رقم الترتيب: رقم التسلسل:

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية وزارة التعليم العالي والبحث العلمي جامعة الشهيد حمة لخضر الوادي كلية علوم الطبيعة والحياة

قسم البيولوجيا

مذكرة تخرج

لنيل شهادة ماستر أكاديمي

ميدان: علوم الطبيعة والحياة شعبة علوم بيولوجية تخصص: بيولوجيا و تثمين النبات الموضوع

أهمية الوصلات الجانبية في النقل الهيدروليكي خلال فترات النمو الخضرى عند النباتات المتخشبة

من إعداد الطالبتان:

- طينة العطرة
- مرغني هناء

نوقشت يوم/2017/05 من طرف لجنة المناقشة:

حماده سمرة مساعد(أ) رئيسا جامعة الوادي حليس يوسف أستاذ محاضر (أ) مؤطرا جامعة الوادي لعوج حسن مساعد(أ) ممتحننا جامعة الوادي

الموسم الجامعي: 2016 / 2017



شكر وتقدير

الحمد لله الذي تتم بنعمته الصالحات له الشكر على ما أنعم وله الحمد على ما أسدى ثم الشكر الخاص إلى الحبيب المصطفى الذي أخرجنا من ظلمات الجهل إلى أنوار العلم والإيمان صلى الله عليه وسلم

لابد لنا ونحن نخطو خطواتنا الأخيرة في الحياة الجامعية من وقفة نعود إلى أعوام قضيناه في رحاب الجامعة مع أساتذتنا الكرام الذين قدمو لنا الكثير باذلين جديد جهود كبيرة في بناء جيل الغد لتبعث الأمة من جديد

وأخص بالتقدير والشكر إلى الدكتور حليس يوسف فكل الأحترام والتقدير له لقبوله الإشراف على هذا العمل ولم يبخل علينا بتوجيهاته ونصائحه القيمة والثمينة طوال مراحل إنجاز هذا العمل

كما نتقدم أيضا بالشكر وتقدير لجنة المناقشة لقبولها مناقشة دراستنا كما لا ننسى كل الشكر والامتنان الى مدير وأساتذة المركز البحث العلمي للمناطق الجافة بتقرت على ترحيبهم والنصائح والتوجيهات العملية لنا

أيضاكل عبارت التقدير والأمتنان إلى رئيس قسم البيولوجيا العايش عمار التهامي ايضا الى الدكتور غمام عماره الجيلاني

وأتقدم بجزيل الشكر إلى الصديقتين بلعجال سعاد، حر ساسية على مساعدتهم لنا.

الملخص

الهدف من هذه الدراسة هو تحديد التواجد المكاني والتوزيع التشريحي للأوعية الفتية الحية في السيقان النباتية الحديثة النامية، وكذلك دراسة تأثير الأوعية الحية على نمط واتجاه الحركة في الشبكة الخشبية النامية. الاختبارات المستعملة كانت إختبار السحب والتلوين واختبار الصبغ الأحادي للأوعية. طبقت هذه التجارب على نبات الألبيزيا Albezia lophanta كل التجارب أجريت في مركز البحث العلمي للناطق الجافة بتقرت.

بينت النتائج بأن الأوعية الحية تتواجد على طول الشبكة الخشبية للسيقان الحديثة. تتمايز هذه الأوعية على شكل طبقات متتالية وتتوزع في بين طبقات الكامبيوم الوعائي والأوعية الناضجة الميتة. أما بالنسبة لتجارب الصبغ الأحادي للأوعية، فقد لوحظ بأن الماء يسير في الاتجاهات الجانبية عبر الوصلات الجانبية، وهذا ما يعبر بوضوح على تأثير الأوعية الحية على الهندسة الهيدروليكية ونمط الحركة داخل الشبكات الخشبية النامية.

الكلمات المفتاحية الشبكة الخشبية، الأوعية الفتية الحية، الأوعية الناضجة الميتة، الختبار السحب والتلوين، اختبار الصبغ الأحادي، النقل الهيدروليكي، النقل الجانبي، النقل العمودي، الوصلات الجانبية

Abstract

The objective of this study is to determine the spatial existence and anatomical distribution of immature living vessels in the young developing plant stems, and to determine the effect of living vessels on the pattern and direction of movement in the developing xylem networks. The used tests were; the suction-coloration test and the single-vessel dye injection. These tests were applied on the *Albezia lophanta*. All experiments were conducted in the scientific research center for arid regions (CRSTRA)-Touggourt.

The results showed that living vessels occurred along the xylem network of young shoots. These vessels differentiated as successive layers and distributed between the vascular cambium and mature dead vessels. Concerning the single-vessel dye injection test, it is observed that water moved in the lateral direction through the lateral contacts, and this clearly demonstrate the effect of living vessels on the hydraulic architecture and movement patterns in the developing xylem networks.

Key-words: xylem network; immature living vessels; mature dead vessels; suction-coloration test; single-vessel dye injection; hydraulic transport; lateral transport; axial transport; lateral contacts.

	الشكر والتقدير
	الملخص
	فهرس الجداول
	فهرس الوثائق
	قائمة المختصرات والمصطلحات
	المقدمة
	الجزء النظري
	الفصل الاول: النظام الخشبي والأوعية الفتية الحية
05	I-I- النظام الخشبي والأوعية الفتية الحية
05	I-1-I النسيج الخشبي
07	2-1-I عناصر التوصيل
07	I-2 -1-I القصيبات
08	1-1-2-2 ألياف الخشب
09	I -1-2-3- البرنشيمة الخشبية
10	I -1-2-1 الأوعية الخشبية
11	I -1-2-1-العناصر الغربالية
13	I -1-2-6- الخلايا المرافقة
14	2-I- تمايز ونمو ونضج الأوعية الخشبية
17	3-I- النقل في أشعة الخشب
17	I -4- النقر والثقوب على جدران الأوعية
19	I-5- العلاقة بين النقر والثقوب على ربط العناصر الوعائية
20	I -6- الاتصالات الجانبية بين الأوعية والممرات الجانبية للسوائل
21	I -7- الأوعية الفتية الحية
22	I -7-1- تواجد الأوعية الحية
22	I -8- العلاقة بين الأوعية الحية والهندسة التشريحية للشبكة الخشبية
	الفصل الثاني : النقل والحركة في النظام الخشبي
26	II -1- حركة الماء في الأنسجة النباتية
27	II -2- المسار الخارجي الميت
29	II -2-1- النقل العمودي (المحوري)
30	2-2- II النقل الجانبي
31	II -2-2- علاقة النقر بالنقل الجانبي
33	II -2-4-تأثير الأيونات على النقل الجانبي
34	II-2-5- النظريات المفسرة لحركة الماء في الشبكة الخشب الميتة (أبوبلاست)
35	II -2-5-1 النظريات الحيوية

35	II -2-5-2 نظرية الدفع الجذري
36	II -2-5-د نظريات القوى الفيزيائية
37	II-2-5-4 نظرية الشد و التماسك
38	II-3- العلاقة بين الأوعية الحية والحركة الخارجية الميتة
40	II -4-المسار الداخلي الحي
42	II -4-1- الوصلات الخلوية والشبكة الحية (سيمبلاست)
43	II -4-2— تركيب الوصلات الخلوية
45	II — 4-3- النقل عبر الوصلات الخلوية
47	II -4-4- تنظيم ومراقبة النقل عبر الوصلات الخلوية
47	II-4-4-II النقل اللانوعي وعمر الخلية
48	II -4-4-2- النقل النوعي والبروتينات الهيكلية
50	II -4-4-د- تأثير الإنتباج والضغط الخلوي
50	II -4-4- الكالوز (صمغ الجروح)
51	II -4-4-5- توقيف أو حذف الوصلات الخلوية
52	II -5- الاوعية الخشبية الحية والنقل الداخلي الحي
	الجزء التطبيقي
	الفصل الأول: مواد وطرق البحث
56	11- III -1- العينات النباتية
56	Albizia lophantha (Willd.) Benth سيقان نبات 1-1-III
58	III-2- اختبار السحب والتلوين
58	III-2-II مبدأ الاختبار
59	2-III -2- محلول التلوين (أزرق التولويدين Toluidine blue O)
60	III-2-3- الفحص المجهري وصور المقاطع
60	III-3- الجزء الأول: التأثير على النمط التشريحي للشبكة الخشبية
61	III-3-III المواد النباتية
61	III -3-2 تواجد الأوعية الحية في السيقان النامية
62	III-3-3- تمايز ونضبج الأوعية في السيقان النامية
63	III -4- الجزء الثاني: التأثير على حركة الماء في الحزم النامية
63	III-4-1- المواد النباتية
64	III -4-2- تحديد النمط وإتجاه النقل الهيدر وليكي داخل الشبكة الخشبية النامية
	(طريقة التلوين الأحادي للأوعية الخشبية)
	الفصل الثاني: النتائج والمناقشة
69	I-IV- اختبار السحب والتلوين
70	2-IV- التأثير على النمط التشريحي للشبكة الخشبية
70	1-2-IV تواجد الأوعية الحية في السيقان النامية

73	2-2-IV تمايز ونضج الأوعية في السيقان النامية
75	IV -3- اختبار التلوين الأحادي للأوعية الخشبية
	خلاصة عامة
	المراجع

فهرس الجداول

الصفحة	العنوان	الجدول
57	الخصائص التصنيفية لنبات Albezia lophanta	01

فهرس الوثائق

الصفحة	الْعثوان	الرقم
06	مكونات النسيج الخشبي عندالنباتات الراقية حيث تكون العناصر الوعائية	
	هي السائدة والمسؤولة عن النقل عند هذه الشعبة من النباتات. 1- مقطع	01
06	عرضي. 2- مقطع طولي. 3- الخشب التالي. 4- الخشب الباكر. 5-	01
	الأوعية . 6- الألياف الخشبية .7- برنشيمية.	
08	رسم تخطيطي يوضح شكل وتركيب الأوعية والقصيبات الخشبية كما	02
00	يبين الأختلافات التشريحية بينهما	02
	رسم تخطيطي يوضح العناصر الغربالية	
	(أ) مقطع طولي في العنصر الغربالي مكتمل النمو والخلايا المرافقة	
12	والبرنشيمية.	03
	(ب) مقطع عرضي للصفيحة الغربالية حيث الثقوب ممثلة باللون	
	الأسود.	
	رسم تخطيطي يوضح مراحل نمو ونضج الوعاء الخشبي وتحلل	
	الجدران الطرفي (p) جهة تواجد خلية مجاورة برنشيمية. (M) جهة	
	تواجد حلية وعائية.	
1.0	1-خلية كامبيومية مولدة للوعاء، 2- أوعية فتية حبيبية ذات جدران	0.4
16	رقيقة أولية، 3- أوعية حية :بداية التغلظ الثانوي على الجدار الطرفي	04
	بدون تغلط ثانوي، 5,4- مراحل تحلل الجدران غير متخشبة، لاحظ	
	تكوين طبقة بكتينية على الجهة الموجهة للخلايا البرنشيمية، 6- وعاء	
	خشبي ناضج وميت.	
	تظهر النقر المضفوفة على جدران العناصر الخشبية لنبات الدردار	
1.0	ملاحظة بواسطة المجهر الإلكتروني الماسح (A)- تظهر الجدران	0.5
16	العمودية وهي تضم عدد من النقر، (B)- تكبير للصورة (A) وهي	05
	تظهر بوضوح النقر الجانبية التي تربط بين العناصر الناقلة	

	صورة بواسطة المجهر اللإلكتروني الماسح تظهر الخلايا الوعائية	
19	وهي تتوضع فوق بعضها البعض لتكون الأنبوب الوعائي، النقاط التي	06
	تظهر مثل الحبيبات.	
	رسم تخطيطي يبين المسارات المتعرجة التي تأخذها العناصر الخشبية	
21	على طول العضو النباتي الحظ كيف تلتقي بعض الأوعية وتتصل فيما	07
21	بينها في إتصالات جانبية تسمح بمرور الماء فيما يبين العناصر	07
	الوعائية.	
	رسم تخطيطي يوضح الممرات التي يسلكها الماء خلال تنقله من خلية	
	إلى أخرى عموما يوجد ممران أساسيان هما: (A) الممر الحي	
	البروتوبلازمي و (B) الممر الميت (الابوبلاستي). يمكن تقسيم الممر	
28	الحي إلى ممر سيمبلاستي (A1) وممر عابر للخلايا (A2) في الممر	08
20		
	السيمبلاستي يتحرك الماء من خلية الى اخرى عبر الوصلات الخلوية،	
	بينما في الممر العابر للخلية فإن الماء يتحرك عن طريق عبور الغشاء	
	الخلوي .	
	صور بالمجهر الإلكتروني الماسح لخشب إحدى ثنائيات الفلقة توضح	
	المسا الميت (الأبوبلاستي) والذي يتمثل في فجوات الأوعية والفجوات	
	بين الخلايا الخشبية والنقر وجدران العناصر الخشبية. (A) صورة	
	توضح الجدران والفجوات الوعائية كما تبين الأسهم في الصورة	
32	الفجوات بين الأوعية. (B) هذه الصورة هي تكبير للمنطقة المشار إليها	09
	-	
	بالسهم في الصورة السابقة حيث تظهر الجدران والفجوات بين الأوعية	
	بوضوح. (C) يشير السهم في هذه الصورة إلى النقرة بين الوعائية	
	المتجاورين. (D) تكبير يوضح بنية النقرة الموجودة بين الأوعية.	

32	توضح تركيب النقر الخشبية عند النباتات الوعائية. 1. الجدار الأولي للخلية وهو نفسه يشكل الغشاء الفاصل للنقرة ولكن بعد تحوره نوعا ما. 2. فجوة النقرة، 3. فتحة النقرة، 4. الجدار الثانوي للخلية، 5. الصفيحة الوسطى في جدار الخلية، 6. ضفاف (محيط) النقرة.	10
33	رسم تخطيطي يوضح إتجاهات الحركة للسوائل في الأنابيب الخشبية. الأسهم العريضة ذات الخطوط المستمرة تشير إلى الحركة المحورية. الأسهم المتقطعة الخطوط تشير إلى الحركة الجانبية.	11
44	(A) مقطع طولي عبر الوصلات الخلوية بين خلايا البرنشمية الخشبية الأوراق البالغة لنبات قصب السكر. (ER. الشبكة الهيولية)، (B) مقطع عرضي عبر الوصلات الخلوية بين خلايا البرنشمية الخشبية في الأوراق البالغة لنبا*ت قصب السكر. (C) و(D) رسم تخطيطي للتركيب الدقيق للوصلات الخلوية في مقطعه الطولي (C) والعرضي للتركيب الدقيق للوصلات الخلوية في مقطعه الطولي (C) والعرضي أنبوبة الهيولية CV. جدار الخلية، CS. مادة السيتوبلازما، D. (C). SP. القضيب المركزي، PM. الغشاء الخلوي، SP. امتدادا خيطية، PMP. بروتين معقد الغشاء، DP. بروتين معقد اللغشاء، DP. بروتين معقد اللغشاء، DP. بروتين معقد اللغشاء، DP.	12
46	مثال عن صورة بواسطة المجهر العادي (B) والمجهر الكاشف للفلورة (A) لمقطع عرضي على سيقان نبات Acer pseudoplatanus في كتلو النسيج الخشبي لتمييز الحركة السيمبلاستية لاحظ أن الملون الفلوري في الصورة A قد إنتشر خلال خلايا أشعة الخشب Xr وهي الخلايا الناقلة الحية التي نقلت الماء والملون في المحال الحي.	13

57	صورة لشجرة Albezia lophanta	14
59	يوضح عملية السحب (شكل B) وعملية الضغط (شكل A) في اختبار السحب والتلوين. باستعمال قوى الضغط العالية يتم سحب أو دفع المحلول الملون خلال النسيج الخشبي للعينة النباتية. من المستحسن استعمال أنبوب بلاستيكي شفاف للربط بين العينة النباتية ومضخة الضغط لكي يسمح بملاحظة حركة ومرور الملون عبر العينة.	15
60	المجهر الرقمي طراز Motic DMB1-2MP.	16
62	رسم تخطيطي يوضح الطبقات المتتالية من الأوعية الثانوية وترتبها ابتداءا من النخاع في مركز الساق إلى القشرة خارج الساق. تكون الطبقة الأولى (الطبقة 1) محاذية للخشب الأولي وهي الطبقة التي تظهر مبكرا خلال تكون الحزم الخشبية حيث تلاحظ هذه الطبقة قريبا من القمة النامية للساق. وهكذا تبدأ الطبقات المتتالية في الظهور والنضج كلما ابتعدنا عن قمة الساق. بهذه الطريقة سوف نتابع التدرج في تمايز ونمو الطبقات الوعائية خلال التجارب التالية في هذه الدراسة.	17
66	ماصة باستور الزجاجية المستعملة في صناعة الأنابيب الشعرية.	18
66	صورة مكبرة لسطح الساق النباتية المستعملة في تجربة الحقن الأحادي للأوعية. الأسهم السوداء تشير إلى الأوعية حديثة النضج التي نختارها لحقن الملون وتتبع مسار الماء. الأسهم الحمراء تشير إلى الأوعية الحية غير الناضجة.	19
67	صورة أصلية تبين إدخال الأنبوب الشعري في أحد الأوعية الخشبية	20
67	صورة أصلية تبين كيفية تثبيت الأنبوب الشعري على الساق النباتية باستعمال الغراء الملون يحقن داخل الأنبوب الشعري بواسطة إبرة حقن عادية.	21

69	صورة اصلية توضح نتيجة إختبار السحب والتلوين للكشف عن تواجد الأوعية الحية في الحزم الخشبية النامية. الشكل يوضح مقطع عرضي في قطعة من الساق تم سحب المحلول الملون خلالها باستعمال قوة السحب العالية. المحلول الملون انتشر في كل أوعية الميتة والتي تظهر	22
	باللون الأزرق في الشكل. فقط الأوعية الحية بقيت غير ملونة عند الحلقة الخارجية من الحزم الوعائية.	
72	تبين نتائج اختبار السحب والتلوين على السيقان الحديثة لنبات المحزم المختبة النامية. المحزم الخشبية النامية. A. صور مقاطع عرضية عند مسافات متتالية من القمة النامية، حيث تظهر الأوعية الحية غير ملونة عند الحلقة الخارجية للحزم (أنظر الأسهم). B. رسم تخطيطي لمقطع عرضي للحزم الناقلة يبين تواجد الأوعية الحية. C. يظهر رسم تخطيطي لمقطع طولي للحزم الناقلة يبين تواجد الأوعية الأوعية الحية.	23
74	رسم تخطيطي لمقطع يوضح مسافات التمايز والنضج والمحددة بالسلم الأيسر في هذا الرسم. A. يوضح النمط الطبيعي للتمايز والنمو التدريجي للأوعية. من خلال هذا المخطط يمكن ملاحظة التموضع التشريحي للأوعية الحية على طول الحزمة النامية، لاحظ أن النهايات القمية للأوعية تكون دائما حية. B. رسم تخطيطي للمقطع العرضي في الحزمة النامية يوضح تواجد الأوعية الحية	24

قائمة االمختصرات والمصطلحات

الألبيز با

Xylem الخشب أشعة الخشب Xylem rays صفحة التثقيب PerforationSplate عاريات البذور (المخروطيات) Gymnosperms مغلفات البذور Angiosperms غشاء النقرة **PitLmembrane Pits** النقر النقر المزدوجة Pit pairs الثقو ب Perforations اختبار السحب والتلوين Suction-coloration test Toluiding Blue-O (TBO) أز رق التولويدين مسار داخلي حي pathway مسار خارجي ميت **Symplastic** كلوريد البوتاسيوم pathway کلور بد الکالسبوم **Apoplastic** كلور الزئيق KC1 الأنابيب الدقيقة CaCl2 الملونات السيمبيلاستية Carboxy fluoresceinS diacetateS (CFDA) المجاهر الكاشقة للفلورة StereoS fluorescenceS microscope الكالوز callose

Kilo Pascal (KPa) كيلو باسكال

Albizia lophantha

Hydraulic conductance النقل الهيدروليكي

النقل العمو دي النقل العمو دي

النقل الجانبي Lateral transport

conducted in the scientific research center for arid regions (CRSTRA)

المقدمة

مقدمة

يمثل الجهاز الخشبي الممر الرئيسي الذي تسلكه السوائل والمواد عند النباتات الراقية. ولفهم هذه الآلية يجب معرفة الخصائص التشريحية والوظيفية للنسيج الخشبي. يكون النسيج الخشبي في الأعضاء النباتية الناضجة عبارة شبكة من الأنابيب الفارغة التي تتصل فيما بينها وتسمح بحركة الماء والمواد. لكن في الأعضاء النباتية الحديثة، يكون النسيج الخشبي غير مكتمل النضج ويحتوي على جزء مهم من الأوعية الحية التي لاتسمح بالحركة الحرة للمواد. إن هذه الخلايا الحية تعتبر جزءا مهما ومؤثرا على نمط الحركة وتوزيع المواد في العضو النباتي. إن الجانب المتعلق بحركة السوائل ضمن الشبكة الخشبية النامية يرتبط بوجود الأوعية الخشبية التي مازالت حية وتحتفظ بمكوناتها الخلوية. فهذه الخلايا تمثل أحد المكونات الرئيسية للنسيج الخشبي خاصة في حالة النمو.

عموما، لم تلق الأوعية الخشبية الحية الدراسة الكافية، ففي المراجع والتقارير العلمية لا توجد بحوث كافية على تواجد وتأثير هذه الخلايا. ولهذا السبب إخترنا هذا الموضوع ليكون إشكالية الدراسة في هذه المذكرة. فالهدف الرئيسي من هذا المشروع العلمي هو دراسة التواجد المكاني والتوزيع التشريحي للأوعية الحية في السيقان الحديثة النامية، وكذلك دراسة تأثيرها على حركة الماء وتوزيع المواد.

في المرحلة الأولى من الدراسة، تم التركيز على إيجاد الطرق التجريبية المناسبة للكشف عن الأوعية الخشبية الحية. فعندما يتسنى تمييز هذه الخلايا يمكن بعدها متابعة التوزيع والانتشار خلال الشبكة الخشبية. أما في المرحلة الثانية، فإن الدراسة تعتمد على التجارب التي تسمح بتقدير كيف تؤثر الأوعية الحية على نمط واتجاه حركة المواد في الشبكة الخشبية. وبهذه الطرق، يمكن الاعتماد على النتائج التجريبية في رسم المخططات المعبرة عن تواجد وتأثير الأوعية الحية.

وبشكل أكثر تفصيلا، اعتمدت الدراسة على استعمال الملونات الأبوبلاستية التي تتحرك بحرية ضمن الأوعية الخشبية الناضجة الميتة من أجل تمييز الأوعية الحية من الميتة. أما أنماط الحركة، فقد تم الاعتماد على تقنية الصبغ الأحادي للأوعية. فهذه التقنية

تسمح برسم المسار المفصل للماء خلال الشبكة الخشبية سواء كانت ناضجة أو في مرحلة النضج.

