

Plant Physiology

هورمونات النمو النباتية: Plant Growth Hormones

إنّ لفظة هورمون تنحصر بالمركبات التي تتكون بصورة طبيعية في النبات والتي غالباً ما يطلق عليها اسم هورمونات النبات Phytohormones. أما المركبات العضوية الأخرى التي لا يكونها النبات إلا أنها ذات تأثيرات فسيولوجية مماثلة أو مشابهة للهورمونات الطبيعية فيطلق عليها بهورمونات النمو التركيبية أو الاصطناعية Synthetic Growth Hormones. وتستعمل مصطلحات عديدة للدلالة على الهورمونات النباتية مثل هورمونات النمو Growth Hormones، مواد النمو Growth Substances، منظمات النمو Growth Regulators، ومثبطات النمو Growth Inhibitors، حيث يشمل الاصطلاح الأخير على كل من منشطات النمو Growth activators ومثبطات النمو Growth Inhibitors.

وقد تمكن علماء الفسلجة حتى الآن من دراسة أربعة أنواع رئيسة من منظمات النمو وتشمل: الأوكسينات Auxins، والجبرلينات Gibberellins، والساييتوكاينينات Cytokinins، والمثبطات Inhibitors. إنّ المنشطات النباتية تتميز بقابليتها على تنظيم النمو وذلك بتحفيزها إستطالة الخلايا النباتية. أما مجموعة مثبطات النمو فتشمل عدد كبير من مواد كيميائية عضوية تعمل على تثبيط النمو أو تثبيط بعض الأنظمة الأنزيمية Enzymes systems التي يتسبب عنها عرقلة بعض منظمات النمو المذكورة أعلاه أو تثبيط الفعاليات الفسيولوجية في النبات بصورة عامة.

الأوكسينات: Auxins

تم اكتشاف الأوكسينات نتيجة تجارب أجريت لتفسير بعض الظواهر الفسلجية كالانتحاء الضوئي (Phototropism). فقد وجد العالم دارون 1881 بأنّ قمة الغمد الورقي للحشائش Grass Coleoptile يعتبر أساس لحدوث الانتحاء الضوئي للغمد الورقي كله. كما اقترح كل من العالمين بال 1919 Paal وفنت Went 1928 وجود مواد تتكون من القمة ثم تنتشر إلى أماكن أخرى في النبات فتسبب حدوث الانتحاء في الغمد الورقي. إضافة إلى تأثيرها على معدل نمو النبات بصورة عامة. وقد وصف العالم كوجل Kogl ومساعدوه المركب إندول حامض الخليك Indole-3-Acetic Acid ومختصره (IAA) بأنه أوكسين وقد استخلصت هذه المادة بصورة نقية من مصادر نباتية مختلفة.

وقد اكتشف بأنّ بول الإنسان غني بمواد النمو (Growth Substances) وباستخدام إختبار غمد الشوفان Avena Coleoptile Test على أنواع كثيرة من المواد تمكن العالم كوجل Kogl وهيكين-سميث Haagen-Smith في عام 1931 من استخلاص مركب بصورة بلورية من بول الإنسان أطلق عليه اسم أوكسين أ

Plant Physiology

(Auxin A) وباستخدام طرق تنقية مماثلة تمكن نفس العلماء في سنة 1934 من استخلاص مادة فعالة أخرى من زيت حبوب الذرة ذات تركيب كيميائي وفعالية مشابهة للمركب أوكسين أ سمي بأوكسين ب (Auxin B) وفي نفس النسبة تمكن نفس العلماء من استخلاص مادة أخرى من بول الإنسان وذلك باستخدام طرق تنقية على مستوى أوسع منها طريقة الامتصاص بواسطة الفحم (Charcoal Absorption) لفصل المادة الفعالة التي سميت (Heteroauxin) والتي تعرف الآن باسم IAA. كما وتمكنت مجموعة كوجل بالاشتراك مع ثيمان 1935 Thimann من استخلاص IAA من انسجة نباتات مختلفة.

