الفصل 41

أجهزة الإحساس في النباتات

Sensory System in Plants

مقدّمة

ترصد المخلوقات كلها بيئاتها وتتفاعل معها. وهذا ينطبق تحديدًا على النباتات. يتأثر بقاء النّبات ونموه بشكل حرج بالعوامل اللاحيوية التي تشمل الماء، والرِّياح، والضَّوء. إنّ تأثير البيئة المحلية على نموّ النّبات مسؤول أيضًا عن الكثير من التَّنوع في شكل النّبات البالغ داخل النَّوع الواحد. في هذا الفصل، سنستقصي كيف يرصد النّبات مثل هذه العوامل، ويُحوِّل هذه الإشارات لإطلاق استجابة فسيولوجية، أو استجابة نموٍّ، أو استجابة تطوّريّة. وعلى الرَّغم من أن الاستجابة يُمكن مُشاهدتها بشكل واضح على النّبات، فإن آلية الاستجابة تحدث على مُستوى الخليّة. يتمُّ إدراك الإشارة عندما تتفاعل مع جزيء مُستقل، مُسبِّبةً تغيُّرًا في الشَّكل ومُعدِّلةً مقدرة المُستقبِل على الارتباط مع جُزيئات إشارة. تؤدي الهرمونات دورًا مُهمًّا في نظام الإشارة الدَّاخلي الذي يُسبِّب الاستجابات البيئية، وهي مُرتبطة بطُرق عدّة مع البيئة.

موجز المفاهيم

41-1 الاستجابات للضَّوء

- *تُحفِّز الفايتوكرومات تحويل الإشارة.*
- *كثير من استجابات النّموّ مُرتبطة بعمل الفايتوكروم.*
- *يُسهِّل P_{fr} التعبير عن جينات الاستجابة للضَّوء.*
- *يُؤثِّر الضَّوء في النّموّ الاتجاهي.*
- *السَّاعات (الإيقاعات) اليومية غير مُعتمدة على الضَّوء، ولكنه يُنظمها.*

41-2 الاستجابات للجاذبية

- *تصطف النباتات مع مجال الجاذبية: نظرة عامة.*
- *تنحني السِّيقان بعيدًا عن مركز الجاذبية.*
- *تنحني الجذور نحو مركز الجاذبية.*

41-3 الاستجابات للمُنبهات الميكانيكية

- *يُمكن أن يُحفِّز اللَّمس استجابات نموّ غير مُنعكسة.*
- *الاستجابة المُنعكسة للَّمس والمُنبهات الأخرى تتضمَّن ضغط الامتلاء.*

41-4 الاستجابات للماء ولدرجة الحرارة

- *سكون النّبات استجابة لكلٍّ من الماء، ودرجة الحرارة، والضوء.*
- *يُمكن للنباتات أن تتحمَّل درجات الحرارة القصوى.*

41-5 الهرمونات وأجهزة الإحساس

- *الهرمونات التي تُوجِّه النّموّ تتوافق مع البيئة.*
- *يسمح الأوكسين باستطالة خطة جسم النّبات وتنظيمها.*
- *تُحفِّز هرمونات السايتوكاينين الانقسام الخلوي والتَّمايز.*
- *تُشجِّع هرمونات الجبريلين نموّ النّبات والاستفادة من المواد الغذائية.*
- *تُشبه هرمونات براسينوستيرويد (ستيرويدات اللفت) الهرمونات الحيوانية من ناحية تركيبية.*
- *تعمل هرمونات أوليغوساكارين (قليلة التسكّر) بوصفها جُزيئات إشارة دفاع.*
- *يُحفِّز الإيثيلين نضج الثِّمار، ويُساعد دفاعات النّبات.*
- *يُثبِّط حمض الأبسيسيك (حمض الفصل) النّموّ، ويُشجِّع السُّكون.*

1-41 الاستجابات للضَّوء

تناولنا في الفصل الـ 8 تفاصيل البناء الضَّوئيّ، وهي العملية التي يُحوِّل النّبات عن طريقها الطَّاقة الضَّوئية إلى طاقة روابط كيميائية. وصفنا الصَّبغات، وهي جُزيئات قادرة على امتصاص الطَّاقة الضَّوئية؛ وتعلَّمنا أنَّ جزيئات الكلوروفيل هي الصَّبغات الأولية في البناء الضَّوئيّ. تحتوي النباتات كذلك على صبغات أخرى، إحدى وظائف هذه الصَّبغات الأخرى هي اكتشاف الضَّوء، وتسهيل استجابة النّبات له عن طريق تمرير المعلومات.

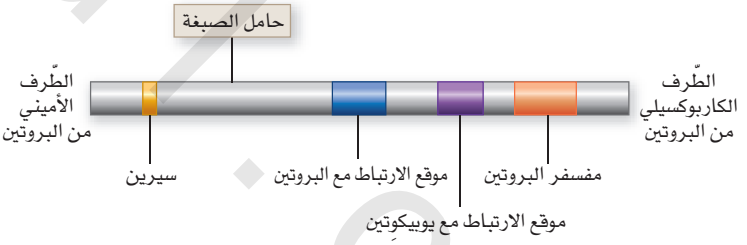
كثير من العوامل البيئية، ومن ضمنها الضَّوء، يُمكن أن تُحفِّز إنبات البذور، والإزهار، وكثير من الأحداث التَّطورية المُهمة في حياة النّبات. عملية **التَّشكُّل الضَّوئيّ Photomorphogenesis** هي تعبير يُستعمل للتَّطور الجنيني اللا اتجاهي، المُحفَّز ضوئيًّا. ويُمكن أن تتسبَّب في تغيُّرات مُعقَّدة في الشَّكل، تشمل الإزهار.

وبخلاف عملية التَّشكُّل الضَّوئيّ، فإنّ **التَّأودات الضوئية Phototropisms** هي استجابات نموّ اتجاهية نحو الضَّوء. التَّشكُّل الضَّوئيّ والتَّأوّد الضَّوئيّ كلاهما يُعوِّضان عن عجز النّبات عن الابتعاد عن الظُّروف البيئية غير المناسبة.

تُحفِّز الفايتوكرومات تحويل الإشارة

يتكوَّن **البروتين فايتوكروم Phytochrome (P)** (كلمة فايتوكروم تعني حرفيًّا صبغة النّبات) من جزأين: جزء صغير حسَّاس للضَّوء، يُدعى حامل الصبغة *Chromophore*، وجزء كبير يُدعى البروتين الكلي *Apoprotein* (الشكل 41-1). يُحفِّز البروتين الكلي مسار تحويل الإشارة مُؤديًا إلى استجابة بيولوجية مُحدَّدة.

يُوجد الفايتوكروم في مجموعات النباتات جميعها، وفي بعض أجناس الطَّحالب الخضراء، ولكن ليس في الطَّلائعيات الأخرى، أو البكتيريا، أو الفطريات. وربما نشأت أنظمة الفايتوكروم بين الطَّحالب الخضراء، وكانت موجودة في السلف المُشترك للنباتات.

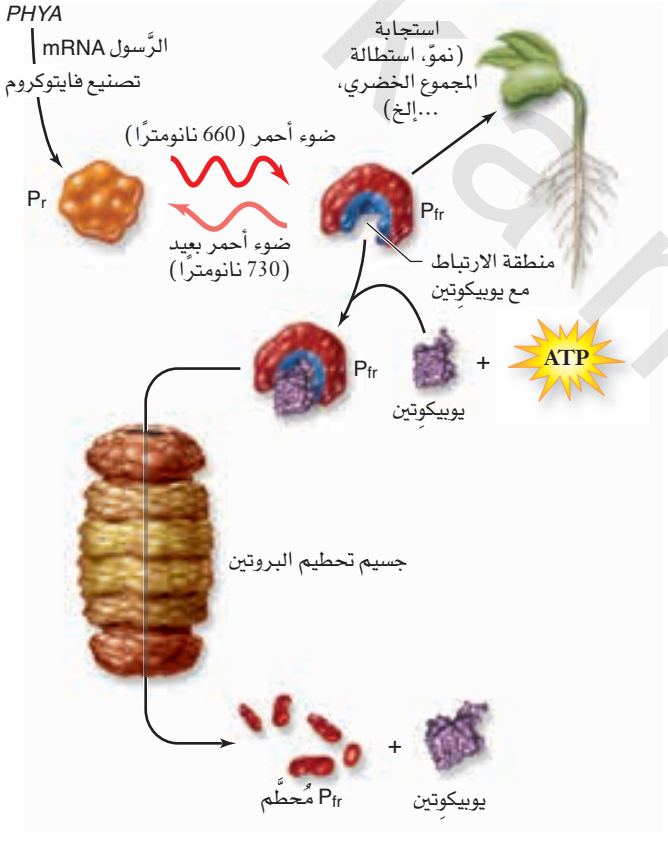


الشكل 41-1

الفايتوكروم. تمتلك الأجزاء المُختلفة لجزيء الفايتوكروم وظائف مُختلفة في تنظيم الضَّوء للنُّمو والتَّطور. يتغيَّر شكل الفايتوكروم عندما تستجيب منطقة حامل الصبغة لكميات نسبية من الضَّوء الأحمر والضَّوء الأحمر البعيد. يُؤثِّر تغيّر الشَّكل في قُدرة الفايتوكروم على الارتباط مع بروتينات أخرى تُشارك في عملية الإشارة. تسمح مناطق الارتباط مع يوبيكوتين بالتَّحطيم، وتسمح منطقة مفسفر البروتين بمزيد من إشارات الترميز عن طريق الفسفرة.

يوجد جزيء الفايتوكروم على شكلين يتحوَّل كلّ منهما إلى الآخر: الشَّكل الأول، $\mathbf{P_r}$، يمتص الضَّوء الأحمر على طول موجي مقداره 660 نانومترًا؛ والشَّكل الثاني، $\mathbf{P_{fr}}$، يمتص الضَّوء الأحمر البعيد على طول موجي مقداره 730 نانومترًا. الشَّكل P_r غير نشط بيولوجيًّا؛ ويتحوَّل إلى الشَّكل P_{fr}، النَّشط، عندما توجد فوتونات الضَّوء الأحمر. يتحوَّل الشَّكل P_{fr} مرة أخرى إلى الشَّكل P_r عندما تتوافر فوتونات الضَّوء الأحمر البعيد. بعبارة أخرى، تحدث التَّفاعلات البيولوجية التي تتأثر بالفايتوكروم عندما يوجد الجزيء P_{fr}. وعندما يحل الجزيء P_r مكان معظم الجزيء P_{fr}، فإن التَّفاعل لن يتم (الشكل 41-2).

يمتص الكلوروفيل الضَّوء الأحمر أيضًا، ولكنه ليس مُستقبلًا مثل الفايتوكروم. فبخلاف المُستقبلات التي تُحوِّل المعلومات، فإنّ الكلوروفيل يحوّل الطَّاقة.



الشكل 41-2

كيف يعمل الفايتوكروم. PHYA واحدٌ من خمسة جينات للفايتوكروم في رشاد الجدران. عندما يتعرَّض للضَّوء الأحمر، يتحوَّل P_r إلى P_{fr}، النَّشط الذي يُشجِّع الاستجابة في النّبات. يتحوَّل P_{fr} إلى P_r عندما يتعرَّض للضَّوء الأحمر البعيد. يتمُّ التَّحكُّم بكمية P_{fr} عن طريق تحطيم البروتين. يضع بروتين يوبيكوتين علامة على P_{fr} لتحطيمه في جسيم تحطيم البروتين.

Original Arabic

يتمُّ تنظيم كمية P_{fr} أيضًا عن طريق التَّكسير. يوبيكوتين هو بروتين يضع علامة لـ P_{fr} لكي يتمَّ نقله إلى **جسيم تحطيم البروتين Proteasome**، وهو مُمزق للبروتينات يتكوَّن من 28 بروتينًا. يمتلك جسيمُ محطم البروتين قناةً في الوسط، وعندما تعبر البروتينات، يتمُّ قصها إلى أحماض أمينية تُستعمل لبناء بروتينات أخرى. يتمُّ التَّحكُّم بعملية وضع العلامة، وإعادة تدوير جزيء P_{fr} بدقة من أجل المُحافظة على كميات ثابتة من الفايتوكروم في الخليّة.

وعلى الرَّغم من أنَّنا غالبًا نُشير هنا إلى الفايتوكروم بوصفه جزيئًا واحدًا، إلا أنَّ جزيئات فايتوكروم عدة تمَّ التّعرّف إليها، ويبدو أنَّ لها وظائف مُحدَّدة. في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*، تمَّ التّعرّف إلى خمسة أشكال من الفايتوكروم، من PHYA إلى PHYE، وكلها لها أدوار مُتداخلة، ولكنها مُتميِّزة في التَّحكُّم الضَّوئيّ بالنُّمو والتّطور.

كثير من استجابات النّموّ مُرتبطة بعمل الفايتوكروم

يشترك الفايتوكروم في كثير من استجابات النّموّ عند النباتات، بما في ذلك إنبات البذور، واستطالة المجموع الخضري، ورصد المسافات بين النباتات.

إنبات البذور

يُثبِّط الضَّوء الأحمر البعيد إنبات البذور، ويُحفِّزه الضَّوء الأحمر في كثير من النباتات. ولأنَّ الكلوروفيل يمتص الضَّوء الأحمر بشدَّة، ولكنه لا يمتص الضَّوء الأحمر البعيد، فإنَّ الضَّوء الرَّاشح عبر الأوراق الخضراء لقمم الأشجار فوق بذرة يحتوي كمية مُنخفضة من هذا الضَّوء. يُثبِّط الضَّوء الأحمر البعيد إنبات البذور بتحويل P_{fr} إلى الشَّكل غير النَّشط بيولوجيًّا P_r.

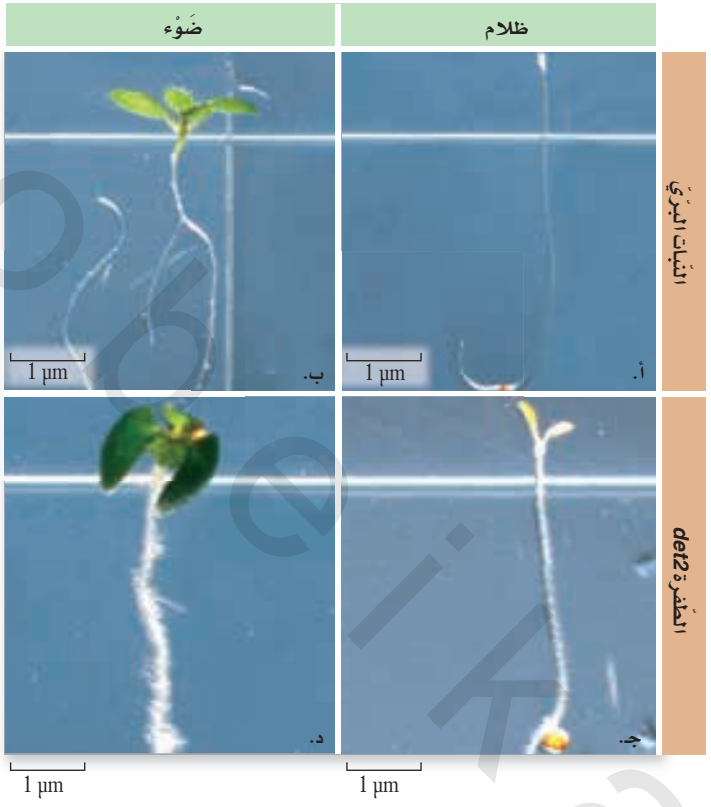
لهذا، فإنَّ البذورَ التي على الأرض تحت النباتات مُتساقطة الأوراق، والتي تفقد أوراقها في الشِّتاء، أكثرُ قابلية للإنبات في الرَّبيع بعد تحلُّل الأوراق، وتعرُّض البذور لأشعة الشَّمس المُباشرة، ولكمية أكبر من الضَّوء الأحمر. هذا التكيف يزيد بشكل كبير فُرص نشوء النّبات الصغير قبل أن تنمو أوراق النباتات الأطول، وتُكوِّن ظلًّا على النباتات الصَّغيرة، ويقل ضَوء الشَّمس المُتوافر للبناء الضَّوئيّ.

استطالة المجموع الخضري

إن سبب استطالة المجموع الخضري في النباتات الصّغيرة المحجوب عنها الضَّوء (تلك النباتات النَّحيلة الشَّاحبة بسبب تركها في الظَّلام) هو نقص الضَّوء الأحمر. يُصبح شكل هذه النباتات عاديًا عند تعرُّضها للَّون الأحمر، حيث تزداد كمية P_{fr}.

الاستطالةُ في **العتمة Etiolation** إستراتيجيةٌ لحفظ الطّاقة لمُساعدة النّبات على النّموّ في الظَّلام والوصول إلى الضَّوء قبل أن يموت. لا تُصبح النباتات خضراء اللَّون حتى يُصبح الضَّوء مُتوافرًا، فتقوم بتحويل الطَّاقة لاستطالة منطقة السلاميات بين العقد. هذه الإستراتيجية مُفيدة للنباتات الصغيرة عندما تنمو تحت الأرض، أو تحت غطاء من الأوراق.

نباتات رشاد الجدران التي بها طفرة عدم النّموّ في العتمة (*det2*) عندها استجابة ضعيفة للنُّمو في الظَّلام؛ إذ لا ينمو المجموع الخضري في القمة (الشكل 41-3). نباتات الطَّفرة *det2* تفقد أنزيمًا ضروريًّا للبناء الحيوي لهرمون براسينوسيتروويد (يترجم حرفيًّا ستيروويد اللفت لاستخلاصه أولًا من حبوب اللقاح في اللفت)، ما جعل العلماء يظنون أنَّ جزيئات براسينوستيروويد تؤدي دورًا في استجابات النّبات نحو الضَّوء من خلال الفايتوكروم. (سنُناقش جزيئات براسينوستيروويد والهرمونات الأخرى لاحقًا في هذا الفصل).



الشكل 41-3

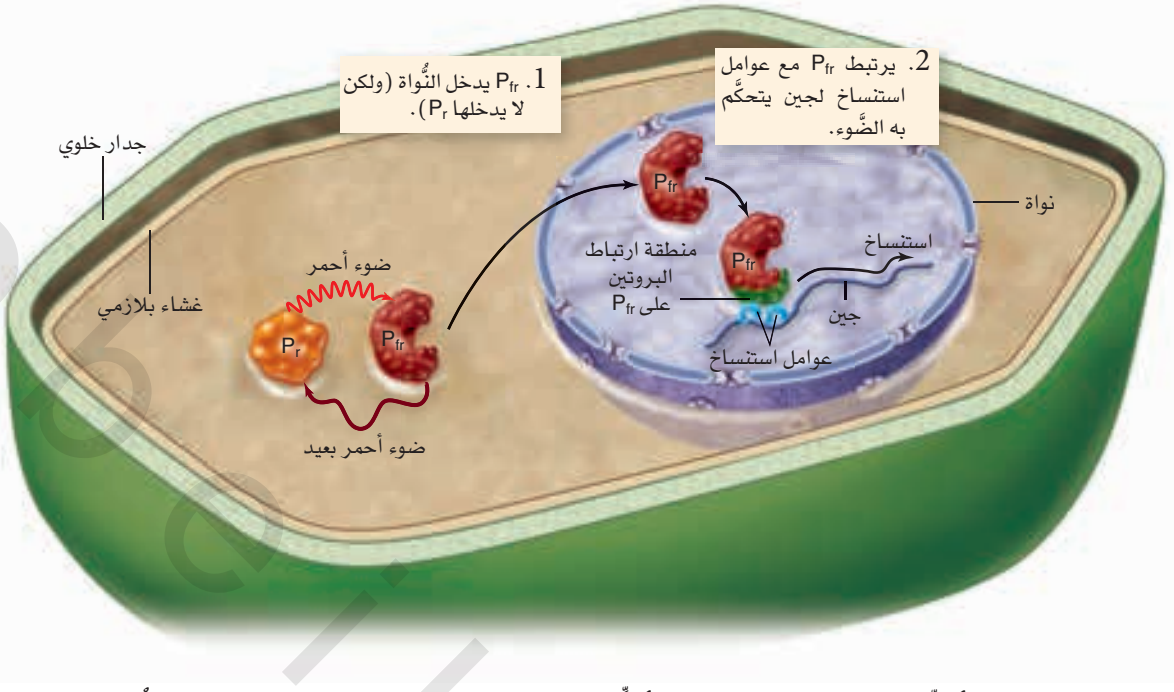
يتمُّ التَّحكم في النّموّ في الظلام عن طريق الضَّوء والجين *DET2* في نبات رشاد الجدران. *DET2* ضروريّ لنمو النباتات في الظَّلام.

رصد المسافات بين النباتات

يُستعمل كلٌّ من الضَّوء الأحمر والأحمر البعيد كذلك لتحديد المسافات بين النباتات. مرة أخرى، تزيد ظلال الأوراق من كمية الضَّوء الأحمر البعيد بالنِّسبة له. تقيس النباتات بطريقة ما كمية الضَّوء الأحمر البعيد المُرتد عائدًا إليها من الأشجار المُجاورة. وكلما تقاربت النباتات، زادت كمية الضَّوء الأحمر البعيد بالنِّسبة إلى الضَّوء الأحمر الذي تُحس به، وزاد احتمال نموها طولًا، وهي إستراتيجية تُنافس فيها الأشجار الأخرى على ضَوْءِ الشَّمس. إن تمَّ تعطيل إحساسها بالضَّوء الأحمر البعيد عن طريق وضع طوق مانع للضَّوء حول السَّاق، فإنَّ استجابة الاستطالة ستتوقف.

يُسهِّل P_{fr} التعبير عن جينات الاستجابة للضَّوء

أكثر من 2500 جين، وتساوي 10% من المجموع الجيني لنبات رشاد الجدران، تشترك في الاستجابة البيولوجية التي تبدأ بالتغيُّر الشَّكلي الفراغي لأحد جزيئات الفايتوكروم استجابة للضَّوء الأحمر. تشترك جزيئات الفايتوكروم في الكثير من مسارات الإشارة التي تُؤدي إلى التَّعبير الجيني. تتضمَّن بعض المسارات مفسفر البروتين أو بروتينات G (تم وصفه في الفصل الـ 8).

