الفصل 42

التّكاثر في النّباتات
Plant Reproduction

مقدّمة

النجاح التّطوريّ المدهش للنباتات الزّهريّة يمكن ربطه مع طرق تكاثرها الجديدة. في هذا الفصل، سنستعرض طرق التّكاثر في النّباتات مغطاة البذور، وكيف أسهمت صفاتها الفريدة– أزهار وثمار– في نجاحها. هذه، بشكل جزئي، قصة التّطور المترافق للنباتات والحيوانات التي تؤكد تنوعًا وراثيًّا أكبر عن طريق توزيع جاميتات النّباتات بشكل واسع. في بيئة مستقرة، على كلّ حال، هناك إيجابيات للإبقاء على هذا الوضع وراثيًّا؛ فالتكاثر اللاجنسيّ، مثلًا، هو طريقة تنتج أفرادًا من السلالة نفسها. الانحراف غير الطبيعيّ نحو التّكاثر الجنسيّ في بعض النّباتات الزّهريّة يتبعه شيخوخة وموت النبات الأصل.

موجز المفاهيم

42-1 التكوين الجنيني التكاثري

- *الانتقال إلى المقدرة الإزهارية يدعى تحول المرحلة.*
- *بيّنت الطفرات كيفية التحكم في تحوّل المرحلة.*

42-2 إنتاج الأزهار

- *تعتمد المسارات المعتمدة على الضّوء على طول الفترة الضّوئيّة.*
- *يرتبط المسار المعتمد على درجة الحرارة بالبرودة.*
- *يحتاج المسار المعتمد على الجبريلين إلى مستويات متزايدة من الهرمون.*
- *المسار الذاتي غير معتمد على الأدلة البيئية.*
- *تُنشط جينات هوية المرستيم الزهري جينات هوية الأعضاء الزّهريّة.*

42-3 تركيب الأزهار وتطوّرها

- *نشأت الأزهار في مغطاة البذور.*
- *تنتج الجاميتات في النبات الجاميتي للأزهار.*

42-4 التّلقيح والإخصاب

- *كانت النّباتات البذرية الأولى تلقّح عن طريق الرّيح.*
- *نشأت الأزهار والملقّحات الحيوانية بشكل متزامن.*
- *استمرت بعض النّباتات الزّهريّة في استعمال الرياح للتلقيح.*
- *يُفضل التّلقيح الذاتي في الظّروف المستقرة.*
- *شجعت إستراتيجيات تطورية عدة التلقيح الخارجي.*
- *تتعرض مغطاة البذور لإخصاب مزدوج.*

42-5 التّكاثر اللاجنسيّ

- *يتضمن التّكاثر اللاإخصابي تطور أجنة ثنائية العدد الكروموسومي.*
- *في التّكاثر الخضري، تنشأ نباتات جديدة من أنسجة لاتكاثرية.*
- *يمكن استنسال نباتات من خلايا معزولة في المختبر.*

42-6 فترات حياة النبات

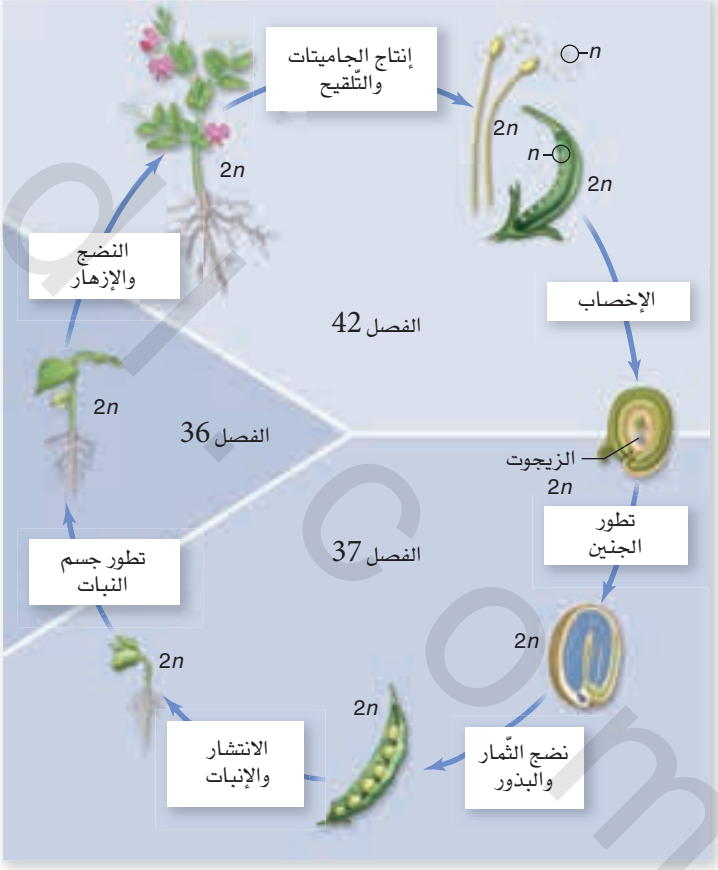
- *تعيش النّباتات المعمّرة سنوات عدة.*
- *تنمو النّباتات الحولية، وتتكاثر، وتموت في سنة واحدة.*
- *تتبع النّباتات ثنائية الحول دورة حياة مدتها سنتان.*

1-42 التكوين الجنيني التكاثري

في الفصل الـ(30)، لاحظنا أن مغطاة البذور تمثل ابتكارًا تطوريًّا بإنتاجها للأزهار والثّمار. وفي الفصل الـ (36)، وضحنا التكوين الجنيني في الشكل، أو **التشكل Morphogenesis**، الذي تخضع له البذرة النامية لكي تصبح نباتًا خضريًّا. في هذا الجزء، سوف نصف التّغيّرات الإضافية التي تحدث في النبات الخضري لإنتاج التراكيب المحكمة التفصيل المرتبطة بالإزهار (الشكل 42-1).

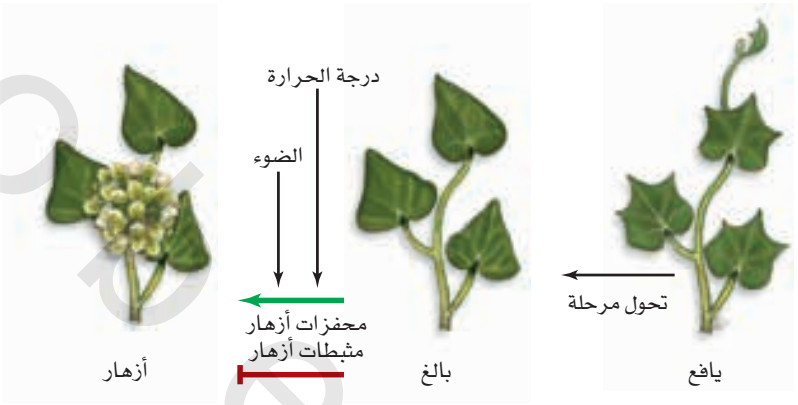
تدخل النّباتات عبر تغيرات جنينية تؤدي إلى البلوغ التكاثري تمامًا مثل الكثير من الحيوانات. هذا التّغيّر في التكوين الجنيني من مرحلة اليافع إلى مرحلة البالغ نراه في عملية تحوّل أبي ذنيبة إلى ضفدع بالغ، أو من يرقة إلى فراشة يمكنها بعد ذلك أنْ تتكاثر. تخضع النّباتات لتحول مشابه يؤدي إلى إنتاج الزّهرة. على عكس الضفدع اليافع الذي يفقد ذيله، تستمر النّباتات بإضافة تراكيب إلى تراكيب موجودة مع أنسجتها المرستيمية.

تحدد عمليات منظمة بدقة زمان ومكان تكوّن الأزهار. إضافة إلى هذا، يجب أن تمتلك النّباتاتُ غالبًا القدرةَ على الردّ على الإشارات الداخلية والخارجية التي تنظم الإزهار. وعندما تصبح النّباتات مؤهّلة للتكاثر، يحدد خليط من العوامل – من ضمنها الضّوء، ودرجة الحرارة وإشارات داخلية مثبطة ومحفزة – متى تُنتَج الزّهرة (الشكل 42-2). تشغّل هذه الإشارات جينات تتحكم في تكوين الأعضاء الزّهريّة – السبلات والبتلات، والأسدية، والكرابل. وحالما تمتلك الخلايا



الشكل 42-1

دورة حياة نبات مزهر (مغطاة البذور)



الشكل 42-2

العوامل المشتركة في تنشيط الإزهار. هذا النموذج يوضح الأحداث البيئية والداخلية التي تجعل مرستيم المجموع الخضري يبدأ بالإزهار. خلال تحول المرحلة، يكتسب النبات القابلية للاستجابة لإشارات الإزهار.

تعليمات لكي تصبح عضوًا زهريًّا محددًا، فإنّ هناك سلسلة تفاعلات تطورية تؤدي إلى التركيب ثلاثي الأبعاد لأجزاء الزّهرة. وسنذكر تفاصيل هذه العملية في الأجزاء المقبلة.

الانتقال إلى المقدرة الإزهارية يُدعى تَحَوُّلَ المرحلة

عند الإنبات، لا تتمكن معظم النّباتات من إنتاج الزّهرة، حتى لو كانت المؤشرات البيئية جميعها في حالتها المثلى. تسمح التّغيّرات التّطوريّة الداخلية للنباتات بالحصول على المقدرة على الاستجابة للإشارات الخارجية أو الداخلية (أو كلتيهما) التي تحفّز تكوين الزّهرة. يدعى هذا الانتقال **تَحَوُّلَ المرحلة Phase Change**.

يمكن لتحول المرحلة أن يكون واضحًا شكليًّا أو دقيقًا جدًا. ألقِ نظرة على شجرة بلوط أحمر أو أبيض في الشتاء: ستبقى الأوراق معلقة على الفروع السفلية حتى الربيع، فتسقطها البراعم الجديدة، في حين تكون الأوراق على الفروع العلوية قد سقطت مبكرًا (شكل42-3أ). حُفزت الفروع السفلية من مرستيم يافع. وكونها لم تستجب للإشارات البيئية، وتُسقط أوراقها، فإنّ هذا يشير إلى أنها فروع يافعة، ولم تقم بتحول المرحلة. وعلى الرغم من أن الفروع السفلية أقدم، فإن حالتها اليافعة أُسست عندما تحفزت، وأنها سوف لن تتغير.

يمتلك نبات اللبلاب أيضًا مرحلتي يافع وبالغ مميزتين في أثناء النّموّ (شكل 42-3ب). يحفِّز نسيج الساق الذي ينتجه مرستيم يافع تكوين الجذور العرضية التي تستطيع التسلق على الجدران. إذا نظرت إلى أبنية قديمة من القرميد مغطاة باللبلاب، ستلاحظ أن الفروع العلوية تتساقط؛ لأنها انتقلت إلى مرحلة النّموّ، وفقدت القدرة على إنتاج جذور عرضية.

من المهم ملاحظة أنه على الرّغم من أنّ النبات قد وصل مرحلة البلوغ من التّطور، فإنه ربما ينتج تراكيب تكاثرية أو لا ينتجها. وقد تكون هناك عوامل أُخرى ضرورية لتحفيز الإزهار.

الشكل 42-3

أ.

ب.

تحول المرحلة. أ. الفروع السفلية لشجرة البلوط هذه تمثل مرحلة اليافع في التّطور؛ تُبقي (تحافظ) على أوراقها في الشتاء. الأوراق السفلية غير قادرة على تكوين طبقة فصل لتنفصل عن الشجرة في الخريف. مثل هذه التّغيّرات الواضحة هي علامات لتحول المرحلة، ولكن الاختبار الحقيقي هو ما إذا كان النبات قادرًا على الإزهار أم لا. ب. لبلاب يافع (يسار) يكوِّن جذورًا عرضية، ويمتلك ترتيبًا ورقيًّا متبادلًا. لبلاب ناضج (يمين) يفتقد الجذور العرضية، ويملك ترتيب أوراق حلزونيًّا، ويمكن أن يكوّن الأزهار.

بيّنت الطفرات كيفية التحكم في تحوّل المرحلة

بشكل عام، إن عملية الرجوع من مرحلة البالغ إلى مرحلة اليافع لنبات ما أسهل من تحول المرحلة تجريبيًّا (في المختبر). فمعالجة النبات بهرمون الجبريلين والتقليم الجائر يمكن أن يحدث هذا الرجوع. في الحالة الأخيرة، يحدث نموّ خضري جديد، كما يحدث عندما تُقَلَّمُ شجيرات معينة، ومن ثم تُورق مرة أُخرى في أثناء النّموّ الجديد.

طفرة الزّهرة الجنينية (*emf*) لنبات رشاد الجدران *Arabidopsis* تزهر على الفور تقريبًا (الشكل 42-4)، وهذا يتوافق مع فرضية أن الأليل البري يثبط الإزهار. عندما ينضج النبات البري، يقل تعبير الجين *EMF*. هذا الاكتشاف يشير إلى أن الإزهار هو الحالة الطبيعية (السائدة)، وأن آليات نشأت لتؤخر الإزهار. هذا التأخير على ما يبدو يسمح للنبات بخزن طاقة أكثر لتخصيصها للتكاثر.

يأتي مثال على تحفيز الانتقال من اليافع إلى البالغ من التعبير الزائد لجين ضروري للإزهار موجود في كثير من الأنواع. هذا الجين، (*LFY*) *LEAFY*، تم استنساخه في رشاد الجدران، وتم تغيير مُحَفِّزه (مثيره) إلى محفِّز فيروسي ما أدى إلى استنساخ عالٍ وثابت لجين *LFY*. ثم تم إدخال جين *LFY* مع المحفز الفيروسي إلى خلايا الحور الرجراج المزروعة التي تستعمل لإعادة توليد النبات. عندما تم التعبير عن جين *LFY* بشكل زائد في الحَوْر، حدث الإزهار في أسابيع بدلًا من سنوات (الشكل 42-5).

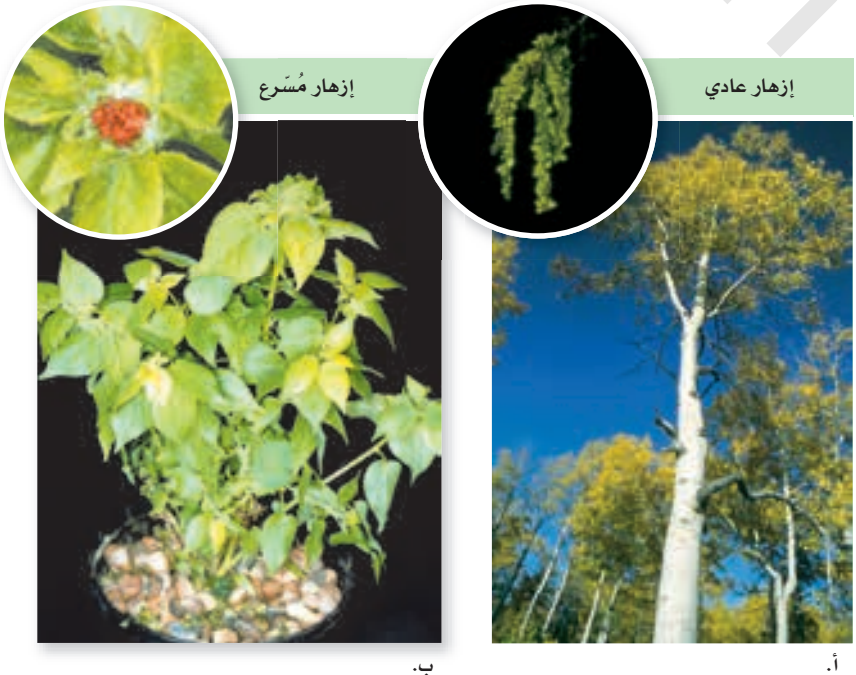
يحتاج تحوّل المرحلة إلى كلّ من إشارة تحفيزية كافية، ومقدرة على التقاط الإشارة. تكتسب بعض النّباتات مقدرة في المجموع الخضري لالتقاط الإشارة على درجة معينة من الشدة. في حين تكتسب نباتات أُخرى المقدرة على إنتاج إشارة تحفيزية، أو تقليل إشارة، أو إشارات تثبيطية.

كما ذكرنا سابقًا، ينشأ تحول المرحلة في نبات بالغ، ولكن ليس بالضرورة نبات مزهر. المقدرة على التّكاثر متميزة عن التّطور الجنيني التكاثري الحقيقي. ويعتمد إنتاج الأزهار على عوامل عدة، سنذكرها لاحقًا.

يتضمن التّطور التكاثري في النّباتات تحول المرحلة من الشكل اليافع إلى الشكل البالغ. يؤدي هذا التّغيّر إلى نباتٍ مؤهل لإنتاج الأزهار.

الشكل 42-4

زهرة جنينية (*EMF*) تمنع الإزهار المبكر. نباتات بها طفرة ينقصها بروتين *EMF* وتزهر حالما تنبت. تمتلك الأزهار كرابل مشوهة، وكذلك تراكيب زهرية ناقصة بالقرب من الجذور.



أ.

ب.

الشكل 42-5

التعبير الزائد لجين الإزهار يمكن أن يسّرع من تحوّل المرحلة. أ. في العادة، تنمو شجرة الحَوْر سنوات عدة قبل أن تنتج أزهارًا (انظر الصورة الصغيرة). ب. يُسبب التعبير الزائد عن جين الإزهار لنبات رشاد الجدران، *LEAFY*، الإزهار السريع في الحَور المعدّل وراثيًّا (انظر الصورة الصغيرة).

2-42 إنتاج الأزهار

تم التّعرّف إلى أربعة مسارات للإزهار متحكم فيها وراثيًّا، هي: (1) المسار المعتمد على الضَّوء. (2) المسار المعتمد على درجة الحرارة. (3) المسار المعتمد على الجبريلين . (4) المسار الذاتي.

يمكن أن تعتمد النّباتات بشكل أساسي على مسار واحدٍ، ولكن المسارات الأربعة كلها يمكن وجودها.

يمكن للبيئة أن تُشجع الإزهار أو تثبطه، وفي بعض الأحيان، يمكنها أن تكون محايدة. فمثلًا، زيادة فترة الإضاءة يمكنها أن تشير إلى أن نهارات الصيف الطويلة قد وصلت بمناخ معتدل وظروف مناسبة للتكاثر. في حالات أُخرى، تعتمد النّباتات على الضَّوء لتراكم كميات كافية من السكروز لتزويد التّكاثر بالطاقة، لكنها تزهر دون اعتماد على طول النّهار.

يمكن لدرجة الحرارة أيضًا أن تُستخدم بوصفها إشارة. **الارتباع Vernalization** هو الحاجة إلى فترة تبريد مفاجئ للبذور والمجاميع الخضرية لكي يَحْدُث الإزهارُ، هذه العملية تؤثِّر في المسار المعتمد على درجة الحرارة. ومن الواضح أن النجاح التكاثري لن يكون محتملًا وسط عاصفة ثلجية.

على افتراض أن التحكم في التكاثر نشأ أولًا في بيئات استوائية أكثر ثباتًا، فإنّ الكثير من السيطرة المعتمدة على طول النّهار وعلى درجة الحرارة نشأت عندما استعمرت النّباتات مُناخات أكثر اعتدالًا.

إن تعقيد مسارات الإزهار بُحث من الناحية الفسيولوجية تمامًا كما في تغير المرحلة، ويوفر تحليل طفرات إزهارية استكشافًا لآليات مسارات الإزهار. إنَّ كثرة مسارات الإزهار تضمن تَكَوُّنَ جيلٍ آخر.