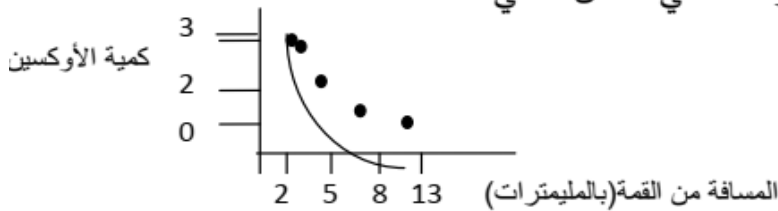
إن اكتشاف الأوكسين شجع عدد كبير من الباحثين والمشتغلين في مجال تنظيم نمو النبات إلى القيام ببحوث ودراسات موسعة ومكثفة في هذا المجال مما أدى إلى اكتشاف عدد كبير من مركبات طبيعية Natural وتركيبته Synthetic مشابهة للمركب IAA من حيث فعاليتها الفسلجية.



B- indole Active Acid

توزيع الأوكسين في النبات :Distribution of auxin in the plant

لوحظ بأن أعلى تركيز للأوكسين يوجد عادة في القمم النباتية للأعضاء النباتية مثل الأغصان الورقية والبراعم والقمم النامية للسيقان والأوراق والجذور والأزهار والنموات الزهرية. ويقل تركيزه كلما تقدمنا نحو قاعدة ذلك العضو وذلك نتيجة لنضج الخلايا وتقدمها في العمر. كما في الشكل التالي:



شكل: يوضح توزيع الأوكسين في بادرات نبات الشوفان النامية في الظلام Devlin, 1973

توجد الأوكسينات داخل النبات بشكلين مختلفين أحدهما سهل الاستخلاص بطريقة الإنتشار ويسمى بالأوكسين الحر (Free Auxin) والثاني صعب الاستخلاص ويتطلب مركبات عضوية لأستخلاصه ويسمى بالأوكسين المرتبط (Bound Auxin). والأخير هو الأوكسين الفعال في عملية النمو. وكثير من الأوكسينات المرتبطة ناتجة من ارتباط الأوكسينات بالبروتينات ولهذا يحتاج استخلاصها بواسطة أنزيمات معينة تعمل على تجزئة البروتين محررة بذلك الأوكسين.

Plant Physiology

يعتبر الاوكسين الحر او كسين فائض وغير فعال. وينتقل الاوكسين في النبات بهيئة اوكسين حر من أماكن تكوين إلى أماكن فعاليته حيث يؤثر في تنظيم النمو.

انتقال الاوكسينات:

من تجارب دارون وغيره تم التوصل الى اعتبار انتقال الاوكسينات في النبات هو انتقال قطبي (Polar) وحركة الاوكسين هي نحو القاعدة (Basipetally) لكثير من الأنسجة أو الأعضاء الأخرى كالأغصان الورقية أو أعناق الأوراق والسويقات الخشبية والسيقان العشبية والخشبية. تحدث الحركة القطبية الى أسفل خلال الأنسجة البرانكيميية أو اللحاء. أما في الجذور فإن صورة انتقال الاوكسين تكون مختلفة. ففي الجذور العتيقة يكون انتقال الاوكسين يميل الى الابتعاد عن القمة النامية بينما يكون انتقال الاوكسين في الجذور القديمة لكلا الاتجاهين الى الأعلى والى الأسفل.

إلا أن التجارب التي تلت ذلك بينت أن قطبية انتقال الاوكسينات نحو القاعدة لا ينطبق على جميع النباتات حيث وجد جاكوبس 1961 في سيقان نبات الكوليس (Coleus) بان الاوكسين ينتقل باتجاهين أحدهما نحو القاعدة والآخر نحو القمة Acropetally وبنسبة 1:3 على التوالي. كما وجد بأنّ قسماً من الأوكسين المتكون في الورقة ينتقل بواسطة اللحاء الى أجزاء أخرى من النبات وهذا الانتقال بطبيعة الحال ليس قطبياً. كما أنّ التجارب الحديثة بينت أنّ انتقال الاوكسين يتم في كلا الاتجاهين ولو أنّ الانتقال نحو القاعدة أكثر أهمية بالنسبة للنبات (Goldsmith 1967).

