كلية العلوم

القسم : علم الحياة

السنة : الثالثة

المادة : تنامي نباتي

المحاضرة : السادسة/نظري/

{{ مكتبة A to Z }}

Facebook Group : مكتبة A to Z

2025

يمكنكم طلب المحاضرات برسالة نصية (SMS) أو عبر(What's app-Telegram)على الرقم 0931497960

تشكل الأعضاء Organogenèse

يعد تشكل الأعضاء ، الجانب الذي يمكن بلوغه مباشرة في علم التشكل . وهنا يجب أن نميّز بين التشكل الجنيني بمراحله المختلفة التي تؤدي ، انطلاقاً من البيضة الملقحة ، إلى تشكل الجنين داخل البذرة (بريعم ، جذير ، سويقة ، فلقات) ، والأعضاء التي تتشكل بعد إنتاش البذرة مباشرة . وسنقتصر في دراستنا على هذا الجانب الأخير نظراً لأهميته الخاصة التي يتفرد بها النبات .

إنّ بناء الشكل النوعي للنبات ، هو بالضرورة ، ثمرة النشاط الموّجه للمرستيم ، والذي يكون ، كماشاهدنا ، مصدراً مولداً للخلايا الجنينية . وهنا تُطرح الأسئلة التالية : ماهو مصير هذه الخلايا ؟ وكيف تتمايز إلى نسج وأعضاء مختلفة ؟ وماهي الآلية التي توجه هذا التمايز وتضبطه ، والذي يؤدي في نهاية المطاف إلى تكوين الشكل النوعي للنبات .

وسندرس في هذا الفصل :

أولاً ـ تشكل الجذور

ثانياً ـ تشكل الأوراق والبراعم الجانبية

ثالثاً ـ تشكل الزهرة والنورة

رابعاً ـ تشكل الثمرة

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

تشكل الجذور Rhizogenèse

يُعد تشكل الجذور ، وتنوع أشكالها ، وتعدد وظائفها من الموضوعات التي لم تدرس بعد بشكل جيد . كما أنّ المعلومات التي نملكها عن الجملة الجذرية مازالت قليلة بالمقارنة مع مانعرفه عن الجملة الفارعية التي لاقت اهتماماً أكثر من علماء التشكل ، وذلك لأنّ دراسة الجذور ليست صعبة المنال فحسب وإنما تستوجب البحث عمّا هو مفترض من مواد كيميائية تعمل على ضبط تشكلها ، وتوجيه نموها .

وتنطوي دراسة تنامي الجملة الجذرية على فوائد مهمة نظرية وتطبيقية في آن واحد . فهي كأعضاء وعائية لاتوجد في التريديات الأولية ، فقد تنامت في البداية كأعضاء للتثبيت وامتصاص الماء والأملاح المعدنية الضرورية ، ثم اكتسبت بعض الوظائف الأخرى مثل الإحساس بالجاذبية الأرضية **Geoperception** والإستجابة لها **Georéaction** ، وتركيب هرمونات النمو مثل السيتوكينينات كما تقوم الجذور بنسج شبكة من الاتصالات المحدودة تقريباً مع المتعضيات الدقيقة في التربة وهذا مايؤثر غالباً في تشكلها .

وتبقى بعض النباتات الوعائية مجردة تماماً من الجذور (النباتات المتكيفة مع نمط حياتي خاص مثل : النباتات المائية الطافية والنباتات اللاجذرية مثل : السحلبيات الرمية والنباتات المتطفلة) ، وهي حالات محدودة ناتجة عن تخصص وظيفي دقيق . وفيما عدا ذلك تكون ظاهرة تشكل الجذور واسعة الإنتشار في المجموعات النباتية الوعائية . إلا أنّ إمكانات تشكلها تتفاوت من مجموعة إلى أخرى . وتكون هذه الإمكانات في الطبيعة ظاهرة بجلاء في كل من عاريات البذور وثنائيات الفلقة .

وينبغي التميز بين الجذور الجانبية (الثانوية) التي تتشكل على الجذر الرئيسي المنحدر بالأصل عن تنامي الجذير وبين الجذور العرضية ، التي تعمل كلها على اتساع الجملة

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

الجذرية بغية تأمين التغذية الجيدة للنبات وتثبيته في التربة بشكل متناسق مع تنامي الجملة الفارعية .

تشكل الجذور الثانوية :

إن الدراسات المتعلقة بتشكل الجذور الثانوية قليلة نظراً لمنشئها الداخلي الذي يجعل الوصول إليها صعباً للغاية . مع أنّ معرفة الآلية التي تضبط تشكلها لاتقل ، من الناحية التطبيقية ، أهمية عن تشكل الجذور العرضية للفسائل . كما تعد أساسية في فهمنا لكيفية تصميم المخطط الهندسي للجذر .

تظهر الجذور الجانبية على مسافة معينة من قمة الجذر ويكون تشكلها قمي الإتجاه ، وتنشأ هذه الجذور ، كما هو معروف ، من خلايا المحيط الدائر بشكل أساسي مع مساهمة ممكنة لخلايا الأدمة الباطنة ، فهذا المنشأ الداخلي للجذور الجانبية يميزها عن الأوراق والبراعم خارجية المنشأ .

ويبدأ تشكل الجذر الثانوي بتراجع خلايا المحيط الدائر المقابلة للخشب الأول أو اللحاء الأول (تبعاً للأنواع) عن تمايزها كخلايا برنشيمية والعودة إلى الحالة الجنينية دون إنقسام خلوي مسبق وتدعى هذه المرحلة بأصالة الجذر الجانبي **Initium radiculaire** (الشكل ٥٧ ، a) ، أي أنّ أصالة الجذر الجانبي تتشكل بدءاً من خلايا لم تنقسم مسبقاً ، على عكس أصالات الجذور العرضية التي تتشكل إما على الفسائل أو على الجذر نفسه بعد قطع قمته وذلك بدءاً من خلايا سبق وتقسمت إنقساماً نشيطاً .

وينتج عن النشاط التقسمي لأصالة الجذر كتلة من الخلايا المرستيمية المتجانسة والمتماثلة تعرف بأوالة الجذر **Primordium radiculaire** (الشكل ٥٧ ، b) . تكون هذه الأوالة في البداية مطبقة على الإسطوانة المركزية ، ثم تبدأ بدفعها نحو الخارج مما يؤدي إلى تمزق الأدمة الباطنة وتهشم بضع طبقات من خلايا القشرة العميقة . وتتابع هذه الأوالة نموها ، فيتزايد ضغطها الميكانيكي على خلايا القشرة وتدفعها نحو الخارج ، فيزداد تهشم القشرة . وتستطيع هذه الأوالة في الحقيقة أن تخترق كل الطبقات الخلوية للقشرة ميكانيكياً وكيميائياً ، فقد تبين أن الخلايا المرستيمية لأوالة الجذر تفرز أنزيم البكتيناز الذي يفكك

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

الصفائح المتوسطة للخلايا التي تتكوّن من المركبات البكتية مما يسهل عملية انسياب أوالة الجذر ونموها (Robert et Catesson , 1990) .

وتبدأ هذه الأوالة ، خلال اختراقها للقشرة ، بالتعضي تدريجياً ، فتتشكل القلنسوة وتظهر البنية المنطقية للمرستيم القمي الواقع تحت القلنسوة حيث يظهر المركز الهاجع والمرستيم المحيط به ، فتدعى هذه المرحلة عندئذ ببداءة الجذر **Ebauche radiculaire** (الشكل ٥٧ ـ C) . ثم تظهر طليعة الكامبيوم بالقرب من الإسطوانة المركزية للجذر الرئيسي حيث تبدأ خلايا بداءة الجذر الجانبي بالتمايز إلى اسطوانة مركزية وقشرة ، ويستمر هكذا النمو والتمايز حتى تجتاز البداءة طبقات القشرة (بعد ٣ أيام تقريباً) فتظهر، عندئذ ، نهاية الجذر الجانبي الفتي على سطح الجذر الرئيسي . وما أن يبرز على السطح حتى يتغير إتجاه نموه من الإفقي إلى الشاقولي تحت تأثير الجاذبية الأرضية . ويكون معدل تشكل الجذور الثانوية في مرحلة النمو النشيط للجذر الرئيسي نحو ١٠ جذور ثانوية في اليوم .

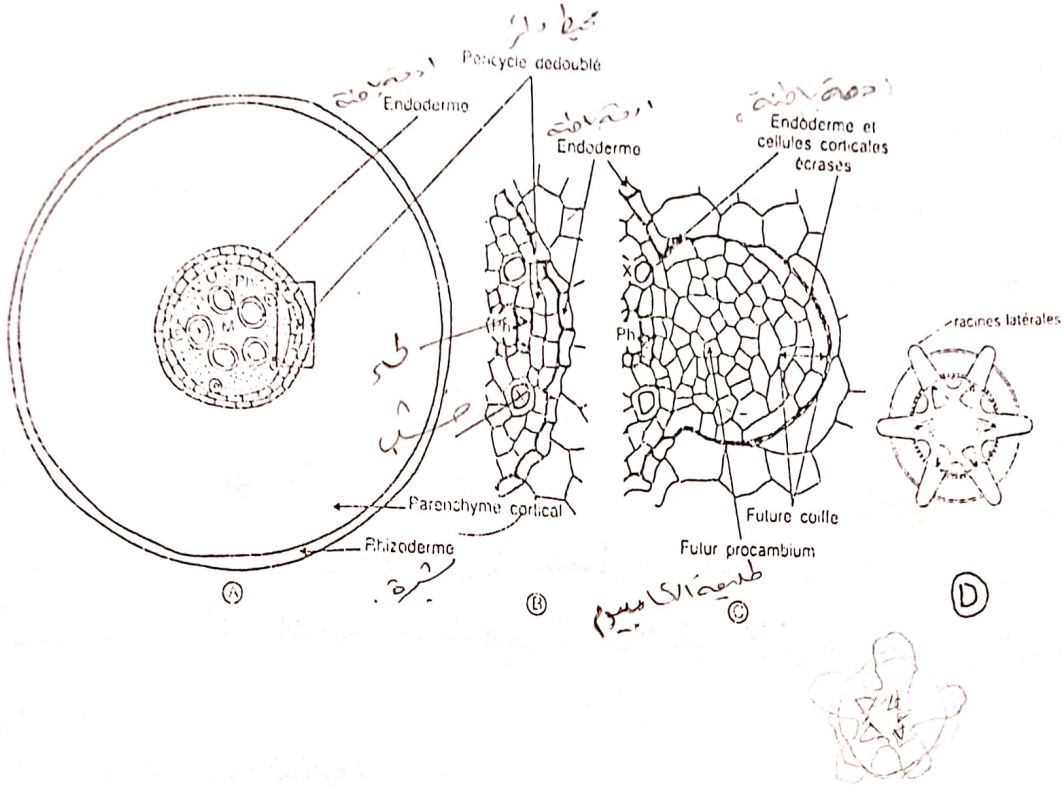
آ ـ آلية تشكل الجذور الثانوية :

تهدف دراسة آلية تشكل عضو من الأعضاء إلى تحديد أهم العوامل التي تضبط تشكله وأول مشكلة يطرحها تشكل الجذور الجانبية هي :

١ ـ تموضع الجذور الجانبية وترتيبها :

يعود سبب تموضع الجذور الجانبية إلى كون المحيط الدائر هو النسيج الأساسي المولد للجذور الجانبية ، وهذا ماجعل **Bouillenne** (١٩٦١ ـ ١٩٦٤) يفترض أن المحيط الدائر، وأثناء المراحل المبكرة من تشكله ، يكتسب تلك الخاصة المولدة للجذور . بينما يرى **Torrey** (١٩٦٥) أن تشكل الجذور الجانبية هو نتيجة لوجود تدرج طولي من النضج الذي يصيب المحيط الدائر بدءاً من قمة الجذر وحتى قاعدته . وفي عتبة معينة من هذا التدرج تظهر الجذور الجانبية باتجاه قمي . ولكن ، لاتكون خلايا المحيط الدائر قادرة كلها على تشكيل الجذور الجانبية التي لاتظهر عادة إلامقابل رؤوس الخشب الأول ، أو مقابل اللحاء الأول في بعض الحالات . ويبدو أن تأثيرات متبادلة بين النسج هي التي تحدد مكان تشكل هذه الجذور . ويلعب الخشب الأول دوراً أساسياً .