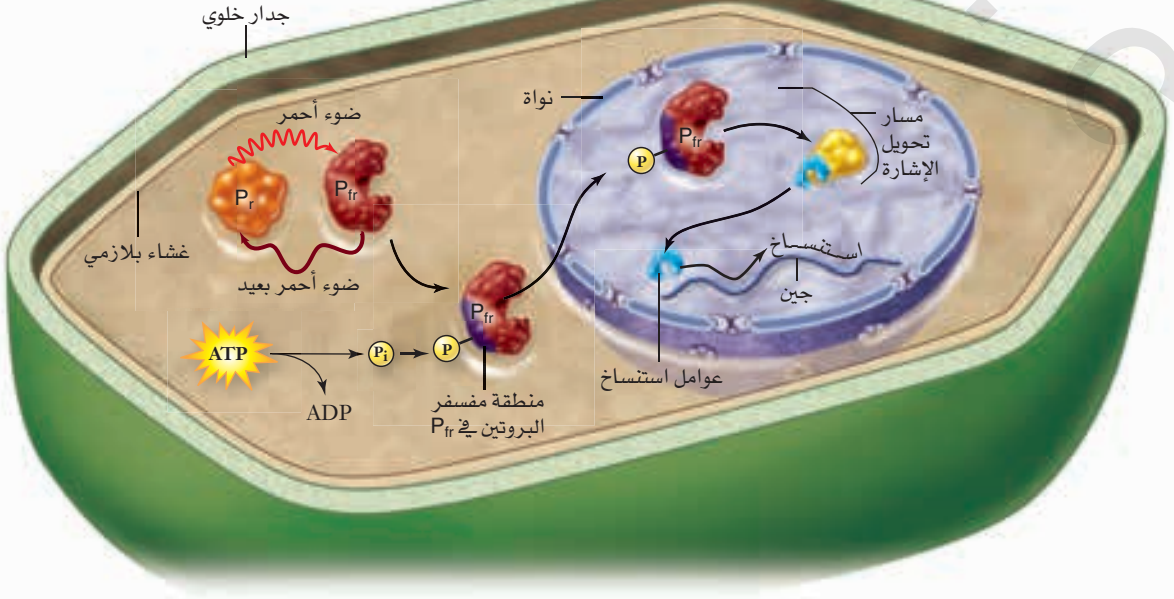


الشكل 41-4
يدخل P_{fr} النواة ويتحكَّم في التَّعبير الجيني.

يوجد الفايتوكروم في السيتوبلازم، ولكنه يدخل النواة ليُسهِّل عملية استنساخ جينات الاستجابة للضَّوء. عند تحول الجزيء P_r إلى الجزيء P_{fr}، يُمكنه أن ينتقل إلى النواة. عندما يُصبح داخل النواة، يرتبط الجزيء P_{fr} مع بروتينات أخرى ليشكِّل مُعقَّد استنساخ، يُؤدي إلى التعبير عن الجينات التي يتحكَّم بها الضَّوء (الشكل 41-4). يُعَدُّ موقعُ الارتباط مع البروتين على الفايتوكروم (انظر الشكل 41-1) ضروريًّا للتَّفاعل مع البروتينات التي تعمل بوصفها عوامل استنساخ.

يعمل الفايتوكروم أيضًا عبر مسارات إشارة مفسفر البروتين (بروتين كاينيز). عندما يتحوَّل الفايتوكروم إلى الشَّكل P_{fr}، فإنَّ منطقة مفسفر البروتين الخاصة به ربما تقوم بفسفرة الحمض الأميني سيرين، وتربطه مع النِّهاية الأمينية (N) للفايتوكروم نفسه (فسفرة ذاتية)، أو ربما تُفسفر سيرين بروتينًا آخر مُشتركًا في إشارة الضَّوء (الشكل 41-5). تُحفِّز الفسفرة سلسلة من تفاعلات الإشارة التي يُمكنها أن تُنشِّط عوامل استنساخ تُؤدي إلى استنساخ جينات يتحكَّم فيها الضَّوء.

على الرَّغم من أنَّ الفايتوكروم يشترك في مسارات إشارة مُتعدِّدة، فإنَّه لا ينشط مُباشرة تلك الـ 10% من المجموع الجيني لنبات رشاد الجدران. بدلًا من ذلك، يُنشِّط الفايتوكروم التعبير عن جينات تنظيمية رئيسة تُدير التفاعلات المُعقَّدة التي تُؤدي إلى تغيُّر شكلي ضوئي وتأودات ضوئية. التَّعبير الجيني هو الخطوة الأولى فقط، مع أداء الهرمونات أدوارًا مُهمة أيضًا.



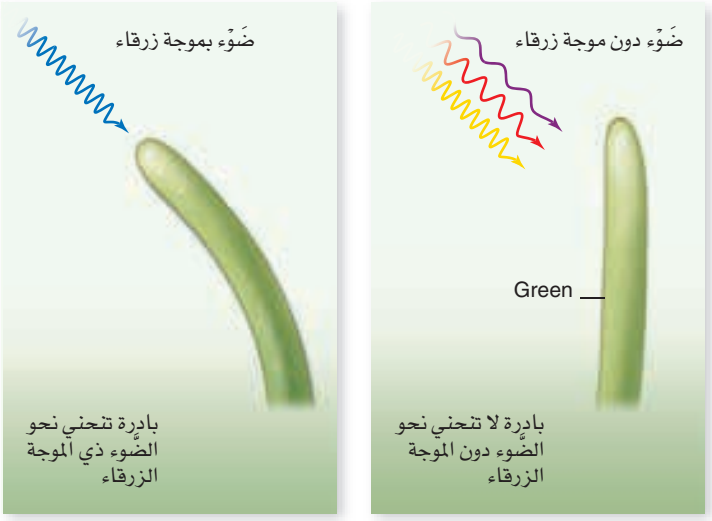
الشكل 41-5
منطقة كاينيز لـ P_{fr} تُفسفر P_{fr}، مُباشرة أو غير مُباشرة ما يُؤدي إلى تعبير جيني يتحكَّم فيه الضَّوء. في هذا المثال، تُؤدي الإشارة إلى إطلاق عامل استنساخ من مُعقَّد بروتيني.

استقصاء

إذا أُعطيت بذرة لنبات بطفرة في موقع مفسفر بروتين الفايتوكروم، هل تتوقع أن تُشاهد أي استجابات تعتمد على الضَّوء الأحمر عند نموّ البذرة؟ فسِّر إجابتك.

يُؤثر الضَّوء في النّموّ الاتجاهي

التَّأودات الضَّوئيّة *Phototropisms*، وهي استجابات نموّ اتجاهية، تُسهم في تباين شكل النّبات الكلي الذي نراه داخل النَّوع، مثل نموّ المجاميع الخضرية في اتجاه الضَّوء. التَّأودات – بالتَّحديد – مُثيرة للاهتمام؛ لأنَّها تتحدَّانا لكي نربط الإشارات البيئية مع الإحساس الخلوي بالإشارة، والتَّحويل إلى مسارات كيميائية حيوية، وفي النِّهاية استجابة نموّ مختلفة.



الشكل 41-6

التّأوّد الضَّوئيّ. تنمو بادرات الشعير نحو الضَّوء ذي الموجة الزرقاء. تُشير الألوان إلى لون الضَّوء السَّاقط على البادرات. وتُشير الأسهم إلى اتجاه الضَّوء.

التّأوّد الضَّوئيّ الإيجابي في السِّيقان

استجابات التّأوّد الضَّوئيّ تشمل انحناء السِّيقان النَّامية وأجزاء النّبات الأخرى نحو مصادر الضَّوء ذي الطُّول الموجي الأزرق (مدى 460 نانومترًا) (الشكل 41-6). بشكل عام، السِّيقان موجبة التّأوّد الضَّوئيّ، إذ تنمو نحو مصدر الضَّوء، ولكن مُعظم الجذور لا تستجيب للضَّوء، أو بحالات استثنائية، تُظهر استجابة ضَوْئِيَّة سالبة ضعيفة.

إن تفاعلات التّأوّد الضَّوئي للسِّيقان ذات قيمة تكيُّفية بشكل واضح، فهي تمنح النباتات تعرُّضًا أكبر للضَّوء المُتوافر. وإنها مُهمة أيضًا في تحديد نموّ أعضاء النّبات، ومن ثم، مظهر النّبات. قد تُظهر الأوراق المُنفردة أيضًا استجابات تأود ضَوْئِيٍّ؛ موقع الأوراق مُهم لفاعلية البناء الضَّوئيّ عند النّبات. ربما يكون الهرمون النباتي الأوكسين *Auxins*، المذكور في جزء لاحق، مُشتركًا في مُعظم استجابات النّموّ الضَّوئية للنباتات إن لم يكن في كلّها.

مُستقبلات الضَّوء الأزرق

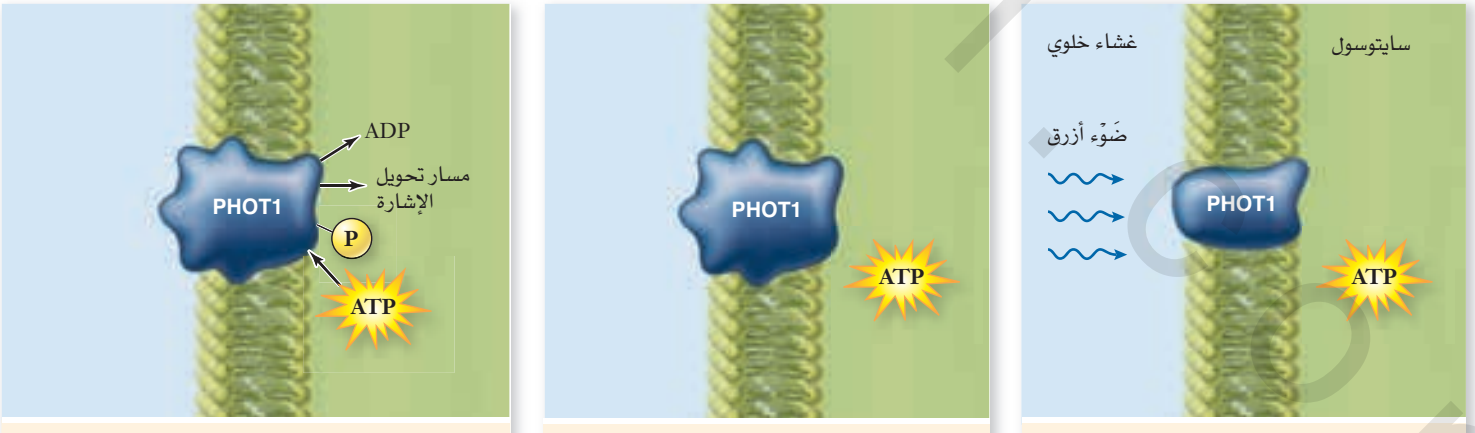
قاد التّعرّف الحديث إلى مُستقبلات اللَّون الأزرق في النباتات إلى اكتشافات مُثيرة عن كيفية ربط الإشارة الضّوئية في النِّهاية مع استجابة تأود ضوئي. تمَّ التّعرّف إلى مُستقبل ضوء أزرق يُدعى **فوتوتروبين 1 phototropin (PHOT1)** من خلال دراسة نبات ذي طفرة غياب التأود الضوئي.

يملك بروتين PHOT1 منطقتين حسَّاستين للضَّوء، تُغيِّران شكليهما استجابة للَّون الأزرق. يُنشِّط هذا التَّغيُّر منطقة أخرى على البروتين هي عبارة عن أنزيم مفسفِر (كاينيز). كلٌّ من PHOT1 ومُستقبلٍ شبيهٍ آخر، هو PHOT2، هما مُستقبلا مفسفِر خاصان بالنباتات. جزء من PHOT1 هو مفسفِر يقوم بالفسفرة الذَّاتية (الشكل 41-7). في الوقت الحالي، نفهم فقط الخطوات الأولى في عملية تحوُّل الإشارة هذه. وسوف يكون من المُثير إماطة اللِّثام عن قصة مسار تحويل الإشارة، ما سيُفسر كيفية نموّ النباتات نحو الضَّوء.

السَّاعات (الإيقاعات) اليومية غير مُعتمدة على الضَّوء، ولكنّه ينظمها

على الرَّغم من وجود إيقاعات أقصر، وكذلك أطول بكثير، فإنَّ **الإيقاعات اليومية Circadian rhythms** "حول اليوم" شائعة ومُنتشرة بشكل مُحدَّد بين المخلوقات حقيقية النّوى. إنَّها تربط دورة النَّهار واللَّيل على الأرض، على الرَّغم من أنَّها لا تحدث كل 24 ساعة تمامًا من حيث المدة الزَّمنية.

أول من عرَّف الإيقاعات اليومية هو عالِمُ الفلك الفرنسي، جين دي ميران، عام 1729، الذي درس نبات "السّت المستحيَّة" الحسَّاس (*Mimosa pudica*)، الذي يُغلق أوراقه في اللَّيل. عندما وضع دي ميران النباتات في ظلام تام، استمرت في "نومها" و"استيقاظها" كما لو كانت مُعرَّضة لليل ونهار. هذه واحدة من أربع خصائص من الإيقاع اليومي- إنَّه يجب أن يستمر في الحدوث في ظل غياب المُدخلات والأدلة الخارجية. ليس من الضرورة أن تتعرَّض النباتات ذات الإيقاع اليومي، حقيقة، لنمط من ضوء النَّهار أو العتمة لكي تحدث دورتها.



1. ضَوْء بطول موجي أزرق يضرب غشاء خلية نباتية يحتوي على phototropin 1 (PHOT1).

2. يمتص PHOT1 اللَّون الأزرق، فيحدث تغيُّر في شكله.

3. يُؤدي هذا التَّغيُّر في الشَّكل إلى الفسفرة الذَّاتية، مُحفِّزًا مسار تحويل الإشارة.

الشكل 41-7

مُستقبل الضَّوء الأزرق. يُنشِّط اللَّونُ الأزرق المنطقةَ الحسَّاسةَ للضَّوء لـ PHOT1، التي تحفِّز بدورها منطقة مفسفر PHOT1 لكي تتفسفر ذاتيًّا. هذه فقط الخطوة الأولى لمسار تحويل الإشارة الذي يُؤدي إلى التّأوّد الضَّوئيّ.

إضافة إلى ذلك، يجب أن تكون مدة الإيقاع اليومي الزَّمنية 24 ساعة تقريبًا، وأنَّ الدورة يُمكن أن تُنظم أو أن يعاد ضبطها. على الرَّغم من أن النباتات التي تبقى في الظَّلام ستستمر في الدَّورة اليومية، فإنَّ مدة الدَّورة ربما تنزاح عن فترة النَّهار واللَّيل الحقيقية، فتُصبح غير مُتزامنة. في البيئة العادية، تنزاح الدَّورة إلى الدَّورة اليومية من خلال عمل الفايتوكروم ومُستقبلات الضَّوء الأزرق.

في حقيقيات النّوى الأخرى، ومن ضمنها الإنسان، هناك تناغمات يومية، ولربما جرَّبتَ اختلاف التَّوقيت عند سفرك بالطائرة قاطعًا مناطق عدَّة ذات توقيتات زمنية مختلفة. التَّعافي من اختلاف التَّوقيت يتطلب أن تنزاح إلى منطقة التَّوقيت الجديدة.

الميزة الأخرى للدَّورة اليومية، هي أنَّ الساعة يُمكنها أن تُعوِّض عن الفروق في درجات الحرارة، ولذلك تبقى الفترة ثابتة. هذه الميزة فريدة، بالاعتماد على ما نعرفه عن التَّفاعلات الكيميائية الحيوية؛ لأنَّ مُعظم مُعدَّلات التَّفاعلات تختلف بشكل واضح بالاعتماد على درجة الحرارة. توجد السَّاعات اليومية في كثير من المخلوقات، ويبدو أنها نشأت بشكل مُستقل مرات عدَّة.

تحدث تغيُّرات الإيقاع اليومي المُنعكسة في حركات الورقة بشكل نموذجي عن طريق تغيير ضغط الامتلاء؛ وسنصف هذه التَّغيُّرات في جزء لاحق.

على الرَّغم من أنَّ النباتات لا تستطيع التَّحرُّك بعيدًا عن الظُّروف المُثلى أو نحوها، فإنَّ بإمكانها أن تنمو وتتطوَّر استجابة للإشارات البيئية. يُغيِّر الضَّوء الأحمر شكل الفايتوكروم، ويُمكنه أن يُحفِّز عملية التَّشكُّل الضَّوئيّ. التَّأوّدات الضَّوئية هي استجابة نموّ وحيدة الاتجاه نحو مصدر ضوء، هو غالبًا الأزرق. السَّاعات (الإيقاعات) اليومية هي ساعات ضبط داخلية تُحافظ على حركات النّبات والاستجابات الأخرى مُتزامنة مع البيئة.

2-41 الاستجابات للجاذبية

عند إمالة نبات وتركه في مكانه، فإنَّ المجموع الخضري ينحني وينمو إلى الأعلى. يحدث الشَّيء نفسه عندما تدفع عاصفة نباتًا نحو أرض الحقل. هذه أمثلة على عملية **التّأوّد الأرضي Gravitropism**، أيّ استجابة النّبات لمجال الجاذبية الأرضية (الشكل 41-8؛ شاهد أيضًا مدخل الفصل). ولأنَّ النباتات تنمو أيضًا استجابة للضَّوء، فإنَّ فصل تأثيرات التّأوّد الضَّوئيّ ضروري في دراسة التّأوّد الأرضي.

الشكل 41-8

استجابة النّبات للجاذبية. هذا النّبات وُضع أفقيًا وسُمِح له بالنُّمو لسبعة أيام. لاحظ الاستجابة الأرضية السَّلبية للمجموع الخضري.

استقصاء

أين تتوقع وجود التركيز الأعلى للأوكسين؟

تصطف النباتات مع مجال الجاذبية: نظرة عامة

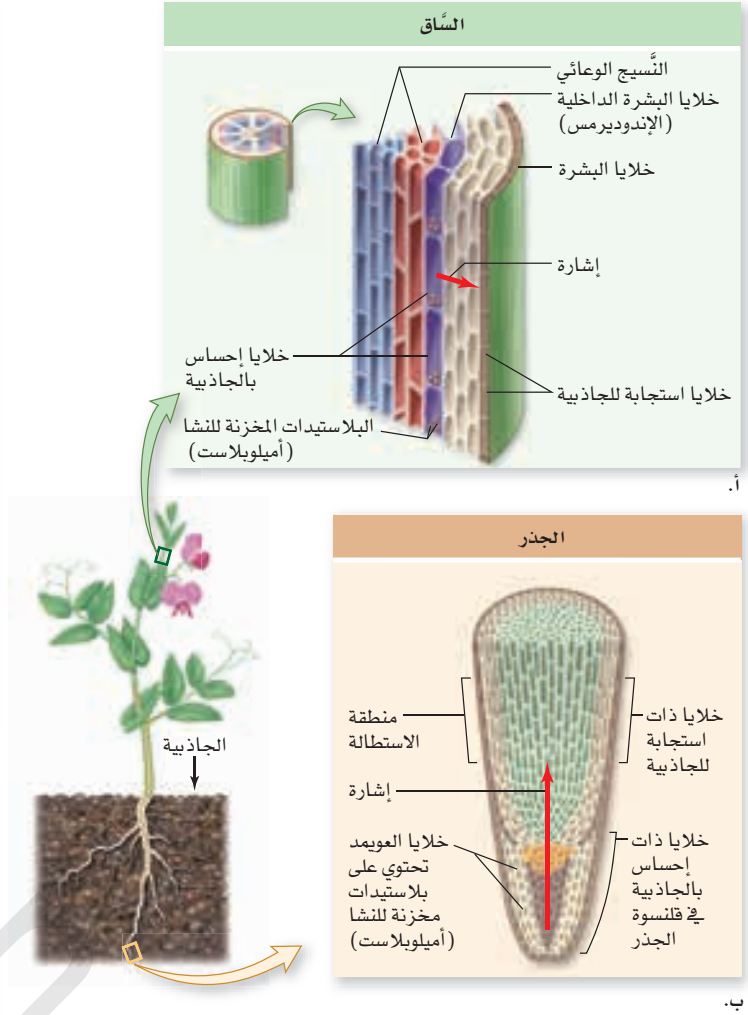
تُوجد استجابات التّأوّد الأرضي عند النّبات، عندما ينمو الجذر إلى الأسفل والمجموع الخضري نحو الأعلى. لماذا يمتلك المجموع الخضري استجابة تأود أرضي سلبية (ينمو بعيدًا عن مركز الجاذبية)، في حين يمتلك الجذر استجابة تأود أرضيّ إيجابية؟ يؤدي الأوكسين دورًا رئيسًا في استجابة التّأوّد الأرضي، ولكن يُمكن ألّا يكون الوحيد الذي ينقل معلومات الجاذبية الأرضية في النّبات.

سرَّعت القدرةُ على إجراء تجارب على مكوك الفضاء في بيئة خالية من الجاذبية الأرضية البحثَ في هذا المجال. وأضافت دراسة نباتات ذات طفرة في التّأوّد الأرضي أيضًا مزيدًا من المعلومات عن موضوع التّأوّد الأرضي. اقترح الباحثون أربع خطوات عامة تُؤدي إلى استجابة التّأوّد الأرضي، هي:

1. ترصد الخليّة الجاذبية الأرضية.
2. تُحوّل إشارة ميكانيكية إلى إشارة فسيولوجية في الخليّة التي أحسَّت بالجاذبية.
3. تُحوّل الإشارة الفسيولوجية في داخل الخليّة وفي خارجها إلى خلايا أخرى.
4. يحدث نموّ خلوي مُتمايز، مُؤثِّرًا في الخلايا في الجوانب "العُليا" و"السُّفلى" في الجذر، أو المجموع الخضري.

في الوقت الحالي، هناك جدل بين العلماء على خطوات الإحساس بالجاذبية. يتمُّ الإحساس بالجاذبية في المجموع الخضري على طول السَّاق في خلايا الإندوديرم التي تُحيط بالنَّسيج الوعائي (الشكل 41-9 أ)، وتحدث الإشارة في اتجاه خلايا البشرة الخارجية. أما في الجذور، فإن القلنسوةَ موقع الإحساس بالجاذبية، يجب أن تُحفِّز الإشارة استطالة خلوية مُتمايزة، وانقسامًا خلويًّا في منطقة الاستطالة (الشكل 41-9 ب).

في كلٍّ من المجاميع الخضرية والجذور، تغطس **بلاستيدات النَّشا Amyloplasts**، نحو مركز مجال الجاذبية الأرضية، وبذلك فهي ربما تكون مُشتركة في الإحساس بالجاذبية. تتفاعل بلاستيدات النَّشا مع الهيكل الخلوي. يؤدي الأوكسين دورًا واضحًا في نقل الإشارة بين الخلايا الحسَّاسة للجاذبية وتلك التي تحتوي على بلاستيدات نشا، والمكان الذي يحدث به النّموّ، لكن الرَّابط بين بلاستيدات النَّشا والأوكسين غير مفهوم بشكل كامل.