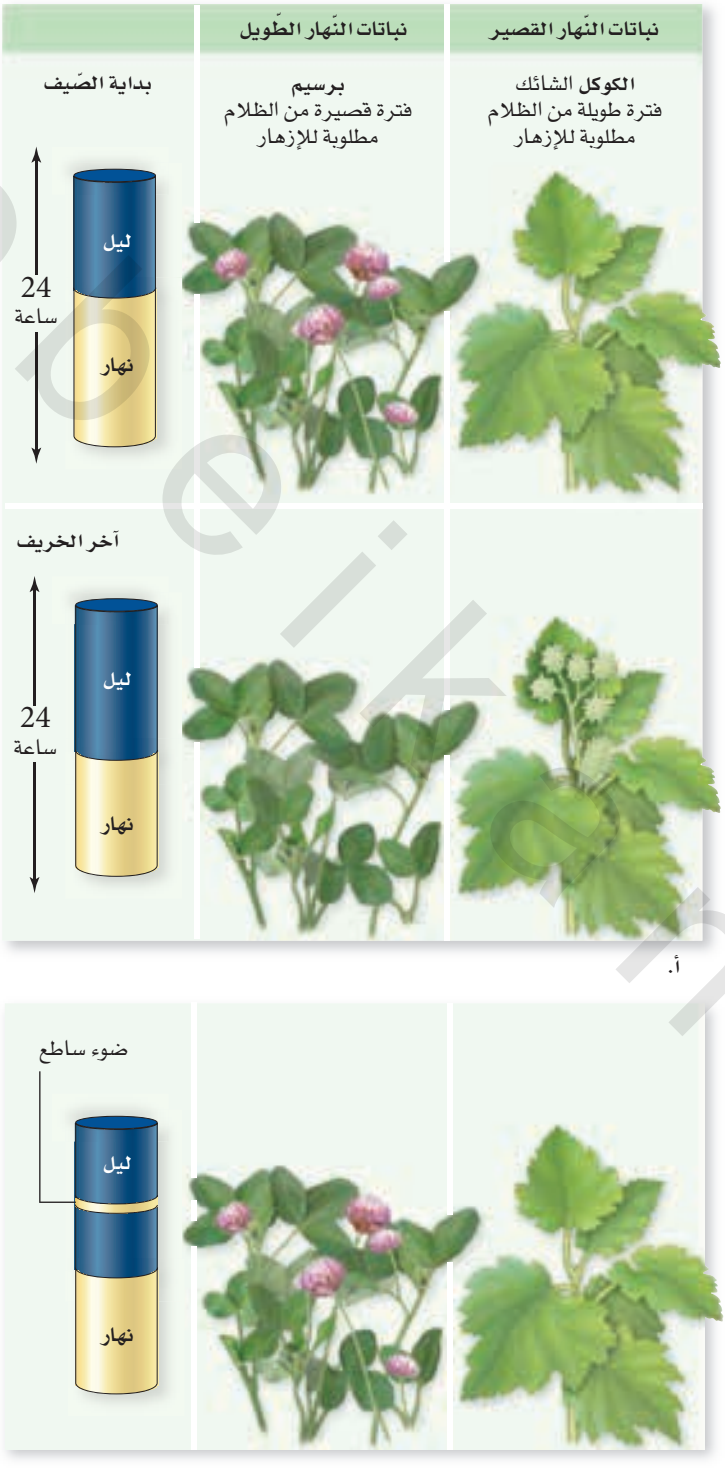
تعتمد المسارات المعتمدة على الضَّوء على طول الفترة الضّوئيّة

يحتاج الإزهار إلى الكثير من الطاقة المتراكمة عن طريق البناء الضّوئيّ. لهذا، تحتاج النّباتات جميعها إلى الضوء من أجل الإزهار، ولكن هذا منفصل عن مسار الإزهار المعتمد على **طول الفترة الضّوئيّة Photoperiodic**. ترتبط نواحي النّموّ والتّطور في معظم النّباتات بالتغيرات بنسبة الضَّوء إلى الظلام في الدورة اليومية ومدتها 24 ساعة (طول النّهار).

في الفصل السابق، تعلمت أن كثيرًا من النّباتات تمتلك إيقاعات يومية تؤثّر في حركات الأوراق والتراكيب الأُخرى. على كلّ حال، تكون الدورة اليومية التي مدتها 24 ساعة منفصلة عن التّغيّرات في طول الفترة الضّوئيّة الذي يؤثِّر في الإزهار. توفر هذه الحساسية لطول الفترة الضّوئيّة آلية للمخلوقات الحية للاستجابة إلى التغيرات الفصلية في نسبة النّهار إلى الليل. يتغير طول النّهار مع الفصول، فكلما كانت المنطقة أبعد عن خط الاستواء، زاد التّنوّع في طول النّهار.

نباتات النّهارين: القصير والطّويل

تقع استجابات النبات الإزهارية لطول النّهار في مجاميع أساسية عدة. في **نباتات النّهار القصير Short-Day Plants**، يتحفز الإزهار عندما يصبح ضوء النّهار أقصر من الطول الحرج (الشكل 42-6). أما في **نباتات النّهار الطّويل Long-Day Plants**، فيبدأ الإزهار عندما يصبح ضوء النّهار أطول. يبدأ الإزهار في نباتات أخرى، مثل نبات شب الليل، والورد، ونباتات أُخرى مستوطنة في المناطق المدارية، عند النضج بغض النظر عن طول النّهار، طالما حصل النبات على الكمية الكافية من الضَّوء للنمو الطبيعي. يشار إلى هذه النّباتات



الشكل 42-6

كيف يستجيب الإزهار إلى طول النّهار. أ. البرسيم (اللوحات الوسطى عموديًّا)، نبات طويل النّهار ينشطه الليل القصير على الإزهار في الربيع. الكوكل الشائك (اللوحات إلى اليمين)، نبات قصير النّهار، من خلال توزعه الطبيعي في شمال الكرة الأرضية، ينشطه الليل الطّويل على الإزهار في الخريف. ب. إن قطع الليل الطّويل في آخر الخريف عن طريق ضوء ساطع، يسبب عدم إزهار الكوكل الشائك، لكن نبات البرسيم سيبقى يزهر. وعلى الرّغم من أن المصطلحات تشير إلى طول النّهار، في كلّ حالة، إلا أن فترة الظلام المتواصلة هي التي تحدد متى سيحدث الإزهار.

نباتات اليوم المتعادل Day-neutral plants. هناك نباتات أُخرى، مثل اللبلاب، تملك فترتي تناوب ضوئي حرجتين؛ لن تزهر إذا كانت النهارات طويلة جدًا، ولن تزهر إذا كانت النهارات قصيرة جدًا.

على الرّغم من أن النّباتات تدعى نباتات النّهار الطويل ونباتات النّهار القصير، فإن كمية الظلام حقيقة هي التي تحدد فيما إذا كان النبات سيزهر أم لا. في **الأنواع طويلة النّهار أو قصيرة النّهار الإجبارية Obligate long – day or short–day species**، هناك فصل واضح بين الليالي القصيرة والطويلة، على التوالي. يحصل الإزهار في نباتات النّهار الطويل الإجبارية عندما يكون طول الليل أقل من الكمية القصوى للظلمة المطلوبة (طول النّهار الحرج) لتلك الأنواع. لنباتات النّهار القصير الإجبارية، يجب أن تتجاوز كمية الظلام طول الليل الحرج لتلك الأنواع.

يحدث الإزهار في نباتات النّهار القصير والطويل الأُخرى، سريعًا أو بطيئًا بالاعتماد على طول النّهار. هذه النّباتات التي تعتمد على مسارات إزهار أُخرى أيضًا، تدعى **نباتات طويلة النّهار وقصيرة النّهار الاختيارية Facultative long– day or short–day plants** لأن حاجتها إلى التناوب الضّوئيّ غير مطلقة، ونبات بازيلاء الحديقة مثال على نبات طويل النّهار اختياري.

إيجابيات التّحكّم في طول الفترة الضّوئيّة للإزهار

يسمح استعمال الضّوء للنباتات بالإزهار عندما تكون الظروف البيئية اللاحيوية مثلى، والملقحات متوافرة، والتنافس على المصادر مع النّباتات الأُخرى قليلٌ. فمثلًا، تزهر نباتات الرّبيع العشبية المدعوّة *Ephemerals* في الغابات قبل ظهور أوراق قمم الأشجار التي تحجب الضّوء اللازم للبناء الضّوئيّ. مثال آخر هو نبات الغابات الشمالية الشرقية المدعو (*Epigaea repens*)، يعرف أيضًا باسم زهرة أيار بسبب الوقت من العام الذي يزهر فيه.

على خطوط العرض الوسطى، تزهر معظم نباتات النّهار الطويل في الرّبيع وبدايات الصّيف؛ تشتمل الأمثلة على هذه النّباتات: البرسيم، والسوسن، والخس والسبانخ، والخطمي. تزهر نباتات النّهار القصير في العادة في أواخر الصيف والخريف؛ تشمل هذه النّباتات الأقحوانة، وعصا الذهب، والبونسيتة، والصويا، والكثير من الأعشاب، مثل عشبة الرجيد. يستخدم مربو النبات التجاري هذه الاستجابات لطول النّهار لإزهار النّباتات عند أوقات محددة. فمثلًا، يتم تعديل طول الفترة الضّوئيّة في البيت الزجاجي حتى تزهر نباتات البونسيتة في الوقت نفسه مع عطلة الشتاء (الشكل 42-7). وربما يحدد التوزيع الجغرافي لنباتات معينة استجابات إزهارها لطول النّهار.

آلية الإشارة الضّوئيّة

يتم الإحساس بطول الفترة الضّوئيّة من قبل أشكال عدة مختلفة من الفايتوكروم، وأيضًا من قبل جزيء حساس للضوء الأزرق (كربتوكروم). وقد تم مناقشة جزيء حساس للضوء الأزرق (فوتوتروبين) من نوع آخر في الفصل (41). يؤثّر الفوتوتروبين في التّشكّل العضويّ الضّوئيّ، ويؤثّر الكربتوكروم في استجابات طول الفترة الضّوئيّة.

يحفّز التّغيّر في الشكل في جزيء الفايتوكروم أو كربتوكروم الحساس للضوء سلسلة من الأحداث تؤدي إلى إنتاج الزّهرة. وهناك رابط بين الضّوء والإيقاع اليومي تنظمه ساعة داخلية تسهل الإزهار أو تثبّطه. على المستوى الجزيئي، تمتلئ الفجوات في المعلومات بين إشارة الضّوء وإنتاج الأزهار بسرعة، وتَمَّ الكشف عن آليات التحكم، فَوُجِدَ أنها معقدة جدًا.

التنظيم بطول الفترة الضّوئيّة لاستنساخ جين CO

نبات رشاد الجدران، الذي كما تعلم يُستعمل بشكل شائع في دراسات النبات،

الشكل 42-7

يمكن تعديل وقت الإزهار. التحكم في طول الفترة الضّوئيّة في البيوت الزجاجية يضمن أن زهرة البوينسيتيا قصيرة النّهار تُزهر في وقت إجازة الشتاء. حتى بعد تحفيز الإزهار، كثير من الأحداث التّطوريّة يجب أن تحدث لكي تُنتج أزهارًا خاصة محددة للنوع.

نبات طويل النّهار اختياري، ويزهر استجابة للضوء الأحمر البعيد والضّوء الأزرق. ينظم الفايتوكروم والسايتوكروم، وهما مستقبلات الضّوء الأحمر والأزرق، على التوالي، الإزهار عن طريق جين CONSTANS (CO). يتم المحافظة على مستويات دقيقة من بروتين *CO* بالتزامن مع الساعة اليومية، وينظم الفايتوكروم استنساخ *CO*. تكون مستويات mRNA الناتجة عن الجين *CO* قليلة في الليل، وتزداد مع دخول النّهار. إضافة إلى هذا، يتم تعديل مستويات بروتين *CO* من خلال عمل الكربتوكروم.

استقصاء

إذا كانت مستويات mRNA لجين CO تتبع نمطًا إيقاعيًا يوميًا، كيف يمكنك تحديد ما إذا كانت مستويات البروتين تنظمها آلية أُخرى غير الاستنساخ؟ ولماذا يكون مستوى إضافي آخر من التحكم ضروريًا؟

لقد أصبحت أهمية التنظيم بعد الاستنساخ واضحةً عبر دراسات على نباتات رشاد الجدران المعدّلة وراثيًا. تحتوي هذه النّباتات جين *CO* ملتحمًا مع مُحفِّز فيروسي يعمل بشكل دائم، وينتج مستويات عالية من mRNA الخاص بجين *CO* بغض النظر فيما إذا كان الوقت نهارًا أم ليلًا. لهذا، فإنّ عملية تنظيم استنساخ الجين *CO* عن طريق فايتوكروم A تم إلغاؤها عند التحام الجين مع المحفز الفيروسي. ومن العجيب أن مستويات بروتين *CO* ما زالت تتبع نمطًا يوميًا.

وعلى الرّغم من أن بروتين CO يُنتج نهارًا وليلًا، فإنّ مستويات CO أقل في الليل بسبب التكسير الهادف للبروتين. يضع اليوبكويتين علامة على بروتين CO، ويتم تكسيره عن طريق جسيمات هاضمة للبروتين كما ذكرنا في الفصل الـ(41) عن تَكَسُّر الفايتوكروم. يعمل الضّوء الأزرق من خلال الكربتوكروم على استقرار CO خلال النّهار، ويحميه من عمل اليوبكويتين، ومن ثم من التكسير.

التعبير عن الجين LFY و CO

CO عاملُ استنساخ يُنشّط جينات أُخرى، ويؤدي إلى التعبير عن جين *LFY*. وناقشنا في تحول المرحلة سابقًا في هذا الجزء، يُعَدُّ جين *LFY* أحد الجينات المهمة التي "تخبر" المرستيم أن يتحول إلى الإزهار. سوف نرى أن مسارات أُخرى أيضًا تدور حول هذا الجين. ستناقش الجينات التي يتحكم فيها *LFY* لاحقًا في هذا الفصل.

هرمون الفلوريجين – هرمون الإزهار المحيّر

تدل كمية وافرة من الأدلة على وجود مواد تُشجع الإزهار ومواد تُثبطه. فقد أوضحت تجارب التّطعيم أن هذه المواد يمكن أن تتحرك من الأوراق إلى المجاميع الخضراء. إن تعقيد تداخلاتها، وكذلك حقيقة أن رسائل كيميائية متعددة تشترك بشكل واضح، جعلت هذا البحث العلمي والتجاري المثير للاهتمام صعبًا جدًا. مثل البحث التاريخي عن "الكأس المقدسة"، يبقى وجود هرمون إزهار أمرًا نظريًّا مئة في المئة حتى بعد 50 عامًا من البحث العلمي.

أحد الاحتمالات المثيرة هو أن بروتين CO إشارةُ إزهار تنتقل بالتّطعيم، أو يؤثّر في مثل هذه الإشارة. لقد وُجِدَ أن CO في اللحاء، وأنه يتحرك خلال جسم النبات. عندما طُعِّمت مجاميع خضرية ذات طفرة لجين co مُتَنَحٍّ إلى أصول تكوّن CO، حدث الإزهار. ولأن CO موجود في اللحاء، فإن من المحتمل أن هذا هو البروتين الذي يتحرك في النبات الْمُطَعَّم لكي يسبب الإزهار. الاحتمال نفسه قائم بالدرجة ذاتها، على كلّ حال، وهو أن CO قد يؤثّر بشكل مباشر أو غير مباشر في عامل منفصل ينتقل بالتطعيم، وهو ضروري للإزهار.

من الواضح أن المعلومات عن طول النّهار التي يتم تجميعها عن طريق الأصباغ والأنظمة الضّوئيّة في الأوراق تنتقل إلى قمم المجاميع الخضرية. فإذا افترضنا وجود كثير من المسارات للإزهار، فإنّ إشارات متعددة ربما تُسَهِّلُ الاتصال بين الأوراق والمجاميع الخضرية. ونحن نعلم أيضًا أن الجذور يمكنها أن تكون مصدرًا مثبطًا للإزهار، مؤثرةً بذلك في نموّ المجموع الخضري.

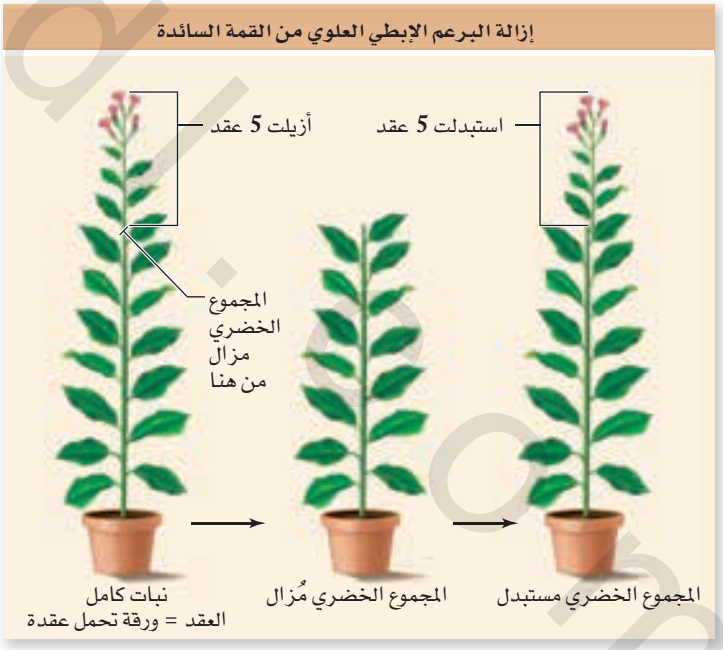
يرتبط المسار المعتمد على درجة الحرارة بالبرودة

يمكن لدرجة الحرارة المنخفضة أن تُسرع أو تسمح للإزهار في كثير من الأنواع. وكما هو الحال مع الضَّوء، يؤكد هذا الرابط البيئي أن النّباتات تزهر في أوقات أكثر مثالية.

تحتاج بعض النّباتات إلى فترة برد مفاجئ قبل الإزهار تدعى فترة الارتباع. تم اكتشاف هذه الظاهرة سنة 1930 على يد العالِم الأوكراني ت. د. لايسينكو عندما كان يحاول حلّ مشكلة تَعَفُّنِ قمح الشتاء في الحقول. لأن قمح الشتاء لا يزهر دون فترة تبريد مفاجئ، قام لايسينكو بتبريد البذور وزرعها في الرّبيع. نبتت البذور بنجاح، ونمت، وأنتجت حنطةً.

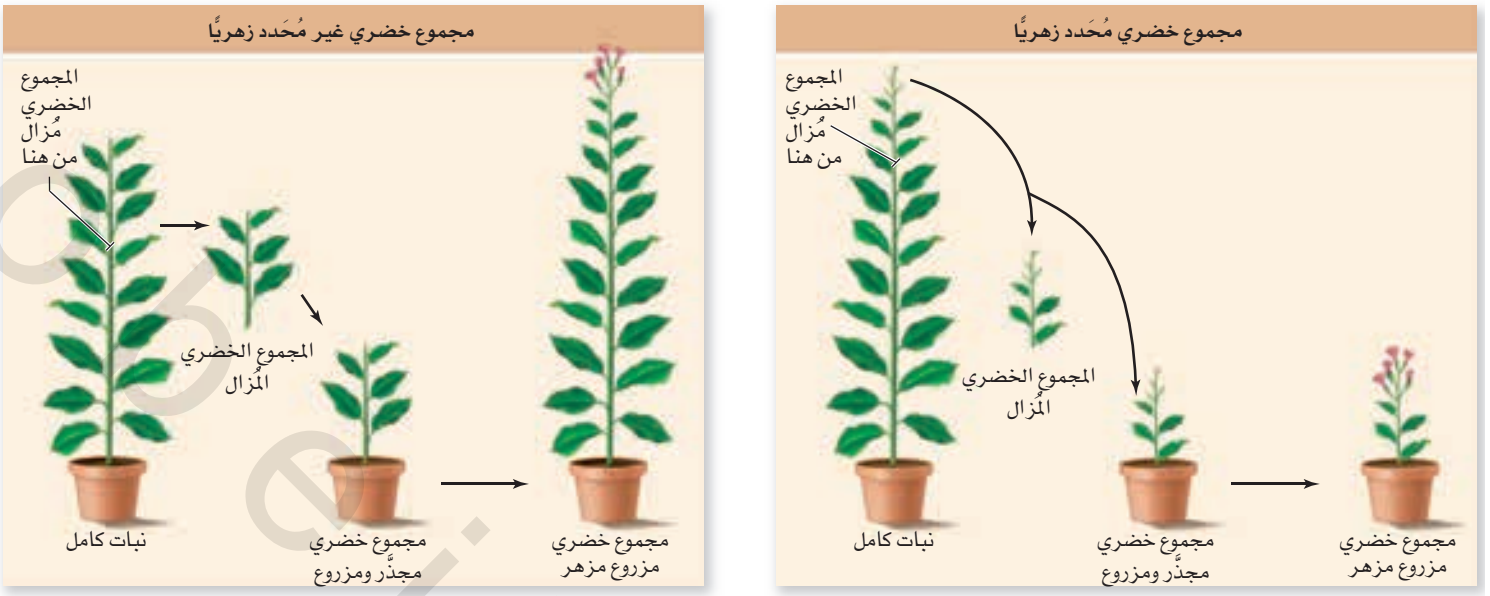
على الرّغم من أن هذا الاكتشاف مهم علميًّا، فقد أعلن لايسينكو بشكل خاطئ أنه حوّل نوعًا، هو قمح الشتاء، إلى نوع آخر؛ قمح الربيع، ببساطة عن طريق تعديل البيئة. دعمت الفلسفة الشيوعية في ذلك الوقت وجهة النظر هذه التي تشير إلى أن الشعب يمكنه تعديل الطبيعة بسهولة لزيادة الإنتاج. لسوء الحظ، نتجت مشكلات عدة كبيرة، من ضمنها إساءة معاملة علماء وراثة محترمين في الاتحاد السوفيتي السابق. إضافة إلى هذا، كان علمُ الوراثة ونظريةُ داروين في التّطور مشكوكًا فيهما في الاتحاد السوفيتي حتى منتصف 1960.

التبريد المفاجئ ضروري لبعض البذور أو النّباتات في مراحل متأخرة من التكوين الجنيني. لقد أشارت دراسة طفرات في نباتي رشاد الجدران والبازيلاء إلى أن التّبريد المفاجئ هو مسار إزهار منفصل.



