى.

المزارع الصناعية Hydroponics :

هى مزارع تستبدل بها التربة بالماء وتسمى مزارع مائية water cultures أو قد تستبدل التربة بالحصى وتسمى مزارع الحصى gravel cultures أو قد تستبدل بالرمل وتسمى مزارع رملية sand cultures وهكذا فإن جميع هذه المزارع يمكن التأكد من مكوناتها ومعرفة تركيبها تماما. أحد مميزات هذه المزارع هى التحكم فى بيئة الجذور تماما وتفيد كثيرا فى التجارب والبحوث، خاصة أنه يمكن عملها فى نطاق ضيق فى المعامل أو فى الصوب أو فى مساحات محدودة. وقد بدى فى الخمسينات والستينات أنه سيكون لها دور فعال فى الإنتاج الزراعى ولكن أتضح أنها محدودة من ناحية الإنتاج الإقتصادى الزراعى وهى فعالة فقط فى نطاق البحوث حيث أنها تتميز بدقة أجرائها ودقة نتائجها. أستخدمت هذه الطرق لتربية بعض المحاصيل فى المناطق القاحلة المنعزلة البعيدة فى المحيطات حيث أنشئت عدة مزارع مائية على نطاق واسع فى مثل هذه الأماكن أثناء الحرب العالمية الثانية للأغراض الحربية فقط. نشأت هذه المزارع فى البداية على شكل هواية لزراعة الخضر ونباتات الزينة ثم أستخدمت على نطاق أكبر فى التجارب والبحوث. ومن النباتات الإقتصادية التى تزرع بهذه الطريقة الطماطم والبطاطس والجزر والخس والورد. فى هذه التجارب تغطى عادة الأحواض بواسطة شبكة أو سطح معدنى مثقب wire netting وهكذا تصبح دعامة للنبات ليتم بها تثبيت النبات وضبط غمر الجذور فى المحلول. عادة يتم تغيير المحلول بإستمرار أو يضخ فيه أكسجين لضمان تمام التهوية. وفى هذه الطريقة تبنى أحواض مختلفة الأحجام أو العمق من الخرسانة أو الألواح المعدنية أو الخشبية وتوضع فيها المحاليل المغذية المناسبة.

المزارع المائية water cultures وفيها تزرع البادرات فى محاليل معروفة التركيز والتركيب مثل محلول هوجلاند ومحلول Knop solution ومحلول ستاوت Stout solution . وهى محاليل تحتوى العناصر المغذية الكبرى والصغرى تتناسب فيها العناصر المختلفة مع بعضها. وبالرغم من أن المحاليل المغذية تمد النباتات المختلفة بإحتياجاتها الغذائية إلاأنه قد لوحظ أنه لا يوجد محلول مغذى واحد مناسب لجميع النباتات حيث أن النباتات تنمو على محلول مغذى معين بدرجة أكبر

منها على محلول آخر. يراعى أيضا عند تحضير المحاليل المغذية ألا يترسب الحديد بتفاعله مع الفوسفات ويكون ذلك بإستخدام الحديد المخلوب.

المزارع الرملية sand cultures وفيها تزرع البادرات فى رمل نظيف نقى. يتم غسل الرمل جيدا بما يزيل الشوائب المعدنية والعضوية منه فيغسل عدة مرات بحامض يد كل مخفف ثم يغسل بالماء النقى حتى تزول آثار الحمض تماما ثم يتم إضافة المحلول المغذى. ومن مميزات المزارع الرملية سهولة الزراعة وتهوية سليمة للجذور وتجنب كثير من مشاكل الطفيليات الفطرية أو البكتيرية أو مشاكل الطحالب التى توجد فى المزارع المائية. ومن عيوب هذه الطريقة عدم المقدرة على تتبع نمو الجذر وكذلك إحتمال فقد جزء من الجذر عند إخراجه من الرمل عند نهاية التجربة.

مزارع الحصى gravel cultures ويستخدم فيها الحصى أنواع وأحجام مختلفة تبعا لنوع التجربة. ويتم غسيل الحصى قبل أستعماله أيضا بحامض يد كل مخفف جيدا ثم يتم غسيله بالماء جيدا. المزايا والعيوب كما فى المزارع المائية.

الباب الثامن عشر
الفصل الأول
البنـــــاء الضـوئى
Photosynthesis

عملية البناء الضوئى هى عملية بناء يتم فيها أخذ النبات الأخضر أى المحتوى على الكلوروفيل لثانى أوكسيد الكربون من الجو وفى وجود الماء والضوء يتم تكوين جزئى سكر سداسى مثل الجلوكوز ويمكن تلخيص ذلك كما فى المعادلة الآتية :

$$٦\ ك\ أ_{٢} + ٦\ يد_{٢}\ أ \xrightarrow[\text{كلوروفيل}]{\text{ضـــوء}} ك_{٦}\ يد_{١٢}\ أ_{٦} + ٦\ أ_{٢}$$

تاريخ عملية البناء الضوئى :

يبدو من تاريخ العلوم أن أهمية هذه العملية للحياة لم تكن معروفة بوضوح قبل عام ١٨٠٤ حيث سبق تلك الفترة كثير من العلماء بعضهم وضح أهمية الضوء للنبات وبعضهم وضح أهمية الهواء للنبات وبعضهم وضح أنه يمكن تنقية الجو بواسطة النبات دون أن يعلم أن السبب فى ذلك الأوكسجين. حتى عام ١٨٠٤ حيث يعتبر de Saussure أول من أوضح بتجربة علمية صحيحة أن النبات يأخذ ثانى أوكسيد الكربون فى وجود الضوء وينتج عن ذلك الأوكسجين وعكس ذلك يحدث فى الظلام. وفى عام ١٨٤٢ وضح روبرت ماير Mayer أن الشمس هى مصدر الطاقة للنباتات والحيوان وأن طاقة الشمس تتحول إلى طاقة كمياوية بواسطة النبات وكان ذلك من خلال تطويره لقانون المحافظة على الطاقة law of conservation of energy.

عند نهاية القرن التاسع عشر كانت المعلومات على عملية البناء الضوئى ضعيفة حيث أنه كان من المعروف أن النبات يأخذ ثانى أوكسيد الكربون ويحوله إلى مادة عضوية وأن الضوء هو مصدر الطاقة وأن ناتج هذه العملية الأوكسجين وإن العكس صحيح فى الظلام حيث أن النبات يأخذ الأوكسجين ويخرج ثانى أوكسيد الكربون.

فى بداية القرن العشرين وضح عالم فسيولوجى النبات الشهير بلاكمان Blackman أن عملية البناء الضوئى تتكون من عمليتين وهى الأولى عملية سريعة معتمدة على الضوء والعملية

الثانية أبطأ من الأولى وتحدث فى الظلام ومن دراسته وضح أنه عندما تكون الإضاءة شديدة وكافية جداً وتركيز ثانى أوكسيد الكربون منخفض جدا فإن عملية البناء الضوئى تكون معتمدة على درجة الحرارة أى أنها عملية إستهلاك للكربون حرارية عادية والعكس صحيح عندما يكون ثانى أوكسيد الكربون عامل غير محدد وقلة الإضاءة هى العامل المحدد فإن عملية البناء الضوئى تكون غير معتمدة على درجة الحرارة موضحا أن تفاعلات الضوء تفاعلات ضوئية كيماوية. وهذه الملاحظات قادت دراسات البناء الضوئى إلى تفاعلات كيموضوئية (وهى تفاعلات سريعة) وعملية التحول الغذائى للكربون وهى تفاعلات بطيئة ويمكن أن تحدث فى الظلام أيضا.

وفى عام ١٩٣٧ تمكن روبين هيل Hill من عزل بلاستيدات خضراء من النبات وأنه أثبت فى وجود الضوء والماء ومستقبل صناعى للألكترونات مثل فرى سيانيد البوتاسيوم فأن البلاستيدة الخضراء تنتج منها أوكسجين. وحتى الآن هذا الأستنتاج صحيح مائة فى المائة وملخصه خروج الأوكسجين من البلاستيدات الخضراء فى وجود الضوء والماء وتكريما له سمى بإسم تفاعل هيل Hill reaction ويمكن تلخيص هذه العملية فى المعادلة التالية.

$$2\,H_2O \longrightarrow O_2 + 4\,H^+ + 4\,e^-$$

وفى الخمسينات وضح Allen أن البلاستيدات الخضراء تثبت ثانى أوكسيد الكربون فى وجود الضوء كما وضح Arnon أن أغشية البلاستيدات الخضراء تختزل NADP إلى NADPH فى وجود الضوء ثم أثبت كالفن Calvin خطوات إنسياب الكربون من ثانى أوكسيد الكربون إلى المركبات الكربوإيدراتية فى عملية البناء الضوئى ثم وضع لمسر تكوينات المركبات المختلفة فى هذه العملية وهذه البحوث التى أثبتت هذه الدورة والتى سميت بأسمه دورة كالفن Calvin cycle فقد منح كالفن جائزة نوبل عام ١٩٦١ فى الكيمياء. وهذه الدراسات الخاصة بألين وأرنون وكالفن ومساعدوه من أمثال Benson وبشام Bassham وويلسون Wilson وماسينى Massini. قد قادتنا إلى التفسير الحديث لعملية البناء الضوئى.

الموجز عن ضوء الشمس :

بعد الحرب العالمية الثانية أصبح الشغل الشاغل للإنسان هو كيفية الحصول والتعامل مع الطاقة الهائلة والتى تتحرر عن طريق تفتيت الذرة أو تفاعلات مكوناتها ومن الجدير بالذكر أن عصر الطاقة الذرية بدأ بواسطة تفتيت الذرة fission - type reactions والذى فيه ذرات كبيرة

الحجم من اليورانيوم يتم تحليلها إلى ذرات أصغر وأيضا إلى مكونات الذرة أى وحداتها وبعد ذلك أتجهت البحوث الذرية إلى أنواع التفاعلات التى يحدث فيها إمتزاج أى إلتحام بين وحدات أى مكونات الذرة fusion type reactions وحيث أن وحدات مثل البروتونات تتحد لتكون جزيئات كبيرة مثل جزيئات ألفا وهذا التفاعل هو أساس تصنيع القنبلة الإيدروجينية. تستعمل هذه التفاعلات أيضا الآن فى الأغراض السليمة فى صورة مفاعلات نووية لتوليد الكهرباء أو إدارة الغواصات ألخ .

فى الجقيقة الشمس عبارة عن نوع من القنبلة الإيدروجينية وبعبارة أخرى مفاعل هائل لتكوين هذه القنابل وحيث يتحد فيها ٤ ذرات إيدروجين وكتلة كل ذرة تقريبا ١ ولذلك يكون الناتج تكوين ذرة هيليوم لها كتلة ٤ . ويحدث ذلك خلال سلسلة من التفاعلات المعقدة ينتج عنها طاقة كما فى المعادلة

$$4\,H \longrightarrow He + \text{طـــــــاقة} \quad energy$$

ولكن فى الحقيقة فإن ذرة الإيدروجين كتلتها بالضبط هى ١,٠٠٨ بينما ذرة الهيليوم الناتجة كتلتها ٤,٠٠٣ . وحيث أن ناتج تفاعل إمتزاج ٤ ذرات إيدروجين هو ٤× ١,٠٠٨ = ٤,٠٣٢ ولذلك فإن الكتلة الأخيرة أكبر من كتلة ذرة الهيليوم بمقدار ٠,٠٢٩ وهذه الكمية الأخيرة من الكتلة تتحول إلى طاقة تبع لمعادلة أينشتين:

$$E = Mc^2$$

حيث أن

E= الطاقة الناتجة بالأرج

M= كتلة المادة المتحولة بالجرام

c = سرعة الضوء (٣ ×١٠^{١٠} سم / ثانية)

$$E = Mc^2$$

$$= 0.029 \times (3 \times 10^{10}\ \ 3 \times 10^{10})$$

$$= 0.029 \times 9 \times 10^{20}$$

$$= 0.261 \times 10^{20}$$

$$= 261 \times 10^{17}\ Erg$$

عدد السعرات كيلو سعر سعر

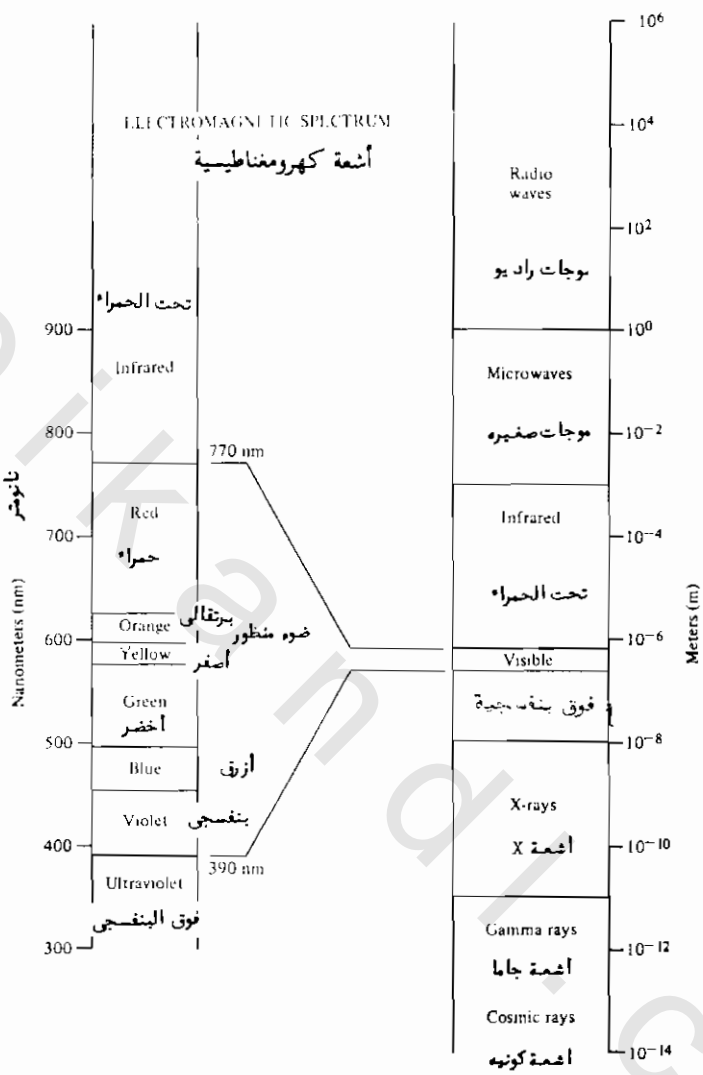
$$\text{The no. of cal.} = \frac{261 \times 10^{17}}{42 \times 10^{6}} = \frac{261 \times 10^{11}}{42} = 6.2 \times 10^{11} = 6.2 \times 10^{8}$$

من المعادلة السابقة يتضح إنطلاق كمية كبيرة من الطاقة لكل ذرة هيليوم.

بالرغم من أن الأرج وحدة صغيرة جداً فأنه يلزم ٤٢ مليون أرج لتكوين كالورى أى سعر واحد فقط (كالوى هى وحدة طاقة السعرات لجسم الإنسان أو الحيوان أو النبات) الكالوريcalorie أى السعر هو عبارة عن كمية الحرارة اللازمة لرفع درجة الحرارة لجرام واحدة من الماء درجة واحدة مئوية هى من ١٥ إلى ١٦ درجة مئوية. معنى هذه المعادلة أن كميات كبيرة من الطاقة تتحرر بتحويل كميات صغيرة جداً من الكتلة إلى طاقة. ومما هو جدير بالذكر أن ١٢٠ مليون طن من هذه المادة تتحلل وتنتهيvanish كل دقيقة فى الشمس ويتم تحويلها إلى طاقة هائلة مهيبة أى كمية طاقة فلكية يتم إشعاعها فى الفضاء على هيئة أشعة مختلفة ذات أطوال موجهة مختلفة (شكل ١٢٦).

شرح هذه الحالة السابقة راجع إلى القانون الأول من الديناميكا الحراريةthermodynamics وهو أن الطاقة لا تفنى ولا تستحدث بل تتحول من صورة إلى أخرى. ولذلك فإن طاقة الذرة فى الإيدروجين يتم تحويلها من طاقة ذرية إلى أشعة (أى طاقة فى صورة أشعة) .

فى حالة طاقة الشمس أى أشعة الشمس فإن الأرض تستقبل سنويا تقريبا ٥,٥ × ١٠^٢٣ كالورى أى حوالى ١٠٠,٠٠٠ كالورى / سم٢ / سنة. يتم إستخدام ثلث الكمية فى تبخير الماء تاركه ٦٧,٠٠٠ كالورى / سم٢ / سنة لعملية البناء الضوئى وأغراض أخرى. يتم تحويل ٢٠٠ بليون طن من الكربون الموجود فى ثانى أوكسيد الكربون الجوى إلى سكر. تعتبر هذه الكمية ضعف مائة مرة من إنتاج الإنسان من البضائع على سطح الكرة الأرضية فى السنة الواحدة. وبالرغم أن عملية البناء أهم عملية كيماوية على سطح الأرض من حيث الإتساع والإنتشار ويمكن أن يقال أيضا من حيث الأهمية ولكن فإن النبات غير فعال بدرجة ما فى إستخدام طاقة الضوء على الوجه الأمثل حيث يستعمل جزء ضئيل فقط. كمية البناء الضوئى السنوية على سطح الأرض متوسطها حوالى ٣٣ كالورى لكل سنتيمتر مربع معنى ذلك أن البناء الضوئى يحول فقط حوالى $\frac{١}{٢٠٠٠}$ من الطاقة المتاحة. ولكن هذا الإستنتاج مجحف لعملية البناء الضوئى حيث أن جزء كبير جداً من الكرة مثل الصحارى والبحار والمحيطات غير مغطى بنباتات وعند أخذ ذلك فى الإعتبار فإن عملية البناء الضوئى تزداد إلى نسبة مئوية ذات درجات كبيرة وليست نصف فى الألف.



(شكل ١٢٦) : الأشعاع الشمسى ذو الأنواع الضوئية وغيرها المختلفة.

يبدأ من الأشعة الكونية cosmic rays ذات طول موجه أقل من $١٠^{-١٤}$ متر إلى موجات الراديو الطويلة جدا والتى يزيد طولها عن $١٠^{٦}$ متر.

آلية حدوث عملية البناء الضوئى

Mechanism of photosynthesis

وضعت نظريات عديدة لشرح آلية حدوث عملية البناء الضوئى على مر السنين منذ القرن الماضى وحتى الآن ومن هذه النظريات نظرية حامض الكربونيك ونظرية الفورمالدهيد وكلا النظريتين خاطئتين تماما ولذلك سيتم شرح الطريقة الحديثة المتداولة الآن وهى يمكن تلخيصها فى عدة نقاط:

١- كيفية إمتصاص الضوء بواسطة النبات ودور الصبغات فى ذلك.

٢- عملية الفسفرة الضوئية وهى توضح دور الماء والكلوروفيل والضوء المستخدم فى هذه العملية وتوضح كيفية خروج الأوكسجين فى هذه العملية.

٣- كيفية إختزال ثانى أوكسيد الكربون وتحويله إلى جزيئ سكر سداسى.

أولاً : كيفية أمتصاص الضوء

سبق شرح أن الضوء هو عبارة عن طاقة من الشمس وتم شرح مصدر الضوء. ضوء الشمس لا يصل إلى الأرض كما هو ولكن يحدث أن جزء منة ينعكس بواسطة السحب وجزء يمتص بها والجزء المار يصل إلى الارض ثم يمتص بواسطة الارض أو النبات أو الماء وجزء ينعكس من هذه الأجزاء إلى أعلى وجزء يمتص وفى حالة الماء يسبب تبخير الماء وفى حالة الأرض يسبب تدفئة الأرض وفى النبات يستخدم فى عملية البناء الضوئى أو عمل النتح أو يتحول إلى حرارة تسبب رفع حرارة النبات ويحدث النتح.

عندما تسقط حزمه من الضوء على سطح ورقة نبات ينعكس جزء منها من سطح الورقة وينفذ جزء آخر خلالها وتمتص الورقة الجزء الباقى . تقدر نسبة ما تمتصه الورقة بنحو ٨٠٪ من الضوء الذى يقع عليها. لو أخذنا فى الإعتبار أيضا الضوء تحت الأحمر غير المرئى فى أشعة الشمس لإنخفضت هذه النسبة إلى نحو ٧٠٪ لأن إمتصاص الورقة لهذة الأمواج أقل من إمتصاصها لأمواج الضوء المرئى.

حيث أن الضوء عبارة عن طيف ضوئى مركب من مجموعة من الألوان البنفسجى والأزرق والأخضر والأصفر والبرتقالى والأحمر. وهذه الأشعة المختلفة اللون تختلف فى طول الموجة حيث

أن مدى الطيف الضوئى المرئى يتراوح بين ٤٠٠ إلى ٧٤٠ نانومتر تقريبا سمى بالضوء المرئى لأن عين الإنسان لا يمكن أن ترى أو تميز إلا أطوال الموجات من ٤٠٠ إلى ٧٤٠ نانومتر. أطول هذه الموجات هى الضوء الأحمر وأقصر هذه الموجات هى البنفسجى (شكل١٢٦). ولذلك فإن تبعا للمعادلة المعروفة أن الطاقة عبارة عن وحدات تسمى كل وحدة منها كوانتم quantum والجمع quanta وطاقة كل وحدة أى كل كوانتم يمكن حسابها من المعادلة المشهورة الآتية:

$$\epsilon = h\nu$$

حيث أن

ϵ = هى طاقة الكوانتم وفى حالة الضوء يسمى الكوانتم فوتون photon.

h = ثابت بلانك Planck's constant بالجول ثانية وهو عبارة 6.6254×10^{-34} وهو ٦,٦ × ١٠$^{-٢٧}$ أرج ثانية .

ν = ذبذبة frequency الضوء أى تردد الضوء أى عدد الموجات المنبعثة فى الثانية.

توجد علاقة بين الذبذبة فى الكوانتم أو الفوتون وطول الموجة أى لامدا λ من المعادلة الآتية:

c هى سرعة الضوء لذلك $c = \lambda\nu$ or $\nu = \frac{c}{\lambda}$

يمكن كتابة هذه المعادلة فى صورة أخرى.

$$\nu = \frac{C}{\lambda}$$

ولذلك يمكن حساب الطاقة للضوء الأزرق عند طول موجة ٤٥٠ نانومتر من المعادلة السابقة كالآتى :

$$\epsilon = h \frac{C}{\lambda}$$

$$\epsilon = \frac{6.6 \times 10^{-27} \times 3 \times 10^{17}}{450}$$ الوحدة إرج

$$= 4.4 \times 10^{-12} \text{ erg}$$

ويمكن تحويلها إلى سعر أو كيلو سعر.

يمكن حساب طاقة الفوتون لأنوع الضوء المختلفة ففى حالة الضوء الأصفر يستعمل طول الموجة ٥٥٠ نانومتر وفى حالة الضوء الأحمر يمكن أن يستعمل أى طول موجه مناسب مثلا ٧٠٠ نانومتر وهكذا.

حيث أن الجول = $١٠^{٧}$ إرج

سعر – كالورى = ٤,٢ جول

سعر – الكالورى = ٤٢ مليون إرج.

كيلو كالورى أو كيلو جول يساوى ألف مرة السعر أو الجول .

سرعة الضوء هى ٢,٩٩٨ أى تقريباً ٣ ×$١٠^{١٠}$ سم / ثانية = ٣ ×$١٠^{١٧}$ نانومتر / ثانية

وهكذا فإن الطاقة تتناسب موجبا مع الذبذبة وتتناسب عكسيا مع طول الموجه. يوضح الجدول (جدول ١٨) لون الضوء وطول الموجه ومتوسط طاقة طول الموجة لكل لون.

(جدول ١٨): خواص ألوان الطيف الضوئى وطاقاتها

اللـــــون	طول الموجه (نانومتر)	الطـــــاقة كيلو جول لكل إينشتين einstein
فوق البنفسجى	أقل من ٤٠٠	٢٩٧
البنفسجى	٤٠٠ – ٤٢٥	٢٨٩
الأزرق	٤٢٥ – ٤٩٠	٢٥٩
الأخضر	٤٩٠ – ٥٦٠	٢٢٢
الأصفر	٥٦٠ – ٥٨٠	٢٠٩
البرتقالى	٥٨٠ – ٦٤٠	١٩٧
الأحمر	٦٤٠ – ٧٤٠	١٧٢
تحت الحمراء	أكبر ٧٤٠	١٦٣

ولكن الحسابات السابقة كانت بالنسبة للجزيئ الواحد molecule ولكن دائماً تكون الحسابات بالنسبة للوزن الجزيئى أى جرام جزيئى من المادة. أى أن الحسابات هى كمية الطاقة التى تمتص الوزن الجزيئى للمادة وليس الجزيئ الواحد ولذلك لابد من إدخال العامل N_A فى المعادلة السابقة وهو عبارة عن عدد أى رقم أفوجادرو Avogadro number وهو يساوى ٦,٠٢٤×١٠^{٢٣} ولذلك يجب تعديل المعادلة إلى

$$E = N_A h\nu = N_A \epsilon$$

الذبذبة × ثابت بلانك × عدد الجزيئات = الطاقة

وحيث أن التردد $= \frac{\text{سرعة الضوء}}{\text{طول الموجه}} = \frac{C}{\lambda}$

أى تصبح المعادلة

$$E = N_A h \frac{C}{\lambda}$$

ولذلك عند ضوء طول موجته ٦٨٠ نانومتر أى الضوء الأحمر يمكن حساب المحتوى الطاقى للضوء أى طاقة الكم أى طاقة الفوتون كالآتى:

$$E = \frac{(6.6 \times 10^{-27}) \times (3 \times 10^{17}) \times (6 \times 10^{23})}{680} \text{ erg / mole}$$

$$= \frac{6.6 \times 10^{-27} \times (3 \times 10^{17}) \times (6 \times 10^{23})}{680 \times 4.2 \times 10^{7} \times 10^{3}} = 42 \text{ كيلو سعر}$$

وهكذا يمكن التعويض فى طول الموجة تبعاً لنوع الضوء فمثلاً فى اللون البنفسجى يكون طول الموجة مثلاً ٤٠٠ وفى الأخضر يكون طول الموجة ٥٢٠ نانومتر وفى الأصفر يكون ٥٨٠ نانومتر وهكذا.

يمكن بعد ذلك التحويل من إرج إلى كالورى ويصح التمييز كالورى / مول.

الأرج = ٠,٢٣٩ × ١٠$^{-٧}$ من الكالورى أى السعر وفيما يلى مستويات الطاقة للضوء المرئى (جدول ١٩).

(جدول ١٩): درجات الطاقة للضوء المرئى

طول الموجة	اللون	جول / مول	كيلو كالورى / مول	الكترون فولت / مول
٧٠٠ نانوميتر	أحمر	١٧,١ × ١٠^{٤}	٤٠,٨٦	١,٧٧
٦٥٠ نانوميتر	أحمر – برتقالى	١٨,٣٧ × ١٠^{٤}	٤٣,٩١	١,٩١
٦٠٠ نانوميتر	أصفر	١٩,٩٤ × ١٠^{٤}	٤٧,٦٧	٢,٠٧
٥٠٠ نانوميتر	أزرق	٢٣,٩٣ × ١٠^{٤}	٥٧,٢٠	٢,٤٨
٤٠٠ نانوميتر	بنفسجى	٢٩,٩٢ × ١٠^{٤}	٧١,٥٠	٣,١٠

لايعنى ما سبق أن الورقة تستعمل كل ما تمتصه من الطاقة الضوئية فى عملية البناء الضوئى أذ أن الجزء الذى يستعمل فى ذلك يقدر بنحو ١ ٪ فقط من مجموع ما تمتصه من طاقة أما الباقى فيستعمل فى تبخير الماء من الورقة على هيئة نتح ويقدر بحوالى ٤٩ ٪ والباقى وهو ٥٠ ٪ طاقة تتحول إلى حرارة داخل الورقة وتفقد منها بالإشعاع.

لكى يصبح للضوء تأثير كيماوى على النبات لابد أن يمتص أولا ويتم ذلك بواسطة مواد ملونة تسمى صبغات pigments. يتوقف إمتصاص فوتون الضوء على نوع الصبغة والتى لها نظام توزيع معين للإلكترونات فى الجزيء. بينما يتوقف طول الموجة الممتصة من الضوء على عدد الأربطة المزدوجة وموقعها فى جزيء الصبغة ووجود حلقات عطرية بها وغيرها ولذلك فإن الصبغات تختلف فى أمتصاصها لأنواع الضوء فمثلا صبغة الكلوروفيل a أو b تمتص الضوء الأحمر والأزرق بشدة وإمتصاصها نادر أو ضعيف جدا للضوء الأخضر ولذلك ينعكس الضوء الأخضر من النبات ولذلك تظهر جميع النباتات خضراء خاصة وأن الكلوروفيلات موجودة فى جميع النباتات الخضراء وبتركيزات هائلة نسبيا. أما صبغة البيتاكاروتين فتمتص الضوء الأزرق فقط دون الأحمر.

الصبغـــــات Pigments :

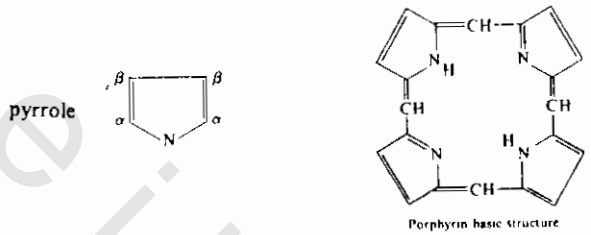
توجد فى البلاستيدات الخضراء صبغات مختلفة يمكن تقسيمها إلى مجموعتين وذلك فى النباتات الراقية أى النباتات الزهرية وهى :

١ – الكلوروفيللات Chlorophylls :

يوجد من الكلوروفيللات عدة أنواع من الكلوروفيل وهى كلوروفيل a وكلوروفيل b ويوجدان معا فى جميع النباتات الراقية. يوجد الكلوروفيل c أو الكلوروفيل d فى الطحالب الملونة.

تتراوح نسبة الكلوروفيل فى الأوراق الخضراء بين ٠,٠٥ إلى ٠,٢ من الوزن للرطب ومن ٤ – ١٠ ٪ من الوزن الجاف للبلاستيدات الخضراء. وتكون نسبة كلوروفيل a إلى كلوروفيل b نسبة ١:٣ تقريب. تزيد النسبة عن ذلك فى نباتات الظل أو الشاحبة ضوئيا.

الوحدة الأساسية فى جزيء الكلوروفيل هو مركب البورفيرين porphyrin (شكل ١٢٧) الذى يتكون من أربع مجموعات بيرول pyrrol متصلة ببعضها بأربطة ذرات الكربون (شكل١٢٧) ويحتل مراكز جزيء البوروفيرين ذرة مغنسيوم. ترتبط بمجموعات البيرول سلاسل جانبية مميزة لكلوروفيل عن غيره من صبغات مماثلة. يعتبر كلوروفيل b هو مماثل لكلوروفيل a ولكن مع إستبدال

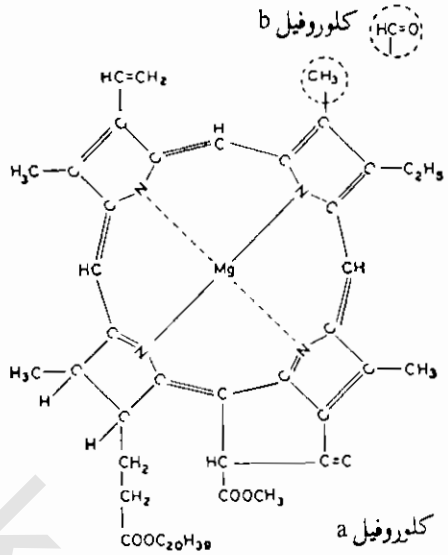


(شكل ١٢٧) : تركيب جزيء البيرول والبورفيرين

مجموعة CH_3 من كلوروفيلa مع مجموعة HC= O فى الكلوروفيلb (شكل ١٢٨).

أما عن طريقة تخليق الكلوروفيل فإنه يبدأ من تفاعلsuccinyl CoA مع الجليسين لتكوينamino levulinic acid ويتجمع جزيئين من المركب الأخير لتكوين مركب porphobilinogen ويتجمع ٤ جزيئات من المركب الأخير لتكوين uroporphyrinogen ومن الأخير فى خطوات عديدة يتم تكوين الكلوروفيل وذلك بدخول ذرة مغنسيوم إلى الجزيء وفى وجود الضوء (شكل ١٢٩).

إحدى هذه السلاسل المميزة لجزيء الكلوروفيل عن غيره من الصبغات هى لكحول الفيتول ك. يد٣٩ أ. هناك نوعان من الكلوروفيل يختلفان عن بعضهما فى إحدى المجموعات الجانبية للبورفيرين، هما كلوروفيل أ (ك٥٥ يد٧٢ أ٥ ن٤ مغ) وتكون المجموعة الجانبية فيه ك يد٣، وكلوروفيل ب (ك٥٥ يد٧٠ أ٦ ن٤ مغ) وفيه تكون المجموعة الجانبية ألدهيد يد. ك = أ (شكل١٢٨) يعتبر كلوروفيلb نوع مؤكسد من كلوروفيلa .

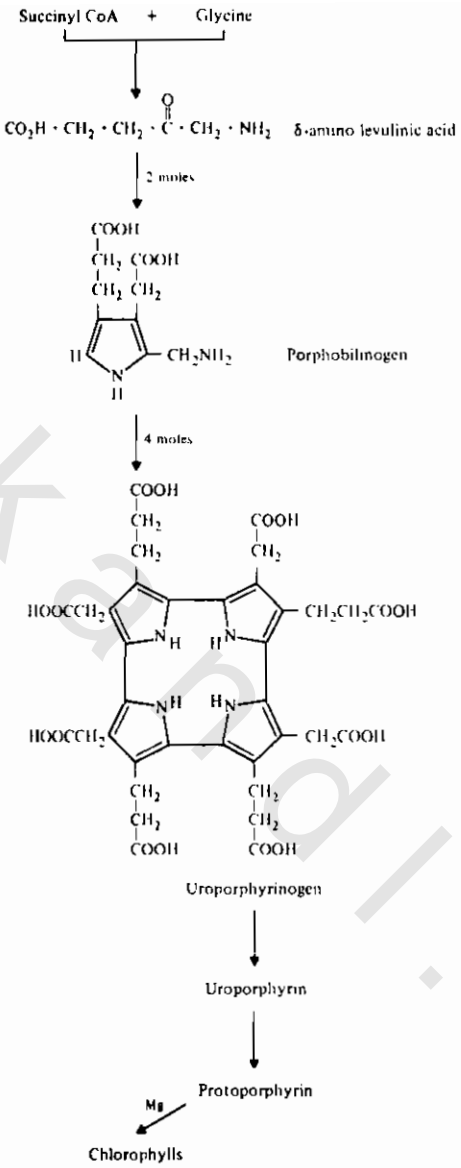


(شكل ١٢٨) : تركيب جزيء كلوروفيل a وكلوروفيل b

ليس الكلوروفيل هو البورفيرين الوحيد الموجود فى الكائنات الحية، أو حتى فى الأوراق نفسها، فهو أيضا الوحدة الأساسية فى الهيمات. الهيمات هى الصبغة الحمراء فى هيموجلوبين الدم فى الحيوانات الفقارية، وفى العقد الجذرية فى النباتات القرنية Leguminosae. وفى السيتوكرومات التى تلعب دوراً هاما جدا كمساعدات إنزيمات Co - enzymes فى عمليات نقل الإلكترونات فى الخلايا أيضا إنزيم الكاتاليز وإنزيمات البيروكسيديز . تختلف هذه البورفيرينات عن بورفيرين الكلوروفيل فى إحتوائها على ذرة حديد فى مركزها بدلا من ذرة المغنسيوم فى الكلوروفيل، كما يمتاز الكلوروفيل كذلك بسلسلة كحول الفيتول.

٢ – الكاروتينويدات Carotenoids :

عندما تفصل الكلوروفيلات من الأوراق الخضراء تنفصل معها بعض الصبغات الكاروتينويدية، وتنقسم الكاروتينويدات إلى كاروتينات وزانثوفيلات. الكاروتينات هى أيدروكربونات، الكثير منها ذو تركيب جزيئى ك.٤ يد٥٦، وأكثرها شيوعاً فى النباتات هو بيتا – كاروتين، وهو المادة التى



(شكل ١٢٩) : خطوات تكوين uroporphyrinogen

تكسب الجزر اللون الأصفر. كذلك يوجد ألفا كاروتين فى الأوراق الخضراء والصفراء بنسب أقل من بيتا – كاروتين . يتحول بيتا – كاروتين وبعض الكاروتينات الأخرى، إلى فيتامين أ vitamin A فى جسم الحيوان والإنسان، لهذا كان الجزر، وغيره من أوراق الخضروات، غذاءاً هاماً كمصدر لفيتامين أ.

بعض الكاروتينويدات تنقل طاقتها الضوئية الممتصة إلى الكلوروفيل. كما أن بعض هذه المركبات يمكن أيضا أن تحمى جزيئ الكلوفيل من الإضاءة الشديدة جدا والتى تؤثر على حيويته.

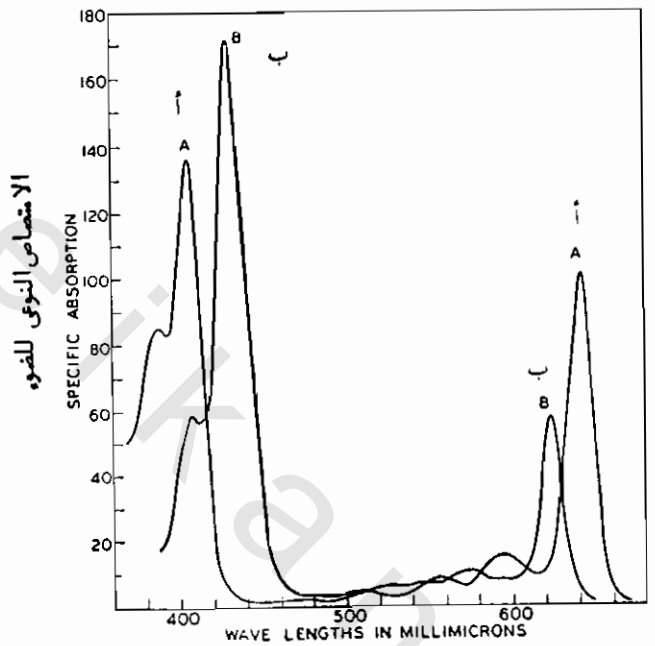
أما الزانثوفيلات، أو الكاروتينويلات carotenoils (معناها أصفر الأوراق حيث كان أول استخلاصها من الأوراق) فهى تختلف عن الكاروتينات فى أنها تحتوى على أكسجين فى جزيئها. أكثر شيوعا فى الأوراق هما لوتيول luteol ، ومشابهة زيازانثول zeaxanthol ك٤٠ يد٥٦ أ٢، وهما يوجدان كذلك فى كروموبلاستات كثير من الأزهار الصفراء كأزهار عباد الشمس، وداندليون Dandelion، وفى صفار البيض. أما فيوكوزانثين fucoxanthin ك٤٠ يد٦٠ أ٦، فهو أحد الزانثوفيلات الهامة فى الطحالب البنية.

طيف الامتصاص وطيف البناء الضوئى :

Absorption spectrum , Action spectrum

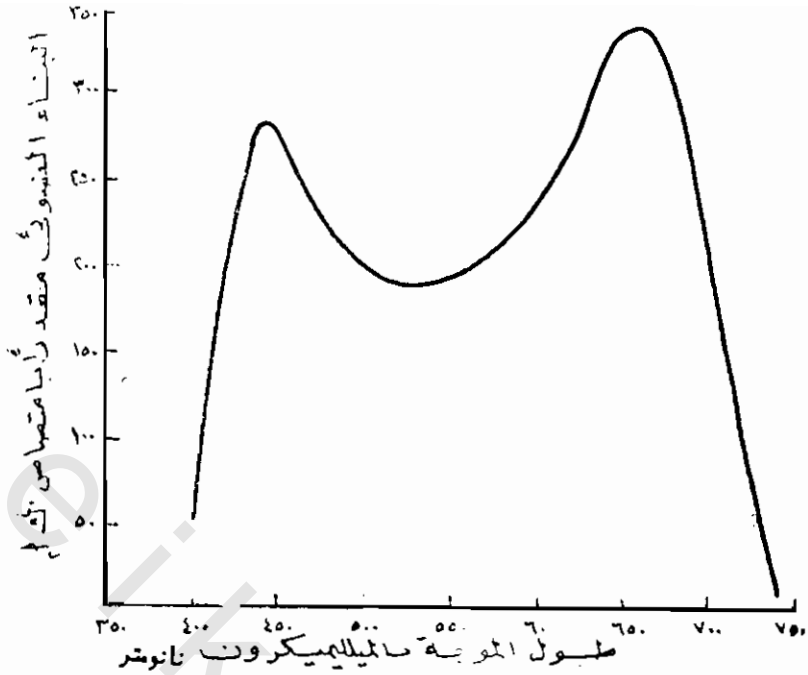
بما أن الكلوروبلاست يحمل عدداً من الصبغات المختلفة لذلك يجب استخلاصها بإذابتها فى مذيبات، مثل الإثير أو الأسيتون أو غيرهما من المذيبات المناسبة، ثم فصلها وتنقيتها حتى يمكن دراسة خواصها وقدرتها على امتصاص الضوء. فإذا سقط ضوء مرئى على محلول كلوروفيل فإن المحلول يمتص الجزء الأحمر والجزء الأزرق من الطيف، ويسمح للجزء الأخضر أن يمر دون امتصاص يذكر فيه، لذلك يظهر الكلوروفيل أخضر اللون. يعبر عن امتصاص صبغة للأمواج المختلفة من الضوء بخط بيانى يسمى طيف امتصاص absorption spectrum يبين النسبة الممتصة من كل الموجات الضوئية ذات الأطوال المختلفة (عادة لوغاريتميا) يمثل الشكل (شكل ١٣٠) طيف امتصاص لمحلول كلوروفيل أ ، ب فى إثير، ومنه يتبين أن أقصى امتصاص يحدث فى الضوء الأحمر فى موجة طولها نحو ٦٧٠ نانومتر، والضوء الأزرق فى موجة طولها نحو ٤٢٠ نانومتر، بينما لا يكاد يوجد امتصاص فى الأضواء المرئية الأخرى (الأصفر والأخضر).

إذا أسقطنا مقادير متساوية من الطاقة الضوئية لأمواج ضوئية ذات أطوال مختلفة على ورقة



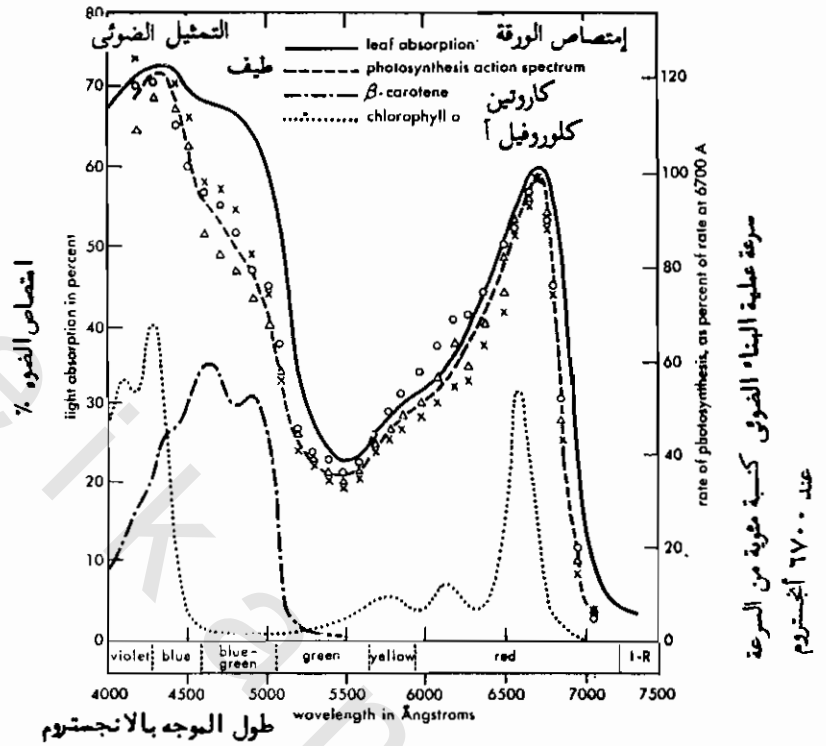
(شكل ١٣٠) : طيف الإمتصاص لمحلول كلوروفيل أ ، ب فى الأثير

خضراء، وقدرنا مقدار البناء الضوئى الذى يتم فى كل منها (بواسطة قياس ك أ٢ المستعمل مثلا) لنتج خط بيانى آخر يعرف «بطيف البناء الضوئى» action spectrum يمثل الشكل (شكل ١٣١) طيف البناء الضوئى فى ورقة نبات القمح، وهو يدل على أن أقصى نشاط للبناء الضوئى يقع فى الأطوال التى يكون فيها أقصى امتصاص للكلوروفيل (مقارنة مع الخطين البيانين فى الشكل (شكل١٣٠). يشير هذا التوافق إلى أن الكلوروفيل هو أهم صبغة لامتصاص الطاقة فى البناء الضوئى يدل فحص طيف البناء الضوئى على أنه يحدث امتصاص أيضا بكمية قليلة فى المنطقة بين ٥٠٠ و ٦٠٠ ملليميكرون.



(شكل ١٣١) : طيف البناء الضوئى لورقة نبات القمح

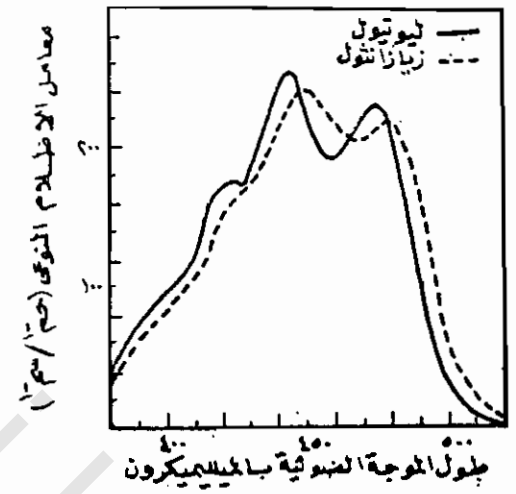
يمثل الشكل (شكل١٣٢) أربعة خطوط بيانية لامتصاص الضوء، إثنان منها لورقة إلوديا *Elodea*، وإثنان لكلوروفيل أ، وكاروتينويد مستخلصين من الورقة نفسها، يتبين من هذا الشكل أن طيف البناء يتوافق إلى حد كبير جداً مع طيف إمتصاص الورقة وهو الأمر المتوقع تماما حيث أن الضوء الممتص هو مصدر الطاقة للبناء الضوئى. كذلك يتبين أن هناك ذروتين فى الأحمر والأزرق، وأنه يحدث بعض امتصاص وبناء قليلان فى المنطقة التى تبلغ أطوال الموجات فيها نحو ٥٥٠ – ٦٠٠ نانومتر. ويشير طيف امتصاص صبغة الكاروتينويد – بيتا كاروتين – إلى أنها تشترك كذلك فى امتصاص طاقة من أمواج قصيرة نسبيا ، ٤٠٠ – ٥٠٠ نانومتر، يؤيد الشكل (شكل ١٣٣) هذه النتيجة، لأن أطياف الامتصاص للصبغتين لوتيول وزيازانثول – وهما كاروتينويدات – تقع فى المنطقة ذات الأطوال ٤٠٠ – ٥٠٠ نانومتر. بما أن الكاروتينويدات لا تقوم بأى بناء ضوئى فى غياب الكلوروفيل – أى أنها لا تستطيع تحويل طاقة الضوء التى تمتصها إلى طاقة كيماوية فإنه يستنتج بوجه عام، أن الكاروتينويدات المنشطة بفعل الضوء تنقل الطاقة التى تقتنصها إلى الكلوروفيل دون أن يكون لها هى نصيب فى عملية البناء الضوئى. يمثل (شكل١٣٠) إمتصاص كل من توعى الكلوروفيل أ و ب، حيث يتبين أن له ذروتى امتصاص



(شكل ١٣٢) : طيف الإمتصاص والبناء الضوئى لورقة نبات إلودبا وطيف الإمتصاص لكلوروفيل a وكاروتينويد مستخلص من الورقة نفسها

إحداهما فى الأحمر والأخرى فى الأزرق كما هو معروف لكن الكلوروفيل أ أوسع امتصاصا من كلوروفيل ب، حيث يمتص فى الأحمر والأزرق، موجات أطول وأقصر على التوالى، من تلك التى يمتصها كلوروفيل ب.

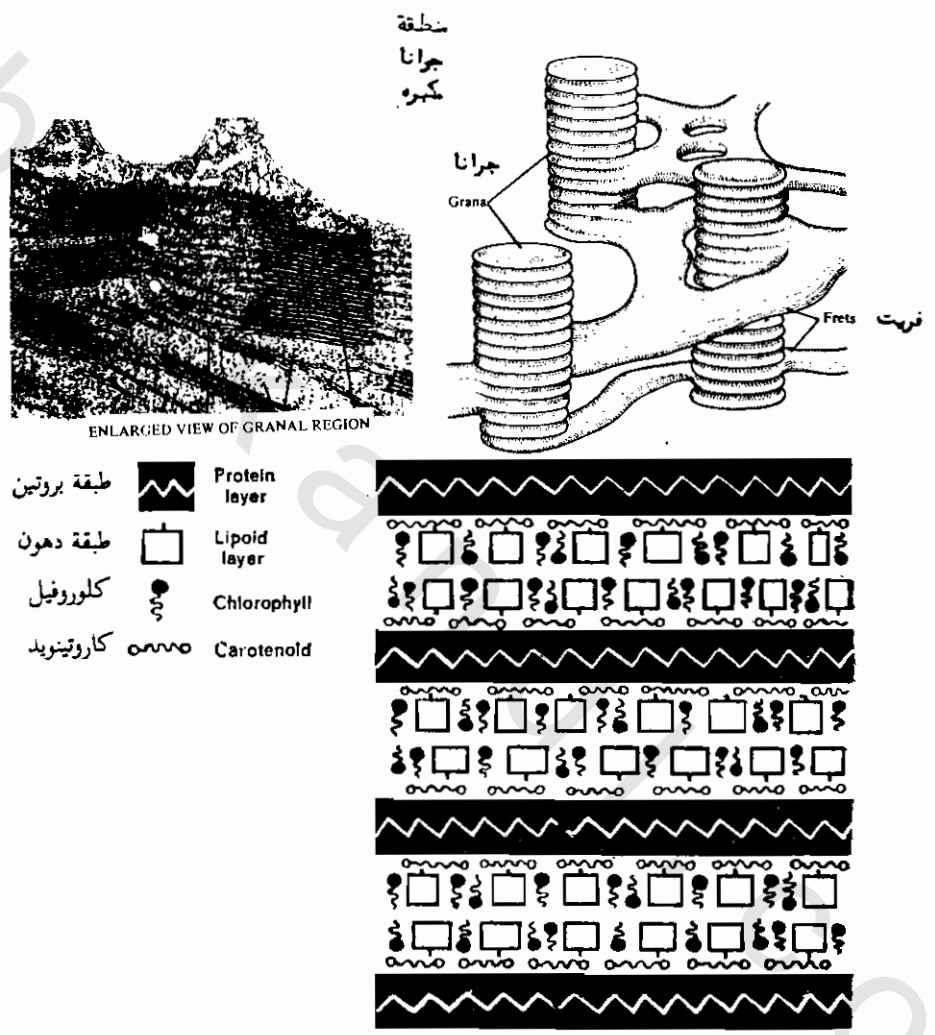
سبق القول أن البذيرات أى الجرانا grana تتكون من أقراص متراصة فوق بعضها فيما يشبه قطع العملة وتتركب هذه الأقراص من أغشية تسمى ثيلاكويد thylakoid وتتركب الأغشية من بروتينات ودهون وصبغات الكلوروفيل والكاروتينات أما عن كيفية ترتيب هذه الأجزاء بالنسبة لبعضها فى الثيلاكويد فهو غير معروف بالدقة وبالتفصيل لجميع النباتات وهل هو ثابت للجميع



(شكل ١٣٣) : طيف الإمتصاص للصبغتين لوتيول وزيازانثول (كاروتينويدات)

متغير ولكل يمكن عمل شكل توضيحي لكيفية ترتيب هذه الأجزاء بالنسبة لبعضها (شكل ١٣٤). حيث توجد طبقات بروتين متوازية بينها جزيئات الكلوروفيل والدهون وبين الأخيرتين والكلوروفيل الكاروتينويدات.

ليس من اليسير معرفة مقدار أثر ما تمتصه كل صبغة فى البناء الضوئى بالنسبة لغيرها من الصبغات الموجودة معها، حتى مع معرفة اطياف الامتصاص التى لا تدل إلا على الامتصاص النسبى لكل صبغة، ولا تعنى دائما أن الصبغة ذات مقدرة على البناء الضوئى. لذلك فإن كفاءة الكلوروفيل وحده فى البناء الضوئى مستقلة عن أطول الموجات، أو مقدرة الفوتونات التى تمتصها الورقة، فى حين أن كفاءة الورقة تظهر مرتبطة بهذا الامتصاص، هذا الرأى صحيح بالنسبة للجزء المرئى من الطيف، لكن فى الجزء تحت الأحمر، الذى يزيد طول موجته عن ٧٠٠ نانومتر، فإن كفاءة الكلوروفيل فى البناء الضوئى تهبط بسرعة حتى فى الجزء من منطقة الطيف الأحمر الذى لا يزال امتصاص الكلوروفيل للطاقة فيه ملحوظاً. رغم أن الأوراق تمتص كثيراً من الأشعة تحت الحمراء (الطويلة)، ولكن الجزء الأكبر من الطاقة الموجودة فيها يستنفذ فى تبخير الماء من



(شكل ١٣٤) : شكل توضيحي لأغشية الجرانا يبين طبقات الكلوروفيل وبينها طبقتى البروتين متعامدة معها ومتبادلة مع جزيئات الدهن وموازية لها. جزيئات الكاروتينويدات موازية للبروتين

أنسجة الورقة الداخلية، والتبخير ذو أهمية بالغة فى امتصاص العصارة من التربة، وهو بلا ريب شغل يحتاج إلى طاقة كبيرة.

يوجد ما يسمى بمحصول الكوانتم quantum yield فى عملية البناء الضوئى ويمكن أن تسمى بالطبع محصول الفوتون حيث أنه من المعروف فى التفاعلات الضوئية الكيماوية photochemical reactions أن كوانتم أو فوتون واحد يتفاعل مع جزيء صبغة واحد مسببا إثارة إلكترون واحد فى الجزيء. يعرف محصول الكوانتم هو عدد الكوانتا أى الفوتونات الممتصة لكل تفاعل من هذه التفاعلات.

بما أن كلوروفيل أ هو وحده الذى يوجد فى جميع الكائنات ذات القدرة على البناء الضوئى فقد يكون هو الصبغة الوحيدة التى تحول الطاقة الضوئية إلى طاقة كيماوية فى التفاعلات الخاصة بالبناء الضوئى، وأما الصبغات الأخرى فإنها تنقل ما تمتصه من طاقة ضوئية إلى كلوروفيل أ. لذلك يصح أن يقال أن الطاقة الضوئية تتحول بواسطة كلوروفيل أ وحده من طاقة فيزيقية إلى طاقة كيماوية، رغم أننا لا نزال نجهل كيف يتم هذا التحويل على وجه التحقيق.

ثانيا : الفسفرة الضوئية Photophosphorylation

هى عملية إمتصاص الطاقة الضوئية بواسطة الصبغات وعلى وجه الخصوص الكلوروفيل وتحويلها إلى طاقة كيماوية فى صورة روابط غنية بالطاقة فى جزيئات ATP . يوجد من هذه الفسفرة نوعين أحدهما عبارة عن نقل غير دائرى للإلكترونات والأخرى نقل دائرى للإلكترونات.

وقبل شرح هذه العملية يجب شرح ما هو مصدر الأوكسجين الناتج من عملية البناء الضوئى وهل هو الماء أو ثانى أكسيد الكربون؟. فقد أمكن إثبات أن الماء هو المصدر الوحيد للأكسجين المتصاعد أثناء عملية البناء الضوئى وليس غاز ك أ٢، درس روبين Ruben فى عام ١٩٤١، عملية البناء الضوئى فى الطحلب الأخضر كلوريللا مستعينا بالنظير O^{18} فى اكتشاف مصدر الأكسجين فيها، فوجد أن تعريض معلق من الطحلب للضوء فى ماء يحتوى على نسبة معينة من O^{18} ، وعلى بيكربونات الصوديوم كمصدر لثانى أكسيد الكربون، قد تبعه ظهور هذا النظير فى الأكسجين المتصاعد بنفس النسبة التى يوجد بها فى الماء، فى حين أنه إذا وضع الطحلب فى ماء خال من O^{18} وزود بثانى أكسيد كربون يحتوى على نسبة معينة من O^{18} ، لا يظهر O^{18} فى الأكسجين المتصاعد مطلقا. تدل هذه التجربة، بما لا يترك مجالا للشك، على أن مصدر

الأكسجين المتصاعد فى عملية البناء الضوئى هو الماء وليس ك أ٢.

أصبح الآن جليا أن تحليل جزئ الماء بواسطة الضوء هو مفتاح عملية البناء الضوئى، حيث أنه يمثل المرحلة من التفاعل التى تحدث فيها طاقة الضوء شغلا كيماويا.

أما عن آلية تأثير الضوء على صبغات الكلوروفيل وبعض الكاروتينويدات فهو تأثير فيزيائى كيماوى physical chemistry أى فيزيوكيماوى كالآتى.

امتصاص طاقة الضوء فى جزئ كلوروفيل وتحويلها إلى طاقة كيماوية. يوجد فى كل جزئ أو ذرة، فى حالة استقرار، عدد من الإلكترونات حول النواة، أو النويات الموجبة، يعادل العدد الذرى لمكوناتها. تحتل هذه الإلكترونات مدارات فى الفراغ حول النويات، بعضها قريب منها مشدود إليها بقوى كهروستاتيكية كبيرة، وبعضها بعيد عنها ويكون أقل إنجذابا إليها، بما أن تحريك إلكترون بعيداً عن النواة الموجبة يعنى شغلا يحتاج إلى طاقة فإن إلكترون يبقى فى موقعه من النواة إذا لم تزحزحه قوة من مكانه يتوقف النشاط الكيماوى، والخواص الكيماوية للذرة، أو الجزئ، على مدارات الإلكترونات الخارجية أو مدارات التكافؤ valence orbits التى تحتلها الإلكترونات الخارجية، إذا أمتص إلكترون فى أحد المدارات الخارجية كوانتم quantum ضوء يحدث له أحد أمرين: إما أن يرفع إلى مدار أعلى (أى أكثر بعداً عن النواة) من المدار الذى كان يحتله، فيقال عن الجزئ إذ ذلك أنه فى حالة «مثاره» أو «نشطة» لأن أحد إلكتروناته أصبح يحمل طاقة أكثر مما كان يحملها من قبل، أو أن يقذف به إلى خارج الجزئ فيصبح الجزئ متأيناً موجب الشحنة ويكون الإلكترون المتحرر سالب الشحنة عالى الطاقة.

بديهى أن الطاقة اللازمة لرفع إلكترون من مدار إلى آخر أعلى منه تتوقف على فرق الطاقة بين المدارين. فإذا امتصت ذرة أو جزئ كوانتم من الضوء إرتفع مستوى الطاقة فى أحد الإلكترونات فيه، وإذا عاد الإلكترون إلى مداره الأصلى مباشرة يشع منه كوانتم من الضوء، أو قدر من الحرارة يعادل ما فقده من طاقة فى هبوطه من المدار المنشط إلى المدار الأصلى. فإذا أشع ضوءاً أحدث الظاهرة التى يطلق عليها «بريق» أو موهج ضوئى photoluminscence، يوجد منه نوعان الفلورة fluorescence والفسفرة phosphorescence، ينبعث فى الحالة الأولى ضوء من المادة أثناء تعرضها للضوء أو لمدة قصيرة بعد ذلك، أما فى الحالة الثانية فيستمر انبعاث الضوء منها لمدة طويلة بعد إبعادها عن الضوء.

وبناء على ما تقدم تكون الخطوة الأولى فى اقتناص النبات للطاقة هى عبارة عن امتصاص جزيئات الكلوروفيل للضوء، وجزئ الكلوروفيل مركب بحيث إذا امتص كوانتم ضوء واحد يفقد

إلكترون واحد بوحدة الطاقة التى يحملها. إذا رفعت الطاقة الإلكترون إلى خارج الجزئ. هذا الإلكترون إذن، يحمل طاقة تعادل الطاقة الضوئية التى اقتنصها (يحتوى كل كوانتم على كمية معينة من الطاقة تتناسب مع عكس طول الموجة الضوئية). بذلك يستطيع أن يكون جزئ الكلوروفيل «واهب» إلكترون إذ امتص ضوءاً من الموجات الضوئية التى يمتصها.

ولكى ينتفع الكلوروبلاست بالطاقة التى يحملها الإلكترون (الإلكترونات) يجب أن تتم عدة خطوات لا تزال نجهل الكثير منها وإن كنا نعرف نتيجتها. فيجب أولا أن ينتقل الإلكترون إلى حيث ينتفع بما يحمله من طاقة، أى إلى مستودع طاقة energy sink، ثم تتحول الطاقة التى يحملها إلى طاقة كيماوية. لكى يستطيع إلكترون منشط أن يترك جزئ كلوروفيل فى كلوروبلاست وأن يحول ما يحمله من طاقة ضوئية إلى طاقة كيماوية يجب أن يكون جزئ الكلوروفيل فى موضع فى الكلوروبلاست ثابت بالنسبة لغيره من جزيئات الكلوروفيل الموجودة منه، وجزيئات المركبات والإنزيمات الأخرى التى ينتقل بينها الإلكترون، لتحويل ما يحمله من طاقة.

لاشك فى أن ترتيب جزيئات الكلوروفيل فى غشاء الصفيحة فى الكلوروبلاست له أهمية كبيرة لكى يحدث الضوء الممتص أثره فى تحلل الماء ضوئيا، لأنه إذا تهدم البناء الداخلى للصفائح، وتهدم معه ترتيب جزيئات الكلوروفيل فيها، لا تتحلل جزيئات الماء رغم امتصاص جزيئات الكلوروفيل للضوء.

أشرنا إلى أن كلوروفيل أ هو الصبغة الوحيدة فى النباتات الخضراء اللازمة لتحلل الماء بالضوء. وأن الصبغات الأخرى تشترك فى هذه العملية بطريق غير مباشر، من حيث أنها تنقل ما تمتصه من طاقة ضوئية إلى كلوروفيل أ أو إلى كلوروفيل ب الذى ينقلها بدوره إلى كلوروفيل أ. أى أن كلوروفيل أ هو المفتاح الوحيد لعملية تحليل الماء ضوئيا.

ترجع أهمية كلوروفيل أ فى هذه العملية إلى عمله كواهب إلكترونات عالية الطاقة. إذ عندما يمتص جزئ كلوروفيل أ كوانتم واحد من الضوء الأحمر أو الأزرق ينفصل عنه إلكترون واحد تتناقله مستقبلات إلكترونات مختلفة موجودة فى بذيرات الكلوروبلاست.هذه المستقبلات عبارة عن مساعدات إنزيمات أو مركبات متخصصة فى الخلية تعمل فى تتابع بحيث تنتقل الإلكترونات المثارة إلى مستقبل بعد آخر، وفى كل مرة ينتقل فيها إلكترون عالى الطاقة يفقد بعض طاقته وتصبح بعض هذه الطاقة المتحررة فى متناول الكلوروبلاست حيث تسهم فى مد العمليات الأيضية، وبعض تفاعلات المرحلة التالية من عمليات البناء الضوئى بالطاقة اللازمة لها.

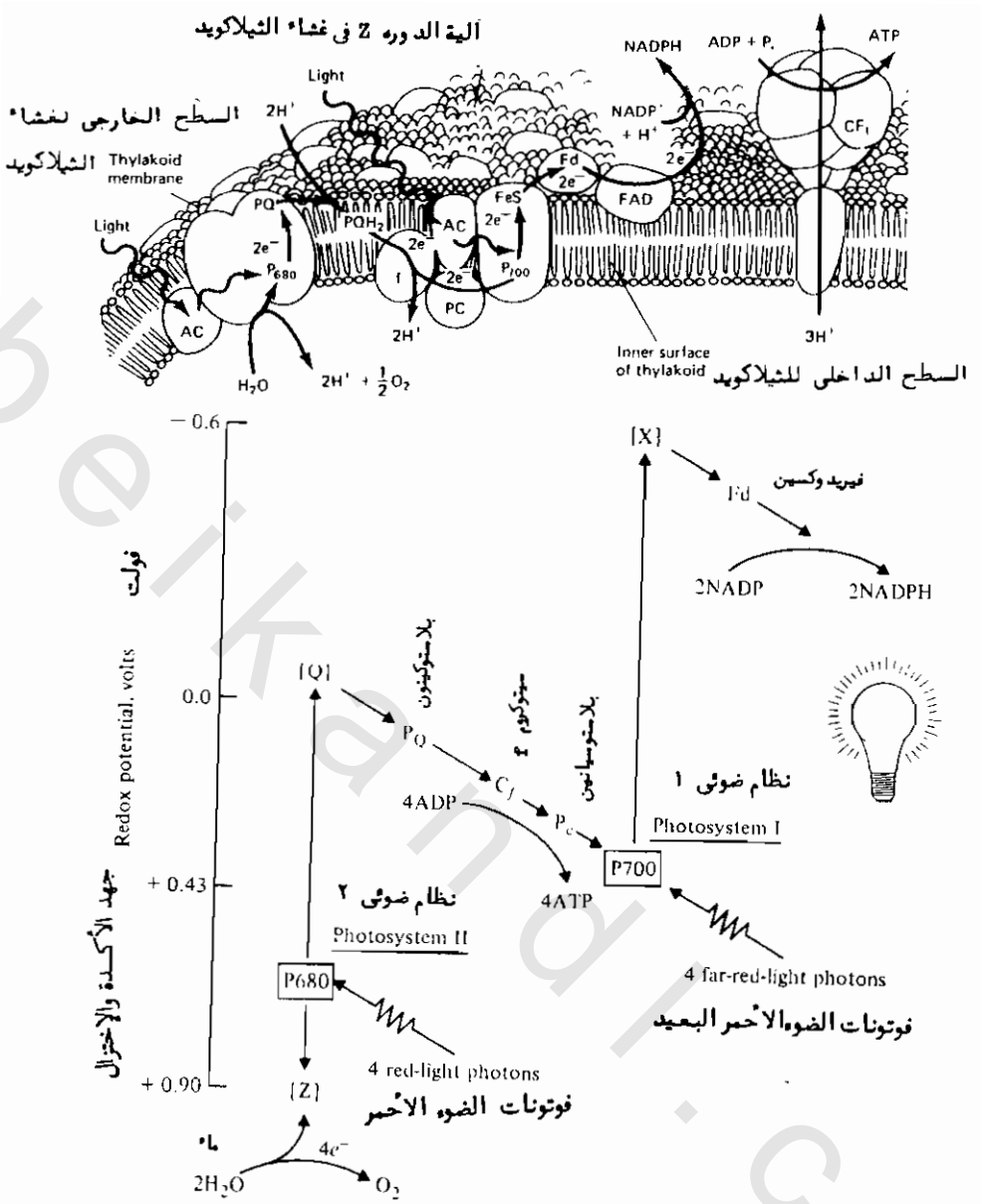
وبناء على ذلك يكون دور الضوء فى العملية هو مد الكلوروفيل بطاقة فيزيقية تتحول تدريجيا إلى طاقة كيماوية نافعة عن طريق نقل إلكترونات منه.

تسلك الإلكترونات المثارة من الكلوروفيل عدة طرق يطلق على أحدها النقل الدائرى وينتج عنه طاقة كيماوية فقط ممثلة فى أربطة أدين ٣- فو عالية الطاقة. وهناك طريق آخر يطلق عليه النقل غير الدائرى، ينتج عنه طقة كيماوية مختزنة فى أربطة أدين -٣ فو، وإيدروجين يدخل فى عملية تثبيت ثانى أكسيد الكربون. يمكن تلخيص كل من الطريقيتين كما يأتى :

١-شكل Z فى التفاعلات الضوئية (النقل الغير دائرى للإلكترونات) :

يوضح الشكل للبناء الضوئى (شكل ١٣٥) مراكز ضوئية photocenters وظيفتها تجميع الضوء gathering وهى مراكز مكملة لبعضها ويرمز لها بالنظام الضوئى١ والنظام الضوئى ٢ photosystem I and phototosystem II. النظام الضوئى ٢ له مراكز تجميع الضوء والتى تعمل فى تفاعل هيل. حيث أن الماء يؤكسد أى ينشق ويخرج منه إلكترونات من الإيدروجين ويتكون أوكسجين جزيئى يخرج فى عملية البناء الضوئى. هذا النظام مؤكسد قوى جدا وحساس للضوء الأحمر. أما النظام الضوئى ١ فهو تفاعلات حساسة جدا للضوء الأحمر البعيد والتى تختزل NADP إلى NADPH وهكذا ينتج عنها مركب قوى الإختزال. كلا النظامين يتم إذ دواجهما أى ربطهما مع بعض بسلسلة من مركبات ناقلة للإلكترونات مشابة للمركبات الناقلة للإلكترونات والخاصة بالتنفس فى الميتوكوندريا. التتابع الإزدواجى لهذه المركبات الناقلة للإلكترونات ينتج عنه ATP. بينما الضوء الأحمر له طاقة كافية لعمل النظامين الضوئيين ١ و ٢ فإن الضوء الأحمر البعيد طاقته أقل من الضوء الأحمر ولذلك فهو قادر على عمل وتنشيط نظام ضوئى ١ فقط.

فى حالة نظام نقل الإلكترونات فى الميتوكوندريا أثناء التنفس توجد مركبات فلافوبروتينات وكينون وسيتوكرومات a و b و c. أيضا أغشية البلاستيدات الخضراء والتى لها دور فى عملية نقل الإلكترونات فإنها تحتوى مركبات لنقل الإلكترونات مشابهة للمركبات السابقة حيث يوجد فلافوبروتين وكينونات وسيتوكرومات b و c . نوع السيتوكروم c الداخل فى نظام نقل الإلكترونات فى البلاستيدات الخضراء يسمى سيتوكروم f. وسمى كذلك بالنسبة للـ frond أى الورقة ولذلك سمى بأول حرف من frond وسمى سيتوكروم f . بالإضافة إلى ذلك فإنه توجد بروتينات تحتوى نحاس وبلاستوسيانين وبروتينات حديد غير هيمية non heme مثل ferredoxin . يعتقد أن فيريدوكسين أو مركب آخر بروتين - كبريت - حديد يعتقد أنه المركب المستقبل للإلكترونات الإبتدائى فى النظام الضوئى ١ .



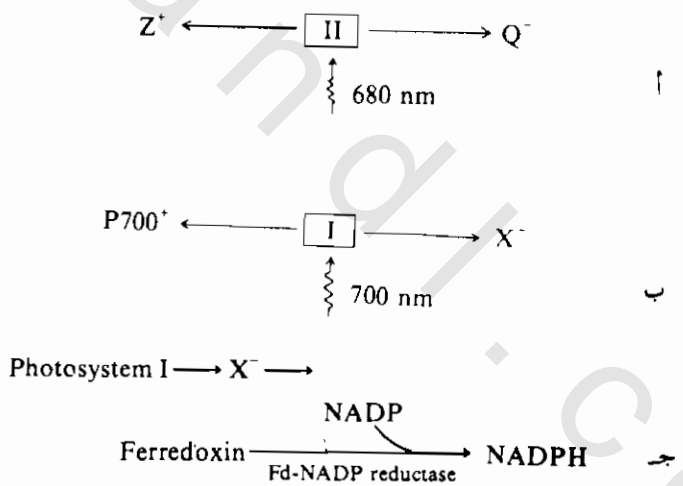
(شكل ١٣٥) : شكل Z فى الكيمياء الضوئية photochemistry فى عملية البناء الضوئى.

عملية النقل الغير دائرى للإلكترونات وعملية الفسفرة الضوئية

THE Z SCHEME FOR ELECTRON TRANSPORT IN PHOTOSYNTHESIS

النظام الضوئى ٢ Photosystem II (محرر الأوكسجين) :

يعتبر النظام الضوئى ٢ هو مركز لتجميع الضوء والذى يتكون من نوع معين من كلوروفيل يمتص الضوء القصير الموجه وهو نوع معين من كلوروفيل a بالذات وهو يسمى P680 ويكون أفضل حساسية له للضوء عند طول موجه ٦٨٤ نانومتر. يحتوى هذا المركز على كلوروفيل b أيضا ويعتبر كلوروفيل a هو الأساس الذى يمتص الضوء ويعتبر كلوروفيل b إضافى. وبالإضافة إلى الطراز الممتص للضوء light - trapping form وهو P860 فإنه يوجد ٢٠٠ جزيئ كلوروفيل إضافيه مرتبطة مع المركز المجمع للضوء . المركز به ٥٠ جزيئ كاروتينويد carotenoid وأربعة جزيئات بلاستوكينون plastoquinones وجزيئين سيتوكروم b وستة منجنيز. بالإضافة إلى المكونات المعروفة فإن المركز يحتوى على مركب أو مركبات مانحة electron donor تسمى Z وهى مركبات مؤكسدة قوية ومركب مستقبل للإلكترونات يسمى Q مركب مختزل ضعيف. يمكن أن يكون Q عبارة عن بلاستوكينون. النظام الضوئى ٢ له إحتياجات للكلوريد بالإضافة إلى المنجنيز ويتم تثبيطه بواسطة dichlorophenyl dimethyl urea (DCMU) والأخير يستعمل كمبيد حشائش. يمكن توضيح هذا التفاعل لهذا النظام (شكل ١٣٦).



(شكل ١٣٦) : أ - تحول المركب Z^+ إلى Q^-

ب - تحول المركب $P700^+$ إلى X^- جـ - تكوين NADPH

حيث أن مؤكسد قوى Z^+ ينتج عند المركز وله جهد أكسدة وأختزال redox potential هو E^{01} حوالى 0.81+ أى + ٠,٨١ فولت ومختزل ضعيف Q^- يتم إنتاجه أى تكوينه وله جهد أكسدة وإختزال قريب من الصفر. المؤكسد القوى قادر بدرجة كافية عى أكسدة الماء وينتج عن ذلك خروج أكسجين جزيئى كما فى المعادلة

$$2H_2O \longrightarrow 4H^+ + 4e^- + O_2$$

المركز المؤكسد يمكن أن يكون نوع خاص من الكلوروفيل a وله موجه إمتصاص عظمى هى ٦٨٤ نانومتر. تمت دراسة هذا الكلوروفيل ويرمز له بالرمز P680 ومعنى P أول حرف من كلمة pigment أى صبغة وبالرغم من عدم دراسة هذه الصبغة بالتفصيل لعدم التمكن من عزلها فإنها مشابهة أو مرادفة لمركز تم دراسته بالتفصيل فى النظام الضوئى١ ,٠ يرمز له P700 . غير معروف بالضبط تركيب المركبQ وهو عامة مركب مستقبل للإلكترونات إبتدائى أو أولى فى النظام الضوئى ٢ وهو مركب يزيل عملية الفلورة أى يمنع حدوثها. يعتبر مركب البلاستوكينون أقل المركبات فى جهد ريدوكس (جهد الأكسدة والأختزال) وهو حوالى صفر فولت 0.0 volts .بالرغم من أن النظام الضوئى ٢ لا يعمل عند إزالة البلاستوكينون توجد أدلة على أن Q^- والبلاستوكينون مركبين مختلفين. يمكن أن يكون سيتوكروم b_6 وله جهد ريدوكس -٠٦, يمكن أن يكون Q^- .

عند إستقرار الإلكترونات مع مركب مختزل ضعيف Q فإنها تمر خلال سلسلة من نقل الإلكترونات إلى مركز آخر لتجميع أى إمتصاص الضوء وهو النظام الضوئى ١ . ينتج عن ذلك أن مركز النظام الضوئى٢ يصبح فارغ لخروج الإلكترونات فيتم ملؤه مرة أخرى بواسطة إلكترونات من الماء كما سبق شرحه وهكذا تستمر العملية. وهكذا فإن الماء تكون مصدر طبيعى واهب للإلكترونات فى عملية البناء الضوئى.

جهد ريدوكس للمركبات المختلفة التى لها دور فى النظامين الضوئيين ١ و ٢ مختلفة (جدول ٢٠).

(جدول ٢٠) : جهدريدوكس (E^{01}) لبعض المركبات الهامة فى عملية البناء الضوئى

المركـــــــــب	جهد الأكسدة والإختزال بالفولت
صبغة viologen	٠,٥٥-
ferricyanide	٠,٤٤-
ferredoxin	٠,٤٣-
hydrogen	٠,٤٢-
NADPH (NADH)	٠,٣٢-
سيتو كروم b_6	٠,٠٦-
بلاستوكينون	صفر
(PMS) phenazine methosulfate	٠,٠٨+
(DCPIP) 2.6 - dichloro indophenol	٠,٢٢+
سيتوكروم f	٠,٣٧+
بلاستوسيانين	٠,٣٧+
P 700	٠,٤٣+
أوكسجين	٠,٨٢+

النظام الضوئى ١ Photosystem 1 **(إختزال** NADP) :

مركز جمع أى إمتصاص الضوء فى النظام الضوئى ١ يتكون من كلوروفيل a وله درجة عظمى للإمتصاص عند ضوء طول موجته ٧٠٠ نانومتر. وهذا النوع الخاص من كلوروفيل a يسمى P 700 . يتكون المركز من حوالى ٢٠٠ جزيئ كلوروفيل ومنها جزيئ واحد وربما أن يكونا جزيئين من الطراز P 700. جزيئات كلوروفيلa خلاف P 700 تجمع الضوء وتنقل الطاقة إلى جزيئ P 700. إنتقال الطاقة يمكن أن يكون إفتراضيا عن طريق إصطدام الجزيئات molecular collision. يحتوى المركز على خمسون جزيئ كاروتينويد وجزئى سيتوكروم f وجزيئ بلاستوسيانين وجزيئين سيتوكروم b وفيريدوكسينات محاطة بغشاء.

البلاستوسيانين عبارة عن بروتين نحاس منخفض الوزن الجزيئى حوالى ٢١ ألف له جهد ريدوكس + ٠,٣٧ فولت. تأثير وتفاعل الضوء عند مركز النظام الضوئى ١ يسبب أكسدة ضعيفة

أى يصبح المركب$^{+}$ P 700 مؤكسد ضعيف يتكون عن جهد ريدوكس + ٠,٤٣ فولت والمركب X^{-} مختزل قوى. يمكن شرح التفاعل كما فى الشكل (شكل ١٣٥).

طبيعة المركب X^{-} غير معروفة وهو مستقبل أولى أى إبتدائى للإلكترونات. يوجد إعتقاد بأنه يمكن أن يكون فيريدوكسين محاطة بغشاء له جهد ريدوكس -٠,٤٣ فولت. عامة المركب المختزل المتكون فى النظام الضوئى ١ بقوة كافية لإختزال NADP إلى NADPH . والنقص تبعا لذلك فى الإلكترونات الناشئ فى مركز النظام الضوئى ١ يتم تعويضه بالإلكترونات وملئة بالإلكترونات المنتقلة من النظام الضوئى٢ وذلك عن طريق إزدواجية بين نظام نقل الإلكترونات. الناتج النهائى لذلك كله هو أن مرور الطاقة فى صورة إلكترونات منتقلة أى نقل إلكترونات يكون من الماء من النظام الضوئى ٢ وعبر نظام نقل الإلكترونات إلى النظام الضوئى١ ثم إلى NADP لتكوين NADPH.

ومن أهم صفات هذه الدورة هو القبض على طاقة قابلة للإستعمال فى صورة جزيئات NADPH. وحيث يتم إختزال الفيريدوكسين بواسطة المركب X^{-}. يعتبر الفيريدوكسين عبارة عن بروتين حديدى غير هيمى nonheme وهو من أهم المركبات وأكثرها سالبية كهربائية معروفة والتى توجد طبيعيا فى المركبات الحيوية، أى أكبر المركبات الحيوية الطبيعية فى السالبية الكهربائية الموجودة فى الأنسجة الحيوية. وهو عبارة عن بروتين ذو وزن جزيئى صغير حوالى ١٢ ألف وبه جزيئين كبريت وجزيئين حديد. وهو سهل الإنفصال عن أغشية البلاستيدات الخضراء حيث أن إرتباطه بهذه الأغشية غير قوى. ولذلك يمكن أن يفقد من أغشية البلاستيدات عند تحضيرها للدراسة. الجهد الريدوكسى للفيريدوكسين حوالى -٠,٤٣ فولت .

عملية الإختزال NADP إلى NADPH تحدث عن طريق فيريدوكسين ويتم عملها عن طريق إنزيم فلافوبروتين يسمى ferredoxin - NADP reductase (شكل ١٣٥). ويعتبر هذا الإنزيم جزء مكمل لغشاء البلاستيدة الخضراء.

توجد مركبات صناعية أى غير موجودة طبيعيا تعمل كمستقبلات للإلكترونات مثل indophenol أو ferricyanide و phenazine methosulfate ومركبات كينون أخرى والتى يمكن إختزالها بالنظام الضوئى ١ .

إزدواجية النظام الضوئى ١ و ٢ The coupling of photosystem Iand II :

النظام المتخصص فى نقل الإلكترونات بين النظام الضوئى ١ و٢ غير مدروس بالضبط أو

بالأحرى غير مفهوم بالتفصيل وهو كما فى الشكل (شكل ١٣٧). يوجد خفض فى جهد الريدوكس من النظام الضوئى ٢ إلى النظام الضوئى ١ حوالى ٠,٤٣ فولت كافية لإنتاج جزئى ATP . وفى الحقيقة أن هذا النقص فى الجهد هو عند إنسياب الإلكترونات من نظام ضوئى ٢ إلى نظام ضوئى ١ والذى يسبب حدوث الفسفرة الضوئية photophosphorylation. حيث أن تحول ATP إلى ADP ينتج عنه ٣٠ كيلو جول لكل جزيئ وأن جهد ٠,٤٣ فولت تساوى ٤١ كيلو جول (حيث أنه من المعروف أن ٩٦ كيلو جول لكل فولت إلكترون electron volt وحيث أن الفولت هو ٠,٤٣ فإنه بالحساب بنسبة وتناسب ينتج من ٠,٤٣ فولت أى تساوى ٤١ كيلو جول. وهكذا توجد طاقة كافية لتكوين جزئى ATP واحد على الأقل حيث أنه يحتاج ٣٠ كيلو جول لكل جزيئ).

مما سبق يتضح أن الإنخفاض فى جهد الإلكترونات والذى يحدث الفسفرة الضوئية كاف لتكوين جزيئ واحد على الأقل ATP.

أ $2H_2O \longrightarrow 4H^+ + 4e^- + O_2$

ب
$$H_2O \longrightarrow \boxed{P680} \longrightarrow \text{Plastoquinone} \longrightarrow \begin{matrix}\text{Cytochrome } f \\ \text{and/or} \\ \text{Plastocyanin}\end{matrix} \longrightarrow \boxed{P700} \longrightarrow NADP$$

(شكل ١٣٧) : تكوين NADP من الماء

٢ – النقل الدائرى للإلكترونات Cyclic electron flow :

يمكن أن يوجد النقل الدائرى للإلكترونات كجزء من النقل الغير دائرى للإلكترونات ولكن أثبت أرنون Arnon أنه لديه أدلة تثبت أن عملية النقل الدائرى للإلكترونات يمكن أن تحدث مستقلة وخاصة بذاتها وأن لها نظام ضوئى آخر (شكل ١٣٨).

وفى هذه الدورة يتم إمتصاص الضوء أى أمتصاص الطاقة بواسطة الكلوروفيل وأن المركز الفعال لتحويل الطاقة الضوئية إلى عمل وخروج الإلكترون من صبغة الكلوروفيل هو الصبغة P 700 حيث أن الطاقة الضوئية الممتصة تسبب زيادة فى طاقة إلكترون معين ويصبح زائد الطاقة وهذه الطاقة تؤهله للخروج من مداره المعتاد وينتقل إلى المركب X ومنه ينتقل إلى مركب الفيريدوكسين ثم يعود مرة أخرى إلى نظام نقل الإلكترونات وهوسيتوكروم f ثم بلاستوسيانين ثم الصبغة P 700. وهكذا فإن هذه الدورة عملية نقل دائرى للإلكترونات حيث يخرج الإلكترون من جزيئ كلوروفيل ويرجع إلى نفس الجزيئ ولذلك سميت بالنقل الدائرى. وهى أيضا فى هذه الحالة تعتبر كجزء من النقل الغير دائرى للإلكترونات. ولكن وجد أنه فى الأنسجة الحية أنه يتخلل عملية الإنتقال هذه مركب سيتوكروم خاص هو مركب سيتوكروم b_6 وهذا المركب ينتقل منه الإلكترونات إلى المركب سيتوكروم f وهكذا.

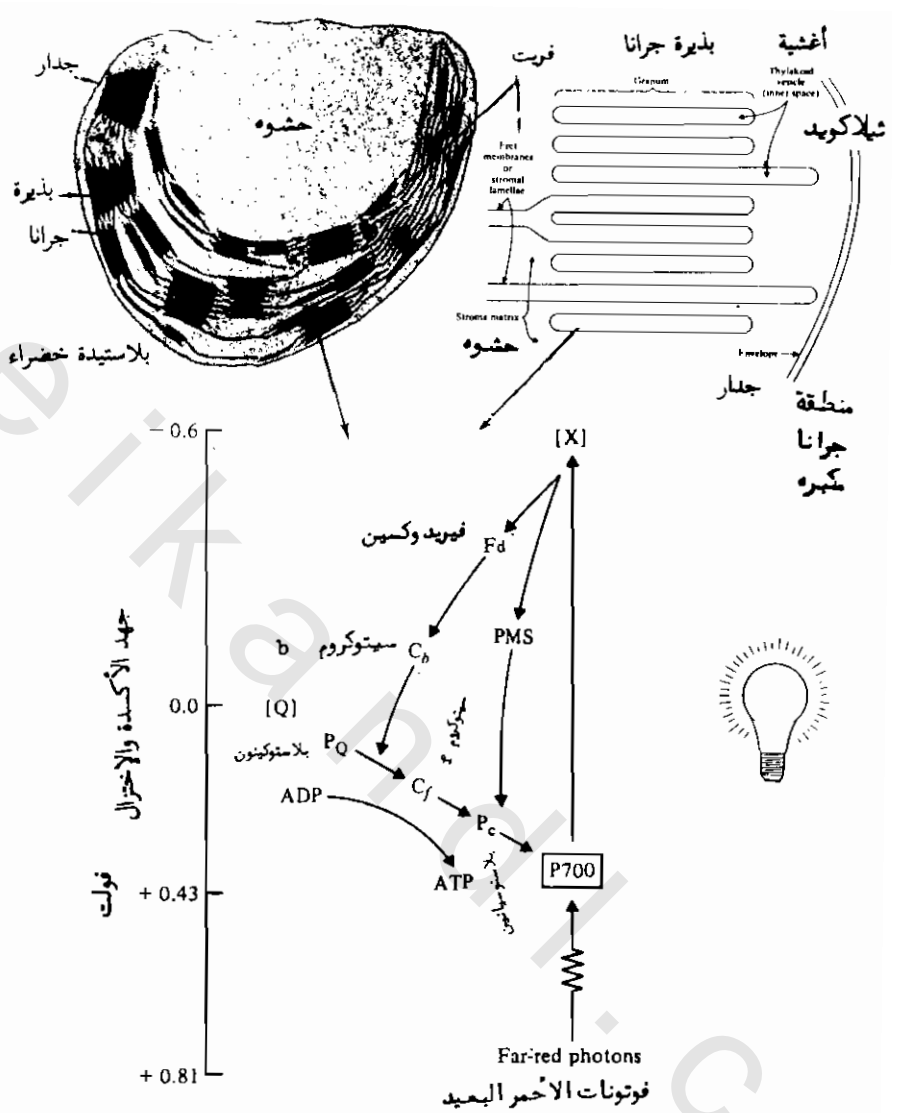
وينتج عن هذه الدورة جزيئ ATP (شكل ١٣٩) وغير معروف مكان تكوينه بالضبط ولكنه يتكون أثناء إنتقال الإلكترون من سيتوكروم b_6 إلى سيتوكروم f إلى البلاستوسيانين ثم إلى الصبغة P700 أى يتكون فى هذه الأثناء. يلاحظ فى هذه الدورة أنه لا يوجد تحلل للماء بعكس الدورة السابقة.

تحتاج هذه الدورة إلى الضوء ويعتقد أنه الضوء المستعمل هو الأحمر البعيد far red.

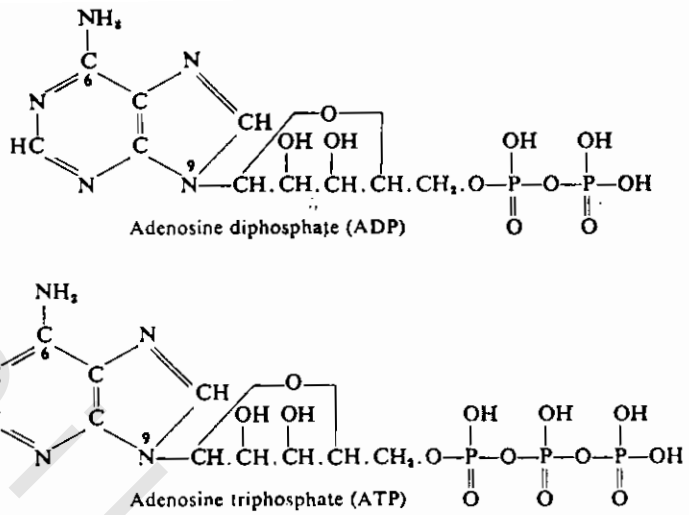
وجد أنه فى حالة إستعمال مركبات لها جهد ريدوكسى مثل PMS Phenazine methosulfate وإضافته للصبغة P700 مباشرة فإنه يحدث إنتقال للإلكترونات من المركب X إلى هذا المركب PMS ثم إلى الصبغة P 700 مباشرة وينتج أيضا جزيئ ATP (شكل ١٣٨).

بالرغم من أن هذه الدورة تحدث بوضوح فى التجارب فى البلاستيدات الخضراء المعزولة أى الحرة *in vitro* أى معزولة منفردة خارج النبات. ولكن يوجد أدلة ضئيلة على حدوث هذه الدورة فى النبات السليم *in vivo* أى أن حدوثها ضئيل أو مشكوك فيه.

يتضح مما سبق أن ناتج عملية الفسفرة الضوئية هو الحصول على جزيئات ATP



(شكل ١٣٨) : النظام الدائرى للإلكترونات



(شكل ١٣٩) : تركيب جزيء ATP و ADP

وجزيئات NADPH وهما يستعملان فى الخطوة التالية أى ثالثا أى إختزال ثانى أوكسيد الكربون وتكوين جزيء سكر سداسى.