اعتمدنا في دراستنا على نبات Bent لأنها تمثل المعتمدنا في دراستنا على نبات Albezia lophanta (Willd.) Bent لأنها تمثل نموذجا مثاليا للتطبيق وذلك لما تتميز به من أوعية خشبية واسعة وطويلة جدا مقارنة بباقي الأنواع النباتية. فما هي التركيبة التشريحية للحزم الخشبية ؟ وماهو المسار الصحيح الذي يسلكه الماء أثناء انتقاله عبر الحزم الفتية ؟ وكيف يؤثر النقل الهيدروليكي للأوعية الحية على اتجاه حركة المواد خلال الحزم الخشبية النامية ؟

وللإجابة على هذه الإشكالية إفتتحنا البحث بمقدمة وقسمناها الى جزئين نظري وتطبيقي، حيث الجزء النظري مجزأ إلى فصل النظام الخشبي والأوعية الفتية الحية، فصل خاص بالنقل والحركة في النظام الخشبي، أما الجزء التطبيقي فهو مقسم إلى فصلين أولهما فصل مواد وطرق البحث أما الفصل الثاني فتطرقنا فيه إلى النتائج المتحصل عليها ومناقشتها وفي الأخير ختمنا البحث بتثمين أهم النتائج المتوصل إلها في الخاتمة.

الجزء النظري

الفصل الأول النظام الخشبي والأوعية الفتية الحية

1-I- النظام الخشبي والأوعية الفتية الحية

1-1-I النسيج الخشبي

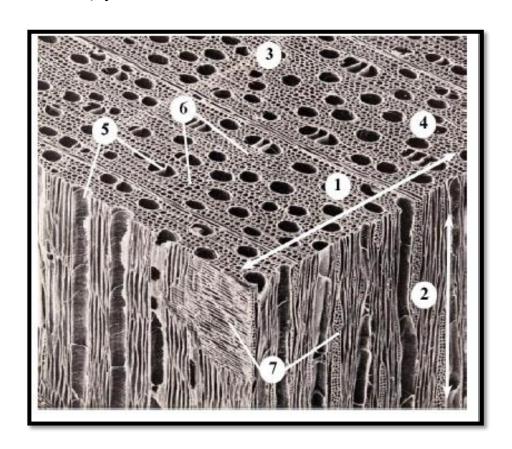
في العالم النباتي، يعتبر الخشب Xylem أحد المكونات الرئيسية والأجهزة الفاعلة، فهو النسيج الموصل للماء والأملاح والتركيبة الدعامية خاصة عند النباتات الوعائية. وهناك وظائف ثانوية تؤديها بعض الخلايا الخشبية مثل البرنشيمة الخشبية والأشعة الخشبية، مثل ادخار النشاء والزيوت ومواد أخرى ومواد من البلورات والأصماغ والراتنج (Eames & Mcdaniels, 1947).

الخصائص الهيكلية للخشب هي التي تحدد بالحجم، تشكيل وتوزيع أنواع الخلايا الخشب، وعلى وجه الخصوص من خلال شكل وسمك جدران الخلايا يوجد أنواع من الخلايا التي تشكل نسيج الخشب حيث تظهر التباين الكبير بين المجموعات النباتية من نوع إلى نوع، وحتى داخل نفس النبات. والاخشاب عادة تصنف الى أخشاب صلبة ولينة ،الخشب الصلب من كاسيات البذور اما أخشاب اللينة من عاريات البذور

(Alexander & Ronald, 2001). يتميز نسيج الخشب بخصائص تركيبية تجعله مناسبا لعملية نقل الماء والذائبات من أعضاء النبات السفلية إلى الأعضاء العلوية. تتميز بقايا الخلايا الميتة بالإضافة الى خلايا السكلرنشمية بوجود جدر خلوية سميكة .يتكون الجدار الثانوي من جدار خلوي ابتدائي .وجدار خلوي ثانوي. (بن حمد الوهيبي و بن عمر باصلاح، 2002). والجهاز الخشبي هو نسيج معقد يتكون من مجموعة متنوعة من الخلايا تتوضع وتتشابك فيما بينها لتكون شبكة معقدة من الأنابيب والألياف والخلايا البرنشيمية. حيث يتكون الخشب عموما من خشب إبتدائي (يشمل الخشب الأولي) وخشب ثانوي ينشأ من البادئات المغزلية والبادئات الشعاعية حيث يتكون نظامين : محوري و شعاعي) .يتكون نسيج الخشب من خلايا برنشيمية وسكلرنشمية وألياف وعناصر التوصيل أو عناصر القصبية. وعليه فإن النسيج الخشب يحوي خلايا حية (البرنشيمية والسكلرنشمية) وبقايا خلايا ميتة (الأألياف وعناصر التوصيل) .

نجد في الجهاز الخشبي خلايا القصيبات التي تقوم بوظائف التوصيل والتدعيم كما نجد الألياف وهي أيضا متخصصة جدا في تدعيم الأعضاء النباتية. أما خلايا البرنشيمة فهي تعمل على ادخار المغذيات كما تعمل أيضا في التوصيل خاصة في الاتجاه الجانبي. وأهم العناصر في النسيج الخشبي هي الخلايا الوعائية، وهي مسؤولة عن التوصيل بكل كفاءة ونجاح، خاصة في النباتات الزهرية. هذا ونجد تراكيب وعناصر أخرى في خشب بعض الأنواع النباتية مثل أنابيب اللبن النباتي وممرات الراتنج كما في خشب بعض الصنوبريات والتي هي عبارة عن فراغات بين الخلايا الخشبية مملوءة بمواد راتنجية تنتجها خلايا برنشيمة الخشب عند هذه النباتات.

.(Tyree & Zimmermann, 2002; Eames & Mcdaniels, 1947)



الوثيقة (01): مكونات النسيج الخشبي عند النباتات الراقية حيث تكون العناصر الوعائية هي السائدة و المسؤولة عن النقل عند هذه الشعبة من النباتات .1- مقطع عرضي. 2- مقطع طولي. 3- الخشب التالي . 4- الخشب الباكر . 5- الأوعية . 6- الألياف الخشبية .7- برنشيمية (Eames & Mcdaniels, 1947)

1-1- عناصر التوصيل

تتألف هذه العناصر في كاسيات البذور من قصيبات وأوعية حيث تتميز هذه العناصر بكونها ميتة (أي بقايا خلايا تشكلت بطريقة معينة لتكوين ما يشبه الأنابيب). توجد القصيبات في عاريات وكاسيات البذور، أما الأوعية فتوجد في كاسيات البذور، فقط يتميز التجويف في العنصر والذي يمثل مكان البروتوبلاست بكبر حجمه نسبيا وهو أكبر ما يكون في الأوعية التي يعتقد بأنها أكثر تطورا من القصيبات .تتميز عناصر التوصيل في الخشب بوجود تغلظات ثانوية في الجدر بأشكال مختلفة تكون ثقوبا بينها، وهذا ما يسمى بالنقر التي تمر عبرها المحاليل من خلية لأخرى تتميز القصيبات عموما بأنها أطول من الأوعية (طول القصيبة ما بين عدة سنتيمترات وما يقارب المتر أحيانا) وهي ذات نهايات مستعرضة، بينما الأوعية أقصر ومتحورة بشكل كبير

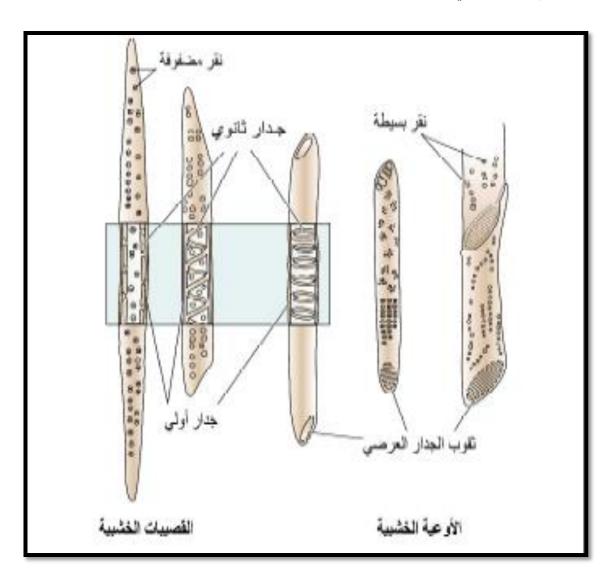
(طول الوعاء الواحد يتراوح بين أقل من ميليميتر الى أكثر من 5 ميليميترات)، حيث النهايات مثقبة (ثقب واحد أو أكثر) ويتراص بعضها فوق بعض مكونة ما يشبه الانبوب المتصل بحميع أعضاء النبات. يتراوح قطر الوعاء من 20 الى 800 ميكومتر بينما قطر القصيبة قد يصل الى أكثر من 50 ميكرومتر. من هنا الأختلاف بينها في سرعة تدفق المحاليل عبرها (بن حمد الوهيبي و بن عمر باصلاح، 2002).

1-1- 2-1- القصيبات

القصيبات هي خلايا أنبوبية متطاولة ذات أطراف مستدقة، ميتة عند البلوغ وتجويفها الخلوي فارغ ولا يحتوي على العصارة الخلوية (بروتوبلاست). تقوم القصيبات بوظيفة التوصيل بالدرجة الأولى والتدعيم بالدرجة الثانية. هذا النوع من الخلايا يوجد بكثرة في خشب النباتات الدنيا مثل الحزازيات والسراخس. وتعتبر القصيبات المكون الرئيسي لخشب النباتات عاريات البذور (المخروطيات) Gymnosperms كما أنها تتواجد في خشب النباتات الزهرية (مغلفات البذور) Angiosperms. تشريحيا يتميز جدار القصيبات بوجود عدد كبير من النقر المضفوفة التي تسمح باتصال القصيبات المتجاورة فيما بينها. على المستوى النسيجي، تتوضع القصيبات بشكل متراكب ومتداخل خاصة عند الأجزاء الطرفية أين نجدها

تتصل فيما بينها عن طريق عدد كبير من النقر وهو الشيء الذي يسمح بحركة الماء والمغذيات (Zimmermann, 1983; Tyree & Zimmermann, 2002).

ولهذا فإن النقل على مستوى شبكة القصيبات يتم عبر النقر الموجودة على الجدران الجانبية والجدران المتداخلة. في بعض الأحيان نجد خلايا قصيبات رقيقة جدا وهي التي تعرف بالقصيبات الليفية، وهي خلايا أقرب إلى الألياف منها إلى القصيبات، كما أن هذه النوع من القصيبات يتميز بعدد قليل من النقر المضفوفة، على العموم هذه القصيبات الليفية تعمل في التدعيم أكثر منه في التوصيل.



الوثيقة (02): رسم تخطيطي يوضح شكل وتركيب الأوعية والقصيبات الخشبية كما يبين الإختلافات التشريحية بينهما (Hacke & Sperry, 2001).

1-1-1 ألياف الخشب

هي خلايا سكلرنشيمية مستطيلة، مدببة الأطراف وذات جدران متخشبة وقاسية تحتوي على نقر صغيرة. بعض العلماء يعتبرون الألياف خلايا قصيبات مختزلة. تجاويف الألياف الخشبية ضيقة جدا وقد تغلق تماما. عند معظم أنواع الخشب تكون الخلايا الناضجة للألياف ميتة وخالية من المحتويات والعضيات الخلوية. يختلف حجم وشكل الألياف الخشبية باختلاف الأنواع النباتية وموقعها في العضو النبات، وحتى في الخشب نفسه فهي تختلف من موضع لأخر (Kishore & Rao, 2003). تلعب الألياف الخشبية وظيفة دعامية، فهي تنتظم في كتل طويلة. وتتشابك فيما بينه وبين خلايا الخشب الأخرى، بالإضافة إلى جدرانها المتخشبة الصلبة. لهذه الأسباب، فإن وجود نسبة عالية من الألياف في خشب بعض النباتات يعتبر من الميكانيزمات التي تعتمد عليها لمقاومة الظروف الخطرة مثل الرياح (Dennis et al., 2001).

I -1-2-3 البرنشيمة الخشبية

بالإضافة إلى القصيبات والألياف الخشبية، نجد في معظم النباتات نوع آخر من الخلايا يعرف بالبرنشيمة الخشبية. وهي عبارة عن صفوف عمودية أو جانبية من الخلايا التي تتواجد بين العناصر الخشبية الأخرى. والخلايا البرنشيمية في الخشب، على النقيض من القصيبات والعناصر الوعائية ومعظم أنواع الألياف، تبقى حية ما بقي النسيج الذي يحتوي عليها قائما بوظيفة التوصيل. تشريحيا، خلايا البرنشيمة الخشبية تتميز بجدران رقيقة كما أنها تتصل مع باقي الخلايا الخشبية عن طريق النقر المزدوجة. أما عن وظيفة الخلايا البرنشيمية فهي ادخار المواد المغذية والطاقة في الخشب، كما أنها تؤدي دور التوصيل.

.(Carlquist, 1988; Eames & Mcdaniels, 1947)

أيضا يمكن لهذه الخلايا أن تلعب دورا حاسما في حماية الأوعية من الأضرار الناجمة عن دخول الهواء إلى التجويف الوعائي والذي يسبب انقطاع في العمود المائي وتوقف سير وانتقال النسغ، حيث تقوم الخلايا البرنشيمية بإفراز الماء في العناصر المصابة وملئها من جديد لتعيد بذلك استمرارية العمود المائي (Holbrook & Zwieniecki, 1999). ومن أهم

الخلايا البرنشيمية في النسيج الخشبي نجد ما يعرف بالأشعة الخشبية Xylem rays، وهي عبارة عن حزم من الخلايا الخشبية التي تمتد شعاعيا في سيقان النباتات من النخاع إلى اللحاء. هذه الحزم الشعاعية تلعب العديد من الأدوار؛ فبالإضافة إلى عملها في ادخار المغذيات فإنها تعمل على نقل النسغ من الخشب إلى خلايا اللحاء والكامبيوم.

.(Sauter & Kloth, 1986; Lev-Yadun & Aloni, 1995; Van Bel, 1990)

1-1-2 -4- الأوعية الخشبية

تتواجد الأوعية الخشبية بشكل أساسي عند النباتات الراقية (مغلفات البذور) ونادرا جدا أو ينعدم وجود هذه العناصر في خشب النباتات السفلى (المخروطيات وما تحتها). الأوعية هي العناصر المسؤولة عن النقل طويل المدى للماء والعناصر المغذية. يتكون الوعاء الخشبي من مجموعة من الخلايا الخشبية تعرف بالخلايا الوعائية، حيث تتصل هذه الخلايا عموديا مع بعضها البعض مشكلة أنبوبا مجوفا فارغا من الداخل. وجود العصارة الخلوية في هذه العناصر غير ضروري فليست هناك حاجة للإمداد بالطاقة أو آليات نشطة للنقل. كما أن العصارة الخلوية يمكنها أن تعيق الماء والمغذيات عبر هذه الناصر.

الجدار الخلوي للأوعية يكون في العادة قاسيا جدا ومتشبع بمادة الخشبين، عموما يتكون الجدار الخلوي من طبقتين متخشبتين تعرفان بالجدار الأولي والجدار الثانوي. إن صلابة وقساوة الجدار الخلوي ضرورية جدا لمقاومة قوى الشد الناتجة عن سحب وامتصاص الماء عبر العناصر الناقلة (Hacke & Sperry, 2001). الجدران الجانبية للأوعية تحتوي على النقر المزدوجة، أما الجدران الطرفية فهي غائبة تماما أو تحتوي على فتحات واسعة تعرف بالثقوب الوعائية وهي التي تستخدم في التوصيل المباشر للماء. والجدير بالذكر أن النقر المزدوجة تختلف تماما عن الثقوب الوعائية، فالأولى عبارة عن صمامات تعمل على مراقبة حركة ومرور العناصر بين الخلايا بينما الثقوب الوعائية هي مجرد ثقوب واسعة يمكن للماء والعناصر أن تنتقل خلالها بكل حرية.

تتواجد الثقوب الوعائية في الجدر الطرفية للأوعية وفي مناطق الاتصال بين وعائين متجاورين، ويطلق على هذه المنطقة من الجدار حيث يحدث التثقيب مصطلح صفيحة التثقيب Perforation plate وهي الجدار الطرفي في العادة (Perforation plate).

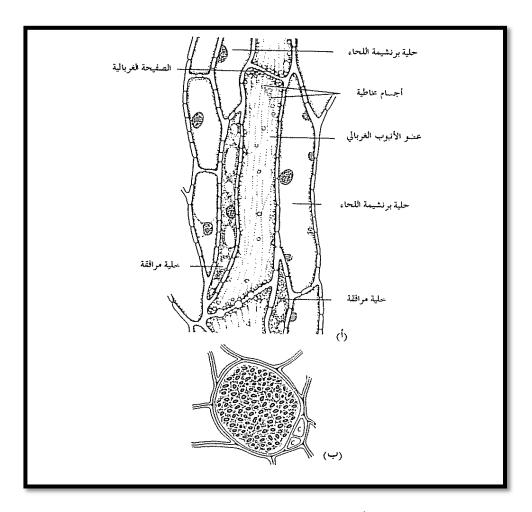
أما عن طول الأوعية واتساعها فيختلف على حسب الأنواع النباتية، نوع الخشب، نوع العنصر الوعائي، وموقع الوعاء في النبات نفسه وكذلك معدل النمو للعضو النباتي. هذا وقد يصل طول الأوعية إلى أكثر من متر عند بعض النباتات، إلا أنها غالبا ما تكون أقل من ذلك عند معظم النباتات، وتوجد أوسع الأوعية بشكل خاص عند نباتات خاصة مثل الذرة، الكروم، والنباتات المتسلقة (Esau, 1977; Eames & McDaniels, 1947).

من الناحية الوظيفية تعتبر الأوعية الخشبية العناصر الأكثر فاعلية في الناقل السريع والحر للماء، وهذا بطبيعة الحال يرجع إلى الخصائص الشكلية والتشريحية التي تتميز بها الأوعية الخشبية. إن الفجوات الواسعة والعدد القليل من الجدران الطرفية نتيجة للطول الكبير للأوعية وكذلك وجود العديد من النقر والممرات على جدران الأوعية، كل هذه الخصائص تجعل العناصر الوعائية في وضعية مهيأة أكثر للقيام بوظيفة النقل السريع للماء وذلك مقارنة بالأنماط الأخرى من العناصر الخشبية كالقصيبات مثلا (Hacke & Sperry, 2001).

I -1-2-5- العناصر الغربالية

تعد العناصر الغربالية خلايا حية – خلافا لعانصر الخشب الميتة – ومن أكثر الخلايا تخصصا في النباتات وفيها يحدث نقل المواد لا تحتوي العناصر الغربالية عند إكتمال نموها على بعض مكونات الخلية النباتية مثل النواة وبعض العضيات الاخرى. تتميز الخلايا الغربالية بكونها طويلة نسبيا (نحو مليمتر واحد) وذات نهايات مستدقة تتكون بجدارها المائلة مناطق مستديرة غالبا. يطلق عليها المناطق الغربالية حيث الثقوب التي تمر عبرها الخيوط السيتوبلازمية لتوصيل الخلايا بعضها مع بعض. أما العناصر الغربالية (وتدعى إذا إتصلت ببعضها في سلسلة طويلة بالأنابيب الغربالية) فهي أقصر (نحو 50 ميكرومتر) و أكبر قطرا من الخلية الغربالية وذات نهايات ينحصر بها ما يعرف بالصفائح الغربالية. توجد

الأنابيب الغربالية في كاسيات البذور متصلة ببعضها وبنهاياتها الصفائح الغربالية المثقبة. أن وجود الصفائح الغربالية غير وااضح في عاريات البذور والنباتات الوعائية الدنيا من الجدير بالذكر أن عنصر الأنبوب الغربالي غير مكتمل النمو لا يختلف كثيرا عن الخلية البرنشيمية عدا إستطالة الشكل ولكن عند إكتمال النمو فالعنصر الغربالي يختلف إختلافا كبيرا حيث يتقتت جهاز جولجي وغشاء الفجوة ومعظم الريبوزومات والنواة. ولكن النوية قد تظل غير مفتتة عموما يحتوي العنصر الغربالي مكتمل النمو على عدد قليل من البلاستيدات والميتوكوندريا وشكل محور من اموقع المضخات لشبكة الأندوبلازمية وغشاء خلوي غير متماثل السطحين حيث كثافة الدقائق على السطح والتي يعتقد أنها موقع المضخات تظهر الأجسام المخاطية والتي قد تسد الثقوب في الصغيحة الغربالية مسدودة بمادو من عديد السكريات الجلوكوز يطلق عليها الكالوز. (بن حمد الوهيبي و بن عمر باصلاح، 2002)



الوثيقة (03): رسم تخطيطي يوضح العناصر الغربالية

- (أ) مقطع طولي في العنصر الغربالي مكتمل النمو والخلايا المرافقة والبرنشيمية
 - (ب) مقطع عرضي للصفيحة الغربالية حيث الثقوب ممثلة بالون الأسود

(بن حمد الوهيبي وبن عمر باصلاح، 2002)

1-2-1 الخلايا المرافقة

تدعى هذه الخلايا المرافقة في كاسيات البذور وبالخلايا الألبيومينية في عاريات البذور وتوجد دائما ملاصقة للعناصر الغربالية او للخلايا الغربالية وتحوى سيتوبلازما كثيفا ونواة متميزة وتوجد غالبا خلية مرافقة واحدة أو أكثر جانبية وتكون متعددة الصبغيات يوجد عادة العديد من الوصلات البلازمية من الجدر بين الخلايا الغربالية وخلاياها المرافقة وعلى الرغم من أن فعالية الأنابيب الغربالية ترتبط بحيوية هذه الخلايا ، إلا أن الفعالية الحقيقية لها لا تزال غير معروفة حيث يبدو انها تمتص السكريات من خلايا الاوراق التي تقوم بعملية البناء الضوئي ومن ثم تنقل هذه المواد السكرية الى العناصر الغربالية إن الإحتمال العام هو أن لنواة الخلية المرافقة دور في تفسير السبب الذي يجعل الأنبوب الغربالي – عديم النواة حيا لفترة طويلة تكون الخلية المرافقة مع العنصر الغربالي معقدا له دور رئيسي في حركة أنماط عديدة من الجزيئات الكبيرة سواء المصنعة في النبات أو المغذي بها بالإضافة الى الذائبات وللإيضاح فهذا المعقد له دور في الملء والتفريغ والنقل قصير المدى أو طويلة وكذلك نوعية المواد التي تمر عبر الأغشية والتراكيب فيه (الواصلات البلازمية) على أية حال تكون الخلية المرافقة في بعض النباتات خلية نقل حيث تتميز بنمو داخلي للجدار الخلوي يساهم في إمتصاص السكر من المسار الميت أو أن ملء العنصر الغربالي يتم بين المسار الميت والعنصر الغربالي ذي الجدار الخلوي الرقيق مباشرة كما في كثير من النباتات العشبية في المناطق المعتدلة ومنها نباتات محاصيل الذرة على سبيل المثال على العموم يوجد في نسيج الورقة عروق كبيرة تتفرع إلى عروق أصغر ومن ثم إلى عروق أدق وربما يحتوي كل عرق دقيق على وعاء واحد فقط ممثل في الخشب. (بن حمد الوهيبي و بن عمر باصلاح، 2002)