ميكانيكية (آلية) انتقال الاوكسينات: Mechanism of Auxin Translocation

توجد عدة آراء حول آلية انتقال الاوكسينات منها:

الرأي الأول: مجموعة من العلماء يعتقدون بأنّ قطبية انتقال الاوكسينات ينتج عن الاختلاف في الجهد الكهربائي Electrical Potential بين قمة وقاعدة الغمد الورقي. حيث تحوي قاعدة العضو النباتي شحنات موجبة أكثر من القمة. كما ويحوي الجانب المظلم من الساق النباتي على شحنات موجبة أكثر من الجانب المضاء. وفي حالة الوضع الأفقي للغمد فإنّ الجزء السفلي يحوي شحنات موجبة أكثر من الجزء العلوي. وبصورة عامة فإنّ انتقال الاوكسينات يكون نحو الجهد الأكثر شحنات موجبة. (Schrank, 1951 و Lund, 1947).

الرأي الثاني: أنّ الطاقة المتحررة نتيجة الأفعال الحيوية للخلية تلعب دوراً هاماً في انتقال الاوكسينات حسب (Gregory and Hencock 1955). حيث أنّ نقص أو انعدام الأوكسجين O_2 يثبط أو يعرقل انتقال الاوكسينات.

Plant Physiology

التأثيرات الفسيولوجية للاوكسينات:

أولاً- استطالة الخلايا: Cell Elongation

إنَّ زيادة تركيز الاوكسينات تسبب زيادة معدل استطالة الخلايا ضمن مدى معين من التركيز وان مدى التركيز المثالي Optimum لأستطالة الخلايا يختلف بحسب الأنسجة المختلفة. وبصورة عامة فأنَّ التركيزات العالية نسبياً تعطي تأثير مثبط لهذه العملية.

تفسير آلية عمل الأوكسين في استطالة الخلايا النباتية:

1. زيادة الذائبات الازموزية للخلية. حيث وجد ان المواد المذابة في العصير الخلوي يزداد وجودها في الخلايا عند معاملتها بتركيز معينة من الاوكسينات، مقارنة بالخلايا غير المعاملة. (Cleland and Burstrom 1961).

2. زيادة لدونة الجدران الخلوية. سبب ظهور هذا الرأي أنَّ الذائبات الفعالة ازموزياً في العصير الفجوي لا تتغير ولهذا لا تُعتبر السبب الأساسي في استطالة الخلايا.

إنَّ اللدونة "Plasticity" هي تمدد غير رجعي للجدار. وتتضمن آلية عمل الاوكسين في هذه الحالة تحطيم الترابط المتصالب (Cross- Link) بين الليفيات الدقيقة Microfibrils وهذه العملية تتطلب وجود أنزيمات معينة، وربما تزيد الاوكسينات من نشاط أو بناء هذه الأنزيمات. (Taqawa and Bonner, 1957).

كيفية تأثير الاوكسين على كسر الروابط المتصالبة:

يُحفز الاوكسين على تكوين مادة البكتين من الحوامض البكتينية حيث يساعد الاوكسين على ربط مجموعة المثلين بالاحماض البكتينية وتحويلها الى مركبات بكتينية عند ذلك لا تتمكن أيونات الكالسيوم Ca^{++} من تكوين تلك الروابط بين جزيئات البكتين، كما كانت تفعل مع حامض البكتينيك، مكونة بكتات الكالسيوم (Wareing & Phillips, 975).

هناك أدلة تشير الى أنَّ الأنزيم سيليلوليز Cellulase له دور في التمدد الجانبي للخلايا أثناء نموها وذلك بتحليل أو تجزئة الليفيات السليلوزية الموجودة بوضع أفقي بالنسبة للجدار الخلوي.