ثالثا : تكوين السكر من ثانى أوكسيد الكربون

وبعبارة أخرى آلية تثبيت ثانى أكسيد الكربون الجوى:

كان من ضمن الأبحاث التى أجريت لاكتشاف ميكانية تثبيت ك أ٢ فى عملية البناء الضوئى أبحاث تعتمد على التعرف على المركبات الوسطية التى تتكون أثناء العملية، ولكنها لم تؤد فى أول الأمر إلى أى نتيجة مقبولة. ثم تبدل الموقف ولاحت بوادر الأمل باستعمال الكربون المشع ك١١ «ذى العمر القصير» لاكتشاف المركبات الوسطية فى عملية البناء الضوئى، غير أن هذه البحوث توقفت أثناء الحرب العالمية الثانية لتبدأ ثانياً بعد نهايتها بواسطة البحوث الفذة التى قام بإجرائها كالفن سنة ١٩٤٨ Calvin باستعمال ك ١٤ – ذى العمر الطويل الذى تمتد نصف حياته إلى أكثر من ٥٠٠٠ سنة – الذى توفر بعد إنتهاء الحرب العالمية الثانية. فكان لمثل هذه

الأبحاث الفضل فى كشف غوامض التفاعلات والنواتج الوسطية للعملية، وإرساء ميكانيتها على أسس سليمة.

لما توفر الكربون المشع ك ١٤ أمكن متابعة مسار ذرة الكربون من ك أ٢ فى البداية، وفى المركبات الوسطية التى تظهر فيها ذرة الكربون المشع، حتى يتم تحويلها إلى كربوإيدراتية فى النهاية استعمل فى هذه التجارب طحالب خضراء وهى الطحلب كوريللا *Chlorella* والطحلب *Scenedesmus* فى مزارع خاصة تحت ظروف محددة بحيث يمكن أخذ عينة منه فى أى وقت وتكون هذه العينة متجانسة مع عينات أخرى مشابهة. ولإجراء هذه التجارب يعرض معلق من الطحلب لغاز ثانى أكسيد كربون مشع لفترة معينة من الوقت، ثم يقتل بسرعة بنقله إلى كحول فى درجة الغليان، ثم يكشف عن المركبات المشعة المتكونة فيها بواسطة الفصل الكروماتوجرافى على ورق الترشيح paperchromatography، ثم توضع ورقة الترشيح بما تحمله من مواد فوق فيلم فوتوجرافى فتتكون عليه بقعة سوداء مقابل المواد المشعة المحمولة على ورقة الترشيح. وبهذه الطريقة يمكن أخذ فكرة مبدئية عن نوع المركب المشع من موضعه على ورقة الترشيح، ثم فصل كل منها من الورقة وتحليلها كيماويا للتعرف على المركب بصورة قاطعة وتسمى هذه الطريقة لتصوير المركبات المشعة autoradiography.

نتج عن تعريض الطحلب لثانى أكسيد الكربون المشع لمدة ٣٠ ثانية ظهور الإشعاع فى حوالى ١٢ مركباً، منها سكروز وسكاكر أحادية الفوسفات وأخرى ثنائية الفوسفات وفوسفات تريوز، وحامض فوسفوجلسريك، والأحماض الأمينية: جليسين، والألانين، وأسبارتيك، وجلوتاميك، والأحماض ماليك، وأيزوستريك، وغيرها.

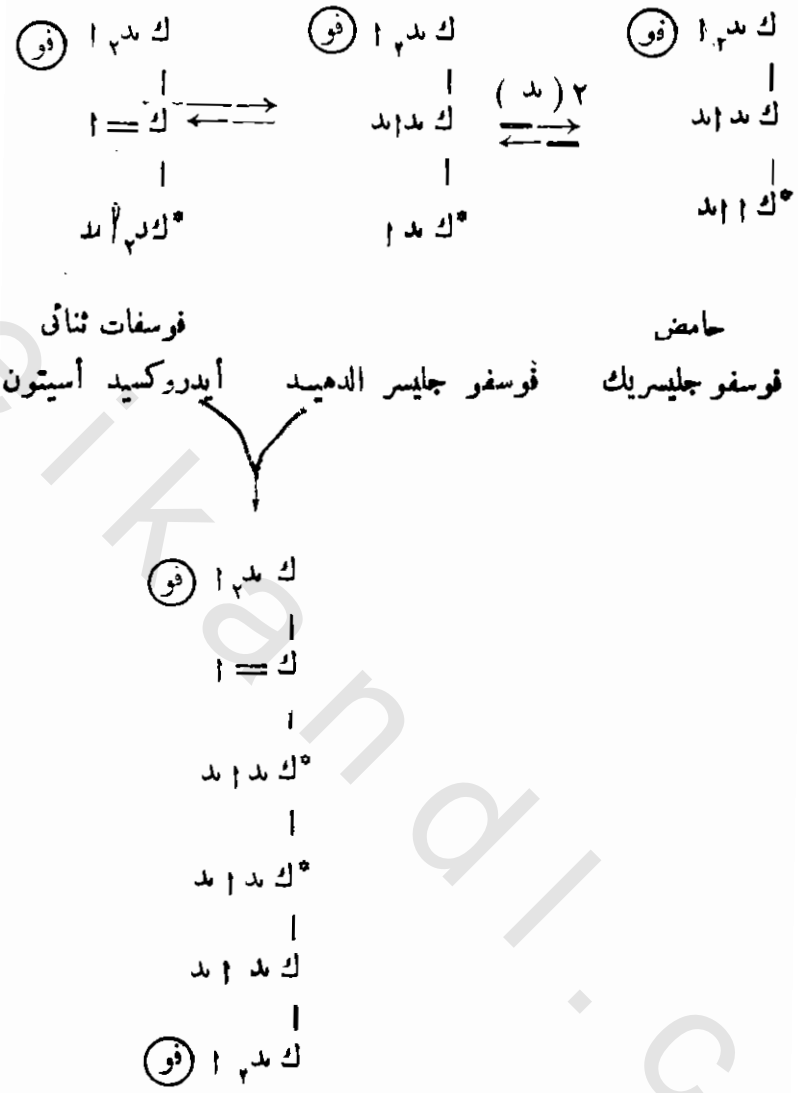
وباختصار فترة التجربة إلى ٥ ثوان تبين الإشعاع فى عدد أقل كثيرا من المركبات عما كان فى ٣٠ ثانية، وظهر الإشعاع بكثرة طاغية فى حامض فوسفوجليسريك، كما ظهر بعض الإشعاع بدرجة قليلة فى سكر ثنائى الفوسفات، وأحادى الفوسفات، وفوسفات تريوز وحامض ماليك، وألالأنين. وباختصار فترة التجربة إلى ثانيتين ظهر حوالى ٩٥ فى المائة من الإشعاع فى حامض فوسفوجليسريك مما يدل على أن هذا المركب هو أول مركب ثابت من المركبات الوسطية فى عملية البناء الضوئى.

حامض فوسفوجليسريك يحتوى على ثلاث ذرات كربون، فمن الواجب إذن معرفة أى هذه الذرات ذات الإشعاع. بتفتيت هذا الحامض على خطوات ظهر أن ذرة الكربون الداخلة فى تركيب مجموعة الكربوكسيل الطرفية هى ذرة الكربون المشعة، كذلك أمكن فصل فروكتوز ثنائى

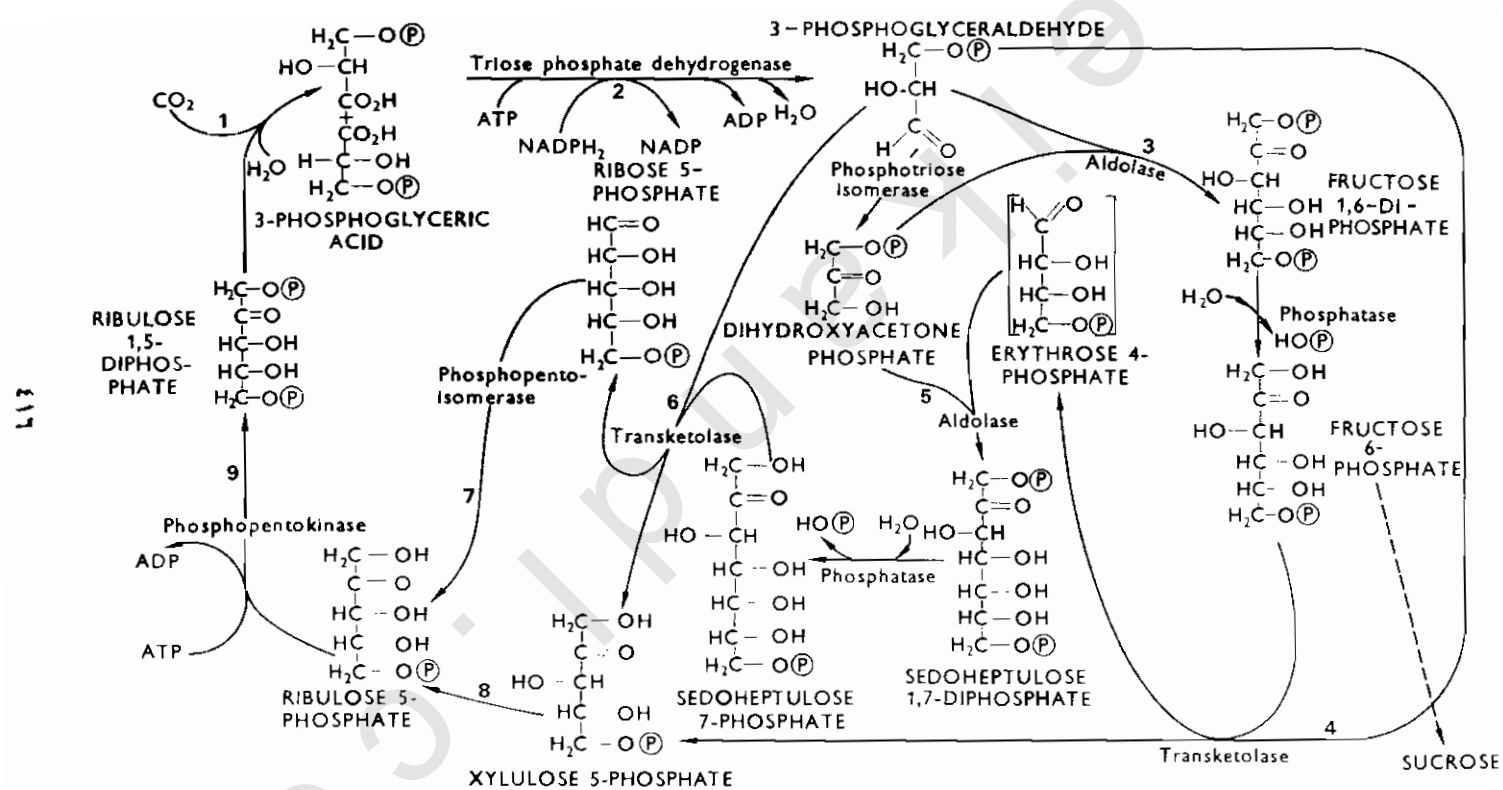
الفوسفات من مستخلص النباتات التى تعرضت مدة ٥ ثوان للكربون المشع، وبتحليله تبين أن ذرات الكربون المشعة فيه هى الزوج الوسطى رقم ٣ ، ٤ . من المعروف أن سكر الفروكتوز يتكون بالتفاعل العكسى لعملية أنشطار هذا السكر فى عملية الانشطار glycolysis فى عملية التنفس، أى من جزيئين من فوسفات تريوز. وقد أعطت هذه النتيجة فكرة واضحة عن كيفية دخول ذرات الكربون المشعة فى الموضعين ٣ ، ٤ من جزئ الفركتوز ، حيث يتكون هذا السكر من مركبين كل مركب يتكون من ثلاثة ذرات كربون ويوجد الأشعاع فى ذرة كربون طرفية لكل منها وهكذا يتحد هذين الجزيئين رأسا لرأس لتكوين سكر الفركتوز ثنائى الفوسفات. المركبين ذو الثلاث ذرات كربون هما فوسفوجليسرألدهيد وداى هيدروكسى أسيتون فوسفات (شكل ١٤٠) وبنفس هذه الطريقة وتتبع مسار الإشعاع أى مسار أى وجود ذرة الكربون المشعة فى المركبات المختلفة الوسطية أمكن بالتفصيل معرفة تتابع هذه المركبات الوسطية مركب تلو الآخر حتى تم إستنتاج الدورة.

أتضح من تجارب كالفن ومساعدوه أن أول مركب مستقبل لثانى أوكسيد الكربون الجوى هو مركب الربيلوز ثنائى الفوسفات ribulose 1-5 diphosphate ويتكون مركب وسطى ذو ستة ذرات كربون غير ثابت سريع التحلل ينشق ليكون جزيئين من حامض فوسفوجلسريك ولذلك يظهر كأول مركب مشع فى هذه الدورة. يستخدم فى التفاعل السابق إنزيم ribulose diphosphate carboxylase. وبعد ذلك يتحول حامض فوسفوجلسريك إلى فوسفوجلسرألدهيد وذلك فى وجود إنزيم فوسفوجلسرألدهيد ديهيدروجينز phosphoglyceraldhyde dehydrogenase وله مرافق إنزيم NADP . ومن هذا المركب يتكون مركبات أخرى مثل داى هيدروكسى أسيتون فوسفات وفراكتوز ثنائى الفوسفات ثم إريثروز ٤ فوسفات مع داى هيدروكسى أسيتون فوسفات يتكون السكر السباعى سيدوهبتيولوز ثنائى الفوسفات ومن الأخير يمكن أن يتكون سكر خماسى مثل xylulose 5 phosphote ثم ربيولوز ٥ فوسفات وهكذا فإن هذه الدورة تشمل تكوين مركبات ذات ٣ ذرات كربون و٤ و٥ و٦ و ٧ وأيضا مركبات ذات ذرتين كربون مثل glycol aldhyde. وفى النهاية يتكون من سكر الفراكتوز أحادى الفوسفات السكروز والذى ينتقل من الأوراق إلى جميع أجزاء النبات عن طريق اللحاء لتغذية جميع خلايا النبات.

يحدث ذلك فى وجود أنزيمات عديدة مثل aldolase و isomerases و transketolase و phosphatases و kinases و epimerase و dehydrogenase (شكل ١٤١).



(شكل ١٤٠) : تكوين سكر الفركتوز من مركبين كل منهما يحتوى ٣ ذرات كربون (النجمة توضح ذرة الكربون المشعة).



(شكل ١٤١) : دورة كالفن للبناء الضوئى

نباتات ك ٤ وك ٣ C_4 and C_3 Plants

تم اكتشاف نباتات الـ C_3 بواسطة Calvin & Benson وأمكن اثبات ذلك فى تجاربهم على طحلب أخضر وحيد الخلية يسمى الـ *Chlorella* ، وكان ذلك بإستخدام العناصر المشعة، حيث يتم تنمية طحلب الـ *Chlorella* فى الماء وفى جو به Co_2 مشع فى ذرة الكربون ويسمى $C^{14}O_2$ حيث يتم استقبال CO_2 بواسطة خلية الطحلب وبعد زمن بسيط يتم قتل الطحلب والتعرف على المركبات المشعة الموجودة فيه، وبعد دقائق فقط وجد أنها مركبات مختلفة ومنها سكريات خماسية أو سداسية ومنها السكروز.

ولكن باختصار زمن التجربة إلى ثوانى معدودة أى ثانية أو بضع ثوانى قليلة، فقد وجد أن أول مركب يتكون هو الـ phosphoglyceric acid، ومن هنا يتم استنتاج أن أول مركب ثابت يتكون هو حامض الـ phosphoglyceric acid، وبعد ١ – ٢ دقيقة يوجد أشعاع فى سكر الـ Ribulosediphosphate والسكروز.

وقد كان ذلك دليل على أن هذا هو المسار السليم لعملية البناء الضوئى، حيث أن ناتج عملية البناء الضوئى فى النباتات عامة هو السكروز، وحيث أن ظهور الاشعاع فى السكروز دليل على أن هذا هو المسار السليم لـ CO_2 فى داخل النبات فى عملية البناء الضوئى وتكوين السكروز وغيرها من السكريات الخماسية والسداسية المشعة والتى امكنهم اثبات الدورة من هذه السكريات المشعة.

تم عزل هذه المركبات المشعة باستعمال طريقة الـ paperchromatography حيث توجد المركبات المشعة منفردة أو مستقبلة كل مركب على حدة على ورقة الكروماتوجرافى.

ويتم معرفة ذلك بالـ autoradiography، حيث أنه فى هذه الطريقة يمكن التعرف على المركبات المشعة الموجودة على ورقة الكروماتوجرافى، حيث تظهر المركبات المشعة على هيئة بقع غامقة اللون، أى أن المركبات المشعة تظهر فى الصورة على هيئة بقع غامقة.

ويتم فصل هذه المركبات من ورقة الكروماتوجرافى واختبارها للتعرف عليها وتسميتها.

ومن هذا الاختبار تم التعرف على أن أول مركب يتكون فى الثوانى الأولى وعلى ورقة الكروماتوجرافى هو حمض phosphoglyceric acid وبعد عديد من الثوانى تزيد عدد المركبات المشعة، وبعد أكثر من دقيقة يزيد أيضا عدد المركبات المشعة، وبذلك تم التعرف على هذه المركبات

كل مركب على حدة بواسطة الـ paperchromatography والـautoradiography ، وبهذه الطريقة اكتشف كل من Calvin & Benson عملية البناء الضوئى وكان ذلك فى أوائل الخمسينات تقريبا من عام ١٩٤٨ – ١٩٥٢.

أما فى حالة نباتات الـ C_4 فقد اتبع كل من Hatch and Slack عام ١٩٦٦ نفس الطريقة ونفس التكنيك، حيث قاما بعمل تجاربها على نبات قصب السكر بدلا من طحلب الـ *Chlorella*، وتم تغذية النبات بـCO_2 مشع، كما سبق تماما، ثم يتم عزل المواد المتكونة فى الثانية الأولى والثانية والثالثة ... وحتى دقيقة ودقيقتين، والكشف عن المركبات المشعة وعزلها والتعرف عليها باستعمال الـ paperchromatography والـ autoradiographly ، ولكن وجد أن أول مركب ثابت يتكون بعد ١ ثانية هو حامض الـ oxaloacetic acid أو مركبات أخرى بها ٤ ذرات كربون هى عبارة عن الـ aspartic acid , malic acid ، وهذه تظهر فى الثوانى الأولى وبنفس الطريقة يمكن التعرف على دوره Hatch & Slack والخاصة بنباتات الـ C_4 .

وقد اتضح من تجارب Hatch & Slack أن نباتات الـ C_4 يحدث فيها دورتين، وهاتين الدورتين خاصيتين بالـ C_4 Plants وهما دوره حامض الماليك ودوره حامض الاسبارتك ومما هو جدير بالذكر أن نباتات الـ C_4 تقوم أيضا بدوره Calvin & Benson ومعنى ذلك، أن جميع النباتات التى تقوم بعملية البناء الضوئى تقوم بدوره Calvin & Benson . ولكن توجد دورة إضافية هى دورة Hatch & Slack تقوم بها بعض النباتات، وهى نباتات الـ C_4 ، وإذا لم تقوم النباتات بعمل هذه الدورة الإضافية فتعتبر نباتات C_3

دورة Calvin & Benson	Calvin & Benson
دورة Hatch & Slack +	فقط
نباتات C_4	نباتات C_3

فى حالة نباتات الـ C_3 تحدث الدورة فى جميع خلايا النباتات الخضراء أى أن كل خلية خضراء فى النبات تقوم بدور فى Calvin & Benson ، أما فى نباتات الـ C_4 فالعكس من ذلك تماما، حيث أنه يوجد تخصيص فى الخلايا الخضراء فى الورقة، حيث أن بعض الخلايا الخضراء فى الورقة تقوم بدوره Hatch & Slack ، وبعض الخلايا الأخرى لا تقوم بهذه الدورة وتقوم بدوره Calvin & Benson أى أنه يوجد تقسيم للعمل فى خلايا الورقة الواحدة، فبعض الخلايا تقوم بدوره Hatch & Slack ، والبعض الآخر يقوم بدوره Calvin & Benson وهذا التخصص واضح فى خلايا الورقة حيث أن خلايا الميزوفيل، أى خلايا النسيج العمادى والنسيج الأسفنجى

تقوم بدوره Hatch & Slack فقط، أما خلايا غلاف حزمة عروق الورقة Bundle sheath فإنها تقوم بدوره Calvin & Benson فقط. ولذلك تعتبر نباتات الـ C_4 من وجهة عملية البناء الضوئى أكثر تطورا من نباتات الـ C_3 من حيث أن تقسيم العمل بين الخلايا هو أساس زيادة كفاءة العملية. وذلك تماما كما فى المصنع الكفء حيث تقوم كل مجموعة من العمال بعمل معين فيزيد الإنتاج. الأساس فى تسمية ك٣ أن أول مركب ثابت بعد أخذ ثانى أوكسيد الكربون من الجو يكون به ثلاثة ذرات كربون مثل حامض الفوسفوجلسريك أما نبات ك٤ فإن أول مركب ثابت يكون به ٤ ذرات كربون وهو حامض أوكسالوأسيتك

دورة Hatch & Slack

يمكن تمييز دورتين فى دورة Hatch & Slack وهما دوره حامض الماليك ودوره حامض الاسبارتك (شكل ١٤٢).

أولا : دوره حامض الماليك :

يتم حدوث هذه الدورة فى نوعين من الخلايا وهى : -

١) خلايا النسيج الوسطى، أى خلايا الميزوفيل، وهى عبارة عن النسيج العمادى والنسيج الإسفنجى.

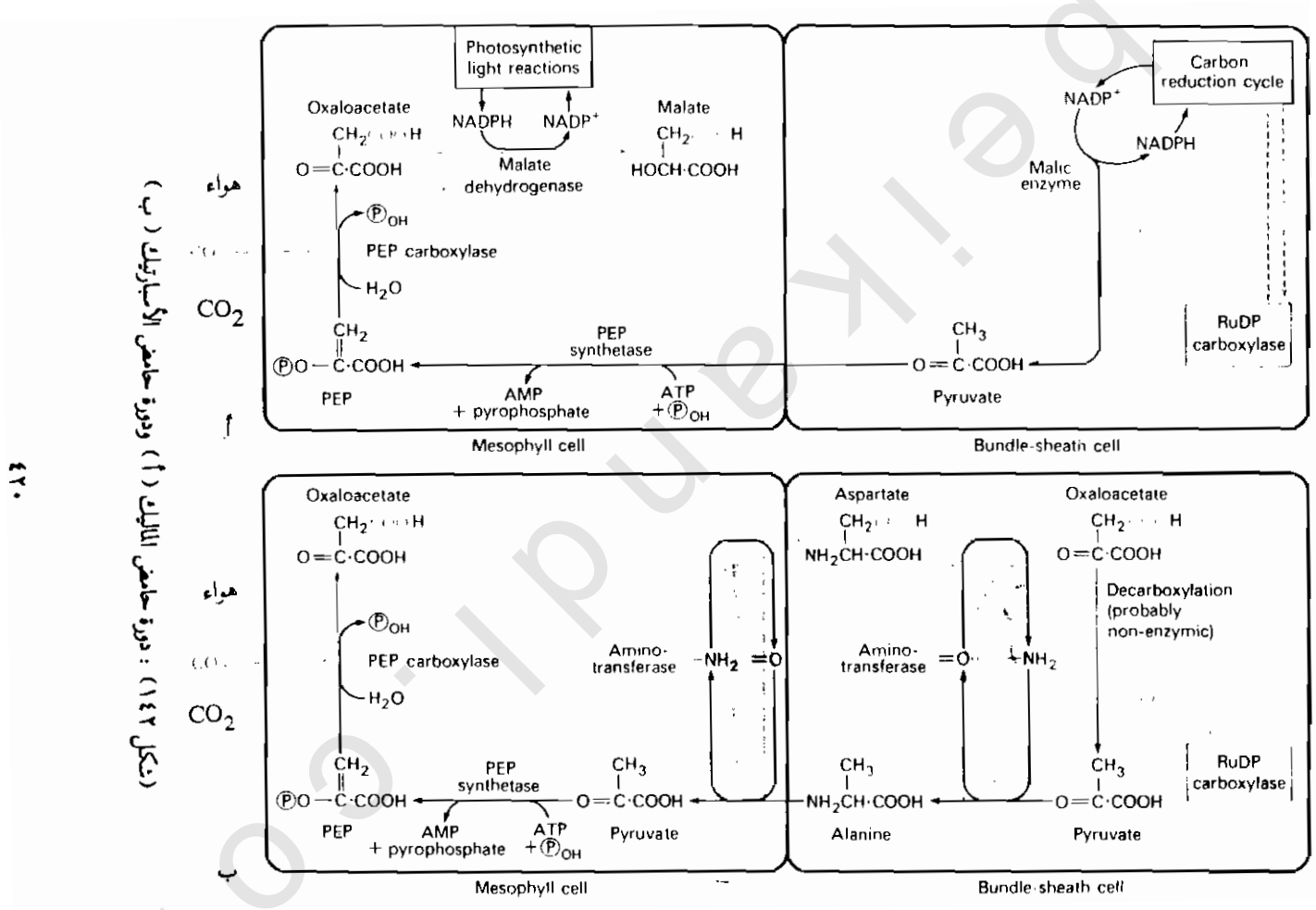
٢) خلايا غلاف الحزمة فى عروق الورقة.

يعتبر المركب المستقبل لـ CO_2 هو عبارة عن مركب الـ phosphoenolpyruvic acid

حيث يستقبل CO_2 ، وفى وجود الماء ينتج حامض الاوكسالوأسيتك ويتم خروج جزئ فوسفات يدم فو أم ومجموعة OH، وذلك فى وجود انزيم الـ (PEP carboxylase) phosphoenolpyruvic carboxy lase وتحدث هذه الخطوة فى خلايا الميزوفيل.

يتم تحول الاوكسالواسيتيك فى داخل خلايا الميزوفيل وفى وجود أنزيم الماليك دى هيدروجينيز إلى حامض الماليك. ويعتبر المرافق الانزيمى لهذا الانزيم هو الـ $NADPH_2$ وينتج عن ذلك الـ NADP حيث يتم ادخال ذرتى H_2 فى حامض الاوكسالواسيتك وبالتالى يتكون حامض الماليك.

ثم ينتقل حامض الماليك من خلايا الميزوفيل إلى خلايا غلاف الحزمة وفى داخل خلايا



(شكل ١٤٢) : دورة حامض الماليك (أ) ودورة حامض الأسبارتيك (ب)

غلاف الحزمة يتحول فى وجود انزيم الماليك malic enzyme ويعتبر المرافق الانزيمى لهذا الإنزيم هو الـ NADP ويتم أخذ الهيدروجين من حامض الماليك، كما يتم خروج CO_2 من حامض الماليك ليتكون حامض البيروفيك، وتحدث هذه الخطوة فى خلايا غلاف الحزمة.

ويتم تثبيت واستعمال CO_2 الخارج من هذه الدورة فى الدخول إلى دورة Calvin & Benson، كما أن الهيدروجين الموجود على هذا الانزيم يتم استعماله فى اختزال مركبات فى عملية البناء الضوئى، وتدخل هذه المركبات فى دوره Calvin & Benson.

أما حامض البيروفيك المتكون فانه ينتقل إلى خلايا ميزوفيل الورقة وفى داخل ميزوفيل الورقة يتم تحويل حامض البيروفيك إلى الفوسفوإينول بيروفك اسيد فى وجود انزيم الـ phosphoenol pyruvic acid synthetase.

ويدخل فى هذا التفاعل ATP ومجموعة P_{OH} ليتكون جزئ AMP+ بيروفوسفات.

ويتم فى هذا التفاعل تحول الـ ATP مع مجموعة الفوسفات إلى AMP + بيروفوسفات.

كما أن دوره Calvin & Benson فى هذه النباتات لا تحدث إلا فى خلايا غلاف الحزمة.

وتفسير ذلك هو أن الـ ATP وهو عبارة عن A- P P P (رابطة عالية الطاقة) يتحول إلىAMP وهو عبارة عن A- P ويخرج ١ جزئ بيروفوسفات (P + P) ويوجد P زائدة هى التى تدخل فى حامض البيروفيك ليتكون phosphoenolpyruvic acid وهذا التفاعل يحتاج إلى طاقة.

بعد ذلك الـ AMP (Adenosine monophosphate) مع جزئ من الـ (Adenosine tri phosphate ATP) يعطى ٢ جزئ 2 ADP (Adenosinediphosphate) ويقوم بهذا التفاعل أنميم adenylate kinase.

$$AMP + ATP \xrightarrow{\text{adenylate kinase}} 2\ ADP$$

كما يتحول الـ pyrophosphate إلى جزئى P - P.

$$P - p \xrightarrow{\text{pyrophosphatase}} P + P$$

P أى مجموعة فوسفات أى يد ٢ فو أم

ثانيا : دورة حامض الاسبارتك .

فى هذه الدورة يعتبر الفوسفوانيول بيروفيك اسيد هو المركب المستقبل لـ CO_2 كما فى الدورة السابقة تماما.

وحيث يتم تحول الفوسفوانيول بيروفيك أسيد إلى حامض الاوكسالواستيك فى وجود انزيم الـ PEP carboxylase كما فى الدورة السابقة تماما.

حيث يتم دخول جزئ CO_2 وجزئ ماء ويخرج مجموعة فوسفات P_{OH}، وتحدث هذه الخطوة فى خلايا ميزوفيل الورقة، وبعد ذلك يتم تحول الاوكسالواستيك فى وجود انزيم الـ aminotransferase إلى حامض الاسبارتك، ويتم انتقال حامض الاسبارتك من خلايا الميزوفيل إلى خلايا غلاف الحزمة وفى داخل هذه الخلايا، وفى وجود أنزيم الـaminotrans ferase يتحول حامض الاسبارتك إلى حامض الاوكسالواسيتيك مرة أخرى ويحدث ذلك أيضا فى خلايا غلاف الحزمة.

ثم يتم تحول حامض الاوكسالواسيتيك إلى حامض البيروفيك فى داخل خلايا غلاف الحزمة، وغير معروف حتى الآن الانزيم الذى يقوم بهذه الخطوة ومن المحتمل أن تكون nonenzymic وفى هذه الخطوة يتم خروج CO_2 ، وحيث يتم تثبيت CO_2 الخارج فى هذه الخطوة وذلك بتثبيته فى دوره Calvin & Benson أى دخوله فى دورة& Calvin Benson ويحدث ذلك فى خلايا غلاف حزمة الورقة.

وفى وجود انزيم الـ aminotransferase يتم تحول البيروفيك إلى الانين فى خلايا غلاف الحزمة، ثم ينتقل الانين إلى خلايا نسيج الميزوفيل، أى خلايا النسيج الوسطى، وفى وجود انزيم الـ aminotransferase يتم تحوله إلى حامض البيروفيك ثم إلى فوسفوانيول بيروفيك ثم أسيد فى وجود أنزيم الـ PEP synthetase . كما فى الدورة السابقة تماماً.

وتحدث هذه التفاعلات الأخيرة فى خلايا النسيج المتوسط للورقة.

ويلاحظ أن الخطوة الأخيرة الخاصة بتفاعل البيروفيك أسيد إلى الفوسفوانيول بيروفيك أسيد يستهلك فيها جزئ ATP ومجموعة فوسفات وينتج AMP ومجموعة بيروفوسفات وذلك كما فى الدورة السابقة تماما.

يتضح أن هذه الدورة تحدث بواسطة أنزيمات الـ aminotransferase ، ولا يوجد فيها أنزيمات أكسدة واختزال اطلاقا، وذلك على العكس من الدورة السابقة وهى دورة حامض الماليك،

حيث تحدث بواسطة أنزيمات الأكسدة والاختزال والتى يدخل فيها المرافق الانزيمى الخاص بأنزيمات الأكسدة والاختزال وهو NADP ، أى Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate

يلاحظ فى كلا الدورتين أن استقبال CO_2 من الهواء الجوى يحدث فى البلاستيدات الخضراء الخاصة بخلايا النسيج الوسطى أى خلايا الميزوفيل، ويتم استقبال CO_2 بكفاءة عالية فى هذه الخلايا، وبالتالى يتم انتقال CO_2 فى هاتين الدورتين من خلال النسيج المتوسط (الميزوفيل) إلى خلايا غلاف الحزمة، وحيث يتم خروج CO_2 فى خلايا غلاف الحزمة ويتم استقباله فى دوره Calvin & Benson فى البلاستيدات الخضراء لخلايا هذه الورقة. وحيث يتم استقبال CO_2 فى هذه الخلايا بواسطة مركب الـ ribulosediphosphate.

يتضح من ذلك أن هذه الدورات تعتبر عملية ضخ لـ CO_2 بتركيز عالى فى خلايا غلاف الحزمة، أى أن الورقة فى هذه الحالة تعمل CO_2 Pump أى مضخة لضخ CO_2، ولذلك يكون تركيز CO_2 فى خلايا غلاف الحزمة عالى نسبياً، ولذلك تزيد نسبة CO_2 إلى O_2 ، أى تقل نسبة O_2 إلى CO_2 ، أى تقل O_2 / CO_2 نتيجة لزيادة تركيز CO_2. ونتيجة لذلك ينشط أنزيم الـ carboxylase، ويتوقف أنزيم الـ oxygenase.

وهذا هو التعليل السليم الفسيولوجى لعدم حدوث عملية التنفس الضوئى فى نباتات الـC_4 حيث أن تركيز CO_2 يكون مرتفع فى خلايا غلاف الورقة طبيعيا، ولذلك لا يوجد أثر لعملية التنفس الضوئى. وذلك كما سيلى شرحه فى عملية التنفس الضوئى فى الباب التالى.

فى المعتاد فى نباتات الـ C_4 أن تحدث دورتى حامض الاسبارتك وحامض الماليك، ولكن فى المعتاد تزيد سرعة دورة عن سرعة الدورة الأخرى، وفى أحيان قليلة وفى ظروف بيئية معينة ممكن أن تتوقف أحد الدورتين أو يكون نشاطها ضعيف جدا، ويكون نشاط الدورة الأخرى عالى وزائد.

أى أنه فى الغالبية العظمى من النباتات وفى الظروف المختلفة تحدث الدورتين فى نفس النبات، ولكن أحدهما أسرع من الأخرى، ولكن فى ظروف بيئية معينة يمكن أن تتوقف تماما عن الدورتين أو يكون نشاطها منخفض جدا، وتنشط الدورة الأخرى.

تتميز أيضا هذه النباتات بصفات تشريحية معينة، حيث يكون لها تركيب تشريحى معين يسمى الـ Kranz anatomy وهو تركيب تشريحى مميز لأوراق نباتات الـ C_4 ولا يوجد فى

نباتات الـ C_3.

عادة تكون جميع أنواع الجنس الواحد من النبات أما C_3 أو C_4 وبالتالى فإن جميع الأنواع لهذا الجنس هى C_3 أو C_4، إلا أنه يوجد بعض من هذه النباتات تكون على العكس من ذلك فيوجد فى أنواع الجنس الواحد نباتات C_3، ونباتات C_4 كما فى حالة الجنس *Atriplex* حيث توجد بعض الأنواع C_3 وبعض الأنواع الأخرى C_4.

ومن النباتات الهامة والتى تتبع الـ C_3 هى القمح، الأرز ، الشعير، التبغ، عباد الشمس، البسلة، الفاصوليا، البطاطس، الطماطم، الفلفل.

أما النباتات الهامة التى تتبع الـ C_4 هى قصب السكر، الذرة الشامية، النجيل، الذرة الرفيعة، الجنس *Portaluca* (الذى يتبعه الرجلة ونباتات زينة).

التهجين بين نباتات الـ C_3 ونباتات الـ C_4

يتميز جنس الـ Atriplex بوجود بعض الأنواع C_3 وبعض الأنواع C_4 ، ومثال ذلك النوعين الآتيين :

Atriplex sabulosa وهو عبارة عن C_4

Atriplex glabruscula وهو عبارة عن C_3

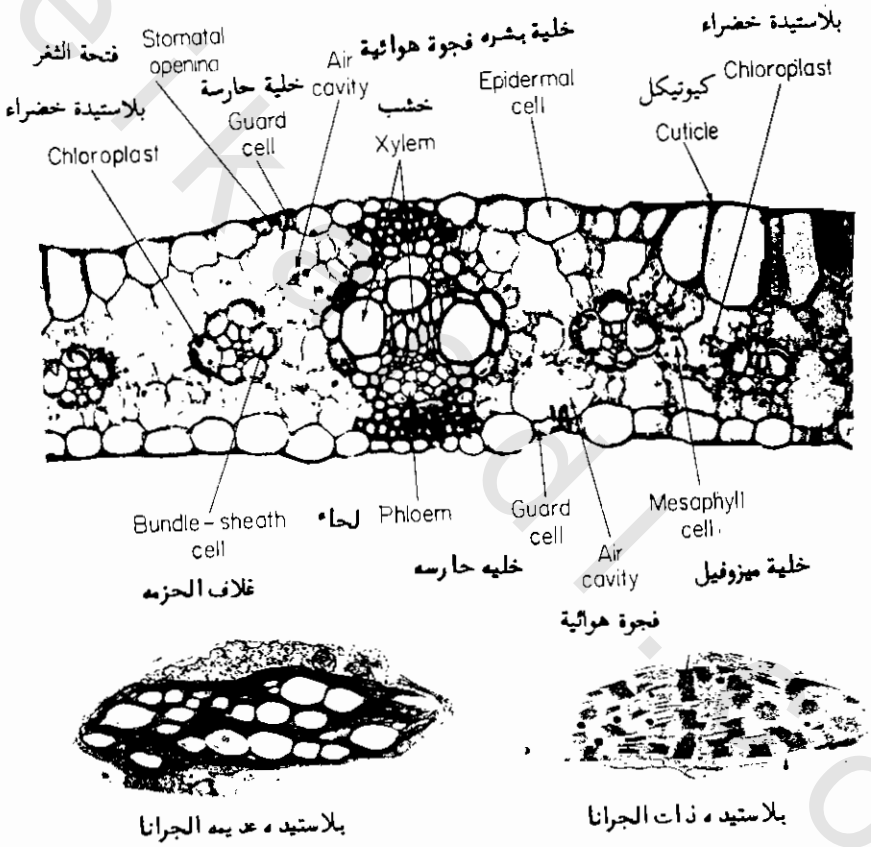
وقد وجد أن صفة الـ C_4 يتحكم فيها عوامل وراثية عديدة، وقد أمكن بنجاح عمل تهجينات بين الـ C_3 والـ C_4 فى جنس الـ *Atriplex* وقد وجد أن الهجين الناتج بين هذين النوعين أضعف بكثير فى كفاءة حدوث البناء الضوئى فيه وذلك مقارنة بالأبوين، أى أنها أقل بكثير من أى من الأبوين.

وبالرغم من أن بعض الصفات التشريحية لهذا الهجين تماثل لحد ما نباتات الـ C_4 ، الا أن حدوث دورة الـ C_4 من الناحية الفسيولوجية لم يمكن حدوثها بطريقة واضحة، فإنه لا يمكن نقل هذه الصفة بسهولة من نباتات الـ C_3 بالطرق العادية لتربية النباتات conventional breeding techniques.

تشريح الورقة الكرانزى Kranz leaf anatomy

تتميز نباتات الـ C_4 جميعها بأنها ذات تركيب تشريحى معين فى الأوراق يعرف بالـkranz leaf anatomy وتتميز الأوراق من هذا النوع بعديد من المميزات أو عديد من الخواص، ومنها وأهمها (شكل ١٤٣) ما يأتى :

أن خلايا غلاف الحزمة لعروق الورقة تكون عبارة عن خلايا كبيرة الحجم ومكونة من صف واحد، وهى تحيط بالعروق الجانبية تماما، كما تتميز هذه الخلايا بأن بها بلاستيدات خضراء كبيرة الحجم وعادة تكون عديمة الجرانا agranal ، وذلك على العكس تماما من خلايا الميزوفيل فى هذه الأوراق والتى تحتوى على بلاستيدات خضراء عادية، أى أنها ذات جرانا granal .



(شكل ١٤٣) : التركيب التشريحى kranz فى الورقة لنبات ك٤

وبالإضافة إلى ذلك فإن طبقات خلايا الميزوفيل تتكون من صف أو صفين وتوجد بين عروق الورقة، أى أنه يفصل بين عروق الورقة صف من خلايا الميزوفيل أو صفين على الأكثر، وقد توجد حول خلايا غلاف الحزمة.

كما تتميز الأوراق أيضا بأن المسافات البينية بين الخلايا صغيرة الحجم بدرجة كبيرة، كما أن غرفة تحت الثغر تكون صغيرة الحجم وذلك بالمقارنة بنباتات الـ C_3 ، حيث تكون المسافات البينية بين الخلايا كبيرة الحجم والغرفة تحت الثغرية كبيرة الحجم والبلاستيدات الخضراء ذات جرانا granal.

وقد وجد فى نباتات الـ C_4 أنه يتم حدوث دورة Hatch & Slack فى خلايا الميزوفيل ثم تنتقل الأحماض العضوية الناتجة من هذه الدورة إلى خلايا غلاف الحزمة عن طريق الـ plasmodesmata (عبارة عن خيوط سيتوبلازمية تربط بين الخلايا وبعضها) الموجودة بين خلايا غلاف الحزمة وخلايا الميزوفيل.

مقارنة بين نباتات الـ C_3 ونباتات لـ C_4 من حيث العمليات الحيوية المختلفة:

يتم المقارنة فى هذه الصدد بالنسبة للظروف البيئية الهامة التى تؤثر على عملية البناء الضوئى، وهى عوامل عديدة أهمها

* سهولة تجميع وتركيز CO_2 فى الخلايا.
* درجة سهولة دخول CO_2 إلى الخلايا.
* تأثير الضوء.
* تأثير الجفاف.
* تأثير درجة الحرارة.

وعلاقة ذلك بالإنتاجية لنباتات الـ C_3 ونباتات الـ C_4 .

وفيما يلى شرح هذه العوامل :

١) امتصاص وتجميع CO_2 فى الخلايا

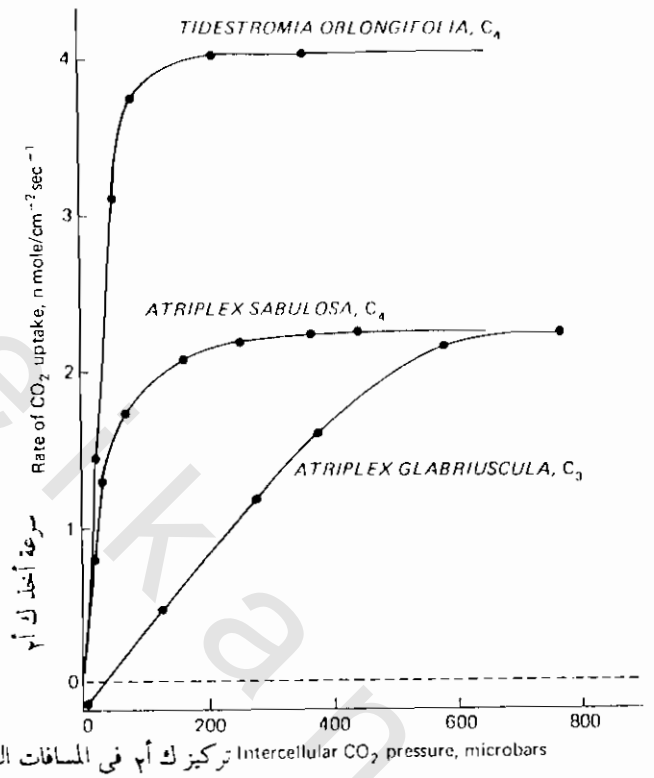
من المعروف أنه من السهولة بمكان دخول CO_2 الجوى من الجو عبر الثغور، وحيث توجد غرف ثغرية صغيرة الحجم فى نباتات الـ C_4 فأنه يسهل لدرجة كبيرة دخول CO_2 أسهل وأسرع إلى خلايا الميزوفيل المختلفة خاصة وأن المسافات البينية بين الخلايا صغيرة حيث أنه يكون من الأسهل ومن الأسرع زيادة تركيز CO_2 فى ميزوفيل خلايا الـ C_4 عنه فى خلايا الـ C_3.

وقد أمكن اثبات ذلك بالفعل، حيث وجد أن تركيز الـ CO_2 فى خلايا غلاف الحزمة فى نباتات الـ C_4 يتراوح من ٢٠٠ – ٥٠٠ جزء فى المليون، بينما فى نباتات الـ C_3 فإن تركيزه فى المسافات البينية للورقة وليس فى داخل الخلايا هو ٥٠ جزء فى المليون، وبالطبع فان تركيزه فى داخل وعلى البلاستيدات الخضراء يكون أقل.

ومن هنا يتضح بطريقة قاطعة زيادة تركيز CO_2 فى مناطق التخليق للبناء الضوئى فى نباتات الـ C_4 عنه فى نباتات الـ C_3.

ويعتبر للانزيمات دور كبير فى ذلك، فقد وجد أن أنزيم الـphosphoenol pyruvic carboxylase له affinity عالية جدا لـ CO_2 بالمقارنة بأنزيم الـribulose diphosphate carboxylase.

وحيث أن الإنزيم الأول هو المستقبل لـ CO_2 فى نباتات الـ C_4 ، وأن الأنزيم الثانى هو المستقبل لـ CO_2 فى نباتات الـ C_3 ، فأن القدرة على التفاعل بكفاءة عالية مع CO_2 تكون فى صالح نباتات الـ C_4 ، وبالإضافة إلى ذلك فإن أنزيم الـ PEP carboxylase يكون موجود فى سيتوبلازم خلايا الميزوفيل. وبالتالى يكون أقرب لجزئ CO_2 الممتص من الهواء الجوى حيث أن اختراق CO_2 للثغور والمسافات البينية وجدر الخلايا وسيتوبلازم الخلايا حتى يصل إلى البلاستيدات الخضراء يقلل من تركيزه جدا فى جميع هذه الخطوات، وهذه الخطوات مختزلة إلى حد كبير فى نباتات الـ C_4 ولذلك فإن نباتات الـ C_4 تتميز بسهولة دخول CO_2 إليها وبتركيزات عالية بالإضافة إلى توافر أنزيم الـ PEP carboxylase وبالإضافة إلى الجاذبية (affinity) العالية لـ CO_2. ومن هنا كان تركيز CO_2 فى نباتات الـ C_4 بالمقارنة بنباتات الـC_3 عالى جدا داخل خلايا غلاف الحزمة (شكل ١٤٤).



(شكل ١٤٤): تركيز ثانى أوكسيد الكربون وسرعة عملية البناء الضوئى فى نباتات ك٣ ونباتات ك٤

٢) المـــــاء :

وجد أن نباتات الـ C_4 تلائم أو تعمل بكفاءة عالية فى ظروف الجفاف الشديد والتى قد تسبب غلق للثغور لكى يحافظ النبات على الماء، وبالرغم من قفل الثغور الجزئى أو القريب من الكلى لتلاشى فقد الماء للنباتات فى الأراضى القاحلة أو الشديدة الجفاف، فقد وجد أن تركيزات أثرية CO_2 من الداخلة عبر الثغور المغلقة تماما أو جزئيا كافية لأن تقوم نباتات الـ C_4 بعملية البناء الضوئى، بينما تمنع هذه العوامل تماما حدوث عملية البناء الضوئى فى نباتات الـ C_3.

ومن هنا يتضح أهمية وبيئة النبات فى حدوث عملية البناء الضوئى، وتتميز نباتات الـC_4

بأنها يمكن أن تتأقلم مع الظروف البيئية شديدة الجفاف فى الأراضى القاحلة عنه فى نباتات الـ C_3 ، ويرجع ذلك أيضا إلى العوامل السابق ذكرها فى رقم (١).

٣) تأثير الإضاءة (الضوء) :

من المعروف أن نباتات الـ C_4 يمكن أن تقوم بعملية البناء الضوئى فى ظروف شدة الإضاءة العالية جد بالمقارنة بنباتات الـ C_3.

ففى المعتاد أن نباتات الـ C_3 تحتاج إلى إضاءة قوية وليست شديدة جدا، كما أنها تتميز عن نباتات الـC_4 بأنها تقوم بعملية البناء الضوئى بكفاءة عالية فى وجود شدة أضاءة منخفضة أى أن شدة الإضادة المنخفضة تلائمها نباتات الـ C_3 ، وشدة الإضاءة العالية تلائمها نباتات الـ C_4.

وبالإضافة إلى ذلك فإن بعض الإنزيمات الخاصة بدوره نباتات الـ C_4 يمكن تنشيطها فى وجود الضوء، ومثال ذلك أنزيمات الـ malic enzyme والـ malic dehydrogenase وقد نجد لكل قاعدة شواذ، ولكن عامة يمكن أن تكون الإضاءة الشديدة ملائمة لنباتات الـ C_4 ، والإضاءة المنخفضة ملائمة لنباتات الـ C_3 ، والإضاءة المعتدلة ملائمة لكليهما.

٤) التنفس الضوئى :

سيلى القول أن عملية التنفس الضوئى لا تحدث فى نباتات الـ C_4 ، ولكنها تحدث بكفاءة عالية فى نباتات الـ C_3 ، ولكن تشريحيا وجد أن بعض نباتات الـ C_4 أو حتى نسبة كبيرة منها يوجد فى داخل خلاياها peroxisomes وهى من مميزات حدوث دورة التنفس الضوئى، ولكنها توجد بنسبة أقل فى نباتات الـ C_4.

كما أن الإنزيمات اللازمة لحدوث عملية التنفس الضوئى فى هذه العضيات موجودة لكن تركيزها أقل فى نباتات الـ C_4. وقد وجد أن نباتات الـ C_4 بالفعل يمكن أن تكون جليسين مشع وسيرين مشع وذلك عند تغذيتها بـ CO_2 مشع وهى من دلائل التنفس الضوئى ولكن بتركيزات ضئيلة جداً، وخاصة عندما يمكن التلاعب فى نسبة CO_2 إلى O_2 لصالح عملية التنفس الضوئى، ولكن بالرغم من ذلك فأن حدوث عملية التنفس الضوئى فى نباتات الـ C_4 أثرية ويمكن أهمالها.

والعكس صحيح فى نباتات الـ C_3 ، حيث أنه بزيادة تركيز CO_2 فى نباتات الـ C_3 فقد أمكن إلى حد كبير تقليل سرعة التنفس الضوئى وزيادة سرعة عملية البناء الضوئى.

أى أنه يمكن القول أن حدوث عملية التنفس الضوئى فى نباتات الـ C_4 نادرة أو أثرية أو معدومة.

وجد أيضا أن زيادة درجة الحرارة فى نباتات الـ C_3 تسبب زيادة فى سرعة عملية التنفس الضوئى زيادة طردية وقد يكون تأثير زيادة درجة الحرارة عكسى فى هذه الحالة على سرعة عملية البناء الضوئى.

أى أنه فى درجات الحرارة العالية تزيد سرعة التنفس الضوئى فى نباتات الـ C_3، وتقل نسبيا سرعة عملية البناء الضوئى وبالتالى تنخفض الإنتاجية.

والعكس صحيح فى نباتات الـ C_4 حيث أنها أكثر تأقلم لظروف الجفاف والتربة القاحلة والتى تتميز عادة بدرجة حرارة عالية، فإن سرعة عملية البناء الضوئى فى نباتات الـ C_4 تزيد بزيادة درجة الحرارة إلى حد كبير.

أى أنه مما سبق يتضح أن درجات الحرارة الشديدة فى الصحارى والتربة القاحلة تلائم نباتات الـ C_4 ولا تلائم نباتات الـ C_3. ومما هو جدير بالذكر أن هذه قاعدة عامة ، ولكن قد يكون لها شواذ، ومثال ذلك أن نوعى الـ *Atriplex* السابق ذكرهما أحدهما C_3، والآخر C_4، ولكنهما يتأثران بدرجة الحرارة الشديدة بدرجة متماثلة تماما.

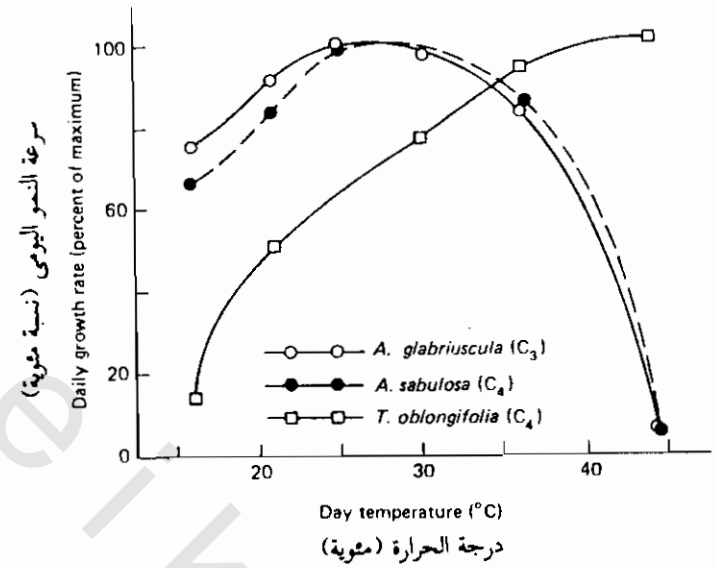
وكما سبق القول فإنه لا يوجد تعميم كلى لذلك ولكنه يوجد حالات عكسية عن القاعدة كما فى حالة نوعى الـ *Atriplex* ، كما فى المنحنيات التالية (شكل ١٤٥).

٥) درجة الحرارة :

من المعروف أن درجات الحرارة الشديدة جدا تلائمها نباتات الـ C_4 ، وتسبب تثبيط وخفض فى نباتات الـ C_3، وذلك يتضح من المنحنى (شكل ٢٠) ولكن يوجد إستثناءات لهذه القاعدة ولذلك يتضح أن نباتات الـ C_4 أكثر تأقلماً لدرجات الحرارة العالية من نباتات الـ C_3 ، ولكن لكل قاعدة شواذ.

٦) التأقلم البيئى :

مما سبق يتضح أن نباتات الـ C_4 تلائمها البيئة الجافة الشديدة الإضاءة وذات درجة حرارة



(شكل ١٤٥) : العلاقة بين درجة الحرارة ونمو نباتات ك٣ ، ك٤

مرتفعة وقليلة الماء، والعكس صحيح فى حالة نباتات الـ C_3.

أى أن كثير من نباتات الـ dry arid habitat ، أى أنها يمكن أن تتأقلم مع الظروف القاحلة السابق شرحها. ولكن العكس صحيح أيضا أى أن نباتات الـ C_4 يلائمها الظروف العادية ولكنها تتأقلم مع الظروف الجفافية.

والعكس صحيح فى حالة نباتات الـ C_3 من حيث الإضاءة حيث أنها يمكن أن تتأقلم تماما وبسرعة مع ظروف الإضاءة المنخفضة والتى لا توجد اطلاقا فى الأراضى القاحلة والأراضى الجافة حيث الشمس الساطعة الشديدة. والعكس صحيح فى نباتات الـ C_4 ، حيث أن تأقلمها ضعيف مع شدة الإضاءة المنخفضة.

٧) الإنتـــــاجية :

أهم عامل فى الزراعة وفى تقدم الأمم وفى اقتصاديات الأمم هو زراعة المحاصيل، أى زيادة الإنتاجية.

وكما سبق القول فإن الخطأ كبير إذا ما قورنت الإنتاجية فى نباتات الـ C_3 ونباتات الـ C_4 فكلاهما ذى إنتاج عالى وخاصة فى ظروف بيئية معتدلة.

ومثال ذلك كما فى الجدول (جدول ٢١).

(جدول ٢١) : نوع النبات ك٣ أو ك٤ والإنتاجية

النبـــــات	النـــــــوع	الإنتاجية جم / م٢ فى اليوم
عباد الشمس	C_3	٦٨
حشيشة الفيل	C_4	٦٠
لقمـــــح	C_3	٥٧
الـــــذرة	C_4	٥٢
قصب السكر	C_4	٣٨
البـــطاطس	C_3	٣٧
البنـــــجر	C_3	٣١
فـول الصويا	C_3	١٧

من ذلك يتضح أن تفاوت الإنتاجية بين المحاصيل نتيجة لنوع المحصول وليست للـ C_3 أو plants C_4، حيث أن بعض نباتات الـ C_3 عالية الإنتاج مثال عباد الشمس، وبعض نباتات الـC_4 عالية الانتاج مثل حشيشة الفيل، وبعض نباتات الـ C_3 عالية إلى متوسطة الإنتاج مثل القمح، وبعض نباتات الـ C_4 عالية إلى متوسطة الإنتاج مثل الذرة الشامية وبعض النباتات متوسطة الإنتاج منها نباتات الـ C_4 كما فى القصب، ومنها نباتات الـ C_3 كما فى البطاطس.

ولكن العامل المحدد هو الظروف البيئية الأخرى فى غير الظروف البيئية العادية.

ويلاحظ أن عامل هام فى جميع هذه الحالات هو مكان الـ PEP carboxylase، وإلى

الجاذبية العالية لـ CO_2 ، وإلى الجاذبية المعتدلة للـ ribulosediphosphate .

والجاذبية للـ ribulosediphosphate ولـ CO_2 واحدة فى نباتات الـ C_3 ، ونباتات الـ C_4 ، أى أن نشاط هذا الإنزيم واحد فى نباتات الـ C_3 ، والـ C_4 .

ولذلك فإن من الأهمية بمكان الاهتمام بصفات نباتات الـ C_4 وخاصة فى دول الشرق الأوسط والأراضى القاحلة وغيرها من الدول، وهى الدول قليلة الأمطار، ولذلك فمن الأهمية بمكان أنه فى المستقبل يتم العمل بجدية فى نقل صفات نباتات الـ C_4 إلى نباتات الـ C_3 لتلائم ظروف الجفاف والبيئة القاحلة C_4.

وذلك بالإضافة إلى تحسين هذه الصفات وتجسيمها وتكبيرها بدرجة كبيرة فى نباتات الـC_4.

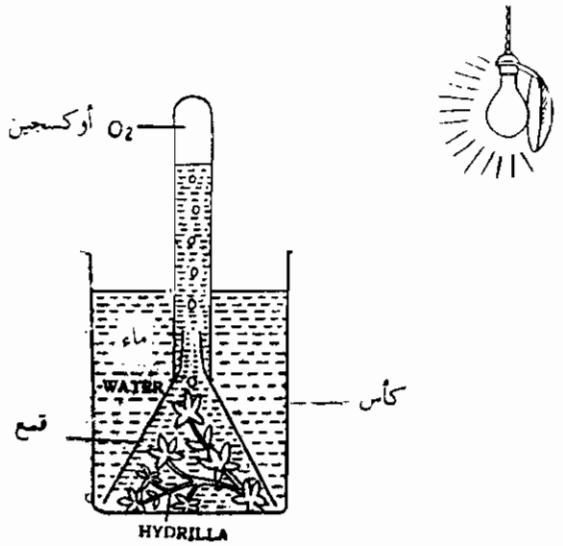
وقد لا يتأتى ذلك بطرق تربية النباتات العادية، وقد يكون الأمل كبير، وليس بالقطع فى هذا الصدد باستخدام البيولوجيا الجزيئية والهندسة الوراثية، وهذا من وجهة النبات، ولكن من الوجهة الأخرى للتغلب على قلة الماء وبالرغم من إنتاج نباتات لا تحتاج لماء كثير، فيجب أيضا تحلية مياة البحر لزيادة مصادر المياة.

إثبات حدوث عملية البناء الضوئى عمليا

توجد طرق عديدة لإثبات ذلك ومنها ما يأتى :

١ – **طريقة مشاهدة فقاعات الأوكسجين المتصاعدة :** حيث يوضع جزء من نبات إلوديا فى كأس به ماء مقطر مذاب به بيكربونات صوديوم لتزويد الماء بكمية كافية من ثانى أكسيد الكربون. تملأ أنبوبة إختبار بالماء المقطر وتنكس فوق ساق القمع. ثم تترك التجربة فى الضوء العادى. يلاحظ تصاعد غاز على هيئة فقاقيع من ساق نبات الألوديا خلال ساق القمع ويتجمع فى أعلى أنبوبة الإختبار وبالكشف عن هذا الغاز بشظية مشتعلة يتضح أنه غاز الأوكسجين حيث أن الشظية تزداد إشتعالا (شكل ١٤٦).

٢ – **طريقة الاختبار باليود :** كان العالم الألمانى ساكس Sachs عام ١٨٨٠ أول من أوضح أن النشا يتكون فى الأوراق الخضراء بعد تعريضها للضوء فى النباتات ذات الفلقتين، وذلك لأن السكر الناتج من عملية البناء الضوئى فيها يتحول إلى نشا فى البلاستيدات الخضراء وبما أن النشا يتلون باللون الأزرق عند إضافة محلول اليود إليه، فقد أستخدمت هذه الطريقة للكشف عن



(شكل ١٤٦) : خروج فقاعات الأوكسجين أثناء عملية البناء الضوئى فى نبات *Hydrilla*

تكوين النشا فى الأوراق، وفى دراسة تأثير العوامل المختلفة على سرعة العملية.

وفى جميع هذه التجارب يتم إستخلاص الكلوروفيل بالكحول المغلى وحتى تصبح الورقة خالية من أى كلوروفيل ثم تغمر فى محلول اليود فإن الأجزاء التى تقوم بعملية البناء الضوئى تصبح زرقاء.

طرق تقدير سرعة عملية البناء الضوئى :

طرق تقدير سرعة عملية البناء الضوئى بدقة، فتعتمد على قياس سرعة تبادل الغازات بين الأنسجة، والجو المحيط بها، أى على قياس سرعة امتصاص ك أ٢ ، أو تصاعد أ٢ . والطريقة الأولى أكثر دقة من الثانية؛ ذلك لأن نسبة ثانى أكسيد الكربون فى الهواء الجوى ضئيلة جدا (٠,٠٣ ٪) فإذا امتص النبات أى كمية منها، تغيرت هذه النسبة تغيرا كبيرا. ونظرا لسهولة التقدير الكمى لغاز ثانى أكسيد الكربون، يمكن حساب ما يمتصه النبات منه بدقة. أما الأكسجين فنسبته عالية فى

الجاذبية العالية لـ CO_2، وإلى الجاذبية المعتدلة للـ ribulosediphosphate .

والجاذبية للـ ribulosediphosphate ولـ CO_2 واحدة فى نباتات الـ C_3 ، ونباتات الـ C_4 ، أى أن نشاط هذا الإنزيم واحد فى نباتات الـ C_3 ، والـ C_4 .

ولذلك فإن من الأهمية بمكان الاهتمام بصفات نباتات الـ C_4 وخاصة فى دول الشرق الأوسط والأراضى القاحلة وغيرها من الدول، وهى الدول قليلة الأمطار، ولذلك فمن الأهمية بمكان أنه فى المستقبل يتم العمل بجدية فى نقل صفات نباتات الـ C_4 إلى نباتات الـ C_3 لتلائم ظروف الجفاف والبيئة القاحلة C_4.

وذلك بالإضافة إلى تحسين هذه الصفات وتجسيمها وتكبيرها بدرجة كبيرة فى نباتات الـC_4.

وقد لا يتأتى ذلك بطرق تربية النباتات العادية، وقد يكون الأمل كبير، وليس بالقطع فى هذا الصدد باستخدام البيولوجيا الجزيئية والهندسة الوراثية، وهذا من وجهة النبات، ولكن من الوجهة الأخرى للتغلب على قلة الماء وبالرغم من إنتاج نباتات لا تحتاج لماء كثير، فيجب أيضا تحلية مياة البحر لزيادة مصادر المياة.

إثبات حدوث عملية البناء الضوئى عمليا

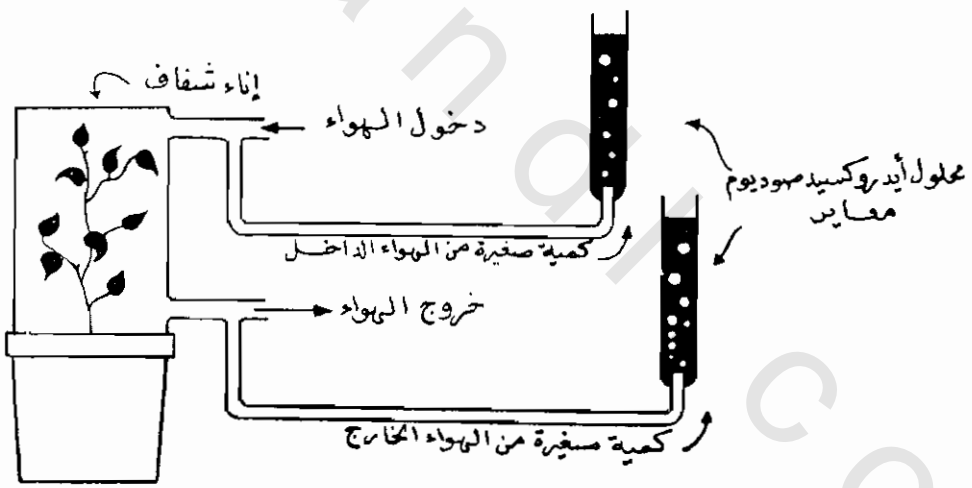
توجد طرق عديدة لإثبات ذلك ومنها ما يأتى :

١ – **طريقة مشاهدة فقاعات الأوكسجين المتصاعدة :** حيث يوضع جزء من نبات إلوديا فى كأس به ماء مقطر مذاب به بيكربونات صوديوم لتزويد الماء بكمية كافية من ثانى أكسيد الكربون. تملأ أنبوبة إختبار بالماء المقطر وتنكس فوق ساق القمع. ثم تترك التجربة فى الضوء العادى. يلاحظ تصاعد غاز على هيئة فقاقيع من ساق نبات الألوديا خلال ساق القمع ويتجمع فى أعلى أنبوبة الإختبار وبالكشف عن هذا الغاز بشظية مشتعلة يتضح أنه غاز الأوكسجين حيث أن الشظية تزداد إشتعالا (شكل ١٤٦).

٢ – **طريقة الاختبار باليود :** كان العالم الألمانى ساكس Sachs عام ١٨٨٠ أول من أوضح أن النشا يتكون فى الأوراق الخضراء بعد تعريضها للضوء فى النباتات ذات الفلقتين، وذلك لأن السكر الناتج من عملية البناء الضوئى فيها يتحول إلى نشا فى البلاستيدات الخضراء وبما أن النشا يتلون باللون الأزرق عند إضافة محلول اليود إليه، فقد أستخدمت هذه الطريقة للكشف عن

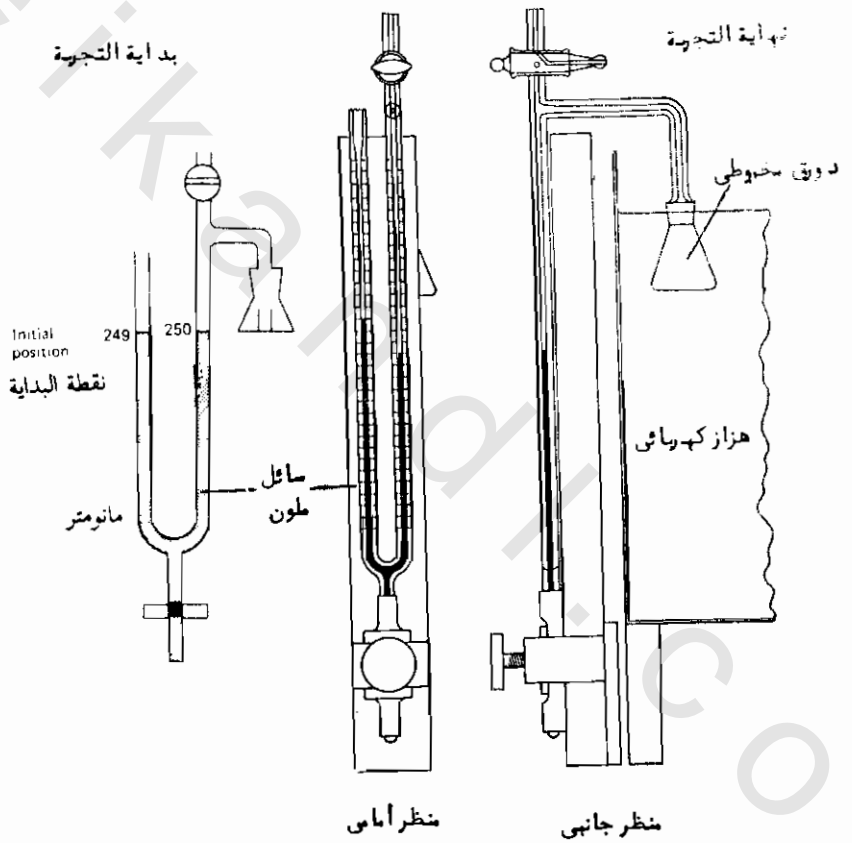
وبالرغم من ذلك تعتبر هذه الطريقة مناسبة لتقدير سرعة البناء الضوئى فى التجارب قصيرة الأمد . تعتبر هذه الطريقة عامة غير دقيقة لهذا الغرض.

٢ – طريقة تيار الهواء المستمر : تعتمد هذه الطريقة على تعيين التغير فى نسبة غاز ك أ٢ فى تيار الهواء، يكرر على نبات كامل، أو على جزء منه، محفوظ فى إناء شفاف محكم، يسمح بتعرض النبات للضوء (شكل ١٤٨) . ولتقدير سرعة امتصاص ك أ٢ بهذه الطريقة يمرر حجم معين من الهواء فى أنابيب امتصاص، تحتوى على كمية معلومة من محلول الصودا الكاوية المعايرة، فيعادل ك أ٢ جزءا من الصودا الكاوية، وبمعايرة الباقى منها فى المحلول بواسطة حامض يد كل معاير، يمكن تقدير نسبة غاز ك أ٢ فى الهواء قبل بدء التجربة. وبمثل هذه الطريقة يمكن تقدير نسبة ك أ٢ فى تيار الهواء بعد إمراره على النبات فترة معينة. وبذلك يكون التغير فى نسبة غاز ك أ٢ فى الهواء عبارة عن الفرق بين تركيزه فيه قبل التجربة وبعدها. وبمعرفة سرعة تيار الهواء، ومدة التجربة يمكن تقدير سرعة امتصاص النبات لثانى أكسيد الكربون. ويمكن تقدير التغير فى تركيز ك أ ٢ فى الهواء بطرق أخرى عديدة.



(شكل ١٤٨) : رسم تخطيطى لجهاز قياس سرعة البناء الضوئى بطريقة تيار الهواء المستمر

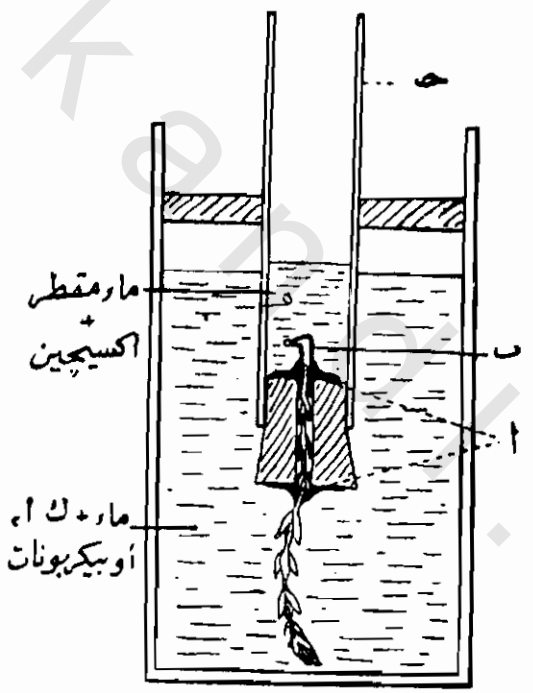
٣ – **الطريقة المانومترية** : استعملت الطحالب الخضراء وحيدة الخلية، وخصوصا طحلب كلوريلا بكثرة فى دراسة عملية البناء الضوئى. ويرجع ذلك إلى إمكان إنمائها تحت ظروف محددة، وإلى سهولة تقسيم مزرعتها إلى عينات عديدة متجانسة. ولتقدير سرعة تبادل الغازات فى هذه الحالة، توضع العينة النباتية فى محلول غذائى فى قنينة صغيرة محكمة الإقفال، بها حجم محدود من الهواء، وتتصل بمانومتر مناسب، ويزود ماء المحلول الغذائى عادة بكمية ضئيلة من بيكربونات الصوديوم كمصدر لثانى أكسيد الكربون للنبات. فعندما يحدث بناء ضوئى يتصاعد بعض غاز الأكسجين، فيرفع من قيمة ضغط هواء القنينة، ويسجل المانومتر هذه الزيادة ويمكن بعد ذلك حساب حجم الأكسجين المتصاعد باستعمال معادلات رياضية خاصة . ويبين (شكل١٤٩)



(شكل ١٤٩) : وحدة من جهاز فاربورج المستعمل فى قياس سرعة البناء الضوئى وسرعة التنفس

وحدة من الجهاز الذى يستعمل لهذا الغرض ويسمى جهاز فاربورج Warburg . وسنعود لشرح هذا الجهاز فى الباب التالى.

٤ – **طريقة عدد فقاعات الأكسجين المتصاعدة** : وتستعمل لتقدير سرعة عملية البناء الضوئى فى النباتات المائية، مثل إلوديا، ونخشوش الحوت. وقد ابتكر Wilmott هذه الطريقة عام ١٨٦٤ . وهى تعتمد على عد فقاعات الغاز التى تتصاعد فى وحدة الزمن من السطح المقطوع لساق نبات مائى مغمور بالماء، وتحت ظروف مناسبة من الضوء والحرارة، وغير ذلك . ونظرا لأن حجم فقاعات الغاز المتصاعد يتوقف على اتساع المسافات البينية فى أنسجة النباتات المختلفة، وعلى التوتر السطحى للمحلول المحيط بالنبات، فقد استعمل عام ١٩٢١ جهازا بسيطا (شكل ١٥٠)

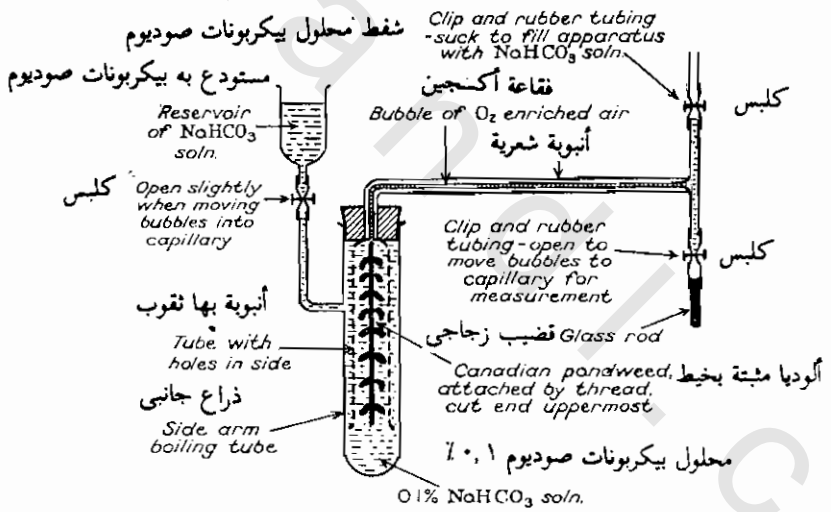


(شكل ١٥٠) : جهاز ويلموت لقياس سرعة البناء الضوئى

أمكن بواسطته التغلب على هذه الصعوبات. فقد ثبت الطرف المقطوع من ساق النبات فى أنبوبة زجاجية مناسبة مثبتة فى سدادة «أ» تنتهى بأنبوبة شعرية قصيرة «ب» وبذلك أصبح حجم فقاعات الغاز المتصاعدة من فتحتها متساويا. ثم أحاط الأنبوبة الشعرية بأنبوبة واسعة «جـ» بها ماء مقطر ، مشبع بالأكسجين لتثبيت التوتر السطحى للوسط الذى تتصاعد فيه الفقاعات. يوضع هذا التركيب جميعه فى كأس بحيث يكون النبات مغمورا فى ماء، يحتوى على ثانى أكسيد الكربون، أو بيكربونات الصوديوم، فعندما يعرض الجهاز للضوء والحرارة المناسبة، تتصاعد فقاعات صغيرة متساوية من نهاية الأنبوبة الشعرية «ب» وتكون سرعة تصاعد هذه الفقاعات متناسبة مع سرعة البناء الضوئى.

٥- طريقة قياس حجم فقاعة الأوكسجين :

وهذه الطريقة إخترعها Audus وقام بعمل تصميم لجهاز زجاجى معين (شكل ١٥١).



(شكل ١٥١) : جهاز لقياس سرعة البناء الضوئى بحجم الفقاعة.

حيث يوضع نبات مائى مثل الألوديا داخل أنبوبة زجاجية مثقبة وهذه توضع فى أنبوبة إختبار كبيرة نسبيا وهذه متصلة بمستودع به محلول صودا كاوية مخفف جدا ويوجد كلبس للتحكم فى كمية محلول الصودا الكاوية الموجودة فى الأنبوبة. تتصل الأنبوبة المثقوبة بواسطة أنبوبة شعرية تخرج من غطاء الأنبوبة وتتصل بأنبوبة رأسية تشبه السحاحة لها مشبك علوى وسفلى وبها أيضا محلول صودا كاوية. يتم تثبيت نبات الألوديا بخيط بفم أو فتحة الأنبوبة المثقوبة عند إتصالها مباشرة بالأنبوبة الشعرية. يتم ملأ الأنبوبة المحيطة بنبات الألوديا بمحلول صودا كاوية عن طريق المستودع بفتح المشبك وهكذا يتم ملأ الجهاز بمحلول مخفف من صودا كاوية وسحب المحلول من أنبوبة السحاحة بالشفط ليتم ملأ الجهاز بالمحلول. ثم ترك الجهاز فى الضوء فتتصاعد فقاعات الأوكسجين خلال الأنبوبة الشعرية وتتكون فقاعة أكسجين كبيرة فى الأنبوبة الشعرية كلما زاد حجم الفقاعة كلما زادت سرعة عملية البناء الضوئى أى كلما زاد طول الفقاعة كلما زادت سرعة عملية البناء الضوئى.

وجدير بالملاحظة أن جميع طرق تعيين سرعة البناء الضوئى المذكورة لا تعطى قيمة حقيقية لسرعة العملية، بل تعطى قيمة ظاهرية لها؛ ذلك لأن جزءا من الأكسجين المتصاعد يستعمل فى نفس الوقت فى التنفس، كما أن جزءا من ك أ ٢ المتصاعد من عملية التنفس يستعمل فى نفس الوقت فى البناء الضوئى، ونظرا لأن سرعة التنفس فى الظلام تساوى سرعة تنفس نفس الخلايا فى الضوء، وتحت نفس الظروف فإن السرعة الحقيقية لعملية البناء الضوئى تكون مساوية للسرعة الظاهرية لها مضافا إليها سرعة التنفس. ولذلك يلزم عند تقدير سرعة البناء الضوئى أن تقدر سرعة التنفس فى الظلام، ثم تعرض الخلايا بعد ذلك للضوء لتقدير سرعة البناء الظاهرية، وتكون سرعة البناء الضوئى الحقيقية مساوية لمجموع القيمتين.

تأثير العوامل البيئية على البناء الضوئى :

تعتبر عملية البناء الضوئى عملية طبيعية جزئيا وعملية كيماوية جزئيا أيضا وهى عامة عملية فيزيوحيوية كيموحيوية تتأثر بعديد من العوامل البيئية وأهمها ما يأتى : -

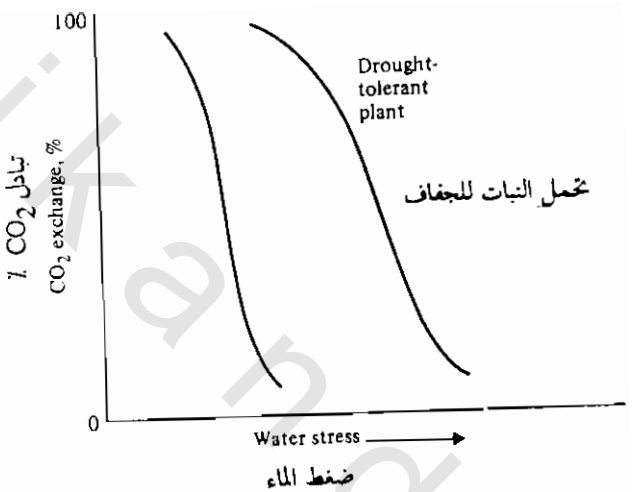
١ - الضوء : تزداد سرعة عملية البناء الضوئى بزيادة شدة الإضاءة وذلك حتى حد معين يسمى درجة التشبع أو حد التشبع بالضوء light saturation بين ٢٠ - ٣٠٪ من الدرجة القصوى لشدة الإضاءة. ولكن بعض النباتات مثل أنواع النباتات ك٤ فإنه فى وجود تركيز كاف من ثانى أوكسيد الكربون فإنها تستجيب لزيادة السرعة فى وجود شدة إضاءة أعلى من الدرجة

القصوى لشدة الإضاءة full sunlight .

٢ – **درجة الحرارة** : لها تأثيرات كثيرة على عمليات عديدة فى النبات مثال ذلك أن فتح وغلق الثغور حساس لدرجة الحرارة وأنه فى درجات الحرارة المرتفعة والمنخفضة يمكن أن تقفل الثغور. قفل الثغور فى درجة الحرارة المنخفضة يكون نتيجة للتأثير المباشر على الأنزيمات ونقل العناصر والماء والغذاء وقد يكون ذلك إحتمال. أما قفل الثغور فى درجة الحرارة المرتفعة يكون نتيجة لنقص الماء حيث أن الخلايا الحارسة تصبح مرتخية وتقفل الثغور. وهكذا فإن درجة الحرارة يمكن أن تشارك فى التأثير على عمليات أخرى تتداخل مع البناء الضوئى مثل التنفس والتنفس الضوئى. عامة فإن درجة الحرارة تؤثر على عملية البناء الضوئى وتزداد بزيادة درجة الحرارة لحد معين وهو الحد الأمثل لدرجة الحرارة ثم تقل سرعة العملية بزيادة درجة الحرارة عن ذلك وعامة فإن درجة الحرارة المثلى لعملية البناء الضوئى فى غالبية النباتات هى بين ٢٥ – ٣٠ درجة مئوية. وعامة فالنباتات فى المناطق القاحلة لها درجات حرارة مثل أعلى بكثير أو قليل من ذلك.

٣ – **المـــاء** : تقل سرعة عملية البناء الضوئى عندما تكون النباتات معرضة لضغوط مائية. وأيضا الماء يؤثر على عمليات كثيرة جدا فى النبات يمكن أن تتداخل فى تأثيرها مع عمليات البناء الضوئى . ومثال ذلك أن قلة الماء تسبب قفل الثغور وبذلك يقل إنسياب ثانى أوكسيد الكربون إلى داخل الورقة عبر الثغور فيقل سرعة عملية البناء الضوئى . النباتات المتحملة للجفاف والنباتات العادية تتأثران تماما وبنفس المنحنى ولكن الأولى تتحمل الجفاف بدرجة أكبر (شكل ١٥٢).

٤ – **ثانى أوكسيد الكربون** : أساسى فى عملية البناء الضوئى وهو يوجد فى الجو بتركيز حوالى ٠,٠٣ ٪ ولكن بزيادة هذا التركيز يمكن أن تزداد سرعة عملية البناء الضوئى حتى حد معين يختلف بإختلاف النباتات وهو عادة ٠,٣ ٪ أو أقل وفى هذا المجال تستجيب النباتات ك ٤ بدرجة أكبر أى بسرعة أكبر عنه فى نباتات ك ٣.



(شكل ١٥٢) : العلاقة بين تحمل النباتات للجفاف وسرعة عملية البناء الضوئى

الفصل الثانى

-التحول الغذائى الحامضى فى نباتات العائلة الكراسيوليه

Crassulacean acid metabolism (CAM)

التحول الغذائى الحامضى الكراسيولى

أساسيات وخصائص الـ CAM :

تتميز نباتات الـ CAM بثلاثة مميزات رئيسية فى التحول الغذائى وما يتعلق به من تراكيب معينة فى النبات ويمكن تلخيصها فى ٣ مميزات، وهى كما يأتى :

١) يتميز الجهاز التمثيلى والخلايا التمثيلية، أى الخلايا التى تحتوى على بلاستيدات خضراء وتقوم بعملية البناء الضوئى، بأنها تقوم بتجميع الـ malic acid ليلا، أى أنه يزداد تركيز هذا الحامض أثناء الليل تدريجيا، والعكس صحيح أثناء النهار حيث يقل تركيزه تدريجيا، ولذلك يكون تركيز هذا الحامض أكبر ما يمكن قبل الفجر، ويكون تركيزه معدوم تقريبا أو نادر عند غروب الشمس، وهكذا تتكرر هذه الحالة يوميا بانتظام على مدار الليل والنهار، وهكذا تتكرر يوميا بنفس النمط.

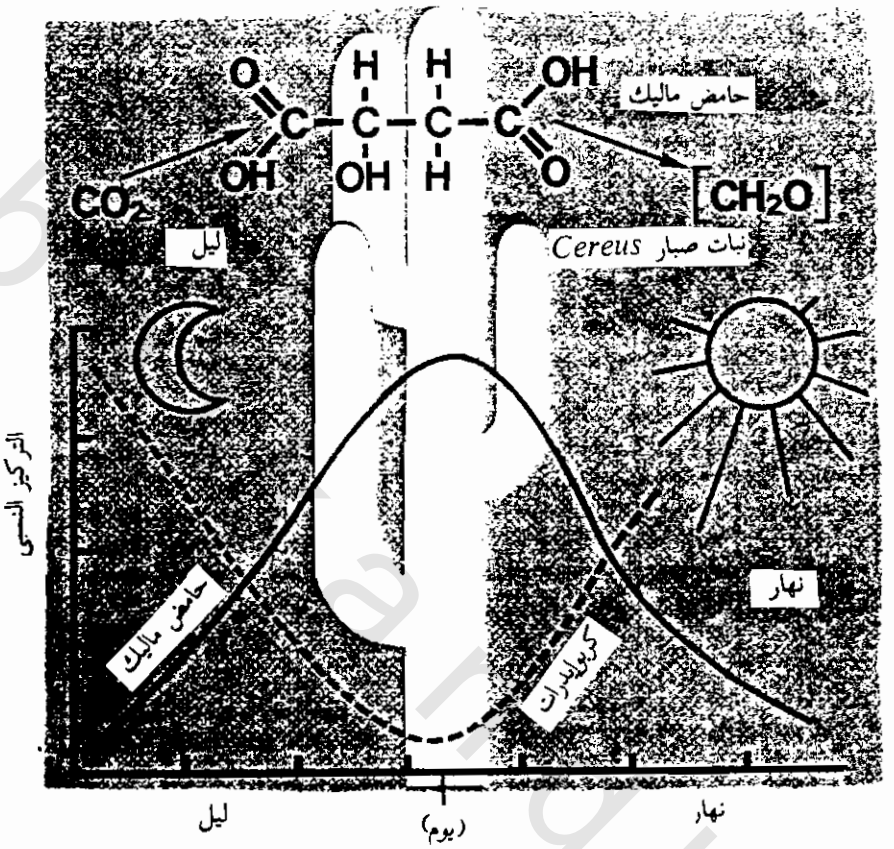
٢) وجد أن الحالة عكسية بالنسبة للمواد الكربوهيدراتية، ومنها النشا حيث أن تركيز هذه المركبات يقل فى أثناء الليل ويقل تدريجيا أيضا فى أثناء الليل، والعكس صحيح يزداد تركيز هذه المواد تدريجيا أثناء النهار.

ومعنى ذلك أنه يوجد حالة عكسية بين تركيز حامض الماليك وتركيز المواد الكربوهيدراتية، حيث أن أحدهما يزيد والآخر يقل فى الليل، والعكس فى النهار.

ومما هو جدير بالذكر أن هذا التكرار يحدث فى المواد الكربوهيدراتية من حيث انخفاض التركيز ليلا وزيادة التركيز نهارا يتم على مدار اليوم، وتتكرر هذه الحالة يوميا بنظام ثابت (شكل ١٥٣).

٣) تتميز هذه النباتات بميزة فريدة وهى على العكس من النباتات العادية تماما، حيث أن الثغور تفتح ليلا وتغلق نهارا، وهو على العكس تماما من النباتات الأخرى.

وتبعا لذلك فان هذه النباتات تأخذ CO_2 بكميات كبيرة فى أثناء الليل نتيجة لفتح الثغور،



(شكل ١٥٣) : التحول فى تركيز الكربوهيدرات وحامض الماليك على مدار النهار والليل فى أيام متعاقبة فى نباتات CAM

ولا تأخذ CO_2 فى أثناء النهارحيث أن الثغور مغلقة.

وبالرغم من ذلك فإن هذه النباتات تقوم بعملية البناء الضوئى حيث أنه من المعروف لحدوث عملية البناء الضوئى هو توفر CO_2 أثناء النهار فى وجود البلاستيدات الخضراء والضوء. وهى الحالة العادية والمعروفة كقاعدة عامة لعملية البناء الضوئى، حيث أنه لابد من توفر النبات الأخضر والإضاءة وCO_2.

وحيث أن هذه العملية تتكرر بانتظام على مدار اليوم ويوميا فإنها تعرف باسم Diurnal Rhythm وذلك فى المراجع الألمانية.

أما فى المراجع الإنجليزية فأنها تذكر على أنها الـ CAM واشتق الأسم الإنجليزى حيث أن هذه الدورة لوحظت فى البداية فى نباتات العائلة Crassulaceae وشوهد فيها تراكم الأحماض.

مقدمة تاريخية عن CAM :

كان أول ذكر لهذه العملية هو إكتشاف De Saussure سنة١٨٠٤ حيث وجد أن الأجزاء المفصلية stem joints فى التين الشوكى *Opuntia* لها القدرة على إزالة ك أ ٢ من الجو أثناء الليل. أثبت Heyne سنة ١٨١٥ أن الأحماض العضوية تتجمع فى أوراق *Bryophyllum calycinum* أثناء الليل. لاحظ Link سنة ١٨٨٤ أن يوجد تذبذب فى تركيز الأحماض فى *Bryophyllum* . أثبت Liebig سنة ١٨٦٥ أنه يوجد تذبذب عكسى فى تركيز المركبات الكربوإيدراتية والأحماض فى أثناء الليل والنهار فى النباتات العصارية. كما أثبت Mayer سنة ١٨٨٧ أن الأحماض العضوية المنتجة ليلا تتحول إلى مركبات كربوإيدراتية فى فترة الضوء التالية.

قام كل من Richards سنة ١٩١٥ ، Bennet - Clark سنة ١٩٣٣ ، Wolf سنة ١٩٣٧ وآخرون مثل Beevers and Ranson و Thomas و Vickery و Pucher بإثبات العلاقة بين تثبيت ك أ ٢ فى أثناء الليل وتكوين الأحماض العضوية وتخليقها فى النباتات العصارية. وعامة فإنه فى الفترة حتى سنة ١٩٥٠ كان من الواضح أن الأحماض العضوية والتى تتكون وتتجمع فى أثناء الليل ويسمى ذلك بـ acidification بعد هذه الأثناء تتحول إلى المركبات الكربوإيدراتية مثل النشا فى فترة الضوء التالية وتسمى deacidification period فترة إنعكاس الحموضة.

العائلات والفصائل النباتية التى تحدث فيها هذه الدورة :

توجد هذه الدورة على الأقل فى ١٨ عائلة من النباتات الزهرية وموزعة فى ١٠٩ جنس، ٣٠٠ نوع من النباتات الزهرية. وأهم هذه العائلات التى توجد فيها هذه الدورة هى.

Cactaceae , Crassulaceae , Euphorbiaceae , Aizoazeae , Liliaceae, Agavaceae . لا يوجد أى علاقة تربط هذه العائلات.

وبعض النباتات العوالق epiphytes فى العائلتين Orchidaceae , Bromeliaceae لايوجد أى علاقة تربط هذه العائلات.

ويوجد عائلات فيها عدد قليل من النباتات مثل, Asteraceae , Geraniaceae Vitaçeae, Portulacaceae , Labiatae , Cucurbitaceae , Dideraceae , Oxalidaceae , Asclepiadaceae , Piperaceae.