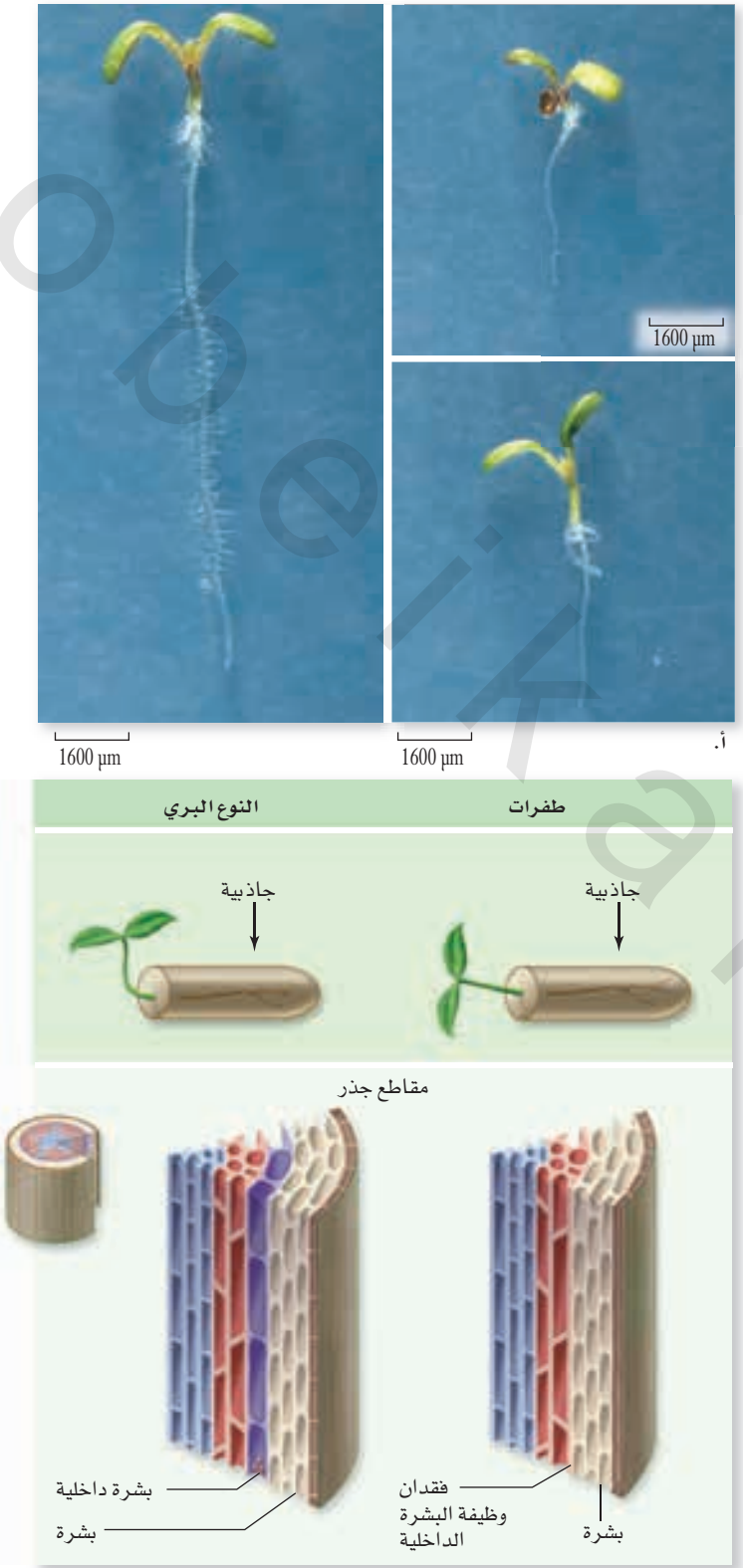
الشكل 41-9

مواقع الإحساس بالجاذبية والاستجابة لها في الجذور والمجاميع الخُضرية.

تنحني السِّيقان بعيدًا عن مركز الجاذبية

يجعل ازدياد تركيز الأوكسين على الجانب السُّفلي في السِّيقان الخلايا في تلك النَّاحية تنمو أكثر من الخلايا على الجانب العلوي. النَّتيجة هي انحناء السّاق إلى الأعلى بعكس قوة الجاذبية- بعبارة أخرى، استجابة جذب أرضي سالبة *Negative gravitropic response*. مثل هذه الفروق في تركيز الهرمون لم تُسجّل بصورة أفضل في الجذور. ومع ذلك، فسرعة نمو الجوانب العُليا للجذور المُتجهة أفقيًّا أسرع من نموّ الجوانب السُّفلى، مُسبِّبة نموّ الجذر في النِّهاية إلى الأسفل؛ تُسمى هذه الظاهرة استجابة جذب أرضي مُوجبة *Positive gravitropic response*.

تم تعريف نباتي رشاد الجدران؛ يحمل أحدهما طفرة الفزَّاعة، *Scarecrow (scr)* والآخر طفرة الجذر القصير *Short root (shr)*، حيث لكلّ منهما طراز شكلي شاذّ للجذر، ولكن الطفرتين تؤثران أيضًا في التّأوّد الأرضي للمجموع الخضري (الشكل 41-10). الجينان كلاهما ضروريان للتَّطور الطَّبيعي للبشرة الداخلية (الإندوديرم) (انظر الشكل 36-16). دون بشرة داخلية فعالة بشكل تام، تفقد السِّيقان الاستجابة الطَّبيعية للجاذبية. تحمل خلايا البشرة الداخلية هذه بلاستيدات نشا في السِّيقان، وفي النباتات ذات الطَّفرة، تفشل البشرة الداخلية للسَّاق في التَّمايز وإنتاج بلاستيدات نشا حسَّاسة للجاذبية.



الشكل 41-10

بلاستيدات النَّشا في إندوديرم السَّاق مطلوبة للتَّأود الأرضي. أ. طفرات *scr* و *shr* في رشاد الجدران تمتلك تطوّرَ جذر غير طبيعي؛ لأنَّها لا تمتلك طبقة إندوديرم (بشرة داخلية) مُتمايزة بشكل تام. ب. يمتد خلل البشرة الداخلية في السَّاق، مانعًا الاستجابة مُوجبة التّأوّد الأرضي التي تحدث في الأنواع البرية.

تنحني الجذور نحو مركز الجاذبية

في الجذور، تقع الخلايا الحسَّاسة للجاذبية في القلنسوة، والخلايا التي تقوم بالنّموّ غير المُتماثل هي في الحقيقة موجودة في منطقة الاستطالة البعيدة، وهي الأقرب إلى القلنسوة. كيف تنتقل هذه المعلومات عبر هذه المسافة هو سؤال مُثير للاهتمام. ربما يؤدي الأوكسين دورًا، ولكن عند تثبيط نقل الأوكسين، وُجِدَ أنه لاتزال تحدث استجابة جذب أرضي في منطقة الاستطالة البعيدة. لقد افتُرِضَ وجودُ نوع من الإشارة الكهربائية التي تتضمن استقطابًا غشائيًّا، وقد فُحصت هذه الفرضيةُ على متن مكوك الفضاء. إلى الآن، لم يتم الحُكم على الآلية الصَّحيحة.

يؤكد العدد المُتزايد من طفرات الأوكسين في الجذور أنَّ للأوكسين دورًا في التّأوّد الأرضي، على الرغم من أنَّه ربما ليس إشارة طويلة المدى بين قلنسوة الجذر ومنطقة الاستطالة. فالطَّفرات التي تُؤثِّر في دخول الأوكسين وخروجه يُمكن أن تلغي استجابة الجذب الأرضي عن طريق تغيير اتجاه نقل هذا الهرمون.

وقد تُفاجأ عندما تعلم أنَّ جذور بعض النباتات في الغابات المطرية الاستوائية، ربما تنمو فوق سيقان النباتات المُجاورة، بدلًا من نموّها الطَّبيعي كغيرها من الجذور. ويبدو أن مياه المطر تُذيب المواد الغذائية، أولًا، في أثناء مرورها عبر أوراق الجُزء العلوي من الغابة، وثانيًا، عند جريانها عبر جذوع الأشجار. يُعتمد على هذا الماء بوصفه مصدرًا مصدر للمواد الغذائية أكثر من تربة الغابة المطرية الفقيرة بالمواد الغذائية، حيث تنغرس النباتات. إنَّ تفسير هذه الظاهرة بالاعتماد على الفرضية الحالية يُعدّ تحدِّيًا. لقد اقترح الباحثون أنَّ الجذور أكثر حساسية للأوكسين من المجاميع الخضرية، وأنَّ الأوكسين في الحقيقة ربما يُثبِّط النّموّ على الجهة السُّفلية من الجذور، مُسبِّبًا استجابة جذب أرضي مُوجبة. وربما تنخفض في هذه النباتات الاستوائية، حساسية الجذور للأوكسين.

عادة، يجعل التّأوّد الأرضي، أو استجابة النباتات للجاذبية الأرضية، المجاميع الخضرية تنمو إلى الأعلى (تأود أرضي سلبي) في حين تنمو الجذور إلى الأسفل (تأود إيجابي).

3-41 الاستجابة للمُنبهات الميكانيكية

تستجيب النباتات للَّمس والمُنبهات الميكانيكية الأخرى بطرق عدَّة، بناءً على نوع النباتات والمُنبه. في بعض الحالات، تُغيِّر النباتات شكلها بصورة دائمة استجابةً لضغوط ميكانيكية، بعملية تُدعى **التَّشكُّل اللَّمسي Thigmomorphogenesis**. يُمكن رؤية هذا التَّغيُّر في الاتجاه الذي تنمو فيه الأشجار، حيث تهبُّ الرِّياح من جهة واحدة. استجابات أخرى تكون مُنعكسة وتحدث في مدة قصيرة، كما عند سقوط أوراق نبات الميموزا (السّت المستحيّة) استجابة للَّمس. هذه الاستجابة ليست تأودًا، ولكنها حركات امتلاء تحدث بسبب تغيُّرات في ضغط الماء الدَّاخلي.

يُمكن أن يُحفِّز اللَّمس استجابات نموّ غير مُنعكسة

التّأوّد اللّمسيّ Thigmotropism هو نموّ اتجاهي لنبات أو جزء منه استجابة لمُلامسته لجسم، كجسم حيوان، أو نبات آخر، أو حتى الرِّيح (الشكل 41-11). **الاستجابات اللَّمسية Thigmonastic responses** شبيهة بالتّأوّد اللَّمسي، ما عدا أنَّ اتجاه الاستجابة يبقى كما هو بغض النَّظر عن اتجاه المُنبه.

النباتات الطويلة النَّحيلة أكثر احتمالًا لأن تنكسر عند هبوب الرِّياح أو في عاصفة مطرية من النباتات القصيرة عريضة السلاميات. الإشارات البيئية مثل الرِّياح دائمة الهبوب، أو احتكاك نبات مع آخر كافية لتحفيز تغيُّر شكلي يؤدي إلى منطقة سلاميات أسمك وأقصر. وفي بعض الأحيان، يُعَدُّ تكرار لمس نبات بأصبع كافٍ ليُسبِّب تغيُّرات في نموّ النّبات.

المحاليقُ *Tendrils* سيقانٌ مُتحورةٌ تستعملها بعض الأنواع لتُثبِّت نفسها في البيئة. عندما يُلامس المحلاق جسمًا، فإنَّ خلايا بشرة مُتخصِّصة تحس بالتَّلامس، وتبدأ بالنّموّ غير المُتساوي، مُسبِّبة التفاف المحلاق حول الجسم، أحيانًا خلال 3 إلى 10 دقائق فقط. ويبدو أن هرموني الأوكسين والإيثيلين، يشتركان في حركات المحلاق هذه، ويُمكن لهما أن يُحفِّزا الالتفاف حتى دون وجود مُؤثِّر التَّلامس. بشكل مُثير للاهتمام، تلتف محاليق بعض النباتات نحو موقع المُنبه (نموّ تأوّد لَمْسِيّ)، في حين قد تلتف محاليق أنواع أخرى في اتجاه عقارب الساعة دائمًا، بغض النَّظر عن جهة المحلاق التي تتلامس مع الجسم. في بعض النباتات الأخرى، مثل ياسمين البر، واللّبلاب، والهالوك، تلتف أعناق الأوراق، أو سيقان غير مُتحورة حول سيقان أخرى أو أجسام صلبة.

من أكثر استجابات اللَّمس مأساوية إطباق صائد الذُّباب فينوس. كما ناقشنا في الفصل الـ 39، تغلق الأوراق المُتحورة لصائد الذُّباب استجابة لمُؤثِّر لَمْس، مُلتقطة الحشرات، أو مصادر البروتين المُحتملة الأخرى. يُمكن لصائد الذُّباب أن يُغلق

الشكل 41-11

التّأوّد اللَّمسي. الاستجابة اللَّمسية لهذين السَّاقين المُزدوجتين تجعلهما تلتفان حول جسم تلامسا معه.

خلال 0.5 ثانية. تُسبِّب خلايا البشرة أو خلايا الطبقة المُتوسطة المُتضخمة لصائد الذُّباب إغلاق المصيدة. سرعة إغلاق المصيدة يُحفِّزها شكل الورقة، التي تنقلب بين الشّكلين المُقعَّر والمُحدَّب.

ما هو مُثير في هذه الاستجابة بالتَّحديد هو أنَّ الخلايا الخارجية تنمو فعلًا. فقد تُصبح جدران الخلايا طرية استجابة لإشارة كهربائية تتحرَّك من خلال الورقة عند لمس شعرات التَّحفيز، ويدفع ضغط امتلاء الماء ضد الجدران الطرية إلى تضخم الخليّة. تختلف آلية النّموّ هذه عن حركات الامتلاء الأخرى (سنُناقش هذا بعد قليل) لأنَّ الماء الموجود داخل الخليّة حاليًا، لم ينتقل إليها استجابة للإشارة الكهربائية.

إن تمَّ إمساك فريسة قابلة للهضم، فإنَّ المصيدة ستفتح بعد 24 ساعة من خلال نموّ الخلايا الدَّاخلية للمصيدة. ويُمكن لاستجابة النّموّ هذه أن تُحفَّز فقط أربع مرات تقريبًا قبل أن تموت الورقة، ربما بسبب الحاجة الكبيرة للطَّاقة، ولأنَّ ورقة صائدة الذُّباب المُنفردة تنفذ منها الطَّاقة.

لقد ثبت أنَّ رشاد الجدران نبات قيِّم بوصفه نموذجًا لدراسة استجابات النّبات للَّمس. تمَّ التّعرّف إلى جين يتمُّ التعبير عنه بمُستويات أكبر بـِ 100 ضعف بعد 10 إلى 20 دقيقة من اللَّمس. الجين مسؤول عن بروتين شبيه بالكالموديولين الذي يرتبط بأيونات الكالسيوم، المسؤولة عن عدد من العمليات الفسيولوجية في النّبات. بمعرفتك لقيمة الوراثة الجُزيئية في تفصيل المسارات الواصلة بين الإشارة البيئية واستجابة النّموّ، يُوفِّر جين اللَّمس هذا خطوة أولى واعدة في فهم كيفية استجابة النباتات للَّمس.

الاستجابة المُنعكسة للَّمس والمُنبهات الأخرى تتضمَّن ضغط الامتلاء

بخلاف التَّأودات، تعتمد بعض حركات النباتات التي يُحفِّزها اللَّمس لا على استجابات نموّ، ولكنها تنشأ بدلًا من ذلك عن طريق تغيُّرات متعلقة بضغط الامتلاء لخلايا مُحدَّدة. ضغط الامتلاء، كما سبق ذكره في الفصل الـ 38، هو ضغط داخل الخليّة الحية ناتج عن انتشار الماء إلى داخلها. إذا غادر الماء خلايا مُمتلئة، فإنَّ الخلايا قد ترتخي، مُسبِّبًا حركة النّبات؛ وعلى العكس، دخول الماء إلى خلية مُرتخية ربما يُسبِّب أيضًا الحركة، حيث تُصبح الخليّة مُمتلئة مرة أخرى.

تمتلك كثير من النباتات، ومن ضمنها العائلة البقولية، حركات أوراق استجابة للَّمس، أو لمُنبهات أخرى. بعد التَّعرُّض للمُنبه، تكون التَّغيُّرات في توجُّه الورقة مُرتبطة أكثر مع تغيُّرات سريعة في ضغط الامتلاء في **الوسائد Pulvini**، وهي انتفاخات مُتعدِّدة الخلايا ذات جانبين توجد في قاعدة الورقة أو الوريقة. عند تعرُّض أوراق ذات وسائد، مثل تلك التي في نبات الميموزا الحسَّاس (*Mimosa pudica*)، للتَّنبيه من قبل الرّيح، أو الحرارة، أو اللمس، أو في بعض الأحيان، الضَّوء الشديد، تتولَّد إشارة كهربائية، ومن ثَمَّ تتحوَّل إلى إشارة كيميائية، مع هجرة أيونات البوتاسيوم يتبعها الماء من خلايا في نصف الوسادة إلى الفراغ بين خلايا النِّصف الآخر من الوسادة.

فقدان ضغط الامتلاء في نصف الوسادة يجعل الورقة "تنثني". حركات الأوراق والوريقات في النّبات الحسَّاس تكون سريعة بشكل خاص؛ إذ يحدث الانثناء خلال ثانية أو ثانيتين بعد لمس الأوراق (الشكل 41-12). بعد مدة تتراوح من 15 إلى 30 دقيقة من انثناء الأوراق والوريقات، ينتشر الماء عائدًا إلى الخلايا التي غادرها نفسها، وتعود الورقة إلى وضعها الأصلي.

بعض حركات الامتلاء يُحفِّزها الضَّوء. على سبيل المثال، أوراق بعض النباتات قد

الشكل 41-12

النّبات الحسَّاس ميموزا (السّت المستحيَّة) (*Mimosa pudica*). أ. أنصال أوراق الميموزا مقسَّمة إلى وُريقات عدَّة؛ عند قاعدة كلّ وريقة يُوجد تركيب مُنتفخ يُدعى الوسادة. ب. التَّغيُّر في ضغط الامتلاء يجعل الوريقات تنطوي استجابة للمُؤثِّر. عندما تُلمس الأوراق (الورقتان المركزيتان)، تتحرَّك الأيونات إلى الجهة الخارجية من الوسادة، فيتبعها الماء بالخاصية الأسموزية، ويُؤدي التَّناقص في ضغط الامتلاء الدَّاخلي إلى الانطواء.

obeikandl.com

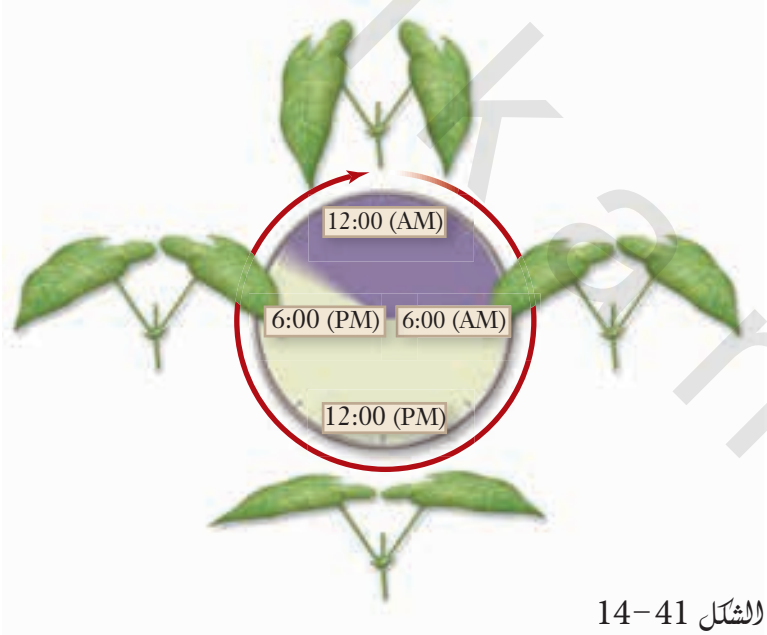
الشكل 41-13

تتبُّع الشَّمس. أزهـار دوار الشَّمس هذه تتبع حركة الشَّمس كلّ يوم.

تتبَّع الشَّمس، وتترتب أنصالها بزوايا قائمة معها؛ أما كيف يتمُّ التَّحكُّم في اتجاهها، على كلّ حال، فمازال غير مفهوم بشكل جيد. يُمكن لهذه الأوراق أن تتحرَّك بسرعة كبيرة (تصل إلى نحو 15 درجة في الساعة). هذه الحركة تزيد من فعالية البناء الضَّوئيّ، وهي شبيهة بالألواح الشَّمسية المُصمَّمة لتتبُّع الشَّمس (الشكل 41-13).

بعض أشهر التَّغيُّرات المُنعكسة التي سببها ضغط الامتلاء هي الإيقاعات اليومية المُشاهدة في الأوراق والأزهـار التي تتفتح خلال النَّهار، وتُغلق خلال الليل، أو العكس. على سبيل المثال، أزهار نباتات الساعة الرَّابعة تفتح في الرَّابعة عصرًا، وبتلات أزهـار الرَّبيع المسائية تتفتح في اللَّيل. كما ذكرنا سابقًا، تُغلق أوراق النّبات الحسَّاس في اللَّيل. أوراق الفاصولياء تكون أفقية خلال النَّهار عندما تكون وسائدها مُمتلئة، ولكنها تُصبح عمودية تقريبًا في اللَّيل عندما تفقد وسائدها الامتلاء (الشكل 41-14). حركات النَّوم هذه تُقلِّل فقدان الماء عن طريق النَّتح خلال اللَّيل، ولكنها تزيد من مساحة سطح البناء الضَّوئيّ خلال النَّهار.

التَّأوّد اللَّمسي والحركاتُ النَّاتجة عن اللَّمس استجابات نموّ للنبات عند اللَّمس. حركات الامتلاء للنباتات مُنعكسة، وتتضمَّن تغيُّرات في ضغط الامتلاء لخلايا مُحدَّدة.



الشكل 41-14

حركات النَّوم في أوراق الفاصولياء. في نبات الفاصولياء، تكون أنصال الورقة أفقية في النَّهار وعمودية خلال اللَّيل.

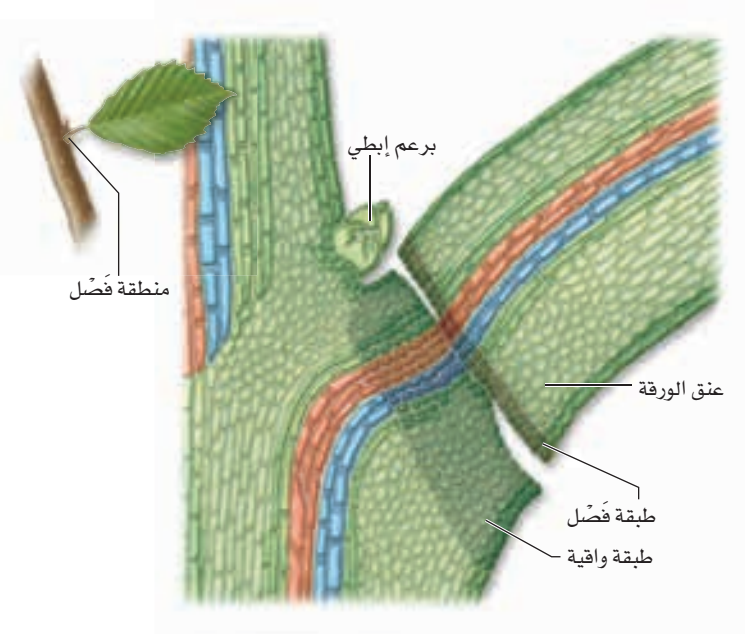
4-41 الاستجابات للماء ولدرجة الحرارة

في بعض الأحيان، لا يعد تحوير اتجاه نموّ النّبات كافيًا لحماية النّبات من الظُّروف القاسية. فالقُدرة على إيقاف النّموّ والدُّخول في مرحلة سكون عندما تكون الظُّروف غير مُناسبة، مثل التَّغيُّرات الموسمية في درجات حرارة الجو، توفّر ميزة بقاء. أوضح مثال لذلك هو سكون البذور، ولكن هناك طرقًا أخرى لتحمُّل الأوقات السيئة أيضًا.

طوَّرت النباتات أيضًا تكيفات لتذبذبات درجات الحرارة قصيرة المدى، مثل تلك التي تحدث في أثناء موجة حارة أو برد مُفاجئ. تشمل هذه الإستراتيجيات تغيُّرات في تركيب الغشاء وإنتاج بروتينات الصَّدمة الحرارية.

