رقم الترتيب:

رقم التسلسل:

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية

وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

جامعة الشهيد حمه لخضر– الوادي

كلية علوم الطبيعة والحياة

مذكرة تخرج لنيل شهادة

ليسانس أكاديمي

ميدان: علوم الطبيعة والحياة

شعبة علوم البيولوجيا

تخصص: بيولوجيا وفيزيولوجيا النبات

الموضوع

مقاربة جزيئية لفيزيولوجيا الإنتاش عند البذور

من إعداد:

خماس شيماء

غنامي عائشة

قروي نسيمة

هاني عائشة

تحت إشراف الأستاذ:

بالمسعود رشيد

الموسم الجامعي: 2014-2015

شكر وعرفان

يقول رسول الله صلى الله عليه وسلم : "من لم يشكر الناس لم يشكر الله"

رواه احمد في مسنده .

الحمد لله الذي أكرمنا بعطفه وهدانا إلى خير سبيل وأنار بصائرنا بالعلم المنير وفتح لنا خزائن حكمته ورحمته وحلمه الكبير . الحمد لله الذي قد أراد أن نكون لخير عباده مداد ، وسدد خطانا وقبل دعانا ، الحمد لله الذي وفقنا إلى إتمام هذه المذكرة وبه نستعين لتقديم خالص الشكر إلى :

أولا إلى من كان لهما الفضل في وصولنا إلى هذه الرتبة إلى ألطف وأطيب وأحن مخلوقات الله إلى من كانوا لنا الحضن الدافئ والقلب الحنون إلى الولدين الكريمين فشكرا لهما وألف شكر .

إلى الأستاذ المؤطر بالمسعود رشيد على إشرافه على هذه المذكرة وعلى ما يقدمه للعلم أعانه الله .

إلى أساتذة كلية البيولوجيا بجامعة حمه لخضر بالوادي ، والى ومسؤول المكتبة على تعاونه معنا .

شكرا إلى كل من ساعدنا على انجاز هذا العمل، شكرا لأساتذتنا الكرام في كل مراحل التعليم لما لهم من فضل واسع فيما وصلنا إليه .

إلى كل هؤلاء نتقدم بأسمى عبارات الشكر والعرفان على ما قدموه لنا ، فدمتم سراجا منيرا في دروب العلم وطلابه .

نسيمة -عائشة - شيماء -عائشة

الفهرس

المقدمة	
الفصل الأول: بيولوجيا البذور	
I. مورفولوجيا وتشريح البذور	02
I.1. تعريف البذرة	02
I.2. الخصائص المورفولوجية العامة	02
I.3. تشريح البذور	03
I.3.1. الجنين	03
I.3.2. الأنسجة التخزينية	05
I.3.3. أغلفة البذرة	06
I.4. طبيعة المدخرات المخزنة في البذور	07
I.4.1. البروتينات	07
I .4.2. اللبيدات	08
I.4.3. الكربوهيدرات	10
I.4 .4. حامض الفيتيك	11
I.5. المكونات الكيميائية الثانوية في البذور	12
II. أنواع البذور	15
III. النشوء والتطور	18
III.1. الإخصاب	18
III.2. تشكل الجنين (الأنسجة الجنينية)	20
III.2.1. مراحل التطور الجنيني لنبات *Arabidopsis thaliana*	20
III.2.1.1. مرحلة الجنين الأولي	20
III.2. 2.1. مرحلة تشكل الأعضاء الجنينية	21
III. 3. تشكل الأنسجة التخزينية (السويداء)	23
III.3.1. مرحلة السويداء النووية	24
III.3.2. مرحلة السويداء الخلوية	25
III.3.2.1. تمايز السويداء الخلوية	27
III.4. تشكل القصرة	29

IV. النضج والجفاف	30
IV .1. مرحلة النضج	30
IV.1.1. تجميع وتراكم المدخرات	30
IV.1.1.1. الكربوهيدرات	30
IV.1.1.2. البروتينات	31
IV.1.1.3. اللبيدات	31
IV.2. مرحلة الجفاف	32
IV.2.1. اكتساب تحمل الجفاف (التيبس)	32
IV.2.2. آلية اكتساب تحمل الجفاف (التيبس)	32
الفصل الثاني: فيزيولوجيا انتاش البذور	
I. تعريف الإنتاش	34
II. مورفولوجيا الإنبات (أنواع الإنبات)	34
II.1. الإنبات الأرضي	34
II.2. الإنبات الهوائي	35
III. التغيرات التي تطرأ على البذرة أثناء الإنتاش	37
IV. مراحل فزيولوجيا الإنتاش	37
V. العوامل اللازمة للإنتاش	39
V.1. 1. الماء	39
V.1. 2. درجة الحرارة	39
V.1. 3. الأكسجين	40
V.1. 4. الضوء	40
V.2. العوامل الداخلية	41
VI. ظاهرة كمون البذور	41
VI.1. تصنيف كمون البذور	42
الفصل الثالث: فيزيولوجيا الانتاش على المستوى الجزيئي	
I. التغيرات الجزيئية التي تطرأ على البذور خلال مختلف مراحل الإنتاش	44
I.1. استعادة الوظائف والبنيات الخلوية	45
I.1.1. تحريك واستعمال المدخرات الغذائية	45

I.2.1. تنشيط الإستقلاب الخلوي والتعبير المورثي	46
I.2.1.1. تنشيط الإستقلاب الخلوي	46
I.2.1.2. تنظيم التعبير الوراثي	47
I.2.1.2.1. تغيرات خريطة منظومة التفاعلات الوراثية "النسخيوم"	47
I.2.1.2.2. تغيرات البروتيوم	48
I.2. بروز الجذير	50
II. التنظيم الهرموني	54
II.1. دور هرمون ABA	54
II.2. دور هرمون GA	54
II.3. العمل المتضاد بين GA وABA في تنظيم الكمون والإنتاش	56
الخاتمة	57
قائمة المراجع	
الملخص	

فهـــرس الجـــداول

الرقم	عنـــوان الجدول	الصفحـة
01	الأنسجة التخزينية وحجمها لبعض أنواع البذور	06
02	النسب التقريبية للبروتينات المخزنة في بعض أنواع الحبوب	08
03	مخطط تصنيفي لأنواع الكمون الأساسية عند البذور حسب دراسة *Nikolaeva* (1977)	43

فهـــرس الوثـــائق

الرقم	عنـــوان الوثيقـــة	الصفحـة
01	البنية التشريحية لبعض أنواع البذور	04
02	التركيب الكيميائي لبعض أنواع الهرمونات النباتية	13
03	أنواع البذور المختلفة المصنفة حسب معايير مارتن (1946)	16
04	خصائص بعض أنواع البذور	18
05	عملية الإخصاب المضاعف عند كاسيات البذور	19
06	مقارنة بين عملية الإخصاب عند عاريات وكاسيات البذور	19
07	مراحل التطور الجنيني لنبات *Arabidopsis thaliana*	21
08	مقارنة بين جنين أحاديات الفلقة وجنين ثنائيات الفلقة	22
09	عملية الإخصاب و مراحل تشكل الجنين عند عاريات البذور	23
10	مرحلة السويداء Coenocyte عند الحبوب	24
11	مراحل تطور مرحلة السويداء Coenocyte عند *Arabidopsis thaliana*	25
12	آلية تشكل الصفائح الخلوية في مرحلة السويداء الخلوية	26
13	مرحلة السويداء الخلوية عند أحاديات الفلقة	26
14	مرحلة السويداء الخلوية عند *Arabidopsis thaliana*	27
15	تمايز السويداء الخلوية عند أحاديات الفلقة	28
16	السويداء عند اكتمال نضج الجنين لـ *Arabidopsis thaliana*	29
17	أنواع الإنبات عند بذور أحاديات الفلقة (الذرة)وثنائيات الفلقة(الفاصوليا)	36
18	المنحنى النظري لعملية الانتاش	38
20	حركية المدخرات البروتينية خلال الانتاش	46
21	نتائج فصل بروتينات بذرة *Arabidopsis* أثناء الإنتاش باستعمال 2-DGE	49
22	الفرضيتان لتفسير علاقة الحد من القوة الميكانيكية للأنسجة المحيطة (السويداء والقصرة) وزيادة القوة الداخلية لتوسع أو تمدد الجنين	51

23	الإنزيمات أو البروتينات التي يكون لديها دور في آلية بروز الجذير مع الجينات المطابقة لها بالإشارة إلى مواقع التعبير المورثي في الأنسجة لبعض الأنواع	52
24	آليات تنظيم تمزق الأنسجة والخلايا في السويداء عند بذور نبات *Arabidopsis*	53
25	التركيب الحيوي لبعض هرمونات التنظيم	55
26	عمل بعض الجينات وهرموني GA و ABA في تنظيم كمون وإنتاش البذور	56

قائمة الاختصارات

الرمز	الكلمة الدالة
%	النسبة المئوية
C°	الدرجة المئوية
µm	Micrometer
2- DGE	two-Dimensional Gel Electrophoresis
DNA	Deoxyribo Nucleic Acid
mRNA	messenger RiboNucleic Acid
eIF(iso)4E	Eukaryotic translation initiation factor isoform 4E
ABA	Abscisic Acid
GA	Gibberellic Acid
GA_3	Gibberellic Acid3
PSVs	Protein Storage Vacuoles smaller
Hsp	Heat Shock Proteins
LEA	Late Embryogenesis Abundan
HAI	Hours After the start of Imbibition

المقدمة

المقدمة

تعتبر البذور مكون أساسي من مكونات النظام الغذائي في العالم، وتمثل الحبوب لوحدها 90% من البذور الزراعية وتساهم بما يقدر بنصف كمية الطاقة العالمية للفرد الواحد.

ولذلك تحظى بيولوجيا البذور بأكبر قدر من البحوث على الإطلاق في فيزيولوجيا النبات. ويذكر bewley (1997)، أنه تم إحصاء أكثر من 5000 بحثا حول إنتاش البذور و700 أخرى حول كمون البذور فقط في تسعينات القرن الماضي حسب قاعدة البيانات Agricola.

ورغم ذلك لا تزال هناك أسئلة أساسية لم تتم الإجابة عليها خصوصا فيما يتعلق بكيفية خروج الجنين من البذرة وإتمام الإنتاش وكيفية منع بروز الجنين وأن تضل البذرة في حالة كمون. بالنسبة لكثير من النباتات، تكون البذور ضرورية لتكاثرها وانتشارها، وتعتبر أيضا استراتيجية لتكيف النبات من أجل البقاء تحت الضغوط، إن إنتاش البذور يعتبر مرحلة مبكرة وحاسمة في دورة حياة النبات، يدل على تلك السيرورة الفيزيولوجية التي تبدأ بامتصاص الماء من قبل البذور الجافة وتنتهي مع بروز الجذير (BEWLEY,1997).

إن إنتاش البذور هو عبارة عن سيرورة فيزيولوجية وبيوكيميائية تنطوي على سلسلة من عمليات نقل الإشارة الخلوية وتنظيم التعبير الجيني، وكفرع رئيسي من البيولوجيا الحديثة للبذور، فقد حققت الدراسات حول إنتاش البذور تقدما كبيرا في العقدين الماضيين، غير أن كيفية تنظيم تلك الأنشطة المعقدة بطريقة منسقة ومتتابعة خلال إنتاش البذور تضل غير معروفة إلى حد كبير (HE et YANG, 2013).

وفي ظل عدم وجود دراسات أو أبحاث باللغة العربية في هذا الموضوع، فإننا نهدف من وراء هذا البحث إلى مقاربة موضوع "الإنتاش" مقاربة مرجعية في الأبحاث العالمية التي تتبناها المجموعة العلمية العالمية، ونتبع في ذلك المقاربة البيولوجية الجزيئية من أجل الإجابة عن التساؤلات البحثية التالية:

- كيف تكون البذرة معدة تركيبيا وفيزيولوجيا لأداء دورها كوحدة تشتت وانتشار للأنواع النباتية؟
- كيف تسهم البذرة وظيفيا في إنشاء نبات جديد؟
- ماهي الآليات الجزيئية الكامنة وراء توزع الإنتاش والكمون عند البذور؟

ومن أجل ذلك جاء تقسيم هذه الدراسة المرجعية كالتالي:

في فصل أول تم التطرق إلى البذرة تشريحيا و تصنيفيا ووظيفيا بدءا من التكاثر والنمو إلى النضج. فيزيولوجيا الإنتاش ومختلف مراحله وكذلك الكمون كان موضوع الفصل الثاني. وفي فصل ثالث عكفنا على التعمق في الدراسة الجزيئية لسيرورة الإنتاش عند البذور بيوكيميائيا ووراثيا. واستعرضنا مختلف النتائج في الخاتمة العامة.

الفصل الأول

بيولوجيا البذور

I. مورفولوجيا وتشريح البذور

I.1. تعريف البذرة Seed

البذرة هي ذلك الجزء من النبات والمسؤول عن إنتاج نبات جديد وهي عضو يساعد على انتشار النباتات (ANONYME, 1980)، كما عرفها بوغد يري (2000) على أنها العضو النباتي الذي ينتج عن تحول البويضة الملقحة، تتولد البذرة داخل المبيض الذي يتحول إلى ثمرة بعد نضجه، ويمكن معرفة جنس النبات أو حتى نوعه من المظهر الخارجي للبذور فقط (MANUILA et *al*., 1971)، تعتبر البذور وسيلة لتكاثر النباتات البذرية، فهي تمثل نبتة مصغرة محاطة بغلاف في حالة سكون، تنتش وتنمو عند توفر الظروف الملائمة لتعطي نباتا جديدا (زوبير، 1991)، وعرفت أيضا على أنها عبارة عن نبات جنيني في حالة سكون يتزود بغذاء مختزن، وتتكون البذرة نتيجة اندماج نواة توجد داخل الكيس الجنيني للبويضة مع نواة مذكرة من حبة اللقاح (الباز وآخرون، 2008).

I. 2. الخصائص المورفولوجية العامة

الوصف المورفولوجي للبذور يتعلق بالوصف الخارجي لكل الأوصاف التي تبديها البذرة، وتتمثل هذه الخصائص في (هاني، 2012):

- **اللون:** قد تكون البذور أحادية اللون وقد تكون منقطة أو مخططة (إزدواجية اللون) أما بالنسبة للألوان الأكثر شيوعا فهي الأبيض والبني ومشتقاته والأسود، أما بقية الألوان كالأحمر والأخضر والأصفر فهي تعتبر من الحالات النادرة (SINGH et MATHUR, 2004)؛
- **الشكل:** أشكال البذور الأكثر شيوعا هي الكروي، المستطيل، البيضاوي، الإهليجي، الهرمي، الكلوي و متوازي المستطيلات (SINGH et MATHUR, 2004)؛
- **الحجم:** تختلف البذور في حجمها بين الأنواع والأجناس، فنجد البذور الكبيرة الحجم كبذرة البلح وبذور صغيرة الحجم كبذور الهالوك (الباز وآخرون، 2008)؛
- **السطح الخارجي:** قد يكون سطح غلاف البذرة أملس أو نحتي ويوجد أنواع مختلفة من هذه الزخارف كالأخاديد، الشقوق، التجاعيد، النتوءات، كذلك قد تغطى قصرة البذور بطبقة شمعية أوهيميسيليلوزية دهنية أو بمادة بكتينية وقد تكون هذه الطبقات رقيقة أو سميكة (SINGH et MATHUR, 2004).

- **السرة:** وهي عبارة عن ندبة متواجدة على قصرة البذرة، و التي كانت تمثل نقطة اتصال بين البذرة وأنسجة المبيض وهذه الندبة ناتجة عن انفصال البذرة عن الحبل السري للنبتة الأم (PAMPLIN,1963 ; BAKER et MEBRAHTU, 1990)؛
- **النقير:** يمثل قناة أو ثقب متواجد على مستوى قصرة البذرة، ويلعب دور مهم في مرحلة التشرب خلال الإنبات وذلك بدخول الماء عبر هذا الثقب، يستعمل عادة حجم وتموضع النقير في وصف البذور وعادة ما يكون غير واضح في البذور الجافة وقد تم تحديد نوعين من النقر: مفتوح بحيث يكون متوسط انفتاحه 0.44 ملم^2 ومغلق متوسط انفتاحه 0.18 ملم^2 KULIK et YAKLICH, 1991).
- **الرافا:** تعتبر حافة متواجدة على قصرة البذرة وهي ناتجة عن التحام جزئي للحبل السري (SINGH et MATHUR, 2004)؛
- **الزوائد والملحقات:** يكمن دور هذه الزوائد في مساعدة البذور على الإنتشار، فمنه ما هو على شكل زائدة لحمية متواجدة بالقرب من السرة وهي ذات طبيعة شمعية أو زيتية؛ أو بشكل أجنحة ناتجة عن امتدادات القصرة؛ وقد تكون بشكل شعيرات متوزعة على سطح البذرة (SINGH et MATHUR, 2004).

I. 3 . تشريح البذور

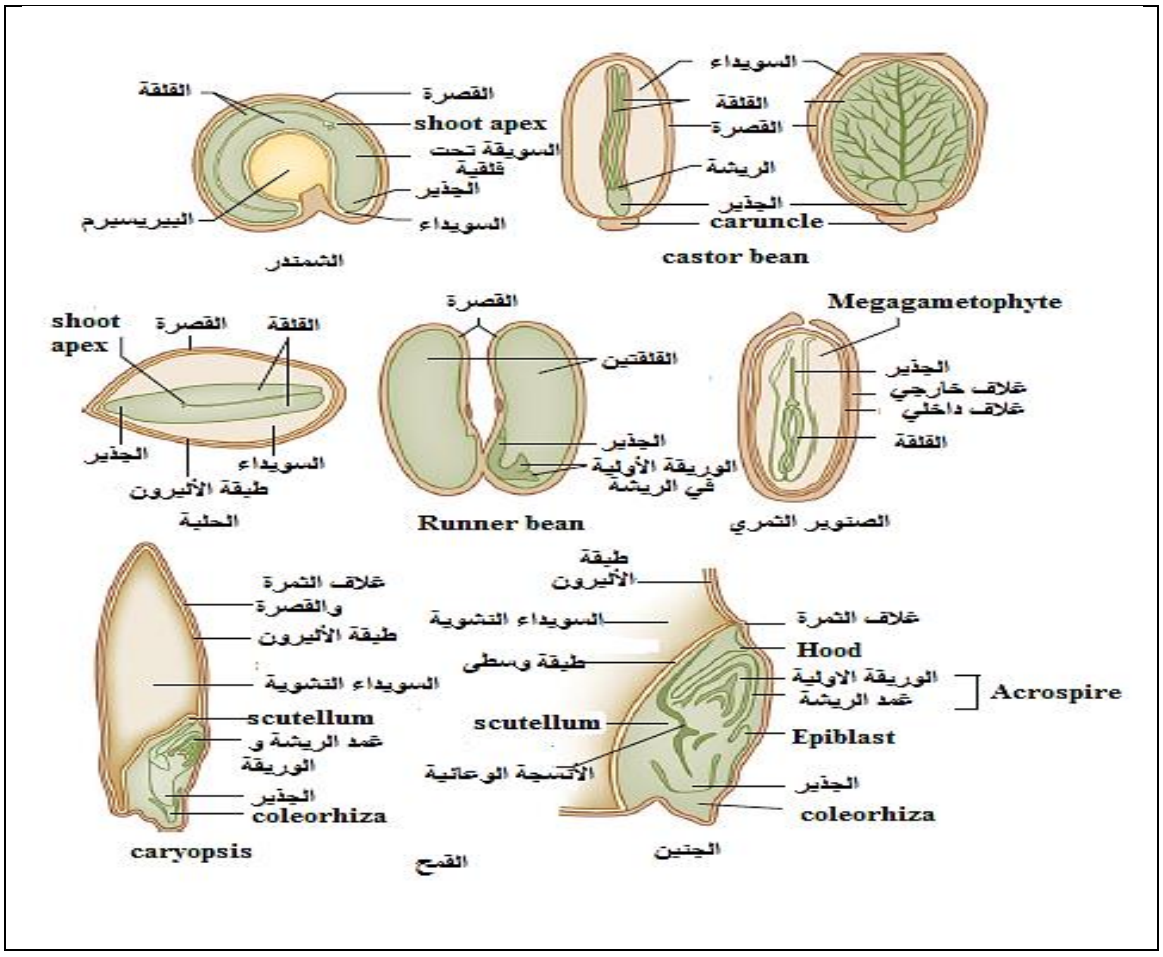
تتكون بذور النباتات الراقية من الجنين والغلاف الذي يسمى القصرة (Testa)، وكثيرا ما يوجد بها جزء ثالث والمتمثل في الأنسجة التخزينية المسماة بالسويداء(Endosperm) وهو نسيج ثلاثي الصيغة الصبغية (3n) عند كاسيات البذور أما عند عاريات البذور تسمى Megagametophyte و هو نسيج أحادي الصيغة الصبغية (n) (BEWLEY et *al*., 2013)، و تحتوي هذه النسج على مواد معذية مختزنة حول الجنين الذي يتألف من الأعضاء الأساسية التي يتكون منها النبات البالغ وهي الجذور والساق والأوراق (الصباغ، 1989)، وبشكل عام تتكون البذرة من ثلاث أجزاء هي:

I.1.3. الجنين Embryo

يتكون الجنين من محور صغير يحمل فلقة (cotyledon) أو أكثر وهي عبارة عن أوراق جنينية، ويعرف الطرف السفلي للمحور بالجذير(radicule) أو الجذر الجنيني، أما الطرف العلوي للمحور فهو عبارة عن منطقة نمو إنشائية تغلفها أوراق خضرية، تعرف بالريشة (plumule)، وتعرف المنطقة ما بين الجذير وموضع اتصال الفلقات بالمحور باسم السويقة تحت الفلقية (hypocotyle)، أما المنطقة

ما بين الريشة وموضع اتصال الفلقات بالمحور تعرف باسم السويقة فوق الفلقية (epicotyle)، ويختلف عدد الفلقات في النباتات مغطاة البذور؛ فهي واحدة في ذوات الفلقة لواحدة monocotyledonous واثنتان في ذوات الفلقتين dicotyledonous، أما في النباتات عاريات البذور فالعدد غير محدود إذ تحتوي بذور الصنوبر مثلا على (3-17) فلقة حسب الأنواع، ويختلف حجم وشكل الجنين في بذور النباتات المختلفة فهما مرتبطان بالتراكيب الأخرى داخل البذرة (الوثيقة 01)، ففي أنواع أحاديات وثنائيات الفلقة التي تحتوي على سويداء (إندوسبرم) في البذور الناضجة الجنين يمثل الحجم الأقل في البذرة، كما في بذرة البلح فهو صغير جدا رغم كبر البذرة (الباز وآخرون، 2008).

ولا يمكن تمييز أجزائه بالعين المجردة، وفي بذرة الخروع يتعذر تمييز الريشة من الجذير، على خلاف الجنين في البذور عديمة السويداء كما في بذرة الفول و الفاصوليا يلاحظ أن الجنين كبير و واضح متميز الأجزاء (BEWLEY et *al*., 2013).



الوثيقة 01 البنية التشريحية لبعض أنواع البذور (BEWLEY et *al*., 2013).

I.2.3. الأنسجة التخزينية

يتم تخزين المدخرات الغذائية في بعض أجزاء الجنين، وغالبا ما يكون ذلك داخل أنسجة الفلقات، وتوصف البذرة في هذه الحالة بأنها لاسويدائية exendospermic، أو تخزن المدخرات في نسيج خاص يغلف الجنين ويعرف السويداء endosperm وتعرف البذرة في هذه الحالة بأنها سويدائية endospermic (الجدول 01).

وتتمثل هذه النسج في:

- **النسيج السويدائي endospermic tissue (السويداء)**

وهو نسيج يحيط بالجنين ثلاثي الصيغة الصبغية (3ن) ناتج من عملية الإخصاب المضاعف عند كاسيات البذور وتعرف البذرة في هذه الحالة بأنها إندوسبرمية (VILLEGENTE, 2013). وباستمرار نمو الجنين أثناء تكوين البذرة، يقل السويداء تدريجيا وقد يستهلك كليا، وفي هذه الحالة يكون الجنين كبيرا و تضل الفلقات رقيقة و غشائية كما في الخروع والذرة (الباز وآخرون، 2008)؛

- **أنسجة الفلقات**

و هو نسيج ثنائي الصيغة الصبغية (2ن) متواجد في الجنين وفي هذه الحالة تظهر الفلقات متضخمة متلحمة و تعرف البذرة في هذه الحالة بأنها لاإندوسبرمية (البازوآخرون، 2008)؛

- **نسيج Megagametophyte**

وهو نسيج أحادي الصيغة الصبغية، وهو عبارة عن نسيج يحيط بجنين عاريات البذور فقط (BLACK، 2010)؛

- **نسيج البيريسبرم perisperm**

في بعض الحالات يتطور النويسل ويشكل نسيج البيريسبرم، كما في حالة بنجر السكر betterave à sucre (VILLEGENTE, 2013).

الجدول 01 الأنسجة التخزينية وحجمها لبعض أنواع البذور (BLACK، 2001).

البذرة **a** التخزينية الرئيسية	الحجم بالتقريب **(g)**	الأنسجة
السحلبيات	10^{-6} >	**B**
التبغ	10^{-4}	الفلقات
الخشخاش	10^{-3}>	الفلقات
الخس	10^{-3}	الفلقات
القمح	5×10^{-2}	السويداء
الشعير	5×10^{-2}	السويداء
الصنوبر	8×10^{-2}	Megagametophyte
الذرة	0.4	السويداء
البازلاء	0.5	الفلقات
الفاصوليا	1 -0.2	الفلقات
جوز الهند	600 -4	السويداء (الطرية والصلبة)

a. البذور الجافة.
b. المدخرات عند السحلبيات تكون شبه منعدمة.

I.3.3. أغلفة البذرة Seed coat

تنشأ أغلفة البذرة من أغلفة البويضة بعد عملية الإخصاب و غالبا ما يكون غلافا واحدا، وفي هذه الحالة يكون الغلاف عادة صلبا و خشنا أو يكون غلافين بحيث يكون الداخلي رقيقا، ويطلق على الغلاف الخارجي للبذرة اسم القصرة (testa)، و يوجد على القصرة ندبة تسمى السرة (hilum) ، وهي مكان اتصال البذرة بجدار الثمرة عن طريق أنبوبة تسمى الحبل السري (funicle)، ويوجد بالقصرة ثقب دقيق يعرف بالنقير(micropyle)، وهو يمثل الموضع الذي تمر من خلاله أنبوبة اللقاح مخترقة أغلفة البويضة لتصل إلى الكيس الجنيني، وكثيرا ما يستمر وجود النقير في البذرة كثقب، يساعد على دخول الماء إلى داخل البذرة في مراحل الإنتاش الأولى (الباز وآخرون، 2008).