ومرة أخرى لا توجد صفة مميزة تجمع هذه العائلات. ولكن وجد أن هذه النباتات ولو كان منشأها من عائلات من المنطقة الأستوائية أو تحت الإستوائية tropical or subtropical فإن كثير منها قد غزى المناطق القاحلة الصحراوية arid regions أو المناطق الجافة locally dry niches وأن بعض هذه النباتات يتحمل الحالة الصحراوية والجفاف بدرجة شديدة حتى أنه ينمو فى الشقوق الموجودة بين الصخور مثل نبات *Dudleya*.

توجد هذه الدورة فى بعض النباتات غير الزهرية فتوجد فى معراة البذور فى الرتبة Gnetales فى نبات *Welwitschia mirabilis* وهو النبات الوحيد فى معراة البذور الذى توجد فيه هذه الصفة.

يوجد أيضا بعض النباتات السرخسية مثل *Pyrrosia longifolia , Drymoglossum piloselboides* .

مورفولوجيا وتشريح نباتات "CAM"

من المعروف أن نباتات CAM تتميز بالعصارية succulence ولكن هذا لا يعنى أن جميع النباتات العصارية تعتبر succulence. CAM فيها ليس لها علاقة بتقسيم النبات أى أنها ليست محددة فى عائلات معينة بل أنها موزعة على عائلات مختلفة.

مميزات الحالة العصارية Succulence :

من الناحية المورفولوجية :

(١) تحتوى على نسيج للماء حجمه كبير نسبيا لتخزين كمية كبيرة من الماء ولذلك فأنه عادة يكون شكل الورقة بيضاوى أو شبه بيضاوى أو مستدير أو يقارب ذلك وعادة لا يكون مسطح كما فى الأوراق العادية ومن المعروف أن هذه الحالة هى عبارة عن حالة تأقلم بيئى حيث أن الماء

قليل فى البيئة أو أن الماء قد تجده متيسر للنبات ولكن النبات لا يمكنه امتصاصه ومثال ذلك نباتات العوالق وهنا نجد أن النبات يختزن الماء لكى يستعمله فى أوقات يتعذر فيها الحصول على الماء.

(٢) فى حالة succulence يمكن أن تكون الأوراق عصارية أو الساق عصارية ولكن نادرا ما تكون الجذور عصارية، ونباتات CAM أما أن تكون عصارية ورقية أو عصارية ساقية ولا يوجد أى مثال لحالة عصارية جذرية، والأنسجة التى لها القدرة على تخزين الماء تسمى water tissues وتبعاً لتقسيم Haberlandt 1918 تقسم الأنسجة المائية إلى : -

١ - الأنسجة المائية الخارجية External water tissues.

٢ - الأنسجة المائية الداخلية Internal water tissues .

من الناحية التشريحية : -

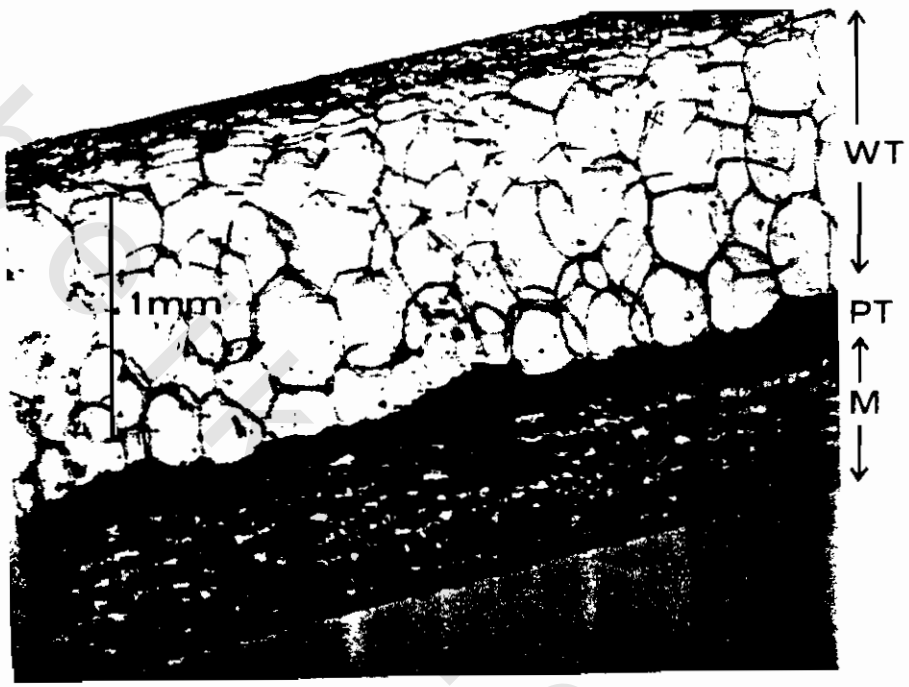
(١) الأنسجة المائية الخارجية : (External water tissues)

وفيها تحدث تحورات فى خلايا البشرة أو تحت البشرة حيث نجد عادة أكثر من صف من الخلايا تصبح خلاياها كبيرة الحجم متضخمة لتخزين الماء وعادة هذه الخلايا خالية من البلاستيدات الخضراء أو بها قليلا من البلاستيدات الخضراء ومن ذلك أمثلة كثيرة ومنها أنواع جنس *Pepromia*. ومثال ذلك النوع *Peperomia obtusifolia*.

ومن هذا القطاع العرضى لجزء من ورقة نبات *Pepromia* (شكل ١٥٤) يتضح أنه توجد تحورات فى البشرة وتحت البشرة لتتكون خلايا كبيرة وظيفتها تخزين الماء أما الخلايا فى الميزوفيل فأنها تكون صغيرة الحجم وبها بلاستيدات خضراء جزء منها لا يكون النشا ولكن الجزء الأكبر به بلاستيدات تكون النشا. يوجد نسيج تخزين الماء ويوجد أسفله خلايا نسيج عادى به بلاستيدات خضراء ولا تكون هذه البلاستيدات النشا، ويوجد أسفل ذلك نسيج ميزوفيل به بلاستيدات خضراء ويتكون بها حبيبات النشا.

(٢) الأنسجة المائية الداخلية : (Internal water tissues)

وفى هذه الحالة توجد خلايا بارانشيمية توجد فى داخل الورقة أو الساق وعادة توجد فى القشرة أو النخاع وفى حالة الأوراق العصارية نجد أن الخلايا المخزنة للماء هى خلايا ميزوفيل الورقة أما فى حالة الساق العصارية فان القشرة والنخاع أو كلاهما يعتبر نسيج مخزن للماء وفى حالة الأنسجة المخزنة للماء الداخلية جدا فأنه يعتقد أنها تكون عديمة البلاستيدات الخضراء وذلك فى كل من الساق والورقة ومثال ذلك نبات *Zygophyllum simplex* (شكل ١٥٥). حيث



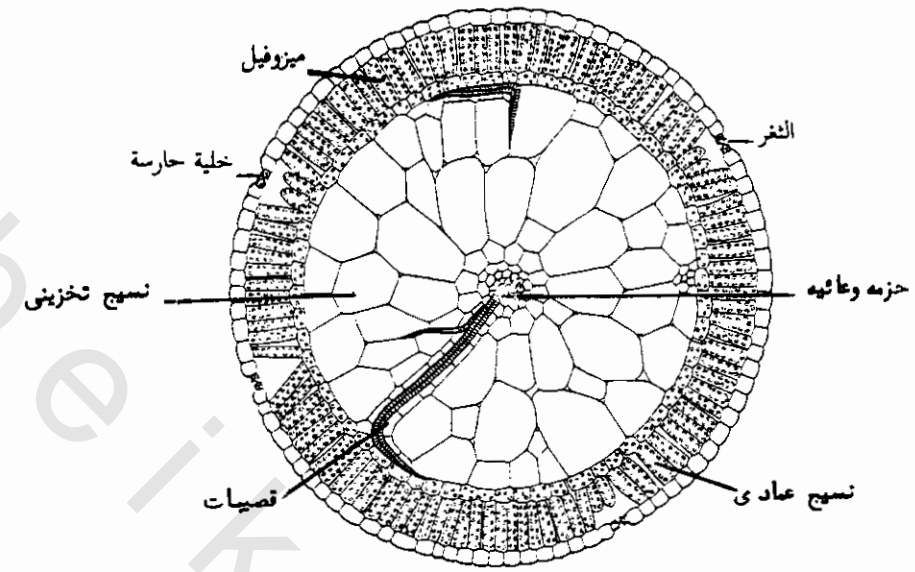
(شكل ١٥٤) : أنسجة تخزين الماء الخارجية فى ورقة نبات *Peperomia* .

WT = أنسجة تخزين

PT = نسيج عمادى ، بلاستيدات دون نشا.

M = ميزوفيل به بلاستيدات بها نشا.

يختزن الماء فى الورقة. وبعمل قطاع عرضى فى ورقة هذا النبات فأنه توجد خلايا البشرة ثم يوجد أسفلها خلايا النسيج العمادى ويوجد فى مركز الورقة خلايا كبيرة خالية من البلاستيدات لتخزين الماء، ويتضح من ذلك أن النسيج التمثيلى هنا يختلف عن السابق والذى يخزن الماء حيث



(شكل ١٥٥) : قطاع عرضى فى ورقة نبات الرطريط *Zygophyllum* .

يوجد بالداخل ويحيط به نسيج تمثيلى. ويوجد فى حالة هذه الورقة قصيبات تصل الحزمة المركزية بخلايا النسيج العمادى. حيث يوجد فى مركز القطاع حزمة وعائية صغيرة.

تقدير درجة العصارية : (Succulence)

تعكس العصارية فى النبات إختزال السطح بدرجة كبيرة بالمقارنة بحجم العضو النباتى لتقليل فقد الماء.

يتم ذلك بمعادلات معينة أهمها ما يأتى :

(١) مساحة السطح

$$\text{Surface expansion} = \frac{\text{surface } (cm^2)}{\text{weight (mg)}}$$

(٢) درجة العصارية degree of succulence ويرمز لها بالرمز S حيث :

$$S = \frac{\text{saturating water content (g)}}{\text{surface } (dm^2)}$$

وبتطبيق هذه المعادلات يتضح أن "S" فى النهايات العصارية تتراوح ما بين ٥,١ – ١٤,٩ جرام / (dm^2) .ديسمتر مربع أقل من ذلك يكون غير عصارى ، أما الغير عصارية ٠,١ – ١,٢ جرام/ ديسمتر مربع ($0.1 - 1.2\ g\ dm^2$) عادة.

أى أن S تزيد فى النباتات العصارية عنه فى النباتات غير العصارية.

حدوث الـ CAM والعصارية فى النباتات

غير معروف حتى الآن هل كل النباتات العصارية تقوم بهذه العملية أم لا ولكن من المعروف أن بعض منها يقوم بهذه العملية ومما يضاعف من صعوبة تحديد ذلك أنه فى بعض الحالات يتوقف حدوث العملية على الظروف البيئية ففى بعض الظروف البيئية تقوم نباتات معينة بهذه العملية وفى ظروف بيئية أخرى لا تقوم هذه النباتات بعملية CAM وهذا لا يكون بجزم تام لأنه ربما أن بعض النباتات العصارية لم توجد بها حالة CAM فى ظروف معينة عند فحصها ولكن فى ظروف بيئية أخرى تظهر حالة CAM .

وعامة يجب أن تتوافر فى النباتات التى تقوم بعملية CAM شروط هى :

(١) تتراكم كميات من حامض الماليك فى الليل ويجب أن يوجد فى الخلايا تراكيب معينة أو طريقة معينة تحتوى على هذا التركيز المرتفع من حمض الماليك ودون أن يفسد هذا الحامض أو يقتل الخلية وهذا التركيب يتمثل فى وجود فجوة عصارية كبيرة فى الخلايا تختزن حامض الماليك فى صورة محلول مائى.

(٢) البناء الضوئى هو الطريق الأساسى لتحويل واستهلاك حامض الماليك لتحويله لمركبات كربوهيدراتية أثناء هذه الدورة ولذلك لابد من توافر وجود البلاستيدات الخضراء فى الخلية.

(٣) فى داخل الخلية يكون حامض الماليك تكوينه واستهلاكه وتخزينه لابد أن يتم فى أماكن متقاربة بداخل الخلية الواحدة.

"malic acid synthesis; malic acid storage; and malic acid conversion should be localized in close vicinty"

وهذه الحالة تحدث عندما توجد فجوة عصارية كبيرة بالخلية وأيضا بلاستيدات خضراء فى نفس الخلية.

وقد وجد أنه يوجد فعلا ارتباط بين العصارية وحدوث CAM فى النباتات الاتية :

مثال (١) فى حالة معاملة النبات أنه short day فى *Kalanchoe blossfildiana* فتتكون أوراق عصارية وفيهاCAM . وعند معاملة النبات أنه long day فإنه لايظهر حالة CAM.

مثال (٢) وجد فى نبات عصارى وتظهر فيه CAM وذلك *Hoya Carenosa* أما نبات *Hoya bella* فهو غير عصارى ولا يظهر حالة CAM ولذلك فإنه فى داخل الجنس الواحد أنواع CAM وأنواع خلاف ذلك.

مثال (٣) فى نبات *Frera indeca* .

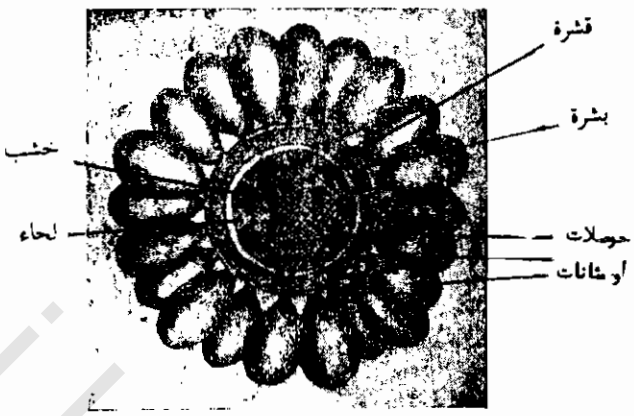
تحدث CAM فى السيقان لأنها عصارية ولكنها لا تحدث فى الأوراق بنفس النبات لأنها غير عصارية ولذلك يختلف حدوث CAM فى النبات الواحد بإختلاف العضو النباتى.

مثال (٤) فى نبات *K. tubiflorae*.

تحدث CAM فى السيقان الورقية المسنة السفلية ولكنها لا تحدث فى نفس النبات فى السيقان الحديثة المتورقة القمية ولكن هذه الأخيرة عندما يكتمل نضجها وتكوينها فأنه يحدث فيها CAM ولا يحدث فى القمة وهكذا. يتضح فى هذه الحالة أن حدوث CAM مرتبط بعمر وسن العضو النباتى .

ومن المعروف لكى تحدث حالة العصارية وعمل هذه الدورة لابد من وجود خلايا ذات فجوات عصارية كبيرة ويوجد بنفس الخلية بلاستيدات خضراء ليحدث فيها هذه الدورة ولذلك فإن النباتات العصارية التى تخزن مائها فى أنسجة بها فجوات عصارية كبيرة ولكن لا تحتوى على بلاستيدات خضراء فأنه لا يمكنها القيام بالـ CAM ومثال ذلك نبات *Pepromia sp* السابق رسم قطاع عرضى فيه.

وأيضا نبات *Zygophyllum* السابق رسم قطاع عرضى فيه حيث أن الخلايا المتخصصة لتخزين الماء ذات الفجوات العصارية الكبيرة خالية من البلاستيدات الخضراء. ومن ذلك فأن هذه النباتات لا تقوم بعملية CAM. ومن أحسن الأمثلة على ذلك نبات حى علم الثلجى *Mesembryanthmum crystallinum* (شكل ١٥٦ ٦). حيث نجد أن خلايا البشرة يخرج منها نتوءات كبيرة فى الحجم حوصلية الشكل ذات فجوة عصارية كبيرة وخالية من من البلاستيدات الخضراء ولكن لا يحدث فيها تجميع حامض الماليك وبالرغم من أن خلايا ميزوفيل هذه الورقة يظهر ذلك تماما – وذلك دليل قاطع على صعوبة انتقال المركبات الخاصة بهذه العملية من خلية لأخرى حيث أن المسافة كبيرة نسبيا فأن حدوث هذه الدورة لابد أن كل خلية



(شكل ١٥٦) : قطاع عرضى فى جزء من ساق نبات حى علم ثلجى

مستقلة بذاتها وفيها الشروط الثلاثة السابقة. وقد يمكن ذلك أيضا فى حالة بعد المسافة خلية أو قليل من الخلايا. حيث أن إنتقال حامض الماليك فى نباتات من خلية إلى أخرى بطيء وغير فعال to slow and ineffective. إذا فى نفس النبات قد يحدث فى أماكن معينة CAM حيث تتوفر الثلاث شروط السابقة بينما تغيب فى أجزاء أخرى ليس بها تلك الشروط.

مثال آخر : فى نبات *Aloe arborescense*

نجد أنه فى الأجزاء الخضراء الخارجية تحدث CAM ويتكون حامض الماليك أما فى الأنسجة الداخلية لنفس الورقة لا يحدث فيها CAM لأنها خالية من الكلوروفيل وكما سبق القول فإن عملية الإنتقال للمركبات التى تحدث عملية CAM وانزيماتها من الصعب انتقالها لمسافات كبيرة من خلية لأخرى ولكن من السهل جدا انتقالها وحدوثها فى داخل الخلية الواحدة ولذلك فأنه يحدث تخليق لحامض الماليك ويحدث له انتقال وتجميع فى الفجوات العصارية الكبيرة ثم يحدث له تحول فى البلاستيدات الخضراء وذلك فى داخل الخلية الواحدة فى الأجزاء الخضراء الخارجية ولا يحدث فى الأنسجة الداخلية.

ومن المعروف أن النباتات التى يتكون فيها حامض الماليك ويتجمع فيها الحامض فى خلايا لا تحتوى على بلاستيدات خضراء فأنها لا تقوم بعملية البناء الضوئى وأيضا لا يظهر فيها حالة CAM . وهذه الحالة موافقة لرأى Haberlandt (1918) فى النشوء والتطور.

"The evolution or anatomical structures in plants as a tendency to provide the shortest transport pathways).

النباتات غير العصارية وحدوث Non Succulent CAM Plants CAM

بعض الأنواع من نبات *Tillandesia sp* تقوم بـ CAM ولا يمكن إعتبارها عصارية مثل *T. usneoides* . حيث أن S فيه منخفضة، حيث فيه تتراوح بين ١ : ٢,٥ جرام وزن غض / ديسمتر مربع ($gr\ f.\ wt.\ dm^2$ 1.0 - 2.5)، ولهذا لا يعتبر عصارى ولذلك يمكن أعتبار أن قليل من النباتات الغير عصارية تقوم بعملية CAM . ولكن عند النظر فى القطاع العرضى لخلايا الميزوفيل نجد أن عدد خلاياه قليلة ولكنها تظهر نفس المواصفات حيث أن الخلايا الواحدة بها فجوة عصارية كبيرة وبها أيضا عدد فى البلاستيدات الخضراء ولذلك فأنه يكون له نفس المواصفات ولذلك فأنه أقترح معادلة أخرى لكى يصبح هذا النبات عصارى. حيث أن فى حالة العصارية هى تساوى $gr.\ f.\ wt.\ dm^2$ 5.1 - 14.9 جرام وزن غض لكل ديسمتر مربع وتعبر هذه المعادلة على النسبة بين درجة المحتوى المائى : كمية الكلوروفيل فى النسيج النباتى.

"water content : chlorophyll content"

حيث نجد أن الأنسجة التمثيلية فى CAM لها فجوة عصارية كبيرة وحيث نجد أن الأنسجة التمثيلية Non. CAM لها فجوة عصارية صغيرة ولذلك فأن كمية الماء لكل بلاستيدات خضراء فى النباتات الأخيرة قليلة نسبيا ولذلك أفترض المعادلة التى تسمى Sm عصارية الميزوفيل.

$$\text{Mesophyll succulence (Sm)} = \frac{\text{Water content (gm)}}{\text{Chlorophyll content (mg)}}$$

وبعمل هذه النسبة واتباعها على أساس الخلية الواحدة أمكن اثبات أن نبات *T. usneoides* يقع فى مجموعة النباتات العصارية.

فى حالة S يتوقف حساب حالة العصارية على أساس النبات أو العضو النباتى ولكن فى حالة Sm تحسب العصارية على أساس المحتوى المائى للخلايا وعدد البلاستيدات الخضراء أى كمية الكلوروفيل. وتبعا لهذه المعادلة يمكن إعتبار هذا النبات عصارى. حيث أنه فى هذا النبات تكون عدد الخلايا قليل ولكن ينطبق عليها حالة العصارية عند إستعمال معادلة Sm. CAM تكون قيمتها ١,٣ فما فوق تبعا لهذه المعادلة.

وفيما يلى الجدول الآتى (جدول ٢٢) لتوضيح قيمة Sm وحدوث CAM.

(جدول ٢٢) : قيمـــة Sm لنباتات مختلفة

No.	plant species النبـــات	CAM or No CAM	Sm
1-	الذرة	noCAM	0.328
2-	الفلفل	noCAM	0.383
3-	البلارجونيوم	noCAM	1.25
4-	الفول	noCAM	0.56
5-	K. tubiflorae	CAM	8.40
6-	القرع	no CAM	0.346
7-	K. blossfeldiana	CAM	2.45
8-	T. usneoides	CAM	1.52

obeikandl.com

وجود البلاستيدات الخضراء والفجوات العصارية وأهميتها فى عملية CAM :

من المعروف أن البلاستيدات الخضراء أساسية فى تواجدها بالخلية لتحدث عملية CAM ولذلك فأن الأجزاء الغير خضراء أو البذور أو النباتات عديمة الكلوروفيل حتى الان غير معروف حدوث CAM فيها، ولكن هذا لا يعنى أن هذه الأجزاء أو الجذور لا تكون حامض الماليك بل بعض منها فيه بعض الأنزيمات اللازمة لدورة CAM وعلاوة على ذلك أن بعض منها قد يكون حامض الماليك فقط ولكن ما يميز هذه الدورة هو ليس تكوين الحامض فقط بل تكوينه واستهلاكه وذلك تبعا لتركيب وتوزيع تكرارى معين يوميا وبانتظام وهذا يسمى diurnal rhythm.

حيث أن هذا الحامض يتجمع ليلا ويزداد تركيزه ثم يستهلك نهارا ويقل تركيزه وهكذا تتكرر العملية بانتظام يوميا وعلاوةعلى ذلك يوجد زيادة انخفاض فى تركيز المركبات الكربوهيدراتية و ذلك عكس لما يحدث فى تركيز حامض الماليك. ولذلك فأن ساق التين الشوكى فأن الأجزاء الخارجية من الساق المتورقة أى عبارة عن نسيج القشرة تقوم بعملية CAM بينما الأجزاء الداخلية الخالية من الكلوروفيل وهو عبارة عن نسيج النبات لا تقوم بهذه العملية ومن ذلك يتضح أن أى نسيج خالى من البلاستيدات الخضراء لا يقوم بهذه العملية – أيضا وجد أن الممر الخاص والتفاعلات الخاصة بتكوين حامض الماليك وأيضا وجود البلاستيدات الخضراء وذلك كما فى نباتات C4 ليس من الضرورى أن يكون مصحوب بحدوث CAM حيث أنه فى بعض هذه النباتات بالرغم من تكون وحدوث حامض الماليك من عملية أضافة ك أ٢ لحامض فوسفوأنيول بيروفيك "phosphoenolpyruvic acid".

وفى وجود البلاستيدات الخضراء لا يحدث CAM وذلك لعدم وجود فجوات عصارية كبيرة وما يثبت ذلك تجربة Mclarend and Thomas 1967، حينما درسا درجة حدوث عملية CAM فى نسيج أخضر وآخر غير أخضر مأخوذ من نبات *K. crenata*. وذلك فى الأنسجة المزروعة فى مزارع أنسجة (tissue culture) فوجد أنه فى كلا الحالتين لم يحدث لهذه الخلايا حدوث CAM ولكن هذه الأنسجة تكون حامض الماليك ولكن لم تشاهد دورة CAM وذلك كما يحدث تماما فى جذور هذا النبات وتعلل هذه الظاهرة بأن الخلايا المرستيمية لمزارع الأنسجة خلايا صغيرة والفجوات العصارية صغيرة ولذلك لا يحدث CAM فى هذه الخلايا فى مزارع الأنسجة لصغر حجم الفجوات العصارية.

يلاحظ تشابه بين CAM ودورة نباتات C4 حيث أن فى كلا منهما يتكون حامض الماليك

ولكن فى نباتات C_4 يدخل الحامض مباشرة فى تفاعلات لكى تحدث دوره كالفن وبنزن أما فى حالة نباتات CAM فإن الحامض يختزن أثناء الليل ولا يدخل فى تفاعلات إلا فى الصباح والنهار التالى.

آليـة دورة الـ CAM فى خلية النبات

مما سبق يتضح أن دورة الـ CAM تحدث فى الخلية الواحدة ولا تنتقل إلى الخلايا الأخرى ولذلك فأن كل خلية مستقلة بذاتها. وفيما يلى شرح حدوث عملية الـ CAM فى داخل الخلية الواحدة أثناء الليل والنهار (شكل ١٥٧):

(١) أثناء الليل :

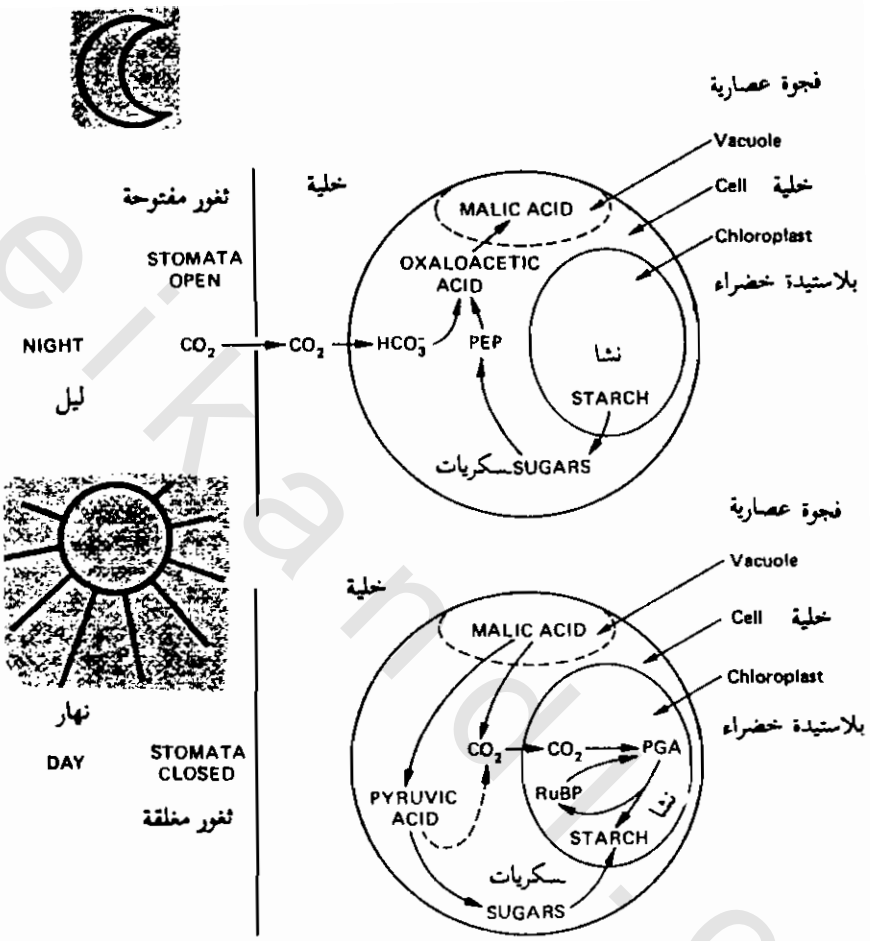
يتحول النشا إلى سكر فى البلاستيدة الخضراء وينتقل منها ويصبح السكر موجود فى سيتوبلازم الخلية ويتكون منه حامض الفوسفواينول بيروفيك (PEP) ، وهذا الحامض فى وجود أنزيم الـ PEP carboxylase وفى وجود CO_2 الداخل إلى الخلية يتحول إلى حامض الـ oxaloacetic ، حيث أنه فى الليل تكون الثغور مفتوحة ويتم دخول CO_2 من الجو عبر الثغور المفتوحة، ثم يتم تحول الـ oxalacetic فى داخل خلية النبات وفى وجود أنزيم الـ malic dehydrogenase إلى حامض الماليك.

وحيث أن المرافق الأنزيمى لهذه الحالة هو الـ $NADPH_2$ ويتحول فى هذه العملية إلى الـ NADP حيث يتم اختزال حامض الأوكسالواسيتك إلى حامض الماليك.

ويحدث تخزين لحامض الماليك فى الفجوة العصارية أثناء الليل، وهكذا يزداد تركيز حامض الماليك تدريجيا فى الفجوة العصارية أثناء الليل وحتى بزوغ الفجر.

(٢) أثناء النهار :

يتم غلق الثغور ولا يستطيع النبات أخذ CO_2 من الجو، لكن لابد للنبات أن يقوم بعملية البناء الضوئى، حيث يتوفر الماء الموجود فى النبات، وتتوفر البلاستيدات الخضراء الموجودة فى النبات، ويتوفر الضوء الموجود فى البيئة أثناء النهار، ولكن لا يتوفر إلا جزء بسيط من CO_2 الناتج من تنفس النبات، ولا يمكن للنبات زيادة هذا التركيز من CO_2 حيث أن الثغور مغلقة، وأن كمية CO_2 الناتجة من التنفس ذات تركيز منخفض بدرجة كبيرة جدا، ولذلك يتم تحول حامض



(شكل ١٥٧) : دورة CAM فى داخل خلية النبات فى النهار والليل

الماليك الموجود فى الفجوة العصارية إلى حامض البيروفيك ويخرج CO_2 ليساعد على زيادة تركيز CO_2 فى الخلايا والنبات. يتحول حامض الماليك فى سيتوبلازم الخلية إلى حامض البيروفيك وCO_2 وذلك بواسطة أنزيم الـ malic enzyme .

والمرافق الأنزيمى لهذا الأنزيم هو NADP والذى يقوم بعملية أكسدة لحامض الماليك وذلك لأخذ ذرتى H_2 ويصبح المرافق الأنزيمى $NADPH_2$.

بعد ذلك ينتقل CO_2 إلى البلاستيدة الخضراء حيث يتم استقباله داخل البلاستيدة الخضراء على مركب الـ ribulosediphosphate (RDP) وفى وجود الماء وفى وجود أنزيم الـ RDP carboxylase يتم تحوله إلى مركب ذو ٦ ذرات كربون وهذا المركب غير ثابت سريع التحلل ينشق ليكون ٢ جزئ حامض phosphoglyceric (PGA) .

وهكذا يدخل حامض الـ PGA فى دورة Calvin & Benson ويتكون منه الـ RDP مرة أخرى.

وهكذا تستمر هذه الدورة باستقبال CO_2 الناتج من حامض الماليك.

يمكن أيضا أن يتكون فى داخل البلاستيدة الخضراء النشا حيث يدخل الـ PGA فى دورة Calvin & Benson ويتكون منه مركبات عديدة منها السكريات، وهذه السكريات تتجمع لتكون النشا فى البلاستيدة الخضراء.

أيضا يمكن لحامض البيروفيك الموجود فى السيتوبلازم أن تحدث له تفاعلات عديدة، ويمكن أن يتكون منه أيضا سكر، والسكر يتجمع ليكون نشا فى البلاستيدة الخضراء.

وعامة غير معروف بالضبط مصير حامض البيروفيك فى سيتوبلازم الخلية فقد يدخل فى تفاعلات لتكوين سكر، أو قد يدخل فى تفاعلات أو يدخل فى دوره كربس الخاصة بالتنفس، أى أن له تفاعلات عديدة .

مما سبق يتضح أن ميزة هذه الدورة أنها تساعد النبات على عمل عملية البناء الضوئى والثغور مغلقة، وذلك لتقليل النتح أو منعه تماماً فى أثناء النهار، حيث أن النباتات موجودة فى بيئة شديدة الجفاف ويحتاج النبات إلى المحافظة على الماء الموجود به لدرجة كبيرة لندرة الماء فى البيئة أو عدم وجوده اطلاقا، ولذلك فإن النبات يغلق الثغور نهارا ولا يفقد ماء بالنتح، ولكن يؤثر ذلك كثيرا على النبات حيث أنه لابد أن يقوم بعملية البناء الضوئى فى النهار، حيث أنها العملية الهامة والتى يبنى بها النبات مركباته المختلفة وتكوين المركبات العضوية من CO_2 والماء، ولذلك فأنه

يستمد CO_2 من حامض الماليك المختزن فى الفجوة العصارية.

معنى هذا أن فائدة الماليك هى تجميع CO_2 ليلا واعطاءه لخلية النبات نهارا، وبذلك فإن النبات يقوم بعملية البناء الضوئى بطريقة عادية، وفى نفس الوقت اكتسب ميزة هامة وهى عدم النتح لغلق الثغور تماما.

هذه النباتات تقوم بعد ذلك بعمل دورة Calvin & Benson، وهذه القاعدة تنطبق تماما كما سبق ذكره، حيث أن جميع النباتات الخضراء تقوم بعمل دورة Calvin & Benson ومنها نباتات الـ C_3 والـ C_4 والـ CAM ولكن يوجد لنباتات الـ C_4 دورة إضافية لحامض الماليك أو حامض الأسبارتك أو كلاهما، وفى حالة الـ CAM يوجد نظام معين لتخزين CO_2 فى حامض الماليك فى الفجوة العصارية، ويتم نتيجة لذلك مد الخلية بـ CO_2 أثناء النهار.

وتحدث دورة Calvin & Benson فى هذه النباتات داخل البلاستيدة الخضراء، وهى الدورة التى يتحول فيها PGA إلى RDP ، ثم يتم تحول الـ RDP إلى PGA، وهكذا.

وجد أن نباتات الـ CAM يحدث فيها عملية التنفس الضوئى photorespiration وذلك كما فى نباتات الـ C_3 .

الإنتاجية والنمو فى نباتات CAM : (Productivity and growth of CAM plant)

هذه النباتات يلائمها الجو الجاف حيث نجد أنها تغلق الثغور فى النهار حيث درجة الحرارة مرتفعة ولذلك يقل النتح وفقد الماء من النبات بقدر الإمكان ولكن فى الليل تفتح الثغور وعادة يكون الجو أكثر رطوبة وأقل فى درجة الحرارة لعدم وجود الشمس فيقل فقد الماء ويأخذ النبات ك أ ٢ عن طريق الثغور ولذلك فإن هذه النباتات تركيبها المورفولوجى والتشريحى xerophytic أى نباتات البيئة الجافة. وعلاوة على ذلك فأن التحول الغذائى metabolism هنا يكون فيه مواءمة وملائمة أو تأقلم ويسمى biochemical metabolism adaptation . تلائم هذه النباتات الظروف الجفافية وهذه النباتات عامة نموها ضعيف ومحدود ولكن أهميتها أنها يمكن أن تتحمل ظروف جفافية كبيرة.

ولو أن عملية CAM لا تقارن بكفاءة C_3 , C_4 حيث أن العمليتين الأخيرتين أكثر كفاءة فى تخليق المركبات عن طريق البناء الضوئى عنه فى CAM ولذلك يعتبر CAM عبارة عن survival mechanism (نظام يحفظ النبات من الموت لوجود النبات فى ظروف بيئية جافة

ضارة بالنبات) وتبعا لذلك يكون نموه ضعيف وانتاجيته ضعيفة، فقد وجد بالفعل أن بعض نباتات CAM فى جو رطب فى النهار والليل فأنها تنتج أكثر من الجو الجاف لأنه يمكنها أن تثبت كمية أكبر من ك أ٢ وربما يكون ذلك نتيجة للنتح النسبى للثغور أثناء النهار وبذلك تزداد مفاءة عملية البناء الضوئى حيث يأخذ النبات ك أ ٢ من الجو ويأخذ بذلك ك أ٢ من CAM وبذلك يمكن زيادة انتاجية بعض النباتات ونتيجة لذلك يمكن تقسيم CAM إلى :

* الإجبارية - Obligate CAM
* الاختيارية - Facultative CAM

والحالة الأخيرة كما يحدث فى نباتات C_3 , CAM . وقد تحدث فى بعض النباتات مثل نبات حى علم الثلجى عند بداية حياتها تكون C_3 وعند وجود ظروف الجفاف فأنها تتحول إلى CAM . وفى حالات الجفاف الشديدة جدا ليلا ونهارا فأنه يحدث قفل للثغور تماما ليلا ونهاراً ولا يحدث أخذ لـ ك أ٢ من الجو أو فقد ماء عن طريق النتح حيث أن النبات محتاج تماما إلى الماء الموجود بداخله ويكون ك أ ٢ الداخل فى عملية CAM هو الناتج من التنفس فقط ومن ذلك يتضح أن سرعة عملية البناء الضوئى فى هذه الحالات تكون ضعيفة جدا وذلك زيادة عن ضعف CAM العادية حيث من المعروف أن سرعة عملية البناء الضوئى من ١٠ – ٢٠ ضعف سرعة التنفس، ولذلك فأنه فى الحالة الأخيرة تقل سرعة العملية فى المتوسط بمقدار ١٠ – ١٥ وحيث أنه يوجد اتجاه لزراعة الأراضى الجفافية فى وجود الماء القليل"marginal dry land agriculture". ونتيجة لذلك فبواسطة الوراثة الهندسية قد يحاول أدخال صفة CAM لنباتات عادية اقتصادية والاستفادة من هذه العملية بأن يمكن القيام بعملية البناء الضوئى فى وجود ثغور مغلقة تماما وهذا مجرد إقتراح يمكن تطبيقه أولا.

وعامة فان كثير من هذه النباتات تكون ذات قيمة غير اقتصادية حيث أن معظمها نباتات زينة أو برية حتى الان إلا أنه يوجد بعض النباتات ذات قيمة اقتصادية كبيرة مثل نباتات الأناناس وهو مهم فى هاواى واستراليا وماليزيا. وأيضا بعض أنواع نباتات الأجاف *Agave* و *Yucca* ومنها *Agave sislana* والذى تصنع منه ألياف السيسل كما يصنع أيضا من بعض أنواع *Yucca* الحبال. ويستخدم أيضا بعض أنواع من *Yucca* و *Agave* بكفاءة عالية فى صناعة الكحول.

وتوجد نباتات *Opuntia ficus - indica* وهذا يستعمل كمحصول علف رئيسى فى البرازيل.

استخدمت أنواع مختلفة من *Opuntia* spp. فى بداية القرن العشرين ولكن نتيجة لسهولة زراعة نباتات أخرى وقلة البروتين فى *Opuntia* فقد قلت استعمالها . وأكثر أنواع *Opuntia* المستعملة هى ذات الساق المنبسطة flat stemmed ومنها *Opuntia ficus indica* وذلك فى جنوب أفريقيا وأمريكا الجنوبية والمكسيك ويستعمل جنس آخر هو *Nopalea* sp. . تسمى هذه النباتات السابقة *palmas* فى البرازيل. تسمى الثمار القابلة للأكل tunas . أما مناطق الأتصال للساق الخالية تقريبا من الأشواك تسمى nopales. كل من الثمار وهذه الأجزاء الساقية تستعمل وتكون ملائمة لتغذية الحيوان وبها نسبة من البروتين. تستخدم الأجزاء المقطوعة من الساق chopped nopales فى تغذية الأبقار يمكن أيضا أن تستخدم nopales مع بذرة القطن لتغذية أبقار اللبن. يمكن أن يستخدم الإنسان tunas مباشرة فى الأكل أو يستخدم فى عمل الجيلى والمربى. يمكن أن يستخدم nopales فى عمل السلاطة والمخلل ويمكن استعماله مطبوخ بطرق عديدة. ومن المعروف أن Cacti ومنها *Opuntia* غنية بالكربوايدرات ومنخفضة فى البروتين. ومن تحليل *Opuntia ficus indica* اتضح أن تركيبها كما يأتى:

٦١,٨٪ ماء، ٢,٢٪ دهون ، ٤٣٪ كربوايدرات، ٥,٣٪ بروتين، ١٤,٣٪ ألياف، ٢٨,٤٪ رماد. يستخدم هذا النبات قديما فى انتاج صبغة حمراء (carmine lake) cochineal.

يستخدم ذلك حتى الآن فى عمل الصبغة الحمراء لانتاج أجود أنواع أحمر الشفاه. ينتج الصبغة نتيجة لوجود حشرة على نبات *Opuntia ficus - indica* وهى حشرة *Dactylopius coccus* . تجمع الحشرات وتجفف وتطحن وتستخلص الصبغة فى كحول من بودرة الحشرة. لإنتاج هذه الصبغة الحمراء صدرت هذه النباتات من المكسيك إلى جزر الكنارى أثناء القرن التاسع عشر لإنتاج هذه الصبغة. ومنذ تلك الفترة أصبح نبات *Opuntia* أحد النباتات العصارية السائدة فى جزر الكنارى.

يستخدم نبات *Agave tequilana* فى إنتاج المشروب الكحولى tequila. يستخدم الاوركيد *Vanilla* ونباتات CAM من العائلة الزنبقية فى انتاج الأدوية والعقاقير والألياف. يستخدم *Euphorbia antisphilitica* فى انتاج الشمع . تستخدم نباتات عائلة الحى علم (الغسولية) Aizoaceae فى الزينة لتغطية الأرض.

فى جميع العائلات التى تحتوى على نباتات CAM فإن بعضها يستخدم فى التنسيق والزينة وأهم هذه العائلات Crassulaceae ، Cactaceae ، Orchidaceae . يمكن زراعة الأناناس بدون رى وذلك على الأمطار وأن يكون معدل سقوط الأمطار ١٠٠سم و pan evaporation

عبارة عن ١٨٥ سم فأن محصول الهكتار فى الشهر ٤,٤ طن أناناس.

أتضح أن فطر *Candida* ينمو على عصير *Opuntia* tunas. كل ١٠٠ كجم ثمار طازجة ينتج منه ٣ كيلو جرام *Candida* (خميرة) والتى تحتوى على ٤٠ – ٥٠ ٪ من وزنها الجاف بروتين. ولذلك فأن الفاقد فى هذه الثمار يمكن أن يستعمل فى إنتاج البروتين.

أثبتت التجارب المعملية أن نباتات CAM منخفضة فى سرعة البناء الضوئى وذلك بمقارنتها بنباتات C_3، C_4 وهذا يدعم القول أن نباتات CAM ذات سرعة نمو منخفضة نسبيا وهذا يدعم القول أيضا أن CAM عبارة عن نظام البقاء على الحياة فى ظروف يصعب فيها معيشة النبات ولذلك فأنه a survival mechanism.

ولأنه يوجد اهتمام فى زيادة الأستزراع فى الأراضى الجافة ولذلك فأنه يوجد اهتمام حول انتاجية هذه النباتات والتى يمكن أن تنمو فى هذه الأراضى بنجاح.

اتضح أن *Opuntia* البرية بدون زراعة فى الأجزاء الجنوبية الغربية من الولايات المتحدة تنتج ٧ – ٧٠ طن لكل هكتار لكل سنة وزن الحقل field weight . ولكن بالاهتمام بزراعة هذا النوع فأنه أنتج *Opuntia ficus indica* من ١٠٠ – ٢٦٥ طن لكل هكتار لكل سنة وزن الحقل. فى شمال أفريقيا أنتج ٣٥ طن لكل هكتار لكل سنة ولكن فى شمال البرازيل أنتج ١٢١ طن لكل هكتار / سنة.

اتضح أن انتاج ثمار *Opuntia* هى ٩ طن / هكتار / سنة وذلك عند زراعة ٢٠٠٠ نبات فى الهكتار.

قدرت سرعة النمو فى saguaro *(Carnegia gigantea)* فقد وجد أن متوسط سرعة النمو فى أريزونا من سنة ١٩٥١ – ١٩٦٠ هى ٦,٥ سم / سنة.

أما عن الأناناس *Ananas comosus* (pineapple). تختلف سرعة نمو الأناناس فقد قدرها Wee سنة ١٩٦٩ بمقدار ١,٦ طن / هكتار / سنة ولكن وجد آخرون Bartholomew و Kadzimin سنة ١٩٧٧ فان المعدل يختلف من ٨١, إلى ٨,٩٤ طن / هكتار / شهر وذلك بمتوسط ٤٤ طن / هكتار / سنة. ولذلك فإن انتاجية الأناناس تعتبر قريبة من أقل إنتاجية فى نباتات C_3 . ولكن تعتبر إنتاجية الأناناس عالية جدا فى نباتات CAM. حيث وجد أن *Opuntia* المنزرعة والبرية وحتى فى وجود الرى فإن لها سرعة نمو ١٢٥ ٪ سرعة نمو نبات الأناناس. وجد أن *Farocactus* والأجاف تحت ظروف المطر الصحراوية فإن لها سرعة نمو ١٨ ٪ فقط مقارنة

بسرعة نمو الأناناس.

تعتبر الدراسات على إنتاجية نباتات CAM فى بيئتها نادرة فقد وجد تعارض كبير فى النتائج فقد قدرت إنتاجية نوع من *Opuntia* ٢ – ٧ كجم / هكتار / سنة فى جنوب كاليفورنيا فأنها قدرت ١٥٠ – ٢٠٠ كجم / هكتار / سنة فى المكسيك.

قدر Nobel سنة ١٩٧٧ إنتاجية *Ferocactus acanthodes* فى بيئته الطبيعية. وقد وجد أن سرعة أخذ CO_2 كانت ١,١٦ ميلليمول m mol / سم٢ من سطح النبات كما وجد أنه يتكون ٣٤,٨ ملجرام كربوايدرات / سم٣ أو ١٥١ جم كربوايدرات لكل نبات. وهذه النتائج تتوافق بقياس الزيادة فى الحجم وهى ٩٪ – ٣٪ وذلك بقياس الزيادة فى الطول والقطر. ومن النتائج السابقة تتمكن Nobel من تقدير عمر نبات cactus له شكل برميلى كبير طوله ٩٠ سم وقطره ٣٥ سم وعمره ٥٤ سنة.

يمكن أن تكون سرعة الإنتشار والنمو كبيرة لـ cactus فى الظروف البيئية الملائمة للنمو وذلك كما هو الحال فى استراليا بين سنة ١٨٩٠ إلى سنة ١٩٢٠ حيث أن بعض البحارة أدخلوا بعض أنواع إلى استراليا وانتشرت بدرجة خيالية ومنها *Opuntia monocantha*. وأصبح النوع *inermis* أهم الحشائش والآفات ولكن أمكن مقاومته بحشرة *Cactoblastus* .

(جدول ٢٣): جدول للمقارنة بين النباتات المختلفة فى العمليات الحيوية المختلفة.

		CAM	C_4	C_3
سرعة النتـــح	dark	18-100		
Transpiration rate				
(جرام ماء / جرام وزن جاف)	light	15-600	250-350	450-950
سرعة عملية البناء الضوئى العظمى				
Maximum rate of				
net photosynthesis		1-4	40-80	15-40
(ملجم ك أ٢ / دىسمتر٢ / ساعة)				
سرعة النمو العظمى				
Maximum growth rate (g dry		0.015-	4-5	0.5-2
weight dm2)		0.018		
جرام وزن جاف / دىسمتر٢				

تعليق عام : يتضح مما سبق أن نباتات ك٣ ، ك٤ ، CAM تختلف بوضوح فى كثير من العمليات الحيوية للنبات وهى سرعة النتح والبناء الضوئى وسرعة النمو (جدول ٢٣).

مما سبق يتضح أن عملية البناء الضوئى عند دراستها أنها ليست عملية ثابتة محدودة فى جميع النباتات بل أنها عمليات مختلفة وكثيرة فمنها حالة C_3 ، ومنها حالة نباتات C_4 ومنها أيضا CAM. وقد تكون هذه الحالات أثنين أو بعض منها وأنه ما تزال توجد بعض الطرق الخاصة بعملية البناء الضوئى قد تكتشف فيما بعد وكما سبق القول فأنه لكل نبات معين ظروف بيئية وعملية بناء ضوئى معين فكما أن C_4 يناسبها الجو الجفاف النسبى وأن C_3 يناسبها الرطوبة والماء المتوفر وأن كل منهما يتفوق على الأخرى فى بيئة معينة وتعتبر الـ CAM عملية أيضا يلجأ إليها النبات لكى يحافظ على نفسه من الفناء ومن الثابت أنها أقل العمليات كفاءة فى تثبيت ك أ ٢ إلا أنها تمتاز بأنها توفر للنبات استهلاكه أو فقده للمياه فى الظروف البيئية الجافة.

وكما درس الكثير قبل ذلك أن النبات يتأقلم ويتحور وفيه تحورات مورفولوجية وتشريحية تدرس فى علم التشريح فإن النبات أيضا فيه تحورات فسيولوجية وخاصة بالذات عملية البناء الضوئى التى هى مجال الحديث فى هذا الجزء فإن النباتات يحدث فيها أيضا تحورات فى فسيولوجيا عملية البناء الضوئى لتلائم البيئة.

ويلاحظ فى ذلك أنه يوجد تحورات بحدوث طرق مختلفة فى عملية البناء الضوئى لكى يتوافق النبات مع البيئة الموجودة فيها متمشيا فى ذلك مع تحوراته المورفولوجية والتشريحية.

التمييز بين أنواع ك أ٢ فى النباتات المختلفة والظروف البيئية المختلفة

نسبة C^{13} فى الجو ١,١ ٪ من ك أ٢ الجوى. من المعروف أن النباتات لا تمثل المشابهات المشعة isotopes للكربون بالتساوى. حيث أنها تميز بين أنواع المشابهات المشعة الثقيلة وتميز المشابهات الثقيلة عن الخفيفة كما تفضل ك ١٢ ثم ك ١٣ ثم ك ١٤ . ولذلك فإن ك أ٢ المشع والحالات المختلفة له تتأثر بتمثيلها فى النبات ك١٢ عادى أو خلاف ذلك مشع.

يقدر تركيز المركبات المشعة فى النبات كالآتى وتقدر وتعرف بالمعادلة الآتية: –

$$\delta\ C^{13}(‰) = \left[\frac{C^{13}/C^{12}\ \text{sample}}{C^{13}/C^{12}\ \text{standard}} - 1\right] \times 10^3$$

يأخذ standard من نسبة الكربون من نبات حفرى fossil وهو ***Belemnitella*** موجود فى تكوين جيولوجى Peedee formation فى South Carolina (ولاية فى أمريكا). نسبة $\delta\ C^{13}$ فى الهواء فوق المحيطات حيث لا يوجد أى كمية ك أ٢ ناتجة عن تنفس الحيوان والإنسان أو النبات أو معدومة تقريبا أو يمكن اهمالها.

وتبعا standard ويسمى PDB تكون $\delta^{13}C$ فى نباتات ك ٣ = 0‰27- أو حولها وفى حالة نباتات C_4 تكون 0‰11 – ولذلك فإن البناء الضوئى فى C_4 تحدث بدرجة أقل فى التميز بين ك ١٢ ، ك ١٣ عن نباتات C_3 . يحدث أيضا نفس الشئ بالنسبة لـ ك١٤ . حيث أن التميز يحدث بدرجة أقل بين ك ١٢ ، ك١٣ ، ك١٤ فى نباتات C_4 عن نباتات C_3.

يمكن أيضا تقدير تركيب المركبات المشعة فى حالة ك١٤ وتركيزها ونسبتها فى النبات بالمعادلة.

$$\delta\ C^{14}(‰) = \left[\frac{C^{14}/C^{12}\ \text{sample}}{C^{14}/C^{12}\ \text{standard}} - 1\right] \times 10^3$$

وقد اتضح أن نباتات C_3 تميز بين المتشابهات بمتوسط أكبر بمقدار ١,٦ ٪ عنه فى نباتات C_4. وقد أتضح أن أنزيمات carboxylating enzymes وهى phosphoenal pyruvic carboxylase. و ribulose diphosphate carboxylase. مسئولة عن ذلك. وجد أن أنزيم PEP carboxylase المستخرج من sorghum الذرة الرفيعة درجة تمييزه CO_2 المشع

ضعيفة. يميز بدرجة أقل بالنسبة لـ ك١٣ عنه فى الأنزيمات الأخرى وذلك فى تجارب Whelan *et al.* (١٩٧٣). وأجريت تجارب مشابهة بواسطة Deleens *et al.* (١٩٧٥) على أنزيمى ribulose diphosphate carboxylase , P`EP carbo xylase من نباتات السبانخ والذرة ووجد أن النتائج تماثل ما سبق حيث أن PEP Carboxylase كان تميزه أقل بالنسبة لـ ك١٣ عنه فى حالة Ribulose diphosphate carboxylase أى أن أنزيم Rdpcarboxylase يختار CO_2 العادى غير المشع ويتفاعل معه ولا يتفاعل مع CO_2 المشع على الاطلاق، أما أنزيم PEP carboxylase لا يميز بينهما.

ويمكن استخدام هذه الظاهرة بالنسبة لطلاب كلية الزراعة لأنها ذات أهمية قصوى حيث أنه من المعروف أن نبات بنجر السكر من نباتات الـ C_3 ، وأن نبات قصب السكر من نباتات الـ C_4، وكلاهما يستخدم فى إنتاج السكر العالمى، ولا يوجد غيرهما . ومن المعروف أن سكر القصب ذو كفاءة فى التحلية وخلافه أفضل من سكر البنجر، أى أنهما من ناحية تكنولوجيا الأغذية كلاهما جيد فى استعماله كسكر، لكن السكر الخاص بقصب السكر كفاءته أعلى وأفضل، ولكن توجد ملحوظة أخرى، حيث أن نبات قصب السكر من نباتات الـ C_4 أى أن الذى يقوم باستقبال CO_2 فى هذه الحالة هو أنزيم الـ PEP carboxylase وهو لا يميز بين CO_2 العادى و CO_2 المشع ، وبالتالى فإن السكر الناتج من قصب السكر به نسبة من الاشعاع، والعكس صحيح فى حالة بنجر السكر حيث أنه من نباتات الـ C_3 والأنزيم الذى يقوم باستقبال CO_2 الجوى به هو الـ RDP carboxylase وهو ذو حساسية فائقة لـ CO_2 المشع سواء C13 أو C14 ولا يتفاعل معه بينما يتفاعل فقط مع C12 ، ولذلك فأن السكر الناتج يتكون من C12 فقط وخالى تقريبا من العناصر المشعة، وفى هذه الحالة يفوق سكر بنجر السكر سكر قصب السكر حيث أنه لا يحتوى على نسبة من الإشعاع.

واضح أن النباتات تميز بين مشابهات الكربون المختلفة. اتضح أن نباتات CAM تختلف كثيرا فى درجة $\delta\ C^{13}$ عنه فى نباتات C_3 , C_4 حيث أن هذه القيمة تتراوح بين – ١٤ و – ٣١ ولكن أحيانا تزيد وتصل إلى – ١,٥ ، تمكن Osmond *et al* 1973 من تغيير قيمة $\delta\ C^{13}$ من نباتات شبيهة C_4 إلى قيم شبيهة بنباتات C_3 وذلك فى نبات *Kalanchoe* وذلك بزيادة الذبذبة فى درجة الحرارة اليومية، أى زيادة مدى الاختلاف فى درجة الحرارة اليومية وذلك فى النوع *K. daigremontiana* . امكنهم أيضا تغير قيمة $\delta\ C^{13}$ ، وذلك بتغيير فترة الإضاءة من long إلى short photoperiod فى النوع *K. blossfeldiana* امكنهم تغيير قيمة $\delta\ C^{13}$

فى النوع *K. daigremontiana*. وذلك فى وجود water stress ومن ذلك يتضح أن قيمة C^{13} فى نباتات CAM متغيرة كثيرا وتعتمد أساسا على الظروف البيئية. وجد Osmond 1975 أن C^{13} لنبات *Opuntia inermis* تختلف كثيرا من بيئة لأخرى وتتأثر بالعوامل البيئية فى شرق استراليا.

وجد أيضا أن نباتات C_3 النامية فى المناطق الساحلية الصحراوية القاحلة وأيضا فى مناطق السافانا الجافة يمكن أن تتحول قيمة C^{13} إلى قيمة تقارب قيمة نباتات CAM ، أى أن الظروف القاحلة يمكن أن تغير هذه القيمة، ولكن العكس صحيح فى نباتات أخرى، ومثال ذلك نبات *Agave lecheguilla* ، حيث وجد أنه فى الظروف البيئية المختلفة من درجة حرارة وامطار أن C^{13} ثابتة وهى 2.6‰- . وأيضا ثابتة فى حالة *Opuntia engelmannii* وهى 1.5‰ – ولذلك يعتبر هذين النباتين إجبارية CAM وأن البناء الضوئى فيها ثابت ولا يتغير من طريقة لأخرى باختلاف الظروف البيئية.

وجد أيضا أن هذه القيمة ثابتة لنبات *Yucca baccate* على مدار السنة وفى الفصول المختلفة بالرغم من الاختلافات الموجودة على مدار السنة من حيث درجة الحرارة وكمية الماء فى التربة والذائبات الموجودة فى التربة ولذلك يعتبر هذا النبات CAM إجبارى.

درست أنواع مختلفة من النباتات عددها ٧٥ نوع فى ساحل وصحراء سيناء وفلسطين فاتضح أن ٤ أنواع فقط منها يحدث فيها CAM وهى حى علم الثلجى *M. crystallinum* ، *Mesembryanthmum forskalii* ، *M. nodiflorum* ، *Caralluna negevensis* . وجد أن قيمة C^{13} فى نبات *C. negevensis* هى 13.4% – وهو نبات يثبت CO_2 أثناء الليل وجد أيضا فى فلسطين أن قيمة C^{13} فى *M. nodiflorum* متغيرة تبعا للموقع فهى 22‰- فى منطقة avdad ، 17.2‰ – فى منطقة البحر الميت. ومن ذلك يتضح أن هذا النوع من النبات يمكن أن يتحول من C_3 إلى CAM تبعا لكمية الماء فى البيئة ، أى أنه اختيارى CAM.

التغيرات الفصلية لدوره CAM على مدار السنة فى النبات

وجد Wolf وولف (١٩٦٠) أن حالة الـ CAM تكون فى قمتها (على أشدها) فى فصل الصيف وأقل نوعا فى باقى فصول السنة وقد أمكن اثبات ذلك على نبات *Sedum praealtum* حيث أن كمية حامض الماليك فى الفجوات العصارية يكون تركيزها كبير فى الصيف بالمقارنة

بتركيز الحامض أثناء فصول السنة الأخرى.

يمكن أيضا تطبيق هذه القاعدة على نباتات الـ CAM الأخرى، وأيضا يقل تركيز الحامض بدرجة كبيرة جدا أثناء النهار فى الصيف عنه فى بقية فصول السنة.

أى أن الـ CAM تتأثر بالفصول، وذلك راجع لتأثير درجة الحرارة ومدتها thermoperiod، وشدة الإضاءة ومدتها photoperiod وكمية الماء ومدتها hydroperiod حيث أنها تتغير أثناء الفصول. وجد أن هذه العوامل يمكن أن تؤثر على تحويل دوره الـ CAM فى النبات إلى دوره الـ C_3 ، والعكس صحيح أيضا.

(١) Photoperiod فترة الإضاءة:

وجد فى حالة الـ *Kalanchoe blossfeldiana* أن الأوراق الحديثة لا تقوم بعمل الـ CAM فى النهار الطويل ، ولكنها تقوم بهذه الدورة فى النهار القصير، وكان ذلك على أحد أصناف هذا النبات وهو الـ Tom Thumb ، حيث وجد أنه لا يحدث تثبيت لـ CO_2 ليلا مع وجود تركيز بسيط جدا من حامض الماليك وذلك فى النهار الطويل.

كما وجد أن نشاط أنزيم الـ PEP carboxylase وأنزيم الـ malate منخفض جدا.

عند معاملة الأوراق بمركب الـ polyethylene glycol فأنه يسبب ازالة التانينات وأشباه التانينات tannins، فأن نشاط هذه الأنزيمات يزيد بدرجة كبيرة، ولذلك يستنتج أن هذه الانزيمات موجودة ولكنها غير نشطة.

يستنتج من ذلك أنه يوجد مثبط لأنزيم الـ PEP carboxylase وعند نقل هذه النباتات إلى نهار قصير فأنه بعد سبعة أيام تبدأ حدوث دورة الـ CAM وتثبيت CO_2 ليلا.

وقد وجد بالفعل أنه بعد ٧ أيام يزداد نشاط انزيم الـ PEP carboxylase تدريجيا حتى يصل إلى الذروة بعد ٦٠ يوما من النهار القصير.

يحدث نفس الشئ لأنزيم الـ malate enzyme حيث يزيد نشاطه تدريجيا حتى يصل الذورة بعد ٢٠ يوم ولكن يكون نشاطه أقل من نشاط الأنزيم السابق.

يحدث زيادة تدريجية أيضا فى نشاط أنزيم الـ aspartate aminotransferase ويزيد نشاطه عن أنزيم الـ PEP carboxylase ولكن يقل نشاطه عن أنزيم الـ malate dehydrogenase.

(٢) Thermoperiod فترة الحرارة:

يلائم الـ CAM ليل ذو درجة حرارة منخفضة ونهار ذو درجة حرارة عالية.

ولقد وجد فى حالة النبات السابق وفى وجود النهار القصير فإنه يكون تركيز عال من حامض الماليك عندما تكون درجة حرارة النهار ٢٧°م ويقل التركيز عندما يكون النهار ١٧°م أو ١٢°م.

أن درجة الحرارة المثلى لدورة الـ CAM فى هذا النبات هى ٢٧°م نهاراً، و١٧°م ليلا.

وجد فى حالة نبات الأناناس عندما تكون درجة الحرارة نهارا ٢٧,٥°م وتزداد درجة حرارة الليل من ١٥ إلى ٣٥°م فأن كفاءة تثبيت CO_2 فى الليل تقل، حيث يقل زمن أى مده تثبيت CO_2.

(٣) Hydroperiod فترة الماء:

وجد أن نقص الماء water stress فى بعض النباتات تتحول من نباتات C_3 أو شبيهة نباتات C_3 إلى نباتات CAM وجد أن نباتات الكاكتس Cacti لها water potential قدره -١٢ إلى -١٥ بار bar تقوم بعمل الـ CAM بكفاءة عالية عندما تنمو فى بيئة شديدة الجفاف.

تأثير الظروف البيئية على دورة الـCAM

تؤثر الظروف البيئية على دورة الـ CAM ، ومن هذه العوامل ما يلى :

(١) درجة الحرارة :

وجد أن زيادة درجة الحرارة أثناء النهار يسبب زيادة سرعة فى استهلاك حامض الماليك أى عملية deacidification وغير معروف سبب ذلك، ويعتقد أن درجة الحرارة العالية تؤثر على غشاء التونوبلاست tonoplast الاختيارى النفاذية والمحيط بالفجوة العصارية وتجعله أكثر قابلية لنفاذية حامض الماليك المختزن فى الفجوة العصارية.

(٢) الضوء :

وجد أن شدة الإضاءة القوية أثناء النهار تسبب زيادة كبيرة وسرعة كبيرة فى تثبيت CO_2 أثناء الليل، وقد يكون ذلك راجع لزيادة تركيز المركبات الناتجة عن عملية البناء الضوئى وبالتالى زيادة فى تركيز الـ PEP وبالتالى زيادة فى تركيز حامض الماليك يوجد تفسيرات لذلك.

أ - أن الضوء يؤثر على نفاذية غشاء التونوبلاست ويصبح أكثر سهولة فى نفاذية حامض الماليك من الفجوة العصارية إلى سيتوبلازم الخلية cytosol .

ب - يعتقد أيضا أنه يسبب تنشيط لأنزيم PEP carboxylase ولذلك تحدث عملية

نزع CO_2 ، أى decarboxylation .

ج – يعتقد أيضا أن الضوء يسبب تنشيط أنزيم الماليك malate enzyme كما هو الحال تماما وكما هو معروف فى أنزيمى NADP - malic dehydrogenase ، وأيضا أنزيم الـ pyruvate Pidikinase .

د – يعتقد أيضا أنه قد يكون للفيتوكروم دور جزئى فى ذلك.

(٣) الأيونات :

وجد أن ملح كلوريد الصوديوم يزيد من تثبيت CO_2 فى الظلام فى نبات حى علم الثلجى، ونتيجة لذلك يزداد تركيز الأحماض العضوية.

وجد أيضا أن تركيزات قليلة من الملح تسبب نشاط لأنزيمى الـ PEP carboxylase والـ malic dehydrogenase ، والعكس صحيح فأن تركيزات مرتفعة من الملح تسبب تثبيط نشاط هذين الأنزيمين.

وجد أن أنزيم الـ Malate enzyme فى الـ *Opuntia* يتم تثبيطه بواسطة الملح، وجد أيضا فى نبات *Portulacaria afra* وهو نبات يعتبر نبات CAM ضعيف a weak CAM plant فأنه فى وجود زيادة فى تركيز الملح فى البيئة Nacl stress فأنه يتحول من تثبيت CO_2 نهارا إلى تثبيت CO_2 ليلا، أى إلى الـ CAM .

(٤) المـــــاء :

وجد أن ندرة الماء فى الطبيعة . أو فى تجارب الجفاف drought تسبب خفض كفاءة تثبيت CO_2 نهارا فى نباتات C_3 , C_4، وليلا فى نباتات الـ CAM، ومثال للحالة الأخيرة نباتات *Kalanchoe daigremontiana* ونبات *Echeveria* . ويمكن تقسيم النباتات تبعا لذلك إلى :

أ – نباتات إجبارية CAM (obligate or constitutive CAM plants) وهى نباتات تقوم بعمل دورة الـ CAM تحت جميع الظروف البيئية المختلفة ومنها نبات *Tillandsia usneoides*.

ب) نباتات اختيارية CAM (induction of CAM = facultative CAM plants) : وجد أن بعض النباتات تتحول من C_3 إلى CAM ، ومثال ذلك نبات حى علم الثلجى حيث

يتحول من C_3 إلى CAM فى وجود ندرة الماء waterstress، وفى وجود زيادة فى الملح Nacl stress.

يعتقد أيضا أن قلة الماء تسبب زيادة فى نشاط أنزيم PEP carboxylase ، وأن قلة الماء تسبب أيضا زيادة تركيز حامض الأبسيسك، وقد يكون لذلك الهورمون تأثير فى هذه العملية ولكن لم يمكن اثبات ذلك فى نبات حى علم الثلجى.

obeikandl.com

obeikandl.com

الباب التاسع عشر
الفصل الأول
التنفـــــس
Respiration

يعرف التنفس بأنه عملية أكسدة كيموحيوية لتحليل المركبات العضوية ينطلق منها طاقة قابلة للأستعمال usable energy بواسطة النبات. فى حالة التنفس الهوائى تتم هذه العملية بأخذ الأوكسجين من الجو وإخراج ثانى أكسيد الكربون. وفى حالة التنفس اللاهوائى تتم هذه العملية فى عدم وجود الأوكسجين ويخرج ثانى أكسيد الكربون. فى حالة التنفس الهوائى تقدر الطاقة الناتجة عن كل جزيئ جلوكوز يستعمل فى التنفس أى يتحلل إلى ٦ جزيئات ماء وستة جزيئات ثانى أوكسيد الكربون هى ٦٧٨ كيلو كالورى أى ٢٩٠٠ كيلو جول ولذلك تعتبر عملية التنفس عملية هدم ينطلق منها طاقة كما فى المعادلة

$$ك_٦ يد_{١٢} أ_٦ + ٦ أ_٢ \longleftarrow ٦ ك أ_٢ + ٦ يد_٢ أ + ٦٧٣ \text{ كيلو كالورى}$$

أو ٦٧٨ كيلو كالورى

عملية التنفس هى عملية هدم للمركبات تتم فى وجود إنزيمات معينة وأول من لاحظ ذلك هو بوخنر Buchner عام ١٨٩٧ حيث أنه إكتشف بالصدفة أن مستخلص من خلايا الخميرة قادر على تخمر السكر فى عدم وجود خلايا حية وقد وضح أن هذا المستخلص له خواص الأنزيم وسمى بإسم إنزيم الزيميز zymase ولكن بعد ذلك بكثير إتضح أن إنزيم الزيمير ليست إنزيم واحد بل مجموعة من الإنزيمات منها hexokinase و aldolase وtriose phosphate dehydrogenase و pyruvic carboxylase وغيرها . وبعد ذلك وفى سنة ١٩٠٣ أمكن أستخلاص الزيميز من أنسجة نباتية مسحوقة crushed وكان يعتقد حتى تلك الفترة أن إنزيم الزيميز إنزيم مفرد وهذا خطأ بالطبع. وهكذا كانت هذه التجارب هى الأساس فى إكتشاف آلية عملية التنفس فى النبات.

آلية حدوث التنفس الهوائى

يحدث التنفس الهوائى فى النبات فى أربعة خطوات هامة متعاقبة وهى :

١- عملية تحلل الجلوكوز لتكوين حامض البيروفيك glycolysis وأول من عرف هذه العملية هوLepine عام ١٩٠٩ وهذه العملية لا تحتاج إلى الأوكسجين إطلاقا فى جميع خطواتها.

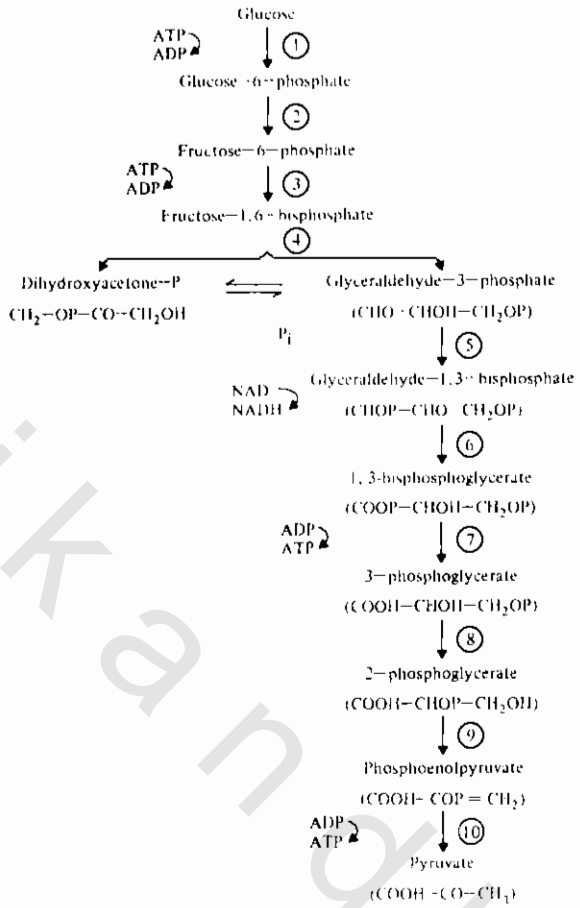
٢- تنشيط حامض البيروفيك بتكوين خلات نشطة فى صورة استيل مرافق إنزيمى A.

٣- دورة حامض الستريك أى دورة كربس Krebs cycle وقد سميت كذلك تبعا لإسم مكتشفها وهى تحتاج إلى الأكسجين بعكس الحال فى رقم ١. تم إكتشاف كربس لهذه الدورة عام ١٩٣٧.

٤- عملية الأكسدة الفوسفورية oxidative phosphorylation يمكن أن تسمى الفسفرة التأكسدية وهذه العملية تتم فى خطوات عديدة متتابعة ويعتبر السيتوكروم أحد المركبات الهامة فى هذه العملية.

١ - عملية تحلل الجلوكوز Glycolosis

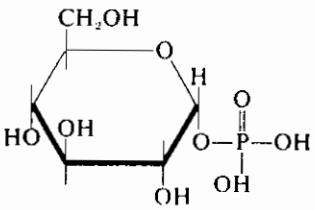
يتم تحلل الجلوكوز فى خطوات عديدة متتابعة حتى تكوين حامض البيروفيك وتتم هذه الخطوات فى وجود إنزيمات عديدة (شكل ١٥٨ ، ١٥٩). حيث يتحول الجلوكوز فى وجود جزيئ ATP وإنزيم hexokinase إلى جلوكوز ٦ فوسفات والأخير فى وجود أنزيم phosphoglucoisomerase يتحول إلى فركتوز فوسفات والأخير فى وجود جزيئ ATP وأنزيم phosphohexokinase يتحول إلى فركتوز ١- ٦ ثنائى الفوسفات والأخير فى وجود إنزيم aldolase ينشق إلى جزيئين أحدهما داى هيدروكسى أسيتون فوسفات والآخر جليسيرألدهيد ٣ فوسفات يمكن أن يتحول كلا المركبين الأخيرين كل منهما إلى الآخر وذلك بواسطة إنزيم triose phosphate isomerase . يتحول المركب الأخير فى وجود حامض الفوسفوريك وبواسطة إنزيم phospho triose isomerase إلى جليسيرألدهيد ١ - ٣ ثنائى الفوسفات والمركب الأخير فى وجود أنزيم جليسيرألدهيد ٣ فوسفات ديهيدروجينيز يتحول إلى حامض جلسريك ١ - ٣ ثنائى الفوسفات والمركب الأخير فى وجود إنزيم phosphogly ceryl kinase يتحول إلى حامض جلسريك ٣ فوسفات ويتكون جزيئ ATP . يتحول المركب الأخير فى وجود إنزيم phosphoglyceryl mutase إلى حامض جلسريك ٢ فوسفات. يتحول المركب



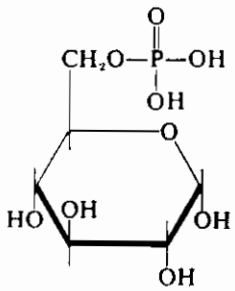
Glycolysis, the anaerobic oxidation of glucose to form pyruvate. 1 = hexokinase. 2 = phosphoglucoisomerase. 3 = phosphohexokinase. 4 = aldolase. 5 = phosphotriose isomerase. 6 = glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase. 7 = phosphoglyceryl kinase. 8 = phosphoglyceryl mutase. 9 = enolase. 10 = pyruvate kinase.

(شكل ١٥٨) : دورة تحلل الجلوكوز

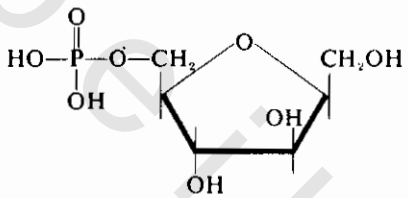
obeikandl.com



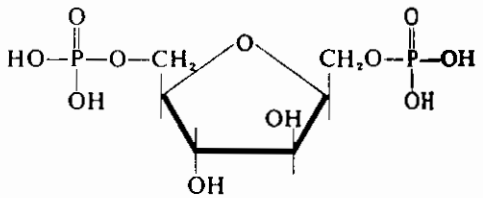
Glucose-1-PO4



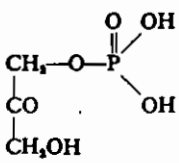
Glucose-6-PO4



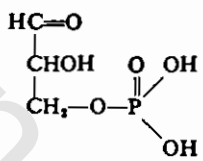
Fructose-6-PO4



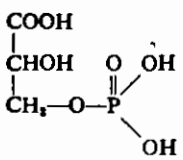
Fructose-1,6-diphosphate



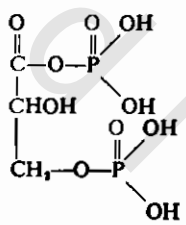
Phosphodihydroxyacetone



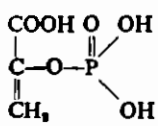
3-Phosphoglyceraldehyde



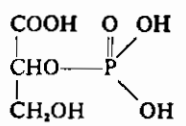
3-Phosphoglyceric acid



1,3-Diphosphoglyceric acid



Phospho-enol pyruvic acid



2-Phosphoglyceric acid

(شكل ١٥٩) : مركبات دورة تحلل الجلوكوز

الأخير فى وجود إنزيم enolase إلى حامض فوسفوإينول بيروفيك والمركب الأخير فى وجود إنزيم pyruvic kinase يتحول إلى حامض بيروفيك وتكوين جزيء ATP.

٢ - تكوين أستيل مرافق إنزيمى A (Acetyl Co A)

يتم تنشيط حامض البيروفيك وذلك بتحويل حامض البيروفيك إلى خلات نشطة تكون فى صورة أستيل مرافق إنزيمى A (acetyl Co A) وذلك بواسطة إنزيم مركب هو pyruvate dehydrogenase complex والذى يتكون من ثلاثة إنزيمات مختلفة وهى pyruvic decarboxylase و lipoate acetyl transferase و lipoate dehydrogenase . تحتاج هذه الإنزيمات الثلاثة خمسة عوامل مساعدة هى كاتيون المغنسيوم ومرافق أنزيمى A و NAD و (TPP) thiamine pyrophosphate و lipoate ولذلك يكون التفاعل للأنزيم المركب pyruvate dehydrogenase كما فى المعادلة الآتية

$$\text{Pyruvic} + \text{Co A} + \text{NAD} \longrightarrow \text{acetyl Co A} + \text{NADH} + CO_2$$

يمكن شرح حدوث الخطوات المختلفة للتفاعل السابق كما يلى (شكل ١٦٠):

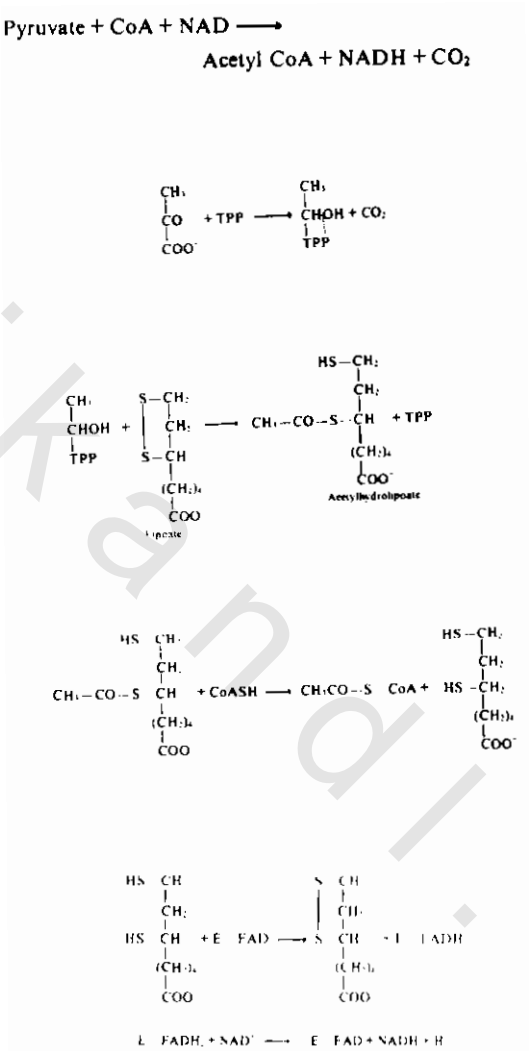
أول خطوة: يتم عملها بواسطة إنزيم pyruvic decarboxylase وهذه تحتاج إلى ثيامين بيروفوسفات (TPP) thiamine pyroposphate وكاتيون المغنسيوم ويتكون من حامض البيروفيك ثانى أوكسيد الكربون ومشتق الخلات ثيامين بيروفوسفات TPP derivatative of acetate .

ثان خطوة : يتم عملها بواسطة إنزيم lipoate acetyl transferase حيث أن مركب lipoate يطرد مركب TPP ويحل محله ولذلك يصبح TPP حر ويتكون مركب acetylhydrolipoate.

ثالث خطوة : يتم طرد الخلات من acetylhydrolipoate وتكوين lipoate وتتفاعل الخلات مع Co A لتكون مركب acetyl Co A .

رابع خطوة : يتم أكسدة جزيء lipoate بنزع ذرتى أيدروجين ويقوم بهذا التفاعل إنزيم dihydrolipoate dehydrogenase وهذا الأنزيم له مرافق إنزيمى أو مجموعة ملتصقة FAD (flavin adenine dinucleotide) حيث تتحول FAD إلى $FADH_2$ ثم بعد ذلك يتم إختزال المرافق الإنزيمى NAD إلى $NADH + H^+$.

وهكذا فإن عملية تحويل حامض البيروفيك إلى Acetyl Co A ينطلق منها طاقة مختزنة



(شكل ١٦٠) : خطوات تكوين acetyl Co A

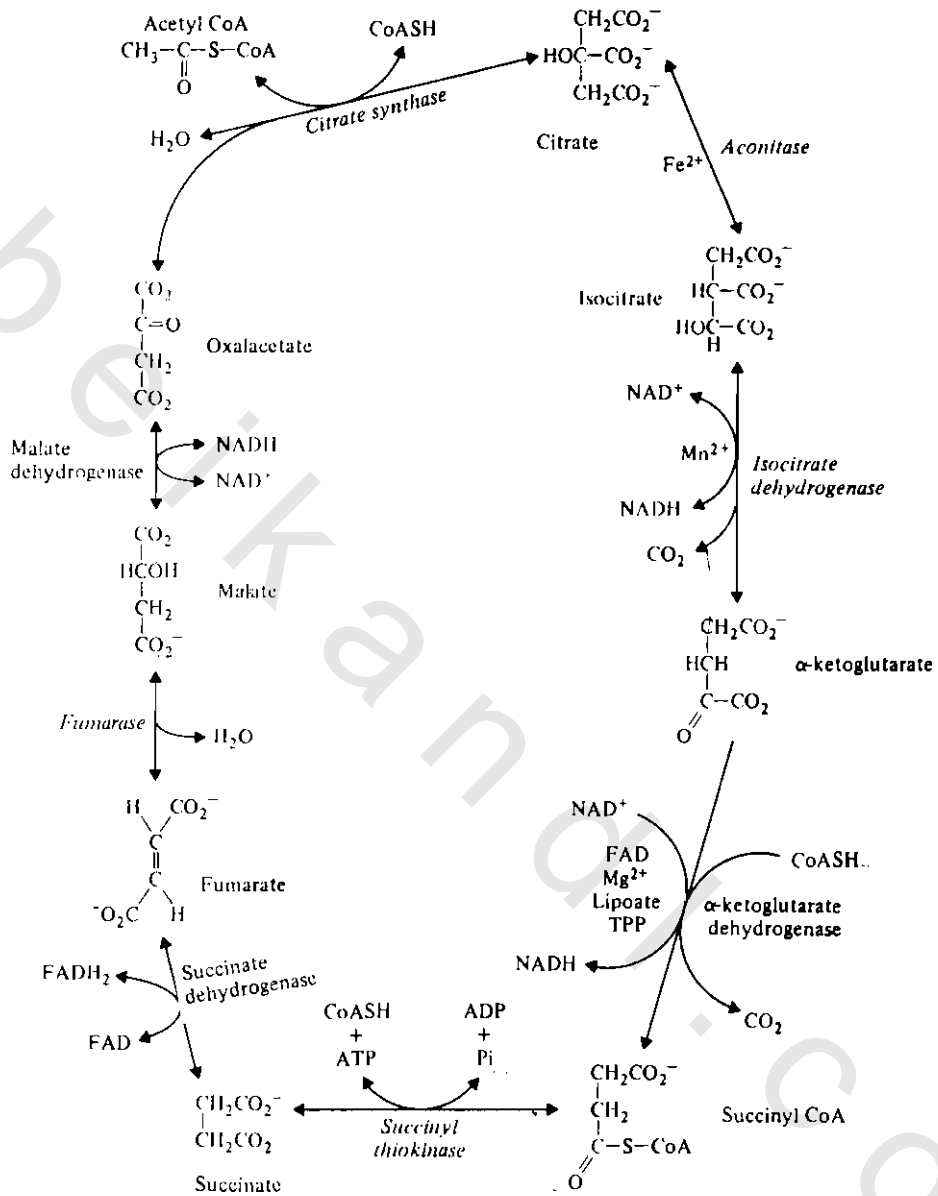
فى NADH .

٣ – دورة كربس Krebs Cycle

تحدث هذه الدورة جميعها فى الميتوكوندريا حيث أنها تحتوى على جميع الإنزيمات اللازمة لهذه الدورة (شكل ١٦١).

تبدأ الدورة بتفاعل acetyl CoA مع حامض الأوكسالأسيتك وتكوين حامض الستريك وذلك بواسطة إنزيم citrate synthetase . يتم تحول حامض الستريك إلى الأيزوستريك بواسطة إنزيم aconitase. ثم يتحول حامض الأيزوستريك إلى حامض ألفاكيتوجلوتاريك بواسطة إنزيم complex هو isocitrate dehydrogenase complex و المرافق الأنزيمى فى هذه الحالة هو NAD مع وجود كاتيون منجنيز ويتم خروج ثانى أكسيد الكربون. ثم يتحول الحامض الأخير إلى succinyl CoA وذلك بواسطة إنزيم مركب complex وهو إنزيم Ketoglutoric - dehydrogenase ألفا complex ومما هو جدير بالذكر أن الإنزيم المركب يحتاج CoA و TPP و NAD و lipoate . ينتج من هذه الخطوة جزيئ NADH وأيضا من الخطوة السابقة جزيئ NADH وهكذا يتم حفظ الطاقة فى هذين التفاعلين فى صورة جزيئات NADH . يتحول المركب الأخير إلى succinate بواسطة إنزيم succinyl CoA synthetase وينتج جزيئ ATP من ADP . يمكن لهذا الإنزيم أن يستعمل مركبات أخرى خلاف ADP وهى GDP و IDP ولكن المعتاد يستعمل ADP. فى الأنسجة الحيوانية يستعمل GDP فى هذه الخطوة. هذا التفاعل عكسى على عكس التفاعل السابق غير عكسى. ثم يتحول المركب الأخير إلى fumarate بواسطة إنزيم مرتبط بالأغشية فى الميتوكوندريا membrane - boundenzyme وهوsuccinate dehydrogenase وهو عبارة عن إنزيم بروتين فلافينى flavoprotein والذى يستخدم FAD وينتج $FADH_2$ وهو يحتاج كاتيون حديد وهو من البروتينات الهيم . يتم تثبيط هذا الإنزيم بواسطة تثبيط تنافسى وذلك بواسطة مركب مشابه لحامض المالونيك analogue malonate . يتم تحول حامض المالونيك بواسطة إنزيم fumarase إلى حامض ماليك ويخرج الماء . ثم يتحول الحامض الأخير فى وجود إنزيم malate dehydrogenase إلى oxalacetate حامض والمرافق الأنزيمى لهذا الإنزيم هو NAD.

يلاحظ فى الدورة السابقة أن جميع التفاعلات عكسية عدا التفاعل الذى فيه يتحول الألفا كيتوجلوتاريك إلى succinyl CoA فهو غير عكسى لخروج ثانى أكسيد الكربون. يتم فى هذه الدورة إنتاج ثلاثة جزيئات من NADH وجزيئ FADH وجزيئ ATP. يتم أيضا خروج جزيئين



(شكل ١٦١) : دورة كربس

من ثانى أكسيد الكربون كما يتم تكوين جزيئين من الماء عندما يتم إختزال الأكسجين. وبالرغم من أن أغلب تفاعلات الدورة عكسية فإن هذه الدورة لا تعتبر عكسية إطلاقا وذلك لعدم عكسية التفاعلات التى ينتج منها ثانى أكسيد الكربون والتى تحدث فى مستويات عالية جدا من الطاقة الحرة السالبة high negative standard free energies . مثال ذلك أن عملية خروج ثانى أكسيد الكربون decarboxylation من حامض ألفا كيتوجلوتاريك لها طاقة حرة قياسية هى – ٣٣ كيلو جول جزيئ $^{-1}$ 33 k J mol - وأن الناتج النهائى للتغير فى الطاقة الحرة لهذا التتابع G سالب.

٤ – عملية الأكسدة الفوسفورية Oxidative Phosphorylation

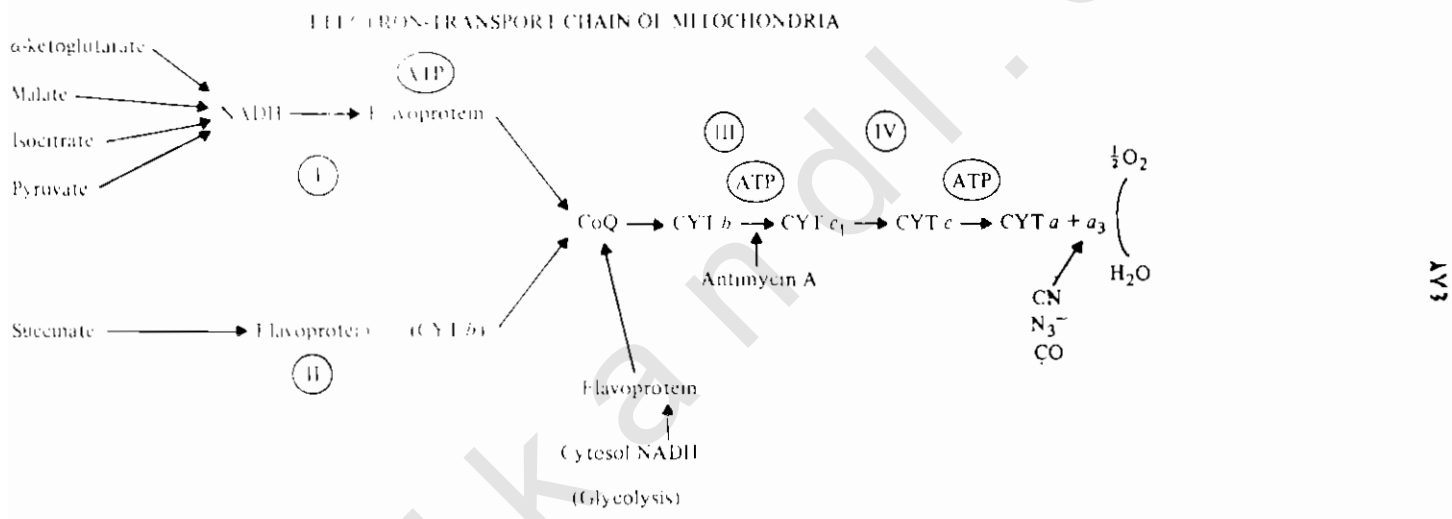
ينتج عن عمليات الأكسدة فى خطوات تحلل الجلوكوز ودورة كربس بعض جزيئات ATP ولكن أغلب الطاقة مختزنة فى صورة مركبات مختزلة وهى $FADH_2$ و NADH. أثناء عملية الفسفرة التأكسدية والتى ينتج عنها ATP فإن زوج الإلكترونات المسبب إختزال NAD و FAD يتم نقله إلى الأوكسجين الجزيئى عن طريق سلسلة من حوامل الإلكترونات والتى تكون مرتبطة بشدة بغشاء الميتوكوندريا الداخلى أو أنها مكونات هذا الغشاء. هذه البروتينات الناقلة للإلكترونات ذات جهد الأكسدة والإختزال redox electron transporting protein تسمى بالنظام الناقل للإلكترونات electron transport system (ETS).

أكسدة NADH إلى NAD يكون فيها $\Delta G^{o\prime}$ حوالى – ٢١٨ كيلو جول جزيئ k J mol^{-1}

$$NADH + H^+ + \frac{1}{2} O_2 \longrightarrow NAD^+ + H_2O$$

أثناء إنتقال الإلكترون من NADH إلى O_2 يحدث إنخفاض فى الطاقة كاف لإنتاج جزيئات عديدة من ATP .