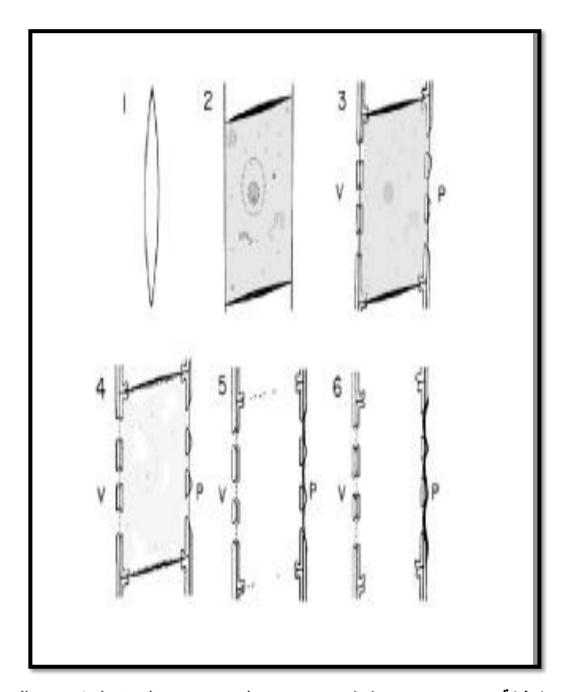
2-I تمايز ونمو ونضج الأوعية الخشبية

تتمايز خلايا الخشب بما فيها الأوعية الخشبية من خلايا الكامبيوم الأولي أو من مشتقات الكامبيوم مثل الكامبيوم الوعائي. في الأطوار الأولى للنمو تلتحم أطراف الخلايا بعضها مع بعض، ويتضمن هذا الالتحام فقدان الجدر الطرفية أو أجزاء منها، وبذلك تصبح تجاويف الخلايا متصلة تماما مع بعضها البعض وتكون في هذه الحالة مع الجدر أنبوبة طويلة. بعد تمايز الأوعية من خلايا الكامبيوم تبدأ في النمو والكبر بسرعة، وتزداد في الاتساع زيادة كبيرة. أثناء هذه النمو يبقى الجدار الابتدائي ثابت فيما عدا المساحات التي تتلاشى فيما بعد عند تكوين الثقوب. (Yata et al., 1970)

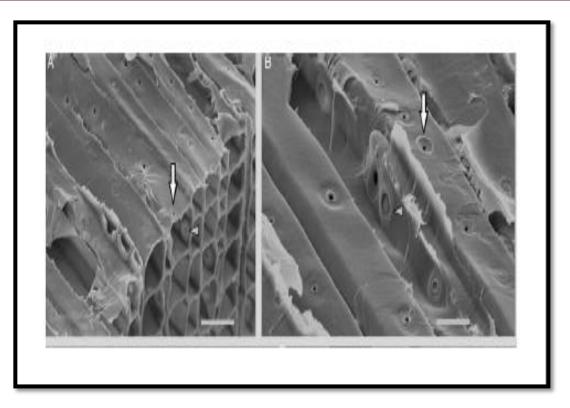
السيتوبلازما تكون كثيفة ونشيطة طوال فترة النمو والتطور، كما لوحظ وجود أكثر من نواة في الخلية الوعائية ولكن هذا يبقى نادرا. (الوثيقة 04)

عند نضج الجدار الابتدائي يبدأ تكوين الجدار الثانوي على الجدر الجانبية للوعاء أما الجدران الطرفية فلا يتكون عليها جدار ثانوي وتبقى فقط مكونة من طبقتين من الجدار الابتدائي مع طبقة بين خلوية. بعد اكتمال تكوين الجدر الثانوية تبدأ البروتوبلازما في التحلل التدريجي والاختفاء بواسطة التحلل الذاتي (الوثيقة 04)، عندها تتشوه العضيات الخلوية ويتناقص عددها ويصبح مظهر البوتوبلاست حبيبي المقام. في المراحل المتقدمة من التحلل تصبح النواة صغيرة ومفلطحة ومطمورة في قدر ضئيل من السيتوبلازما في الجزء القريب من الصفيح المثقبة ولاحقا تصبح البروتوبلاست بالكاد مرئية في فجوة الوعاء. في هذه الأثناء يبدأ الغشاء البلازمي في التحلل هو الأخر، وفي منطقة الثقوب يصبح الجدار رقيق جدا ويبدأ في الذوبان والتفكك بواسطة الأنزيمات، كما أن بقية الجدار يمكنها أن تتفكك وتحطم بفعل تدفق العصارة والماء (Esau, 1977; Yata et al., 1970).

أخيرا يختفي الجدار الابتدائي تاركا مكانه ثقوبا واسعة مما يفسح المجال للتجاويف الوعائية في الاتصال مع بعضها البعض. هذا وفي كثير من الأحيان، قد يختفي الجدار الطرفي تماما. وفي النهاية تتصل الأوعية الناضجة حديثا مع الأخرى الناضجة سلفا لتساهم معها في نقل الماء والعناصر المغذية بواسطة آليات النقل الحر تحت قوى الشد والنتح وعبر شبكة من الأنابيب المجوفة (الوثيقة 04).



الوثيقة (04): رسم تخطيطي يوضح مراحل نمو ونضج الوعاء الخشبي وتحلل الجدران الطرفي (P) جهة تواجد خلية مجاورة برنشيمية . (M) جهة تواجد حلية وعائية 1-خلية كامبيومية مولدة للوعاء ،2- أوعية فتية حبيبية ذات جدران رقيقة أولية ،3- أوعية حية :بداية التغلظ الثانوي على الجدار الطرفي بدون تغلط ثانوي ، 5,4- مراحل تحلل الجدران غير متخشبة ،لاحظ تكوين طبقة بكتينية على الجهة الموجهة للخلايا البرنشيمية ، 6- وعاء خشبي ناضج وميت (1947 , Eames & Mcdaniels).



الوثيقة (05): يظهر النقر المضفوفة على جدران العناصر الخشبية لنبات الدردار ملاحظة بواسطة المجهر الإلكتروني الماسح (A)- تظهر الجدران العمودية وهي تضم عدد من النقر ، (B)- تكبير للصورة (A) وهي تظهر بوضوح النقر الجانبية التي تربط بين العناصر الناقلة (Zwieniecki & Holbrook, 2000).

I -3- النقل في أشعة الخشب

من الناحية الفسيولوجية والتشريحية ، تشير القياسات الكهروكيميائية وحركة صبغات اللصف أن أنسجة الساق تنتظم في وحدات ذات مسار حي متخصص في النقل العمودي أو النقل القطري يساهم النقل القطري في توزيع المغذيات وتوازن نسبة الكربون، النتروجين (Van, 1990).

هناك بعض الخصائص التي تجعل أشعة الخشب أكثر المسارات احتمالا للنقل بين الخشب واللحاء ولكن لايستبعد النقل المتوازي في المسار الميت من هذه الخصائص ،على سبيل المثال ، الاتجاه المحدد لوجهة النقل والتنظيم الفيسيولوجي والتشريحي والنشاط الأيضي العالى وسالبية فرق الجهد الغشاء والقدرة العالية على الامتصاص . يشتمل النقل في

الأشعة على عدة خطوات متتالية تبدأ بمرور المادة من العنصر الوعائي الى الخلية البرنشمية ثم الانتقال في خلايا الأشعة وأخيرا نقل المادة الى معقد العنصر الغربالي للخلية المرافقة. من الملاحظ وجود النقر الكبيرة بين العنصر الوعائي والخلايا البرنشمية المجاورة مما يؤيد الاشارة الى النقل في المسار الحي

(بن حمد الوهيبي وبن عمر باصلاح، 2002).

I -4- النقر والثقوب على جدران الأوعية

النقر Pits هي عبارة عن فتحات دقيقة او هي عبارة عن مناطق ميكروسكوبية أين نجد الجدار الثانوي غائب والجدار الأولي رقيق ومثقب يعرف بغشاء النقرة. و هي تراكيب منظمة ومعقدة نوعا ما، تتكون النقر بالموازات مع تكوين الجدار الخلوي وتتميز بوجود غشاء (جدار أولي) في فتحة النقرة يعمل على مراقبة وحراسة حركة المواد من وعاء إلى أخر، حيث يسمح هذا الغشاء بمرور الماء والشوارد المعدنية ويمنع المركبات الأكبر حجما كما يمنع مرور فقاعات الهواء. عموما ينظر إلى النقر من الناحية الوظيفية أنها لست ممرات للماء فحسب وإنما هي مراكز مراقبة حركة هذه السوائل (2001, 2001). توجد النقر على الجدران الجانبية للأوعية وخاصة في مناطق الاتصال بين الأوعية المتجاورة (kitin et al., 2004). عادة ما يطلق على النقر بالنقر المزدوجة pit pairs وذلك لأن كل نقرة على الجدار الخشبي لأحد الأوعية تقابلها وتكملها نقرة مماثلة على جدار الوعاء المجاور. والغشاء الموجود عي وسط النقرة يعرف بغشاء النقرة الموجود عي وسط النقرة يعرف بغشاء النقرة الموجود عي الجدار الأولي الخليتين والصفيحة الوسطى، ولذلك فإن الغشاء يتكون من ثلاث طبقات هي الجدار الأولي الخليتين والصفيحة الوسطى، ولذلك فإن الغشاء يتكون من شبكة من الألياف السليلوزية الدقيقة المختلطة مع مركبات مختلفة أخرى أهمها الكتبن.

على حسب تركيبة وشكل النقر يتم تصنيفها وتسميتها إلى نقر مضفوفة وأخرى بسيطة حيث أن النقر المضفوفة تتميز بوجود حلقة سميكة تحيط بالنقرة على شكل الضفة أما النقر البسيطة فلا توجد فيها هذه الحلقة البارزة. كذلك، يوجد في مركز غشاء النقر كتلة سميكة تعرف بـ Torus وهي التي تعمل عمل الصمام، حيث تسد فجوة النقرة عندما تندفع

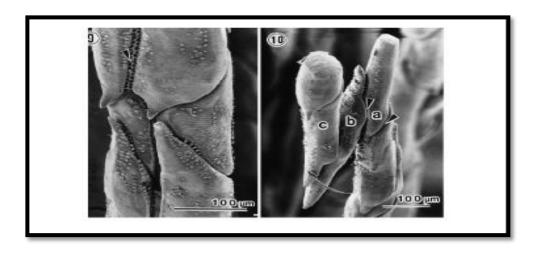
نحو إحدى جوانب النقرة وتلتصق مع الضفاف السميكة، وهي عملية فعالة لمنع تدفق وانتقال فقاعات الهواء من عنصر خشبي إلى آخر (الوثيقة 05)

الثقوب Perforations على الجدران الوعائية هي عبارة عن فتحات واسعة لا تحتوي على غشاء فاصل وتسمح بالمرور الحر للماء والعناصر. ونجد هذه الثقوب غالبا في الصفيحة المثقبة Perforation plate التي تفصل بين خلية وعائية وأخرى. والثقوب هي مساحات من الجدار الوعائي تتحلل بفعل الأنزيمات أثناء نضج العناصر الوعائية. وعلى العموم توفر هذه الثقوب ممرات واسعة بين الأوعية لتسهيل حركة السوائل وزيادة فاعلية النقل لدى الأنابيب الوعائية. وهي عكس النقر لا تراقب حركة المواد ويمكن للمركبات الكبيرة نوعا ما أن تمر خلالها بكل حرية (kitin et al., 2004).

I-5- العلاقة بين النقر والثقوب على ربط العناصر الوعائية

وتعمل كلا من النقر والثقوب على ربط العناصر الوعائية بعضها ببعض وتشكيل شبكة مستمرة من الأنابيب سواء في الاتجاه العمودي أو الجانبي، كما تربط العناصر الوعائية مع الخلايا الخشبية الأخرى مثل القصيبات والألياف والخلايا البرنشيمية. كذلك نشير إلى أن حركة السوائل عبر الثقوب تكون أسرع وأسهل منها عبر النقر نتيجة لوجود الغشاء النقرى

(kitin et al., 2004)، كما لدينا في النباتات الصنوبرية (المخروطيات) لا توجد الصفائح المثقوبة في خشبها لأنها لا تملك أوعية خشبية، لذلك يكون النقل كله عند هذه الأنواع عبر النقر وهو ما يبين أهمية النقر في النقل (Flynn, 1995; Siau, 1984). كذلك يشير العلماء إلى أن الثقوب لا تؤثر على حركة السوائل لأنها منافذ واسعة ومفتوحة تماما ولا تشكل أية مقاومة للحركة، عكس النقر التي تتميز بوجود الغشاء الفاصل الذي يقاوم ويعيق قليلا الحركة وبالتالي فالنقر توثر على سرعة وطبيعة حركة السوائل عندما تمر خلالها، وكل عامل يؤثر على طبيعة الغشاء (مثل الأيونات) سوف يؤثر حتما على طبيعة الحركة عبر النقرة (Schulte et al., 1989).



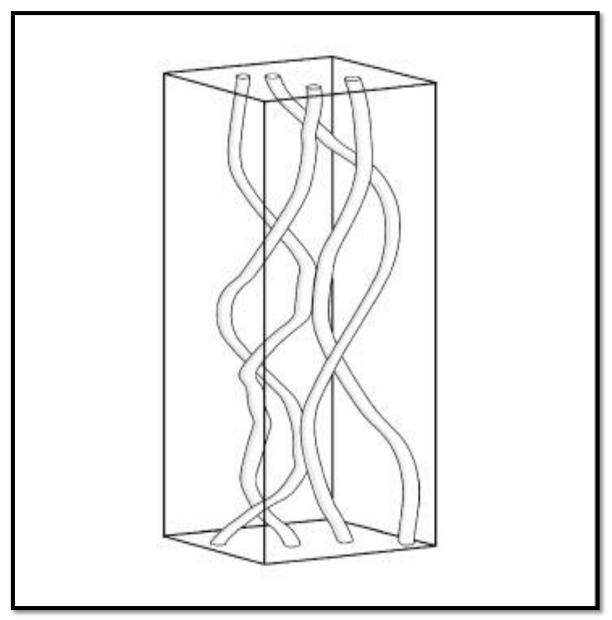
الوثيقة (06): صورة بواسطة المجهر اللإلكتروني الماسح تظهر الخلايا الوعائية وهي تتوضع فوق بعضها البعض لتكون الأنبوب الوعائي، النقاط التي تظهر مثل الحبيبات (Fujii et al., 2001).

1 -6- الاتصالات الجانبية بين الأوعية والممرات الجانبية للسوائل

في كتلة النسيج الخشبي، يلاحظ أن أنابيب الأوعية الناقلة لا تسير في خط مستقيم ولا تمتد متوازية مع بعضها البعض ، الأنبوب الوعائي الذي ينقل السوائل عبر المحور الطولي للأعضاء النباتية يمتد في اتجاهات عشوائية نوعا ما، حيث نجده يأخذ مسارات ملتوية أو حلزونية كما أنه قد يتفرع في بعض الأحيان وينقسم إلى أنبوبين أو أكثر

(Burggraaf, 1972; Fujii et al., 2001). لهذه الأسباب، نجد أن الأوعية الناقلة تلتقي وتتجاور وتحتك مع أوعية أخرى في كثير من النقاط والمواقع خلال مسارها العمودي (الوثيقة 6). تتواجد العديد من النقر والثقرب عند مواقع الاتصالات بين الأوعية الناقلة وهو ما يوفر ممرات جانبية يمكن للسوائل أن تنتقل عبرها من أنبوب وعائي إلى آخر (شكل5)، هذا ويمكن للأوعية أن تنتقل من حزمة وعائية إلى أخرى أو من جانب في النظام الخشبي الى جانب آخر وهي بذلك تربط وتوصل بين مختلف القطاعات والأجزاء في الجسم النباتي، وهذا ما يسمح لهجرة المواد من جانب إلى آخر ويربط مختلف الأعضاء بعضها ببعض

ويسهل تبادل المواد فيما بينها. إن هذه الاتصالات والممرات الجانبية تجعل الأعضاء النباتية كالأوراق والجذور الموجودة على الجوانب المختلفة للنبتة تتصل فيما بينها بواسطة الشبكة الوعائية الخشبية. (Orians et al., 2002; kitin et al., 2004; Tyree & Zimmermann, 2002).



الوثيقة (07): يبين المسارات المتعرجة التي تأخذها العناصر الخشبية على طول العضو النباتي لاحظ كيف تلتقي بعض الأوعية وتتصل فيما بينها في إتصالات جانبية تسمح بمرور الماء فيما يبين العناصر الوعائية (Burggraaf, 1972).

I -7- الأوعية الفتية الحية

هذه هي العناصر الخشبية التي تدور حولها الدراسة الحالية. الأوعية الفتية الحية هي الخلايا النامية والمراحل الأولى للأوعية البالغة المتخشبة، فخلال النمو والتطور التشريحي تكون الأوعية الخشبية حية ونشطة ومليئة بالسيتوبلازما والعضيات الخلوية (شكل3)، تحاط بغشاء سيتوبلازمي نشط وفعال، كما أن الجدار الخلوي غير مكتمل النمو وغير متخشب (Milburn, 1996). تمتلك هذه الخلايا فجوات كبيرة وسيتوبلازما كثيفة القوام، حيث نجد فيها العضيات الخلوية مثل dictyosomes والشبكة الهيولية متطورة ومتعددة (Kitin et al., 2001; Cronshaw & Bouck, 1965).

عموما، تمتلئ الأوعية الحية بعصارة شبيهة جدا بتلك الموجودة داخل العناصر اللحائية إلا أنها تكون أقل تركيزا (Milburn, 1996). في هذه المراحل تكون الأوعية نشطة جدا وتنمو بسرعة، كما أنها تتميز بضغط انتباجي كبير نوعا ما، وهذا الضغط الإنتباجي يلعب دورا هاما حيث يساعد في استطالة وانتفاخ الخلايا الوعائية كما أنه يواجه الضغوط القادمة من الخلايا البرنشيمية المجاورة (1996, Milburn). طوال فترة النمو والاستطالة، تبقى الأوعية الحية عبارة عن خلايا فردية مرتبة فوق بعضها البعض ومفصولة بواسطة الجدران الطرفية (العرضية) قبل أن تتحلل هذه الأخيرة وتتحد الخلايا الوعائية لتكون الأنبوب الوعائي (الوثيقة 3). باختصار، إنها تقوم بجميع العمليات الحيوية للخلايا الحية (Milburn, 1996).

I -7- 1- تواجد الأوعية الحية

من الناحية النظرية، تتواجد الأوعية الفتية الحية في جميع الأعضاء النباتية، خاصة الأعضاء الحديثة الخضراء أين يمكنها أن تكون إحدى المكونات المؤثرة ضمن النسيج الخشبي، وحتى في الأعضاء القديمة المتخشبة كالجذوع مثلا، فإن هذه العناصر تتواجد بنسبة معينة وذلك لأن الكامبيوم الثانوي ينتج أوعية جديدة بشكل مستمر.

من البديهي جدا أن الأوعية الحية تتواجد ضمن الأنسجة الخشبية النامية باستمرار مادام الخشب في نمو وتطور. فخلال موسم النمو يقوم الكامبيوم بإنتاج خلايا خشبية جديدة

بشكل مستمر. حيث تكون الأوعية الحديثة القريبة من الكامبيوم حية ونشطة. بمعنى آخر، الأوعية المتمايزة حديثا من الخلايا الأم للكامبيوم تكون حية وفي حالة نمو. على سبيل المثال، نجد في جذوع وأفرع النباتات أن الأوعية الحية تشكل طبقة تحيط بالساق، حيث نجد بعد طبقة الكامبيوم طبقة من الأوعية الحية (Milburn, 1996).

I -8- العلاقة بين الأوعية الحية والهندسة التشريحية للشبكة الخشبية

إن البنية العامة النسيج الخشبي ونمط انتشار العناصر الناقلة وتموضعها بالنسبة المسار الهيدروليكي للماء يتأثر كثيرا بتواجد العناصر الخشبية الحية، فهذه الأخيرة ونتيجة لخصائصها الخلوية والتركيبية تمثل مكونات مغلقة أو بالأحرى كتل مصمتة ومسدودة وتتسبب في تشكيل مناطق مقفلة ضمن الشبكة الخشبية العامة والتي تكون في العادة مفتوحة أمام الحركات السريعة والحرة للسوائل والمواد عند مرحلة النضج الكامل. لهذا السبب تكون الشبكة الخشبية الحديثة النامية مختلفة بشكل جذري عن الشبكة الخشبية البالغة، فهي عبارة عن شبكة مستمرة ومتصلة من الأوعية الميتة المفتوحة والتي تسمح بالحركة السهلة والسريعة للمواد. لكن بالمقابل نجد أن تركيبة وهندسة الشبكات الخشبية النامية تخضع لعاملين رئيسيين هما:

1- النمو التدريجي لمختلف الطبقات الوعائية والناتج عن التدرج في تمايز وتطور ونضج العناصر الخشبية.

2- تواجد وتموضع الأوعية الحية عند النهايات الطرفية للأوعية النامية.

نتيجة لهذين العاملين فإن الشبكة الخشبية النامية لا بد أن تتكون من مجالين مختلفين تماما هما:

أولا مجال الأوعية المفتوحة البالغة

و هو المجال الذي يوفر المسار الأبوبلاستي الحر للماء،

وثانيا مجال الأوعية الفتية الحية

وهو الجانب المقفل من الشبكة النامية والذي يشكل حاجزا أمام حركة الماء الأبوبالاستية الحرة.

هذه هي الأسباب الرئيسية الذي جعلتنا نولي اهتماما خاصة بالأوعية الحية ونحاول دراسة تأثيراتها التشريحية والوظيفية في الأنظمة الخشبية الحديثة، وهذا طبعا يكتسب أهمية بالغة في معرفة وفهم عمليات النقل والتزويد بالماء والمغذيات خلال مراحل النمو والتطور.

بالزيادة على ذلك الدور الكبير الذي يلعبه النقل الفعال في ضمان عمليات النمو والتطور، فهذه العمليات تعتمد بشكل حاد على تكاثر ونمو الخلايا الأم والخلايا المتمايزة والمتخصصة وهذا بدوره يعتمد كثيرا على التزويد السليم والصحيح بالماء والمغذيات. كذلك ومن جهة أخرى نجد أن كل من الأوراق والثمار ومختلف الأعضاء الخضرية تتحصل على حاجياتها المائية والمعدنية مباشرة من الحزم الخشبية النامية، فالماء الذي يذهب إلى هذه الأعضاء يمر خلال الحزم النامية وبالتالي فهو يتأثر بدرجة النمو وتواجد الأوعية الحية، وهذا يشير إلى أن تأثير الأوعية الحية قد يتعدى مجرد التأثير على حركة الماء ولكن أكثر من ذلك فهى قد تؤثر على نمو وخصائص الأوراق والثمار وما إلى ذلك.