3. بين العالم Ray بأنَّ الاوكسين يُحفز عملية بناء مادة جدارية حديثة التكوين أقل مقاومة للتمدد الجداري ضمن الجدار الأصلي للخلية. وهذه المادة تتكون من أشباه السليلوزات بصورة رئيسة وقد وجد زيادة بناء مادة السليلوز بوجود الاوكسين.

4. الدراسات الحديثة اشارت الى أن تأثير الاوكسين على استطالة وتمدد الخلايا النباتية يتضمن حثه أو تحفيزه لتكوين أنواع معينة من الحوامض الريبونوية (RNA) والبروتينات. (Skoag & Milker, 1957). حيث اتضح بان الاوكسين يعمل كمنشط أو منظم لعملية استنساخ RNA من DNA في عملية تدعى بالاستنساخ (Transcription). أو قد يكون التأثير مباشر من الحامض النووي DNA. نستخلص مما تقدم بان آلية عمل الاوكسين في استطالة الخلايا لا زالت غير مفهومة تماماً في الوقت الحاضر. ويلاحظ مما سبق بان الاوكسين يعمل بآليات متعددة ويؤثر بصورة مباشرة أو غير مباشرة في اجزاء خلوية متعددة، كالجدار والسايوبلازم أو انه يؤثر مباشرة على نشاط وفعالية الأحماض النووية (DNA, RNA) وتؤدي جميع هذه التأثيرات في النهاية إلى استطالة الخلايا. وعليه فلا يمكن تحديد الآلية المسؤولة عن استطالة الخلايا، وربما تختلف آلية عمل الاوكسينات باختلاف النباتات وربما تعمل الاوكسينات باكثر من آلية واحدة في النبات الواحد. ويأمل العلماء بان استخدام الطرق البايوكيميائية الحديثة قد تعطي تفسيراً واضحاً ومحددأ لآلية عمل الاوكسين في هذا المجال في المستقبل.

Plant Physiology

ثانياً: الانتحاءات Tropisms:

تتأثر وتستجيب الكائنات الحية للظروف الخارجية والداخلية. فتغير الظرف الخارجي يسمى منبه (Stimulus) بينما التغير الحاصل في النبات والنتاج من ذلك المنبه يسمى الاستجابة (Response) وقد تتخذ هذه الاستجابة عدة اشكال وغالباً ما تكون بهيئة حركة (Movement). وتقسم الانتحاءات إلى:

أ. الانتحاء الضوئي Phototropism: وهي استجابة النبات لضوء مسلط من جانب واحد (Unilateral) بانحنائه باتجاه الضوء أو بعيداً عنه. تتحني المجموعة الخضرية باتجاه الضوء ويسمى انتحاء ضوئي موجب اما السيقان الارضية والجذور ذات انتحاء ضوئي سالب أي تتحني بعيداً عن مصدر الضوء. تفسير ظاهرة الانتحاء الضوئي:

1. نظرية كولدني - فنت: Choldny- Went Theory:

الضوء الجانبي يسبب انتقال الاوكسين جانبياً في المنطقة الحساسة للضوء من الغمد الورقي مسببة زيادة تركيز الاوكسين في الجانب المظلم. يتبعه زيادة في معدل استطالة الخلايا في هذا الجانب من الغمد الورقي (Went, 1926 , Cholodny, 1924). وقد تم التأكد من صحة هذه النظرية باستخدام قطعة من الأجار. النامي فيه نسيج نبات معرض الى ضوء في جانب وظلام في جانب آخر.

2. نظرية (Wareing & Phillips, 975) وتبين هذه النظرية: تحلل الاوكسين بسبب الضوء.

3. نظرية Naqvi, 1967: الضوء يقلل سرعة الانتقال القطبي للأوكسين.

ومما تجدر الاشارة اليه ان النظرية الأولى قد لاقت الكثير من التأييد خصوصاً بعد ما تم التوصل إلى نتائجها أو إثبات هذه النظرية باستخدام النظير المشع للكربون الداخل في الاوكسين (C^{14} - IAA).