تم توضيح دور ETS وذلك بشكل توضيحى (شكل ١٦٢) . أكسدة حامض البيروفيك بواسطة pyruvic dehydrogenase وأيضا أكسدة الأيزوستريك وألفا كيتو جلوتاريك والماليك أثناء دورة كربس ينتج عنها ٤ جزيئات من NADH يتكون جزيئ NADH لكل خطوة أكسدة. يتم أكسدة NADH مرة أخرى بواسطة معقد مركبات الفلافو بروتينات والتى تحتوى الفلافين أحادى النيوكيلوتيد flavin mononucleotide (FMN) وحيث يتم إختزال الأخير بواسطة إنتقال الإلكترونات من NADH إلى FMN ويصبح الوضع NAD و FMNH . وجد أن



(شكل ١٦٢) : خطوات الأكسدة الفوسفورية
سلسلة مركبات نقل الإلكترون

obeikandl.com

NAD و FMN وأيضا مركب ثالث وهو FAD أى flavin adenine dinucleotide توجد فى آن واحد كأصول حرة free radicals وهكذا يمكن أن تقبل أى تستقبل الإلكترونات المنتقلة ولذلك يمكن أيضا أن يصبح FAD عبارة عن $FADH_2$. عملية الأكسدة والإختزال لمركب NADH عملية إنتقال لإلكترونين أى أثنين من الإلكترونات. معقد مركبات الفلافوبروتينات flavoproteins complex والذى يختزل مباشرة بواسطة NADH تم عزله من الميتوكوندريا وقد سمى بإسم معقد ١ أى Complex 1. المعقد رقم ١ أى المعقد ١ المحتوى والمعتمد على FMN يتم إختزاله بواسطة إنتقال إلكترونين من NADH ثم يتأكسد مرة أخرى بإنتقال الإلكترونين منه إلى مركب كينون معين فى سلسلة نقل الإلكترونات. تعتبر الكينونات quinones كالمركبات السابقة حيث أنها توجد فى صورة أصول حرة free dadicals ولذلك فإن تفاعلات جهد الأكسدة والأختزال يكون راجع إلى إنتقال إلكترون أو أكثر. هذا الكينون الخاص أى المتخصص فى عمليات إنتقال الإلكترونات والذى يلى فى الترتيب معقد ١ يسمى مرافق إنزيمى Q (coenzyme Q) أو ubiquinone . بعد ذلك أى جميع المركبات التالية والتى لها دور فى سلسلة نقل الإلكترونات تكون عبارة عن بورفيرينات حديد iron porphyrins بروتينية وتسمى بمركبات السيتوكروم cytochrom . تسمى بورفيرينات الحديد بإسم آخر وهى الهيم heme يمكن أن تعتبر مركبات السيتوكروم أنها هيم بروتينى أى بروتينات هيم. يتم إختزال مركبات السيتوكروم حيث يتحول fe^{+++} أى $ح^{+++}$ إلى fe^{++} أى $ح^{++}$ وذلك فى سلسلة نقل الإلكترونات (شكل ١٦٣).

أهمية المركبات الشبيهة بالكينونات semiquinones والتى هى عبارة عن عوامل مساعدة للفلافين والكينونات flavin cofactors and the quinones تم توضيحها هى أى المركبات الشبيهة بالكينونات تختزل بسهولة بواسطة إنتقال الإلكترونات أى بواسطة زوج من الإلكترونات من NADH وتنقلها بسهولة إلى السيتوكرومات فى عملية نقل واحدة للإلكترونات- one electron transfer. أى أن المركبات الشبيهة بالكينونات تقوم بعملية واحدة فيها يتم نقل زوج من الإلكترونات من NADH إلى السيتوكرومات وذلك يتم من خلالها.

يوجد ثلاثة أنواع رئيسية من السيتوكرومات فى الميتوكوندريا وتم التعرف عليها بواسطة طيف الإمتصاص absorption spectrum الخاص بكل نوع منها وهى عبارة عن الأنواع a و b و c. تتابع السيتوكرومات فى سلسلة ETS يرجع جزئيا إلى قيمها الخاصة بالأكسدة والأختزال(E^o). ويرجع جزئيا أيضا إلى دورها فى التتابع فى عملية الأكسدة والإختزال على أساس أنها مواد تفاعل

حامض سكسينيك
مجمع رجيني سكسينيك
أحماض دورة كربس ماعدا المكسالات
مجمع رجيني
فسفرة تأكسدية
أدين ٣ فو
أدين ٣ فو
أدين ٣ فو
مساعد إنزيم Q

مانحة للإلكترونات وذلك عند إضافتها إلى تحضيرات الميتوكوندريا. يتم معرفة عملية الأكسدة والإختزال للسيتوكرومات المختلفة بواسطة أجهزة تحليل ضوئى معينة spectrophotometers مصممة خصيصا لذلك وذلك لقياس أطياف الإمتصاص فى مخاليط السيتوكرومات المختلفة. حيث وجد أن سيتوكروم b يصبح مختزل قبل سيتوكروم c_1 عند إضافة NADH إلى تحضيرات الميتوكوندريا والقادرة على إستهلاك الأوكسجين عند إضافة NADH.

يمكن أيضا معرفة ترتيب السيتوكرومات المختلفة فى عملية سلسلة نقل الإلكترونات وذلك بإستخدام مثبطات متخصصة لنقل الإلكترونات. حيث أن عند إضافة المضاد الحيوى antimycin A يحدث تثبيط لعملية إنسياب أى إنتقال الإلكترونات بين السيتوكروم bوبين السيتوكروم c_1 . حيث أنه فى وجود NADH والأوكسجين فإن المضاد الحيوى أنتيميسين A يسبب إختزال سيتوكروم b وأكسدة سيتوكروم c_1، يعنى ذلك أى شرح ذلك أنه يحدث إنتقال الإلكترونات من NADH ليختزل سيتوكروم b ولكن لا تنتقل هذه الإلكترونات من سيتوكروم b إلى سيتوكروم c ولذلك يصبح سيتوكروم c مؤكسد عند نقله الإلكترونات إلى المركب التالى فى السلسلة.

وجد أيضا فى حالة المثبطات أى المركبات المثبطة أن السيانيد يرتبط بشدة مع مجموعة الهيم للسيتوكروم a وبذلك يمنع إنتقال الإلكترونات إلى الأوكسجين. ووجد نفس الشئ مع مركب الأزيد azide وأول أوكسيد الكربون.

وهكذا فأنه أمكن التعرف على تتابع المركبات الناقلة للإلكترونات بواسطة ثلاثة طرق وهى تقدير جهد الأكسدة والإختزال لكل مركب ثم معرفة دور كل مركب سيتوكروم فى عملية التتابع بإستخدام مواد تفاعل معينة ومعرفة نوع السيتوكروم بواسطة أجهزة تحليل الطيف الضوئى معينة وثالثا بإستخدام المثبطات. والمثبطات كثيرة ومنها ما هو متخصص فى منع عملية نقل الإلكترونات على السيتوكرومات نفسها مثل السيانيد CN والأزيد N_3^- وأول أكسيد الكربون ومنها ما هو متخصص فى منع عملية الأزدواج coupling أى عمليتين تتمان فى آن واحد وهما نقل الإلكترونات وعملية الفسفرة لتحويل جزيئ ADP إلى جزيئ ATP وبذلك بإستخدام هذه المركبات تحدث عملية نقل الإلكترونات ولا تحدث عملية الفسفرة أى هى بذلك مركبات تمنع عملية الأزدواج uncoupler ومنها مركب داى نيتروفينول وبعض المضادات الحيوية مثل جرامسيدين وفالينوميسين.

يوجد إنخفاض كاف فى الطاقة حيث أن الإلكترونات تنساب من NADH الذى له E^{o1} تساوى -٠,٣٢ فولت إلى الأوكسجين وله E^{o1} تساوى +٠,٨ فولت لتكون على الأقل ثلاثة جزيئات ATP. والدراسة بإستخدام المعقدات ١ و ٢ و ٣ والمثبطات وضحت أن ATP منتجة من نقل الإلكترونات من NADH إلى الفلافوبروتين معقد ١ وأيضا بين سيتوكروم b و c_1 وبين سيتوكروم c وسيتوكروم $a + a_3$ يعتبر المعقد الأخير وهو سيتوكروم $a + a_3$ هو الأوكسيديز الطرفى والذى يسمى للبساطة بإسم سيتوكروم أوكسيديز حيث أنه ينقل الإلكترونات مباشرة إلى الأوكسجين الجوى ليكون الماء كما فى المعادلة:

$$2H^+ + 2e^- + \frac{1}{2} O_2 \longrightarrow H_2O$$

عندما يكون حامض السكسنيك هو المانح للإلكترونات بواسطة سكسنيك ديهيدروجينيز ينتج FAD مختزل. والأخير مرتبط ببروتين سكسنيك ديهيدروجينيز بواسطة روابط تعاونية. ولذلك فإن هذا المعقد فلافوبروتين أى معقد II والذى يشمل سيتوكروم b يختزل ubiquinone بطريقة مماثلة لطريقة إختزال المعقد ١ بواسطة NADH. ثم يقوم اليوبيكونيون ينقل الإلكترونات خلال سلسلة السيتوكروم كما سبق شرحه. لا يتكون ATP فى خطوة المعقد II ولذلك فإن السكسنيك خلال $FADH_2$ تنتج جزيئين ATP فقط وليست ثلاثة كما هو الحال فى NADH .

عملية فسفرة ADP وتحويلها إلى ATP بواسطة فوسفور غير عضوى تكون مرتبطة تماما بعملية نقل الإلكترونات إلى الأوكسجين يمكن منع عمل الفسفرة بإستخدام مركب- 2.4 dinitro phenol (DNP) (شكل١٦٢). وفى حالة وجود هذا المركب تستمر عملية نقل الإلكترونات من NADH إلى الأوكسجين ولكن لا تتكون جزيئات ATP من ADP وعلى العكس من ذلك فإن عملية نقل الإلكترونات من NADH إلى الأوكسجين تحدث بسرعة أكبر من المعتاد حيث أن سرعة أخذ الأوكسجين من الجو تزداد. توجد مركبات أخرى تماثل DNP حيث أنها أيضا تمنع الإزدواجية uncouplers (الإزدواجية أى حدوث نقل الإلكترونات وحدوث عملية تحويل ADP إلى ATP فى آن واحد) مثل المضادات الحيوية gramicidin و valinomycinولكن oligomycin يثبط إنتقال الإلكترونات وعملية فسفرة ADP أى أنه يمنع العمليتين وليست عملية واحدة.

أغلب المعلومات المعروفة عن التنفس معروفة من دراسة الحيوانات والبكتريا. جميع إنزيمات

تحلل الجلوكوز ودوره البنتوزفوسفات pentose phosphate ودورة كربس عزلت من أنسجة النباتات وتم دراستها بالتفصيل وبعض منها أمكن بلورته ودراسته بالتفصيل. ولكن يلاحظ أنه بالرغم أن هذه الإنزيمات واحدة فى النبات والبكتريا والحيوان إلا أن هذه الإنزيمات تختلف فى بعض خواصها الأنزيمية فى النبات عنه فى الحيوان والبكتريا.

يوضح الجدول (جدول ٢٤) الطاقة الكلية الناتجة من جزيئ جلوكوز عند أكسدته أكسدة كاملة. حيث يتم إنتاج عشرة جزيئات NADH وجزيئين $FADH_2$ وأربعة جزيئات ATP. وعند الأخذ فى الإعتبار أنه ينتج ٣ جزيئات ATP لكل جزيئ NADH وجزيئين ATP لكل جزيئ $FADH_2$ وذلك فى نظام نقل الإلكترونات الموجود فى أغشية الميتوكوندريا ولذلك يوجد ناتج صاف هو ٣٨ جزيئ ATP من الأكسدة الكاملة لجزيئ الجلوكوز. ينتج عن دوره تحلل الجلوكوز تكوين NADP وهذه تكون ٢ جزيئ ATP وليست ثلاثة ولذلك فإن صافى الناتج الكلى لأكسدة جزيئ جلوكوز واحد هو ٣٦ جزيئ ATP فقط.

(جدول٢٤) : الناتج النهائى لأكسدة جزيئ جلوكوز واحد من NADH و $FADH_2$ و ATP.

الخطـــــــوة	NADH أو NADPH	$FADH_2$	ATP	صافـى ATP
دورة تحلل الجلوكوز	٢	صفر	٢	٨
تحول البيروفيك إلى خلات	٢	صفر	صفر	٦
دورة كربس	٦	٢	٢	٢٤
المجمـــــوع	١٠	٢	٤	٣٨

التنفس اللاهوائى

يحدث التنفس اللاهوائى anaerobic respiration فى غياب الأوكسجين وفى هذه الحالة تنطلق كمة من الطاقة أقل بكثير جدا من الطاقة المنطلقة لكل جزيء جلوكوز فى عملية التنفس الهوائى. يماثل التنفس اللاهوائى فى النبات عملية التخمر الكحولى فى الخميرة بل أنهما عملية واحدة وقد تم إكتشاف عملية التخمر أولا فى الخميرة بواسطة باستير (بدأت الأبحاث عام ١٨٥٧) ثم أكتشفت عملية التنفس اللاهوائى فى النبات بعد ذلك. وملخص هذه العملية هو تحليل كيموحيوى لجزيء سكر الجلوكوز ويتكون كحول إيثيل وثانى أكسيد الكربون وتنطلق طاقة تقدر ٢١ كيلو سعر كما فى المعادلة الآتية :

$$ك_٦ يد_{١٢} أ_٦ \longrightarrow ٢ ك_٢ يد_٥ أ يد + ٢ ك أ_٢ + ٢١ \text{ كيلو سعر}$$

وغالبا ما يتراكم كحول الايثيل فى الخلايا، على أن تراكم الكحول لا يعتبر قاعدة عامة، فالكحول لا يتكون فى أنسجة بعض النباتات الراقية نتيجة تنفسها لاهوائيا. وكثيراً ما يلاحظ وجود الأحماض العضوية المختلفة كحمض الأوكساليك وحمض الطرطريك وحمض الماليك وحمض الستريك وحمض اللكتيك كنواتج نهائية شائعة للتنفس اللاهوائى فى أنسجة النباتات الراقية.

وقليل من أنسجة النباتات الراقية له جهاز تنفس لاهوائى قوى لدرجة تسود به على التنفس الهوائى حتى فى وجود الأكسجين بتركيزات ملحوظة. ففى حبوب الأرز النابتة، مثلا، يكون معدل التنفس اللاهوائى مساوياً لمعدل التنفس الهوائى عندما يكون تركيز الأكسجين ٨٪ وحتى فى حبوب القمح النابتة، وهو نسيج هوائى مميز. يحدث التنفس اللاهوائى بكمية ملحوظة فى هذا التركيز من الأكسجين ويحدث التنفس اللاهوائى أيضاً فى وجود الأكسجين فى بعض أنواع الأنسجة، على الأقل، التى يضطرب فيها نظام التنفس الهوائى نتيجة استعمال السيانيد أو بعض المثبطات الإنزيمية الخاصة الأخرى.

وفى معظم أنسجة النباتات الراقية يحدث التنفس اللاهوائى عندما يقل إمدادها بالأكسجين الجوى بدرجة كبيرة أو يمتنع كلية – ويمكن إحداث هذه العملية فى معظم أنسجة النباتات الراقية بتعريضها إلى جو خال من الأكسجين أو إلى جو يقل فيه تركيز الأكسجين عن قيمة حرجة منخفضة نسبياً.

وتختلف أنسجة النباتات الراقية اختلافاً كبيراً فى تحملها لنقص الأكسجين وللتنفس

اللاهوائى الناتج فى الخلايا. وتستطيع بعض النباتات أو الأعضاء النباتية أن تعيش تحت هذه الظروف فترات طويلة بينما تموت الأخرى بعد يوم أو يومين. فبادرات الذرة مثلا تستطيع أن تبقى حية لأكثر من يوم فى جو خال من الأكسجين. أما ثمار التفاح والكمثرى فتستطيع أن تعيش مخزونة فى جو من الهيدروجين النقى أو النتروجين النقى لمدة شهور دون أن تضار وتستمر هذه الثمار فى إنتاج ثانى أكسيد الكربون تحت هذه الظروف وبذلك تشير إلى حدوث نوع من التنفس لا يكون فيه الأكسجين الجوى ضرورياً.

وكثير من الأمثلة المعروفة للتنفس اللاهوائى فى أنسجة النباتات الراقية يكون نتيجة وجود تراكيب فى الأعضاء النباتية من شأنها منع وصول الأكسجين إلى الأنسجة الداخلية. فمثلا نجد أن أغلفة البذور لكثير من الأنواع النباتية تكون منفذة للأكسجين بدرجة قليلة. ففى أطوار الإنبات الأولى لمثل هذه البذور. وقبل تمزق الأغلفة، ترجح كفة التنفس اللاهوائى على التنفس الهوائى. وأوضح مثل لهذه الظاهرة ما يشاهد فى بذور البازلاء، ففى الأطوار المبكرة من الإنبات ينتج من ثانى أكسيد الكربون ما يوازى ثلاثة أوأربعة أمثال حجم الأكسجين الممتص. وكذلك يحدث التنفس اللاهوائى أيضاً فى حبوب الذرة وحبوب الشوفان، خصوصاً إذا تركت القنابع سليمة، وثمار عباد الشمس فى الأطوار المبكرة من الأنبات.

ويحدث التنفس اللاهوائى أيضا بحالة طبيعية فى الثمار الشحمية. جلد بعض الثمار ومنها العنب وهو من أشهر الأمثلة لذلك غير منفذ نسبيا للأكسجين، وعلى ذلك فمما لاشك فيه حدوث هذه العملية فى مثل هذه الأعضاء.

وكان المعتقد بصفة عامة أن الأنسجة الداخلية لمعظم الثمار المتشحمة كالموز وثمار الموالح والقرعيات الخ، تعانى من نقص الأكسجين، وأن التنفس اللاهوائى شائع الحدوث فى مثل هذه الأنسجة. وقد وضح أن ثمار الطماطم تتنفس لاهوائيا عند وضعها فى جو من النتروجين أو الهيدروجين، ويعتقد أنه من الممكن حدوث بعض التنفس اللاهوائى فيها عند تعريضها لظروف جوية عادية. ومن جهة أخرى فقد أثبت تحليل الهواء الداخلى لبعض ثمار القرعيات احتواءه على نسبة من الأكسجين تساوى الموجودة منه فى الهواء الجوى. وحيث إنه من غير الممكن القطع برأى حاسم فيما يختص بسيادة التنفس اللاهوائى فى الثمار اللحمية، فإنه يبدو من المحتمل حدوث هذه العملية على الأقل فى بعض الثمار من هذا النوع.

وتتنفس نباتات الكاكتس لاهوائيا عند وضعها فى جو من النيتروجين النقى، ويبدو أن الأنسجة الداخلية فى الأنواع العصارية قد تزاول عملية التنفس اللاهوائى تحت الظروف العادية.

وعندما تكون الحبوب والدريس وقرون الفول حديثة الحصاد هى وغيرها من المواد النبتية سريعة التنفس. أو تعبأ فى أوعية محكمة فإن ذلك يؤدى إلى منع وصول الأكسجين بحالة حرة إلى هذه الكتلة النباتية. ففى مثل هذه الظروف قد يحل التنفس اللاهوائى محل التنفس الهوائى فى كثير من الخلايا. ويحدث نتيجة لتراكم نواتج التنفس اللاهوائى تلف هذه المواد قبل وصولها إلى المستهلك، وتحدث هذه الحالة بصفة خاصة عند حفظ المواد النباتية فى درجة حرارة عالية نسبياً.

والتأثير السيئ لغمر التربة بالماء على كثير من الأنواع النباتية ينتج من إحلال التنفس اللاهوائى محل التنفس الهوائى، حيث إن مثل هذه الأراضى المغمورة تكون خالية من الأكسجين. وغمر الحقل المنزرع بأى محصول – وهى حالة شائعة الحدوث فى بعض المناطق – تتسبب عنه أضرار جسيمة وسريعة للنباتات، حتى ولو كانت الجذور فقط هى المغمورة. وإذا استمرت ظروف غمر التربة مدة طويلة، فإن ذلك غالباً ما يؤدى إلى موت النباتات. وغالباً ما تظهر على النباتات أعراض الجفاف مما يوحى بأن الوظائف الفسيولوجية للجذور قد تغيرت بطريقة أدت إلى أن عملية امتصاص الماء لم تعد تحدث بمعدل كاف.

وهناك احتمال وجود سببين على الأقل يفسران التأثيرات الضارة لاستبدال التنفس الهوائى باللاهوائى فى الأنسجة التى تتنفس بطبيعتها تنفساً هوائياً. وأحد هذين السببين هو أن الطاقة الناتجة فى العملية الأولى تكون قليلة جداً إذا ما قورنت بالطاقة التى تنتج فى العملية الثانية. فالتنفس اللاهوائى ينتج جزءاً قليلا من الطاقة التى تنتج من أكسدة جزئ من الهكسوز فى عملية التنفس الهوائى. ويحتمل فى الأنسجة نشيطة الأيض، بصفة خاصة، أن يقل معدل إنتاج الطاقة بحيث لا يكون كافياً للمحافظة على سير العمليات فى الخلية وسرعان ما تتولد تأثيرات هادمة داخل الخلايا. والاحتمال الآخر الذى يسبب تلف الخلايا نتيجة حدوث التخمر هو تراكم مواد ذات تأثيرات سامة للبروتوبلازم. ففى أثناء عملية التنفس اللاهوائى يتراكم كحول الايثيل ومركبات أخرى أكثر أو أقل سمية فى الخلايا التى تحدث فيها هذه العملية، وقد تنقل هذه المواد إلى أجزاء أخرى من النبات ما زالت تحت ظروف هوائية. وتستطيع الأنسجة التى غالباً ما تحدث بها عملية التنفس اللاهوائى أن تتحمل تركيزات واضحة من هذه المركبات دون أن تضار. أما فى الأنسجة التى تتنفس هوائيا بطبيعتها، فإن احتمالها لهذه المواد يكون أقل كثيراً، ويؤدى تراكم هذه المواد داخل الخلايا إلى تأثيرات ضارة.

وعلى نقيض معظم النباتات الأرضية، تكون الريزومات والجذور وكذلك الأعضاء الأخرى فى بعض الحالات مغمورة بصفة دائمة فى أنواع كثيرة من النباتات المائية. وفى بعض مثل هذه

الأنواع تنتشر كميات واضحة من الأكسجين إلى الأعضاء المغمورة من الأعضاء الهوائية من خلال النسيج البرنشيمى الهوائى وبذلك يعوضها نقص الأكسجين.

وأحياناً ما تكون هذه الحركة الداخلية لغاز الأكسجين كافية لمزاولة التنفس الهوائى، ولكن فى كثير من الأحيان، على الأقل فى بعض الأنواع، لا تكون كافية، ويحدث بعض التنفس اللاهوائى. وقد ثبت وجود هذه الحالة الأخيرة بصورة منتظمة أو كثيرة الحدوث فى جذور وريزومات البشنين وكثير من الأنواع المائية الأخرى وفى مثل هذه الأعضاء يميل التنفس إلى أن يكون هوائيا فى بعض الأحيان، وفى أحيان أخرى يميل إلى التخمر، ولو أنه يندر أحياناً عدم حدوث بعض التنفس اللاهوائى على الأقل فى هذه الأنسجة البعيدة عن مصدر الأكسجين.

وعند نقل كثير من الأنسجة من ظروف لاهوائية إلى ظروف هوائية إن التخمر يتعطل بدرجة كبيرة أو يتوقف تماما ويقل معدل استهلاك مادة التنفس. وتسمى هذه الظاهرة «بتأثير باستير». وبالرغم من قلة معدل استهلاك مادة التنفس نتيجة التحول إلى ظروف هوائية، فإنه غالباً ما تزيد الطاقة الميسورة للخلايا نظراً لقدرة التنفس الهوائى على إنتاج الطاقة إذا ما قورن بالتنفس اللاهوائى.

وقد عرف تأثير باستير منذ زمن طويل فى الخميرة وفى الخلايا الحيوانية. وقد أمكن إثبات وجود مثل هذه الآلية بعد ذلك بكثير فى أنسجة مختلفة فى النباتات الراقية مثل جذور الجزر وأوراق الشعير وثمار التفاح وجذور الجزر والجزر الأبيض ودرنات البطاطس ولاشك فى وجوده فى نبات كثيرة أخرى .

آلية حدوث التنفس اللاهوائى :

تحدث هذه العملية فى خطوتين الأولى هى عملية تحلل الجلوكوز كما فى التنفس الهوائى تماما وينتج عن ذلك حامض البيروفيك وتتم هذه العملية فى غياب الأوكسجين.

والخطوة الثانية وتحدث أيضا فى غياب الهواء وينتج عنها فى المعتاد كحول الإيثيل وحيث يتحول حامض البيروفيك إلى أستيالدهيد فى وجود إنزيم pyruvic decarboxylase ويتم خروج ثانى أوكسيد الكربون ثم يتم تحول الأسيتالدهيد إلى إيثانول فى وجود إنزيم alcohol dehydrogenase ذو المرافق الأنزيمى NAD (شكل ١٦٤).

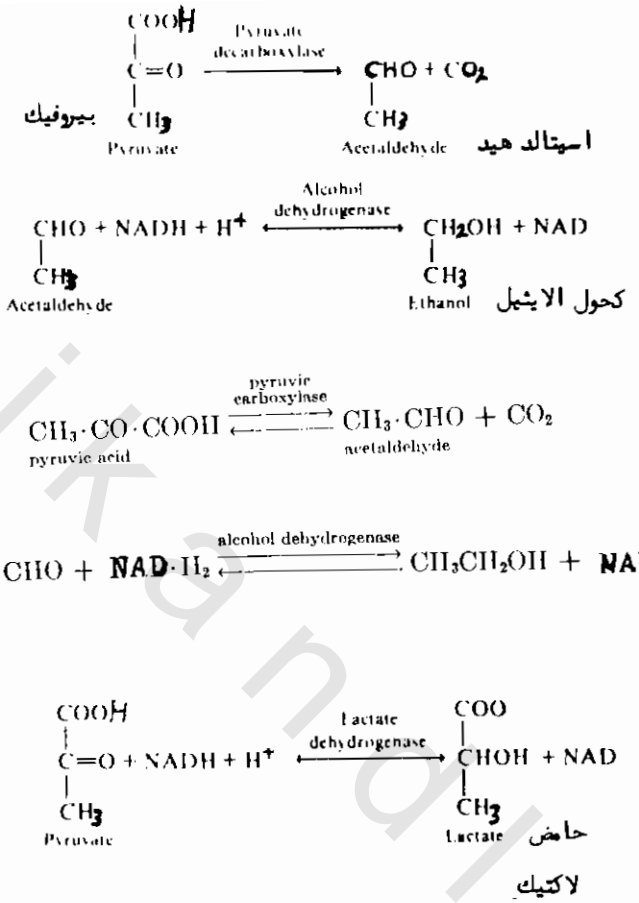
يمكن أن تحدث الخطوة الثانية بطريقة أخرى حيث يتحول حامض البيروفيك إلى حامض لاكتيك بواسطة الإنزيم lactic dehydrogenase وذلك فى وجود المرافق الإنزيمى NAD (شكل ١٦٤).

تم دراسة الجين الخاص بإنتاج إنزيم alcohol dehydrogenase فى نبات الذرة الشامية (*Adhl*). وجد أن هذا الإنزيم فى الذرة يتكون فى بعض الأعضاء وبعض الخلايا دون الأخرى. وفى بعض الأعضاء ينتج هذا الإنزيم فى الظروف العادية وفى أعضاء أخرى فى نفس النبات لابد وأن ينتج تحت ظروف لا هوائية. حيث أن هذا الجين تحت تأثير أو متأثر بمجموعة أخرى من الجينات والتى تتأثر بالعوامل الداخلية للنبات والظروف البيئية الخارجية.

The Adhl gene is woven into a complicated net of gene circuits that respond both to internal, developmental cues and to external, enivronmental stimuli.

تحتاج البذور والبادرات أثناء الإنبات فى الذرة الشامية هذا الإنزيم عندما تكون مغطاة بالماء أثناء الإنبات وعندما تزيد فترة الغمر بالماء لعدة ساعات. عندما تتعرض البادرة لبيئة غير هوائية فإن تخليق البروتين يتوقف. بعد ساعات قليلة فإنه يتم تخليق بروتين هذا الإنزيم وتسعة بروتينات أخرى رئيسية وعشرة بروتينات صغرى. وهذا يعطى الإنطباع أن هذه البروتينات أو حتى بعض منها له دور هام فى تحمل الغمر flood tolerance ويحتاج ذلك إلى إختبارات على مستوى البيولوجيا الجزيئية.

ولعمل هذه الإختبارات لابد من الحصول على طفرات أو أصناف متحملة للغمرmutants or cultivars that are flood - tolerant ثم نفحص وندرس أى الجينات فى هذه الطفرات أو الأصناف هى المسئولة عن التحمل. وقد أمكن بالفعل من مزارع الأنسجة عزل طفرات فى جين *Adhl*. بعض هذه الطفرات غيرت من تعبير هذا الجين أى ثبات تعبير هذا الجين stability of enzyme expression والطفرات الأخرى غيرت من كمية التعبير أى كمية الإنزيم. بعض الطفرات وضحت تغييرات فى التعبير الكمى لكثير من الأنسجة وأظهرت تغيرات معقدة فى تركيب النبات. بعض هذه الطفرات ناتج عن المعاملة بالإشعاع والبعض الآخر ناتج عن إدخال جزء من دنا فى داخل تراكيب الجين العادى وكان ذلك بواسطة الهندسة الوراثية. أمكن دراسة تركيب هذه الجينات فى الطفرات بالتفصيل ومعرفة تتابع القواعد فيها بالهندسة الوراثية. حالتين من الطفرات الناتجة عن إدخال دنا insertion فى الجين سبقت إختلال فى الإنزيم السابق وذلك بمنع تخليق بروتين الإنزيم وإنتاج حالة من شكل شاذ grotesque وهو عبارة عن نمو زائد من الأنسجة الوعائية يتميز بوجود أليل سائد يسمى المتعقد knotted ويوجد هذا الأليل على مسافة أقل من ٠,١ وحدة خريطة map unit من الجين *Adhl*.



(شكل ١٦٤) : خطوات التنفس اللاهوائى

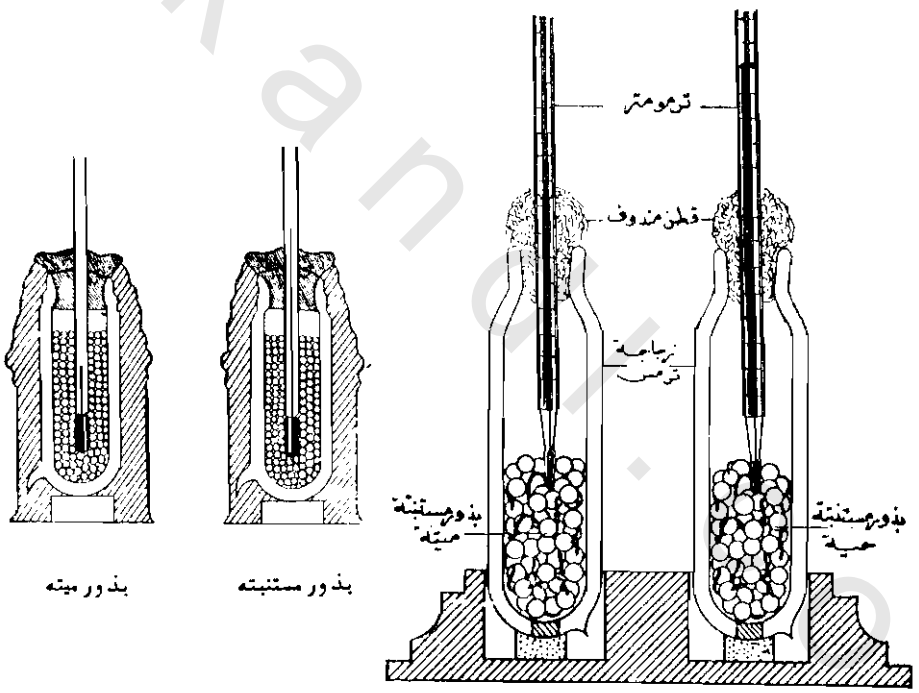
درجة الحرارة أثناء التنفس

إتضح مما سبق أن التنفس عملية هدم وفيها يهدم سكر الجلوكوز وينتج عنه طاقة حوالى ٦٧٣ كيلو سعر وهذه الطاقة جزء كبير منها يفقد على هيئة حرارة حيث يسبب رفع درجة حرارة النبات وجزء آخر يستعمله النبات على هيئة جزيئات ATP وهو المفيد والهام للنبات حيث أنه يمكن أن يقوم بجميع عملياته الحيوية عن طريق جزيئات ATP . وإذا حسبنا ذلك أنه ينتج عن جزيئ السكر ٣٦جزيئ ATP وعند تحول ATP إلى ADP فإن طاقة الرابطة الغنية بالطاقة هى حوالى ١٢ كيلو سعر ولكن الرأى الحديث يعتبرها ٧ إلى ١٠ كيلو سعر وبذلك يمكن حساب كمية الطاقة المنطلقة من جزيئ الجلوكوز فى صورة جزيئات ATP وهى كمية حوالى ٠,٣٧٢ من الطاقة الكلية لسكر الجلوكوز . أما الجزء الباقى فيفقد على هيئة حرارة وهى التى تحفظ للحيوانات ذات الدم الحار والإنسان درجة حرارتها لثابتة. وبطريقة أخرى فإن طاقة جزيئات ATP فى مجموعها هى ٢٥٢ كيلو سعر لجزيئ الجلوكوز الواحد فى حيث أن الطاقة الفعلية والمحسوبة له هى ٦٧٣ كيلو سعر فإن الفرق يفقد على هيئة حرارة وقد يكون لهذه الحرارة دور فى النتح أو تدفئة النبات ولكنها تعتبر فقد فى الطاقة. حيث أن الطاقة الفعلية هى كمية العمل الناتجة عن جزيئات ATP . حيث تستعمل طاقة هذه الجزيئات فى أوجه نشاط النبات المختلفة من عمليات تحول غذائى أو عمليات حيوية ميكانيكية حركية مثل إختراق الجذور للتربة ورفع السويقات الجنينية لما يعلوها من تربة وشقها وأمتصاص الأملاح وإنتقالها وتراكمها فى خلايا النبات. يمكن حساب ذلك بالكيلو جول لكل جزيئ فهى لسكر الجلوكوز تكون الطاقة ٢٩٠٠ كيلو جول لكل جزيئ وتكون ٣٠ كيلو جول لكل رابطة غنية بالطاقة فى جزيئ ATP ولذلك يكون كمية طاقة جزيئات ATP لجزيئ السكر الواحد هى ١٠٨٠ كيلو جول أى حوالى ٠,٣٧٤ الطاقة الكلية لسكر الجلوكوز. أى أنه يوجد فقد مقداره ١٨٢٠ كيلو جول لكل جزيئ جلوكوز تفقد عادة فى صورة حرارة. وهكذا يمكن إثبات أن درجة الحرارة ترتفع أثناء التنفس كما سيلى شرحه.

من الواضح أنه يلزم لأكسدة جزئ من سكر الجلوكوز أكسدة تامة ٦ جزيئات من الأكسجين، وينتج عنها ٦ جزيئات من ثانى أكسيد الكربون و٦ جزيئات من الماء، وطاقة قدرها ٦٧٣ كجم سعر لكل جرام جزيئ من سكر الجلوكوز. وتختلف قيمة الطاقة المنطلقة من أكسدة السكاكر السداسية الأخرى اختلافا يسيرا عن هذه القيمة. وتمثل هذه المعادلة عملية التنفس من حيث المتفاعلات ونواتج التفاعل فقط، ولكنها لا تمثل ما يحدث فعلا فى أكسدة السكاكر السداسية إلى نواتجها النهائية؛ إذ من المعروف أنها لا تتأكسد فى خطوة واحدة، وبهذه السهولة فى

تنفس النبات، لأنه لا يوجد فى خلايا النبات إنزيم واحد أو مجموعة من الإنزيمات يمكنها أكسدة السكاكر السداسية إلى ثانى أكسيد الكربون والماء فى خطوة واحدة، بل تحدث العملية خلال سلسلة من التفاعلات المتتابعة بمساعدة أجهزة إنزيمية متخصصة لكل تفاعل منها كما سبق شرحه. ونتيجة لذلك لا تنطلق الطاقة دفعة واحدة. فتفقد بالإشعاع ولا يستفيد منها النبات استفادة كاملة ولكن على الرغم من انطلاق الطاقة تدريجيا فى عملية التنفس فإن جزءاً كبير منها يفقد بالإشعاع ولا يدخل فى تكوين ATP ويكون على شكل حرارة قد تؤدى فى بعض الأحيان إلى رفع درجة حرارة النبات أو النسيج عن الوسط الذى يحيط به.

ويمكن إثبات ذلك بوضع كمية من البذور المستنبتة الحية فى قنينة ترموس، ووضع كمية أخرى مماثلة من البذور المقتولة قبل بدء التجربة مباشرة فى قنينة ترموس آخر، ثم تسد فوهة كل قنينة بسدادة من القطن ينفذ خلالها ترمومتر لتسجيل درجة الحرارة كما فى الشكل (شكل ١٦٥)، ويراعى تعقيم البذور وجميع الأدوات المستخدمة فى التجربة فى الحالتين لمنع نمو الكائنات



(شكل ١٦٥) : إثبات إرتفاع درجة الحرارة أثناء تنفس البذور

الدقيقة. وبعد فترة من الزمن يلاحظ أن الترمومتر الموضوع بين البذور الحية يسجل ارتفاعا فى درجة الحرارة، بينما تظل درجة حرارة البذور المقتولة ثابتة تقريبا، وقد لوحظ أن درجة حرارة الشمراخ الزهرى لبعض أنواع القلقاس ترتفع بين ١٥°م، ٣٦°م عن درجة حرارة الجو المحيط به، وأن جمع النباتات الخضراء كالبرسيم والخضروات، وخزن البذور كالقمح والذرة فى أكوام كبيرة وتركها فترة طويلة من الزمن، يؤدى إلى ارتفاع درجة الحرارة داخل الكومة، فيتسبب عن ذلك الإضرار بحالة النباتات، وبدرجة إنبات البذور.

ويجدر بالذكر أن هناك مركبات عضوية أخرى خلاف السكاكر السداسية مثل الدهون والأحماض العضوية والبروتينات تستغل فى عملية التنفس فى بعض الحالات. ففى النباتات الراقية تستعمل المواد الكربوماتية فى بادئ الأمر فى التنفس. فإذا ما استنفذت استعملت المواد الدهنية. كما يلاحظ أن البذور الدهنية المستنبتة فى محلول من المواد السكرية تستعمل هذه المواد السكرية فى التنفس قبل استعمال المواد الدهنية المختزنة بها. أما المواد البروتينية فإنها لا تستعمل فى التنفس إلا بعد استنفاذ الكربوماتيات والدهون وحينذاك قد يستعمل البروتوبلازم نفسه فى التنفس وقد تكون بداية هدم الخلية.

الكالورى أى السعر Calorie هو عبارة عن كمية الحرارة اللازمة لرفع درجة الحرارة لجرام واحد من الماء درجة واحدة مئوية هى من ١٥ مئوية إلى ١٦ مئوية. ولكن يمكن إستعمال مقياس أكبر لذلك وهو كيلو كالورى أى كيلو سعر ويمكن أن يكتب أيضا كيلو جرام سعر .kg. cal وهو كمية الحرارة اللازمة لرفع درجة حرارة كيلو جرام من الماء فى الظروف السابقة ذكرها.

تقدير سرعة التنفس

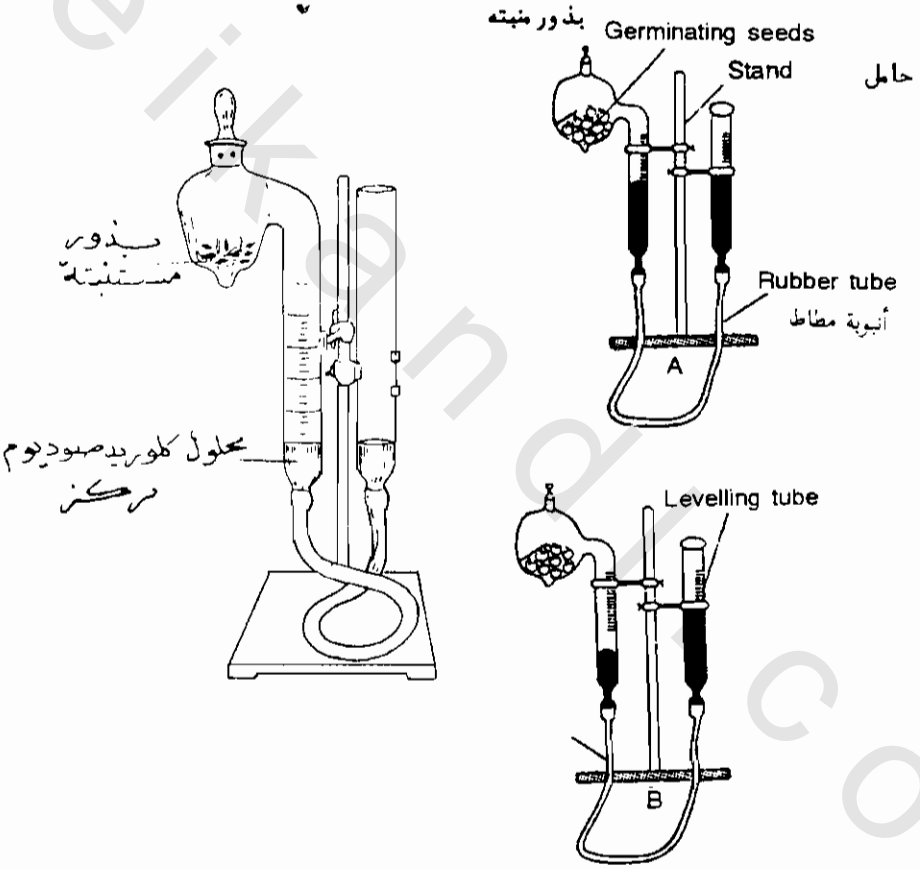
يمكن تقدير سرعة التنفس فى النبات بطرق عديدة وأهمها ما يأتى :

١ – **تحليل الغازات** : يوضع النبات أو النسيج أو العضو المراد قياس سرعة تنفسه فى حيز محكم الغلق معروف حجمه أى حجم الهواء به ثم يترك هذا الحيز فى الظلام التام مدة التجربة. ثم يؤخذ من الحيز عينة من الغاز وتحقن فى جهاز تحليل الغازات وبواسطة الجهاز يمكن معرفة كمية ثانى أوكسيد الكربون والأوكسجين فى هذا الحيز. وبمقارنة هذه الكمية بالكميات الموجودة فى الهواء العادى عند بداية التجربة فى الحيز المغلق أى الكمية فى الجو العادى يمكن تقدير سرعة التنفس وذلك بسرعة الأوكسجين المستعمل أو سرعة ثانى أكسيد الكربون الناتج. ويمكن تقدير معدل التنفس وذلك بحساب ذلك على أساس وحدة زمنية.

٢ – جهاز جانونج Ganong's apparatus :

يوضع حجم معين من البذور المسنبتة (٢سم٣) فى مستودع الجهاز يوضع فى مانومتر الجهاز محلول صودا كاوية ١٠٪، ثم يثبت فى حامل بحيث يكون سطح المحلول عند العلامة العليا فى أنبوبة المانومتر فى مستوى الرقم ١٠٠ الموجود على ساق الجهاز ثم ضع غطاء المستودع فى مكانه بحيث يتقابل ثقب الغطاء مع الثقب الموجود فى عنق المستودع حتى يتساوى الضغط داخل الجهاز مع الضغط الجوى خارجه وتكون البذور محاطه بمقدار من الهواء قدره ١٠٠ سم٣ حيث أن حجم المستودع ١٠٢ سم٣. ثم يدار الغطاء حتى ينقطع اتصال الهواء داخل الجهاز بالجو الخارجى ثم يترك مدة كافية (حوالى ساعة).

يمكن أن تستبدل البذور أو الحبوب بالأنسجة النباتية (شكل ١٦٦).



(شكل ١٦٦) : جهاز جانونج

تصبح الأنسجة النباتية أو البذور المستنبتة محاطة بـ ١٠٠ سم٣ من الهواء تحت الضغط الجوى المعتاد. يترك الجهاز بعد ذلك تحت الملاحظة فى الظلام إذا كانت عينة النبات خضراء، فيلاحظ ارتفاع سطح محلول الصودا الكاوية ببطء فى الأنبوبة المدرجة نتيجة لامتصاص النبات للأكسجين المحيط به وامتصاص الصودا الكاوية لثانى أكسيد الكربون المتصاعد. وبذلك يمكن تعيين حجم الأكسجين الممتص برفع الأنبوبة المانومترية، حتى يتساوى سطح المحلول فيها مع سطح المحلول فى الأنبوبة المدرجة، ثم تحسب سرعة امتصاص الأكسجين على فترات معينة من بدء التجربة.

٣ – جهاز فاربورج Warburg's apparatus :

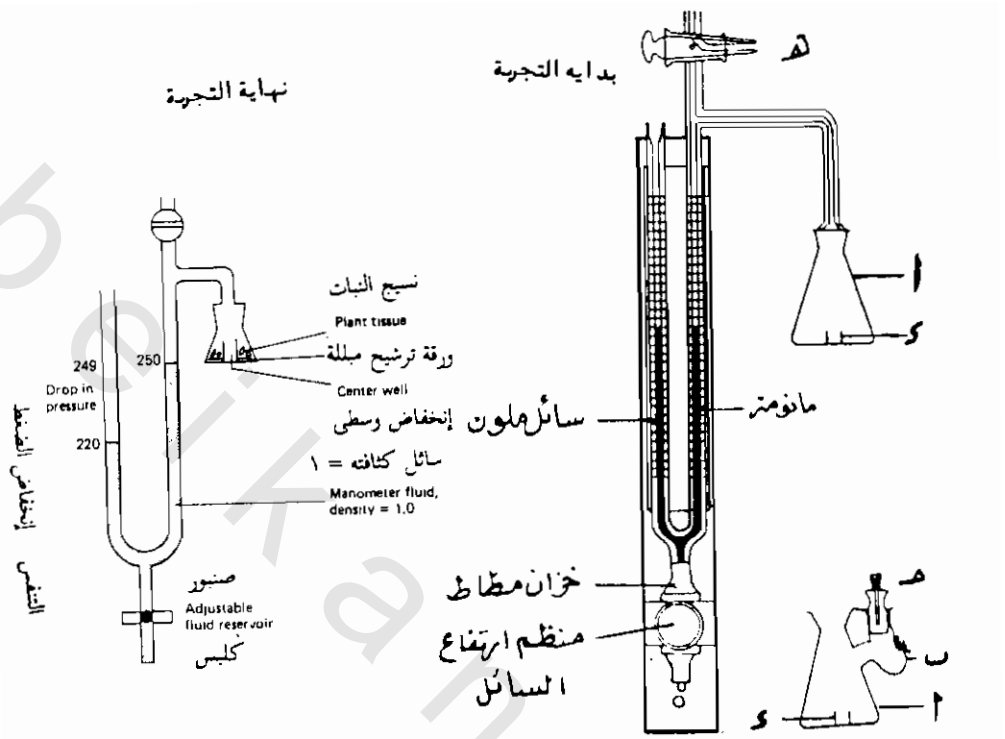
يستعمل هذا الجهاز لقياس سرعة امتصاص الأكسجين، وتصاعد غاز ثانى أكسيد الكربون فى النباتات الدقيقة الحجم كبعض الطحالب، أو فى البذور، أو فى قطع وشرائح صغيرة من أعضاء النبات. ويعتمد هذا الجهاز على تسجيل ضغط الغاز المحصور بداخله، وما يطرأ عليه من تغير نتيجة لتغير حجم الهواء وهو تحت ضغط خارجى ثابت ودرجة حرارة ثابتة.

ويتكون جهاز فاربورج لقياس التنفس من عدد من الوحدات المتماثلة، تتكون كل منها من جزئين أساسيين كما فى الشكل (شكل ١٦٧) وهما :

١ – دورق مخروطى صغير «أ» سعته ٢٥ سم٣ تقريباً له نتوء جانبى، «ب» مجهز برقبة وسدادة زجاجية محكمة «جـ» والسدادة مفرغة وبها ثقب يقابله ثقب آخر فى رقبة النتوء. فإذا أديرت السدادة، وتقابل الثقبان، اتصل الهواء داخل الجهاز بالهواء الجوى؛ وإذا تباعد الثقبان قطع الاتصال الهوائى. كما يوجد حوض زجاجى صغير «ء» مثبت بوسط قاع الدورق من الداخل.

٢ – مانومتر يثبت بإحكام فى فتحة الدورق «أ» ولأحد فرعية صنبور «هـ» فإذا فتح تم توصيل الدورق والمانومتر معاً بالجو الخارجى، وإذا أقفل تم توصيل الدورق بالمانومتر فقط وانقطع اتصالهما بالخارج. والمانومتر متصل من أسفل بخزان من المطاط مملوء بسائل ملون له تركيب خاص يساعد على تعيين أى تغيير بسيط يحدث فى الضغط داخل الجهاز. ومركب فوق خزان المطاط ضاغط بمسمار محورى للتحكم فى ارتفاع السائل فى المانومتر.

ولقياس سرعة امتصاص الأكسجين توضع فى الدورق «أ» بعض شرائح الأنسجة أو البذور المستنبتة وتوضع فى الحوض «ء» قطعة من ورق الترشيح مبللة بالصودا الكاوية لامتصاص ك أ٢ المتصاعد. ثم يثبت الدورق بالمانومتر كما هو موضح بالرسم، مع مراعاة أن يكون الصنبور«هـ»



(شكل ١٦٧) : جهاز فاربورج

مفتوحاً، ثم تدار السدادة «جـ» لقطع اتصال الجو الداخلى فى الدورق بالجو الخارجى. بعد ذلك يثبت المانومتر على هزاز كهربائى خاص بحيث يكون الدورق مغموراً فى حمام مائى ثابت الحرارة. وتترك وحدات الجهاز تهتز بسرعة ثابتة لمدة ١٥ دقيقة، حتى تتوازن درجة حراراتها مع درجة حرارة الحمام المائى، وبعد ذلك يرفع السائل الملون فى المانومتر إلى المستوى المناسب، ثم يقفل الصنبور «هـ»، ويبدأ قياس التغير فى الضغط داخل الجهاز على فترات معلومة. وبالاستعانة بمعادلات رياضية خاصة يمكن حساب التغير فى حجم الهواء داخل الجهاز، نتيجة ما امتصه

النبات من الأكسجين. وتجرى تجربة أخرى مماثلة ولكن مع عدم وضع إيدروكسيد صوديوم فى «ء»، ويكون التغير فى حجم الهواء داخل الجهاز فى هذه الحالة ممثلا للفرق بين حجم أ٢ الممتص، ك أ٢ المتصاعد.

٤- باستعمال طريقة تيار الهواء المستمر : تسمح هذه الطريقة باستعمال الأعضاء النباتية الكبيرة أو الحبوب أو كميات كبيرة من الأنسجة، ويمكن بواسطتها قياس سرعة تصاعد غاز ثانى أكسيد الكربون فى التنفس من الأعضاء والأنسجة النباتية لفترة طويلة من الزمن؛ إذ تمتاز هذه الطريقة بتجدد الهواء المستمر حول الأنسجة طوال مدة التجربة، وعدم تراكم غاز ثانى أكسيد الكربون حولها (شكل ١٦٨). ففى هذه الطريقة يوضع النبات فى وعاء محكم يمرر فيه تيار من الهواء بعد إمراره أولا فى برج زجاجى يحتوى على الصودا الكاوية لامتصاص كل ما يحتويه من غاز ثانى أكسيد الكربون. ثم يمرر الهواء بعد ذلك فى إناء يحتوى على محلول مخفف من إيدروكسيد الباريوم للتأكد من خلو تيار الهواء من ثانى أكسيد الكربون. ثم يمرر تيار الهواء

(شكل ١٦٨) : تجربة بتينكوفر لقياس سرعة التنفس

الخالى من ثانى أكسيد الكربون فى الإناء المحتوى على الأعضاء أو الأنسجة النباتية المراد قياس سرعة تنفسها، فيخرج منها محملا بغاز ثانى أكسيد الكربون المتصاعد من تنفسها، ويمرر الهواء بعد ذلك فى أنبوبة تسمى بتينكوفر Pettenkofer tube أو فى زجاجة امتصاص تحتوى على حجم معلوم من إيدروكسيد باريوم معاير، ليمتص ثانى أكسيد الكربون المتصاعد. ويمكن تقدير كمية ك أ ٢ المتصاعدة فى فترة معينة، وذلك بمعادلة إيدروكسيد الباريوم المتبقى بحامض كلورودريك معاير، وبتطبيق المعادلات المناسبة.

٥- تقدير تركيز ثانى أوكسيد الكربون: يمكن أن تطبق هذه التجربة بسهولة فى المعمل حيث يوضع فى كل دورق مخروطى سدادة فلينية يخرج منها دبوس معلق به شاشة بها وزن وحجم معين من البذور أو الحبوب المستنبتة مثل القمح والشعير أو العضو النباتى مع وجود دوارق مقارنة خالية من الحبوب أو العضو النباتى. جميع هذه الدوارق متساوية الأحجام وبها أحجام

وتركيزات متساوية من أيدروكسيد باريوم. تترك لفترة التجربة من ربع إلى ساعة فيتم خروج ثانى أكسيد الكربون أثناء التنفس ويتفاعل مع إيدروكسيد باريوم ليكون كربونات باريوم ويمكن معايرة إيدروكسيد الباريوم المتبقى كما سبق شرحه بالطريقة السابقة. يمكن تقدير كمية ك أ٢ الناتجة فى زمن معين وتقدير سرعة التنفس.

النسبة التنفسية Respiratory Quotient

هى نسبة حجم ثانى أكسيد الكربون المتصاعد إلى حجم الأكسجين الممتص فى أثناء التنفس. وتختلف هذه النسبة بإختلاف المركبات الداخلة فى عملية التنفس (جدول ٢٥). قد

(جدول٢٥) : النسبة التنفسية للمركبات المختلفة

المركـــــــب	النسبة التنفسية
الكربوايدرات	١
سيقان نبات التين الشوكى معرضة للظلام	٠,٠٣
حامض الأكساليك	٤
البروتينات	حوالى ٠,٥ – ٨,
الدهـــون	حوالى ٠,٦ – ٧,
بذور غنية بالنشا منبتة (القمح)	١
بذور غنية بالدهون (الكتان)	,٦٤
بذور غنية بالبروتين (buchwheat)	,٥
فطر العفن الأسود نام على ١٠ ٪ جلوكوز	١,١٧ – ١,١٩

تتكون هذه المادة من مواد كربوايدراتية وأهمها النشا والذى يتحلل إلى سكر قبل دخوله عملية التنفس ولذلك تكون النسبة التنفسية لهذه المركبات ومن المعادلة الآتية:

$$ك_{٦} يد_{١٢} أ_{٦} + ٦ أ_{٢} \longleftarrow ٦ ك أ_{٢} + ٦ يد_{٢} أ$$

حيث يلزم ٦ جزيئات من الأكسجين لأكسدة جزيء واحد من سكر الجلوكوز وينتج عن ذلك ٦ جزيئات من ثانى أكسيد الكربون وتكون النسبة فى هذه الحالة هى

$$\frac{\text{٦ ك أ}_{٢}}{\text{٦ أ}_{٢}} = ١$$

وفى الحالات التى تستخدم فيها الدهون فى التنفس كما فى بذور الكتان والقطن والخروع والسمسم وعباد الشمس تكون النسبة التنفسية حوالى ٦, إلى ٧, فمثلا ثلاثى (التراى) بالمتين tripalmitin له نسبة تنفسية ٧, تبعا للمعادلة

$$\text{٢ ك}_{٥١}\text{ يد}_{٩٨}\text{ أ}_{٦} + \text{١٤٥ أ}_{٢} \longleftarrow \text{١٠٢ ك أ}_{٢} + \text{٩٨ يد}_{٢}\text{ أ}$$

$$\frac{\text{١٠٢ ك أ}_{٢}}{\text{١٤٥ أ}_{٢}} = ,٧$$

وحامض الأستياريك له نسبة تنفسية ٦٩ , تبعا للمعادلة

$$\text{ك}_{١٨}\text{ يد}_{٣٦}\text{ أ}_{٢} + \text{٢٦ أ} \longleftarrow \text{١٨ ك أ}_{٢} + \text{١٨ يد}_{٢}\text{ أ}$$

$$\frac{\text{١٨ ك أ}_{٢}}{\text{٢٦ أ}_{٢}} = ٠,٦٩$$

وفى حالات بعض الأحماض العضوية فتكون ١,١٤ لحامض السكسنيك وتكون ١,٣٣ لحامض الستريك كما فى المعادلتين:

$$\text{سكسنيك ٢ك}_{٤}\text{ يد}_{٦}\text{ أ}_{٤} + \text{٧ أ}_{٢} \longleftarrow \text{٨ ك أ}_{٢} + \text{٦ يد}_{٢}\text{ أ}$$

$$\text{ستريك ك}_{٦}\text{ يد}_{٨}\text{ أ}_{٦} + \text{٤.٥ أ}_{٢} \longleftarrow \text{٦ ك أ}_{٢} + \text{٤ يد}_{٢}\text{ أ}$$

أما المركبات الغنية بالأكسجين مثل بعض الأحماض العضوية الأكساليك تتكون النسبة ٤ كما فى المعادلة

$$٢\ ك_{٢}\ يد_{٢}\ أ_{٤} + أ_{٢} \longrightarrow ٤\ ك\ أ_{٢} + ٢\ يد_{٢}\ أ$$

وقد أمكن التحقق عمليا من أن النسبة التنفسية فى النباتات تطابق نسبة $\frac{ك\ أ_{٢}}{أ_{٢}}$ التى تنتج من المعادلة التى تمثل أكسدة المادة المستعملة فى التنفس أكسدة تامة، وذلك باستخدام الفطريات أو أعضاء نباتية مختلفة مثل البذور المستنبتة والأوراق الخضراء. ففى الفطريات يمكن التحكم فى المادة التى تتغذى عليها، وتستعملها فى تنفسها حيث أنها تعتمد فى تغذيتها على مصادر خارجية من بيئات صناعية محددة التركيب مثل بيئة تشابك دوكس Czapek. وتحتوى بذور النباتات الراقية على مواد غذائية مختزنة قدتكون كربوهائية، أو دهنية، أو بروتينية، وهذه تستعمل كمواد أولية فى التنفس عند استنبات البذور. أما الأوراق الخضراء، فيمكن رفع محتواها الكربوهائى طبيعيا بتعريضها للضوء أو صناعيا بغمس أعناقها فى محلول من السكر، وبذلك يمكن التحقق من النسبة التنفسية للكربوهائيات فى أنسجة النبات.

وقد يكون للنسبة التنفسية أهمية فى التعرف على المادة المستعملة فى التنفس، أو فى معرفة نوع التفاعلات التى تحدث فى الأنسجة تحت ظروف مختلفة. ولكن وجد أن النسبة التنفسية تتأثر بالظروف الخارجية مثل درجة الحرارة ونسبة الأكسجين وثانى أكسيد الكربون فى الجو. لذلك يجب أن نكون على حذر فى استخلاص الاستنتاجات المترتبة على معرفة قيمة النسبة التنفسية؛ إذ أن الأكسجين الممتص وثانى أكسيد الكربون المتصاعد قد يدخلان فى تفاعلات جانبية غير عملية التنفس، مما يؤثر على قيمة النسبة التنفسية. فمثلا ترتفع النسبة التنفسية للبذور الزيتية فى أثناء نضجها إلى قيمة تزيد على الواحد الصحيح، ويرجع ذلك إلى أن بعض المواد الكربوهائية تتحول إلى دهون فى هذه الفترة، ويصحب ذلك تصاعد بعض الأكسجين الذى لا دخل له فى عملية التنفس، فترتفع قيمة النسبة التنفسية. ويحدث عكس ذلك أثناء إنبات البذور الزيتية، فتقل النسبة التنفسية كثيراً نظراً لأن تحول المواد الدهنية إلى مواد كربوهائية فى أثناء الإنبات يلزمه بعض الأكسجين، ولا يصحب ذلك تصاعد غاز ك أ ٢.

يستعمل جهاز جانونج (شكل ١٦٦) فى تقدير النسبة التنفسية . يتكون هذا الجهاز من مستودع منتفخ زجاجى له شفة عنوية ذات فتحة تقفل بغطاء زجاجى محكم به ثقب جانبى، يقابله ثقب مماثل فى عنق فتحة المستودع ويتصل المستودع جانبياً بأنبوبة زجاجية مدرجة تتصل بأنبوبة زجاجية مدرجة تتصل بأنبوبة زجاجية أخرى بواسطة أنبوبة من المطاط. ولاستعمال هذا الجهاز يوضع ٢ سم٣ من بذور مستنبتة فى المنتفخ أو أنسجة نباتية ثم تغلق الفتحة بالغطاء الزجاجى بحيث يكون ثقب الغطاء مقابلا للثقب الموجود فى عنق فتحة المنتفخ، فيصبح هواء

الجهاز متصلا بالهواء الجوى. ثم يوضع فى الأنبوبة المانومترية محلول ١٠٪ من الصودا الكاوية حتى يرتفع المحلول فى الساق المدرجة إلى العلامة ١٠٠ ، ثم يدار الغطاء ليقطع اتصال الجو داخل الجهاز بالجو خارجه. وبما أن حجم الجهاز حتى العلامة ١٠٠ هو فى الواقع ١٠٢ سم٣، يستعمل نفس الجهاز فى تعيين نسبة حجم ثانى أكسيد الكربون المتصاعد إلى حجم الأكسجين الممتص أثناء تنفس الأنسجة النباتية أو البذور المستنبتة المختلفة، وذلك بإجراء التجربة بالطريقة التى سبق شرحها، بعد استبدال محلول الصودا الكاوية بمحلول مركز من ملح الطعام؛ ذلك لأن كمية ثانى أكسيد الكربون التى تذوب فى محلول ملح الطعام قليلة جداً. فإذا ظل مستوى محلول ملح الطعام فى الأنبوبة المدرجة ثابتاً، دل ذلك على أن حجم ك أ٢ المتصاعد من النبات يساوى حجم أ٢ الممتص فى التنفس. ويحدث ذلك عادة فى البذور الكربوماثية كالشعير والقمح. ويمكن تعيين حجم ك أ٢ المتصاعد بوضع قطعة جافة من الصودا الكاوية فى محلول ملح الطعام فنرى أنها تذوب فيه، وتمتص ك أ٢ المتجمع فى الجهاز حول النبات.

أما إذا ارتفع مستوى محلول ملح الطعام فى الأنبوبة المدرجة، دل ذلك على أن حجم ك أ٢ المتصاعد أقل من حجم أ٢ الممتص فى التنفس. عادة فى البذور الزيتية كبذور الخروع والقطن والسمسم وعباد الشمس وتكون النسبة التنفسية بالتالى أقل من الواحد الصحيح.

أما إذا كان أ٢ الممتص أقل من ك أ ٢ الخارج فإن المحلول سينخفض فى الأنبوبة المدرجة وتكون النسبة التنفسية بالتالى أكبر الصحيح.

هذا ويتبع الآتى لتقدير كميات (أ٢) و (ك أ٢) بجهاز جانونج .

١ – يقاس حجم الفراغ فى الأنبوبة المدرجة بعد ٢ ساعة من بدء التجربة ومنه بحسب مقدار النقص فى حجم الهواء – وليكن (س) سم٣. ثم توضع قطعة جافة من صودا كاوية.

٢ – يمتص غاز (ك أ٢) الموجود بوضع قطع من الصودا الكاوية فى المحلول ويقاس النقص الجديد وليكن (ص) سم٣، ومن ذلك يحسب حجم (أ٢) وهو يساوى (س + ص) سم٣.

٣ – يمكن بالتالى حساب النسبة التنفسية للبذور حيث أنها : –

$$\frac{\text{ك أ٢ الخارج}}{\text{أ٢ الداخل}} = \frac{\text{ص}}{\text{(س + ص)}}$$

٤- هذا ويجب أجراء نفس العمليات بتجربة أخرى للمقارنة باستبدال البذور بورق ترشيح مبلل، حتى يتسنى حساب كمية (ك أ٢) - الموجودة طبيعيا فى الهواء العادى الموجود داخل جهاز جانونج ولتكن هذه الكمية (صَ) مثلا - وهذه تطرح من الناتج الأول.

٥- وعليه تكون النسبة التنفسية الصحيحة هى $\frac{(ص - صَ)}{س + (ص - صَ)}$

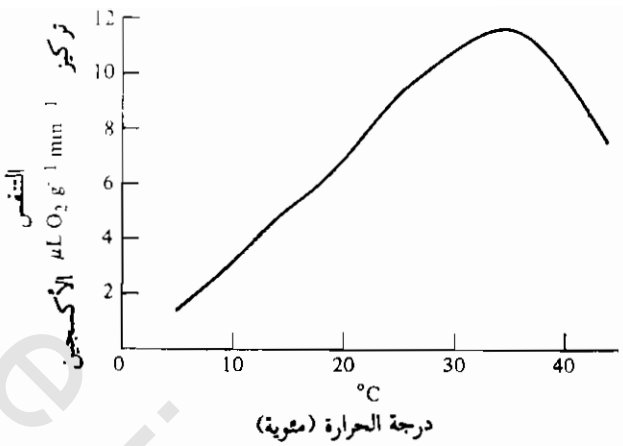
ولما كان أى تغير فى درجة الحرارة أو الضغط الجوى أثناء فترة التجربة يؤثر على حجم الغاز الموجود داخل الجهاز وبالتالى يؤثر على نتائج التجربة لذلك تجرى فى نفس الوقت وتحت نفس الظروف تجربة مماثلة تسمى تجربة المقارنة control يستبدل فيها النبات بورق ترشيح مبلل وتصحح النتائج التى يسجلها جهاز التجربة المحتوى على الحبوب أو البذور أو النبات وذلك بإضافة أو خصم قيمة تغير الحجم الذى يسجله الجهاز كما سبق ذكره.

العوامل المؤثرة على عملية التنفس

تتأثر سرعة التنفس بعوامل عديدة وأهمها ما يأتى :

١ - **درجة الحرارة** : تعتبر من أهم العوامل المؤثرة على سرعة التنفس، عادة رفع درجة الحرارة من صفر إلى ٣٥ مئوية تسبب زيادة فى سرعة التنفس. عادة تقع الدرجة المثلى لسرعة التنفس بين ٣٠ - ٤٠ مئوية . يمكن للبذور الكامنة أن تبقى حية حتى درجة - ٥٠ مئوية يعنى ذلك أن البذور تتنفس ولكن بدرجة غير محسوسة حيث أن التنفس ضرورة من ضروريات الحياة. يمكن أيضا لبعض النباتات الصحراوية أن تتنفس فى درجة حرارة أعلى من ٥٠ مئوية وأيضا الطحالب والبكتريا التى تعيش فى الينابيع الحارة يمكن أن تتنفس على درجة حرارة ٦٠ مئوية أو أعلى. وعلى العكس من ذلك فإن النباتات التى تعيش فى مناطق باردة يمكن أن تتنفس على درجة - ٢٥ مئوية أو أقل. يبين المنحنى سرعة التنفس فى جذور الذرة والدرجة المثلى للحرارة هى حوالى ٣٥ مئوية (شكل ١٦٩).

٢ - **عمر النسيج** : عادة الأنسجة المرستيمية الصغيرة السن تكون سرعة التنفس فيها أكبر من الأنسجة الأكبر سنا أو البالغة. فقد وجد فى القمم النامية لجذور نبات الذرة الشامية أن التنفس

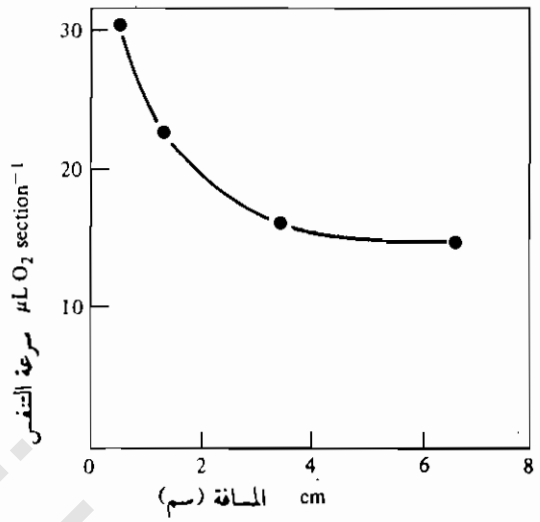


(شكل ١٦٩) : العلاقة بين سرعة التنفس ودرجة الحرارة فى جذور الذرة الشامية

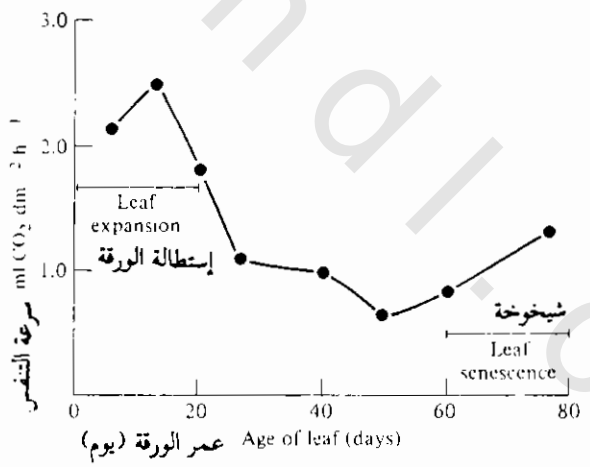
أسرع ما يمكن ثم تقل السرعة كلما إبتعدنا عن الجزء الطرفى من القمة النامية وهكذا تقل تدريجيا حتى أنه عند بعد ٦ سم تصبح سرعة التنفس نصف سرعة التنفس فى القمة (شكل ١٧٠). تصبح سرعة التنفس ثابتة تقريبا فى المسافة من ٦ سم إلى ٧ سم. وجد نفس الشئ بالنسبة لورقة الشليك حيث أثناء تكوين وأستطالة الورقة تكون سرعة التنفس كبيرة ثم تقل سرعة التنفس تدريجيا. حتى مرحلة الشيخوخة للورقة حيث ترتفع سرعة التنفس إلى حد ما أثناء مرحلة الشيخوخة (شكل ١٧١).

عامة وجدت قاعدة هامة الآن أنه كلما زاد نشاط نمو الأنسجة أو الأعضاء كلما زادت سرعة التنفس.

٣ – **تركيز الأوكسجين** : تركيز الأوكسجين فى الجو حوالى ٢١ ٪ وهذا التركيز يناسب تنفس النبات ويزيد جدا فقد وجد من التجارب أن سرعة التنفس فى النبات ثابتة حتى عند خفض تركيز الأوكسجين فى الجو إلى ١ ٪ أو أقل. تعليل ذلك أن أنزيم الأوكسيديز الطرفى له قابلية هائلة للتجاذب والأمتزاج مع الأوكسجين وبذلك يعوض أى نقص فى تركيز الأوكسجين. التركيزات العالية جدا من الأوكسجين تثبط التنفس . ومن أهم أنزيمات الأوكسيديز الطرفية فى



(شكل ١٧٠) : العلاقة بين سرعة التنفس والبعد عن القمة لنامية فى جذور الذرة الشامية
كلما زاد البعد عن القمة النامية كلما قلت سرعة التنفس



(شكل ١٧١) : سرعة التنفس أثناء المراحل المختلفة لتكوين الورقة

النبات إنزيم السيتوكروم أوكسيديز ومنها أيضا الفينول أوكسيديز والأسكوربيك أوكسيديز وغيرها.

٤- الضوء : غير واضح تأثيره تماما. ولكن ثابت أنه يوجد ميل إلى إنخفاض سرعة التنفس نوعا ما فى درجة الإضاءة الشديدة. ولكن الضوء لا يؤثر على تنفس النباتات أو الأنسجة عديمة الكلوروفيل تأثير مباشر.

٥- تركيز ثانى أوكسيد الكربون : زيادة تركيز ثانى أوكسيد الكربون عن حد معين يختلف بإختلاف النبات يقلل من سرعة التنفس.

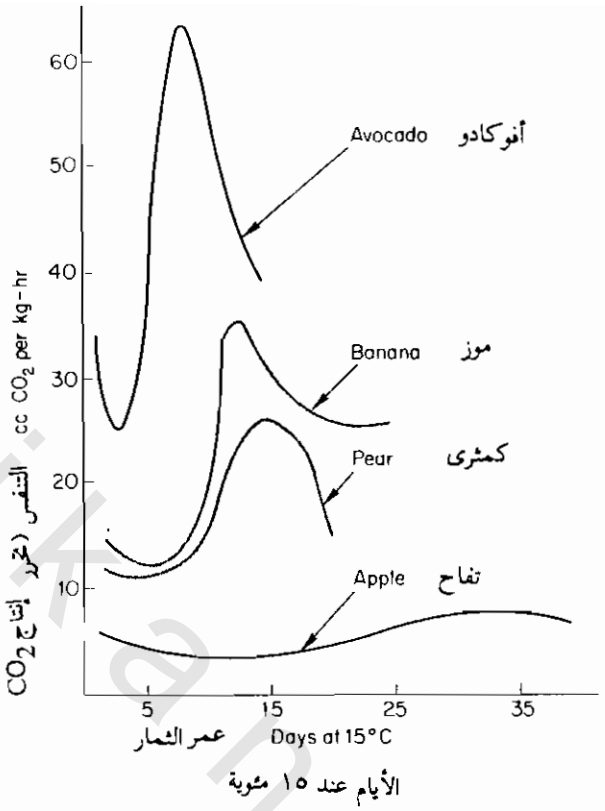
٦- الجروح والأمراض والمواد السامة : الجروح عادة تزيد من سرعة التنفس فى الجزء المجروح وكذلك أمراض النبات سواء الجروح ناتجة من ضرر ميكانيكى أو حشرات أو أمراض ويكون زيادة التنفس واضحة فى مناطق الجروح والمناطق المحيطة بها. أما المواد السامة فتقلل من سرعة التنفس مثل السيانيد وأول أوكسيد الكربون والأزيد والكلوروفورم والأثير. ولكن التركيزات المنخفضة جدا من الكلوروفورم والاثير يمكن أن تزيد من سرعة التنفس.

٧- درجة الرطوبة فى النسيج النباتى : تقل سرعة التنفس كلما أنخفض تركيز الماء فى العضو. ومن أفضل الأمثلة لذلك أن البذور الساكنة سرعة تنفسها منخفضة جدا وعندما تتشرب الماء أثناء الأنبات تزداد سرعة التنفس زيادة هائلة. ولكن إختلافات تركيز الماء فى أنسجة النبات العادى فى الأوراق أو السيقان أو الجذور لا تؤثر على سرعة التنفس كما هو الحال فى البذور.

سرعة التنفس ونضج الثمار

كثير من الثمار مثل التفاح بالرغم من وصولها إلى حجمها الطبيعى تكون غير قابلة للأكل لحموضتها وصلابتها والنضج فى التفاح يكون ضرورى وفيه يحدث اختفاء كمية كبيرة من حامض الماليك والذى يسبب عدم نضج الثمرة كما يسبب الطعم الحامضى.

وعامة فإن كثير من الثمار تنضج بسرعة بعد قطفها وذلك يوضح أن تأثير النضج يحدث من الثمرة نفسها. والنضج فى بعض الثمار يكون مرتبطا بالزيادة فى سرعة التنفس وعند دراسة التنفس أثناء نضج الثمار فإننا نلاحظ عند زمن معين زيادة كبيرة جدا فجائية فى تركيزك أ٢ الناتج من التنفس وذلك لمدة قصيرة ثم يلى ذلك نقص كبير فى التركيز فجأة أيضا وهذه الفترة التى يحدث فيها زيادة سرعة التنفس وزيادة انتاج ك أ٢ تسمى بالـ climacteric وبعد هذه الفترة مباشرة تتحول الثمرة بسرعة من ثمرة غير ناضجة إلى ثمرة ناضجة قابلة للأكل (شكل ١٧٢).



(شكل ١٧٢) : درجة climacteric فى الثمار الناضجة

وهذا climacteric يمكن منعه باستخدام مثبطات التنفس أو بتركيز عالى من ك أ٢ أو بتركيزات من غاز النيتروجين أو بدرجة الحرارة المنخفضة وعلى العكس من ذلك فإن غاز الايثيلين يساعد على حدوث climacteric والنضج فى الثمار البالغة.

قديما كان من الثابت أن الأثيلين ينتج بعد فترة climacteric ولكن باستخدام جهازgas chromatography أوضح أن الأثيلين ينتج قبل أو عند بداية climacteric مباشرة.

وعامة فإن الأثيلين ينتج بكميات قليلة طول الوقت ولكن تتضاعف كمية إنتاجه مئات المرات فى الثمار أثناء فترة climacteric وقد وجد إنه عند منع نضج الثمار باستعمال درجة حرارة

منخفضة فإن إنتاج الأيثيلين يقل أيضا ولذلك فأن الأيثيلين يعتبر natural fruit ripen hormone هرمون طبيعى لنضج الثمار وأمكن إثبات ذلك أيضا باستبعاد الايثيلين المتكون بسرعة من الثمار وذلك بتعريض الثمار لضغط منخفض مع وجود تركيز عادى من الأوكسجين وتحت هذه الظروف فإن النضج يتأخر.

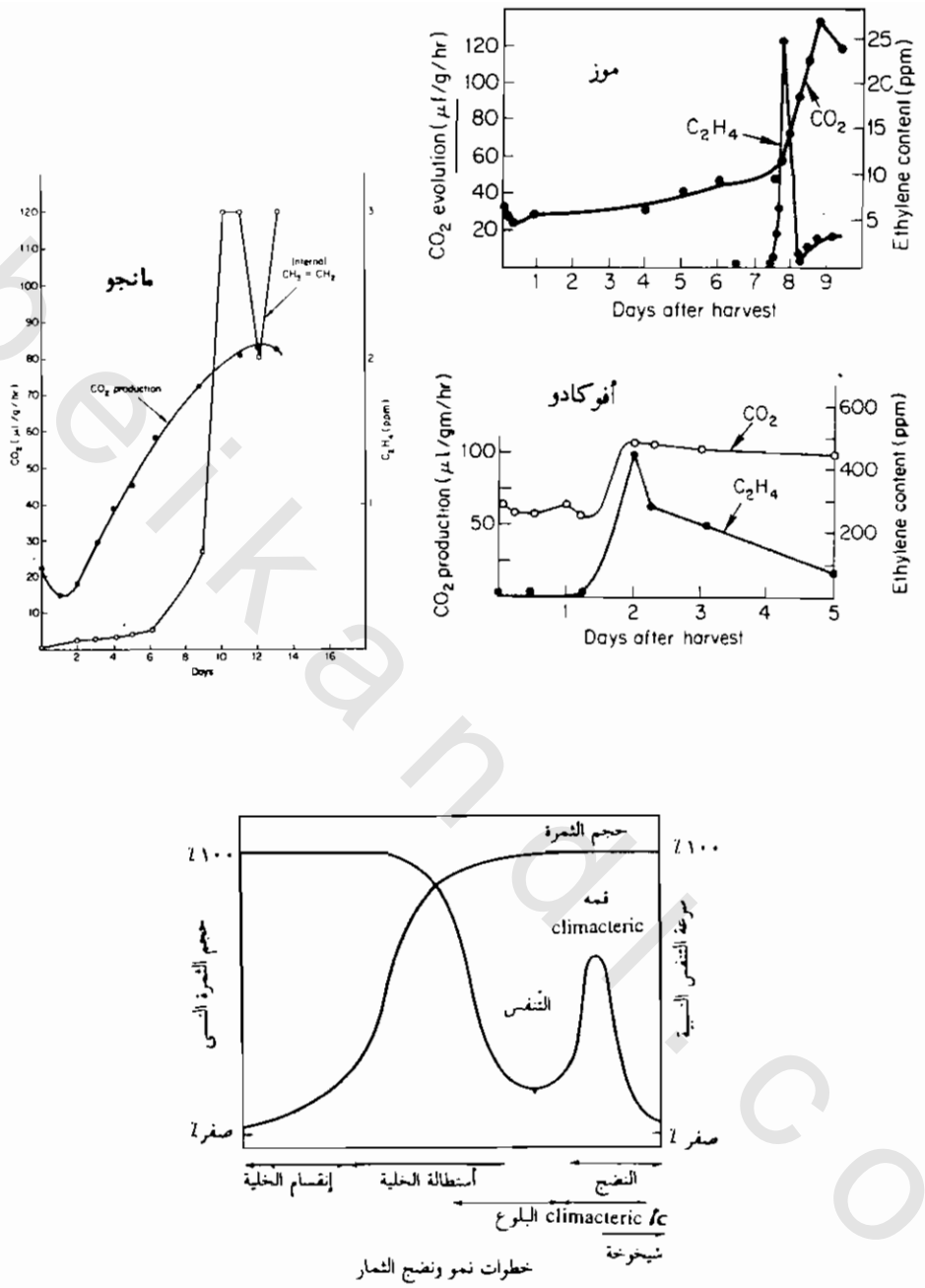
أما عن كيفية حدوث النضج بواسطة الايثيلين فإنه بالرغم من أنه فى بعض الثمار مثل الأفوكادو والمانجو أن أنتاج الايثيلين وزيادة سرعة التنفس مصاحبة لبعضهما فإنه فى بعض الثمار الأخرى مثل الموز فإن الايثيلين يقل قبل وصول السرعة المثلى للتنفس. وهذا يدل على أن الايثيلين ينشط بعض العمليات التى من شأنها تحدث نضج الثمار ولذلك فإن للايثيلين تأثيرين: (أ) عملية الانضاج تحتاج أنزيمات أى تخليق بروتين وأن الايثيلين يساعد على سرعة تخليق البروتين (ب) أن الايثيلين يؤثر على نفاذية الأغشية مثل غشاء tonoplast وبذلك يسمح بخروج مركبات من الفجوة العصارية إلى السيتوبلازم بعد أن كانت محصورة فى الفجوة العصارية أو العضيات المختلفة للخلية. وبذلك تعمل الأنزيمات الموجودة فى السيتوبلازم على هذه المركبات المحررة من أجزاء الخلية المختلفة.

يمكن تصنيف الثمار إلى ثمار ذات القمة climacteric fruits وثمار عديمة القمة nonclimacteric fruits . ومن أمثلة المجموعة الأولى التفاح (شكل ١٧٣) والكمثرى والموز والأفوكادو. ومن أمثلة المجموعة الثانية العنب والتين والليمون والبرتقال. وفى حالة المجموعة الثانية فإن سرعة التنفس تقل تدريجيا مع عدم وجود إرتفاع أو إنخفاض مفاجئ حاد peak. تسبب المعاملة بالأثيلين نضج الثمار فى الحالة الأولى ولا تؤثر على نضج الثمار فى الحالة الثانية.

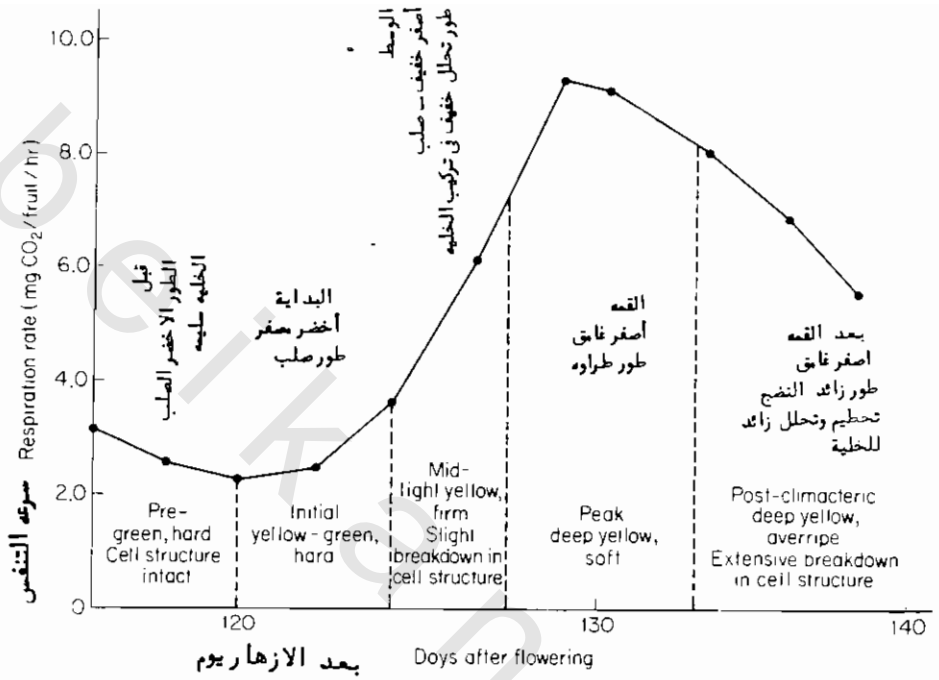
ومن وجهه النظر البستانية فإن الثمار عديمة القمة يمكن أن تنضج على النبات بينما الثمار ذات القمة فإن النضج يحدث بعد قطع أو جمع أو سقوط الثمار.

يتميز الأثيلين عن بقية الهرمونات بأن تركيز قليل منه فى البداية يسبب زيادة كبيرة جداً فى تركيزه بعد ذلك ويحدث ذلك فى الثمار ذات القمة ولكنه لا يحدث فى الثمار عديمة القمة. أى أن معاملة الثمار بتركيز منخفض تسبب تنشيط الثمار لتكوين كميات كبيرة نسبياً من الغاز.

يتضح مما سبق أن الثمرة أثناء تكوينها ونموها يحدث فيها إنقسام للخلايا ثم كبر فى حجم الخلايا وفى المراحل الأخيرة من كبر حجم الخلايا تدخل الثمار فى مرحلة البلوغ maturation وفى نهاية مرحلة البلوغ تبدأ مرحلة النضج وفى أثناء المرحلة الأخيرة تحدث حالة القمة climacteric . وفى أثناء النضج تبدأ مرحلة الشيخوخة senescence. يزداد حجم الثمرة ثم



(شكل ١٧٣) : بلوغ ونضج وقمية الثمار



(شكل ١٧٤) : تغيرات سرعة التنفس فى ثمار الكمثرى أثناء التكوين والنضج

يتوقف فى نهاية مرحلة البلوغ. وفى مرحلة النضج لا يحدث تغيير فى حجم الثمار بل تحدث تغييرات فى عمليات التحول الغذائى فى الثمار ومن أمثلتها زيادة نشاط الأنزيمات المحللة للمركبات البكتينية والتى ينتج عنها طراوة فى الثمار (شكل ١٧٤). بعد بداية القمةclimacteric يحدث تحول سريع وكبير فى عمليات التحول الغذائى ينتج عنها نضج الثمار.

تقل سرعة عملية التنفس بزيادة عمر الثمرة وهكذا حتى تنخفض بدرجة كبيرة جداً وتتوقف وفى هذا الأثناء تصبح الثمار عرضة للتلف وأيضاً للإصابة بالفطريات والبكتريا الرمية.

الفصل الثانى

التنفس الضوئى Photorespiration

تعريف التنفس الضوئى :

عملية كيموحيوية تحدث فى النبات فى وجود البلاستيدات الخضراء والضوء ويحدث فيها أخذ الأوكسجين وخروج ثانى أكسيد الكربون وهى تشابه التنفس العادى فى أنها تأخذ O_2 وتخرج ك أ٢ ولكن توجد اختلافات كثيرة يتم شرحها بين التنفس الضوئى والعادى فى جدول.

دورة التنفس الضوئى :

أول من اكتشفها العالم Tolbert ومساعدوه من سنة ١٩٦٩ إلى ١٩٧١ وقد تم اكتشاف التنفس الضوئى نتيجة لتجاربهم على بعض النباتات المختلفة حيث أتضح أنه فى بعض النباتات مثل عباد الشمس – السبانخ – البسلة – التبغ – القمح أنه يوجد حول البلاستيدات الخضراء أجسام دقيقة أى عضيات organelles وهذه الأجسام توجد بكثرة وبتركيز عالى حول البلاستيدات الخضراء وذلك فى النباتات السابق ذكرها والعكس صحيح فى نباتات أخرى حيث وجد أن هذه الأجسام غير مركزة حول البلاستيدات الخضراء وذلك كما فى نباتات قصب السكر والذرة الشامية.

قد حاول Tolbert بعد ذلك عزل هذه الأجسام بالقوة الطاردة المركزية على سرعات مختلفة وتركيزات مختلفة من السكر وفى النهاية تم استعمال قوة طاردة مركزية من ٤٠٠٠ إلى ١١٠,٠٠٠ g لمدة ٣ ساعات فى النهاية وجد فى المعلق عضيات صغيرة بالكشف عنها وجد أنها صغيرة الحجم كروية ذات قطر يتراوح بين $\frac{١}{٢}$ – ١ ميكرومتر وذات جدار مفرد أى «غشاء مفرد وليس مزدوج» كما يوجد بداخلها حشوة كثيفة وقد أن هذه الأجسام تحتوى على أنزيمات معينة بتركيز عالى وبعض هذه الأنزيمات الموجودة فى هذه العضيةglycolic , aminotransferase acid oxidase, catalase.

وقد وجد أن هذه العضيات تشابه peroxisomes الموجودة فى خلايا الكبد أو الكلية للحيوانات وأيضا تشابه العضيات المسماه glyoxysomes الموجودة فى اندوسبرم الحبوب والبذور أثناء الأنبات. وقد أتفق على تسمية هذه العضيات بـ peroxisomes وسميت بذلك لأنها تحتوى على تركيز عالى من أنزيم الكتاليز وهذا الأنزيم يعمل على مادة تفاعل تسمى فوق أكسيد الهيدروجين (H_2O_2) أى هيدروجين بيروكسيد hydrogen peroxide، ولذلك، سميت

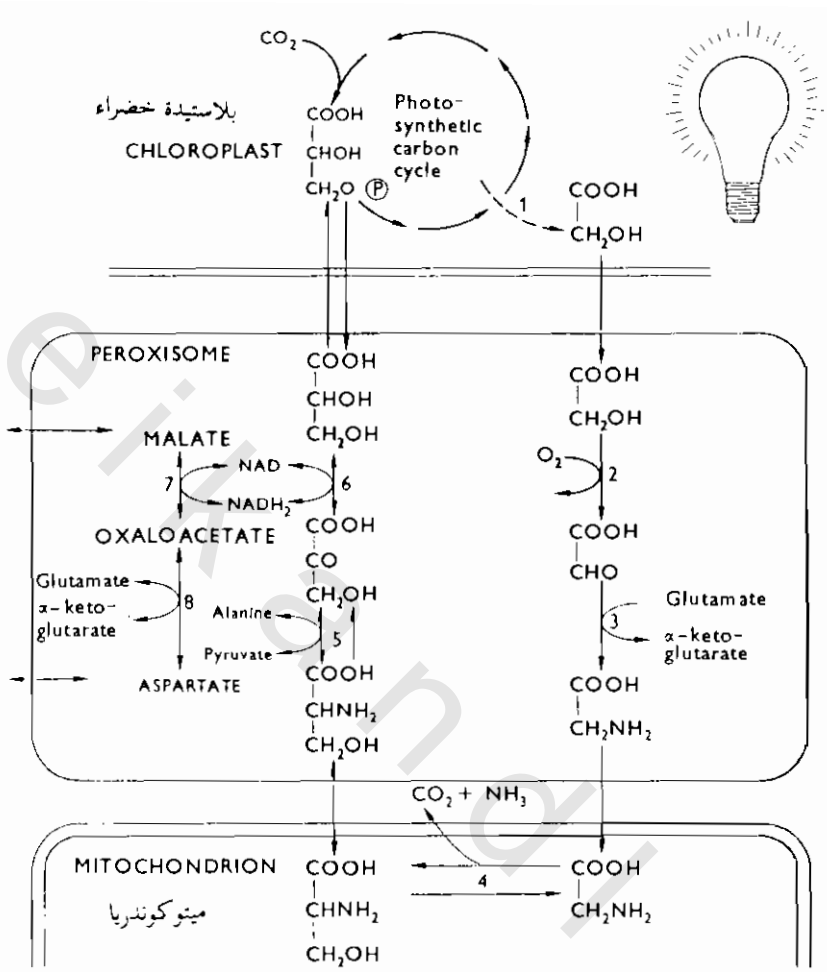


Fig. 3.6 Reactions and location of enzymes of the glycollate pathway.