ويوجد تباين كبير في تشريح أغلفة البذور لذلك فهو يستخدم في التصنيف النباتي (التصنيف بين الأنواع والأجناس)، وللغلاف أهمية كبيرة في البذرة فهو يحمي الجنين من المؤثرات الخارجية، ويتكون الجدار الخارجي للبذرة من صف من الخلايا ذات جدران سميكة و مواد دهنية و شمعية مثل مادة السوبيرين، طبقات الخلايا التي تحتوي على الكريستال (أكسالات الكالسيوم أو الكربونات والسليكا) توجد في أغلفة البذور لكثير من الأنواع كما في السمسم وهي تلعب دور وقائي مهم،

في بعض الأغلفة كالعديد من البقوليات تكون إلى حد ما غير نفوذة للماء وبالتالي يمكن أن تلاحظ في الحبوب تتحدد قصرة البذرة الوحيدة بغلاف الثمرة لتكون ما يعرف بغلاف الحبة كما في القمح والذرة، وقد تكون القصرة جلدية كما في الفول والفاصوليا أو غشائية كما في الفول السوداني (الغشاء بني اللون) أو صلبة كما في الخروع (BEWLEY et *al*., 2013).

I.4. طبيعة المدخرات المخزنة في البذور

I.4.1. البروتينات Proteins

البروتينات (متعدد البيبتيد) هي عبارة عن مبلمرات polymers تتكون من ما يقارب من 20 حمض أميني مختلف، و قد تكون مؤلفة من سلسلة واحدة (بيبتيدية) أو عدد من السلاسل المترابطة ذات أحجام متماثلة أو مختلفة، و قد تكون مرتبطة بروابط هيدروجينية ضعيفة نسبيا (غير تساهمية) أو روابط قوية ثنائية الكبريت مرتبطة تساهمي (BEWLEY et *al*., 2013) ، و بشكل أساسي يمكن تقسيم بروتينات البذور إلى فئتين كبيرتين:

أولا: الإنزيمات التي تعتبر مسؤولة عن استئناف النشاط الأيضي وذلك أثناء تشرب البذرة والبروتينات التنظيمية والبروتينات البنائية؛

ثانيا: البروتينات المخزنة التي تتراكم خلال تشكل البذور والتي تنشأ من مصادر الكربون والنيتروجين خلال إنتاش وتطور البادرة (SHEWRY et *al*., 1995).

في عام 1924 أنشأ Osborne تعريف وظيفي وتمثيلي لهذه البروتينات في البذور والمصنفة وفقا لذوبانها في المحاليل المختلفة ويستند هذا التصنيف على الاستخراج المتعاقب للبروتينات من جزء معين لعينات من البذور، وجدت أربع أنواع من البروتينات وهي:

- **الألبومين albumins:** وهي عبارة عن إنزيمات قابلة للذوبان في الماء عند درجة PH متعادلة أو في وسط ذو حامضية قليلة؛
- **الغلوبيلين globulins:** وهي قابلة للذوبان في المحاليل الملحية؛
- **البرولامين prolamins:** وتكون قابلة للذوبان بنسبة 90% في الإيثانول؛
- **الغليتيلين glutelins:** قابل للذوبان في المحاليل العالية الحموضة أو العالية القاعدية.

كمثال عن بعض أنواع الحبوب التي تحتوي على أنسجة تخزينية ذات طبيعة بروتينية، يمثل (الجدول 02) النسب التقريبية للبروتين المخزن المكون لبعض أنواع الحبوب:

الجدول 02 النسب التقريبية للبروتينات المخزنة في بعض أنواع الحبوب .(BEWLEY et *al*., 2013)

Cereal	Albumin	Globulin	Prolamin
Barley الشعير	13	12	75 (hordein, hordenin)
Maize الذرة	4	2	85 (zein)
Oats الشوفان	11	70 (avenalin)	20 (avenin)
Rice الأرز	5	60[a] (oryzenin)	20 (oryzin)
Sorghum الذرة البيضاء	6	10	80[b]
Wheat القمح	9	5	85 (gliadin, glutenin)

الغلوبيلين والبرولامين و الغليتيلين هي من البروتينات المخزنة والتي يكمن دورها في ضمان إمداد الأحماض الأمينية للمدخرات البروتينية (BEWLEY, 1997) ، البرولامين هو من البروتينات المخزنة الرئيسية في الأعشاب والحبوب باستثناء الأرز والشعير.

الغليتيلين عرف بتواجده في القمح و الذرة و غيرها من الحبوب التي لديها بنية قريبة من البرولامين و لكنها غير قابلة للذوبان في الايثانول بسبب وجود الجسور ثنائية الكبريت، ويعتبر الغلوبيلين من البروتينات الموجودة بكثرة في بذور العديد من النباتات ثنائية الفلقة (SHEWRY et *al*., 1995 ; SHEWRY et HALFORD, 2002).

وتوجد المركبات البروتينية في البذرة في كل من الجنين والسويداء وبالتحديد في طبقة الألرون وهي طبقة متخصصة محيطة بالسويداء والتي توجد في الحبوب و Zygotic Embryo عند نبات *Arabidopsis thaliana* (BETHKE et *al*., 2007).

2.4.I.اللبيدات Oils

كيميائيا، مدّخرات البذور الدهنية تكون بصورة ثلاثي الغليسرول TAGs (سابقا تدعى ثلاثي الغليسريد) و معظمها تكون زيوتا (في الحالة السائلة) عند درجة حرارة تفوق 20c°؛ قد تحتوي بعض البذور على كميات ملموسة من الدهون الفوسفاتية (phospholipids)، الغليكولبيد (glycolipids) و الستيرول (sterols).

*** ثلاثي الغليسرول TAGs:**

وهي أسترات للغليسرول مع ثلاثة أحماض دهنية وتمثل كالتالي:

$$\begin{array}{l} CH_2O\cdot OC\cdot R^1 \\ | \\ R_2\cdot CO\cdot OCH \\ | \\ CH_2O\cdot OC\cdot R^3 \end{array}$$

R1، R2،R3 تمثل عدد ذرات الكربون في كل سلسلة من سلاسل الأحماض الدهنية و عموما هذه السلاسل لا تحمل نفس عدد ذرات الكربون.

أغلبية الأحماض الدهنية في البذور تكون غير مشبعة (تحتوي على روابط مضاعفة)، منها حمض أولييك oleic وحمض اللينولييك linoleic وهما يمثلان أكثر من 60% من وزن جميع محاصيل الزيوت البذرية، كذلك حمض α-linolenic والذي يتوفر بكمية قليلة في الزيوت البذرية، كما تحتوي البذور على أحماض دهنية مشبعة (تحتوي على عدد زوجي من ذرات الكربون ولا تحتوي على روابط مضاعفة) كما حمض البالميتيك palmitic وهو أكثر الأحماض الدهنية المشبعة انتشارا في الزيوت البذرية (BEWLEY et *al*., 2013).

يخزن ثلاثي الغليسرول TAGs في البذور بشكل أجسام دسمة (لبيدية) يتراوح قطرها ما بين 0.2 µm و 6 وذلك حسب الأنواع، إذ تتشكل في الشبكة الاندوبلازمية أثناء نضج البذرة وتكون محاطة بغشاء فسفولبيدي وحيد الطبقة يحتوي على وحدات بروتينية بنائية مختلفة منها ما هو جزء لا يتجزأ من هذا الغشاء وتتمثل في (BEWLEY et *al*., 2013):

- **بروتينات oleosins**

تلعب هذه البروتينات دورا مهما في استقرار أغشية الأجسام الدسمة ولها دور آخر يتمثل في منع هذه الأجسام من الاندماج مع بعضها البعض خلال مرحلتي نضج وجفاف البذرة (BEWLEY et *al*.,2013)؛

- **بروتينات caleosins**

يكمن دور هذه البروتينات بتسهيل تفاعل و التصاق إنزيم الليباز مع الأجسام الدسمة وتحويلها إلى ثلاثي الغليسرول لتتمكن البذرة من استعمالها أثناء عملية الانتاش (NAESTED et *al*., 2000 ; POXLEITNER et *al*., 2006)؛

- **بروتينات stéroléosines**

من أدوار هذه البروتينات اشتراكها في نقل الإشارات الخلوية أثناء النمو و خاصة إلى قناة هرمونات Brassinosteroids، وأيضا في رفع (كسر) السبات وتحريك واستعمال المدخرات اللبيدية أثناء الإنتاش (LI et *al*., 2007; BAUD et *al*., 2009).

I.3.4.الكربوهيدرات Carbohydrates

تعتبر الكربوهيدرات أكثر أنواع المدخرات تخزينا في البذور كمصدر غذاء ، ويعتبر النشاء هو أكثر الكربوهيدرات المدخرة في البذور، وقد تكون أنصاف السيليلوز (مركبات مكونة للجدار الخلوي) هي الشكل الرئيسي للكربوهيدرات المخزنة في بعض أنواع البذور ولاسيما في بعض بذور البقوليات السويدائية، وعادة ما يغيب النشاء في الأنسجة التي تتواجد في جدران خلاياها على كميات معتبرة من أنصاف السيليلوز، تختلف نسب الأوليغوساكاريد بين الأنواع وغالبا ما تقدر نسبته 2-6٪ من الوزن الجاف للبذرة، والكربوهيدرات الأخرى التي تكون غير مخزنة هي السليلوز، البكتين، يتم تخزين النشاء في البذور في شكلين مرتبطين هما الأميلوز والأميلوبكتين وكلاهما تعتبر سكريات متعددة، يتكون الأميلوز من 100الى 10000 وحدة غلوكوز في الطول، ترتبط جزيئات الجلوكوز المجاورة برابطة غليكوزيدية بينما يكون الأميلوبكتين أكبر من الاميلوز بكثير أي بحوالي 10^2- 10^3 مرة ؛ ويتكون من العديد من سلاسل الأميلوز المرتبطة عن طريق روابط لإنتاج جزيء عديد التفرعات، كل سلسلة فرعية مكونة من 6 إلى80 رواسب غلوكوز في الطول (BEWLEY et *al*., 2013).

ويتم تصنيع النشاء في الـ amyloplasts ، والتي تحتوي على حبة واحدة إلى عدة حبيبات نشاء، ويتواجد الأميلوبكتين بشكل عالي التنظيم في المناطق الكثيفة، ويحتوي على مجموعات من صف من اللوالب المزدوجة الأميلوبكتين، ويعتقد أن سلاسل الأميلوز منتشرة في الأميلوبكتين، وتتواجد في مناطق غير متبلورة التي يوجد فيها أشكال أقل تنظيما من الأميلوبكتين (BEWLEY et *al*., 2013).

وتتكون معظم الحبيبات من حوالي (70-75٪ أميلوبكتين) و(20-25٪ من الأميلوز)، بعض الحبوب الطافرة لديها محتوى أقل أو زائد في متوسط الأميلوز، حبيبات النشاء في الطفرات الشمعية للذرة تكون خالية من هذا البوليمير وهذا يعني أن بنية النشاء الحبيبي لا تتوقف على وجود الأميلوز، ففي البازلاء المجعدة الأميلوز يشكل ما يقارب ثلثي أو أكثر من النشاء مقارنة بالبازلاء الطرية والبقوليات الأخرى التي يشكل فيها حوالي الثلث، حبيبات النشاء قد تكون في الغالب كروية (الشعير)، زاوية (الذرة)، أو بيضاوية الشكل (الفاصوليا)، تنوع حجم الحبيبات، يعكس التشكل وتكوين خصائص وظيفية مختلفة، حجم الحبيبات هو متغير جدا من 2-100 ملم في القطر حتى في نفس

البذور، في الشعير تكون حبوب النشاء الكروية منفصلة إلى مجموعتين كبيرة وصغيرة على الرغم من أن الأخيرة تمثل حوالي 90٪ من العدد الكلي للحبوب لكنها تشكل فقط 10٪ من الوزن الكلي للنشاء (BEWLEY et *al*., 2013).

في بعض أنواع بذور الأعشاب البرية يحتوي جدار خلايا السويداء على نسبة عالية من الـ glucans المختلط بالإضافة الى كميات أقل من السليلوز و xylans، والتي هي أكثر كمية من النشاء المخزن وبالتالي فمن المرجح أن الجدار هو المصدر الرئيسي لتخزين الكربوهيدرات (BEWLEY et *al*., 2013).

السكريات الحرة موجودة بكميات متفاوتة جدا في أنواع مختلفة من البذور، الكربوهيدرات يمكن أن تصل إلى 12-16٪ من الكتلة الجافة من محاور بعض البقول (مثل الترمس، فول الصويا)؛ ولكن في الأنواع الأخرى وخاصة الحبوب، قد يكون هناك أقل من 1٪، السكروز ورافينوز ، ستاكيوز، هي السكريات الحرة الأكثر شيوعا حاليا لأنها مهمة للأجنة كمصدر للغذاء خلال إنتاش ونمو البادرات، وتلعب دورا في القدرة التخزينية للبذور (BEWLEY et *al*., 2013).

I.4.4. حامض الفيتيك Phytin (phytic acid)

هي عبارة عن سكر بسيط مرتبط بعديد من حامض الفسفوريك (myo -inositol-6-phosphat) ، مما يجعله مادة مخلبية نشطة يكون لها القدرة على الارتباط بالعناصر المعدنية ثنائية التكافؤ مثل الحديد و الكالسيوم و الزنك و الماغنسيوم، المنغنيز، النحاس، وأكثر ندرة الصوديوم و تشكيل الاملاح المختلفة أو (الفيتات phytate) مما يجعل هذه العناصر المعدنية غير قابلة للذوبان، يوجد في الحبوب الغذائية (القمح ، الشعير، الذرة ، الأرز) و البقوليات، البذور الزيتية، ورغم وجوده بكميات صغيرة نسبيا بالمقارنة بالمدخرات الأساسية المذكورة سابقا إلا أنه يعتبر مصدر مهم للفوسفات والعناصر المعدنية في البذور، ويتركز حامض الفيتيك أو الفيتين على شكل كروي غالبا في الطبقات الخارجية من الحبوب (الأرز و القمح) وهي طبقة الألرون و بالتحديد داخل حبيبات الألرون التي تكون ذات طبيعة بروتينية.

("aleurone grains" PSVs the aleurone-layer) وهي تختلف من حيث الحجم والعدد، في بعض الانواع يوجد الفتين داخل حبيبات الأليرون أي في منطقة واحدة في البذور والبعض الآخر يمكن أن يوجد عادة في أكثر من منطقة كفلقة (scutellum) الحبوب، تكوين العناصر المعدنية بالنسبة لحامض الفيتيك ليس نفسه في جميع الخلايا مثلا: الكالسيوم يكون بنسب عالية في كرية الفتين في منطقتي الجذير والمحور تحت فلقي لجنين ثنائي الفلقة لكنه قليل إن وجد في الفلقات، يعتبر حامض الفيتيك عموما بأنه غير مرغوب فيه من الناحية الغذائية لاحتوائه على مجموعات الفوسفات سالبة الشحنة التي لها القدرة

على الارتباط بالمعادن الغذائية الأساسية على سبيل المثال: (الزنك، الكالسيوم، والحديد) ويوجد حامض الفيتيك أيضا في البقوليات في صورة قابلة للذوبان في الماء، ولذلك فإن نقع البذور في الماء قبل طهيها يقلل من محتواها منه، كما أن إنبات الفول (الفول النابت) يقلل كثيراً من كمية هذا الحامض نتيجة لنشاط إنزيم الفيتاز Phytase الموجود في البقوليات مما يؤدي إلى هدمه أثناء عملية الإنتاش (التارقى و يوسف،2005 ; BEWLEY et *al*., 2013).

I.5. المكونات الكيميائية الثانوية في البذور

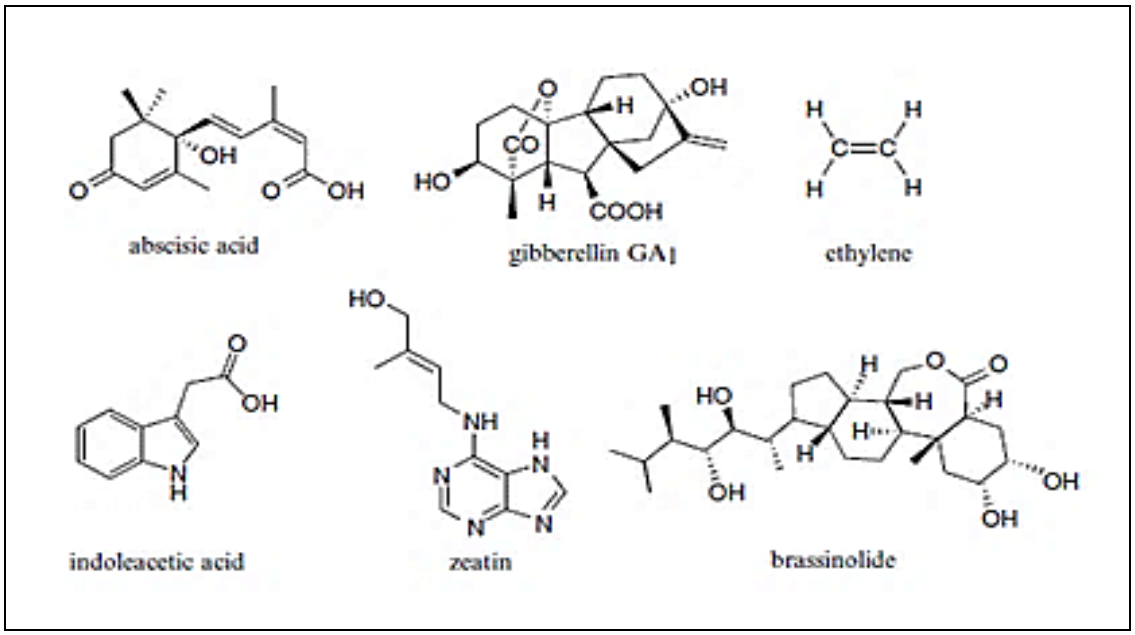
تحتوي البذور على كم هائل من المركبات الثانوية و التي لم تعتبر من المدخرات الغذائية و ذلك لعدم استخدامها خلال عملية الإنتاش أو النمو، ومع ذلك فإن بعض هذه المكونات ذات أهمية طبية ولكن الكثير منها ضار للإنسان و للحيوانات العاشبة، من بين هذه المركبات (BEWLEY et *al*., 2013):

- **القلويدات:** مركبات ذات طبيعة نيتروجينية غير بروتينية تستخدمها البذور لمنع الحشرات والحيوانات من استهلاكها، من بينها التيوبرومين theobromine، الكافيين caffeine والمورفين morphine؛
- **قلويدات vicine و convicine ؛**
- **Phytosterol:** تتواجد هذا المركبات مثل سيتوسترول sitosterols و ستيغمستغول stigmasterols عند بعض أنواع البذور(الصويا)، يمكن تحويل هذه المركبات إلى بروجسترول وسيترويد (هرمونات حيوانية)؛
- **الأحماض الأمينية لا بروتينية:** وهي موجودة بكميات كبيرة في بعض البذور ويمكن أن تستخدمها كمصدر للنتروجين بعد الإنتاش؛
- **الغليكوسيدات Glucosides؛**
- **الفينوليك:** تتواجد هذه المركبات في قصرة العديد من البذور وقد تمنعها من الإنتاش ويمكنها أيضا أن تثبط إنتاش البذور المجاورة وذلك بتسربها في التربة (BEWLEY et *al*., 2013).
- **الهرمونات النباتية Plant Hormones**

الهرمونات النباتية هي عبارة عن مركبات كيميائية تشارك في تنظيم نمو و تطور النبات، وبالتالي فإن المصطلح البديل للهرمونات النباتية هو منظمات نمو النبات وهي عبارة عن إشارات جزيئية، لها القدرة على التأثير على النمو وذلك عندما يكون تركيزها منخفض جدا (10^{-5}-10^{-7} M)،

هرمونات التنظيم الخلوية و التطورية تعمل في الخلايا المستهدفة، وهي تنظم العمليات الفسيولوجية في النبات و تتحرك من مكان تخليقها إلى مكان عملها، كما أن الهرمونات النباتية تلعب دورا أساسيا في العديد من سلاسل نقل الإشارات في النباتات ولها أهمية خاصة في الوساطة (أي بمثابة وسيط) في ترجمة الإشارات البيئية (BEWLEY et *al*., 2013).

ويوجد ستة فئات رئيسية من الهرمونات النباتية والموضحة في الوثيقة (02) وذلك على أساس أنها متشابهة من الناحية البنيوية وكذلك بالنسبة لتأثيراتها الفسيولوجية، وتتمثل هذه الهرمونات في:



الوثيقة 02 التركيب الكيميائي لبعض أنواع الهرمونات النباتية (BEWLEY et *al*., 2013).

- **حمض الأبسيسيك Abscisic acid**

وهو عبارة عن مركب isoprenoid والذي يتشكل من انشطار الكاروتينويد، وأخذت هذه المادة تسميتها من تأثيرها في إحداث منطقة الانفصال abscission layer في الورقة، و يرتبط ABA بشكل وثيق مع الردود البيئية (الإجهاد)، ويعتبر هرمون ABA من الهرمونات المثبطة للنمو في النباتات(BEWLEY et *al*., 2013).

ويتدخل ABA في تطور البذرة وذلك في ما يلي:

- يشجع على تخليق بعض البروتينات المخزنة في البذور؛
- اكتساب التسامح مع الجفاف؛
- يحدث ويحافظ حمض الأبسيسيك على حالة الكمون ويمنع الإنتاش عند البذور (BEWLEY et *al*., 2013).

- **الجبريلينات Gibberellins**

تعتبر الجبريلينات من المواد المنظمة والمنشطة لنمو النبات وهي مجموعة كبيرة صنفت حسب تركيبها الكيميائي ووظائفها، وتتمثل تأثيرات الجبريلين الفسيولوجية في:

- تنشيط واستطالة الساق من خلال انقسام الخلايا واستطالتها؛
- كسر كمون البذرة مما يزيد من نسبة الإنتاش؛
- زيادة نشاط إنزيم α أميلاز؛
- تساعد على تكوين الثمار البكرية (BEWLEY et *al*., 2013).

- **الأوكسينات Auxins**

تعتبر الأوكسينات من المركبات التي تتميز بقدرتها على تنشيط واستطالة الخلايا، ولقد ثبت أن الأوكسينات تتواجد في جميع النباتات الراقية وأجنة البذوروهي منشطة للنمو، وتعمل الأوكسينات على:

- تنشيط واستطالة الخلايا؛
- تقوم بالتشجيع على بروز الجذير وتطور الجذور الجانبية؛
- تنظيم نمط التشكل خلال مرحلة التطور الجنيني؛
- الوساطة لمختلف الاستجابات مثل الانحناء ردا على الجاذبية والضوء (BEWLEY et *al*., 2013).

- **السيتوكينينات Cytokinins**

وهي عبارة عن مركبات متواجدة بصورة طبيعية في النباتات في صورة المركب Zeatin (الوثيقة 02)، والذي يتواجد خاصة في الذرة الصفراء (*Zea mays*)، والسيتوكينين يشبه الأدنين كما تقوم هذه المركبات بتنشيط انقسام الخلايا (BEWLEY et *al*., 2013).

- **الاثيلين Ethylene**

خلافا لجميع الهرمونات النباتية الأخرى يعد الاثيلين مركب غازي، حيث يقوم بالتحفيز على كسر كمون البذور(BEWLEY et *al*., 2013).

- **Brassinosteroids**

وهي عبارة عن متعدد hydroxysteroids والتي تكون موجودة بكميات قليلة ولكنها تلعب عدة أدوار مهمة في تطور النبات، وتقوم هذه المركبات بتحفيز الخلايا وذلك من خلال استطالتها وانقسامها بالإضافة إلى ذلك تشجع على مقاومة الإجهاد (BEWLEY et *al*., 2013).

- **هرمونات أخرى - منظمة للنمو-**

✓ **Salicylic acid:** ينشط حمض الساليسيليك الجينات التي تساعد في الدفاع ضد الإجهاد الحيوي.

✓ **Jasmonates:** تشتق Jasmonates من الأحماض الدهنية وتشترك في تكوين البروتينات الدفاعية، و يكون لها أيضا دور في إنتاش البذور ومراقبة تخزين البروتين في البذرة؛

✓ **Strigolactones:** ترتبط Strigolactones مع تفرع shoot المثبطة وتقوم بدور التحفيز وذلك لإنتاش الأعشاب الطفيلية؛

✓ **Karrikins:** وهي عبارة عن مجموعة من منظمات نمو النبات، اكتشفت في مستخلصات من المواد النباتية المحروقة، تقوم Karrikins بتنشيط عملية إنتاش البذور وذلك عندما يكون تركيزها منخفض جدا (BEWLEY et *al*., 2013).

II. أنواع البذور

تعود أول أطروحة دكتوراء في العلوم الطبيعية في جامعة أوبسالا بالسويد و التي تضمنت معلومات عن أنواع البذور المختلفة، و قد تم هذا العمل من قبل السيدة Astrid CLEVE عام 1898، و قد تطرقت إلى تقديم معلومات عن إنتاش البذور، الفنولوجيا، طول و فترة كمون البذور، الغذاء الرئيسي أو المركبات المخزنة في البذور(النشاء، البروتين، الدهون)، وأمثلة لأنواع مختلفة من البذور، وأدرجت الفئات التالية من البذور وهي:

- الجنين يكون كبير نسبيا ومكتمل التطور؛
- السويداء ضئيلة أو منعدمة والبذور تكون إما في حالة كمون أو غير كامنة؛
- السويداء تكون موجودة والبذرة في حالة كمون أو غير كامنة؛
- الجنين يكون صغير نسبيا أو متمايز قليلا؛
- الجنين صغير وغير متمايز (BASKIN et BASKIN, 2014).

وقد تضمن نظام مارتن MARTIN التصنيفي في عام 1946 على تصنيف البذور إلى 10أنواع وذلك على أساس:

- مورفولوجيا الجنين؛
- طبيعة السويداء (نسيج الأندوسبرم) نشوية ،لا نشوية؛
- الكمية النسبية للسويداء؛
- وضعية الجنين بالنسبة للسويداء(BASKIN et BASKIN, 2014).

والوثيقة (03) تبين أنواع البذور التي صنفها مارتن حسب الأسس التي وضعها.