الشكل 42–8

يمكن للنباتات أن "تعد". عندما تتحرر البراعم الإبطية من سيادة القمة النامية عن طريق إزالة المجموع الخضري الرئيس، في نباتات تبغ مزهرة متعادلة النّهار، فإنها تستبدل العدد نفسه من العقد التي كان ينتجها المجموع الخضري الأساسي.



الشكل 42-9

يمكن للنباتات أن "تتذكر". عند نقطة معينة خلال عملية الإزهار، تصبح المجاميع الخضرية ملتزمة بالإزهار. هذا يسمى التحديد الزهري. أ. "تتذكر" المجاميع الخضرية المحددة زهريًا مواقعها عند زراعتها في أوانٍ زراعية. أي إنها تنتج عدد العقد نفسه الذي يمكن أن تعطيه لو زرعت على النبات، ومن ثم تزهر. ب. المجاميع التي لم تُحدد زهريًا بعد لا تستطيع تذكر كم عدد العقد التي تركتها، لذلك تبدأ بالعد من جديد. أي، إنها تنمو كنبتة صغيرة ثم تزهر.

يحتاج المسار المعتمد على الجبريلين إلى مستويات متزايدة من الهرمون

يتأخر الإزهار في نبات رشاد الجدران وبعض الأنواع الأُخرى بسب انخفاض مستويات الجبريلين. لذلك اقتُرح مسار الجبريلين للتشجيع على الإزهار، ولكن لغاية اليوم، لم يتمّ التّعرّف إلا على الأنزيمات الضرورية للتصنيع الحيوي للجبريلينات.

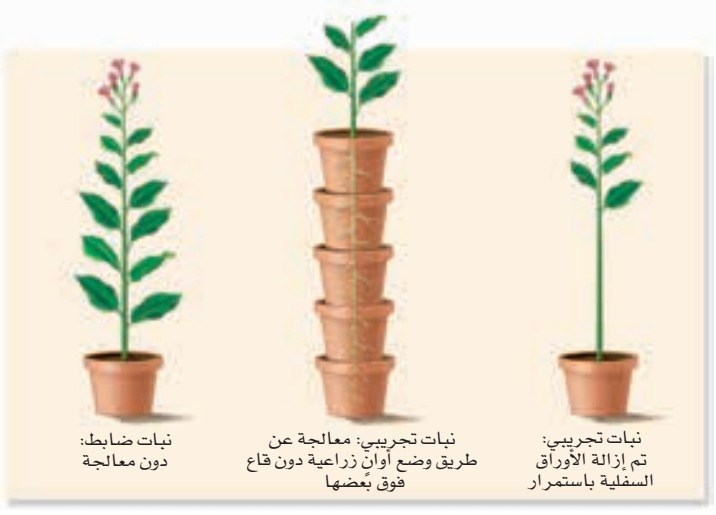
من المعلوم أن الجبريلينات تشجع التعبير عن الجين *LFY*. يرتبط الجبريلين في الحقيقة مع مُحفِّز جين *LFY*، لذلك فإنّ تأثيره في الإزهار يكون مباشرًا.

المسار الذاتي غير معتمد على الأدلة البيئية

لا يعتمد المسار الذاتي للإزهار على أدلة خارجية باستثناء التغذية الأساسية. يفترض أن هذا هو أول مسار تطور. تعتمد نباتات النّهار المتعادل غالبًا على المسار الذاتي بشكل أساسي، وهو الذي يسمح للنباتات "بالعد" و"التذكر".

مثلًا، سوف يُنْتِجُ حقلٌ من نباتات التبغ متعادل النّهار عددًا منتظمًا من البراعم قبل الإزهار. إذا نُزِعت المجاميع الخضرية لهذه النّباتات عند مواضع مختلفة، فإنّ البراعم الإبطية ستنمو معطيةً عددًا من البراعم مساويًا لما في الجزء المنزوع من المجموع الخضري (الشكل 42-8). ستتذكر البراعم الإبطية العلوية في نبات التبغ المزهر مكانها عند تجذيرها أو تطعيمها. تصبح قمة المجموع الخضري الطرفية ملتزمة أو محددة للإزهار قبل أربع عُقدٍ تقريبًا من بدء الإزهار الفعلي (الشكل 42-9). في بعض الأنواع الأخرى، هذا الالتزام أقل استقرارًا، أو يحدث لاحقًا.

كيف "تعرف" المجاميع الخضرية مكانها، وعند نقطة معينة "تتذكر" هذه المعلومة؟ لقد أصبح من الواضح أن إشارات تثبيطية ترسل من الجذور. فعندما وضعت أوانٍ زراعية دون قيعان بشكل متصل فوق نبات تبغ نامٍ، ثم مُلئت بالتراب، فإن الإزهار قد تأخّر بسبب تكوين الجذور العرضية (الشكل 42 - 10). أظهرت تجارب ضابطة بنباتٍ منزوع الأوراق أن إضافة الجذور، وليس فقدان الأوراق، يؤخر الإزهار. ينظم الاتزان بين إشارات مشجعة ومثبطة للإزهار متى يحدث الإزهار في المسار الذاتي، وكذلك في المسارات الأُخرى.



الشكل 42-10

يمكن للجذور أن تُثبط الإزهار. الجذور العرضية تكونت عندما وضعت أوانٍ زراعية دون قاع فوق بعضها (بشكل متواصل) على نبات تبغ نام، ما يؤخر الإزهار. إن التأخر في الإزهار سببه الجذور، وليس بسبب فقدان الأوراق. هذا تم توضيحه عن طريق إزالة الأوراق عن نباتات في الوقت نفسه، وكذلك في الموقع نفسه، كما في أوراق نباتات تجريبية دفنت عند إضافة أوانٍ زراعية.

تم دراسة تقرير الإزهار على مستوى العضو أو النبات الكامل عن طريق تغيير البيئة والتأكد ما إذا تغير مصير التكوين الجنيني أم لم يتغير. في نبات رشاد الجدران، ارتبط تحديد الإزهار بزيادة التعبير عن جين *LFY*، وأنه حصل في الوقت نفسه الذي حدث فيه تعبير عن جين ثانٍ يدعى جين *APETALA1 (API)*. على ما يبدو، إن التقاء مسارات الإزهار الأربعة معًا مع زيادة مستويات جين *LFY* تسبب وقوع هذا الحدث المُحدد في أنواع ذات اتزانات مختلفة بين المسارات (الشكل 42-11).

استقصاء

لماذا يُعَدُّ امتلاكُ النبات أربعةَ مسارات مختلفة تؤثر في التعبير عن الجين LFY جميعها؟

تُنشط جينات هوية المرستيم الزهري

جينات هوية الأعضاء الزّهريّة

يُعَدّ نباتات رشاد الجدران وشب الليل نماذج مهمة في التّعرّف إلى جينات الإزهار وفي فهم تفاعلاتها. تؤدي المسارات الأربعة للإزهار التي ناقشناها سابقًا في هذا الجزء إلى أن يصبح مرستيمٌ بالغٌ مرستيمًا زهريًّا عن طريق **تنشيط جينات هوية المرستيم الزهري Floral meristem identity genes** أو كبح تثبيطه (انظر الشكل 42-11). لدينا جينان مهمان من جينات هوية المرستيم الزهري هما *LFY* و *AP1*. يكوّن هذان الجينان المرستيم الزهري من المرستيم العادي. ثم يشغلان **جينات هوية الأعضاء الزّهريّة Floral organ identity genes**. تحدد الجينات الأخيرة هوية المحيطات الزّهريّة الأربعة متحدة المركز، بالتوجه نحو الداخل في المرستيم الزهري، منتجة؛ السبلة، والبتلة، والأسدية، والخباء أو الكرابل.

نموذج *ABC*

لتفسير كيف يمكن لثلاث مجموعات من جينات هوية الأعضاء الزّهريّة أن تحدد أربعة أنواع من الأعضاء المختلفة، تم اقتراح نموذج ABC (الشكل 42-12). يقترح نموذج *ABC* أن هناك ثلاث مجموعات من جينات هوية الأعضاء (*A، B، C*) تحدد الأعضاء الزّهريّة في المحيطات الزّهريّة الأربعة. تمكن الباحثون، عن طريق دراسة الطفرات، من تحديد الآتي:

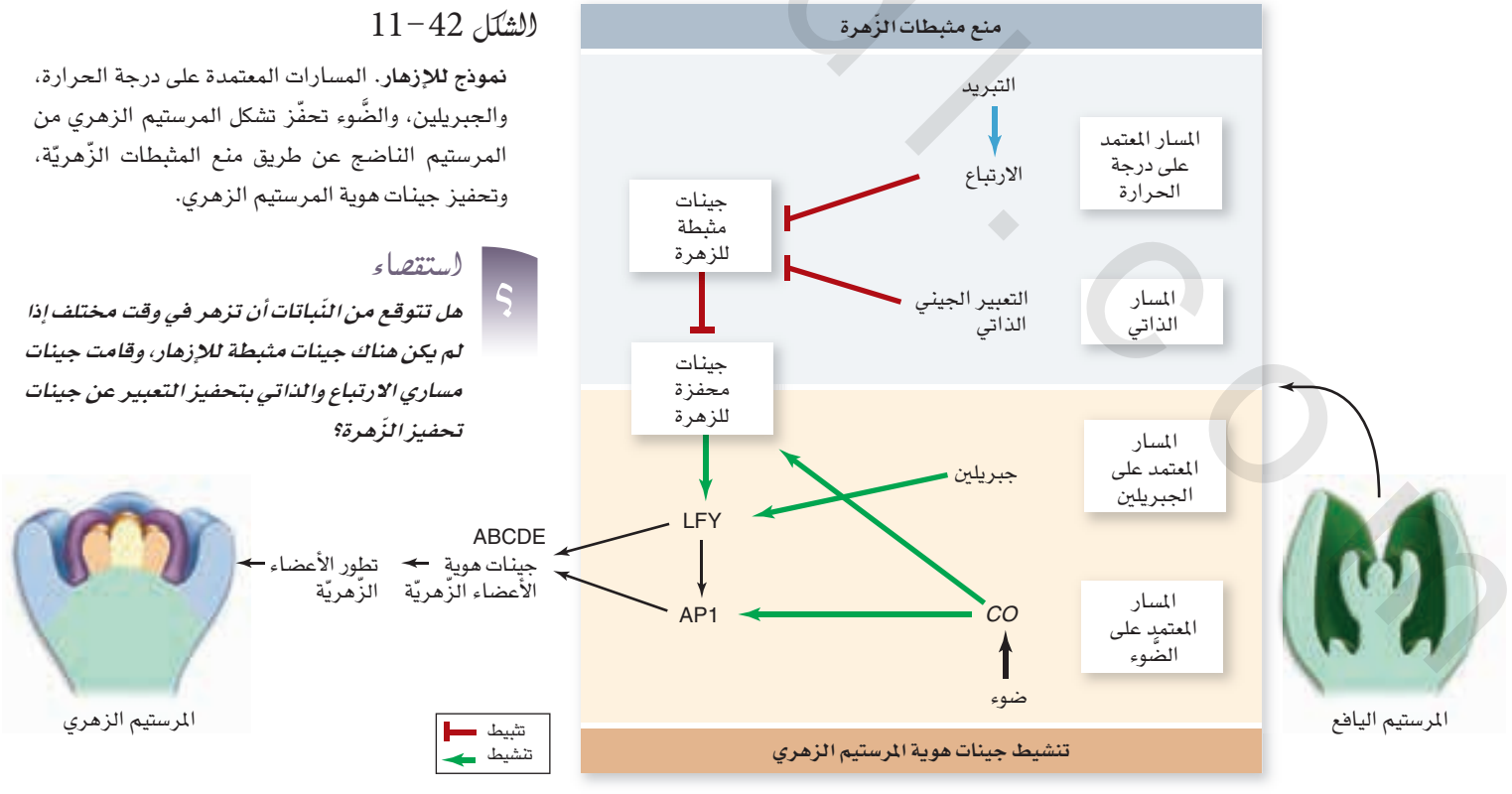
1. جينات النوع A تحدد السبلات.
2. جينات النوعين A و B معًا يحددان البتلات.
3. جينات النوعين B و C معًا يحددان الأسدية.
4. جينات النوع C وحدها تحدد الكرابل.

ينبع جمال النموذج ABC من كونه خاضعًا للفحص عن طريق صُنع طفرات ذات مجاميع مختلفة من جينات هوية الأعضاء الزّهريّة. كلّ نوع من الجينات يتم التعبير عنه في محيطين زهريين، معطيًا أربعة مجاميع مختلفة لمنتجات الجين. وعندما يكون أحد الأنواع غائبًا، يحدث خلل في الأعضاء الزّهريّة في المواقع المتوقعة.

تعديلات على النموذج *ABC*

على الرّغم من قوة النموذج ABC إلاّ أنه لم يفسر بشكل كامل مواصفات هوية المرستيم الزهري. تم التّعرّف إلى جينات من النوع D الضرورية لتكوين الكرابل، ولكن حتى هذا الاكتشاف لم يفسر لماذا تنتج النّباتات التي ينقصها جينات C، B، A أربعة محيطات من السبلات، وليس أربعة محيطات من الأوراق. يعتقد أن الأجزاء الزّهريّة نشأت من الأوراق؛ لهذا، فإذا أزيلت جينات هوية الأعضاء الزّهريّة، فإننا نتوقع محيطات الأوراق. وليس السبلات.

إن الإجابة عن هذه الأحجية هي في الجينات المكتشفة حديثًا من النوع *E*، *SEPALATA1 (SEP1)* إلى *SEPALATA4 (SEP4)*. النبات ثلاثي الطفرة *sep1، sep2، sep3* والطفرة *sep4* كلاهما يُنتجان أربعة محيطات من الأوراق.

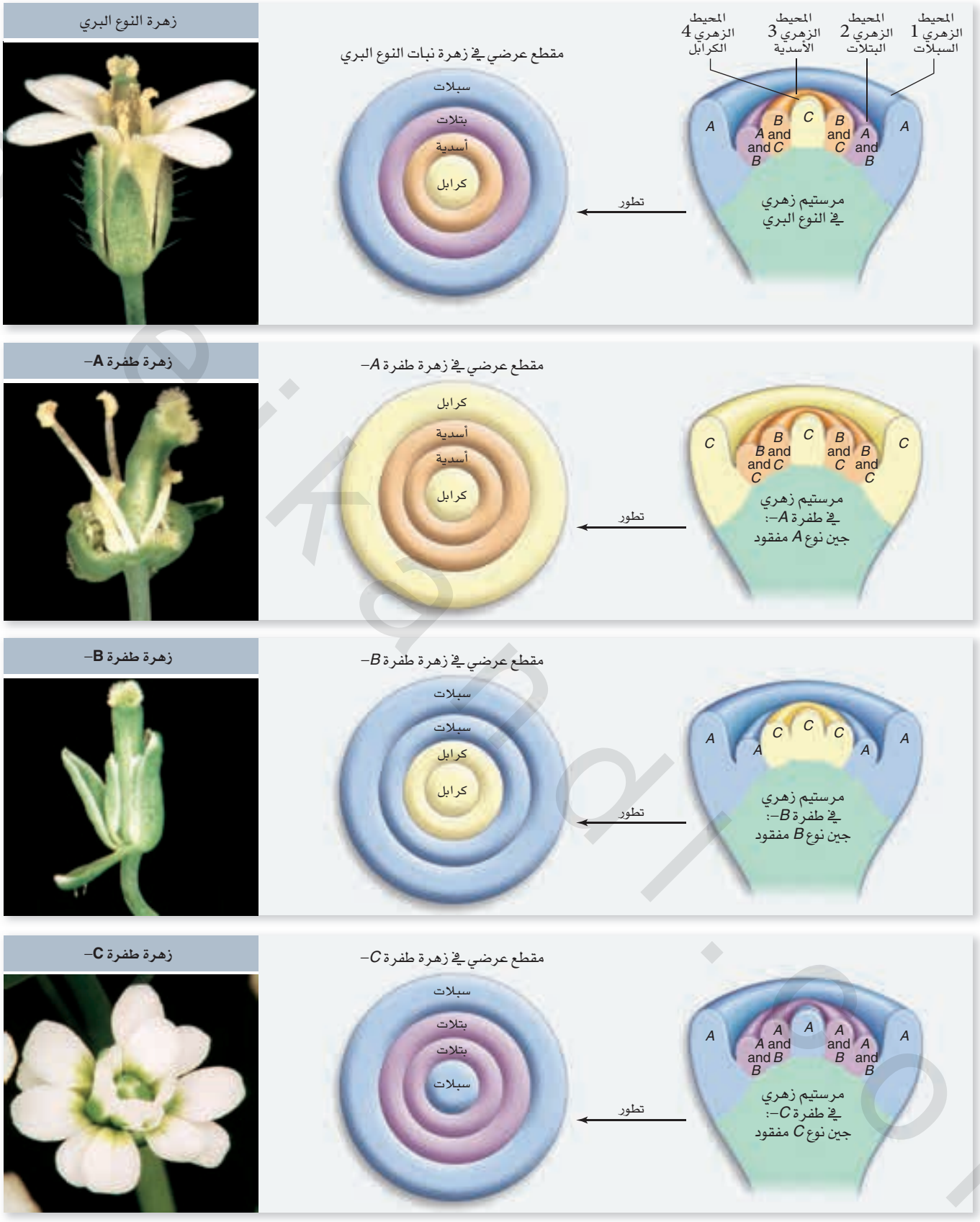


الشكل 42-11

نموذج للإزهار. المسارات المعتمدة على درجة الحرارة، والجبريلين، والضّوء تحفّز تشكل المرستيم الزهري من المرستيم الناضج عن طريق منع المثبطات الزّهريّة، وتحفيز جينات هوية المرستيم الزهري.

استقصاء

هل تتوقع من النّباتات أن تزهر في وقت مختلف إذا لم يكن هناك جينات مثبطة للإزهار، وقامت جينات مساري الارتباع والذاتي بتحفيز التعبير عن جينات تحفيز الزّهرة؟



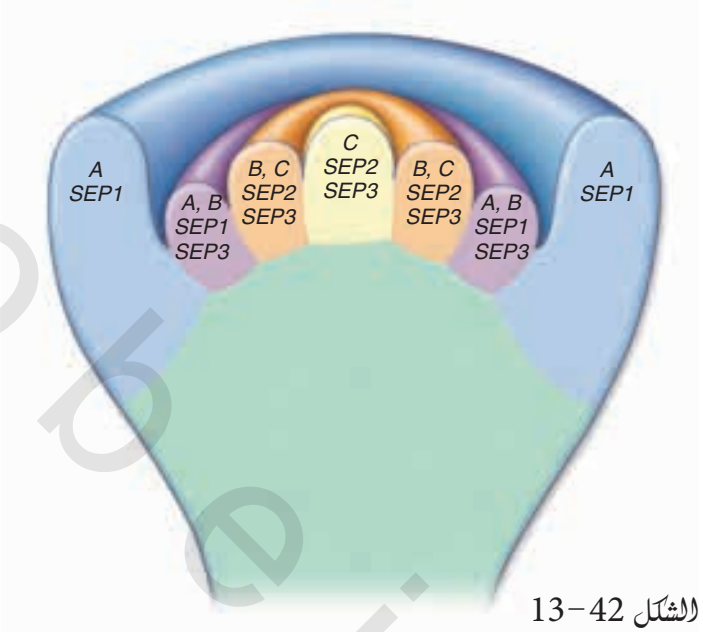
الشكل 42–12

نموذج **ABC** لتحديد (تخصيص) أعضاء الزّهرة. الأحرف التي تُشير إلى المحيطات الزّهريّة تدل على أي مجموعة جينات نشطة. عندما تُفقد وظيفة *A (A-)* يمتد *C* إلى المحيطات الأولى والثانية. عندما تُفقد وظيفة *B (B-)*، يمتلك المحيطان الخارجيان كلاهما وظيفة *A*، ويمتلك المحيطان الداخليان وظيفة *C*، لا أحد من المحيطات يمتلك وظيفة جينية مزدوجة. عندما تُفقد وظيفة *C (C-)*، يمتد *A* إلى المحيطين الداخليين. هذا الخلط الجديد لأنماط التعبير الجيني يُحدّد أي التراكيب الزّهريّة تتكون في كلّ محيط.

يمكن لبروتينات جينات SEP أن تتفاعل مع بروتينات الأنواع A، B، C ومن المحتمل أن تؤثر في استنساخ جينات ضرورية لتكوين أعضاء زهرية. اكتشاف جينات SEP أدى إلى نموذج جديد لهوية الأعضاء الزّهريّة، الذي يشمل جينات النوع E (الشكل 42-13).

من المهم الإشارة إلى أنّ الجينات *ABCDE* هي في الحقيقة بداية صنع الزّهرة فقط. جينات هوية الأعضاء هذه هي عوامل استنساخ تُشغل الكثير من الجينات الإضافية التي تشكّل الزّهرة ثلاثية الأبعاد. "تصبغ" جينات أُخرى البتلات– أي، مسارات كيميائية حيوية معقدة تؤدي إلى تراكم الأنثوسيانين في فجوات خلايا البتلة. يمكن أن تكون هذه الأصباغ برتقالية، أو حمراء أو زهرية، علما بأن اللون الحقيقي يتأثر بدرجة الحموضة كذلك.