سكون النبات استجابة لكلٍّ من الماء، ودرجة الحراة، والضَّوء

في المناطق المُعتدلة، نربط السُّكون مع الشِّتاء بشكل عام، حيث درجات الحرارة تحت الصِّفر، وما يُرافق ذلك من عدم توافر الماء ما يجعل نموّ النّبات مُستحيلًا. خلال هذا الموسم، تبقى براعم الشُّجيرات والأشجار مُتساقطة الأوراق في حالة سكون، وتبقى القمم النَّامية المرستيمية محمية بشكل جيد داخل حراشف مطوية. تقضي الأعشاب المُعمِّرة الشتاء تحت الأرض، على شكل سيقان قصيرة،



الشكل 41-15

فَصْل الورقة. تُسبِّب تغيُّرات هرمونية في منطقة الفَصْل في الورقة فَصْل الأوراق. تتمايز طبقتان من الخلايا في منطقة الفَصْل إلى طبقة واقية وطبقة الفَصْل. حالما ينكسر البكتين في طبقة الفَصْل، يُمكن للرِّياح والمطر أن يفصلا الورقة عن السَّاق بسهولة.

أو جذور مليئة بالغذاء المخزون. يقضي كثير من أنواع النباتات الأخرى، مثل أغلب النباتات الحولية، الشِّتاء على شكل بذور. يبدأ السُّكون على الأغلب بتساقط الأوراق، التي ربما شاهدتها تحدث في الأشجار مُتساقطة الأوراق في الخريف.

فَصْل الأعضاء

تبدأ الأوراق بالتَّساقط حالما يدخل النّبات حالة السُّكون. تُسمّى عملية تساقُط الأوراق أو **البتلات الفَصْل Abscission**.

يُمكن أن يكون الفَصْل مُفيدًا حتى قبل بدء عملية السُّكون. فعلى سبيل المثال، الأوراق الظَّليلة التي لم تعد مُنتجة بالبناء الضَّوئيّ يُمكن أن تسقُط. والبتلات، وهي أوراق مُتحورة، يُمكنها أن تسقط حال حصول التَّلقيح. أزهار السّحلبيّات تبقى غضّة مددًا زمنية طويلة، حتى في محل بيع الأزهار؛ على كلّ حال، حالما يحصل التَّلقيح، يتمُّ تحفيز تغيُّر هرموني يُؤدي إلى سقوط البتلات. هذه الإستراتيجية تبدو معقولة في عمليات حساب الطَّاقة؛ لأنَّ البتلات أصبحت غير ضرورية في جذب المُلقِّحات. لهذا، إحدى إيجابيات فَصْل الأعضاء هي التخلص من نقاط استهلاك المواد الغذائية، حفاظًا على المصادر.

على مُستوى أكبر، تُكوِّن النباتات مُتساقطة الأوراق في المناطق المُعتدلة أوراقًا جديدة في الرَّبيع، وتخسرها في الخريف. في المناطق الاستوائية، يرتبط تكوين الأوراق المُتتابع وسقوطها في بعض الأنواع بالمواسم الرَّطبة والجافة. تُغيِّر النباتات دائمة الخضرة، مثل مُعظم الصُّنوبريات، أوراقها، بشكل كامل عادةً كلّ سنتين إلى سبع سنوات، فتفقد بشكل دوري بعض الأوراق، ولكن ليس كلّها.

يتطلَّب الفَصْل تغيُّرات في منطقة الفَصْل *Abscision zone* عند قاعدة عنق الورقة (الشكل 41-15). تُنتج الأوراق اليافعة هرمونات (خاصةً السايتوكاينين) تُثبِّط تطور طبقات الخلايا المُتخصِّصة في هذه المنطقة. تحدث تغيُّرات هرمونية كلما زاد عمر الورقة، وتتمايز طبقتان من الخلايا؛ طبقة واقية *Protective layer*، وهي قد تكون خلايا عدَّة عرضًا، وتتكوَّن على قاعدة عنق الورقة من جهة السَّاق. تتشرَّب هذه الخلايا بالسوبرين، وهو كما تَذْكُرُ مادة شمعية غير مُنفذة للماء. في حين تتكوَّن طبقة الفصل *Separation layer* على قاعدة عنق الورقة من جهة نصل الورقة؛ تنقسم خلايا طبقة الفصل أحيانًا، وتنتفخ، وتُصبح هُلامية.

عند هبوط درجة الحرارة، أو عندما تنخفض شدَّة الضَّوء ومدّته، أو عند وقوع تغيُّرات بيئة أخرى، تقوم أنزيمات بتحطيم البكتين الموجود في الصفائح الوسطى لخلايا طبقة الفصل. ويُمكن بعد ذلك للرِّيح أو للمطر أن يفصل الورقة عن السَّاق بسهولة. وما يبقى هو عبارة عن ندبة ورقية مُغلقة محمية من غزو البكتيريا أو مُسبِّبات المرض الأخرى.

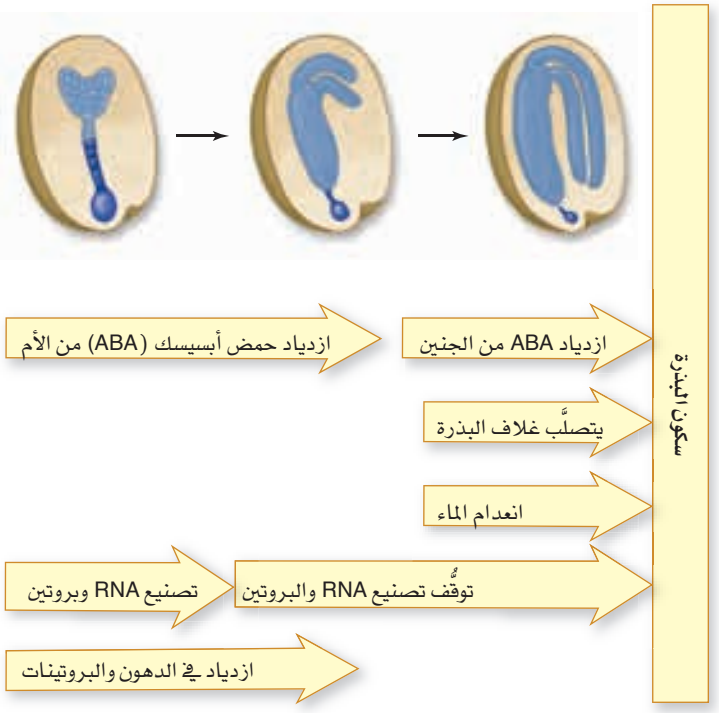
في أثناء تكوُّن منطقة الفَصْل، تتحطم صبغات الكلوروفيل الخضراء الموجودة في الورقة، كاشفةً الألوان الصفراء والبرتقالية للصَّبغات الأخرى، مثل الكاروتينويدات، التي غطَّتها سابقًا الألوان الخضراء الكثيفة. في الوقت نفسه، قد تتراكم أيضًا صبغات حمراء أو زرقاء تذوب في الماء تُدعى أنثوسيانين *Anthocyanins* وبيتا سيانين *Beta-cyanins* في فجوات خلايا الورقة- وتُسهم كلُّها في تنوُّع ألوان الأوراق في الخريف (الشكل 41-16).

سكون البذور

إن الإبداع التَّطوري المُدهش للنباتات البذرية هو البذرة السَّاكنة التي تسمح لأجنة النّبات أن تنتظر حتى تُصبح ظروف الإنبات مُثلى. يُمكن للبذور في بعض الأحيان أن تتحمَّل انتظارًا يصل إلى مئات السِّنين (الشكل 41-17). في الظُّروف الفصلية الجافة، يحدث سكون البذرة خلال الفصل الجاف، وهو عادةً الصَّيف. إن سقوط المطر يُحفِّز الإنبات عندما تُصبح ظروف البقاء مُناسبة أكثر.

الشكل 41-16

تغيُّرات في ألوان الأوراق خلال الفَصْل



الشكل 41–17

سكون البذرة. تراكُم الغذاء الاحتياطي، وتكوين غلاف البذرة، وانعدام الماء، كلُّها خطوات ضرورية تُؤدي إلى السُّكون. هرمون حمض الأبسيسيك (ABA) من كل من نسيج الجنين والأم ضروريّ للسُّكون.

توجد النباتات الحولية غالبًا في مناطق جفاف فصلي. البذور مُناسبة للسَّماح للنباتات الحولية باجتياز الفصل الجاف، عندما لا يكون هناك ماء كافٍ. وعندما يهطل المطر، يُمكن لهذه البذور أن تنبُت، ويُمكن للنبات أن ينمو بسرعة، مُتكيفًا مع الفترات القصيرة نسبيًّا التي يتوافر فيها الماء.

غطَّى الفصل الـ 37 بعض الآليات التي يتطلبها كسر سكون البذرة والسَّماح للإنبات تحت الظُّروف المُناسبة. تشمل هذه الآليات غسل الماء للمواد التي تُثبِّط الإنبات أو الكسر الميكانيكي لِغُلُف البذور بسبب الانتفاخ الأسموزي، وهي طريقة مُناسبة بالتَّحديد لتشجيع النّموّ في المناطق الجافة فصليًّا.

قد تبقى البذور ساكنة مددًا زمنية طويلة بشكل مُدهش. تمتلك كثير من البقوليات بذورًا صلبة، وهي بذلك غير مُنفِّذة للماء والأكسجين. هذه البذور غالبًا ما تستمر عقودًا أو حتى أطول دون رعاية خاصة؛ ستُنبت البذور في النِّهاية عندما تتكسَّر غُلُفها، ويتوافر الماء. هناك بذور عمرها آلاف السَّنوات نبتت بنجاح!

يُمكن أن تُطلق درجات الحرارة المُناسبة، وطول اليوم، وكميات الماء البراعم، والسِّيقان والجذور تحت الأرضية، والبذور من حالة سكون. وتختلف المُتطلبات بين الأنواع. فعلى سبيل المثال، تنبُت بعض بذور الأعشاب الضَّارة في الفترات الأبرد من السَّنة، ولا تنبُت في الفترات الأدفأ. ويُمكن أن يكون لاختلافات طول النَّهار تأثير قوي في السُّكون. مثلًا، يكون سكون الشَّجرة في المناطق المُعتدلة شائعًا عندما يكون النهار قصيرًا، ولكن لا يكون شائعًا في الأشجار الاستوائية التي تنمو قريبًا من خط الاستواء، حيث يكون طول النَّهار ثابتًا تقريبًا بغض النَّظر عن الفصل.

يُمكن للنباتات أن تتحمَّل درجات الحرارة القُصوى

تتغيَّر درجات الحرارة بسرعة في بعض الأحيان، ويكون السُّكون غير مُمكن. كيف تتحمَّل النباتات درجات الحرارة القُصوى؟ يساعد عددٌ من التكيفات، ومن ضمنها إستراتيجيات الاستجابة السريعة، النباتاتِ على تجاوز البرودة المُفاجئة أو الحرِّ الشَّديد المُفاجئ.

البرودة المُفاجئة

معرفتنا لتركيب الدّهون بأغشية النّبات يُمكن أن تُنَبِّئَنا فيما إذا كان النّبات سيكون حسَّاسًا أو مُقاومًا للبرودة المُفاجئة. تتصلَّب الدّهون المُشبعة على درجات حرارة عالية؛ لأنَّها تتراص قريبًا مع بعضها بشكل أكبر (الفصل الـ 5)، لذلك كلما زادت الدهون غير المُشبعة في الغشاء، أصبح أكثر مُقاومة للبرودة المُفاجئة. لقد أثبتت نباتات رشاد الجدران المُعدَّلة وراثيًّا، بحيث تحتوي نسبة أعلى من الأحماض الدُّهنية المُشبعة أنَّها أكثر حساسية للبرودة المُفاجئة.

عندما تحدث البرودة المُفاجئة، يُحوِّل الأنزيمُ مزيل الإشباع الرَّوابطَ الأحاديَة في الدّهون المُشبعة إلى روابط مُزدوجة. تُقلِّل هذه العملية درجة الحرارة التي يُصبح عندها الغشاء صلبًا، ولا يعمل بشكل مُناسب.

إنَّ الأغشية غير المشبعة بشكل كبير غير كافية لحماية النباتات من درجات الحرارة المُتجمدة. عند التَّجمُّد، تتشكَّل بلورات الثلج، وتموت الخلايا من انعدام الماء، لا يوجد ماء سائل كافٍ لعمليات الأيض. لكن بعض النباتات، على كل حال، تملك القُدرة على الوصول لحالة **التَّبريد الشديد Supercooling** وتَحَمُّلِ درجات حرارة مُنخفضة قد تصل إلى -40°س تقريبًا. يحدث التَّبريد الشديد عندما يكون تكوين بلورات الثَّلج محدودًا، وتوجد البلورات في الفراغات خارج الخلوية، حيث لا يُمكن لها أن تُحطِّم عُضيّات الخليّة. إضافة إلى ذلك، يجب على خلايا هذه النباتات أن تكون قادرة على تحمُّل انعدام الماء التَّدريجيّ.

يُمكن تفسير اكتساب تَّحمُّل البرودة أو التَّجمُّد عند انخفاض درجة الحرارة بزيادة تركيز المواد الغذائية. إضافة إلى ذلك، تمنع البروتيناتُ المُضادة للتَّجمُّد بلوراتِ الثَّلج من التَّكوُّن. يُمكن لبلورات الثَّلج أيضًا أن تتكوَّن (تتكاثف) حول بكتيريا توجد طبيعيًّا على سطح الورقة. وقد تمَّ تعديل بعض أنواع البكتيريا بالهندسة الوراثية، بحيث لا تُكاثف بلورات الثلج حولها. يُمكن أن يُوفِّر رشُّ الأوراق بهذه البكتيريا المُعدَّلة مُقاومة للصَّقيع في بعض المحاصيل.

درجات الحرارة العالية

يُمكن لدرجات الحرارة العالية أن تكون مُؤذية؛ لأنَّ البروتينات تتحطَّم، وتفقد وظيفتها عند ارتفاع الحرارة. فإذا ارتفعت درجة الحرارة 5° إلى 10° س، فإنه يتمُّ إنتاج **بروتينات الصَّدمة الحرارية Heat shock proteins (HSPs)**. يُمكن لهذه البروتينات أن تُثبِّت بروتينات أخرى، وبذلك فهي تبقى مثبَّتة، ولا تتلف على درجات حرارة عالية. في بعض الحالات، يُمكن لبروتينات الصَّدمة الحرارية المُحفَّزة عن طريق زيادة درجة الحرارة أيضًا أن تحمي النباتات من ضغوط أخرى، بما في ذلك البرودة المُفاجئة.

يُمكن للنباتات أن تتحمَّل درجات الحرارة المُميتة إن تعرَّضت تدريجيًّا لدرجة حرارة مُتزايدة. تمتلك هذه النباتات تحمُّلًا حراريًّا مُكتسبًا *Acquired thermotolerance*. يتمُّ تعلُّم المزيد عن التكيف لدرجات الحرارة عن طريق عزل طفرات عاجزة عن اكتساب التَّحمُّل الحراري، من ضمنها طفرات تحمل الاسم المُناسب، أو طفرات *hot* في نبات رشاد الجدران. أحد جينات *HOT* مسؤول عن تصنيع جزيء بروتينات الصَّدمة الحرارية. من خلال التّعرّف إلى جينات *HOT* الأخرى تبيَّن أنَّ التَّحمُّل الحراري يتطلَّب أكثر من تصنيع جزيئات بروتينات الصَّدمة الحرارية؛ بعض جينات *HOT* تُثبِّت الأغشية، وهي ضرورية لأنشطة البروتينات.

قد تُصبح النباتات النَّاضجة ساكنة في الفصول الجافة أو الباردة غير المُناسبة للنُّمو. تفقد النباتات السَّاكنة عادة أوراقها، وتُنتج براعم شتوية مُقاومة للجفاف. قد يتمُّ تجاوز الفترات الطَّويلة غير المُناسبة من خلال إنتاج البذور السَّاكنة. يعتمد التكيف للبرودة والتَّجمُّد على مُستويات عالية من الأحماض الدُّهنية غير المُشبعة، والتَّبريد الشَّديد، وتصنيع بروتينات مُضادة للتَّجمُّد. تُثبِّت بروتينات الصَّدمة الحرارية البروتينات على درجات حرارة عالية.

5-41 الهرمونات وأجهزة الإحساس

تعتمد الاستجابات الحسِّية التي تُغيِّر الشَّكل على شبكات فسيولوجية مُعقَّدة. كثير من مسارات الإشارات الدَّاخلية تتطلَّب هرمونات نباتية، سندرسها في هذا الجزء. تشترك الهرمونات في الاستجابة للبيئة، وكذلك في التَّنظيم الدَّاخلي للنُّمو (انظر الفصل الـ 36).

الهرمونات التي تُوجِّه النّموّ تتوافق مع البيئة

الهرموناتُ موادُّ كيميائية، تنتُج بكميات صغيرة جدًا عادة في جزء من المخلوق، ومن ثم تنتقل إلى جزء آخر، حيث تحدث استجابات فسيولوجية أو تطوّريّة. كيف تتصرَّف الهرمونات في ظرف معين يتأثر بالهرمون، وبالنَّسيج الذي يستقبل الرِّسالة؟

تنتُج الهرمونات في الحيوانات في مواقع مُعينة، في الأغلب في أعضاء مثل الغُدد الصّماء. في النباتات، لا تنتُج الهرمونات في أنسجة مُتخصِّصة، وإنَّما في أنسجة تقوم أيضًا بوظائف، عادةً أكثر وضوحًا. لقد تمَّ التّعرّف إلى سبعة أنواع من الهرمونات النباتية، هي: الأوكسين، والسيتوكاينين، والجبرلينات، والبراسينوستيرويدات (ستيرويدات اللفت)، وأوليغوسكارينات (قليلة النّسكّر)، والإيثلين، وحمض الأبسيسيك (حمض الفَصْل) (الجدول 41-1، صفحة 814). تُركِّز الأبحاث الحالية على التَّصنيع الحيوي للهرمونات وعلى التّعرّف إلى خصائص مُستقبلات الهرمونات التي تشترك في مسارات تحويل الإشارة. الكثير من الأساس الجُزيئي لعمل الهرمونات مازال مجهولًا.

لأنَّ الهرمونات تشترك في الكثير من النَّواحي الوظيفية والتَّطورية في النّبات، فقد اخترنا توحيد الأمثلة على أنشطة الهرمونات بنواحٍ مُحدَّدة من بيولوجيا النّبات خلال النَّص. هدفُنا في هذا الجزء إعطاءُ نظرة مُختصرة عن هذه الهرمونات.

يسمح الأوكسين باستطالة خطة جسم النّبات وتنظيمها

قبل أكثر من قرن، أصبحت مادةٌ عضوية تُدعى **الأوكسين Auxin** أوَّلَ هرمون نباتي يتمُّ اكتشافه. يزيد الأوكسين مرونة جدران الخلايا واستطالة السِّيقان. يُمكن للخلايا أن تكبر استجابةً إلى التَّغيُّر في ضغط الامتلاء، ولكن يجب أن تكون ليِّنة بشكل كافٍ؛ لكي يحدث مثل هذا التَّمدد. يؤدي الأوكسين دورًا في تليين جدار الخليّة. إنَّ اكتشافَ الأوكسين ودورَه في نموّ النّبات مثالٌ رائعٌ على عمق التَّفكير في التَّصميم التَّجريبي. ويتمُّ ذكره هنا لهذا السَّبب.

اكتشاف الأوكسين

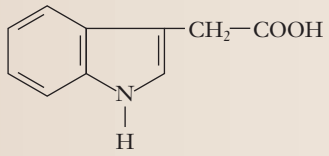
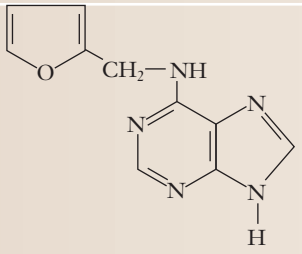
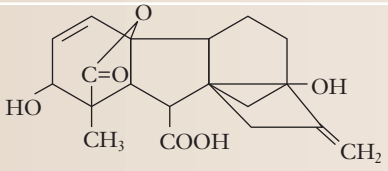
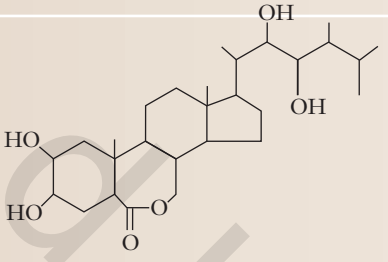
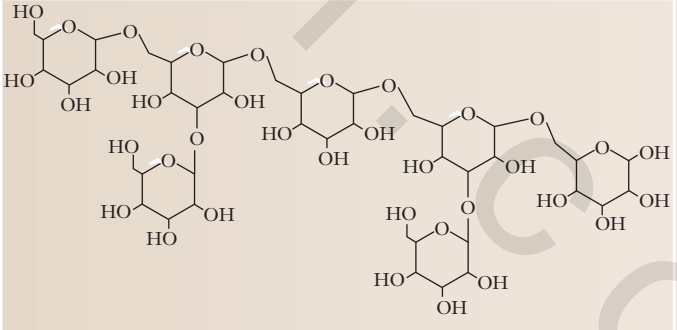
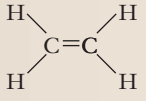
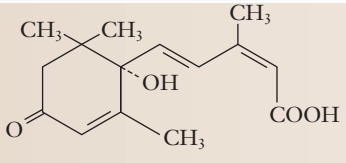
في الماضي، أصبح عالِمُ التّطور المشهور تشارلز داروين مشغولًا بدراسة النباتات. عام 1881، نشر هو وابنه فرانسيس كتابًا اسمه قوة حركة النباتات *The Power of Movement of Plants*. في هذا الكتاب، ذكر داروين وابنه تجاربهما المنهجية حول استجابة النباتات النَّامية إلى الضَّوء، الاستجابات التي تُعرف الآن باسم التّأوّد الضَّوئيّ. لقد استخدما بادرة نبات شوفان وبادرة نبات حشيش الكناري في تجاربهما، ووضعا الكثير من المُلاحظات في هذا المجال.

عرف داروين وابنه أنَّه إذا أتى الضَّوء بشكل مبدئي من جهة واحدة، فإنَّ النباتات الصّغيرة تنحني مُتجهة نحوه. وإن غطّيا قمة المجموع الخضري بأنبوب زجاجي رقيق، فإنَّ المجموع الخضري سينحني كما لو أنَّه غير مُغطًّى. ولكن، إذا استعملا غطاء معدنيًّا يمنع الضَّوء من الوصول إلى قمة النباتات، فإنَّ المجموع الخضري لن ينحني (الشكل 41-8). ووجدا أنَّ استعمال طوق مُعتم يمنع الضَّوء

الشكل 41-18

تجربة داروين. أ. تنحني نبتة عشبية شابة نحو الضَّوء. ب. لم يتمّ الانحناء عند قمة نبتة ذات غطاء مانع للضَّوء. جـ. وقع الانحناء عند قمة نبتة ذات غطاء شفاف. د. عند وضع طوق مُعتم تحت القمة النامية، حدثت الاستجابة نفسها للضَّوء. من هذه التَّجارب، استنتج داروين وابنه، أنَّه استجابة للضَّوء، انتقل "مُؤثِّر" يسبَّب الانحناء من قمة النبتة إلى المنطقة السُّفلى، حيث يحدث الانحناء عادة.