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner



(الشكل ٥٧) ـ يمثل المراحل المختلفة لتشكل الجذر الجانبي على الجذر الرئيسي .

A ـ مقطع عرضي في الجذر وبدء تشكل أصالة الجذر . B ـ بداية تشكل أوالة الجذر ، C ـ بداءة الجذر ،

D ـ رسم اجمالي لمقطع عرضي في الجذر وتظهر فيه الجذور الجانبية .

(حسب : K . Esau , 1977) .

لقد استطاع Dyanat (1972) أن يبيّن على نبات الكاكاو أنّ التأثير الذي يضبط تشكل الجذور الجانبية إنما ينتقل بشكل أساسي عبر الحزم الخشبية ، ولذلك تتوزع الجذور الجانبية تبعاً لطبقات مولدة شاقولية تقابل خلايا المحيط الدائر الممتدة على طول الجذر الرئيسي ، والمحاذية لمسار الأوعية الخشبية الأولية . إلا أن هذه الطبقات من المحيط الدائر لاتشكل كلها جذوراً ثانوية ، حيث تبقى بعض المناطق مجردة من الجذور . ويبدو أن انتظام هذه الجذور وتحديد أماكنها على الجذر الرئيسي ، ليس محض الصدفة ، وإنما هو نتيجة للتأثير الذي تمارسه بداءات الجذور الأولى أو المبكرة Pré-existantes . فقد بيّن

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

Riopel (1969) أن الجذور الجانبية التي تسبق في تشكلها ، تثبط تشكل الجذور الجانبية اللاحقة . ولذلك نرى بينها مسافات مجردة من الجذور . كما استطاع Neville ومساعدوه (1972) تأكيد هذه النتيجة على نبات الكاكاو تجريبياً فإن حذف أو استئصال الجذور الجانبية الفتية جداً ينشط تشكل الجذور الجانبية الجديدة في مناطق لاتظهر فيها الجذور بالحالة الطبيعية . وبتعبير آخر ، يثبط الجذر الفتي تشكل الجذور الجانبية الجديدة المجاورة له.

٢ ـ العوامل التي تضبط تشكل الجذور الجانبية :

يكون تشكل الجذور الجانبية تحت إشراف جملة من العوامل الداخلية والخارجية .

ـ العوامل الخارجية : لقد أشار Nobbe منذ عام ١٨٦٢ إلى دور بعض الأملاح المعدنية في التربة على تفرع الجذور وبخاصة بعض الشوارد المعدنية مثل شوارد البوتاسيوم K^+ (Torrey , 1965) . وكذلك بالنسبة لرطوبة التربة وتهويتها . ويبدو أن بعض العوامل الفيزيائية كالضوء والحرارة تؤثر أيضاً في حادثات تشكل الجذور . ففي شروط مناسبة من الحرارة (٢٦ مْ ـ ٣٠ مْ) والرطوبة (٧٠ ـ ٨٠ ٪) تتشكل الجذور الجانبية بأعداد كبيرة كما تزداد سرعة نموها .

كما تبيّن أن النبات لايستجيب إلى تأثير درجات الحرارة إلا بعد يومين من زراعة البذور ، أي عندما تبدأ خلايا المحيط الدائر بالإنقسامات الموازية .

ـ العوامل الداخلية : يخضع تشكل الجذور الجانبية إلى جملة من التأثيرات المتبادلة القادمة من أجزاء مختلفة من النبات ، وتعتمد الطرائق التجريبية التي تهدف إلى تحديد التأثير المفترض لهذا العضو أو ذاك أو مجموعة من الأعضاء ، على استئصال هذه الأعضاء أو جزء منها (كالفلقات والسويقة فوق الفلقات ، ومرستيم الجذر الرئيسي ومرستيم الجذور الجانبية). ويرى Nozeran (1970) أنّ تغيرات عوامل الوسط الخارجي تؤثر في أجزاء من النبات بصورة أكثر من الأجزاء الأخرى وبخاصة المناطق المولدة للنسج والأعضاء ، وهذا مايؤدي إلى اضطراب (خلل) في التأثيرات المتبادلة بين هذه الأعضاء أو الأجزاء ينتج عنها في النهاية تبدل أساسي في التشكل ولكن بطريقة غير مباشرة .

١ ـ تأثير قمة الجذر الرئيسي : تمارس قمة الجذر الرئيسي تأثيراً مثبطاً في تشكل الجذور الجانبية . فيؤدي قطعها ، كما هو معروف منذ زمن بعيد ، إلى زيادة عدد الجذور

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

الجانبية . إنّ هذا التأثير يشبه تأثير المرستيم القمي الساقي المثبط لتشكل البراعم الجانبية (كما سنرى فيما بعد) ، مع فارق وحيد وهو أنّ قمة الجذر تؤثر في مسافة أطول قليلاً ، كما أن هذه الظاهرة ليست بالسيطرة القمية لأنها تثبط نمو جذور لم تتشكل بعد .

لقد تبيّن من خلال مجموعة من التجارب البسيطة التي تقوم على قطع قمة الجذر الرئيسي لبادرات فتية جداً من نبات الكاكاو أو إجراء حز أفقي على بعد ١ ملم من القمة بحيث يقتصر على نصف ثخانة الجذر فقط أو استئصال نصف قمة الجذر أو حز القمة شاقولياً أو تخفيف سرعة نمو الجذر الرئيسي عن طريق توجيه نموه بعد الإنتاش مباشرة إلى أنبوب زجاجي في وضع أفقي (الشكل ٥٨) إلى أهم النتائج (Dyanat et Neville 1972) التي يمكن تلخيصها :

- يؤدي قطع قمة الجذر الرئيسي ليس فقط إلى زيادة عدد الجذور الجانبية وإنما تزداد أطوالها أيضاً .

- إنّ عزل جزء من المنطقة التي ستتشكل فيها الجذور الجانبية عادة عن المرستيم القمي للجذر الرئيسي بوساطة حز أفقي يشمل نصف ثخانة الجذر الواقعة تحت احدى الفلقتين يؤدي أيضاً إلى النتيجة السابقة نفسها ولكن في المنطقة الواقعة فوق الحز فقط حيث تبقى الجهة المقابلة للحز عادية . ويدل ذلك على أنّ مرستيم الجذر الرئيسي لايستطيع أن يؤثر تأثيراً مثبطاً لتشكل الجذور الجانبية ولنموها بالالتفاف من حول منطقة الجرح ، لأنّ هذا التأثير ينتقل مباشرة بوساطة الأوعية الخشبية الواصلة بين المرستيم ومنطقة تشكل الجذور الجانبية ، والتي قطعت بعملية الحز الأفقي . وكذلك الحال لدى قطع نصف مرستيم الجذر الرئيسي بحز شاقولي وآخر أفقي .

إنّ مرستيم الجذر الرئيسي لايستطيع القيام بتأثيره المثبط على نحو فعّال إلا عندما يؤدي وظائفه كوحدة متكاملة تماماً . فشطر هذا المرستيم طولياً إلى نصفين متساويين تقريباً بحز شاقولي محوري يزيد من عدد الجذور الجانبية وأطوالها أي يوقف أو يخفف من تأثيره المثبط ، ولكن لمدة محدودة جداً وهي المدة التي يكون فيها منشغلاً بترميم نفسه . حيث يعود هذا التأثير ثانية فور نجاح كل شطر بتجديد مرستيم كامل مشابه للمرستيم الأول .

- يؤدي تغير اتجاه نمو الجذر الرئيسي بوساطة أنبوب زجاجي في وضع أفقي إلى

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

تخفيف سرعة نمو الجذر الرئيسي إلى النصف تقريباً . ويرافق ذلك تناقص في تأثيره المثبط أيضاً . فشدة التأثير المثبط تتناسب مع سرعة النمو .

وباختصار : يعمل مرستيم الجذر الرئيسي على الحد من عدد الجذور الجانبية المتشكلة ومن سرعة نموها . ولكي يؤدي هذا الدور بفعالية ينبغي أن يبقى كوحدة متكاملة وفي شروط تتيح له النمو الشاقولي النشيط . وينتقل هذا التأثير من المرستيم إلى منطقة تشكل الجذور الجانبية عبر الأوعية الناقلة الأولية .

ونتساءل الآن : كيف يحدث هذا التثبيط وماهي طبيعته ؟ وماهي نوعية المواد التي يمكن أن تنتقل بأوعية الخشب الأول ؟

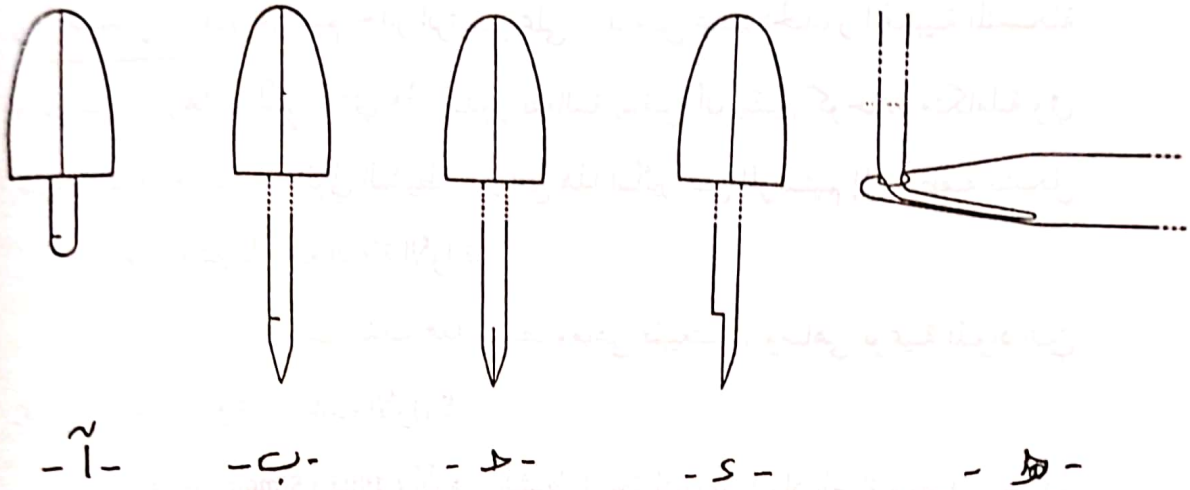
لقد افترض **Simon (1904)** أنّ هذا التثبيط نتيجة لتحويل المواد الغذائية لصالح الجذر الرئيسي وحرمان الجذور الجانبية منها . بينما يرى **Pecket (1955)** أن مرستيم الجذر الرئيسي يحوّل لصالحه منشطاً ما غير معروف والذي يتم تركيبه تحت اشراف الأُكسين (AIA) ، تلك المادة المعروفة بتأثيرها المولد للجذور منذ زمن بعيد . ويميل آخرون إلى الاعتقاد بأن مرستيم الجذر الرئيسي يصنع مثبطاً نوعياً لتشكل الجذور الجانبية **(1935 - Zimmerman et al .)** .

لقد تمكن **Katunskij (1935)** من تثبيط تشكل الجذور الجانبية بعد قطع قمة الجذر الرئيسي واستبدال قمة الكوليوبتيل التي تكون ، كما هو معروف مركزاً نشيطاً للاصطناع وبخاصة للأُكسين ، ومع ذلك لايمكن لهذا الأخير ، وعلى الرغم من تأثيره المثبط لتشكل البراعم الجانبية ، أن يكون مثبطاً نوعياً لتشكل الجذور الجانبية فهو على نقيض ذلك ، معروف بتنشيطه لتشكل الجذور .