Endosperm generally present and definitely starchy (endosperm lacking in certain Cactaceae[a] and in *Salicornia*, *Sarcobatus* and *Salsola* spp., which have spirally coiled embryos); embryo peripheral or partly so in relation to endosperm	
Embryo globular, broader than high, seed globular	**broad**
Embryo capitate or turbinate	**capitate**
Embryo basal-lateral or lateral, evident from the exterior	**lateral**
Embryo evidently dicot (except in *Claytonia* and *Abronia* spp.), elongate or large	**peripheral**
Endosperm, if present, not definitely nonstarchy except among a few linear-embryoed forms; embryos not peripheral	
Embryo not differentiated into organs	**undifferentiated**
Embryo differentiated into organs	
Embryo small in relation to endosperm/seed length	
Embryo as wide as long	**rudimentary**
Embryo longer than wide	**linear underdeveloped**
Embryo spoon-shaped	**spatulate underdeveloped**
Embryo large in relation to endosperm, or endosperm lacking	
Cotyledon(s) not expanded, embryo longer than wide	**linear fully developed**
Cotyledons (2) expanded and wider than the stalk	
Embryo erect	
Stalk not invested by cotyledons or only slightly so	**spatulate fully developed**
Stalk invested by cotyledons for half its length or more	**investing**
Embryo jackknife-bent	**bent**
Embryo with folded cotyledons	**folded**

[a]*Perisperm present in some Cactaceae, e.g., Opuntia spp. (Bregman and Bouman, 1983).*
(from Baskin and Baskin 2007b).

الوثيقة 03 أنواع البذور المختلفة المصنفة حسب معايير مارتن (1946) (Baskin et Baskin, 2014).

وقد اعتمد أيضا على قاعدتين على أساس حجم البذور وهي: بذور قزمية (dwarf) يتراوح حجمها من 0.3 إلى 2 مم، وبذور مايكرو(micro) يكون حجمها(≤0.2 mm) (BASKIN et BASKIN,2014).

ومع ذلك تشمل فئة البذور القزمية مجموعة متنوعة من أشكال الأجنة ففي العائلة الجريسية *Campanulaceae* نجد أن الجنين يكون غير متطور أي غير مكتمل النمو (BASKIN et BASKIN, 2005)، ولا يمكن تمييز هذه الفئة على أساس نسيج السويداء أو تشريح غلاف البذرة، وتصنف على حسب الكمون أو وضع النشوء والتطور (BASKIN et BASKIN, 2007).

و بشكل عام إذا كان الجنين متمايز إلى أجزاء أي فلقة أو فلقات و جذير و كمية قليلة نسبيا من السويداء (أو لاسويداء) يكون متطور بشكل كامل، و من ناحية أخرى إذا كان الجنين لديه أجزاء و هي صغيرة بالنسبة لكمية السويداء فإنه قد يكون غير متطور (BASKIN et BASKIN, 2007).

ومع ذلك ليس كل جنين صغير الحجم هو غير متطور (أي لديه نقص في النمو) مثل الأجنة التي تكون عريضة (Embryon brood) (BASKIN et BASKIN, 2007)، ينمو الجنين الغير متطور داخل البذرة قبل خروج الجذير وshoot و لكن لا ينمو الجنين المكتمل التطور داخل البذرة قبل خروج الجذير(NIKOLAEVA, 1969, 1977).

كما وجدت عند عاريات البذور الأنواع التالية:

- Linear underdeveloped؛
- Linear fully developed؛
- Spatulate fully developed؛

و هذه الأنواع موجودة فقط عند عاريات البذور(الوثيقة 04)، كما وجدت أيضا ثمانية أنواع من البذور عند (basal angiosperms) وهي كاسيات البذور القاعدية وهي عبارة عن مجموعة من كاسيات البذور المدرجة من قبل soltis وآخرون سنة 2005.

Type of Seed	Representative Family	Relative Size		Phylogenetic Occurrence			
		Seed	Embryo				
Broad	Juncaceae	large	small		B	M	E
Capitate	Cyperaceae	large	small			M	
Lateral	Poaceae	large	small			M	
Peripheral	Caryophyllaceae	large	large				E
Undifferentiated	Orchidaceae	minute	minute		B	M	E
Rudimentary	Ranunculaceae	large	small		B	M	E
Linear underdeveloped	Apiaceae	large	small	G	B	M	E
Spatulate underdeveloped	Caprifoliaceae	large	small		B		E
Linear fully developed	Solanaceae	large	large	G	B	M	E
Spatulate fully developed	Lamiaceae	large	large	G		M	E
Investing	Rhamnaceae	large	large		B		E
Bent	Fabaceae	large	large				E
Folded	Malvaceae	large	large		B		E

الوثيقة 04 خصائص بعض أنواع البذور (MARTIN, 1946; BASKIN et BASKIN, 2007).

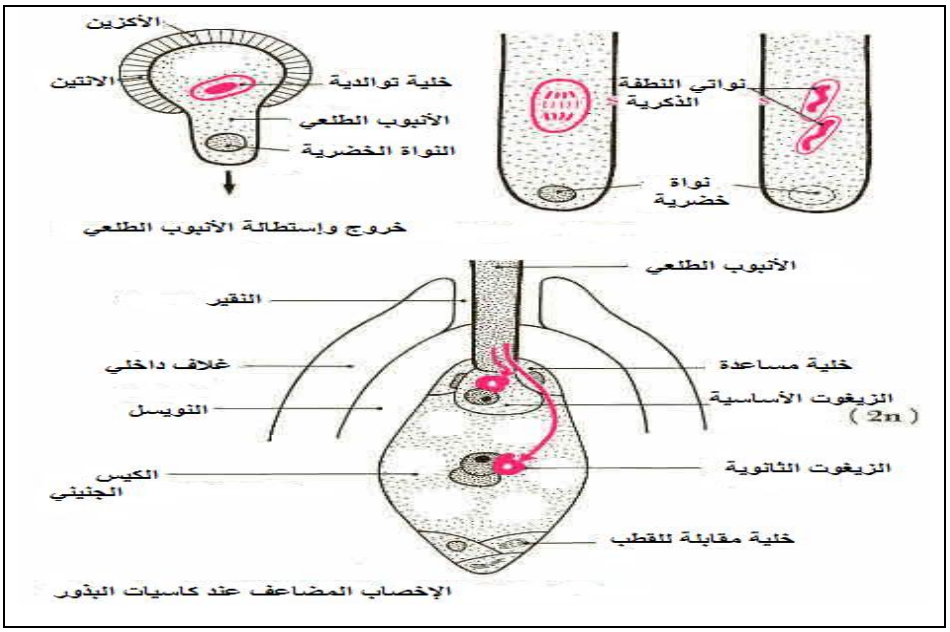
III.النشوء والتطور

III.1.الإخصاب Fertilization

تنشأ البذرة من بويضة بعد عملية الإخصاب و فيها تتحد الخلية الذكرية (العروس المذكرة) مع البويضة (العروس المؤنثة) لتكوين البيضة المخصبة zygote التي تحتوي على (2ن) صبغي، و هذه الأخيرة تعطي الجنين (هاني،2012).

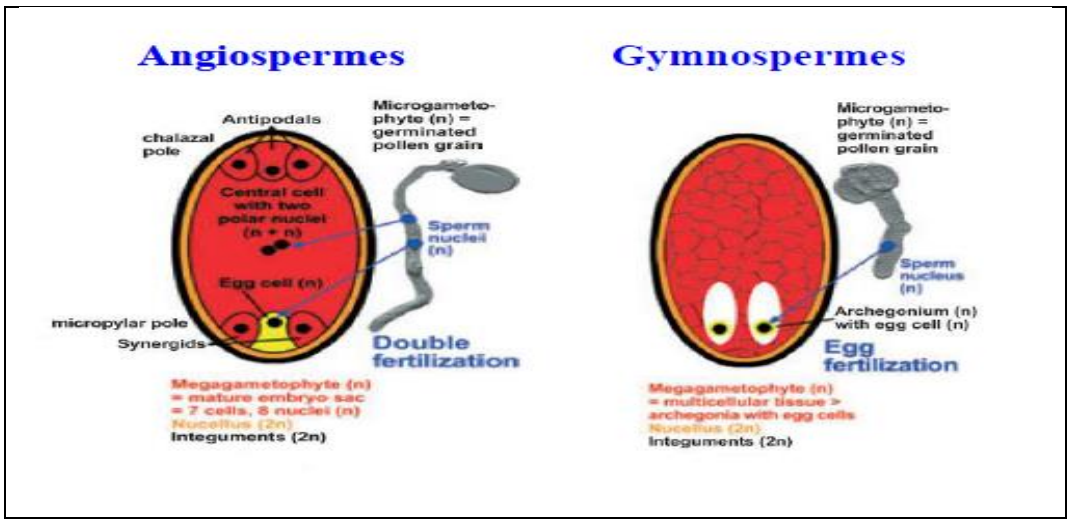
عند كاسيات البذور (Angiosperms) يتم تكوين النبات العروسي الذكري أو حبوب الطلع في متك الزهرة أو المئبر (anther)، حيث تنقسم الخلايا الأم التي تحتوي على (2ن) صبغي انقسامين معطية أربع بوغات (1ن) tetraspores ، وtetraspores هي الخلية المولدة لحبة الطلع، تنقسم كل بوغة انقسام متساوي معطية حبة طلع بها خليتين كل خلية أحادية الصيغة الصبغية: خلية توالدية وخلية خضرية (GAUDRY et PRAT, 2012).

يتم تشكل النبات العروسي الأنثوي أو الكيس الجنيني الموجود في البويضة من خلية واحدة من خلايا النويسل، حيث يحتوي الكيس الجنيني على الخلية الأم ثنائية الصيغة الصبغية (2ن) و هي الخلية المولدة لخلايا الكيس الجنيني، تنقسم الخلية الأم انقساما اختزالي معطية أربع بوغات أحادية الصيغة الصبغية (1ن)، تدخل البوغة في ثلاث انقسامات متساوية متوالية دون تشكل الحواجز الخلوية مكونة 8 أنوية أحادية الصيغة الصبغية متوزعة في سبع خلايا تشكل هذه الخلايا بنية مستقطبة، بحيث توجد الخلية البويضة والخليتان المساعدتان المحيطة بالخلية البويضة من جهة النقير، ومن جهة الكلازا توجد 3 خلايا تسمى بالخلايا المقابلة للقطب وفي وسط الكيس الجنيني توجد الخلية المركزية والتي تحتوي على نواتين، يحدث الإخصاب في الكيس الجنيني حيث تنزل حبة الطلع على ميسم الزهرة وتنتش فيه لتشكل الأنبوب الطلعي الذي يستطيل و تنقسم بداخله الخلية التوالدية معطية نطفتين، يصل الأنبوب الطلعي إلى الكيس الجنيني فتتحرر النطفتين حيث تندمج النطفة الأولى مع خلية البويضة معطية الزيغوت (2ن صبغي) والذي يتطور ليعطي الجنين، في حين تندمج النطفة الثانية مع الخلية المركزية لتعطي خلية ثلاثية الصيغة الصبغية (3ن)، و التي تتطور لتشكل السويداء Endosperm (الوثيقة 05)، وتسمى هذه الظاهرة بالإخصاب المضاعف وهي صفة أساسية تخص كاسيات البذور و لا تحدث عند عاريات البذور (BOWES et BEWLEY et *al*., 2013 ; MAUSETH, 2008).



الوثيقة 05 عملية الإخصاب المضاعف عند كاسيات البذور (ROLAN et *al*., 2008).

أما عند عاريات البذور (Gymnosperms) يحدث إخصاب واحد فقط (الوثيقة 06)، ففي الغالب تحرر حبة الطلع نطفة واحدة، ويحدث الإخصاب بعد انتقال حبة الطلع من المخروط الذكري إلى المخروط الأنثوي حيث ينتج الأنبوب الطلعي الذي يكون قصير والذي ينمو ويتطور من خلال دخوله عبر النقير إلى نسيج Megagametophyte، وتحرر النطفة التي تندمج مع البويضة مكونة الزيغوت (2ن صبغي) (DOGRA, 1967; NAGMANI et *al*., 1995; BEWLEY et *al*., 2013).



الوثيقة 06 مقارنة بين عملية الإخصاب عند عاريات وكاسيات البذور (LINKIES et *al*., 2010).

III.2.تشكل الجنين (الأنسجة الجنينية) Embryogeny

يبدأ تشكل الجنين بمرحلة التطور الجنيني (embryogeny) فهي تعتبر مرحلة من مراحل تشكل وتطور البذرة عند النباتات الراقية، تقع بين عملية الاخصاب ومراحل السبات والإنتاش للبذرة وينتج عن ذلك الحصول على نبات جديد انطلاقا من خلية البويضة الملقحة المسماة بالزيغوت (zygote) (BEN, 2005).

تختلف مراحل تشكل الجنين في مغلفات البذور (Angiosperms) التي بدورها تنقسم إلى أحاديات الفلقة وثنائيات الفلقة عن عاريات البذور (Gymnosperms)، ففي مغلفات البذور نأخذ على سبيل المثال نبات *Arabidopsis thaliana* نظرا للأبحاث والدراسات العديدة التي تمت على هذا النوع الذي يدرج في صف ثنائيات الفلقة (BEN, 2005).

III.2. 1 مراحل التطور الجنيني لنبات *Arabidopsis thaliana*

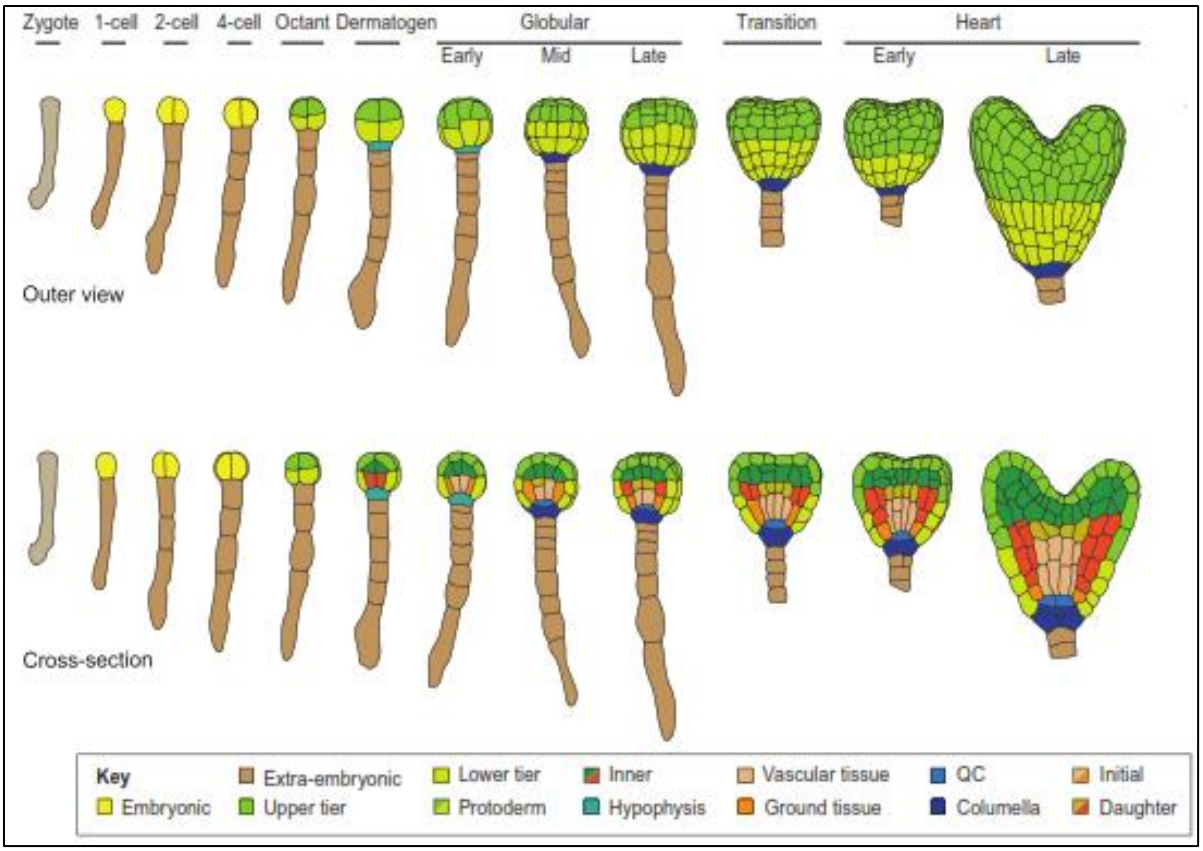
III.2.1.1. مرحلة الجنين الأولي (early embryogenesis)

يبدأ التطور الجنيني لنبات *Arabidopsis thaliana* باستطالة البويضة الملقحة (zygote) التي تنقسم انقساما غير متماثلا معطية بذلك خلية قمية صغيرة وخلية قاعدية متطاولة (BERLETH et CHATFIELD, 2002).

تخضع الخلية القمية إلى ثلاث انقسامات متساوية معطية بذلك جنين مكون من ثمانية خلايا (embryon octant)، يمثل النصف العلوي للجنين مصدر نشوء الجزء الهوائي للبادرة (Seedling) في حين الجزء السفلي يكون منتجا للمحور تحت فلقي والجذر، في المقابل تقسم الخلية القاعدية للزيغوت انقساما افقيا معطيتا خيط خلوي يسمى بالمعلاق (suspensor) والذي بدوره يثبت الجنين بالنسيج الأم المحيط به، كما يقوم هذا الهيكل بمراقبة الجنين في هذه المرحلة من خلال نقله للعناصر المغذية أو تركيب الهرمونات الضرورية لنمو الجنين، حيث أن منطقة الجزء العلوي له والجزء القمي للجذر تمثل الغدة النخامية (Hypophysis)، بعد ذلك ندخل في مرحلة يكون فيها الجنين مكون من ستة عشر خلية (dermatogen stage) حيث يتم فيها تشكل طبقة مكونة من ثمانية خلايا خارجية مشكلة لنسيج البشرة الأولية (protoderm) التي تعتبر مصدرا لنسيج البشرة عند الجنين والنبات و ثمانية خلايا داخلية، يليها قسم ثاني من الإنقسامات التي يمر فيها الجنين لمرحلة التكور (globular stage) أي يأخذ فيها الجنين شكل كروي حيث أن النصف العلوي يخضع لانقسامات تكون موجهة على طول المحور في حين أن الجزء السفلي يبقى متساوي الأقطار وهكذا في هذه المرحلة يكتسب الجنين محورا يسمى (Axe apico-basal) لكن ليس هناك أعضاء واضحة يمكن رؤيتها (LEFEBVRE, 2005).

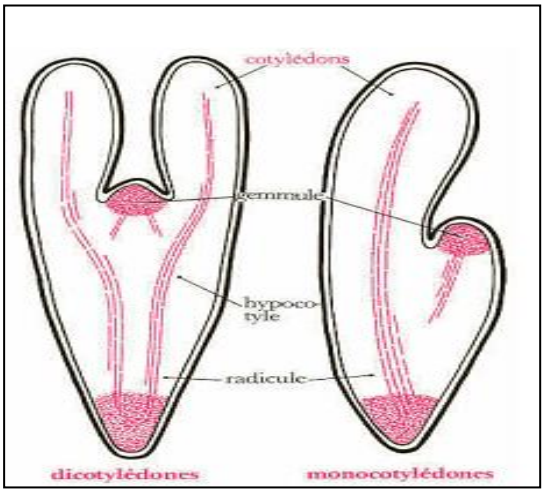
III.2.1.2.مرحلة تشكل الأعضاء الجنينية (Embryonic Organogenesis)

في هذه المرحلة يتطور الجنين و يبدأ بتشكيل الأعضاء حيث تنطلق بمرحلة ظهور للفلقات (triangular stage) ، التي تنتج عن حدوث تماثل ثنائي في القطبين المتقابلين للمنطقة القمية في الجنين، تليها مرحلة شكل القلب (heart stage) يأخذ فيها الجنين شكل القلب حيث أن الأعضاء الأساسية و الأنسجة المختلفة للجنين تصبح واضحة إلى حد ما كالجذير، السويقة، القشرة و الأنسجة الوعائية الابتدائية كما يواصل الجنين نموه وصولا في الأخير لمرحلة الطوربيد (torpedo stage) ومرحلة (returned cotyledons) ليصبح بذلك جنين ناضج يحتوي على طول محوره بريعم أو نسيج إنشائي قمي (méristème apical caulinaire)، فلقتين محمولة على المحور تحت فلقي ، جذير وبريعم جذري (méristème apical racinaire) (الوثيقة07) (LEFEBVRE, 2005).



الوثيقة 07 مراحل التطور الجنيني لنبات *Arabidopsis thaliana* (YOSHIDA et *al*., 2014).

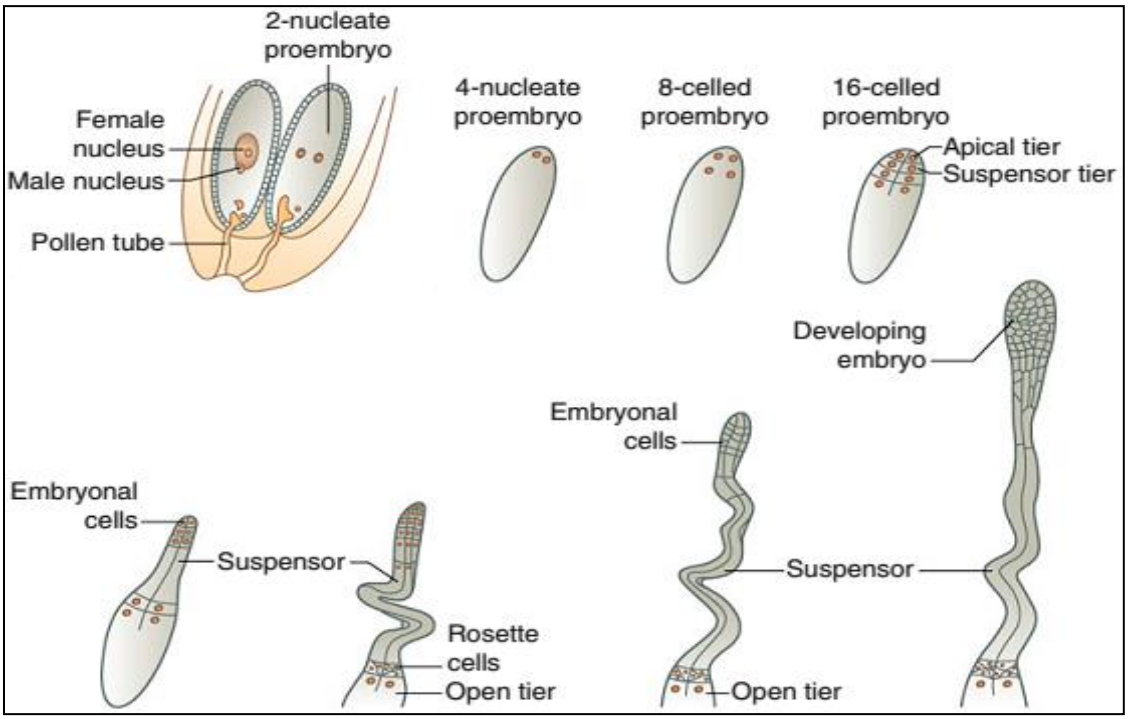
و بمقارنة تكوين الجنين بين أحاديات الفلقة و ثنائيات الفلقة (الوثيقة 08) نجد أن المراحل نفسها بالكامل حتى مرحلة ثمانية خلايا (8-cell stage) (SILUE et *al*., 2011)، ففي نبات الذرة (*maïs*) الذي يعتبر نموذج لدراسة التطور الجنيني (DUMAS et MOGENSEN, 1993) ، فتشكلها يكون وفق بعض الانقسامات المختلفة عن نبات *Arabidopsis thaliana* .(BEN, 2005)



الوثيقة 08 مقارنة بين جنين أحاديات الفلقة وجنين ثنائيات الفلقة (ROLAN et *al*., 2008).

أما بالنسبة لعاريات البذور تعتبر الصنوبريات (conifers) الأكثر شيوعا في هذه الشعبة ففي الكثير من الأحيان تأخذ كنموذج لدراسة التشكل الجنيني لديها الذي يختلف كثيرا عن كاسيات البذور (الوثيقة 09)، و يمكن تقسيم العملية إلى أربع مراحل (SINGH, 1978):

- **مرحلة ما قبل الجنين (pro embryogenesis):** وهي تضم جميع المراحل التي تنطلق من الإخصاب إلى مرحلة ما قبل استطالة المعلق؛
- **مرحلة الجنين الأولي (early embryogenesis):** تشمل المراحل التي تكون أثناء وبعد استطالة المعلق وقبل تشكل النسيج الإنشائي القمي للجذر أو البريعم الجذري (méristème apical racinaire)؛
- **مرحلة متأخرة من تكوين الجنين (tardive embryogenesis):** وهي مرحلة يتم فيها توضع للنسيج الإنشائي القمي للجذر (البريعم الجذري) والنسيج الإنشائي القمي يليها تطور للجنين أي أن هذه المرحلة يحدث فيها تشكيل للأعضاء و الأنسجة الجنينية (histogenesis and organogenesis) على طول محور الجنين؛
- **مرحلة نضج الجنين** (MOREL, 2014).



الوثيقة 09 عملية الإخصاب و مراحل تشكل الجنين عند عاريات البذور لنبات (*Picea*))

(BEWLEY et *al*., 2013).

III.3. تشكل الأنسجة التخزينية (السويداء)

السويداء الحقيقية، خلاياها ثلاثية الصيغة الصبغية 3n وتتواجد عند أغلبية كاسيات البذور و تنشأ عن خلية إندوسبرمية أولية والتي تحتوي على ثلاث أنوية ملتحمة (نواتين أنثويتين والثالثة ذكرية)، الناتجة عن ظاهرة الإخصاب المضاعف ومنه فإن الجنين والسويداء متطابقان وراثيا وبالتالي يمكن اعتبارها كملحق خارجي للجنين أي أنها تلعب، دور مماثل لدور المشيمة عند الثديات (FREDERIC, 2006 ; BEWLEY et *al*.,2013).