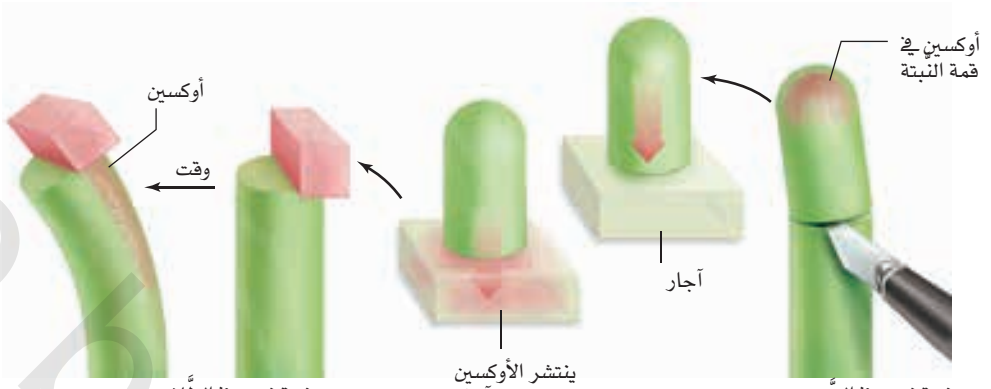
الجدول 1-41 وظائف هرمونات النّبات الرَّئيسة

الهرمون		الوظائف الرَّئيسة	أين ينتُج أو يوجد في النّبات
الأوكسين		تحفيز استطالة السَّاق ونموّها؛ تكوين الجذور العرضية، تثبيط فَصْل الأوراق، تحفيز الانقسام الخلوي (مع السايتوكاينينات)، تشجيع إنتاج الإيثيلين، تشجيع سكون البراعم الجانبية	مرستيم القمم النَّامية، ومواضع أخرى غير ناضجة في النباتات
السايتوكاينينات		تحفيز انقسام الخليّة، ولكن فقط مع وجود الأوكسين، تشجيع تكوين البلاستيدات الخضراء، تأخير هرم الورقة، تشجيع تكون البراعم	مرستيم القمم النَّامية للجذور، الثِّمار غير النَّاضجة
الجبريلينات		تشجيع استطالة الجذور، تحفيز إنتاج الأنزيم في البذور النامية	قمم الجذور والمجاميع الخضرية، الأوراق الشَّابة، البذور
البراسينوستيرويدات (ستيرويدات اللفت)		وظائف مُتداخلة مع الأوكسينات والجبريلينات	حبوب اللقاح، البذور والمجاميع الخضرية والأوراق غير النَّاضجة
الأوليغوساكارينات (قليلة التّسكّر)		دفاعات ضد مُسبِّبات الأمراض، ربما التّطور التَّكاثري	جدار الخليّة
الإيثيلين		التَّحكم في فَصْل الأوراق، والأزهار، والثِّمار، تشجيع إنضاج الثِّمار	مرستيم الجذور والمجاميع الخضرية، عُقد الأوراق، الأزهار الهرمة؛ الثِّمار النَّاضجة
حمض الأبسيسيك (حمض الفصْل)		تثبيط نموّ البراعم، التَّحكُّم في إغلاق الثُّغور، بعض التَّحكم بسكون البذور، تثبيط تأثيرات الهرمونات الأخرى	الأوراق، الثِّمار، قلنسوات الجذور، البذور

obeikandl.com

الشكل 41-19

تجربة فريتز ڤينت. استنتج ڤينت أنَّ مادة سمَّاها الأوكسين شجَّعت استطالة الخلايا، وأنَّها تراكمت في الجانب البعيد عن الضَّوء لبادرة الشوفان.



1. أزال ڤينت قمم بادرات الشوفان، ووضعها على الآجار، وهو مادة هُلامية خاملة.

2. ثُمَّ وُضعت قطع الآجار بعد ذلك على جوانب نباتات الشوفان منزوعة القمم، وليس على المركز.

3. انحنت النباتات بعيدًا عن الجهة التي وُضعت عليها قطع الآجار.

من الوصول إلى السَّاق في منطقةٍ تحت القمة، لم يمنع المنطقة فوق الطَّوق من الانحناء.

لتفسير مثل هذه الاكتشافات؛ وضع داروين وابنه فرضية مفادها أنَّه: عندما تعرَّضت المجاميع الخضرية إلى ضوء من جهة واحدة، انحنت نحو الضَّوء استجابةً "لمؤثر" انتقل من مصدره في القمة مُتجهًا إلى الأسفل.

أكثر من 30 سنة، بقيت تجارب داروين وابنه مصدر المعلومات الوحيد عن هذه الظاهرة المُثيرة. بعد ذلك، أوضح عالما فسيولوجيا النبات، الدِّنماركي بيتر بويسين- جنسن، والهنغاري أرباد بال، كلٌّ وحده، أنَّ المادةَ التي تجعل المجموع الخضري ينحني هي مادةٌ كيميائية. لقد أظهرا أنَّه إن قُطعت قمة النبتة العشبية النامية، ثُمَّ أعيدت مرة أخرى، بوجود قطعة صغيرة من الآجار تفصلها عن بقية النبتة، فإنَّ النبتة تبقى قادرة على الانحناء كما لو لم يحدث تغيُّر. من الواضح أنَّ شيئًا يعبر من قمة النبتة من خلال الآجار إلى المنطقة، حيث يحدث الانحناء.

استنادًا إلى هذه المُلاحظات التي تمت في ظروف الإضاءة المنتظمة أو الظَّلام المُنتظم، اقترح بال أنَّ المادة المجهولة تتحرَّك باستمرار من قمم النباتات العشبية نحو الأسفل، وتُشجِّع النّموّ في الجهات جميعها. مثل نمط الإضاءة هذا لا يُمكنه، بالطبع، أن يُسبِّب انحناء المجموع الخضري.

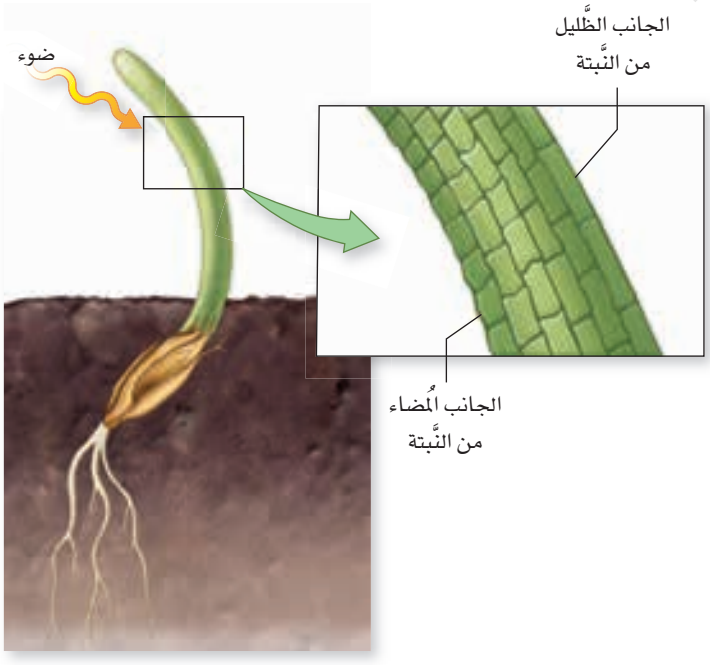
استقصاء

اقترح آلية تُفسِّر فيها كيف يُمكن للنباتات الانحناء في الضَّوء مُستعملًا ما اكتشفه بال.

بعد ذلك عام 1926، نقل عالِمُ فسيولوجيا النّبات الألماني فريتز ڤينت تجارب بال خطوة إلى الأمام؛ قطع ڤينت قمم نبات حنطة عُرِّض بشكل طبيعي للضَّوء، ووضع هذه القمم على قطع من الآجار. ثم أخذ بعد ذلك نباتات شوفان كانت قد نمت في الظَّلام وقطع قممها بالطّريقة نفسها. أخيرًا، قطع ڤينت قطعًا صغيرة من الآجار الذي وضع عليه قمم النباتات التي نمت بوجود الضَّوء، ووضعها على طرف، وليس في مركز مقطع النباتات التي زُرعت في الظَّلام وتمَّ قطعُ قممها (الشكل 41-19). وعلى الرَّغم من أنَّ هذه النباتات ذاتها لم تتعرَّض للضَّوء، إلا أنَّها انحنت بعيدًا عن الجهة التي وُضعت عليها قطع الآجار.

وضع ڤينت قطعًا من الآجار الصَّافي على السِّيقان مقطوعة القمم بوصفها مجموعة ضابطة، ولاحظ وجود تأثير أو انحناء بسيط جدًا للسِّيقان نحو الجهة، حيث وُضعت قطع الآجار. أخيرًا، قطع ڤينت شرائح من الأجزاء السُّفلية للنبتات المزروعة في الضَّوء، ثمّ وضعها على قمم النباتات مقطوعة القمم التي سبق أن زُرعت في الظَّلام، ومرة أخرى لم يُلاحظ أيّ تأثير.

استطاع ڤينت، نتيجةً لتجاربه، أن يُظهر أنَّ المادة التي انتشرت خلال الآجار من قمم نباتات الشوفان المزروعة في الضَّوء يُمكنها أن تجعل النباتات تنحني مع أنَّها كانت مُستقيمة. وأظهر أنَّ هذه الرِّسالة الكيميائية جعلت نموّ الخلايا على جانب النّبات الذي انتشرت إليه هذه المادة أكثر من نموّ الخلايا، التي على الجانب الآخر (الشكل 41-20). بعبارة أخرى، شجَّعت هذه المادة الكيميائية استطالة الخلايا، ولم تُثبِّطها. وقد سمّى هذه المادة التي اكتشفها الأوكسين *Auxin*.



الشكل 41-20

يجعل الأوكسين الخلايا على الجانب المُعتم تستطيل. تمتلك الخلايا النباتية التي في الظِّل الأوكسين، وتنمو أسرع من الخلايا التي على الجهة المُضاءة، ما يجعل النّبات ينحني نحو الضَّوء. هناك تجارب أخرى أظهرت بدقة لماذا يوجد أوكسين أكثر في الجانب الظَّليل من النّبات.

Open Knowledge .com

لقد وفَّرت تجارب قُيِّنت الأساس لفهم الاستجابات التي حصل عليها داروين وابنه قبل 45 سنة من ذلك التاريخ تقريبًا. انحنت نباتات الشوفان بسبب اختلاف تركيز الأوكسين على جانبي المجموع الخضري. فالجانب غير المُعرَّض للضَّوء من المجموع الخضري امتلك كمية أكثر من الأوكسين، ولذلك استطال أكثر من الجانب المُعرَّض للضَّوء، جاعلًا النّبات ينحني نحو الضَّوء.

تأثير الأوكسين

يجعل الأوكسين النّباتَ يتكيّف مع بيئته بطريقة مُثلى عن طريق تشجيع النّموّ والاستطالة. تُؤثِّر الإشارات البيئية في توزيع الأوكسين في النّبات. كيف يُمكن للبيئة- بالتَّحديد، الضَّوء- أن تُحدث مثل هذا الأثر؟ نظريًّا، ربما يُحطِّم الضَّوء الأوكسين، أو يُقلِّل حساسية الخلايا له، أو قد يجعل جزيئات الأوكسين تهرب بعيدًا عن الجانب المُضاء ونحو الجانب المُظلَّل من المجموع الخضري. وقد ثبت أنَّ الاحتمال الأخير هو الصحيح.

في تجربة بسيطة، ولكن فعَّالة، أدخل وينسلو برجز صفيحة رقيقة من المايكا الشَّفافة عموديًّا بين نصفي مجموع خضري: أحدهما مُعرَّض للضَّوء وآخر بعيد عنه (الشكل 41-21). لقد اكتشف أنَّ الضَّوء من جانب واحد لا يجعل المجموع الخضري ينحني بوجود مثل هذا الحاجز. عندما فحص برجز النّبات المُعرَّض للإضاءة، وجد كميات مُتساوية من الأوكسين في الجانب المُعرَّض للإضاءة والجانب المُعتم من الحاجز. وعليه، استنتج برجز أنَّ الاستجابة الطَّبيعية لنبات مُعرَّض للضَّوء من جهة واحدة تتضمَّن هجرة الأوكسين من الجهة المُضاءة إلى الجهة غير المُضاءة، وأنَّ حاجز المايكا يمنع الاستجابة عن طريق منع هجرة الأوكسين.

إن تأثيرات الأوكسين كثيرة ومُتنوعة. يُشجِّع الأوكسين نشاط الكامبيوم الوعائي والأنسجة الوعائية. كذلك، يوجد الأوكسين بكميات كبيرة في حبوب اللُّقاح، ويؤدي دورًا مُهمًّا في نضج الثِّمار. تستخدم جزيئات الأوكسين الصِّناعي تجاريًّا للهدف نفسه. لن تتكوَّن الثِّمار بشكل طبيعي إن لم يحصل إخصاب ولن توجد البذور، ولكنها غالبا ما تتكوَّن إذا أُضيف الأوكسين. ربما يُحفِّز التلقيح إطلاق الأوكسين في بعض الأنواع، مُؤديًا إلى تكوين الثَّمرة حتى قبل حصول الإخصاب.

كيف يعمل الأوكسين

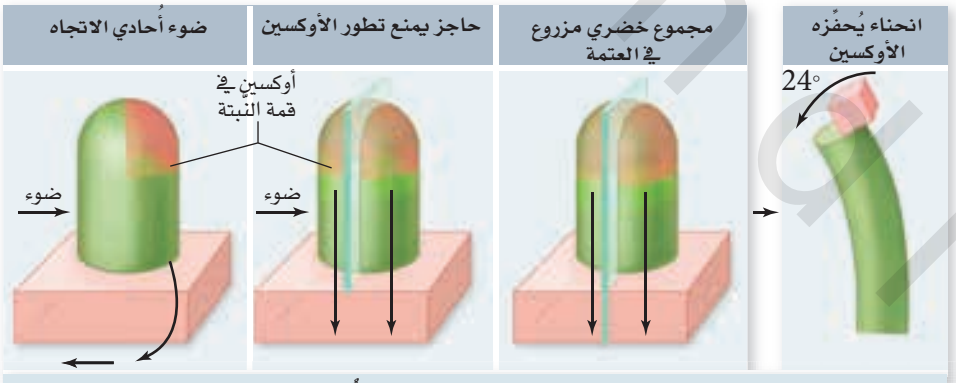
على الرَّغم من هذا التَّاريخ البحثي الطَّويل، فإنّ الأساس الجُزيئي لعمل الأوكسين لا يزال مجهولًا. تشبه التَّراكيب الكيميائية لأشهر أوكسين، وهو **إندول حمض الخليك (IAA) Indole acetic acid**، تركيب الحمض الأميني تربتوفان، الذي ربما يُصنع منه في النباتات (الشكل 41-22). وعلى الرَّغم من وجود أنواع أخرى من الأوكسين، إلا أنَّ IAA هو أكثر أوكسين طبيعي انتشارًا.

تمَّ التّعرّف إلى البروتين الرابط لأوكسين (ABP1) قبل عقدين. يوجد البروتين الرابط لأوكسين في السيتوبلازم، ولكن دوره في استجابة الأوكسين ما زال غير واضح. فالطفّرات التي ينقصها البروتين الرابط لأوكسين لا تستمر بعد مرحلة التَّكوين الجنيني؛ لأنَّ استطالة الخليّة تمَّ تثبيطها، ولا تنتظم خطة بناء الجسم الأساسية التي ذكرناها في الفصل الـ 37. ولكن، خلايا الطفّرة *abp1* تنقسم، ما يدُّل على أنَّ جُزءًا من مسار الأوكسين ما زال يعمل.

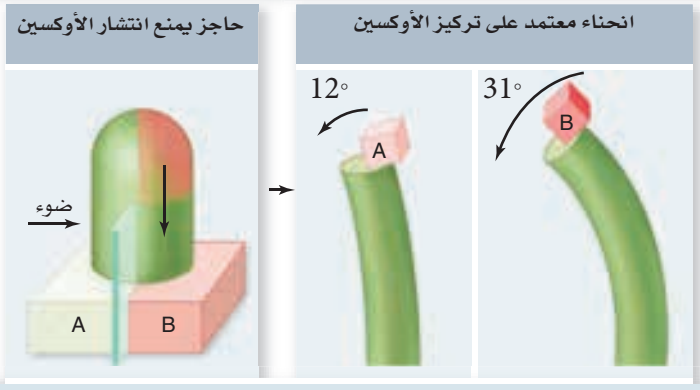
حديثًا جدًا، تمَّ التّعرّف إلى عائلتين من البروتينات التي تُشجِّع تغيُّرات سريعة في التَّعبير الجيني، ومُعتمدة على الأوكسين، هما: عوامل استجابة الأوكسين (ARFs) وبروتينات Aux/IAA. يُمكن لعملية الاستنساخ أن تُحفَّز أو تُثبَّط عن طريق عوامل استجابة الأوكسين التي يُعرف عنها أنها ترتبط بـ DNA. أما بروتينات Aux/ IAA فتعمل أبكر قليلًا في مسار استجابة الأوكسين، حيث ظهر أنَّها ترتبط مع بروتينات تعمل على التعبير عن جينات عوامل استجابة الأوكسين وتُثبيطها.

الشكل 41-21

التّأوّد الضَّوئيّ والأوكسين: تجارب وينسلو برجز. يُسبِّب الضَّوء الاتجاهي تراكم الأوكسين في الجانب المُعتم من قمة المجموع الخُضري، حيث يجري نحو أسفل السَّاق. إدخال حواجز في القمة أظهر أنَّ الضَّوء يُؤثِّر في إزاحة الأوكسين عند مُستويات إنتاج مُختلفة للأوكسين على الجوانب المُضاءة والمُعتمة.

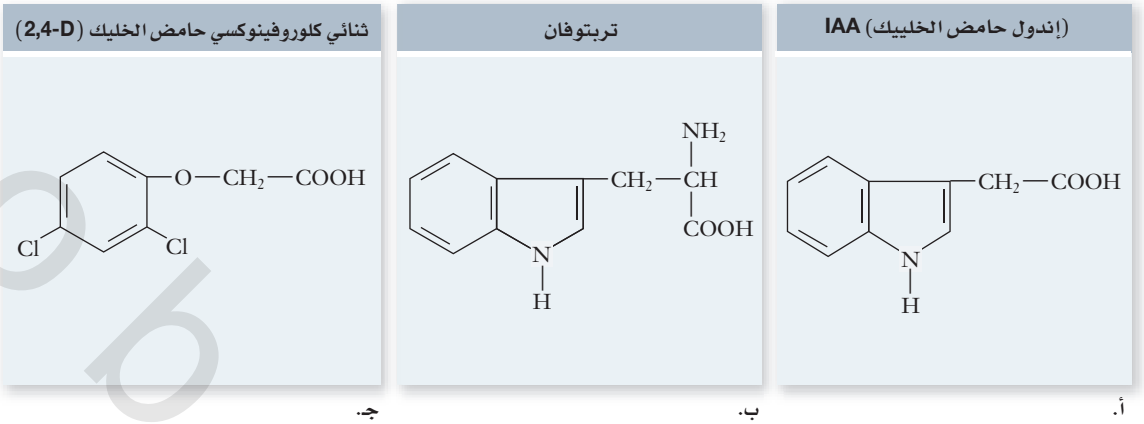


يتمُّ إنتاج الكمية نفسها من الأوكسين من قمة مجموع خضري مُعرَّض لضوء أُحادي الاتجاه، حتى عندما يقسم حاجز قمة المجموع الخضري، وقمة مجموع خضري نامٍ في الظَّلام. سبَّبت قِطَع الآجار الثلاث كلها الكمية نفسها من الانحناء لمجموع خضري منزوع القمة.



يُؤدي فصل قاعدة المجموع الخضري وقطعة الآجار إلى قطعتي آجار بتراكيز مُختلفة من الأوكسين تُنتج درجات مُختلفة من الانحناء في مجاميع خضرية منزوعة القمم.

الشكل 41-22



الأوكسينات. أ. إندول حمض الخليك، هو الأوكسين الأساسي الطَّبيعي. ب. تربتوفان، حمض أميني ربما يستعمله النّبات في تصنيع إندول حمض الخليك. جـ. ثنائي كلورفينوكسي حمض الخليك (2،4-د)، هو أوكسين مخلَّق، ويُستعمل بكثرة مبيدًا عشبيًّا

تُحفِّز جينات *ARF* عندما تتكسَّر بروتينات Aux/IAA بالتعليم عن طريق يوبيكوتين وبتحطيم البروتينات في جسيم تحطيم البروتين. لا يعد ارتباط الأوكسين مع بروتين ARF كافيًا لتحفيز التَّعبير الجيني استجابة إلى إشارات الأوكسين بسبب تثبيط Aux/ IAA لنشاط ARF. كيف يرصد النّبات بعد ذلك الأوكسين، ويكسر بروتينات Aux/ IAA؟

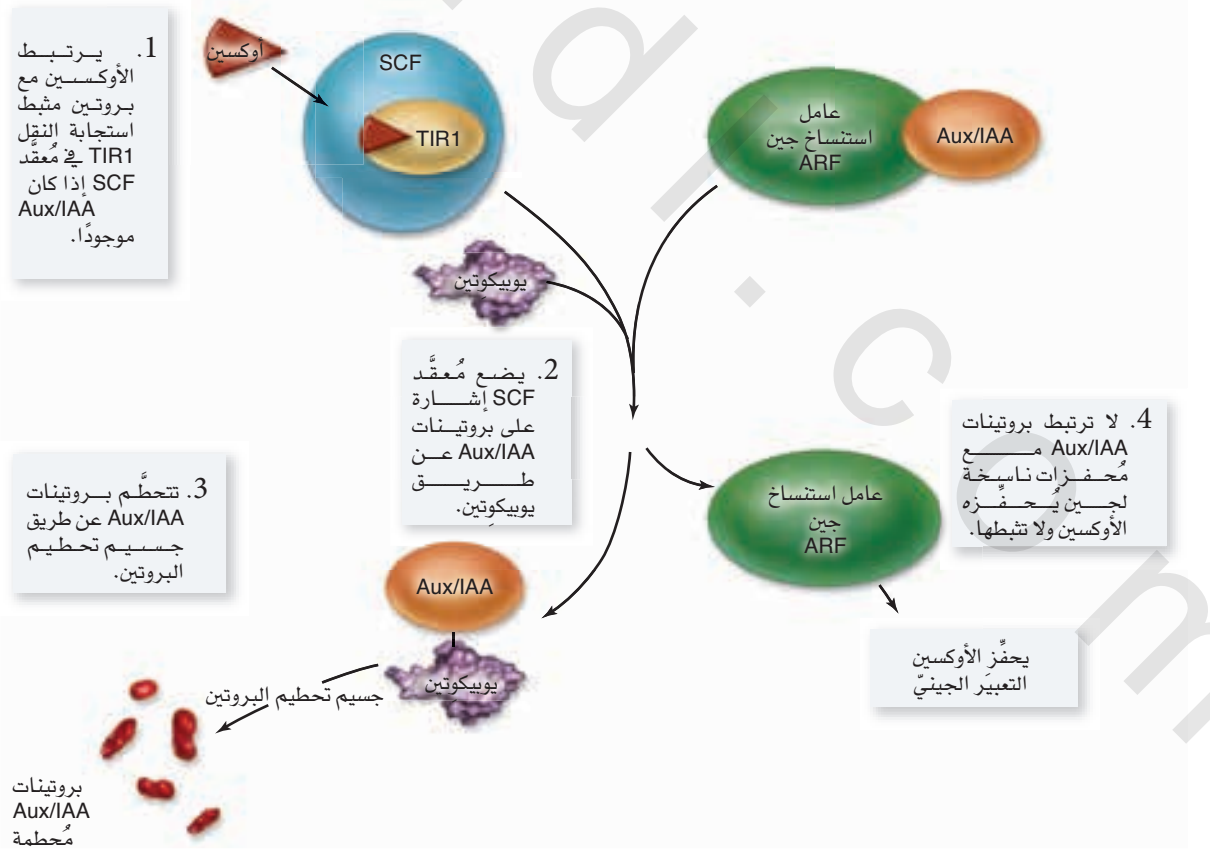
إنَّ التّعرّف إلى مستقبل الأوكسين المُحيّر سنة 2005 أعطى دليلًا على كيفية إحساس النبات واستجابته للأوكسين. يرتبط الأوكسين مُباشرة مع بروتين يُدعى بروتين استجابة مُثبِّط النقل 1 (TIR1). بروتين استجابة مُثبِّط النقل TIR1 هو مُستقبل الأوكسين المُحيّر. إنَّه جزء من مُعقَّد بروتيني يُدعى SCF موجود في حقيقيات النّوى. SCF هو اختصار لتحت وحدات عديد الببتيد الثلاث الموجودة في المُعقَّد. يرتبط الأوكسين مع بروتين استجابة مُثبِّط النقل TIR1 في مُعقَّد SCF إن وُجدت بروتينات Aux/ IAA. وما إن يرتبط الأوكسين، يُكسِّر مُعقَّد SCF بروتينات Aux/ IAA من خلال مسار يوبيكوتين.