ويرى **Champagnat (1961)** إمكانات تفسير هذه النتيجة ، مع أنها غامضة ومحيرة ، إذا ما قبلنا بالفرضية التي تعزو التأثير المثبط إلى تحويل المواد الغذائية . فقمة الكوليوبتيل تستطيع فعلاً أن تلعب دوراً محركاً وجاذباً على نحو مشابه للدور الذي تقوم به قمة الجذر ذاتها . لقد أجريت العديد من الأبحاث حول هذا الموضوع . فتبين لكل من **Torrey** و **Libbert**

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

(1956 - 1959) بعد سلسلة من الدراسات الحيوية ـ الكيميائية وجود مثبطات من طبيعة فينولية Nature phénolique تمنع تشكل الجذور الجانبية ، كما أمكن عزل هذا المثبط فتبين



الشكل (٥٨) ـ رسم تخطيطي يمثل سلسلة من التجارب على قمة الجذر الرئيسي لبادرات فتية جداً من نبات الكاكاو : آ ـ قطع ١ ملم من قمة الجذر ، ب ـ حز أفقي على مسافة ١ملم من القمة يشمل نصف ثخانة الجذر ، جـ ـ حز شاقولي محوري لقمة الجذر ، د ـ نزع نصف قمة الجذر بحز شاقولي وآخر أفقي ، هـ ـ تغير إتجاه نمو الجذر الرئيسي بعد الإنتاش مباشرة بوساطة أنبوب زجاجي في وضع أفقي .

(حسب : Dyanat et al . - 1972) .

أنه طليعة هرمون العلاقات المتبادلة بين البراعم والذي يمكن استبداله بالكومارين Caumarine وهي مادة فينولية .

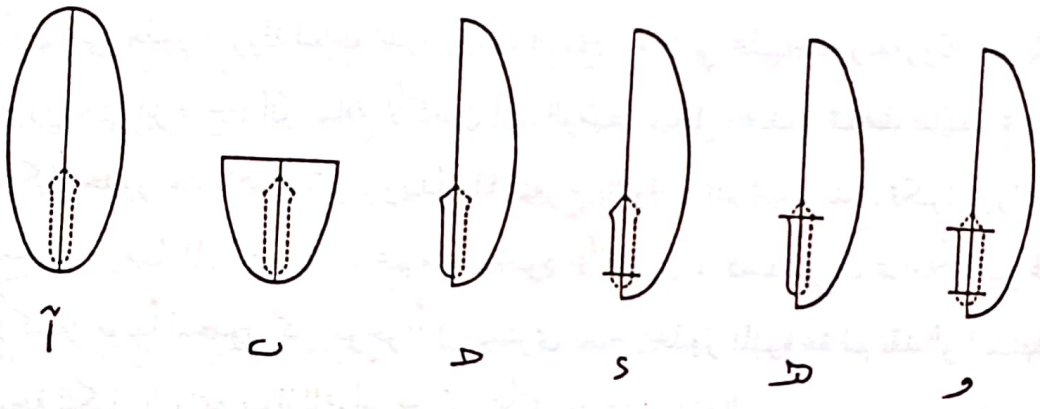
وتبيّن حديثاً أن قمة الجذر الرئيسي وبخاصة القلنسوة ، هي مركز لاصطناع المثبطات ومنها بخاصة حمض القطع (ABA) Acide abscissique والكسانتوكسين Xanthoxine (Torrey , 1976) . ويبدو أن هاتين المادتين ، إضافة إلى دورهما في تثبيط تشكل الجذور الجانبية ونموها ، دوراً في ضبط الإنتحاء الأرضي للجذور Géotropisme (Audus , 1975) (كما سنرى فيما بعد) .

٢ ـ تأثير الفلقات والجملة الفارعية :

ويُقابل ، هذا التأثير المثبط لتشكل الجذور الجانبية والصادر عن قمة الجذر، تأثير منشط لتشكل هذه الجذور منبعث عن الجملة الفارعية وربما الأجزاء الكبيرة من الجملة الجذرية أيضاً . فقد لاحظ Haanet ومساعدوه منذ زمن بعيد (1935) ، أن حز السويقة

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

تحت الفلقات لبادرات فتية من نبات الفول حزاً أفقياً يعيق تشكل الجذور الجانبية في المنطقة الواقعة أسفل الحز . وهذا مادفعهم إلى الافتراض بوجود عامل منشط لتشكل هذه الجذور قادم من الساق أو من احدى الفلقتين وينتقل باتجاه قاعدي نحو قمة الجذر . كما أجريت حديثاً تجارب متعددة تقوم على نزع الفلقات أو جزء منها أو قطع البريعم في اليوم الذي نزرع فيه البذور . الشكل (٥٩) . وتؤكد النتائج كلها صحة النتيجة السابقة .



الشكل (٥٩) ـ رسم تخطيطي يمثل تجارب نزع إحدى الفلقتين أو جزء منها فقط مع حذف أجزاء أخرى : مثل البريعم والجذير وذلك على بذور نبات الكاكاو قبل زراعتها مباشرة (آ ـ حالة شاهدة ، ب ـ قطع النصف العلوي للفلقتين ، حـ ـ قطع إحدى الفلقتين قطعاً تاماً ، د ـ نزع إحدى الفلقتين مع قطع قمة الجذير ، هـ ـ نزع إحدى الفلقتين مع قمة البريعم ، و ـ نزع إحدى الفلقتين مع قمتي كل من البريعم والجذير) .

وكان كل من Bouillenne ، Went (1933) قد بيّنا أنّ الأوراق تركب في الضوء عاملين : أحدهما مغذي و الآخر هرموني ، ولهما تأثير مشترك في تنشيط تشكل الجذور ، وأطلق على العامل الهرموني مصطلح مولد الجذور Rhizocaline والذي يمكن أن يتجمع في كل من الفلقات والبراعم . ثم اعتقد كل من Thimann و Went (1934) أن مولد الجذور هذا ، ماهو بالحقيقة إلا الأُكسين .

إنّ تأثير الأُكسين المنشط لتشكل الجذور معروف منذ أمد ، كما استخدم في تجذير الفسائل . وبيّن Torrey (1956) أنّ الأُكسين يستطيع أن يمارس تأثيره المنشط سواء على النبات التام أو على جزء منه كالجذور والنسج المزروعة في الزجاج . وهذا مايؤكد صحة

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

الافتراض القائل إن العامل الصادر عن الجملة الفارعية والفلقات والمنشط لتشكل الجذور الجانبية إنما هو الأكسين .

ويوجد ، مع ذلك ، مجموعة من الباحثين ، تعتقد بعدم إمكان تدخل الأكسين بمفرده كما أنه لايمكن أن يكون مشابهاً لمولد الجذور المفترض Rhisocaline . ولايستبعدون تدخل عوامل غذائية إلى جانب العوامل الهرمونية , 64 , Bouillenne , 65 , Torrey) (Champagnat , 61) . وبالفعل فقد بيّن كل من Delarge (1941) و Torrey (1965) ، الأول على جذور معزولة لنبات الذرة ونبات القمح ، والثاني على جذور معزولة للبازيلياء ومزروعة في الزجاج ، أنّ إضافة الأكسين إلى الوسط يجعل الجذور تأخذ بالتفرع (أي تشكيل جذور جانبية جديدة) ، ويبدأ هذا التفرع بالتوقف تدريجياً ، لدى تكرار زراعتها بنقلها من وسط إلى آخر على الرغم من وجود الأكسين ، كما لو أنّ عاملاً آخر غير الأكسين مولداً للجذور كان موجوداً في مستوى نسج الجذور المزروعة ثم نفد أو استهلك نتيجة لتكرار الزراعة ، ولذلك أصبح تأثير الأكسين عديم الفعالية .

وبيّنت الأبحاث الحديثة لكل من Radin ، Webster أنّ تطبيق الأكسين على قاعدة قطعة من جذر نبات Raphanus sativus المزروعة في الزجاج ، ينشط تشكل الجذور الجانبية ، بينما يثبط السيتوكينين المطبق بالطريقة نفسها تشكل هذه الجذور تثبيطاً تاماً .

إنّ الأكسين الذي يتم تركيبه في الجملة الفارعية والذي ينتقل بإتجاه قاعدي في الساق وبإتجاه قمي في الجذر ، ينشط تشكل الجذور الجانبية .

لقد تمكن Zobel (1975) من الحصول على أنواع طافرة للبندورة ليس لها جذور جانبية . بينما يتشكل لها جذور عرضية في مستوى الطوق Collet أي أنّ هذه الأنواع الطافرة قد فقدت القدرة على تشكل الجذور الجانبية وراثياً وأصبح لها جذور عرضية . مما يدل على أنّ العوامل التي تضبط تشكل هذين النمطين من الجذور غير متشابهة .

كما تبيّن أنّ معالجة النبات الطافر بالأتيلين Éthylène تحرض تشكل الجذور الجانبية لهذا النبات . بينما لاتؤدي معالجة الجذر المعزول عن هذا النبات الطافر بالأتيلين أو بالأكسين إلى تشكل الجذور الجانبية . فالأتيلين يحرض ، إذن ، الجملة الفارعية على تركيب مادة أخرى غير الأكسين والتي تنتقل باتجاه الجذر الرئيسي محرضة الانقسام

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

المتموضع في مستوى خلايا المحيط الدائر التي ستعطي بداءات الجذور الجانبية .

وهكذا ، نرى أنه حتى الآن مازلنا بعيدين عن المعرفة الدقيقة للعوامل الحقيقية التي تضبط تشكل الجذور الجانبية . لأننا لانستطيع في كل هذه التجارب مشاهدة مايحدث تماماً داخل النبات إلا إذا قتلنا هذا الأخير وهذا بالطبع غير ممكن .

والخلاصة : إذا كان وجود مثل هذه التأثيرات المتبادلة ، التي تضبط تشكل الجذور ونموها ، مؤكداً ، فإن الفرضيات التي صيغت من أجل شرح طريقة تأثيرها ، لم تكن مقنعة تماماً . ويمكن القول بشكل عام ، وعلى الرغم من محاولات كل من **Bouillenne** و **Libert** في صياغة فرضية عامة عن تشكل الجذور تأخذ في الحسبان كل المعطيات المعروفة الممكنة ، إن معارفنا عن الآلية الدقيقة التي تتحكم في حادثات تشكل الجملة الجذرية ، مازالت مجزأة فلم تصل بعد إلى مرحلة الاكتمال . ومرد ذلك الصعوبات المتعددة التي تواجه الباحث أثناء الدراسة : كالمنشأ الداخلي للجذور ، والوسط المكوّن من التربة . إلا أنّ المشكلة الرئيسية هي صعوبة التفريق بين المراحل الأولى المختلفة التي يمر بها تشكل الجذر. ففي حين يعد بروز الجذور الجانبية على سطح الجذر الرئيسي دليلاً على تأثير أحد العوامل في تشكلها ، بينما يمثل في الحقيقة مرحلة متقدمة من تنامي هذه الجذور . فتشكل أي عضو يمر في سلسلة من المراحل المتلاحقة : التموضع ، تمايز حقل التشكل واكتسابه طبيعة العضو الذي ينشأ عنه ، ثم تعضي المرستيم وتكوين العضو الذي يأخذ بالنمو والتمايز إلى نمط محدد . ويمكن ، عندئذ ، أن نتدخل تجريبياً بالتأثير في مرحلة معينة من هذه المراحل ، إلا أنّ معظم الدراسات التي أجريت لم تحدد بدقة تلك المرحلة التي تم التأثير فيها. فكل مرحلة منها تخضع لمراقبة عوامل مختلفة عن المرحلة الأخرى ، فمثلاً ينشط الأكسين تشكل الجذور الجانبية ، إلا أننا لانشاهد تشكل أي جذر جانبي لدى استخدامه بتراكيز عالية . مع أنّ هذه الجذور ، في الحقيقة ، تكون قد تشكلت فعلاً ولكن نموها مثبط . فالأكسين بتراكيز عالية لم يثبط تشكل الجذور الجانبية وإنما منع نموها فقط ، ولذلك لم نتمكن من رؤيتها . ولذلك ينبغي الحذر وعدم الخلط بين هاتين الظاهرتين . فلا نقول إن الأكسين بتراكيز عالية يثبط تشكل الجذور وإنما يثبط نموها .