ب. الانتحاء الأرضي: Geotropism:

هي الحركة الناتجة عن النمو استجابة لتأثير الجاذبية الأرضية فإذا كان نمو العضو النباتي نحو مركز الأرض يعتبر ذلك العضو موجب الانتحاء الأرضي. أما إذا كان النمو بعيداً عن مركز الأرض يكون سالب الانتحاء الأرضي. معظم الجذور الرئيسة تكون موجبة الانتحاء الأرضي بينما معظم سيقان النباتات الراقية تكون سالبة الانتحاء الأرضي. إن التفسير لهذا ينطبق عليه نظرية كولودني وفنت أيضاً.

Plant Physiology

ج. الانتحاء الكيميائي: Chemotropism:

ويقصد به حركة عضو نباتي معين باتجاه منبه كيميائي خارجي كما في حالة نمو انبوب اللقاح خلال نسيج القلم وبتجاه البويض. حيث تحدث استطالة انبوب اللقاح بتأثير مواد كيميائية موجودة في البويض وجدران المبيض. ولو أن التركيب الكيميائي لهذه المواد لا يزال غير معروف.

د. الانتحاء الميكانيكي: Thigmotropism:

هي الحركة الناتجة من منبهات ميكانيكية كما في التفاف حوالق العنب والبراليا وغيرها من النباتات المتسلقة حول دعامات خاصة.

هـ. الانتحاء المائي: Hydrotropism:

كثير من الجذور تنمو نحو المناطق التي هي أكثر رطوبة من غيرها أثناء تغلغلها في التربة.

السيادة القمية: Apical Dominant:

إن البراعم الجانبية (Lateral Buds) لكثير من النباتات الوعائية تظل كامنة طالما يكون البرعم النهائي نامياً نمواً طبيعياً. وعند إزالة البرعم النهائي فإن أكثر هذه البراعم الجانبية تنبت وتبدأ بالنمو. وهذه الظاهرة تسمى بالسيادة القمية.

التفسير: حسب Skoog & Thimann, 1934: أوضح بأن البرعم النهائي هو مركز لبناء الاوكسين وعندما ينتقل هذا الاوكسين عبر الساق الى البراعم الجانبية يسبب زيادة كبيرة نسبياً في تركيز الأوكسينات داخل أنسجة البراعم الجانبية مُثبطاً بذلك نموها. وقد تم التأكد من ذلك بإبدال البرعم النهائي بقطعة أكار حاوية على IAA فقد كان نفس تأثير البرعم النهائي. وحسب هذا التفسير لهذين العالمين بأن البراعم الجانبية تكون أكثر حساسية للأوكسين من السيقان وأن تركيز الاوكسين الذي يسبب نمو الساق يكون مثبطاً لنمو البراعم الجانبية.

يواجه هذا التفسير انتقادات كبيرة حيث أنه بالإضافة الى البرعم النهائي فإن الأوراق الحديثة التكوين تنتج الاوكسين ولها نفس تأثير البرعم النهائي. (Rosetter & Jacobs 1953). كما لوحظ في بعض النباتات مثل الليلك بأن الأوراق الناضجة القديمة ذات المحتوى الواطئ للأوكسين تكون أكثر تأثيراً مع تثبيط نمو البراعم الجانبية من البرعم القمي ذو المحتوى العالي للأوكسين (Champegnate 1955). وعند دراسة السيادة القمية من قبل (Gregory and Veale 1957) وعلاقته بالحالة الغذائية للنباتات تم الاستنتاج بأن تأثير الاوكسين في تثبيط نمو البراعم الجانبية يكون تحت تأثير الحالة الغذائية لذلك النبات. خصوصاً بالنسبة لتوفر المركبات

Plant Physiology

النتروجينية فعند توفر النتروجين بكمية كافية لا تلاحظ ظاهرة السيادة القمية وقلة المواد الغذائية تحفز هذه الظاهرة. إن الدراسات الحديثة توضح بأن هرمونات أخرى قد تشترك مع الاوكسينات في تأثيرها في السيادة القمية. هذا وتختلف درجة السيادة القمية باختلاف النباتات ففي عباد الشمس تكون ظاهرة السيادة القمية كاملة بينما في الطماطة تكون السيادة القمية أقل درجة.