في معظم الانواع، تطور السويداء يكون عبر مرحلتين متتاليتين بحيث يتزامن تطورها مع تطور الجنين والمتمثلة في:

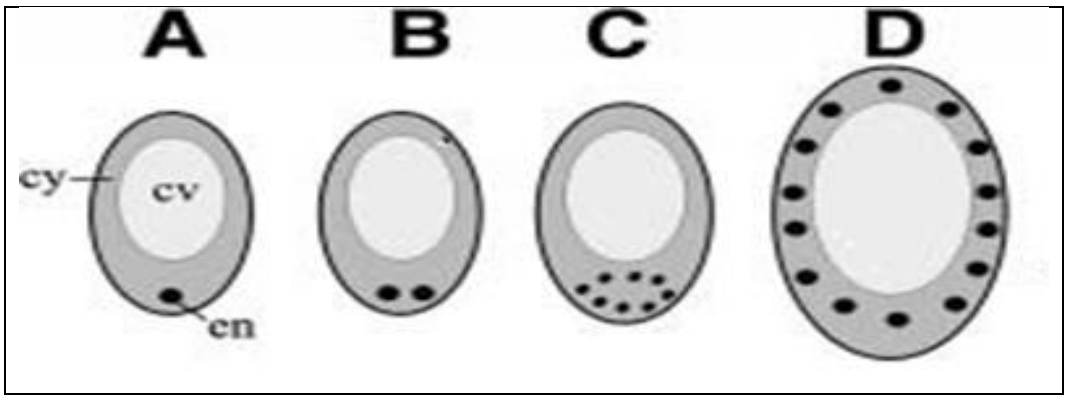
- مرحلة السويداء النووية syncytial (متعددة الأنوية coenocytic)؛
- مرحلة السويداء الخلوية cellularization (BEWLEY et *al*.2013).

III.1.3. مرحلة السويداء النووية syncytial

تنطلق هذه المرحلة مباشرة بعد الإخصاب و تتوازى مع أكبر مراحل تطور البذرة و تتم بالانقسام الخلوي المتساوي لنواة السويداء الأولية و لكنه لا يصحبه انقسام الخلايا (عدم تشكل جدار الخلية الفاصل بين كل نواتين متجاورتين) مما يؤدي إلى انتاج خلية متعددة الأنوية يحتل مركزها فجوة كبيرة الحجم محاطة بالسيتوبلازم، غياب آلية انقسام الخلايا يؤدي إلى تسارع وتيرة الانقسام الخيطي وبالتالي يحدث تراكم سريع للأنوية في محيط الخلية ويختلف توزعها حسب الأنواع (FREDERIC, 2006).

- **عند الحبوب (أحاديات الفلقة)**

تقع النواة في قاعدة خلية السويداء الأولية (الوثيقة A10) بحيث أول ثلاث انقسامات متساوية لها تنتج ثمانية أنوية دون تشكل الجدار الخلوي وتنتهي بإنتاج من 256 إلى 512 نواة موزعة بشكل متساوي على كامل أطراف السيتوبلازم (الوثيقة 10D) (OLSEN, 2004).



الوثيقة 10 مرحلة السويداء Coenocyte عند الحبوب (OLSEN,2004).

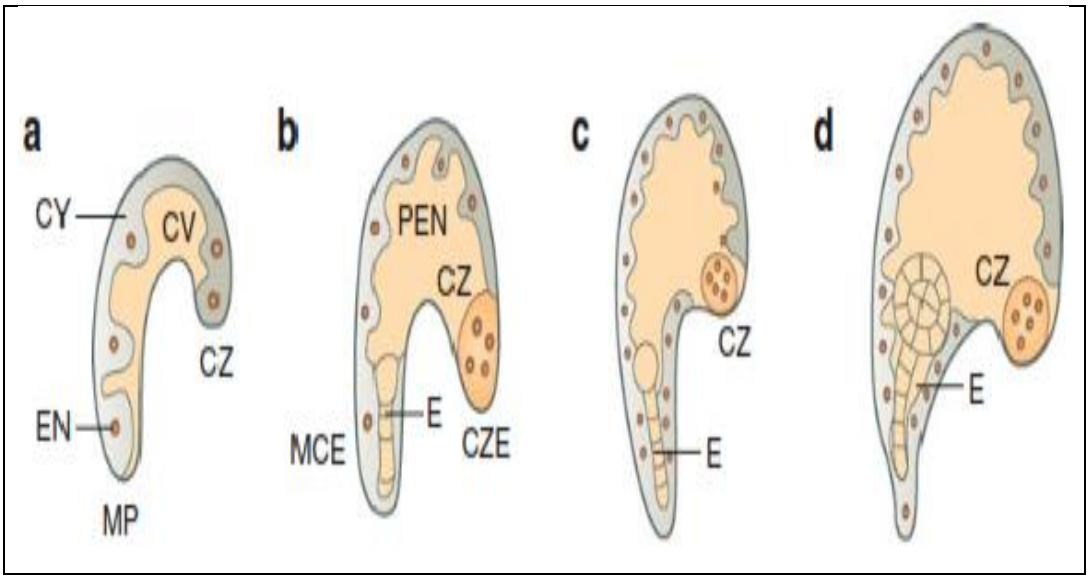
- **عند *Arabidopsis thaliana* (ثنائيات الفلقة)**

تتوازى هذه المرحلة عند Arabidopsis مع المرحلة الكروية لتطور الجنين، بحيث تطرأ على نواة السويداء الأولية موجة من الانقسامات المتتالية دون تشكل الجدار الخلوي معطية في النهاية حوالي 200 نواة متوزعة عبر ثلاث مناطق (الوثيقة 11) المتمثلة في:

- منطقة micropylar (MCE): تحيط أنوية السويداء بكامل الجنين وتسمى بالسويداء micropylar (الوثيقة 11b)؛

- **الغرفة المركزية (PEN):** تشكل طبقة محيطية رقيقة تتوزع فيها الأنوية بشكل متساوي وتسمى بالسويداء المحيطية (الوثيقة 11b)؛

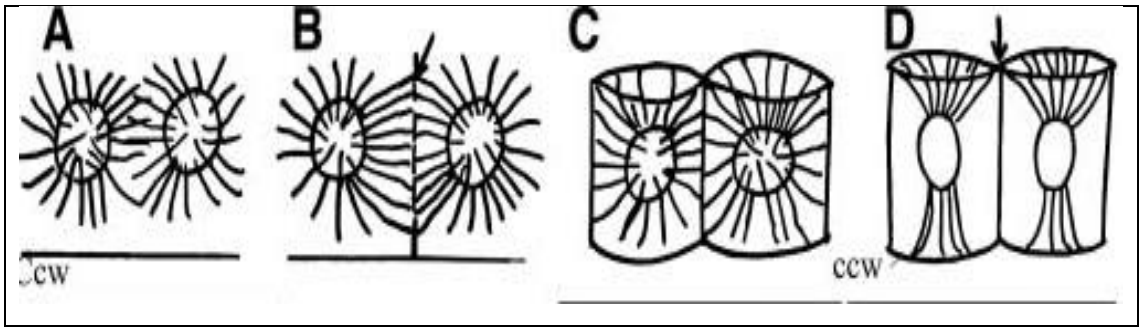
- **غرفة الكلازا (CZE):** تتواجد بها بعض الأنوية وتسمى بالسويداء الكلازا (الوثيقة 11b) (OLSEN, 2004).



الوثيقة11 مراحل تطور مرحلة السويداء Coenocyte عند *Arabidopsis thaliana* (ثنائيات الفلقة) (BEWLEY et *al*., 2013).

III.2.3. مرحلة السويداء الخلوية

تنتهي المرحلة الاولى بانطلاق ظاهرة أخرى تسمى cellularization تؤدي إلى عزل معظم الأنوية في خلايا فردية وذلك بعد آخر انقسام خيطي متساوي لها، بتشكيل سلسلة من الصفائح الخلوية بين الأنوية المتجاورة وتعتمد هذه الآلية على مجموعة من الأنيبيبات الدقيقة التي تعمل على نقل الحويصلات المسؤولة على تشكيل ترسبات جدار الخلية (الوثيقة 12) (FREDERIC, 2006).

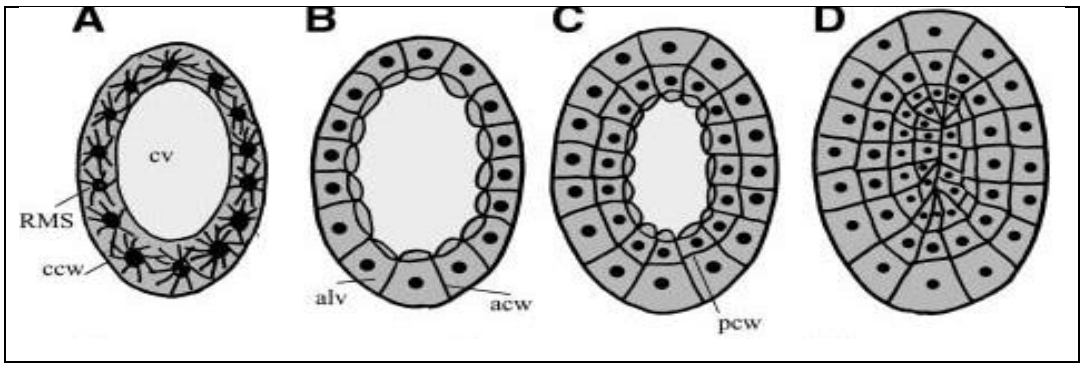


الوثيقة 12 آلية تشكل الصفائح الخلوية في مرحلة السويداء الخلوية cellularization

(OLSEN, 2004).

- **عند أحاديات الفلقة (الحبوب)**

تبدأ هذه الظاهرة بتشكيل نظام أنيبي شعاعي RMS المنبثق من سطح كل نواة من أنوية السويداء الأولية (الوثيقة A 13)، يشكل هذا النظام مع السيتوبلازم المحيطة به ما يسمى بالحاجز السيتوبلازمي cytoplasmic phragmoplasts الذي يعمل على تشكيل الصفيحة الخلوية بين كل نواتين متجاورتين(الوثيقة13B) ثم يعمل على تشكيل التجاويف المحيطة بكل نواة (الوثيقة D 13) (OLSEN, 2004).

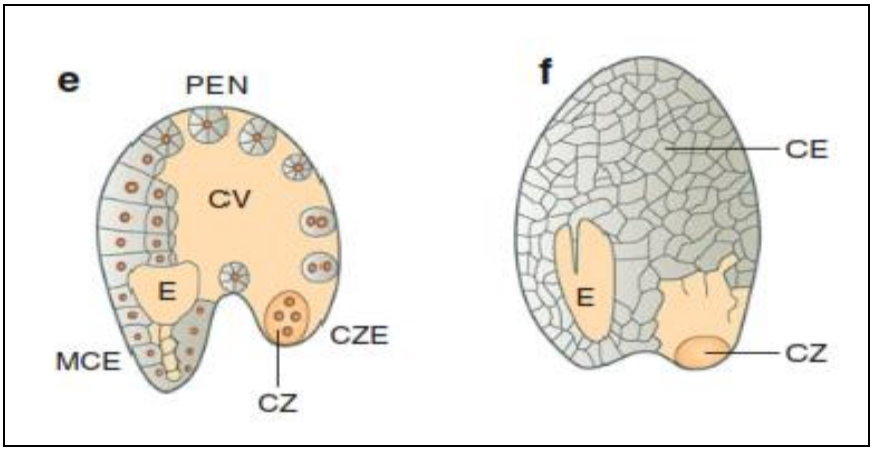


الوثيقة 13 مرحلة السويداء الخلوية cellularization عند أحاديات الفلقة (الحبوب)

(OLSEN, 2004).

- **عند ثنائيات الفلقة (*Arabidopsisthaliana*)**

وكما عند الحبوب ينطلق تشكيل الحواجز الخلوية للسويداء متعددة النوى من نظام RMS والتجاويف المشكلة حول كل نواة، وتبدأ هذه الظاهرة في السويداء micropylar لمنطقة MCE وتتزامن مع تشكل الفلقات في الجنين، ثم تليها السويداء المحيطية منطقة PEN بحيث أن كل نواة تصبح محاطة بكتلة كروية من السيتوبلازم أما سويداء الكلازا فلا يحدث لها الانفصال إلا في مراحل متقدمة من نضج البـــذرة (الوثيقـــة14) (OLSEN, 2004 ; GAUDRY et PRAT, 2012).



الوثيقة 14 مرحلة السويداء الخلوية cellularization عند *Arabidopsis thaliana* (BEWLEY et *al*., 2013).

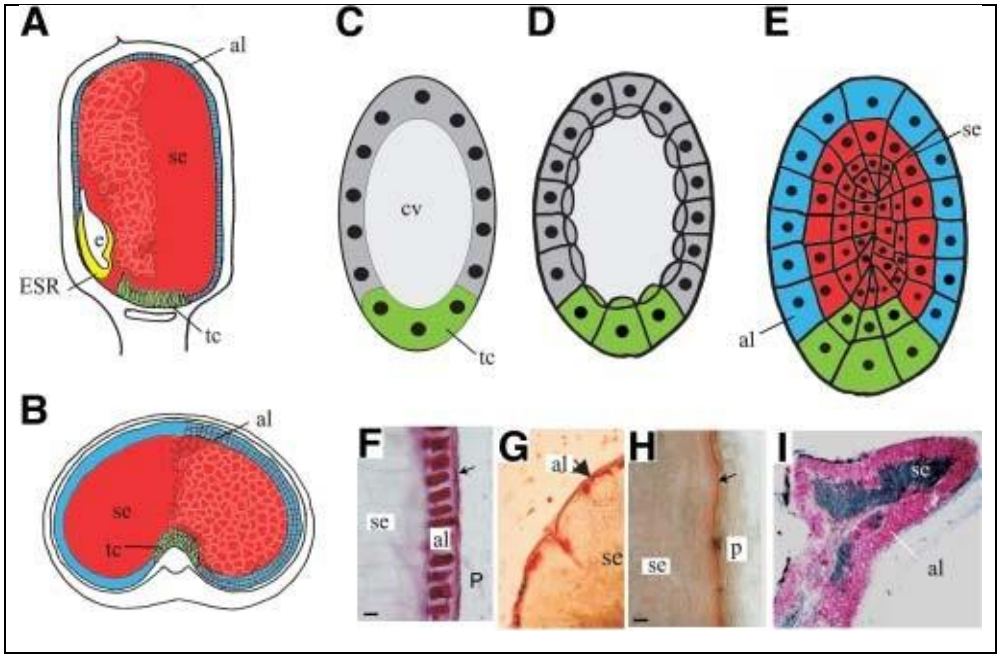
III.2.3. 1. تمايز السويداء الخلوية

السويداء المتمايزة والمتخصصة تعتبر كملحق نسيجي للجنين حيث يتم فيها تخزين المدخرات الغذائية بشكل دائم عند البذور السويدائية أو مؤقت عند البذور لاسويدائية (GAUDRY et PRAT, 2008).

- **عند أحاديات الفلقة (البذور السويدائية)**

تتمايز خلايا السويداء الخلوية عند الحبوب الى 4 أنواع أساسية و المتمثلة في: خلايا محيطة بالجنين Embryo-Surrounding Region (ESR) (الوثيقة15A) المسؤولة عن تغذيته وتعتبر حاجز فيزيائي بين الجنين و السويداء خلال نمو الجنين مع توفير منطقة للتواصل بينهما، الخلايا الناقلة Transfer Cells (tc) (الوثيقة 15A،15B و15C) المتمركزة في قاعدة السويداء بجانب المشيمة وتشكل حلقة وصل بين النبتة الام والجنين وذلك بتسهيل نقل المواد المغذية الذائبة للجنين،

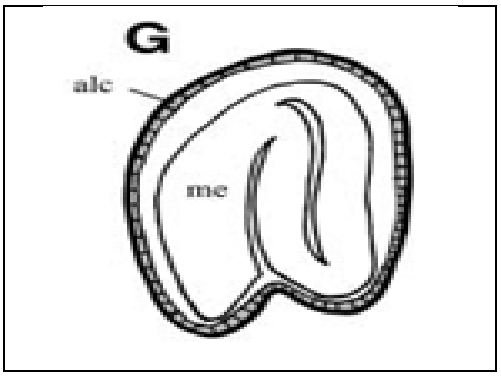
خلايا السويداء النشوية Starchy Endosperm (se) (الوثيقة 15E- 15I) المسؤولة على تجميع النشاء و تخزين بروتينات البرولامين و هي تمثل أكبر مجموعة من خلايا السويداء وأخيرا خلايا طبقة الألرون Aleurone Cells (al) (الوثيقة15A، 15B) التي تغطي جميع خلايا السويداء باستثناء خلايا النقل(الوثيقة E15)، ولهذه الطبقة دور مهم في إنتاش البذور و ذلك بتعبئة النشاء و المدخرات البروتينية المتواجدة في السويداء النشوية عن طريق إنزيمات الإماهة (hydrolytic)، غليكاناز glucanases والبروتيناز proteinases وبعد ذلك هرمون حمض الجبريليك GA (OLSEN,2004).



الوثيقة 15 تمايز السويداء الخلوية عند أحاديات الفلقة (البذور السويدائية) (OLSEN, 2004).

- **عند ثنائيات الفلقة (البذور لاسويدائية)**

لا يحدث تمايز للسويداء الخلوية لـ *Arabidopsis* كما عند الحبوب، لأنه يتغذى عليها الجنين تدريجيا أثناء نموه باستثناء طبقة طرفية من الخلايا تشبه طبقة الألرون و كذلك سويداء الكلازا (سويداء نووية) التي لها دور مماثل لخلايا النقل عند احاديات الفلقة، ويتم تحريك المدخرات الغذائية أثناء الإنتاش من طرف الفلقات(الوثيقة16) (OLSEN, 2004).



الوثيقة 16 السويداء عند اكتمال نضج الجنين لـ *Arabidopsis thaliana* (OLSEN, 2004).

III.4.تشكل القصرة (غلاف البذرة)

يبدأ تطور غلاف البذرة بعد عملية الإخصاب انطلاقا من أغلفة البويضة، الأنسجة المكونة تكون بداية غير متمايزة، لكنها سرعان ما تخضع لتغيرات لتنتج عنها بنية مختلفة جدا بين الأنواع أو حتى في نفس النوع تحت ظروف بيئية مختلفة، بالتالي سنعرض لمحة موجزة عن تطور غلاف البذرة الذي يحدث في (الكرنبية *brassiceae*)، في أحد أنواع هذه العائلة، توجد أربعة طبقات في الغلاف، ثلاثة منها مستمدة من الغلاف الخارجي و طبقة واحدة من الغلاف الداخلي، من الغلاف الخارجي يتم تشكيل طبقة البشرة، تحت هذا توجد الطبقة الفرعية للبشرة تتكون من طبقة أو عدة طبقات من الخلايا البرانشمية، على الرغم من أنه في بعض الأنواع قد تكون خلايا النسيج الكولنشيمي فيها سميكة الجدران (BEWLEY et *al*., 2013).

الطبقة الأعمق في الغلاف الخارجي هي خلايا سميكة الجدران، طبقة الحاجز، والتي قد تحتوي على صبغات، وهناك طبقة رابعة مستمدة من الغلاف الداخلي هي خلايا برانشمية والتي تضغط عند النضج ويطلق عليها طبقة البطانة أو الصباغ لأن الصبغات الملونة غالبا ما تتراكم فيها، في البذور الناضجة ترتبط الطبقة الخارجية للسويداء المتبقية بشكل وثيق مع الغلاف الداخلي ويمكن أن تسمى طبقة الألرون (BEWLEY et *al*., 2013).

ويمكن التمييز بين عدة فئات من البذور اعتمادا على أي من الطبقيتين الداخلية أو الخارجية تصبح الطبقة الميكانيكية في الغلاف مع تقويتها، وعادة ما تكون جدران الخلايا في الكرنبيات *brassicaceae* طبقة الحاجز الميكانيكية المستمدة من الطبقة الأعمق للغلاف الخارجي تكون البذور من فئة الـ endotestal، وإذا كانت الطبقة الميكانيكية مستمدة من الطبقة الخارجية

للغلاف الخارجي (مثل البقوليات) تكون البذور من فئة الـ exotestal، ومن الطبقة الوسطى (مثل الورديات) فهي من فئة الـ mesotestal، و إذا كان كل أو جزء من الغلاف الخارجي يتطور إلى أنسجة شحمية فإن البذور من فئة الـ sarcotestal، وإذا كانت الطبقة الميكانيكية مستمدة من الغلاف الداخلي وتكون في البداية مميزة إلى ثلاث طبقات وتصبح البذرة طاردة للحرارة أو مستمدة من الطبقة الخارجية (مثل القطن وغيره من الخبازيات)، بذور الـ mesothernic التي تكون أغلفتها مستمدة من الطبقة الوسطى عادة ما تكون نادرة، والبذور التي تستمد أغلفتها من الطبقة الأعمق للغلاف الخارجي توجد في عائلة *Piperaceae* هناك عدد قليل نسبيا من الأنواع، بما في ذلك الموجودة في القرعيات التي لها طبقات ميكانيكية في أغلفة بذورها والتي تستمد من أكثر من طبقة واحدة من هذه الطبقات، العديد من الأنواع عند النضج ليس لها طبقات ميكانيكية في أغلفة البذور، أو فقط بقايا غلاف البذرة، في هذه البنية المحيطية(غلاف الثمرة) هي غلاف الفاكهة المشتقة من جدار المبيض (BEWLEY et *al*., 2013).

IV . النضج والجفاف

IV .1. مرحلة النضج Maturation

خلال فترة النضج تقوم البذرة بتركيب وتخزين للمدخرات عن طريق عملية "تجميع المدخرات" أثناء تطورها، يختلف توضع وحجم هذه المدخرات حسب اختلاف الأنواع إما تكون داخل الجنين نفسه كالفلقات عند البذور اللاسويدائية أو بذور ذوات الفلقتين، أو تتواجد في الأنسجة التخزينية البديلة كالسويداء عند الحبوب (BEWLEYet *al*., 2013)، ومن أهم المركبات المختزنة المتمثلة في البروتينات والدهون والسكريات والنشاء، كما يرافق نهاية نضج البذور انخفاض ملحوظ لمحتوى الماء حوالي 90% (LEFEBVRE, 2005)، حيث يصل وزن البذور لحد أقصى من الجفاف وهذا من أجل تهيئة الجنين لمرحلة السكون وكذا المراحل المبكرة للإنتاش (MOREL, 2014).

IV.1.1. تجميع وتراكم المدخرات

IV.1.1.1.الكربوهيدرات

تتواجد الكربوهيدرات في البذور على نوعين سكريات ذائبة مثل السكروز وسكريات قليلة التعدد "oligosaccharides" كالستاكيوز و الرافينوز ونوع آخر من الكربوهيدرات غير قابلة للذوبان كالنشاء، تتراكم هذه السكريات أثناء النضج لتساهم خصوصا في مقاومة الجفاف كما تمثل مصدر للطاقة متاحة بسهولة خلال الإنتاش (LEFEBVRE, 2005).

تتراكم الكربوهيدرات بشكل أساسي على شكل مبلمرات (polymers) بصورة غير قابلة للذوبان كالنشاء الذي يعتبر من أكثر المدخرات الكربوهيدراتية شيوعا في البذور خاصة في الحبوب مثل : القمح والشعير و الذرة(BEWLEY et al., 2013) ، إذ يشكل 75% من المدخرات الإجمالية في القمح التي يتم تخزينها بشكل رئيسي في السويداء في حين نلاحظ تراكم عابر للنشاء أي بشكل قليل لنبات الأرابيدوبسيس خلال مرحلة التطور الجنيني لديه إذ يتواجد الجزء الأكبر منه في طبقتي الخلايا الخارجية لغلاف البذرة كما يلاحظ أيضا في الجنين (FOCKS et BENNING, 1998; BAUD et *al*., 2002)، بينما تنقص كميته أثناء النضج، تفكك جزيئة النشاء يسمح بتوفير هياكل كربونية لتشكيل مركبات أخرى كالبروتين أو الدهون (HILLS, 2004; GALLARDO et *al*., 2008).

IV.1.1.2.البروتينات

في النباتات، الغلوبيلين هي بروتينات التخزين الرئيسية وتمثل ما يصل إلى 80٪ من البروتين المخزن في البذور، في البقوليات نجد أن البروتينات الرئيسية هي vicilin (7S) legumin (11S)، تتراكم المدخرات البروتينية باستمرار خلال تشكيل البذور لتمثل أخيرا حوالي 30٪ من احتياطيات المخزنة في البذور الجافة لنبات *Arabidopsis*، المدخرات البروتينية في البذور ذات أهمية خاصة في المواد الغذائية أو الأعلاف لأنها تحتوي على الأحماض الأمينة الأساسية مثل الليسين (ALLORENT, 2011).

وتزداد كمية البروتين المخزنة في البذرة بانتظام مع مرور الوقت، وفقا لمنحنى يتبع تقريبا الدهون، ومع ذلك نجد أن في نهاية النضج يستمر تصنيع البروتين، وذلك خلافا للدهون وهذه الملاحظة تشير إلى أن هذا التصنيع قد يكون محتملا لتفكك الأحماض الدهنية، خلال النضج الـ mRNA يتواجد بكثرة في الجنين ليشفر لبروتينات التخزين (BAUD et *al*., 2002).

عند نبات *Arabidopsi*، بروتينات التخزين المتراكمة هي في الغالب 2S albumins و 12، ويمكن أن تمثل ما يصل إلى ثلث الوزن الجاف للبذور(BAUD et *al*., 2002)، ويمكن أن تكون مصدر النيتروجين لنمو البادرة الجديدة (LEFEBVRE, 2005).

IV.1.1.3.اللبيدات

كمية الدهون في البذور تزداد حتى اليوم الثامنة عشر بعد عملية الإخصاب، حيث تصل إلى 40٪ من الوزن الجاف في البذور الجافة للنوع الإيكولوجي Ws (BAUD et *al*., 2002) ،وفي نهاية

النضج نلاحظ بداية تدهور وتلاشي اللبيدات، أما خلال مرحلة التطور الجنيني تكون الأحماض الدهنية الرئيسية هي حمض السيتريك، حمض البالمتيك وحمض اللينوليك، بعد ذلك تدخل البذرة في مرحلة التصنيع الأكثر نشاطا للأحماض الدهنية والتركيب يتغير سريعا، كمية حمض البالمتيك والدهون المشبعة تتناقص مع حمض الأوليك، اللينوليك واللينولينيك ألفا نلاحظ زيادة في محتواها (FOCKS et BENNING, 1998; BAUD et *al*., 2002).

2.IV. مرحلة الجفاف

خلال التطور وفي نهاية مرحلة نضج البذور، ينخفض محتوى الماء تدريجيا حتى يصل إلى حوالي 90% عند معظم الأنواع فيؤدي هذا إلى ترسب المدخرات الغذائية وتصبح غير قابلة للذوبان الأمر الذي سيؤدي إلى توقف الأنشطة الأيضية (نضج التجفيف) وهنا تنتقل البذور إلى مرحلة السكون وهذا من أجل السماح لها بالمحافظة على حيويتها في ظل الظروف الغير ملائمة وقد تبقى في هذه الحالة من عدة أيام الى عدة سنوات (LEFEBVRE, 2005; GAUDRY et PRAT, 2012; BEWLEY et *al*., 2013).