فإن معرفة الهندسة التشريحية والوظائف الهيدروليكية للأنسجة الخشبية عند الأعضاء النباتية الحديثة النامية سوف يساعد بلا شك في فهم العمليات الحيوية المرتبطة بالنمو والتطور ناهيك عن وظائف التمثيل الضوئي والتنفس المرتبطتان كثيرا بعمليات النقل والتزيد بالعناصر وكذلك عمليات النتح. أيضا قد تساهم هذه المعلومات في تحديد وضعية الأوعية الحية وهل أنها مجرد حاجز أمام حركة الماء أم أنها قد ترقى إلى عامل أكثر أهمية سواء في عمليات النقل أو في العمليات الأخرى ذات العلاقة المباشرة بالنسيج الخشبي. عموما كل هذه القرائن تستدعى إعادة الاعتبار للأوعية الحية ومراجعة تصوراتنا التشريحية حول الأنسجة الخشبية النامية.

ولتوضيح هذا التأثير المهم للأوعية الفتية الحية على تركيبة وهندسة النظام الخشبي النامي، فإن الجزء الأول من البحث يهتم بدراسة تواجد الأوعية الحية ضمن الشبكات الخشبية للسيقان ويعتمد في ذلك على تقنيات التلوين بواسطة الصبغيات الأبوبلاستية والتي أدمجت في اختبار السحب والتلوين. هذا بالإضافة إلى تتبع المراحل التدريجية لتمايز ونمو ونضج الطبقات الوعائية المتتالية وهو الشيء الذي سوف يساعد على تشكيل الصورة الكاملة للهندسة التشريحية للشبكة الخشبية في مرحلة النمو الخضري.

الفصل الثاني النقل والحركة في النظام الخشبي

II -1- حركة الماء في الأنسجة النباتية

الماء هو العنصر الأساس في حياة الكائنات الحية بما فيها النباتات. حيث يشكل 80-90% من الوزن العام للنبات، حيث أنه المكون الرئيسي للعصارة الخلوية ويساهم في العديد من النشاطات الحيوية. كل العناصر المعدنية والعضوية تنتقل عبر الماء، كما أن إنتباج الخلايا بالماء يساعدها على الزيادة والنمو. وحتى الأنزيمات فكلها تعمل فقط في وجود الماء. يمثل النسيج الخشبي عند معظم النباتات أطول المسارات التي يستقلها الماء خلال رحلته من الجذور إلى الخلايا المستقبلة للأوراق والسيقان... وعموما، أكثر من 99% من مسار الماء داخل النبات يتم عبر الشبكة الخشبية. ومقارنة مع الأنسجة الأخرى مثل أنسجة الجذور الماصنة، نجد أن الجهاز الخشبي عبارة عن مسار بسيط ولا يتضمن مقاومة كبيرة لحركة

السوائل (Kramer& Boyer, 1995).

إن العناصر الناقلة الخشبية تتميز بصفات تشريحية تؤهلها لنقل كميات كبيرة من المواد بكفاءة عالية. بصفة عامة، يتحرك الماء عبر الأنسجة النباتية المختلفة بطريقة سلبية بسيطة نتيجة للاختلافات الأسموزية وتبعا لتدرج قوى الشد. والنقل الفعال الذي يتطلب الطاقة يوجد بشكل نادر عند النباتات ولا يحدث إلا في حالات خاصة ومحدودة، وهذه طبعا من بين الإستراتيجيات الحيوية المميزة للكائنات النباتية لاستغلال القوى الطبيعية وخصائص المركبات والحفاظ على الطاقة الثمينة للحياة. وعلى الرغم من أن الماء في النباتات يتحرك بآليات سلبية بسيطة إلا أن النباتات تتحكم وتراقب بشكل دقيق هذه الحركة عن طريق التحكم في نسبة النتح والتبخر، أو في الأليات الأخرى كالوصلات الخلوية في حالة النقل عبر الخلايا الحية (النقل الداخلي الحي).

على مستوى الأنسجة النباتية بصفة عامة والنسيج الخشبي بصفة خاصة يتحرك الماء في والمسار الداخلي الحي Apoplast مسارين مختلفين هما المسار الخارجي الميت فالمسار الميت يتم خارج الخلية أي على الجدران الخلوية أو في الشبكات Symplast الخشبية الميتة، أما المسار الحي فيتم داخل الخلية الحية سواء عبر الوصلات الخلوية أو عبر

الغشاء البلازمي. إن فهم هذه المسارات يعتبر من النقاط الهامة لفهم آليات النقل وحركة الماء عبر النظام الخشبي (Steudle, 1994)

لذلك سوف نتطرق بالتفصيل إلى هذين النوعين من المسارات، حيث أن المسار الخارجي الميت يتعلق بحركة الماء ضمن الشبكة الوعائية الميتة وبالتالي فهو يتأثر كثيرا بوجود الأوعية الحية التي تعيق وتغير اتجاه هذه الحركة. أما المسار الداخلية الحي فهو يتعلق بنقل الماء داخل الخلية الحية وهذا مهم جدا في الجزء الخاص بالمساهمة المحتملة للأوعية الحية في النقل الحي لمسافات قصيرة. على كل حال، التعرف على هذين النوعين من المسارات يبدو ضروريا في هذه الدراسة لتسهيل المناقشات والاستنتاجات المبنية على مختلف التجارب الصبغية والهيدروليكية التي اعتمدنا عليها.

II -2- المسار الخارجي الميت

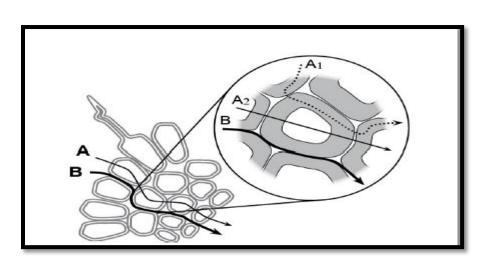
تطلق كلمة الأبوبلاست على الجزء غير الحي من النسيج النباتي، وهو يتمثل في الجدار الخلوي والمجال بين الخلايا وفجوات العناصر الخلوية الميتة والتي تتصل فيما بينها مكونة نظاما مستمرا يعرف بالممر الخارجي أو المسار الميت

.(Steudle & Frensc, 1996)

تجري حركة الماء الخارجية أساسا على مستوى الجدار الخلوي والأجزاء الخارجية غير الحية المحيطة بالخلايا من دون أن يدخل إلى الخلية عبر الغشاء الخلوي، (الوثيقة 07). بمعنى آخر، يتحرك خارج الخلايا الحية في المجال بين الخلايا وعلى الجدار الخلوية وضمن الفجوات الميتة للخلايا مثل فجوات العناصر الخشبية. بهذه الطريقة، يتحرك الماء ملتصقا بالجدار الخلوي السليلوزي أو المتخشب للخلايا النباتية وهذا لأن تركيبة الجدار تسمح بذلك، حيث تتوضع ألياف السليلوز والمركبات الهلامية البكتينية ومركبات اللجنين في حالة الخلايا المتخشبة بطريقة منظمة ومعقدة تجعل الجدار الخلوي يحتوي على العديد من القنوات المتخشبة بالمرات الدقيقة جدا والتي تكون مملوءة ومشبعة بالماء. وهذه القنوات الدقيقة إضافة إلى النقر والثقوب والتي هي فتحات كبيرة على الجدار الخلوي ومع المجال بين الخلايا، (الوثيقة المية يعرف بالمجال الميت Apoplast وهو يتيح مجالا

وشبكة من الفراغات تسمح للماء والمواد أن تتحركة بحرية نوعا ما عن طريق ظاهرة الانتشار البسيط. (Steudle, 1994).

باختصار، على الجدران الخلوية وفي المجالات بين الخلوية وعبر النقر والثقوب وخلال الفجوات الكبيرة للخلايا الميتة يمر الماء عن طريق الانتشار البسيط وهي الحركة الأبوبلاستية للماء. والجدير بالذكر أن حركة الماء عبر الممرات الميتة تكون أسرع بكثير من حركته داخل الخلية الحية. ولما كان النسيج الخشبي يتكون أساسا من عناصر ميتة فإنه من الطبيعي أن يكون النقل الأبوبلاستي هو السائد على مستوى الجهاز الخشبي. حيث يتحرك الماء ضمن العناصر الناقلة الميتة وعلى الجدران الخلوية ويمر عبر النقر والثقوب الرابطة بين مختلف العناصر. ولهذا نجد الباحثين في مجال النقل عبر النسيج الخشبي يهتمون كثيرا بالمسار الأبوبلاستي سواء من ناحية التركيب أو من ناحية الوظيفة.



الوثيقة (08): رسم تخطيطي يزضح الممرات التي يسلكها الماء خلال تنقله من خلية إلى أخرى. عموما يوجد ممران أساسيان هما: (A) الممر الحي البروتوبلازمي و (B الممر الميت (الابوبلاستي). يمكن تقسيم الممر الحي إلى ممر سيمبلاستي (A1) وممر عابر للخلايا (A2) في الممر السيمبلاستي يتحرك الماء من خلية الى اخرى عبر الوصلات الخلوية، بينما في الممر العابر للخلية فإن الماء يتحرك عن طريق عبور الغشاء الخلوي

(حليس، 2012).

II -2-I- النقل العمودي (المحوري)

الحركة الخارجية الميتة (الأبوبلاستية) في النظام الخشبي تتم في اتجاهين مختلفين هما النقل العمودي المحوري (Axial transport) والنقل الجانبي (Lateral transport). بالنسبة للحركة المحورية للماء فهي الحركة الأبوبلاستية الرئيسية في النسيج الخشبي، ويبدو أن عناصر الخشب مهيأة تشريحيا للقيام بهذه الوظيفة. في الاتجاه العمودي المحوري يتحرك الماء بشكل أسرع وبتدفق أكبر عبر فجوات الأوعية وخلال الصفائح المثقبة. خلال هذا المسار يمكن للماء أن ينتقل إلى مسافات طويلة بحرية وبسرعة نسبية حيث لا يلقى الكثير من المعوقات والحواجز (الوثيقة 10). ولهذه الأسباب، يعتبر النسيج الخشبي عند معظم النباتات بأنه نظام النقل الأقل مقاومة في الاتجاه المحوري، أي أن مقاومة الحركة المحورية هي الأقل مقارنة بالحركات الأخرى مثل الحركة الجانبية. ينتقل الماء عبر المسار المحوري من خلية إلى أخرى وعبر الثقوب الكبيرة الواسعة، ويكون في هذه الشبكة المستمرة من الفجوات تحت قوى الشد والتوتر الناتجة من تبخر الماء من سطح الأوراق. عموما، المقاومة الوحيدة التي يمكنها إعاقة (نوعا ما) الحركة المحورية هي الصفائح المثقبة الموجودة في المنطقة الرابطة بين خلية وعائية وأخرى

(Thompson & Holbrook, 2003). وعلى الرغم من أن هذه الإعاقة ليست كبيرة الإ أن العلماء يولونها بعض الاهتمام كونها تساهم في التأثير على الحركة والنقل داخل الخشب.

بطبيعة الحال، تنتج الحركة المحورية داخل الشبكة الخشبية من التدرج في قوى الشد الناتج أصلا عن النتح والتبخر. لا شك أن الحركة السريعة غير المقيدة في الاتجاه المحوري مطلوبة جدا لتغطية الطلب الحاصل نتيجة النتح والتبخر. على العكس، ليست هناك حاجة للحركة الكبيرة والسريعة في الاتجاه الجانبي لدى النباتات، حيث لا يوجد طلب كبير في الأنسجة الجانبية مثل ما هو موجود على مستوى الأوراق. لهذا ليس من الغريب أن تكون حركة الماء عبر الساق ونحو الأوراق سريعة وغير مقيدة ولا تواجه الحواجز التشريحية وذلك مقارنة بحركته الجانبية.

عموما يرى الباحثون بأن المقاومة في الاتجاه المحوري لسير الماء يمكن إهمالها بالمقارنة مع المقاومة في لاتجاه الجانبي. (Rowse & Goodman, 1981).

II -2-2 النقل الجانبي

على الرغم من أن الماء في خشب النباتات يتحرك في الاتجاه العمودي بشكل رئيس، إلا أنه يمكنه أن يتحرك في الاتجاه الجانبي عبر النقر والثقوب الجانبية وذلك لمسافات قصيرة، (الوثيقة 10). هناك العديد من الظواهر التي تثبت وجود هذه الحركة؛ فعلا سبيل المثال، يلاحظ أن الماء يتحرك في عدد من الحلقات السنوية في سيقان الأشجار المتخشبة بينما يكون سحب الماء فقط خلال الحلقة السنوية الأخيرة، أي أن قوة السحب انتقلت من العناصر الخارجية إلى العناصر الأعمق في الساق عبر الممرات الجانبية. (Kitin et al., 2009) كذلك يلاحظ أن النباتات يمكنها أن تستمر في الحياة والنمو عندما يتم تزويد مجموعة جانبية من الجذور بالماء بينما تحرم المجموعة الأخرى

.(Hansen & Dickson, 1979; Fort et al., 1998)

لقد بين العديد من العلماء أهمية الممرات الجانبية لضمان فعالية ونجاح النقل في الشبكة الخشبية؛ فبالإضافة إلى ضمان نقل وتوزيع المغنيات على مختلف الأعضاء الحيوية، فقد أشار تانيدا وتاتينو (2007) بأن النقل الجانبي على مستوى السيقان يساهم بشكل فعال في إمداد الأوراق بالماء والمغنيات (2007) بأن النقل الجانبي على مستوى السيقان يساهم بشكل فعال في فيوجي وآخرون (2001) وكيتين وآخرون (2009) بأن الممرات الجانبية تلعب دورا حاسما في تغنية الكامبيوم النشط والعناصر الخشبية النامية (2001) بأن الممرات والقابلية تعمل رئيسيا في حماية الجهاز الخشبي من الأضرار وفقدان وظيفة النقل؛ فتواجد هذه الممرات والقابلية الكبيرة الحركة الجانبية تعمل كآلة حماية للنظام الخشبي الناقل خاصة في حالات الجروح أو دخول فقاعات الهواء، فالممرات الجانبية توفر مسلكا بديلا للماء لتخطي هذه العقبات التي من شأنها

أن توقف الحركة (Tyree et al., 1994; Tyree & Ewers., 1991).

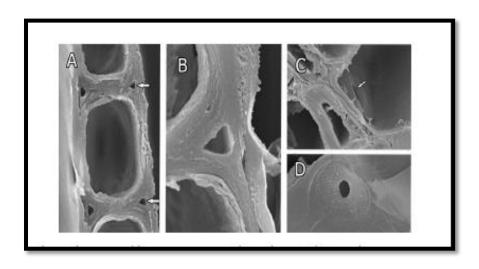
هناك جانب أساسي في هذه المجال، حيث لا يمكن إهمال التركيبة المعقدة للنظام الخشبي في دراسة الحركة المحورية والجانبية للعناصر، فالمناطق المختلفة من النسيج الخشبي تتميز بدرجات مختلفة من المقاومة لحركة الماء، وذلك لأن تركيبة النظام الخشبي ليست متجانسة ومتشابهة على طول الأعضاء النباتية.

II -2-2 علاقة النقر بالنقل الجانبي

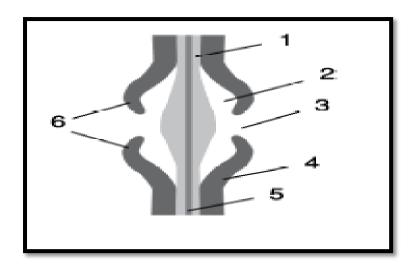
لما كانت الاتصالات الجانبية بين الأوعية الناقلة تتم عن طريق النقر المزدوجة (الوثيقة 09) ونادرا ما تتم عن طريق الثقوب فإن حركة السوائل الجانبية تتأثر كثيرا بطبيعة النقر كما تتأثر طبعا بالعوامل المؤثرة على هذه النقر مثل الأيونات المعدنية، والشوائب الموجودة في النسغ وكذلك الأضرار التي يمكن أن تصيب النقر. على كل حال، تواجد وتوزيع النقر في النسيج الخشبي (الوثيقة 04، 08، 09) يحدد وبشكل أساسي درجة وكمية النقل الجانبي بين الأوعية والحزم الناقلة وهو الذي يحدد درجة الاتصالات بين الأعضاء النباتية ونسبة التوزيع الجانبي والعمودي للمواد (Kitin et al., 2009).

على هذا الأساس تكون الحركة الجانبية للسوائل أبطأ بكثير من الحركة العمودية وذلك لأن الحركة الجانبية تعتمد على النقر المزودة بغشاء فاصل والذي يعمل على مقاومة الحركة (الوثيقة 09)، عكس الحركة العمودية التي تسير على طول الأنابيب المجوفة للأوعية وعبر الثقوب الواسعة فهي لا تلاقى مقاومة كبير وتتم بشكل سهل وسريع. بالإضافة إلى ذلك يؤدي الشد الناتج من التبخر والنتح على مستوى الأوراق إلى زيادة قوى الشد والامتصاص في الأنابيب الوعائية مقارنة بالاتجاه الجانبي وهو الأمر الذي يجعل الحركة العمودية هي السائدة (Zwieniecki & Holbrook, 2000).

من العوامل التي قد تزيد في قيمة الحركة الجانبية هي اختلاف قوى الشد في الأنابيب الوعائية المتجاورة، حيث تؤدي هذه الاختلافات خلق تباين في الشد على جانبي النقرة أو الممر الجانبي مما يزيد في درجة الحركة والنقل (Ellmore et al., 2006). وكما سوف نرى في هذا البحث فإن الشوارد المعدنية مثل كلوريد البوتاسيوم KCl تؤثر على طبيعة غشاء النقر مما يجعلها تؤثر على النقل الجانبي عند النباتات



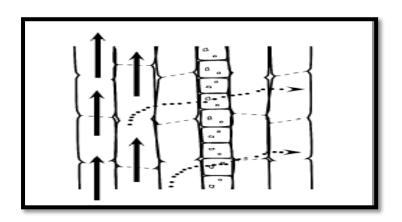
الوثيقة (09): صور بالمجهر الإلكتروني الماسح لخشب إحدى ثنائيات الفلقة توضح المسا الميت (الأبوبلاستي) والذي يتمثل في فجوات الأوعية والفجوات بين الخلايا الخشبية والنقر وجدران العناصر الخشبية. (A) صورة توضح الجدران والفجوات الوعائية كما تبين الأسهم في الصورة الفجوات بين الأوعية. (B) هذه الصورة هي تكبير للمنطقة المشار إليها بالسهم في الصورة السابقة حيث تظهر الجدران والفجوات بين الأوعية بوضوح. (C) يشير السهم في هذه الصورة إلى النقرة بين الوعائية المتجاورين. (D) تكبير يوضح بنية النقرة الموجودة بين الأوعية (2009 . Kitin et al).



الوثيقة (10): يوضح تركيب النقر الخشبية عند النباتات الوعائية.

1. الجدار الأولى للخلية وهو نفسه يشكل الغشاء الفاصل للنقرة ولكن بعد تحوره نوعا ما.

2. فجوة النقرة، 3. فتحة النقرة، 4. الجدار الثانوي للخلية، 5. الصفيحة الوسطى في جدار الخلية، 6. ضفاف (محيط) النقرة (حليس، 2012).



الوثيقة (11): يوضح إتجاهات الحركة للسوائل في الأنابيب الخشبية. الأسهم العريضة ذات الخطوط المستمرة تشير إلى الحركة المحورية. الأسهم المتقطعة الخطوط تشير إلى الحركة الجانبية (1991 & Ewers., 1991)

II -4-2- الثير الأيونات على النقل الجانبي

لوحظ في العديد من الدراسات أن زيادة تركيز الأيونات المعدنية في السوائل الخشبية تؤثر على سرعة وكمية النقل في الجهاز الخشبي وبالأخص في الاتجاه الجانبي. حيث وجد أن زيادة تركيز الأيونات تزيد من نسبة الحركة الجانبية للمواد، أو بمعنى آخر، يقلل من المقاومة تجاه الحركة الجانبية.

وقد أرجع العلماء ذلك إلى تأثيرات الأيونات المعدنية على طبيعة النقر المزدوجة حيث أن تركيبة الأغشية الفاصلة للنقر (الوثيقة 09) تتغير عند وجود تراكيز عالية من المعادن في تيار النسغ. ولقد بين العلماء أن الألياف السليلوزية والمركبات البكتينية المكونة للأغشية الفاصلة تتكمش وتنقبض بفعل الأيونات مما يختزل حجمها ويوسع المسافات فيما بينها. وكنتيجة لهذا تتخفض المقاومة لتيار النسغ ويفسح المجال لمرور كميات أكبر من السوائل عبر فتحات النقر المزدوجة. (Van Ieperen et al., 2000; Zwieniecki et al., 2001).

العديد من الدراسات الحديثة أكدت هذه الظاهرة ودعمت التفسيرات المقترحة للتأثيرات الأيونية على ميكانيزمات النقل عبر النقر المزدوجة. فعلى سبيل المثال، وجد أن

النقل الجانبي للمواد عبر سيقان نبات الطماطم يزيد بنسبة 20 إلى 50% عند إضافة 20 مليمول من كلوريد البوتاسيوم KCl إلى المحلول الخشبي (Zwieniecki et al., 2003). إضافة إلى ذلك وجد أن هناك تداخل في تأثيرات الأيونات المختلفة عند تواجدها في نفس المحلول، فقد تخفض بعض الأيونات عمل أيونات أخرى مثل ما لوحظ في الدراسة المتعلقة بتأثيرات أيونات أيونات أخرى مثل CaCl2 حيث تنخفض التأثيرات على المقاومة الهيدروليكية وعلى العموم فالتأثيرات المقترحة للأيونات واردة في كل الحالات وكلها تؤثر على ألياف ومركبات الغشاء الفاصل للنقر المزدوجة (van Ieperen & van Gelder, 2006).

12-2-II النظريات المفسرة لحركة الماء في الشبكة الخشب الميتة (أبوبلاست)

من المعروف أن الماء يدخل إلى النبات عبر الجذور ويصعد إلى أعلى النبات خلال الشبكة الخشبية الميتة ثم يصل إلى الأوراق ومن ثم يتبخر معظمه إلى الجو الخارجي عبر المسامات الورقية. حوالي 99% من الماء الذي تمتصه النبتة يتم طرحه ويتبخر إلى الهواء وماعدا 1% من الماء تستفيد منه الخلايا للحفاظ على ضغطها الانتباجي وفي عملياتها الأيضية المختلفة. رغم أن عملية النتح تبدو عملية إهدار للماء إلا أنها تساعد النبات على رفع ونقل الماء دون الحاجة إلى استعمال الطاقة الثمينة. بالإضافة إلى هذا يعمل النتح والتبخر على امتصاص الحرارة وبالتالي فهو يساهم في تنظيم حرارة النبات، فحرارة الأوراق نادرا ما تتعدى 40 درجة مئوية حتى في الأيام الحارة الصيفية وذلك بفضل النتح الذي يجعل الأوراق والجو المحيط أكثر انتعاشا ورطوبة وهو الشيء الذي يجذب الحيوانات (Kramer & Boyer, 1995).

ما هي القوى المحركة للماء في النسيج الخشبي؟ ما هي العوامل المتحكمة في اتجاه حركة الماء في الشبكة الوعائية الميتة؟ كيف يمكن للماء أن يصعد إلى قمم النباتات والأشجار العالية عبر شبكة من الأنابيب الميتة؟ ما هي الخصائص التشريحية والفسيولوجية لنقل الماء عبر مسافات طويلة في النباتات؟ كيف يتم تنظيم عمليات نقل الماء في الأعضاء النباتية؟ ...