تحدث خمس خطوات من رصد الأوكسين إلى التعبير عن الجين الذي يُحفِّزه الأوكسين (الشكل 41-23)، هي:

1. يرتبط الأوكسين مع بروتين استجابة مُثبِّط النقل TIR1 في مُعقَّد SCF في حال وجود بروتينات Aux/ IAA.
2. يقوم مُعقَّد SCF بربط إشارة يوبيكوتين على بروتينات Aux/ IAA.
3. تتكسَّر بروتينات Aux/ IAA في جسيم تحطيم البروتين.
4. لا تبقى بروتينات Aux/ IAA مرتبطة، وتُثبَّط مُحفِّزات الاستنساخ لجينات عوامل استجابة الأوكسين *ARF*.
5. يُؤدي استنساخ جينات *ARF* إلى استجابة الأوكسين.

بخلاف الهرمونات الحيوانية، لا تذهب الإشارة المُحدَّدة إلى خلايا مُحدَّدة، مُطلقةً استجابة مُتوقعة. فعلى الأغلب، هناك كثير من مواقع الإحساس بالأوكسين. الأوكسين أيضًا فريدٌ من بين الهرمونات النباتية في أنَّه ينتقل نحو قاعدة النّبات. وقد تمَّ التّعرّف إلى عائلتين من الجينات في نبات رشاد الجدران تشتركان في نقل

الشكل 41-23



تنظيم الأوكسين للتَّعبير الجيني. يُنشِّط الأوكسين مسار يوبيكوتين الذي يُحرِّر عوامل استنساخ الجين *ARF* (جين عوامل استجابة الأوكسين) من التَّثبيط عن طريق بروتينات *Aux/IAA*. النَّتيجة التعبير الجيني الذي يُحفِّزه الأوكسين.

الأوكسين. على سبيل المثال، إحدى عائلات البروتينات (عائلة *PIN*) تشترك في نقل الأوكسين من الأعلى إلى الأسفل، في حين ينظّم بروتينان آخران في القمة النّامية للجذر استجابة النّموّ نحو الجاذبية الأرضية، المذكورة سابقًا.

أحد تأثيرات الأوكسين هو زيادة ليونة الجدار الخلوي النباتي، ولكن هذا التّأثير صالح فقط في الجدران الخلوية الفتية الخالية من الجدار الخلوي الثانوي، التي ربما تتضمَّن أو لا تتضمَّن تغيُّرًا سريعًا في التّعبير الجيني. تُوفِّر **فرضية النّموّ الحمضي Acid growth hypothesis** نموذجًا يربط بين الأوكسين وتوسُّع الجدار الخلوي (الشكل 41-24). بحسب هذه الفرضية، يجعل الأوكسين الخلايا المُستجيبة تنقل أيونات الهيدروجين من السيتوبلازم إلى فراغات الجدار الخلوي. هذا يُقلِّل من درجة الحموضة، ما يُنشِّط أنزيمات يُمكنها أن تُكسِّر الرَّوابط بين ألياف الجدار الخلوي.

دعمت كثير من التَّجارب مثل هذه الفرضية. فالمحاليل المُنظِّمة التي تمنع حموضة الجدار الخلوي تمنع توسُّع الخليّة. وكذلك، فإن كثيرًا من المُركبات الأخرى التي تُطلق أيونات الهيدروجين يُمكنها أيضًا أن تُسبِّب توسُّع الخليّة. وأخيرًا، تمَّ مُلاحظة تحرُّك أيونات الهيدروجين استجابةً للمُعالجة بالأوكسين. ويُعتقد أن إغلاق صائدة الذُّباب فينوس تتضمَّن استجابة نموّ حمضي يسمح للخلايا بأن تنمو خلال 0.5 ثانية فقط، وتُغلق المصيدة.

الأوكسينات المخلقة

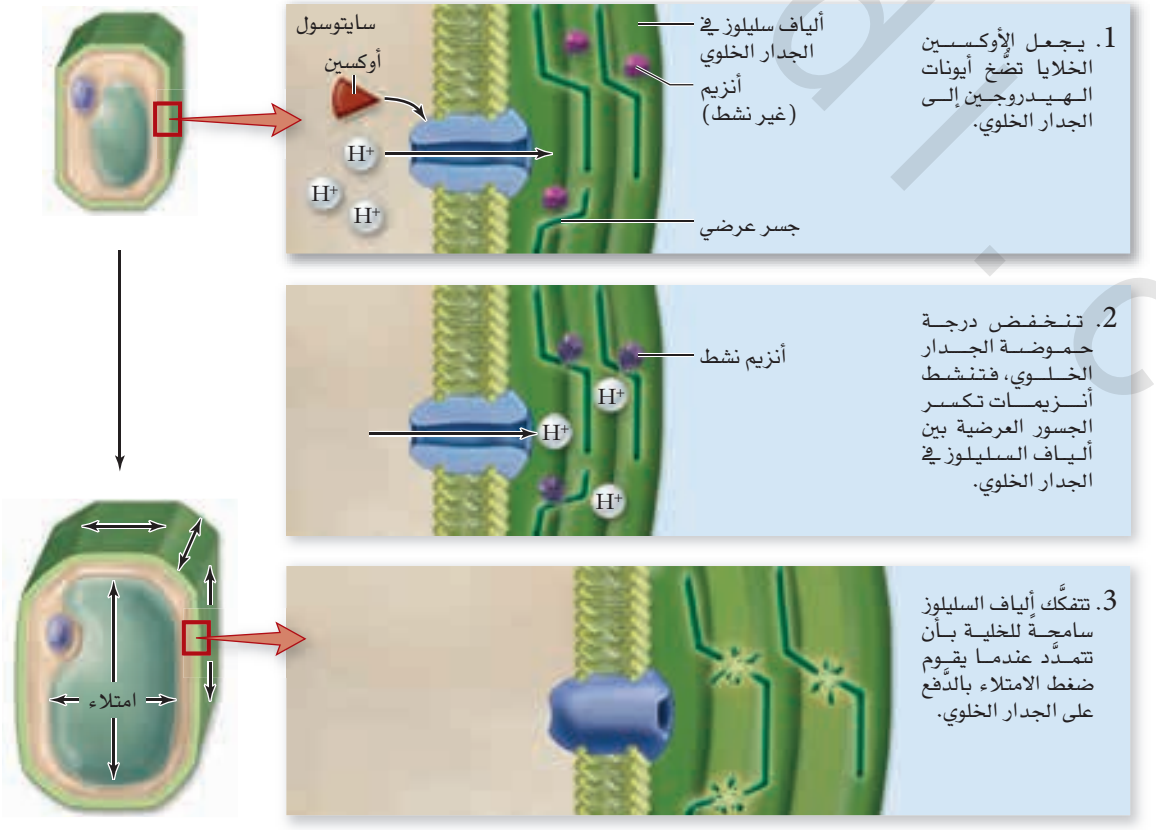
الأوكسينات المخلقة، مثل **نفثالين حمض الأسيتيك Naphthalene aacetic acid (NAA)** و**أندول حمض بيوتاريك Indole butyric acid (IBA)**، لها استخدامات عدة في الزِّراعة والمُستنبتات. يعتمد واحد من أهم استخداماتها على منعها لعملية الفَصْل. تُستعمل الأوكسينات المخلقة لمنع سقوط ثمار التُّفاح قبل نضجها، والإبقاء على ثمار التّوت والفراولة على نباتاتها ريثما تحضَّر للشَّحن خلال الشِّتاء. استُعملت الأوكسينات المخلقة في تشجيع الإزهار والإثمار في الأناناس، وفي تحفيز تكوين الجذور والتَّشتيل.

تُستخدم الأوكسينات المخلقة بشكل روتيني لمُكافحة الأعشاب الضَّارة، عند استخدامها مبيدًا من خلال إضافتها بكميات عالية أعلى من الوجود الطَّبيعي لـ IAA في النباتات. أحد الأوكسينات المخلقة المُستخدمة بوصفها مُبيدًا حشريًّا هو 2،4 **ثنائي الكلور فينوكسي حمض الخليك 2,4-Dichlorophenoxy acetic acid**، المعروف عادةً بـ 2,4-D (انظر الشكل 41-25 جـ). إنَّه يقتل الأعشاب الضَّارة في المُروج عن طريق الإزالة الاختيارية لذوات الفلقتين عريضة الأوراق. تتوقَّف سيقان الأعشاب ذات الفلقتين عن النّموّ المحوري بشكل تام.

مُبيد الأعشاب 5،4،2 – ثُلاثي الكلور فينوكسي حمض الخليك، والمعروف بـ 2,4,5-T، قريب من 2,4-D. استُخدم 2,4,5-T بكثرة بوصفه مُبيدًا عامًّا لقتل الأعشاب الضَّارة والنباتات الخشبية. لقد أصبح مشهورًا خلال الحرب الفيتنامية بوصفه مُكوّنًا لمُركب يُعرِّي أشجار الغابات من أوراقها يُدعى العامل البرتقالي. عند تصنيع 2,4,5-T، فإنه يتلوث لا محالة بكميات قليلة من مادة الدِّيوكسين. يُسبِّب الدِّيوكسين، بكميات قليلة جدًا –أقل من أجزاء عدَّة من البليون– أمراض: الكبد، والرئتين، وسرطان الدَّم، والإجهاضات، والتشوهات الخلقية، حتى إنَّه يُسبِّب موت حيوانات التَّجارب. هذا المُركب الكيميائي محظور في الولايات المُتَّحدة مُنذ عام 1979.

تُحفِّز هرمونات السايتوكاينين الانقسام الخلوي والتَّمايز

تُشكِّل هرمونات **السايتوكاينين Cytokinins** مجموعة أخرى من هرمونات النّموّ الطَّبيعة في النباتات. لقد أوضحت دراسات من قِبَل النمساوي جوتليب هابرلاندت سنة 1913 وجود مُركَّب غير معروف في مُختلف أنسجة النباتات العشبية. ويحوّل عند إضافته إلى درنات البطاطا المُقطّعة، الخلايا البرنشيمية



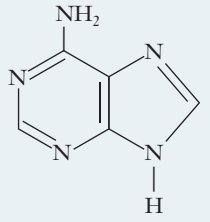
الشكل 41-24

فرضية النّموّ الحمضي. يُحفِّز الأوكسين إطلاق أيونات الهيدروجين من خلايا هدف، التي تُغيِّر درجة حموضة الجدار الخلوي. يُنشِّط هذا أنزيمات تُكسِّر الرَّوابط في الجدار الخلوي، سامحة للجدار بالتَّمدُّد.

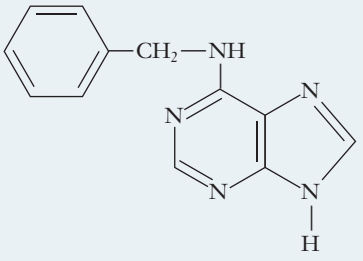
الشكل 41-25

بعض السايتوكاينينات. جُزيئان من أشهر السايتوكاينينات المُستعملة صناعيًّا هما: كاينيتين و 6-بنزيلأمينوبيورين. لاحظ تشابههما مع البيورين أدينين.

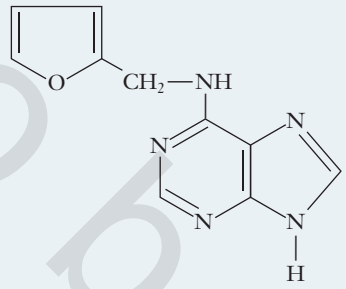
أدينين



6 - بنزيلأمينوبيورين (BAP)



كاينتين



إلى خلايا مرستيمية، ويُحفِّز النَّمايز في الكامبيوم الفليني. وفي بحث آخر، وُجد أنَّ حليب ثمرة جوز الهند يحتوي على هرمونات السايتوكاينين، وأنَّه استعمل في تحفيز تمايُز الأعضاء في كُتل نسيج نباتي ينمو في مزرعة أنسجة. وركَّزت دراسات لاحقة على دور يؤديه السايتوكاينين في تمايُز الأنسجة من الندبة.

السايتوكاينين هرمون نباتي، يحفّز انقسام الخلايا وتمايزها بمُساعدة الأوكسين. تنتُج مُعظم هرمونات السايتوكاينين في الخلايا المرستيمية لقمة الجذر، وتنتقل خلال النّبات. الثِّمار النَّامية هي أيضًا مواقع لتصنيع سايتوكاينين. في الحزازيات، تُسبِّب هرمونات السايتوكاينين تكوُّن البراعم الخضرية على النّبات الجاميتي. وفي النباتات جميعها، يبدو أنَّ هرمونات السايتوكاينين تُنظِّم أنماط النّموّ بمساعدة هرمونات أخرى.

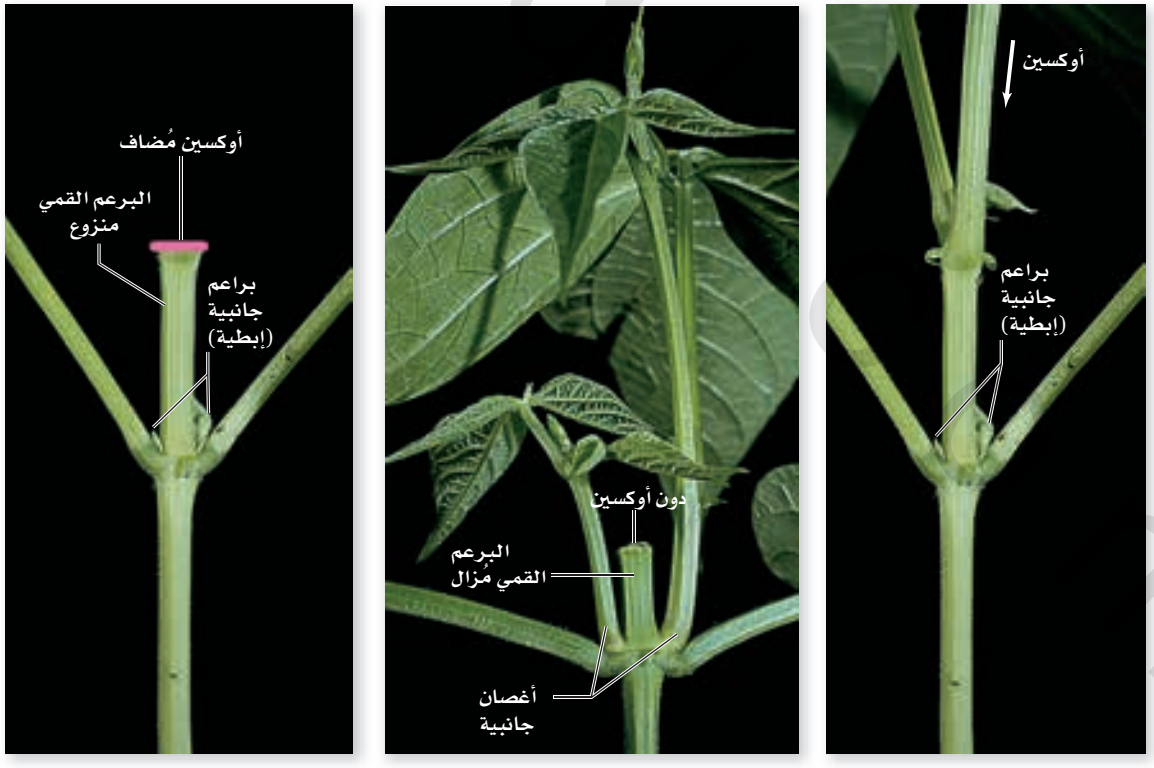
هرمونات السايتوكاينين هي بيورينات، يبدو أنَّها مُشتقة من أدينين، أو على الأقل تملك سلاسل جانبية تُشبه الأدنين (الشكل 41-25). تملك جُزيئات أخرى مُتنوعة كيميائيًّا، وغير معروفة بوجودها في الطَّبيعة، تأثيرًا شبيهًا بذلك الذي لهرمونات السيتوكاينين. تُشجِّع هرمونات السايتوكاينين نموّ البراعم الجانبية لتكوُّن الفروع (الشكل 41-26). وبشكل مضاد، تثبّط هرمونات السايتوكاينين تكوين الجذور الجانبية، في حين تُشجِّع الأوكسينات تكوينها.

وبسبب هذه العلاقات، يُحدِّد الاتزان بين هرمونات السايتوكاينين والأوكسينات شكل النّبات، مع كثير من العوامل الأخرى. إضافة إلى ذلك، إنَّ إضافة هرمونات السايتوكاينين للأوراق الساقطة من النّبات يُؤخر اصفرارها. لذلك، فهي تعمل بوصفها هرمونات مُضادة للشَّيخوخة.

درس عمل هرمونات السايتوكاينين، مثل غيرها من الهرمونات الأخرى، بدلالة تأثيرها في نموّ وتمايز كتل من أنسجة تنمو في وسط غذائي مُعرَّف. يُمكن لأنسجة النّبات أن تُشكِّل المجاميع الخضرية، أو الجذور، أو كتلة غير مُتمايزة، بالاعتماد على الكميات النِّسبية للأوكسين والسايتوكاينين (الشكل 41-27).

الشكل 41-26

تُنشِّط السايتوكاينينات نموّ البراعم الجانبية. أ. عندما يكون مرستيم القمة سليمًا، يثبّط الأوكسين الناتج عن البرعم القمي نموَّ البراعم الجانبية. ب. عندما يُنزع البرعم القمي، تُصبح السايتوكاينينات قادرة على تحفيز نموّ البراعم الجانبية إلى أغصان. جـ. عندما يُنزع البرعم القمي، ويُضاف الأوكسين إلى سطح القطع، يتمُّ تثبيط النّموّ الخارجي للبراعم.



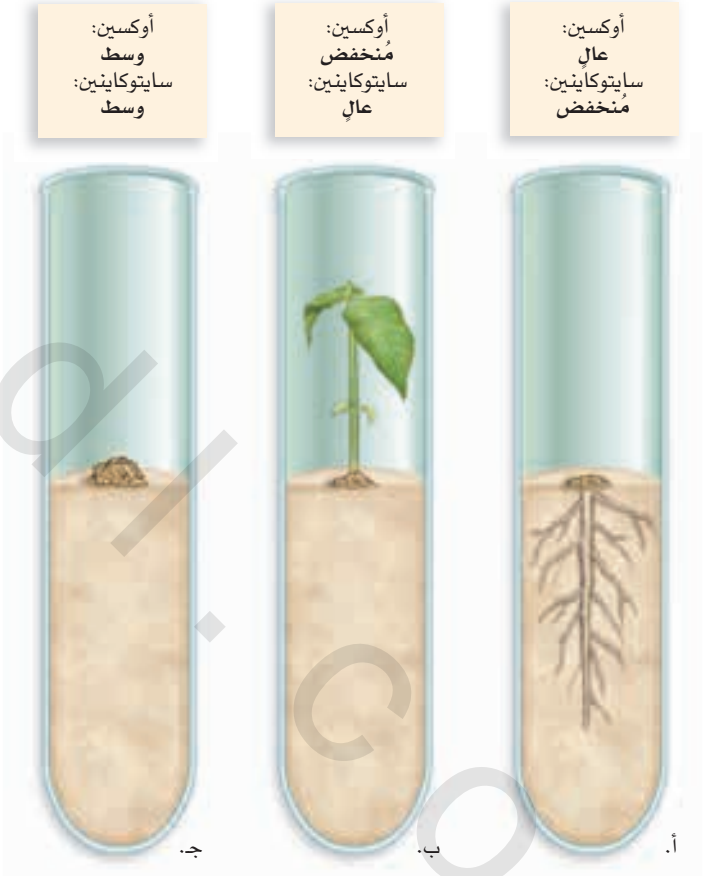
أ. ب. جـ.

في تجارب نموّ الخليّة المُبكِّر في مزارع الاستنبات، كان حليب ثمار جوز الهند عاملًا مُهمًّا. لقد اكتشف الباحثون أخيرًا، أنَّ حليب ثمرة جوز الهند لا يحتوي على أحماض أمينية ومُركبات نيتروجينية مُختزلة أخرى ضرورية للنُّمو فحسب، وإنما يحتوي أيضًا على هرمونات سايتوكاينين. تُشجِّع هرمونات السايتوكاينين بشكل واضح بناء أو تنشيط البروتينات اللازمة بشكل خاص لعملية **انقسام السيتوبلازم Cytokinesis**.

استُخدمت هرمونات السايتوكاينين ضد النباتات من قِبَل مُسبِّبات المرض. بكتيريا أورام النّبات *Agrobacterium*، على سبيل المثال، تُدخل جينات، إلى المحتوى الجيني للنبات، تزيد من إنتاج السايتوكاينين، وكذلك الأوكسين. هذا يُسبِّب انقسامًا خلويًّا كثيفًا، وتكوين ورم يُدعى التَّضخم التَّاجي *Crown gall* (الشكل 41-28). كيف انتهت جينات تصنيع الهرمونات داخل بكتيريا هو سؤال تطوريّ محيِّر. لا يعمل التّطور المُترافق لمصلحة النّبات دائمًا.