2.IV. 1.اكتساب تحمل الجفاف (التيبس)

يختلف اكتساب تحمل الجفاف حسب الانواع ، فهناك أنواع من البذور يمكنها اكتساب هذه الخاصية والمحافظة على حيويتها لفترة زمنية طويلة قد تصل إلى قرون وتسمى ببذور Orthodox، وبالمقابل يوجد أنواع أخرى من البذور لا يمكنها اكتساب هذه الخاصية ولا المحافظة على حيويتها لفترة زمنية معتبرة ويطلق عليها اسم بذورrecalcitrant (VILLEGENTE, 2013).

2.2.IV. آلية اكتساب تحمل الجفاف (التيبس)

عند بذور Orthodox تتزايد قدرتها على تحمل الجفاف وذلك بفقدانها التدريجي للماء خلال تطورها وهذا نتيجة للتغيرات الفيزيولوجية و المورفولوجية التي تحدث مع استمرار التطور، وهذه التغيرات تسمح بتفعيل آليات الحماية وتحمل الجفاف وفي هذه الفترة تبقى البذرة موصولة بالنبتة الأم حتى نضج التجفيف كما تتميز هذه المرحلة بالبطء (MARCOS, 2008).

يرافق انطلاق الجفاف تركيب مكثف ومؤقت لحمض الأبسيسيك ABA الذي يلعب دور مهم في تنظيم عملية تجميع المدخرات لاكتساب تحمل الجفاف تليه عدة تغيرات والمتمثلة في التعديلات البروتينية، الأيضية وظهور تعبير مورثي جديد إلى ظهور نوعين من المركبات والتي تعتبر ضرورية

لحماية أنسجة البذرة من الجفاف (GAUDRY et PRAT, 2012 ; BEWLEY et *al*., 2013):

- مركبات سكرية ثنائية السكروزsucrose وسكريات متعددة، ستاكيوز stachyose، رافينوز raffinose ويؤدي تراكم وتجميع هذه الجزيئات الكبيرة إلى زيادة غروية السيتوبلازم فتصبح هذه السيتوبلازم زجاجية وتسمى هذه الظاهرة بـ bioglass، وتشير الدراسات إلى أن هذه الظاهرة يمكنها أن تمنع تحلل الجزيئات الكبيرة وبالتالي تعزيز مقاومة وتحمل الجفاف ومساهمتها في استقرار الغشاء (ALLORENT, 2006 ; MARCOS, 2008)؛
- مركبات بروتينية متخصصة ناتجة عن ظهور تعبير مورثي جديد وانتاج مجموعة واحدة من البروتينات LEA (Late embryogenesis abundant) وسميت بهذا الاسم لأنها تظهر في وقت متأخر من مرحلة النضج، ويكمن دور هذه البروتينات بحمايتها للعضيات وللبنيات الخلوية من آثار الجفاف بفضل خاصيتها المحبة للماء وذلك بتكوين "خزانات" للماء (TUNNACLIFFE et WISE, 2007; BERJAK et PAMMENTER, 2008; GAUDRY et PRAT, 2012).

وقد تم تحديد آليات و المواد الأخرى المشاركة في اكتساب تحمل الجفاف والمتمثلة في:

- الخصائص الفيزيائية للخلية؛ وتتضمن اختزال حجم الفجوة وإعادة تنظيم الهيكل الخلوي (VILLEGENTE, 2013)؛
- إعادة تمايز الميتوكوندري (تصبح غير متمايزة) وبالتالي توقف أنشطة الاستقلاب الخلوي، وكل هذه التغيرات تؤدي إلى رفع مستوى الإجهاد الأوكسيجيني مما يتطلب تفعيل الأنظمة المضادة للأكسدة وذلك بتنشيط عدد كبير من الإنزيمات المتخصصة لمنع حدوث تلف للخلايا التي تسببها الجذور الحرة لجزيئات ROS (VILLEGENTE, 2013)؛
- تنشيط آليات تمنع التحام أغشية الخلايا المنكمشة (MARCOS, 2008) ؛
- تنشيط بروتينات الاجهاد Hsp (heat shock proteins) ويكمن دورها في منع تفكك البروتينات بسبب فقدان الماء(MARCOS, 2008).

أما بالنسبة لبذور recalcitrant فقد يتم في نضجها انخفاض ملحوظ في تراكيز حمض الأبسيسيك ABA وبالتالي توقف تجميع البروتينات التخزينية والبدء في تركيب البروتينات والإنزيمات المتعلقة بعملية الإنتاش كإنزيمات الإماهة (MARCOS, 2008).

ومن الواضح أن اكتساب تحمل الجفاف هي ظاهرة معقدة، تشمل على التعبير عن العديد من المورثات المشاركة في أداء آليات الحماية الخلوية وانخفاض تلف الخلايا، وفي الوقت نفسه، يجب أن تمتد هذه الحماية حتى تتعرض البذور للتشرب ويمكن أن يكون نجاح عملية الإنتاش متوقف على هذه الآليات (MARCOS, 2008).

الفصل الثاني

فيزيولوجيا إنتاش البذور

I. تعريف الإنتاش

إنتاش البذور هو عبارة عن ظاهرة فيزيولوجية تبلغ ذروتها ببروز الجذير من الأغلفة المحيطة به بما في ذلك السويداء وهذا ما يسمى بالإنتاش الظاهر وعند هذه النقطة ينتهي إنتاش البذور (BEWLEY et *al*., 2013).

وكما عرفه DEBS (1993) بأنه استئناف عملية نمو جنيني نباتي موجود داخل البذرة، ونقول عن البذرة أنها أنتشت إذا خرج الجذير أو اخترق غلاف البذرة ونقول أنها في حالة كمون إذا توفرت كل الشروط الضرورية للإنتاش ولم تنتش البذرة (CHAUX et FOURY, 1994; HOPKINS, 2003; GU et *al*., 2005)، وينقسم الإنتاش إلى مرحلتين المرحلة الأولى من الإنتاش تعرف بأنها المرحلة التي تبدأ من تشرب البذرة إلى بداية نمو الجذير، أما المرحلة الثانية فتتحدد من بداية نمو البادرة (SOLTNER, 2001).

حسب Labbe (2004)، يحدث الإنتاش تفعيل لنشاط الإنزيمات في كامل أجزاء البذرة (الجنين وأنسجة المدخرات)، والتي تؤدي إلى نمو الجنين.

الإنبات هو ظاهرة تتمثل في إستعادة الجنين لنشاطه أو حيويته حيث يتطور بفضل المدخرات والعناصر الغذائية الموجودة في البذرة، وهو كذلك المرحلة التي يمر من خلالها الفرد من حالة السكون إلى حالة النشاط والنمو ويسمى الفرد في هذه الحالة بالبادرة (CLÈMENT, 1978 ; MACIEJEWSKI, 1991).

II. مورفولوجيا الإنبات (أنواع الإنبات)

II.1.الإنبات الأرضي Hypogeal germination

في بذور بعض النباتات، قد لا تستطيل السويقة تحت الفلقية وبذلك تظل الفلقة داخل البذرة تحت سطح التربة، ثم تنمو الريشة إلى أعلى مكونة المجموع الخضري، و يطلق على هذا النوع من الإنبات اسم (الإنبات الأرضي)، وهو مميز لكثير من بذور الفلقة الواحدة مثل القمح، الذرة (الوثيقة17) والبلح (الباز وآخرون، 2008 ; BENBADA, 2013).

- **مثال من ذوات الفلقة الواحدة (حبة الذرة)**

عند وضع الحبة في بيئة رطبة، يبرز الجذير خارج البذرة ممزقا غمد وأغلفة الحبة، ثم ينمو ليكون الجذر الابتدائي، وبعد ظهور الجذر الابتدائي مباشرة، تنمو الريشة متجهة إلى أعلى، وتكون داخل غمدها الذي يحميها من التمزق، أثناء احتكاكها بحبيبات التربة، ثم لا يلبث أن يتمزق الغمد وتظهر الورقة، ويتكون المجموع الجذري للبادرة من الجذر الابتدائي والجذور العرضية، التي تنشأ من الجنين(الباز وآخرون، 2008).

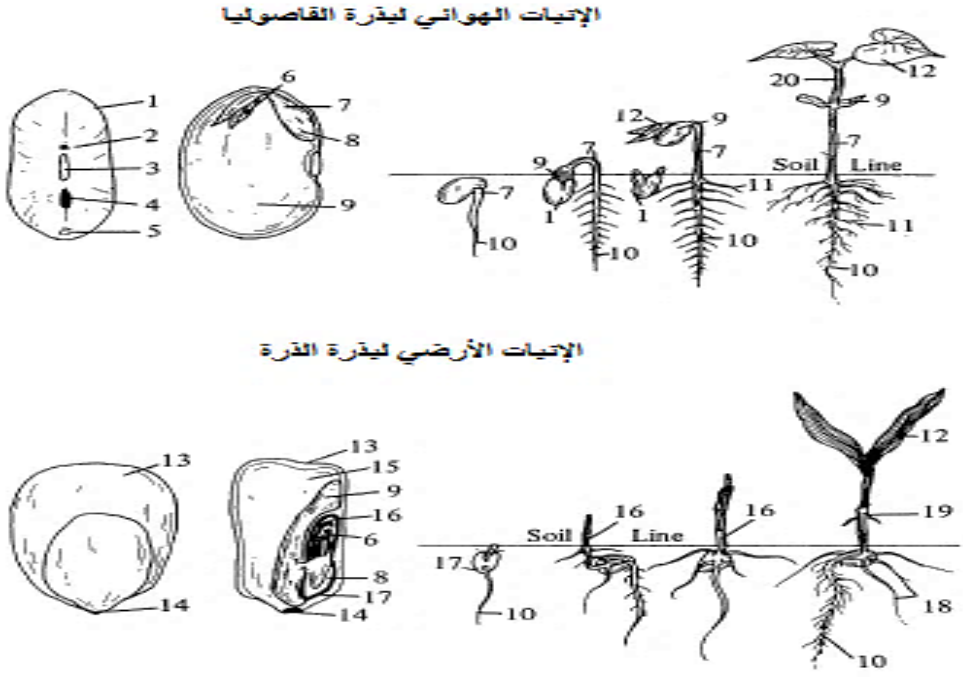
II.2.الإنبات الهوائي Epigeal germination

هناك أنواع أخرى من البذور تستطيل فيها السويقة تحت الفلقية بسرعة وتنمو إلى أعلى، وتكون منحنية إلى أسفل في بادئ الأمر ثم تستقيم حاملة معها الفلقات فوق سطح التربة، ويعرف ذلك بالإنبات الهوائي، وهذا النوع شائع في كثير من النباتات ذات الفلقتين، مثل الفاصوليا (الوثيقة17)، الخروع، القطن وبعض ذوات الفلقة الواحدة مثل البصل (الباز وآخرون، 2008 ; AMMARI, 2011).

- **مثال من ذوات الفلقتين (الخروع)**

يبدأ الإنبات بانتفاخ البذرة وتمزق القصرة، مع بروز الجذير متجها إلى أسفل، ثم تنمو السويقة تحت الفلقية سريعا إلى أعلى، وتكون مقوسة في بادئ الأمر، ثم تستقيم حاملة معها الفلقتين والريشة فوق سطح التربة، ثم تنفجر الفلقتان وتظهر الريشة التي تنمو إلى أعلى مكونة الساق والأوراق الخضراء، ويستهلك الغذاء المختزن في الفلقتين في نمو البادرة (الباز وآخرون، 2008).

ويمثل الجزء الواقع من الساق بين موضع اتصال الفلقتين وأول الأوراق الحقيقية بالسويقة فوق الفلقية، أما الجزء الواقع بين الفلقتين وبداية الجذر الابتدائي فيمثل السويقة تحت الفلقية (الباز وآخرون، 2008).



1.غلاف البذرة
2. النقير
3.السرة
4.الرافا
5.الكلازا
6. الريشة
7.السويقة تحت فلقية
8.الجذير
9.الفلقة (scutellum)
10.الجذور الأولية
11.الجذور الثانوية
12.الورقة
13.غلاف الثمرة
14.point of caryopsis attachment
15.السويداء (الإندوسبرم)
16. غمد الريشة
17. coleorhiza (غمد الجذير)
18. seminal root
19. جذور عرضية
20. السويقة فوق فلقية

الوثيقة 17 أنواع الإنبات عند بذور أحاديات لفلقة (الذرة) و ثنائيات الفلقة (الفاصوليا) (COPELAND et DONALD, 2001).

III. التغيرات التي تطرأ على البذرة أثناء الإنتاش

إن عملية الإنتاش تعني استعادة النشاط في نمو الجنين تحت ظروف بيئية مناسبة حتى يتمزق غلاف البذرة، و أثناء الإنتاش تطرأ على البذرة تغيرات فيزيائية و بيوكيميائية وإحيائية (الباز وآخرون، 2008).

أما التغيرات الفيزيائية فتشمل على تشرب أنسجة البذرة بالماء وانتفاخها وازدياد حجمها، ويتبع ذلك تمزق القصرة، نتيجة ازدياد الضغط عليها من الداخل (الباز وآخرون، 2008).

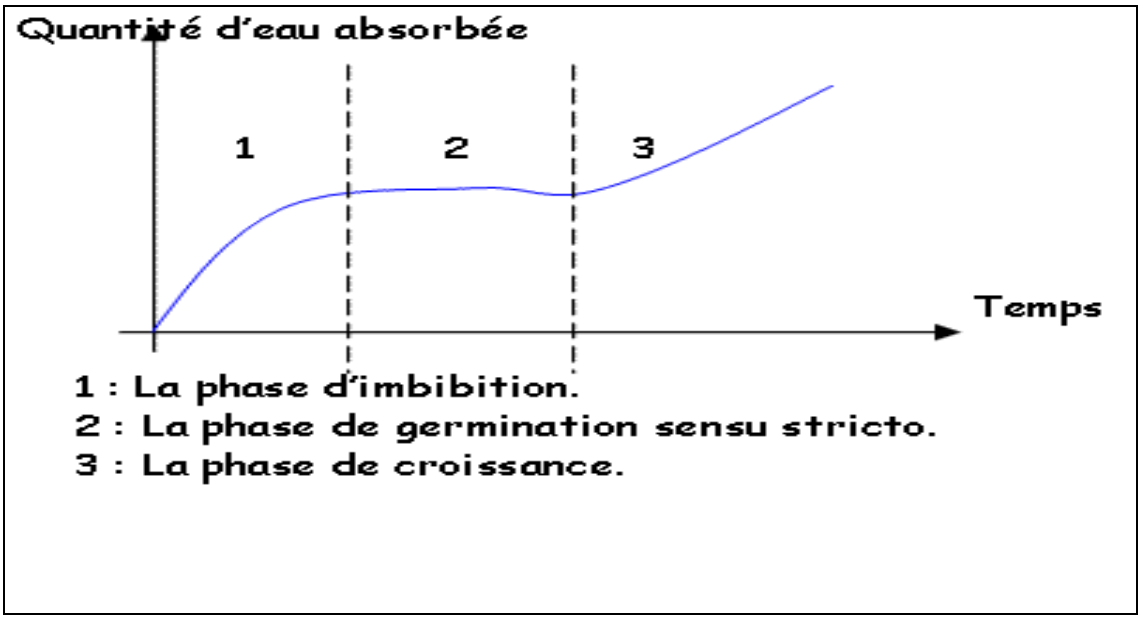
والتغيرات البيوكيميائية تشتمل على تنشيط الإنزيمات بزيادة التميؤ؛ حيث تقوم بتحويل المواد الغذائية المختزنة سواء في الفلقات أو في السويداء لمختلف أنواع البذور من صورة غير ذائبة إلى أخرى ذائبة تنتقل إلى القمم النامية في الجنين فيتغذى و يكبر، ومن أهم المواد الغذائية المختزنة النشاء و مواد كربوهيدراتية أخرى تتحول إلى سكريات ذائبة، و البروتينات التي تتحول إلى أحماض أمينية، والزيوت التي تحول إلى جليسيرول و أحماض دهنية، وتستهلك نسبة كبيرة من هذه المركبات الذائبة في عملية التنفس أو يتم تمثيلها في بناء المواد الكربوهيدراتية لجدر الخلايا و في تخليق المركبات النيتروجينية العضوية للجنين النامي (الباز وآخرون، 2008).

وأما التغيرات الإحيائية فيسبقها دائما النوعان الآخران، وفيها تنشط الخلايا الإنشائية التي يتكون منها الجنين، فتنقسم وتزداد الخلايا الناتجة في الحجم، ونتيجة لهذا النمو يبرز الجذير من غلاف البذرة (الباز وآخرون، 2008).

IV. فيزيولوجيا الإنتاش

IV .1. مراحل الإنتاش

تبدأ عملية الإنتاش بامتصاص الماء أو دخول الماء بكميات كبيرة إلى داخل البذرة، والذي يذهب جزءا كبير منه إلى الجنين وتزامنا مع نفوذ الماء إلى داخل البذرة فإننا نشهد استئناف للنشاط الأيضي وبالتالي استئناف النشاط التنفسي (BENSAADI, 2011) ، ويمكن تقسيم عملية الإنتاش إلى ثلاث مراحل منفصلة (الوثيقة 18) إلا أنها في الحقيقة تكون جميع هذه المراحل متداخلة مع بعضها وتتمثل هذه المراحل في:



الوثيقة 18 المنحنى النظري لعملية الإنتاش (BENSAADI, 2011).

1.1.المرحلة الأولى أو مرحلة التشرب Phase imbibition

ويكون فيها تميؤ كبير لأنسجة البذرة، حيث يرافق هذا التميؤ ارتفاع في شدة التنفس (HELLER et *al.*, 2000) ، كما أنها تستلزم حركة الماء في اتجاه يكون فيه انخفاض للإجهاد المائي (HOPKINS, 2003)، ويرافق دخول الماء زيادة في استهلاك الأوكسجين والذي يرجع إلى نشاط إنزيمات الميتوكوندري (ANZALA, 2006).

2.1. المرحلة الثانية Phase germination stricto sensu

وتتميز هذه المرحلة باستقرار أو ثبات التميؤ والنشاط التنفسي للبذرة وذلك على مستوى عال، ويوافق تشرب البذرة بالماء نشاط في عملية الاستقلاب (HOPKINS, 2003)، ويساهم الماء في حركة وتنشيط الهرمونات النباتية المخزنة في البذرة، كما في حال الجبرلين الذي ينتقل إلى طبقة الألرون ويقوم بتنشيط وتركيب الإنزيمات المحللة مثل (α أميلاز والبروتياز والنيكلياز) اللازمة لتفكيك (تكسير) المدخرات، كما أن دخول الماء يساهم في انقسام وإستطالة (تمدد) الخلايا (ANZALA, 2006).

3.1. المرحلة الثالثة phase de croissance

وتتميز هذه المرحلة باستئناف امتصاص الماء إلى داخل البذرة وارتفاع استهلاك الأوكسجين والذي يكون بسبب نشاط الإنزيمات الحديثة التكوين (ANZALA, 2006)، ويكون في هذه المرحلة انقسام وتزايد لعدد الخلايا ونتيجة لهذا النمو يلاحظ بروز الجذير من غلاف البذرة(HOPKINS, 2003).

V.العوامل اللازمة للإنتاش

1.V. العوامل الخارجية

تتطلب بذور مختلف النباتات توافر عدد من العوامل الخارجية قبل بدء الإنتاش : الماء ، درجة حرارة مناسبة ، الأكسجين، و بالإضافة إلى ذلك يعتبر الضوء ذا أهمية في إنتاش بذور بعض الأنواع (الباز وآخرون، 2008).

1.V. 1. الماء

حسب CHAUSSAT et al (1975)، الإنتاش يتطلب بالضرورة الماء في الحالة السائلة فالبذور الجافة تحتوي على قدر ضئيل من الماء، وبامتصاص كميات متفاوتة من الماء حيث تختلف هذه الكميات باختلاف الأنواع وكذا الأصناف المختلفة للنوع الواحد من البذور، تبدأ سلسلة من العمليات الفيزيائية والكيميائية التي تتضمن تحويل المواد الغذائية المدخرة في الخلايا الحية إلى مواد بسيطة سهلة الانتقال و تنتهي عادة بانبثاق الجنين من البذرة، وكل هذا يحدث في وسط مائي فامتصاص البذرة للماء في المراحل الأولى للإنتاش يتم بخاصية التشرب، ومع زيادة كمية الماء الممتص تتكون فجوات عصارية ممتلئة بعصير خلوي ذي جهد أسموزي مرتفع، فمعظم الامتصاص يتم بالخاصية الأسموزية.

1.V. 2. درجة الحرارة

تعتبر درجة الحرارة عامل بيئي أساسي يؤثر على جوانب مختلفة أثناء تطور النبات بما في ذلك إنتاش البذور، فالتغيرات الموسمية لدرجات الحرارة ينتج عنها اختلاف في وقت الإنتاش عند مختلف النباتات فلكل نوع من النباتات مدى معينا من درجات الحرارة تنتش فيه بذورها، فإذا ما ارتفعت أو انخفضت درجة الحرارة كثيرا عن هذا المدى عجزت البذور عن الإنتاش، فعلى سبيل المثال في النباتات الحولية التي تصنف أساسا إلى فئتين نباتات حولية صيفية التي تستكمل بذورها دورة حياتها خلال موسم الصيف نفسه و نباتات حولية شتوية تنتش بذورها في الخريف ويكون موعد ازهارها خلال فصلي الشتاء والربيع، بعبارة أخرى تعتمد كلتا الفئتين من النباتات الحولية على استراتيجيات إنتاش مختلفة

حسب التغيرات في درجة الحرارة، كما أن لدرجة الحرارة دورا مهما في تحفيز الإنتاش فهي تساهم في رفع سرعة التفاعلات الكيميائية الحيوية إذا كان تأثيرها مباشر (MAZLIAK,1982) كالزيادة في معدل تشرب وامتصاص الماء وكذلك زيادة النشاط الأنزيمي وسرعة انتشار المواد الغذائية الذائبة من جزء إلى آخر داخل البذرة، كذا تأثيرها بصورة غير مباشرة على ذوبان الأوكسجين في الجنين (CHAUSSAT et *al*., 1975).

V.1. 3. الأكسجين

أثناء الإنتاش تسير عملية التنفس في البذور النامية بمعدل سريع نسبيا وهذا يتطلب وجود الأكسجين، بغض النظر عن درجة الحرارة المناسبة وحالة الرطوبة، فإن وجود الأكسجين له أيضا أهمية كبيرة لضمان نجاح إنتاش البذور، فإذا خلا الجو من الأكسجين أو كان يحتوي على قدر ضئيل منه عجزت البذور عن الإنتاش، والأكسجين هو غاز يتواجد في الغلاف الجوي وهذا يعني أن وجوده منعدم في أعماق التربة أو البيئة المغمورة بالمياه، فقد وجد أن غمر البذور في الماء الخالي تماما من الأكسجين يفقدها القدرة على الإنتاش، وبذور بعض الحشائش العادية قد تبقى مدفونة في التربة لعدة سنوات دون أن تنتش بسبب قلة الأكسجين، فمعظم بذور النباتات المائية لا تستطيع الإنتاش تحت هذه الظروف، ولذلك فإن البذور المدفونة عميقا جدا في التربة أو المغمورة في الماء تكون فقيرة للأكسجين ومعظمها تموت في نهاية المطاف على الرغم من أن بعضها يمكنه البقاء على قيد الحياة عن طريق ظاهرة السكون، يحدث امتصاص الأوكسجين بالتزامن مع امتصاص الماء خلال المراحل الثلاثة من تشرب البذور، وفي الوقت نفسه يتم استهلاك الأكسجين عن طريق تنفس البذور وإنتاج الطاقة (ATP)، وتكون العلاقة بين مستوى الأكسجين وتوافر الطاقة (ATP) عالية يعني أن الفسفرة التأكسدية تحدث خلال بداية إنتاش البذور، كما هو الحال في بذور الخس (الباز وآخرون، 2008 ; HOURMANT et PRADET, 1981).

V.1. 4. الضوء

تنقسم النباتات بالنسبة لتأثير الضوء إلى مجموعات ثلاث، ففي غالبية النباتات لا يكون للضوء تأثير في إنتاش البذور وتلك النباتات توصف بأنها متعادلة بالنسبة للضوء (light indifferent seeds) وهذه المجموعة تشمل معظم النباتات ذات الأهمية الزراعية، وفي المجموعة الثانية لا تقوى البذور على الإنتاش ما لم تتعرض للضوء، وتعرف بذور هذه المجموعة مثل كثير من الحشائش بالبذور الحساسة للضوء (light- sensitive seeds)، وفي مجموعة أخرى فإن تعريض بذور بعض النباتات مثل البصل وكثير من أفراد الفصيلة الزنبقية الضوء يؤدي إلى تعطيل الإنتاش أو توقفه كليا، وتوصف بذور هذه النباتات بأنها غير قابلة للضوء (light-hard seeds)، خصائص الضوء تكون من ناحية الكثافة والطول

الموجي والمدة والاتجاه، و النبات حساس لهذه العوامل المختلفة للتكيف مع البيئة والسيطرة على مختلف جوانب النمو والتطور، مثل هذا التنظيم هو عادة عن طريق عائلة الفيتوكروم وهو عبارة عن بروتين يحتوي على صبغات يشفر بخمسة جينات تسمى PhyA و PhyE وذلك في نبات *Arabidopsis*، بحيث يقوم الضوء بتحفيزه ومن ثم يؤثر على الهرمونات النباتية (QUAIL et *al*., 1995; MATHEWS, 2006).

2.V. العوامل الداخلية

الشروط الداخلية اللازمة للإنتاش تتعلق بالبذور بحد ذاتها فيشترط حيوتها ونضجها وقدرتها على الإنتاش (JEAM et *al*., 1998).

- **حيوية الجنين**

تختلف مدة احتفاظ البذور بحيويتها من جنس لآخر ومن نوع لآخر وقد تتراوح هذه الفترة من عدة أيام إلى عدة سنوت وقد تصل إلى مئات السنين، ومن الجدير بالذكر أنه يمكن احتفاظ البذور بحيويتها لمدة أطول كلما كانت ظروف التخزين مواتية، ومن المعروف أن زيادة نسبة الرطوبة في البذرة أو ارتفاع درجة الحرارة في البذور المخزونة يقلل من عمر حيويتها، كما أن إصابة البذور بالأمراض والآفات الحشرية يؤدي إلى تلف الجنين جزئيا أو كليا مما يؤدي إلى انخفاض حيوية الجنين وبالتالي قدرة البذرة على الإنتاش (صقر، بدون سنة).