1. P-glycollate phosphatase.
2. Glycollate oxidase which catalyses the oxidation of both glycollate and glyoxylate.
3. Glyoxylate-glutamate amino-transferase. A glyoxylate-serine amino-transferase.
4. A group of enzymatic reactions collectively referred to as serine synthetase or glycine decarboxylase.
5. Hydroxypyruvate-alanine transaminase.
6. Hydroxypyruvate reductase.
7. NAD malate dehydrogenase.
8. Aspartate-α-ketoglutarate amino-transferase.

(شكل ١٧٥) : دورة التنفس الضوئى

بالـ peroxisomes تبعاً لفوق أكسيد أى بيروكسيد والمقطع الثانى somes معناه أجسام ويتضح من ذلك أن هذه الأجسام لابد وأن تحتوى على تركيز عالى من فوق أكسيد الهيدروجين وكذلك تركيز عالى من أنزيم الكتاليز.

فى النهاية أمكن استنتاج دورة التنفس الضوئى تبعاً لهذه التجارب والملاحظات ويمكن تلخيصها فيما يأتى (شكل ١٧٥) :

مما سبق يتضح أنه يلزم لهذه الدورة ثلاث أنواع من العضيات وهى البلاستيدة الخضراء و peroxisomes و الميتوكوندريا.

ويبدأ حدوث هذه الدورة من البلاستيدات وفيما يلى شرح هذه الخطوات بالتفصيل (شكل).

١- يبدأ تكوين حامض الفوسفوجليكوليك phosphoglycolic acid وذلك نتيجة لتفاعلات تحدث داخل البلاستيدة الخضراء وفى وجود أنزيمphosphoglycolic acid phosphatase يتم تحويل حامض الفسفوجليكوليك إلى حامض الجليكوليك.

ثم ينتقل حامض الجليكوليك المتكون فى البلاستيدة الخضراء إلى البيرأوكسى سوم peroxisomes.

٢- يتحول حامض الجليكوليك فى peroxisomes إلى حامض glyoxylic .

وفى هذا التفاعل يتم أخذ O_2 وخروج فوق أكسيد الأيدروجين وذلك فى وجود أنزيم glycolic acid oxidase ونتيجة لذلك يزداد تركيز H_2O_2 بدرجة كبيرة داخل Peroxisomes ومن المعروف أن H_2O_2 مادة ضارة للخلايا وقد تسبب موت للخلايا عند وجودها بتركيزات كبيرة، ولذلك لكى تقى الخلية نفسها من ضرر H_2O_2 فانه يتكون فى هذه العضيات أنزيم الكتاليز بتركيز عالى.

والمعروف أن أنزيم الكتاليز يقوم بتحليل H_2O_2 إلى ماء وأكسجين جزيئى وبذلك تأمن الخلية من ضرر التركيزات العالية لفوق أكسيد الهيدروجين.

$$2H_2O_2 \xrightarrow{\text{catalase}} 2H_2O + O_2$$ «اكسجين جزيئ»

٣- يتحول حامض الجليوكسيلك للحامض الأمينى جليسين فى وجود الحامض الأمينى جلوتاميك ونتيجة لنشاط أنزيم glyoxylate - glutamate amino - transferase . تم تحول gyoxylic acid إلى جليسين و glutamic إلىketo glutaric ألفا. بعد تكون الجليسين

بنسبة عالية فانه يتم انتقاله إلى الميتوكوندريا.

٤- بداخل الميتوكوندريا يتم تحول الجليسين للحامض الأمينى سيرين وذلك نتيجة لتكاثف ٢ جزئ من حمض الجليسين ينتج عنها ١ جزئ من السيرين ويتم خروج جزيئ أمونيا NH_3.

وجزئ CO_2 . ويحتاج هذا التفاعل إلى O_2 ويتم ذلك فى وجود أنزيم serine synthetase وتعتبر هذه الخطوة مثار للجدل حيث يعتقد البعض أنه فى هذه الخطوة يتم تحول جزئ ADP + P إلى جزئ ATP وهى حتى الآن مثار للجدل حيث يعتقد البعض عدم حدوث هذه الخطوة ولكن المتفق عليه الآن هو تكوين جزئ ATP.

ونتيجة لتكون السيرين بتركيز عالى داخل الميتوكوندريا فانه ينتقل إلى peroxisomes .

٥- يتم تحول الحامض الأمينى سيرين إلى حامض هيدروكسى بيروفيك وذلك فى وجود أحد أنزيمات الـ aminotransferase وهو hydroxypyruvate - alanine transaminase

وفى هذا التفاعل يتم تحول السيرين إلى هيدروكسى بيروفيك أسيد والبيروفيك إلى الأنين.

٦- يتم تحول hydroxy pyruvicacid إلى جليسريك والأنزيم هو hydroxypyruvic acid reductase والمرافق الأنزيمى لهذا الانزيم NAD حيث يتحول NADH إلى NAD أما الـ NADH الداخلة فى هذه الخطوة فهى نتيجة لتفاعل جانبى حيث يتم تحول حمض الماليك إلى حمض oxaloacetic فى وجود أنزيم malic dehydrogenase.

ويتم تحول NAD إلى NADH وهو مصدر NADH فى التفاعل السابق حيث أن المرافق الانزيمى لأنزيم malic dehydrogenase هو NAD والمرافق الأنزيمى للإنزيم فى الخطوة السابقة لهذه الخطوة هو NAD أيضا.

- فى التفاعل الجانبى أيضا يتم تحول الـ oxaloacetic إلى حامض الاسبارتيك فى وجود أنزيم ketoglutaric aminotransferase ألفا و aspartate.

حيث يتم تحول oxaloacetic إلى asparatic والـ glutamic إلى keto glutaric ألفا والنتيجة النهائية لهذه الخطوة هو تكوين حمض الجليسريك بتركيزات كبيرة فى داخل الـ peroxisomes وينتقل منه إلى البلاستيدات الخضراء.

٧- فى داخل البلاستيدة الخضراء يتم تحول الجليسريك إلى فوسفوجليسريك.

فى وجود أنزيم glyceric kinase ويتم استهلاك جزئ ATP ويتحول إلى ADP.

وهكذا يتم تحول الفوسفوجليسريك أسيد فى داخل البلاستيدة الخضراء لمركبات أخرى عديدة أثناء عملية البناء لضوئى وينتج عن ذلك مركبات عديدة احداها هو حمض phosphoglycolic acid وهكذا تبدأ الدورة من جديد.

(جدول ٢٦): مقارنة بين التنفس الضوئى والتنفس العادى

التنفس الضوئى	التنفس العادى
أولا : يحتاج لثلاثة من أنواع العضيات وهى البلاستيدة الخضراء و الميتوكوندريا و peroxisomes	يحدث فى الميتوكوندريا فقط فى الانسان والحيوان والنبات.
ثانيا : لا يحدث فى الظلام أطلاقا ولا يحدث فى الضوء فقط بل يلزم ضوء+ كلوروفيل أى بلاستيدات خضراء. وتفسير ذلك واضح من الدورة السابقة حيث أن مصدر حامض الفوسفوجليكوليك هو البلاستيدة أو نتيجة لحدوث البناء الضوئى ويعتبر هذا المركب هو أول مركب فى دوره التنفس الضوئى أى لابد من حدوث بناء ضوئى لكى يحدث تنفس ضوئى أى غياب عملية بناء ضوئى يعنى غياب تنفس ضوئى أى التنفس الضوئى معتمد على البلاستيدات الخضراء والضوء.	يحدث فى الليل والنهار والضوء والظلام على السواء.
ثالثا : لا يوجد أكسدة فوسفورية وبالتالى لا ينتج عنها طاقة تذكر بالمقارنة بالطاقة المتكونة فى التنفس العادى فى النبات والانسان والحيوان وهى مصدر الحيوية والنشاط لجميع الكائنات الحية ممثلة فى صورة جزيئات ATP .	عملية كيموحيوية نافعة وهى أساس الحياة فى النبات والانسان والحيوان (تم شرح دورة التنفس العادى فى الجزء السابق) ولكن ناتج التنفس العادى وفى آخر خطواته عملية الأكسدة.

التنفس الضوئى	التنفس العادى
	الفــوســـــفــوريــة oxidative phosphorylation وأهم خطوات هذه العملية هى تكون جزيئات ATP اللازمة لطاقة الحيوان – الانسان – النبات.
رابعا : نجد أن الاوكسجين يعمل كمستقبل للايدروجين الناتج من تحول وأكسدة حمض الجليكوليك لحامض الجليوكسيليك فى وجود أنزيم glycolic acidoxidase ويتكون نتيجة لذلك الاوكسجين مع الايدروجين ليكون H_2O_2 فوق أكسيد الهيدروجين. أى ناتج التنفس H_2O_2 فوق أكسيد .	يتم أخذ الاوكسجين من الهواء الجوى ويعمل كمستقبل للأيدروجين الناتج من عملية الفسفرة التأكسدية ويتكون جزئ ماء $\frac{1}{2} O_2 + H_2 \longrightarrow H_2O$ أى ناتج التنفس H_2O ماء.
خامسا : دورة التنفس الضوئى تختلف تماماً عن دورة التنفس العادى ولا يوجد بينهما أى تشابه بل اختلاف تام. وسمى بالتنفس [الضوئى] فقط لأنها تأخذ الأوكسجين ويخرج منها CO_2 كما فى التنفس العادى تماما. أى أنها من الوجهة الظاهرية هى أخذ O_2 وخروج CO_2 وبذلك تشبه عملية التنفس العادى فى ظاهرها أما فى الحقيقية فان العمليتين مختلفين تماماً	
سادسا : تزداد سرعة التنفس الضوئى باستمرار بزيادة تركيز الأوكسجين والعكس فى التنفس العادى حيث تثبت سرعة التنفس بعد تركيز معين ٤ ٪ أو أقل.	

مصدر حامض الفوسفوجليكوليك فى دورة التنفس الضوئى :

لكى يحدث البناء الضوئى وذلك فى دورة Calvin و Benson فان المركب المستقبل للـ CO_2 فى النبات هو مركب ribulose 1.5 - diphos phate حيث أنه فى وجود الماء يتكون مركب وسطى من ٦ ذرات كربون غير ثابت سريع التحلل ينشق بسرعة ليكون ٢ جزئ من حمض الفوسفوجلسريك (شكل ١٧٦).

ولكن وجد فى بعض النباتات أنه نتيجة لتغير نسبة الأكسجين إلى ثانى أكسيد الكربون فانه يحدث تغيير فى ناتج المعادلة حيث يتم تحول ribulose 1.5 diphosphate فى وجود O_2 إلى جزئ حامض فوسفوجلسريك وجزئ فوسفوجليكوليك (شكل ١٧٦).

وهذا ما يحدث فى عملية التنفس الضوئى ولذلك فان مصدر حامض فوسفوجليكوليك المستخدم فى عملية التنفس الضوئى هو نتيجة لهذه المعادلة.

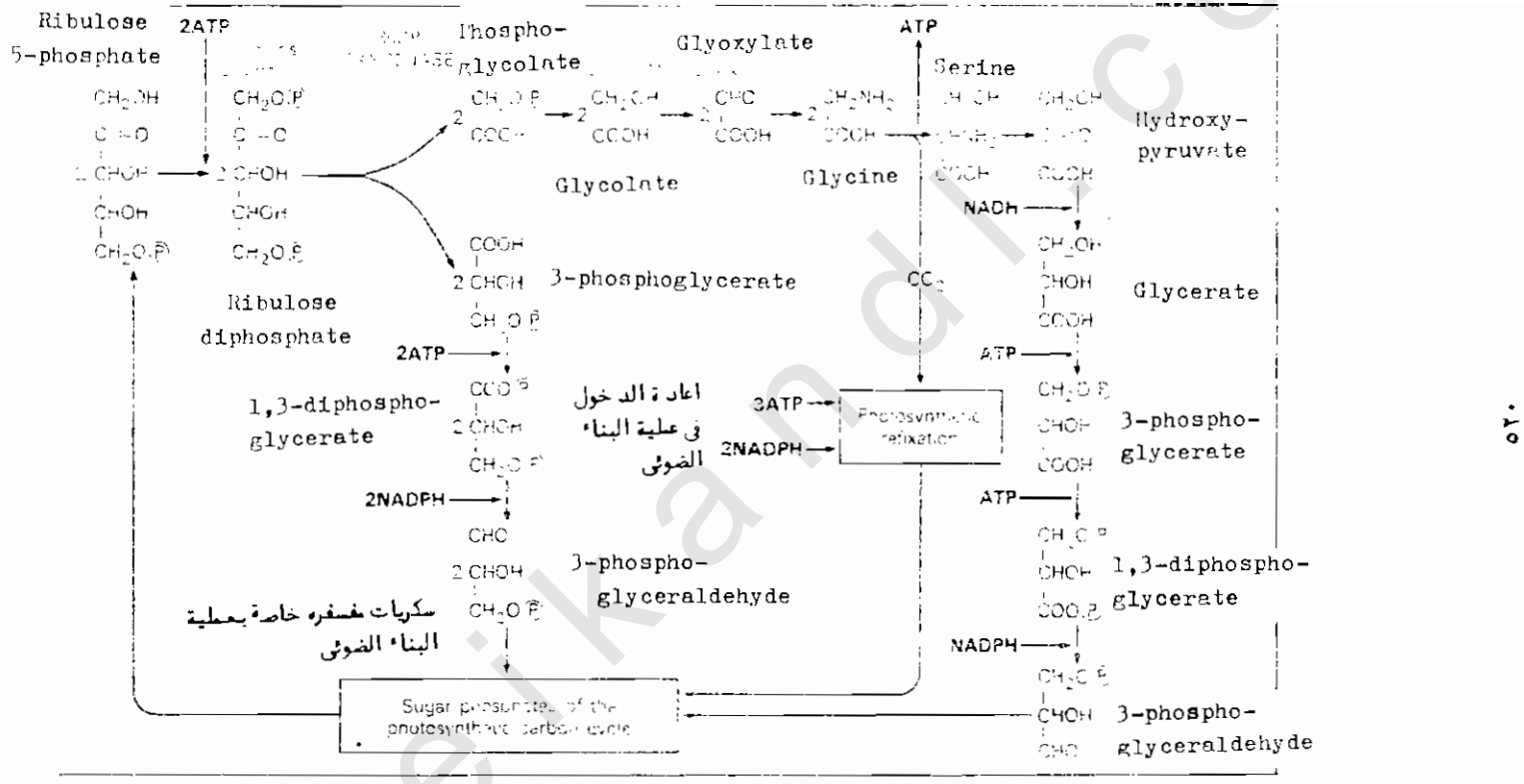
الأنزيم الذى يقوم بهاتين العمليتين فى المعادلة الأولى هوribulose diphosphate carboxylase وفى المعادلة الثانية ribulose diphosphate oxygenase.

ولذلك قام كثير من العلماء بمحاولة فصل هذين الأنزيمين المختلفين وهما carboxylase و oxygenase. ولقد وضح فيما بعد نتيجة لتجارب Ogren و Bowes فى أوائل السبعينات وباستخدام طرق التحليل الكيماوى الدقيق المختلفة وباستعمال طرق electrophorsis المختلفة فلم يمكن فصل هذين الأنزيمين عن بعضهما وأتضح أنهما بروتين لأنزيم واحد ولكن يختلف هذا الأنزيم تبعاً لنسبة تركيز الأوكسجين إلى ثانى أكسيد الكربون. كلما قلت هذه النسبة فان الأنزيم يعمل كـ carboxylase . وكلما زادت هذه النسبة أى فى وجود زيادة أوكسجين وقلة ثانى أكسيد كربون فانه يعمل كـ oxygenase.

من هنا يتضح أنه يوجد تشابه بين مدخل عملية البناء الضوئى وعملية التنفس الضوئى حيث أن : -

١- فى التنفس الضوئى يكون المركب المستقبل للأوكسجين هو ribulosediphosphate وينتج عنه جزئ حامض فوسفوجليسريك وجزئ حامض فوسفوجليكوليك.

٢- فى حالة البناء الضوئى المركب المستقبل لثانى أكسيد الكربون هوribulosediphosphate ولكن ينتج عنه ٢ جزئ حامض فوسفوجلسريك.



(شكل ١٧٦) : مصدر حامض الفسفوجليكوليك فى التنفس الضوئى

obeikandl.com

ينتج ribulose 1.5 diphosphate من ribulose -5- phosphate بواسطة أنزيم ribulose phosphate kinase الذى يعمل فى وجود ATP حيث يتحول ATP إلى ADP.

ولذلك فى كلا العمليتين التنفس والبناء الضوئى تكون البداية ribulose 5 phosphate ثم يتحول إلى ribulose 1.5 diphosphate ومنه تحدث عملية البناء الضوئى أو التنفس الضوئى.

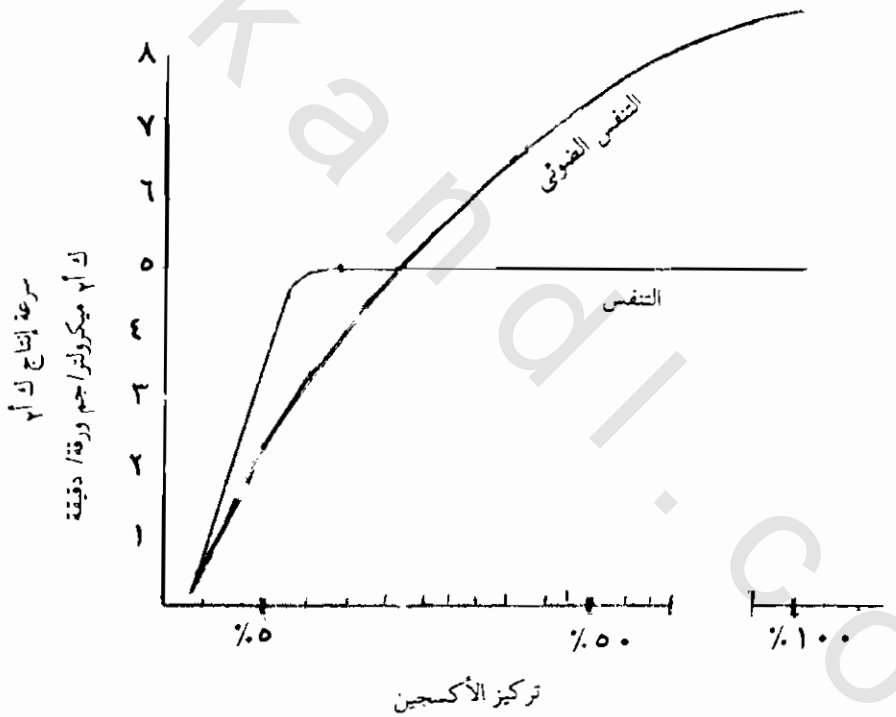
ولذلك فإن مصدر حامض phosphoglycolic acid فى عملية التنفس الضوئى وأيضا العلاقة بين التنفس الضوئى والبناء الضوئى يكون المصدر واحد هوribulose 1.5 diphosphate.

من الدورة السابقة تحدث عملية التنفس الضوئى فى خطوات عديدة وتنتهى بتكوين حامض الجلسريك وهذا الحامض فى وجود ATP وأنزيم الـ glycericacid kinase يتحول ATP إلى ADPويتكون جزئ phosphoglyceric acid ثم يتحول phosphoglyceric acid فى وجود أنزيم phosphoglyceric kinase وفى وجود ATP يتحول ATP إلى ADP وينتج عن ذلك 1.3 diphosphhoglyceric acid وفى وجود أنزيمphosphoglyceraldhyde dehydrogenase وحيث أن المرافق الأنزيمى لهذا الأنزيم هو NADPH وينتج عن ذلك مركب phosphoglyceraldhyde 3. فى حالة البناء الضوئى فانه تحدث أيضا نفس الخطوات حيث يتكون فى النهاية هذا المركب . ونتيجة لذلك يكون الناتج تكوين ٢ جزئ phospoglyceraldhyde ويدخل هذين الجزيئين مباشرة فى عملية البناء الضوئى الخاصة بـ Calvin وبعد تفاعلات عديدة ينتج ribulose 5 phosphate وهكذا تتكرر الدورة.

كما سبق القول فإنه أيضا فى حالة التنفس الضوئى ينتج من ribulose diphosphate جزئ phosphoglycolic acid يدخل فى عملية التنفس الضوئى وجزئphossphoglyceric acid يدخل مباشرة فى عملية البناء الضوئى. ولذلك فانه إذا تم منع عملية التنفس الضوئى فانه يمكن مضاعفة عملية البناء الضوئى أو زيادة سرعتها أو زيادة كميتها حيث أن الناتج من ribulose diphosphate هو ٢ جزئ حامض فوسفوجلسريك يدخل مباشرة فى عملية البناء الضوئى. نتيجة لحدوث التنفس الضوئى فان CO_2 الخارج من تحول glycine إلى serine يدخل فى عملية البناء الضوئى فى وجود جزيئات ATP و NADPH .

كيفية التمييز بين التنفس الضوئى والتنفس العادى :

وجد أن هناك فرق ظاهرى هام بين النباتات التى تتنفس ضوئياً وبين التنفس العادى وحيث أنه من الصعوبة بمكان تمييز هاتين العمليتين حيث أن فى كليهما يتم أخذ O_2 وخروج CO_2 فكيف يمكن التمييز بين هاتين العمليتين فى النبات الواحد فقد وجد ظاهرة هامة يمكن بها التمييز بين هاتين العمليتين: وجد أن بزيادة تركيز O_2 فى جو النبات تزداد سرعة عملية التنفس الضوئى زيادة مطردة بزيادة تركيز O_2 حتى تصل إلى حد ١٠٠٪ O_2 فى جو التجربة والعكس صحيح فى عملية التنفس العادى حيث أنه من المعروف أن تركيزه فى الجو حوالى ٢٠ – ٢١٪. وأن زيادة تركيز O_2 عن ذلك لا تؤثر على الاطلاق فى سرعة التنفس بل وجد أن كمية O_2 فى الهواء الجوى تكون كافية وزائدة عن الحاجة فى حالة التنفس العادى حيث وجد أن سرعة التنفس العادى تزيد بزيادة تركيز فى الجو من صفر إلى حوالى ٤٪ وبعد ذلك بزيادة تركيز O_2 يستمر معدل سرعة التنفس ثابت (شكل ١٧٧).



(شكل ١٧٧) : تأثير تركيز الأوكسجين على التنفس والتنفس الضوئى

كيفية التعرف على دورة التنفس الضوئى وكيفية اكتشافها :

من المعروف أنه لاكتشاف أى دورة مثل دورة كربس أو دورة الجليكولسيس [تحلل السكر] أو دورة التنفس الضوئى يتم أستخدام مركبات مشعة كما يتم استخدام الأنزيمات الموجودة والمعزولة من عضيات الخلية التى تحدث فيها العملية فهى دليل كبير على وجود مركبات معينة حيث أن الأنزيمات متخصصة وكل أنزيم يعمل على مركب معين معروف وينتج عنه أيضا مركب أخر معروف.

مثال لذلك ، فى دورة التنفس الضوئى أنه عند عزل peroxisomes فأتضح أنها غنية بأنزيم glycolic acid oxidase «أوكسيديز حامض الجليكوليك» وذلك بمعنى أنه لابد من أن حامض الجليكوليك له دور فى هذه الدورة وكذلك وجود أنزيم الكتاليز بتركيز عالى دليل على أنه له دور فى هذه الدورة أيضا وأيضاً وجود أنزيمات amino transferase.

وطبعاً باستعمال طرق الطرد المركزى المختلفة ومنها Zonal Centrifugation ومنها يمكن فصل عضيات الخلية المختلفة تبعاً لوزن وكثافة هذه العضيات وبواسطتها يمكن فصل بلاستيدات الخلية عن الميتوكوندريا عن peroxisomes حيث أنه بالطبع البلاستيدات الخضراء هى الأكثر وزناً ويليها فى ذلك الميتوكوندريا والأقل وزناً هى peroxisomes وبالتالى يمكن فصل هذه العضيات المختلفة بواسطة طرق الطرد المركزى المختلفة وبعد الحصول على peroxisomes يتم فحصها للتعرف على نوع الأنزيمات الموجودة بها وهذه الأنزيمات تعطى مؤشر على نوع التفاعلات الموجودة بها وبالتالى يمكن استنتاج الدورة من الأنزيمات ويستعمل بالإضافة لذلك مثبطات للانزيمات أو الدورات وفى هذه الحالة يمكن التعرف على أهمية الأنزيم والمركبات التى يعمل عليها فى التفاعل. فمن المعروف أنه يوجد مثبط متخصص لأنزيم glycolic oxidase والذى يوجد بتركيز عالى فى الـ peroxisomes وهذا المركب هو hydroxy pyridine methane sulphonic acid فهو مركب مثبط ومتخصص لتثبيط الأنزيم السابق وقد وجد بالفعل أنه عند معاملة الخلايا أو peroxisomes بهذا المثبط فان عملية التنفس الضوئى تتوقف تماماً وكان ذلك دليل على أن هذا الأنزيم فعال فى عملية التنفس الضوئى . وقد استعملت مثبطات أخرى مثل مثبط isonicotinylhydrazide وهو مركب متخصص فى تثبيط المركبات ذات ذرتين الكربون مثل glycolic acid وكذلك الـ glyoxylic acid وقد وجد أن معاملة النباتات أو العضيات بهذا المركب تتوقف عملية التنفس الضوئى تماماً وهذا دليل على أن عملية التنفس الضوئى تشمل مركب ذات ذرتين C على الأقل.

استعملت مركبات أخرى مثل dichlorophenyl methyl urea وهو مركب متخصص فى تثبيط عملية البناء الضوئى وقد وجد بالفعل أن عمليتى البناء الضوئى تتوقف وكذلك التنفس الضوئى تتوقف ومن ذلك يتضح وجود علاقة وثيقة بين التنفس الضوئى والبناء الضوئى.

وبذلك أستعملت جميع الحالات السابقة والخطوات السابقة لاكتشاف والتعرف على دورة التنفس الضوئى. كما إستخدمت المركبات المشعة لذلك أيضاً.

وجد فى نبات بنت القنصل ومنه أنواع ألبينو albino أى نباتات عديمة الكلوروفيل أى غير قادرة على عملية البناء الضوئى وكذلك غير قادرة على عملية التنفس الضوئى بالرغم من وجود التنفس العادى وذلك يثبت العلاقة الوثيقة بين عملية التنفس الضوئى والبناء الضوئى. وجد أن النبات العادى والأجزاء الخضراء تتنفس تنفس ضوئى ولكن وجد أن الأزهار والقنابات الحمراء على وجه الخصوص لا تحتوى على بلاستيدات خضراء ولا تقوم بعملية البناء الضوئى ولا التنفس الضوئى. معنى ذلك أن فى النبات الواحد الأجزاء الخضراء يحدث بها تنفس ضوئى والأجزاء الحمراء لا يحدث بها بناء ضوئى ولا تنفس ضوئى ومن ذلك يتضح الأرتباط الوثيق بين البناء والتنفس الضوئى كما سبق شرحه.

العلاقة بين أنتاجية النبات وعملية التنفس الضوئى :

من المعروف أنه توجد تفسيرات عديدة لأهمية عملية التنفس الضوئى ولكن تفتقر جميعها إلى التفسير العلمى والأسانيد القوية ويوجد رأى أو نظرية سائدة أن التنفس الضوئى لا ينتج عنه جزيئات ATP وذلك بالمقارنة بالتنفس العادى ولذلك يعتبر التنفس الضوئى هو عبارة عن أستهلاك أو فقد للطاقة وبناء على هذه النظرية فأنه بتقليل عملية سرعة التنفس الضوئى أو بمنع هذه العملية تماماً فانه يمكن زيادة انتاجية النبات.

وجد بالفعل علاقة بين عملية التنفس الضوئى وأنتاجية النبات وقد أمكن أثبات ذلك فى نباتات كثيرة ومن التجارب الجيدة التى أجريت فى هذا الشأن على نبات *Mimulus* وهو من نباتات الزينة وذو أزهار جميلة فقد وجد أنه بتقليل تركيز O_2 فى الجو وحتى درجة ٤ ٪ فأن سرعة عملية التنفس الضوئى تقل بدرجة ملحوظة كما وجد أيضاً أن الوزن الجاف للنبات يتضاعف. حيث أنه من الصعب تقليل تركيز O_2 فى الجو حيث أن تركيز O_2 الـ فى الجو يتراوح من ٢٠ – ٢١ ٪ فمن الصعب خفض التركيز إلى ٤ ٪ فقد أمكن عمل ذلك بطريقة عكسية وهى زيادة

تركيز CO_2 فمن المعروف أن زيادة تركيز CO_2 فى الجو إلى حد معين تؤثر على سرعة البناء الضوئى فقد وجد أن زيادة تركيزه فى الجو من ٠,٠٣ ٪ إلى ٠,١٥ ٪ يسبب خفض سرعة عملية التنفس الضوئى وزيادة إنتاجية النبات من ٣٠ - ١٠٠ ٪ وذلك فى نبات *Mimulus* ويمكن تفسير ذلك مما سبق شرحه على النسبة بين O_2 و CO_2 $[O_2 / CO_2]$ فيحدث ذلك بطريقتين:-

١- خفض تركيز الأوكسجين إلى ٤ ٪ أى 0.03 / 4 .

٢- زيادة تركيز CO_2 إلى ٠,١٥ أى 0.15 / 20 .

ومن ذلك يتضح أن التغيير فى نسبة O_2 / CO_2 هى عامل مؤثر ومحدد فى سرعة التنفس الضوئى وتفسير ذلك سبق شرحه .

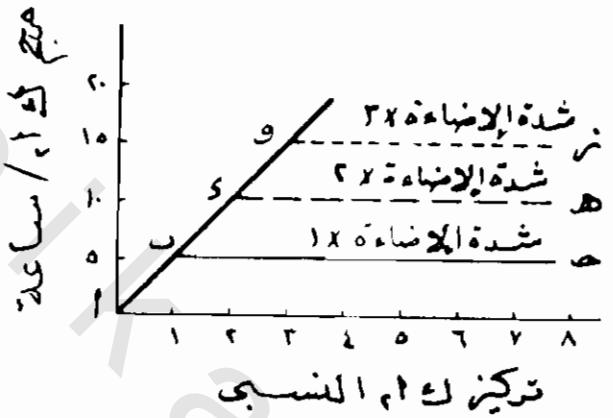
وقد استرعت هذه الظاهرة انتباه كثير من علماء فسيولوجى النبات منذ أزمنة قديمة فقد قام مزارعو الصوب بزيادة أنتاجية النبات فى الصوب وذلك بزيادة تركيز CO_2 فى جو الصوبة وبالتالى يزيد محصول نباتات الصوب ولكن كان علماء فسيولوجى النبات واثقون من أن هذا التأثير وكما يعتقد المزارعون أنه بزيادة سرعة عملية البناء الضوئى حيث أنه من المعروف أنه كلما زاد تركيز CO_2فى الجو إلى حد معين يزيد ذلك من إنتاجية النبات فقد كان ذلك هو تعليل مزارعو الصوب ولكن علماء فسيولوجى النبات يدركون خطأ هذا التفسير فقد كانوا غير قادرون على تفسيره قبل اكتشاف عملية التنفس الضوئى فقد كان من المعروف أنه فى الشتاء يكون الجو مظلم نسبياً أى شدة الأضاءة ضعيفة وبالتالى تكون شدة الأضاءة داخل الصوب ضعيفة وذلك فى الدول الأوروبية وشمال أمريكا وكندا وحيث تنتشر الصوب حيث يدرك علماء فسيولوجى النبات أن العامل المحدد فى انتاجية النبات فى هذه الحالة هو شدة الأضاءة وليست تركيز CO_2 وبالرغم من ذلك فان زيادة تركيز CO_2 تزيد المحصول. ولشرح ذلك يمكن شرح قانون العوامل المحددةlaw of limiting factors للعالم Blackman وفحوى هذا القانون: -

«أن العمليات الحيوية فى النبات والتى يتحكم فيها أكثر من عامل فان سرعة العملية تتحدد بوجود تركيز أو كمية أضعف عامل فيها أى أقل كمية أو تركيز».

مثال لذلك : السلسلة ذات الحلقات المتداخلة حيث أن قوة السلسلة تتوقف على قدرة أضعف حلقة فيها.

أما قانون العوامل المحددة يمكن شرحه كما فى المنحنى (شكل ١٧٨).

تزداد سرعة عملية البناء الضوئى بزيادة تركيز CO_2 حتى نصل إلى تركيز واحد وفى هذه



(شكل ١٧٨) : رسم بيانى يبين قانون العوامل المحددة لبلاكمان

الحالة تزداد سرعة العملية من أ ـــــ إلى ـــــ ب يصبح العامل المحدد بعد ذلك شدة الاضاءة 1 lux وبذلك بزيادة تركيز CO_2 لا تزداد سرعة العملية وبذلك تصبح سرعة العملية ثابتة حيث أن العامل المحدد هو شدة الأضاءة وبذلك تستمر سرعة العملية ثابتة من ب ـــــ إلى ـــــ ج وبزيادة شدة الاضاءة إلى 2 lux فإن سرعة العملية تزداد مرة أخرى من ب ـــــ إلى ـــــ ء وبزيادة تركيز CO_2 وبعد ذلك تصبح سرعة العملية ثابتة بزيادة تركيز CO_2 من ء ـــــ إلى ـــــ هـ وبالتالى فالعامل المحدد هو شدة الاضاءة وليس تركيز CO_2 وبزيادة شدة الأضاءة إلى 3 lux تزداد سرعة العملية من ء ـــــ إلى ـــــ وثم

تستمر العملية ثابتة من و إلى ز حيث أن العامل المحدد ليس تركيز CO_2 ولكن شدة الأضاءة وهذه الحالة هى التى تحدث فى الصوب حيث أن العامل المحدد هو قلة شدة الأضاءة ولذلك فان الأعتقاد القديم السائد بين مزارعى الصوب بان زيادة تركيز CO_2 يزيد من سرعة العملية هو تفسير خاطئ وان التفسير الصحيح إن زيادة تركيز CO_2 لا تزيد من سرعة عملية البناء الضوئى مباشرة بل أنها تسبب توقف أو قلة سرعة التنفس الضوئى وبالتالى تزداد عملية البناء الضوئى بالرغم من وجود الإضاءة المنخفضة كعامل محدد فى سرعة عملية البناء الضوئى.

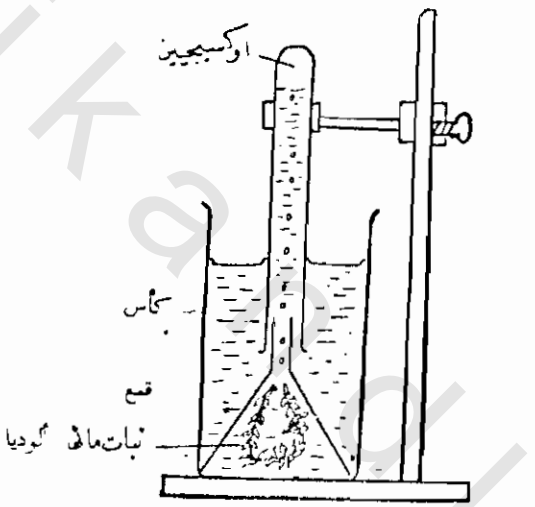
ومما سبق يتضح صحة شك علماء النبات فى تعليل ما يحدث فى الصوب قبل اكتشاف عملية التنفس الضوئى، من المعروف منذ وقت قديم أن سرعة عملية البناء الضوئى تزيد بزيادة تركيز CO_2 إلى حد معين ويمكن أثبات ذلك بتجارب كثيرة ومنها التجربة البسيطة التالية :-

$$٦كـ أ_٢ + ٦ يد_٢ أ \longrightarrow ٦ أ_٢ + كـ_٦ يد_{١٢} أ_٦$$

يتم وضع نبات الألوديا فى كأس به ماء ويوضع على النبات قمع ثم يوضع على القمع أنبوبة أختبار بها ماء ونتيجة لحدوث عملية البناء الضوئى فى وجود الضوء فى النهار فأنه يلاحظ تصاعد فقاعات O_2 من النبات وتتصاعد هذه الفقاعات إلى أعلى الأنبوبة بحيث تتجمع فى قمة الأنبوبة مسببة فى تكوين فراغ فى قمة الأنبوبة من غاز O_2 الذى يضغط على سطح الماء فى الأنبوبة ويسبب أنخفاض السطح وقد وجد أنه بزيادة تركيز CO_2 فى الماء وذلك بإضافة بيكربونات الصوديوم فى الماء والذى يكون مصدر للـ CO_2 فى ماء الكاس فتلاحظ سرعة تصاعد فقاعات O_2 بدرجة ملحوظة ويكون ذلك دليل مباشر على زيادة سرعة عملية البناء الضوئى فى النبات المائى «الألوديا» وذلك يرجع إلى زيادة تركيز CO_2 فى الماء وبذلك يتضح أن العامل المحدد فى هذه الحالة هو CO_2. وقد أمكن عمل هذه التجربة بطريقة أخرى حيث يمكن بدل أضافة بيكربونات صوديوم للماء يتم تعريض الكأس لمصدر ضوئى قوى بالقرب من الكأس فيلاحظ فى هذه الحالة زيادة سرعة تصاعد فقاعات O_2 وذلك دليل على أن العامل المحدد فى هذه الحالة هو شدة الأضاءة ومما سبق يجب عدم الخلط بالتأثير المباشر بزيادة تركيز CO_2 على سرعة عملية البناء الضوئى و بين التأثير الغير مباشر من زيادة تركيز CO_2 والذى يوقف أو يقلل من سرعة عملية التنفس الضوئى (شكل ١٧٩).

توجد كثير من المركبات الآن وتستعمل على النطاق التجارى فى تقليل سرعة النتح فى النبات وتسمى بمضادات النتح antitraspirantion antitraspirant حيث تعمل فى تقليل سرعة النتح وتستخدم على نطاق تجارى كما توجد مركبات متخصصة فى تقليل سرعة عملية

البناء الضوئى والتنفس ولكن لا تعتبر هذه المركبات ذات فائدة مطلقاً للنبات حيث تستخدم للتجارب العلمية فقط حيث أن تقليل أو وقف سرعة البناء الضوئى أو التنفس غير مرغوب اقتصادياً وأكاديمياً وعملياً حيث أنه يقلل من إنتاجية النبات ولكن العكس صحيح فى مضادات النتح فأنها تقلل من سرعة فقد النبات للماء أى تقلل من كمية فقد النبات للماء وهى من الحالات المرغوبة وخاصة فى النباتات التى تزرع فى بيئات جافة أو فيها ندرة فى مصادر المياه ولكن للأسف حتى الآن لا توجد مركبات توقف عملية التنفس الضوئى على نطاق تجارى وعلمى.



(شكل ١٧٩) تجربة تصاعد فقاعات الأكسجين أثناء عملية البناء الضوئى فى نبات الألوديا

العلاقة بين التنفس الضوئى والبناء الضوئى :

فيما سبق تم ذكر أن بعض النباتات تقوم بعملية التنفس الضوئى والبعض لا يقوم بهذه العملية ولذلك يتم تصنيف النباتات تبعاً للتنفس الضوئى إلى مجموعتين:-

أولا : نباتات تتنفس ضوئياً منها: نباتات كثيرة مثل عباد الشمس – السبانخ – التبغ – البسلة – القمح – البطاطس إلى آخره وتتميز هذه النباتات بأنه يحدث فيها عملية البناء الضوئى والمعروفة بـ C_3 أى أن هذه النباتات توصف بأنها نباتات C_3 أى كربون ٣ وهى نباتات تتميز بأن عملية البناء الضوئى فيها تحدث عن طريق دورة Benson, Calvin فقط.

ثانياً : نباتات لا تتنفس ضوئياً : وهى نباتات عديمة التنفس الضوئى ومثال لذلك قصب السكر – الذرة الشامية – الذرة الرفيعة – حشيشة الفيل – إلى آخرة وهى نباتات يطلق عليها C_4 plants أى نباتات ذات أربع ذرات كربون وتتميز هذه النباتات بأن عملية البناء الضوئى تحدث بدورتين هامتين للبناء الضوئى وهما :

١ – الدورة الرئيسية Benson, Calvin .

٢ – الدورة الإضافية Slack, Hatch .

obeikandl.com

obeikandl.com

الباب العشـــرون
فسيولوجيا الإزهار

Physiology of Flowering

تعتبر صفة الإزهار صفة وراثية وشأنها شأن أى صفة أخرى حيث يتحكم فيها العوامل الوراثية والعوامل البيئية. فتتحكم الوراثة فى عملية الإزهار كما أتضح أن فترة التواقت الضوئى ودرجة الحرارة من العوامل البيئية الهامة التى تؤثر على الإزهار وذلك بالطبع بالإضافة إلى العوامل الوراثية.

أنواع التواقت الضوئى المختلفة فى النباتات Photoperiodism

يمكن تقسيم النباتات تبعاً لفترة التواقت الضوئى إلى ٥ مجاميع :

(١) نباتات قصيرة النهار Short day plants

وهى عبارة عن نباتات تحتاج إلى نهار قصير لكى تزهر وقد اتضح بعد ذلك أن العامل المؤثر فى الإزهار هو طول فترة الظلام وليست طول فترة الضوء حيث إتضح أن نباتات النهار القصير هى أساساً نباتات ليل أى ظلام طويل وأن العامل المحدد هو طول فترة الظلام وليست طول فترة الإضاءة ومثال ذلك نبات *Xanthium pennsylvanicum* ، فقد إتضح أن مدة الضوء لا تزيد عن $١٥\frac{٣}{٤}$ ساعة لكى يزهر ومدة الظلام يجب أن لا تقل عن $٨\frac{١}{٤}$ ساعة لكى يزهر وإذا زادت فترة الإضاءة أو قلت فترة الظلام عن هذا الحد فإن النبات لا يزهر. والعكس صحيح فى حالة قلة فترة الإضاءة أو زيادة فترة الظلام عن هذ الحد فإن النبات يزهر أى فى حالة ظلام لمدة تصل عشرون ساعة فى اليوم الواحد فإن النبات يزهر. ومن ذلك يتضح أن العامل المحدد فى نباتات النهار القصير هو طول فترة الظلام ولذلك يجب تسمية هذه النباتات بالنباتات ذات الليل الطويل. ولذلك يوجد ما يسمى بفترة الظلام الحرجة critical dark period وهى عبارة عن أقل فترة ظلام يحتاج إليها النبات لكى يزهر وأن أقل من هذه الفترة لا يمكن للنبات أن يزهر ومن أمثلة النباتات قصيرة النهار وبالإضافة إلى نبات الـ *Xanthium* صنف التبغ المعروف بإسم Maryland Mammoth ونبات البن.

(٢) نباتات النهار الطويل Long day plants

وهى عبارة عن نباتات تحتاج إلى فترة إضاءة طويلة لكى تزهر. وفى حالة الإضاءة القصيرة لا يمكن للنبات أن يزهر. ولكن إتضح أيضاً أن العامل المحدد والجوهرى فى عملية الإزهار هو طول

فترة الظلام وليست طول فترة الإضاءة وأن هذه النباتات تحتاج إلى فترة ظلام قصيرة عبارة عن بضع ساعات ولذلك يجب تسمية هذه النباتات بالنباتات ذات الليل القصير. ومن أمثلة لذلك نبات السكران *Hyoscyamus niger* والسبانخ والفجل والنعناع.

(٣) نباتات محايدة أى متعادلة الفترة الضوئية Neutral day plants

وهى عبارة عن نباتات لا تتأثر بطول فترة الظلام أى فترة الإضاءة ومثال ذلك نبات الطماطم

(٤) نباتات طويلة قصيرة النهار Long short day plants (LSDP)

وهى عبارة عن نباتات تحتاج إلى نهار طويل لبضع أيام ثم يلى ذلك نهار قصير لبضعة أيام أخرى وذلك لكى يتم الإزهار ومثال ذلك نبات السسترم *Cestrum nocturnum* ونبات البرايوفيللم *Bryophyllum crenatum*.

(٥) نباتات قصيرة طويلة النهار Short long day plants (SLDP)

وهى عبارة عن نباتات تحتاج إلى نهار قصير لبضعة أيام ثم يلى ذلك نهار طويل لبضعة أيام أخرى ومثال ذلك نبات كامبنيولا *Campanula medium*.

تقسيم النباتات تبعاً لإختيارية الفترة الضوئية

يمكن تقسيم النباتات إلى مجموعتين رئيسيتين تبعاً لذلك وهما :

(١) نباتات إجبارية الفترة الضوئية

Plants of absolute or qualitative photoperiodic response

وهى عبارة عن نباتات تحتاج إلى فترة ضوئية معينة لكى تزهر وفى عدم وجود هذه الفترة فإنها لا تزهر إطلاقاً ومنها نباتات قصيرة النهار qualitative short day requirement. مثل *Xanthium pennsylvanicum* والتبغ صنف Maryland Mammoth وبنت القنصل والشليك وعرف الديك *Amaranthus caudatus* والبن وفول الصويا.

ومنها نباتات طويلة النهار qualitative long day requirement مثل الزمير والسكران والنعناع والفجل والسبانخ والقرنفل وبعض أنواع البرسيم.

(٢) نباتات إختيارية الفترة الضوئية

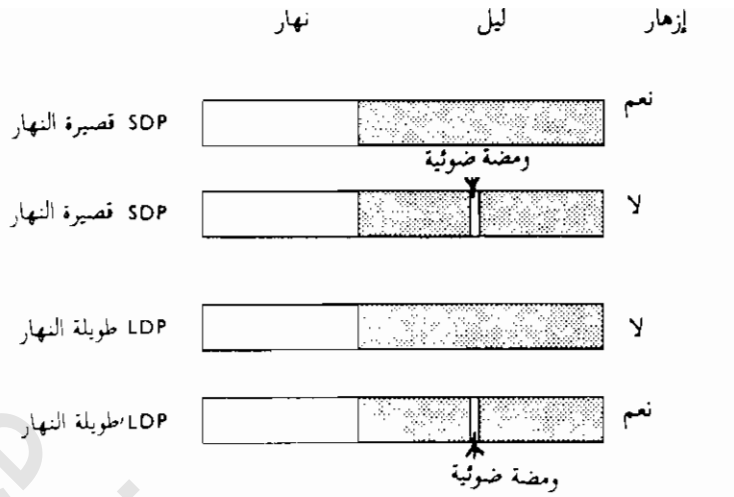
Plants of quantitative photoperiodic response

وهى عبارة عن نباتات تزهر بدرجة كبيرة فى أثناء فترة الأضاءة المناسبة والمحددة لها ولكن يمكنها أن تزهر بدرجة أقل فى الفترة الضوئية الغير مناسبة لها ومنها نباتات قصيرة النهار quantitative short day requirement مثل الأرز والماراجونا (الحشيش) والسلفيا *Salvia splendens* وقصب السكر والقطن *Gossypium hirsutum* . ومنها نباتات طويلة النهار مثل حنك السبع والبنجر والشعير الربيعى والخس والبيتونيا *Petunia hybrida* والبسلة والراى الربيعى والقمح الربيعى والأونوثرا *Oenothera*.

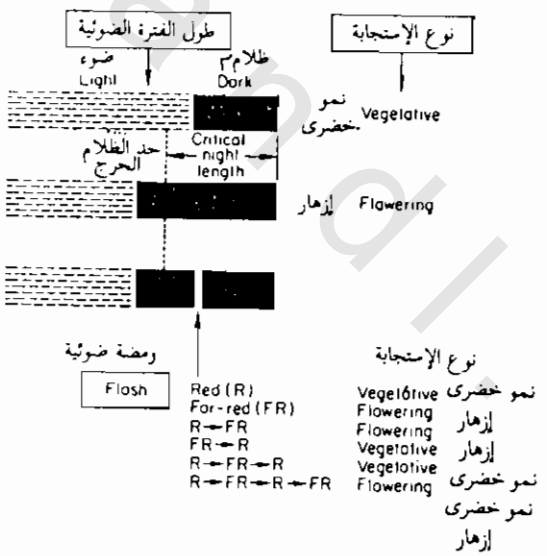
كيفية إكتشاف الفيتوكروم

بعد قيام كلا من Borthwick & Hendricks بعمل تجارب كثيرة بإستخدام الومضات الضوئية وبأستخدام الضوء الأحمر والأحمر البعيد فقد أتضح لهما أن التأثير يختلف بأختلاف نوع النبات ففى حالة نبات فول الصويا وهو من نباتات النهار القصير وعند تعريضه أثناء فترة الظلام لومضة ضوئية يفضل أن تكون فى منتصف فترة الظلام فإن النتيجة هى منع الأزهار ويصبح النمو الخضرى دون أزهار. ولكن فى حالة قطع فترة الظلام بومضة من الضوء الأحمر البعيد فإن النبات يزهر طبيعياً. وفى حالة إستعمال ومضة من الضوء الأحمر فإن النبات لا يزهر طبيعياً. وفى حالة إستعمال ومضة من الضوء الأحمر ثم ومضة من الضوء الأحمر البعيد أثناء فترة الظلام فإن الأزهار يستمر وفى حالة إستعمال ومضة من الضوء الأحمر ثم الأحمر البعيد ثم الأحمر فإن الإزهار يتوقف. وقد أستنتجا أن النبات يستجيب لآخر ومضة ضوئية.

ومن هذه التجارب إتضح أيضاً أن كلا النوعين من الضوء يلغى كل منهما تأثير الآخر ففى نبات مثل فول الصويا فإن تعريضه للضوء الأحمر لا يزهر وتعريضه للأحمر البعيد يزهر (شكلى١٨٠ و١٨١).



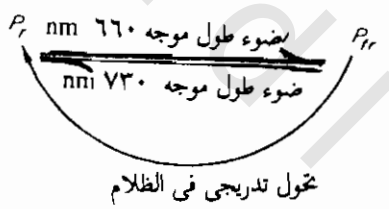
(شكل ١٨٠) : تأثير الومضة الضوئية على إزهار النبات وتأثيرها على التواقت الضوئى



(شكل ١٨١) : تأثير نوع الومضة الضوئية على إزهار النباتات قصيرة النهار

ومن ذلك تم إستنتاج أنه لابد من وجود صبغة معينة تتحكم فى هذا النوع من التفاعل الضوئى. ومن المعروف أنه لكى يحدث للضوء تأثير على النبات فإنه يمتص أولاً بواسطة صبغة متخصصة فى النبات. ومثال ذلك أن عملية البناء الضوئى للنبات هى عملية متخصصة تحتاج إلى الضوء ولكى يحدث هذا الضوء تأثيره فى داخل النبات فلابد أن يمتص أولاً بواسطة صبغات متخصصة وهى صبغة كلوروفيل A و B وكما هو معروف بالنسبة لعملية البناء الضوئى. ولكن من المعروف أن عملية البناء الضوئى تحدث بدرجة كبيرة وأن الضوء الفعال فى حدوثها هو الضوء الأحمر والضوء الأزرق ولكن فى هذه العملية فإن الضوء الأحمر فقط وأن الضوء الأزرق ليس له أى تأثير. ومن ذلك أستنتجا أن الصبغة المسئولة عن إمتصاص الضوء الأحمر فى هذه الحالة ليست بالقطع صبغة الكلوروفيل ولابد من وجود صبغة أخرى تمتص الضوء الأحمر بشدة دون الألوان الأخرى وقد قاما بإفتراض وجود هذه الصبغة.

وقد وضعا هذا الإفتراض والذى ثبت صحته منذ ذلك الوقت حتى الآن. وقد أفترضا أن هذه الصبغة توجد فى صورتين أحدهما يمتص الضوء الأحمر ذو طول الموجة ٦٦٠ نانومتر ويرمز لهذه الصورة من الصبغة بالرمز Pr وهى إختصار لكلمة صبغة أى Pigment والحرف إختصار للضوء الأحمر ونتيجة لإمتصاص الصبغة لهذا الضوء تتحول إلى الصبغة P_{fr} . تعتبر P_{fr} هى الصورة الثانية للصبغة حيث أنها تكون متخصصة فى إمتصاص الضوء الأحمر البعيد far red ذو طول الموجة ٧٣٠ نانومتر وتتحول نتيجة لذلك إلى الصبغة Pr . وهكذا يكون لهذه الصبغة صورتين تتحول كل منهما إلى الأخرى (شكل١٨٢) تبعاً لنوع الضوء الممتص.

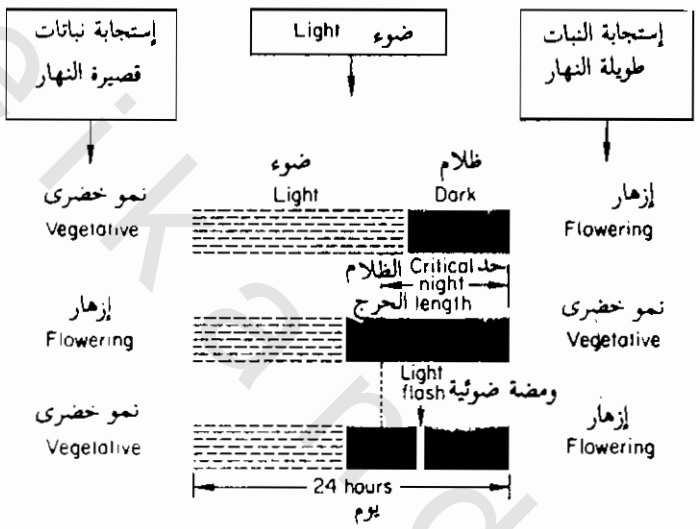


(شكل١٨٢): تحول صبغة P_{fr} إلى Pr والعكس

وقد وجد هذان العالمان أن النتيجة عكسية عند تعريض النباتات طويلة النهار لومضات ضوئية أثناء فترة الظلام. فإن تعريض فترة الظلام لومضة ضوئية للضوء الأحمر R فإن النبات يزهر وعند تعريضها لومضة ضوئية من الـ Fr فإن النبات لا يزهر وأيضاً يلغى كل نوع من الضوء تأثير الآخر

فعند تعريض الظلام لومضة R ثم Fr ثم R فإن النبات يزهر. وقد تم تعليل ذلك بأن صبغة الـ P_{fr} تتحول تدريجيا فى أثناء الليل أو الظلام تلقائيا إلى صبغة Pr أى يمكن لصبغة P_{fr} أن تتحول إلى صبغة Pr بإحدى حالتين وهو التعرض للضوء الأحمر البعيد بطول موجه ٧٣٠ نانومتر أو فترة ظلام طويلة حيث يتحول الـ P_{fr} تدريجياً بزيادة مدة الظلام إلى Pr. ففى فترات الظلام الطويلة يتحول الـ P_{fr} إلى الـ Pr بدرجة كبيرة.

وقد إتضح بعد ذلك أن النباتات طويلة النهار يلائمها وجود صبغة الـ P_{fr} والنباتات قصيرة النهار يلائمها Pr لكى تزهر كما فى المعادلة (شكل١٨٣).



(شكل١٨٣) : تأثير الومضة الضوئية على إزهار النباتات طويلة النهار والنباتات قصيرة النهار

وبناء على هذه القاعدة يمكن تفسير الومضات الضوئية السابق ذكرها ففى حالة النباتات ذات النهار الطويل تحتاج إلى ليل قصير لكى لا يتم تحويل الـ P_{fr} إلى الـ P_r أو جزء كبير منها ولذلك يحدث إزهار النباتات طويلة النهار والعكس صحيح فى النباتات قصيرة النهار حيث تحتاج إلى صبغة P_r ولذلك تحتاج إلى ليل طويل وهكذا يمكن تعليل كيفية إستجابة النبات للنهار الطويل أو النهار القصير. وقد أمكن عزل هذه الصبغة وتحديد تركيبها الجزيئى كما سيلى ذكره وقد سميت بصبغة الفيتوكروم phytochrome حيث أن المقطع phyto باللاتينى أى نبات والمقطع chrome أى صبغة.

ومن ذلك يتضح أن النباتات يمكن أن تقوم بقياس الزمن وتشعر بطول فترة الإضاءة وتستجيب لطول هذه الفترة بحساسية زائدة ومفرطة تصل إلى حوالى ٥ – ١٠ دقائق كما سبق ذكره. ولذلك تعتبر صبغة الفيتوكروم هى الميقاتى لعملية الإزهار فى النبات ولذلك يتضح أن للنبات ساعة يمكن أن تقيس الزمن بدقة بالغة وتسمى هذه الساعة بالساعة البيولوجية.

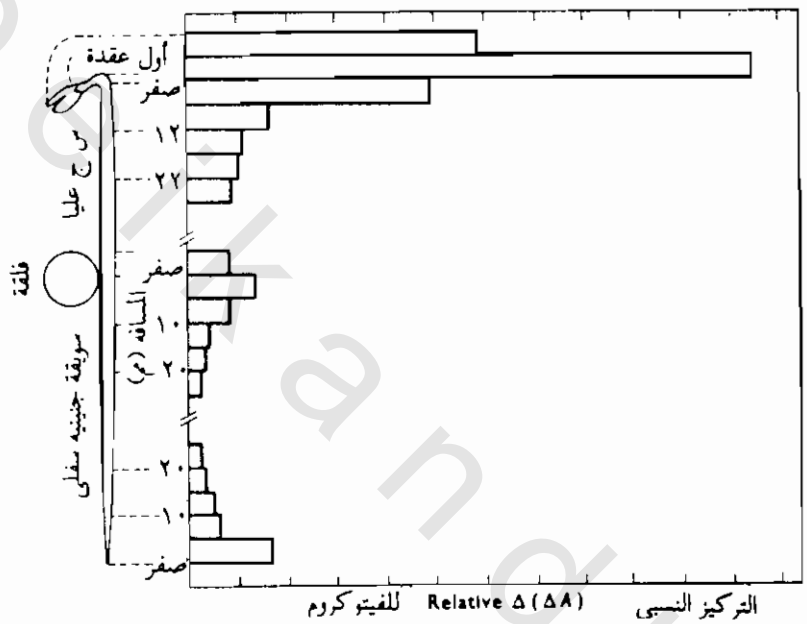
كيفية التعرف على تركيب الفيتوكروم

بعد عمل تجارب كثيرة أثبتت وجود الفيتوكروم فقد كان لزاماً عزل الفيتوكروم والتعرف على تركيبه. فقد تمكن زملاء Borthwick & Hendricks وأهمهم Butler, Siegilman و Norris من أستخلاص صبغة وتنقيتها جزئياً لها كثير من صفات الفيتوكروم. وجد أن الفيتوكروم يتكون من جزء بروتينى وجزء آخر ملتصق به يسمى prosthetic group يتكون من حلقة مفتوحة من تيترابيول open- chain tetrapyrrole type.

توجد أدلة على أن الفيتوكروم يختلف فى تركيبه الجزيئى وفى ثباته وفى حركيات تحوله من صورة إلى أخرى kinetics of conversion ولذلك فإنه يوجد فى حالات مختلفة داخل الخلية. وجد أن الفيتوكروم يشابه فى تركيبه جزيئ صبغة الفيكوسيانين phycocyanin الموجودة فى الطحالب الخضراء المزرقة. أتضح أيضاً أن حالة P_{fr} من الفيتوكروم تكون أقل ثباتاً من حالة P_r حيث يحدث لها عملية دنترة denaturation بسهولة بواسطة تركيزات عالية من اليوريا ويسهل أيضاً مهاجمة الجزيئ بواسطة بعض المركبات مثل P-chloromercuribenzoate والتى تتحد بمجموعة SH الموجودة فى البروتين. تعتبر حالة P_r أكثر فاعلية للتأثر بالألدهيدات مثل الفورمالدهيد والجلوتار ألدهيد glutaraldhyde. ويعمل تجارب بأستخدام الومضات ذات الطاقة العالية للتحليل الضوئى high-energy flash photolysis بأستخدام أجهزة متقدمة أمكن إثبات أن تحول P_r إلى P_{fr} أو العكس لا يحدث فى خطوة واحدة بل توجد حالات وأشكال من الفيتوكروم وسطية بين هاتين الحالتين transient intermediates.

تعتبر أفضل طريقة لإستخلاص الفيتوكروم هى أستخلاصه من بادرات شاحبة ضوئياً أى نامية فى الظلام لنباتات ذات فلقة واحدة مثل الزمير والراى كما يمكن إستخلاصه من بادرات ذوات الفلقتين مثل البسلة. يمكن إستخلاص الفيتوكروم من نباتات عادية غير شاحبة ضوئياً بصعوبة. يختلف تركيز الفيتوكروم فى أجزاء البادرة الشاحبة (شكل ١٨٤). يتم أستخلاص الفيتوكروم من غمد الريشة لبادرات شاحبة ضوئياً لنبات الزمير وذلك بسحقها فى محلول منظم له درجة pH أعلى من ٧,٣. وحيث أن تركيز الفيتوكروم قليل جداً فإنه يلزم إستعمال كميات

كبيرة من الأنسجة والمحلول المنظم المستعمل فى الأستخلاص . وحيث أن البروتين يدخل فى تركيب الجزيء ولذلك يلزم أن يكون الأستخلاص فى درجة حرارة منخفضة حوالى صفر درجة مئوية حيث أن البروتين فى درجات الحرارة العادية يمكن أن يتغير فى تركيبه أو صفاته بسهولة أثناء الأستخلاص علاوة على ذلك يضاف عامل مختزل مثل مركابتو إيثانول mercaptoethanol أثناء عملية الأستخلاص. تجرى عملية الأستخلاص فى ضوء أخضر معتم حيث يكون الفيتوكروم فى صورة P_r وثابت على هذه الصورة أو الحالة بدرجة كبيرة . تجرى خطوات الأستخلاص بإستخدام طريقة ion exchange chromatography.

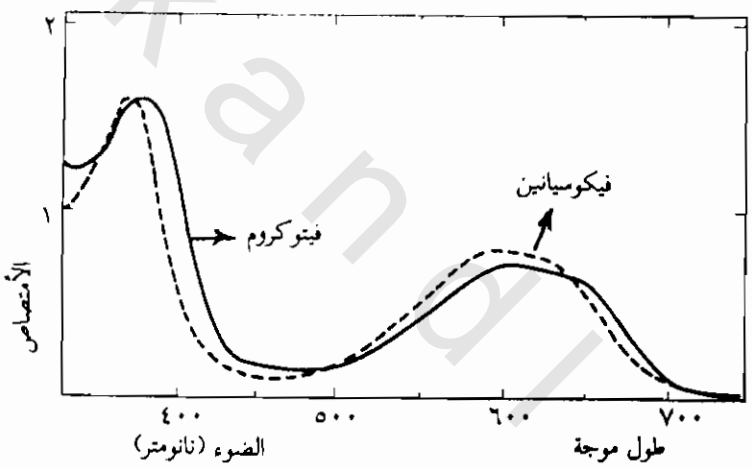


(شكل ١٨٤) : توزيع الفيتوكروم فى بادرة بسلة شاحبة ضوئياً

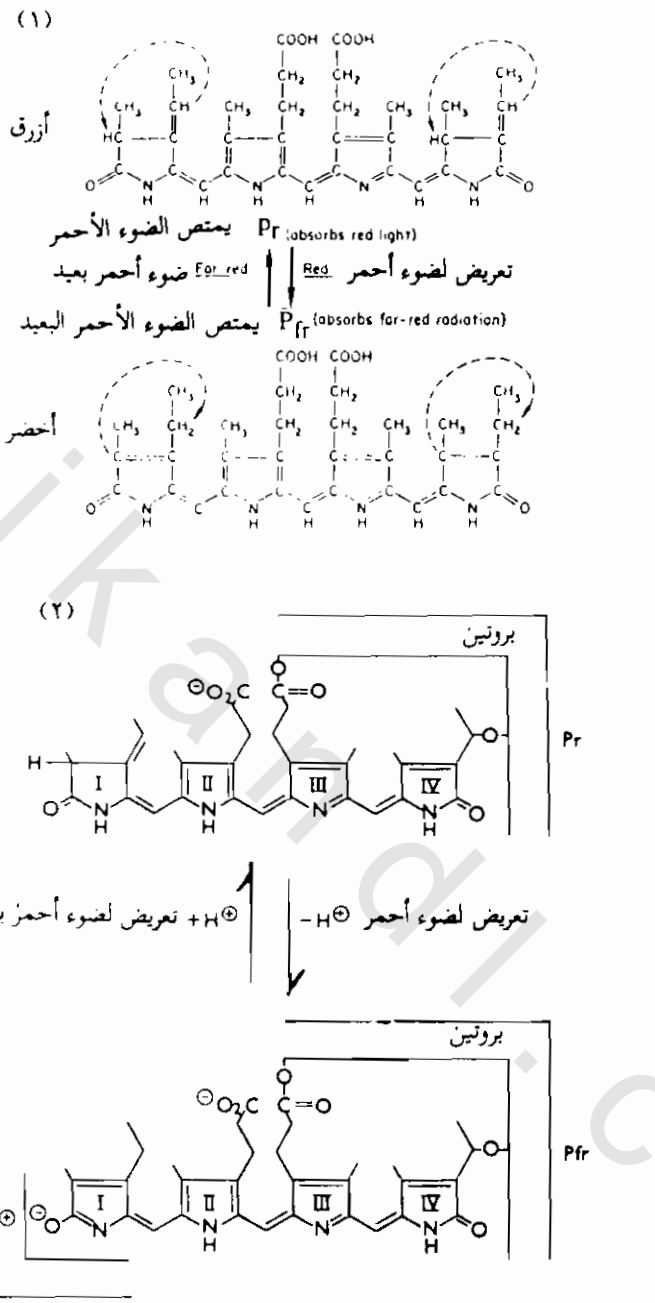
يمكن أيضاً عزل وتنقية الفيتوكروم بواسطة طريقة immuno - affinity chromatography وقد أمكن بإستعمال هذه الطريقة الحصول على كمية كبيرة من الفيتوكروم الزائدة النقاوة highly purified.

يتحول لون صبغة P_r وهو الأخضر المزرق بعد تعريضه للأشعة الحمراء إلى لون صبغة P_{fr} وهو الأخضر . يمتص P_{fr} الضوء الأحمر البعيد ويتحول مرة أخرى إلى P_r . يلاحظ إختلاف لون صبغة الفيتوكروم فى الحالتين وهما الأخضر المزرق والأخضر. وجد أن الضوء الأحمر يسمح بتحول عكسى لجزء من P_{fr} إلى P_r وذلك إلى حد ما وبتركيز قليل ولذلك فإن تعريض الفيتوكروم

للأشعة الحمراء المركزة ينتج عنه مخلوط من الحالتين بتركيزات مختلفة وهي ٨٠ ٪ P_{fr} و ٢٠٪ P_r . ولكن فى حالة تعريض الفيتوكروم للأشعة الأحمر البعيد المركزة ينتج ٣٪ P_{fr} و٩٧٪ P_r . ولذلك فإن طيف التأثير action spectra والمؤثر على الإستجابة للعمليات الفسيولوجية لحالتى صبغة الفيتوكروم قد دعى Hendricks ومساعدوه إلى الإعتقاد بوجود تشابه بين التترابيرول tetrapyrrole الموجود فى جزيء الفيتوكروم وبين صبغة الفيكوسيانين الموجودة فى الطحالب الخضراء المزرقة . وقد أمكن إثبات ذلك عند دراسة طيف الإمتصاص لمحلول نقى من الفيتوكروم. حيث وجد أنه مطابق لطيف الإمتصاص absorption spectrum لصبغة الفيكوسيانين (شكل ١٨٥). أما عن طبيعة جزيء التترابيرول فهو غير معروف بالضبط وذلك لصعوبة الحصول على كميات كبيرة منه تكفى لعمل التحاليل الكيماوية اللازمة، وقد أمكن إستنتاج ميكانيكية تحول جزيء التترابيرول من حالة P_r إلى P_{fr} والعكس ويكون نتيجة لزيادة أيون أو ذرة إيدروجين فى حالة P_r ونقص هذا الأيون أو هذه الذرة فى حالة P_{fr} (شكل ١٨٦). ويعتقد البعض أن التغيير هو نتيجة لإنتقال موضع ذرتين إيدروجين على هذا الجزيء (شكل١٨٦).



(شكل ١٨٥): مقارنة بين طيف الامتصاص للفيتوكروم وصبغة الفيكوسيانين



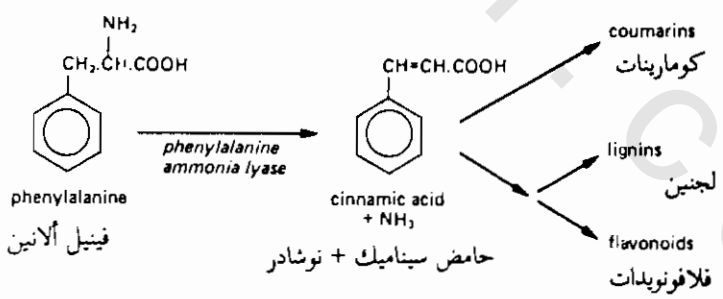
(شكل ١٨٦) : التركيب الجزيئى للفيتوكروم P_r وP_{fr} ١ ، ٢ إحمالات مختلفة

تأثير الفيتوكروم على نشاط الأنزيمات

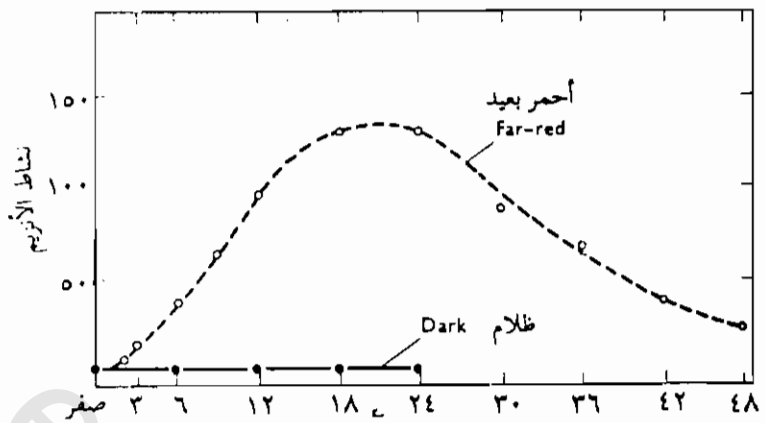
تؤثر حالة صبغة الفيتوكروم P_{fr} على وجود ونشاط بعض الأنزيمات. وجد أن تكوين البادرة فى وجود الضوء أى photomorphogensis متوقف على وجود بعض الأنزيمات اللازمة لحدوث عملية البناء الضوئى ومن أمثلة ذلك أنزيم جليسر ألدهيد ٣ فوسفات ديهيدروجينيز glyceraldhyde-3-phosphate dehydrogenase ويكون لهذا الأنزيم دور فى البلاستيدة الخضراء كما أن نشاطه يتأثر عكسياً نتيجة لتحول P_r إلى P_{fr} .

درس أيضاً أنزيم phenylalanine ammonia lyase والذى يظهر أيضاً حالة التغير العكسى للنشاط نتيجة لتحول P_r إلى P_{fr} . يقوم هذا الأنزيم بتحويل الحامض الأمينى فينيل ألانين إلى حامض سينامك cinnamic acid وبذلك تتحول عمليات التحول الغذائى من تخليق البروتين إلى تخليق الفينولات ومن أمثلة المركبات الأخيرة صبغة الأنثوسيانين والفلافينويدات flavinoids . ينتج عن هذا التحول أيضاً تكوين اللجنين والذى يكون الجدر الثانوية للخلايا والكومارين المسئول عن رائحة بعض أنواع القش (شكل ١٨٧).

يوجد هذا الأنزيم بتركيزات منخفضة فى بادرات الخردل mustard النامية فى الظلام ويزداد هذا التركيز نتيجة لتعريضها للضوء. يتضح زيادة نشاط الأنزيم عند تعريضه إلى الضوء بعد الظلام ونتيجة لوجود P_{fr} (شكل١٨٨). توجد فترة lag phase حوالى ساعة بعدها يزداد نشاط الأنزيم. يزداد نشاط الأنزيم تدريجياً حتى عشرون ساعة ثم يقل تدريجياً. وحتى الآن لم يثبت بالدليل القاطع ميكانيكية تأثير P_{fr} على نشاط الأنزيم حيث يعتقد البعض أن هذه الحالة من الصبغة لها تأثير P_{fr} على نشاط الأنزيم الذى سبق تخليقه . ولكن يوجد إتفاق على أن P_{fr} ينتج عنها تخليق بعض الأنزيمات مثل أنزيم ascorbic acid oxidase .



(شكل١٨٧) : نشاط أنزيم فينيل ألانين أمونيا ليز



(شكل١٨٨) : حركيات kinetics أنزيم فينيل آلانين أمونيا ليز وذلك فى فلقة بادرة الخردل بعد التعريض لضوء أحمر بعيد.

نشاط الأنزيم يعبر عنه على أساس : Pmoles من حامض سينامك متكونة لكل دقيقة لكل زوج من الفلقات.

وجد أن بعض الأنزيمات الأخرى تتكون وتنشط فى الظلام ويتم تثبيطها تماماً فى وجود P_{fr} مثل أنزيم lipoxygenase . لا تتأثر بعض الأنزيمات الأخرى بالضوء مثل أنزيم الكتاليز وأنزيم isocitrate lyase .

تأثير الفيتوكروم على حركة الوريقات والرويشات

من المعروف أن بعض من النباتات ذات الأوراق الريشية أو الراحية أو المركبة الريشية المتضاعفة تحدث حركة فى وجود الليل والنهار. ففى وجود النهار تنبسط الوريقات وفى وجود الليل تضم الوريقات على بعضها وتشاهد هذه الحركة فى نبات الفول السودانى وفى أنواع من نبات السنط وأيضاً نبات اللبخ (دقن الباشا) *Albizzia* ونبات الست المستحية *Mimosa pudica* . وقد وجد أن هذه الحركة تتأثر باللون الأحمر واللون الأحمر البعيد فإنه عند تعريض الأوراق للضوء الأحمر البعيد لا يحدث إنطباق للأوراق بينما فى وجود اللون الأحمر تنطبق الوريقات على بعضها. وقد أن كلا النوعين من الضوء يلغى كل منهما تأثير الآخر. ومن المعروف أن هذه الحركة تحدث نتيجة لتغيرات فى الضغط الأسموزى موجودة فى أجزاء من قواعد الأوراق والوريقات تسمى الوسادة أو أعضاء الحركة pulvini وفى هذه الأعضاء يوجد نوعين من الخلايا وهى الخلايا البطنية ventral cells والخلايا الظهرية dorsal cells .

وقد وجد فى حالة وجود الخلايا البطنية فى حالة إنتفاخ تام أى لها ضغط أسموزى عالى نتيجة لوجود أيون البوتاسيوم بتركيزات عالية فإن الوريقات تكون منبسطة ومنفرجة. وعند انتقال أيونات البوتاسيوم وبعض الأيونات الأخرى بشدة إلى الخلايا الظهرية فإنه يحدث انكماش للخلايا البطنية وانتفاخ للخلايا الظهرية نتيجة لزيادة الضغط الأسموزى لها وينتج عن ذلك إنطباق الوريقات على بعضها. يعتبر الجزء العلوى من الوسادة خلايا بطنية والجزء السفلى خلايا ظهرية.

وقد وجد أنه يمكن عمل هذه الحالة فى النبات فى حالة وجود الضوء الأحمر حيث أنه عند تعريض هذه الوريقات للضوء الأحمر لفترة معينة ثم نقله لغرفة مظلمة فإن الوريقات تنضم على بعضها. ولكن عند تعريض هذه النباتات لضوء أحمر بعيد ونقلها إلى غرفة مظلمة فلا يحدث إنضمام للأوراق على بعضها. واتضح أن كلا النوعين من الضوء يلغى تأثير النوع الآخر.

ومن أحد هذه التجارب الفريدة فى هذا الموضوع أنه عند تعريض بعض الوريقات للضوء الأحمر دون البعض الآخر فى نفس الورقة المركبة ثم تنقل للظلام فإن الأوراق المعرضة للضوء الأحمر البعيد لا تقفل على بعضها ولا تظهر حركة النوم ومن هنا يتضح أن الضوء الأحمر البعيد يمنع إنطباق الوريقات وحركة النوم والعكس صحيح فى الضوء الأحمر فإنه لا يمنع ذلك (شكل١٨٩). ومن الجدير بالذكر أن نوعى الضوء يعكس ويلغى تأثير الضوء الآخر ولذلك فإن للفيتوكروم دور فى ذلك. وحيث أن فتح وإنطباق الوريقات يتأثر بإنتقال أيون البوتاسيوم وأيضاً الكلور من وإلى الخلايا الظهرية والبطنية فى عضو الحركة فبالتالى يمكن أن يكون للفيتوكروم دور فى التحكم فى نفاذية الخلايا .

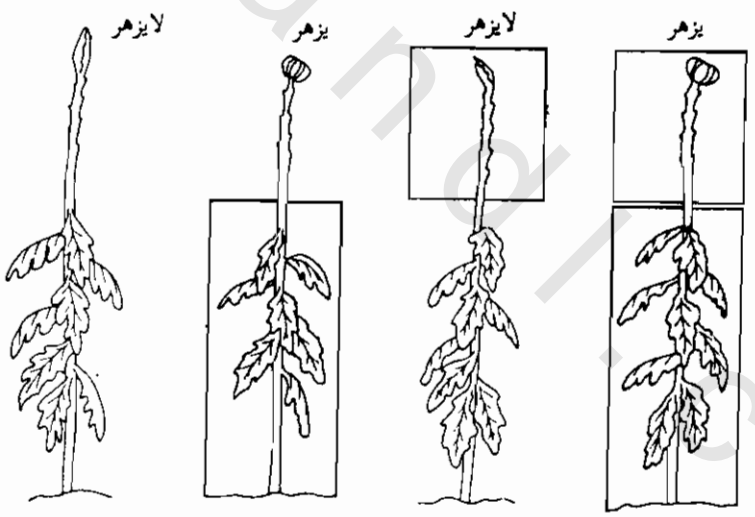
(شكل ١٨٩) : تأثير الضوء البعيد على حركة الوريقات

عرضت أعضاء الحركة pulvini عند قاعدة الوريقات الثانية والرابعة والسادسة إلى ضوء أحمر بعيد لمدة دقيقتين مباشرة قبل نقل الجزء بأكمله إلى الظلام. يلاحظ أن الضوء الأحمر البعيد منع حركة النوم للوريقات وظلت منفرجة وذلك فى نبات *Albizza*.

هرمون (هرمونات) الأزهار

Flowering Hormones

من أفضل التجارب التى أجريت فى هذا الموضوع هى للعالم الروسى Chailachjan حيث أجرى تجاربه على نبات الكريزانثيمم *Chrysanthemun* وهو نبات قصير النهار (شكل ١٩٠). قام بتعريض النبات لنهار طويل فلم يزهر النبات ثم قام بتعريض الأوراق لنهار قصير دون القمة والتى يتكون منها النورة أى الأزهار فقد حدث الأزهار . ثم قام بتعريض الجزء القمى لنهار قصير دون الأوراق فلم يحدث الإزهار. وبالطبع عندما قام بتعريض الأوراق والجزء القمى لنهار قصير فقد حدث إزهار. وقد إستنتج من هذه التجارب أن طول الفترة الضوئية يؤثر على إنتاج هورمون (هورمونات) الإزهار. وقد سمى هذه الهورمونات أو الهورمون بإسم فلورجين florigen وقد إستنتج أيضاً أن الجزء الحساس من النبات والذى يستجيب لطول الفترة الضوئية وله حساسية مفرطة لطول هذه الفترة هو الأوراق . وأن المركب أو المركبات التى يتكون منها هورمون الإزهار يتم تخليقها فى الأوراق وتنتقل منها إلى المناطق المرستيمية فى القمة النامية لتحدث الإزهار وذلك فى ظروف إضاءة مناسبة. ولازالت هذه الإستنتاجات صحيحة تماما حتى الآن.



(شكل ١٩٠) : إزهار نبات الكريزانثيمم نتيجة لتعريض الأوراق للضوء دون أى أهمية لتعريض القمة النامية. يوضح المستطيل تعريض الجزء النباتى لفترة ضوئية مناسبة.

قد أجرى هامنر Hamner عام ١٩٤٢ تجارب على نبات قصير النهار وهو نبات *Xanthium* زانثيم. قد إتضح من تجاربه أن إزالة جميع أوراق النبات تسبب عدم أزهار النبات بالرغم من تعريضه لفترة ضوئية قصيرة. ولكن وجد أن ١/٨ ثمن الورقة فقط كاف لإزهار النبات بعد تعريضه لفترة ضوئية قصيرة لمدة كافية. يمكن للنبات أن يزهر عند وجود ورقة واحدة على أحد الفرعين وفى هذه الحالة يستعمل نبات ذو فرعين حيث تزال جميع الأوراق عدا ورقة واحدة من أحد الفرعين ثم تعرض هذه الورقة لفترة ضوئية قصيرة مناسبة دون الفرع الآخر فيحدث إزهار للفرعين أى أن المنشط للأزهار أى الهورمون ينتقل من فرع إلى آخر. وجد أيضاً أن الهورمون ينتقل من نبات إلى آخر عند التطعيم حيث ينتقل من نبات إلى آخر عبر مكان التطعيم فعند تطعيم نباتين وتعريض أحدهما لنهار قصير فإن كلا النباتين يزهر (شكل ١٩١). ويتضح من ذلك أن تجارب هامنر قد عضدت تجارب Chailachjan .

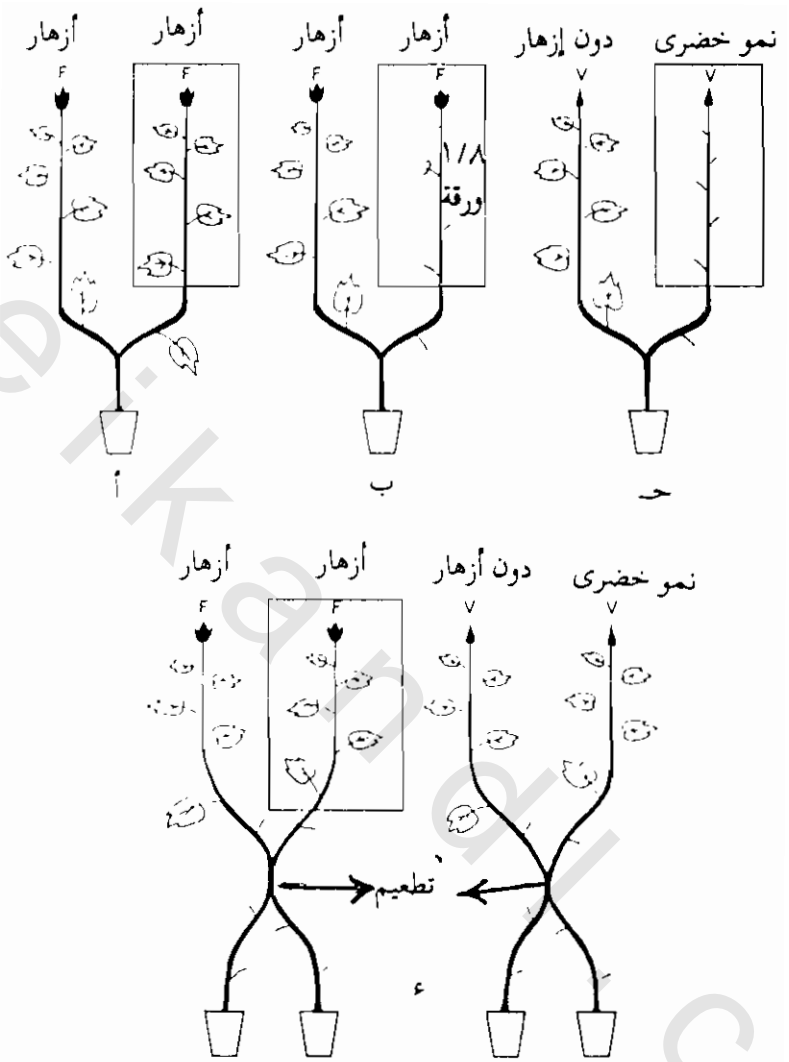
وفى تجارب أخرى تم تعريض نبات *Xanthium* لنهار قصير ثم تؤخذ قمة هذا النبات ويتم تطعيمها على نبات زانثيم معرض لنهار طويل فيتم الأزهار فى الوقت المناسب ما يثبت أن منشط أو هورمون الأزهار إنتقل من الطعم قصير النهار إلى الأصل طويل النهار عبر منطقة التطعيم وأحدث الأزهار بالرغم من أن الأصل لم يعرض إطلاقاً إلى نهار قصير.

وفى تجارب أخرى على نباتات من أجناس مختلفة ومنها نبات *Xanthium* ونبات *Perilla* وهما من نباتات النهار القصير فعند أخذ ورقة من أحد النباتين بعد تعريضه لنهار قصير وتطعيمها على النبات الآخر المعرض للنهار الطويل يحدث الأزهار للنبات الأخير فى الوقت المناسب.

تعتبر تجارب التطعيم على النباتات قصيرة النهار أكثر من تجارب التطعيم على النباتات طويلة النهار. ولكن فى حالة تطعيم نباتات النهار الطويل يحدث نفس التأثير كما هو الحال فى نباتات النهار القصير.

جميع التجارب السابقة تثبت صحة إستنتاج Chailachjan وهو أنه يوجد منشط stimulus عبارة عن مركب أو أكثر يتم تخليقه فى الأوراق فى وجود ظروف إضاءة مناسبة ثم ينتقل هذا المنشط من الأوراق إلى المناطق المرستيمية فى القمم النامية وينشط حدوث الأزهار. سمى هذا المنشط بالفلورجين florigen أى هورمون الأزهار.

توجد تجارب كثيرة تثبت وجود الفلورجين وعلى نباتات مختلفة منها نبات *Xanthium* ونبات *Pharbitis*. وقد أمكن تقدير سرعة إنتقال الفلورجين فى النبات الأخير وقد وجد أنه ينتقل فى الساق بسرعة تزيد قليلاً عن ٥١ سم لكل ساعة. وبالرغم من ذلك فإنه لم يتمكن أحد حتى الآن من عزل هذا الفلورجين من النبات وبالتالى فإن تركيبه غير معروف . خلاصة القول فى هذا



(شكل١٩١): نبات زانثيم ذو فرعين يوضح معاملات مختلفة للأزهار.
وجود المستطيل يعنى تعريض الفرع للإزهار لفترة مناسبة

أ – نبات عادى
ب – إزلة أوراق الفرع عدا ٨ / ١ ثمن الورقة
جـ – إزلة أوراق الفرع تماماً
د – تطعيم نباتين

الشأن أن الفلورجين حقيقة واقعة وثبت وجوده بالدليل القاطع ولكن لم يتمكن أحد من عزله حتى الآن.

ومما هو جدير بالذكر أن إنتقال الفلورجين فى النبات يكون فى نسيج اللحاء لأن هذه السرعة تماثل سرعة إنتقال المركبات المجهزة فى الأوراق إلى باقى أجزاء النبات عن طريق نسج اللحاء.

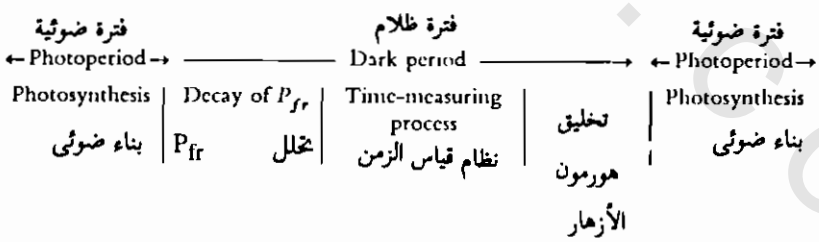
أمكن حديثاً التعرف على مكان الجينات المسئولة عن الأزهار على الصبغيات فى نبات الطماطم وعزلها بواسطة الهندسة الوراثية وقد تم عمل DNA تكميلى لهذه الجينات أى cDNA أى complementary DNA وقد أستعمل cDNA الآن فى عمل دراسات عن الأزهار وتأثير الجينات فى حدوث الأزهار. يمكن بذلك سهولة التعرف على الفلورجين.

توجد بعض الدلائل على أن الفلورجين يتكون من أيزوبر ينويد أو من مشابهات الأستيرويدات isoprenoid or steroidlike. إلا أن الأبحاث التى قادت إلى هذا الإعتقاد لم تستكمل بعد على أى حال.

إتضح من تجارب wardell حديثاً نسبياً أن DNA المستخلص من سيقان التبغ المزهرة تسبب أزهار سيقان التبغ وذلك بتأثيرها على البراعم الزهرية. وجد أن heat denatured DNA أكثر فاعلية فى ذلك ولكن الـ DNA المستخلص المعامل بالأنزيم DNAse غير فعال. غير معروف حتى الآن العامل الفعال فى ذلك.

العلاقة بين الفيتوكروم وهورمونات الأزهار

يمكن تلخيص العلاقة بين طول الفترة الضوئية والأزهار ودور الفيتوكروم فى ذلك وأيضاً عملية البناء الضوئى فى الشكل التالى(شكل١٩٢).



(شكل ١٩٢): علاقة التواقت الضوئى وهرمون الأزهار

يتضح من الرسم السابق أنه أثناء فترة الإضاءة يحدث التخليق الضوئى وأثناء فترة الظلام يحدث تحول تدريجى من P_{fr} إلى P_r كما يحدث تحلل جزئى لـ P_{fr} نتيجة لذلك يقل تركيز P_{fr} ويزداد نسبياً تركيز P_r. وفى هذه الأثناء لا يتكون هورمون لأزهار حيث وجد أن الزمن اللازم لتنشيط هورمون الأزهار أطول بكثير من الزمن اللازم لتحلل P_{fr} ولذلك يعتقد أنه يلى ذلك وجود نظام أو عمليات لقياس الزمن وهى الأساس فى تنشيط تكوين الفلورجين أى هورمون الأزهار. نتيجة لذلك يستجيب النبات للأزهار لطول هذه الفترة ثم يحدث بعد ذلك تنبيه لتخليق هورمون الأزهار والذى ينتقل فى لحاء النبات إلى البراعم الزهرية ليحدث الأزهار. أى أنه أثناء فترة الظلام تحدث تفاعلات عديدة منها تحلل P_{fr} وتفاعلات قياس الزمن وتنشيط تخليق هورمون الأزهار. يتم تخليق هورمونات الأزهار فى الأوراق وهى أماكن الإنتاج site of production ثم تنتقل إلى القمم النامية والبراعم الزهرية خلال نسيج اللحاء لتظهر تأثيرها أى أماكن التأثير site of action .

تأثير درجة الحرارة على الأزهار

تعتبر درجة الحرارة عامل مؤثر فى إزهار بعض النباتات فقد إتضح أن درجات الحرارة المنخفضة لها تأثير على الإزهار. تؤثر درجة الحرارة المنخفضة على إزهار النبات وذلك نتيجة لتأثيرها على الحبوب أو البذور. وذلك كما فى حالة القمح الشتوى والراى الشتوى أو قد يكون تأثير هذه الدرجة المنخفضة على أفرع وأوراق النبات ويلزم تعريض المجموع الخضرى لهذه الدرجات المنخفضة لكى يحدث الأزهار ومثال لذلك أصناف نبات التفاح. ولكن حديثاً فى بعض الدول أمكن إنتاج بعض أصناف من التفاح لا تحتاج إلى درجة حرارة منخفضة بدرجة كبيرة فى أثناء الشتاء لكى يحدث الإزهار.