تُشجِّع هرمونات الجبريلين نموّ النّبات والاستفادة من المواد الغذائية

سُمِّيت **هرمونات الجبريلين Gibberellins** بهذا الاسم نسبة إلى فطر جبريلا *Gibberella fujikuroi*، الذي يجعل نباتات الأرز، التي يتطفَّل عليها،



الشكل 41-27

الكميات النِّسبية للسايتوكاينينات والأوكسين تُؤثِّر في إعادة تكوين الأعضاء في وسط زراعة مخبري. في نبات التبغ. أ. النِّسب العالية من الأوكسين إلى السايتوكاينين تُفضِّل تكوين الجذور. ب. النِّسب العالية من السايتوكاينين إلى الأوكسين تُفضِّل تكوين المجموع الخضري. جـ. التَّراكيز الوسطية تُؤدي إلى تكوين خلايا غير مُتمايزة. هذه الاستجاباتُ التَّطوّريةُ لنسب السايتوكاينين إلى الأوكسين في أوساط زراعة مخبرية مُتخصِّصةٌ بحسب النَّوع النباتي.

الشكل 41-28

ورم التَّضخم التَّاجي. في بعض الأحيان يُمكن للسايتوكاينينات أن تُستعمل ضد النّبات من قبل مُسبِّب مرض. في هذه الحالة، أدخلت بكتيريا *Agrobacterium tumefaciens* قطعة من DNA الخاص بها، وفيها جينات مسؤولة عن أنزيمات ضرورية في تصنيع السايتوكاينين والأوكسين. يُمكن للمُستويات المُتزايدة من هذين الهرمونين في النّبات أن تُسبِّب انقسامًا خلويًّا هائلاً يُؤدي إلى تكوين ورم.

تنمو بالطُّول بشكل غير طبيعي. عالِمُ أمراض النّبات الياباني كوروساوا Eiichi kurosawa درس مرض البادرات "الحمقاء" سنة 1920. زرع فطر جبريلا بمزارع، وحصل على مادة، تُنتج مرض البادرات الحمقاء إذا وُضعت على نباتات الأرز. عُزلت هذه المادة، وتمَّ التّعرّف إلى صيغتها الجُزيئية من قِبَل علماء كيمياء يابانيين سنة 1939. وأكَّد علماء كيمياء بريطانيون هذه الصِّيغة عام 1954.

وعلى الرَّغم من أنَّ هذه المواد اعتبرت في البداية من باب الفضول، إلاّ أنَّها تحوَّلت منذ ذلك الحين إلى مجموعة كبيرة من أكثر من 100 هرمون نباتي موجودة بشكل طبيعي. كلها حمضية، وتُختصر على الأغلب GA (من كلمة حمض الجبريلين Gibberellic acid)، بأرقام صغيرة مُختلفة (GA_1، GA_2، GA_3، وهكذا) للتَّمييز بينها.

هرمونات الجبرلين، التي تُصنع في قمم السيقان والجذور، لها تأثير استطالة السَّاق. يزداد تأثير الاستطالة إن كان الأوكسين موجودًا. إن إضافة هرمونات الجبرلين إلى أنواع من النّبات القزم يجعلها تستعيد النّموّ والتّطور الطَّبيعي في كثير من النباتات (الشكل 41-29). بعض النباتات الطّفرة القزمة لا تُنتج كميات كافية من الجبريلين، ومن ثم فهي تستجيب لإضافة الجبريلين. وهناك نباتات أخرى فقدت قدرتها على الاستجابة للجبريلين.

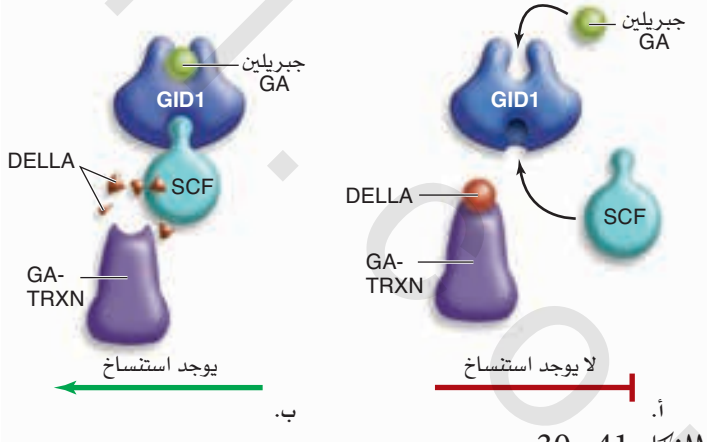
العدد الكبير من أنواع الجبريلين كلُّه جزء من مسار تصنيع حيوي مُعقَّد تمَّ الكشف عنه باستخدام طفرات من نبات الذُّرة، ينقصها إنتاج الجبريلين. في حين تُعَدُّ بعض هذه الجبريلينات أشكالًا وسيطة في إنتاج GA_1. أظهرت أبحاث جديدة أنَّ بعض الأشكال ربما تمتلك وظائف حيوية مُحدَّدة.

في الفصل الـ(37)، لاحظنا دور الجبريلينات في تحفيز إنتاج ألفا- أميليز والأنزيمات الحالَّة الأخرى المطلوبة لاستهلاك مصادر الغذاء في أثناء الإنبات وتأسيس بادرات الحبوب. كيف يتمُّ تنظيم الجينات المسؤولة عن هذه الأنزيمات؟ يُستخدم الجبريلين بوصفه إشارة من الجنين تُشغِّل استنساخ جين أو أكثر مسؤول عن الأنزيمات

الشكل 41-29

تأثيرات الجبريلينات. هذا عضو سريع الإنتاج من العائلة الخردلية (*Brassica rapa*) سوف ينطلق، ويُزهر بسبب ازدياد مُستويات الجبريلين. طفرات مثل طفرة *Rosette* (اليسار) لا تستطيع إنتاج الجبريلينات. ويُمكن إنقاذها عن طريق إضافة الجبريلينات إلى قمة المجموع الخضري (يمين). طفرات أخرى تمَّ التّعرّف إليها لا تحس بالجبريلينات، وهي لن تستجيب لإضافة الجبريلين.

الحالَّة في طبقة الأليرون. لقد تمَّ التّعرّف إلى مُستقبل الجبريلين. عندما يرتبط الجبريلين مع مُستقبله، فإنَّه يُحرِّر عوامل استنساخ مُعتمدة على الجبريلين من الكابح. عوامل الاستنساخ هذه، يُمكنها الآن أن تُؤثِّر مُباشرة في التَّعبير الجيني (الشكل 41-30). يبدو أنَّ تصنيع DNA لا يحدث خلال المراحل المُبكرة من إنبات البذرة، ولكنه يُصبح مُهمًّا عندما ينمو الجُذير خلال غُلُف البذور.



الشكل 41-30

تُنشِّط الجبريلينات عوامل استنساخ مُعتمدة على الجبريلين (GA- TRXN). أ. لا يُمكن لـ GA- TRXN أن يرتبط مع مُحفِّز عندما يرتبط الأول مع بروتينات DELlA. ب. يُنشِّط الجبريلين مُعقَّد بروتين يُحطِّم بروتينات DELlA، مُحرِّرًا GA- TRXN لكي يرتبط مع المحفِّز، فيُحفِّز الاستنساخ الجيني.

تُؤثِّر الجبريلينات أيضًا في عدد آخر من أشكال نموّ النّبات وتطوره. في بعض الحالات، تُسرِّع الجبريلينات من إنبات البذرة، على ما يبدو عن طريق تعويضها لتأثير البرودة أو مُتطلبات الإضاءة. تُستخدم الجبريلينات تجاريًّا في زيادة المسافة بين أزهار العنب عن طريق زيادة طول السّلاميات، وبهذا تحصل الثِّمار على مساحة أكبر لتنمو. وتكون النتيجة قطوف عنب أكبر تحتوي على ثمار مفردة أكبر (الشكل 41-31).

وعلى الرَّغم من أنَّ الجبريلينات تعمل في الدَّاخل بوصفها هرمونات، إلا أنَّها تعمل أيضًا بوصفها فرمونات في السَّرخسيات. في السَّرخسيات، تنطلق مُركبات تُشبه الجبريلين من نبات جاميتي، ويُمكنها أن تُحفِّز تطور التَّراكيب التَّناسلية الذَّكرية في نبات جاميتي مُجاور.

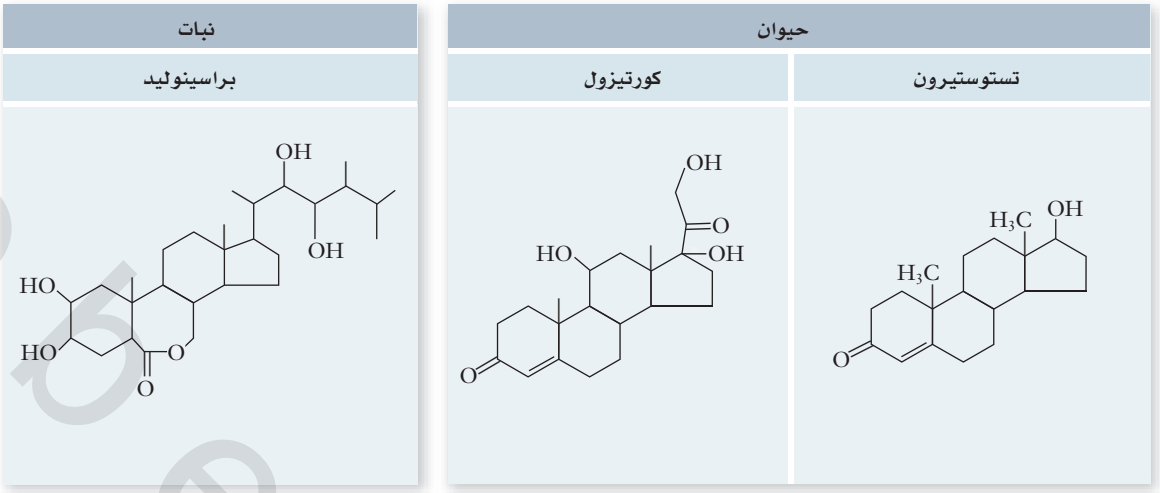
تُشبه هرمونات براسينوستيرويد (ستيرويدات اللفت) الهرمونات الحيوانية من ناحية تركيبية

على الرَّغم من أنَّ علماء النّبات عرفوا **هرمونات براسينوسيتروويد Brassinosteroids** منذ 30 سنة، إلا أنَّها صُنِّفت حديثًا فقط بوصفها هرمونات نباتية. اكتُشفت في البداية في حبوب لُقاح أنواع *Brassica*، ومن هنا أخذت اسمها. إن غيابها التَّاريخي عن جدل الهرمونات قد يكون جُزئيًّا بسبب تداخل عملها مع هرمونات نباتية أخرى، خاصةً الأوكسينات والجبريلينات. لقد تمَّ وصف التَّأثير التراكمي لهذه المجموعات الثلاث.

أدَّى استعمال الوراثة الجُزيئية في دراسة البراسينوستيرويدات إلى تقدُّم هائل في فهمنا لكيفية عملها وتصنيعها، وكذلك إلى حدٍّ ما، إلى كيفية عملها في مسارات تحويل الإشارة. ما هو مُثير حول البراسينوستيرويدات هو تشابهها مع الهرمونات السيترويدية الحيوانية (الشكل 41-32). أحد الجينات المسؤولة عن أنزيم في مسار البناء الحيوي لبراسينوستيروويد يُشبه إلى حدٍّ كبير أنزيمًا

الشكل 41-31

إضافة الجبريلينات يزيد من الفراغ بين حبات العنب. العنب الكبير (يمين) يتشكَّل لأنَّ حيزًا أكبر يوجد بين حبات العنب.



الشكل 41-32

براسينوستيرويدات (ستيرويدات اللفت). يملك براسينوليد وبراسينوستيرويدات أخرى تشابهًا تركيبيًّا مع الهرمونات الستيرويدية الحيوانية. الكورتيزول، وتستوستيرون، وإستراديول (لا يظهر) هي هرمونات حيوانية ستيرويدية.

يُستعمل في تصنيع هرمون التستوستيرون وستيرويدات شبيهة. تمَّ التّعرّف أيضًا إلى البراسينوستيرويدات في الطَّحالب، ويبدو أنها شائعة بين النباتات. من المُعتقد أن أصلها التطوري يعود إلى ما قبل انفصال الحيوانات والنباتات على السّلّم التّطوريّ.

تملك براسينوستيرويدات تأثيرات فسيولوجية واسعة؛ استطالة، وانقسامًا خلويًّا، وانحناء السِّيقان، وتكوين الأنسجة الوعائية، وتأخير الهرم، واستقطاب الغشاء، والتّطور التَّكاثري. يُمكن للإشارات البيئية أن تُحفِّز وظائف براسينوستيرويد. تمَّ التّعرّف إلى طفرات تُعطِّل الاستجابة لبراسينوستيرويد، ولكن ما زالت مسارات تحويل الإشارة مُبهمة. من وجهة نظر تطوّريّة، سوف يكون من المُمتع مُقارنة هذه المسارات مع مسارات تحويل الإشارة للستيرويد الحيواني.

تعمل هرمونات أوليغوساكارين (قليلة التّسكّر) بوصفها جُزيئات إشارة دفاع

لا تتكوَّن جدران الخليّة النباتية من سيليلوز فقط، بل من كثير من الكربوهيدرات المُعقَّدة المُسماة قليلة التّسكّر *Oligosaccharides* أيضًا. تُشير بعض الأدلة إلى أنَّ مُكونات الجدار الخلوي هذه (عند تحطيمها من قِبَل مُسبِّبات مرض) تعمل بوصفها جُزيئات إشارة إضافة إلى كونها مُكونات بناء للجدار. تُسمى قليلة التّسكّر التي لها وظيفة تُشبه الهرمونات **أوليغوساكارينات Oligosaccharins**.

يُمكن أن تنطلق الأوليغوساكارينات من جدران الخليّة عن طريق أنزيمات تُنتجها مُسبِّبات المرض. يُعتقد أنَّ هذه الكربوهيدرات هي استجابات إشارة دفاع، مثل الاستجابة المُفرطة التي نُوقشت في الفصل الـ(40).

وجد أنَّ الأوليغوساكارينات الأخرى تُنبِّط استطالة سيقان البازيلاء المُحفَّزة من قِبَل الأوكسين. هذه الجُزيئات نشيطة على تركيز أقل بعشرة أو بمئة ضعف من تلك التي للهرمونات النباتية التقليدية؛ لقد لاحظت كيف أنَّ نسبة الأوكسين والسايتوكاينين يُمكنها أن تُؤثِّر في تكوين الأعضاء في المزرعة النباتية (انظر الشكل 41-27).

تُؤثِّر الأوليغوساكارينات في الطِّراز الشَّكلي لنسيج نبات التِّبغ المُتجدِّد أيضًا، فتثبط تكوين الجذور، وتحفز إنتاج الأزهار في الأنسجة المُؤهلة لإعطاء الأزهار. كيف تتوافق نتائج المزرعة مع الأنظمة الحية، لا يزال سؤالًا مفتوحًا.

يُحفِّز الإيثيلين نضج الثِّمار ويُساعد دفاعات النّبات

كان الهيدروكربون الغازي **إيثيليين** ($H_2C{=}CH_2$) **Ethylene** قبل مدة طويلة من تقدير دوره بوصفه هرمونًا نباتيًّا، معروفًا بتعريته للنباتات عندما كان يسيل من مصابيح الغاز في الشوارع. الإيثيلين، ناتج طبيعي لأيض النّبات الذي يُمكنه بكميات قليلة أن يتفاعل مع هرمونات النباتات الأخرى.

عندما يُنقل الأوكسين من القمة المرستيمية للسَّاق نحو الأسفل، فإنَّه يُحفِّز إنتاج الإيثيلين في الأنسجة حول البراعم الجانبية، وبهذا فهو يُعيق نموها. يُثبط الإيثيلين أيضًا استطالة السَّاق والجذور، ربما بالطريقة نفسها. تمَّ التّعرّف إلى مُستقبل الإيثيلين ودراسته، ويبدو أنَّه نشأ مُبكرًا في تطور المخلوقات التي تقوم بالبناء الضَّوئيّ، مُشتركًا في الخصائص مع البروتينات المُتحسِّسة للبيئة المعروفة في البكتيريا.

يؤدي الإيثيلين دورًا رئيسًا في نموّ الثَّمرة. في البداية، يُحفِّز الأوكسينُ، الذي ينتُج بكميات عالية في الأزهار المُلقحة والثِّمار المُتطورة، إنتاجَ الإيثيلين الذي يُعيق بدوره نضجَ الثَّمرة، إذ تتحطَّم السُّكريات المُعقَّدة إلى سكريات بسيطة، وتتكسَّر جُزيئات الكلوروفيل؛ وتُصبح جدران الخلايا ليِّنة، وتنتُج المُركبات المُتطايرة المُرتبطة بالطَّعم والرَّائحة في الثِّمار النَّاضجة.

إحدى أولى المُلاحظات التي أدَّت إلى تَعَرُّف الإيثيلين بوصفه هرمونًا نباتيًّا هي نضوج ثمار الموز غير النَّاضجة عن طريق الغازات الخارجة من البُرتقال. مثل هذه العلاقات أدَّت إلى استعمالات تجارية كُبرى للإيثيلين. على سبيل المثال، تُقطف البندورة غالبًا خضراء، وتنضَّج صناعيًّا بعد ذلك بإضافة إيثيلين. يُستخدم الإيثيلين بشكل واسع في إسراع إنضاج اللَّيمون والبرتقال أيضًا. ويمتلك ثاني أكسيد الكربون أثرًا مُعاكسًا بتثبيط النُّضج؛ إذ تُشحن الثِّمار غالبًا في وسط مليء بثاني أكسيد الكربون.

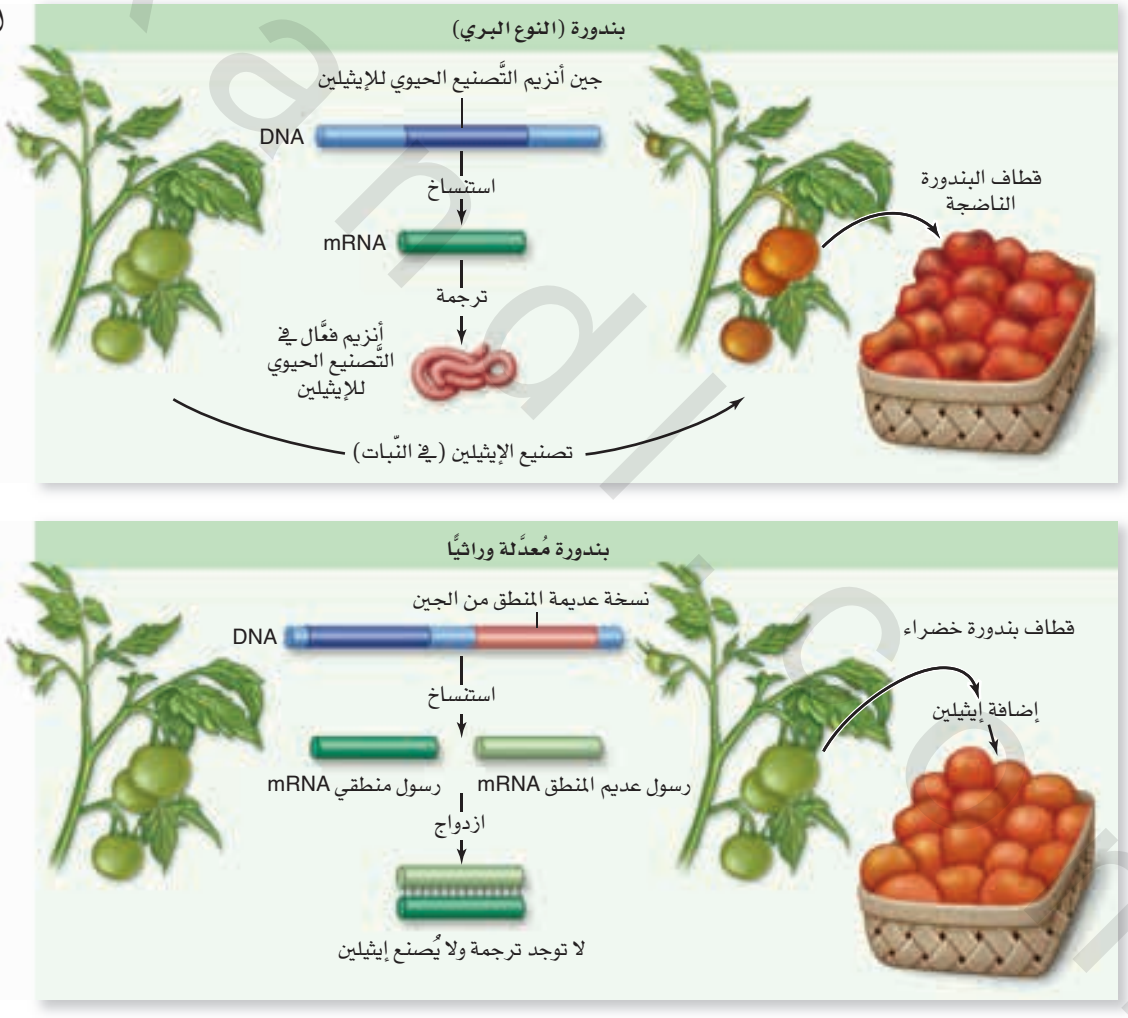
إضافة إلى ذلك، تمَّ تطوير حلٍّ باستخدام التكنولوجيا الحيوية، حيث تمَّ استنتسال أحد الجينات الضَّرورية للتَّصنيع الحيوي للإيثيلين، وتمَّ إدخال النسخة غير المنطقية لهذا الجين في المجموع الجيني للبندورة (الشكل 41-33). النسخةُ غير المنطقية للجين عبارة عن ترتيب للقواعد النيتروجينية مُكمل للنسخة المنطقية للجين. في هذا النّبات المُعدَّل وراثيًّا، كلتا النسختين غير المنطقية والمنطقية لجين تصنيع الإيثيلين يتمُّ استنساخهما. بعد ذلك، يقوم mRNA الرسول للنسخة غير المنطقية وللمنطقية بالازدواج معًا. يمنع هذا الازدواج التَّرجمة، التي تتطلَّب شريط RNA مُفردًا؛ وبسبب هذا، لا يتكوَّن الإيثيلين، ولا تنضج ثمار البندورة المُعدَّلة وراثيًّا. بهذه الطَّريقة، يُمكن شحن البندورة دون نضج وتعفُّن. إن التَّعرُّض للإيثيلين بعد ذلك يُحفِّزها على النُّضوج.

أظهرت دراسات أنَّ الإيثيلين يؤدي دورًا بيئيًّا مُهمًّا. يزداد إنتاج الإيثيلين بسرعة عند تعرض النّبات إلى الأوزون والمُركبات السَّامة الأخرى، ودرجات الحرارة القُصوى، والجفاف، ومُهاجمة مُسبِّبات المرض أو آكلات الأعشاب، وضغوط أخرى. يستطيع الإنتاج المُتزايد من الإيثيلين الذي يحدث، أن يُسرِّع من فقدان الأوراق والثِّمار التي تلفت من جراء هذه الضُّغوط. إن بعض التَّلف المُترافق مع التَّعرُّض للأوزون سببه الإيثيلين الذي تُنتجه النباتات.