تم التّعرّف إلى أربعة مسارات تؤدي إلى الإزهار: المسار المعتمد على الضَّوء، والمسار المعتمد على درجة الحرارة، والمسار المعتمد على الجبريلين، والمسار الذاتي. جينات هوية المرستيم الزهري تُشغل جينات هوية الأعضاء الزّهريّة التي تحدد أين ستتكون السبلات، والبتلات، والأسدية، والكرابل. يتبع هذا تطور الأعضاء، الذي يتطلب مسارات معقدة عدة مسؤولة عن التّنوّع الزهري بين الأنواع.



الشكل 42-13

جينات النوع E ضرورية لتحديد هوية الأعضاء الزّهريّة. عندما تحدث طفرة لثلاثة جينات مجتمعة للجين *SEP*، يتم إنتاج أربعة محيطات ورقية.

3-42 تركيب الأزهار وتطوّرها

تقارن العملية المعقدة والرائعة التي تعطي تركيبًا تكاثريًّا يدعى الزّهرة في العادة مع عملية التحول في الحيوانات. إنها في الحقيقة عملية تحول، ولكن الانتقال الماهر من الانقسام المتساوي إلى الانقسام المنصف داخل خلية أمهات الأبواغ الأنثوية الذي يؤدي إلى تكوين نبات جاميتي أحادي العدد الكروموسومي منتج للجاميتات قد يكون أكثر أهمية وحرجًا. ينطبق القول نفسه على تكوين حبوب اللقاح في المتك داخل الأسدية.

لا تأوي الزّهرة الأجيال أحادية العدد الكروموسومي فقط، ولكنها تعمل على زيادة احتمال اتحاد جاميتات ذكرية وأنثوية من نباتات مختلفة معًا أيضًا (أو في بعض الأحيان من النبتة نفسها).

نشأت الأزهار في مغطاة البذور

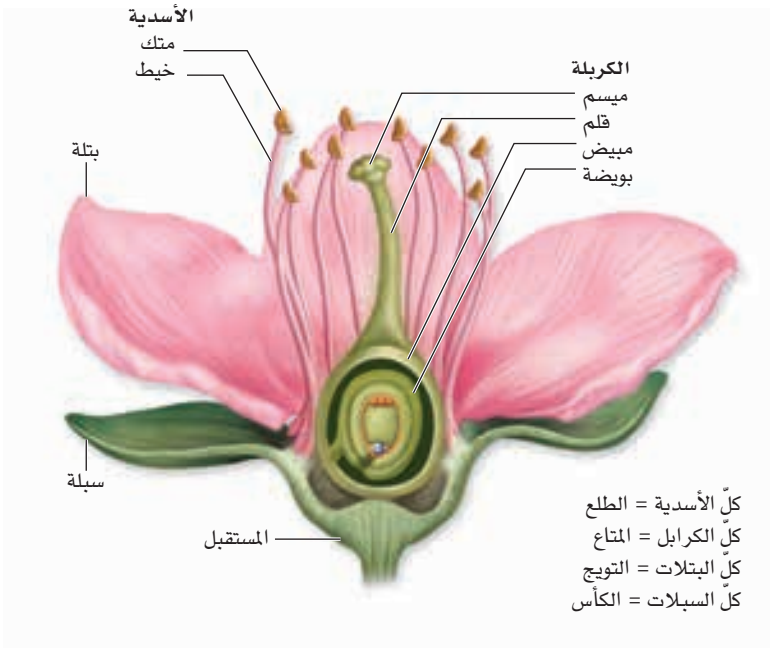
ركّزنا في الفصل الـ (30) على نشوء مغطاة البذور. يُفَسَّرُ التّنوّع في مغطاة البذور جزئيًّا بنشوء تنوع عظيم من الطّرز الشّكليّة للأزهار، التي ربما عززت فعالية التّلقيح. وكما ذكرنا سابقًا، يُعتقد أنه ربما تكون الأعضاء الزّهريّة قد نشأت من الأوراق. في بعض مغطاة البذور البدائية، اتبعت هذه الأعضاء النمط التّطوريّ الحلزوني الموجود على الأغلب في الأوراق. التوجه كان نحو أربعة محيطات زهرية متميزة. تملك **الزّهرة الكاملة Complete flower** أربعة محيطات زهرية (الكأس، والتويج، والطلع، والمتاع)، في حين لا تمتلك **الزّهرة غير الكاملة Incomplete flower** واحدًا أو أكثر من هذه المحيطات الزّهريّة (الشكل 42-14).

تركيب (شكل) الزّهرة

يشكل **الكأس Calyx** المحيط الزهري الخارجي، في كلّ من الأزهار الكاملة وغير الكاملة، حيث يتكون من زوائد مفلطحة، تدعى **السبلات Sepals**، التي تحمي الزّهرة في البرعم. يشكل مجموع البتلات **التويج Corolla** الذي يمكن أن يكون ملتحمًا. تعمل كثير من البتلات على جذب الملقحات. على الرّغم من أن هذين المحيطين الزهريين الخارجيين لا يشتركان بشكل مباشر في تكوين الجاميتات أو الإخصاب، فإنهما يُحَسِّنان فرص نجاح التّكاثر.

التّراكيب الذكريّة

يشمل تعبير **الطلع Androecium الأسدية Stamens** (التراكيب الذكرية) جميعها للزهرة. الأسدية تراكيب متخصصة تحمل أكياس اللقاح في مغطاة



الشكل 42-14

تركيب زهرة كاملة لمغطاة البذور. تمتلك كثير من الأزهار كرابل عدة قد تلتحم معًا.

البذور. وتحمل تراكيب مشابهة أكياس اللقاح في مخاريط اللقاح في معراة البذور. تمتلك معظم مغطاة البذور على وجه الأرض أسدية ذات **خيوط Filaments** رفيعة؛ وأربعة أكياس بوغية واضحة في القمة في الجزء المنتفخ، تسمى **المتك Anther**. بعض مغطاة البذور البدائية تمتلك أسدية مفلطحة تشبه الورقة، وتُنتج الأكياس البوغية في السطح السفلي أو العلوي.

التّراكيب الأنثويّة

المتاع Gynoecium هو التعبير الذي يشمل كامل التراكيب الأنثوية في الزّهرة. في معظم الأزهار، يتكون المتاع، وهو خاص بمغطاة البذور، من خباء أو **كربلة Carpel** واحدة أو اثنتين أو أكثر ملتحمة مع بعضها. يُقال عن الكرابل المفردة أو الملتحمة عادة: المدقة البسيطة أو المركبة، على التوالي. معظم الأزهار التي نعرفها – مثلًا، أزهار البندورة والبرتقال – تملك مدقة مركبة. أزهار أُخرى، أقل تخصصًا – مثلًا، الحوذان والفنجان الصخري – ربما تمتلك مدقات عدة بسيطة منفصلة أو الكثير منها، ويتكون كلّ منها من كربلة مفردة.

تتكون **البويضات Ovules** (التي تتطور إلى بذور) في الجزء السفلي المنتفخ من المدقة، ويُدعى **المبيض Ovary**، الذي يستدق في الأعلى إلى تركيب نحيل يشبه العنق يدعى **القلم Style**، وله جزء مستقبل لحبوب اللقاح على القمة يُدعى **الميسم Stigma**. في بعض الأحيان، ينقسم الميسم، حيث يشير عدد الفروع إلى عدد الكرابل المكونة لهذه المدقة.

الكرابلُ –بشكل أساسي– أوراقٌ زهريّةٌ مطويّةٌ محتوية على بويضات على طول الحواف. من المحتمل أن أول الكرابل كانت أنصال أوراق انطوت بشكل طولي؛ وحواف الأوراق، التي تملك شعيرات، لم تلتحم حقيقة حتى تطورت الثّمار، ولكن الشعيرات تشابكت، وأصبحت مستقبلة لحبوب اللقاح. في مسار التّطور، أشارت الأدلة إلى أن الشعيرات تجمعت داخل الميسم؛ وتكون القلم؛ وأنتج اندماج حواف الكرابل في النهاية المدقة. في كثير من النّباتات المزهرة، أصبحت الكرابل معدّلة بشكل كبير وغير مميزة بصريًّا من بعضها إلا إذا فتحت المدقة.

اتجاهات تَخَصُّص الأزهار

قاد اتجاهان تطوريان أساسيان إلى التّنوّع الواسع في النّباتات المزهرة الحديثة، هما: (1) تجمعت الأجزاء الزّهريّة المنفصلة معًا أو التحمت. (2) فُقدت الأجزاء الزّهريّة أو اختزلت (الشكل 42-15).

في مغطاة البذور الأكثر تطورًا، اختزلَ عددُ الأجزاء في كلّ محيط زهري من متعددة الأجزاء إلى قليلة الأجزاء. حلّ محيط زهري واحد في كلّ مستوى محل الأنماط الحلزونية لاتصال الأجزاء الزّهريّة كلها في مغطاة البذور البدائية في المسار التّطوريّ. أصبح المحور المركزي في كثير من الأزهار أقصر، وأصبحت

الشكل 42-15

نزعات في التخصص الزهري. الخبيزة البرية *Geranium maculatum*، نبات ذو فلقتين حقيقي. اختزلت البتلات في هذا النبات إلى خمْس في كلّ زهرة، أما الأسدية فاختزلت إلى عشْر، مقارنة مع مغطاة البذور البدائية.

الشكل 42-16

التماثل الثنائي الجانبي في السحلبيات. في حين تكون الأزهار القاعدية لحد ما من ناحية تطورية شعاعية التماثل، فإنّ أزهار كثير من المجموعات المشتقة، مثل عائلة السحلبيات، تمتلك تماثلًا ثنائيًّا جانبيًّا.

المحيطات الزّهريّة أقرب إلى بعضها. في بعض الخطوط التّطوريّة، التحمت أعضاء محيط زهري واحد أو أكثر مع بعضها، مكونةً أنبوبًا في بعض الأحيان. في الأنواع الأُخرى من النّباتات المزهرة، قد تلتحم محيطات زهرية مختلفة مع بعضها.

يمكن أيضًا أن تغيب محيطات زهرية كاملة من الزّهرة، التي قد لا يوجد فيها سبلات، أو بتلات، أو أسدية، أو كرابل، أو مجاميع مختلفة من هذه التراكيب. ترتبط التحويرات غالبًا مع آليات التّلقيح، وفي نباتات مثل الحشائش، حلّت الريح محل الحيوانات في نقل حبوب اللقاح.

اتجاهات في التماثل الزهري

أثرت اتجاهات أُخرى في تطور الزّهرة على تماثلها. إن الزهور البدائية مثل تلك التي يملكها نبات الحوذان **شعاعية التماثل Radially symmetrical**؛ ذلك يعني، أنه يمكن للشخص أن يرسم خطًّا يمر بالمركز، ويحصل على نصفين متساويين تقريبًا. أزهار كثير من المجموعات المتطورة هي **ثنائية التماثل جانبيًّا Bilaterally symmetrical**، أي يمكن تقسيمها إلى جزأين متساويين حول مستوى واحد فقط. أمثلة هذه الأزهار هي أزهار شبّ اللّيل، والسّحلبيّات (الشكل 42-16). الأزهار ثنائية التماثل الجانبي شائعة أيضًا بين نبات البنفسج والبازيلاء. في هاتين المجموعتين، يكون التماثل مرتبطًا مع أنظمة تلقيح عالية الدقة والتقدم.

نشأ التماثل الثنائي الجانبي بشكل مستقل مرات عدة في نباتات شبّ اللّيل، ينظم

أ.

ب.

الشكل 42-17

التنظيم الجيني لعدم التماثل في الأزهار. أ. أزهار شب الليل تمتلك تماثلًا ثنائيًّا جانبيًّا. ب. ينظم الجين *CYCLOIDIA* التماثل في الزّهرة، وطفرة *Cycloidia* لنبات شب الليل تمتلك أزهارًا ذات تماثل شعاعي.

جين *CYCLODIA* التماثل الزهري، وفي غيابه تصبح الأزهار أكثر شعاعية (الشكل 42-17). هنا يكون التعديل التجريبي لجين واحد كافيًا لتغيير الشكل. يبقى السؤال فيما إذا كان الجين نفسه أو جينات مشابهة وظيفيًّا نشأت بالتوازي وبشكل طبيعي في أنواع أخرى سؤالًا مفتوحًا.

تأثير الإنسان في شكل الزّهرة

على الرّغم من أن معظم التّنوّع الزهري سببه الانتخاب الطبيعي المرتبط بالتلقيح، فإنّ من المهم تمييز أثر التزاوج (الانتخاب الاصطناعي) في شكل الزّهرة. اختار الإنسان صفات عملية أو جمالية يمكن أن يكون لها أهمية تكيفية قليلة للأنواع في البريّة. فمثلًا، تم تكثير الذرة لسد الجوع البشري. يضمن التدخل البشري النجاح التكاثري لكلّ جيل؛ لكن، في الظروف الطبيعية، لن يكون للذرة الحديثة الحماية نفسها من آكلات الأعشاب كأسلافها، وستكون آلية انتشار الثّمار مختلفة تمامًا.

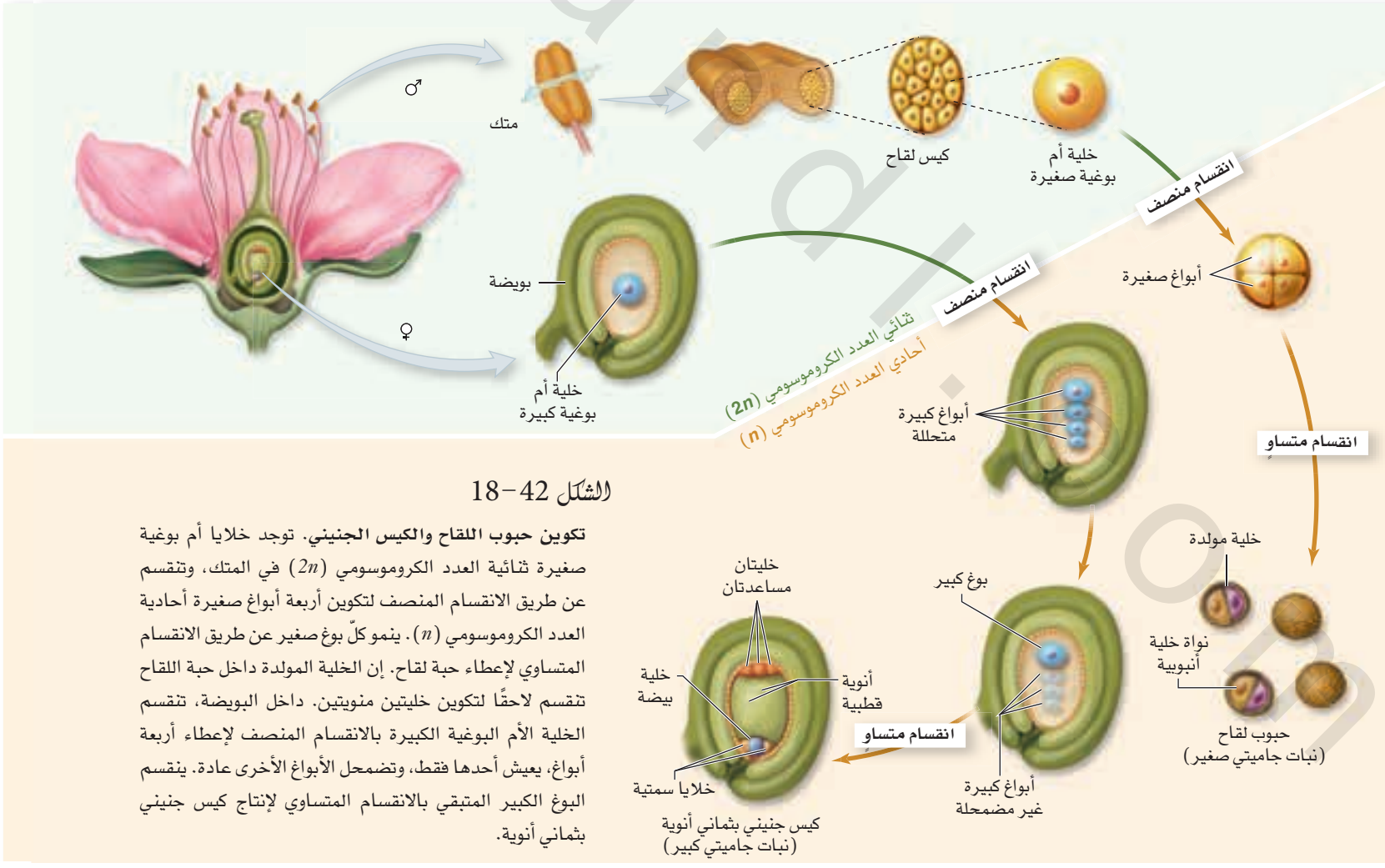
تنتج الجاميتات في النبات الجاميتي للأزهار

يعتمد النجاح التكاثري على اتحاد الجاميتات (بيضة وحيوان منوي) الموجودة في الأكياس الجنينية وحبيبات اللقاح من الأزهار. وكما تعلمت في الفصل الـ(30)، تتميز دورات حياة النبات بتبادل الأجيال *Alternation of generation*، التي يعطي فيها جيل نبات بوغي ثنائي العدد الكروموسومي جيل نبات جاميتي أحادي العدد الكروموسومي. في مغطاة البذور، جيل النبات الجاميتي صغيرٌ جدًا، وهو منغرس كليًّا داخل أنسجة النبات البوغي الأب. النّباتات الجاميتية الذكرية، أو النّباتات الجاميتية الصغيرة، هي **حبيباتُ اللقاح Pollen grains**. النّباتات الجاميتية الأنثوية، أو النّباتات الجاميتية الكبيرة، هي **الكيس الجنيني Embryo sac**. تتكون حبوب اللقاح والكيس الجنيني في تركيبين منفصلين متخصصين في زهرة مغطاة البذور.

تمتلك مغطاة البذور تراكيب منفصلة لإنتاج الجاميتات الذكرية والأنثوية مثل الحيوانات (الشكل 42-18)، ولكن أعضاء التّكاثر في مغطاة البذور تختلف عن تلك التي في الحيوانات في أمرين: أولًا، التراكيب الأنثوية والذكرية في العادة موجودة معًا في الزّهرة نفسها. ثانيًا، تراكيب التّكاثر في مغطاة البذور ليست أجزاء دائمة في الكائن البالغ. تتطور الأزهار وأعضاء التّكاثر في مغطاة البذور فصليًّا، في أوقات السنة المناسبة للتلقيح. في بعض الحالات، تنتج التراكيب التكاثرية مرة واحدة فقط، ثم يموت النبات الأب. وكما تعلمت في بداية هذا الفصل، لا يبدأ خط الخلايا المولدة في مغطاة البذور مبكرًا، ولكن يتكون متأخرًا جدًا خلال تحول المرحلة.

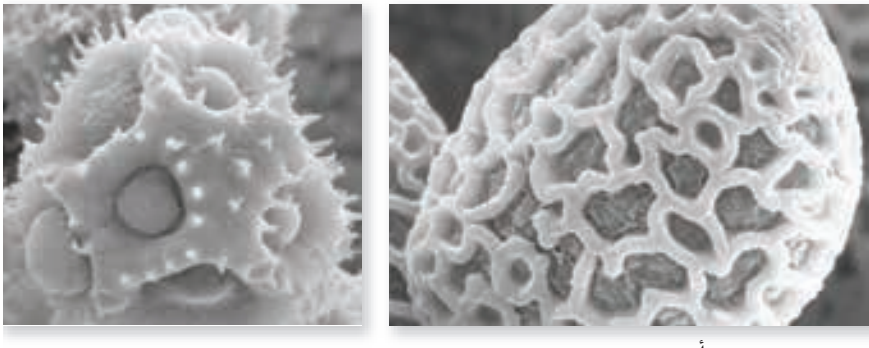
تكوين حبوب اللقاح

تحتوي المتوك على أربعة أكياس بوغية صغيرة، تُنتج خلايا أمهات الأبواغ ($2n$)، التي تنتج الأبواغ الصغيرة (n) بانقسام منصف. عندما تمرّ الأبواغ الصغيرة في عملية الانقسام المتساوي وتمايز الجدار، تصبح حبوب لقاح، ويكون الكيسان البوغيان على كلّ جانب أكياس حبوب لقاح. في داخل كلّ حبة لقاح خلية مولّدة؛ هذه الخلية ستنقسم لاحقًا لإعطاء خليتين منويتين.