مما سبق يتضح أن تعريض البذور أى الحبوب لدرجة حرارة منخفضة يؤثر على الأزهار وأيضاً أن تعريض المجموع الخضرى لدرجة حرارة منخفضة يمكن أن يؤثر على الأزهار واتضح أن درجة الحرارة المنخفضة لها تأثير على إزهار بعض النباتات الحولية وذات الحولين والمعمرة. فإن بعض النباتات تزهر فى الربيع فقط دون أشهر السنة الأخرى مثل زهرة البنفسج والبانسيه وبعض أنواع البرميولا *Primula* .

ومن المعروف أن نباتات الطماطم لا تتأثر بالضوء ولكنها تتأثر بدرجة الحرارة لكى تزهر وتحتاج إلى ليل ذو درجة حرارة ١٥م ونهار ذو درجة حرارة ٢٥م لكى يحدث الإزهار وكلما إختلفت درجات الحرارة عن ذلك كلما قلت كمية الإزهار.

ومن المعروف أن طول النهار يختلف على مدار السنة وأيضاً درجة الحرارة تختلف على مدار السنة وأن كل منهما له تأثير على الإزهار فى بعض أنواع النباتات.

الإرتبـــــــاع Vernaliztion

أول من أثبت أهمية درجة الحرارة كمنظم للإزهار هو جاسنر Gassner عام ١٩١٨ نتيجة لتجاربه على إزهار بعض النباتات التابعة للعائلة النجيلية ومنها القمح والراى وقد أمكنه تقسيم القمح والراى إلى مجموعتين تبعاً لموعد زراعتهما فالأصناف التى تزرع فى الخريف تسمى أصناف شتوية والأصناف التى تزرع فى الربيع تسمى أصناف ربيعية. واتضح أن كلا المجموعتين تزهر فى الصيف التالى مباشرة.

وعند زراعة قمح شتوى فى الربيع فإنه يعطى نمو خضرى فقط ولا يزهر فى الصيف إطلاقاً ومن ذلك استنتج أن السبب فى ذلك ليست المدة حيث أن نمو الأصناف الشتوية ضعيف جداً فى الشتاء والخريف وأنه عند الزراعة فى الربيع فإن المدة تكون كافية لتكوين أوراق خضرية بكمية كافية ومع ذلك فإن النباتات لا تزهر .

ولذلك استنتج أنه لابد من وجود عامل محدد لتفسير هذه الظاهرة.

أجرى Gassner تجربة هامة على تأثير درجات حرارة مختلفة على إنبات الحبوب والأطوار الأولى من النمو وذلك للراى والقمح الشتوى والربيعى.

فقد زرع أصناف راى شتوية وربيعية فى مواعيد مختلفة بين ١٠ يناير إلى ٣ يوليو وقد تم عمل ٤ معاملات لدرجات الحرة أثناء الإنبات.

ففى المعاملة ١ تعرض الحبوب لدرجة حرارة ١ – ٢°م .

وفى المعاملة ٢ تعرض الحبوب لدرجة حرارة ٥ – ٦°م .

وفى المعاملة ٣ تعرض الحبوب لدرجة حرارة ١٢°م .

وفى المعاملة ٣ تعرض الحبوب لدرجة حرارة ٢٤°م .

وبعد الأنبات يتم نقل هذه الحبوب وقد وجد أن درجة الحرارة لا تؤثر على إنبات حبوب الراى الربيعى ولم تؤثر على إزهار هذه النباتات وأن جميع الحبوب التى زرعت فى نفس الموعد أزهرت فى نفس الميعاد دون التأثر بدرجات الحرارة المستعملة أثناء الإنبات أما فى الراى الشتوى فإن الحبوب المعرضة لدرجة حرارة ١ – ٢°م أثناء الإنبات هى التى إزهرت دون تأثر بموعد الزراعة وأن الحبوب التى عوملت بدرجات الحرارة الأخرى أى أعلى من ٢°م لم تزهر إلا إذا كان زراعتها لا يتعدى أوائل إبريل وحيث يكون الجو منخفض الحرارة طبيعياً.

ومن ذلك استنتج أن درجة الحرارة المنخفضة لا تؤثر على إزهار القمح الربيعى أو الراى

الربيعى ولكنها على العكس فإنها تؤثر على إزهار القمح الشتوى والراى الشتوى حيث أنه لابد أن تعرض الحبوب أثناء الإنبات وبعد ذلك لمدة معينة لجو ذو درجة حرارة منخفضة لكى يحدث الأزهار.

تلى ذلك أبحاث Lysenko فى روسيا وكانت أبحاثه متعلقة بالناحية الإقتصادية وقد وجد أن جو الشتاء قارص البرودة يسبب موت القمح الشتوى عند زراعته فى الخريف ولكن القمح الشتوى أفضل من القمح الربيعى لأن محصوله أعلى وقد تغلب على هذه المشكلة بإنبات حبوب القمح الشتوى فى الربيع فى ظروف درجة حرارة منخفضة وفى هذه الطريقة تنقع الحبوب فى الماء لتأخذ تشرب كافى يسمح بحدوث إنبات خفيف ونمو الجنين ولكنها غير كافية لإنبات تام وذلك بأن يدفن الحبوب فى الثلج لتعرض لدرجة حرارة منخفضة فإن هذه الحبوب عند زراعتها فى الربيع تزهر تماماً وفى نفس الوقت عند زراعتها فى الخريف. وهذه الطريقة تعرف بإسم الإرتباع vernalization وبداية استعمال هذا الإصطلاح ويطلق على تعريض الحبوب أثناء الإنبات لدرجة حرارة منخفضة ليساعد على إزهارها ثم تم تعميم هذا الإصطلاح ليشمل معاملات أطوار ما بعد الإنبات بدرجة حرارة منخفضة لتساعد على الإزهار.

وجد أن صفة الإرتباع هى صفة وراثية تؤثر عليها زوج من العوامل الوراثية فى القمح والراى حيث أن F1 القمح الربيعى سائد و F2 تكون النسبة بين القمح الشتوى إلى الربيعى ١ : ٣ .

قمح ربيعى X قمح شتوى

قمح ربيعى F1 الجيل الأول

شتوى ١ : ربيعى ٣ F2 الجيل الثانى

ومن ذلك يتضح أن صفة القمح الربيعى هى سائدة على صفة القمح الشتوى ويتحكم فيها زوج من العوامل الوراثية أى صفة الإرتباع متنحية والعكس صحيح فى نبات السكران حيث أن صفة الإرتباع سائدة. ولكن ليست هذا هو الحال فى جميع حالات الإرتباع فقد وجد فى النبات النجيلى *Lolium perenne* أن هذه الصفة تتأثر بعوامل وراثية عديدة.

أنواع النباتات التى تحتاج إلى درجة حرارة منخفضة للأزهار :

تحتاج بعض النباتات إلى درجة حرارة منخفضة للأزهار وذلك كما فى الحالات الآتية :

١- نباتات حولية شتوية :

وهى نباتات تنبت فى الخريف أو الشتاء وتزهر فى الربيع المبكر ومنها نباتات تحتاج إلى درجة حرارة منخفضة لحدوث الأزهار ومثال لذلك *Veronica agrestris*.

٢- نباتات ذات حولين :

وهى نباتات تعطى نمو خضرى فى السنة الأولى ونمو زهرى فى السنة الثانية وقد ثبت أن بعض هذه النباتات تحتاج إلى حرارة منخفضة أثناء الشتاء للإزهار مثل البنجر والكرفس والكرنب.

وتقسم هذه النباتات تبعا إلى الإرتباع إلى يأتى :

أ- نباتات أجبارية الارتباع (obligate vernalization) Obligate cold requiring plants حيث نجد أن النبات يحتاج إلى حرارة منخفضة فى الشتاء لكى يزهر وفى حالة عدم توفر درجة الحرارة المنخفضة فإن النبات لا يزهر اطلاقا. وأنه فى المناطق ذات الشتاء الدافئ فإنها لا تزهر ومثال لذلك *Digitalis purpurea* والكرنب .

ب - نباتات اختيارية الارتباع (facultative vernalization) Facultative cold requiring plants حيث نجد أن درجة الحرارة المنخفضة أثناء الشتاء تساعد على زيادة كمية الأزهار ولكن فى عدم وجود هذه الدرجة المنخفضة للحرارة فإن النباتات تزهر بكمية أقل مثل بعض أصناف الخس والسبانخ.

٣- نباتات معمرة .

وهى نباتات كثير منها لابد أن يعرض لشتاء بارد ليحدث الأزهار وعند وجود شتاء دافئ فإنها لا تزهر ويقل إزهارها مثل بعض أنواع الكريزانثمم مثل *Chrysanthemum morifolium* والبروميولا *Primula vulgaris* .

٤- نباتات معمرة تحتاج لدرجة حرارة منخفضة لتكوين الساق والأوراق :

بعض نباتات معمرة لا تحتاج درجة حرارة منخفضة لازهارها بل تحتاج هذه الحرارة لنمو الساق والأوراق مثل الابصال التى تزهر فى الربيع مثل النرجس والزعفران والياسنت والتوليب حيث نجد أن البرعم الزهرى يتكون أثناء الصيف السابق وحيث درجة الحرارة مرتفعة نسبيا ولكن النمو الخضرى على العكس من ذلك يحتاج إلى حرارة منخفضة. ومثال لذلك أن نبات التيوليب يحتاج

لازهاره لدرجة مثلى هى ٢٠°م ولكنه يحتاج لنمو الساق وتكوين الأوراق إلى درجة حرارة حوالى ٨°م ثم ١٣°م ثم ١٧°م ثم ٢٣°م على التوالى. يحدث أيضا نفس الشيئ فى النرجس والياسنت.

٥- بعض النباتات تحتاج إلى درجة حرارة مرتفعة بعد درجة الحرارة المنخفضة ليحدث الأزهار.

٦- بعض النباتات تحتاج إلى درجة الحرارة المنخفضة حتى تتكون مبادئ البراعم الزهرية فقط ومثال لذلك Brussels sprout.

٧- كثير من النباتات يحدث لها ارتباع للمجموع الخضرى فى وجود الأوراق وقليل من النباتات يحدث لها الارتباع وهى فى طور البذور أو الحبة مثل النجيليات الشتوية مثل القمح والراى وغيرها مثل الخردل والبنجر. وفى المجموعة الأولى من النباتات نجد أن الحرارة المنخفضة لا تؤثر على البذرة بل لابد للبذرة أن تنبت لتكون البادرة وتصل بعد ذلك إلى حجم معين juvenile phase وتصبح قابلة للتأثر بدرجة الحرارة المنخفضة لحدوث الارتباع كما فى الكرنب ونبات Brussels sprouts.

علاقة التواقت الضوئى بالارتباع :

ثم دراسة التداخل بين الارتباع والتواقت الضوئى وذلك فى بعض النباتات كما يلى:

١- نبات السكران *Hyoscyamus niger* :

يزهر فى الصيف وتوجد منه سلالات حولية وسلالات ذات حولين وهى بذلك تشابه حالة القمح الربيعى والقمح الشتوى فالسلالات الحولية تحتاج إلى نهار طويل فقط لكى تزهر ولا تحتاج إلى إرتباع. أما السلالات ذات الحولين فتحتاج إلى درجة حرارة منخفضة فى الشتاء ثم نهار طويل فى الصيف لكى تزهر أى أنها تحتاج إلى ارتباع.

٢- النبات المعمر النجيلى *Lolium perenne* :

يحتاج إلى حرارة منخفضة ليحدث بدء الأزهار وذلك فى فصل الشتاء ويحتاج إلى نهار طويل لخروج النورة. ولذلك لا تظهر النورة من غمد الورقة إلا بعد أن يتعدى طول النهار ١٢ ساعة وذلك فى شهر مارس. أما الخلفة tillers فإنها تتكون فى الربيع والصيف ولذلك لا يحدث ارتباع ويستمر نموها خضريا فقط ولاتزهر حتى الشتاء التالى. ولذلك فإن أزهار هذا النبات فصلى ولا يحدث إلا مرة واحدة فى السنة فى الربيع أو الصيف المبكر.

٣- وجود الارتباع أقل شيوعا فى نبات النهار القصير .

٤- وجد فى بعض الحالات القليلة من النباتات كما فى بعض أصناف الكريزانثمم أنها تحتاج إلى فترة درجة حرارة منخفضة فى الشتاء قبل النهار القصير لكى يحدث الأزهار. بعض أصناف الكريزانثيمم تحتاج إلى فترة حرارة منخفضة قبل وجود فترة الإضاءة القصيرة وبعد أزهار النبات الأب فى الخريف فإن عدد من الريزومات التى تنمو أفقياً تنشأ من قاعدة النبات وتنمو تحت سطح التربة مباشرة. تتعرض هذه النموات للشتاء البارد وفى الربيع ينتج منها نموات رأسية أى سيقان خضرية عادية وهذه تنمو عادية فى وجود الصيف ثم تتعرض للنهار القصير فى الخريف ويحدث الأزهار لهذه النموات والسيقان . وفى حالة نمو هذا النبات فى الصوبة وحيث توجد تدفئة صناعية أثناء الشتاء فلا تتعرض النموات للبرد القارص وتنمو عاديا فى الصيف ولكنها لا تزهر فى الخريف. أى درجة حرارة الشتاء عامل هام ومحدد فى الأزهار فى هذه الحالة. يسمى أيضا تعريض هذه السيقان لدرجة حرارة منخفضة أثناء الشتاء لتشجيع الأزهار بالارتباع vernalization . ولذلك فإن النموات الجديدة فى هذا النبات لابد أن تتعرض للشتاء القارص البرودة لكى تزهر فى الخريف التالى. يجب أن يتجدد التعريض سنويا لكى يحدث الأزهار سنويا.

عكس الارتباع Devernalization :

يمكن عكس حالة الارتباع فى الحبوب وذلك بتعريضها إلى درجة حرارة ٢٥ - ٤٠م لمدة أربعة أيام ونتيجة لهذه المعاملة فإن كمية الأزهار تقل وتسمى عكس الارتباع.

ولكن وجد أنه بزيادة الفترة التى تتعرض لها الحبوب لدرجة حرارة منخفضة فإنه يصعب عمل عكس الارتباع devernalization حتى درجة معينة وفترة معينة لا يمكن اطلاقا عمل عكس الارتباع، أى لا تستجيب النباتات والحبوب لذلك وتظهر حالة الارتباع. رفى حالة عكس الارتباع فإنه يمكن عمل ارتباع مرة أخرى بتعريض الحبوب لدرجة حرارة منخفضة مرة أخرى أى أنه يمكن عكل ارتباع وعكس ارتباع وهكذا وذلك بالتعريض لدرجة حرارة منخفضة أو عالية على التوالى.

تنشيط الأزهار فى حالة الارتباع :

يمكن تنشيط عملية الأزهار فى حالة النباتات المعرضة للارتباع وفيما يلى بعض الأمثلة على ذلك::

١- يمكن نقل تنشيط الارتباع بواسطة التطعيم فى نبات السكران فقد وجد أن نقل ورقة من نبات به ارتباع vernalized لصنف ذو حولين إلى أصل من نفس النبات ولكنه غير مرتبع unvernalized فوجد أن الأخير يزهر دون احتياج إلى درجة حرارة منخفضة.

٢- وجد أن نقل ورقة من النباتات الأتية وتطعيمها على نباتات ذات حولين من نبات السكران الغير معرض لدرجة الحرارة المنخفضة فإنه يزهر .

أ- ورق من نفس النبات ولكنه سلالة حولية - حيث أن السلالة الحولية لا تحتاج إلى إرتباع.

ب - ورقة من نبات البيتونيا *Petunia hybrida* وهو نبات حولى ذو نهار طويل.

جـ - ورقة دخان من الأصناف العادية أى المحايدة للفترة الضوئية.

د - نبات الدخان من صنف Maryland Mammoth معرضة لنهار طويل أو نهار قصير.

ومن ذلك استنتج أن منشط الأزهار ينتقل بين النباتات التى لا تحتاج إلى درجة حرارة منخفضة إلى النباتات التى تحتاج إلى درجة حرارة منخفضة ويحدث أيضاً ذلك حتى بين الأجناس المختلفة من النباتات.

أمكن الحصول على نفس النتائج السابقة فى نباتات الكرنب والبنجر والجزر ثنائية الحولين.

ونتيجة لذلك فقد اقترح كل من Melchers و Lang أن هذا المنشط للأزهار الذى ينتج نتيجة للارتباع فى النباتات ذات الحولين يسمى vernalin .

٣- وجد أنه عند تكرار نفس التجارب الموجودة فى رقم ٢ على نبات نهار قصير مثل الكريزانثيمم وذلك بنقل ورقة من نبات vernalized إلى نبات unvernalized يجعله لا يزهر ولذلك فإن المنشط الزهرى لا ينتقل فى هذه الحالة. وجد أن تعريض جزء من قمة النبات لدرجة حرارة منخفضة فإن هذا الفرع الناتج عن القمة يزهر فقط أما بقية براعم الفروع الأخرى الناتجة من الأجزاء الغير معرضة لدرجة حرارة منخفضة فإنها لا تزهر.

ووجد أن تطعيم قمة غير مرتبعة من نبات الفجل على قمة مرتبعة لم يتكون إزهار.

ومن هذه التجارب يعتقد أن حالة الارتباع فى هذه النباتات تنتقل عن طريق إنقسام الخلايا.

٤- بالرغم من التجارب السابقة والتى تثبت حدوث تكون هورمون vernalin فإنه حتى الآن مشكوك فى وجود هذا الهورمون ولا يوجد تجارب قاطعة تدل على وجوده.

مكان الارتباع :

التجارب التى أجريت على مختلف النباتات المحتاجة إلى البرودة والتى تضمنت السكران قد أوضحت بقوة أن مكان الارتباع هو مناطق النمو . وقد ظهر هذا بتجارب الحرارة المنخفضة على أماكن أجزاء النبات المختلفة فى الكرفس والبنجر والأراوله (الكريزانثيم) *Chrysanthemum*. أوضح ميلشرز Melchers نتيجة لتجاربه على تطعيم سلالات السكران الحولية وذات الحولين أن قمة الساق هى جزء النبات المستجيب بصفة أساسية للمعاملة بالبرودة. يبدو أن قمة الساق stemapex هى المكان المُدرك للارتباع، حيث ينتقل المحفز stimulus. إلى الأجزاء الأخرى من النبات. وجد شواب Schwabe فى الكريزانثيم أن حفظ القمة تحت ظروف الحرارة المرتفعة وباقى النبات إلى البرودة فإن النتيجة هى عدم التزهير ولابد أن نتذكر وندرك مدة المعاملة بالبرودة وعمر الورقة حيث أنهما هامين فى الاستجابة للتزهير

obeikandl.com

الباب الحادى والعشرون
الحـركة فـى النبـات
Plant Movement

بالرغم من أن النباتات الزهرية وعاريات البذور والسرخسيات أى النباتات الوعائية vascular plants غير قادرة على الحركة كما فى الحيوانات إلا أنها أثناء النمو تظهر أنواع وحالات مختلفة من الحركة تكون أغلبها عبارة عن تغيير إتجاه عضو النبات أو إتجاه أجزاء من النبات ويمكن تصنيف الحركة فى النبات إلى ثلاث مجاميع كبيرة وهى :

١- حركة نتيجة النمو Growth movements .

٢- حركة نتيجة إمتلاء أو إنتفاخ الخلايا Turgor movements.

٣- الحركة الهيجروسكوبية Hygroscopic movements .

يمكن تصنيف الحركة فى النبات على أساس آخر وهى:

١- الحركة التأثيرية Paratonic movement.

٢- الحركة التلقائية Autonomic movement .

يسمى العامل أو العامل البيئى الذى يؤثر على حركة النبات بالمؤثر stimulus وتسمى إستجابة النبات لهذا العامل بالإستجابة وتكون الأستجابة عبارة عن حركة movement.

أولا : الحركة التأثيرية Paratonic movements

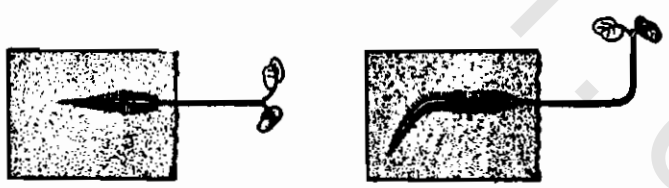
تحدث الحركة التأثيرية نتيجة لمؤثر معين واضح فإن كان إستجابة النبات لهذا المؤثر النمو فى إتجاه المؤثر أو البعد عنه تسمى إنتحاء tropism وإذا كانت الحركة ملحوظة، ولكنها مستقلة تماما فى حركتها فى الإتجاة نحو المؤثر أى لا تتجه نحو أو ضد إتجاه المؤثر تسمى حركة لا إنتحائية nastic .

١- الحركة الأنتحائيـة Tropic Movement :

وفيها يتحرك أحد أعضاء النبات بالنمو البطئ أو السريع نحو المؤثر الخارجى أو بعيدا عنه، فإذا كان إتجاه النمو نحو المؤثر الخارجى سميت الحركة إنتحاء موجب وإذا كان بعيدا عنه سميت أنتحاء سالب. ومن أمثلة الأنتحاء ما يلى (جميع أنواع الأنتحاء حركات نمو) :

أ - الأنتحاء الأرضى Geotropism : ففى الظروف الطبيعية تنمو الجذور الإبتدائية فى اتجاه تأثير الجاذبية الأرضية، وتنمو السيقان الأساسية فى اتجاه عكسى لذلك. فإذا حرك النبات عن وضعه الطبيعى، ووضع أفقياً مثلاً، تحركت قمة الساق إلى أعلى، وتحركت قمة الجذر إلى أسفل، ليأخذ كل عضو اتجاهه الطبيعى الأصلى، وتسمى حركة الساق انتحاء أرضياً سالباً، وحركة الجذر انتحاء أرضياً موجب (شكل١٩٣).

تتجه الجذور ناحية الجاذبية الأرضية حيث يكون الجذر الأبتدائى أو الأصلى مواز لأتجاه الجاذبية الأرضية ويسمى هذا النوع positively orthogeotropic وقد تكون الجذور زاوية مع إتجاه الجاذبية الأرضية ويسمى هذا النوع plagiogeofropic كما فى الجذور الثانوية وقد يكون



(شكل ١٩٣) : الأنتحاء الأرضى
بادرة نبات الخردل توضع أفقياً (شمال) ثم نبات الخردل بعد يوم من وضعه أفقياً (يمين) ويلاحظ الأنتحاء الأرضى السالب للسويقة والأنتحاء الأرضى الموجب للجذير.

النمو عمودى على إتجاه الجاذبية الأرضية ويسمى هذا النوع diageotropic كما فى الريزومات أى الساق الريزومية.

ب – الإنتحاء الضوئى Phototropism : ينمو الساق فى اتجاه مصدر الضوء عادة بينما، لا يتأثر نمو الجذر باتجاه الضوء فى معظم الحالات. فإذا سلط الضوء على نبات من جانب واحد، شوهدت قمة الساق تتجه نحو مصدر الضوء، وتسمى هذه الحركة إنتحاء ضوئياً موجباً.

يعتبر نبات عباد الشمس أحد الأمثلة لذلك حيث أن النورة تتجه دائماً إلى مصدر الضوء أى إنتحاء ضوئى موجب positive phototropism. كثير من النباتات العشبية ذات أنتحاء ضوئى سالب فى وجود إضاءة قوية أى شمس ساطعة وضوء قوى وفى الظل تصبح هذه النباتات ذات إنتحاء ضوئى موجب وفى بعض النباتات فإن أعناق الأوراق تتجه ناحية مصدر الضوء ولذلك يصبح نصل الأوراق مواجه لمصدر الضوء وتكون الأوراق ما يسمى بالنظام أو الشكل الموازيكىmosaic pattern كما فى نبات حبل المساكين ivy.

جـ – الإنتحاء الكيماوى Chemotropism : يحدث فى بعض الحالات إنتحاء كيماوى للجذور . حيث لوحظ إنتحاء كيماوى موجب لجذور نبات *Lupinus albus* عند وجودها بالقرب من أملاح معينة مثل sodium monohydrogen phosphate ويحدث إنتحاء كيماوى سالب للجذور عند وجودها بالقرب من أملاح معينة مثل نترات الكالسيوم ونترات البوتاسيوم وكبريتات الماغنسيوم. وعامة فأن تأثير المركبات على أنتحاء الجذور يتوقف على درجة تركيز المركب وأيضاً مدة التعريض للمركب وذلك تبعا للمعادلة.

درجة تأثير المركب على أنتحاء الجذر = $C^n t$

حيث أن

C= درجة التركيز المركب

t= مدة التعريض للمركب

n= قيمة تتراوح بين ٢,٥ إلى ٣.

د – إنتحاء حرارى Thermotropism : يحدث ذلك فى بعض الحالات من النباتات. وجد أن حامل الزهرة أى الساق الحاملة للزهرة *Anemone stellata* و *A. nemorosa* أيضاً زهرة *Tulipa sylvestris* تنحى فى أتجاه الشمس على مدار اليوم أى تنحنى وتتبع حركة الشمس من الشرق إلى الغرب من الصباح إلى المساء. أى أن الزهرة تنحنى ناحية الشرق فى الصباح وتنحنى ناحية الغرب فى المساء، وأن ذلك يحدث تماماً وبنفس الطريقة عند تغطية الزهرة والساق بغطاء أسود.

٢- الحركة التأثيرية اللاإنتحائية Nastic Movement :

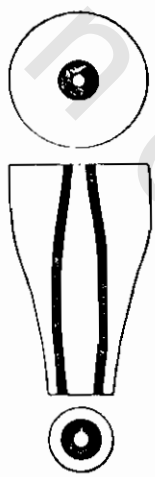
هى عبارة عن حركة تأثيرية نتيجة لمؤثر وليس لها علاقة بالأتجاه ناحية المؤثر.

Occur independently, of the direction of the environmental stimulus.

ولذلك فإنها تختلف عن الإنتحاء إختلاف جوهرى حيث أن الحركة فى الأنتحاء تكون عادة فى إتجاه أو عكس أتجاه المؤثر. قد تكون الحركة نتيجة للنمو أو نتيجة ضغط الإنتفاخ.

ومن الأمثلة الجيدة لهذه الحالة هى حالة تفتح البرعم الزهرى يحدث إنحناء القنابات ووحدات الغلاف الزهرى للخارج وذلك نتيجة لسرعة نمو السطح أو الجزء العلوى عن السطح السفلي. يمكن أن يكون هذا التفتح نتيجة للإختلاف فى درجة الحرارة أو الإضاءة أو كلاهما. حيث أنه فى كثير من حالات nastic يمكن أن يكون ذلك راجع لأكثر من عامل ومثال ذلك درجة الحرارة والضوء.

وتنتج الحركات فى بعض الأنواع النباتية من تغيرات فى امتلاء خلايا عضو الحركة pulvinus وتوجد هذه التراكيب فى أنواع كثيرة من الفصيلة البقولية. ويوجد عضو الحركة عادة عند قاعدة عنق الورقة وأيضاً عند نقطة اتصال النصل بالعنق، وهى تبدو ظاهرياً، كأجزاء قصيرة من العنق ومنتفخة إلى حد ما. وإذا وجدت أعضاء الحركة فى الأوراق المركبة فإنه يوجد منها عادة واحدة عند اتصال كل وريقة بالعنق وواحدة أخرى عند قاعدة الورقة.



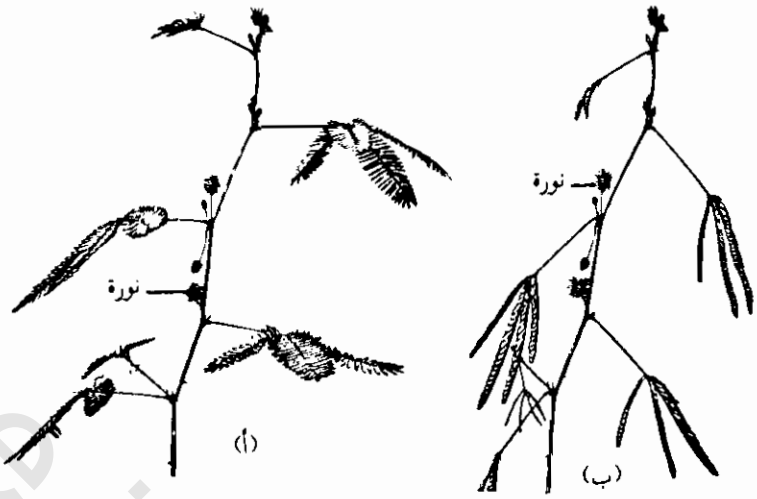
(شكل١٩٤): توزيع الأنسجة الوعائية فى عضو الحركة
قطاع عرضى فى عضو الحركة (علوى) الأنسجة الوعائية مظللة.
قطاع طولى فى منطقة إنتقال بين عضو الحركة وعنق الورقة (وسطى)
قطاع عرضى فى عنق الورقة (سفلى).

ويتركب عضو الحركة من خلايا كبيرة الحجم رقيقة الجدر متزاحمة وملاصقة لبعضها تحيط بشريط وعائى مركزى (شكل ١٩٤).

وعندما تنتفخ جميع خلايا عضو الحركة بفعل ضغط امتلائها يصبح ارتكاز الورقة قوياً. وتنتج الحركات من تغيرات مفاجئة فى امتلاء خلايا جزء من أجزاء عضو الحركة بينما يبقى امتلاء خلايا الجانب المقابل كما هو وربما زاد. وعلى ذلك فالضغوط غير المتساوية التى تنشأ على جانبى عضو الحركة تجعل عنق الورقة يتحرك فى اتجاه الجانب الذى نقص ضغط الامتلاء فى خلاياه. وعندما تستعيد الخلايا المرتخية من عضو الحركة امتلاءها يدفع عنق الورقة بطء إلى وضعه الذى كان يشغله قبل أن تحدث الحركة. وكثيراً ما يكون فقدان الامتلاء سريعاً جداً. وقد وجدت حركات امتلائية ملحوظة فى النبات الحساس استغرق حدوثها ٠,٠٧٥ من الثانية بعد «التنبيه»، ويتم التأثير فى أكثر من الثانية بقليل. وتستعيد الخلايا امتلاءها عادة فيما بين ٨ – ٢٠ دقيقة. وتختلف سرعة التأثر والعودة إلى الحالة الطبيعية اختلافاً كثيراً بشدة العامل المؤثر، وتكون الحركة الناتجة أسرع والشفاء أبطأ إذا كان العامل المحفز شديداً عما إذا كان ضعيفاً. غير أن حركة عضو الحركة فى بعض الأنواع تكون بطيئة بدرجة تجعلها غير ملحوظة ما لم يستعمل القياس فى إدراكها.

والآلية التى تسبب التغيرات المفاجئة فى امتلاء الخلايا فى جزء من أجزاء عضو الحركة غير معروفة بوضوح. ويخرج الماء من الخلايا إلى المسافات البينية المجاورة، وربما دخل بعضه خلايا أخرى من خلايا العنق أو الساق المجاورة. ويبدو أن انتقال الماء من الخلايا إلى المسافات البينية مصحوب بزيادة فى نفاذية أغشيتها السيتوبلازمية وبنقص فى محتوى هذه الخلايا من المواد ذات النشاط الأسموزى. وهذه التغيرات عكسية كلها لأن خلايا عضو الحركة غير الممتلئة يمكنها استعادة امتلائها فى فترة قصيرة من الزمن.

ويمكن إحداث حركات الامتلاء بعدة طرق مختلفة. فتنتج الحركات فى النبات الحساس من التلامس الفيزيائى ومن الجروح والتعرض لغازات مختلفة والصدمة الكهربائية والارتجاج وقلة الماء والانتقال من الضوء إلى الظلام أو العكس ومن عوامل أخرى كذلك ومثال ذلك المستحية (شكل ١٩٥).



(شكل ١٩٥) : أوراق المستحية عادية (أ) وأوراق المستحية نائمة (ب).

كذلك يبدى النبات الحساس اختلافاً فى درجة تأثره بأطوال الموجات الضوئية المختلفة. وتنتج حركات الامتلاء إذا أضيئت النباتات الموضوعة فى الظلام بأمواج ضوئية مناسبة الأطوال من مناطق الضوء الأزرق وفوق البنفسجية الطويلة والحمراء الطويلة. ولا تحدث حركات نتيجة التعرض للموجات البرتقالية أو الصفراء المخضرة أو تحت الحمراء.

والعوامل البيئية المسببة للحركات يمكن أن تستقبلها الأعضاء على مسافة محسوسة من عضو الحركة التى تحدث فيها تغيرات الامتلاء التى تسبب الحركة فإذا أحرقت الوريقة الطرفية لورقة النبات الحساس بلهب فإن جميع الأوراق الموجودة على النبات كله قد تتأثر وتبدى حركات امتلائية عنيفة كما فى المستحية.

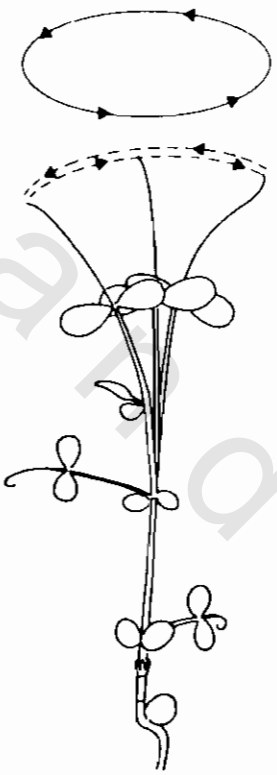
ثانياً : الحركة التلقائية Autonomic Movement

وهى الحركة التى تتم ذاتياً بالنبات دون فعل مؤثر خارجى واضح وهى حالات عديدة منها ما يأتى:

١ – **الدوران أثناء النمو** Nutation : أثناء نمو السيقان إلى أعلى يأخذ الجزء القمى منه حركة دائرية أى أن نمو الجزء الطرفى من الساق لا يكون رأسى وتسمى هذه الحالة فى السيقان circumnutation . تحدث هذه الحالة أيضاً فى الجذور والسيقان المدادة وأعناق الأزهار وفى الطحالب الخيطية وفى حوامل الأكياس الجرثومية فى الفطريات ولكنها عادة تكون بدرجة أقل. تلاحظ حدوث هذه الحالة عند بداية خروج الجذور من البذرة وتستمر مع نمو الجذير

والجذور وبدراسة هذه الظاهرة فى المحاليق إتضح أن سرعة الحركة الدائرية لقمة المحلاق هى ١,٥٧ ملليمتر لكل دقيقة وتحتاج لعمل دائرة كاملة ثلاثون دقيقة (شكل ١٩٦) وذلك فى حالة محلاق البسلة.

وجد أن إتجاه الدائرة يكون فى إتجاة عقرب الساعة أو فى عكس إتجاه عقرب الساعة تبعاً لنوع النبات حيث أن جميع نباتات النوع الواحد ذات إتجاه ثابت. وقاعدة عامة فإن جميع نباتات العائلة الواحدة يكون لها إتجاه واحد مع وجود بعض الإستثناءات.



(شكل ١٩٦) : نمو محلاق البسلة فى حركة حلزونية.

obeikandl.com

وجد أن قطر الدائرة يختلف بإختلاف النبات وعامة يكون القطر أكبر فى النباتات الملتفة twining plants عنه فى النباتات غير الملتفة وجد أن قطر الدائرة فى أحد نباتات العائلة العشارية *asclepiadaceae* حوالى ١,٦ متر وهو نبات *Ceropegia gardnerii* بينما وجد أن قطر الدائرة فى أحد نباتات الصبار هو ١,٣ ملليمتر وهو نبات *Cereus speciocissimus* . تختلف سرعة الحركة للفة الواحدة بإختلاف النبات فقد تكون ساعتين كما فى الفاصوليا وقد تكون ثلاث ساعات فى السفندر.

٢ - **حركة فصلية** Ephemeral Movement : وهي عبارة عن حركة تحدث مرة واحدة فى عمر العضو أو الجزء النباتى ولذلك سميت فصيلة، يوجد أمثلة كثيرة لذلك منها حركة المياسم أو القلم أو الأسدية لإتمام عملية التلقيح ومثال ذلك فى كثير من أزهار العائلة المركبة ومنها عباد الشمس حيث ينفرج الميسمان وينفصلان عن بعضهما للإستعداد لعملية التلقيح حيث أن السطح العلوى للميسم هو الحساس والمستقبل أساساً لحبوب اللقاح وتعتبر أيضاً هذه الحالات حركات نمو.

٣- **كبر أو صغر الزاوية** Epinasty and Hyponasty : وهى الزاوية المحصورة بين عنق الورقة والساق وعندما يكون السطح العلوى للعنق محدب تسمى epinasty وعندما يكون السطح السفلى للعنق محدب تسمى hyponasty يمكن تطبيق ذلك أيضاً على الفروع الجانبية للنبات أو محور فروع النورة أو أعناق الأزهار. حيث أن الأوراق على الساق وتبعاً لنوع النبات وعمره تكون فى الوضع hyponasty أو epinasty تعتبر أيضاً هذه أحدى حركات النمو حيث أن التقعير لأعلى أو لأسفل هو نتيجة لإختلاف سرعة نمو جزئى العنق السفلى والعلوى.

ففى حالة epinasty تكون سرعة نمو الجزء العلوى من العنق فى منطقة التحدب أسرع من الجزء السفلى والعكس صحيح فى حالة hyponasty.

ومن أمثلة ذلك أوراق نبات عباد الشمس حيث أن عنق ونصل الورقة يختلفان فى وضعيهما بالنسبة للساق أثناء مراحل النمو والبلوغ والشيخوخة حيث أن الورقة الصغيرة تكون فى حالة hyponasty بينما تكون الورقة فى حالة الشيخوخة فى حالة epinasty .

الباب الثانى والعشرون
مقاومة الضغوط على النبات
Stress Resistance

يمكن أن يتعرض الإنسان لظروف قاسية فيصبح غير طبيعى بدرجة بسيطة أو متوسطة أو كبيرة تبعاً لنوع الظروف وشدتها فيوصف هذا الإنسان أنه مضغوط عليه أو أنه تحت ضغط. نفس الشئ بالنسبة للنبات فكثيرا ما يتعرض النبات لظروف غير طبيعية تختلف فى درجة قسوتها وشدتها وتوثر عليه وفى هذه الحالة يوصف النبات بأنه تحت ضغط .

توجد حالات وأنواع كثيرة من الضغط يتعرض لها النبات وأهمها ما يأتى :

١ – ضغوط بيئية environmental stresses :

وهى ضغوط نتيجة لوجود عوامل بيئية غير ملائمة منها درجة الحرارة والرطوبة والإشعاع والغازات والجفاف وتركيز الأملاح.

٢ – ضغوط مرضية plant disease stresses :

وهى ضغوط نتيجة أصابة النبات ببعض مسببات أمراض النبات.

٣ – ضغوط ميكانيكية mechanical stresses:

وهى ضغوط نتيجة لعوامل ميكانيكية مثل الجروح الناتجة عن الرياح والأعاصير فالعمليات الزراعية وتغذية الحشرات والأكاروس والفيران آلخ.

الضغوط البيئية Environmental Stresses

من المعروف أن النمو والتكاثر فى النبات هى صفات وراثية ولذلك فأنها تخضع أيضا للعوامل البيئية. حيث أن أى صفة وراثية فى النبات يتحكم فيها نوعين من العوامل وهما العوامل الوراثية والعوامل البيئية. ولذلك فأن العوامل البيئية مثل درجة الحرارة والرطوبة والأشعاع والعناصر المغذية والغازات وماء الرى وغيرها تؤثر بدرجة كبيرة على نمو وتكاثر النبات أيجابيا أو سلبيا تبعا لدرجتها أو نوعها أو تركيزها. يمكن أيضا أن توثر هذه العوامل بدرجة شديدة على النبات فتسبب له ضرر أو حتى موت.

وفى قوانين الطبيعة فأن القوة force ينتج عنها قوة مضادة counter force فى النبات وهذه الأخيرة هى عبارة عن الضغط على النبات stress .

ويمكن شرح ما سبق بتعبير آخر هى أن لكل فعل رد فعل مساو له فى القوة ومضاد له فى الأتجاه، ولكن فى حالة النبات فأن رد الفعل قد يكون غير مساو فى القوة للفعل أو فى الأتجاه، ولكن فى النبات يكون لكل فعل (الظروف البيئية الغير ملائمة) رد فعل وهذا الأخير أى رد فعل النبات هو عبارة عن الضغط stress أى أن النبات مضغوط كما يمكن أن يكون الإنسان مضغوط. يمكن قياس الضغط stress كميا وذلك بقياس مقدار القوة لكل وحدة مساحة the force per unit area وهكذا يمكن حساب أبعاد الضغط من حيث شدته ومساحة التأثير نتيجة للضغط stress تحدث تغيرات غير طبيعية فى النبات undergoes a strain مثل زيادة فى الطول أو القصر أو التغير فى الحجم أو المساحة آلخ. يمكن أن تكون التغيرات الغير طبيعية strain غير عكسية elastic أو تكون عكسية . ومن وجهة النظر الفسيولوجية فأن الضغط stress عبارة عن قوة ضارة للنبات أو ضغط pressure يؤثر على النبات وذلك يؤدى إلى تغيرات غير طبيعية عكسية أو غير عكسية.

In the physiological sense, a stress is a potentially injurious force or pressure acting on the plant that may lead to a reversible strain or to on irreversible strain (injury or death).

حيث أن النبات معرض دائما للضغوط نتيجة للظروف البيئية القاسية فأنه لكى ينجو من هذه الضغوط لابد وأن يتأقلم معها، وتسمى عملية التأقلم باللغة الأنجليزية adaptation.

يوجد نوعين من التأقلم وهما :

١- التأقلم فى نطاق قدرة النبات Capacity adaptation : وهو تأقلم النبات على المعيشة والنمو والتكاثر فى ظروف بيئية قاسية تسبب ضرر للنبات حيث أنها تسبب نمو غير طبيعى ومعيشة غير طبيعية للنبات العادى الغير متأقلم ومنها درجة حرارة صغرى minimum أو درجة حرارة عظمى maximum. حيث أن درجة الحرارة الصغرى أو العظمى للنبات الغير متأقلم تؤثر على نموه وتكاثره أما فى النبات المتأقلم فأنها لا تؤثر أطلاقا أو تؤثر تأثير طفيف. قد يحدث فى هذه الحالة موت للنباتات الغير متأقلمة ولكن بعد فترة زمنية طويلة جدا كافية لحدوث تغيرات جوهرية فى عمليات التحول الغذائى فى النبات.

٢- **التأقلم المقاوم** Resistance adaptation : وهو تأقلم النبات على المعيشة والنمو والتكاثر فى بيئة تسبب موت النباتات العادية أى الغير متأقلمة. وفى هذه الحالة يكون تأثير الضغط مباشر وسريع.

تم دراسة النوع الأول من التأقلم بالتفصيل فى الحيوان بينما تم دراسة النوع الثانى بالتفصيل فى النبات ولذلك سيتم شرح النوع الثانى بالتفصيل. توجد حالات عديدة من الضغوط البيئية وكل حالة لها نوعها من التغيرات الغير طبيعية الغير عكسية عادة.

١- **ضغط الحرارة** Temperature Stress

توجد أنواع عديدة من ضغوط الحرارة وهى ما يأتى :

أ - تموت كثير من النباتات فى المناطق الباردة أو القارصة البرودة نتيجة لإنخفاض درجة الحرارة تحت الصفر وحدوث التجمد. وحتى النباتات الساكنة فى الشتاء يمكن أن تتأثر بالضرر ويسمى الضرر فى هذه الحالة freezing or frost injury .

ب - بعض النباتات وخاصة فى المناطق الأستوائية يمكن أن تتأثر بالضرر أو تموت عندما تكون درجة الحرارة أعلى بقليل من درجة حرارة التجمد وتسمى ضرر البرودة chilling injury .

جـ - درجة الحرارة المرتفعة نسبيا بالنسبة لكل نوع من النبات قد تسبب ضرر للنبات يسمى ضرر الحرارة heat injury .

٢- **ضغط الرطوبة** Moisture Stress

تسبب زيادة الرطوبة ضرر أو موت للنباتات ويكون ذلك نتيجة لنقص الأوكسجين ويسمى ذلك ضرر الغمر flooding injury وحيث أن غمر الجذور بالماء لمدة طويلة يسبب موت النباتات. تسبب نقص الرطوبة أى نقص ماء الرى ضرر للنبات يسمى ضرر الجفاف drought injury .

٣- **ضغط الأشعاع** Radiation Stress

قليل ما تسبب أشعة الشمس العادية ضرر للنبات ولكن أحيانا تسبب ضرر للنبات وأحتراق لبعض أجزاؤه ويسمى ضرر الشمس sun injury .

٤- **ضغط الملح** Salt Stress

يحدث ضغط الملح نتيجة لوجود تركيزات عالية من كثير من الأملاح مثل أملاح الكالسيوم

وأملاح الصوديوم. وتعتبر أملاح الصوديوم هامة فى هذا الصدد حيث توجد كثير من الأراضى ملحية ومنها الأراضى فى مصر. تسمى التربة التى فيها الملح بتركيز عال أى كلوريد الصوديوم بتركيز عال تربة ملحية saline soil تسمى النباتات التى تتحمل الملوحة العالية halophytes.

٥- ضغط الغاز Gas Stress

نتيجة لأنتشار المصانع فى كثير من المناطق فأن الجو يصبح ملوث بالغازات الضارة للإنسان والحيوان والنبات. تسبب هذه الغازات ضغط على النبات وضرر له.

أنواع المقاومة للضغوط Kinds of Stress Resistance

بالرغم من وجود حالات وأنواع عديدة من الضغوط فأنه يوجد نوعين فقط لمقاومة الضغوط وهما :

١- أستبعاد وأستئصال الضغط من أنسجة النبات وتسمى هذه الحالة تلافى الضغط stress avoidance.

٢- يمكن للنبات أن يعيش بالرغم من حدوث وتأثير الضغط على أنسجته وتسمى هذه الحالة تحمل الضغط stress tolerance كما تسمى أيضا بالتقسية hardiness.

ولذلك فأن الكائنات التى تتلافى ضغط البرودة cold - avoiding organism تظل محتفظة بحراراتها المتوسطة بالرغم من أنخفاض درجة الحرارة بدرجة كبيرة. أما الكائنات التى تتحمل ضغط البرودة cold - tolerant organism فأنها تنخفض درجة حرارتها وتصبح مماثلة لدرجة حرارة الجو المنخفضة ولكنها لا تتأثر تأثير ضار بالبرودة وتعتبر نباتات متحملة للبرودة. وفيما يلى جدول يوضح الفرق بين تلافى الضغط وتحمل الضغط بالنسبة للعوامل المختلفة (جدول ٢٧).

(جدول٢٧) : يوضح أنواع مختلفة لمقاومة الضغط

ضغط بيئى	نوع مقاومة الضغط على النبات	
	تلافـــى	تحمـــــل
ضرر البرودة	دفء	برودة
ضرر التجمد – ضرر الصقيع	غير متجمد	متجمد
ضرر الحرارة المرتفعة	بارد	ساخن
ضرر الجفاف drought	ضغط بخارى عال	ضغط بخارى منخفض
ضرر الاشعاع	أمتصاص منخفض للأشعة	أمتصاص عال للأشعة
ضرر الملح (الملوحة)	تركيز ملح منخفض	تركيز ملح مرتفع
ضرر الغمر flooding	تركيز عال للأوكسجين	تركيز منخفض للأوكسجين

وجد أيضا أن معظم مقاومة النباتات لضغط الصقيع أى ضرر الصقيع هو من نوع المتحمل وأيضا نفس الشئ بالنسبة لضرر الحرارة العالية والعكس صحيح فى حالة ضرر الجفاف حيث أن الغالبية تكون من نوع تلافى الضرر وليست تحمله.

ضرر الصقيع (التجمد) ومقاومته

Frost (Freezing) Injury and Resistance

يمكن أن يعيش بروتوبلازم النبات حتى درجة صفر مئوية بشرط عدم تكون ثلج فى أنسجة النبات. حيث أنه لا يوجد نبات يمكن أن يعيش عند تكون بلورات ثلج يمكن رؤيتها بالميكروسكوب فى داخل خلاياه الحية. يمكن للنبات أن يعيش عند تكون بلورات ثلج صغيرة جدا لا يمكن رؤيتها بالمجهر العادى ولكن يمكن الأستدلال على وجودها بأشعة X . يمكن للنبات أن يعيش فى وجود بلورات ثلج فى المسافات البينية أى بين الخلايا الحية وفى هذه الحالة يسمى النبات متحمل لضرر الصقيع frost injury tolerance . ولذلك فأن جميع حالات مقاومة ضرر الصقيع عادة تكون حالات مقاومة من نوع المتحملة tolerant وليست من نوع التلافى avoidance حيث أن النباتات فى درجات حرارة منخفضة بشدة تحت للصفر لابد أن

يحدث لها تجمد freezing فعلا ولذلك تكون المقاومة فى هذه الحالة من نوع المتحملة.

حيث أن التجمد الذى يحدث للماء خارج الخلايا أى فى المسافات البينية بين الخلايا يسبب سحب الماء من الخلايا تدريجيا ولذلك فأن الخلية تصبح تدريجياً أكثر جفافاً أى أقل فى كمية الماء وذلك بزيادة الإنخفاض فى درجة الحرارة وخاصة تحت الصفر. ولكن فى كثير من النباتات لا يحدث ذلك إلا عندما تتراوح درجة الحرارة بين −٢٠ إلى −٣٠ مئوية وفى هذه الحالة يتم أزالة ٩٥٪ من ماء الخلايا وإذا لم تقاوم الخلايا هذا الإنخفاض الشديد فى جفاف الخلايا فأنها تموت. ولذلك عند حدوث تجمد للماء فى المسافات البينية خارج الخلايا وتكوين بلورات الثلج فأن أى ضرر للخلايا هو نتيجة لجفاف الخلايا. وفى حالة تجمد تقريباً جميع ماء الخلية عند حوالى −٣٠ مئوية بدون ضرر فأنها يمكن أن تقاوم الغمر فى هواء سائل liquid air وأيضاً نيتروجين سائل ولذلك فأنها يمكن أن تعيش على درجة صفر مطلقة absolute.

تختلف درجة المقاومة للصقيع بأختلاف الموسم ومثال ذلك أن النباتات التى تقاوم درجة الحرارة المنخفضة عند −٥٠ درجة مئوية أثناء منتصف الشتاء وحتى −١٩٠ درجة مئوية فى ظروف صناعية غير طبيعية فأنها تموت عند −٥ درجة مئوية فى الربيع المبكر. تفسير ذلك أن أثناء الخريف يحدث تقسية hardening للنبات وكلما حدث ذلك ببطء كلما كانت درجة التجمد أو التقسيةكبيرة وحتى نصل إلى النهاية العظمى لذلك فى منتصف الشتاء ثم يحدث عكس التقسية dehardens ببطء حتى الوصول إلى النهاية الصغرى فى الربيع. يمكن عمل التقسية أى أستحثاث حدوثها وذلك بالتعريض لدرجة حرارة منخفضة تتراوح من صفر إلى ٥ درجة مئوية أما عكس التقسية بالتعريض لدرجة حرارة أعلى من ١٠ مئوية.

عملية تجمد الماء فى الأنسجة هامة فى دارستها ونشأ عنها علم لدراسة التجمد يسمى cryobiology. يشمل هذا العلم فروع مختلفة ومنها حالات cryosurgery وفيها حالة الجراحة التى تجرى على الأنسجة لأزالتها وحالات cryopreservation وفيها حفظ الأنسجة الحيوانية أو النباتية أو مزارع الكائنات الحية الدقيقة فى درجة حرارة التجمد وأقل منها وذلك للمحافظة على المزارع لمدد طويلة حية وذلك دون أحتياج مستمر لتجديد مزارع الكائنات الحية الدقيقة وحالات cryobiophysics وفيها حالة الأهتمام بدراسة طبيعة حالة التجمد وحالات cryobiochemistry وفيها دراسة تأثير التجمد على سرعة وأنواع التفاعلات الكيماوية.

الفيزياء الحيوية للتجمد

Cryobiophysics

تعتبر دراسة الفيزياء الحيوية لتجمد الماء فى النبات من الدراسات الهامة والمستفيضة وفيما يلى شرح تفصيلى عن كيفية تجمد الماء فى خلايا النبات وأمثلة مختلفة لهذه الحالات.

من المعروف أن بعض أنواع معينة من النبات، وكذلك بعض أصناف من النوع الواحد، تتوافر لها صفات ملائمة للنمو فى الأجواء الدافئة، وأن بعضا آخر منها يتميز بصفات معينة تناسب النمو مع الأجواء الباردة. فقد يقاوم بعض منها الدرجات المنخفضة والصقيع، ويكون البعض الآخر منها أكثر قابلية للتأثر بها. وتعتبر الذرة من نباتات الأجواء الدافئة، والكرنب من نباتات الأجواء الباردة. والمحصولات المدادة مثل الخيار والبطيخ، تكون عادة شديدة التأثر لدرجات التجمد، أما القرنبيط والكرنب المشرشر، فتكون أكثر تحملا لمثل هذه الظروف. وكثيرا ما تتعرض كثير من نباتات المناطق المعتدلة، إلى درجات الحرارة المنخفضة، وتبعا لذلك إلى أضرار الصقيع.

وتعتبر الأضرار الناجمة عن انخفاض درجة الحرارة إلى ما فوق درجة التجمد بقليل، أمراضا هامة غير طفيلية. فينتج عن انخفاض درجة الحرارة، إلى ما قبل درجة التجمد، تأثير ضار لبعض سلالات معينة من الذرة، كما يحدث تلون غير طبيعى فى الأنسجة الداخلية لدرنات بعض أصناف البطاطس، عندما تكون درجات الحرارة فى أثناء التخزين ما بين صفر وخمسة مئوية. هذ وتظهر أيضا فى درنات البطاطا المخزونة. فى درجات الحرارة المذكورة آنفا، وغير المعالجة ، مناطق ملونة ومبرقشة، يزداد تركيز الإيثلين فى هذه النباتات فى هذه الحالات.

وقد يحسن أن ندخل فى الاعتبار جميع التغيرات التى تحدث فى أنسجة النبات عندما تنخفض الحرارة إلى ما دون نقطة التجمد، قبل أن نصف التأثير الضار الذى يحدثه التجمد عادة فى النبات. فيوجد عادة فى أنسجة النباتات المعرضة لدرجات التجمد، ماء فى المسافات البينية للخلايا على حالة بخار أو غشاء مائى على السطح الخارجى لجدر الخلايا،، يكون عادة نقيا، ونقطة تجمده قريبة من درجة الصفر المئوى، فى حين يكون الماء الموجود فى الفجوة العصارية الوسطى داخل الخلية، فى حالة محلول يعمل على خفض نقطة التجمد إلى ما تحت الصفر المئوى بقليل. فضلا عن ذلك، فيما أن انخفاض درجة الحرارة عن درجة الصفر المئوية، لا ينتج عنه عادة اضطراب فى داخل الخلية، فقد تنخفض الحرارة عدة درجات تحت درجة الصفر المئوى دون أن تتكون بلورات داخل الخلية. وحقن بلورة واحدة فى محلول مبرد حرارته دون الصفر، ينتج عنه تبلور تام لكل المكونات. ولذلك فأنه ينتظر عند انخفاض درجة حرارة أنسجة النبات، الحصول على

درجات معينة أكثر انخفاضا فى البرودة. وتتكون البلورات الثلجية أولا، فى الماء الموجود فى المسافات البينية، وبذلك يصبح ضغط البخار داخل الخلية أعلى منه فى المسافات البينية، ويستمر الماء فى الانتشار نحو الخارج فيزيد الكتلة البلورية فى المسافة بين الخلايا، وتميل الخلية تبعا لذلك إلى الإنكماش وتنخفض نقطة تجمد مكوناتها. وعليه فأن أول ما يحدث فى النسيج هو تكون بلورات من الثلج فى المسافات البينية، دون الإضرار بمكونات الخلية، ويستمر ذلك عند هبوط درجة الحرارة إلى ما دون الصفر المئوى لعدة درجات. وينتج عن إرتفاع درجة الحرارة بعد ذلك إلى ما فوق درجة الصفر المئوى، ذوبان بلورات الثلج الموجودة فى المسافات البينية واستمرار عملية انتشار الماء داخل الخلية، دون حدوث اضرار لها. ويتبع استمرار عملية التجمد تكوين بلورات من الثلج داخل الخلية. وتبعا لذلك الأضرار بالبروتوبلاست، فيتمزق عادة الغشاء البلازمى وتموت الخلية. ويعمل اختلاف خصائص النسيج النباتى على تباين الخلايا والأنسجة فى مقدار تأثرها بنقطة التجمد، الأمر الذى ينتج معه تباين الأضرار الناتجة عن التجمد، فلا تتكون بلورات الثلج فى أنسجة بعض النباتات فى مثل هذه الظروف بغض النظر عما تصل إليه الحرارة من الإنخفاض. وتتمثل هذه الحالة فى الأعضاء النباتية الجامدة التى تتحمل الأجواء التى تنخفض فيها درجة الحرارة إلى درجة التجمد. وينتج عن تكرار تعرض بعض النباتات إلى درجات التجمد أو الدرجات التى دونها بقليل، تكيف لمحتويات الخلية، يجعلها تقدر على مقاومة الحرارة المنخفضة بدرجة أكبر من مثيلاتها التى لم يسبق تعرضها لدرجات الحرارة المنخفضة. ويعرف ذلك عادة بالتقسية أو التخشين hardening، فبعض النباتات، مثل الكرنب، قاسية وخشنة بطبعها، والبعض الآخر مثل الطماطم على عكس ذلك.

وتعرض بروتوبلازم الخلايا إلى درجات التجمد، يعرضها إلى مختلف أنواع الضرر. وينتج عن العملية السابق شرحها، إزالة ماء البروتوبلازم تدريجيا. كما يحدث عند بعض درجات التجمد اخراج للأملاح أو تجمع للمكونات. وقد لا يعود البروتوبلاست إلى حالته الطبيعية، بالرغم من عدم موت الخلية. وقد تحدث أضرار فى أثناء إذابة الثلج، نتيجة لإنتشار الماء إلى داخل الخلية وتمدد البروتوبلاست إلى درجة قد يتسبب عنها تمزق الغشاء البلازمى.

ويتوقف تكوين الثلج فى المسافات البينية، على امكان هبوط نقطة تجمد العصير الخلوى بسرعة مماثلة لهبوط درجة الحرارة، أى تصبح أكثر برودة. ولذلك فإن سرعة التبريد مهمة كأهمية سرعة خروج الماء من الخلية، وما يترتب على ذلك من هبوط فى نقطة التجمد. والتجمد السريع أشد ضررا من التجمد البطئ ما دام لا ينتج عنه تكوين للثلج بالمسافات البينية. وتتفاوت سرعة انتشار الماء خلال البروتوبلازم إلى مراكز تكوين الثلج خارج الخلية باختلاف النباتات وباختلاف الأنسجة فى النبات الواحد. فتنخفض بشدة قدرة نفاذية الخلايا للماء فى النباتات الرهيفة، وتقل

درجة الأسموزية الخارجية عندما تنخفض الحرارة، وتبعا لذلك تقل فرصة انتشار الماء بكثرة عندما يبدأ الثلج فى التكوين فى الأنسجة المبردة جدا. وكثيرا ما يكون النسيج المبرد بشدة أكثر تعرضا لخطورة درجة التجمد من النسيج العادى.

وإذابة الثلج الموجود بالأنسجة المجمدة، أو بالأنسجة التى تحتوى على مزيد من الثلج الخلوى، عملية لها خطورتها. إذ أن الماء الناتج عن ذوبان الثلج يملأ المسافات البينية ويخترق جدار الخلية ويتسبب فى تمدده. وإذا لم يمتص البروتوبلازم هذا الماء بسرعة كافية فإنه يتراكم بين الجدار والبروتوبلاست مكونا طبقة يتبعها تمزق جدار الخلية أو أضراره، ويقل، نوعا ما، الضرر الذى يحدث للنباتات الجامدة عن النباتات الرهيفة، وذلك لأن بروتوبلاستها قادر على التمدد بنفس سرعة تمدد جدرها. وقد تزداد حساسية البروتوبلاست، لمثل هذه العوامل رغم بقائه حيا، بعد تمام ذوبان الثلج، كازدياد حساسيته للتوتر، وقد يصبح، تبعا لذلك، غير متجاوب مع تغييرات الرطوبة، وبالتالى مع تكرار التبريد وإذابة الثلج.

وقد يمكن القول، بصفة عامة، أن أضرار التجمد فى النباتات، هى نتيجة لتكوين الثلج خارج الخلية أو فى داخلها أو فى كليهما. ويتوقف نوع الأعراض المرضية الناتجة على مقدار حساسية الخلايا والأنسجة المختلفة لدرجات التجمد. ويتغير عادة لون الخلايا أو المجموعات الخلوية مكونة مناطق بنية فى نسيج النبات. وتتفاوت الصورة المرضية الناتجة عن هذا الضرر فى النبات أو فى الأنسجة النشيطة النمو فقد يتبع ذلك انقسام غير طبيعى فى الخلية وتكوين للكالوس ولغيره من الاستجابات التى تتميز بها الأنسجة ذات الخلايا المستديرة. هذا وقد يتأثر النشاط الهورمونى أيضا وتتنبه تبعا لذلك مراكز النمو الساكنة.

يعتبر ضرر الصقيع من أمراض النبات. تتأثر النباتات الحساسة للصقيع عندما تقل درجة الحرارة عن صفر درجة مئوية حيث يتكون الثلج فى أنسجة هذه النباتات. تكون كثير من النباتات حساسة للصقيع مثل الموز والطماطم والقرعيات وغيرها كثير. يمكن أن تتكون كميات قليلة من الماء فى أنسجة النبات والتى تنخفض درجة حراراتها إلى −١٠م ناقص عشر درجات مئوية أو أكثر ودون تكوين للثلج ice nucleation حيث أنه لا يوجد نواه تكوين الثلج. وجد أن بعض أنواع البكتريا والتى توجد رمية على سطح النبات مثل *Pseudomonas syringae* و*P. fluorescens* و *Erwinia herbicola* يمكن أن تعمل كمنشط لتكوين نواه الثلج فى درجات حرارة مرتفعة نسبيا بالنسبة لحدوث الصقيع وهى ناقص درجة مئوية −١م. تكون أنواع البكتيريا السابق ذكرها من ٠,١ إلى ١٠٪ من كمية البكتيريا الموجودة على سطح الأوراق. يمكن عزل سلالات من هذه

البكتيريا السابق ذكرها لا تعمل على تنشيط تكوين نواه الثلجnon-ice - nucleation active bacteria وبالتالى إكثار هذه السلالات وإنتاج كميات كبيرة منها ثم رشها على النباتات فإنها بذلك تضاد سلالات البكتيريا المنشطة لتكوين نواه الثلج وبذلك لا يتكون الثلج فى أنسجة النبات وبذلك تقى النبات ضرر الصقيع. يعتبر الأساس فى ضرر الصقيع هو تكوين ثلج فى أنسجة النبات ويسبب الثلج ضرر لخلايا النبات فقد يسبب تمزقها وموتها. حيث أن وجود الثلج قد يسبب تمزيق الخلايا وقد يسبب الصقيع موت لأجزاء من النبات أو حتى أجزاء من الأوراق وقد يسبب موت كامل للنبات. تقى المعاملة السابقة النباتات الحساسة للصقيع وبذلك لا تتأثر بالصقيع والعكس صحيح فى النباتات الغير معاملة حيث أنها تتأثر بشدة بضرر الصقيع وحتى فى درجات الحرارة المرتفعة نسبيا لضرر الصقيع وهى -١م ناقص درجة مئوية.

يمكن تلافى ضرر الصقيع فى بعض الحالات بتدفئة النباتات بتغطيتها بالقش أو بحرق جذوع أشجار حيث يساعد الدخان فى التدفئة أو التعفير بالكبريت.

ضرر الجفاف ومقاومته

Drought Injury And Resistance

يختلف ضرر الجفاف عن ضرر الصقيع فى أن الأول يمكن مقاومته بأحدى حالتين وهما التلافى avoidance أو التحمل tolerance . ففى حالة النباتات العصارية فأنها تعتبر نباتات مخزنة ومدخرة ومحافظة على الماء بدرجة كبيرة أى أقتصادية الماء water savers وأنها يمكنها المعيشة لمدد طويلة فى ظروف بيئية جافة وذلك بتقليل فقد الماء بدرجة كبيرة جدا أو درجة عظمى. يمكن إنجاز ذلك فى وجود كيوتيكل سميك وغير منفذ للماء بدرجة كبيرة وغلق الثغور لفترة طويلة أثناء النهار ولذلك تقوم هذه النباتات بخطوات وعمليات تحول غذائى معينة خاصة بها. توجد نباتات أخرى تعتبر نباتات مسرفة فى الماء water spenders وهى تتميز بأنها ذات قدرة كبيرة جدا على أمتصاص الماء وذلك بالمقارنة بدرجة فقدها للماء ولذلك فأن المحتوى المائى لهذه النباتات يكون مرتفع بأستمرار. يزداد تركيز الإيثلين فى النباتات التى تعانى من الجفاف.

يعتبر تلافى الجفاف drought avoidance من أهم آليات المحافظة على الحياة أى آليات المعيشة فى مرحلة النمو والأزهار فى النباتات الزهرية. فى حالة مرحلة النمو فى النباتات الغير راقية وأيضا حتى الأجزاء الساكنة من النباتات الراقية مثل البذور وحبوب اللقاح تعتبر حالة تحمل

الجفاف من أهم آليات المعيشة والمحافظة على الحياة. ومما هو جدير بالذكر فأن الأجزاء الخضرية من النباتات الراقية لابد وأن يكون لها درجة معينة أو حتى بسيطة من تحمل الجفاف drought tolerance. ولذلك فأنه توجد ثلاثة حالات من التلافى والتحمل وهى:

نباتات غير متحملة متلافية	1- intolerant avoiders plants
نباتات متحملة متلافية	2- tolerant avoiders plants
نباتات متحملة غير متلافية	1- tolerant nonavoiders plants

وكما سبق القول فأن تحمل الجفاف وتحمل الصقيع لهما نفس الآلية (الميكانيكية) أو يتشابهان فيها. وأحيانا يكونان مرتبطان ببعضهما ومثال ذلك أنه فى منتصف الشتاء فأن النباتات يكون لها درجة كبيرة من تحمل الصقيع وأحيانا يكون فى بعض حالات من هذه النباتات أيضا تحمل للجفاف. وجد أن الحامض الأمينى برولين عند وجوده بتركيز مرتفع نسبياً فى النبات يجعله متحمل للجفاف وغير معروف آلية ذلك.

ضرر الحرارة المرتفعة والمقاومة لها

Heat Injury And Resistance

يمكن للخلايا المجففة فى الهواء الجاف أن تعيش حتى درجة ١٤٠ مئوية كحد أقصى وذلك فى قليل من الحالات ولكن فى الحالات العادية فإن الخلايا الخضرية العادية تموت بين ٤٠ إلى ٥٠ مئوية. تعتبر المقاومة لدرجة الحرارة العالية هى حالة تحمل tolerence كما فى الصقيع. يوجد حالات نادرة خلاف ذلك فى بعض نباتات صحارى الصحارا Sahara desert حيث أنها تعيش بحالة عادية فى درجة ٥٠ درجة مئوية حيث أنها تمتص وتنتح الماء بسرعة جدا فتسبب خفض درجة حرارة النبات ١٠ مئوية عن الجو العادى. عامة يمكن لبعض الطحالب والبكتريا التى تعيش فى الينابيع الحارة أن تتحمل حتى درجة ٦٠ درجة مئوية.

يمكن أن تسبب إرتفاع درجة الحرارة موت أجزاء من النبات ومثال ذلك موت الأفرع الصغيرة فى العنب وحوامل العناقيد عند تعرضها لدرجة حرارة عالية أثناء فصل الصيف وأيضا درجة الحرارة العالية تسبب موت أجزاء من ثمرة الطماطم وينتج عن ذلك عرض مرضى يسمى لسعة الشمس. يمكن مقاومة ذلك بتظليل الثمار بأوراق النبات أو ما يشابه ذلك.

ضغط أو ضرر الملوحة ومقاومته

Salinity Stress And Resistance

زيادة تركيز الملح فى البيئة يسبب ضرر للنبات وقد يسب وجود بقع بنية على أجزاء السويقة أو الساق عند سطح التربة أو تحت السطح وقد يؤدى أيضاً إلى ضعف نمو النبات أو موته. أهم الأملاح فى ذلك الصدد هو كلوريد الصوديوم.

تختلف النباتات فى مدى تحملها للملوحة حيث قد توجد نباتات متحملة للملوحة ويمكن إنتخاب أو تربية نباتات متحملة للملوحة. ولكن حديثاً يمكن عمل ذلك وبكفاءة عالية بإستعمال مزارع الأنسجة ومنها مزارع الخلية. ويتم عمل ذلك كما تم شرحه فى باب مزارع الأنسجة فى حالة تربية نباتات تبغ مقاومة لمرض wildfire فى التبغ، ولكن توضع فى البيئة تركيزات عالية نسبياً من الملح ثم توضع الخلايا على البيئة فالخلايا التى ستنقسم وتكون نمو ستكون متحملة للملوحة ، وهذه الخلايا يمكن منها تكوين نباتات صغيرة متحملة للملوحة. أما الخلايا الغير متحملة للملوحة لن تنقسم ولن تكون نمو. وقد أمكن إستخدام ذلك بعمل بيئات بها تركيز من الملح ١ ٪ وإنتاج سلالات مقاومة من البرسيم الحجازى. وهكذا يمكن إتباع هذه الطريقة فى نباتات أخرى كثيرة. يستخدم فى ذلك عدد كبير من الخلايا أى بلايين من الخلايا لكى نحصل على الخلايا والنموات المتحملة للملوحة حيث أن نسبة هذه الخلايا تكون منخفضة.

وجد أن التركيز العالى نسبياً من الحامض الأمينى برولين يعطى النباتات تحمل للملوحة وغير معروف حتى الآن آلية حدوث ذلك.

قد أمكن إنتاج نباتات كثيرة مقاومة للملوحة ومنها نبات القمح.

ضغط أو ضرر القلوية ومقاومته

Alkalinity Stress And Resistance

إرتفاع نسبة الكالسيوم فى التربة تسبب قلوية وتسبب أضرار للنباتات ويتم إنتاج نباتات متحملة للقلوية بالطرق العادية بالإنتخاب أو التربية بالتهجين وأيضاً بطرق مزارع الأنسجة كما سبق شرحه فى ضرر الملوحة.

ضغط أو ضرر الغمـــــــرومقاومته

Flood Stress And Resistance

رى التربة بغزارة أو سوء الصرف وإرتفاع مستوى الماء الأرضى أو الأمطار الغزيرة أو الفيضانات أو السيول أو تسريب أو رشح الترع وغيرها يمكن أن تسبب للنباتات وللبذور أثناء الإنبات وللبادرات ضرر أو حتى موت وحيث يزداد تركيز غاز الإثيلين فى داخل هذه النباتات. قد أمكن دراسة آلية ذلك الضرر وكيف يمكن للبادرة التغلب عليه وذلك فى حالة بعض النباتات وفيما يلى مثال عن إنبات حبوب الذرة الشامية أثناء الغمر وما يحدث بداخلها بالتفصيل أثناء الغمر.

تم دراسة الجين الخاص بإنتاج إنزيم alcohol dehydrogenase في نبات الذرة الشامية (*Adhl*) . وجد أن هذا الإنزيم فى الذرة يتكون فى بعض الأعضاء وبعض الخلايا دون الأخرى. وفى بعض الأعضاء ينتج هذا الإنزيم فى الظروف العادية وفى أعضاء أخرى فى نفس النبات لابد وأن ينتج تحت ظروف لا هوائية. حيث يتضح أن هذا الجين تحت تأثير أو متأثر بمجموعة أخرى من الجينات والتى تتأثر بالعوامل الداخلية للنبات والظروف البيئية الخارجية.

The Adhl gene is woven into a complicated net of gene circuits that respond both to internal; developmental cues and to external, enivronmentel stimuli.

تحتاج البذور والبادرات أثناء الإنبات فى الذرة الشامية هذا الإنزيم عندما تكون مغطاة بالماء أثناء الإنبات. وعندما تزيد فترة الغمر بالماء لعدة ساعات. عندما تتعرض البادرة لبيئة غير هوائية فإن

تخليق البروتين يتوقف. بعد ساعات قليلة فإنه يتم تخليق بروتين هذا الإنزيم وتسعة بروتينات أخرى رئيسية وعشرة بروتينات صغرى. وهذا يعطى الإنطباع أن هذه البروتينات أو حتى بعض منها له دور هام فى تحمل الغمر flood tolerance ويحتاج ذلك إلى إختبارات على مستوى البيولوجيا الجزيئية.

ولعمل هذه الإختبارات لابد من الحصول على طفرات أو أصناف متحملة للغمرmutants or cultivars that are flood - tolerant ثم نفحص وندرس أى الجينات فى هذه الطفرات أو الأصناف هى المسئولة عن التحمل. وقد أمكن بالفعل من مزارع الأنسجة عزل طفرات فى جين *Adh1* . بعض هذه الطفرات غيرت من تعبير هذا الجين أى ثبات تعبير هذا الجين stability of enzyme expression والطفرات الأخرى غيرت من كمية التعبير أى كمية الإنزيم. بعض هذه الطفرات كان تأثيرها محدود فى عضو واحد فقط وبعض الطفرات وضحت تغييرات فى التعبير الكمى لكثير من الأنسجة وأظهرت تغييرات معقدة فى تركيب النبات. بعض هذه الطفرات ناتج عن المعاملة بالأشعاع والبعض الآخر ناتج عن إدخال جزء من دنا فى داخل تركيب الجين العادى وكان ذلك بواسطة الهندسة الوراثية. أمكن دراسة تركيب هذه الجينات فى الطفرات بالتفصيل ومعرفة تتابع القواعد فيها بالهندسة الوراثية. حالتين من الطفرات الناتجة عن إدخال دنا insertion فى الجين سببت إختلال فى الإنزيم السابق وذلك بمنع تخليق بروتين الإنزيم وإنتاج حالة من شكل شاذ grotesque وهو عبارة عن نمو زائد من الأنسجة الوعائية يتميز بوجود أليل سائد يسمى المتعقد knotted ويوجد هذا الأليل على مسافة أقل من ٠,١ وحدة خريطة map unit من الجين *Adh1* .

الباب الثالث والعشرون
تثبيت الأزوت الجوى
Nitrogen Fixation

يعتبر كل من الأزوت والكبريت من العناصر التى تأخذ أى تمتص بواسطة النبات فى صورة غير عضوية ولكنهما سرعان ما يتحولان إلى مركبات عضوية بعد الإمتصاص . وهما تعتبران من العناصر الضرورية التى لها دور هام فى نمو النبات.

يعتبر الأزوت أهم عنصر يأخذ بواسطة النبات من التربة لازم للنمو والتكاثر. وبعد الماء يعتبر الأزوت أهم عنصر يحد ويؤثر على حياة النبات من نمو وتكاثر . وبالرغم من أن الأزوت يوجد فى الجو بتركيز حوالى ٨٠٪ فإنه أكثر أعراض النقص شيوعا على النبات. قبل إستعمال الأزوت الجوى بواسطة النبات فى صورة نيتروجين حر ن٢ لابد أن يؤكسد أولا وعادة يكون فى صورة ن أ٣ أو يختزل أولا ويكون فى صورة أمونيا. أى أن الأزوت الجوى لكى يستعمل بواسطة النبات لابد أولا أن يؤكسد أو يختزل.

كثير من الأزوت الموجود فى التربة وقابل للأستعمال بواسطة النبات يكون فى صورة أزوت عضوى مثل النيتروجين الملتحم بالبروتين أو أحماض أمينية أو أحماض نووية أومركبات أزوتية أخرى. توجد الأمونيا مرتبطة فى التربة فى صورة كاتيون أمونيوم ن يد٤+ أى NH_4^+ مرتبط بحبيبات الطين، بعض النترات توجد فى التربة كثيرا ولكن كثير منها يفقد بالغسيل. يوجد الأزوت بتركيز يتراوح بين ٠,٠١ إلى ٠,٢٥٪ فى التربة.

لفظ تثبيت الأزوت الجوى يعنى أكسدة أو أختزال الأزوت الجوى ولكى يصبح فى صورة قابلة للأستعمال بواسطة النبات أو الكائنات الحية الأخرى. عادة تكون صورة الأزوت القابلة للإستعمال بواسطة النبات هى عادة أنيون نترات ن أ٣ أو كاتيون أمونيوم ن يد٤+ ولكن يمكن أخذ وإستعمال بعض المركبات ذات الجزيئات الصغيرة مثل اليوريا والأحماض الأمينية يمكن أن تأخذ بواسطة النبات وتستعمل بواسطة النبات. من وجهه النظر الصناعية فإن تعريف السماد fertilizer عبارة عن تثبيت للأزوت الجوى على نطاق واسع جدا. وعامة الآن فإنه توجد محاولات لتثبيت الأزوت الجوى بطريقة صناعية وليست عن طريق الإنزيمات وذلك عن طريق إستخدام أملاح عضوية مختزلة reduced organic salts . تثبت الأزوت الجوى بطريقة صناعية

كما فى طريقة هابر Haber process . فى هذه الطريقة يتم إختزال الأزوت الجوى مباشرة إلى أمونيا بواسطة الإيدروجين الجزيئى تحت ضغط عال ودرجة حرارة عالية تبعا للمعادلة الآتية :

$$N_2 + 3H_2 \longrightarrow 2NH_3$$

من ٢٣٧ مليون طن من النيتروجين القابل للأستعمال على سطح الأرض (جدول ٢٨) فإن حوالى ٥٧ مليون طن تنتج صناعيا للتجارة بطريقة هابر وأن ٤٠ مليون من هذه تستخدم فى الزراعة والباقى يستخدم لأغراض صناعية. حوالى ٦٣٪ من ١٤٩ مليون طن نتيجة عمليات طبيعية مثل العواصف الكهربائية والإحتراق combustion .

(جدول ٢٨) : ملخص لعمليات تثبيت الأزوت الجوى

المصـــــدر	تثبيت بالمليون طن كل عام (عام ١٩٧٤)
غير حيوى	٨٨
صناعى	٥٧
إحتراق	٢٠
البـرق	١٠
المحيط	١
حيوى	١٤٩
المجموع	٢٣٧

أهمية التسميد الأزوتى لنمو المحاصيل قدرت بأنها ٢و٥٨ كيلو جرام للفرد فى السنة فى الدول المتقدمة و٦,٦ كيلو جرام للفرد فى السنة للدول النامية وذلك فى سنة ١٩٧٤ .

يتضح من الجدول أن حوالى ١٤٩ مليون طن من ٢٣٧ مليون طن تم تثبيتها عن طريق العمليات الحيوية أى حيويا. جميع الكائنات القادرة على تثبيت الأزوت الجوى هى كائنات حية دقيقة بدائية النواة مثل البكتريا والطحالب الخضراء المزرقة وهذه قد تعيش حرة أو معيشة تعاونية. يوضح الجدول (جدول ٢٩) نوع الكائنات القادرة على تثبيت الأزوت الجوى. حيث أن البكتريا

الحرة المعيشة هوائية أو لا هوائية للأجناس *Azotobacter* و *Clostridium* والبكتريا ذات البناء الضوئى للجنس *Chromatium*. أيضا تثبت البكتريا *Spirillum* و*Klebsiella* وبعض البكتريا الخيطية التابعة للأكيتنوميس actinomycetes الأزوت الجوى. والأخيرة يمكن أن تعيش تعاونيا مع الحشائش الأستوائية tropical grasses. الطحالب الخضراء المزرقة ذات الحوصلة المتباينة heterocyst سواء حرة المعيشة أو التعاونية المعيشة يمكن أن تثبت الأزوت الجوى. أفضل الأمثلة للكائنات الحية الدقيقة التى تعيش تعاونيا مع النبات وتثبت الأزوت الجوى هى البكتريا *Rhizobium* أى بكتريا العقد الجذرية فى النباتات البقولية.

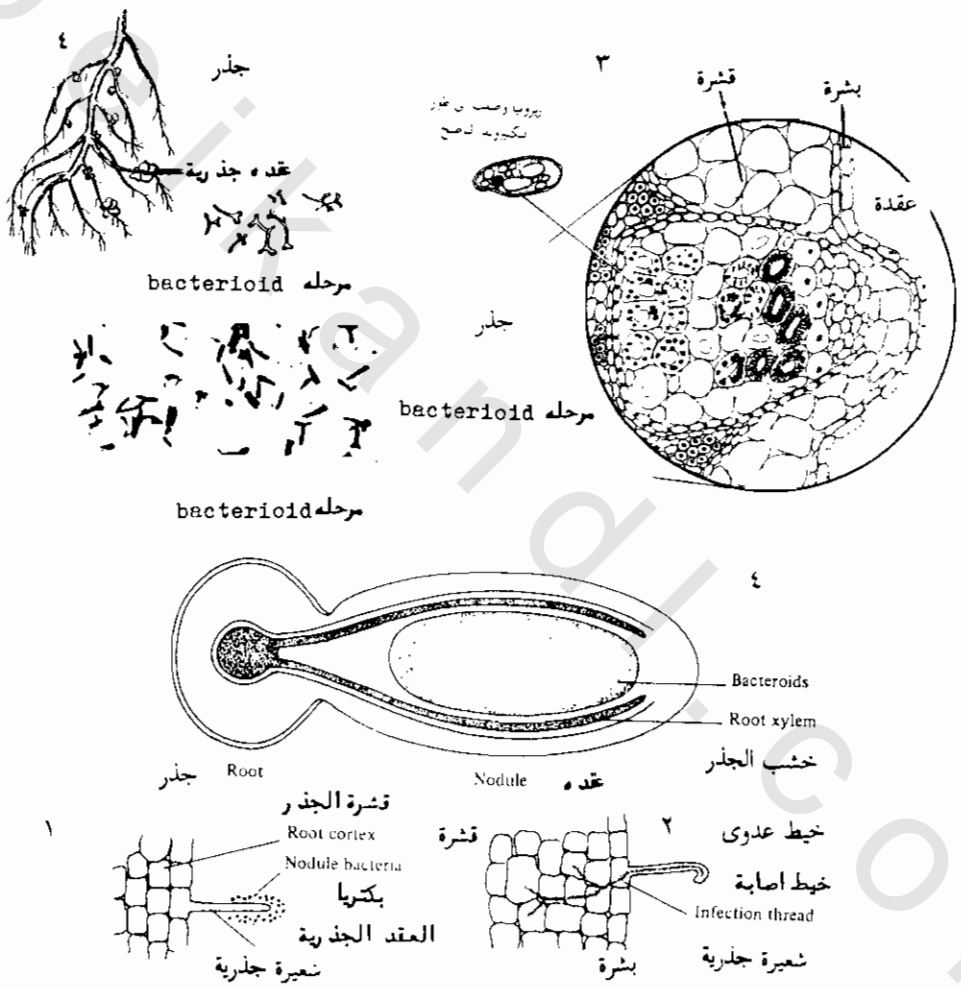
(جدول ٢٩): أمثلة للكائنات الحية المثبتة للنيتروجين الحرة والتعاونية منها

الكائن الدقيق		نوع المعيشة	نوع النبات
البكتريا			
هوائية	*Azotobacter*	غير تعاونية	
لاهوائية	*Clostridium*	غير تعاونية	
ذات بناء ضوئى	*Chromatium*	غير تعاونية	
هوائية	*Rhizobium*	تعاونية	البقوليات
هوائية ولاهوائية	*Actinomycetes*	تعاونية	غير البقوليات
هوائية	*Spirillum*	تعاونية	حشائش أستوائية
إختيارية هوائية	*Klebsiella*	تعاونية	حشائش أستوائية
الطحالب الخضراء المزرقة			
	Nostoc	غير تعاونية	
أجناس أخرى عديدة		تعاونية	النباتات السيكادية (السيكاس) والسرخسيات والآشنات

التثبيت الأزوتى التعاونى (التكافلى) Symbiotic nitrogen fixation :

تعيش البكتريا *Rhizobium* المثبتة للأزوت الجوى تعاونيا أى تكافليا مع جذور البقوليات. تتم تسمية هذه البكتريا تبعا لعوائلها إلى *R. melioti* تعيش مع البرسيم الحجازى و *R. trifoli* تعيش مع البرسيم و *R. phaseoli* مع الفاصوليا و *R. japonicium* مع الفول الصويا.

وقد تم دراسة طريقة إصابة هذه البكتريا للنبات العائل بالتفصيل. حيث أن البكتريا الحرة تنجذب للشعرات الجذرية الصغيرة السن (شكل١٩٧). أثناء عملية الأصابة يحدث إنتاج



(شكل ١٩٧) : خطوات إصابة جذور نبات بقولى بالرايزوبيا

لهرومونات نباتية وأيضا أنزيمات هاضمة وفى هذه الأثناء تحدث عملية إلتواء لقمة الشعرة الجذرية ثم يتم إختراقها بواسطة البكتريا. بعد دخول البكتريا إلى الشعرة الجذرية يتم إنتقالها إلى نسيج قشرة الجذر عن طريق خيط إصابة جيلاتينى القوام mucilaginous infection thread. بعد وصول البكتريا خلايا القشرة يحدث إنقسام لهذه الخلايا وتتكون خلايا متضاعفة polyploid cells والتى يتكون منها فى النهاية العقدية الجذرية. عند وجودها داخل خلايا القشرة تزداد كثيرا فى الحجم وتكون خلايا تسمى أشباه البكتريا bacteroids والتى تغلف فى مجموعها بغشاء. التركيب النهائى والذى يحتوى أشباه البكتريا يكون على علاقة مع الأنسجة الوعائية المحيطة به ويسمى هذا التركيب فى مجموعة بالعقدة الجذرية.

بالرغم من أن العقدة الجذرية تحتوى خلايا بكتيرية مثبتة للأزوت تابعة للجنس *Rhizobium* فى البقوليات فإنه توجد نباتات غير بقولية عليها عقد جذرية تحتوى على كائنات دقيقة مثبتة للأزوت ومثال ذلك نبات *Alnus* والذى يتميز بوجود مجاميع وعناقيد من العقد تتكون بواسطة التفريع المتكرر. ويسمى هذا النوع فى هذا النبات بإسم طراز *Alnus type* أى *Alnus* يوجد طراز *Alnus* فى نباتات أخرى مثل *Coriaria* و *Myrica* وكازوارينا و *Hippophae* و *Elaeagnus* و *Shepherdia* و *Ceanothus* و *Discaria* و *Dryas* و *Purshia* و *Cercocarpus* و *Arctostaphylos*. كثير من هذه العقد على النباتات الغير بقولية تحتوى أكتينوميسس *actinomycetes* تابعة للجنس *Frankia* كمثبت للأزوت الجوى.

ولكن حديثا أتضح أن بعض النباتات الأستوائية وهى بالذات الحشائش الأستوائية tropical grasses مثل *Paspalum* و *Digitaria* والذرة الشامية والذرة الرفيعة تحتوى على بكتريا تكافلية أى تعاونية تعيش مع الجذور ولا تكون عقد جذرية وهذه البكتريا تتبع الأجناس *Azotobacter* و *Spirillum* و *Klebsiella* . يبدو أن هذه البكتريا تعيش فى طبقة مخاطية مع الجذور. ولكن يلاحظ أن كمية تثبيت الأزوت الجوى بهذه الكائنات قليلة عند مقارنتها بالكمية المثبتة بواسطة بكتريا الرايزوبيا فى البقوليات (جدول ٣٠) الأبحاث الحديثة تحاول تنشيط وتعظيم دور هذه البكتريا وخاصة فى النجيليات.

توجد نباتات أخرى تعيش تعاونيا أى تكافليا مع كائنات بدائية النواة مثبتة للأزوت مثل تنوب دوجلاس Douglas fir مع بكتريا الأوراق وبعض السراخس مع الطحالب الخضراء المزرقة. ومن أمثلة الحالة الأخيرة السرخس المائى *Azolla* حيث معه طحلب أخضر مزرق تكافلى تابع للجنس *Anabaena* . وجد أن الأرز يعيش فى تربة غدقة محتوية على *Azolla* مع وجود كميات

صغيرة جدا من الأزوت ويعتقد أن ذلك لوجود معقد مشترك بين *Azolla* و *Anabaena* أى *Anabaena Azolla complex* .

(جدول٣٠) : المقارنة بين تثبيت الأزوت الجوى فى جذور مقطوعة من نباتات مختلفة (بطريقة إختزال الأستيلين)

نوع النبـــات	أختزال الأستيلين نانو مول أستيلين مختزل لكل جرام وزن جاف لكل ساعة
فول الصويا (بقولى)	١١١١٤ ± ١٠١٠
النجيل (نجيلى)	٢٤٤ ± ١٥٧
Paspalum vaginatum (نجيلى)	١٤٤ ± ١١١
Zoysia japonica (نجيلى)	١٣٦ ± ٩٠
Distichlis stricta (نجيلى)	٤٧ ± ٤٥

التثبيت الأزوتى الغير تعاونى (الغير تكافلى) :

Nonsymbiotic nitrogen fixation

حيث أن تثبيت الأزوت الجوى يحتاج إلى طاقة عالية لذلك فإن كثيرا من الكائنات المثبتة للأزوت الجوى تعاونية أى تكافلية. ولكن بالرغم من ذلك فإنه توجد مجموعة أخرى من الكائنات غير تعاونية أى غير تكافلية ومنها البكتريا معتمدة التغذية الحرة المعيشة والبكتريا ذات البناء الضوئى والطحالب الخضراء المزرقة. البكتريا المعتمدة التغذية تحصل على طاقتها من البيئة ولكن فى حالة بكتريا ذات بناء ضوئى تحصل على طاقة مباشرة من عمليات البناء الضوئى مباشرة.

البكتريا حرة المعيشة غير ذاتية التغذية أى معتمدة التغذية تقع فى ثلاثة مجاميع وهى هوائية

إجبارية وهوائية إختيارية وغير هوائية إجبارية. تشمل الهوائية إجبارا أنواع من العائلة azotobacteriaceae وبعض أفراد العائلات pseudomonadaceae وachromobacteriaceae و corynebacteriaceae و mycobacteriaceae . هذه البكتريا غريبة حيث أن الأوكسجين يميل إلى تثبيط عملية تثبيت الأزوت الجوى. ومن البكتريا هوائية إختياريا أنواع من العائلة enterobacteriaceae منها الأجناس *Klebsiella* و *Enterobacter* و *Escherichia intermedia* وبالأضافة إلى ذلك توجد بعض *Bacillus* هوائية إختيارية تثبت الأزوت الجوى. تثبيت الأزوت بهذه البكتريا التى تعيش فى وجود أو غياب الأوكسجين يكون تثبيت الأزوت الجوى يكون بدرجة كبيرة تحت الظروف اللاهوائية أو على الأقل فى وجود ضغوط منخفضة من الأوكسجين. تعتبر بكتريا *Clostridium* هى الوحيدة اللاهوائية إجبارا والمعروفة جيدا أنها تثبت الأزوت الجوى.

البكتريا ذاتية التغذية أى ذات البناء الضوئى هى سالبة لصبغة جرام وتعيش فى بيئة مائية وهى تقع فى ثلاثة مجاميع مختلفة وهى بكتريا الكبريت القرمزية مثل *Chromatium* والبكتريا القرمزية غير الكبريتية *Rhodospirillum* وبكتريا الكبريت الخضراء مثل *Chlorobium* . توجد أدلة كثيرة على أن عملية البناء الضوئى بهذه البكتريا تدخل مباشرة فى عملية تثبيت الأزوت الجوى.

أنواع عديدة من الطحالب الخضراء المزرقة يمكن تثبت الأزوت الجوى ولكن تتميز جميعها بأن لها حوصلة مغايرة أى حوصلة متباينة heterocyst كما فى طحلب نوستوك *Nostoc* . كثير من عملية تثبيت الأزوت تحدث فى الحوصلة المغايرة وذلك لأن الأوكسجين الناتج من الخلايا ذات الأجزاء الخضراء يسبب تثبيط الأنزيم المثبت للأزوت وهو إنزيم نيتروجينيز nitrogenase . وهكذا يمكن أن تكون خلايا الحوصلات المغايرة هى خلايا متخصصة لتثبيت الأزوت الجوى حيث أن تركيز وضغوط الأكسجين منخفضة أثناء عملية تثبيت الأزوت الجوى. من الجدير بالذكر أن البكتريا ذات البناء الضوئى لا ينتج عنها أوكسجين أثناء عملية البناء الضوئى.