هذه هي التساؤلات التي تسعى مختلف النظريات لتفسيرها وشرح عملية صعود الماء في الجسم النباتي.

لقد وضعت العديد من النظريات لتفسير حركة وتنقل الماء عبر النسيج الخشبي وكيفية صعوده إلى الأجزاء الهوائية العالية للنباتات. وتختلف النظريات المقدمة على حسب مبدئها وتبعا للظواهر التي تعالجها، وعموما يمكن تقسيم هذه النظريات إلى ثلاثة أصناف رئيسية وهي: 1. النظريات الحيوية؛ 2. نظرية الدفع الجذري؛ 3. نظريات القوى الفيزيائية (Holbrook & Zwieniecki, 1999; Zimmermann, 1983).

II -2-2- النظريات الحيوية

بالنسبة للنظريات الحيوية فإنها تقترض بأن حركة وصعود الماء ضمن الشبكة الخشبية الميتة تنتج عن النشاطات الحيوية للخلايا الحية النباتية. ويعتبر العالم واسترماير Watermair أول من اقترح فكرة القوى الحيوية، حيث يرى بأن الخلايا البرنشيمية الحية هي التي توفر القوى اللازمة لتحريك العمود المائي، في حين تكون العناصر الوعائية مجرد خزانات للماء. من جهة أخرى اقترح علماء آخرون بأن صعود الماء ينتج عن التغيرات الدورية في الضغط الانتباجي لخلايا البرنشيمة وخلايا الأشعة النخاعية، حيث تؤدي هذه التغيرات إلى دفع الماء من وإلى العناصر الوعائية مما يساهم في تحريك العمود المستمر للماء. هذا وقد اقترح بعض العلماء وجود قوى النبض (تشبيه لنبض القلب) وذلك في خلايا القشرة الداخلية، حيث تؤدي هذه القوى إلى دفع الماء الموجود في الأوعية للتحرك نحو الأعلى. لكن الدراسات المتوالية أدحضت هذه النظرية وأثبتت بأن الخلايا الحية ليست ضرورية لصعود النسغ، فعلى سبيل المثال لوحظ بأن قتل الخلايا الحية بواسطة كلور الزئبق HgCl2 أو حمض البكريليك لا يوقف حركة وصعود النسغ في الأعضاء النباتية (Holbrook & Zwieniecki, 1999; Zimmermann, 1983).

II -2-5-2 نظرية الدفع الجذري

اقترحت لأول مرة من طرف بريستلي Priestley، وهي تفترض بأن الضغط الهيدروستاتيكي الناتج من الجذور هو المسؤول عن صعود النسغ. لوحظ الضغط الجذري عند العديد وليس كل النباتات، كما أنه ينتج في ظروف خاصة وليس في كل الأوقات. عموما يلاحظ الضغط الجذري بشكل واضح عند النباتات النامية في ظروف التهوية والرطوبة الجيدة، أي عندما يكون الامتصاص في الدرجات العالية ويكون النتح في الدرجات الدنيا. ظاهرتي الإدماء (خروج الماء من السيقان المقطوعة) والإدماع (خروج الماء من حواف الأوراق) هما أهم الظواهر المرتبطة بالدفع الجذري. لكن وبشكل عام، لا يمكن تفسير صعود النسغ بواسطة نظرية الضغط الجذري وذلك لعدة أسباب أهمها أن النباتات المخروطية وهي من النباتات العالية لا تمتلك الضغط الجذري.

كما أن الضغط الجذري يكون ضعيفا جدا خلال الصيف وهو الوقت الذي تحتاج فيه النباتات إلى كميات أكبر من الماء. كذلك لوحظ أن نسبة صعود الماء تكون عالية حتى في غياب الضغط الجذري. هذا وقد لوحظ بأن بعض النباتات تتميز بضغط سلبي على مستوى الجذور أي أن الماء ينسحب إلى الجذر ولا يتدفق إلى الأعلى عند قطع الساق

.(Holbrook & Zwieniecki, 1999; Zimmermann, 1983)

II -2-5-2 نظريات القوى الفيزيائية

هذه النظريات تقترح بأن صعود الماء خلال العناصر الخشبية ينتج عن بعض القوى الفيزيائية. من أهم هذه النظريات نجد نظرية القوى الشعرية التي تعتبر الأوعية والقصيبات عبارة عن أنابيب شعرية وأن الماء يصعد خلالها نتيجة للخاصية الشعرية. لكن ما يدحض هذا الرأي هو أنه لا يمكن تشبيه العناصر الخشبية بالأنابيب الشعرية وذلك لأن التركيب التشريحي لها أكثر تعقيدا ويتميز بوجود الصفائح والجدران العرضية ونهايات العناصر المغلقة وهلم جرا، هذا بالإضافة إلى أن القوى الشعرية لا بمكنها رفع العمود المائي إلى أكثر من 3 أمتار حتى في الظروف المثالية. هناك نظرية أخرى تعرف بنظرية قوى الإدمصاص والتي تفترض أن حركة الماء تتم على الجدران عن طريق قوى الادمصاص حيث يفترض

بأن جدران العناصر الخشبية المكونة من السيليلوز والبكتين تمتص وتجذب الماء، لكن هذه الفرضية أيضا غير كافية ولا يمكنها التوافق مع كل الظواهر الخشبية. يضاف أيضا النظرية المعروفة بنظرية السلسلة والتي ترى بأن جزيئات الماء وجزيئات الهواء تنتظم بالتوالي على طول العناصر الخشبية وأن صعود الماء ينتج عن تدفق الهواء عبر السلسلة

.(Holbrook & Zwieniecki, 1999; Zimmermann, 1983)

لكن النظرية الأكثر قبولا في الوقت الحالي هي نظرية الشد والتماسك والتي تعرف أيضا بنظرية العمود المائي. وهي أهم النظريات المصنفة ضمن النظريات الفيزيائية. إن الفرضيات والتفسيرات المقدمة تغطي تقريبا معظم الظواهر المتعلقة بصعود الماء عند النباتات.

II-2-5-4 نظرية الشد و التماسك

على حسب نظرية التماسك والشد (Dixon & Joly, 1894) فإن نتح وتبخر الماء على مستوى الأوراق هو المسؤول عن نقل ورفع الماء للأوراق ومختلف الأنسجة الهوائية. إن الماء الذي يملأ الأوعية الناقلة يسحب إلى أعلى نتيجة لقوى الشد الناتجة عن النتح ويتحرك عمود الماء نتيجة لوجود قوى التماسك بين جزيئات الماء التي لا تسمح لحدوث تقطعات خلال هذا العمود.

تفترض هذه النظرية أن عمود الماء مستمر خلال كامل النبات من الأوراق حتى الجذور، فالماء يشكل استمرارية متماسكة خلال كامل الشبكة الخشبية ولا توجد انقطاعات أو فواصل في هذه الاستمرارية. تحدث حركة الماء خلال هذه الشبكة المستمرة نتيجة لتبخر كمية من الماء عبر المسامات الورقية والذي يجعل الخلايا الورقية تسحب الماء من الأوعية المجاورة فيتسبب ذلك في خلق قوة شد على الماء فتسحبه لتعوض الكمية الناقصة. وبما أن العمود المائي مستمر خلال كامل النبات فإن قوة السحب سوف تنتقل حتما من الأوراق وعبر كامل الشبكة الخشبية وتصل حتى الجذور وبذلك تتحرك كتلة الماء استجابة لهذا الطلب وهذه القوى الساحبة (Tyree, 1997). في العادة تكون نسبة الحركة عبر العناصر الوعائية مساوية تقريبا لنسبة النتح على سطح الأوراق.

لكن لكي تستمر آلية النقل وفقا لنظرية الشد والتماسك لا بد من أن يبقى العمود المائي مستمر ومتماسك على طول الشبكة الخشبية، ولا يتحقق هذا إلا بوجود قوى تماسك كافية بين جزيئات الماء. على العموم، دلت الخصائص الكيميائية والتجارب الفيزيائية أن قوى التماسك بين جزيئات الماء كبيرة بما يكفي لنجاح آليات النقل تحت الضغط السلبي لقوى السحب. في الواقع، يمكن لعمود الماء في الأوعية الخشبية أن تحدث له انقطاعات بواسطة فقاعات الهواء، وهناك العديد من العوامل التي يمكنها إحداث ذلك ومنها؛ دخول الهواء للعناصر النقلة من العناصر المجاورة أو المساحات الهوائية عبر الثقب الصغيرة، أو يمكن أن يأتي الهواء من الفقاعات الثابتة الموجودة في شقوق الجدار الخلوي (1997, 1997). وهكذا ونتيجة لوجود الهواء في العناصر الناقلة يصبح الوعاء الخشبي مغزولا عن العناصر الناقلة ويحدث إعاقة لنقل الماء (Holbrook & Zwieniecki, 1999; Zimmermann, 1983)

لذلك يكون على الماء في مجرى النتح أن يجد مسارا بديلا عن العناصر المسدودة وهذا طبعا يخفض الناقلية في النسيج الخشبي. عموما هناك العديد من العوامل التشريحية في الشبكة الخشبية التي تمنع توقف العمود المائي نتيجة لوجود فقاعات الهواء وأهمها وجود الصفائح العرضية والنقر المزدوجة التي تفصل بين العناصر وهي تعمل على منع الهواء من الانتقال لمسافات أطول (حليس، 2012).

II-3- العلاقة بين الأوعية الحية والحركة الخارجية الميتة

هذه هي النقطة المهمة في هذا الموضوع وهي نفسها المسألة الرئيسية التي تعالجها هذه الدراسة وذلك نظرا لوجود علاقة مباشرة ووثيقة بين تواجد الأوعية الحية ونمط الحركة والتنقل عبر الشبكة الخشبية الميتة في الأعضاء النامية. إن الفهم الدقيق لعمليات النقل خلال فترة النمو تتطلب الوقوف على التصور الصحيح والمناسب للهندسة التشريحية للخشب النامي والذي بدوره يتطلب الأخذ في الاعتبار تواجد وتأثير العناصر الخشبية الحية. كما رأينا سابقا في المحور الأول أن الأوعية الحية ونظرا لأنها خلايا مغلقة تماما فإنها توقف الحركة الأبوبلاستية الحرة خلال الشبكة الوعائية البالغة، ولهذا السبب فإن التوضع

التشريحي لهذه العناصر يعتبر العامل المحدد لطبيعة الشبكات الخشبية النامية ولنمط الحركة والنقل عبر هذه الشبكات.

في الواقع هناك العديد من العقبات أمام الماء أثناء تحركه في الشبكة الخشبية والتي منها الجدران العرضية وأغشية النقر والثقوب ووجود فقاعات الهواء وتدفق الأصماغ أثناء الجروح وما إلى ذلك، لكن كل هذه العقبات يمكن أن تحدث في الخشب البالغ مثل الخشب النامي، كما أن تأثيراتها عشوائية ومتماثلة في مختلف الأنسجة الخشبية فهذه العوامل مألوفة ومنتشرة وليست مختصة في نوع معين الأنسجة الخشبية أو في وقت محدد من عمر النبات. في حين أن الأوعية الحية تتواجد بشكل محدد في الخشب الحديث النامي ولها تأثيرات واضحة ومنتظمة، هذا بالإضافة إلى أنها تتواجد في الفترة الحرجة من النمو والتطور وفي الأعضاء النشطة والفعالة. لذلك يمكن اعتبار الأوعية الحية من أهم الحواجز والعقبات التي يصادفها تيار الماء خلال الشبكات النامية، وهو الأمر الذي يستدعي المزيد من الاهتمام حول هذا النوع من العناصر الخشبية.

الدراسات المتعلقة بهذه المسألة نادرة جدا إن لم نقل منعدمة، حيث لا توجد محاولات جادة لتوضيح الفرق في أنماط الحركة والتنقل بين الشبكات الخشبية الناضجة والشبكات الخشبية الفتية النامية. فكل التقارير العلمية والمؤلفات الأكاديمية تشرح عمليات النقل بصفة عامة وموحد وتعتمد في ذلك على التصورات الكلاسيكية للنظام الخشبي، فالماء يوصف بأنه ينتقل عبر شبكة مفتوحة ومتصلة و يتحرك تحت قوى السحب التي تنتشر عبر كامل الشبكة الخشبية ابتداءا من قوى النتح والتبخر، وطبعا هذه التفسيرات تطبق على الخشب البالغ مثل الخشب النامي. لكن هذا التصور لا يتوافق مع الهندسة الهيدروليكية للشبكات الخشبية النامية، تتحدد بعامل الأوعية الحية. إن نمط الحركة والذي يعبر عن سرعة واتجاه وكمية الماء المتدفق يكون أكثر تعقيدا في الأنظمة الخشبية النامية منه في الأنظمة الخشبية البالغة، وهذا يرجع إلى التعقيد في البنية والتركيب الناتج عن وجود الأوعية الحية في الأنظمة النامية (حليس، 2012).

تعتبر الحزم الخشبية النامية للسيقان الخضراء من أهم الأنسجة الخشبية التي تظهر فيها تأثيرات الأوعية الحية بشكل كبير وواضح. فعلى طول الحزم الساقية تكون الأوعية الحية عكس اتجاه الحركة وتعمل على توقيف المسار العمودي للماء. لذلك تضطر كميات كبيرة من الماء وتحت قوى السحب إلى المرور في اتجاه جانبي عبر الممرات الجانبية التي تربط الأوعية المتجاورة. على هذا الأساس، في الجزء الثاني من الدراسة قمنا بتطبيق مجموعة من التجارب من أجل توضيح كيفية تأثير الأوعية الحية على نمط الحركة، وقد أخذنا كمثال على هذا الحزم الخشبية النامية للسيقان النباتية. هذه التجارب تعتمد على تقنيات التلوين والصبغ (سعة النقل الجانبي) كما تعتمد على تقنيات الناقلية الهيدروليكية (تأثير زيادة مسافة النقل، وتأثير التركيزات الأيونية). هذه التقنيات توفر الإثبات التجريبي لفرضياتنا القائلة بأنه نظرا للنمو التدريجي للحزم الخشبية وتواجد الأوعية الحية في مسار النسغ فإن كميات معتبرة من الماء والمواد تنتقل في الاتجاه الجانبي عبر الممرات الجانبية بين الأوعية المتجاورة. إن النقل الجيد والفعال ضمن الحزم الخشبية النامية يحتاج إلى التكامل بين الحركة العمودية والحركة الجانبية للماء، فالنمو التدريجي للحزم الخشبية ووجود الأوعية الحية المعيقة للحركة العمودية يجعل كميات كبيرة من الماء المنقول تتحرك في الاتجاه الجانبي بين الأوعية المتجاورة، بمعنى آخر، يساهم النقل الجانبي للماء بشكل رئيسي في عمليات النقل عند الحزم الخشبية النامية. (حليس، 2012).

II -4- المسار الداخلي الحي

وهو الجزء الحي من الخلايا ويتمثل في كلا من الغشاء البلازمي والعصارة الخلوية (البروتوبلازما). حيث يدخل الماء إلى داخل الخلية الحية عبر الغشاء السيتوبلازمي ومن ثم يصبح داخل العصارة الخلوية (الممر الداخلي الحي) أين ينتقل من خلية حية إلى أخرى عبر الوصلات الخلوية. وتعرف حركة الماء داخل الخلية الحية بالنقل الحي.

(Steudle, 1994; Evert et al., 1996). يلاحظ هذا النوع من النقل في الأنسجة الحية وعبر الطبقات الخلوية مثل طبقات الأندوديرمس (الأدمة الداخلية) للجذر وطبقات الخلايا البرنشيمية للأشعة الخشبية وعبر طبقات البرنشيمة الورقية...إلخ وعموما نجد هذه الحركة

في الكتل الخلوية الحية والمتراصة فيما بينها والتي تتصل ببعضها عن طريق الوصلات الخلية والجدران المشتركة. الوصلات الخلوية هي امتدادات سيتوبلازمية من خلية إلى أخرى، وهي تشكل امتداد واستمرارية للسيتوبلازما من خلية إلى أخرى مجاورة يعرف بالممر الحي Symplast. والوصلات الخلوية تتكون من قنوات مرتبطة عبر الغشاء البلازمي تعبرها العديد من الأنابيب الدقيقة تعرف بـ Desmotubules وهذه الأنابيب تمثل امتدادات للشبكة الهيولية الداخلية (Roberts & Oparka, 2003; Evert et al., 1996). كلما احتوت الخلايا على عدد كبير من الوصلات الخلوية كلما كان النقل الحي أكبر. وهذا ما يلاحظ مثلا على مستوى الخلايا الورقية التي تنتقل خلالها كميات كبيرة من مركبات التمثيل الضوئي فإن هذه الخلايا تتميز بوجود عدد كبير من الوصلات الخلوية فإن هذه الخلايا تتميز بوجود عدد كبير من الوصلات الخلوية فإن هذه الخلايا تتميز بوجود عدد كبير من الوصلات الخلوية فإن هذه الخلايا كلم Bel & Gamalei, 1992).

ونشير هنا إلى وجود نوع آخر من الممرات الحية عبر الخلايا وهو الممر عبر الغشاء البلازمي أين يتم النقل خلال قنوات متخصصة، وتعرف هذه الممرات بالمسار العابر للخلية. (Steudle, 1994).

في هذه الطريقة من النقل، يدخل الماء إلى الخلية عبر قنوات خاصة في الغشاء البلازمي ثم يخرج منها بنفس الطريقة ويدخل إلى الخلية المجاورة، وهكذا من خلية إلى أخرى في سلسلة من الخلايا حتى يصل إلى الهدف. لكن على العموم هذا النوع من النقل لا تعتمد عليه الخلايا بشكل كبير وهو لا يحدث إلا قليلا مقارنة بالنقل عبر الممر السيمبلاستي. كذلك وبما أنه لا يمكن التمييز تجريبيا بين النقل السيمبلاستي والنقل العابر للخلايا فإنه في العادة يشار إلى هذين النوعين من الممرات بالممر الخلوي الحي أي الممر من خلية إلى خلية. بما أنه في النسيج الخشبي لا توجد خلايا حية ما عدى الخلايا البرنشيمية والخلايا النامية غير الناضجة مثل الأوعية الحية فإن الحركة الداخلية الحية Symplastic لا توجد سوى في هذه الخلايا. أي أن نقل السوائل في النسيج الخشبي يتم بشكل رئيسي بواسطة النقل الخارجي Apoplastic. أو بكلمة أخرى، حركة الماء الرئيسية في النسيج الخشبي تتم بواسطة المسار الخارجي الميت ما عدا نسبة قليلة من الماء تنقل في المسار الداخلي الحي وهي الموجودة في حالة البرنشيمة الخشبية أو العناصر الوعائية الحية، لكن هذه النسبة وهي الموجودة في حالة البرنشيمة الخشبية أو العناصر الوعائية الحية، لكن هذه النسبة

الصغير قد تلعب دورا مهما في حياة الخلايا النباتية النشطة، وهذا ما سوف نتطرق إليه لاحقا في الفصل الرابع عند مناقشة إمكانية مساهمة الأوعية الحية في عمليات النقل والإمداد. عموما، سوف نتطرق إلى مختلف الجوانب المتعلقة بالنقل الحي للماء داخل الخلايا وذلك لأن النقل عبر العناصر الخشبية الحية لابد أن يكون داخلي وبشكل بطيء مثله مثل النقل عبر الخلايا الحية بشكل عام. بما أن الأوعية الفتية الحية تختلف جذريا عن الأوعية البالغة الميتة، فإن النقل عبر الأوعية الحية إن كان موجودا سوف يختلف بشكل كبير عنه في الأوعية الميتة. فإذا كان الماء ينتقل بحرية تقريبا في الشبكة الوعائية الميتة عن طريق النقل الخارجي (النقل الميت Apoplast)، فإن تنقله عبر الشبكة أو المنظومة الوعائية الحية سوف ليكون قصيرا وبطيئا، كما أنه سيكون مقيدا ومراقبا بواسطة السيتوبلازما الفعالة والعضيات الخلوية النشطة للعناصر الوعائية الحية. وانطلاقا من هذا الأساس، فإننا سوف نتطرق بشيء من التفصيل إلى آليات النقل الداخلي الحي وأنواعه وتواجده، وكذلك أهميته في حياة الكائن النباتي، وهذا سوف يساعدنا كثيرا في مناقشة المساهمة المحتملة للأوعية الحية في النقل.

(حليس، 2012).

1-4-II الوصلات الخلوية والشبكة الحية (سيمبلاست)

في الخلايا الحية مثل الأوعية الفتية الحية يتم النقل الداخلي الحي عبر ما يعرف بالوصلات الخلوية، لذلك ولفهم عملية النقل عبر العناصر الحية لابد أن نتعرف على الخصائص التركيبية والوظيفية للوصلات الخلوية . في العادة تكون الخلايا الحية المتجاورة متصلة مع بعضها البعض بواسطة الوصلات الخلوية التي تعرف كامتدادات خارجية للسيتوبلازما تعبر من خلية إلى أخرى وبالتالي تشكل شبكة مستمرة من السيتوبلازما في النسيج الواحد وقد تمتد هذه الشبكة السيتوبلازمية الحية في كامل العضو النباتي أو حتى كامل الجسم النباتي. فالخلايا الحية ليست وحدات منعزلة بل إنها متصلة ومرتبطة ببعضها البعض ويمكن للمواد أن تنتقل عبر هذه الإتصالات. هذا هو الطريق الذي ينتقل عبره الماء فيما يعرف بالمسار الداخلي الحي ، وطبعا هو مسار للحركة البطيئة والمراقبة مقارنة مع المسار الخارجي الميت الذي يسمح للحركة السريعة والحرة مثل ما هو موجود في الشبكة

الوعائية الميتة (Roberts & Oparka, 2003). خلال انقسام وتمايز الخلايا المولدة الأم تتكون الوصلات الخلوية بين الخلايا الجديدة لتشكل امتداد واتصال سيتوبلازم بين الخلايا المتجاورة في النسيج المتشكل، هذه الوصلات الخلوية التي تتشكل خلال انقسام الكامبيوم تسمى الوصلات الأولية بينما الوصلات المتشكلة لاحقا بعد تشكل الجدار الخلوي تسمى الوصلات الثانوية. إن تشكل الوصلات الثانوية تسمح للخلايا بتدعيم قدرتها على التوصيل ونقل المواد خاصة بين الخلايا المختلفة للأنسجة المختلفة مثل الأوعية الحية والخلايا المجاورة (Mezitt & Lucas, 1996).