الشكل 42-18

تكوين حبوب اللقاح والكيس الجنيني. توجد خلايا أم بوغية صغيرة ثنائية العدد الكروموسومي ($2n$) في المتك، وتنقسم عن طريق الانقسام المنصف لتكوين أربعة أبواغ صغيرة أحادية العدد الكروموسومي (n). ينمو كلّ بوغ صغير عن طريق الانقسام المتساوي لإعطاء حبة لقاح. إن الخلية المولدة داخل حبة اللقاح تنقسم لاحقًا لتكوين خليتين منويتين. داخل البويضة، تنقسم الخلية الأم البوغية الكبيرة بالانقسام المنصف لإعطاء أربعة أبواغ، يعيش أحدها فقط، وتضمحل الأبواغ الأخرى عادة. ينقسم البوغ الكبير المتبقي بالانقسام المتساوي لإنتاج كيس جنيني بثماني أنوية.



أ. ب.

الشكل 42-19

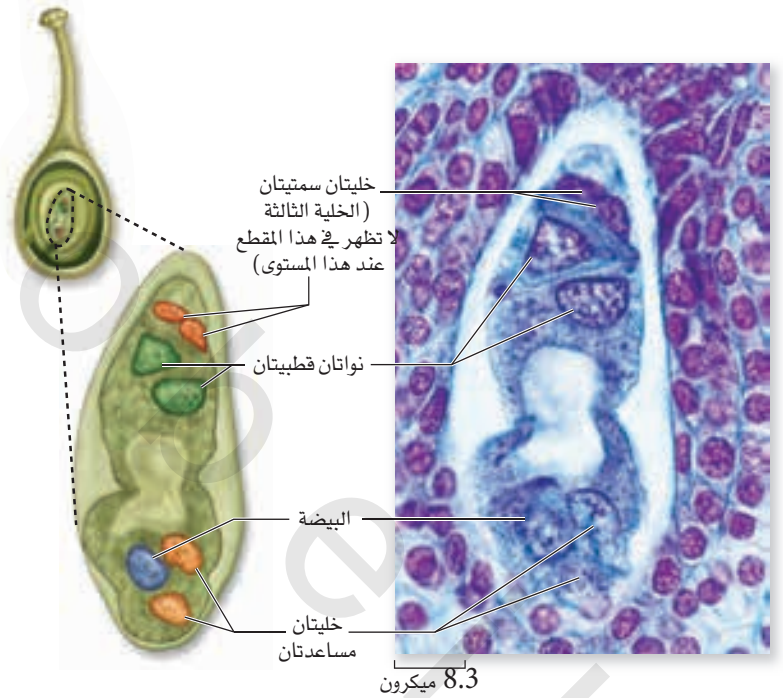
حبوب لقاح. أ. في نبات الزنبق الأبيض، *Lilium candidum*، يبرز أنبوب اللقاح من حبة اللقاح من خلال شق أو أخدود يقع على جهة واحدة من حبة اللقاح. ب. في نبات من عائلة دوار الشمس، *Hyoseris longiloba*، توجد ثلاثة ثقوب مختبئة بين نقوش حبة اللقاح، ينشأ أنبوب اللقاح خارجًا من أي واحد منها.

تتخصص أشكال حبوب اللقاح لأزهار كلّ نوع. وكما سنناقش هذا الموضوع بتفاصيل أكثر لاحقًا في هذا الجزء، يتطلب الإخصاب أن تُبرز حبة اللقاح أنبوبًا يخترق القلم حتى يصل المبيض. تمتلك معظم حبوب اللقاح أخدودًا أو ثقبًا يبرز من خلاله أنبوب اللقاح هذا، في حين تمتلك بعض الحبوب ثلاثة أخاديد (الشكل 42-19).

تكوين الكيس الجنيني

تتطور البيوض في بويضات زهرة مغطاة البذور. توجد داخل كلّ بويضة خلية أمهات الأبواغ الكبيرة. تمامًا كما في إنتاج حبوب اللقاح، تتعرض خلية أمهات الأبواغ الكبيرة للانقسام المنصف لإعطاء أربعة أبواغ كبيرة أحادية العدد الكروموسومي. في معظم النّباتات، مع هذا، تعيش واحدة فقط من هذه الأبواغ الكبيرة؛ وتُمتص البقية من قبل البويضة. يتضخم البوغ الكبير الوحيد المتبقي، ويدخل انقسامات متساوية متكررة لإعطاء ثماني أنوية أحادية العدد الكروموسومي محاطة بكيس جنيني مكون من سبع خلايا.

تترتب الأنوية الثمانية داخل الكيس الجنيني في أماكن محددة. تكون إحدى الأنوية موجودة بالقرب من فتحة الكيس الجنيني في خلية البيضة. نواتان أخريان توجدان معًا في خلية مفردة في وسط الكيس الجنيني؛ هاتان تدعيان النواتين القطبيتين *Polar nuclei*. وتوجد نواتان إضافيتان في خليتين منفصلتين تدعيان



الشكل 42-20

كيس جنيني ناضج لنبات الزنبق. تتكون ثماني أنوية عن طريق الانقسام المتساوي لبوغ أنثوي كبير أحادي العدد الكروموسومي. إحداها توجد في البيضة، واثنتان هما النواتان القطبيتان، كما توجد اثنتان في خليتين مساعدتين، وثلاثة موجودة في الخلايا السمتية. الصورة المأخوذة بالمجهر ملونة بشكل كاذب.

الخلايا المساعدة تحيطان بخلية البيضة؛ تقيم الأنوية الثلاث الأُخرى داخل خلايا تدعى الخلايا السمتية، وهي موجودة عند نهاية الكيس، مقابل خلية البيضة (الشكل 42-20).

الخطوات الأولى في اتحاد خليتي الحيوان المنوي في حبة اللقاح مع البيضة والأنوية القطبية هي إنبات حبة اللقاح على ميسم الكربلة، ونموها نحو الكيس الجيني.

أسهمت الأزهار في النجاح التّطوريّ لمغطاة البذور. تتكون الزّهرة من أربعة محيطات زهرية، هي: الكأس، والتويج، والطلع (أعضاء التّكاثر الذكرية)، والمتاع (أعضاء التّكاثر الأنثوية). يتكون النبات الجاميتي الذكري من حبوب لقاح، وهو يحتوي على خليتين منويتين؛ ويتكون النبات الجاميتي الأنثوي من الكيس الجنيني، ويحتوي ثماني أنوية أحادية العدد الكروموسومي، نواة واحدة منهن هي نواة خلية البيضة.

4-42 التّلقيح والإخصاب

التّلقيح Pollination عمليّة يتم عن طريقها وضع حبوب اللقاح على الميسم. قد تُحمل حبوب اللقاح إلى الزّهرة عن طريق الرِّيح، أو الحيوانات، أو ربما تنشأ داخل زهرة النبات نفسها. عندما تتكون حبوب اللقاح، ويلقّح متك الزّهرة ميسم الزّهرة نفسها، تُدعى العملية التّلقيح الذاتي *Self-pollination*. عندما تتكون حبوب اللقاح في زهرة، ويلقّح متكُ هذه الزّهرة ميسمَ زهرة مختلفة، تدعى العملية التلقيح الخلطي *Cross-pollination*، أو التّلقيح الخارجي *Outcrossing*.

كما تعلمت سابقًا، لا يتضمن التّلقيح في مغطاة البذور اتصالًا مباشرًا بين حبوب اللقاح والبويضة. عند وصول حبوب اللقاح الميسم، تنبت، وينمو أنبوب اللقاح إلى الأسفل، ناقلًا الأنوية المنوية إلى الكيس الجنيني. بعد وقوع الإخصاب المزدوج، يبدأ تطور الجنين والأندوسبيرم. تنضج البذرة داخل الثمرة المتكونة؛ وفي النهاية، يحفِّز إنبات البذرة دورة حياة جديدة.

يعتمد التّلقيح الناجح في كثير من مغطاة البذور على الجذب المنتظم **للملقِّحات Pollinators**، مثل الحشرات، والطّيور، والحيوانات الأُخرى، التي تنقل حبوب اللقاح بين النّباتات من النوع نفسه. عندما تنشر الحيوانات حبوب اللقاح، فإنها

تؤدي الوظيفة نفسها للنباتات المزهرة التي تفعلها لنفسها عند بحثها النشط عن حيواناتٍ أُخرى للتزاوج.

قد تكون العلاقة بين النبات والملقح معقدة جدًا. يمكن للطفرات في أي من الرفيقين أن تمنع التّكاثر. إذا توافرت زهرات نبات ما في الوقت "الخطأ"، فقد يكون الملقِّحُ غير متوافر في هذا الوقت. وإذا تغيّر شكل الزّهرة أو المُلَقِّحُ، فقد تكون النتيجة تكّون حاجز فيزيائي يمنع التّلقيح. وبشكل واضح، تطورت أشكال الأزهـار بشكل متزامن مع الملقِّحات، والنتيجة تنوع شكلي معقد جدًا، يتجاوز التحفيز البسيط، وتطور أربعة محيطات زهرية مختلفة للأعضاء.

كانت النّباتات البذرية الأولى تُلقَّحُ عن طريق الرِّيح

لُقِّحَت النّباتات البذرية الأولى بشكل سلبي، بفعل الرِّيح. كما في المخروطيات الحالية، تنطلق كميات عظيمة من حبوب اللقاح، وتُنتشر بالهواء، فتصل بشكل عرضي إلى بويضات النوع نفسه.

نباتات أفراد النوع الذي يُلَقَّحُ عن طريق الرِّيح يجب أن تنمو نسبيًّا بجانب بعضها حتى ينجح مثل هذا النظام. وإلاّ، ستكون فرصة وصول حبوب اللقاح إلى هدفها المناسب قليلة جدًا. الغالبية العظمى من حبوب اللقاح التي تنشُرها الرِّيح تنتقل إلى أقل من 100م. هذه المسافة تُعَدُّ قصيرة مقارنةً بالمسافات الطويلة التي تقطعها حبوب اللقاح المحمولة على حشرات معينة، أو طيور، أو حيوانات أُخرى.

نشأت الأزهار والملقحات الحيوانية بشكل متزامن

إن انتشار حبوب اللقاح من نبات إلى آخر عن طريق ملقحات تزور أزهار مغطاة البذور قد أدت دورًا مهمًّا في النجاح التّطوريّ للمجموعة. من الواضح الآن أن أقدم مغطاة البذور، وربما أسلافها أيضًا، كانت تُلقحها الحشرات، وكان النشوء المترافق لكلّ من الحشرات والنّباتات مهمًّا لكلتا المجموعتين لأكثر من 100 مليون عام. مثل هذا التفاعل كان مهمًّا أيضًا في زيادة التخصص في الأزهار. وكما أصبحت الأزهار متخصصة بشكل أكبر، كذلك أصبحت علاقاتها مع مجموعات محددة من الحشرات والحيوانات الأُخرى.

النّحل

من بين مغطاة البذور التي تُلَقِّحُها الحشرات، المجموعة الأكثر عددًا هي المجموعة التي يلقّحها النّحل (الشكل 42-2). يحدد النّحل، مثل معظم الحشرات، مصادر غذائه في البداية عن طريق الرائحة، ومن ثم يوجه نفسه إلى الزّهرة أو مجموعة الأزهار عن طريق شكلها، أو لونها، أو ملمسها.

إن لون الأزهار التي يزورها النّحل يكون أزرق أو أصفر غالبًا. كثير منها لها أشرطة أو خيوط من نقاط تشير إلى مكان وجود الرّحيق، الذي غالبًا ما يوجد في حلق الأزهار المتخصصة. يجمع بعض النّحل الرحيق الذي يُستخدم بوصفه مصدر غذاء للنحل البالغ وأحيانًا لليرقات. يزور تقريبًا معظم الـ 20,000 نوع من النّحل الأزهار للحصول على حبوب اللقاح الذي يُستخدم لتوفير الغذاء في الخلايا التي تُكمِلُ يرقات النّحل بها تطورها.

ما عدا بضع مئات من الأنواع الاجتماعية وشبه الاجتماعية، وتقريبًا 1000 نوع من النّحل المتطفل على أعشاش نحل آخر، يعيش المجموع الأكبر من النّحل- على الأقل 18,000 نوع – منفردًا. يتميز النّحل المنفرد في المناطق المعتدلة بإنتاجه جيلًا واحدًا في السّنة الواحدة. وغالبًا ما تكون أفراده نشيطة كبالغين مدة قصيرة تصل إلى أسابيع عدة في السّنة الواحدة.

يستعمل النّحل المنفرد أزهار نوع محدد من النّباتات بشكل حصري تقريبًا بوصفه مصدر غذاء ليرقاته. إنّ العلاقة الثابتة بشكل كبير بين هذا النّحل وهذه الأزهار

الشكل 42-21

التّلقيح عن طريق النّحل الطنان. حالما تعبُر هذه النحلة الطنانة، من أنواع *Bombus*، إلى داخل الزّهرة ثنائية التماثل الجانبي والمتقدمة لفرد من العائلة الشفوية (النعناع)، يلامس الميسم ظهر النحلة، فيلتقط حبوب اللقاح التي اكتسبتها النحلة من زيارة سابقة لزهرة ما.

ربما تؤدي إلى حدوث تحويرات، مع الوقت، في كلّ من الأزهـار والنّحل. فمثلًا، يتوافق الوقت من النّهار الذي تتفتح فيه الأزهار مع الوقت الذي يظهر فيه النّحل؛ وربما تستطيل أجزاء الفم في النّحل بما يتوافق مع الأزهار الأنبوبية؛ أو ربما تتكيف أدوات جمع حبوب اللقاح في النّحل مع متوك النّباتات التي تزورها عادة. وعندما تنشأ مثل هذه العلاقات، فإنها توفر آلية فعّالة لتلقيح الأزهار، ومصدرًا لغذاء ثابت للنحل الذي "تخصص" به.

الحشرات الأُخرى عدا النّحل

من بين الحشرات التي تزور الأزهار غير النّحل، هناك مجموعات قليلة مشهورة بشكل خاص. أزهـار مثل القبس، التي تزورها الفراشات بشكل منتظم، تمتلك "رصيف هبوط" مستوى تهبط عليه الفراشات. وتمتلك أيضًا أنابيب زهرية طويلة ونحيلة مملوءة بالرحيق يمكن الوصول إليه عن طريق الخرطوم الطويل الحلزوني الذي يميز غشائية الأجنحة، أو الرتبة التي تشمل الفراشات والعثّ.

أزهـار مثل أزهـار الداتورا (*Datura stramonium*)، وزهرة الربيع المسائية (*Oenothera biennis*) وأخريات تزورها بشكل منتظم حشرات العث، وتكون غالبًا بيضاء، أو صفراء أو أي لون آخر شاحب؛ وتميل أن تكون معطرة بشكل كبير، ما يجعل الأزهار سهلة الاكتشاف ليلًا (الشكل 42-22).

الطّيور

هناك مجموعات عدة مثيرة من النّباتات تزورها الطّيور بشكل منتظم وتلقحها، وخاصة الطّيور الطّنانة في أمريكا الشمالية والجنوبية، وطيور الشّمس في إفريقيا (الشكل 42-23). مثل هذه النّباتات يجب أن تنتج كميات كبيرة من الرحيق؛ لأن الطّيور لن تستمر في زيارة الأزهار إن لم تجد طعامًا كافيًا للإبقاء على حياتها. لكن الأزهـار التي تنتج كميات كبيرة من الرحيق ليس لها فوائد عندما تزورها الحشرات؛ لأن الحشرة الواحدة ستحصل على حاجتها من الطاقة من زهرة

الشكل 42–22

حشرات العث بوصفها ملقحات.

واحدة، ولن تلقّح الزّهرة خلطيًّا. كيف تقوم زهرات "متخصصة" بالطّيور الطّنانة وطيور الشّمس من موازنة مثل هذه القوى الانتخابية؟

تتضمن الإجابة تطور لون الزّهرة. إن الضَّوء فوق البنفسجي واضح جدًا للحشرات. الكاروتينويدات، أو الصبغات الصفراء، أو البرتقالية التي وصفناها في الفصل الـ 8 في سياق حديثنا عن البناء الضوئي، مسؤولة عن ألوان كثير من الأزهار، ومن ضمنها أزهار دوار الشّمس والخردل. تعكس الكاروتينويدات الطيفين؛ الأصفر، وفوق البنفسجي، والخليط الناتج هو لون مميز يُدعى "أرجواني النّحل". مثل هذه الأزهار الصفراء التي يمكن تمييزها بطرق عدة مختلفة عادة ما تكون غير مرئية بالنسبة إلينا، ولكنها واضحة للنحل والحشرات الأُخرى (الشكل 42-24). يمكن أن تكون طرق التمييز على شكل عين ثور أو مهبط طائرات.

على العكس، لا يظهر أن اللون الأحمر مميَّز لمعظم الحشرات، ولكنه واضح جدًا للطيور. وبالنسبة إلى معظم الحشرات، تبدو الأزهار الحمراء لنبات البونيسيتيا كألوان باقي أوراق النبات. ولهذا السبب، حتى إن أنتجت الأزهار كميات وافرة من الرحيق، وجذبت الطّيور الطنانة، فإنّ الحشرات تميل إلى تجاهلها. لذا، يشير اللون الأحمر للطيور، إلى وجود كمية وافرة من الرحيق، وكذلك يجعل هذا الرحيق غير واضح قدر الإمكان للحشرات. ونرى اللون الأحمر مرة أُخرى في الثّمار التي تنتشر عن طريق الطّيور (راجع الفصل الـ 37).

ملقّحات أُخرى من الحيوانات

ربما تساعد حيوانات أُخرى من ضمنها الخفاش، والقوارض الصغيرة، على التّلقيح. هذه الإشارات هنا أيضًا متخصصة في النوع. فمثلًا، يلقّحُ نباتُ صبّار الساجوارو (*Carnegeia Gigantea*) الذي يعيش في صحراء السونورا عن طريق خفافيش تتغذى على الرحيق ليلًا، إضافة إلى الطّيور والحشرات.

الشكل 42–23

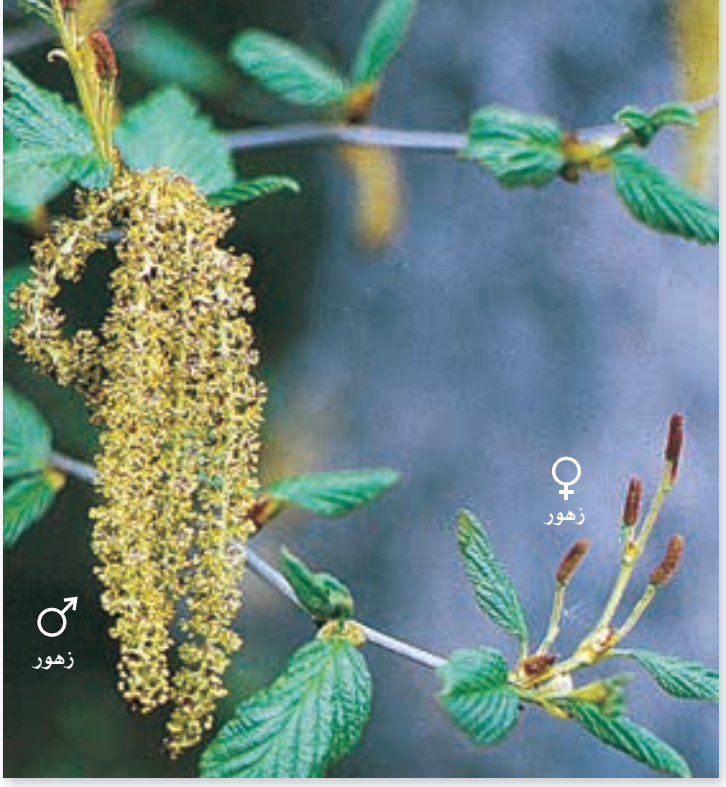
الطائر الطنان والأزهار. الطائر الطنان من النوع الناسك، طويل الذيل، يستخلص الرحيق من أزهار *Heliconia Imbricata* في غابات كوستاريكا. لاحظ حبوب اللقاح على منقار الطائر. تحصل العصافير الطنانة على الرحيق غالبًا من أزهار طويلة منحنية تقريبًا مطابقة لشكل مناقيرها من حيث الشكل والطول.

أ.

ب.

الشكل 42–24

كيف ترى النحلة الزّهرة. أ. الزّهرة الصفراء لزهرة الربيع البيروفية *Lundwigia Peruviana* مصورة بالضوء العادي. **ب.** عن طريق مرشح يمرر اختياريًّا الضَّوء فوق البنفسجي. المقاطع الخارجية للبتلات تعكس اللونين الأصفر وفوق البنفسجي، يدعى خليط اللونين "أرجواني النّحل"؛ الأجزاء الداخلية للبتلات تعكس الأصفر فقط، ولذلك تظهر سوداء في الصورة التي تُظهر انعكاسات اللون فوق البنفسجي. بالنسبة إلى نحلة، تظهر الزّهرة كأن لها وسطًا واضحًا كعين الثور.



الشكل 42–25

الأزهار الذّكريّة والأنثويّة لنبات البتولا، من النوع Betula. نبات البتولا أحادي المسكن؛ أزهاره المذكرة تتدلى إلى الأسفل على شكل ذؤابات صفراء طويلة، في حين تنضج الأزهار المؤنثة على شكل تجمعات صغيرة بُنية مخروطية الشكل.