- **عدم وجود ظاهرة الكمون في البذرة**

حيث توجد مجموعة من العوامل تؤدي إلى كمون البذرة وعدم قدرتها على الإنتاش (صقر، بدون سنة).

VI. كمون البذور Dormancy of seeds

لا تستطيع أنواع كثيرة من البذور الناضجة أن تنتش، حتى لو توفرت لها جميع الظروف البيئية المناسبة المتمثلة في الماء والأكسجين، ودرجة حرارة مناسبة ونوعية شدة الضوء، ويرجع عدم الإنتاش في مثل هذه الظروف إلى عوامل داخلية محددة، ويستخدم علماء النبات في العادة اصطلاح الكمون Dormancy للتعبير عن حالة هذه البذور، ويجب الأخذ بعين الاعتبار بأن الكمون Dormancy والسكون Quiescence مصطلحان قد يستخدما بالتبادل، ويمكن التفريق بينهما بأن السكون هو عدم الإنتاش وذلك لعدم توفر الظروف البيئية الملائمة (الباز وآخرون، 2008 ؛ الوهيبي، 2011).

1.VI. تصنيف الكمون

قد أختلف في تصنيف الكمون وذلك حسب طريقة الدراسة المعتمدة، ويستند التصنيف المقبول حاليا حسب دراسة Nikolaeva (1969،1977)، وتعتمد هذه الدراسة على مكونات البذور التي تمنع الإنتاش: الجنين (كمون داخلي) وغلاف البذرة بما في ذلك الأنسجة التخزين و الغلاف الثمري (كمون خارجي)، بالإضافة الى عدة آليات أخرى (فيزيولوجية، مورفولوجية، فيزيائية)، وقد أستند أيضا في التصنيف على حسب توقيت حدوث الكمون إلى: أولي وثانوي (KERMODE, 2011 ; BASKIN et BASKIN, 2014).

- **الكمون الأولي**

يحدث هذا الكمون للبذور وهي لاتزال محمولة عن النبات الأم و يعتبر هذا الكمون الأكثر شيوعا عند البذور فهو يشمل جميع الكمون الداخلي والخارجي (COPELAND et DONALD, 2001 ; KERMODE, 2011).

ومن أسباب الكمون الخارجي عدم إنفاذ أغلفة البذرة للماء في أنواع كثيرة من البذور عند نضجها مثل بذور كثير من البقوليات، وقد يكون الكمون راجعا إلى عدم نفاذية أغلفة البذور للأكسجين بدرجة تامة أو جزئية، كما هو الحال في بذور عدد من الحشائش وكثير من نباتات الفصيلة المركبة، كما يعتبر غطاء البذرة الصلب من العوامل الشائعة المصاحبة لكمون البذرة وذلك بإعاقة تمدد ونمو الجنين (الباز وآخرون، 2008).

أما بالنسبة لأسباب الكمون الداخلي (الوثيقة 18) الأكثر شيوعا عدم اكتمال نضج الجنين؛ فعند انتثار بعض أنواع البذور كبذور لسان العصفور وكثير من الأراشد، لا تكون الأجنة ناضجة ولابد لها لكي تنتش أن يتم نضجها، وعندما تتوافر الظروف المواتية للإنتاش يتم استكمال نمو الجنين وتطوره، ومن الأسباب الأخرى كمون الجنين الأولي ففي كثير من الأنواع النباتية، وعلى الرغم من اكتمال نضج الجنين فإن البذور تفشل في الإنتاش حتى ولو كانت الظروف البيئية مناسبة، وهذا النوع من الكمون ينشأ من الحالة الفيزيولوجية للجنين كما في نباتات التفاح والخوخ ويحدث الإنتاش في هذه البذور فقط بعد مرور فترة ما بعد النضج (after ripening)، ويشمل ما بعد النضج سلسلة من التغيرات في الحالة الفيزيولوجية للجنين، وهذه تحول الجنين الكامن تدريجيا إلى جنين قادر على استعادة النمو(الباز وآخرون، 2008).

- **الكمون الثانوي**

بعض البذور القادرة على الإنتاش(الغير كامنة) بعد نضجها مباشرة تفقد هذه القدرة وتدخل في حالة من الكمون وهذا بسبب عدم توفر أحد شرط الإنتاش الخارجية (COPELAND et DONALD, 2001).

الجدول 03 مخطط تصنيفي لأنواع الكمون الأساسية عند البذور حسب دراسة Nikolaeva (1977) (BASKIN et BASKIN, 2014).

نوع الكمون	سبب الكمون	كسر الكمون
الكمون الخارجي A		
الفيزيائي	عدم نفاذية غلاف البذرة للماء	كسر غلاف البذرة (التخديش)
الكيميائي	مثبطات الانبات على مستوى غلاف الثمرة	
الميكانيكي	البنية الخشبية الصلبة المعيقة للنمو	الكمر البارد (التنضيد)
الكمون الداخلي		
الفيزيولوجي C	آلية فيزيولوجية مثبطة للانبات	الكمر البارد (التنضيد)
المورفولوجي B	عدم إكتمال نضج الجنين	توفير ظروف ملائمة لنمو الجنين والانبات
المورفوفيسيولوجي B-C	آلية فيزيولوجية مثبطة للانبات، عدم إكتمال نضج الجنين	الكمر البارد (التنضيد)
جمع الكمون الداخلي والكمون الخارجي	**Exogenous X Endogenous**	
[A-B-C]		

الفصل الثالث

فيزيولوجيا الإنتاش على المستوى الجزيئي

I. التغيرات الجزيئية التي تطرأ على البذور خلال مختلف مراحل الإنتاش

درست الآلية الجزيئية للإنتاش على نطاق واسع في نبات الأرابيدوبسيس من خلال فحص الطفرات وعلاقتها بالدراسات الوراثية الجزئية، وقد تم تحديد العديد من المواضع النوعية المرتبطة بكمون البذور و الإنتاش بما في ذلك المورثات الخاصة بتصنيع هرموني الـ GA و ABA ونقل الإشارات الخاصة بهما، فبالاعتماد على الفحص الطفرات وجد أن المنهج الوراثي يسهل الحصول على المعرفة المتعلقة بعملية تنظيم التنضيد كتحريك الدهون المخزنة، استقلاب الأحماض الآمينية و تلف الـ DNA و إعادة ترميمه وآلية التنظيم الجيني، وعلاوة على ذلك فإن الصفة الكمية للمواقع الجينية (QTLS) أجريت في نبات الأرابيدوبسيس وغيرها من الأنواع كعباد الشمس، *Brassica oleracea* و*Medicago truncatula* ، التي اكتشفت عدة مورثات تشارك في تنظيم إنتاش البذور، حيث يتم تطبيق هذه التقنية أيضا في بناء الهندسة الوراثية لإنتاش البذور في الاستجابة للإجهاد البيئي، كل هذا يحيط تقريبا بكل العمليات الفسيولوجية خلال الإنتاش وتشكيل نموذج التنظيم الجزيئي الأساسي لإنتاش البذور، وفي الوقت نفسه هناك تغيرات مورفولوجية جذرية خلال إنتاش البذور (HAN ET YANG, 2015).

نظرا للتطور الكمي وتقنيات الـ OMICS والانتهاء من تشريح جينوم نبات الأرابيدوبسيس والإنتاجية العالية لدراسات الـ OMICS بما في ذلك دراسات النسخوميات (transcriptomic) ، الـ protomic و دراسات المستقلبات (metabolomic) التي قد استخدمت بشكل كبير في التحقق من آلية إنتاش بذور الأرابيدوبسيس، وعلى الرغم من كل هذه الدراسات لا يزال هناك الكثير مما ينبغي القيام به لفهم آليتها الجزيئية وعلاوة على هذا فإنه لم يتم استكشاف الآلية الجزيئية لأنواع المحاصيل الأخرى بقدر ما هو في نبات الأرابيدوبسيس، الأرز كونه نبات أحادي الفلقة نموذجي وهو واحد من أهم المحاصيل التي تغذي نصف سكان العالم، لذا فان فهم آلية إنتاش بذور الأرز تعد ميزة تزود دليل إنتاج الأرز والزراعة التهجينية الجديدة، وفي الآونة الأخيرة أجريت العديد من الدراسات على تركيز البروتين في الأرز وأنواع أخرى من الحبوب مثل الشعير، إنتاش بذور الأرز له نفس القواسم المشتركة مع نبات الارابيدوبسيس والخصائص المميزة نفسها، عموما يتم فصل إنتاش البذور إلى ثلاث مراحل ،ترتكز على طريقة امتصاص الماء وتغيرات الوزن و هنا قد نوقشت سلسة من الأنشطة التي تحدث أثناء الانتاش والتي قد تساعد على فهم هذه العملية الفيزيولوجية (HAN et YANG, 2015).

I.1. استعادة الوظائف والبنيات الخلوية

كما علمنا سابقا أنه بعد النضج تخضع بذور orthodex لمرحلة جفاف والتي تعتبر جسرا بين النضج والإنتاش، وقد أوضحت الدراسات أن جميع المعلومات الوراثية اللازمة للإنتاش مشفرة في البذور الجافة، وعند التشرب (المرحلة الأولى من مراحل الإنتاش) تخضع هذه البذور للامتصاص فيزيائي سريع للماء مما يسهل عملية الإنتاش وهذا عن طريق خفض تركيز مثبطات الإنتاش، وتحدث شدة الامتصاص السريع للماء أضرار على مستوى نظام الأغشية والبروتينات و DNAs، وتتعامل البذور مع هذه الأضرار بواسطة آليات حماية خلوية تحمي الأغشية والبروتينات من التدفق الحاد للماء أثناء التشرب كما يتم ترميم وتصحيح التلف في قطع الـ DNA بواسطة ligases DNA, (HAN,YANG.,2015).

توجد الميتوكوندري في البذور الجافة الناضجة ولكنها تكون قليلة التطور، ويعتقد أن الميتوكوندري الموجودة مسبقا يتم تطويرها وتفعيلها في البذور النشوية خلال الإنتاش، في حين يتم إنتاج المزيد من الميتوكوندري الجديدة في بذور المخزنة للزيوت، وقد لوحظت عملية تمايز الميتوكوندري في جنين الأرز أثناء الإنبات بواسطة المجهر الإلكتروني، وقد تزامنت عملية التمايز هذه مع الزيادة في وفرة استنساخ بروتينات الميتوكوندري، بما في ذلك دورة TCA والسلسلة المرتبطة ببروتينات التنفس (HAN et YANG, 2015).

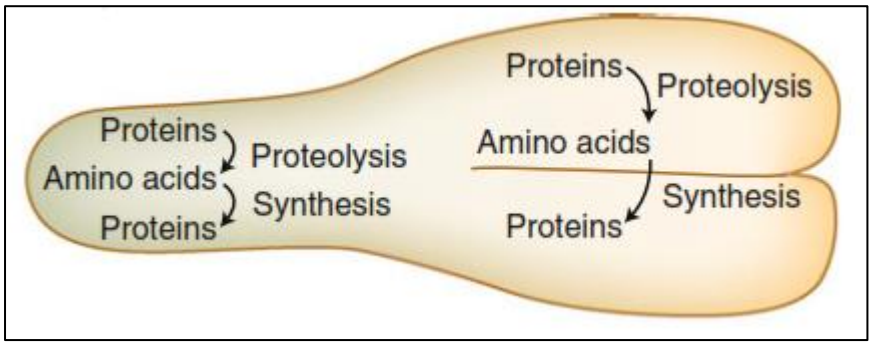
ويعتبر التشرب ضروري لاستعادة النشاط الإنزيمي والبنيات الخلوية تدريجيا واستمرار التفاعلات الحيوية وبداية مختلف العمليات الخلوية المؤدية إلى بروز الجذير (BEWLEY, 2001; BEWLEY *et al*., 2013).

I.1.1. تحريك واستعمال المدخرات الغذائية

تحدث ظاهرة تحريك واستعمال المدخرات الغذائية بعد الإنتاش وأثناء نمو البادرة، حيث يتم تثبيط هذه العملية أثناء الإنتاش بواسطة هرمون ABI4، ومع ذلك فإنه يتم تحريك واستعمال المدخرات البروتينية أثناء الإنتاش وهذا عند ثنائيات الفلقة (TIEDEMANN et *al*., 2000; PENFIELD et *al*., 2006; WANG et *al*., 2007).

وتتم هذه العملية على مستوى فجوات تخزين البروتين (PSVs) المتواجدة في المحور الجنيني و في الفلقات، ويتطلب هدم البروتين التخزيني الى فئة من الإنزيمات تسمى البروتياز، حيث تخزن هذه الإنزيمات بصورة خاملة داخل PSVs في البذور الجافة بحيث يتم تنشيطها بعد التشرب، وخلال الإنتاش تتعرض بروتينات الغلوبيولين التخزينية في PSVs إلى التحلل البروتيني في كلا المنطقتين،

ثم يعاد استعمال الأحماض الأمينية الناتجة من هدم الغلوبيولين من أجل بناء بروتينات أخرى، مع الإشارة على أن إعادة البناء تكون في نفس مكان الهدم (الوثيقة 19) .(BEWLEY *et al*., 2013)



الوثيقة 19 حركية المدخرات البروتينية خلال الإنتاش (MÜNTZ *et al*., 2001).

I.2.1. تنشيط الاستقلاب الخلوي والتعبير المورثي

يتطلب انتقال البذور من مرحلة السكون وتوقف النمو استئناف النشاط الاستقلابي خلال الإنتاش، وذلك بحدوث عدة تغيرات بيو كيميائية محفزة من طرف الإنزيمات ومختلف البروتينات الوظيفية الأخرى، كذلك يتطلب هذا النشاط الخلوي المكثف تغيرات على مستوى البروتينات البنيوية وبالتالي حدوث تنظيم جديد للتعبير المورثي، لذلك تعتبر هذه العمليات مهمة وحاسمة أثناء الإنتاش.

.(BEWLEY et *al*., 2013; YANG et HAN, 2015)

I.1.2.1. تنشيط الاستقلاب الخلوي

امتصاص الماء لمرة واحدة كافي لتنشيط مختلف تفاعلات الاستقلاب وقد أظهرت تحاليل البروتين المورثي وجود كميات كبيرة من الإنزيمات اللازمة متراكمة داخل البذور الجافة وقد تبقى هذه الكميات ثابتة أوقد تزيد خلال الإنتاش (GALLARDO et *al*., 2002;FU et *al*., 2005).

تنطلق عملية التنفس خلال الدقائق الأولى من بداية التشرب، يلاحظ في البداية زيادة حادة في استهلاك الأوكسجين والتي يمكن أن يرجع سببها إلى تنشيط مختلف إنزيمات مراحل التنفس، بحيث يزداد التنفس خطيا وهذا بزيادة الخلايا المتشربة في البذرة وعند الانتهاء من التشرب يلاحظ استقرار أو تزايد بطيء في امتصاص الأوكسجين (BEWLEY et *al*.,2013).

عند اكتمال تميؤ كل أجزاء البذرة و تنشيط كل الإنزيمات الموجودة من قبل، يفترض أن تكون هناك زيادة قليلة في إنزيمات التنفس أو عدد الميتوكوندري خلال هذه المرحلة، المرحلة المتأخرة في بعض البذور تحدث في بعض أجزائها لأن الفلقات والهياكل المحيطة بها تمنع الأوكسجين من الوصول

إلى الجنين والأنسجة التخزينية مما يؤدي إلى ظروف لاهوائية جزئية مؤقتة، إزالة القصرة من بذور البازلاء المتشربة على سبيل المثال يقلل من بشكل ملحوظ تأخير التنفس، سبب آخر محتمل لهذا التأخير هو أن تنشيط مسار تحلل السكر خلال الإنتاش يكون أكثر سرعة من تطور كفاءة الميتوكوندري، هذا يمكن أن يؤدي إلى تراكم البيروفيت بسبب القصور في دورة حمض الستريك أو الفسفرة التأكسدية (سلسلة النقل الإلكترونات) وبالتالي يتم تحويل بعض البيروفيت مؤقتا إلى مسار التخمير، وهي لا تتطلب الأوكسجين (BEWLEY et *al*.,2013).

بعد اختراق البنية المحيطة بالجنين يحدث انفجار تنفسي ثاني، في الجنين يمكن أن يرجع سبب هذا إلى زيادة في نشاط الميتوكوندري المصنعة حديثا وإنزيمات التنفس في الخلايا المتكاثرة من محور النمو و زيادة عدد الميتوكوندري في أنسجة التخزين أيضا، هناك عامل أخر مساهم في ارتفاع التنفس في كل أجزاء البذرة ويمكن أن تكون زيادة تدفق الأوكسجين عبر ثقب القصرة أو أي بنية محيطية أخرى (BEWLEY et *al*.,2013).

I.2.1.2. تنظيم التعبير الوراثي

عند التشرب لوحظ وجود تغيرات جذرية في التعبير المورثي للجينات وذلك على الصعيدين: النسخوميات transcriptomic، البروتوميات proteomic (البروتين الوراثي)، وتشير الدراسات على أن هذه التغيرات مرتبطة فقط بإنتاش البذور (NAKABAYASHI et *al*., 2005; HOLDSWORTH et *al*., 2008 ; WEITBRECHT et *al*., 2011).

I.2.1.2. 1. تغيرات خريطة منظومة التفاعلات الوراثية "النسخيوم" (Transcriptomes)

أثبتت العديد من الدراسات أنه يتم تخزين جميع mRNAs الضروري لعملية الإنتاش ومختلف الظواهر الأخرى في البذور الجافة (TAN *et al*., 2013).

حيث تحتوي البذور الجافة لنبات *Arabidopsis*، الشعير، الأرز والخس على أكثر من 10000mRNAs تخزيني، ويتم الاستنساخ هذا mRNAs في مراحل متأخرة من تطور البذور وتتم ترجمته الى بروتينات خلال مختلف مراحل الإنتاش، وقد اظهر تحليل النسخوميات حدوث نشاط نسخي جديد عند الساعات الأولى من بدء التشرب (HAI) منتجا لـ mRNAs جديد يحل تدريجيا محل ذلك الذي أستخدم أثناء الإنتاش في وقت مبكر، بالمقابل يلاحظ انخفاض نشاط التعبير المورثي لـ mRNAs التخزيني المتعلق بالتطور والنضج الى أن ينعدم بعد حوالي HAI بينما تلك المرتبطة بالإنتاش تزيد بعد التشرب ولذلك يزداد تركيب البروتين عند التشرب وقبل انتهاء الإنتاش (BEWLEY et *al*., 2013).

I.2.1.2. 2. تغيرات البروتيوم Proteomes

أظهرت أغلبية الدراسات على أن أغلبية العناصر الوظيفية اللازمة لاستئناف تركيب البروتين اللازم للإنتاش موجودة داخل أجنة البذور الناضجة الجافة (BEWLEY, 2001).

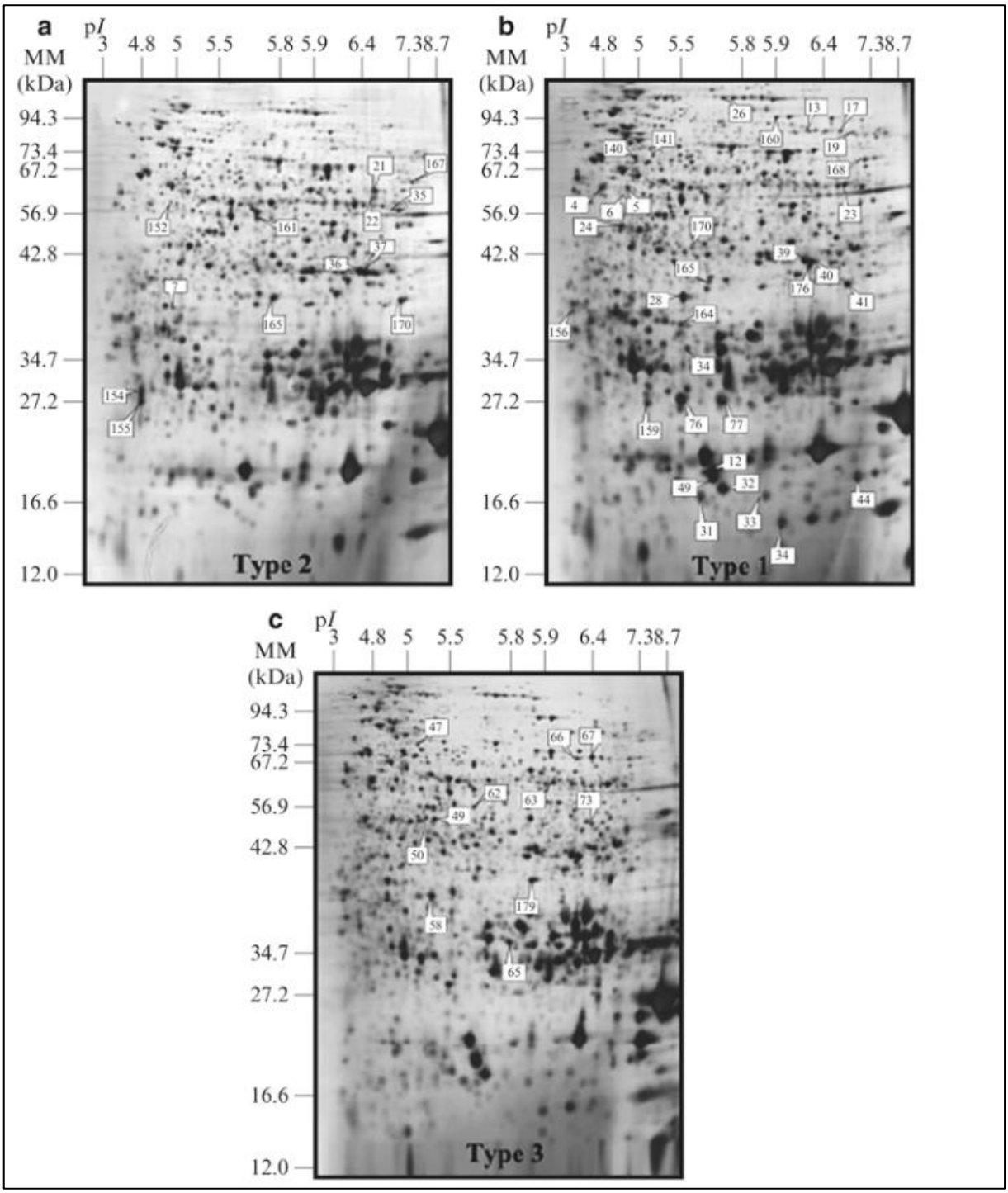
وبعد وقت قصير من التشرب يتحد mRNAs مع الريبوزومات ليشكل البوليزوم والذي به تتم ترجمة mRNAs الى بروتين نوعي، مع الإشارة على غياب هذا المعقد في البذور الجافة، و تلعب الترجمة دورا محوريا خلال الإنتاش وذلك بانتقائها لـ mRNAs التخزيني اللازم لعملية الإنتاش وخاصة عملية تحريك واستعمال المدخرات البروتينية وتنشيط metabolites ويتم تنشيط ترجمة mRNAs التخزيني بواسطة العامل المنشط eIF(iso)4E

(RAJJOU *et al*., 2006;RAJJOU *et al*., 2012; DINKOVA *et al*., 2011; BEWLEY *et al*. 2013).

وقد لوحظ زيادة في تركيب البروتين الريبوزومي في وقت مبكر، الناتج عن زيادة استنساخ الشفرة المسؤولة عن هذا البروتين وأظهرت تحاليل البروتوميات وجود تغيرات مؤقتة على كامل بروتينات البذور المتشربة الجديدة والتخزينية (BEWLEY *et al*., 2013).

ولتحديد عدد ونوع بروتينات الإنتاش تم استعمال تقنية الفصل الكهربائي الهلامي ثنائي الابعاد 2-DGE (two-dimensional gel electrophoresis) باستعمال بذور جافة (الوثيقة 20: Typ2) وأخرى خلال مختلف مراحل الإنتاش (الوثيقة 20: Typ1-3)، وقد تم تحديد ما يقارب 1500 بروتين أثناء إنتاش بذور *Arabidopsis*، وأغلبية هذه البروتينات تظهر قبل بروز الجذير (الوثيقة 20: Typ1) وتتمثل هذه الأنواع في:

- بروتينات مرتبط بحركية واستعمال المدخرات البروتينية كإنزيمات الهدم؛
- بروتينات التابلين (أحد مكونات الانيبيبات الدقيقة)؛
- بروتينات المتعلقة بتمدد الجنين وبروز الجذير(الوثيقة 20: Typ 3) ؛
- بروتينات التعديل posttranslational كبروتينات إضافة الفوسفور (phosphorylation) ونزع الفوسفور (dephosphorylation) (BEWLEY *et al*., 2013).