آلية تثبيت الأزوت الجوى :

نتيجة تثبيت الأزوت الجوى فى الخلايا الحية هى الأمونيا. أتضح من التحضيرات الخالية من الخلايا الحية cell - free preparations والبروتينات النقية أن أنزيم يسمى نيتروجينيز nitrogenase يقوم بإختزال الأزوت الجوى إلى أمونيا. ولذلك توجد أدلة على أن هذا الأنزيم هو المسئول عن تثبيت الأزوت الجوى. يحتاج الأنزيم لنشاطه إلى ATP وكاتيون المغنسيوم ومصدر للإلكترونات أى أنه مصدر لعملية الإختزال وظروف لاهوائية . ولذلك يمكن توضيح التفاعل كما فى المعادلة الآتية:

$$N_2 + 6\bar{e} + 8\,H^+ + n\,Mg\,ATP \longrightarrow 2NH_4^+ + n\,Mg\,ADP + n\,Pi$$

أما عن آلية تتابع حدوث هذا التفاعل فهو على خطوات كما يلى :

من الأزوت الجزئيى إلى داى إيميد diimide ثم هيدرازن hydrazine ثم أمونيا .

$$N_2 \longrightarrow NH = NH \longrightarrow NH_2 - NH_2 \longrightarrow 2\,NH_3$$

كل خطوة تحتاج إلكترونين من الخطوات السابقة لحدوث عملية الإختزال ولذلك فإن اختزال جزيئ أزوت جوى يحتاج إلى ستة إلكترونات لتكوين جزيئين أمونيا. غير معروف مصدر الإلكترونات فى هذه العملية ولكن كثير من الأدلة تدل على أن مركب فيريدوكسينferredoxin وهو من مركبات الأكسدة والإختزال قد يكون له دور فى هذه العملية، يجب أن يكون وجود هذه المركب فى صورة مختزلة لكى يكون قادر على إعطاء الإلكترونات. على الأقل فإن هذا المركب له دور بالتأكيد فى حالة البكتريا ذات البناء الضوئى والطحالب الخضراء المزرقة حيث أنه يختزل فى عملية البناء الضوئى وبذلك يصبح مصدر للإلكترونات فى عملية إختزال الأزوت إلى أمونيا.

وجد أن غالبية الكائنات القادرة على تثبيت الأزوت بها إنزيم يسمى هيدروجينيز hydrogenase قادر على إختزال البروتون وتكوين إيدروجين جزيئى كما فى المعادلة ويستخدم مركب فيريددوكسين كمختزل

$$2\,H^+ + \text{ferredoxin (red)} \longrightarrow H_2 + \text{ferredoxin (oxid)}$$

مؤكسد مختزل .

وجد أن أنزيم نيتروجينيز فى غياب الأزوت يقوم بنفس التفاعل السابق ولكن فى هذه الحالة يحتاج هذا الأنزيم إلى ATP الذى لا يحتاجه الهيدروجينيز. يحتاج إنزيم النيتروجينيز إلى طاقة

عالية جدا لإختزال الأزوت حيث يحتاج ١٢ جزيئ ATP لإختزال الأزوت. ومن المفارقات فى ذلك أن عملية الإختزال تحتاج إلى طاقة عالية وذلك لا يتأتى إلا فى وجود التنفس الهوائى وأن عملية الإختزال أى تثبيت الأزوت تحتاج ظروف لاهوائية ولكن أمكن حل ذلك وهى أن كثير من كائنات تثبيت الأزوت لاهوائية أو أنها تثبت النيتروجين تحت ظروف لاهوائية وقد أمكن إثبات تكوين ATP فى عملية التنفس اللاهوائى. وفى حالة الطحالب الخضراء المزرقة أغلب الأزوت المثبت يكون فى خلية الحوصلة المغايرة الغير خضراء وحيث أن خلايا الطحلب الأخرى تنتج أكسجين بكمية عالية.

يعتقد من البديهى أن التكافل يخلق حالة فيها يمد النبات البقولى العائل بكتيريا الرايزوبيا بالطاقة. تظهر العقدة الجذرية حمراء عند شقها وحيث يوجد بها بروتين يمكن مقارنته مع myoglobin يسمى leghemoglobin. وهذا المركب الأخير له جاذبية للأوكسجين أكبر من ميوجلوبين وهيموجلوبين. يعتقد أن دور ليهيموجلوبين فى تثبيت الأزوت أنه يرتبط بالأوكسجين بالقرب من أنزيم النيتروجينيز الحساس للأوكسجين وأنه له دور فى مد الخلية والخلايا بالأوكسجين أثناء التنفس الهوائى للحصول على طاقة عالية. وجد أن خلايا النبات تخلق الجلوبين globin الخاص باليهيموجلوبين أما غالبية جزء الهيم heme فهو ينتج بواسطة البكتيريويدات أى أشباه البكتريا bacteroids. تعتبر صفة تخليق الجلوبين صفة وراثية خاصة بالنبات العائل وليست بكتريا الرايزوبيا وأثناء عملية التكافل يتكون جزيئ الهيم ثم يتم تجميع جزيئ الليهيموجلوبين خارج البكتيريويدات أى أشباه البكتريا.

يعتبر إنزيم النيتروجينيز إنزيم مركب يتكون من جزئين رئيسيين. الجزء الأول component I يحتوى الموليبدنم والحديد ويسمى موليبدنم حديد بروتين Mo - Fe protein . ويختلف حجمه تبعا للنوع حيث أن له وزن جزيئى حوالى مائة ألف إلى ثلاثمائة ألف و ١٥ إلى ٢٠ ذرة حديد وإلى ٢ ذرة موليبدنم. يتكون جزء موليبدنم حديد بروتين من أربعة تحت وحدات subunits لهما نوعين مختلفين. الجزء الثانى component II يتكون من حديد فقط ويسمى بروتين حديد- Fer protein وهو صغير عن السابق ووزنه الجزيئى يتراوح بين خمسون ألف إلى سبعون ألف ويحتوى أربعة ذرات حديد. الجزء الثانى له تحت وحدتين subunits متماثلتين تماما ويحتاج ATP يعتقد أن هذا الأنزيم يتركب من وحدتين بروتين حديد لكل وحدة موليبدنم حديد بروتين. أيا من الجزء الأول أو الجزء الثانى لايظهر نشاط أنزيم النيتروجينيز على حدة بل لابد أن يتحدا معا بالتركيب السابق ليظهر الأنزيم نشاطه.

بالتركيب السابق ليظهر الأنزيم نشاطه.

يقوم إنزيم النيتروجينيز بتفاعلات أخرى كثيرة خلاف التفاعل السابق وهى كما يلى فى المعادلات الآتية:

$$N_2O \longrightarrow N_2 + H_2O$$

$$N_3^- \longrightarrow N_2 + NH_3$$

$$2H^+ \longrightarrow H_2$$

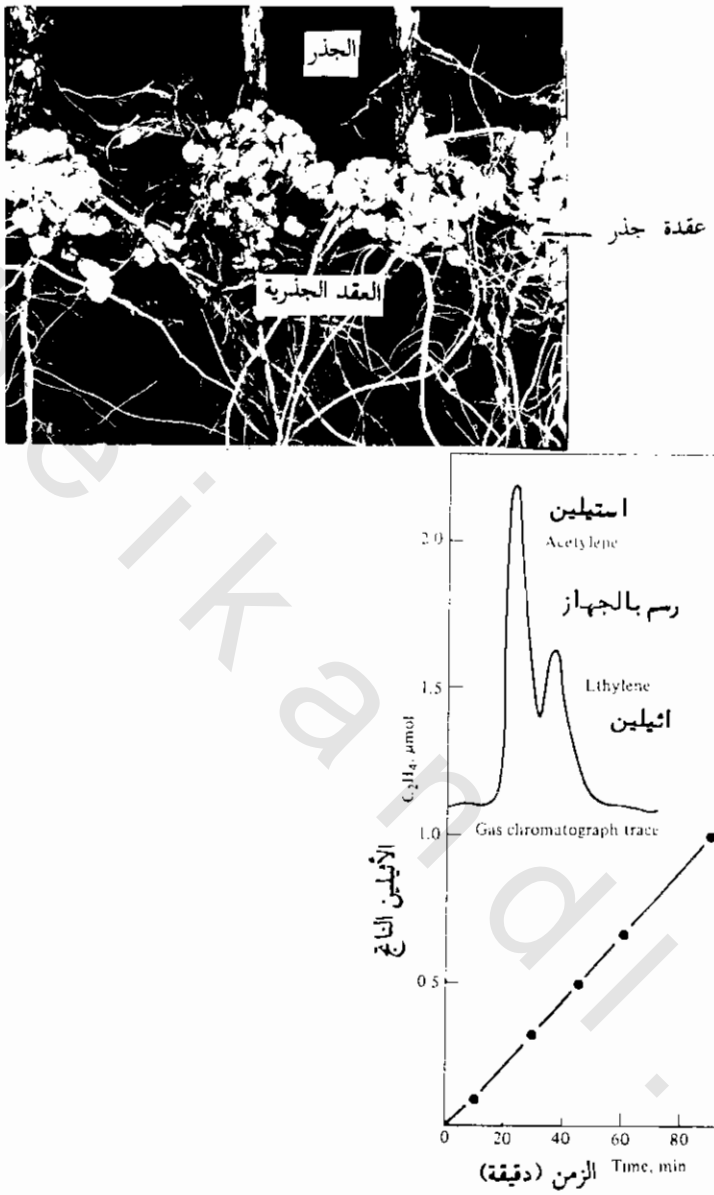
$$C_2H_2 \longrightarrow C_2H_4$$

التفاعل الرابع وهو تحويل أى إختزال الأستيلين إلى أثيلين يعتبر الأساس فى تقدير كفاءة عملية تثبيت الأزوت الجوى أى درجة نشاط هذه العملية وسرعة حدوثها . وتعتبر هذه الطريقة حاليا أفضل الطرق فى هذا المجال. تقدير مباشر لتحويل الأزوت ن٢ إلى نوشادر ن يد٣ يمكن عمله بواسطة أزوت مشع ن١٥ ولكن هذه صعبة ومملة ومتعبة ومكلفة. التقدير بواسطة تحويل الأستيلين إلى أثيلين سريع ومناسب ومريح وسريع بجهاز التحليل الكروماتوجرافى الغازىgas chromatograpy. يوضح الرسم البيانى لجهاز الكروماتوجراف الغازى (شكل ١٩٨) عملية تحول الأستيلين إلى إيثيلين أى تكوين الأثيلين من الأستيلين فى عقد جذرية فى نبات بقولى. يبدأ الشكل ببداية التجربة وكلما قلت المساحة أسفل القمة فى منحنى الأستيلين أو زادت المساحة أسفل قمة الأثيلين كان ذلك دليل أى مؤشر على حدوث عملية تثبيت الأزوت.

حيث أن إختزال الأستيلين إلى أثيلين يحتاج إلى إلكترونين كما فى المعادلة

$$HC \equiv CH + 2e^- + 2H^+ \longrightarrow H_2C = CH_2$$

وأن إختزال الأزوت إلى NH_3 يحتاج ستة ألكترونات أى ثلث سرعة أختزال الأستلين ولذلك سيكون ذلك تقدير مناسب لسرعة وكفاءة عملية تثبيت الأزوت. وحيث أنه يوجد تنافس بين الأزوت الجوى ن٢ فى إختبار إختزال الأستيلين فإن وجود أنشطة مختزلة أخرى مثل إنتاج الإيدروجين ولذلك فإن نسبة التحويل ١ إلى ٣ تكون تقديرية فقط.



(شكل ١٩٨) : إنتاج الإثيلين من الأستيلين فى عقد جذرية لنبات بقولى على هيئة علاقة خط مستقيم.

تكوين الأيثيلين من الأستيلين مساحة مثلث القمة مقدار لتركيز أى كمية الأثيلين والأستيلين . وكلم زادت المساحة كلما زاد التركيز. معنى ذلك أنه يوجد نشاط نتيجة لتكوين الإثيلين

أهمية الهندسة الوراثية فى تثبيت الأزوت الجوى :

لأهمية الأزوت فى الزراعة فإنه يوجد إهتمام بدراسة وراثة تثبيت الأزوت الجوى. حديثا نسبيا تجارب ستريشر Streicher وفالنتين Valentine عام ١٩٧٣ وضحت إمكانية نقل دناً الخاص بجينات تثبيت الأزوت والتى تسمى *nif* أى nitrogen fixation أى جينات نف *nif* genes . من سلالة نف موجبة إلى سلالة نف سالبة فى بكتريا *Klebsielle* أى من nif^{+} إلى nif^{-} أى نف$^{+}$ إلى نف$^{-}$. وحديثا ونتيجة لتطور الهندسة الوراثية والبيولوجيا الجزيئية فإنه أمكن عمل عملية النقل من بكتريا إلى أخرى بسهولة بواسطة transformation أو transduction أو التزاوج. وحديثا أيضا أمكن وجود إمكانية لنقل جينات نف (كسر النون فى النطق) إلى النباتات العادية أى الزهرية. ولكن عند إدخال جينات نف إلى النبات فإنه سيبقى مشكلة وهى كيفية عمل هذه الجينات الدخيلة على النبات فى العمل فى وئام harmony مع جينات النبات وبحيث تظهر تأثيرها وذلك هام جدا حيث أن هذه النباتات المحولة transgenic plants (ضم الميم وشد فتحة على الحاء وفتحة على الواو واللام) ستكون هامة جدا حيث سيكون لها كفاءة عالية جدا فى تثبيت الأزوت الجوى ذاتيا وبذلك توفير هائل فى كميات السماد الأزوتى.

الحقيقة أنه معروف القليل نسبيا عن كيفية تنظيم عمل إنزيم النيتروجينيز regulation of nitrogenase وخاصة أن تكوين الأمونيا يثبط تخليق هذا الإنزيم. يبدو أن تأثير الأمونيا غير مباشر وهى تعمل عن طريقة إنزيم glutamine synthetase وحيث أن هذا الإنزيم ينتج الجلوتامين من الأمونيا وحامض الجلوتاميك. من الواضح أن الأمونيا يغير من إنزيم glutamine synthetase إلى شكل أو حالة أو نوع أو طراز آخر يعمل على جينات نف مانعا عملية النسخ وتكوين وتخليق إنزيم النيتروجينيز.

عند تثبيت الأزوت الجوى فى صورة أمونيا أو أمتصاص الأمونيا بواسطة النبات فإنه يتحول إلى أزوت عضوى داخل النبات فى عمليات مختلفة تعرف بتمثيل الأمونيا ammonia assimilation .

الباب الرابع والعشرون
الهندسة الوراثية وفسيولوجيا النبات

Genetic Engineering and Plant Physiology

يوجد للهندسة الوراثية الآن دور حيوى فى جميع علوم الحياة biology ويوجد دور للهندسة الوراثية فى فسيولوجيا النبات فى بعض الحالات وسنختار مثالين على سبيل المثال لا للحصر ، وهما أولاً: أهمية الهندسة الوراثية فى إثبات آلية حدوث مرض التدرن التاجى فى العنب والورد والتفاح وغيرهما من العوائل ويتسبب هذا المرض عن البكتيريا *Agrobacterium tumefaciens* وأيضاً فى إثبات آلية حدوث مرض تعقد الزيتون والذى يتسبب عن البكتريا *Pseudomonas savastanoi* وكلا المرضين يسببان تكون أورام على النبات أى عقد أى تدرنات فى المرض الأول تكون التدرنات فى منطقة التاج وفى المرض الثانى تكون التدرنات على الأفرع والسيقان والجذور. ثانيا: دور الهندسة الوراثية فى تثبيت الأزوت الجوى.

أولاً : مرض التدرن التاجى ومرض تعقد الزيتون

بالرغم من أن هذين المرضين ينشأن عن جنسين مختلفين من البكتريا وهما *Agrobacterium* و *Pseudomonas* إلا أن الهندسة الوراثية قد أثبتت عن طريق فسيولوجيا النبات أن هذين الجنسين قد كانا منذ أجيال جيولوجية سحيقة جنس واحد أو أنهما من أصل واحد أى جد سحيق واحد لهذين الجنسين ثم تميزا بعد ذلك بمرور العصور والأزمنة والأحقاب الجيولوجية إلى جنسين مختلفين حاليين.

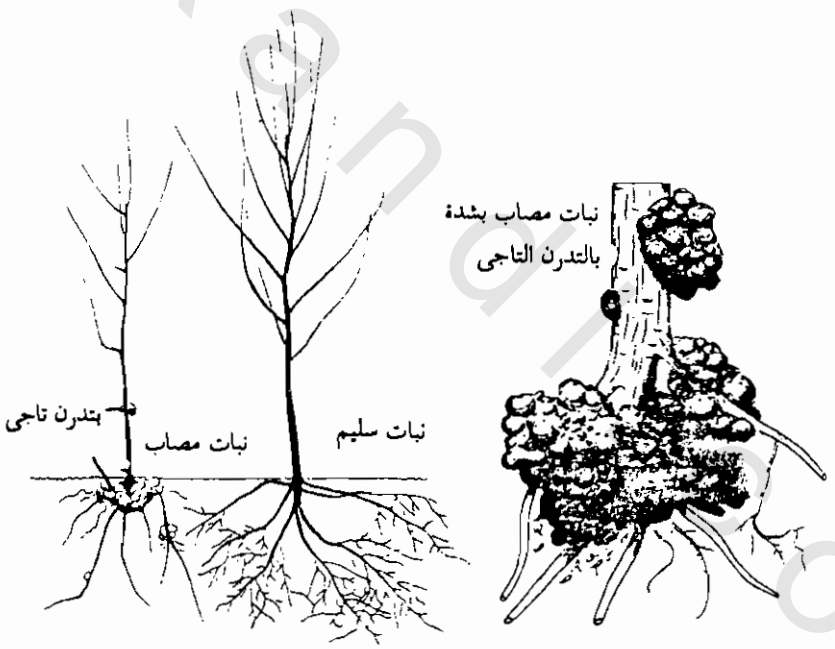
تعتبر البكتريا *Agrobacterium tumefaciens* من أهم الكائنات الحية المستخدمة فى دراسة الهورمونات النباتية حيث أمكن إثبات وجود مناطق معينة على المادة النووية تتحكم فى إنتاج بعض الهرمونات النباتية.

نبذة عن البكتريا *Agrobacterium tumefaciens*

تسبب هذه البكتريا مرض هام فى النبات وهو التدرن التاجى crown gall ينتشر هذا المرض فى جميع أنحاء العالم. تصيب البكتريا عوائل خشبية وعشبية كثيرة تشمل مائة وأربعون جنس تتبع ستون عائلة. توجد على وجه الخصوص على التفاح والفاكهة ذات النواة الحجرية والعنب وعباد الشمس.

يتميز المرض بتكوين تدرنات أى أورام ذات أشكال وأحجام مختلفة وتتكون عادة تحت سطح التربة مباشرة وهى الجزء من ساق النبات الذى يعرف بالتاج ومنه أشتق أسم المرض. يمكن أن تظهر أعراض المرض على الجذور الرئيسية. يقل محصول النبات المصاب وقد يموت. يشابه المرض سرطان الأنسان والحيوان ولذلك فأن كيفية حدوثه تمت دراستها بالتفصيل ولكن أيضاً توجد إختلافات جوهرية فى الحالتين (شكل١٩٩).

حديثاً ونتيجة للدراسات المكثفة على هذه البكتريا وهذا المرض. فقد أمكن إثبات أن البكتريا تغير فى تركيب أى تحور المادة الوراثية لخلايا النبات العائل حيث أنه يوجد جزء من بلازميد هذه البكتريا ويعرف هذا البلازميد بإسم Ti Plasmid DNA ويعرف هذا الجزء بإسم T-DNA ويمكن لهذا الجزء أن ينتقل ويلتحم فى DNA الخلية ويصبح جزء من المادة الوراثية للخلية ويمكن أن يعبر express عن وظيفته أو وظائفه بكفاءة عالية فى خلية النبات. ولذلك فإنه من الممكن إستخلاص البلازميد بعد إدخال جينات جديدة إليه من نبات الفاصوليا. يتم إلتحام هذه الجينات أى أجزاء من DNA الفاصوليا مع البلازميد فى خلايا البكتريا *A. tumefaciens* ثم

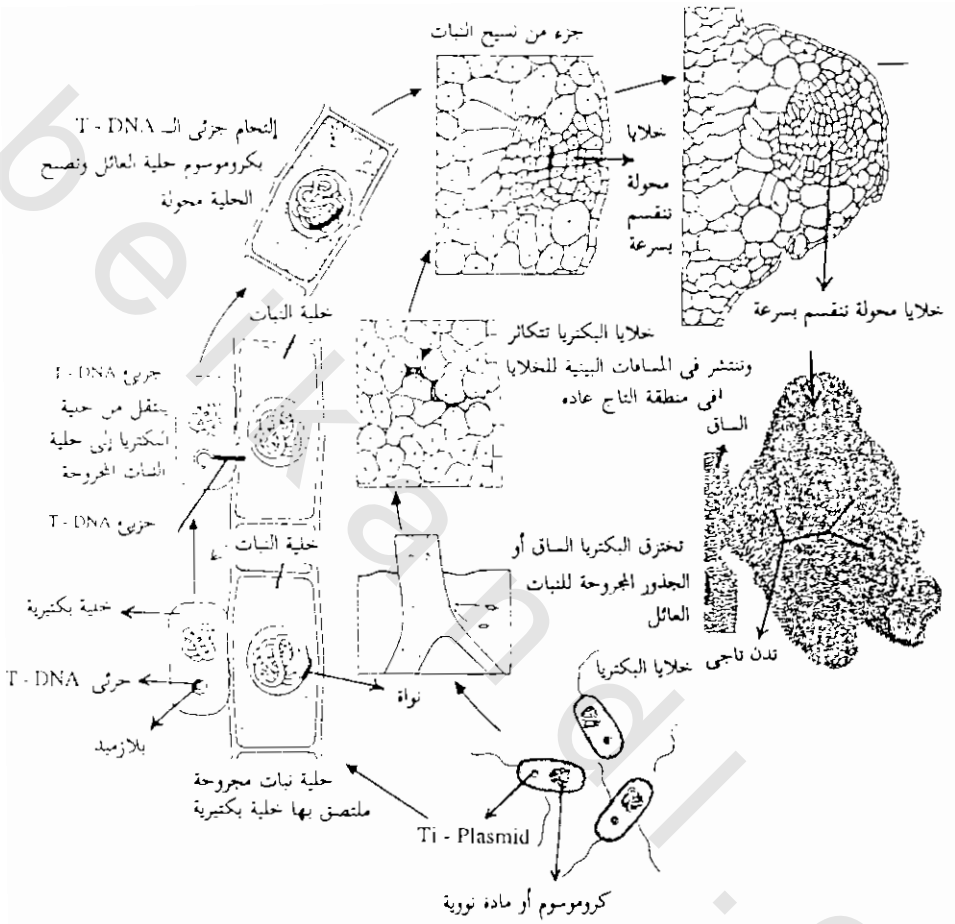


(شكل ١٩٩) : أعراض مرض مرض التدرن التاجى .

يتم عمل تلقيح بهذه البكتريا فى نبات آخر مثل عباد الشمس وبذلك يمكن أن تنتقل جينات الفاصوليا إلى كروموسومات عباد الشمس وتصبح جزء من المادة الوراثية لنبات عباد الشمس. تستعمل هذه الطريقة بكثرة فى نقل جينات من نبات إلى آخر عن طريق هذه البكتريا ويعتبرDNA عباد الشمس المحتوى على جينات من الفاصوليا أنه recombinant DNA. حديثاً يمكن تلقيح بروتوبلاست النبات العائل مباشرة بواسطة بلازميدات عادية أو مهندسة وراثياً وذلك فى عدم وجود البكتريا. يمكن الآن إزالة أجزاء من البلازميد المسئول عن تكوين الأورام فى النبات وتظل الأجزاء الأخرى من البلازميد فعالة وقادرة على إظهار تأثيرها ولذلك فأنه يحدث تأثير عاد لهذه البلازميدات إلا أن خلايا البكتريا تكون غير قادرة على أنتاج أورام فى النبات. تعتبر هذه البكتريا مهندس وراثة طبيعى natural genetic engineer قادر على تحوير المادة الوراثية للنبات العائل وذلك بإدخال جزء من المادة الوراثية لهذه البكتريا إلى كروموسومات النبات العائل. والآن تستخدم هذه البكتريا على نطاق واسع لنقل جميع أنواع الجينات بين نباتات مختلفة متقاربة ومتباعدة وراثيا related and unrelated plants وأيضاً بين كائنات حية متباعدة بين الحشرات أو الفيروسات والنبات أى أنه يمكن نقل صفة من حشرة معينة إلى النبات عن طريق هذه البكتريا (شكل ٢٠٠).

الأعراض المرضية لهذه البكتيريا على النبات :

تظهر أورام صغيرة على الساق أو الجذور بالقرب من سطح التربة فى البداية، وفى الأطوار الأولى تكون الأورام تقريباً كروية الشكل بيضاء أو لحمية اللون وطرية. وحيث أنه لكى تحدث الأصابة لابد من وجود جروح أى أن التدرن أو الورم ينتج فى منطقة الجرح فإنه فى البداية لا يمكن تمييزه عن نسيج الكالس callus ولكن سرعة تكوين الورم تكون أكثر بكثير من سرعة تكوين الكالس. يكبر التدرن فى الحجم ويصبح سطحه ملتو ومتعرج. فى النهاية تصبح الأنسجة الخارجية للتدرن بنية سوداء أو سوداء نتيجة لموت وتحلل الأنسجة السطحية للورم. أحياناً لا يوجد خط فاصل واضح بين نسيج الورم وأنسجة النبات حيث يظهر الورم نتيجة لإنتفاخ غير منتظم الشكل فى الأنسجة ويحيط بالساق أو الجذر. عادة يكون الأنتفاخ خارجى وملاصق للجذر أو الساق عن طريق عنق ضيق من الأنسجة . وأحياناً يكون الورم أسفنجى القوام ويمكن أن ينفصل بسهولة عن الساق أو الجذر أو يتحلل أو ينفصل إلى أجزاء تسقط أو تتحلل. أحياناً أخرى يصبح الورم خشبى ويصبح درنى الشكل ويصل قطره إلى ٣٠ سم أو أكثر. بعض الأورام يمكن أن تتعفن



(شكل ٢٠٠) : دورة حياة البكتريا المسببة لمرض التدرن التاجى.

جزئياً أو كلياً ويبدأ العفن من السطح ويتجه إلى داخل التدرن وذلك فى الخريف أو الشتاء ويتكون مرة أخرى فى نفس المكان فى الموسم التالى فى الربيع أو الصيف أى فى موسم النمو. أحياناً تتعفن أجزاء من الورم أو التدرن وتتحلل وتتكون أورام أخرى على الأجزاء المتبقية من الورم.

تتكون الأورام على الجذور والسيقان عادة عند سطح التربة ولكنها قد تتكون على بعد قد يصل متر ونصف من منطقة التاج للنبات وذلك فى بعض النباتات الزاحفة أو العشبية وقد تتكون على أفرع الأشجار أو بتلات الأزهار أو عروق الأوراق. عادة يكون ورم أو تدرن واحد فقط ولكن يمكن أن يزيد ويصبح عديد من الأورام متصلة على الجذر أو الساق أو كليهما على الفروع.

قد لا يؤثر المرض تأثير ضار واضح على النبات ولكن قد يسبب قصر النبات وقد ينتج أوراق صغيرة ذات لون أخضر باهت ويكون النبات قابل للتأثر بالظروف البيئية غير الملائمة والتى تؤثر على نموه وإنتاجيته مثل ضرر الشتاء winter injury.

صفات البكتريا :

عصوية الشكل ذات عدد قليل من الأسواط محيطى peritrichous يوجد بداخل خلايا البكتريا للسلالات الممرضة بلازميد أو أكثر. يتكون البلازميد من DNA ثنائى الشريط أو الخيط، حلقى الشكل ووزنه الجزيئى يتراوح بين مائة إلى مائة وأربعون مليون دالتون. يحمل أحد هذه البلازميدات جينات خاصة بتكوين التدرن أى الأورام ويسمى Ti plasmid وهى إختصار لكلمتين وهما منتج الأورام tumor-inducing. خلو البكتريا من البلازميد Ti يجعلها غير ممرضة للنبات. كما أن المعاملة الحرارية للخلايا البكتيرية المحتوية على بلازميد Ti تفقدها هذا البلازميد ويصبح غير فعال وتصبح البكتريا غير ممرضة للنبات أى تفقد القدرة على إصابة النبات. يحمل البلازميدTi الجينات التى تحدد نوع العوائل النباتية التى يمكن أن تصيبها الخلايا البكتيرية الحاملة لهذا البلازميد وأيضاً تحدد نوع الأصابة على النبات العائل حيث أنه توجد أنواع وحالات مختلفة من الأصابة سبق ذكرها وأهم خاصية لهذه السلالات من البكتريا أنها قادرة على نقل جزء من DNA هذا البلازميد بسرعة وبكفاءة عالية إلى المادة الوراثية لخلايا النبات ولذلك تتحول خلايا النبات العادية إلى خلايا أورام ينتج عنها التدرن وذلك فى فترة وجيزة. عندما يكتمل تحول بعض خلايا النبات العادية إلى خلايا نشطة فى عمل الأورام فإن هذه الخلايا الأخيرة تنقسم وتنمو بطريقة غير طبيعية لتزيد أو تكون الأورام ويكون ذلك حتى فى عدم وجود البكتريا حيث يصبح الأنقسام غير مرتبط بالبكتريا.

عند نقل جزء من هذه الأورام والذى يحتوى على خلايا نشطة فى الأنقسام إلى بيئة مغذية وقد تكون بيئة سائلة أو بيئة آجار فإن هذه الخلايا تكون نشطة فى الأنقسام فى عدم وجود هورمونات معينة تحتاجها الخلايا العادية على نفس هذه البيئة لكى تصبح قادرة على الأنقسام. أى أن الخلايا العادية تحتاج إلى وجود هورمونات معينة فى البيئة لكى تنقسم ومن هذه الهورمونات إندول حماض الخليك ولكن خلايا التدرن لا تحتاج إلى هذه الهورمونات على نفس البيئة. تخلق خلايا النبات المكونة للورم أى المحتوية على جزء من DNA بلازميد Ti مركبات كيماوية خاصة تسمى opines والتى يمكن أن تستعمل فقط بواسطة البكتريا المحتوية على بلازميد Ti مناسب بينما الخلايا العادية غير قادرة على تخليق هذه المركبات وحتى أستعمالها. وهذه حالة طفيل وراثى genetic parasite حيث أن جزء من DNA بلازميد البكتريا ينتقل إلى المادة الوراثية لخلية النبات العائل وبذلك ينبه ويشجع الخلايا على تكوين مركبات معينة لازمة للبكتريا وغير لازمة لخلايا النبات العائل ولا يكونها أصلاً أى أنه يحدث تغيير فى عمليات التحول الغذائى فى خلايا النبات لصالح البكتريا وحيث تستفيد البكتريا فى غذائها من هذه المركبات.

حدوث المرض :

تعيش البكتريا فى الشتاء فى التربة وحيث يمكنها أن تعيش كذلك لعدة سنوات ويكون نوع المعيشة رمية. عند نمو النبات العائل فى هذه التربة الملوثة بالبكتريا فإنها تخترق الجذور أو السيقان بالقرب من سطح التربة ولابد من وجود جروح حديثة نسبياً لكى تحدث عملية الأختراق وبالتالى إصابة النبات. تتكون هذه الجروح نتيجة للعمليات الزراعية والتطعيم والحشرات إلخ. توجد البكتريا فى بداية الإصابة فى المسافات البينية بين خلايا النبات وتنشط الخلايا المحيطة بها لكى تنقسم. يتكون نتيجة لذلك حلقات من الخلايا التى لها قدرة فائقة على الأنقسام بالمقارنة بالخلايا العادية وتظهر هذه الحلقات من الخلايا فى نسيج القشرة أو الكمبيوم تبعاً لدرجة عمق الجروح. تحتوى هذه الخلايا على نواه أو أكثر. تنقسم هذه الخلايا بسرعة فائقة تسمى هذه الحالة hyperplasia وتكون خلايا غير متشكلة وغير متميزة فى تركيبها التشريحى وبعد حوالى عشرة أيام إلى أسبوعين بعد التلقيح يظهر الورم ويمكن رؤيته بالعين المجردة. أمكن للمؤلف عدوى نباتات صغيرة من عباد الشمس وبدء ظهور الورم بعد أربعة أيام. حيث أن الأنقسام السريع العشوائى للخلايا وأيضاً كبر حجم الخلايا بطريقة غير منتظمة فإن التدرن أو الورم يزداد فى الحجم تدريجياً ويكون تدرن صغير. عادة تكون البكتريا غير موجودة فى مركز التدرن أى أن هذا الجزء من الأنسجة خال من خلايا

البكتريا إلا أن الطبقة أو الجزء السطحى من التدرن يحتوى على خلايا بكتيرية فى المسافات البينية للخلايا. فى هذه المرحلة تتميز بعض خلايا التدرن إلى أوعية خشبية وقصيبات ولكنها تكون غير متصلة بنسيج الخشب للنبات أو يكون إتصالها فى مناطق قليلة محدودة بنسيج الخشب للنبات. عند كبر الورم فى الحجم فإنه يضغط على الأنسجة المحيطة به وأيضاً الأنسجة أسفله والتى تسبب سحق وتمزق لهذه الأنسجة فى النبات العائل. قد يحدث سحق لأوعية الخشب بواسطة التدرن وقد يسبب ذلك ضعف إنسياب الماء إلى أعلى فى الأوعية الخشبية وبذلك يقل إنسياب الماء إلى المجموع الخضرى قد يصل ذلك إلى ٢٠ ٪ فقط من الماء المنساب إلى المجموع الخضرى فى الحالة العادية.

لا تغطى التدرنات الملساء الصغيرة بنسيج البشرة ولذلك فإنها تهاجم بالحشرات أو الكائنات الحية الدقيقة الرمية. هذه الكائنات الأخيرة تسبب تلون الجزء السطحى من الورم البنى أو الأسود كما قد تسبب تحلله. تحلل أو تمزق الجزء السطحى من الورم يسبب تحرر البكتريا وسقوطها فى التربة والتى قد تحمل بمياه الرى أو الأمطار لتصيب نباتات جديدة.

عند كبر الأورام تصبح أحياناً خشبية وصلبة. تكوين الحزم الوعائية الغير كامل والغير مرتب فى الورم يكون غير فعال فى تأدية وظيفته ونتيجة لذلك فى بعض الحالات تكون الأورام غير قادرة على الحصول على الماء أو التغذية بدرجة كافية ولذلك يتوقف كبر التدرن فى الحجم ويحدث تحلل لبعض أجزاؤه ويحدث موت لبعض الأجزاء ثم تتحلل وتتلاشى هذه الأجزاء الميتة. فى بعض الحالات يضمر التدرن ولا يظهر تدرن جديد ولكن عادة يتبقى جزء حى من التدرن ويتكون منه أورام أخرى فى نفس الموسم أو فى الموسم التالى .

عند أصابة الأنسجة الغير بالغة والصغيرة السن وأيضاً الأنسجة التى لها درجة كبيرة من الأستطالة فإن يتكون فى منطقة الأصابة ورم إبتدائى primary tumor وقد يتكون أسفل هذا الورم ولكن عادة يتكون أعلاه ورم آخر يسمى بالورم الثانوى أو التدرن الثانوى secondary tumor ويمكن أن يبعد هذا الورم أو التدرن الثانوى عن الورم الإبتدائى لمسافة صغيرة أو متوسطة أو كبيرة حيث يمكن أن يظهر الورم أو التدرن الثانوى على فرع النبات. أحياناً تظهر الأورام الثانوية على ندب الأوراق المتساقطة أو فى مكان الجروح الناتجة عن عوامل مختلفة أو حتى على أجزاء من الساق غير مجروحة ظاهرياً أو على أعناق الأوراق وعلى العروق الوسطية أو العروق الكبيرة للأوراق. تبعد هذه الأوراق المصابة عن الورم أو التدرن الإبتدائى عدة سلاميات. بداية تكوين التدرن الثانوى تكون من نسيج خشب الحزم الوعائية. وهذه الأورام أو التدرنات الثانوية تكون دائماً خالية من

البكتريا المسببة للمرض. حيث أنه عند قطع هذه الأورام وتعقيمها ووضعها على بيئة مناسبة فإنه لم يمكن عزل هذه البكتريا وذلك دليل على أن هذه الأورام الثانوية خالية من البكتريا. عند أخذ جزء من الورم أو التدرن الثانوى وتطعيمه على نبات سليم فإنه يسبب تكون أورام على النبات السليم وتكون هذه الأورام خالية من البكتريا أيضاً ولكنها تشبه الأورام الأبتدائية فى شكلها ومظهرها وتركيبها.

يثبت ذلك أن البكتريا لها أهمية كبيرة فى بداية المرض فقط حيث أنها تسبب تأثير مهيج للخلايا والأنسجة irritant effect فى النبات المصاب. وبعد حدوث الإضطراب والهياج فى الخلايا فإنها لا تحتاج إلى البكتريا لحدوث إنقسام الخلايا الغير منتظم والمسبب لتكوين التدرن حيث أن هذه الخلايا تصبح قادرة ذاتياً على إنتاج العامل المؤثر والذى يحدث هياج للخلايا لتصبح قادرة على الأنقسام بسرعة فائقة وبطريقة غير منتظمة وأيضاً بطريقة غير متحكم فيها uncontrolled ولذلك فإن البكتريا لها أهميتها فقط فى بداية حدوث الورم ولكن بعد ذلك يمكن للخلايا المكونة للورم أن تسبب هياج خلايا أخرى وأنقسامها إنقسام زائد فى عدم وجود البكتريا. بالرغم من وجود دراسات مكثفة لمعرفة طبيعة المسبب لهياج irritant خلايا النبات وميكانيكية تحول الخلايا العادية إلى خلايا أورام فإن المعلومات فى هذين الموضوعين لازالت غير متكاملة وغير حاسمة. عامة فإن كمية كبيرة من هذه المعلومات قد عرفت خلال العشر سنوات الماضية وهى أن خلايا البكتريا للسلالات الممرضة للنبات تحمل بلازميد من نوع معين يسمى بلازميد Ti وأن عدم وجود هذا البلازميد يفقد البكتريا قدرتها على أصابة النبات ولابد أن تكون الأصابة بالقرب من جرح حديث. تدخل هذه البكتريا جزء من البلازميد يسمى T-DNA فى المادة الوراثية لخلايا النبات المصابة بالقرب من الجروح وحيث تصبح خلايا النبات فى هذه المنطقة قابلة لأستقبال هذا الجزء أى T-DNA أى أن خلايا النبات تأخذ أعداد من T-DNA فى هذه المنطقة. ولذلك فإن خلايا النبات فى هذه المنطقة تتحور لكى تصبح قابلة لأستقبال T-DNA وأما عن كيفية هذا التحور وكيفية حدوثه فهو غير معروف. تصبح أجزاء T-DNA ملتحمة بكروموسومات خلايا النبات فى أماكن عديدة. تصبح هذه الخلايا النباتية قادرة على أظهار الصفات الموجودة فى T-DNA وتسمى هذه الخلايا بأنها محولة. هذه الخلايا المحولة transformed تنتج opines والتى تستخدم وتستعمل فقط بواسطة خلايا البكتريا التى تحتوى على بلازميد المحتوى على جزء T-DNA. يزداد تركيز مركبات أخرى فى هذه الخلايا النباتية المحولة ومنها الهورمونات النباتية مثل أندول حامض الخليك وأيضاً بعض السيتوكينينات cytokinins وبعض الأنزيمات.

حتى الان غير معروف كيف يتم زيادة تركيز الهورمونات والأنزيمات وكيفية تخليق opines وما هى علاقتها بالخلايا المحولة وهل يوجد علاقة بين هذه التغيرات وبعضها أو لا توجد بالمرة وما هو علاقة ذلك بجزء T-DNA وما هو علاقة ذلك كله بأنقسام وكبر الخلايا المحولة فى النبات والتى ينتج عنها نمو غير محكوم uncontrollable لتكوين الأورام.

مقاومة المرض :

تبدأ مقاومة المرض بالمرور والتفتيش على الأشجار والشجيرات فى المشاتل nursery ورفض المصاب منها وإستبعاده وإبادته. فيمنع زراعة الأشجار والشجيرات القابلة للأصابة فى حقول ذات تربة ملوثة بالبكتريا المسببة للمرض. تزرع الذرة الشامية أو أحد محاصيل الحبوب الأخرى لعدة سنوات متتالية فى الحقول ذات التربة الملوثة بالبكتريا وقبل زراعتها بالشتلات أو الشجيرات القابلة للأصابة. حيث أن البكتريا تخترق النبات عن طريق الجروح الحديثة فيجب الحذر التام والعناية فى عدم تجريح جذور أو ساق النبات أثناء الزراعة. يجب أيضاً مقاومة الحشرات القارضة للجذور مقاومة تامة فى المشاتل لتقليل حدوث الأصابة كلما أمكن ذلك. يجب إستعمال التطعيم بالبراعم budding وعدم إستعمال التطعيم بالقلم أى بعده براعم حيث أن درجة إنتشار مرض التدرن التاجى فى الحالة الأولى أقل بكثير من درجة إنتشاره فى حالة التطعيم بالقلم أى بعده براعم grafting.

يجب شراء وزراعة نباتات خالية من الأصابة. يمكن مقاومة المرض وذلك بكشط التدرن مع مساحة حوله وأسفله ويتم دهان هذا الجزء بواسطة محلول elgetol - methanol ويكون ذلك بواسطة الفرشة. يتكون هذا المحلول من جزء واحد sodium dinitrocresol إلى أربعة أجزاء wood alcohol . يمكن دهان المكان بعجينة بوردو.

يمكن مقاومة المرض بدهان مكان الورم بمخلوط من مركبات هيدروكربونية عطرية aromatic hydrocarbons يباع تجارياً ويكون هذا المخلوط إختيارى التأثير أى أنه يقتل خلايا وأنسجة التدرن دون أن يقتل الخلايا والأنسجة العادية المجاورة ولكن لا يستعمل ذلك عملياً على نطاق واسع.

يمكن عمل مقاومة حيوية لهذا المرض وذلك بنقع البذور أثناء الأنبات أو غمر بادرات المشتل أو الأصول المستعملة كجذور فى معلق من سلالة خاصة من سلالات

البكتريا *Agrobacterium radiobacter* وهى رقم ٨٤ (strain No 84) تضاد هذه السلالة من البكتريا كثير من سلالات البكتريا المسببة لمرض التدرن التاجى وبذلك تقى النبات من الإصابة. يمكن معاملة البذور العادية الغير نابتة بهذه السلالة كما يمكن أيضاً رش وغمر التربة فى مكان النبات بمعلق من خلايا البكتريا لهذه السلالة. يعتقد أن هذه السلالة ٨٤ من البكتريا توجد على سطح العائل وتفرز مركب bacteriocin agrocin . يعتبر هذا المركب مثبط لكثير من السلالات الممرضة للبكتريا المسببة لمرض التدرن التاجى وبذلك تقى النبات من الإصابة ومن حدوث التدرن، ولكن لسوء الحظ بعض سلالات بكتريا التدرن التاجى الممرضة يمكنها أن تقاوم مركب agrocin 84 ولذلك فإن هذه السلالة البكتيرية فقدت قدرتها على مقاومة المرض فى بعض المناطق.

المتحركات المستعملة فى عزل ونقل الجينات

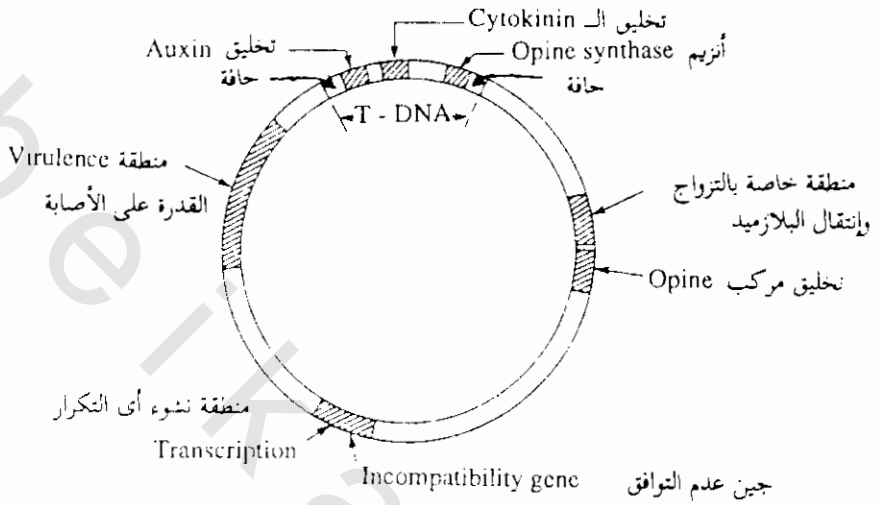
Cloning Vehicles Used For Gene Cloning In Plants

تعتبر vectors أو cloning vehicles كائنات حية دقيقة عادة أو أجزاء منها agent والتى تنقل المادة الوراثية من كائن حى يسمى الواهب donor إلى كائن حى آخر يسمى المستقبل recipient وبحيث أن هذه المادة الوراثية المنقولة يمكن أن تعبر عن نفسها وذلك بأظهار الصفة أو الصفات الخاصة بها فى الكائن المستقبل أو فى الخلية المستقبلة recipient cell ومثال ذلك البلازميدات والفيروسات البكترية أى البكتريوفاج bacteriophage والتى تسمى أيضاً للأختصار بالفاج phage وذلك فى حالة البكتريا وأيضاً الفيروس SV40 لخلايا الحيوان. تعتبر الكوزميدز cosmids أيضاً كذلك وهى عبارة عن نوع خاص من البلازميدات المهندسة وراثياً مشتقة من نوع خاص من الفاج وهو الفاج لامدا bacteriophage lambda وهذه البلازميدات والفاج و SV40 و cosmids تستعمل لأنها cloning vehicles أو vectors للمادة الوراثية المنقولة إلى البكتريا والخميرة والحيوانات. يستعمل البلازميد الخاص بالبكتريا *Agrobacterium tumefaciens* وأيضاً فيروس موازيك أى تبرقش القنبيط وهو عبارة عن DNA ثنائى الشريط DNA double stranded أى ds DNA فى نقل المادة الوراثية إلى النبات. بالإضافة إلى ذلك فإنه توجد فيروسات وحيدة الخيط أو الشريط ss - DNA وتسمى geminiviruses وأيضاً فيروسات RNA وحيدة الشريط أو الخيط single stranded RNA (ss- RNA) وهى فيروس موازيك أى تبرقش التبغ tobacco mosaic virus (TMV) وبعض الفيروسات الأخرى وأيضاً المتنقلات transposons تستعمل فى نقل المادة الوراثية فى النبات. وفيما يلى شرح

لأهم cloning vehicle فى نقل المادة الوراثية فى النبات وهو البلازميد Ti .

بلازميد Ti للبكتريا *Agrobacterium tumefaciens* : يستعمل هذا البلازميد بكثرة فى نقل صفات إلى خلايا النبات كما سبق ذكره فى الجزء السابق. يحتوى هذا البلازميد على عديد من الجينات وقد تم التعرف على بعضها وتحديد وظائفها . يحتوى الجزء من هذا البلازميد المسمى T- DNA على عديد من الجينات منها. الجين الأول والذى يخلق أنزيمopine synthetase والذى يقوم بتخليق opines وهى مركبات تنتج فقط بواسطة خلايا النبات العائل المحولة transformed بواسطة هذه البكتريا. هذه المركبات وهى opines يمكن أن تستخدم كمصدر للكربون والأزوت بواسطة خلايا البكتريا التى تحتوى على بلازميد Ti . خلايا البكتريا الخالية من بلازميد Ti غير قادرة على أستعمال opines فى التغذية كمصدر للكربون والأزوت. كما أن خلايا البكتريا يجب أن تحتوى على جين خاص بتخليق opines. الجين الثانى أو مجموعة أخرى من الجينات تتحكم فى تخليق السيتوكينينات. حيث أن تثبيط تكوين السيتوكينينات فى النبات ينتج عنه تكوين أورام الجذور. الجين الثالث أو مجموعة من الجينات والتى تتحكم فى تخليق الأوكسينات. حيث أن تثبيط تكوين إندول حامض الخليك فى النبات ينتج عنه تكوين أورام الساق. الجين الرابع أو مجموعة من الجينات وهى عبارة عن حافتى الجزء T-DNA من الناحية اليمنى والناحية اليسرى وتتكون كل من الحافة اليمنى والحافة اليسرى من ٢٥ زوج من القواعد النووية وهى التى تتحكم فى عملية نقل جزء من T-DNA من البلازميد إلى المادة الوراثية لخلية النبات العائل حيث وجد أن إزالة ٢٥ زوج من القواعد النووية أى الحافة اليمنى لجزئى T-DNA من البلازميد منع إنتقال هذا الجزء إلى المادة الوراثية لخلية النبات العائل وأيضاً تؤثر على قدرة البكتريا على الإصابة وتصبح غير فعالة فى إصابة النبات. تتأثر هاتين الحالتين وهما إنتقال جزيئ T-DNA إلى خلايا النبات العائل وقدرة الطفيل أى البكتريا على الإصابة virulence بجزء آخر من البلازميد فى مكان آخر منه ويسمى هذا الجزء من البلازميد بمنطقة قدرة البكتريا على إصابة النبات أى virulence region وهى بعيدة عن منطقةT-DNA. تتكون المنطقة الأخيرة من عديد من الجينات. توجد جينات أخرى على البلازميد تتحكم فى عمليات حيوية أخرى مثل التزاوج الجنسى بين البكتريا ونقل بلازميد Ti من البكتريا الممرضة إلى البكتريا الغير ممرضة وأيضاً جين أو جينات أخرى تتحكم فى تخليق مركب opine فى خلايا النبات العائل بعد أن تنتقل هذه الجينات من البلازميد Ti إلى كروموسومات النبات العائل. وأيضاً جين أو جينات تتحكم فى عدم التوافق بين بعض البلازميدات وبعض سلالات من بكتريا التدرن التاجى وأيضاً جين أو جينات أخرى تتحكم فى تحديد مكان أصل وبداية إنقسام ونسخ وتضاعف

البلازميد replication , origin of transcription (شكل ٢٠١).



(شكل ٢٠١) : البلازميد Ti وموقع بعض الجينات التى تقوم بعمل بعض الوظائف الهامة.

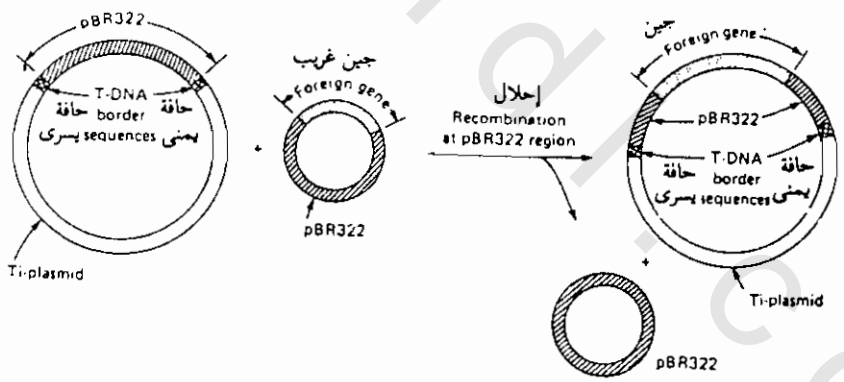
يعتبر البلازميد Ti فعال فى نقل DNA الخلية البكترية إلى المادة الوراثية فى النبات ولكن له بعض العيوب حيث أن أستعماله فى نقل مادة وراثية غريبة foreign أى غير موجودة به صعب حيث أن البلازميد كبير الحجم ومن الصعب التعامل معه وراثيا manipulate genetically والأهم من ذلك أن الخلية للنبات العائل تتحول من خلية عادية إلى خلية محولة تنقسم بسرعة كبيرة وتدخل فى تكوين الأورام أو التدرنات ولذلك من الصعب إعادة تكون نبات عادى من هذه الخلايا المحولة transformed . أتضح أيضاً أن الجينات الموجودة فى T-DNA عدا جينات الحواف (الحافة اليمنى والحافة اليسرى) ليس لها دور فى نقل جزيئ T-DNA من البكتريا إلى خلايا النبات العائل أو التحامه بكروموسوماته. ومما هو جدير بالذكر أن أدخال جينات أو أجزاء DNA من خلايا الحيوان أو البكتريا أو النباتات الزهرية التى ليس لها علاقة بالنبات العائل إلى T-DNA

البلازميد حيث توجد هذه الجينات فى داخل T-DNA فإن هذه الجينات يمكن نقلها إلى المادة الوراثية فى النبات العائل وتصبح جزء منها ولكنها تكون خاملة أى غير قادرة على التعبير عن وجودها فى النبات العائل وإظهار صفاتها. ولكن فى بعض الحالات وعند إضافة جين غريب ثم يضاف إليه الجزء المحفز أو المهيئ promoter region لجين أنزيم opine synthetase فإن هذا الجين يسمى جين كيميرى chimaeric gene وبذلك يمكن لبعض الجينات المنقولة أن تصبح نشطة أى قادرة على إظهار صفاتها فى خلايا النبات العائل وذلك نتيجة لنشاط بعض الأنزيمات الخاصة بها.

يمكن إزالة الجزء الخاص بتكوين التدرن أو الورم من البلازميد وهو عبارة عن الجزء المحتوى على الجينات الخاصة بتخليق الأوكسينات والسيتوكينينات فقط من T-DNA دون إزالة الحافتين اليمنى واليسرى واللذين تتحكمان فى نقل T-DNA إلى خلايا العائل يسمى الجزء الخاص من البلازميد Ti الذى يتحكم فى تكوين الورم tumor inducing بإسم منطقة أو نكوجينك oncogenic region. وهى الجزء الذى يحتوى على جينات تخليق الأوكسينات والسيتوكينينات. يتم نقل هذا البلازميد إلى خلايا النبات العائل وتصبح خلايا النبات العائل المحتوية على هذا البلازميد فاقدة للقدرة على الهياج وأيضاً فاقدة القدرة على عدم التأثر بأوكسينات وسيتوكينينات خلايا النبات العائل أو بمعنى آخر فإن الخلايا المحولة تصبح محكومة وتحت تأثير أوكسينات وسيتوكينينات خلايا النبات العادية ولذلك فإن هذه الخلايا المحولة تكون فاقدة الإنقسام السريع وتكوين الورم أو التدرن بالرغم من إحتوائها على البلازميد كما يمكن لهذه الخلايا المحولة والتى تحتوى على عوامل وراثية جديدة أن تنقسم إنقساماً عادياً وبسرعة عادية لتكون نبات محول كامل جديد به عوامل وراثية جديدة.

أى أنه بذلك تصبح الخلايا المحولة خلايا عادية بها مادة وراثية أو عوامل وراثية جديدة وبالطبع تفقد هذه الخلايا المحولة قدرتها على الهياج. يمكن شغل الأماكن الخالية فى بلازميد Ti فى هذه الحالة وهى أماكن جينات الأوكسينات والسيتوكينينات فى جزئى T-DNA بواسطة جينات كيميرية خاصة بمقاومة بعض المضادات الحيوية شديدة السمية مثل كاناميسين kanamycin وميثوتريكسيت methotrexate . يمكن وضع هذين المضادين الحيويين فى البيئة وبذلك تصبح بيئة إنتخابية حيث ينمو عليها فقط الخلايا المحولة والتى تحتوى على جينات المقاومة لهذين المضادين الحيويين وأيضاً تنمو عليها النباتات المحولة فقط والتى لها صفة المقاومة لهذين المضادين الحيويين. وبذلك يسهل عزل الخلايا المحولة من الخلايا الأخرى حيث أن الخلايا المحولة تعيش والخلايا العادية تموت.

يعتبر كبر حجم بلازميد Ti غير مرغوب حيث يصعب نقله والعمل به والتعامل معه. يمكن التغلب على هذه الصعوبة وذلك بإزالة الجزء الأساسى فى T- DNA مع ترك الحافتين (الحافة اليمنى والحافة اليسرى) أى أزالة الجزء المحتوى على جينات تخليق الأوكسينات والسيتوكينينات. يتم شغل هذا المكان الفارغ من البلازميد بواسطة بلازميد آخر صغير ومدروس وراثياً تماماً أى معروف فيه تتابع الجينات المختلفة وهذا البلازميد يكون أحد بلازميدات البكتريا *E.coli* ومثال البلازميد pBR322 يتم أيضاً وضع الجين المطلوب فى بلازميد آخر من نفس النوع أى pBR 322 أى عمل cloning للجين فى البلازميد. يسمح للبكتريا *A. tumefaciens* بأخذ هذين النوعين من البلازميد وهو النوع الحامل للجين المطلوب إدخاله فى المادة الوراثية والنوع الآخر هو الغير حامل للجين. يحدث homologous recombination بين البلازميدات pBR 322 فى بعض خلايا البكتريا وتكون النتيجة نقل الجين المطلوب فى الجزء المخصص له فى جزء T-DNA أى بين الحافتين وبين جزيئين من بلازميد *E.coli* وهو pBR 322 وذلك لبلازميد الخلية البكترية المسببة لمرض التدرن التاجى أى بلازميد Ti (شكل٢٠٢). عند إضافة الخلية البكترية للنبات فإنها تنقل إلى كرموسومات خلية النبات جميع جزء DNA الموجود بين حافتين جزء



(شكل ٢٠٢) نقل جين غريب إلى البلازميد Ti بإستعمال بلازميد آخر صغير.

T-DNA أى أنها تنقل إلى المادة الوراثية لخلية النبات العائل بلازميد *E.coli* أى pBR 322 بما يحمله من الجين المطلوب نقله. ولقد أستعملت هذه البلازميدات بنجاح وبكفاءة عالية فى نقل الجينات المطلوبة إلى كروموسومات خلية أو خلايا النبات العائل ثم ينتج من هذه الخلايا نبات كامل خصب عادى يحتوى على الجينات المنقولة وتصبح هذه الجينات كجزء عادى من كروموسومات النبات. وتنتقل أيضاً إلى نسل هذا النبات عن طريق حبوب اللقاح وخلية البيضة وبالطبع يسبق تكوين هذه الأجزاء الأنقسام الأختزالى والذى ينقسم فيه الجين المنقول بطريقة عادية كما فى جينات النبات الأخرى.

توجد طريقة أخرى تستعمل للتغلب على كبر حجم البلازميد Ti وهى نقل أى جين مطلوب أو جينات مطلوبة بين حافتى جزء T- DNA ثم نقل هذا الجزء وهو الحافتين والجين أو الجينات المطلوب نقلها إلى بلازميد صغير وبذلك يصبح هذا البلازميد الصغير محتوى على الحافتين لجزء T- DNA والجين أو الجينات المطلوب نقلها. يتم نقل المنطقة أو الجزء من البلازميد الخاص بقدرة الطفيل على إصابة النبات virulence region من هذا البلازميد إلى بلازميدات أخرى صغيرة. كلا من هذين النوعين من البلازميدات الصغيرة غير قادر على إصابة النبات على إنفراد. وعند السماح بخلط هذين النوعين من البلازميدات بالبكتريا المسببة لمرض التدرن التاجى فإنها تنتقل إلى داخلها وتصبح خلايا هذه البكتريا قادرة على إصابة النبات لأحتوائها على جين أو جينات الإصابة كما أن حافتى جزء T- DNA والجين أو الجينات المطلوبة تنتقل إلى كروموسومات خلية النبات العائل وتصبح جزء منها . وبذلك يتم نقل الجين أو الجينات إلى النبات العائل بكفاءة عالية.

تزداد الآن المعلومات الخاصة بأستعمال بلازميد Ti فى نقل الجينات أى أستعمالهcloning vehicle أو vector وكلها فى صالح هذا البلازميد حيث أنه يحدث تقدم ملحوظ فى إستعماله مع وجود طرق جديدة بإستمرار لتسهيل أستعماله وزيادة كفاءة أستعماله فى حالات متعددة لم يكن يستعمل فيها أصلاً. ولذلك فإن نقل جينات من البكتريا أو النبات أو الحيوان إلى خلايا النبات أصبح فى الأمكان وأمكن أنجازه. ولكن مدى وكيفية تعبير هذه الجينات عن وظائفها فى خلايا النبات العائل الجديد regulatory controls of expression of genes غير معروفة أو معروف عنها القليل. تصيب بكتريا التدرن التاجى النباتات ذات الفلقتين فقط ولا تصيب النباتات ذوات الفلقة الواحدة وبالرغم من أن كثير من محاصيل الغذاء مثل القمح والذرة والأرز وقصب السكر تتبع نباتات ذوات الفلقة الواحدة. وأيضاً نفس الشىء بالنسبة للبلازميدات Ti . ولكن أمكن

الآن تلقيح بروتوبلاست خلايا نباتات ذوات فلقتين مباشرة بواسطة بلازميد Ti أو ببروتوبلاست خلايا بكترية ويسمى البروتوبلاست الملقح بهذه الأجزاء sphaeroplasts ويمكن إنتاج نباتات كاملة بعد ذلك من هذه sphaeroplasts. وأمكن الآن أيضاً تلقيح بروتوبلاست خلايا نباتات ذوات الفلقة بواسطة بلازميد Ti ولكن حتى الآن لم يمكن إنتاج نباتات ذوات فلقة كاملة من البروتوبلاست وذلك على عكس من ذوات الفلقتين.

زيادة الدراسات والمعلومات عن بلازميد Ti لا تزيد فقط من معلوماتنا عن طبيعة الطفيل المرضية أى طبيعة بكتريا التدرن التاجى بل أيضاً تزيد من كفاءة نقل جينات مقاومة لأمراض النبات من نبات إلى آخر ويمكن أن يكون هذا النبات الأخير من جنس مختلف أو حتى من عائلة مختلفة. ومن مميزات هذه الطريقة أنها تنقل الجين المطلوب إلى خلية النبات العائل دون زيادة فى جينات غير مرغوبة ودون حدوث نقص فى جينات مرغوبة ومن مميزاتها أيضاً أنها سريعة ولا تحتاج إلى وقت لعمل التهجين بين النباتات crosses وأيضاً لعمل التهجينات الرجعية backcrosses. تعتبر العقبة الرئيسية فى أستعمال بلازميد Ti فى مقاومة أمراض النبات هى نقص المعلومات عن مكان وجود جينات المقاومة فى النبات فى جينومات النباتات المختلفة وأيضاً كيفية تعبير هذه الجينات عن وظائفها فى النباتات الجديدة المنقولة إليها.

ولكن على العكس من ذلك فى صفات أخرى فقد أمكن حديثاً تحديد مكان وجود الجينات المسئولة عن إزهار نبات الطماطم وأمكن عزل هذه الجينات وبالتالى أمكن عمل DNA تكميلى cDNA لها. وبالتالى عمل دراسات عن الأزهار بواسطة cDNA .

الأوكسينات والبكتريا (مرض تعقد الزيتون) *Pseudomonas savastanoi*:

تصيب هذه البكتريا نباتات الزيتون والدفله *Nerium oleander* وتسبب حدوث أورام على الجذور والسيقان والفروع والأوراق وأعناق الثمار. تبدأ الأورام صغيرة ثم تكبر تدريجياً وقد تصل الأورام إلى أحجام كبيرة قطرها عشرة سم أو يزيد. كما أن الأفرع الطرفية فى النبات تتقزم أو تموت. وقد تسبب الأصابة الشديدة موت الأشجار. تعيش هذه البكتريا فى داخل هذه الأورام. وبدراسات البيولوجيا الجزيئية molecular biology والهندسية الوراثية لهذه البكتريا أتضح أن البكتريا المسببة لتعقد الدفله تختلف عن البكتريا المسببة لتعقد الزيتون فى موقع الجينات اللازمة لتخليق أندول حامض الخليك حيث وجد فى الحالة الأولى جينات مسئولة عن تخليق IAA على البلازميد وهى الجينات iaaM وهى مسئولة عن تخليق أنزيم تربتوفان mono oxygenase

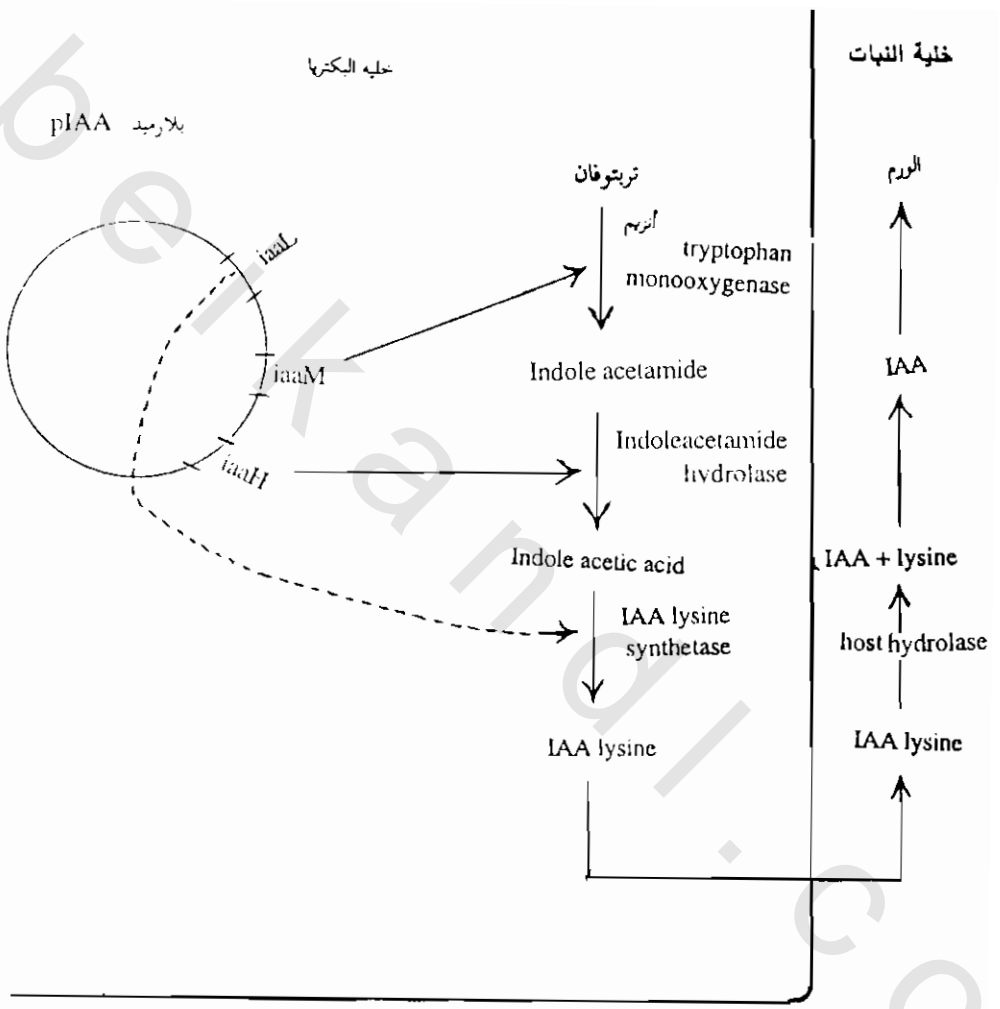
والذى يقوم بتحويل الحامض الأمينى تربتوفان داخل خلية البكتريا إلى indoleacetamide وأيضاً الجينات iaa H المسئولة عن تخليق أنزيم indoleacetamide hydrolase وهذا الأنزيم الأخير يقوم بتحويل indoleacetamide إلى أندول حامض الخليك كما يوجد أيضاً iaa L وهى جينات مسئولة عن تخليق أنزيم IAA lysine synthetase وهو يسبب أرتباط IAA مع الحامض الأمينى ليسين ليتكون IAA المرتبط أى IAA lysine. تحدث جميع الخطوات السابقة داخل خلية البكتريا. ينتشر IAA lysine من داخل خلية البكتريا إلى خلية النبات وحيث تفرز خلية النبات أنزيم IAA lysine hydrolase وحيث يسبب ذلك فصل الأخير إلى IAA والحامض الأمينى ليسين ويصبح أندول حامض الخليك حر وفعال حيث أنه فى الصورة المرتبطة يكون غير فعال. يسبب أندول حامض الخليك تنشيط وتشجيع خلية وخلايا النبات على الأنقسام السريع ولذلك يتكون الورم. وجد نفس الشيء فى بكتريا تعقد الزيتون إلا أن هذه الجينات لا توجد على البلازميد كما فى الدفلة (شكل٢٠٣) بل توجد على الكروموسوم البكتيرى أى الخاص بالخلية البكتيرية. أى أن فى البكتريا التى تصيب الدفلة توجد هذه الجينات على البلازميد أما البكتريا التى تصيب الزيتون توجد هذه الجينات على الكروموسوم البكتيرى. يسمى هذا البلازميد الموجود فى داخل خلية البكتريا بأسم بلازميد أندول حامض الخليك pIAA (شكل ٢٠٣).

أمكن تثبيط جينات iaa L على البلازميد فى خلايا بكتريا الدفلة ولم تتمكن خلايا البكتريا فى هذه الحالة من تكوين الأورام على نبات الدفلة، أى أن تكوين الأورام على النبات مرتبط بنشاط وفاعلية وكفاءة جينات iaa L الموجودة على بلازميد الخلية البكترية.

أمكن أدخال جينات iaa M، iaa H من هذه البكتريا إلى نوع آخر من البكتريا لا يحدث أورام على النبات وهى *Erwinia herbicola pv gypsophila* وأصبحت البكتريا الأخيرة قادرة على عمل أورام على النبات oncogenic activity.

تعتبر جينات iaa M و iaa H عبارة عن IAA operon توجد هذه الجينات نفسها على البلازميد Ti أى Ti plasmid فى البكتريا *Agrobacterium tumefaciens* المسببة لمرض التدرن التاجى. يثبت ذلك أن هذين النوعين من البكتريا *P. savastanoi* و *A. tumefaciens* لهما أصل مشترك واحد أى أنهما نسل وأحفاد لأصل واحد وجد منذ أزمنة أو عصور أو أحقاب جيولوجية أو منذ زمن بعيد.

حالة الجينات المسئولة عن تكوين السيتوكينينات فى بكتريا *P. savastonoi* غير واضحة وغير معروفة بالتفصيل كما فى حالة بكتريا التدرن التاجى وكما سبق شرحه.



(شكل٢٠٣) : خطوات تخليق إندول حامض الخليك فى داخل البكتريا *Pseudomonas savastanoi* ودورة فى تكوين الورم فى النبات العائل

ثانياً : تثبيت الأزوت الجوى

تم الحديث عن تثبيت الأزوت الجوى فى الباب السابق كما تم حصر الكائنات الحية الدقيقة التى لها دور كلى أو جزئى فى ذلك. وقد كان أمل وأمنية علماء الزراعة هو إمكانية إدخال صفة تثبيت الأزوت الجوى فى النباتات. وقد تم تناول هذا الموضوع أولا: بإستعمال مزارع الأنسجة إلا أن التجارب قد باءت بالفشل ولم يمكن عمل ذلك بواسطة مزارع الأنسجة. وفيما يلى مختصر لما تم عمله عن طريق مزارع الأنسجة. وقد كان ذلك عن طريق مزارع البروتوبلاست وحيث يمكن الحصول على بروتوبلاست الخلايا دون الجدار وذلك بطرق عديدة (راجع باب مزارع الأنسجة – مزارع البرتوبلاست).. بعد الحصول على البروتوبلاست العادى العارى أى عديم الجدار فقد وجد أن البروتوبلاست العارى عديم الجدار يمكن أن يتميز بأحد خصائص الخلايا الحيوانية وهى تكوين الحويصلات وإنتقالها إلى داخل الخلية كما وجد أيضاً أنه يمكن أن يلتقم جزيئات صلبة من ferritin وأيضاً thorium oxide كما وجد أيضاً أن يمكنه أن يلتقم جزيئات الفيروس ولذلك تصبح هذه الجزيئات داخل البروتوبلاست العارى وتشبه هذه الحالة خلية الأميبا التى تتميز بتكوين أقدام كاذبة من البروتوبلاست ثم تلتقم الأجزاء الصلبة الموجودة فى البيئة وتصبح داخل البروتوبلازم وهكذا لتتغذى عليها. وهكذا يمكن تطبيق ذلك على بكتريا العقد الجذرية *Rhizobium* وحيث تجرى محاولات لجعل البروتوبلاست يلتقم بكتريا العقد الجذرية وبذلك تثبت هذه الخلايا الأزوت الجوى وبذلك تتمتع هذه الخلايا بصفة تثبيت الأزوت الجوى وبذلك يمكن إنتاج نباتات دون البقوليات تتمتع بصفة تثبيت الأزوت الجوى. ولكن باءت جميع هذه التجارب بالفشل، وقد تم إستبدال ذلك ثانياً: بالهندسة الوراثية. والفكرة فى ذلك أنه لو أمكن جعل النباتات الغير بقولية قادرة على عمل معيشة تعاونية مع البكتريا المثبتة للنيتروجين وبذلك تكون مستقلة من حيث التسميد الأزوتى فإن ذلك يكون إنجاز أكثر من رائع. ويمكن عمل ذلك أولاً بتحسين كفاءة تثبيت الأزوت الجوى فى بكتريا العقد الجذرية أى زيادة معدل وكفاءة تثبيتها للأزوت الجوى، أى عمل سلالات ذات كفاءة عالية فى تثبيت الأزوت الجوى ويكون ذلك عن طريق الهندسة الوراثية وثانياً عمل هندسة وراثية للنباتات ذاتها بحيث تكون وراثياً لها كفاءة عالية فى تثبيت الأزوت الجوى وهذا العمل إن تم إنجازه لا يماثله من ناحية العظمة والمنفعة إنجاز آخر فى الزراعة.

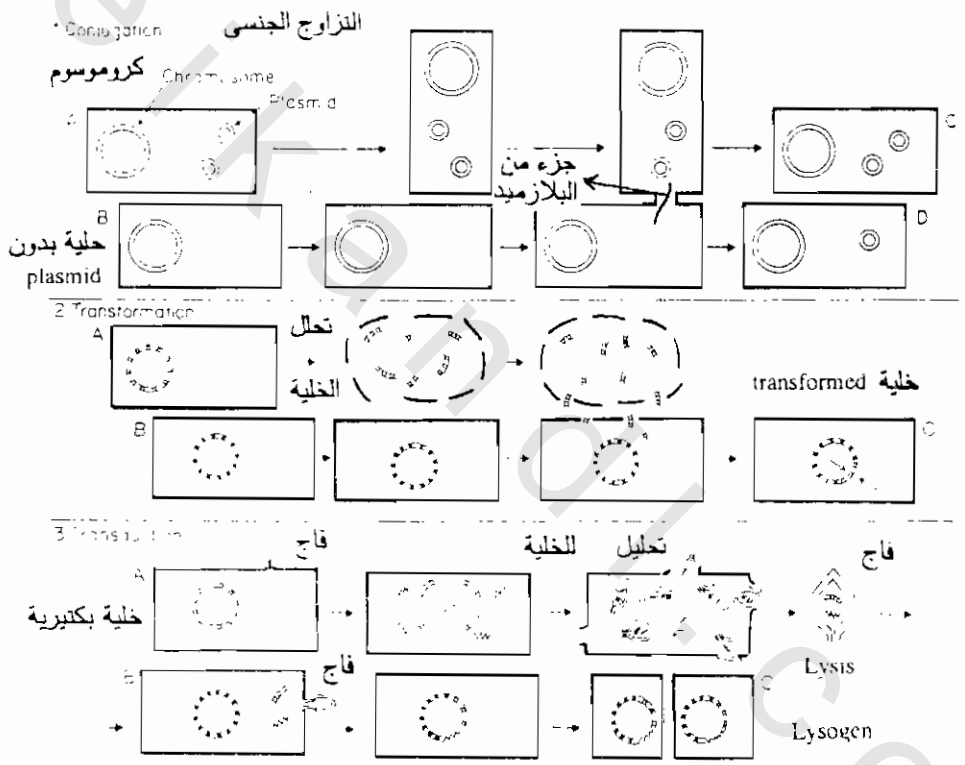
أولاً جينات تثبيت الأزوت الجوى *nif* تم عزلها من البكتريا العقدية لصنف هام من فول الصويا وذلك للبكتريا *R. japonicum* للسلالة رقم ١١٠. بعد تنقية دنا من هذه السلالة

البكتيرية فإن شظايا مأخوذة إعتباطياً يتم إدخالها فى بلازميدات مناسبة ثم تم نقل هذه البلازميدات إلى خلايا البكتريا إ.كولاى *E. coli*. تم عمل الحسابات التى أوضحت أن كروموسوم بكتريا الريزوبيم يمكن أن يمثل فى حوالى ٣٠٠٠ إلى أربعة آلاف طراز متحول من خلايا بكتريا إ.كولاى مستقلة *E. coli* transformants independant. وتم عمل حصر لـ ٣٣٢٥ خلية متحولة مختلفة من البكتريا إ. كولاى فإن ٢١ منهم يحتوى على دنا يحتوى على جينات نف. وبتحليل البلازميدات فى هذه الواحد والعشرون خلية متحولة مختلفة أوضحت أن جميعهم لهم نفس الحجم من دنا ٥,٨ × ١٠^{٦} دالتون. وأثبتت التجارب بعد ذلك أن هذه الأجزاء من دنا تحمل جينات نف. وجد أن جينات نف تزيد عددها عن عشرون جين. ولكن فى البداية كان العدد أقل حيث أنه بمرور الزمن يزداد أكتشاف جينات أخرى خاصة بنف وهكذا يزداد عدد الجينات.

ومن الحالات المدروسة جيداً وتحتوى جينات نف وتقوم بتثبيت الأزوت الجوى البكتريا حرة المعيشة *Klebsiella pneumoniae*. وقد وجد فى هذه البكتريا بمفردها ١٧ جين خاص بتثبيت الأزوت والتى توجد فى ثمان أوبرون operons والتى تشفر لثلاث تحت وحدات subunits المكونة لأنزيم النيتروجينيز nitrogenase . التحكم فى النسخ صعب ومعقد. وبإختصار نواتج *ntr* A و C *ntr* تنشط عملية النسخ فى حالة A *nif* والناتج من ذلك مع الناتج من A *ntr* ينشط عملية النسخ فى الجينات الأخرى. وهكذا وكما سبق القول فإنه يوجد خطة لتحسين كفاءة هذه البكتريا وهى بتحسين وتنشيط هذه السلالات من حيث تثبيتها للأزوت الجوى وذلك بزيادة نشاطها وكفاءتها وأيضاً بتحويل السلالات من هذه البكتريا الغير قادرة على تثبيت الأزوت الجوى سالبة لنف - *nif* إلى سلالات موجبة لنف $^{+}$ *nif* أى قادرة على تثبيت الأزوت الجوى. ويكون ذلك بإحدى ثلاث طرق وهى التحول والتحول عن طريق الفيرس والتكاثر الجنسى (شكل٢٠٤).

١ – التحول Transformation : هى عبارة عن إكتساب خلايا البكتريا لوحدات وراثية أو عوامل وراثية تصل إليها عن طريق البيئة النامية عليها. وبذلك تغير هذه العوامل من التركيب الوراثى وعادة تظهر صفات جديدة للخلايا البكتيرية. أكتشفت هذه الحالة فى البكتريا *Diplococcus pneumoniae* حيث تتميز هذه البكتريا بوجود سلالات ملساءsmooth لها غلاف capsule وذات قدرة مرضية شديدة للإنسان والحيوان وسلالات أخرى عديمة الغلاف خشنة rough عديمة القدرة المرضية. تتحول السلالات الأخيرة إلى سلالات لها غلاف ملساء ذات قدرة مرضية عالية للحيوان والإنسان عند تنميتها على بيئة تحتوى على خلايا ميتة للسلالة

ذات الغلاف الملساء. وجد بعد ذلك أنه يمكن وضع الحامض النووى DNA النقى المأخوذ من السلالة الخشنة فى البيئة ويحدث نفس التأثير على السلالة الملساء. وهكذا تتحول السلالة الخشنة إلى سلالة ملساء ممرضة وذلك عن طريق إنتقال المادة النووية من سلالة إلى أخرى عن طريق البيئة وليست عن طريق التزاوج. وجدت هذه الظاهرة فى البكتريا الممرضة للنبات *Xanthomonas phaseoli* وهى المسببة لمرض لفحة الفاصوليا البكترية وفى البكتريا *Agrobacterium tumefaciens* المسببة لمرض التدرن التاجى (شكل ٢٠٤).



(شكل٢٠٤) : كيفية حدوث الإختلافات الوراثية variability فى خلايا البكتريا بالطرق المختلفة

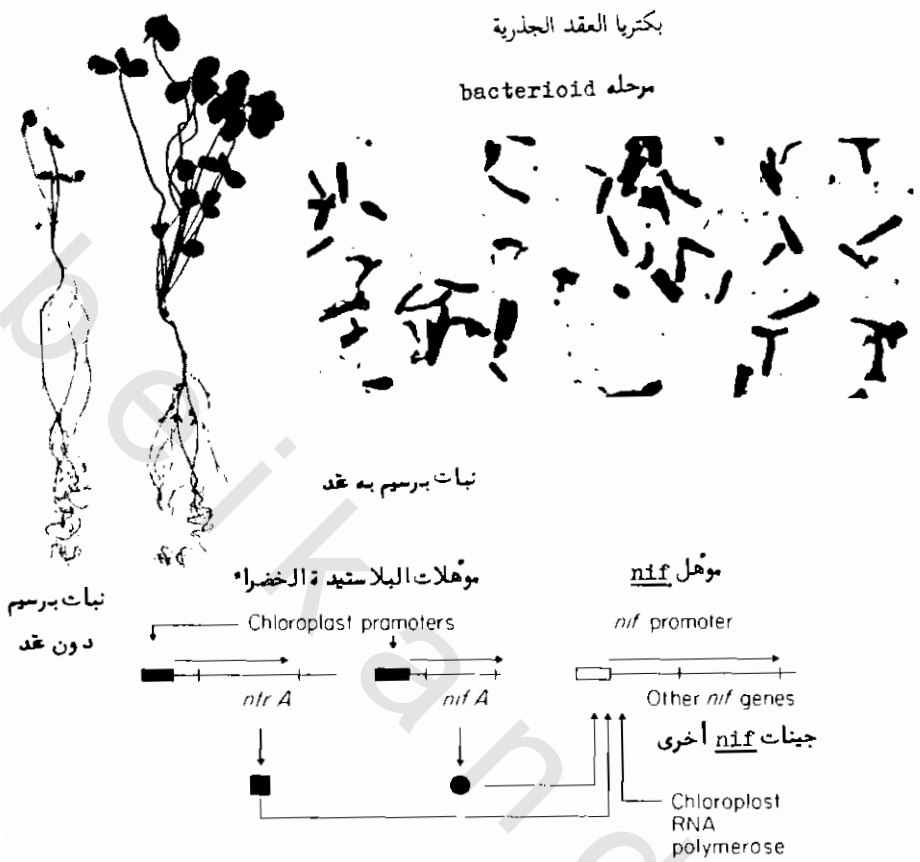
٢- التحول عن طريق الفيروس البكترى Transduction: يمكن للفيرس البكتيرى Cphage أو bacteriophage أن يعيش داخل الخلية البكتيرية ويكتسب بعض أجزاء الحامض النووى DNA الخاص بالخلية البكتيرية والمسئول عن بعض صفات الخلية البكتيرية. يتحرر الفيرس البكتيرى أى الفاج من الخلية البكتيرية بعد موتها أو تحللها ويصيب خلية بكتيرية أخرى ويحقن مادته النووية فى الخلية البكتيرية الجديدة. تصبح المادة النووية المحقونة متداخلة مع المادة النووية للخلية البكتيرية وبذلك تكتسب هذه الخلية صفات جديدة. يتضح أن الصفات تنقل من خلية بكتيرية إلى أخرى عن طريق الفاج وذلك عن طريق نقله للجينات أى العوامل الوراثية الموجودة فى DNA . وجدت هذه الحالة فى البكتريا الممرضة للنبات مثل *Pseudomonas solanacearum* المسببة لمرض العفن البنى فى البطاطس ومرض الذبول فى الطماطم والتبغ (شكل ٢٠٤).

٣- التكاثر الجنسى : يحدث التكاثر الجنسى بقلة فى البكتريا حيث يحدث فى بعض الأنواع مثل *Escherichia coli* . حيث وجد أن لها سلالتين تختلفان جنسياً. يحدث تزاوج جنسى إذا وضعت خلايا السلالتين مع بعضها. عند إقتراب خليتان مختلفتان جنسياً من بعضهما يعتقد البعض فى تكوين تزاوج عن طريق زوائد تسمى بيلى pili أو عن طريق قنطرة تزاوج سيتوبلازمية تصل بين الخليتين ولكن من الثابت حتى الآن أنه غير معروف بالضبط تفاصيل إنتقال جزء من DNA من خلية إلى أخرى. ينتقل جزء من مركب الحامض النووى DNA من أحد الخليتين وهى الخلية الواهبة إلى الخلية الأخرى وهى الخلية المستقبلة. تموت الخلية الواهبة donor وتتحول الخلية المستقبلة acceptor إلى الزيجوت ويسمى merozygote. يلى ذلك حدوث إنقسام شبيه بالإنقسام الإختزالى غير معروف طريقه حدوثه بالضبط منتجاً خلايا بكتيرية جديدة تحمل عادة صفات خليطة من كل من الخليتين الواهبة والمستقبلة. يلاحظ دائماً أن أحد السلالتين المتزاوجتين خلاياها دائماً واهبة وعليها هديبات pili وأن السلالة الأخرى خلاياها دائماً مستقبلة وعديمة الهديبات. تعتبر السلالة الواهبة ذكر بينما تعتبر السلالة المستقبلة أنثى (شكل ٢٠٤). نتيجة للتزاوج الجنسى تتحول الخلية المؤنثة إلى خلية مذكرة.

وهكذا بأحد الطرق السابقة أو بأكثر من طريقة يمكن نقل جينات نف من السلالات السالبة لنف لتصبح موجبة أو تحسين خواص السلالات الموجبة لتصبح أكثر كفاءة (لشرح هذه الطرق بالتفصيل راجع كتاب أساسيات أمراض النبات والتقنية الحيوية للمؤلف) أما عن الطريقة الأخرى لتحسين وتنشيط صفة تثبيت الأزوت الجوى فى النبات وذلك بإدخال المادة الوراثية الخاصة

بجينات نف فى النبات أى إدخالها فى المادة الوراثية للنبات ويمكن تنفيذ ذلك كما سبق ذكره فى حالة مرض التدرن التاجى المذكور فى بداية هذا الباب وذلك بإستخدام البلازميد ولكن لسوء الحظ فإن ذلك غير ملائم أو حتى مناسب لنباتات ذوات الفلقة مثل النجيليات. ولكن يمكن التغلب على ذلك بإستخدام البلاستيدات الخضراء حيث أتضح أن البلاستيدات الخضراء يمكن أن تكون موقع مناسب لجينات نف عن النواة. حيث أن الآلية التى تتحكم فى تعبير الجين فى النواة تختلف عن الآلية الموجودة فى البكتريا ولكن لا يعنى ذلك إستحالة ذلك أذ أنه يمكن نقل ١٥ جين من جينات نف السبعة عشر إلى خلايا بكتريا وتعمل بكفاءة حيث يتم النسخ والترجمة بكفاءة عالية فى داخل خلية البكتريا المحولة وذلك بإستخدام منشطات T دنا للبلازميد *nif* Ti (by using Ti plasmid T- DNA promoters for 15 genes of clusters). ولو أن ذلك سيحتاج إلى تجارب كثيرة مضنية بدرجة كبيرة جداً. ولكن البلاستيدات الخضراء تعتبر أسهل لأنها من المحتمل أنها تعتبر منحدرة من خلايا بدائية النواة قد تكون خلايا بكتيرية أو ما يشابها ولذلك لها ما يماثل أو يشابه النظام الوراثى فى البكتريا bacterial - type genetic system. ولذلك فإنه من المحتمل أن البلاستيدات الخضراء يمكن أن تعبر عن جينات نف المنقولة إليها بتجارب أسهل من نقل هذه الجينات لدنا نواة خلية النبات. أى أن التجارب تكون أسهل بكثير فى حالة البلاستيدات الخضراء عنه فى حالة النقل للنواة، خاصة وأن إ. كولاى يمكن أن تعبر بسهولة عن جين ربيليوز ثنائى الفوسفات كاربوكسيليز الموجود فى البلاستيدات الخضراء والخاص بمدخل دورة كالفن وبنسون (chloroplast ribulose diphosphate carboxylase gene). وفيما يلى توضيح شكل مقترح لكيفية تعبير جينات نف عن نفسها فى البلاستيدات الخضراء للنبات (شكل ٢٠٥). وبالرغم من ذلك فإن سلالات من نباتات الذرة والقمح وغيرها بها هذه الصفة فإنها حتى الآن بعيدة المنال وقد تكون ممكنة فى المستقبل وقد تكون مستحيلة أيضاً فى المستقبل.

بعض السلالات من *R. japonicum* تحتوى على جينات قادرة على أخذ الإيدروجين تسمى جينات هب *hup*. وأن نباتات فول الصويا المحتوية على هذه السلالة من البكتريا تكون أكثر كفاءة فى الطاقة عن النباتات الأخرى الغير محتوية على هذه السلالة. توجد جينات هب على البلازميدات والتى يمكن أن تنتقل من خلية إلى أخرى بالتزاوج بين البكتريا. ولذلك يمكن إدخال هذه الجينات على بلازميدات الخلايا الغير محتوية على الجينات لسلالات البكتريا الخالية من جينات هب وهكذا نزيد من كفاءة الطاقة دون نقص أو مساس قدرة الخلايا البكتيرية على المنافسة فى البيئة الأصلية أو على معيشتها فى البيئة. وهذه الحالة هامة حيث أن العوامل البيئية



(شكل ٢٠٥) : إقتراح للجينات المنظمة لنف لهندسة تعبير جينات نف عن نفسها فى البلاستيدات الخضراء.

الجينات المنظمة *ntr* A للجينات نف ذاتها يمكن أن توضع تحت تحكم مؤهلات البلاستيدات الخضراء chlorophast promoters للتأكد من تعبير مثالى. بإفتراض أن *ntr* وجين نف لهما نواتج معينة وهذه يمكن أن تتفاعل بفاعلية مع أنزيم بلمرة دنا للبلاستيدات الخضراء. تعبير جينات نف يمكن أن تقع تحت تأثير مؤهلات البلاستيدات الخضراء الملتحمة مع *ntr* A و *nif* A .

Proposed manipulation of *nif* regulatory genes to engineer *nif* gene expression in a plant chloroplast. The *ntr* A and *nif* genes could be placed under the control of chloroplast promoters to ensure optimal expression. Assuming the *ntr* and *nif* A gene products could interact effectively with chloroplast RNA polymerase, expression of *nif* genes would come under the control of the chloroplast promoters fused to *ntr* A and *nif* A.