ربما تساعد هذه الحشرات أيضًا على نشر البذور والثّمار التي تنتج من التّلقيح. تنجذب القرود للونين البرتقالي والأصفر، وبهذا فإنها يمكن أن تكون فعّالة في نشر الثّمار من هذا اللون في بيئاتها.

استمرت بعض النّباتات الزّهريّة في استعمال الرياح للتلقيح

تلقّح مجموعات عدة من مغطاة البذور عن طريق الرياح، وهي خاصية تتصف بها النّباتات البذرية البدائية. من ضمن هذه المجموعات: البلوط، والبتولا، والقطن، والحشائش، والبردى، والقُرَّيص. أزهار هذه النّباتات صغيرة، خضراء، وليس لها رائحة؛ وتكون تويجاتها مختزلة أو غائبة (الشكلان 42-25 و 42-26). مثل هذه الأزهار مرتبة معًا على شكل أعداد كبيرة جدًا، وربما تتدلى للأسفل على شكل ذؤابات تتأرجح عند هبوب الرياح، وتتساقط حبوب لقاحها بحريّة.

تملك كثير من النّباتات التي تُلقحها الرياح أزهارًا تحوي أسدية وكرابل منفصلة بين الأفراد أو منفصلة بشكل فيزيائي على الفرد الواحد. إن الذّرة مثال جيد، حيث توجد ذؤابات منتجة لحبوب اللقاح على قمة النبات، ومجاميع خضرية إبطية بأزهار أنثوية في الأسفل. إنَّ انفصال الأزهار المنتجة لحبوب اللقاح والحاملة للبويضات هو إستراتيجية تشجع إلى حدٍّ كبير على الإخصاب الخارجي؛ لأن حبوب اللقاح من إحدى الزهرات يجب أن تهبط على زهرة أُخرى لكي يكون للإخصاب فرصة الحدوث. بعض النّباتات التي تلقحها الرياح، خاصة الأشجار والشجيرات، تزهر في الرّبيع، قبل تكوّن أوراقها التي قد تعيق عملية التّلقيح بالرياح. لا تعتمد الأنواع التي تلقّح بالرياح على وجود المُلَقِّح كي تبقى الأنواع، التي ربما تُعَدّ إيجابية بقاء أُخرى.

يُفضّل التّلقيح الذاتي في الظّروف المستقرّة

لغاية الآن، ذكرنا أمثلة على التّلقيح الذي يميل إلى التّلقيح الخارجي، وهو ذو فائدة عالية للنباتات وحقيقية النّوى بشكل عام. مع هذا، يحدث التّلقيح الذاتي أيضًا بين مغطاة البذور، وبالتحديد في المناطق المعتدلة. تمتلك معظم النّباتات التي تلقَّحُ ذاتيًّا أزهارًا صغيرة غير واضحة، تطلق حبوب لقاح مباشرة على المياسم، وأحيانًا قبل أن يتفتح البرعم.

ربما تسأل بشكل منطقي: لماذا عاشت كثير من أنواع النّباتات التي تقوم بالتلقيح الذاتي إذا كان التزاوج الخارجي مهمًّا وراثيًّا للنباتات كما هو مهم للحيوانات. يقترح علماء الأحياء سببين أساسين للوجود الكبير للنباتات مغطاة البذور ذاتية التّلقيح:

1. يُعَدُّ التّلقيح الذاتي إيجابية في ظروف معينة؛ لأن النّباتات ذاتية التّلقيح لا تحتاج إلى أن يزورها حيوانات لإنتاج البذور. ولهذا، فإنّ النّباتات ذاتية التّلقيح تصرف طاقة أقل في إنتاج جاذبات الملقحات، ويمكنها أن تنمو في أماكن لا توجد فيها الحشرات أو الحيوانات الأُخرى التي ربما تزورها، كما في القطبين أو على الارتفاعات العالية.
2. بالمصطلحات الوراثية، يُنتج التّلقيح الذاتي أجيالًا أكثر انسجامًا من تلك التي ينتجها التّلقيح الخارجي. تذكر أنه بسبب حدوث الانقسام المنصف هنا، فإنّ العبور لا يزال ممكن الحدوث، كما ذكرنا في الفصل الـ(11) ولهذا لن يكون النسل مطابقًا للآباء. وعلى الرّغم من ذلك، ربما يحتوي مثل هذا النسل على نسب عالية من الأفراد المتكيفين بشكل جيد في مواطن محددة.

الشكل 42–26

أزهار تلقحها الرياح. تتدلى المتوك الكبيرة الصفراء، من خيوط رفيعة، تتأرجح مطلقة حبوب اللقاح إلى الرياح. لاحقًا، ستصبح هذه الأزهار أنثوية، بمياسم طويلة ريشية – مناسبة للإمساك بحبوب اللقاح التي تنثرها هذه الرياح – ملتصقة بها. لهذا السبب؛ فإن كثيرًا من الحشائش، مثل تلك التي في الصورة، تُعدُّ ثنائية التزاوج.

يميل التّلقيح الذاتي في الأنواع التي تلقّح عادة خارجيًّا إلى إنتاج أعداد كبيرة من أفراد ضعيفي التكيّف؛ لأنه يقرب الأليلات المتنحية الضارة من بعضها، ولكن يمكن أن يكون هذا الانسجام إيجابيًّا جدًا في بيئات محددة. في هذه البيئات، قد يكون من الإيجابي أن يستمر النبات في التّكاثر الذاتي بشكل متواصل.

شجعت إستراتيجيات تطورية عدة التّلقيح الخارجيّ

التّلقيح الخارجيّ، كما ذكرنا وركزنا عليه، مهم جدًا للتكيّف والتّطوّر في كلّ المخلوقات حقيقة النّوى، مع وجود استثناءات قليلة. غالبًا، تحتوي الأزهار على كلّ من الأسدية والمدقات، التي تزيد من احتمال التّلقيح الذاتي. إحدى الإستراتيجيات التي تشجع التّلقيح الخارجي، لذلك، هي فصل الأسدية عن المدقات. وتتضمن إستراتيجية أُخرى عدم التوافق الذاتي التي تمنع التّلقيح الذاتي.

فصل التراكيب الذكرية عن التراكيب الأنثوية في المكان والزمان

ربما توجد في كثير من الأنواع –مثلًا، الصفصاف وبعض أشجار التوت – أزهار بأسدية وأزهار بمدقات على نباتين منفصلين. مثل هذه النّباتات، التي تنتج فقط حبوب لقاح أو بويضات، تدعى **ثنائية المسكن Dioecious**. من الواضح أن هذه النّباتات لا تقوم بالتلقيح الذاتي، ويجب أن تعتمد بشكل حصري على التّلقيح الخارجي. في أنـواع أُخرى من النّباتات، مثل البلّوط، والخوخ، والذّرة، واليقطين يمكن أن تتكون كلّ من الأزهار الذكرية والأنثوية المنفصلة على النبات نفسه. مثل هذه النّباتات تُدعى **أحاديةَ المسكن Monoecious** (انظر الشكل 42-25).

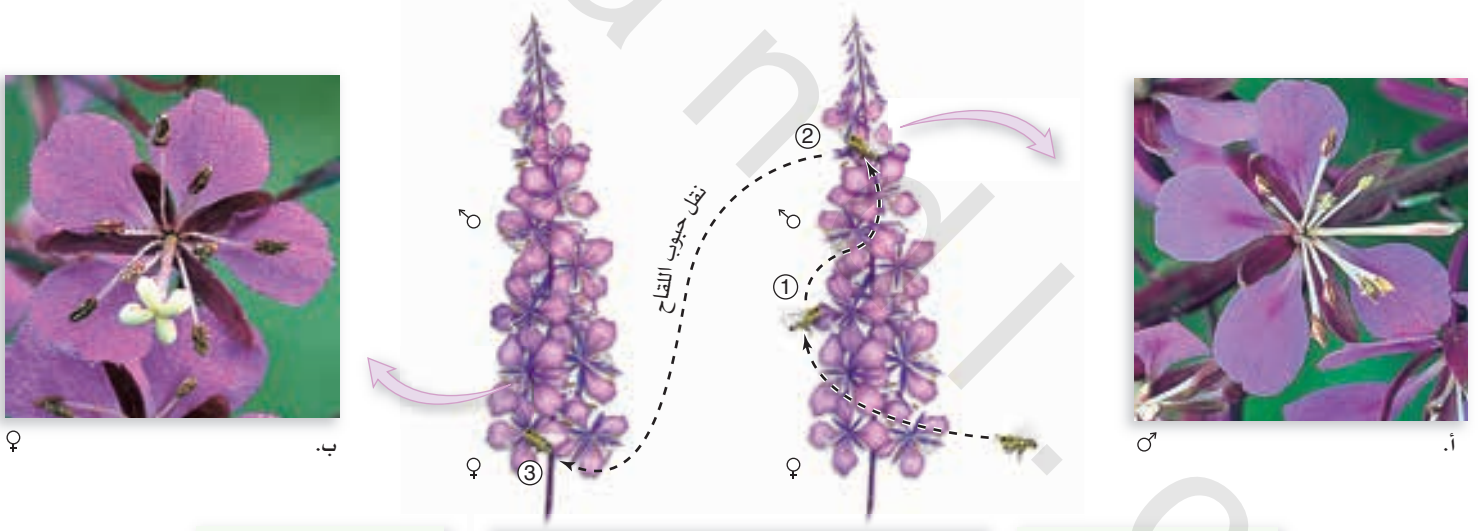
في النّباتات أحادية المسكن، يشجع انفصال الأزهار الذّكرية والأنثوية، التي يمكن أن تتفتح في وقتين مختلفين، على احتمال التّلقيح الخارجي بشكل كبير.

حتى لو كانت كلّ من الأسدية والمدقات الناضجة، وكما هي الحالة عادةً، موجودة في زهرة واحدة تابعة لنبات معين، فربما تصل هذه الأعضاء للنضج في زمانين مختلفين. تُدعى النّباتات التي يحدث فيها هذا **ثنائيةَ التّزاوج Dichogamous**. إن نضجت الأسدية أولًا، مطلقةً حبوب اللقاح قبل أن تصبح المياسم جاهزة لاستقبال حبوب اللقاح، فإنّ الزّهرة تصبح ذكرية بشكل نشط في هذا الوقت. وعندما تنتهي الأسدية من إطلاق حبوب اللقاح، ربما تصبح المياسم جاهزة، وعندها تصبح الزّهرة أنثوية بشكل أساسي (الشكلان 42-26 و 42-27). إن هذا الفصل في الزمن له التأثير نفسه، كما لو كانت الأفراد ثنائية المسكن؛ بهذا يزداد معدل التّلقيح الخارجي بشكل كبير.

بُنيت كثير من الأزهـار، بحيث لا تتلامس الأسدية والمياسم مع بعضها. بهذا الترتيب، يصبح الميل الطبيعي لحبوب اللقاح هو الانتقال إلى مياسم أزهار أُخرى، لا إلى مياسم الزّهرة نفسها، وهذا يشجع على التّلقيح الخارجي.

عدم التّوافق الذّاتيّ

حتى عندما تنضج مياسم وأسدية زهرة لنبات معين في الوقت نفسه، فإنّ **عدم التوافق الذاتي Self-incompatibility** الوراثي، الذي ينتشر بكثرة بين النّباتات المزهرة، يزيد من التّلقيح الخارجي. ينشأ عدم التوافق الذاتي عندما تُميز حبوب اللقاح والميسم كلٌّ منهما الآخر على أنهما مرتبطان وراثيًّا، ويتوقف بذلك نموّ أنبوب اللقاح (الشكل 42-28).



1. يبدأ النّحل من الأسفل، فتصادف الأزهـار الأنثوية الأقدم.

2. يتحرك النّحل إلـى أعلى الساق، فيصادف الأزهـار الذكرية الأحدث المحتوية على حبوب اللقاح، حالما ينتهي من الأزهار التي يزورها، يطير نحو ساق جديدة.

3. يبدأ النّحل من الأسفل، جالبًا حبـوب اللقاح إلـى الأزهار الأنثوية الأقدم.

الشكل 42-27

ثنائية التزاوج، كما هي موضحة في أزهار عشبة النار ***Epilobium angustifolium***. منذ عام 1790، كان هذا النبات، الذي يتزاوج خارجيًّا، من أوائل النّباتات التي تمتلك طريقة معروفة للتلقيح. أولًا، تُطلق المتوك حبوب اللقاح، ثم يستطيل القلم فوق الأسدية، في حين تنطوي الأربعة فصوص للميسم، فتصبح مستقبلة. بعد ذلك، تصبح الأزهار أنثوية بعد يومين. تتفتح الأزهار بشكل تدريجي فوق الساق، بحيث تُزار السفلى أولًا، مشجعةً التزاوج الخارجي. وبينما هي تعمل في أعلى الساق، يصادف النّحل إطلاق حبوب اللقاح، إذ يزهر الطور الذكري، ويصبح مغطى بحبوب اللقاح التي تحملها النحلة بعد ذلك للأزهار السفلى، أي الأزهار الأنثوية التابعة لنبات آخر. تظهر هنا أزهار في طور (أ) الذكورة (ب) الأنوثة.

يتحكم في عدم التوافق الذاتي الموقع S. يُنظِّم الكثير من الأليلات التي تحتل الموقع S الاستجابات بين حبوب اللقاح والميسم. لقد ميّز الباحثون نوعين من عدم التوافق الذاتي: الأول، عدم التوافق الذاتي للنبات الجاميتي الذي يعتمد على الجين S الأحادي الموقع لحبوب اللقاح وعلى الجين S ثنائي الموقع للميسم. إن توافق أي من الأليلات S في الميسم مع الأليل S لحبوب اللقاح، يسبب توقف تكوين أنبوب اللقاح قبل أن يصل إلى الكيس الجنيني. تمتلك أزهار البتونيا عدم توافق ذاتي للنبات الجاميتي.

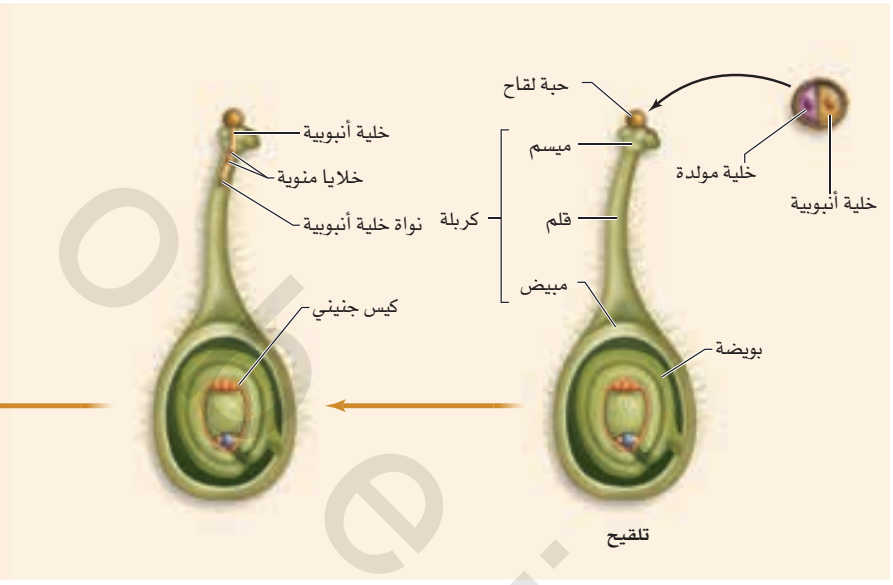
والثاني، عدم التوافق الذاتي للنبات البوغي، كما يحدث في البروكلي. فيه، كلا الأليلين S للأب الذي يُنتج حبوب اللقاح، وليس فقط الأليل S لحبوب اللقاح نفسها، مهم. يسببُ توافقُ أليلات الميسم مع أي من أليلات الأب الذي ينتج حبوب اللقاح عدمَ نموِّ حبوب اللقاح أحادية العدد الكروموسومي.

لقد تم تَعلم الكثير عن الأسس الجزيئية والكيميائية الحيوية لآليات التّعرّف ومسارات تحويل الإشارة التي توقف النّموّ الناجح لأنبوب اللقاح. ربما تكون آليات تمييز حبوب اللقاح قد نشأت في سلف مشترك من معراة البذور. تتفق الأحافير ذات أنابيب اللقاح من العصر الكاربوني مع فرضية أنها تمتلك أنظمة تعرف على حبوب اللقاح متطورة جدًا.

تتعرض مغطاة البذور لإخصاب مزدوج

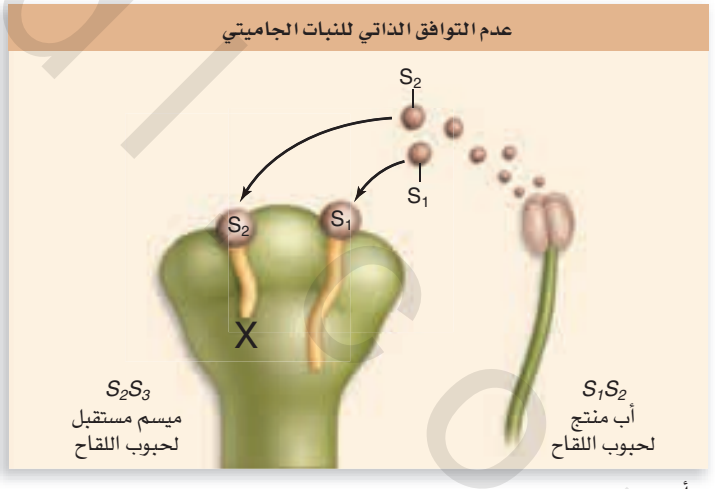
إن الإخصابَ في مغطاة البذور معقدٌ، وهو عملية غير عادية نوعًا ما، يتم فيها استخدام خليتين منويتين في عملية فريدة تدعى **الإخصاب المزدوج Double fertilization**. يؤدي الإخصاب المزدوج إلى تطورين مهمين، هما: (1) إخصاب البيضة (2) تكوين مادة غذائية تدعى **الأندوسبيرم Endosperm** التي تغذي الجنين.

عندما يتم نشر حبوب اللقاح عن طريق الرياح، أو عن طريق الحيوانات، أو عن طريق التّلقيح الذاتي، فإنها تلتصق بالمادة اللاصقة السّكّرية التي تغطي الميسم، وتبدأ في النمو مكونة **أنبوب لقاح Pollen tube** يخترق القلم (الشكل 42-29). ينمو

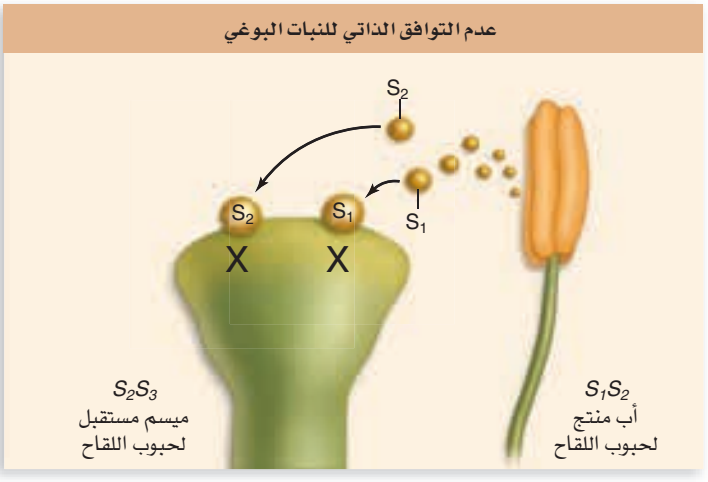


الشكل 42-29

تكوين أنبوب اللقاح والإخصاب المزدوج. عندما تهبط حبوب اللقاح على ميسم زهرة ما، تنمو خلية أنبوب اللقاح نحو كيس الجنين مكونة أنبوب اللقاح. بينما ينمو أنبوب اللقاح، تنقسم الخلية المولدة لتكوين خليتين منويتين. عندما يصل أنبوب اللقاح الكيس الجنيني، يدخل إحدى الخليتين المساعدتين، ويطلق الخلايا المنوية. في عملية تُدعى الإخصاب المزدوج، تلتحم نواة خلية منوية مع خلية البيضة لتكوين زيجوت ثنائي العدد الكروموسومي ($2n$)، وتلتحم نواة خلية منوية أُخرى مع النواتين القطبيتين لإعطاء نواة الإندوسبيرم ثلاثية العدد الكروموسومي ($3n$).