ربما يكون إنتاجُ الإيثيلين من قِبَل النباتات التي تتعرَّض لهجوم من آكلات الأعشاب أو تُصاب بعدوى بمُسبِّبات المرض إشارةً لتنشيط آليات الدِّفاع في النباتات، وربما يشمل إنتاج جُزيئات سامة للآفات الزِّراعية.

يُثبِّط حمض الأبسيسيك (حمض الفَصْل) النّموّ ويُشجِّع السُّكون

يبدو أنَّ **حمض الأبسيسيك Abscisic acid** يصنَّع أساسًا في الأوراق النَّاضجة، والثِّمار، وقمم الجذور. اكتسب الهرمون اسمه من كونه إذا أُضيف فإنَّه



الشكل 41-33

التَّحكُّم الوراثي لنضج الثِّمار. نسخة عديمة المنطق لجين التَّصنيع الحيوي للإيثيلين تمنع تكوين الإيثيلين ونضوج ثمرة مُعدَّلة وراثيًّا. الشَّريطُ عديمُ المنطق مُكملٌ لشريط جين تصنيع الإيثيلين. بعد عملية الاستنساخ، يرتبط mRNA رسول عديم المنطق مع mRNA الرسول المنطقي، ولا يُمكن لـ mRNA مزدوج الأشرطة أن يُترجم إلى بروتين فعّال. لا ينتُج إيثيلين، ولا تنضج الثَّمرة. تكون الثَّمرة صلبة ولا تنضج، ويُمكن شحنها وإنضاجها بعد ذلك بتعريضها للإيثيلين. وهكذا، فيما تصل ثمار البندورة عادة تالفة إلى البقالات، يُمكن للبندورة المُعدَّلة وراثيًّا أن تبقى طازجة مدة أطول.

openkandi.com

يُسبِّب فَصْل الثِّمار في نبات القُطن، هناك دليل ضعيف على أنَّه يؤدي دورًا مُهمًّا في هذه العملية. هرمون الإيثيلين في الحقيقة هو الهرمون الذي يُشجِّع الهرم والفَصْل.

قد يُحفِّز حمض الأبسيسيك تكوين براعم الشِّتاء- البراعم السَّاكنة التي تستمر خلال الشِّتاء. يتبع ذلك تحويل بادئات الأوراق إلى حراشف برعمية (الشكل 41-34 أ). مثل الإيثيلين، يُثبِّط حمض الأبسيسيك نموّ البراعم الجانبية السَّاكنة. ويبدو أنَّ حمض الأبسيسيك، بتثبيطه نموّ البراعم واستطالتها، يُمكن أن يُعاكس بعض آثار الجبريلينات؛ ويُحفِّز الهرم بمُعاكسته تأثير الأوكسين.

يؤدي حمض الأبسيسيك دورًا في سكون البذور، ويُضاد عمل الجبريلينات خلال الإنبات. ترتفع مُستويات حمض الأبسيسيك في البذرة خلال تكوين الجنين (الشكل 41-17). عند نموّ أجنة الذُّرة في البذور على الكوز، يكون حمض الأبسيسيك ضروريًّا لتشجيع السُّكون ومنع النّموّ المُبكِّر، أي كأن تصبح النباتات ولودة (الشكل 41-34 ب). وإنَّه مُهمّ في التَّحكُّم بفتح الثُّغور وإغلاقها (الشكل 41-34 جـ).

بوجوده في النباتات جميعها، يبدو جليًّا أنَّ حمض الأبسيسيك يعمل مُنظمًا للنُّمو، مُبكرًا منذ نشوء المملكة النباتية. هناك القليل نسبيًّا ما هو معروف عن الطَّبيعة الدَّقيقة لتأثيراته الفسيولوجية والكيميائية الحيوية، ولكن هذه التَّأثيرات سريعة جدًا - تقع غالبًا خلال دقيقة أو دقيقتين - وبذلك، فهي على الأقل يجب أن تكون غير معتمدة جزئيًّا على التَّعبير الجيني.

لقد تمَّ التّعرّف إلى ترتيب النيوكليويتدات في جينات رشاد الجدران جميعها، ما جعل التّعرّف إلى الجينات التي تستجيب لهرمون حمض الأبسيسيك سهلًا. تزداد مُستويات حمض الأبسيسيك بشكل كبير في النّبات عند تعرُّضه للضَّغط، خاصة الجفاف. ستظهر لحمض الأبسيسيك تطبيقات تجارية مُهمة مثل غيره من الهرمونات النباتية، عندما يتمُّ فهم طريقة عمله.

الأنواع الرَّئيسة السَّبعة للهرمونات النباتية هي: الأوكسين، والسايتوكاينين، والجبريلين، وبراسينوستيرويد، وأوليغوساكارين، والإيثيلين، وحمض الأبسيسيك. تتداخل هذه الهرمونات مع أجهزة الإحساس ومع بعضها للتَّحكُّم في النموّ والتّطور استجابةً للبيئة.

الشكل 41-34

آثار حمض الأبسيسيك (حمض الفصْل).

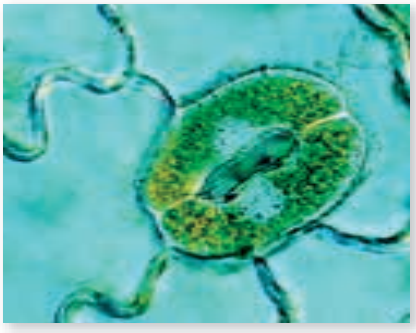
أ. يؤدي حمض الأبسيسيك دورًا في تكوين هذه البراعم الشَّتوية لنبات الزيزفون الأمريكي. هذه البراعم ستبقى ساكنة في الشِّتاء، وستحمي حراشف البُرعم -أوراق مُحوَّرة- البرعم من الجفاف.

ب. إضافة إلى سكون البرعم، حمض الأبسيسيك ضروري للسُّكون في البندورة. هذه الطفرة "الولودة" في ذُرة ينقصها حمض الأبسيسيك، والأجنة تبدأ بالإنبات على الكوز النَّامي.

جـ. يُؤثِّر حمض الأبسيسيك في إغلاق الثُّغور عن طريق التَّأثير في حركة أيونات البوتاسيوم خارجة من الخلايا الحارسة.

أ.

ب.



جـ.

20 µm

Openkol.com

41-1 الاستجابات للضَّوء

الصّبغات، عدا تلك المُستخدمة في التَّمثيل الضَّوئيّ، ترصد الضَّوء وتحفّز استجابات تَشَكل ضوئي لااتجاهية وتأود ضوئي اتجاهي (الشكل 41-2).

- الفايتوكروم، صبغة فيها بروتين، يتكون من حامل الصبغة، يستقبل الضَّوء والبروتين الكلي الذي يُحفِّز مسار تحويل الإشارة.
- يتكون الفايتوكروم من شكلين يتحوَّل كلٌّ منهما إلى الآخر، هما: الشكل P_r غير النَّشط يستجيب للضَّوء الأحمر، وشكل نشط P_{fr} يستجيب للضَّوء الأحمر البعيد.
- يتدخل P_{fr} في إنبات البذور، واستطالة المجموع الخضري، ورصد المسافة بين النباتات.
  - إنبات البذور يُثبِّطه الضَّوء الأحمر البعيد، ويُحفِّزه الضَّوء الأحمر.
  - تحدث الاستطالة في القمة عندما تستطيل منطقة السلاميات؛ لأنَّ الضَّوء الأحمر غير مُتوافر.
  - تتسلّم النباتات المُكتظة الضَّوء الأحمر البعيد من النباتات المُجاورة، وهذا يزيد ارتفاع النبات بحثًا عن ضوء الشَّمس.
- يُمكن لـ P_{fr} أن يدخل النُّواة، وأن يرتبط مع البروتينات الأخرى، ما يُؤدي إلى التعبير عن الجينات التي يتحكَّم فيها الضَّوء (الشكل 41-4).
- يُمكن لـ P_{fr} أيضًا أن يعمل من خلال مسار الإشارة الذي يستخدم مفسفر البروتين، وذلك بفسفرة حمض أميني يحفّز بدوره سلسلة من عوامل الاستنساخ (الشكل 41-5).
- يتم التَّحكم في كمية P_{fr} عن طريق تحطيم البروتين داخل جسيم تحطيم البروتين.
- التَّأوداتُ الضوئيّةُ استجاباتُ نموٍّ أحادية الاتجاه للسِّيقان نحو الضَّوء ذي اللَّون الأزرق.
- الإيقاعات اليومية مُستقلة عن الضَّوء، ولكنها تُنظم الدَّورة اليومية من خلال عمل الفايتوكروم ومُستقبلات الضَّوء الأزرق.

41-2 الاستجابات للجاذبية

التَّأوّدُ الأرضيُّ هو استجابةُ النّبات لمجال الجاذبية الأرضية.

- يُعتقد أنَّ سبب التَّأوّد الأرضي هو الدَّور المُشترك لكل من بلاستيدات النَّشا التي تغطس نحو مركز الجاذبية في الخلايا النباتية وهرمون الأوكسين (الأشكال 41-9 و 41-10).
- تُظهر المجاميع الخضرية تأودًا أرضيًّا سلبيًّا؛ لأنَّ الأوكسين يتراكم في الجهة السُّفلية من السَّاق، مُسبِّبًا استطالة خلوية غير مُتناظرة وانحناء السّاق إلى الأعلى.
- تمتلك الجذور تأودًا أرضيًّا موجبًا؛ لأنَّ الخلايا عند الجهة السُّفلى في قمة الجذر المُتَّجه أفقيًّا تكون أقل استطالة من الخلايا التي عند الجهة العُليا من الجذر.

41-3 الاستجابات للمُنبهات الميكانيكية

استجابات النّبات للَّمس وللمُنبه الميكانيكي يُمكن أن تكون دائمة أو منعكسة (قابلة للرجوع).

- استجابات النّبات للَّمس هي نموّ اتجاهي دائم للنبات استجابة لمُنبه فيزيائي، وتؤدي إلى عملية التَّشكل اللَّمسي.
- الاستجابة اللَّمسية مُستقلة عن اتجاه المُنبهات، وتنتُج عادةً عن تغيُّرات في ضغط الامتلاء. في بعض النباتات، يتبع الاستجابات اللَّمسية تغيُّرات في النّموّ.
- الاستجابة المُحفَّزة باللَّمس تنتُج عن تغيُّرات في ضغط الامتلاء الناجم عن إشارة كهربائية يتبعها فقدان K^+ من الخلايا إلى الوسائد.
- يُمكن للضَّوء أن يُحفِّز تغيُّرات في ضغط الامتلاء، ما يؤدي إلى تتبُّع الورقة للشَّمس، وتفتُّح الأزهار، وحركات النَّوم في الأوراق.

41-4 الاستجابات للماء ولدرجة الحرارة

عندما يُؤثِّر توافر الماء ودرجة الحرارة في النباتات، يُمكن للاستجابات أن تكون قصيرة الأمد أو طويلة الأمد.

- يُؤدي السُّكون إلى توقُّف النّموّ عندما تُصبح الظُّروف البيئية صعبة.
- يحدث فَصْل الأوراق في الأشجار مُتساقطة الأوراق حالما تدخل فترات درجات الحرارة المُنخفضة ويكون توافر الماء محدودًا.
- يسمح تكوُّن البذور للأجنة أن تعيش فترات زمنية طويلة حتى تُصبح الظُّروف البيئية مُناسبة (الشكل 41-17).
- تستجيب النباتات لدرجات الحرارة المُنخفضة عن طريق زيادة عدد الدهون غير المُشبعة في الغشاء البلازمي، أو عن طريق تقليل تكوُّن بلورات الثَّلج في الفراغات خارج الخليّة، أو بإنتاج بروتينات مُضادة للتَّجمد.
- تُنتج النباتات بروتينات الصَّدمة الحرارية عند تعرُّضها لدرجات حرارة عالية.
- يُمكن للنباتات أن تتحمَّل درجات الحرارة المُميتة بطريقة ما عن طريق تطوير تحمُّل حرارة مكتسبة عندما تزداد درجات الحرارة بالتَّدريج.

41-5 الهرمونات وأجهزة الإحساس

الهرمونات التي تحفّز نموّ النباتات تتوافق مع التَّغيُّرات في البيئة.

- الهرمونات مواد كيميائية تتكوَّن في جزء مُعيَّن من النّبات، وتنتقل إلى جزء آخر، حيث تُسبِّب استجابات فسيولوجية أو تطوّريّة.
- ينتُج الأوكسين في القمم المرستيمية والأجزاء غير النَّاضجة للنبات، ويؤثر في استنساخ DNA عن طريق الارتباط بالبروتينات. تُشجِّع الأوكسينات استطالة السَّاق، وتكوين الجذور العرضية، وتمنع فَصْل الأوراق، وتشجِّع انقسام الخليّة، وإنتاج الإيثيلين وسكون البراعم الجانبية. استُعملت الأوكسينات المخلقة في الزِّراعة والبستنة للتَّحكم في تطور النّبات والثِّمار وكذلك بوصفه مُبيد أعشاب.
- السايتوكاينينات هي بيورينات تنتُج في القمم المرستيمية للجذر والثِّمار غير النَّاضجة. إنَّها تُحفِّز تكوين أو تنشيط بروتينات ضرورية للانقسام المُتساوي عندما تكون الأوكسينات موجودة، وتُشجِّع نموّ البلاستيدات الخضراء، وتُؤخِّر هرم الورقة، وتُحفِّز تكوين البراعم (الشكل 41-27).
- تنتُج الجبريلينات من قمم الجذور والمجموع الخضري، والأوراق الفتية، والبذور. إنها تُشجِّع استطالة السَّاق، وتُشجِّع إنتاج الأنزيمات في البذور النامية. تعمل الجبريلينات في السَّرخسيّات بوصفها فرمونات.
- البراسينوستيرويدات (ستيرويدات اللفت) هي ستيرويدات تنتج في حبوب اللُّقاح، والبذور غير النَّاضجة، والمجاميع الخضرية، والأوراق، ولها وظائف مُتداخلة مع الأوكسينات والجبريلينات وتُؤثر في تطور الأنسجة الوعائية واستقطاب الغشاء.
- تُطلق الأوليغوساكارينات (قليلة التّسكّر) من الجُدران الخلوية عن طريق أنزيمات تُفرزها مُسببات المرض، وتُشجِّع استجابات دفاع ضد مُسبب المرض. ويُمكن لها أن تُثبِّط الاستطالة التي يُحفِّزها الأوكسين، وتُؤثِّر في الطِّراز الشَّكلي في النَّسيج المُتجدِّد لنبات التَّبغ، وتمنع تكوين الجذور، وتُحفِّز إنتاج الأزهار.
- ينتُج الإيثيلين من الجذور، والقمم المرستيمية للمجموع الخضري، والأزهار الهرمة، والثِّمار النَّاضجة. إنَّه يتحكم في فَصْل الأوراق، والأزهار، والثِّمار؛ ويُشجِّع نضج الثِّمار؛ ويُثبِّط استطالة السَّاق والجذور؛ وربما يُشجِّع الاستجابة إلى هجمات مُسبِّبات الأمراض وآكلات الأعشاب.
- ينتُج حمض الأبسيسيك (حمض الفصل) من الأوراق الخضراء النَّاضجة، والثِّمار، وقمم الجذور، والبذور. إنَّه يُثبِّط نموّ البراعم، ويُشجِّع سكون البذور، ويتحكَّم في إغلاق الثُّغور، ويُثبِّط تأثير الهرمونات الأخرى.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

1. إذا عرِّضت بذورًا لسلسلة من الضَّوء الأحمر والضَّوء الأحمر البعيد، أيّ من الأضواء الآتية سيُؤدي إلى إنبات البذور:
   أ. الأحمر؛ الأحمر البعيد.
   ب. الأحمر البعيد؛ الأحمر.
   ج. الأحمر؛ الأحمر البعيد؛ الأحمر؛ الأحمر البعيد؛ الأحمر؛ الأحمر البعيد؛ الأحمر؛ الأحمر البعيد.
   د. لا شيء مما ذكر.
2. المثال الصحيح لكل من التَّشكُّل الضَّوئيّ والتّأوّد الضَّوئيّ هو:
   أ. التّأوّد الضَّوئيّ نموّ نحو الضَّوء الأزرق، والتَّشكل الضَّوئيّ نموّ نحو الضَّوء الأحمر.
   ب. التّأوّد الضَّوئيّ نموّ نحو الضَّوء الأزرق، والتَّشكل الضَّوئيّ إنبات يُحفِّزه الضَّوء الأحمر.
   ج. التّأوّد الضَّوئيّ نموّ نحو الضَّوء الأحمر، والتَّشكل إنبات يُحفِّزه الضَّوء الأزرق.
   د. التّأوّد الضَّوئيّ حركة نحو الضَّوء الأزرق لا تتضمَّن نموًّا؛ التَّشكل الضَّوئيّ حركة نحو الضَّوء الأحمر الذي لا يتضمَّن نموًّا.
3. إذا أردت زراعة بذور نبات رشاد الجدران يمتلك طفرة لا تنمو في العتمة (*det2*) وأبقيتها في صندوق معتم، فإن الذي سيحصل هو:
   أ. ستنبُت البذور بشكل طبيعي، ولكن النبات لن يكون طويلًا والتوائيًّا في أثناء بحثه عن مصدر الضَّوء.
   ب. ستفشل البذور بالإنبات بسبب عدم وجود الضَّوء.
   ج. سوف تنبت الجذور، والنّبات سيكون طويلًا والتوائيًّا في حال بحثه عن مصدر الضَّوء.
   د. ستنبُت البذور، وسيموت النّبات مُباشرة؛ لأنَّه لا يستطيع أن يُكوِّن السُّكريات في العتمة.
4. واحدة من الجمل الآتية غير صحيحة بالنِّسبة إلى الفايتوكروم:
   أ. P_r يتحوَّل إلى P_{fr} عندما يتعرَّض إلى اللَّون الأحمر.
   ب. P_{fr} هو الشَّكل النَّشط حيويًّا للفايتوكروم.
   ج. يُحفِّز الفايتوكروم كثيرًا من الاستجابات عن طريق التَّحكم في التَّعبير الجيني.
   د. يتحكم الفايتوكروم في مُعظم إنبات البذور في النباتات.
5. عادةً ما نعتقد خطأ أن النباتات لا تتحرك في بيئتها. كثير من النباتات مثل، أوراق الفول، تُظهر حركات يومية لرفع قدرتها على امتصاص الطَّاقة الضَّوئية. هذه الحركات اليومية سببها:
   أ. تغيُّرات في امتلاء خلايا محددة.
   ب. نموّ خلايا محددة.
   ج. انقباض العضلات في الأوراق.
   د. تغيُّر درجة الحرارة في البيئة.
6. عندما درس تشارلز وفرانسيس داروين التّأوّد الضَّوئيّ في النباتات، اكتشفا أنَّ:
   أ. الأوكسين مسؤول عن النّموّ المُعتمد على الضَّوء.
   ب. رصد الضَّوء تمَّ عن طريق قمة المجموع الخضري للنبات.
   ج. رصد الضَّوء تمَّ عن طريق المنطقة أسفل قمة المجموع الخضري للنبات.
   د. الضَّوء الأحمر فقط يحفِّز التّأوّد الضَّوئيّ.
7. يُشجِّع الأوكسين نموّ النّبات نحو مصدر الضَّوء عن طريق:
   أ. زيادة سرعة انقسام الخلايا على الجهة الظَّليلة من السَّاق.
   ب. تقصير الخلايا على الجهة المُعرَّضة للضَّوء من النّبات.
   ج. استطالة الخلايا على الجهة الظَّليلة من السَّاق.
   د. تقليل سرعة انقسام الخلايا على الجهة المُضاءة من السَّاق.
8. واحدة من الجمل الآتية غير صحيحة عن الأوكسين:
   أ. يتحرَّك عادةً إلى الأسفل في النّبات.
   ب. لا نعرف كيف يشترك الأوكسين في إشارات ترميز الخليّة.
   ج. عادةً ما يُنشِّط أحماض الجدار الخلوي.
   د. أشهر أشكاله هو إندول حمض الأسيتيك.
9. واتتك فكرة ذكية لتوسيع ميزانية بقالتك بشراء كميات كبيرة من الفواكه الخضراء، ومن ثَمَّ خزنها في حقيبة نفختها مثل البالون. كلما احتجت إلى فاكهة، تُخرجها من الحقيبة، وسوف تنضج كالمُعجزة. سبب ذلك هو:
   أ. الحقيبة ستمنع الضَّوء من الوصول إلى الفاكهة، لذلك لن تنضج.
   ب. ستبقي الحقيبة الفاكهة باردة، لذلك لن تنضج.
   ج. المُستويات العالية من CO_2 في الحقيبة ستمنع النُّضج.
   د. المُستويات العالية من O_2 في الحقيبة ستمنع النُّضج.
10. إذا زرعت خطأً نبات طفرة من فصيلة الشَّعير لا يستطيع تكوين هرمون حمض الأبسيسيك، فإن الذي سيحدث هو:
   أ. ستستطيل المجاميع الخضرية بشكل كبير، وستسقط؛ لأنَّها لن تدعم بعضها.
   ب. لن تستطيل المجاميع الخضرية بشكل طبيعي، وسوف تحصل على نبات قصير.
   ج. ستنمو البذور قبل أوانها.
   د. ستسقط الأوراق عن النّبات.
11. مثلما يُعاكس الأوكسين والسايتوكاينين بعضهما، الهرمون الذي يُعاكس هرمون الجبريلين، هو:
   أ. إيثيلين.
   ب. براسينوستيرويد.
   ج. حمض الأبسيسيك.
   د. أوليغوساكارين.
12. تُستعمل الجبريلينات لزيادة إنتاجية العنب؛ لأنَّها:
   أ. تجعل الثِّمار أكبر عن طريق تحفيز انقسام الخليّة داخل الثَّمرة.
   ب. تزيد من طول السّلاميّات لكي تصبح للثِّمار مساحة أكبر لتنمو.
   ج. تزيد من عدد الأزهار المُنتَجة، وبهذا تزيد أعداد الثِّمار.
   د. لا شيء مما ذُكر.
13. أيّ من الآتية ربما لا يُشاهد في نبات ينمو داخل مكوك فضاء في الفضاء:
   أ. التّأوّد الأرضي. ب. التّأوّد الضَّوئيّ.
   ج. الإيقاعات اليومية. د. التَّشكُّل الضَّوئيّ.

أسئلة تحدٍّ

1. ناقش التَّشابهات والفُروق بين التّأوّد اللَّمسي والحركة الامتلائية.
2. قارن بين الآليات التي تستخدمها الحيوانات والنباتات لتحمُّل البيئات الصعبة بالتَّفكير في استجابة حيوانية مُشابهة لكل مما يأتي:
   أ. السُّكون. ب. التَّشكُّل اللَّمسي.
   ج. الفَصْل. د. التّأوّد الأرضي.
3. العُقدُ الشَّجريةُ التي تُسبِّبها غالبًا نموات ورمية على جذع الأشجار وفروعها، مُقدرةٌ وثمينةٌ جدًا من قِبَل عمال الأخشاب بسبب نمطها الحُبيبي الجميل. إن أردت أن تُؤسِّس "مزرعة للعُقد الشَّجرية"، كيف يُمكنك أن تفعل هذا؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™