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

ويبدو أنّ الباحثين المهتمين بتشكل الجذور لم يلتفتوا إلى هذه الناحية المهمة ، فتشكل أي عضو برعماً أكان أم ورقة أم جذراً يبدأ قبل كل شيء :

١ ـ بتموضع حقل التشكل ، ٢ ـ ثم تحديد مصير هذا الحقل وطبيعته : ساقاً ، جذراً ، ... ، ٣ ـ فيما بعد يحدث تعضي هذا الحقل إلى مرستيم مميز للعضو ، ٤ ـ أخيراً يمكن أن يأتي النمو ليكشف لنا عن الأوالة المتشكلة .

إنّ تميز هذه المراحل المختلفة ، خلال تشكل عضو من الأعضاء ، ماهو إلا اقتراب من حقيقة مايجري . فالمرستيم الجانبي الذي تشكل في مستوى المحيط الدائر يكون قد تحدد كمرستيم جذري (طبيعة العضو) ، أمّا انتحاؤه والصفات المرافقة له فهي لم تكن قد تحددت بعد في تلك اللحظة (شكل العضو) . فهذه الخصائص تتحدد تدريجياً أثناء تعضي المرستيم ونموه . إضافة إلى ذلك ، تكون مراحل التعضي والنمو مصحوبة غالباً بنشاط تقسمي ، وقد يبدأ هذا النشاط أحياناً في وقت مبكر جداً وحتى قبل مرحلة التموضع . وقد اشار كل من Bouillenne و Torrey أن التقسم يَسبقُ التمايز عادة أو بدايته المرئية على الأقل ، كما تكون العودة إلى الحالة المرستيمية ضرورية حتى تستطيع الخلايا تكوين أوالة العضو الجديد .

وينبغي في حالة تشكل الجذور الانتباه إلى تحديد الدور الذي يمكن أن تقوم به العلاقات المتبادلة ، فهو دور محرض أو كاشف فقط لإمكانات مكتسبة كما في حالة تشكل البراعم الجانبية أو تمايز بعض البنى الوعائية .

ب ـ الضبط الفيزيولوجي للإنجذاب الأرضي للجذور

Contrôle physiologique du géotropisme

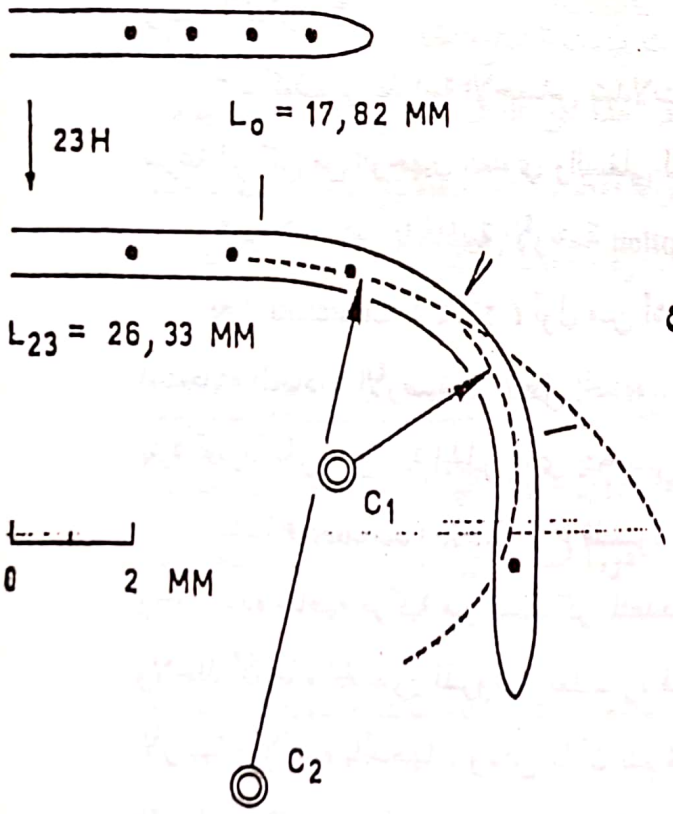
تبدي الجملة الجذرية للنباتات الراقية ، كما هو الحال في الجملة الفارعية ، نوعاً من التعدد الشكلي Polymorphisme ، وذلك تبعاً لاتجاه نموها أو مانطلق عليه مصطلح الانجذاب أو الانتحاء Tropisme . والانجذاب نمو موجه بعامل من عوامل الوسط . فنمو الجملة الفارعية بإتجاه منبع الضوء دائماً يدعى بالانجذاب الضوئي Phototropisme بينما تنمو الجملة الجذرية باتجاه الجاذبية الأرضية أو الانجذاب الأرضي Géotropisme . والانجذاب الأرضي للساق بالأصل سالب ، بينما هو موجب للجذر . ولكن في الحالتين

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

يكون اتجاه النمو شاقولياً (مستقيماً) **Orthotrope** . إضافة إلى ذلك ، يوجد في العديد من الأنواع جذور أو سوق تنمو بالاتجاه الأفقي أو المائل بدلاً من الاتجاه الشاقولي **Plagiotrope** وتتصف الجذور الأفقية بنموها البطيء والمحدود ، ودقة أقطارها (أي أنها تبقى نحيلة دقيقة) .

إنّ المعلومات التي نملكها ، وبخاصة في السنوات الأخيرة ، عن الآلية الفيزيولوجية التي تضبط الانجذاب الأرضي للجذور وعلى الرغم من غزارتها ، تبقى عاجزة عن تفسير آلية الانجذاب الأفقي للجذور الجانبية الذي يُكتسب اكتساباً بتحريض من الجذر الرئيسي . لأن معظم الأبحاث والدراسات أجريت على جذور شاقولية بالأصل . ولذلك سنكتفي بدراسة الانجذاب الأرضي الشاقولي للجذر الرئيسي .

يعد **Sachs (1874)** أول من لاحظ أنّ تغير الوضع الشاقولي للجذر بوضعه أفقياً مثلاً ، يجعله ينحني دائماً باتجاه الجاذبية الأرضية حتى يعود إلى وضعه الأصلي . وتقابل منطقة الإنحناء الكبير منطقة الاستطالة الشديدة وذلك عن طريق وضع إشارات على الشكل فقط من الحبر الصيني عند كل واحد ملم بدءاً من قمة الجذر الموضع أفقياً (الشكل ٦٠) .



الشكل (٦٠) - رسم تخطيطي يوضح طريقة وضع نقاط من الحبر الصيني كل (١) ملم على الجذر الموضوع أفقياً بغية تحديد منطقة الانحناء وشدتها . والتي تكون مقابلة لمنطقة الاستطالة الشديدة .

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

لقد أظهرت الدراسة الخلوية ـ النسيجية لمنطقة الإنحناء بالمجهر العادي تبدلاً في حجم وأبعاد الخلايا . فبينما تميل خلايا الوجه العلوي (المحدب) إلى الاستطالة بشدة في الإتجاه الطولي ، فإنّ خلايا الوجه السفلي (المقعر) تتسع تدريجياً في كل الاتجاهات ، أي أن سرعة استطالة الخلايا في الوجه العلوي أكبر من سرعة استطالة خلايا الوجه السفلي .

إنّ دراسة البنية الدقيقة لتلك المنطقة بالمجهر الإلكتروني ، مع أنها لاتُظهر إلا تبدلاً طفيفاً في بنية خلايا الوجه السفلي ، فإنّ خلايا الوجه العلوي ، على النقيض ، تبدي تبدلات عميقة : نقص لزوجة السيتوبلاسما ، وكذلك عدد الجسيمات الريبية ، بينما يزداد عدد الخنيدرات وكذلك نشاط غشائها الداخلي ولزوجة السترووما . وتنامي الجهاز الفجوي على شكل فجوات قليلة العدد ولكنها كبيرة الحجم . خفض كمية RNA وزيادة نشاط الأنزيم R Nases . (Pilet et Nougared , 56 , 69 , 70) .

ويرى الباحث Audus (1975) أنّ دراسة هذه الآلية تطرح ثلاث مشكلات رئيسة :

١ ـ كيف يتم الإحساس بالجاذبية الأرضية ؟

٢ ـ أي نمط من المنظمات الكيميائية يشرف على استجابة الجذر بالإنحناء لدى تغيير وضعه الشاقولي ؟

٣ ـ كيف ترتبط آلية الإحساس بتبدلات النمط الهرموني الذي يؤدي إلى اختلاف في سرعة نمو كل من الوجهين العلوي والسفلي للجذر الموضوع أفقياً ؟

١ ـ الإحساس بالجاذبية الأرضية Géoperception :

يعد Ciesielski (1872) أول من أشار إلى أنّ قطع النهاية القمية للجذر تلغي استجابته للجاذبية الأرضية أي تبطل إنحناءه . وماتزال الأبحاث منذ ذلك الوقت مستمرة بغية تحديد الجزء من قمة الجذر الذي يتحسس بالجاذبية الأرضية .

استطاع Juniper (1966) نزع قلنسوة جذور نبات الذرة الصفراء بسهولة (بسبب وجود مادة مخاطية مركبة من السكاكر المتعددة والتي تتوضع بين القلنسوة وطليعة البشرة) ولاحظ أنّ هذه الجذور المنزوعة القلنسوة قد فقدت قدرتها على الاستجابة للجاذبية الأرضية والإنحناء باتجاهها . ولكن ما أن يتم تجديد قلنسوة أخرى حتى يستعيد الجذر هذه القدرة مرة ثانية . ويكون ذلك في اللحظة التي تظهر حبات النشاء في خلايا تلك القلنسوة

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

المتجددة (من ١٦ - ٢٤٤ ساعة بعد النزع) . كما توصل إلى النتيجة ذاتها عدد آخر من الباحثين فيما بعد على جذور لأنواع مختلفة .

ويبدو، هكذا ، أن القلنسوة هي مركز الإحساس بالجاذبية الأرضية والتقاط تأثيرها . ولكن أي جزء أو عضية من عضيات خلايا القلنسوة ، يكون قادراً على أن يعمل كمستقبل أو لاقط لهذا التأثير ؟ وبتعبير آخر في أي مستوى من الخلية تتم عملية الإحساس هذه ؟ .

وتعد فرضية حبات النشاء Théorie des graines d'amidon statolites الأولى حول هذا الموضوع (Haberlandt et Nemec , 1900) والتي بقيت سائدة حتى عام ١٩٤٢ عندما أعلن Brauner فرضية الكهرا ـ أرضية Géo - électrique .

وينتج ، حسب هذه الفرضية ، لدى جعل الجذر الشاقولي في وضع أفقي ، فرق في الكمون بين وجهيه العلوي والسفلي ، وذلك تحت التأثير المتباين للجاذبية الأرضية في شدة انتشار الشوارد عبر الأغشية الخلوية ذات الاتجاهات المختلفة .