تكوين بادئات الجذور : Root Initiatim:

يزيد الاوكسين خصوصاً IAA من عدد الجذور المتكونة على النصل فيما إذا زرعت هذه العُقل في وسط ملائم للنمو.

تكوين الثمار عذرياً: Parthenocarp:

تحفز عملية التلقيح (Pollinatim) انتفاخ المبيض في أغلب أنواع النباتات. ويعتبر وجود البذور الحية شرط اساسي لنمو الثمار. إن تأثير التلقيح والأخصاب على نمو الثمار ربما يكون بواسطة تحرر مواد محفزة معينة. وعلى الرغم من ذلك فهناك ثمار تنمو من دون حدوث عملية تلقيح سابقة. نمو هذا النوع من الثمار شائع ويسمى ويعرف بالنمو العذري (Parthenocarp). وتعرف الثمار الناتجة بالثمار العذرية (Parthenocarpic fruits).

تمكن يسودا Yasuda,1934 من انتاج ثمار عذرية باستخدامه خلاصة حبوب اللقاح في ازهار نبات الخيار. وعند تحليل المركبات الموجودة في ذلك المستخلص (Extrat). وجد انها تحتوي على الاوكسين. يحصل النمو العذري طبيعياً في بعض النباتات مثل بعض اصناف التفاح والخيار والعنب والاناناس والموز وغيرها دون الحاجة إلى استخدام هرمونات معينة لانتاجها.

سقوط الأعضاء النباتية:

سقوط الأوراق **Leaf Abscission**: هي ظاهرة فسلجية مميزة ودورية. غالباً ما تحصل في نهاية فصل النمو وهو الخريف في جميع النباتات النفضية (متساقطة الأوراق) سبب السقوط هو تكوين منطقة انفصال Abscission layer تتميز هذه المنطقة بجدران رقيقة وخالية من مادتي السوبرين واللكتين تتكون من صف واحد من الخلايا أو أكثر تنقسم عادة باتجاه عرضي تقع في قاعدة سويق الورقة.

نتيجة لتحلل الصفيحة الوسطى لتلك الخلايا أو تحلل الجدران الابتدائية مع الصفيحة الوسطى ان التركيز الاوكسين في منطقة اتصال سويق الورقة بالساق هو العامل المحدد وليس تركيزه في نصل الورقة وإن آلية هذه الظاهرة هي تشجيع تكوين أنزيم السليلوليز Cellulase في هذه المنطقة نتيجة لانتاج الاثيلين.

إضافة لتساقط الأوراق يتم تساقط النورات الزهرية والأزهار والثمار ولهذا يستخدم الاوكسين وبتراكيز معينة في عملية الخف Thinning بدلاً من الخف اليدوي وتعتبر هذه العملية اقتصادية. على العكس من ذلك يمكن استخدام هورمونات صناعية معينة مثل NAANaphthalne Acetic Acid بتراكيز معينة لمنع التساقط.

علاقة الاوكسين بالتنفس: وُجد ان استخدام الاوكسين يزيد من معدل تنفس الأعضاء النباتية وهذه الظاهرة غير معروفة ولكن يعتقد بأنها تحصل من خلال تكوين مادة الـADP حيث يسرع في استخدام الـATP من قبل الخلايا أثناء نموها واستطالتها ونتيجة لذلك تتحرر مادة الـADP الضرورية لزيادة معدل التنفس.

تكوين الكالس: Callus Formation:

الكالس: عبارة عن انتفاخ يمثل نسيجاً من خلايا برانكيميائية سريعة الانقسام. قد يتكون نسيج الكالس هذا في أماكن الجروح على الأجزاء النباتية.

تحفيز النشاط الكامبيومي: سواء كان كامبيوم وعائي أو فلييني. في هذا فالواوكسين مشابه في عمله لفعل الجريلين.