مثل pH والجفاف والملح والأيونات السامة وغيرها يمكن أن تؤثر بدرجة كبيرة على إدخال سلالات بكتيرية عقدية جديدة وحيث تكون السلالات القديمة أى المتأقلمة فى هذه التربة قادرة على المعيشة فى هذه الظروف البيئية الصعبة التى لا تلائم سلالات جديدة من البكتريا. وحيث أن أخذ الإيدروجين عبارة عن عملية تؤثر على كفاءة تثبيت الأزوت فإنه تم عمل نقل للبلازميدات عن طريق التزاوج البكتيرى لإنتاج سلالات من البكتريا العقدية أكثر كفاءة فى أخذ الإيدروجين من كلا الأبوين. يوجد بلازميد حيوى فى هذا الصدد وهو pIJ 1008 يحمل جينات هب والغير موجودة فى سلالات الريزوبيم الموجودة فى البرسيم الحجازى والبرسيم. بالرغم من أن هذا البلازميد موجود وفعال فى سلالات الريزوبنيم فى البسلة وقد تم نقله إلى سلالات البرسيم والبرسيم الحجازى.

يوجد أحد الأمثلة الهامة والتى فيها يحدث تشجيع تثبيت الأزوت الجوى مع جودة الصفات المحصولية عن طريق التغيير الوراثى للرايزوبيم أى تغيير التركيب الوراثى لهذه البكتريا فى البلازميدات المختلفة تم إثباته فى فول الصويا. فإن طفرة فى السلالة التجارية للبكتريا *R. japonicum* وهذه السلالة التجارية تسمى USDA 110 قد تم إنتخاب طفرة منها لقدرتها العالية على تثبيت الأزوت الجوى وهذه الطفرة تسمى C33 ولها قدرة على تثبيت الأزوت الجوى بدرجة ٩٤٪ زيادة على السلالة الأصلية أى أن كفاءتها تقريباً ضعف كفاءة السلالة الأصلية. وقد وجد بالفعل فى نباتات فول الصويا المعاملة بهذه السلالة من البكتريا زيادة فى المادة الجافة لهذه النباتات ٤٠٪ عن المعتاد أى عنه فى حالة السلالة العادية من البكتريا ١١٠ . وبالفعل حدث زيادة فى محصول البذور وأيضاً زيادة فى محتوى البذور بالنسبة للأزوت الكلى أى بالنسبة للبروتين بدرجة مؤكدة فى حالة معاملة صنف فول الصويا كلارك Clark المعامل بهذه السلالة. وقد أتضح أن السلالة البكتيرية C33 تماثل فى جودتها السلالة ١١٠ فى الأراضى ذات المحتوى المتوسط من الأزوت وتتفوق كثيراً على السلالة ١١٠ فى الأراضى القليلة أى الناقصة الأزوت أى الفقيرة فى الأزوت. وأصبحت هذه الحالة حقيقة فى كثير من السلالات البكتيرية المحسنة فأصبح كثير منها تنطبق عليه هذه القاعدة حيث أنها تكون مناسبة جداً وفعالة جداً فى الأراضى المستصلحة أو الفقيرة فى النيتروجين وقد تكون غير فعالة بدرجة كبيرة فى الأراضى المتوسطة النيتروجين.

وما تم عمله فى البكتريا *Klebsiella* أمكن عمله فى أجناس أخرى من البكتيريا مثل *Spirillum* وغيرها حيث تم نقل جينات مرغوبة فى هذا الصدد عن طريق البلازميدات أو غيرها كما تم عمله تماماً فى *Klebsiella* .

الباب الخامس والعشرون
القرآن وفسيولوجيا النبات

Koran and Plant Physiology

سيتم فى هذا الباب شرح بعض الآيات القرآنية لبعض السور وذلك من وجهة نظر فسيولوجيا النبات ويوجد فى بعض الآيات تفسيرات علمية جديدة تذكر لأول مرة وذلك بواسطة المؤلف.

يوجد أيضاً تفسيرات أخرى لهذه الآيات بخلاف فسيولوجيا النبات ولا يذكرها المؤلف لأن التركيز فى هذا الباب ما هو متعلق بفسيولوجيا النبات.

﴿أفرأيتم النار التى تورون، أءنتم أنشئتم شجرتها أم نحن المنشئون نحن جعلناها تذكرة ومتاعا للمقوين فسبح بإسم ربك العظيم﴾.

ما هى العلاقة بين النار والأشجار. سبق القول فى باب البناء الضوئى أن أشعة الشمس هى عبارة عن طاقة وحيث أنه تبعاً لقوانين الديناميكا الحرارية thermodynamics وعلى وجه الخصوص القانون الأول والذى ينص على أن الطاقة لا تفنى ولا تستحدث بل تتحول من صورة إلى أخرى. فإن أشعة الشمس هى طاقة بدليل عمل تجربة بسيطة جداً لأى فرد عادى وذلك بإستعمال عدسة عادية بسيطة محدبة وتعريضها لضوء الشمس فترة وجيزة ووضع سيجارة أسفلها فإنه يمكن إشعال السيجارة بها وبدلاً من السيجارة يمكن إستعمال ورقة عادية حيث يمكن إشعال الورقة بنفس الطريقة وهكذا. يعتبر المثال السابق هو مثال سهل بسيط واضح لشرح القانون الأول من الديناميكا الحرارية حيث تحولت أشعة الشمس من طاقة أشعاع إلى طاقة حرارية سببت إشعال السيجارة وهكذا تم شرح القانون الأول للديناميكا الحرارية بإسلوب سهل. أى أن أشعة الشمس يمكن أن تعطى حرارة وأيضاً يمكن أن تصبح وقود للأشعال كما تم إشعال الورقة والسيجار.

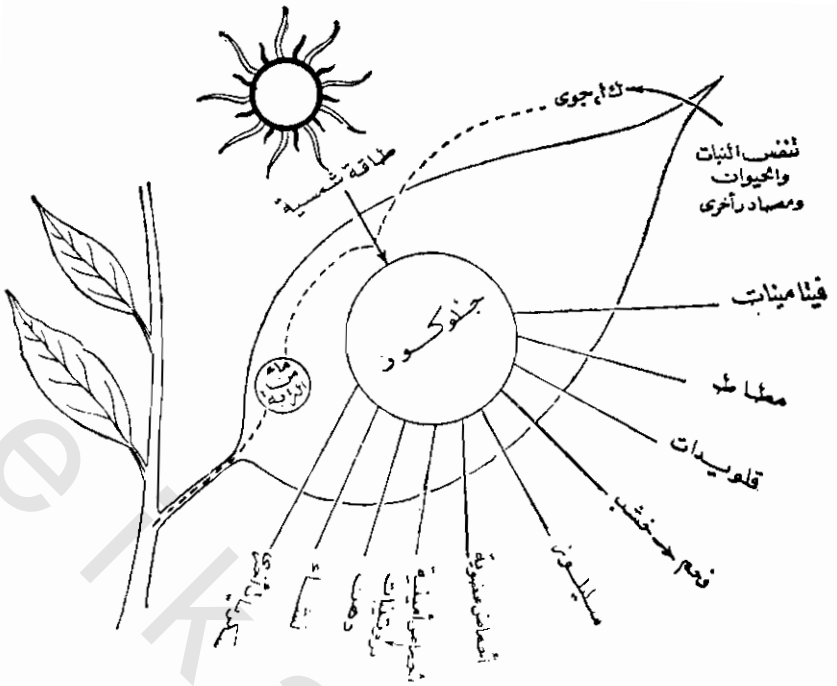
ما يحدث فى حالة السيجارة والورقة يحدث فى النبات بطريقة هائلة وعظيمة ويحدث فى الإنسان والحيوان بدرجة أقل بكثير حيث أنه فى الإنسان والحيوان تستخدم أشعة الشمس فى تدفئة الجسم نسبياً حيث أنه فى البلاد القارصة البرودة كما فى ألاسكا فإنهم يستعينون بالملابس الثقيلة كبديل لحرارة وأشعة الشمس. وأما الحيوانات ذات الدم البارد فى الشتاء البارد فإنها يحدث لها بيات شتوى أى أن أشعة الشمس تستخدم فى التدفئة للإنسان والحيوان وهذا هو كل دور الشمس من وجهة نظر الكيمياء الحيوية للإنسان والحيوان. والعكس صحيح تماماً فى النبات حيث أن النبات هو العمود الفقرى لرفاهية الإنسان والحيوان وذلك عن طريق الدور الهائل فى عملية البناء

الضوئى. حيث أنه فى هذه العملية يقوم النبات الأخضر بأستخدام طاقة الشمس وفى وجود صبغة معينة حيث أن هذه الصبغة لا توجد إلا فى النبات وتسمى بالكلوروفيل وفى هذه العملية يتم أخذ الماء الذى يروى به النبات ويتم أخذ غاز موجود فى الجو وإنتشاره عام فى جميع الأجواء والبيئات ويسمى بغاز ثانى أوكسيد الكربون. وهذه الصبغة تتميز عن الصبغات العادية التى نستخدمها فى الصباغة وغيرها حيث أن لها دور رائع عظيم مهيب حيث أنها تمتص أشعة الشمس وتحولها إلى طاقة كيماوية مختزنة فى جزيئات السكر مثل سكر الجلوكوز وسكر السكروز (السكروز هو السكر الذى يستخدم فى عمل الحلويات والمربات والفطائر وتحلية الشاى واللبن وغيرها). ولذلك فتصبح هذه السكريات وأيضاً المركبات الأخرى التى تنتج منها مثل المواد الدهنية والبروتين والنشا مركبات بها طاقة مختزنة أساسها الشمس (شكل ٢٠٦). والمحول فى هذه العملية هو صبغة الكلوروفيل وهى صبغة خضراء اللون، أى أن الكلوروفيل فى هذه الحالة يحول طاقة أشعة الشمس إلى طاقة مختزنة فى السكريات والنشا والبروتين والدهون يشابه فى ذلك عملية تحويل أشعة الشمس إلى حرارة عالية كافية لأشتعال السيجارة أو الأوراق.

ولذلك فإن النبات والإنسان والحيوان يتغذى على هذه المركبات ليستخلص منها الطاقة المختزنة واللازمة لقيامه بجميع أوجه نشاطه اليومية ففى الإنسان الحركة والتفكير والأستذكار والنمو والكتابة والعمل وفى الحيوان النمو والحركة وفى النبات النمو وجزء بسيط للحركة. أما عن كيفية أستخدام الإنسان والحيوان والنبات لهذه الطاقة وذلك عن طريق عملية التنفس فهى عملية عكسية لما سبق حيث يتم هدم هذه المركبات فى جسم.

الإنسان أو الحيوان أو فى أجزاء النبات ليخرج منها غاز ثانى أوكسيد الكربون والماء أى هى بداية عملية البناء الضوئى أما الطاقة المختزنة فى الغذاء فهى التى يستعملها الإنسان والحيوان والنبات للقيام بنموه ونشاطه وذلك أيضاً تبعاً للقانون الأول من الديناميكا الحرارية حيث أن الطاقة الموجودة والمختزنة فى الغذاء هى التى تستخدم فى ذلك. ولذلك فإن الغذاء مهم وأيضاً فى العمليات الحرجة يستعاض عن الغذاء بإمداد المرضى بسكر الجلوكوز وذلك بحقنها فى عروق الإنسان وهذه هى قصة أشعة الشمس والطاقة والغذاء وعملية البناء الضوئى فى النبات وصبغة الكلوروفيل وكلها تعمل لحياة ورفاهية الإنسان والحيوان والنبات.

أما عن العلاقة بين النار والأشجار فإن الفحم والبترول وغيرها من المازوت والغاز الطبيعى وغيرها ما هى إلا عبارة عن نباتات أصلاً وقد يتداخل معها جزء حيوانى وقد دفنت تحت سطح التربة منذ أجيال جيولوجية سحيقة منذ ملايين السنين وحدث لها تحلل ولا زالت طاقة عملية



(شكل ٢٠٦) : النبات الأخضر يعتبر هذه الوصل الأساسية للإنسان مع طاقة الشمس

البناء الضوئى التى قام بها النبات منذ ملايين السنين باقية حيث أن الطاقة لا تفنى ولا تستحدث بل تتحول من صورة إلى أخرى وهكذا عندما نستخرج الفحم من مناجم الفحم أو نستخرج البترول ومنتجاته نحصل منها عند إحتراقها على طاقة هائلة هى التى تستخدم فى وسائل المواصلات من طائرات وبواخر وسيارات وماكينات الرى وغيرها. وهذا هو التفسير العلمى للآية الكريمة السابقة وهكذا إتضحت العلاقة بين النار والأشجار. وهكذا فإن عملية التنفس فى الإنسان والحيوان والنبات هى عملية إحتراق حيوية للمركبات فى وجود الأكسجين للحصول على الطاقة الموجودة فى الغذاء وإحتراق الفحم والبترول فى وجود الهواء . أى الأوكسجين هى أيضاً للحصول على الطاقة المختزنة فيها وخروج ثانى أوكسيد الكربون كما يخرج فى تنفس الإنسان والحيوان والنبات. ومن الذى قام بخلق هذه الأشجار فإنه الله سبحانه وتعالى وذلك لحياة ورفاهية الإنسان والحيوان والنبات نفسه والكائنات الحية الدقيقة وكل ما هو حى. ومن ذلك يتضح أن النبات مصنع مهول مهيب لتصنيع المركبات المختلفة اللازمة لغذائنا وذات الطاقة الوفيرة اللازمة لنمونا ونشاطنا. ولذلك فإن النبات هو العمود الفقرى للحياة وفى عدم وجوده فإنه لا حياة للإنسان أو الحيوان ولا وجود للفحم أو البترول فسبح بإسم ربك العظيم.

﴿الذى جعل لكم من الشجر الأخضر نارا فإذا أنتم منه توقدون﴾

يعتبر الفحم والزيت والبترول والغاز الطبيعى تراث للإنسان من العصور الجيولوجية الغابرة، فجميع هذه النواتج الأخيرة مشتقة من بقايا متعضيات حية وتمثل كذلك ثروة من ثروات البناء الضوئى. وتمثل الطاقة التى تنبعث منها عند الأحتراق ضوءاً شمسياً من العصور الجيولوجية الغابرة كان قد احتبس وتحول إلى طاقة كيميائية عن طريق البناء الضوئى لنباتات ازدهرت خلال أحقاب جيولوجية قبل ظهور الإنسان بوقت طويل.

وهكذا فإن حظ الإنسان من البناء الضوئى أعظم أيضاً من حظ أى كائن حى آخر. فهو لا يعتمد، كغيره من النباتات وجميع الحيوانات الأخرى، بالنسبة لوجوده بالذات على هذه العملية فحسب، ولكنه يدين لها أيضاً بكثير من الطيبات وبمعظم الطاقة التى تسهم فى الحفاظ على مستوى معيشته فوق المستوى الذى يتطلبه مجرد البقاء.

ويستهلك الإنسان المتوسط فى الولايات المتحدة غذاء تبلغ قيمة طاقته حوالى ٣٠٠٠ كيلو سعر فى اليوم. ولا يحظى بمثل هذا كثير من سكان هذه الأرض من البشر، وتعيش أعداد وفيرة منهم على شفا الموت جوعاً بصورة تكاد تكون دائمة. ومما يزيد فى مشكلة الإحتفاظ بمقادير غذائية كافية للجنس البشرى الزيادة المطردة فى مجموع سكان الأرض من البشر ولا يحتمل أن

ينقص طلب الناس لمزيد من الغذاء فى المستقبل الذى يمكن التنبؤ به. ولس هناك بديل عن البناء الضوئى بوصفه المصدر الأخير للغذاء البشرى كله.

ويعتمد قيام الحضارات الصناعية الراقية، مثل حضارات أمريكا الشمالية وأوروبا، على الإستهلاك الدائم المفرط للطاقة. وتزيد الحصة التى يستهلكها بطريق غير مباشر كل مواطن بالولايات المتحدة من الطاقة فى اليوم – حوالى ١٤٧,٠٠٠ كجم سعر – زيادة هائلة على الحصة التى يستخدمها بطريق مباشر فى صورة غذاء. وهذه هى الطاقة التى نستخدمها للحرارة والقوة فى الصناعة، ولإدارة عجلات القطارات والسيارات، ولتوليد الكهرباء ونحصل على الجزء الأكبر من هذه الطاقة من احتراق الفحم والزيت والغاز. والمصدر الهام الوحيد للطاقة الذى لا صلة له بالبناء الضوئى هو القوة المائية.

وحاجة الإنسان لزيادة مصادر القوة ملحة كحاجته لزيادة المواد الغذائية. ولن ينضب معين أنواع الوقود الحفرى، الذى تقوم عليه أسباب حضارتنا، فى السنة التالية، بل ولا فى القرن الحادى والعشرين. ولكن عروق الفحم وبرك الزيت التى تحت سطح الأرض ليست معيناً لا ينفد. وسيواجه الجنس البشرى إن عاجلاً أو آجلاً مشكلة المصادر البديلة لهذه الأنواع من الوقود. وفى مواجهتنا لهذه المشكلة النهائية بشئ من بعد النظر تأمين حكيم ضد ما ليس منه بد.

وقد تجلت آمال عظيمة جداً بأن يشهد المستقبل تسخير الطاقة الذرية للأغراض السليمة، ولا ريب فى قيام هذا الأحتمال الذى يتحدى الخيال ولكن مصادر الطاقة الذرية للحرارة والقوة سيكون اطرادها بطيئاً. ولا يوجد حتى الآن ما يؤكد أنها تستطيع أن تحل محل الوقود كمصدر كبير للطاقة. ومن السابق لأوانه فى نطاق معرفتنا الحاضرة أن يكون اعتمادنا مقصوراً على الطاقة الذرية، بإعتبارها مصدر الحرارة والقوة فى المستقبل.

خاصة بعد أن إتضح خطورتها من حيث إنفجار بعضها كما فى إنفجار تشرنوبل الشهير فى الإتحاد السوفيتى السابق (أوكرانيا) أو تسرب الإشعاع فى كثير منها البعض فى الولايات المتحدة والبعض فى روسيا والآخر فى فرنسا وإنجلترا وأيضاً المفاعل الأسرائيلى فى ديمونة عليه نفس الأعتراضات. والعيب الثانى الهام أيضاً للطاقة النووية هو النفايات حيث أن النفايات النووية تكون مشعة وهكذا تقوم بعض الدول بإرسال نفاياتها إلى دول أخرى بطرق مباشرة أو غير مباشرة لدفنها بها أو يكون ذلك سراً أو خلسة. أو دفن هذه النفايات فى البحر وهذا سيعرض البحار والمحيطات فى المستقبل للتلوث الإشعاعى. وهكذا فلا يعلو حتى الآن عن طاقة البترول .

وعلى هذا الكوكب الذى تغمره الشمس يبدو أن الإشعاع الشمسى هو أعظم مصدر نرتجيه

ونتجه إليه للتزود من الطاقة. وتبدو لنا صحة هذا بوجه خاص حين ندرك أن كفاية البناء الضوئى منخفضة للغاية. فالجزء الذى يسقط على سطح الأرض وتحوله النباتات الخضراء من طاقة الشمس الكلية إلى طاقة كيميائية هو فى حدود بضعة أعشار من واحد فى المائة. ولا يحتمل، لأسباب ديناميكية حرارية معروفة، أن يكون الإنسان قادراً قط على أن يسخر جزءاً كبيراً من إشعاع الشمس الذى تستقبله الأرض، ولكنه يستطيع بلا ريب أن يحرز بعض الزيادة فى الجزء الذى يمكن تحويله من هذه الطاقة الشمسية لحاجة البشر وذلك بنشر الخلايا الشمسية بدرجة كبيرة.

﴿وسخر لكم الشمس والقمر دائبين وسخر لكم الليل والنهار وآتاكم من كل ما سألتموه وإن تعدوا نعمة الله لا تحصوها إن الإنسان لظلوم كفار﴾

طبعاً تسخير الشمس للإنسان هو عن طريق أنها تسبب الدفء المناسب والمطلوب لحياة الإنسان والحيوان والنبات ولكن الأهم من ذلك أنها مصدر الطاقة اللازمة لحياة الإنسان والحيوان والنبات ويكون ذلك عن طريق عملية البناء الضوئى كما سبق ذكره والتى هى سبب رفاهية الإنسان من طعام وملبس ودواء ومصدر الطاقة اللازم لحياة الحيوان والنبات نفسه.

وبهذه المناسبة يجب التنويه بأن الناتج عموماً من البناء الضوئى لم يستغله الإنسان بأية حال استغلالاً كاملاً باعتباره مصدراً للطاقة. ويمكننا أن نحصل على نصيب أكبر من الأغذية وأنواع الوقود المتاحة عن طريق استغلالنا للناتج السنوى الحاضر للبناء الضوئى استغلالاً أكفى . على أنه يجب عدم خلط الإجراءات التى صممت لتحقيق هذا الهدف مع ما قد يتخذ من وسائل لزيادة مجموع الإنتاج السنوى للبناء الضوئى.

وهناك عدة وسائل ممكنة لأستغلال الناتج الحالى للبناء الضوئى من المادة العضوية استغلالاً أكفأ. منها تحويل ما لا يؤكل من منتجات كالخشب والقش إلى أغذية. وقد أتخذت وسائل تكنولوجية للحصول على نواتج كبيرة من السكر من مثل هذه المواد النباتية، التى تتألف إلى حد كبير من السليلوز. والأغذية الكربوإيدراتية التى نحصل عليها بهذه الوسيلة يمكن استغلالها بطريق مباشر أو غير مباشر كمصادر إضافية لغذاء الإنسان. وثمة وسيلة بديلة هى أيضاً من الوسائل الممكن إجراؤها فنياً وهى تحويل مثل هذه المواد النباتية إلى كحول يمكن استخدامه بعدئذ كوقود. ومن الوسائل الأخرى للإكثار من الأغذية المتاحة زيادة استخدامنا للنباتات المائية التى تعتبر أقل مصدر طرقناه من مصادر البناء الضوئى. وهناك طريقة أخرى أيضاً للحصول على استغلال أوفى لموارد البناء الضوئى الحالية هى أن نربى أنواعاً من حيوانات الرعى أفضل من الحيوانات الموجودة وأوفى منها فى تحويل ناتج البناء الضوئى للمروج إلى غذاء يستطيع أن يأكله البشر.

هذا وهدفنا الأول هو زيادة المجموع السنوى لناتج البناء الضوئى. ولا ريب أنه باستخدامنا لضروب محسنة من النباتات، ولوسائل زراعية وتقنوية أفضل، ولغير ذلك من وسائل الخبرة نستطيع أن نحصل على شئ من الزيادة فى الكفاية الكلية للعملية على أساس سنوى للفدان فى أنحاء كثيرة من العالم. وإن اكتسابنا ٠,٠١ فى المائة فقط من مجموع ما يسقط على المساحات الأرضية من طاقة إشعاعية يتحول إلى طاقة كيميائية فى البناء الضوئى من شأنه أن يزيد موارد العالم الغذائية زيادة بالغة. وقد أقترح أيضاً إعداد مزرعة صناعية على نطاق تجارى لكلوريلا أو لغيره من الطحالب وحيدة الخلية واتخاذها مصدراً إضافياً للأغذية الأساسية. ويؤخذ من التجارب التمهيدية فى ذلك الوقت بأنه من المحتمل – على الأقل – إجراء هذه المحاولة الثورية إلى حد ما لمشكلة الإنتاج الغذائى. وقد كان ذلك فى الستينات والسبعينات ولكن لم تستمر الدراسات فى ذلك الصدد الآن بنفس الدرجة وثبت الآن أنها غير مفيدة عملياً .

أما الاحتمال الثانى العظيم لتوجيه مزيد من الطاقة الشمسية نحو خدمة البشر فهو تحويلها المباشر إلى طاقة يمكن استعمالها دون توسط من النباتات الخضر وقد راودنا هذا الحلم منذ أمد بعيد وأعدت لتحقيقه كثير من المشروعات. ويبدو أن أعظم ما يرتجى مما وضع من شتى المقترحات هو استنباط نوع ما من الوسائل الصناعية للبناء الضوئى. وسوف نستدل من فهمنا التام للكيفية التى يحدث بها البناء الضوئى فى النبات الأخضر – وهو الوسيلة الوحيدة المعروفة لهذا النوع – على الكيفية التى قد نبتكر بها وسائل مماثلة نستعملها فى تحويل ما يضيع حالياً من طاقة ضوء الشمس الإشعاعية إلى طاقة كيميائية يمكن أن يستغلها الإنسان.

وواضح أن السبيل إلى تقدمنا فى زيادة مصادر الإنسان من الغذاء أو الطاقة منوط بفهمنا التام للآلية التى يعمل بها المحول الوحيد المعروف للطاقة الإشعاعية – وهو الخلية النباتية الكلوروفيلية. ويصدق هذا سواء حاولنا النجاح عن طريق استغلال أوفى للنبات الأخضر نفسه بوصفه محولاً للطاقة، أو بإيجاد وسائل صناعية للبناء الضوئى تحاكى النبات.

أما تسخير القمر فهو للإضاءة ليلاً. ومن ناحية فسيولوجيا النبات فإنه قد وجد أن ضوء القمر ضرورى لبعض الطحالب حيث وجد أن ضوء القمر وشدته حوالى ٣ lux يكون فعال وضرورى لتكوين أعضاء التأنيث وتكوين ونضج البيض وأيضاً تكوين وتحرر الجاميطات الذكرية وذلك فى أحد الطحالب البنية وهو طحلب *Dictyota* وتسمى هذه الحالة وهى نضج أعضاء التأنيث وتكوين الجاميطات الذكرية وتحررها بعد فترة معينة ثابتة من التعريض لضوء القمر lunar rhythm بإسم تكرارية الحدوث المنتظمة لضوء القمر . وعامة الطحالب مفيدة للإنسان حيث أنها تقوم

بعملية البناء الضوئى وخروج الأوكسجين الضرورى لتنفس الإنسان والنبات والحيوان. كما أن الطحالب تستعمل غذاء للأسماك فهى أساس لحياة الأسماك الهامة فى غذاء الأنسان. وقد يكون لضوء القمر منافع كثيرة مشابهة فى ذلك الصدد أو غير مشابهة فى ذلك الصدد حيث أن الدراسات على أهمية ضوء القمر قليلة جداً وبزيادة الأبحاث لذلك قد يظهر تأثيرات فعالة لضوء القمر على النباتات المختلفة سواء الزهرية أو الطحالب أو الأرشيجونيات ومنها السراخس والحزازيات. حيث أن القرآن صالح لكل زمان ومكان. أما تسخير الليل والنهار فبالإضافة إلى الفوائد العديدة لذلك فإن لذلك أهمية قصوى عظيمة مهيبة وهى أساس حياة ورفاهية الإنسان. وجد أيضاً أن بعض النباتات قصيرة النهار تزهر بكثرة عند تعريضها لإضاءة خافتة بالليل عنه فى ظلام تام وهكذا فإن ضوء القمر يمكن أن يفيدكثيراً فى هذه الحالات وها هو ضوء القمر له فائدة كبيرة على الإزهار لرفاهية الإنسان. فإن الإزهار والأثمار لا يحدث فى ٧٠٪ من النباتات على الأقل إلا فى وجود ليل ونهار متعاقبين وذات مدد معينة محددة ولذلك تقسم النباتات إلى نباتات طويلة النهار ونباتات قصيرة النهار حيث أن النباتات طويلة النهار تحتاج إلى نهار طويل لكى تزهر بينما النباتات قصيرة النهار تحتاج لنهار قصير لكى تزهر ويلى ذلك الإثمار فى جميع الحالات. حيث أنه أولاً لابد أن تتكون الزهرة ثم تتحول الزهرة بعد ذلك إلى ثمرة . أى أن النهار وطوله هام جداً للإزهار ثم الإثمار أى أنه بمعنى آخر إذا لم يوجد الليل والنهار وإذا لم يوجد النهار بطول معين ويختلف طول النهار أيضاً على مدار السنة ففى الشتاء نهار قصير وفى الصيف نهار طويل لما كان أى وجود وإثمار لحوالى ٧٠٪ من النباتات. وتحرم الإنسان من هذه النباتات. ولكن ما هو دور الليل فى ذلك فقد أتضح أن مَدة الليل أهم فى الأزهار من النهار ولذلك تسمى النباتات ذات النهار الطويل بأنها نباتات ذات ليل قصير والنباتات ذات النهار القصير بأنها نباتات ذات ليل طويل أى ان الليل أهم لأزهار النباتات من النهار ووجود مدة الليل قصيره أو طويلة ويكون ذلك عن طريق صبغة خاصة موجودة فى جميع النباتات تسمى بالفيتوكروم (راجع الباب العشرون وحيث يوجد شرح تفصيلى لذلك). ويلاحظ أنه فى هذه الآية الكريمة ذكر تسخير الليل والنهار ولكن ذكر الليل قبل النهار مع أنه الظاهر هو أن النهار أهم ولكن فى هذه الآية ذكر الليل أولاً لأنه الأهم فى إزهار وأثمار كثير من النباتات ثم ذكر النهار. أى أن تسخير الليل هو الأهم فى هذه الحالة ثم تلى ذلك النهار وهكذا توضح الآية الكريمة المعنى العظيم الجليل لتعاقب الليل والنهار لكى يوجد ليل بأطوال مختلفة وحيث أن الليل هو الأهم فقد ذكر أولاً. وهكذا بعد هذا الشرح أنظر للآية الكريمة وعظيم وروائع معناها وكيف كانت الصياغة فى أقل الكلمات وأعظم المعنى وسخر لكم الليل والنهار ولذلك يلاحظ أن الشمس للإنسان فوائدها جليلة بالنسبة للقمر وكذا الليل فوائده كثيرة

ولذلك تم ذكر الشمس والليل أولاً. هكذا تم ذكر الشمس والقمر ثم تم ذكر الليل والنهار. وهكذا بعد هذا الشرح للآية السابقة أنظر إلى عظم هذه الاية وتداخل الشمس والقمر والليل والنهار فى رفاهية الإنسان ﴿وسخر لكم الشمس والقمر دائبين وسخر لكم الليل والنهار وآتاكم من كل ما سألتموه وإن تعدوا نعمة الله لا تحصوها إن الإنسان لظلوم كفار﴾.

ولذلك تلى تسخير الشمس والقمر والليل والنهار أن الله آتاكم من كل ما سألتموه من نباتات وثمار وأوراق وأزهار ومن حيوانات ذات لحم حلو المذاق والطعم ومن ألبان وكلها نتيجة للنبات كما سبق ذكره ولذلك إن تعدوا نعمة الله لا تحصوها بالفعل ولا شك فإن الإنسان ظلوم كفار. هذا الجزء أول مرة يفسر بهذه الطريقة وينسب تفسير ذلك للمؤلف بالنسبة للقمر والليل.

﴿وكلوا من طيبات ما رزقناكم﴾

﴿وآية لهم الأرض الميتة أحييناها وأخرجنا منها حبا فمنه يأكلون وجعلنا فيها جنات من نخيل وأعناب وفجرنا فيها من العيون ليأكلوا من ثمرة وما عملته أيدهم أفلا تشكرون﴾.

﴿هو الذى أنزل من السماء ماء فأخرجنا به نبات كل شئ فأخرجنا منه خضرا نخرج منه حباً متراكباً ومن النخل من طلعها قنوان دانية وجنات من أعناب والزيتون والرمان مشتبهاً وغير مشتبه. أنظروا إلى ثمرة أذا أثمر وينعه . إن فى ذلك لآيات لقوم يؤمنون﴾.

﴿هو الذى أنشأ جنات معروشات وغير معروشات والنخل والزرع مختلفا أكله والزيتون والرمان متشابها وغير متشابه. كلوا من ثمرة إذا أثمر وءاتو حقه يوم حصاده ولا تسرفوا إنه لا يحب المسرفين﴾.

إن عملية البناء الضوئى هى الأساس فى رفاهية الإنسان وينتج عنها جميع أنواع الإنتاج الزراعى ومنه الغذاء من فاكهة وخضر ومحاصيل حقل مثل القمح والذرة وقصب السكر وغيرها. حيث أن تكوين جميع أنواع الثمار والأوراق والسيقان التى نستعملها فى طعامنا وكساتنا ودوائنا هى نتيجة لعملية البناء الضوئى التى يقوم بها النبات ولا يقوم بهذه العملية غيره.

وهكذا يتم حفظ طاقة الشمس بعد تحويلها إلى طاقة كيماوية فى الغذاء كما سبق ذكره سواء فى النبات والحيوان ثم يستخدم الإنسان هذه الطاقة المختزنة للقيام بجميع أوجه نشاطه وذلك عن طريق عملية التنفس حيث أن عملية التنفس هى عملية عكسية تماماً لعملية البناء الضوئى وذلك كما يتضح من المعادلتين.

البناء الضوئى

$$٦\ ك\ أ\ ٢ + ٦\ يد٢\ أ \xrightarrow[\text{كلوروفيل}]{\text{طاقة ضوء}} ك٦\ يد\ ١٢\ أ٦ + أ٢$$

ثانى أوكسيد الكربون + ماء ← سكر جلوكوز + أكسجين

وفى التنفس

ك ٦ يد ١٢ أ٦ + أ٢ ← ٦ ك أ٢ + ٦ يد ٢ أ + ٦٧٣ كيلو سعر

جلوكوز + أوكسجين ← ثانى أوكسيد الكربون + ماء + طاقة

وهكذا يحصل الإنسان والحيوان على الطاقة اللازمة له من الطاقة المختزنة فى الغذاء عن طريق عملية البناء الضوئى، أى يستخدم طاقة الشمس. ولذلك فإن قدماءالمصريين فى بعض الفترات عبدوا الشمس كآلة وقد كانوا فى ذلك أفضل من عبادة الحيوانات والتماثيل وغيرها. وضيق أفق قدماء المصريين أنهم لم يتمكنوا من معرفة أن الله هو خالق الشمس والسموات والأرض وغيرها. (لمعرفة عملية البناء الضوئى والتنفس بالتفصيل لابد من الرجوع إلى الباب الثامن عشر والتاسع عشر).

ماذا يحدث عند أكل الأنسان والحيوان للطعام أو أخذ المشروبات السكرية مثلاً، يتم فى عملية التنفس هدم هذ المركبات سواء سكريات أو كربوإيدرات أو دهون أو بروتينات كما سبق شرحه فى باب التنفس من هذا الكتاب وينتج عنها ثانى أوكسيد الكربون والماء وتنطلق الطاقة المختزنة فى الغذاء تقريباً ثلثيها يفقد فى صورة حرارة تقوم بتدفئة النبات أو الحيوان أو الإنسان وجزء من هذه الطاقة حوالى أكثر من الثلث قليلاً (أنظر باب التنفس) يتم إختزانه فى صورة كيماوية قابلة للإستعمال بواسطة جسم الحيوان والإنسان والنبات ويكون ذلك فى صورة روابط كيماوية غنية بالطاقة فى جزيئات تسمى ATP . والطاقة الكيماوية المختزنة فى الرابطة الواحدة هى حوالى ٧ كيلو سعر أى ٧ كيلو كالورى.

يعرف الكالورى calorie فى الفيزياء هى كمية الحرارة اللازمة لرفع درجة حرارة ١ جرام من الماء إلى ١ درجة مئوية من ١٥ مئوية إلى ١٦ مئوية. بينما الكالورى المستخدم فى علوم التغذية يكتب حرف C كبيرة capital أى Calorie ويعتبر كالورى كبير ويرمز له كيلو كالورى أو كيلو جرام كالورى (كيلو سعر أو كيلو جرام سعر) ويكتب .Kg. Cal أو K Cal وهو عبارة عن

كمية الحرارة اللازمة لرفع درجة حرارة ١ كيلو جرام من الماء درجة مئوية من ١٥ إلى ١٦ = ١٠٠٠ كالورى المستخدم فى علوم الفيزياء أى أن الكالورى الكبير = كيلو كالورى أى ١٠٠٠ كالورى من المستخدم فى علوم الفيزياء.

ولذلك فإن

٤ كيلو جرام ماء ترتفع درجة مئوية واحدة تساوى ٤ كالورى كبير

١ كيلو جرام ماء يرتفع ٤ درجة مئوية يساوى ٤ كالورى كبير

٢ كيلو جرام ماء ترتفع ٢ درجة مئوية تساوى ٤ كالورى كبير

نحصل على قيمة الكالورى الكبير أى السعر الكبير وذلك بقسمه وزن الماء وهو بالكيلو جرام على الزيادة فى درجة الحرارة بالمئوى.

وتطبيقاً لذلك يمكن حساب ما يأتى أن :

١ جم من الكربوايدرات عند إحتراق (أستخدامها فى التنفس) تعطى ٤,١ كالورى كبير.

١جم من الدهون عند احتراق (أستخدامها فى التنفس) تعطى ٩,٤ كالورى كبير.

١جم من البروتين عند احتراق (أستخدامها فى التنفس) تعطى ٥,٦ كالورى كبير.

هذه القيم السابقة يتم الحصول عليها عند احتراق الغذاء السابق فى جهاز خاص لقياس السعرات يسمى كالوريمتر Calorimeter . فى حالة الدهون والكربوايدرات يحترق الغذاء فى جسم الإنسان تماماً وكلياً كما فى جهاز الكالوريمتر ولكن العكس فى البروتين حيث أن الإحتراق للبروتين يكون غير كامل حيث ينتج عن إحتراق البروتين نسبة من اليوريا وبعض المركبات الآزوتية الأخرى أى أن الإحتراق فى البروتين غير كلى أى جزئى ولذلك فأنه لا تختلف قيم إحتراقه الكربوايدراتية أو الدهون فى الكالوريميتر عن الجسم ولكنها تختلف فى البروتين ولذلك يجب تصحيح القيم السابقة كالآتى :

١ جم من الكربوريدرات يعطى ٤ كالورى كبير أى ٤٠٠٠ كالورى صغير

١ جم من الدهون يعطى ٩ كالورى كبير أى ٩٠٠٠ كالورى صغير

١ جم من البروتين يعطى ٤ كالورى كبير أى ٤ كيلو كالورى

أحد أجهزة الكالوريمتر تسمى الكالوريميتر القنبلة bomb Calorimeter وهو بسيط جداً

حيث يتم وضع الغذاء المراد تقدير سعراته فى أسطوانة صلب مملؤة بالأكسجين يبدأ الأحتراق بواسطة سلك بلاتينيم يتم تسخينه بتيار كهربائى. الحرارة الناتجة من التفاعل متصلة بوزن معلوم من الماء محيطة بالأسطوانة الصلب . وبمعرفة وزن الماء والزيادة فى درجة الحرارة فأن الطاقة المنطلقة من إحتراق الغذاء مقاسة بالكالورى ويمكن حسابها.

كيف أن الحرارة الناتجة عن أحتراق الغذاء تفقد أو يتم التصرف فيها فى النبات غير مدروسة بدقة كبيرة كما هو الحال فى الإنسان . حيث أنه فى الإنسان تم دراستها بدقة وهى كالآتى:

خلال البول والبراز	١,٣ ٪	أى	٤٨ كيلو كالورى
خلال التنفس وتدفئة الهواء	٣,٥ ٪	أى	٨٤ كيلو كالورى
بخر الماء من الرئتين	٧,٢ ٪	أى	١٨٢ كيلو كالورى
بخر من الجلد	١٤,٥ ٪	أى	٣٦٤ كيلو كالورى
الإشعاع والتوصيل من الجلد	٧٣٠ ٪	أى	١٧٩٢ كيلو كالورى
المجموع			٢٤٧٠ كيلو كالورى فقد يومى

يمكن أن تتغير القيم السابقة تبعاً للظروف البيئية المختلفة وعامة مما سبق يمكن أن يقال أن فقد الحرارة فى الإنسان يكون أساساً ورئيسياً نتيجة للبخر والإشعاع evaporation and radiation وطبعاً فى الإنسان هذا الفقد يتحكم فيه نوع الملبس فالذى يرتدى قميص يفقد حرارة كبيرة بالمقارنة ببلاد الأسكيمو والذين يرتدون فراء الحيوانات أو حتى الإنسان العادى والذى يلبس بدلة صوف وبلوفر صوف وبالطو. ولذلك فى السن المتقدمة يمكن أن يلبس فانلة وأيضاً بنطلون يشابه الفانلة وصوف أيضاً أى ملابس داخلية صوف ليقل فقد الحرارة وتتم تدفئة الجسم ولكن الأهم فى التحكم فى فقد الحرارة من الجسم هو ضبط أوتوماتيكى عكسىautomatic reflex control فى جسم الإنسان عن طريق أنواع معينة من الجهاز العصبى أى الأعصاب sweat nerves و vasomotor nerves أما عن كمية الحرارة المنتجة بواسطة جسم الإنسان فهى تتوقف على درجة الأحتراق فى خلايا جسم الأنسان وهذه أيضاً تتوقف جزئياً على درجة نشاط العضلات ونوع وكمية الغذاء المستعمل. ولكن يوجد أيضاً نظام أوتوماتيكى لضبط درجة الحرارة عن طريق التغير فى التحول الغذائى فى الأعصاب involuntary reflex on muscular metabolism . مثال ذلك أن درجة الحرارة منخفضة فإن إنتاج الحرارة يزداد لتحدث التدفئة ومع ذلك فإن درجة حرارة الجسم ثابتة حوالى ٣٧ مئوية سواء فى الصيف والشتاء وبالرغم من أن إنتاج الحرارة يزداد

فى داخل الجسم فى الشتاء عنه فى الصيف. وهذا التنظيم والثبات لدرجة الحرارة فى داخل جسم الإنسان على مدار الشتاء والصيف يسمى بالتنظيم الكيماوى chemical regulation أو بالتنظيم الكيمو حيوى biochemical regulation .

أما إحتياج النبات أو الإنسان أو الحيوان للطاقة يتوقف على عاملين أحدهما ثابت وهو عبارة عن كفاءة وسرعة عملية التحول الغذائى وعامل آخر متغير وهو يتوقف على النشاط الفيزيائى لجسم الأنسان أو الحيوان أو النبات. وذلك مدروس بدقة كبيرة جداً فى الإنسان ولذلك سنشرح ذلك بالتفصيل فى الإنسان. ولكن سنعطى أيضاً مثلاً للنبات فالنبات يحتاج إلى طاقة كبيرة جداً أثناء شق الريشة أو الجذير للتربة وخروج الباردة إلى السطح ففى هذه المرحلة يحتاج النبات إلى طاقة زائدة وكبيرة جداً لكى تبرز البادرة على سطح الأرض.

وفى حالة الأنسان يمكن شرح ذلك بالمقادير الآتية

٨ساعات نوم يحتاج ٦٥ كيلو كالورى لكل ساعة = ٥٢٠ كالورى كبير

٢ساعة عمل خفيف يحتاج١٧٠ كالورى كبير لكل ساعة = ٣٤٠ كالورى كبير

٨ساعات عمل نجارة يحتاج٢٤٠ كالورى كبير لكل ساعة = ١٩٠٢كالورى كبير

٦ساعات جالس يستريح يحتاج ١٠٠كالورى كبير لكل ساعة = ٦٠٠ كالورى كبير

المجموع فى اليوم الواحد=٣٣٨٠كالورى كبير.

ولذلك فى حالة الإنسان النشط العادى يحتاج إلى٣٠٠٠كالورى كبير فى اليوم عامة هذة الكمية تختلف فتفضل المراجع الأمريكية زيادة هذة الكمية حديثا بدرجة كبيرة فى حين أن المراجع الأوروبية ترى أن هذة الكمية كافية. عامة فإن٣٠٠٠كالورى كبير فى اليوم تنتج عن وجبة تتكون من ٦٧جرام بروتين والبعض يفضل٨٠–١٠٠جرام بروتين لكل يوم.

يرى البعض أن ١٢٠٠ كالورى كبير من ٣٠٠٠ يجب أن تتكون من غذاء وقائى protective foods لإعطاء كميات الحد الأدنى اللازمة للجسم من الفيتامينات والسعرات والأحماض الأمينية الرئيسية. تتكون ١٢٠٠ كالورى كبير من لبن ١ pint وبيضة و٣ – ٤ أوقية لحم و١٥ جرام زبدة و ٤ servings خبز، و٢ خضروات خلاف البطاطس إحداهما طازجة، و٢ فاكهة إحداهما طازجة.

يلاحظ أن الكميات السابقة هى للأشخاص العاديين وفيما يلى جدول يوضح أن

الأحتياجات تختلف كثيراً لنفس الشخص عند قيامه بأعمال مختلفة فالأنسان النشيط يحتاج إلى طاقة أكثر من الخامل والنائم يحتاج إلى طاقة أقل من المستيقظ والذى يفكر إلى طاقة أقل من الذى يجرى أو الذى يرفع أثقال وهكذا (جدول٣١).

(جدول ٣١) : كمية الطاقة المستهلكة بجسم الإنسان (وزن ٧٠ كيلو جرام)

لكل ساعة فى الأعمال المختلفة

نـــــــوع النشـــــــاط	كالورى لكل ساعة	كالورى لكل كيلو جرام
النوم	٦٥	٠,٩٣
مستيقظ على السرير	٧٧	١,١
جالس مستريح	١٠٠	١,٤٣
قراءة بصوت مرتفع	١٠٥	١,٥٠
واقف مستريح	١٠٥	١,٥٠
حياكة الملابس يدويا	١١١	١,٥٩
واقف منتبه	١١٥	١,٦٣
شغل تريكو (٣٠ غرزة فى الدقيقة لعمل بلوفر)	١١٦	١,٦٦
لبس أو خلع الملابس	١١٨	١,٦٩
حياكة ترزى	١٢٢	١,٧٤
غـــذاء	١٣٥	١,٩٣
كتابة على الآلة الكاتبة	١٤٠	٢,٠٠
كى الملابس (مكواه وزنها ٢,٥ كيلو جرام)	١٤٤	٢,٠٦
غسيل الأطباق والسلطانية والأكواب	١٤٤	٢,٠٦
كنس الأرض	١٦٩	٢,٤١
تجليد الكتب	١٧٠	٢,٤٣
عمليات خفيفة	١٧٠	٢,٤٣
صناعة الأحذية	١٨٠	٢,٥٧
السير ببطء (٢,٦ ميل فى الساعة)	٢٠٠	٢,٨٦
السير بسرعة متوسطة (٣,٧٥ ميل فى الساعة)	٣٠٠	٤,٢٨
نزول السلم	٣٦٤	٥,٢
نشر الخشب	٤٨٠	٦,٨٦
السباحة	٥٠٠	٧,١٤
العدو (٥,٣ ميل لكل ساعة)	٥٧٠	٨,١٤
السير بسرعة كبيرة جداً (٥ ميل فى الساعة)	٦٥٠	٩,٢٨
صعود السلم	١١٠٠	١٥,٨

من الجدول السابق يتضح أنه كلما زاد المجهود كلما زادت الكالورى المستعملة.

يلاحظ أن جميع الطاقة السابقة مصدرها الشمس وحيث أنه طبعاً لقوانين الديناميكا الحرارية thermodynamics وتبعاً للقانون الأول فأن الطاقة لا تفنى ولا تستحدث بل تتحول من صورة إلى إخرى ولذلك فأن أشعة الشمس عبارة عن طاقة هائلة (راجع باب البناء الضوئى فى هذا الكتاب). يمكن للنباتات الخضراء ذات الكلوروفيل أنه تمتص هذه الطاقة العظيمة وتحولها من طاقة ضوئية إلى طاقة كيمياوية مختزنة فى مركبات كثيرة مثل السكريات والكربوايدرات والبروتينات والدهون والأحماض النووية وغيرها وذلك بواسطة عملية البناء الضوئى وهكذا لم تنفذ الطاقة بل تحولت من صورة طاقة ضوئية إلى صورة طاقة كيماوية فى الغذاء. أما عن كيفية أستخراج هذه الطاقة المختزنة فى الغذاء يكون عن طريق عملية التنفس فى الإنسان والنبات والحيوان والكائنات الحية الدقيقة وعن طريق هذه العملية يتم إستخراج الطاقة المختزنة فى الغذاء ويتم إستخراج هذه الطاقة على هيئة حرارة وأيضاً على هيئة جزيئات غنية بالطاقة مثل جزيئات ATP وجزيئات NADPH . وهذه الجزيئات الأخيرة هى التى يمكن بها القيام بجميع أوجه النشاط المختلفة للأنسان والحيوان والنبات والكائنات الحية الدقيقة. وهكذا فإن جميع أنشطة الإنسان والحيوان والنبات والكائنات الحية الدقيقة مرجعها طاقة الشمس المختزنة فى النبات عن طريق عملية البناء الضوئى. ولذلك فإن التغذية هامة جداً لرفاهية الإنسان والحيوان والكائنات الحية الدقيقة وفى عدم وجود النبات فلا حياة أو وجود للإنسان أو الحيوان أو الكائنات الحية الدقيقة. فالنبات وهب ذاته للإنسان والحيوان.

وهكذا فإن التغذية هامة جداً للإنسان والحيوان والنبات والكائنات الحية الدقيقة ولكن التغذية فى النبات تختلف عن الإنسان والحيوان والكائنات الحية الدقيقة ففى النبات تكون التغذية عن طريق عناصر ضرورية بسيطة مثل الأزوت والبوتاسيوم والفوسفور والحديد والمنجنيز والمغنسيوم والبورون والزنك والكبريت وغيرها أما التغذية فى الإنسان والحيوان والكائنات الحية الدقيقة فإنها تحتاج إلى تغذية بمركبات عضوية أى يدخل فيها الكربون وذلك بالإضافة إلى العناصر السابق ذكرها فى حالة النبات أى أن التغذية فى النبات غير عضوية لأن النبات قادر على أن يخلق المادة العضوية ذاتياً فى عملية البناء الضوئى أما الكائنات الحية الأخرى فأنها تختلف عن النبات فى أنها تحتاج إلى غذاء عضوى أيضاً لكى تعيش وقد يكون هذا الغذاء العضوى نباتى أو حيوانى أوكليهما وذلك بالإضافة إلى إحتياجها لمعظم العناصر التى يحتاجها النبات أو جميعها.

أما تغذية الإنسان البدين فهى تختلف عن الإنسان العادى. ففى دراسة على حوالى ربع

مليون رجل بدين أتضح أن السمنة تزيد من معدل الوفاة وأن حوالى ٢٥ كيلو جرام زيادة عن وزن الجسم تزيد من إحتمال وفرصة الموت. ولذلك برنامج الوجبة فى هذه الحالة يحتوى على العناصر الضرورية والفيتامينات ولكن يقلل من أنواع الأغذية الغنية بالسعرات وخاصة الدهون والكربوايدرات الغنية بالطاقة مثل السكريات وأنواع الخبز ولذلك ففى هذه الحالة يجب أن تصمم الوجبات بحيث لا تزيد عدد السعرات عن ٨٠٠ إلى ١٠٠٠ كالورى أى سعر فى اليوم الواحد للشخص البدين مقارنة بـ ٣٠٠٠ كالورى للشخص العادى. أستخدام الأدوية فى نقص الوزن ضار بالصحة وقد يكون له تأثيرات خطيرة على جسم الإنسان ومنها الأدوية أيضاً المستعملة لفقد الشهية. العلاج هو تقليل السعرات طبيعياً .

ذكر القرآن الماء مرات عديدة وفى سور كثيرة وفى هذا المقال لن نسرد هذه الآيات ولكن سنكتفى بذكر اية واحدة على سبيل المثال وليس الحصر وهى ﴿وجعلنا من الماء كل شئ حى﴾.

للماء تركيب خاص فريد ومميزات فريدة (راجع الباب الثانى فى هذا الكتاب وهو أساسيات الفيزياء الحيوية biophysics) والماء مرتبط بالحياة فجميع الكائنات الحية تحتوى على نسبة كبيرة من الماء وعادة تتراوح نسبة الماء فى الخلايا الحية النشطة للنبات أو الإنسان أو الحيوان بين ٨٠ إلى ٩٥٪ وتركيز الماء فى الخلية مرتبط بنشاط الخلية وحيويتها. فمثلا البذور تحتوى على نسبة ضئيلة من الماء تقل عن ١٢٪ وذلك بالنسبة لجميع بذور النباتات ولذلك فإن البذور والحبوب ساكنة وغير نشيطة وعندما تزرع البذور ثم ريها بعد الزراعة تتشرب الماء وتنشط وتنبت وتكون البادرة أى النبات الصغير ثم النبات الكامل وقد يصل طول النبات إلى حد كبير جداً كما فى أشجار الكافور والكازورينا والحور والسيكوايا ولا يحدث هذا النشاط إلا بعد تشرب البذور للماء. نفس الشئ فى حالة الجراثيم (الأبواغ) التى تكونها الكائنات الحية الدقيقة مثل الفطريات والطحالب والبكتريا والحزازيات والسرخسيات فإنها تتميز بأنها تراكيب قليلة الماء قادرة على السكون وبذلك تتحمل الظروف البيئية غير الملائمة تتشرب الماء وتنشط وتنبت كما فى الفطريات والطحالب والحزازيات والسرخسيات وقد تتكاثر الجراثيم بعد تشربها الماء كما فى البكتريا. مما سبق يتضح أن الماء أولا لازم للحياة ومن أساسيات حياة الخلية وثانياً أن الماء لازم لنشاط الخلية فالخلية الساكنة مائها قليل والخلية النشطة محتواها المائى كثير . أما عن أهمية الماء فإنه يمكن تلخيصها فى أربعة نقاط :

أولاً : كما أن التربة مهد للبذور فلولا وجود التربة لما أمكن إنتاج نباتات بهذه الغزارة من غابات وفاكهة وخضر وزهور ومحاصيل حقلية ومراعى وحشائش ولذلك فإن التربة أساسية لتكوين

النبات حيث أنها هى المهد للبذور وهى وسط ملائم للبذور. يعتبر الماء مهد لجميع العمليات الحيوية التى تحدث فى خلايا الإنسان والنبات والحيوان والكائنات الحية الدقيقة. فهو يعتبر مهد ووسط ملائم ومثالى لحدوث التفاعلات الحيوية لا يماثله أى مركب آخر. وبدليل أن وفرة الماء للبذور والجراثيم يجعلها نشطة والعكس صحيح حيث أن ندرة الماء تجعل البذور والجراثيم غير نشيطة ساكنة. وهكذا فإن ندرة الماء فى الخلية تقلل نشاطها أو توقفه تماماً لعدم وجود الوسط المناسب لحدوث التفاعلات الكيموحيوية وبالتالى يتوقف نشاط الإنسان والنبات والحيوان .

ثانياً : يدخل الماء فى كثير من التفاعلات الحيوية الهامة فى النبات والحيوان والإنسان والكائنات الحية الدقيقة ومنها على سبيل المثال لا الحصر أن النشا المختزن فى خلايا النبات لكى يتحلل إلى سكر لابد من دخول الماء فى التفاعل لكى يصبح أحد مواد التفاعل ونفس الشئ الجليكوجين (نشا حيوانى) المختزنة فى خلايا الحيوان والإنسان وبعض الكائنات الحية الدقيقة. فلكى يتحول إلى سكر لابد من دخول الماء كمادة من مواد التفاعل نفس الشئ فى كثير من السكريات فلكى يتحول سكر المالتوز إلى جلوكوز لابد من دخول الماء فى التفاعل ولكى يتحول السكروز إلى جلوكوز وفركتوز لابد من دخول الماء فى التفاعل وذلك كما فى المعادلات الآتية:

نشا + ماء ←(إنزيم أميليز) سكر

جليكوجين + ماء ← سكر

مالتوز + ماء ←(مالتيز) جلوكوز

سكروز + ماء ←(سكريز) جلوكوز + فركتوز

التفاعلات السابقة هامة وضرورية لحدوث عملية التنفس فى الإنسان والحيوان والنبات والكائنات الحية الدقيقة. حيث أن نواتج التفاعلات السابقة هى التى تدخل مباشرة فى عملية التنفس . وهكذا تتضح أهمية الماء أنه أحد مواد التفاعل الهامة فى كثير من العمليات الكيموحيوية . وأن الأمثلة السابقة هى على سبيل المثال وليس الحصر.

ثالثا: تحتاج جميع التفاعلات الكيمو حيوية إلى مركبات عضوية معينة هامة جدا تسمى الإنزيمات (راجع باب الإنزيمات فى هذا الكتاب-الباب الرابع عشر)لكى يتم حدوث هذة التفاعلات وهذة الأنزيمات لا تعمل إلا فى وجود وسط مائى.ففى وجود الماء يمكن أن يظهر نشاط هذة الإنزيمات وتحدث التفاعلات الكيمو حيوية فى خلايا الإنسان والحيوان والنبات والكائنات الحية الدقيقة وهذة التفاعلات السابقة لازمة للنمو والتنفس والنشاط والتكاثر والتفكير

والحركة وبالإضافة لذلك هامة لعملية البناء الضوئى فى النبات.

رابعا: سبق القول ان عملية البناء الضوئى هى أساس الحياة لجميع الكائنات الحية الإنسان والحيوان والكائنات الحية الدقيقة والنبات أيضا. وأحد الأسس الهامة فى هذة العملية هى الماء كما فى المعادلة الأتية :

$$٦كأ_{٢} + ٦يد_{٢}أ \xrightarrow[\text{كلوروفيل}]{\text{ضوء}} ك_{٦}يد_{١٢}أ_{٦} + ٦أ_{٢}$$

ثانى أكسيد الكربون + ماء ← سكر + أوكسجين

يتضح مما سبق أن الماء من مواد التفاعل لعملية البناء الضوئى التى هى اساس الحياة لجميع الكائنات الحية. حيث يحدث تحلل للماء فى وجود الضوء وينطلق الأوكسجين الناتج من عملية البناء الضوئى وتستخدم إليكترونات إيدروجين الماء فى عملية حيوية هامة تسمى عملية النقل الغير دائرى للإلكترونات فى الفسفرةالضوئية وحيث ينتج عن هذة العملية مركبات غنية فى الطاقة مثل ATP، NADPH وهى اساسية لإكتمال دورة عملية البناء الضوئى التى هى أساس الحياة .

خامساً : أن عملية التنفس ينتج عنها الماء وذلك فى الإنسان والحيوان والنبات والكائنات الحية الدقيقة وذلك تبعاً للمعادلة.

سكر + أوكسجين ← ثانى أوكسيد الكربون + ماء + طاقة

حيث أنه فى عملية التنفس يستخدم الأوكسجين الداخل فى عملية التنفس كمستقبل للإلكترونات والأيدروجين الناتج من عملية التنفس وبالذات من عملية الأكسدة الفسفورية. وبذلك يستقبل الأوكسجين الأيدروجين ويتكون جزئ الماء . وإذا لم يتكون جزئ الماء بالطريقة السابقة يحدث إختلال فى التنفس وكثيراً ما يؤدى إلى الوفاة السريعة . أى أن تكوين الماء فى عملية التنفس ضرورى لأستمرار عملية التنفس وتوقفها عادة ما يسبب موت النبات أو الحيوان والإنسان أو الكائنات الحية الدقيقة ومما يثبت ذلك أن إستخدام مركبات سامة متخصصة فى إيقاف بعض خطوات عملية التنفس الخاصة بعملية الأكسدة الفسفورية oxidative phosphorylation مثل مركب malonate وأيضا مركبات الزرنيخ arsenite والسيانيد وأول أوكسيد الكربون فأنها تعتبر مركبات سامة تؤثر على وقف التنفس وبذلك لا يتكون الماء من الأوكسجين وعادة يموت الإنسان والحيوان والنبات والكائنات الحية الدقية وخاصة إذا كانت التركيزات من هذة المركبات كبيرة. عملية الأكسدة الفسفورية هامة جدا للحياة فهى تنتهى بتكوين الماء وينتج عنها المركبات الهامة جدا الغنية بالطاقة وهى ATP (أنظر باب التنفس فى هذا

الكتاب).

مما سبق تتضح أهمية الماء للحياة وبالنسبة للإنسان والحيوان فإن سيرم الدم يحتوى على نسبة كبيرة من الماء.

﴿ألم تروا كيف خلق اللة سبع سموات طباقا. وجعل القمر فيهن نورا وجعل الشمس سراجا. واللة أنبتكم من الأرض نباتا﴾ .

الجزء الخاص بأن جعل القمر فيهن نورا وجعل الشمس سراجا سبق شرحة فى آية كريمة سابقة. واللة أنبتكم من الأرض نباتا معناها وكما سبق شرحة أن النبات هو الأساس لحياة الإنسان والحيوان والكائنات الحية الدقيقة وكما سبق شرحة فى آيات سابقة ولذلك فإن الله أنبتنا من الأرض نباتا وليس أدل من ذلك النبات هو الأساس أن البعض يكون نباتى vegeterian ولا يأكل إلا النباتات وهؤلاء النباتيون يعيشون فى صحه جيدة بل وأفضل من الذين يستعملون اللحوم فى غذائهم أى أن النبات هو الأساس. والتفسير الآخر لهذة الآيه أن نشأة الكون يعتقد أنها نشأت منذ مدة تتراوح بين ١٢ مليار إلى ٢٠ مليار سنه وحدث إنفجار رهيب. أو إنفجارات متتالية رهيبة من حفير ضيق وهكذا نشأ الكون وقد نشأت المجموعة الشمسية من ذلك ومنها الأرض ويعتقد أن الأرض بعد ذلك وبعد تكوينها خرج الماء من باطنها وأصبحت مغطاه بالماء تماما ثم بعد فترة ظهرت اليابسة. وبالتحديد كانت الكرة الأرضية من ١٠ إلى ٦ مليار سنة محاطة بغازات كثيره منها الميثان وكانت فى هذا الوقت الكرة الأرضية عبارة عن صخور ومحيطات محاطة بغازات منها الميثان وبعد ذلك تم تكوين المادة العضوية من عناصر بسيطة وذلك قبل ٤,٥ مليار سنة وفيما يلى ملخص عن كيفية نشوء الكائنات الحية على الأرض .

ولفهم نوعية ونشوء الحياة على الأرض لابد من شرح مبسط لنشأة وتطور الحياة على الأرض. فقد أمكن بالفعل تخليق مواد عضوية مما تدخل فى تكوين الكائنات الحية المختلفة ومنها الأحماض الأمينية وذلك من الغازات التى يعتقد أنها كانت تكون الغلاف الجوى للأرض قبيل بدء الحياة تماماً وهى غازات الميثان والأمونيا والأيدروجين وبخار الماء وذلك بخلطها فى حيز محكم الغلق يمر به شحنات كهربائية. يعتقد أن تكوين المادة العضوية كان خطوة فى سبيل بدء الحياة ويحتمل أن يكون ذلك قبل ٤,٥ مليار سنة . يعتقد أن الحياة الأولى على الأرض بدأت فى المياه الدافئة للبحار العتيقة الغنية بالأحماض الأمينية التى تكونت من غازات الأرض بطرق مشابهة للطريقة السابقة وذلك بتفاعل الأحماض الأمينية مع غاز ثانى أكسيد الكربون وعناصر البوتاسيوم والكالسيوم والكبريت والفوسفور والحديد والنحاس والمغنسيوم وغيرها.

بدأت الحياة على الأرض منذ حوالى ٣,٢٥ مليار سنة على هيئة كائنات حساسة للضوء تشبه الفيروسات الحالية ألا أنها حرة المعيشة وتكونت بعد ذلك كائنات وحيدة الخلية بسيطة التركيب جداً وتتكون من خليط من مركبات عضوية كثيرة تكون مادة حية تسمى البروتوبلازم وبعد ذلك بملايين السنين ومنذ ٢,١ مليار سنة نشأت البكتريا. البكتريا صغيرة الحجم مجهرية وعادة وحيدة الخلية كروية أو عصوية أو حلزونية. يعتقد أن نشأة خلايا الحيوان والنبات هو أن البكتريا قد أخترقت خلية بسيطة التركيب عديمة الجدار بسهولة ثم أستقرت البكتريا فى داخل هذه الخلية عديمة الجدار ثم حدث تحوير للبكتيريا بعد ذلك فى داخل هذه الخلايا وأصبحت جزء هام من الخلية يسمى الميتوكوندريا وهى صغيرة الحجم عصوية إلى كروية الشكل وأحد أسس الحياة الهامة لأنها هى أساس التنفس والطاقة فى جميع خلايا الكائنات الحية، بعد ذلك حدث تحوير لهذه الخلية ذات الميتوكوندريا وأصبحت أكثر تعقيداً وقد يكون لحدوث التنفس بكفاءة عالية ونشأ من هذه الخلية حيوان وحيد الخلية عديم الجدار . يمكن لهذه الخلية أن تحيط نفسها جدار خلوى ويتكون فيها صبغة خضراء تسمى الكلوروفيل وتصبح خلية نبات وحيدة الخلية. وبمرور ملايين السنين تحولت هذه الخلية الحيوانية إلى كتلة من الخلايا ونشأ منها جميع الحيوانات على مراحل وأزمنة وعصور وأحقاب جيولوجية كما يلى . تحولت هذه الخلية وهى حيوان وحيد الخلية إلى كتلة من الخلايا ونشأ من هذه الخلايا الحيوانات المائية ثم الأسماك منذ ٣٦٠ مليون سنة ثم البرمائيات منذ ٢٣٥ مليون سنة مثل الضفادع ثم الزواحف منذ ١٥٥ مليون سنة مثل الثعابين ثم الطيور منذ ٦٠ مليون سنة ثم الحيوانات الثديية منذ ٢٨ مليون سنة أى الحيوانات ذات الثدى مثل الغالبية العظمى للحيوانات التى تعيش على سطح الكرة الأرضية. أما خلق الإنسان فهو ما يقل عن نصف مليون سنة بكثير . أما فى النبات فقد نشأت من الخلية البدائية الطحالب منذ حوالى ٢,١ مليار سنة ثم الفطريات ثم الحزازيات منذ حوالى ٤٤٠ مليون سنة ثم السرخسيات حوالى منذ ٣٦٠ مليون سنة ثم عاريات البذور منذحوالى ٢٥٠ مليون سنة ثم النباتات الزهرية منذ حوالى ١٥٥ مليون سنة أى النباتات ذات الأزهار وهى النباتات التى تسود سطح الكرة الأرضية الآن وتستعمل فى الغذاء والكساء والدواء.

الخلية هى وحدة الكائن الحى وتتكون من مادة حية تسمى البروتوبلازم protoplasm والخلية هى ترجمة لكلمة زنزانة cell وذلك لأن أول من أكتشف الخلايا بواسطة المجهر كانت الخلايا على شكل وحدات مستطيلة مجوفة متراصة بجانب بعضها البعض وكل وحدة تتكون من جدار بداخله فراغ وقد بهر هذا الشكل مكتشف هذه الخلايا وكان أدق تعبير لوصف كل وحدة منها بأنها تشبه الزنزانة أى الخلية the cell .

وهكذا من التطور السابق للكائنات الحية تعتبر النباتات ذات الكلوروفيل هى أساس الطاقة ولذلك لابد من نشوء الحياة على الأرض من النبات. وهكذا فإن نشأة الحياة وأيضاً نشأة الحياة للإنسان معتمدة على النبات وهذا تفسير للاية الكريمة والله أنبتكم من الأرض نباتاً.

﴿هو الذى أنزل من السماء ماء فأخرجنا به نبات كل شئ فأخرجنا منه خضرا نخرج منه حباً متراكبا ومن النخل من طلعها قنوان دانية وجنات من أعناب والزيتون والرمان مشتبها وغير متشابة. أنظروا إلى ثمرة إذ أثمر وينعه. أن فى ذلك لآيات لقوم يؤمنون﴾.

﴿هو الذى أنشأ جنات معروشات وغير معروشات والنخل والزرع مختلفا أكله والزيتون والرمان متشابهاً وغير متشابه. كلوا من ثمرة إذا أثمر وءاتوا حقه يوم حصاده ولا تسرفوا إنه لا يحب المسرفين﴾.

واضح من الآيتين السابقتين أهمية النبات فى الطعام وفيما يلى على سبيل المثال لا الحصر بعض المكونات الهامة لبعض النباتات وكيف تحتوى على مكونات هامة ضرورية للإنسان والحيوان (جدول٣٢) وكيف تم خلق جميع هذه المكونات من دهون وكربوايدرات وبروتين وعناصر وفيتامينات A ، B ألخ وهذا على سبيل المثال لا الحصر .

أما عن ذكر متشابها وغير متشابه فذلك توضيح لعمل الوراثة وكيف أن الوحدة الوراثية أى العامل الوراثى أى الجين يؤثر فى فسيولوجيا النبات والحيوان والإنسان وينتج عن ذلك صفات متشابهة تماماً أو مختلفة نسبياً تماماً . فمثلاً فى حالة النباتات يمكن التحكم بها بسهولة بحيث تصبح متشابهة بدرجة كبيرة وذلك عن طريق علم تربية النبات فمثلاً فى حالة السلالات النقية pure lines أى inbres lines تكون نباتات السلالة الواحدة متشابهة بدرجة كبيرة جداً وهذه من أسس تربية النبات فى القمح والذرة وكثير من الخضر وغيرها. ثم يحدث التهجين بين السلالات النقية لتنتج النباتات الهجين ذات الصفات المحصولية العالية والمرغوبة مثل الذرة الهجين . وعامة عن نشأة النباتات فكانت أصل واحد ثم تشعبت وأختلفت وأصبحت غير متشابهة بدرجة كبيرة . فمثلاً نشأ القمح من أصل واحد ثم تكونت أنواع وأصناف كثيرة ونفس الشئ للقطن والطماطم والبطاطس وغيرها ولذلك تجد منها ما هو متشابه وغير متشابه نتيجة للتشابه فى العوامل الوراثية أى الجينات فى هذه النباتات المتشابهة ولذلك يختل فسيولوجيا النبات .

﴿وفى الأرض قطع متجاورات وجنات من أعناب وزرع ونخيل صنوان وغير صنوان يسقى بماء واحد ونفضل بعضها على بعض فى الأكل إن فى ذلك لآيات لقوم يعقلون﴾.

(جدول ٣٢) : القيمة الغذائية لمائة جرام من الأغذية المختلفة

نوع الغذاء	الماء ٪	الطاقة كالورى	البروتين جرام	الدهون جرام	كربوايدرات ملليجرم	كالسيوم ملليجرام	فوسفور ملليجرام	حديد ملليجرام	فيتامين A وحدة دولية	ثيامين ملليجرام	ريبوفلافين ملليجرام	نياسين ملليجرام	حامض أسكوربيك ملليجرم
خيار	٩٦,١	١٤	٠,٧	٠,١	٢,٧	١٠	٢١	٠,٣	صفر	٠,٠٤	٠,٠٩	٠,٢	٨
بصل	٨٧,٥	٤٩	١,٤	٠,٢	١٠,٣	٣٢	٤٤	٠,٥	٥٠	٠,٠٣	٠,٠٢	٠,١	٩
بطاطس	٧٧,٨	٨٥	٢	٠,١	١٩,١	١١	٥٦	٠,٧	٢٠	٠,١١	٠,٠٤	١,٢	١٧
طماطم	٩٤,١	٢٣	١	٠,٣	٤	١١	٢٧	٠,٦	١١٠٠	٠,٠٦	٠,٠٤	٠,٦	٢٣
جزر	٩٢,٢	٣٠	٠,٥	٠,٤	٦,١	٢٢	٢٤	٠,٦	١٢٠٠٠	٠,٠٣	٠,٠٢	٠,٣	٢
تفاح	٨٤,١	٦٤	٠,٣	٠,٤	١٤,٩	٦	١٠	٠,٣	٩٠	٠,٠٤	٠,٠٢	٠,٢	٥
موز	٧٤,٨	٩٩	١,٢	٠,٢	٢٣	٨	٢٨	٠,٦	٤٣٠	٠,٠٩	٠,٠٦	٠,٦	١٠
عنب	٨١,٦	٧٤	٠,٨	٠,٤	١٦,٧	١٧	٢١	٠,٦	٨٠	٠,٠٥	٠,٠٣	٠,٤	٤
ليمون	٨٦	٥٣	٠,٨	٠,١	١٢,٣	١٤	١٠	٠,١	صفر	٠,٠٤	آثار	٠,١	٢٧
برتقال	٨٧,٢	٥٠	٠,٩	٠,٢	١١,٢	٣٣	٢٣	٠,٤	١٩٠	٠,٠٨	٠,٠٣	٠,٢	٤٩
قمح	٨,٧	٣٦٨	١١,٧	٢,٠	٧٥,٨	٣٨	٣٨٥	٣,٨	صفر	٠,٤٥	١٣	٤,٦	صفر
أرز	١٢,٣	٣٥١	٧,٦	٠,٣	٧٩,٤	٩	٩٢	٠,٧	صفر	٠,٠٥	٠,٠٣	١,٤	صفر

obeikandl.com

حيث يوجد فى الإنسان والحيوان التوائم المتماثلة identical twins وهى توائم تنشأ نتيجة لتلقيح بويضة أو بيضة واحدة بحيوان منوى واحد وبعد حدوث الإخصاب بين الحيوان المنوى والبيضة أو البويضة تتكون خلية الزيجوت ثم تنقسم هذه الخلية إلى خليتين منفصلتين فى الإنسان وقد يكون أكثر من ذلك فى الحيوان. وكل خلية يتكون منها جنين مستقل ويصبح فرد وهكذا تكون هذه التوائم متماثلة تماماً لأن أصلها الوراثى خلية واحدة فقط . والعكس صحيح فى حالة التوائم الغير متماثلة non identical twins حيث أنه يوجد فى بطن الأنثى أكثر من بيضة أو بويضة ويتم تلقيح كل بيضة أو بويضة بحيوان منوى خاص ولذلك ينتج عن ذلك توائم غير متماثلة ولكنها تكون متشابهة فى بعض الصفات. نفس الشئ يحدث فى النبات حيث يحتوى مبيض الزهرة فى كثير من الأحوال على عديد من البويضات وكل بويضة يتم تلقيحها بحبة لقاح خاصة مستقلة وهكذا يتكون الزيجوت وكل زيجوت يتكون من جنين ثم بذرة ولذلك تكون البذور متشابهة ولكنها غير متماثلة وذلك فى داخل الثمرة الواحدة وهى تشابه حالة الأجنة غير المتماثلة فى الإنسان ويمكن أيضاً أن يوجد العكس فى النبات ففى حالة بعض النباتات مثل أزهار الأوركيد أى النباتات الأوركيدية ونبات الصنوبر يمكن أن تلقح ثم تخصب البيضة بجاميطة ذكرية واحدة ثم يتكون الزيجوت ثم ينقسم الزيجوت إلى أكثر من خلية وكل خلية مستقلة بذاتها ثم يتكون من كل خلية جنين وفى هذه الحالة فإن جميع الأجنة فى البذرة الواحدة تكون متماثلة وراثياً وفسيولوجياً تماماً حيث أنها تحتوى على نفس العوامل الوراثية أى الجينات ولذلك فإنها تماثل تماماً التوائم المتماثلة فى الإنسان والحيوان.

ولذلك فإن صنوان المقصود بها التوائم المتماثلة فى الإنسان والحيوان وأيضاً البذور والأجنة المتماثلة فى النبات وغير صنوان أى التوائم الغير متماثلة والأجنة والبذور الغير متماثلة أى المتشابهة.

بالإضافة إلى ذلك يوجد فى النباتات حالة أخرى من الأجنة المتماثلة وهى حالة الأجنة العرضية adventive embryos ولا تنشأ هذه الأجنة من التلقيح والإخصاب ولكنها تنشأ عرضياً من أنسجة خاصة فى البويضة مثل نسيج النيوسيلة ونسيج أغطية البويضة ولذلك تكون هذه الأجنة متماثلة كما فى الأجنة المتماثلة فى الإنسان والحيوان وتحدث هذه الحالة فى بعض النباتات مثل المانجو والبرتقال حيث يوجد جنين عادى من التلقيح والإخصاب وأجنة أخرى متماثلة قد يصل عددها ١٢ جنين فى البذرة الواحدة. عند نزع هذه الأجنة وزراعتها منفصلة تعطى نباتات متماثلة تماماً أى صنوان وذلك كما فى حالة التوائم المتماثلة فى الإنسان ولذلك فالصنوان فى النبات أن تكون الأجنة متماثلة تماماً كما فى التوائم المتماثلة فى الإنسان ويكون منشأ ذلك فى النبات

إنقسام خلية الزيجوت إلى أكثر من خلية منفصلة كما فى الصنوبر أو تكوين الأجنة العرضية .

وهكذا فإن النباتات تسقى بماء واحد وينتج منها نباتات صنوان وغير صنوان كما سبق شرحه.

يوجد فرق فى النبات بين المتشابهة وغير المتشابهة كما فى الحالة التى تم شرحها قبل ذلك ولكن فى هذه الحالة صنوان وغير صنوان يمكن إعتبارها النباتات المتماثلة أساسا ويمكن أيضاً المتشابهة أما غير صنوان هى غير متماثلة وقد تكون متشابهة أو غير متشابهة. أى يفضل الصنوان للتماثل وليست للتشابه.

وأيضاً فى مزارع الأنسجة tissue culture فى النبات فإن جميع النباتات الناتجة منها عادة تكون متشابهة وأحياناً تكون متماثلة أى صنوان. فى مزارع الأنسجة فى النبات توجد حالات كثيرة منها مزارع الخلية الواحدة أو مزارع البروتوبلاست الواحد وغيرها. ومن هذه المزارع ننتج الموز والبطاطس وغيرها كثير.

بعض المراجع العربية المختارة

أولاً : للمؤلف

١- منظمات النمو والإزهار ١٩٩٥ ، المكتبة الأكاديمية القاهرة .

٢- أساسيات أمراض النبات والتقنية الحيوية ١٩٩٣ . المكتبة الأكاديمية . القاهرة.

٣- أبصال الزينة وأمراضها وآفاتها وطرق المقاومة ١٩٨٩ . منشأة المعارف بالأسكندرية. بالإشتراك مع الدكتور/ محمود خطاب.

٤- زهور القطف وأمراضها وآفاتها وطرق المقاومة ١٩٨٩ . منشأة المعارف بالأسكندرية . بالإشتراك مع الدكتور / محمود خطاب.

٥- مورفولوجيا وتشريح النبات. طبعات كثيرة من ١٩٦٩ حتى ١٩٩٠ . دار المعارف الحديثة بالأشتراك مع الدكتور/ حسين العروسى.

٦- المملكة النباتية. طبعات كثيرة من ١٩٧٠ حتى الآن. دار المعارف الحديثة بالأشتراك مع الدكتور / حسين العروسى.

٧- الأطلس النباتى ١٩٩٠ . دار المعارف الحديثة بالأشتراك مع الدكتور/ حسين العروسى والدكتور/ سمير ميخائيل.

٨- فسيولوجيا النبات التجارب العملية ١٩٧٩ . دار المطبوعات الجديدة بالأشتراك مع الدكتور جمال حسونة والدكتور مجدى مدكور.

ثانياً : السادة المؤلفون الآخرون.

١- مبادئ فسيولوجيا النبات ١٩٦٢ . د. عماد الدين الشيشينى والدكتور أحمد فتحى يونس. منشأة المعارف.

٢- الخلية ١٩٦٥ . د. عزيز فكرى ود. عماد الدين الشيشينى . الدار القوميه للطباعه والنشر.

٣- أساسيات فسيولوجيا النبات ١٩٦٧ . د. جمال الدين حسونة. دار المعارف.

٤- فسيولوجيا النبات (مترجم) . ديفلين ١٩٨٥ . المجموعة العربية للنشر .

بعض المراجع الأجنبيـة المختارة

1- Agrios, G. N. 1988. Plant Pathology. Academic Press, N. Y and London.

2- Abbott, D. and R. S. Andrews. 1970. An introduction to chromatography. Longman, London.

3- Abeles, F. B. 1973. Ethylene in plant biology. Academic Pr., N. Y.

4- Atherton, J. G. and J. Rudich. 1986. The tomato crop. Chapman and Hall, London.

5- Audus, L. J. 1972. (3rd ed.). Plant growth substances. Vol. 1 : Cemistry and physiology. Leonard, London.

6- Avery, G. S. Jr., E. B. Johnson, R. M. Addoms and B. F. Thompson. 1947. Hormones and horticulture. McGraw-Hill Book Co., N.Y.

7- Bajaj, Y. P. S. 1992. Medicinal and aromatie plants IV. Springer Verlag, Germany.

8- Bidwell, R. G. S. 1979. Plant Physiology. Macmillan Publishing Co. New York.

9- Bonner, J. and J. E. Varner. 1976. Plant biochemistry, Academic Press, New York.

10- Cresti, M. A. Tiezzi. 1992. Sexual plant reproduction. Springer Verlag, Germany.

11- Criseels, M. Jand D. E. Sadava. 1994. Plants, genes and agriculture. Jones and Bartlott Publishers.

12- Cooper, M. and G. L. Hammer. 1996. Plant adaptation and crop

obeikandi.com

improvement. CAB international, U. K.

13- Cresti, M. and A. Tiezzi. 1992. Sexual plant reproduction. Springer Verlag, Germany.

14- Dattee, Y., C. Dumas and A. Gallais. 1992. Reproductive biology and plant breeding. Springer Verlag, Germany.

15- Devlin, R. M. 1975. Plant Physiology. D. Van Nostrond Co., N. Y.

16- Fosket, D. E. 1994. Plant growth and developmnt - A molecular approach. Academic Press, N. Y.

17- Freeling, M. and V. Walbot. 1994 . The maize handbook. Springer Verlag, New York.

18- Edmond, J. B., T. L. Senn, F. S. Andrews and R. G. Halfacre. 1975. (4th ed.)Fundamentals of horticulture. McGraw-Hill Book Co., N. Y.

19- Galston, A. W. and P. J. Davies. 1970. Control mechanisms in plant development.

20- Galston, A. W., P. J. Davies and R. L. Sattar. 1980. The life of the green Plant. Prentice- Hall. New Jersey.

21- Galston. A. 1994. Life processes of plants. Scientific American Library, New York.

22- Goodwin, T. W. and E. I. Mercer. 1972. Introduction to plant biochemistry. Pergamon Press.

23- Hall, M. A. 1976. Plant structure, function and adaptation. Macmillan Press, London.

24- Hawkins, J. D. 1996. Gene structure and expression. Cambridge

obeikandl.com

University Press, U. K.

25- Hess, D. 1975. Plant physiology . Springer - Verlag, N. Y.

26- Hill, T. A. 1980. Endogenous plant growth substances. Edward Arnold.

27- Karp, G. 1996. Cell and molecular biology. John Wiley and Sons Inc., New York.

28- Krishnamoorthy, H. N. 1981. Plant growth substances. Tata McGraw-Hill Publishing Company. New Delhi.

29- Lal, R. and B. A. Stwart. 1994. Soil processes and water quality. Lewis Publishers, U. S. A.

30- Leopold, A. C. and P. E. Kriedmann. 1975. (2nd ed.) Plant growth and development. McGraw - Hill Book.

31- Mache, R., E. Stutz and A. R. Subramanian . 1991. The translational apparatus of photosynthetic orangelles. Springer - Verlag, Germany.

32- Meyer, B. S. and D. B. Anderson. 1955. Plant Physiology. D. Van Nostrand Company, INC., New York.

33- Mitrakos, K and W. Shropshire. 1972. Phytochrome, Academic Press, London.

34- Moore, T. C. 1979. Biochemistry and pysiology of plant hormones. Springer - Verlage, N. Y.

35- Nickell, L. G. 1982. Plant growth regulators: agricultural uses. Springer Verlag, N. Y.

36- Ray, P. M. 1963. Theliving plant . Holt Rinehart and Winston, N. Y.

37- Roberts, J and D. G. Whitehouse 1976. Practical plant physiology. Longman, London.

38- Schaffer, B. and P. C. Anderson. 1994. Handbook of environmental Physioloyg of fruit crops. CRC Press, Florida, U. S. A.

39- Seymour, G. B., J. E. Taylor and G. A. Tucher. 1993. Biochemistry of fruit ripening. Chapman and Hall, London.

40- Smith, I. 1976. Chromatographic and electrophoretic techniques. Vols. I and II. William Heinemann Medical books, London.

41- Smith, J. E. 1996. Biotechnology. Cambridge University Press, U. K.

42- Skaar, K. 1988. Wood - water relations. Springer Verlag, Germany.

43- Skoog, F. (Ed.) 1980. Plant growth substances. Springer, Verlag. N. Y.

44- Somero, G. N., C. B. Osmond and C. L. Bolis. 1992. Water and life. Springer - Verlag, Germany.

45- Stafford, A. and G. Warren. 1991. Plant cell and tissue culture. John Wily and Sons, New York.

46- Steward, F. C. and A. D. Krikorian. 1971. Plants, chemicals and growth. Academic Pr., N. Y.

47-Stiles, W. and E. C. Cocking. 1969. An introduction to the principles of plant physiology. Methuen and Co. LTD. London.

48- Strafford, G. A. 1965. Essentials of plant physiology.H einemann Educational Books, London.

49- Street, H. E. 1974. Tissue culture and plant Science. Academic Press, London.

50- Teare, L. D. and M. M. Peet. 1983. Crop water relations. John Wiley and Sons, New York.

51- Thomas, B. and C. B. Johnson. 1991. Phytochrome properties and biological action. Springer - Verlag, N. Y.

52- Ting, I. P. 1982. Plant Physiology. Addison - Wesley Publishing Company.

53- Tukey, H. B. (Ed.). 1954. Plant regulators in agriculture. John Wiley, N.Y.

54- University of California. division of Agricultural Sciences. 1978. Plant growth regulatores: study guide for agricultural pest control advisors. Priced Publication 4047.

55- Vine - Prue, D. 1975. Photoperiodism in plants. McGraw- Hill Book Co., London.

56- Wareing, P. F. ad I. d. J. Pillips.. 1973. The Control of Growth and differentiation in plants. Pergamon Press, Oxford.

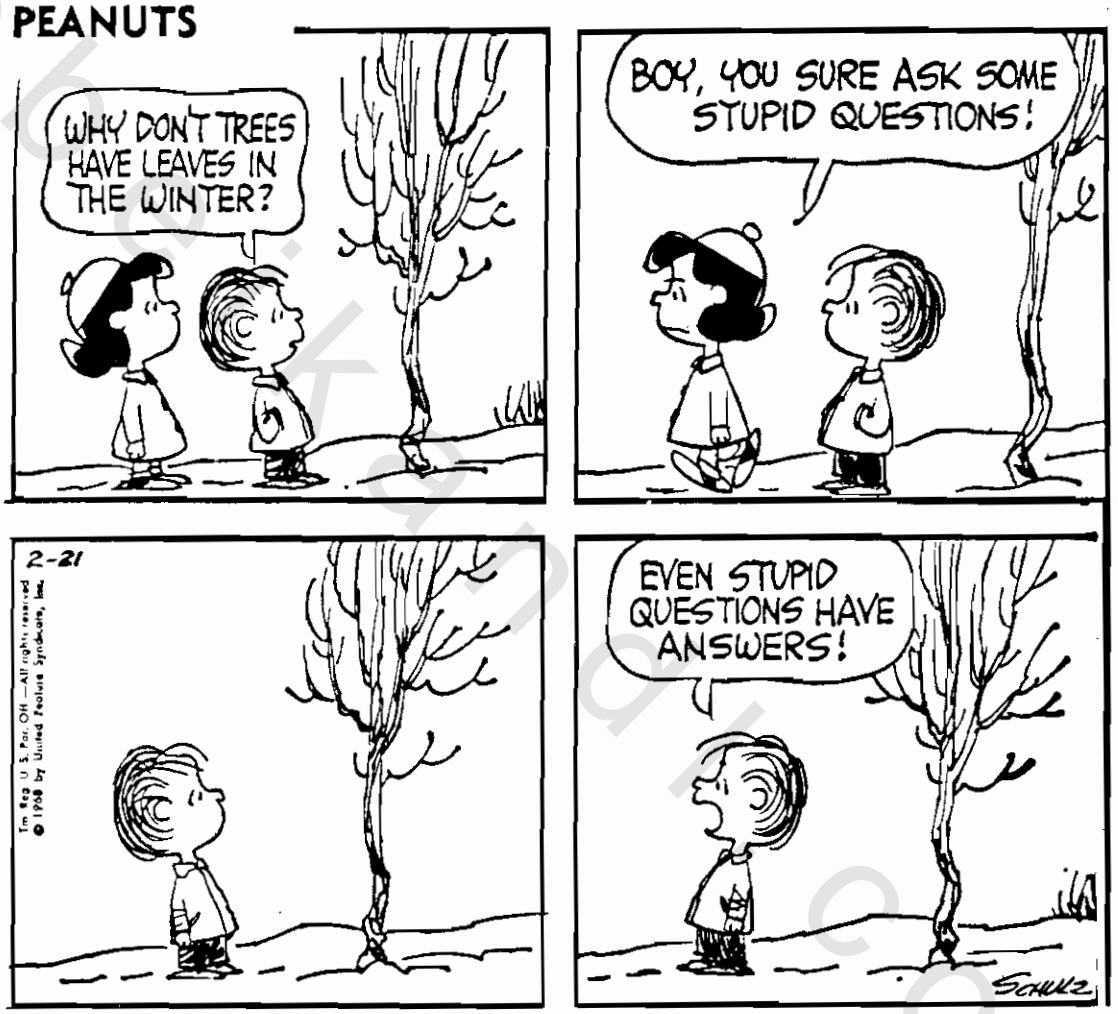
57- Weaver, R. F. and P. W. Hedrick. 1992. Genetics. WCBwm. C. Brown Publishers, Dubuque, I. A., U. S. A.

58- Weir, D. M. 1979. Immunology and outline for students of medicine and biology. The English Languge Book Society and Churchill Livingstone, London.

59- Wilkins, M. B. 1984. Advanced plant pysiology. Longman, London.

60- Witham, F. H., D. F. Blaydes and R. F. Devlin. 1971. Experiments in plant physiology. D. Van Nostrand Company, New York.

61- Yeoman, M. M. 1985. Plant cell culture technology. Blackwell Scientific publications, Oxford.


PEANUTS
WHY DON'T TREES HAVE LEAVES IN THE WINTER?
BOY, YOU SURE ASK SOME STUPID QUESTIONS!
2-21
Tm Reg U.S. Pat. Off.—All rights reserved
© 1968 by United Feature Syndicate, Inc.
EVEN STUPID QUESTIONS HAVE ANSWERS!
SCHULZ

obeikandl.com

تعريف بالمؤلف

الأسم : عماد الدين حسين وصفى

* حاصل على بكالوريوس العلوم الزراعية من كلية الزراعة جامعة الأسكندرية بتقدير جيد جداً وسنة تسعة عشر عاماً ونصف.
* حاصل على الماجستير والدكتوراه من نفس الكلية والجامعة وسنة سبعة وعشرون عاماً ونصف.
* حاصل على جائزة جامعة الأسكندرية التشجيعية للبحوث عام ١٩٧٨.
* عين معيداً بقسم النبات الزراعى (أمراض نبات) بنفس الكلية والجامعة المذكورتين سابقاً – ثم مدرس ثم أستاذ مساعد ثم أستاذ ثم رئيساً للقسم.
* عضو (TMCR) بكلية ولفسن Wolfson College جامعة أكسفورد.
* له أكثر من ستون بحث منشورة فى أفضل المجلات العلمية المتخصصة فى الولايات المتحدة الأمريكية والمملكة المتحدة وألمانيا والنمسا وهولندا وإيطاليا والمجر ومصر.
* أختير من مجموعة البارزين على المستوى القومى وذلك فى دليل تقوم بطبعه وتوزيعه هيئة الإستعلامات المصرية.
* قام بزيارات علمية متعددة وكأستاذ زائر لجامعات ومعاهد (مراكز بحوث) أمريكية وإنجليزية وعربية وألقى فيها محاضرات كما نشر بحوث.
* عضو عامل أو عضو مجلس إدارة لكثير من الهيئات العلمية والمجلات العلمية فى مصر والخارج.
* عضو اللجان العلمية الدائمة لعلوم النبات وأمراض النبات لوظائف الأساتذة المساعدون (مرة) ووظائف الأساتذة (ثلاثة مرات).
* قام بتمثيل مصر فى مؤتمر دولى عقد بالجمعية الملكية بلندن.
* أختير فى لجان فحص المشاريع البحثية المقدمة إلى المجلس الأعلى للجامعات وجامعة الأسكندرية.
* أختير كممتحن خارجى أو داخلى لكثير من رسائل الماجستير والدكتوراه وفى جامعات كثيرة

obeikandl.com