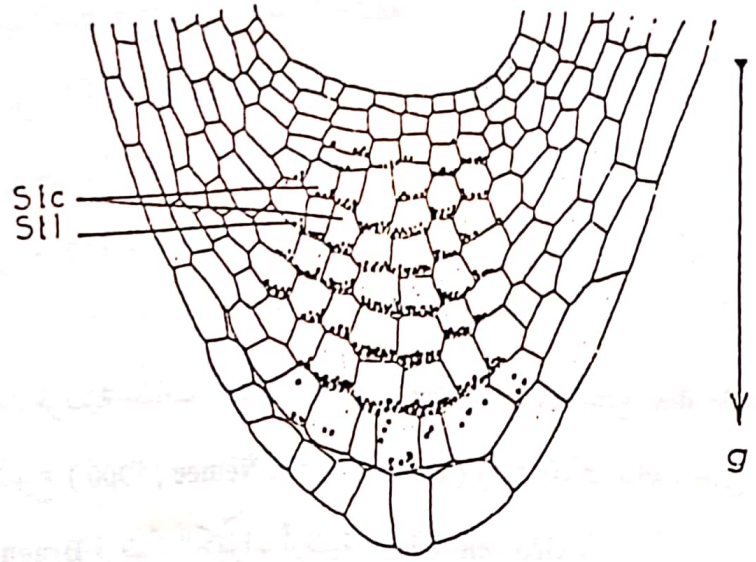
إنّ فرق الكمون هذا مسؤول عن إعادة الجذر إلى وضعه الشاقولي . وبقيت هاتان الفرضيتان المتعارضتان حتى عام ١٩٦٥ حيث بيّنت النتائج الحديثة أنّ هذا الفرق في الكمون الكهربائي لايتشكل إلا بعد وقت متأخر جداً عن الزمن الذي ينحني فيه الجذر استجابة للجاذبية الأرضية والذي لايتعدى ٨ ثوان فقط . وهذا ماقاد إلى دحض صحة هذه الفرضية التي أصبحت عاجزة عن تفسير ظاهرة محافظة الجذر على انجذابه الأرضي الشاقولي، فبدت الفرضية الأولى أكثر إحتمالاً .

ويرى Juniper وزملاؤه (1970) أن الخلايا المركزية للقلنسوة تشكل نسيجاً متخصصاً Statenchyme مكوّناً من خلايا خاصة Statocytes والتي تكون غنية بالصانعات النشوية Amyloplastes أو Statolithes التي تلعب دوراً أساسياً في استجابة الجذر للجاذبية الأرضية (الشكل ٦١) .

ويمكن تلخيص أهم المعطيات التي تؤكد ، بالفعل ، دور الصانعات النشوية في ظاهرة استجابة الجذور للجاذبية الأرضية كالآتي :

ـ تكون قلنسوة الجذور التي تستجيب للجاذبية الأرضية غنية كلها بحبات النشاء .

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner



الشكل (٦١) ـ مقطعاً طولياً في قلنسوة الجذر الذي يكون في وضعه الشاقولي العادي ويظهر فيه : الخلايا المركزية أو النسيج المتخصص . Stc ، وفيها الصانعات النشوية . Stl ، ويشير السهم إلى اتجاه الجاذبية الأرضية g

ولايوجد في الطبيعة إلا حالات نادرة جداً من الجذور المجـردة من الصانعـات النشـوية (الجذور الهوائية لبعض السحلبيات مثلاً) .

ـ يتناقص الزمن الذي يجب أن تبقى الجذور في وضع أفقـي حتى تصبح قـادرة علـى الاستجابة (أي زمن تعريض الجذور وهو في وضـع أفقي إلى تأثير الجاذبيـة) كلمـا ازداد حجم النسيج المتخصص .

تؤدي معالجة الجذر بحمض الجبيرلي (GA3) إلى خفض الاستجابة الأرضية على نحـو واضح الدلالة ، فقد تبيّن أن هذا الهرمون النباتي ينشط الاصطناع الحيـوي لأنزيـم الأميـلاز Amylase - α ويُسرع بالتالي هضم حبات النشاء . وبهذه الطريقة أمكن التخلص مـن حبات النشـاء (Iversen , 1969 على جـذور البقلـة المائيـة Lepidium sativum , 69 و Anker , 68 على كوليوبتيل النبـات نفسـه ؛ و Pilet , 1970) . كمـا تبيّـن بـالمجهر الالكتروني أنّ هذا الهرمون يعمل على هضم النشاء تدريجياً داخـل الصانعـة النشـوية . وبالتالي يكون هضم هذا الأخير مرتبطاً بفقدان الاحسـاس بالجاذبيـة الأرضيـة بصـورة واضحة (Pilet et Nougared , 71) .

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

إن النتائج المتعددة التي أمكن التوصل إليها ، وبخاصة في السنوات الأخيرة ، تتيح لنا التفكير منطقياً بأن الصانعات النشوية القابلة للحركة والاستقرار هي العضيات التي تتحرك مباشرة تحت تأثير الجاذبية الأرضية ، وينتج عن هذه الحركة تبدل في الضغط الميكانيكي الذي تمارسه هذه الصانعات على بعض المكوّنات الخلوية وعضياتها . ويقود هذا التبدل بدوره إلى سلسلة متتالية من الحادثات الحيوية ـ الكيميائية تؤدي في النهاية إلى انحناء الجذر .

إلا أنّ الحد الأدنى للزمن الضروري الذي يجب أن يبقى الجذر الشاقولي في وضع أفقي حتى يستجيب للجاذبية الأرضية ، قصير جداً (١٨ ثانية في نبات الفول) . وخلال هذا الزمن لاتنتقل الصانعات النشوية إلا قليلاً . وهذا ماأدى إلى صياغة عدة فرضيات حول طريقة تأثير الصانعات النشوية في الخلية ذاتها أو بتعبير آخر : ماهي العضيات الخلوية التي تتأثر بالضغط الميكانيكي الناشىء عن الصانعات النشوية .

وترى أقدم هذه الفرضيات ، وجود سطح حساس يكون ممتداً على طول الغلف الطولية لخلايا القلنسوة المشتملة على الصانعات النشوية التي تنتقل بتأثير الجاذبية الأرضية محدثة نوعاً من الضغط الميكانيكي على هذا السطح الحساس تنتج عنه سلسلة من التفاعلات الحيوية ـــ الكيميائية تؤدي إلى انحناء الجذر في النهاية (Haberlandt , 1928) .

بينما يرى Hager (1967) أنّ هذا الضغط يؤدي إلى تبدل الشكل الخارجي لأنزيم بروتيني متوضع في الغشاء السيتوبلاسمي ينتج عنه تبدل في إنتقال الأُكسين .

وحسب Filner et Hertel (١٩٦٩ ـ ١٩٧٠) ، يكون الانتقال الجانبي للأكسين في كوليوبتيل الذرة مرتبطاً بحجم الصانعات النشوية وعددها وكذلك بالضغط الذي يمكن أن تحدثه . ويكون هذا الإنتقال معدوماً في أحد الأنواع الطافرة التي تتصف بصانعات نشوية ضعيفة التنامي .

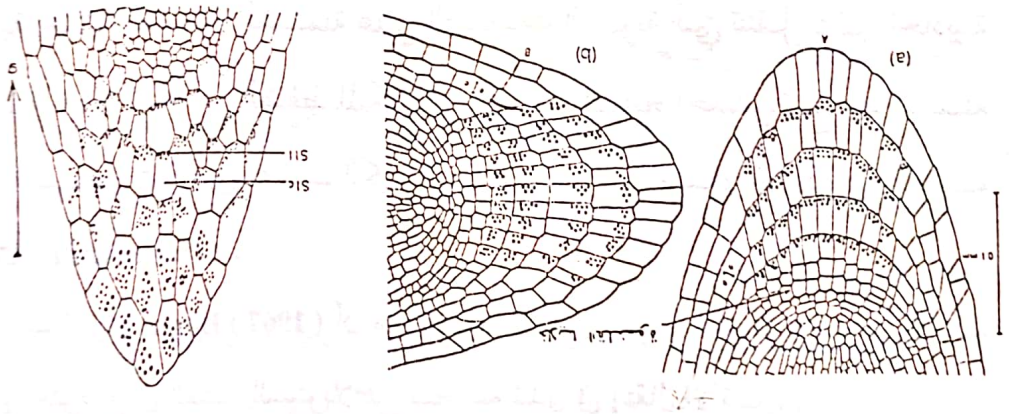
وقد بيّن كل من Iversen et Larsen (١٩٧١ ـ ١٩٧٣) على حذور نبات البقلة المائية Lepidium sativum أن تغير الوضع الشاقولي للجذر يجعل الصانعات النشوية تنزلق

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

على الغلف الطولية لخلايا القلنسوة مما ينشط انحناء الجذر باتجاه الجاذبية الأرضية حتى يعود إلى وضعه الشاقولي . وتزداد شدة التنشيط مع زيادة طول المسافة التي تنزل عليها الصانعات النشوية .

إنّ جعل الجذر في وضع معكوس بحيث تصبح قمته نحو الأعلى ، لايكون متبوعاً بأي تنشيط أرضي ، لأن الصانعات النشوية لاتحدث أي ضغط على السطح الحساس للغلف الطولية وذلك أثناء سقوطها شاقولياً (الشكل ٦٢) .

ويرى Perble (١٩٧٦ ـ ١٩٧٧) أن خلايا القلنسوة المشتملة على الصانعات النشوية ، تكون اسطوانية الشكل من الناحية النظرية . ولذلك فإن ميلها بزاوية معينة عن المحور الشاقولي سواء أكان الجذر في وضعه الشاقولي العادي أم في وضع معكوس (القمة نحو الأعلى) ، ينبغي أن يؤدي إلى تساوي في إنتقال الصانعات النشوية وبالتالي إلى تنشيط أرضي متساوٍ .



(الشكل ٦٢) ـ يمثل توضع حبات النشاء (Stl) في خلايا القلنسوة (Stc) لجذر نبات البقلة Lepidium sativum : a ـ الوضع العادي للجذر الشاقولي حيث القمة نحو الأسفل ، وحبات النشاء متوضعة على الغلف العرضية القمية لخلايا القلنسوة ، b ـ الجذر في وضع أفقي ، وحبات النشاء متوضعة على الغلف الطولية الحساسة ، c ـ الجذر في وضع معكوس حيث القمة نحو الأعلى وحبات النشاء متوضعة على الغلف العرضية القاعدية . ويشير السهم إلى الجاذبية الأرضية . (حسب Lersen , 1971) .

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

وأجرى Perbel (1977) ، بغية التحقق من صحة افتراضه هذا ، التجربة التالية (الشكل ٦٣) ، وذلك على جذور نبات العدس . وتقوم هذه التجربة ، إما على ترك الجذور في وضعها الشاقولي العادي (NR) ، أو جعلها في وضع معكوس (IR) (القمة نحو الأعلى) لمدة (١٥) دقيقة ثم مقارنة سرعة انحناء هذه الجذور لدى جعلها في وضع يميل عن المحور الشاقولي بزاوية ٤٥° أو ٩٠° أو ١٣٥° درجة . فتبين له الآتي :

ـ تكون سرعة انحناء الجذور متساوية في كل من المجموعتين العادية (NR) والمعكوسة (IR) وذلك خلال المرحلة الأولى من التجربة (أي بعد الساعة الأولى من وضع الجذور بزاوية تميل عن الشاقولي بـ ٤٥° ، ٩٠° ، ١٣٥°) . كما تكون شدة الانحناء مرتبطة بطول المسافة التي تقطعها الصانعات النشوية أثناء انزلاقها على الغلف الطولية للخلية ، فوضع الجذور بشكل معكوس لم يبدل من سرعة الانحناء ولا من شدة الاستجابة خلال الساعة الأولى فقط من بدء التجربة .