الوثيقة 20 نتائج فصل بروتينات بذرة *Arabidopsis* أثناء الإنتاش باستعمال 2-DGE

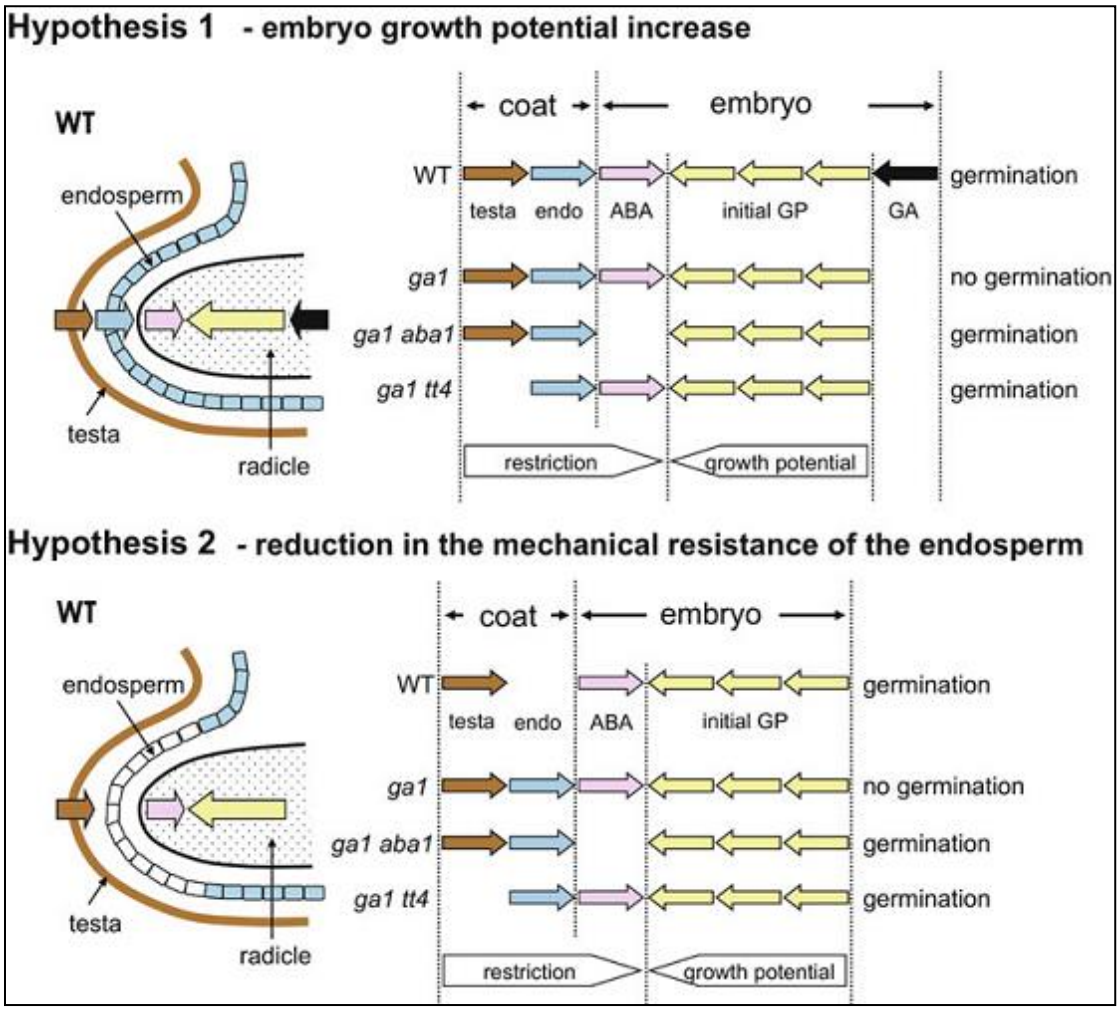
(GALLARDO et *al.*,2002).

2.I. بروز الجذير

يشتمل إنبات البذور على ثلاث مراحل، من جهة أخرى الزيادة السريعة لامتصاص الماء تحدث بعد الانتهاء من المرحلة الثانية بسبب استطالة المحاور الجنينية فيمكن لحامض الأبسيسيك (ABA) أن يمنع الانتقال من المرحلة II الى المرحلة III ولا يؤثر على الانتقال من المرحلة I الى المرحلة II، عند بذور نبات الأرابيدوبسيس، الرشاد والتبغ، يقع لغلاف البذرة (القصرة) تمزق في نهاية المرحلة الثانية بينما تمزق السويداء ونتوء أو بروز الجذير يكون في المرحلة الثالثة فبروز الجذير يمثل رمز للإنتاش أو الانتهاء من هذه العملية بالمعنى الدقيق و يعتبر من أهم التغيرات المورفولوجية أثناء الإنتاش (HAN et YANG, 2015).

فامتصاص الماء في أنسجة البذور يسبب توسع للخلايا، أي زيادة القوة الداخلية التي بإمكانها أن تساهم في توليد إمكانية تمدد و نمو أولي للجنين، القوة الأولية لهذا الانتباج ليست كافية لتسبب تمزق للأنسجة المحيطة بالجنين (BEWLEY et *al*., 2013) بالإضافة إلى ذلك التغيرات في خصائص السويداء تؤثر تأثيرا كبيرا على توقيت ظهور الجذير في البذور التي ليست في حالة كمون (NONOGAKI, 2014) ، ففي نباتات ذوات الفلقتين مثل *Arabidopsis thaliana* و *Lepidium sativum* يكون جنينها مغطى بطبقة الإندوسبارم الداخلية وطبقة القصرة الخارجية، تحتوي الإندوسبارم على طبقة واحدة فقط من الخلايا التي ترتبط بشكل وثيق مع القصرة في حين أن القصرة تحتوي على عدة طبقات بما في ذلك ثلاث طبقات داخلية للغلاف تكون مليئة بمادة (Pas) proanthocyanidins وطبقتين من الخلايا الخارجية مملوءة بسائل الصمغ (mucilage) فغلاف البذرة هو الذي يكون في اتصال مع الظروف البيئية والذي تحدد نفاذيته بمعدل امتصاص الماء، فعلى سبيل المثال في جنس البراكيا او الكرنب (*Brassica*) يتم تجميع لـ Proanthocyanidins في القصرة خلال تطور البذرة ويتم أكسدتها أثناء الجفاف فهي تساعد على تشكيل الصبغات البنية لقصرة البذور وهو أمر بالغ الأهمية لحساسية الهرمونات النباتية والحفاض على الكمون (HAN ET YANG, 2015).

يتم تغيير حالة سكون الجنين عند إزالة الكبح على المستوى الجزيئي او تحفيز للجينات المسؤولة على الإنتاش، وعلى الأرجح تكون منسقة مع جينات الكمون التي تكون في حالة غير نشطة، فالتوازن بين احتمالية نمو الجنين والقوة الميكانيكية للأنسجة التي تحيط به مثل القصرة والسويداء يجب أن تتغير، فالتغير يمكن أن يحدث من خلال زيادة فرص النمو للجنين (أي الخروج من حالة الكمون) و انخفاض المقاومة الميكانيكية للأنسجة المحيطة به، أو كليهما معا حيث توضح (الوثيقة21) مبدأ عمل كلا الفرضيتان (BEWLEY et *al*., 2013).



الوثيقة 21 الفرضيتان لتفسير علاقة الحد من القوة الميكانيكية للأنسجة المحيطة (السويداء و القصرة) وزيادة القوة الداخلية لتوسع أو تمدد الجنين (NONOGAKI, 2006).

خلال إنتاش نبات *Arabidopsis* ، الخطوة الأولى لبروز الجذير هي تمزق القصرة ونشوئه بين طبقات الإندوسبارم حيث أن التنظيم الهرموني اللازم لتدهور البكتين في القصرة يتم بواسطة ABA و حمض (OPDA)12-oxo-phytodienoic، (HAN et YANG 2015) ، كما يحدث كذلك استطالة الخلايا الجنينية أولا في المنطقة التي تقع مباشرة خلف طرف الجذير (radicle tip) والتي تشمل الجزء السفلي للمحور تحت الفلقي والمنطقة الانتقالية (transition zone) بالإضافة لاستطالة الخلايا يحدث تضاعف لمحتوى الـ DNA للوصول لـمرحلة Gap 2 والتي تمثل مرحلة من مراحل دورة الخلية ولكنها لا تخضع للانقسام فهناك أدلة كثيرة في العديد من الأنواع أثناء إتمام الإنتاش يحدث في غياب الانقسام، والتي تكون في وقت لاحق خلال نمو الجذير، في ما بعد يحفز GA على امكانية النمو من خلال انتباج الخلايا كما يحث المورثات المشفرة للإنزيمات و البروتينات لتعديل جدار الخلايا مثل xyloglucan endotransglycosylase /hydrolases (XTHs) و expansins (EXPs) و التي قد تشارك في استرخاء

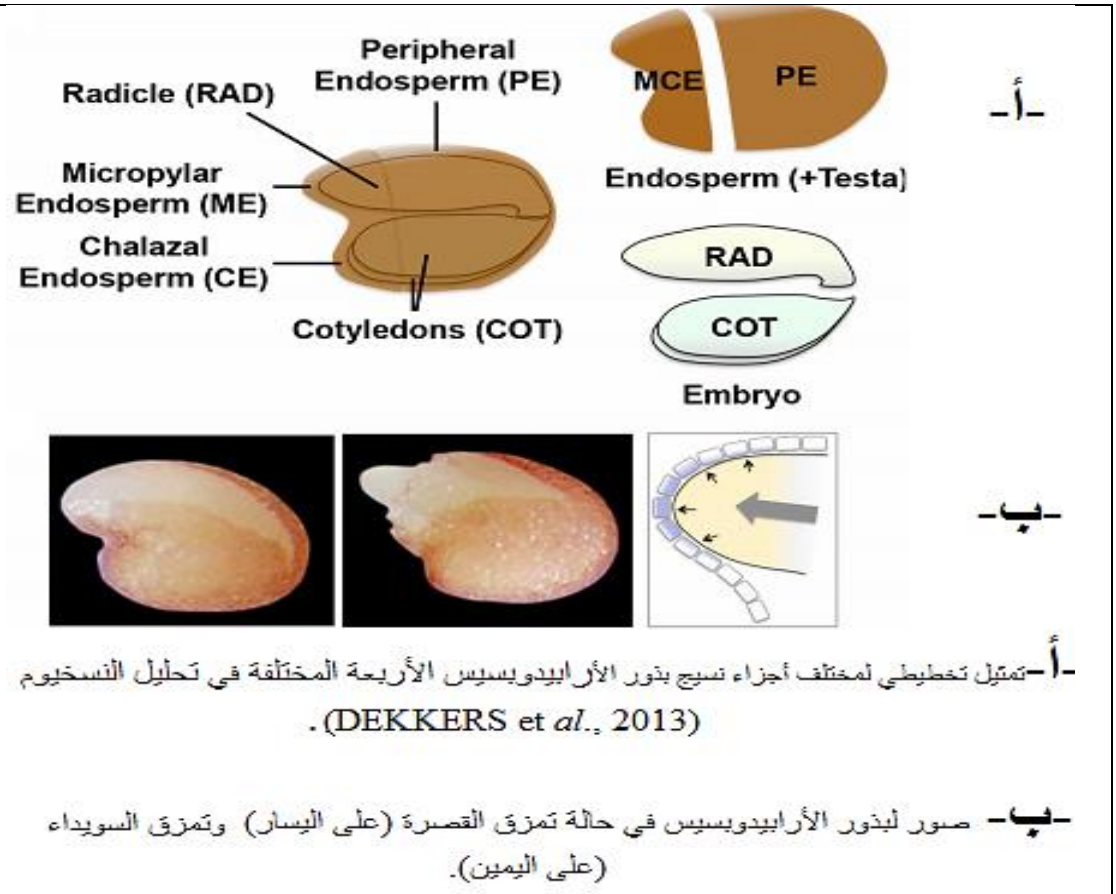
الخلايا وبالتالي تعتبر أساسية لإستطالة الخلايا لاحقا، فبالنسبة لـ Expansins هي بروتينات ترتبط بالخلايا الجدارية والتي يمكنها أن تعطل أو تفكك الروابط الهيدروجينية بين مكونات الجدار وبالتالي تقليل التصلب البنيوي وهذا يسمح بتمدد جدران الخلايا ويرجع ذلك لقدرة المركب لييفات السيليلوز cellulose microfibrils على إعادة التركيب او التنظيم في حين أن XTHs تعتبر انزيمات تكسير وإصلاح، كما يوجد هناك تعبير مورثي آخر لإنزيمات اخرى مثل: cellulases (CELs) و polygalacturonase (PGs) و pectin methylesterases (PMEs) كما يمكن أن تعبر هذه المورثات في منطقة السويداء المحيطة بطرف الجذير (micropylar endosperm) وهذا يدل على الأدوار التعاونية للإنزيمات في إحداث هذه التغيرات كما هو موضح في الوثيقة (22) الذي يوضح الجينات المرتبطة بتعديلات الجدار الخلوي التي يتم التعبير عنها في البذور خلال إنتاشها (BEWLEY et *al*., 2013).

Enzyme or protein	Gene	Tissue localization	Species
α-L-Arabinofuranosidase	*LeARA1*	LE	Tomato
Chitinase	*LeCHI9*	ME, RT	Tomato
Endo-β-mannanase	*LeMAN1*	LE	Tomato
	LeMAN2	ME	Tomato
	CaMANA		Coffee
	CaMANB		Coffee
	LsMAN1	ME, LE	Lettuce
	DfMAN	EMB, ME	*Datura*
Expansin	*LeEXPA4*	ME	Tomato
	LeEXPA8	EMB	Tomato
	LeEXPA10	EMB	Tomato
	DfEXPA1	EMB, ME	*Datura*
α-Galactosidase	*LeaGAL1*	ME, LAT, EMB	Tomato
β-1,3-Glucanase	*NtGLUB*	ME	Tobacco
	LeGLUB	ME	Tomato
β-1,4-Glucanase (cellulase)	*LeCEL55*	ME, RT, RS	Tomato
β-Mannosidase	*LeMSIDE1*	ME, LE, EMB	Tomato
Polygalacturonase	*LeXPG1*	ME, RT	Tomato
Xyloglucan endotransglycosylase/hydrolase	*LeXET4*	ME	Tomato
β-D-Xylosidase	*LeXYL2*	EMB	Tomato

الوثيقة 22 الإنزيمات أو البروتينات التي يكون لديها دور في الية بروز الجذير مع الجينات المطابقة لها بالإشارة إلى مواقع التعبير المورثي في الأنسجة لبعض الأنواع .(NONOGAKI et al., 2007)

ME: micropylar endosperm; EMB**:** embryo; LE: lateral endosperm; RT: radicale tip;RS: reste of seed (i.e., other than micropylar endosperm) (NONOGAKI et al., 2007).

أما الخطوة الثانية لانبثاق الجذير لنبات الأرابيدوبسيس وهي اختراقه للسويداء و بروزه بشكل تام فهذه التغيرات الرئيسية أثناء التشرب تلاحظ في الأنسجة الحية السويداء (HAN et YANG 2015)، في حين أوضح (NONOGAKI, 2014) الدراسات التي تبين هذه الآلية مع التقنيات الحديثة اللازمة لها كما في (الوثيقة 23).



-أ-تمثيل تخطيطي لمختلف أجزاء نسيج بذور الأرابيدوبسيس الأربعة المختلفة في تحليل التسخيوم (DEKKERS et *al*., 2013).

-ب- صور لبذور الأرابيدوبسيس في حالة تمزق القصرة (على اليسار) وتمزق السويداء (على اليمين).

الوثيقة 23 آليات تنظيم تمزق الأنسجة و الخلايا في السويداء عند بذور نبات ***Arabidopsis***

(NONOGAKI, 2014).

فجدران خلايا السويداء في معظم الأنواع مبدئيا تكون مكونة من بوليميرات manna أو galactomannan في حين يعتبر endo-β-mannanase و galactosidase و mannohydrolase إنزيمات ترتبط ارتباطا وثيقا بتحللها (الوثيقة 22) (BINO et al., 1998) ، في بعض الأنواع مثل الطماطم تكون منطقة السويداء المحيطة بطرف الجذير غير مرنة بسبب توضعات أو ترسبات لأنصاف السيليلوز (hemicelluloses) مثل galacto- و gluco- أو galactoglucomannans في الجدار الثانوي للخلية،

حيث يتم تحليل الخصائص الفيزيائية لخلايا جدران أنسجة السويداء من خلال تحليل الإنزيمات للمركبات المتعددة السكريات (polysaccharides) مما يؤدي إلى تلين الأنسجة المحيطة واختراقها من قبل الجذير (BEWLEY et *al*., 2013).

II.التنظيم الهرموني

إلى جانب عمليات الاستقلاب الأساسية تعد الهرمونات من العوامل الرئيسية المنظمة لعملية الإنتاش، ومن بينها هرمونات التنشيط أو التحفيز المتمثلة في الجبريلين (GA) وهرمونات التثبيط المتمثلة في حمض الأبسيسيك (ABA) وهما من أهم الهرمونات النباتية التي تلعب دور أساسي ومتضاد في تنظيم إنتاش البذور، (HOLDSWORTH et *al*., 2008 ; NAMBARA et *al*., 2010)،

وفقا لنظرية التوازن الهرموني والحركة النسبية للـ ABA وGA فهي تعتبر من المحددات الأساسية لكمون و إنتاش البذور، بحيث يكون النشاط النسبي لـ ABA و GA ناتج من تحسس الخلايا المستهدفة أو أنسجتها(MILLAR et al., 2006).

II.1. دور هرمون ABA

وينتج ABA من الكاروتينويد و الكاروتين b وذلك عبر مسار من التركيب الحيوي (الوثيقة 24)، ويكمن دورABA في مشاركته في الإنتاش وتحمل الجفاف خلال نضج التجفيف، ويكون معدل إنتاجه مرتبط بالمحافظة على كمون البذرة و ينظم بالدرجة الأولى من طرف مختلف مورثات عائلة NCED، حيث نجد في بذور*Arabidopsis* أن الجين $NCED_6$ يكون معبر وراثيا في السويداء في حين أن الجين $NCED_9$ يكون معبر في السويداء و الغلاف والخلايا المحيطة بالأجنة المتطورة، مما يشير إلى أن هذه الأنسجة تكون مشاركة في المحافظة على كمون البذرة ولذلك تعتبر مورثات الـ NCED مهمة في مراقبة الإنتاش (MILLAR et al., 2006).

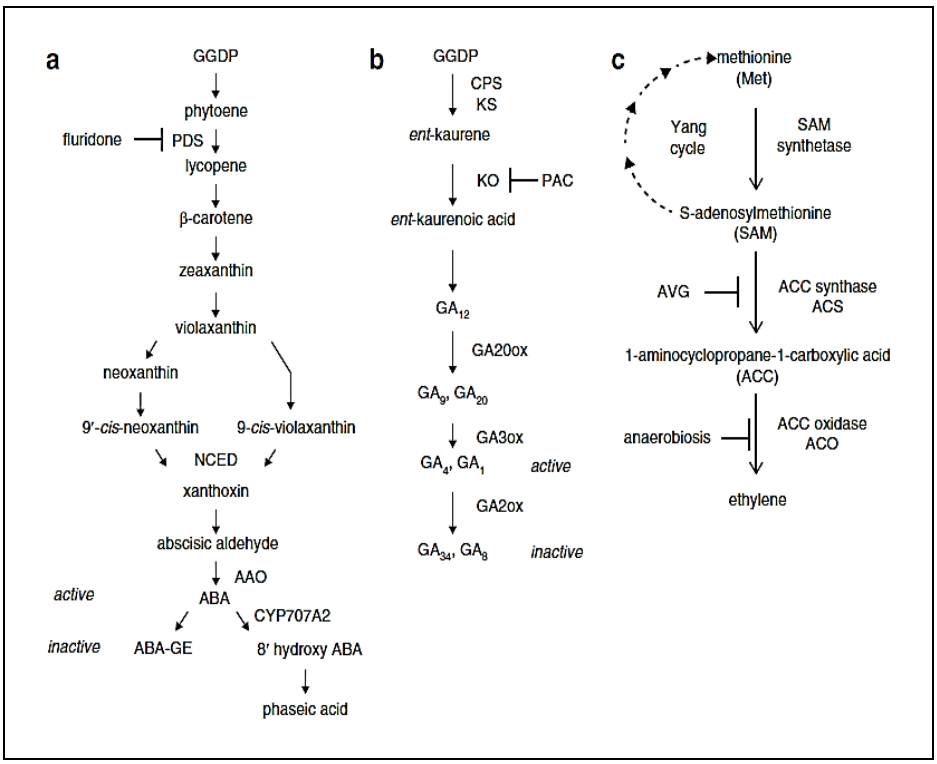
تخرج البذرة من حالة الكمون بعد الساعات الأولى من التشرب، وذلك بارتفاع التعبير المورثي للمورثات CYP707A2 بالإضافة إلى إنزيمات السيتوكروم $P450_S$، و إنزيم 8` hydroxy ABA الذي يبطل مفعول ABA النشط وبالتالي خروج البذرة من حالة الكمون (MILLAR et *al*., 2006; BEWLEY et *al*., 2013).

II.2. دور هرمون GA

يشاركGA في العديد من جوانب تطور النبات بالإضافة إلى عملية الإنتاش والذي يكون منشطا لهذه العملية، ويكون مسار التخليق الحيوي GA عبر سلسلة من التفاعلات(الوثيقة 24) (OGAWA et *al*., 2003).

يرتفع التركيب الحيوي GA بعد 8 ساعات من تشرب البذرة وذلك عند بذور *Arabidopsis* ، حيث يقوم أنزيم GA_2 أوكسيداز ($ATGA_2OX1$ و$ATGA_2OX2$) بتحفيز التفاعلات الأخيرة من التركيب الحيوي لـ GA وإنتاج GA_4 و الذي يكون ذو نشاط حيوي، ويرافق زيادة كمية GA في البذرة انخفاض في كمية ABA وذلك خلال مدة الإنتاش، كما لوحظ أن بعد تشرب البذرة بمدة من 8 إلى 32 ساعة تكون هناك زيادة في عملية الاستنساخ (OGAWA et *al.*, 2003)، وتتمثل عوامل الاستنساخ في كل من PIL5 و HFR1 وثبت أنها تكون مهمة جدا في التوسط بين مسارات الإشارات المختلفة (OH et *al.*,2009 ; SHI et *al.*, 2013)، حيث أن هذا النشاط النسخي خلال المراحل الأولى من الإنتاش يؤدي إلى تسريع هذه العملية، كما أن العوامل البيئية تتدخل في مراقبة إنتاش البذور إما عن طريق التأثير على المكونات أو دمج مسارات الإشارات لكل من GA و ABA (HESCHEL et *al.*, 2007 ; SEO et *al.*, 2009)، كما أن زيادة الإشارات الهرمونية تكون أيضا مهمة بالنسبة للبذور و ذلك للرد على المنبهات البيئية وبالتالي تحدد توقف أو استمرار الإنتاش (BEWLEY et *al.*, 2013).

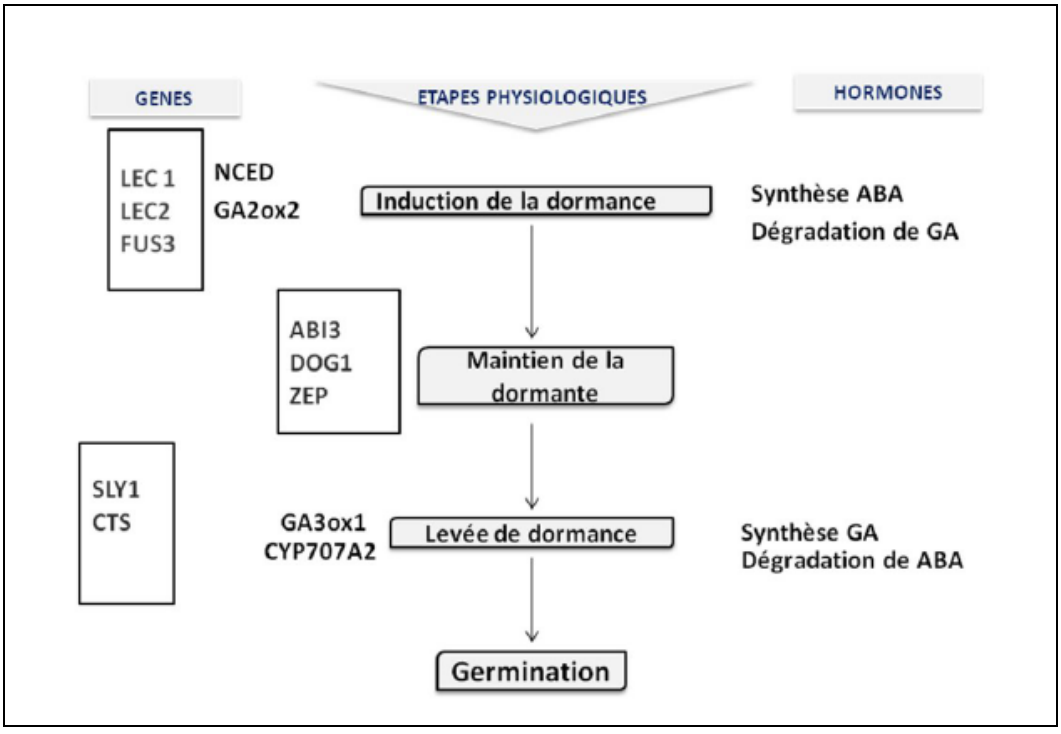
يكون 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid oxidase (ACO) مسؤول عن خطوة مهمة في تركيب الاثيلين (الوثيقة24) (LIKIES et *al.*, 2012) ، حيث أن الاثيلين يؤثر مع هرمون Brassinosteroids على مسار إشارات ABA ويعد أن هاذين الهرمونين يعملان بآليات غير واضحة في التقليل من قدرة حمض الأبسيسيك وذلك لمنع الإنتاش.



الوثيقة 24 التركيب الحيوي لبعض هرمونات التنظيم (BEWLEY *et al.*, 2013).

II.3. العمل المتضاد بين GA وABA في تنظيم الكمون والإنتاش

يتم التحكم في كمون وإنتاش البذور من خلال العمل المشترك بين الجينات المختلفة وهرموني GA وABA والوثيقة التالية (الوثيقة 25) تظهر المراحل الفسيولوجية التي تشجع على الإنتاش والتي تؤدي كسر الكمون وذلك من خلال تحكم الموقع الوراثي للتركيب الحيوي والذي يتمثل في؛ GA3ox1 (Gibberellin 3 oxidase 1) و NCED(9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase) وCatabolic GA2ox2] [(Gibberellin 2 oxidase) وCYP707A2 (cytochromeP450707A) ،وجينات LEC 1و2 (الوريقة الفلقية)، و(fusca 3) FUS3 والذي يعطي ABI (ABAغير متحسس)، DOG1 (يكمن دوره في تأخير عملية الإنتاش).ZEP (zeaxanthin epoxidase)، ZEP وDOG1 يكون تنظيمهما إيجابيا في الكمون، في حين أن SLY (يكون خامل) وCTS (يكون في حالة سبات) حيث أن CTS وSLY يكون تعبيرهم الوراثي في حالة كسر الكمون وعند الإنتاش.



الوثيقة 25 عمل بعض الجينات وهرموني (GA وABA) في تنظيم كمون وإنتاش البذور

(N'DRi et *al*., 2011).

الخاتمة العامة

الخاتمة العامة

من خلال هذا العمل تطرقنا إلى دراسة جزيئية لفيزيولوجيا الإنتاش عند البذور.

وأول خطوة قمنا بها في هذه الدراسة التعرف على بيولوجيا البذور حيث تعتبر البذور شديدة التنوع من الناحية المورفولوجية والتشريحية، ويكمن دورها في إنتاج جيل نباتي جديد للحفاظ على الأنواع من أجل البقاء والانتشار وهي تعتبر وسيلة تكاثر النباتات البذرية وذلك بعد مرورها بمراحل النشوء والتطور التي تكون وفق استراتيجية مختلفة حسب النوع النباتي، ثم تليها مرحلة النضج والتي يتم فيها تجميع المدخرات ومن ثم مرحلة الجفاف وهذا من أجل تهيئة الجنين لمرحلة السكون والإنتاش.