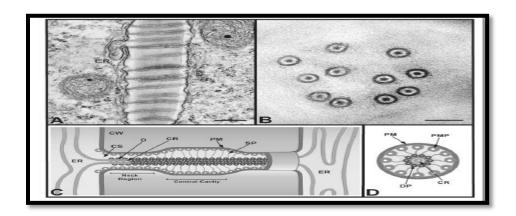
4-II -2- تركيب الوصلات الخلوية

اعتمادا على تركيب الوصلات الخلوية يمكن تمييز نوعين هما الوصلات البسيطة والوصلات المتفرعة. فالوصلات البسيطة تتكون من ثقب أو قناة واحدة تعبر الجدار الخلوي، بينما الوصلات المتفرعة تتكون من عدة ثقوب خلال الجدار. (الوثيقة 11) يوضح تركيب الوصلات البسيطة بواسطة المجهر الالكتروني. عموما يمكن للعديد من الوصلات البسيطة أن تتجمع في مجال النقر الخلوية خاصة في الأنسجة غبر البالغة كما أن الوصلات البسيطة توجد في الغالب عند النباتات الدنيا (الأقل تطورا) مثل الطحال والحزازيات. في حين تكون الوصلات المتفرعة منتشرة في الأنسجة البالغة وهي تتواجد كثيرا عند النباتات الراقية (الأكثر تطورا) مثل النباتات الوعائية. يذكر بانه خلال تشكل الوصلات الخلوية تكون بسيطة التركيب سواء بالنسبة للوصلات البسيطة أو المتفرعة، لكن مع النمو تتطور الوصلات إلى أشكال معقدة ومتراكبة

.(Roberts et al., 2001; Roberts & Oparka, 2003)

نتيجة للصعوبة الكبيرة في عزل مكونات الوصلات الخلوية بشكل نقي فإن المعلومات المتعلقة بتركيب وتوضع هذه المكونات كلها تعتمد على دراسات المجهر الالكتروني. تشير الدراسات حول الوصلة الخلوية خاصة البسيطة بأنها عبارة عن ثقب مستقيم في الجدار الخلوي، عبر هذا الثقب الجداري يمر الغشاء الخلوي الذي يربط بين الخليتين المتجاورتين. في المركز يعبر مركب أنبوبي الشكل من الشبكة الهيولية وهو بدوره

يحيتوي على قضيب مركزي محاط بمركبات بروتينية ترتبط فيما بينها بواسطة تشكيلات خيطية دقيقة. وطبعا كل هذه التركيبات تسبح في السيتوبلازما الخلوية وحتى الفجوة الدقيقة لثقب الجدار فهي مليئة بالسيتوبلازما (أنظر الوثيقة 11). لهذا الكثيرون يرون بأن الكثير من المركبات وبعض الفيروسات يمكنها أن تستعمل المجال السيتوبلازمي بين أنبوبة الوصلة الخلوية (أنبوبة الشبكة الهيويلية) والغشاء البلازمي (1994, 1994). لكن المسار الرئيسي للنقل عبر الوصلات الخلوية هو التنقل عبر أنبوبة الشبكة الهيولية لأن المجال السيتوبلازمي غالبا ما يكون مليء بالمركبات البروتينية للوصلة مما يجعل قنوات التوصيل أقل قطرا وهو عالبا ما يكون مليء بالمركبات البروتينية للوصلة مما يجعل قنوات البروتينية والتي أهمها الأكتين والميوزين يعتقد بأنها تساهم في مراقبة حركة المواد عبر الوصلات بين الخلايا الأكتين والميوزين يعتقد بأنها تساهم في مراقبة حركة المواد عبر الوصلات البروتينات المكونة للوصلات الخلوية مازالت قليلة جدا وغير كافية، والعديد إذا لم يكن معظم البروتينات مازالت تحتاج إلى العزل الدقيق والدراسة. كما تجدر الإشارة إلى أن هذا النموذج الذي شرحناه حول الوصلات الخلوية ينطبق على أغلبية الحالات، إلا أنه توجد بعض الاختلافات الهامة بين الأنواع النباتية وكذلك بين الأنسجة المختلفة للنبات الواحد والتي يجب أخذها بعين الاعتبار (Roberts & Oparka, 2003).



الوثيقة (12): (A) مقطع طولي عبر الوصلات الخلوية بين خلايا البرنشمية الخشبية الأوراق البالغة لنبات قصب السكر. (ER. الشبكة الهيولية)، (B) مقطع عرضي عبر الوصلات الخلوية بين خلايا البرنشمية الخشبية في الأوراق البالغة لنبا*ت قصب السكر. (C) و (D) رسم تخطيطي للتركيب الدقيق للوصلات الخلوية في مقطعه الطولي (C)

والعرضي (D). ER. الشبكة الهيولية 'CV. جدار الخلية ، CS. مادة السيتوبلازما، D. أنبوبة الوصلة، CR. القضيب المركزي، PM. الغشاء الخلوي، SP. امتدادا خيطية، PMP. بروتين معقد للغشاء، DP. بروتين معقد للانبوب (حليس، 2012).

II – 4-3- النقل عبر الوصلات الخلوية

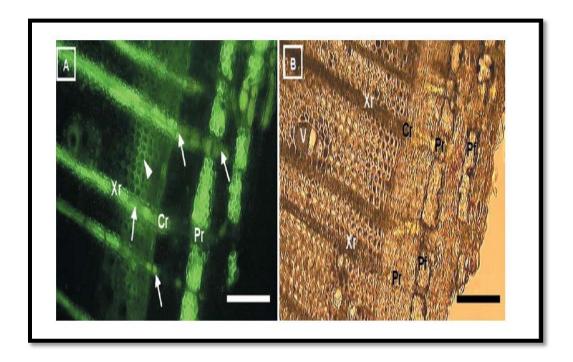
النقل خلال الوصلات الخلوية يتم بشكل رئيسي بواسطة الامتدادات السيتوبلازمية التي تعبر قناة الوصلة من خلية إلى أخرى. لكن يمكن لبعض المواد أن تنتقل خلال المجال السيتوبلازمي الذي يملأ حيز الوصلات الخلوية، وذلك عن طريق ظاهرة الانتشار السلبي. فقد دلت العديد من التجارب أن المواد التي تسبح في المجال السيتوبلازمي تنتقل من خلية إلى أخرى تحت قوى الانتشار الطبيعية كما دلت أيضا أن تحطم السيتوبلازما أو تحللها لا يؤثر على هذا الانتشار (Tucker, 1987).

إن أغلب الدراسات تشير إلى أن الشبكة الهيولية هي الممر الرئيسي والطريق المهم للنقل عبر الوصلات الخلوية، حيث أن كل الدراسات المعتمدة على المجهر الإلكتروني أشارت إلى وجود علاقة وثيقة بين الشبكة الهيولية والوصلات الخلوية. إن الامتدادات الأنبوبية الهيولية التي تعبر قناة الوصلة الخلوية هي المسؤولة بشكل مباشر على النقل، فهذه التركيبات الغشائية الأنبوبية توفر ما يشبه القناة الدقيقة لمرور الماء والمواد. الدليل القوي على هذا يأتي من التجارب المعتمدة على حقن المركبات الصبغية الدقيقة مباشرة في الشبكة الهيولية لأحد الخلايا ومتابعة تنقلها إلى الخلايا المجاورة. عموما لقد دلت كل التجارب على انتقال المواد المحقونة في الشبكة الهيولية إلى الخلايا المجاورة طرق رئيسية هي (1) بواسطة التنفق السلبي خلال الفجوة الدقيقة للأنبوبة الهيولية، (2) بواسطة ارتباطها مع بواسطة الانتشار على سطح الغشاء البلازمي للأنبوبة الهيولية، (3) بواسطة ارتباطها مع مركبات متخصصة (بروتينية مثلا) تساعدها على التنقل والعبور.

من الناحية التجريبية، دراسة وتتبع حركة الماء عبر العناصر الخشبية الحية تعتمد على التمييز بواسطة الملونات السيمبلاستية مثل Carboxy

fluorescein diacetate (CFDA) وهي ملونات لا ترى بالعين المجردة أو بالمجاهر العادية وإنما بالاستعانة بالمجاهر الكاشفة للفلورة Stereo fluorescence microscope التي تبين الوميض الخاص بهذه الملونات في المنطقة التي يتحرك فيها. فإذا أردنا أن نتتبع حركة الماء عبر الوصلات الخلوية فإننا نحقن الملون السيمبلاستي مثل CFDA إلى الخلايا الهدف ثم نقوم بفحص المقطع العرضي أو الطولي لهذه الخلايا بواسطة المجهر الكاشف للفلورة أين يمكننا تمييز بكل وضوح المسار الذي سلكه الماء عبر هذه الأنظمة الحية للفلورة أين يمكننا تمييز بكل وضوح المسار الذي سلكه الماء عبر هذه الأنظمة الحية (الوثيقة 12).

يمكن الاعتماد على هذه الطرق التجريبية للتأكد من الحركة الداخلية الحية في الأنسجة النباتية، ومن دون شك فإن هذه التجارب توفر الدليل القاطع والبرهان الثابت للنقل خلال الوصلات الخلوية، أنظر الشكل12. عموما لا توجد دراسات تهتم بهذا الجانب ولذلك نود أن نوجه اهتمام الباحثين إلى هذه المسألة المهمة وهذا المجال المفتوح للدراسة والبحث، هذا طبعا يحتاج إلى توفر الوسائل الخاصة بهذا النوع من التجارب، لكن الأكيد أن النتائج سوف تكون رائدة وسوف تضيف إسهامات غير مسبوقة في مجال الأنسجة الخشبية وآليات النقل، خاصة في حالة الأوعية الخشبية الحية.



الوثيقة (B) والمجهر الكاشف للفلورة الوثيقة (B) والمجهر الكاشف للفلورة (A) لمقطع عرضي على سيقان نبات Acer pseudoplatanus في كتلو النسيج الخشبي لتمييز الحركة السيمبلاستية لاحظ أن الملون الفلوري في الصورة (A) قد إنتشر خلال خلايا أشعة الخشب Xr وهي الخلايا الناقلة الحية التي نقلت الماء والملون في المحال الحي.

(Katarzina & Beata, 2007)

II -4-4- تنظيم ومراقبة النقل عبر الوصلات الخلوية

بصفة عامة تتم عملية تنظيم التدفق في حركة المواد عبر الوصلات بواسطة التحكم في تركيبة المواد والمركبات المكونة للوصلات الخلوية وهذا بدوره يخضع إلى العديد من العوامل منها ما هو يتعلق بعمر الخلية ومنها ما يتعلق بنوعية الخلية وأخرى تخضع للظروف الفسيولوجية مثل الإجهادات المائية وظواهر الانتباج والضغط الخلوي. إن النقل عبر الوصلات الخلوية قد يكون غير محدد (لا نوعي) أي مفتوح لمختلف المواد أو قد يكون محدد (نوعي) تتحكم فيه مركبات بروتينية متخصصة أهمها بروتينات الهيكل الخلوي الموجودة ضمن مكونات الوصلة الخلوية وهي بروتينات الأكتين وبروتينات الميوزين.

II-4-4-IL النقل اللانوعي وعمر الخلية

يتأثر النقل اللانوعي بنمو وتطور الخلية النباتية وبالعديد من العوامل الخلوية الأخرى، فعلى سبيل المثال لوحظ أن الكاشفات الصبغية المفلورة تتحرك بحرية في خلايا الأوراق الحديثة أين الوصلات الخلوية مازالت بسيطة في التركيب، لكن حركة هذه المواد تتقيد في خلايا الأوراق البالغة أين الوصلات الخلوية تكون متفرعة وأكثر تعقيدا في التركيب

(Oparka & Turgeon, 1999; Roberts et al.,2001). وهذا يرجع إلى أن الفجوات السيتوبلازمية للوصلات تختزل مع نمو ونضج الخلايا، وقد تغلق هذه الفجوات بشكل تام عند بعض الأنواع الخلوية لبعض الأنسجة وهو ما يسبب عزل الخلايا أو الأنسجة المختلفة عن بعضها البغض. إلا أنه بصفة عامة يلاحظ أن قنوات التوصيل تكون أكثر اتساعا عند الخلايا الفتية وتكون بذلك الاتصالات بين الخلايا أكثر تطورا، وعلى هذا الأساس فإن الأوعية الفتية الحية يتوقع أن تكون ذات اتصالات كبيرة وواسعة فيما بينها وبين الخلايا المجاورة، وهو ما يزيد في دعم الفرضية القائلة بمساهمة الأوعية الحية في عمليات التوصيل. (Oparka & Turgeon, 1999; Roberts et al.,2001).

من جهة أخرى العديد من الدراسات أشارت إلى أن ناقلية الوصلات الخلوية اللانوعية تختلف باختلاف الأنسجة والأعضاء والأنواع النباتية. لوحظ أن بعض المواد تنتقل بين الخلايا المتجاورة لنفس النسيج لكنها لا تنتقل إلى الخلايا التابعة لأنسجة أخرى وهو ما يدل على اختلافات في تركيبة الوصلات الخلوية بين هذه الأنسجة (Roberts & Oparka, 2003).

II -4-4-2 النقل النوعي والبروتينات الهيكلية

بالمقابل هناك العديد من المواد التي تخضع للمراقبة والنقل المحدد عبر الوصلات الخلوية، ويرجح أن هذه المراقبة تتم بواسطة البروتينات الهيكلية أهمها بروتينات الأكتين والميوزين التي ترتبط مع الشبكة الهيولية وتتواجد على طول القناة في الجدار الخلوي التي تضم الوصلات الخلوية. العديد من المؤلفين يعتقدون أن البروتينات المتخصصة للوصلات

الخلوية تعمل على التحكم في حجم وطول القناة الجدارية للوصلة وبالتالي تتحكم في عمليات النقل، لأن توضعها على الشكل الحلزوني لربط أنبوبة الشبكة الهيولية بالغشاء البلازمي يوفر آلية حيوية للتحكم في حجم المجال السيتوبلازمي عن طريق عمليات الانقباض والتمدد. هذه العملية تتأثر بواسطة الأيونات مثل الكالسيوم وبعض العناصر الأخرى وذلك لأنها تؤثر على نشاط البروتينات الهيكلية. لكن بعض العلماء يرون بأن المركبات البروتينية تساهم مباشرة في عملية النقل أكثر من أنها تتدخل في تنظيم نفاذية الوصلات وعملية التوصيل وهذا استنادا إلى أن بعض النتائج التي تشير إلى أن تثبيط هذه البروتينات أو تحطيمها لا يؤثر على عملية النقل، لكن هذه النتائج متعلقة بالمواد الدقيقة جدا ولا تتعلق بالمواد الكبيرة التي تنقل عبر الوصلات، كما أنها ليست أدلة قوية مقارنة بالأدلة التي تبين أهمية البروتينات الهيكلية في تنظيم النقل عبر الوصلات

.(Blackman & Overall, 2001; Radford & White, 1998; White et al., 1994)

من بين التجارب المؤكدة لذلك هي أن تثبيط الألياف الدقيقة لبروتينات الأكتين بواسطة مركبات الفالويد Phalloides ينتج عنه توقف النقل من خلية إلى أخرى. بالإضافة إلى ذلك أشارت الدراسات أن ألياف الأكتين التي تنقل المواد لا تتحرك من خلية إلى أخرى بل تبقى ثابتة في نفس الخلية بينما تقوم بالتوصيل عبر آليات معينة. عموما الألياف البروتينية للأكتين المرتبطة بالشبكة الهيولية للوصلات تقوم بتوصيل العديد من المواد وقد لوحظت هذه العملية بشكل مهم عند الخلايا البرنشيمية الحية لخشب الأنواع الشجرية أين وجد أن ألياف البروتينات الهيكلية (أكتين) تلعب دورا مهما جدا في توفير الاستمرارية الحية بين الخلايا الخشبية الحية (اكتين) تلعب دورا مهما جدا على دور الألياف الأوعية الخشبية الحية عند مساهمتها في عمليات النقل فإنها تعتمد كثيرا على دور الألياف البروتينية لتنظيم هذه العملية، ورغم أن هذا يحتاج إلى الدعم التجريبي إلا أن النتائج المتوفرة في الدراسات القريبة من الموضوع تضع قاعدة قوية يمكن الاعتماد عليها للانطلاق في در اسة هذه الظاهرة.

من جهة أخرى، وإن كانت بروتينات الأكتين الهيكلية ثابتة وغير متحركة، فإن بروتينات الميوزين يعتقد أنها أكثر حركية ويمكنها أن تنتقل على طول الغشاء البلازمي للشبكة الهيولية. في الحقيقة بروتينات الميوزين تعمل على ربط الشبكة الهيولية بالبروتينات الثابتة الهيكلية (أكتين). لذلك يمكن أن تساهم بروتينات الميوزين في علية النقل عن طريق التباطها بالمواد ونقلها مباشرة عن طريق الحركة المباشرة على سطح الغشاء البلازمي للشبكة الهيولية. وعلى العموم يشير العديد من الباحثين أن بروتينات ومركبات الغشاء البلازمي للشبكة الهيولية يمكنها التحرك والتنقل حتى إلى الخلايا المجاورة وبالتالي المواد المرتبطة بغشاء الشبكة سوف تنتقل معها، عكس بروتينات الغشاء البلازمي المحيط بالوصلات الخلوية الذي يتميز بالثبات وعدم الحركة (Grabski et al., 1993). ونتيجة لمشاركة بروتينات الميوزين في عملية التوصيل عبر الألياف الأكتينية فإن عملية النقل مسوف تكون أحادية الاتجاه نحو القطب السالب أو الموجب لألياف الأكتين، وهذا هو الشيء الذي يمكنه تفسير الحركة الموجهة التي تلاحظ في كثير من الحالات في النقل عبر الوصلات الخلوي. فعلى سبيل المثال يلاحظ عند العديد من النباتات أن حركة المنتجات الوصلات الخلوي ذات اتجاه محدد ونحو جانب واضح للخلية

.(Ding & Tazawa, 1989)

II -4-4-3 تأثير الإنتباج والضغط الخلوي

من المعروف أن النقل عبر الوصلات الخلوية يتأثر ويتغير نتيجة للتغيرات في حالات الانتباج والضغط الخلوي. فعلى عكس التنظيم المحكم بواسطة البروتينات الهيكلية التي رأيناها سابقا، فإن الاستجابة للتغيرات الانتباجية تمثل آلية لمراقبة النقل ومقاومة الاجهادات المائية الناتجة عن الجفاف أو الجروح. من الملاحظات المرتبطة بالموضوع وجد أن زيادة الضغط الانتباجي في خلايا الأوراق الحديثة لنبات التبغ تؤدي إلى توقف التوصيل الداخلي عبر الوصلات الخلوية، حيث لوحظ توقف حركة الصبغات السيمبلاستية التي تم حقنها داخل هذه الخلايا عند ارتفاع الضغط الخلوي، لكن تحت الضغط الخلوي الضعيف يلاحظ استمرار تدفق وتنقل الملونات نحو الخلايا المجاورة (Oparka & Prior, 1992).

بالإضافة إلى أن تغيرات الناقلية في الوصلات الخلوية نتيجة للضغط الخلوي هي أيضا تتأثر بحالات الأنزيمات الخلوية الداخلية التي تتأثر بدورها بتوفر الأكسجين وبعض العوامل الخارجية، عموما نقص التهوية عند حالات الانتباج يؤدي إلى عدم غلق الوصلات وهذا يعني أن الأنزيمات التنفسية ase ضرورية لغلق الوصلات الخلوية. على كل حال الدلائل كثيرة في هذا الموضوع وكلها تصب في قالب واحد هو أن عملية التوصيل عبر الوصلات الخلوية تخضع للتحكم بواسطة الحالات الهيدروليكية للخلية الحية الوصلات (Oparka & Prior, 1992).

II -4-4-4 الكالوز (صمغ الجروح)

من بين العوامل التي يعتقد أنها تتحكم في الناقلية عبر الوصلات الخلوية نجد الكالوز Callose أو ما يعرف بصمغ الجروح. ولما كان إنتاج وتوضغ الكالوز يحدث بشكل بطيء، فإن هذه العملية تستعمل لمقاومة الجروح والإصابات الميكروبية أكثر مما تستعمل كآلية سريعة لمراقبة النقل بين الخلايا. يتوضع الكالوز على مدخل الوصلات الخلوية ويمنع بذلك الاتصال الخارجي للخلية، وتكون هذه العملية مختلفة في الطريقة والسرعة بين مختلف الأنواع الخلوية. أيضا يمكن للكالوز أن يعمل على حماية الخلايا المولدة (كامبيوم) أثناء فترة السكون، حيث يتوضع على الوصلات ويغلق الاتصلات الخارجية وبذلك يعزل الخلايا المولد عن الأنسجة المجاورة (Rinne & van der Schoot, 1998). لكن بالإضافة للجروح والإصابات الميكروبية، يمكن للكالوز أن يتشكل نتيجة للتغيرات الهرمونية أو الانتباجية للخلايا، والأدلة على ذلك كثيرة ومتنوعة

.(Wolf et al., 1991; Rinne & van der Schoot, 1998)

II -4-4-5- توقيف أو حذف الوصلات الخلوية

بالإضافة للعوامل السابقة التي يمكنها التحكم في نشاط وفعالية الوصلات الخلوية وبالتالي التحكم في النقل الحي بين الخلايا، يمكن للخلية أن تتحكم في عدد الوصلات الخلوية النشطة عن طريق غلق وتوقيف بعضها أو حتى إزالت بعضها الآخر سواء بشكل مؤقت أو دائم. على سبيل المثال وجد عند الخلايا الحارسة لأوراق النباتات أنه أثناء نمو ونضج هذه الخلايا

تتوضع بعض المركبات الجدارية على معظم الوصلات الخلوية مما يسبب في غلقها بالكامل وهو الشيء الذي يؤدي إلى عزل هذه الخلايا عن باقي الخلايا الورقية. مثال آخر على هذه الظاهرة لوحظ عند الخلايا النقل الأوراق الذرة البالغة، حيث وجد أنه يتم غلق الوصلات الخلوية التي تربط الخلايا البرنشيمية الخشبية بخلايا غمد الحزم الوعائية في العروق الورقية، وذلك ما يمنع انتقال السكروز من الخلايا الورقية إلى الحزم الخشبية. إضافة إلى ذلك، عند العديد من الأوراق النباتية يلاحظ اختزال في عدد الوصلات الخلوية عند خلايا الميزوفيل وذلك بعد نضج وبلوغ الأوراق. انطلاقا من المعطيات التي رأيناها بالنسبة للوصلات الخلوية سواء الموجودة في الأنسجة النباتية النامية أو المتخصصة فإنه يمكن الاستنتاج بأن الوصلات الخلوية ليست مجرد ثقوب أو قنوات ثابتة عبر الجدران الخلوية للخلايا المتجاورة، بل إنها تمثل أنظمة أكثر تعقيدا وديناميكية حيث يمكنها تحديد ومراقبة تنقل المواد. ورغم أن معظم الدراسات المنشورة تصف الوصلات الخلوية بشكلها البسيط مثل الموجود في الشكل السابق (الوثيقة 11) إلا أنه من الواضح وجود العديد من الاختلافات في تركيب وتوضع الوصلات بين مختلف الأنسجة وكذلك بين مختلف الخلايا للنسيج الواحد. هذا إضافة إلى الاختلافات الجذرية في المواد التي يمكن لمختلف الوصلات أن تنقلها بين الخلايا، ومن هذا المنطلق لن يكون مفاجئا في المستقبل أن يتم تقسيم الوصلات الخلوية إلى عدة مجموعات مختلفة في التركيب والوظيفة. (Wille & Lucas, 1984).