ـ أما في المرحلة الثانية من التجربة (المدة الواقعة بين الساعة الأولى والساعة الثانية من ميلان الجذور عن الشاقول) . فبينما تبقى سرعة الانحناء متساوية فقط في كل من المجموعتين : NR°90 (المجموعة العادية المائلة عن الشاقول بزاوية ٩٠°) و IR°90 (المجموعة المعكوسة والمائلة بزاوية ٩٠°) ، فإنها تختلف اختلافاً كبيراً في المجموعات : (NR°45 و IR°45) وكذلك (NR°135 و IR°135) . وتُعزى هذه النتيجة إلى :

- إن سرعة انحناء الجذور العادية ثابتة دائماً خلال المرحلتين الأولى والثانية .
- إنّ وضع الجذور بشكل معكوس (القمة نحو الأعلى) ، قبل تعريضها للتنشيط الأرضي (أي قبل ميلانها عن الشاقول) ، يؤدي إلى تبدل في استجابتها خلال المرحلة الثانية فقط ومن الناحيتين الكمية والكيفية . ويكون هذا التبدل عن وضع الصانعات النشوية ، ومدى قربها أو ابتعادها عن الغلاف العرضي القمي للخلية (pd) . وتبيّن بالفعل ، أنّ الصانعات النشوية في المجموعة (IR°45) تكون متوضعة بالقرب من الغلاف العرضي القاعدي أي بعيدة جداً عن الغلاف القمي (pd) ، وتتقدم الصانعات النشوية أثناء انحناء الجذر لتقترب تدريجياً من الغلاف العرضي القمي (أو

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

السطح الحساس) الـذي لم يتـم تنشـيطه بعـد . فعندمـا تصبـح الصانعـات متوضعـة في المنطقة المتوسطة من الخلية ، أي في المجموعة (IR°90) فـإن سـرعة انحنـاء الجـذور تبقـى ثابتة في المرحلتين الأولى والثانية . بينما تصبح الصانعات النشـوية متوضعـة علـى مقربـة من الغلاف العرضي القمي (pd) في المجموعة (IR°135) . فكلمـا ازدادت سـرعة انحنـاء الجذور في المرحلة الأولى اقتربت الصانعات النشوية أكـثر فـأكثر مـن الغـلاف العرضـي القمي (pd) وتناقصت سرعة الانحناء خلال المرحلة الثانية . وبتعبير آخر : تـؤدي عـودة الصانعات النشوية نحو الغلاف العرضي القمي (pd) إلى تثبيط الانحناء الأرضي للجذر . أي أنّ الخلية القلنسوية المحتوية على الصانعات النشوية غير متناظرة فيزيولوجياً (بالنسبة للمستوى العرضي للتناظر) ، لأن سرعة انحناء الجذر تتناقص عندمـا تقـترب قمتـه مـن الوضع الشاقولي أي عندما تصبح الصانعات النشوية قريبة من الغـلاف العرضـي القمـي (pd) . ويكفي من أجل الحصول على استجابة عظمى أن نحرف الجذر بزاوية ١٣٥° .

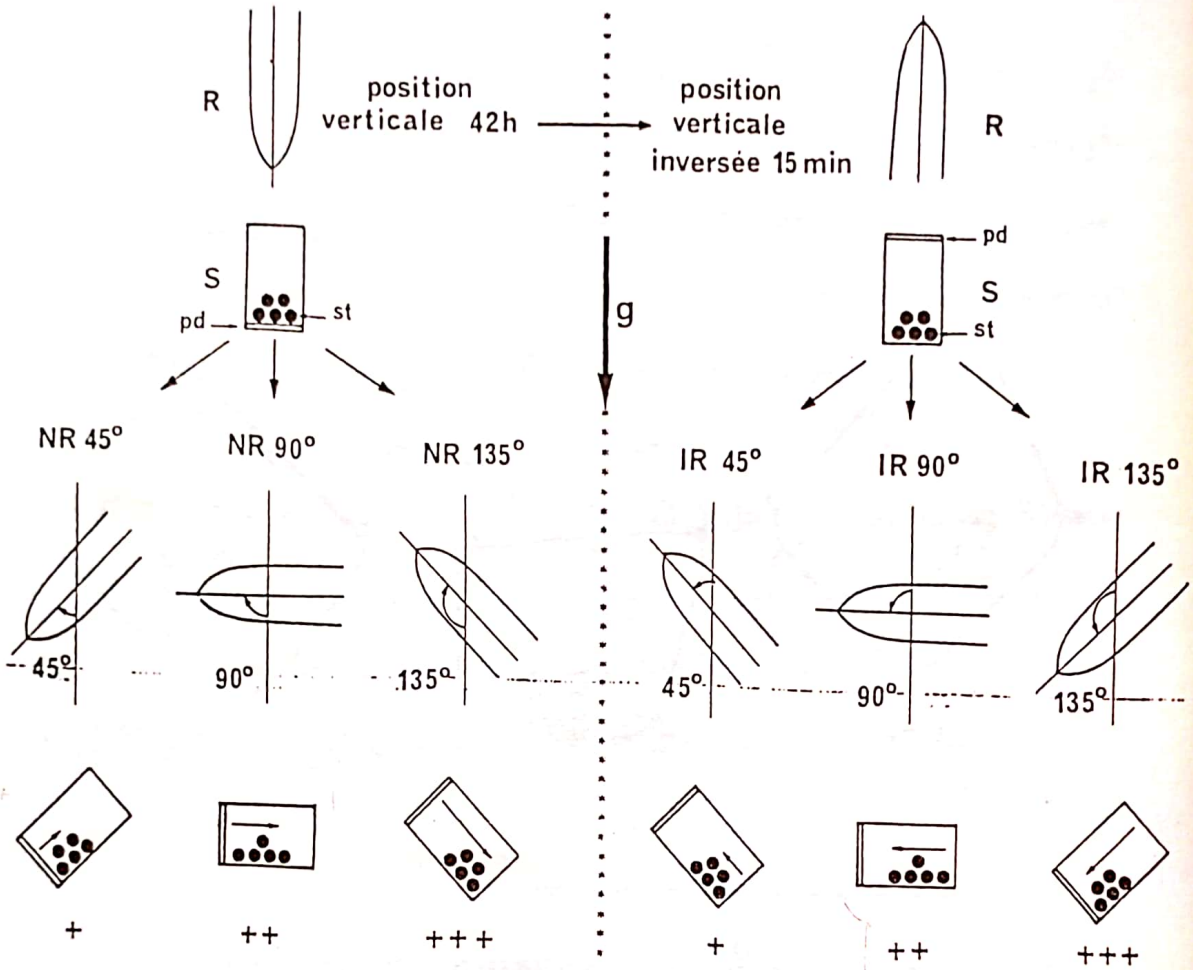
- يوجد ، إذن ، نمط من التنظيم **Système de régulation** يعمـل علـى ضبـط انحنـاء الجـذور وتثبيطـه عندمـا تقـترب قمتـه مـن الوضـع الشـاقولي وهـذا ماكـان قـد أشـار إليـه **Iversen et Larsen** (1973 , 1974) على جذور البقلة المائية .

إنّ وظيفة هذا النمط المُنظم تعتمد على وضع الصانعات النشوية بالنسـبة إلى الغـلاف العرضي القمي للخلية (pd) ، والذي يعمل على اعاقة الانحناء غير الضروري للجذر .

وتستند أحدث الفرضيات إلى بنية القلنسوة المنتظمة جداً والمتناظرة . فقد تبيّن بـالمجهر الالكتروني أنّ الشـبكة السـيتوبلاسمية الداخليـة لخلايـا القلنسـوة المشـتملة علـى الصانعـات النشوية في جذور نبات البقلة **Lepidium sativum** ، تكـون متجمعـة بكثافـة علـى امتـداد الغلاف القمي (pd) علىشـكل كويسـات (أقـداح **Cupules**) . فعندمـا يكـون الجـذر في وضع شاقولي فإن هذه الطبقة من الشبكة السيتوبلاسمية الداخلية للخلايا المحوريـة للقلنسـوة تكون عمودية على محـور الجـذر ، كمـا تكـون صانعاتهـا النشـوية متوضعـة في قـاع هـذه الكويسات . في حين تصنع هذه الطبقة في الخلايا الجانبية للقلنسـوة زاويـة حـادة مـع محـور الجذر . ولذلك تكون الكويسات على يسار الصانعات النشوية في الخلايـا الجانبيـة الواقعـة على يسار محور الجذر ، بينما تكون على يمينها في الخلايا الجانبيـة الواقعـة علـى يمـين محـور

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

الجذر (الشكل ٦٤) . (1972 - Sievers et Volkmanns) .



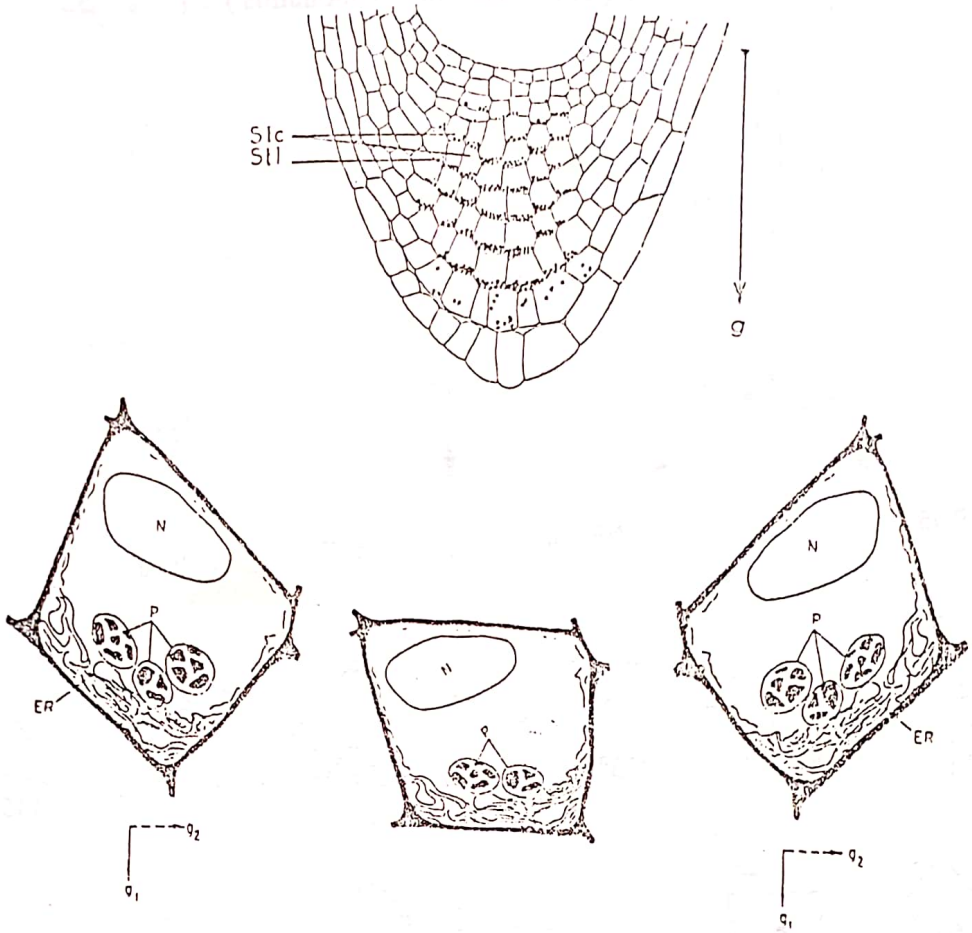
الشكل (٦٣) - يمثل مبدأ تجربة Perbel (1977) .

قُسمت الجذور (R) إلى مجموعتين : مجموعة عادية (NR) أي المجموعة التي تم تنشيطها مباشرة بدورانها ٤٥° , ٩٠° , ١٣٥° درجة ، وأخرى معكوسة (IR) أي التي تم تنشيطها بعد عكسها بحيث أصبحت القمة نحو الأعلى لمدى (١٥) دقيقة ، ثم نجعلها في وضع يميل عن الشاقول بزاوية ٤٥° , ٩٠° , ١٣٥° درجة .