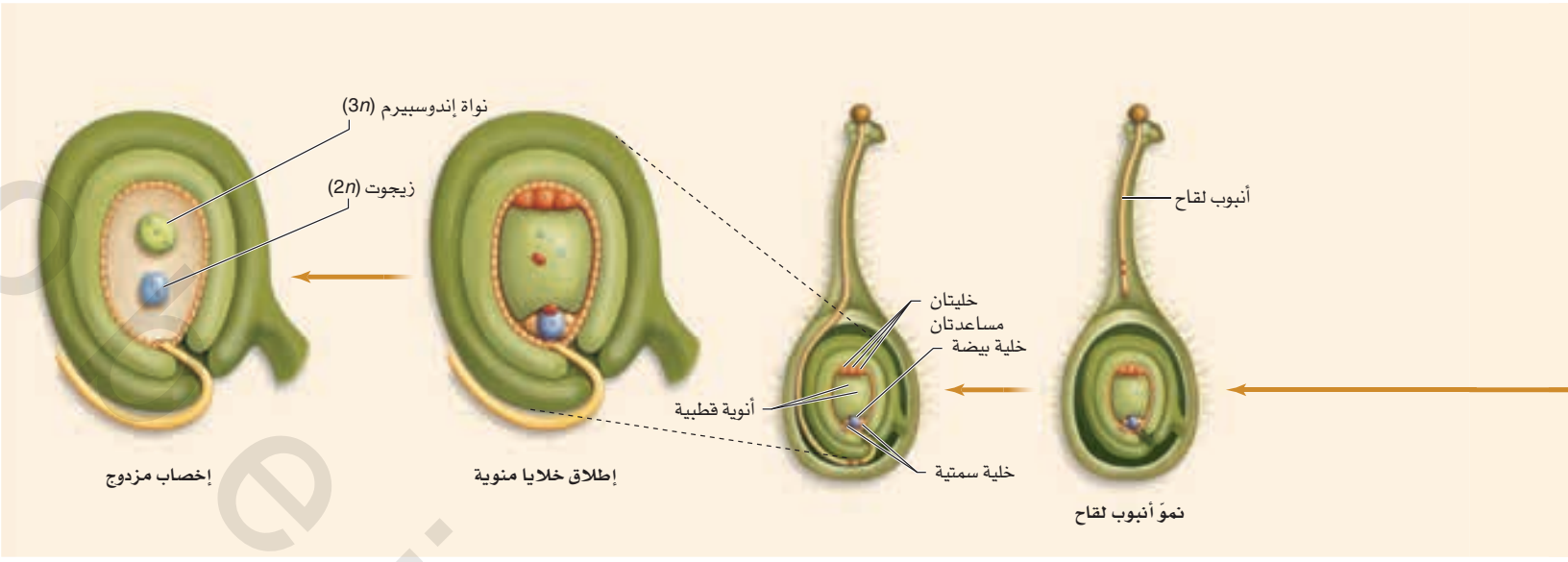
أ.



ب.

الشكل 42-28

يمكن التحكم في التلقيح الذاتي وراثيًا، لذا يمكن تعطيله. أ. يتحدد عدم التوافق الذاتي للنبات الجاميتي عن طريق الطراز الجيني لحبوب اللقاح أحادية العدد الكروموسومي. ب. يُميز عدم التوافق الذاتي للنبات البوغي الطراز الجيني لأب حبوب اللقاح ثنائي العدد الكروموسومي/ وليس فقط الطراز الجيني لحبوب اللقاح. تحتوي حبوب اللقاح على بروتينات ينتجها الأب S_1S_2. في الحالتين، يعتمد التمييز على الموقع S، الذي له أليلات عدة. تشير الأرقام الصغيرة إلى الطراز الجيني للأليل S. في عدم التوافق الذاتي للنبات الجاميتي، يأتي المنع بعد نموّ أنبوب اللقاح. في عدم التوافق الذاتي للنبات البوغي، يفشل أنبوب اللقاح في النمو.



أنبوب اللقاح، الذي تغذيه مادة سكّرية، حتى يصل إلى البيضة في المبيض. في الوقت نفسه، تنقسم الخلية المولّدة داخل خلية أنبوب حبة اللقاح لتكوين خليتين منويتين.

يصل أنبوب اللقاح في النهاية إلى كيس الجنين في البويضة. عند الدخول إلى كيس الجنين، تضمحل إحدى الأنوية المجاورة لخلية البيضة، ويدخل أنبوبُ اللقاح الخليةَ. ينفجر طرف أنبوب اللقاح مطلقًا الخليتين المنويتين. تخصِّب إحدى الخليتين المنويتين خليةَ البيضة، مكونةً الزيجوت. تلتحم الخلية المنوية الأُخرى مع النواتين القطبيتين الموجودتين في مركز كيس الجنين، مكونةً نواة إندوسبيرم بدائية ثلاثية العدد الكروموسومي ($3n$). تنمو نواة الإندوسبيرم البدائية في النهاية لإعطاء الإندوسبيرم.

عند انتهاء الإخصاب، ينمو الجنين حالما تبدأ خلاياه في الانقسام لعدد من المرات. في الوقت نفسه، تحيط أنسجةٌ واقيةٌ الجنينَ، فتتكون البذرة. تُحاط البذرة بدورها بتركيب آخر يُدعى الثمرة. نشأت هذه التراكيب النموذجية الخاصة بمغطاة البذور استجابة للحاجة إلى بذور لكي يتم نشرها لمسافات طويلة للتأكيد على التّنوّع الوراثيّ.

أسهمت الأزهار بقدرتها على جذب الملقحات في النجاح التّطوريّ لمغطاة البذور. وفي حين يُعَدُّ التّلقيحُ بالرياح والتّلقيحُ الذاتي إيجابيًّا في بعض الظروف، فإنّ التّلقيح الخارجي يشجّع التّنوّع الوراثيّ، وهو المادة الخام للتطور. يُنتج الإخصاب المزدوج زيجوتًا ثنائي العدد الكروموسومي ونسيجًا غذائيًّا ثلاثي العدد الكروموسومي، يُدعى الإندوسبيرم.

5-42 التّكاثر اللّاجنسيّ

يقلّل التّلقيحُ الذاتيُّ التّنوّعَ الوراثيَّ، لكن التزاوج اللاجنسي يؤدي إلى إنتاج أفراد متماثلين وراثيًّا؛ لأن الانقسام المتساوي هو الانقسام الوحيد الذي يحدث. في غياب الانقسام المنصف، تبقى الأفراد ذات التكيف العالي لبيئة ثابتة نوعًا ما للسبب نفسه الذي يُفضل به التّلقيح الذاتي. وسيقلّل تغيّرُ الظروف بشكل مأساوي التّنوّعَ الوراثيَّ الذي يعمل عليه الانتخاب الطبيعي، وبهذا قد يصبح بقاء الأنواع أقل احتمالًا.

يُستعمل التّكاثر اللاجنسي في الزراعة والبستنة لتكثير نبات معين مُفضل له صفات يمكن لها أن تتغير في أثناء التّكاثر الجنسي، أو حتى عن طريق التّلقيح الذاتي. تُكثّر معظم الورد والبطاطا، مثلًا، خضريًّا (لاجنسيًّا).

يَتَضَمَّنُ التّكاثرُ اللاإخصابي تطوّرَ أجنّة ثنائية العدد الكروموسوميّ

في نباتات معينة، تشمل بعض الحمضيات، وحشائش محددة (مثل عش كنتاكي الأزرق) والهندباء البرية، يمكن إنتاج الأجنة التي في البذور لاجنسيًّا من النبات الأب. هذا النوع من التّكاثر اللاجنسي يُعرف بالتكاثر **اللاإخصابي Apomixis**. تعطي البذور المنتَجة بهذه الطريقة أفرادًا هي نسخة طبق الأصل عن الآباء من الناحية الوراثية.

وعلى الرّغم من أن هذه النّباتات تتكاثر عن طريق استنساخ الخلايا ثنائية العدد الكروموسومي في البويضة، فإنها أيضًا تكتسب إيجابية انتشار البذور، وهو تكيف

مرتبط عادة بالتكاثر الجنسي. إن التّكاثر اللاجنسي شائع أكثر في الظروف القاسية أو البيئات ذات الحد الأدنى، حيث هناك فرصة ضئيلة للتنوع. فمثلًا، توجد نسبة كبيرة من النّباتات اللاجنسية في القطبين أكثر من المناطق المعتدلة.

في التّكاثر الخضري، تنشأ نباتات جديدة من أنسجة لا تكاثرية

في شكل شائع من التّكاثر اللاجنسي يُدعى **التّكاثرَ الخضريَّ Vegetative reproduction**، تستنسخ أفراد نباتية جديدة ببساطة من أجزاء نبات بالغ (الشكل 42-30). إن أشكال التّكاثر الخضري في النّباتات متنوعة ومتعددة.

السيقان الجارية Runners أو **السيقان الهوائية Stolons**. تتكاثر بعض النّباتات عن طريق السيقان الجارية (تسمى أيضًا السيقان الهوائية) وهي سيقان طويلة، نحيلة يمكن أن تنمو على سطح التربة. في نبات الفراولة مثلًا، تتكون الأوراق، والأزهار، والجذور على عقد الساق الهوائية، بحيث يكون بين كلّ عقدتين عقدة فارغة. وراء كلّ عقدة ثانية تمامًا، يلتف طرف كلّ ساق هوائية للأعلى، ويصبح سميكًا. هذا الجزء السميك ينتج أولًا جذورًا عرضية، ومن ثم مجموعة خضرية جديدة تكمل الساق الجارية.

الرايزومات Rhizomes. سيقان أفقية تحت التربة، وهي تراكيب تكاثرية مهمة، بالتحديد في الحشائش والبردي. تغزو الرايزومات أماكن قريبة من النبات الأب، ويمكن للعقدة الواحدة أن تعطي مجموعًا خضريًّا مزهرًا. تنشأ الخاصية الضارة لكثير من الأعشاب من نمط النّموّ هذا، وتتكاثر كثير من نباتات الحديقة، مثل السّوسن، عن طريق الرايزومات بشكل كامل تقريبًا. الكورمات والأبصال هي سيقان عمودية تحت الأرض. الدرنات أيضًا سيقان متخصصة للتخزين والتّكاثر. تُعَدُّ الدرنات جزء التخزين الطرفي للرايزومات. ويتم تكاثر البطاطا (النوع *Solanum*) اصطناعيًّا عن طريق قِطع الدرنات، كلّ قطعة من هذه القطع "بعين" واحدة أو أكثر. تعطي "العيون" أو "قطع بذور" البطاطا نباتًا جديدًا.

الجذيرات (الممصات) Suckers. جذور بعض النّباتات مثل الكرز، والتّفاح، والعُلّيق، والتّوت الأسود، تنتج جذيرات (ممصات) أو طلائع تعطي نباتاتٍ جديدة. أنواع تجارية من الموز لا تنتج بذورًا، ويتم تكثيرها عن طريق جذيرات تنشأ من براعم على سيقان تحت الأرض. عندما ينكسر جذر الهندباء، كما هو الحال عند محاولة سحبه من الأرض، كلّ قطعة من الجذر سوف تعطي نباتًا جديدًا.

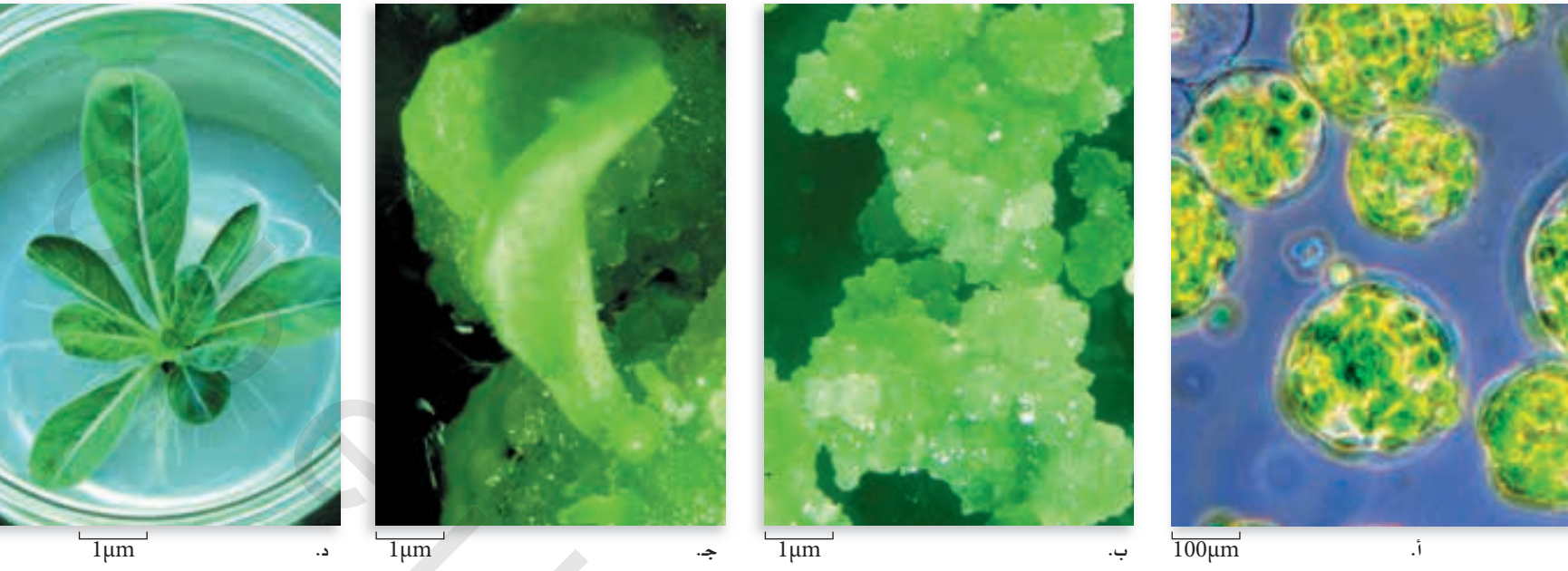
نبتات صغيرة عرضية Adventitious plantlet. في القليل من أنواع النّباتات، يمكن للأوراق التّكاثر. مثال واحد هو نبات المنزل *Kalanchoe daigremontiana* (راجع الشكل 42-30)، وهو مشهور عند كثير من الناس تحت اسم "نبات الأمومة" أو "أم الآلاف". تعود الأسماء الشائعة لهذا النبات لأن النسيج المرستيمي موجود في أثلام على طول الأوراق. يعطي هذا النسيج الكثير من النّباتات الصغيرة. ويتم تكثير نبات الأمومة عادة عن طريق هذه النّباتات الصغيرة، التي تسقط على التربة، وتعطي جذورًا عند نضجها.

يمكن استنسال نباتات من خلايا معزولة في المختبر

يمكن استنساخ نباتات كاملة عن طريق إعادة توليد خلايا نباتية أو أنسجة في وسط غذائي محتوٍ على هرمونات النّموّ. هذا هو شكل آخر من التّكاثر اللاجنسي. يمكن لورقة مزروعة، أو ساق، أو جذر مزروع أن يدخل في عملية تكوين الأعضاء في الوسط الغذائي، وتكوين جذور ومجاميع خضرية. في بعض الأحيان، يمكن لخلايا

الشكل 42-30

التّكاثر الخضري. تنشأ نباتات صغيرة من أثلام على طول الأوراق لنبات المنزل *Kalanchoe daigremontiana*. النّباتات الصغيرة يمكنها أن تسقط، وتنمو إلى نباتات جديدة، وهي طريقة غير مألوفة من التّكاثر الخضري.



الشكل 42-31

تجديد البروتوبلاست. الخطوات المختلفة لاستعادة نبات كامل من بروتوبلاست نباتي لنبات زهرة الربيع المسائية. **أ.** بروتوبلاست نباتي مفصول. **ب.** إعادة توليد الجدار الخلوي وبدء عملية الانقسام الخلوي. **جـ.** إنتاج أجنة خلايا جسمية من ندبة. **د.** استعادة نبتة صغيرة من جنين الخلية الجسمية في المزرعة. بعد ذلك، يمكن تجذير النبات في التربة.

فردية أن تعطي نباتًا كاملًا في الوسط الغذائي.

يمكن أن تعزل الخلايا الفردية من أنسجة عن طريق أنزيمات تعمل على تكسير الجدران الخلوية، تاركة خلفها البروتوبلاست، وهو خلية نباتية محاطة بغشاء بلازمي فقط. تملك الخلايا النباتية مرونة تطورية أكبر من معظم خلايا الحيوانات الفقرية، وكثير من أنواع الخلايا، ولكن ليس كلها. في النّباتات، تحتفظ بالقدرة على توليد أعضاء، أو توليد مخلوق كامل في إناء الزراعة (الوسط الغذائي). خذ في الحسبان العدد المحدود للخلايا الجذعية البالغة في الفقريات، والتحديات المرتبطة بالاستنساخ التي ناقشناها في الفصل الـ (19).

عندما تتمّ زراعة خلايا نباتية منفردة، يعاد توليد الجدار. يتبع ذلك الانقسام الخلوي لتكوين الندبة *Callu*، وهي كتلة خلايا غير متمايزة (الشكل 42-31). عند تكوين الندبة، يمكن إنتاج نبات كامل في الوسط الغذائي. يمكن أن يمر تطور النبات الكامل من خلال المراحل الجنينية، أو يمكن أن يبدأ بتكوين المجموع الخضري أو الجذر.

لزراعة الأنسجة كثير من التطبيقات الزراعية، وتطبيقات في البستنة أيضًا. يمكن تكثير نباتات العليق وقصب السكر الخاليين من الفيروسات عن طريق النسيج المرستيمي، الذي يكون غالبًا خاليًا من الفيروسات، حتى في النّباتات المصابة. وكما في الأشكال الأُخرى من التّكاثر اللاجنسي، يمكن تكثير نباتات متطابقة وراثيًّا هنا.

تَستنسخ النّباتات التي تتكاثر لاجنسيًّا أفرادًا جديدة من أجزاء من الجذر، أو الساق، أو الأوراق، أو البويضة المأخوذة من الفرد البالغ. تكون الأجيال التي تنتج لاجنسيًّا مطابقة وراثيًّا للأب.

6-42 فترات حياة النبات

تعيش النّباتات فترات زمنية متفاوتة عند استقرارها بناء على النوع. قد ترتبط أو قد لا ترتبط فترة الحياة مع إستراتيجية النبات التكاثرية. تعيش النّباتات الخشبية، التي تمتلك نموًا ثانويًّا مكثفًا، دائمًا تقريبًا، فترة زمنية أطول من النّباتات العشبية التي تمتلك أو لا تمتلك نموًّا ثانويًّا. يمكن أن يعيش نبات الصنوبر ذو المخروط الصلب، مثلًا، أكثر من 4000 عام.

ترسل بعض النّباتات العشبية سيقانًا جديدة فوق سطح الأرض كلّ عام، مكونة أياها من تراكيب خشبية تحت الأرض. نباتات أُخرى تنبت، وتنمو، وتزهر مرة واحدة قبل أن تموت. النّباتات الأقصر عمرًا، نادرًا ما تكون خشبية جدًا بسبب عدم وجود وقت كافٍ لتراكم الأنسجة الثانوية. وبناء على طول دورات حياتها، قد تكون النّباتات العشبية حولية، أو ثنائية الحول، أو مُعَمِّرَة، في حين تكون النّباتات الخشبية بشكل عام مُعَمِّرَة (الشكل 42-32).

يكون تحديد فترة الحياة أصعب للمخلوقات المتكاثرة بالاستنساخ. تكوّن أشجار الحَوْر *Populus tremuloides* سلالاتٍ ضخمةً من جراء التّكاثر اللاجنسي لجذورها. وبشكل عام، يمكن أن تشكل سلالات الحَوْر "المخلوق" الأكبر على الأرض. ربما تغطي النّباتات الأُخرى التي تتكاثر لاجنسيًّا مناطق أقل، ولكنها تعيش آلاف السنوات. تم التّعرّف إلى عمر شجيرات الكريوسوت *Larrea tridentata* الموجودة في صحراء موجافي، فوجد أنه قد يصل إلى 1200 عام!

تعيش النّباتات المعمّرة سنوات عدة

تستمر النّباتات المعمّرة Perennial plants في النمو عامًا بعد آخر، وقد تكون عشبية (مثل كثير من الأزهار البرية في البراري، والأراضي الرطبة والأراضي الخشبية)، أو خشبية (مثل الأشجار والشجيرات). أغلبيةُ أنواعِ النّباتاتِ الوعائيةِ مُعَمِّرةٌ. وبشكل عام، يمكن للنباتات المعمّرة أنْ تزهر، وتنتج بذورًا وثمرة لعدد غير محدد من فصول النّموّ.

نادرًا ما تمتلك المعمرات العشبية أي نموّ ثانوي في سيقانها؛ وتموت السيقان كلّ عام بعد فترة من النّموّ السريع نسبيًّا وتراكم الغذاء. يخزن الطعام بوصفه مادة في جذور النّباتات أو في سيقان تحت الأرض، التي تصبح كبيرة بشكل واضح مقارنة مع نظيراتها فوق سطح الأرض.