II -5- الأوعية الخشبية الحية والنقل الداخلي الحي

صحيح أن الأوعية الحية تمثل عائقا أمام الحركة الخارجية الحرة عندما تتواجد في الشبكة الخشبية، لكنها في الوقت نفسه يمكنها أن تساهم في النقل الداخلي الحي، حيث يمكن لكميات معينة من الماء أن تنتقل داخليا عبر الوصلات الخلوية التي تربط الأوعية الحية بالخلايا المجاورة. هناك احتمال كبير لتنقل الماء وبشكل بطيء داخل الأوعية الفتية الحية وهذا التنقل يخضع بشكل كبير إلى آليات النقل الداخلي الحي، وهذا طبيعي جدا لأن الأوعية الحية تمتلك جميع الخصائص البيولوجية للخلية النباتية الحية.

إذا كان النقل عبر الشبكة الخشبية الميتة يتم عبر التدفق الخارجي تحت قوى الانتشار والشد والتماسك التي تنشأ من عمليات التبخر والنتح عند سطح الأوراق، فإن النقل عبر

الخلايا الخشبية الحية لا يمكنه أن يتم بهذه الطريقة وهذا لأن الخلايا الحية هي أنظمة مغلقة وكتل مليئة بالسيتوبلازما والعضيات الخلوية. إن الحركة الأبوبلاستية الحرة لا تتحقق في الخلايا الحية ولا يمكن لقوى الشد والتماسك أن تعمل في هذه الحالة. هذا هو السبب الذي يجعل آليات النقل في العناصر الخشبية الحية (مثل البرنشيمة الخشبية والأوعية الحية) يختلف كثيرا عن ذلك الموجود عند العناصر الخشبية المفتوحة الميتة. وفي الحقيقة تتم عملية النقل عبر العناصر الخشبية الحية بواسطة النقل السيمبلاستي والذي يعتمد على تحرك الماء عبر شبكة الامتدادات السيتوبلازمية التي تمتد من خلية إلى أخرى (الوصلات الخلوية).

الجزء التطبيقي

الفصل الأول مواد وطرق البحث

1-III العينات النباتية

Albizia lophantha(Willd.) Benth - 1-1-III

يعتبر نبات Albizia lophantha أحد النماذج التجريبية المناسبة لدراسة الجهاز الخشبي النامي للسيقان. النظام الخشبي لهذا النبات يتميز بعناصر وعائية واسعة وطويلة قد تمتد إلى عدة سلاميات عبر الساق. الحزم الوعائية واضحة والخشب الأولي والثانوي يمكن تمييز هما بسهولة. فهو من النباتات واسعة الانتشار، وهي الشجيرات كثيرة النفرع أو صغيرة رشيقة طولها يتراوح ما بين 4-15 م، جذعها مستقيم قمتها كثيفة الانتشار. الأز هار تختلف من زهرة الى اخرى تكون صغيرة ولونها أخضر مصفر. Paraserianthes هوجنس من أربعة أنواع ينتمون إلى العائلة (Mimosaceae) المدرجة في جنس الالبيزيا Albizia المشجار والشجيرات التي تتميز بوجود اوراق متفرعة يطلق عليها اسم (the bipinnate) ريشية الشكل، أوراق الساق 20سم بها من 6-12 زوج من القرون والعديد من الاوراق. كل الاوراق ضيقة وحادة طولها 1 سم وبها شعيرات حريرية. الاوراق الفتية تمتلك شعر بني اللون (Fisher, 1979).

جميع العينات تم الحصول عليها من الأشجار الفتية في حقل المركز للبحث العلمي المناطق الجافة بتقرت. خلال فترة النمو القصوى للنبات، استعملت الأفرع الحديثة النامية لدراسة الخشب الفتي، حيث تم قطعها في الصباح الباكر عند ظروف الحرارة والرطوبة المناسبتين ثم نقلت مباشرة إلى المختبر. وقد كانت الأفرع الخضراء مكونة من حوالي 25 سلامية وطولها تراوح بين 130 سم إلى 180 سم. من جهة أخرى، حيث اخترنا السيقان المستقيمة والسليمة وغير المتفرعة وقمنا بقطع عينات مكونة من حوالي 10 سلاميات.

جدول (101): الخصائص التصنيفية لنبات Fisher. 1979) Albezia lophanta

Albizialophantha(Willd.) Benth	النوع Species
Albizia	الجنس Genus
الفولية	العائلة
Fabaceae	Family
الفوليات	الرتبة
Fabales	Order
ثنائيات الفلقة	الطائفة
Magnoliopsida	Class
النباتات الزهرية	الشعبة
Magnoliophyta	Division
المملكة النباتية	المملكة
Plantae	Kingdom





Albezia lophanta صورة لشجرة : (14) عسورة الوثيقة (Fisher, 1979)

2-III اختبار السحب والتلوين

اختبار السحب والتلوين سهل وبسيط و قد تم تطويره وفقا للتجارب الأولية والقوانين الفيزيوكيميائية و ذلك لكشف الاوعية الميتة من الحية، عند مرور الملون في الاوعية الخشبية عن طريق قوة فيزيائية السحب أو الضغط كذلك لايعتمد على شروط أو وضعيات مختلفة وليس اختبار مكلف بل يحتوي على وسائل بسيطة متواجدة في كل مختبر.

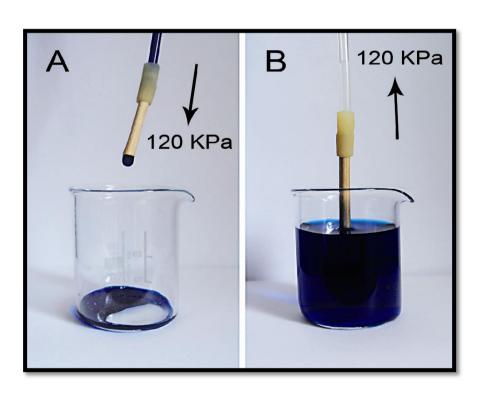
1-2-III مبدأ الاختبار

يعتمد اختبار السحب والتلوين على مبدأ أساسى يرتكز على الخصائص التركيبية للوعاء الخشبي (حليس، 2012)، فالوعاء الخشبي الذي يحتوي على أوعية خشبية ففي در اسات سابقة ومن الناحية التشريحية لهذه الاوعية للخشب فهو يتكون من أوعية فتية وأوعية حية. فالأوعية الميتة أو كما يطلق عليها أوعية بالغة فهي تكون عبارة عن أنابيب متصلة ومجوفة وتسمح بمرور المحاليل كالماء أو الملونات مخصصة للتجارب. أما بالنسبة للأوعية الحية أو الفتية فهي أوعية مقفلة وغنية بسيتوبلازم ولا تسمح بمرور المحاليل عكس الأوعية الميتة، فهو اختبار يعتمد على الملونات الأبلوبلاسيتية التي تنتقل داخل الأوعية الميتة البالغة وبين النقر والثقوب ولكن لا تمر عبر الأوعية الفتية الحية تختلف الملونات الأبلوبلاستية مثل الصفرانين Safranin، أزرق التولويدين Toluidine blue -O (TBO)، البنفسج الكريستالي Crystal Violet، أزرق إيفانس Evans blue، الفوشين القاعدي Basic fuchin، أزرق الألشيان Alcian blue. وللتمييز بين الأوعية نقوم بسحب المحلول بواسطة الحقنة كما ذكرنا سابقا استعملنا وسائل بسيطة عن طريق عملية سحب وامتصاص المحلول حيث قمنا بربط الأنبوب المطاطي بعنق الساق ووضعنا قاعدته في المحلول ونسحب وتحت ضغط سلبي كبير وبذلك فالمحلول سوف يمتص من طرف الأوعية الميتة، ونقوم بإجراء مقاطع عرضية للعينة النباتية الساق من منتصفه لأنه تشبع بالمحلول فنرى الأوعية ملونة والأوعية التي لم تتلون فهي أوعية حية أو فتية يوجد نوعا آخر للاختبار وهو عكس إختبار السحب أي بضغط حيث نقوم بدفع المحلول إلى الداخل حيث نربط الأنبوب الشفاف برأس الساق ونقوم بدفع الحقنة التي بداخلها المحلول الملون ونقوم بضغط عالى ولكن هذا الاختبار نوعا ما صعب ولا يعطى نتائج جيدة مثل اختبار السحب لأنه في بعض الاحيان قد يفلت الأنبوب من الساق ويتطاير الملون ويسبب بالفوضدى . إذن فاختبار السحب هو إختبار سهل ومضمون ويعطي نتائج مضمونة.

Toluidine blue O-2-III (أزرق التولويدين -2-III

استعملنا في هذه الدراسة محلول أزرق التولويدين (TBO) Toluidine blue-O (TBO) في اختبارات السحب والتلوين وكذلك في مختلف التجارب الخاصة بالشبكة الخشبية والنقل الجانبي (الوثيقة 15). هذا الملون يتحرك بحرية ضمن الجهاز الخشبي حيث ينتقل عبر لمعة العناصر الخشبية وخلال النقر المزدوجة والصفائح المثقوبة للجدران العرضية

(Chatelet et al., 2006). في حين لا يمكن لمحلول التولويدين أن يدخل إلى الخلايا الحية لأن الغشاء السيتوبلازمي يمنع مرور الجزيئات الكبيرة لهذا المحلول الأزرق (Shane et al., 2000). تركيز المحلول المستعمل في التجارب المختلفة كان 01 غ/ل.



الوثيقة (15): (شكل A) يوضح عملية الضغط حيث يتم دفع المحلول الملون داخل النسيج الخشبي لساق الالبيزيا و (شكل B) يوضح عملية السحب بقوى ضغط عالية حيث تقوم بشفط المحلول عبر الشبكة الخشبية للعينة النباتية المدروسة (حليس، 2012).

3-2-III الفحص المجهري وصور المقاطع

جميع العينات والمقاطع المجهرية تم فحصها باستعمال المجهر الضوئي طراز Zeiss KF2

الصور Zeiss KF2 compound light microscope (Carl Zeiss, West Germany).

Motic DMB1-2MP المجهرية (الوثيقة 14) تم التقاطها بالاستعانة بالمجهر الرقمي طراز Digital Microscope (DMB1- 2MP, Motic Instruments Inc., Xiamen, China



الوثيقة (16): صورة أصلية تبين المجهر الرقمي طراز Motic DMB1- 2MP

III-3-الجزء الأول: التأثير على النمط التشريحي للشبكة الخشبية

سوف تساعدنا هذه التجربة على فهم الهندسة التشريحية للحزم الخشبية تكون في طور النمو مما يسمح لنا باقتراح المسار الحقيقي للماء أثناء انتقاله عبر الحزم الفتية. نجد أن الأوعية الحية الفتية تكون سائدة بشكل واسع ومنتشر داخل الشبكة الخشبية وبذلك فهي تعطي نمط تشريحي معقد. كما ذكرنا سابقا ان الأوعية الفتية الحية هي عبارة عن أنابيب مغلقة بسبب السيتوبلازم وبتالي لاتسمح بمرور الماء والمغذيات، وبتالي تؤثر على طبيعة وإتجاهات الحركة الخارجية الحرة ضمن الشبكة الخشبية الميتة. في هذا الجزء من البحث إستخدمنا إختبار السحب والتلوين لدراسة توزع وانتشار الأوعية الحية الفتية داخل الشبكة الخشبية النامية مع رسم المسار الصحيح لمرور الماء عبرها وكيفية تنقله وهذا من خلال مرحلة النمو الخضري. ومن أجل رسم خريطة تفصيلية للشبكة الخشبية النامية

بالنسبة للسيقان. فقد قمنا بتتبع المراحل المختلفة لتمايز ونمو الأوعية الخشبية وهذا أيضا باستعمال إختبار السحب والتلوين.

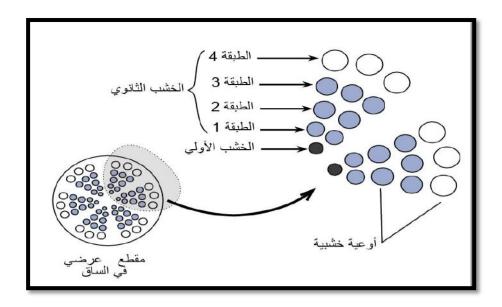
III-3-III المواد النباتية

العينة النباتية المستعملة في هذه التجربة هي نبات الالبيزيا Albezia lophanta حيث استعملنا الأعضاء الهوائية (الوثيقة14). يتم إحضار العينة المناسبة والخالية من العيوب في الصباح الباكروقص الأوراق والأغصان الزائدة من العينة. وخلال التجربة يجب اتخاذ عدة إحتياطات لنجاح التجربة وذلك خلال قطع الساق تحت الماء وذلك لمنع جفاف وتدفق الفقاعات الهوائية داخل الساق.

2-3-III الأوعية الحية في السيقان النامية

لمعرفة توضع وشكل الأوعية الحية على طول المسار الخشبي للسيقان النامية لنبات الالبيزيا Albezia lophanta وإعطاء شكل هندسي حقيقي لها تأخذ القطع الساقية وفحصها ثم نقطعها بحيث تكون مأخوذة من مسافات متتالية من القمة النامية، وذلك بدءا من السلامية الرابعة القريبة من القمة حتى السلامية السفلية رقم 21. من كل سلامية نقطع جزءا من الساق طوله 06 سم ويوضع مباشرة في الماء لمنعه من الجفاف أو دخول الهواء إلى النظام الخشبي.

تأخذ القطعة الساقية (طولها 00 سم) وتربط مع أنبوبة شفافة للحقنة الطبية الساحبة عبر طرفها العلوي، أما الطرف السفلي فيغمس في المحلول الملون (أزرق التولويدين). بعد ذلك تطبق القوة الساحبة بقوة ضغط تساوي 120- كيلو باسكال (KPa)، تترك القطعة تحت السحب لمدة قصيرة من 5 إلى 10 ثوان أي عندما يظهر المحلول الملون في الطرف العلوي للقطعة المربوط بأنبوبة السحب ثم نوقف السحب، وبعد ذلك نقوم بعمل عدة مقاطع عرضية في منتصف الساق وتأخذ المقاطع للفحص المجهري. نلاحظ اوعية ملونة واخرى غير ملونة تحت المجهر الضوئي عند تكبير 40. عند الفحص يمكن تمييز الأوعية البالغة الميتة من الأوعية الحية عن طريق التلوين، حيث تكون الأوعية الميتة ملونة بالأزرق بينما تكون الأوعية الحية غير ملونة تماما.



الوثيقة (17): رسم تخطيطي يوضح الطبقات المتتالية من الأوعية الثانوية وترتبها ابتداءا من النخاع في مركز الساق إلى القشرة خارج الساق. تكون الطبقة الأولى (الطبقة 1) محاذية للخشب الأولى وهي الطبقة التي تظهر مبكرا خلال تكون الحزم الخشبية حيث تلاحظ هذه الطبقة قريبا من القمة النامية للساق. وهكذا تبدأ الطبقات المتتالية في الظهور والنضج كلما ابتعدنا عن قمة الساق. بهذه الطريقة سوف نتابع التدرج في تمايز ونمو الطبقات الوعائية خلال التجارب التالية في هذه الدراسة (حليس، 2012).

III-3-3- تمايز ونضج الأوعية في السيقان النامية

بعد دراسة التواجد التشريحي للأوعية الحية بشكل عام، سوف نتطرق الى معرفة ودراسة تطور وتمايز ونضج الطبقات الوعائية المختلفة للنسيج الخشبي (الوثيقة 17). ولفهم الهندسة الهيدروليكية للحزم الخشبية النامية سوف نقوم بمعرفة مكان التمايز ومكان نضج الأوعية مع وضع تخطيط للحزم الوعائية أثناء تدرجها ومعرفة حجم الأوعية الحية وكيفية انتظامها على طول الشبكة الخشبية وإنتقال الماء في مساره الصحيح. ولإثبات تطور ونضج وتمايز الأوعية الخشبية من القمة الى القاعدة تطرقنا لتجربة السحب والتلوين، حيث ساعدتنا هذه الطريقة في تلوين الأوعية الميتة البالغة وتمييزها عن الأوعية الحية. قمنا باجراء مقاطع عرضية على كامل الجهاز الخشبي وفحصناها تحت المجهر الضوئي. نلاحظ مكان ظهور الأوعية ومكان نضجها على طول الساق ومن ثم يمكننا أن نحدد بالضبط طول الأوعية الحية ومكان تمايزها والمكان الذي تتحول فيه إلى أوعية ميتة.

أحضرنا الأفرع الخضراء لنبات الألبيزيا وقسمناها لقطع صعيرة تبلغ طول كل قطعة 6 سم ونضعها في إناء به ماء وذلك لمنع جفاف القطع الساقية. يربط الأنبوب الشفاف من عنق الساق وقاعدته تكون مغمورة في بيشر يحتوي على المحلول الملون، ونقوم بسحبه حيث يمتص من القاعدة الى القمة وعند ظهور بعض المحلول في الطرف العلوي للساق نتوقف من عملية السحب ونغسل القطعة الساقية بالماء جيدا. بعد ذلك ولتتبع النمو التدريجي ونضج الأوعية في القطعة نقوم بفحص الجهاز الخشبي على مسافات متتالية من الطرف العلوي، لذلك نبدأ من الطرف العلوي ونعمل مقاطع عرضية متتالية بعد كل 5 ملم حتى نصل إلى القاعدة. نفحص المقاطع العرضية المتتالية تحت المجهر ونلاحظ ظهور الأوعية الجديدة ونضجها على طول الساق. المنطقة التي تظهر فيها طبقة جديدة من الأوعية تمثل منطقة التمايز لهذه الطبقة الوعائية، أما المنطقة التي يظهر فيها الملون لأول مرة في أوعية الطبقة الجديدة فهي منطقة نضج وموت الأوعية.

III -4- الجزء الثاني: التأثير على حركة الماء في الحزم النامية

الهدف من هذه التجربة هو دراسة وتوضيح النمط وإتجاه الحركة داخل الشبكة الخشبية النامية وتأثير النقل الهيدروليكي Hydraulic conductance للأوعية الحية على اتجاه حركة المواد خلال الحزم الخشبية النامية. عموما سوف نحاول أن نوضح الإختلافات في حركة ونقل السوائل بين الشبكة الخشبية النامية والشبكة الخشبية البالغة للسيقان النباتية، لقد إفترضنا في هذه الدراسة بأن كميات كبيرة من الماء المنقول خلال الشبكة الوعائية الميتة للحزم النامية يتحرك في الاتجاه الجانبي وذلك لوجود الأوعية الحية التي تعيق الحركة العمودية، لذلك ولإثبات بأن الماء في الحزم النامية يتحرك بشكل رئيسي في الإتجاه الجانبي عبر المسارات الجانبية بين الأوعية فقد استعملنا طريقة تجريبية واحدة وهي: تحديد أنبوب شعري واحد من ضمن الحزم الخشبية النامية.

1-4-III المواد النباتية

استعملنا في هذا الجزء من الدراسة عينات من نبات Albezia lophanta حيث تم الإختبار على الأفرع الخضراء، يتم إحضار العينات المناسبة والخالية من العيوب في

الصباح الباكرونزع الأوراق والأغصان الزائدة الخضراء أثناء الأختبار من المستحسن أن تتم جميع عمليات القص والتقسيم تحت الماء لتجنب الجفاف وتدفق فقاعات الهواء إلى الأوعية الخشبية.

III -4-2- تحديد النمط وإتجاه النقل الهيدروليكي داخل الشبكة الخشبية النامية (طريقة التلوين الأحادى للأوعية الخشبية)

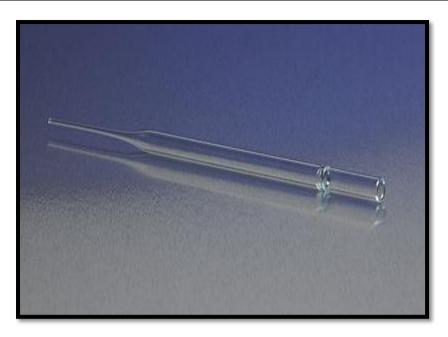
بعد دراسة التواجد التشريحي للأوعية الحية بشكل عام، ننتقل إلى الدراسة المفصلة والتي تهدف إلى دراسة نمط وإتجاه الحركة داخل الشبكة الخشبية النامية لمختلف الأوعية ومتابعة ومعرفة التصميم ثلاثي الأبعاد للجهاز الخشبي في حالة النمو والتمييز بين الأوعية الحية والأوعية الميتة مع تتبع مسارها وانتظامها على طول الشبكة الخشبية. وهو ما سوف يساعدنا على فهم الهندسة والوظيفة الهيدروليكية لهذه الحزم النامية خلال فترة النمو الخضري للأغصان الخضراء وبالتالي فهم عمليات النقل والتوصيل خلال مرحلة النموعند نبات.

من أجل أن نتابع النمط الكامل لتمايزبين الأوعية الخشبية من القمة النامية حتى القاعدة، إعتمدنا على طريقة تلوين وعاء خشبي واحد من ضمن الحزم الوعائية النامية وتمييزها بالملون ثم وبواسطة المقاطع العرضية نفحص الجهاز الخشبي من منطقة حقن الملون إلى غاية خروجه من الساق، ونلاحظ مكان ظهور المحلول الملون وتتبع مساره من وعاء إلى آخر. فهذه الطريقة تتيح لنا أن نتبع مسار الماء داخل الأوعية النامية وتأثير الأوعية الحية على مسار الماء.

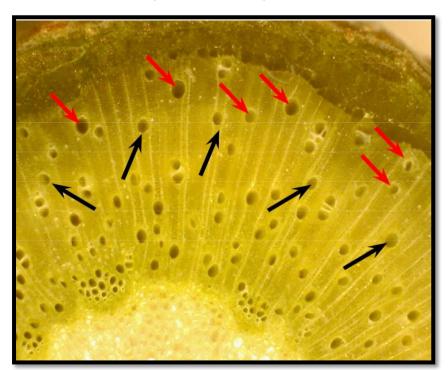
إعتمدنا في هذه التجربة على طريقة التلوين الأحادي للأوعية الخشبية والتي تعتمد على تلوين مسار الماء من الأوعية الحديثة إلى باقي الأوعية الوظيفية، حيث قمنا بتبع المسار الذي يسلكه الماء من الأوعية الحديثة إلى باقي الأوعية الناضجة الوظيفية وذلك باستعمال طريقة التلوين الأحادي للأوعية أو ما يعرف بطريقة حقن الصبغ في وعاء واحد باستعمال الأنابيب الشعرية.