لقد أشير إلى توضع الصانعات النشوية (st) في خلايا القلنسوة (S) حسب درجة ميلان الجذر عن المحور الشاقولي من جهة ، وللغلاف الخلوي العرضي القمي (الخط المضاعف pd) من جهة أخرى . كما أشير إلى حركة الصانعات النشوية تبعاً لطول السهم الموجود داخل المستطيل الذي يمثل خلية القلنسوة (S) التي تحتوي على الصانعات النشوية (st) . وتدل إشارات × على الشدة النظرية لاستجابة الجذر بالانحناء باتجاه الجاذبية الأرضية .

إنّ أي تغير في اتجاه الجذر الشاقولي يؤدي إلى تبدل مباشر في الضغط الذي تحدثه الصانعات النشوية على هذه الغطاء من الشبكة السيتوبلاسمية الداخلية . ويبقى هذا الغطاء محتفظاً بمكانه أثناء انتقال الجذر من الوضع الشاقولي إلى الوضع الأفقي . فتصبح ، عندئذ ،

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner



الشكل (٦٤) - رسم تخطيطي يمثل فرضية (Seivers et Volkans) :

- في الأعلى : رسم اجمالي تخطيطي لمقطع طولي في قمة الجذر كما يظهر بالمجهر العادي ، St خلية قلنسوية ، Stl الصانعات النشوية . وذلك في نبات البقلة Lepidium sativum .

- في الأسفل : رسم تخطيطي لخلايا القلنسوة كما تبدو بالمجهر الالكتروني . لاحظ توزع الشبكة الهيولية الداخلية (ER) بشكل غير متناظر .

- تكون الصانعات النشوية في الخلايا المحورية للقلنسوة (الخلية التي في الوسط) في وضع مستقر في قاع كؤيسات الشبكة الهيولية الداخلية المتوضعة على الغلاف القمي للخلية .

- بينما تكون هذه الصانعات في الخلايا الجانبية للقلنسوة على يمين هذه الشبكة ويسارها (لاحظ الخليتان الواقعتان على يمين الخلية المتوسطة ويسارها) .

- ولدى تغير اتجاه الجذر من الوضع الشاقولي حيث اتجاه الجاذبية الأرضية g_1 إلى الوضع الأفقي حيث اتجاه الجاذبية الأرضية g_2 ، تصبح الصانعات النشوية لخلايا الوجه السفلي قادرة على أن تحدث ضغطاً على الشبكة الهيولية ، بينما ينعدم هذا التأثير في خلايا الوجه العلوي ، نتيجة لابتعاد الصانعات النشوية عن الشبكة.

- ينمو الوجه العلوي أكثر من الوجه السفلي نتيجة لهذا الاختلاف في الضغط .

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

الصانعات النشوية للخلايا الجانبية في النصف السفلي (الوجه السفلي) للجذر قادرة على أن تحدث ضغطاً واضح الدلالة على هذه الطبقة ، بيما ينعدم أي احتمال لمثل هذا الضغط على الوجه العلوي . ولذلك ، تكون استجابة الجذر ، الموضوع أفقياً ، لتأثير الجاذبية الأرضية ، نتيجة لهذا الاختلاف في الضغط الذي تحدثه الصانعات النشوية . ويمكن القول بتعبير آخر يكون هذا الضغط ، في حالة الجذر الشاقولي متوازناً ، بينما يصبح متبايناً لدى أي تعديل في اتجاه نمو الجذر .

ويرى بعض الباحثين (Juniper , 1973) أنّ هذا التوضع للشبكة الهيولية الداخلية لايكون منتظماً دائماً ولذلك لايمكن تعميمه ، حتى وإن وجد فإن الشبكة الهيولية تنتقل مع الصانعات النشوية لدى أي تبدل في اتجاه الجذر .

وهكذا نرى ، على الرغم من المعطيات المتعددة التي تؤكد دور الصانعات النشوية الأساسي في الإحساس بالجاذبية الأرضية . فإن طريقة تأثيرها تبقى غير معروفة بدقة . كما أنّ هذه الفرضية تبقى عاجزة عن تفسير سلوك الجذر عندما يوضع وقمته نحو الأعلى في الهواء ؟

٢ ـ الضبط الهرموني Intervention d'hormons :

لقد تبيّن ، منذ الأبحاث الأولى لكل من Dolk (1930 - 1936) على الكوليوبتيل وHawker (1932) على جذور الفول ، أنّ الأُكسين داخلي المنشأ ، يتجمع تحت تأثير الجاذبية الأرضية على الوجه السفلي لهذه الأعضاء لدى وضعها بشكل أفقي . ولكن يرتفع تركيز الأُكسين في الجذر بسرعة أكبر من ارتفاعه في الساق (Thimann , 1934) ويمكن ، عندئذ ، تفسير الإنجذاب الأرضي الموجب للجذور والسالب للسوق بالإستعانة بفرضية Went - cholodny على الكوليوبتيل (الشكل ٦٥) .

يؤدي تجمع الأُكسين على الوجه السفلي (B) إلى تنشيط استطالة هذا الوجه في الساق وتثبيطها في الجذر ، بيما يكون لتناقص الأُكسين على الوجه العلوي (H) تأثير معاكس تماماً .

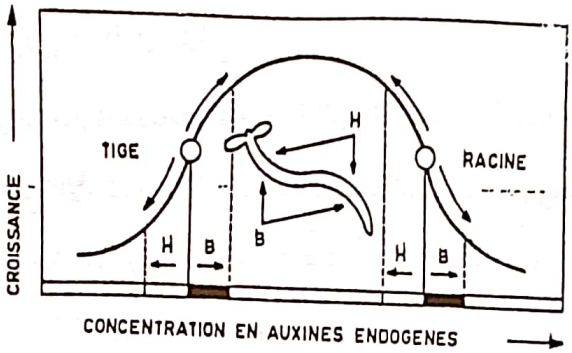
وتجدر الإشارة ، على الرغم من ذلك ، أنه حتى الآن لم يُبرهن بطريقة قاطعة على اصطناع الأُكسين في قمة الجذر ، وتأثيره المثبط عندما يصبح بتركيز أعلى من الدرجة

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

الفضلى . إلا أنّ الأبحاث الحديثة أظهرت أنّ الأُكسين ينتقل داخل الجذر بشكل قطبي باتجاه قمي ، كما يتم هذا الانتقال عن طريق الاسطوانة المركزية وبخاصة اللحاء .

والسؤال الذي يطرح نفسه هنا : ماهو دور الأُكسين في ظاهرة الانجـذاب الأرضـي ؟ وماهي الآلية التي تضبط توزعه داخل الجذر ؟ .

لقد تمّ دراسة إعادة توزيع الأُكسين تحت تأثير الجاذبية الأرضية في الجذور التي توضـع أفقياً ، دراسة منهجية منذ زمن قديم نسبياً . وتبيّن تجمعه على الوجه السفلي للجذر .

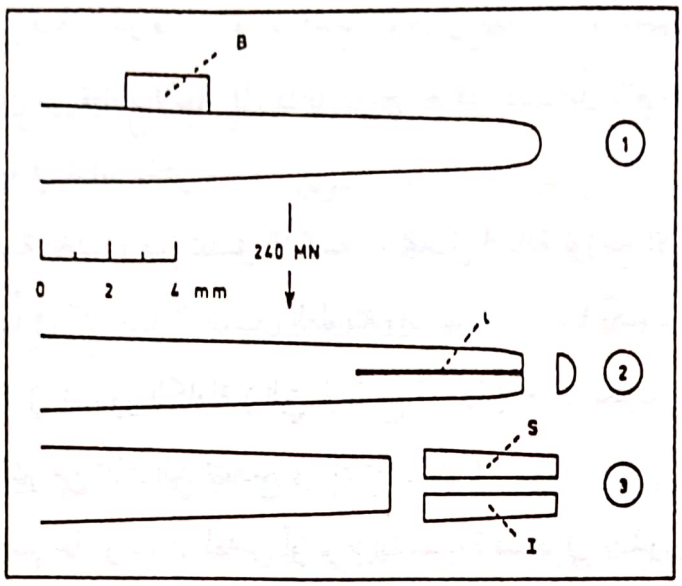


الشكل (٦٥) - يمثل تغيرات النمو لكل من الوجهين العلوي والسفلي في كل من الجذور (Racine) والسوق (Tige) الموضوعة أفقياً وذلك تبعاً لتركيز الأوكسين داخلي المنشأ .
(H : الوجه العلوي ، B : الوجه السفلي) ، (حسب Went - cholodny) .

كما أعطت الأبحاث التي استخدمت الأُكسين خارجي المنشأ الموسوم بالفحم المشع $AIA\text{-}C^{14}$ نتائج مماثلة . فقد بيّن Konings (1967 - 1968) على جذور البازيلياء ، أنّ تطبيق الأُكسين المشع سواء على قمة الجذر أو قاعدته يؤدي إلى تجمعه على الوجه السفلي للجذور التي توضع بشكل أفقي . ولكن يختفي هذا الإنتقال الجانبي المفضل للأكسين إذا ماقطعت قمم هذه الجذور . ولايبدو أي دور لأنزيم الأُكسين ـــ أوكسيداز . Auxine - oxydase

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

لقد استخدم Pilet (1971) التقانة التالية في دراسة انتقال الأكسين خارجي المنشأ وفي الاتجاهين الطولي والجانبي وذلك على جذور كل من العدس والذرة الصفراء (الشكل ٦٦) .



الشكل (٦٦) - يمثل التقانة التي استخدمها Pilet (1971) في دراسة انتقال الأكسين خارجي المنشأ وتوزعه داخل الجذر . وذلك بتحضير قطعتين من الجذر الموضوع أفقياً : قطعة علوية (S) وأخرى سفلية (I) بغية استخدامها في معايرة النشاط الاشعاعي . (B : قطعة من الآغار مشبعة بالأكسين المشع C^{14} - AIA ، I : حز طولي بعد قطع قمة الجذر) .

تُوضع ، بعد جعل الجذر في وضع أفقي ، قطعة من الآجار المشبعة بالأكسين الموسوم بالفحم المشع C^{14} - AIA على بعد ١ سم من قمة الجذر (الشكل ٦٦ ، 1) . ثم تُقطع قمة الجذر ، بعد ٢٤٠ دقيقة على مسافة ٠،٥ ملم (للمقارنة مع الجذور التي تُقطع قممها قبل تطبيق الأكسين) . ثم يجرى حز طولي لمسافة ٥ ملم (الشكل ٦٦ ، 2) . وبقطع الجذر عرضياً على بعد ٤ ملم من مكان قطع القمة (الشكل ٦٦ ، 3) نحصل على قطعتين طول كل منهما ٤ ملم إحداهما علوية (S) والأخرى سفلية (I) . ثم يُدرس النشاط الاشعاعي لهاتين القطعتين والمقارنة مع قطع أخرى مماثلة ولكن في جذور لم تُقطع قممها مسبقاً أي قبل وضع قطعة الأجار المشبعة بالأكسين . فتبيّن من هذه الدراسة المقارنة لكل

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

من انتقال الأُكسين المشع باتجاه قمي وإعادة توزيعه في كل من الجذور الكاملة والأخرى التي قطعت قممها مسبقاً الآتي :

١ ـ ينتقل الأُكسين انتقالاً قطبياً باتجاه قمي على نحو شديد الوضوح .

٢ ـ يؤدي قطع قمة الجذر قبل تطبيق قطعة الآجار المشبعة بالأكسين المشع ، إلى تنشيط نفوذ الأُكسين من قطعة الآجار إلى داخل نسج الجذر تنشيطاً بالغ الدلالة . كما تزداد كميته المتجمعة في نهاية الجذر .