تزهر الأشجار والشجيرات بشكل متكرر، ولكن هناك حالات شاذة. يعيش نبات البامبو فصولًا عدة بوصفه نباتًا لا تكاثريًّا. ولكنه يهرم ويموت بعد الإزهار. الشيء نفسه ينطبق على الأقل على نوع واحد من الشجر الاستوائي (*Tachigali versicolor*)، الذي يصل إلى ارتفاعات شاهقة قبل أن يزهر، ويهرم. وعند الأخذ في الحسبان الطاقة الهائلة التي تُصْرَف على نموّ الشجرة، فإنّ آلية التّكاثر لهذا النبات مثيرة جدًا للاستغراب.

الأشجار والشجيرات ربما تكون متساقطة الأوراق *Deciduous*، إذ قد تتساقط الأوراق جميعها مرة واحدة في وقت معين من السنة، ويبقى النبات عاريًا فترة، أو دائم الخضرة *Evergreen*، حيث تتساقط الأوراق على طول العام، ولا تظهر النّباتات عارية بشكل كامل أبدًا. في المناطق المعتدلة الشمالية، تعدّ المخروطيات من النّباتات دائمة الخضرة المشهورة، ولكن في المناطق الاستوائية وشبه الاستوائية معظم مغطاة البذور دائمة الخضرة، ما عدا عند وجود جفاف فصلي شديد. في هذه المناطق، يفقد كثير من مغطاة البذور متساقطة الأوراق، أوراقها خلال الجفاف لتحافظ على الماء.

تنمو النّباتات الحولية، وتتكاثر، وتموت في سنة واحدة

تنمو **النّباتات الحولية Annual plants**، وتزهر، وتكوّن بذورًا خلال فصل نموّ واحدٍ، وتموت عند انتهاء العملية. كثير من نباتات المحاصيل حولية، مثل الذّرة، والْقمح، ونبات الصّويا. بشكل عام تنمو النّباتات الحولية بسرعة تحت الظروف المناسبة وبشكل يتناسب مع وجود الماء أو الغذاء. تكوّنُ الأنسجةُ المرستيمية الجانبية لبعض النّباتات الحولية، مثل دوار الشمس والرجيد الضخم، بعضَ الأنسجة الثانوية للدعم، إلا أن معظم النّباتات الحولية عشبية بشكل كامل.

تموت النّباتات الحولية بعد إزهارها مرة واحدة؛ وتستعمل الأزهار أو الأجنة المتكونة إشارات هرمونية لإعادة توزيع المواد الغذائية. لذا، فإنّ النبات الأب يموت جوعًا حقًّا. يمكن توضيح هذا بمقارنة جماعة من نباتات الفاصولياء التي تم التقاط حباتها بشكل مستمر مع جماعة بقيت حبات الفاصولياء على النبات. تستمر جماعة النبات التي انتزعت عنها حبات الفاصولياء في النمو، وتنتج فاصولياء أطول من تلك التي لم تنزع عنها حبات الفاصولياء. تُدعى العمليةُ التي تؤدي إلى موت النبات **الْهَرَمَ Senescence**.

تتبع النّباتات ثنائية الحول دورة حياة مدتها سنتان

النّباتات ثنائية الحول Biennual plants، هي أقل شيوعًا من النّباتات الحولية، وتمتلك دورات حياة مدتها سنتان لتكتمل. خلال السنة الأولى، تُخَزِّنُ النّباتات ذات الحولين نواتج البناء الضوئي في أعضاء خزن تحت الأرض. خلال السنة الثانية من النّموّ، تتكون سيقان مزهرة باستخدام الطاقة المخزّنة في أجزاء تحت الأرض من النبات. نباتات محاصيل معينة، مثل الجزر، والملفوف، واللفت، هي نباتات ثنائية الحول، ولكن هذه النّباتات تُحصد في العادة للطعام خلال السنة الأولى، قبل أن تزهر، فهي تزرع من أجل أوراقها أو جذورها، وليس من أجل ثمارها أو بذورها.

تشمل ثنائية الحول البرية أزهار الربيع المسائية، وخمار الملكة آن *Daucus carota*، وآذان الدب *Verbascum thapsis*. وفي الحقيقة، تبلغ الكثير من النّباتات ثنائية الحول ثلاث سنوات أو أكثر من العمر، ومن ثَمَّ تُزهر، لكن النّباتات ثنائية الحول جميعها تزهر مرة واحدة فقط قبل أن تموت.

تملك النّباتات إستراتيجات عدة للتعامل مع متطلبات الطاقة الشديدة للتكاثر. تزهر النّباتات المعمرة بشكل متكرر، وتعيش سنوات عدة. تكمل النّباتات الحولية دورة نموها كاملة خلال سنة واحدة. في حين تزهر النّباتات ذات الحولين مرة واحدة، عادة بعد فصلين من النّموّ.

أ.

ب.

الشكل 42-32

النّباتات الحَولِيّة والْمُعَمِّرَة. تعيش النّباتات فترات عمرية مختلفة. أ. النّباتات الحولية الصحراوية تُكمل دورة حياتها الكاملة في أسابيع عدة، مزهرة مرة واحدة. ب. بعض الأشجار، مثل شجرة الخشب الأحمر العملاقة (*Sequoiadendron giganteum*)، التي توجد في أخاديد مبعثرة على طول المنحدرات الغربية لسيرا نيفادا في كاليفورنيا، تعيش 2000 سنة أو أكثر، وتزهر سنة بعد أُخرى.

42-1 التكوين الجنيني التكاثري (الشكل 42-1)

تدخل النّباتات في مراحل تكوين جنينية تؤدي إلى النضج التكاثري عن طريق إضافة تراكيب إلى تراكيب موجودة داخل النسيج المرستيمي.

- تتميز دورات حياة النبات بتبادل الأجيال، حيث يعطي النباتُ البوغي ثنائي العدد الكروموسومي النباتَ الجاميتي أحادي العدد الكروموسومي.
- قبل أن يحدث تكوين الزّهرة، يجب أن تمر النّباتات في تحوّل المرحلة لتحضير النبات للاستجابة للإشارات الخارجية والداخلية.
- حالما تنضج النّباتات، تتكون الأزهار بمجموعة من العوامل، هي: الضّوء، ودرجة الحرارة، وإشارات محفزة ومثبطة.

42-2 إنتاج الأزهار

يمكن أن يتطلب إنتاج الأزهار واحدًا أو أكثر من أربعة مسارات مُتَحَكَّمٌ فيها وراثيًّا، هي: المسار المعتمد على الضّوء، والمسار المعتمد على درجة الحرارة، ومسار الجبريلين، والمسار الذاتي.

- المسار المعتمد على الضّوء، أو على طول تناوب الضوء والظلام، حساس لكمية الظلمة التي يحصل عليها النبات كلّ 24 ساعة.
- يمكن أن يُنظم الإزهار باتزان بين إشارات محفزة للإزهار، وإشارات مثبطة للإزهار بغض النظر عن المسار.
- يتطلب المسار المعتمد على درجة الحرارة فترة تبريد قبل الإزهار.
- يحتاج المسار المعتمد على الجبريلين إلى زيادة في هذا الهرمون لكي يحدث الإزهار.
- المسار الذاتي خاص بالنباتات ذات اليوم المعتدل، ويعتمد على التغذية، ولا يعتمد على التلميحات (الإشارات أو الأدلة) البيئية. "تُعدّ" هذه النّباتات العُقَد و"تتذكر" مواقع العقد عن طريق اتزان بين إشارات محفزة للإزهار، وإشارات مثبطة للإزهار.
- تجعل مسارات الإزهار الأربعة المرستيم البالغ ليصبح مرستيمًا زهريًّا عن طريق تنشيط جينات هوية المرستيم الزهري.
- تُنَشِّط جيناتُ هوية المرستيم الزهري جينات هوية الأعضاء الزّهريّة مستعملةً نموذج الجينات **A B C D E** (الشكل 42-11).

42-3 تركيب الأزهار وتطوّرها (الأشكال 42-14، 42-18)

تحوي الأزهار على جيل النبات الجاميتي أحادي العدد الكروموسومي، وتعمل على زيادة فرص التقاء الجاميتات الذكرية والأنثوية من نباتات مختلفة في العادة.

- يُعتقد أن الأعضاء الزّهريّة قد نشأت من الأوراق.
- تمتلك الأزهار الكاملة أربعة محيطات زهرية، هي: الكأس، والتويج، والطلع، والمتاع، في حين تفتقد الأزهار غير الكاملة محيطًا زهريًّا واحدًا أو أكثر.
- يرتبط تحوير أو فقدان جزء زهري في الأغلب بآليات التّلقيح.
- قد تمتلك مغطاة البذور تماثلًا شعاعيًّا أو تماثلًا ثنائيًّا جانبيًّا.
- حبوب اللقاح هي النّباتات الجاميتية الذكرية، أو النّباتات الجاميتية الصغيرة.
  - تتكون حبوب اللقاح في المتك عن طريق الانقسام المنصف.
  - تنقسم الأبواغ الدقيقة لاحقًا عن طريق الانقسام المتساوي لتكون أربع حبوب لقاح، تتعرض للمزيد من الانقسامات المتساوية.
  - تتكون كلّ حبة لقاح من خلية مولدة تنقسم لإعطاء خليتين منويتين، وخلية بها نواة أنبوب اللقاح.
  - تمتلك حبوب اللقاح شقوقًا أو ثقوبًا يبرز منها أنبوب اللقاح.
- النبات الجاميتي الأنثوي أو النبات الجاميتي الكبير هو الكيس الجنيني.
  - تتطور البيوض في البويضات من خلايا أم بوغية كبيرة.
  - تتعرض الخلايا الأم البوغية الكبيرة للانقسام المنصف لتكوين أربعة أبواغ كبيرة أحادية العدد الكروموسومي. عادة، تضمحل ثلاثة من هذه الأبواغ الكبيرة.
  - يتعرض البوغ الكبير المتبقي إلى ثلاثة انقسامات متساوية لإعطاء ثماني أنوية محاطة بكيس جنين مكون من سبع خلايا.
  - تصبح إحدى الخلايا البيضة، وتكون مطوقة بخليتين أحاديتي العدد الكروموسومي تدعيان الخلايا المساعدة.
  - توجد ثلاث خلايا سمتية أحادية العدد الكروموسومي مقابل البيضة.
  - تشكل نواتان قطبيتان موجودتان في إحدى الخلايا السبع في النهاية الإندوسيرم بعد الإخصاب.

42-4 التّلقيح والإخصاب (الشكل 42-29)

التّلقيحُ عمليةٌ يتم فيها التقاء حبوب اللقاح مع ميسم الزّهرة.

- تتلقح الأزهار عن طريق الرياح، أو الحيوانات، أو داخل الزّهرة نفسها.
- يحدث التّلقيح الذاتي عندما تسقط حبوب لقاح من متك على ميسم الزّهرة نفسها.
- يحدث التّلقيح الخلطي، أو التزاوج الخارجي، عندما تسقط حبوب لقاح من زهرة ما على ميسم زهرة نبات آخر.
- تطورت المُلَقِّحات الحيوانية والأزهار بشكل متزامن، ما أدى إلى علاقات متخصصة.
- تمتلك الكثير من النّباتات التي تلقحها الرياح أزهارًا تحتوي أسدية وكرابل على نباتات منفصلة، أو تكون منفصلة فيزيائيًّا على النبات الواحد.
- يُعَدُّ التّلقيح الذاتي إيجابيًّا في البيئات المستقرة، خاصة حيث تكون الملقحات نادرة؛ لأن هذه النّباتات لا تصرف طاقة في جذب الملقحات، وأنسالها أكثر تشابهًا، وربما أفضل تكيفًا مع البيئة.
- يُحابى التّلقيح الخلطي في النّباتات التي تنفصل فيها التراكيب الذكرية والأنثوية في المكان والزمان.
- يمنع عدم التوافق الذاتي التّلقيح الذاتي، ويشجع التّلقيح الخلطي عن طريق منع نموّ أنبوب اللقاح من نباتات قريبة وراثيًّا.
- تتعرض مغطاة البذور إلى الإخصاب المزدوج: إخصاب البيضة لإعطاء زيجوت ثنائي العدد الكروموسومي وتكوين الإندوسبيرم ثلاثي العدد الكروموسومي الذي سيغذي الجنين.

42-5 التّكاثر اللاجنسي

يؤدي التّكاثر اللاجنسي إلى أفراد متطابقين وراثيًّا؛ لأن الأنسال تكونت بالانقسام المتساوي.

- يحدث التّكاثر اللاإخصابي في النّباتات التي تُنتج لاجنسيًّا أجنة ثنائية العدد الكروموسومي توجد في بذور يمكن أن تنتشر.
- يحدث التّكاثر الخضري عند استنساخ أفراد من أجزاء نبات بالغ. تشمل الأمثلة السيقان الهوائية، والرايزومات، والجذيرات (الممصات)، والنبتات الصغيرة العرضية.
- يمكن استنساخ نباتات من إعادة توليد خلايا نباتية، أو أنسجة تنمو على وسط غذائي يحتوي مواد غذائية وهرمونات.

42-6 فترات حياة النبات

تعيش النّباتات فترات من الزمن شديدة التباين. النّباتات الخشبية غالبًا ما تعيش أطول من الأنواع العشبية، والسلالات اللاجنسية قد تعيش آلاف السنوات.

- النّباتات المعمرة قادرة على الإزهار وإنتاج بذور وثمار لفصول نموّ متباينة العدد. ويمكن أن تكون خشبية أو عشبية.
- تنمو النّباتات الحولية، وتزهر، وتنتج بذورًا وثمارًا، وتموت خلال فصل نموّ واحد. النّباتاتُ الحوليةُ نباتاتٌ عشبيةٌ.
- تُكمل النّباتات ذات الحولين دورة حياتها في سنتين: تخزن الطاقة في السّنة الأولى، وتزهر في السّنة الثانية.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. بناء على الاكتشافات المتحصل عليها من طفرات الزّهرة الجنينية لنبات رشاد الجدران *(Arabadopsis)* واستعمال النبات للتعبير عن الجين *LEAFY*، ظهر أن:
   أ. إشارات خارجية تتحكم في الإزهار بصورة عامة.
   ب. الجينات التي يتم التعبير عنها لاحقًا ترسل في إشارات للإزهار.
   جـ. التعبير الجيني المبكر في التكوين الجنيني للنبات يثبّط الإزهار.
   د. (ب) و (جـ).
2. يأخذ زميلك في الغرفة مادة علم الأحياء هذا الفصل، ويعتقد أنه يفهم نباتات النّهارين: الطّويل والقصير . قام بشراء نبات واحد من كلّ نوع، وقرر أن يلاحظ الفرق بعينه هو أولًا عن طريق محاولة جعل النبات قصير النّهار يزهر. وضع كلا النباتين تحت الظروف نفسها، وعرّض كلًّا منهما لنظام تكون مدة فترة النّهار به 10 ساعات، متوقعًا أن تزهر نباتات النّهار القصير، ولا تزهر نباتات النّهار الطّويل. قمت أنت بخداع زميلك، وعكست النتائج. بالتحديد، العمل الذي قمت به هو:
   أ. زدت الوقت الذي يتعرض له كلّ نبات للضوء.
   ب. قصرت الوقت الذي يتعرض له كلّ نبات للضوء.
   جـ. عرضت النّباتات بسرعة للضوء خلال منتصف النّهار.
   د. لا شيء مما ذكر.
3. واحدٌ مما يأتي لا يخدم بوصفه إشارة لبدء الإزهار:
   أ. الدورة اليومية. ب. طول الفترة الضّوئيّة.
   جـ. مستويات الجبريلين. د. درجة الحرارة.
4. واحدٌ مما يأتي يمنع الإزهار في نبات مثل التبغ (*Nicotiana tobacum*) الذي يزهر بالمسار الذاتي:
   أ. إزالة الأوراق السفلية.
   ب. إزالة القمة المرستمية.
   جـ. التكوّن المستمر المتجه إلى الأعلى للجذور المستعرضة على السيقان.
   د. لا شيء مما ذكر؛ لأن المسار الذاتي يحدد وقتًا مسبقًا لحصول الأزهار.
5. الكربتوكروم مسؤول عن:
   أ. الاستجابات التي يتحكم فيها اللون الأزرق.
   ب. التأود (الانحناء) الضوئي.
   جـ. الاستجابات لطول الفترة الضّوئيّة.
   د. (أ) و (جـ).
6. في ولاية أيوا، هناك شركة تدعى فريق الذرة، تعمل لتتأكد أن حقلًا من الذرة تتزاوج أفراده خارجيًّا لكي تحافظ على هجين قوي. إنهم يقومون بهذا عن طريق إزالة الأزهار المذكرة (أي، الأعضاء المنتجة لحبوب اللقاح) من نباتات الذرة. في محاولة منك لتعطيل عمل الشركة، فإنك ستنتج نباتات ذرة عن طريق الهندسة الوراثية، بحيث:
   أ. تحتوي الجين Z لمنع نموّ حبوب اللقاح على سطح الميسم.
   ب. تحتوي الجين S لمنع نموّ أنبوب اللقاح خلال التّلقيح الذاتي.
   جـ. تقوم بالتعبير عن الجينات الذاتية من النوع B خلال تكوين الأزهار.
   د. تقوم بالتعبير عن الجينات الذاتية من النوع A خلال تكوين الأزهار.
7. تمتلك النّباتات أحادية المسكن مثل الذرة أزهارًا ذكرية أو أزهارًا أنثوية. بمعرفتك للآليات الجزيئية لتطور الأزهار، واحدٌ مما يأتي يمكن أن يفسر تكوين أزهار أحادية الجنس:
   أ. التعبير عن جينات النوع B في المحيط الزهري للكربلة المحتملة سيولد أزهارًا ذكرية.
   ب. فقدان الجينات من النوع A في محيط البتلة المحتملة سيسمح لجينات النوعين: C وB بإنتاج الأسدية بدلًا من البتلات في ذلك المحيط الزهري.
   جـ. تحديد التعبير عن الجين من النوع B لمحيط البتلة المحتملة سينتج أزهارًا بكرابل.
   د. كلّ ما ذكر صحيح.
8. طُلب إليك جمع خلايا منوية لبرنامج جديد لتكثير النّباتات يتضمن الإخصاب في أنابيب. واحدٌ من الأنسجة الآتية يمكن أن يصلح مصدرًا جيدًا للخلايا المنوية:
   أ. المتك. ب. المبايض.
   جـ. الميسم. د. الأبواغ.
9. إذا أردت أن تنتج نبات تبغ قويًّا لزيادة عدد الأوراق لكلّ دونم في مزرعة تبغ، فإن الإستراتيجية المناسبة هي:
   أ. تثبيط نموّ الجذور الكثيرة في النبات.
   ب. تقليل التعبير عن الجين *LEAFY* في القمة المرستيمية للمجموع الخضري.
   جـ. حصد الأوراق السفلية كلما نما النبات، لتأخير عملية الإزهار.
   د. إزالة الأزهار لكي ينتج النبات سلاميات خضرية أكثر من المعتاد.
10. أحد أكثر الفروق بروزًا بين تكوين الجاميتات في معظم الحيوانات وتكوين الجاميتات في النّباتات هو أن:
    أ. النّباتات تنتج جاميتات في نسيج جسمي، في حين تنتج الحيوانات جاميتات في نسيج جرثومي.
    ب. النّباتات تنتج جاميتات بالانقسام المتساوي، في حين تنتج الحيوانات جاميتات بالانقسام المنصف.
    جـ. النّباتات تنتج جاميتًا واحدًا، في حين تنتج الحيوانات جاميتات عدة.
    د. النّباتات تنتج جاميتات ثنائية العدد الكروموسومي، في حين تنتج الحيوانات جاميتات أحادية العدد الكروموسومي.
11. إن أردت اكتشاف زهرة صغيرة بيضاء وشديدة العبير، فأكثر مُلَقِّحٍ لها سيكون:
    أ. النّحل. ب. الطّيور.
    جـ. الإنسان. د. العثّ.
12. في واحد من الظروف الآتية يمكن لحبوب لقاح من نبات S_2S_5 أن تلقّح بنجاح زهرة S_1S_5:
    أ. استخدام حبوب لقاح من زهرة مؤنثة لإخصاب زهرة مذكرة سيكون ناجحًا.
    ب. إذا استخدمت النّباتات عدم التوافق الذاتي في النبات الجاميتي، نصف حبوب اللقاح سيكون ناجحًا.
    جـ. إذا استخدمت النّباتات عدم التوافق الذاتي في النبات البوغي، نصف حبوب اللقاح سيكون ناجحًا.
    د. لا يمكن لحبوب لقاح من نبات S_2S_5 أن تلقّح زهرة S_1S_5.

أسئلة تحدٍّ

1. في العادة، لدينا انطباع أن النّباتات لا تستطيع التحرك في البيئة. هذا، على كلّ حال، بعيد عن الحقيقة. ناقش الطرق المتنوعة التي يتحرك بها النبات خلال البيئة.
2. أشر إلى مساوئ التّلقيح عن طريق الرياح وحسناته مقابل التّلقيح عن طريق الحيوانات.
3. قارن بين المزايا والمضار البيئية للنباتات التي تتكاثر جنسيًّا، مع تلك التي تتكاثر عن طريق التّكاثر اللاإخصابي، وكذلك مع التي تتكاثر خضريًّا.

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™