كما تعرفنا على فيزيولوجيا الإنتاش عند البذور والذي يعتبر ظاهرة فيزيولوجية يتم فيها استئناف واستعادة نشاط نمو الجنين تحت ظروف بيئية وعوامل داخلية خاصة بالبذرة أهمها عدم خضوعها لظاهرة الكمون المتمثلة في عدم قدرتها على الإنتاش في الظروف الملائمة، كما تطرأ على البذرة أثناء الإنتاش تغيرات فيزيائية، بيوكيميائية و احيائية.

وفي الأخير، و بعد التطرق إلى مختلف مراحل الإنتاش من الناحية الفيزيولوجية ولفهم هذه الظاهرة قمنا بدراستها على المستوى الجزيئي والتي أظهرت وجود آليات جزيئية في مختلف النباتات بما في ذلك التغيرات الجزيئية التي تطرأ على البذور خلال مختلف مراحل الإنتاش المتمثلة في استعادة الوظائف والبنيات الخلوية، تحريك واستعمال المدخرات الغذائية، تنشيط الاستقلاب الخلوي و تنظيم التعبير المورثي الذي يشمل تغيرات خريطة منظومة التفاعلات الوراثية "النسخيوم" و البروتيوم وبروز الجذير بالإضافة الى ذلك أوضحت هذه الدراسة سلوك الهرمونات النباتية ومع ذلك هناك بعض الآليات الخاصة والمميزة لمختلف الأنواع النباتية، حيث في ظل ظهور تقنيات الـ omics المختلفة بما في ذلك دراسات البروتوميات، النسخوميات و المستقلبيات التي استخدمت في التحقق من آلية إنتاش البذور إلا انه لا يزال هناك طريق طويل لنفهم تماما هذه العملية الفزيولوجية، ففي المستقبل القريب وعند دمج تكنولوجيا جديدة كتقنية تصوير النسخيوميات و البروتوميات ستساهم بدون شك في فهمنا لهذه الآليات الجزيئية المرتبطة بإنتاش البذور بشكل أوضح.

قائمة المراجع

المراجع باللغة العربية

1. الباز م.، عامر و.، الناغى م.، مباشر م.، عبد الظاهر ه.، 2008 - أساسيات علم النبات العام . مكتبة الدار العربية للكتاب ، مصر، ص : 492 .

2. التارقى ز.، يوسف م.، 2005- دور المواد المضادة للتغذية في تغذية الإنسان. مجلة أسيوط للدراسات البيئية. العدد 28، ص: 1-88. ، ص: 238 .

3. الصباغ ع .، 1989 - موسوعة النبات العام، ديوان المطبوعات الجامعية، الجزائر، منشورات عويدات، بيروت، ص: 812.

4. الوهيبي م. م.، 2011- الكمون في البذور والبراعم. جامعة الملك سعود. ص: 4. http://faculty.ksu.edu.sa/Al-Whaibi/default.aspx (4/02/2015)

5. زوبير م.، 1991.علم النبات، الشكل الظاهري و تشريح النبات، ديوان المطبوعات الجامعية، الجزائر

6. محب ط.، بدون سنة- الهرمونات النباتية. جامعة المنصورة. ص:1-14.

7. هاني م.، 2012- دراسة بيولوجية و مورفولوجية لبذور بعض الأعشاب الضارة لمحاصيل الحبوب الشتوية في منطقة الهضاب العليا السطايفية. مذكرة لنيل شهادة دكتوراه علوم، تخصص بيولوجيا النبات، جامعة فرحات عباس سطيف، ص: 178.

المراجع باللغة الأجنبية

1. **A**LLORENT G., 2011- Expression du génome plastidial d'*Arabidopsis thaliana* pendant la formation des graines. Thèse doctorat. Univ. Grenoble. 239p.
2. **A**MMARI S., 2011- Contribution à l'étude de germination des graines des plantes sahariennes broutées par le dromadaire, 46p.
3. **A**NONYME., 1980. Petit Larousse en couleurs, Librairie Larousse, Paris, France, 378p.
4. **A**NZALA F J., 2006- Contrôle de la vitesse de germination chez le maïs (*zea mays*) : Étude de la voie de biosynthèse des acides aminés issus de l'aspartate et recherche de QTLs. Thèse doctorat. Univ. Angers.308p.
5. **B**AKER D. M, MEBRAHTU T., 1990- Scanning electron microscopy examination of soybean hilum development. Canadian Journal of Botany, vol. 68 (3): 544-550.
6. **B**ASKIN C. C., BASKIN J. M., 2005- Underdeveloped embryos in dwarf seeds and implications for assignment to dormancy class. Seed Scienc, vol. 15: 357-360.
7. **B**ASKIN C. C., BASKIN J. M., 2007- A revision of MARTIN'S seed classification.
8. **B**ASKIN C. C., BASKIN J. M., 2014- Seeds : Ecology, Biogeography, and evolution of dormancy and germination. Ed. Elsevier, USA, pp. 38-39.
9. **B**ASKIN C.C., BASKIN J.M., 2007- *Nymphaeaceae*: A basal angiosperm family (ANITA grade) with a fully developed embryo. Seed Science, vol. 17: 293-296.
10. **B**AUD S., BOUTIN J. P., MIQUEL., M., LEPINIEC L. ROCHAT C., 2002- An intergated overview of seed development in *Arabidopsis thaliana* ecotype WS. Plant Physiology Biochemistry, vol. 40: 151-160.
11. **B**AUD S., DICHOW N. R., KELEMEN Z., D'ANDRÉA S., TO A., BERGER N., CANONGE M., KRONENBERGER J., VITERBO D., DUBREUCQ B., LEPINIEC L., CHARDOT T., MIQUEL M., 2009- Regulation of HSD1 in seeds of *Arabidopsis thaliana*. Plant cell physiology, vol. 50 (8): 1463-1478.
12. **B**AUMGARTNER M., et EMONET E., 2007- Les graines germées. Haute école de santé Genève. Filière Diététique.
13. **B**EN C., 2005- Analyse du transcriptome lors de l'embryogenèse précoce chez le *Tournesol*. Thèse doctorat. Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Toulouse, 167p.
14. **B**ENBADA S., 2013- Amélioration du taux de germination des graines *d'Acacia raddiana* pour lever leur inhibition tégumentaire. Mém. Ing. Unvi. KM. Ouargla. 34p.

15. **B**ENSAADI N., 2011- Effet du stress salin sur l'activité des α-amylases et la remobilisation des réserves des graines d'haricot (*Phaseolus vulgaris* L.) en germination. Thèse magister. Oran. 69p.
16. **B**ERGER F., 2007- Endosperm Development. Encyclopedia Of Life Sciences, doi: 10.1002/9780470015902.a0020098: 1- 5.
17. **B**ERJAK P., PAMMENTER N. W., 2008- From *Avicennia* to *Zizania*: Seed recalcitrance inperspective. Annals of Botany, vol. 101: 213- 228.
18. **B**ETHKE P. C., LIBOUREL I. G. L., AOYAMA N., CHUNG Y.-Y., STILL D. W., JONES R. L., 2007- The *Arabidopsis* aleurone layer responds to nitric oxide, Gibberellin, and Abscisic acid and is sufficient and necessary for seed dormancy. Plant Physiology, vol. 143: 1173-1188.
19. **B**EWLEY J. D., 1997- Seed germination and dormancy. Plant Cell, vol. 9: 1055-1066.
20. BEWLEY J. D., 2001-Seed Germination and Reserve Mobilization. Encyclopedia Of Life Sciences. P: 1-7.
21. **B**EWLEY J. D., BRADFORD K. J., HILHORST H. W. M., NONOGAKI H., 2013- Seeds: Physiology of development, germination and dormancy. 3^{éme} Ed. Springer, New York Heidelberg Dordrecht London. 392p.
22. **B**INO R J., JALINK H., OLUOCH M. O., GROOT S. P. C., 1998- Seed research for improved Technologies. Scientia Agrícola, vol. 55: 19-26.
23. **B**LACK M.,2001- Seeds, Encyclopedia of life sciences. king's college, london, UK. pp 1-4 .
24. **B**OWES B. G., MAUSETH J. D., 2008- Plant structure - A colour guide. 2^{éme} Ed. Manson Publishing, London . 259p.
25. **C**HAUSSAT R ., LEDEUNFF Y., 1975- La Germination des Semences .Ed. Bordars, paris, 232p.
26. **C**HAUX C., FOURY C., 1994- Maitrise des facteurs de production, qualité et traitement des semences, mise en culture par semis en place. In: Production légumière. Tome 1- Généralité. Tec et Doc, Lavoisier. pp 277-431-445.
27. **C**LÈMENT J. M., 1978- Dictionnaire des industries alimentaires. Masson, Paris. 348p.
28. **C**OPELAND L.O., DONALD B M., 2001- Principles of seed science and technology. 4^{éme} Ed. Springer, New York. 479p.

29. DEBS M., 1993- Dictionnary of scientific and technical terms. Academia, Beirut Lebanon, 687p.

30. DEKKERS., B. J., PEARCE S., VAN BOLDEREN-VELDKAMP., R. P., MARSHALL., A., WIDERA, P., GILBERT, J., et al., 2013- Transcriptional dynamics of two seed compartments with opposing roles in *Arabidopsis* seed germination. Plant Physiol.vol. 163: 205–215.

31. DINKOVA T. D., MáRQUEZ-VELáZQUEZ N. A., AGUILAR R., LáZARO-MIXTECO P. E., et al., 2011- Tight translational control by the initiation factors eIF4E and eIF(iso)4E is required for maize seed germination. Seed Sci Res, vol. 21: 85-93.

32. DOGRA P.D., 1967- Seed sterility and disturbances in embryogeny in conifers with particular reference to seed testing and tree breeding in *Pinaceae*. In: Studia Forestia Suecica, vol. 45, Stockholm. 97p.

33. DUMAS C,. MOGENSEN H. L., 1993- Gametes and fertilization: Maize as a model system for experimental embryogenesis in flowering plants. Plant Cell, vol. 5 (10): 1337-1348.

34. FOCKS N., BENNING C., 1998- Wrinkled1: A novel, low- Seed- Oil mutant of *Arabidopsis* with a deficiency in the seed- Specific regulation of carbohydrate metabolism. Plant Physiology, vol. 118 : 91-101.

35. FU Q., WANG B. C., JIN X., LI H. B., et al., 2005- Proteomic analysis and extensive protein identification from dry, germinating Arabidopsis seeds and young seedlings. J. Biochem. Mol. Biol, vol. 38: 650-660.

36. GALLARDO K., JOB C., GROOT S. P., 2002- Proteomics of *Arabidopsis* seed germination. A comparative study of wild-type and gibberellin-deficient seeds. Plant Physiology, vol. 129: 823-837.

37. GAUDRY M., FRANÇOIS J., PRAT R., 2012 - Biologie végétale: Croissance et développement .2^{éme} ED. Dunod, Paris, 241 p .

38. Gu, X. Y., KIANIAN S. F. FOLEY M. E., 2005- Dormancy imposed by covering tissues interrelated with seed shattering and morphological characteristics in weedy rice (*Oryza sativa L.*). Crop Science, vol. 45: 948-955.

39. HAN C., YANG P., 2015- Studies on the molecular mechanisms of seed germination. Proteomics, doi: 10.1002/pmic.201400375: 1-22.

40. HE D., YANG P., 2013- Proteomics of rice seed germination. Frontiers Plant Science, vol. 4 (246): 1-9.

41. HELLER R., ESNAULT R., LANCE C., 2000- Physiologie végétale. Tome 2: Développement. Ed. Dunod, Paris, pp. 64-260.

42. HESCHEL M. S., SELBY J., BUTLER C., WHITELAM G. C., SHARROCK R. A., DONOHUE K., 2007-A new role for phytochromes in temperature- dependent germination. New Phytologist, vol. 174: 735-741.

43. HILLS M. J., 2004- Control of storage-Product synthesis in seeds. Current Opinion Plant Biology, vol. 7: 302-308.

44. HOLDSWORTH M. J., BENTSINK L., SOPPE W. J. J., 2008-Molecular networks regulating *Arabidopsis* seed maturation, after ripening, dormancy and germination. New Phytologist, vol. 179: 33-54.

45. HOLDSWORTH M. J., BENTSINK L., SOPPE W. J. J.,2008- Molecular networks regulating *Arabidopsis* seed maturation, after ripening, dormancy and germination. New Phytol, vol. 179: 33-54.

46. HOPKINS W. G., 2003- Physiologie végétale.2^{éme} Ed. De Boeck, Paris. pp. 309-362.

47. HOURMANT A., PRADET A., 1981- Oxidative phosphorylation in germinating lettuce seeds (*Lactuca sativa*) during the first hours of imbibition. Plant Physiology, vol. 68: 631-635.

48. JEAM P., CATMRINE T., GIUES L., 1998 - Biologie des plantes cultivées. Ed. L'Arpers, Paris. 150p.

49. KERMODE AR., 2011- Seed Dormancy: Methods and Protocols. Ed. Springer, New York. 420p.

50. KULIK MM., YAKLICH R. W., 1991- Soybean seed coat structures: Relationship to weathering resistance and infection by the fungus Phomopsis phaseoli. Crop Science, vol. 31: 108-113.

51. LABBE M., 2004- Ces étonnantes graines germées. Auvers sur oise : Labbé. Revues succinctes de livres et d'essais (critiques).

52. LEFEBVRE V., 2005- Caractérisation des gènes ATNCEDimpliqués dans la biosynthèse de l'acide abscissique dans la graine d'*Arabidopsis thaliana.* Thèse doctorat. INA. Paris-Grignon.181p.

53. LI Q., WANG B. C., XU Y., ZHU Y. X., 2007- Systematic studies of 12s seed storage protein accumulation and degradation patterns during *Arabidopsis* seed maturation and early seedling germination stages. Biochemistry Molecular Biology, vol. 40: 373-381.

54. LINKIES A., GRAEBER K., KNIGHT C., METZGER GL., 2010- The evolution of seeds. In: New Phytologist, vol. 186: 817-831.

55. LINKIES A., LEUBNER-METZGER G., 2012-Beyond Gibberellins and Abscisic acid: How Ethylene and Jasmonates control seed germination. Plant Cell Reports, vol. 31, pp. 253-270.

56. MACIEJEWSKI J., 2013- Semences et Plants. 2éme Ed. Technique & Documentation, Paris, 72p.

57. MANUILA L., NICOLE M., LAMBERT H., HUREAU J., 1971- Dictionnaire Français de médecine et de biologie. Tome 2. Ed. Masson et Clé, 880p.

58. MARCOS F. J., 2008- Seed development (maturation). 22 p. In**:** International Seed Physiology(HCS631)**,** univ. ohio state: http:// Seed Biology.htm. (page consultée le 15/04/2015)**.**

59. MARTIN HA., 1946- The comparative internal morphology of seeds. American Naturalist, vol. 36: 513-660.

60. MATHEWS S., 2006- Phytochrome-Mediated development in land plants: Red light sensing evolves to meet the challenges of changing light environments. In: Molecular Ecology, vol. 15 (12): 3483-3503.

61. MAZLAIK., 1982- Physiologie végétale: Croissance et développement. Tome 3. Ed. Hermann , Paris, 420p.

62. MILLAR A. A., JACOBSEN J. V., ROSS J. J., HELLIWELL C. A, 2006- Seed dormancy and ABA metabolism in *Arabidopsis* and barley: The role of ABA 8'-hydroxylase. Plant Journal, vol. 45: 942-954.

63. MOREL A., 2014- Physiologie moléculaire du développement des embryons somatiques de pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) : Approches transcriptomique et protéomique. Thèse Doctorat. Univ. Orléans. 311p.

64. MÜNTZ K., BELOZERSKY M. A., DUNAEVSKY Y. E, SCHLERETH A., TIEDEMANN J., 2001- Stored proteinases and the initiation of storage protein mobilization in seeds during germination and seedling growth. J Exp Bot, vol. 52: 1741-1752.

65. N'DRI A. A. N., VROH I., KOUAME., P.L., I. A., 2011- Bases génétiques et biochimiques de la capacité germinative des graines: Implications pour les systèmes semenciers et la production alimentaire. sciences & Nature, vol. 8 (1): 119- 137.

66. NAESTED H., FRANDSEN G. I., JAUH G.Y., HERNANDEZ-PINZON I., NIELSEN H. B., MURPHY D. J., ROGERS J. C., MUNDY J., 2000- Caleosins:

Ca2+- binding proteins associated with lipid bodies. Plant Molecular Biology, vol. 44: 463-476.

67. NAGMANI R., DINER A. M., GARTON S., ZIPF A. E., 1995- Anatomical comparison of somatic and zygotic embryogeny in conifers. In: JAIN S., GUPTA P., NEWTON R., (eds). Somatic embryogenesis in woody plants. Ed. Kluwer Academic, vol. 1: 23-48.

68. NAKABAYASHI K., OKAMOTO M., KOSHIBA T., KAMILYA Y., et al., 2005- Genome-wide profiling of stored mRNA in *Arabidopsis thaliana* seed germination: Epigenetic and genetic regulation of transcription in seed. . Plant journal, vol. 41: 697-709.

69. NAMBARA E., OKAMOTO M., TATEMATSU K., YANO R., S. E. O. M., KAMIYA Y., 2010- Abscisic Acid and the control of seed dormancy and germination. Seed Sci Res, vol. 20: 55-67.

70. NIKOLAEVA M.G., 1977- Factors controlling the seed dormancy pattern. In: Khan., A. A. The Physiology and Biochemistry of seed dormancy and germination. Ed. North-Holland Publ.Co, Amsterdam, pp. 51-74.

71. NIKOLAEVA MG., 1969- Physiology of Deep Dormancy in Seeds. Izdatel'stvo. Nauka, Leningrad. Translated from Russian by Z. Shapiro, NSF, Washington, DC.

72. NONOGAKI H., 2006- Interaction Of The Embryo And Endosperm During Germination. Breeding Science, vol. 56: 93–105.

73. NONOGAKI H., 2014- Seed dormancy and germination-Emerging mechanisms and new hypotheses. Frontiers Plant Science, vol. 5(233): 1-14.

74. NONOGAKI H., CHEN F, BRADFORD K. J (2007) In: BRADFORD KJ., NONOGAKI H (Eds) Seed Development: Dormancy and germination. Ed. Blackwell, Oxford, pp 264–304.

75. OGAWA M., HANADA A., YAMAUCHI Y., KUWAHARA A., 2003- Gibberellin biosynthesis and response during *Arabidopsis* seed germination. Plant cell, vol. 15: 1591-1604.

76. OH E., KANG H., YAMAGUCHI S., PARK J., LEE D., KAMIYA Y., CHOI G., 2009- Genome-wide analysis of genes targeted by phytochrome interacting factor 3-Like 5 during seed germination in *Arabidopsis*. Plant Cell, vol. 21: 403-419.

77. OLSEN O. A., 2004- Endosperm development in cereals and *Arabidopsis*. Plant Cell, vol. 16: 214- 223.

78. OSBORNE T. B., 1924- The vegetable proteins . 2éme Ed. Longmans, Green, Co, London , 125p.

79. PAMPLIN R.A., 1963- The anatomical development of the ovule and seed in the soybean. Ph.D. dissertation .Abstr, Unvi. Illinois. pp. 63- 5128.

80. PENFIELD S., LI Y., GILDAY A. D., GRAHAM I. A., 2006- *Arabidopsis* ABA INSENSITIVE4 regulates lipid mobilization in the embryo and reveals repression of seed germination by the endosperm. Plant Cell, vol. 18: 1887-1899.

81. POXLEITNER M., ROGERS S. W., LACEY S. A., BROWSE J., ROGERS J. C., 2006- A role for caleosin in degradation of oil- Body storage lipid during seed germination. Plant journal, vol. 47: 917- 933.

82. QUAIL P. H., BOYLAN M. T., PARKS B. M., SHORT T. W., XU Y., WAGNER D.,1995- Phytochromes: Photosensory perception and signal transduction. Science, vol. 268: 675-680.

83. RAJJOU L., DUVAL M., GALLARDO K., CATUSSE J., et al.,2012- Seed germination and vigor. Annu. Rev. Plant. Biol, vol. 63: 507-33.

84. RAJJOU L., HUGUET R., ROBIN C., BELGHAZI M., et al., 2006- Proteomic investigation of the effect of salicylic acid on *Arabidopsis* seed germination and establishment of early defense mechanisms. Plant Physiol. vol. 141: 910-923.

85. ROLAND J. C., ROLAND F., BOUTEAU H. M., 2008- Biologie végétale 2. Organisation des plantes à fleurs (Atlas)**.** 9éme Ed. Dunod, Paris, 144 p.

86. SEO M., NAMBARA E., CHOI G., YAMAGUCHI S., 2009- Interaction of light and hormone signals in germinating seeds. Plant Molecular Biology, vol. 69: 463-472.

87. SHEWRY P. R., NAPIER J. A., et TATHAM A. S., 1995. Seed storage proteins: structures and biosynthesis. The Plant cell, vol. 7: 945-956.

88. SHEWRY P. R., et HALFORD N. G., 2002- Cereal seed storage proteins : structures, properties and role in grain utilization. Journal of experimental botany, vol. 53 (370): 947-958.

89. SHI H., ZHONG S., MO X., LIU N., Nezames, C. D., Deng, X.W., 2013- HFR1 sequesters PIF1 to govern the transcriptional network underlying light-initiated seed germination in *Arabidopsis*. Plant Cell, vol. 25: 3770-3784.

90. SILUÈ S., JACQUEMIN J. M., BAUDOIN J-P., 2011-Utilisation des mutations induites pour l'étude de l'embryogenèse chez le haricot *Phaseolus vulgaris L*.et deux plantes modèles, *Arabidopsis thaliana L. Heynh. et Zea mays L*. Biotechnol. Agron. Soc. Environ, vol. 15. (1): 195-205.

91. SINGH H., 1978- Embryology of gymnosperms. In: Handbuch der Pflanzen anatomie (Encyclopedia of Plant Anatomy). Berlin. vol. 10. Part 2.

92. SOLTIS D.E., SOLTIS P.S., ENDRESS P.K., CHASE M.W., 2005- Phylogeny and Evolution of Angiosperms. Sinauer, Sunderland, MA.

93. SOLTNER D., 2001- Les bases de la production végétale. Tome 3 la plante et son amélioration, 3éme Ed, Paris, 189p. system, with particular reference to his dwarf-seed type. Seed Sci. Res, vol. 17, pp. 11-20.

94. TAN L., CHEN S., WANG T., DAI S., 2013- Proteomic insights into seed germination in response to environmental factors. Proteomics, vol. 13: 1850-1870.

95. TEN HOVE C. A., LU K. J. and WEIJERS D., 2015- Building a plant: cell fate specification in the early Arabidopsis embryo. Development, vol. 142: 420-430.

96. TIEDEMANN J., NEUBOHN B., MUNTZ K., 2000- Different functions of vicilin and legumin are reflected in the histopattern of globulin mobilization during germination of vetch (*Vicia sativa L*). Planta, vol. 211: 1-12.

97. TUNNACLIFFE A., WISE M. J., 2007- The continuing conundrum of the LEA proteins. Die Naturwis Senschaften, vol. 94: 791- 812.

98. VILLEGENTE M., 2013-Caractérisation biochimique et moléculaire de mécanismes de la germination d'espèces endémiques de Nouvelle-Calédonie. Thèse Doctorat. Univ.NC. 12p.

99. WANG J., LI Y., LO S. W., HILLMER S., SUN S. S. M., ROBINSON D. G., JIANG L., 2007- Protein mobilization in germinating mung bean seeds involves vacuolar sorting receptors and multivesicular bodies [1][W][OA]. Plant Physiology. vol. 143: 1628-1639.

100. WEITBRECHT K., MÜLLER K., KEUBNER-METZGER G., 2011- First of the mark: Early seed germination. J. Exp. Bot, vol. 62: 3289-3309.

101. YOSHIDA S., BARBIER P., LANE B., BASSEL G. W., PRUSINKIEWICZ P., SMITH R. S. and WEIJERS D., 2014- Genetic control of plant development by overriding a geometric division rule. Developmental cell,vol. 29: 75-87.

الملخص

الهدف من هذه الحوصلة المرجعية هو التعرف على الآليات الجزيئية وراء سيرورة فيزيولوجيا انتاش البذور. واستعدادا لهذه الظاهرة، تمر البذرة بعدة مراحل مختلفة تنتهي بالتيبس (الجفاف)، وعند توفر الظروف الملائمة تستأنف البذرة نشاطها لتهيئة الجنين لطور الإنتاش الذي يكون وفق مراحل تنتهي ببروز الجذير الذي يعد رمز الإنتاش الفعلي حيث يتحكم في هذا الطور شبكة معقدة من الآليات الجزيئية المتمثلة في تنظيم التعبير المورثي والتنظيم الهرموني. و لقد تم تحديد هذه الآليات وفقا لتقنيات متطورة ضمن إطار الدراسات النطاقية (دراسات الأوميك) التي أسهمت في فهم عملية الإنتاش.

الكلمات الدالة: البذور - الإنتاش - الآليات الجزيئية - التعبير المورثي - التنظيم الهرموني.

Résumé

Le but de cette revue est d'identifier les mécanismes moléculaires qui sous-tendent le processus physiologique de la germination de graines. Pour pouvoir germiner, la graine se développe en aboutissant la maturité et la dessiccation. Quand les conditions seront favorables, elle reprend son activité pour préparer l'embryon à la phase de germination qui sera en étapes dont l'émergence de radicule est son étape finale. La radicule signifie la germination sensu stricto. La phase de germination est régit par un réseau complexe des mécanismes moléculaires, à savoir, la régulation de l'expression génique et la régulation hormonale. Ces mécanismes ont été identifiés grâce aux études d'OMICS qui ont contribuées à la compréhension de la germination.

Mots clés: graines - germination - mécanismes moléculaires - expression génique - régulation hormonale.

Abstract

The purpose of this literature review is to identify the molecular mechanisms underlying the physiological process of seed germination. To germinate, the seed grows into maturity and desiccation. When conditions are favorable, it resumes its activity to prepare the embryo for germination phase which will be in stages; the emergence of radicle is its final stage. Radicle emergence is the germination sensu stricto. The germination phase is governed by a complex network of molecular mechanisms, namely, the regulation of gene expression and hormonal regulation. These mechanisms have been identified through OMICS studies which have contributed to the understanding of germination.

Keywords: seeds - germination - molecular mechanisms - gene expression - hormonal regulation.