٣ ـ إنّ قطع قمة الجذر ، قبل تطبيق الأُكسين ، يجعل إعادة توزيع الأُكسين المشع داخل الجذر متجانساً في كل من القطعتين العلوية والسفلية . بينما يكون هذا التوزيع بصورة غير متجانسة في الجذور الكاملة (التي لم تقطع قممها) حيث تكون الكمية المجتمعة في القطعة السفلية أكبر من تلك التي تتجمع في القطعة العلوية .

٤ ـ إنّ قطع قمم جذور نبات العدس أو نزع القلنسوة فقط في جذور نبات الذرة الصفراء لايؤدي إلى تنشيط الانتقال القمي للأكسين فحسب ، بل إلى توزعه داخل الجذر بشكل متجانس تماماً على كل من الوجهين العلوي والسفلي وعلى الرغم من وجود التحريض الأرضي (أي وضع الجذر أفقياً) . في حين ينشط وجود القمة أو القلنسوة الانتقال الجانبي للأكسين باتجاه الوجه السفلي .

٥ ـ تبيّن هذه النتيجة الواضحة الدلالة مع نتائج **Konings** ، الدور الذي تلعبه قمة الجذر ، وبخاصة القلنسوة ، في ضبط التوزيع (الانتقال) الجانبي للأكسين .

٦ ـ إنّ قطع قمة الجذر أو نزع القلنسوة فقط ، يجعل الجذر لايستجيب إلى الجاذبية الأرضية لدى جعله في وضع أفقي . لأنّ إعادة توزيع الأُكسين على كل من الوجه العلوي والسفلي أضحت متجانسة . فمن المنطقي ، عندئذ ، القبول بأنّ هذا التوزيع الجديد للأكسين مسؤول عن الانجذاب الأرضي للجذور على نطاق واسع .

إلا أنّ الأبحاث الحديثة نسبياً والمتعلقة بتوزيع الأُكسين داخلي المنشأ في الجذر (**Audus** ومدرسته ١٩٦٨ ـ ١٩٧٥) و (**Genkel** : ١٩٦٠) ، أظهرت على عكس نتائج الأبحاث القديمة ، أنّ تركيز الأُكسين على كل من الوجهين العلوي والسفلي متماثل، إن لم يكن أكبر على الوجه العلوي ! وإذا كان تدخل الأُكسين في ظاهرة

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

الانجذاب الأرضي للجذور كمنشط للنمو ، دون شك ، فإنه لايمكن أن يتدخل كمثبط للنمو عندما يصبح تركيزه أعلى من الدرجة الفضلى .

وبالفعل ، فقد تبيّن :

١ ـ إنّ وضع الجذر بشكل أفقي يؤدي إلى تناقص سرعة نمو كل من الوجهين العلوي والسفلي على حد سواء بالمقارنة مع سرعة نموها في الوضع الشاقولي . إلا أنّ سرعة نمو الوجه السفلي أقل من سرعة نمو الوجه العلوي . أي أنّ الوضع الأفقي للجذر يثبط سرعة نمو الوجهين معاً .

٢ ـ تؤدي إضافة الأُكسين خارجي المنشأ إلى تزايد سرعة نمو الوجهين معاً وبنسب متماثلة تقريباً .

٣ ـ لايمكن فهم هذه النتائج وتفسيرها إلا إذا كان الأُكسين الذي ينشط النمو معاكساً لمثبط نوعي يعمل على إعاقة النمو . ولذلك اتجه الباحثون نحو البحث عن مثبط آخر للنمو بغية التعرف على الطريقة التي تضبط بها القلنسوة الانجذاب الأرضي للجذور فتبيّن :

ـ إنّ قطع القمة أو نزع القلنسوة فقط يؤدي إلى فقدان الجذر لقدرته على الاستجابة للجاذبية الأرضية ، بحيث لاينحني أبداً .

ـ إنّ نزع نصف القلنسوة أو نصف القمة أو حتى قطع القمة بكاملها ، ثم اعادتها على أن تكون بشكل غير متناظر ، يجعل الجذر ينحني دائماً باتجاه الجهة التي يوجد فيها النصف المتبقي من القلنسوة ، مهما كان وضع الجذر واتجاه نموه .

ـ لايكون هذا المثبط المنبعث من القلنسوة نوعياً ، فاستبدال قلنسوة جذور الذرة الصفراء مثلاً بقمة جذور العدس يؤدي إلى النتيجة نفسها .

ـ إنّ الاحتفاظ بالقلنسوة كاملة ووضع حاجز من الميكا على شكل صفيحة رقيقة بوضع أفقي تحت أحد نصفي القلنسوة بغية اعاقة تأثير المثبط المفترض يؤدي أيضاً إلى النتائج السابقة نفسها .

ـ كما تبيّن أنّ القلنسوة ليست مركزاً لانتاج مثبطات النمو فحسب ، وإنما تكون هذه المثبطات قابلة للإنحلال بالماء ، والانتقال باتجاه قاعدي من القلنسوة نحو قاعدة الجذر أي نحو المنطقة التي سيتم فيها الانحناء . ويمكن تلخيص التقانة التي استخدمها Pilet , 71

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

على النحو التالي (الشكل ٦٧) .

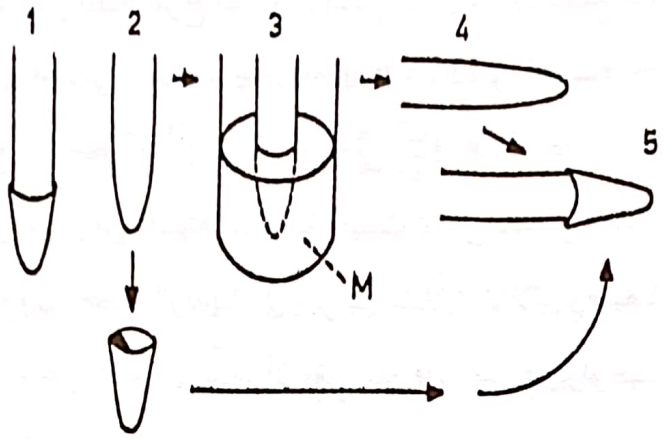
تُنزع قلنسوة الجذر ، ثم تُغطس القمة منزوعة القلنسوة إما في محلول Ringer وإما في مادة كارهة للماء ذات طبيعة زيتية . ثم تُعاد القلنسوة إلى الجذر ثانية ويوضع هذا الأخير بشكل أفقي . وأخيراً تُراقب الاستجابة الأرضية . فتبين أن وجود الطبقة المحبة للماء (سائل رينغر) بين البشرة الأولية للجذر والقلنسوة لايعيق انحناء الجذر ، بينما تُعيق الطبقة الكارهة للماء (صفيحة الميكا) هذا الانحناء .

ـ كما تبيّن من أبحاث أخرى متعددة وحديثة أنّ القلنسوة بالفعل ، هي مركز لاصطناع المثبطات وبخاصة حمض القطع (ABA) والكسانتوكسين Xanthoxine . فمن المحتمل أن يكون ضبط الانجذاب الأرضي تحت اشراف هاتين المادتين المثبطتين (Audus , 83 ; Battyer , 78) .

ويبدو أن الكسانتوكسين Xanthoxine يشترك مع الأصبغة النباتية Phytochromes في تثبيط نمو الجذور بالتحريض الضوئي . فبينما لاتُظهر الجذور التي نُزعت منها نصف القلنسوة أية استجابة أرضية في الظلام . فإنها تنحني في الضوء نحو الجهة التي تحتوي على النصف الآخر للقلنسوة . أي أنّ هذه المادة المثبطة لاتكون فعالة إلا في الضوء . والسؤال الذي يمكن طرحه ، بصدد هذه الظاهرة التي تستوجب تدخل الأصبغة النباتية ، والتي يبدو أنّ المستقبل الضوئي Photorécepteur يكون متموضعاً في نهاية الجذر ومن المحتمل في القلنسوة ذاتها ، هو كيف يتم ضبط الانحناء الأرضي في التربة حيث يسود الظلام الدامس؟ وهل هي الظاهرة نفسها التي دُرست في المخبر ؟ . إضافة إلى ذلك ، من غير المستفيد ، أن يكون الانتقال الجانبي للأكسين ، وإعادة توزيعه في الجذور الأفقية ، خاضعاً أيضاً للتأثير الذي تحدثه الجاذبية الأرضية في حركة الصانعات النشوية ، حيث تبيّن أن وضع كوليوبتيل الذرة الصفراء بشكل معكوس (القمة نحو الأسفل) يؤدي إلى تثبيط الانتقال القطبي للأكسين باتجاه قاعدي تثبيطاً واضح الدلالة . وتتناقص شدة الطافرة التي تكون صانعاتها النشوية صغيرة جداً وتترسب ببطء شديد . وهذا ما يدل على أن حركة الصانعات النشوية التي تكون تحت ضبط الجاذبية الأرضية إنما هي على صلة مع حركة الأكسينات .

وهكذا نرى ، أنه حتى الآن لاتوجد نتائج يمكن أن تقدم تفسيراً قاطعاً عن آلية

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner



الشكل (٦٧) ـ يمثل التقانة التي استخدمها Pilet في التحري عن المثبطات التي يمكن أن تصنعها القلنسوة . في جذور نبات الذرة الصفراء : 1 ـ الجذر الشاقولي في وضعه العادي ، 2 ـ نزع القلنسوة ، 3 ـ غمرها في محلول محب أو كاره للماء ، 4 ـ وضع الجذر بشكل أفقي ، 5 ـ اعادة القلنسوة إلى الجذر مرة أخرى .

الانجذاب الأرضي للجذور . ويقترح **Audus (1975 - 1983)** التفسير التالي :

ـ يكون الأُكسين (AIA) ضرورياً لنمو الجذور ، ولكنه لايكون منظماً لانجذابها الأرضي .

ـ يتم في القلنسوة اصطناع مثبط ما ، والذي يمكن أن يكون حمض القطع (ABA) أو نظيراً له مثل الكسانتوكسين . وتقوم بهذا الاصطناع العضيات التي تتعرض للضغط الذي تحدثه الصانعات النشوية ، والتي يمكن أن تكون الشبكة الهيولية الداخلية ، أو ببساطة الصانعات النشوية ذاتها . حيث تبيّن بالفعل ، أنّ الصانعات المعزولة من الثمار الناضجة لنبات المحامي **Avocat** (من الفصيلة الغارية) تستطيع تركيب حمض القطع بدءاً من حمض **Mévalonique** ـ الموسوم .

ـ ينتقل هذا المثبط ، في الجذر ، باتجاه قاعدي حصراً ، وتكون الجهة الواقعة على مساره المنبعث من مركز اصطناعه أكثر غزارة أو بالأحرى أشد تثبيطاً .

ـ ومن المحتمل أن يكون التأثير المثبط ناتجاً عن انتشار المثبط وليس عن انتاجه ، لأن الاستحابة لاتحدث إلا في منطقة بعيدة عن الخلايا المتخصصة في القلنسوة ، التي تكون

الممسوحة ضوئيا بـ CamScanner

مجردة من الصانعات النشوية .

ونرى أخيراً من المفيد طرح السؤال التالي : كيف تستطيع هذه الفرضية أو تلك تفسير الانجذاب الجانبي للجذور **Plagiotropie** (والذي أغفلناه حتى الآن لأن منهاج الكتاب لايسمح بالتوسع أكثر) . إنه دون أدنى شك مجال خصب للبحث مازال حتى الآن مهملاً على الرغم من أهميته التطبيقية حيث يمكن تعديل الهندسة الشكلية للجملة الجذرية كأن نحول الجملة الوتدية إلى حزمية مثلاً بمايتلائم وطبيعة الأرض والتربة ؟ ، والذي يمكن إذا مالقي الضوء يوماً ما أن يغني معارفنا عن فيزيولوجيا التنامي وتطبيقاتها . **(Neville , 1990)**