قمنا بتحضير الأنابيب الشعرية باستعمال ماصة باستور الزجاجية (الوثيقة 18). تسخن الماصة الزجاجية على موقد بنزن حتى تصبح مرنة ومن ثم تسحب من الطرفين لكى تتحول إلى أنبوب شعري. نحضر قطعة بطول 20 سم من الأغصان النامية للنبات التجريبي (ألبيزيا) وذلك من المنطقة البعيدة عن القمة النامية بـ 40 سم. عند الجزء السفلي لقطعة الساق وباستعمال المكبرة، نقوم بإدخال الأنبوب الشعري في أحد الأوعية الخشبية الموجودة في المحيط الخارجي للحزمة الخشبية (أنظر الوثيقة20)، أي أننا نختار أحد الأوعية الخشبية التي تتواجد قرب الأوعية الحية في المحيط الخارجي للحزمة (الوثيقة 19). بعد إدخال الأنبوب الشعري في الوعاء نقوم بتثبيته بواسطة غراء سريع الجفاف، كما نقوم بتغطية كل السطح الخارجي للساق بهذا الغراء من أجل منع جفاف الأوعية ومن أجل التثبيت الأقوى للأنبوب الشعري. نملأ الأنبوب الشعري بالمحلول الملون (أزرق التولويدين) وذلك باستعمال إبرة الحقن الطبي، ثم نربط الأنبوب الشعري بأنبوب بلاستيكي ونطبق قوة ضغط خفيفة على الملون باستعمال إبرة الحقن لمدة دقيقة واحدة (01 دقيقة). بعد هذه المرحلة، ننزع الغراء والأنبوب الشعري ونغسل القطعة الساقية جيدا بالماء، ونبدأ بإجراء المقاطع العرضية لتتبع مسار الملون. حيث نبدأ من منطقة حقن الملون ونجري مقاطع عرضية متتالية كل 02 مم. نلاحظ المقاطع تحت المجهر الضوئي على تكبير 40، ونصور المقاطع ونتتبع حركة الملون داخل الأنابيب الخشبية.

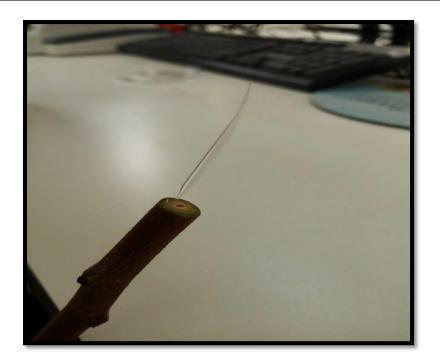
من خلال المقاطع المتتالية، نرسم المسار التخطيطي للملون والذي يعبر عن مسار الملون من الأوعية الحديثة نحو الأوعية البالغة الوظيفية. وهذا المسار يبين لنا كيفية اتصال الأوعية حديثة النضج بالشبكة الخشبية الناضجة. وهو بذلك يعبر عن كيفية بداية تحرك الماء في الأوعية الحديثة أي كيفية بداية عمل الأوعية الحديثة، وأيضا يعطينا فكرة عن تأثير الأوعية الحية على طريقة حركة الماء في الحزم الخشبية النامية.



الوثيقة (18): ماصة باستور الزجاجية المستعملة في صناعة الأنابيب الشعرية. (حليس، 2012)



الوثيقة (19): صورة مكبرة لسطح الساق النباتية المستعملة في تجربة الحقن الأحادي للأوعية. الأسهم السوداء تشير إلى الأوعية حديثة النضج التي نختارها لحقن الملون وتتبع مسار الماء. الأسهم الحمراء تشير إلى الأوعية الحية غير الناضجة (حليس، 2012)



الوثيقة (20): صورة أصلية تبين إدخال الأنبوب الشعري في أحد الأوعية الخشبية



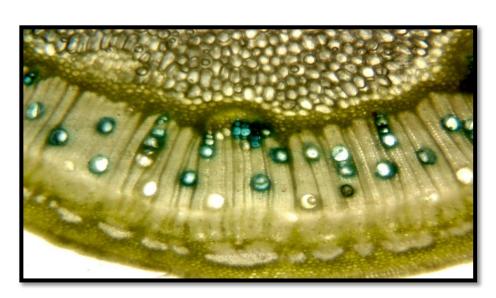
الوثيقة (21): صورة أصلية تبين كيفية تثبيت الأنبوب الشعري على الساق النباتية باستعمال الغراء الملون يحقن داخل الأنبوب الشعري بواسطة إبرة حقن عادية.

الفصل الثاني النتائج والمناقشة

1-IV اختبار السحب والتلوين

لقد استعملنا اختبار السحب والتلوين من أجل تتبع الأوعية الحية وتواجدها ضمن الحزم الناقلة للسيقان الحديثة، فقد تم فحص السيقان النامية للنباتات المدروسة وذلك على مسافات متتالية على طول الساق من القمة إلى القاعدة. فباستعمال اختبار السحب والتلوين تم تحديد التواجد والتوزيع التشريحي للأوعية الحية ضمن الحزم الناقلة في السيقان النامية، فعندما تم سحب المحلول الملون داخل الشبكة الخشبية بواسطة الضغط العالي لوحظ انتشار الملون خلال كامل الشبكة الخشبية وتلونت كل الأوعية الميتة البالغة ما عدى الأوعية الحية الفتية التي لم تتلون لعدم مرور المحلول الملون خلالها.

منحنا هذا الإختبار في بحثنا على قدرة التمييز بين الأوعية الحية والأوعية الميتة داخل الشبكة الخشبية للسيقان النامية. وهذا راجع إلى إمكانية المحلول الملون (أزرق التيلودين)، وذلك بإنتشاره في كامل الشبكة الخشبية الميتة، أيضا لا يمكنه المرور عبر الأوعية الحية لأنها ذات نظام مغلق وخلايا مفصولة عن بعضها البعض وسبب ذلك غناها بالسيتوبلازم حتى ولو طبقنا قوة سحب عالية على السيقان.



الوثيقة (22): صورة أصلية توضح نتيجة إختبار السحب والتلوين للكشف عن تواجد الأوعية الحية في الحزم الخشبية النامية. الوثيقة توضح مقطع عرضي في قطعة من الساق تم سحب المحلول الملون انتشر في كل أوعية الميتة والتي تظهر باللون الأزرق في الشكل. فقط الأوعية الحية بقيت غير ملونة عند الحلقة الخارجية من الحزم الوعائية.

لقد اعطى هذا المحلول أزرق التيلودين) نتائج صحيحة وملاحظات واضحة، والنتائج المسجلة في هذه الدراسة كانت متوافقة مع الملاحظات السابقة المتعلقة بحركة الملون عبر النظام الخشبي التي بينتها الدراسات السابقة.

(Chatelet et al., 2006; Shane et al., 2000; Zanne et al., 2006)

وجدنا إختبار السحب والتلوين طريقة سهلة وسريعة التطبيق ولا تتطلب وسائل مكلفة أو نادرة وايضا بدون شروط معقدة، فالتجارب التي أجريت خلال هذا الاختبار أظهرت نتائج دقيقة، وهوما يؤكد على صلاحية هذا الأختبار وامكانية الأعتماد عليه كطريقة دقيقة. في نفس الوقت ليس فقط في الكشف عن الأوعية الفتية الحية وإنما أيضا في متابعة الأنماط المختلفة لحركة السوائل خلال الشبكة الخشبية النامية للنبات المدروس.

2-IV- التأثير على النمط التشريحي للشبكة الخشبية

1-2-IV تواجد الأوعية الحية في السيقان النامية

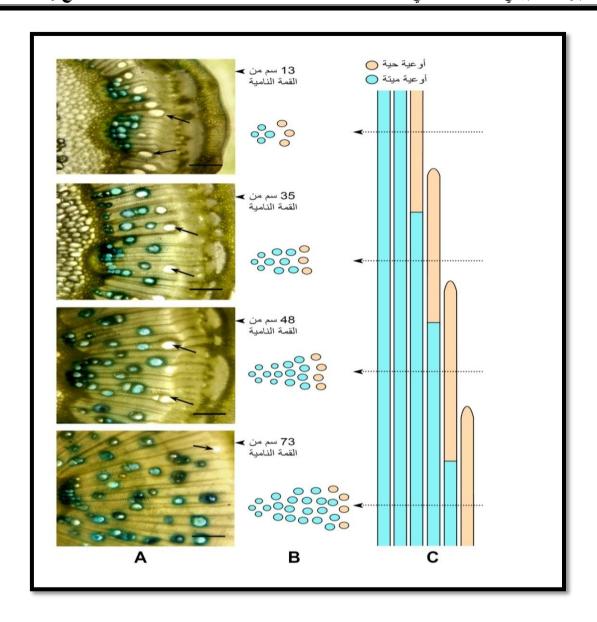
في بداية هذا البحث حاولنا أن نبين التواجد المكاني والتوضع التشريحي للأوعية الخشبية الحية على طول السيقان الحديثة النامية، لذلك قمنا بتطبيق اختبار السحب والتلوين على عينات من الساق مأخوذة على مسافات متتالية من القمة الساقية.

لقد أظهرت جميع القطع الساقية المدروسة لنبات Albezia lophanta وجود الأوعية الحية في المسار الخشبي، ففي المقاطع العرضية للعينات المختبرة بواسطة السحب والتلوين يلاحظ أن الأوعية المحيطية التي تتواجد في الحواف الخارجية للحزم الخشبية تكون غير ملونة وبالتالي تكون مازالت حية (الوثيقة23). في أية حالة من الحالات لم يلاحظ النصب الكلي للنسيج الخشبي حتى في القطع الساقية البالغة البعيدة عن القمة النامية للساق. ففي كل الحالات، كانت الأوعية المحيطية القريبة من الكامبيوم الوعائي غير ملونة، فعلى الرغم من الحالات، كانت الأوعية لم يدخل المحلول الملون إلى هذه الأوعية وهو ما يدل على أن الأوعية المحيطية القريبة من الكامبيوم مازالت حية وغير مفتوحة للنقل الحر للسوائل. الوثيقة(23) يبين مثالا نموذجيا لصور المقاطع العرضية التي توضح التواجد التشريحي للأوعية الحية ضمن النسيج الخشبي للسيقان الحديثة النامية. على كل حال لوحظ نفس النمط للأوعية الحية ضمن النسيج الخشبي للسيقان الحديثة النامية.

من التلون في أغلب الحزم الخشبية المدروسة، حيث توجد على الأقل طبقة واحدة من الأوعية الحية في المناطق المحيطية للحزم الناقلة. على العموم، لقد دلت الفحوصات الحالية على التواجد المستمر للأوعية الحية على طول السيقان الحديثة ابتداءا من القمة النامية ووصولا إلى المناطق الأكثر بلوغا عند قاعدة الساق.

عند المسافات القريبة من القمة النامية، لاحظنا وجود عدد قليل من الأوعية الميتة الملونة في كل حزمة خشبية مع وجود حلقة خارجية من الأوعية الحية غير الملونة (وثيقة كل عزمة خشبية ومع زيادة المسافة من القمة النامية، يزداد عدد الأوعية الميتة الملونة في كل حزمة خشبية، إلا أن عدد الأوعية الحية يستمر في الظهور على شكل طبقة وحيدة عند الجزء الخارجي من الحزم.

إعتمادا على نمط التلوين الذي لاحظناه في هذه التجارب، يبدو من المنطقي أن نستنتج أن تمايز ونضج الأوعية الخشبية يتم بشكل تدريجي على طول الساق الخشبية النامية. وبهذه الطريقة من التمايز، فإن الجزء العلوي من الأوعية يبقى حيا وغير مفتوح للتدفق الحر للماء. هذا النمط يمكن تلخيصه في الوثيقة (23)، وعلى حسب هذا الشكل نلاحظ أن الطبقات المتتالية من الأوعية الخشبية يتم إنشاؤها بشكل مستمر على طول الساق. كما أن كل طبقة جديدة تتشكل قبل نضج الطبقة التي قبلها.



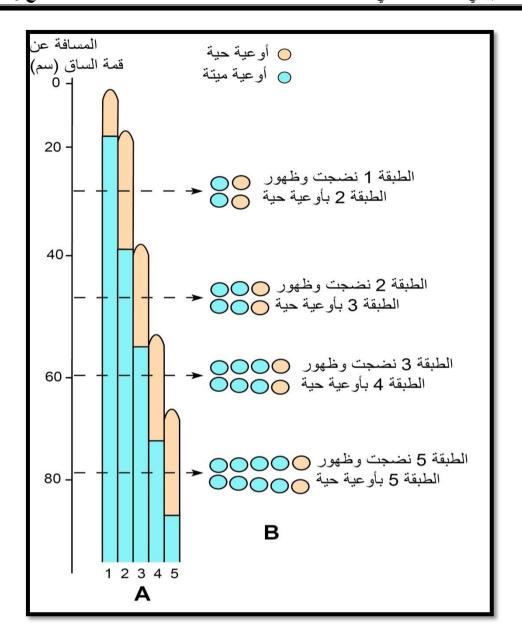
الوثيقة (23): تبين نتائج اختبار السحب والتلوين على السيقان الحديثة لنبات Albezia lophanta تبين الصور تواجد الأوعية الحية وانتظامها ضمن الحزم الخشبية النامية.

- A. صور مقاطع عرضية عند مسافات متتالية من القمة النامية، حيث تظهر الأوعية الحية غير ملونة عند الحلقة الخارجية للحزم (أنظر الأسهم).
 - B. رسم تخطيطي لمقطع عرضي للحزم الناقلة يبين تواجد الأوعية الحية.
- C. يظهر رسم تخطيطي لمقطع طولي للحزم الناقلة يبين تواجد الأوعية الحية. خط سلم الرسم = 400 نانومتر (حليس، 2012).

2-2-IV تمايز ونضج الأوعية في السيقان النامية

إن استعمال قوى السحب للمحلول الملون في الشبكة الخشبية للسيقان النامية ولمدة كافية يؤدي إلى تلوين جميع الأوعية الميتة في الشبكة الخشبية ولا تبقى سوى الأوعية الحية والتي تظهر تحت المجهر وبكل وضوح خالية من الألوان، وهذا ما يسمح بالتتبع الدقيق لأماكن التمايز والنضج لمختلف الأوعية الثانوية في الأسطوانة الخشبية. فعندما نعمل المقاطع العرضية على مسافات متتالية بدءا من القمة فإننا نستطيع أن نرسم خريطة مفصلة للحزمة الوعائية النامية أين نوضح أماكن التمايز وأماكن النضج.

لقد اعتمدنا على هذه الطريقة وقمنا بفحص الحزم النامية للسيقان الحديثة للنبات المدروس، وقد كانت النتائج واضحة جدا واستطعنا أن نحدد النمو التدريجي للأوعية. عند بداية التمايز الوعائي وقريبا جدا من القمة الميريستيمية تبدأ الطبقة الأولى من الأوعية الثانوية بالتمايز والظهور على مسافة حوالي 1-3 سم من القمة النامية، لكن نضج وموت هذه الأوعية يبدأ على مسافة 18 سم من القمة. على مسافة تقارب 16 سم من القمة النامية تبدأ طبقة ثانية من الأوعية الثانوية في التمايز والظهور في المنطقة المحيطية الخارجية للحزم الوعائية. لوحظ بأن أوعية هذه الطبقة تكون أوسع من الأوعية السابقة للطبقة الأولى. تبدأ على على النصح والموت للأوعية الطبقة الثانية على مسافة تعادل 49 سم من القمة. وهكذا على نفس المنوال، كل الطبقات الجديدة من الأوعية الثانوية تتمايز على مسافات متتالية بعيدة عن القمة وكذلك هو الشأن بالنسبة للنضج والبلوغ. فالطبقات الثالثة والرابعة والخامسة من الأوعية الثانوية تبدأ في التمايز على مسافات تساوي على التوالي: 37 سم، 53 سم و88 سم من القمة الميراستيمية. أما نضج هذه الطبقات فيبدأ على مسافات تساوي: 56 سم، 73 سم من القمة على التوالي.



الوثيقة (24) : رسم تخطيطي لمقطع يوضح مسافات التمايز والنضج والمحددة بالسلم الأيسر في هذاالرسم.

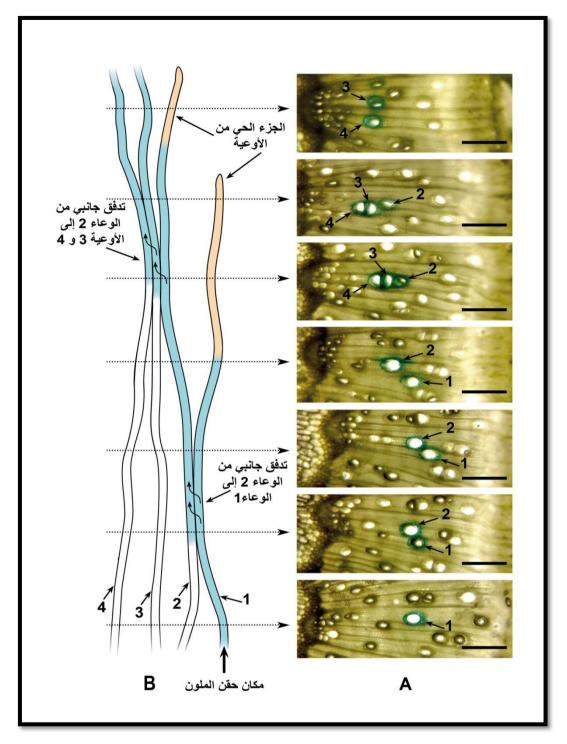
A. يوضح النمط الطبيعي للتمايز والنمو التدريجي للأوعية. من خلال هذا المخطط يمكن ملاحظة التموضع التشريحي للأوعية الحية على طول الحزمة النامية الاحظ أن النهايات القمية للأوعية تكون دائما حية.

B. رسم تخطيطي للمقطع العرضي في الحزمة النامية يوضح تواجد الأوعية الحية.

IV _3_ اختبار التلوين الأحادي للأوعية الخشبية

عندما قمنا بحقن المحلول الملون في وعاء واحد من الأوعية الخشبية للأفرع النامية، وبعد فحص المقاطع المتتالية ابتداءا من منطقة الحقن، لاحظنا أن الملون يظهر أو لا في وعاء واحد من بين الأوعية الخشبية. ويستمر الملون في هذا الوعاء خلال بعض المقاطع المتتالية أي خلال مسافة قصيرة، لكن سرعان ما يظهر الملون في وعاء ثاني قريب ومجاور للوعاء الملون الأول (الوثيقة 25). حيث تدل هذه المنطقة على وجود اتصال جانبي بين الوعاء المملون المملون الملون بأن ينتقل من الوعاء الأول إلى الوعاء الثاني المجاور. بعد ذلك وفي المقاطع المتتالية عند المسافات الأعلى، نلاحظ بداية افتراق هذه الأوعية الملون وابتعادها عن بعضها البعض، ومع زيادة المسافة، سرعان ما يبدأ الوعاء الذي تلون أولا في فقدانه للون إلى أن يتلاشى اللون تماما ويرجع هذا الوعاء خال من اللون تماما، بينما يستمر الوعاء الثاني حاملا للملون، وهذا يعني أن الوعاء الأول قد وصل إلى منطقة الأوعية الحية أين لا يمكن للملون أن يدخل إلى هذه الخلايا (أنظر الوثيقة 25).

مع تقدم المسافة، يبقى الوعاء الثاني محتفظ باللون ولكنه في منطقة معينة يلتقي جانبيا مع وعاءين آخرين أين ينتقل اللون إليهما عبر الوصلات الجانبية، وبذلك يصبح لدينا ثلاثة أوعية ملونة. بعد ذلك وبعد عدة مقاطع متتالية، يبدأ الوعاء الثاني في الابتعاد عن هذه الأوعية ويبدأ في فقدان اللون تدريجيا إلى أن يصبح غير ملون تماما وهذا يدل على وصوله إلى الجزء الحي (الوثيقة 25)، أين لا يستطيع المحلول الملون أن يدخل إلى الخلية. أما الأوعية الأخرى التي استلمت الملون، فإنها تستمر حاملة اللون إلى منطقة أبعد من الساق، إلا أننا نكتفي عند هذه المنطقة في تتبع حركة الملون لأننا جمعنا الدليل الواضح على طريقة حركة الماء داخل الأوعية الحديثة وتأثير الأوعية الحية على نمط الحركة في الأفرع النامية.



الوثيقة (25): رسم تخطيطي يبين نتائج اختبار التلوين الأحادي للأوعية الخشبية. من خلال تتبع حركة الملون (أزرق الميثيلين) يمكن تتبع المسار الذي يسلكه الماء من الأوعية الحديثة إلى باقي الأوعية الناضجة الوظيفية. الجزء A من الشكل يبين المقاطع العرضية المتتالية إبتداءا من منطقة حقن الملون في وعاء أحادي ووصولا إلى منطقة تدفق الملون إلى الأوعية الناضجة. تم ترقيم الأوعية انطلاقا من الوعاء الأول الذي يدخله الملون (رقم 1) إلى الوعاء الذي يستلم الملون في الأخير (رقم 4). (حليس، 2012)

خلاصة عامة

خلاصة عامة

الهدف الرئيسي من هذا العمل هو أبراز الأهمية التشريحية والوظيفية للأوعية الفتية الحية من خلال دراسة التواجد المكاني لهذه العناصر ودراسة تأثيرها على نمط واتجاه الحركة داخل الشبكة الخشبية النامية. إعتمدنا على اختبار السحب والتلوين من أجل تشخيص الأوعية الحية وتمييزها عن الأوعية الميتة. أما بالنسبة لتأثير الأوعية الحية على حركة المواد فقد اعتمدنا على اختبار التلوين الأحادي للأوعية. كل التجارب المعتمدة طبقت على نبات الألبيزيا وذلك لما يتميز به هذا النبات من خصائص تركيبية وتشريحية تجعله مناسب جدا لهذه الدراسة.

بالنسبة لاختبار السحب و التلوين، فقد اعطى نتائج دقيقة وبفضله تم تحديد التواجد والتوزيع التشريحي للأوعية الحية ضمن الحزم الناقلة في السيقان النامية، فبالاستعانة بالتجارب الصبغية والهيدروليكية لهذا الاختبار قمنا باثبات قدرة التمييز بين الاوعية الفتية الحية والأوعية البالغة الميتة. تبين لنا وجود عدد قليل من الأوعية الميتة الملونة لكل حزمة خشبية مع وجود حلقة خارجية من الأوعية الحية الغير ملونة عند المسافات القريبة من القمة النامية. عموما الأوعية المحيطية القريبة من الكامبيوم تكون حية وغير مفتوحة لنقل الحر للسوائل.

بالنسبة لتمايز ونضج الأوعية في السيقان النامية وجود عدة طبقات جديدة من الأوعية الثانوية تتمايز على مسافات متتالية بعيدة عن القمة. تبدأ الطبقة الأولى بالتمايز والظهور على مسافة حوالي من 1-3 سم لكن نضج وموت هذه الأوعية يبدأ على مسافة 18سم من القمة، تبدأ الطبقة الثانية في التمايز والظهور في المنطقة المحيطية الخاريجية للحزم الوعائية على مسافة تقارب 16سم لكن نضج وموت هذه الأوعية يبدأ على مسافة تعادل 49سم من القمة. والطبقات الثالثة والرابعة والخامسة تبدأ فالتمايز على مسافات تساوي على التوالي37سم، 53سم، من القمة الميريستيمية، أما نضج هذه الطبقات فيبدأ على مسافات تساوي 56سم، 72سم، 88سم من القمة على التوالى.

بالنسبة للتلوين الأحادي للأوعية الخشبية فقد تم تشجيل ظهور الملون أولا في وعاء واحد من بين الأوعية الخشبية مع إستمراره. وسرعان ما يظهر في وعاء ثاني قريب ومجاور للوعاء الملون الأول وهذا ما يؤكد لنا وجود إتصال جانبية بين الوعائين مع زيادة المسافة يبدأ الوعاء الأول في فقدانه للون وهذا يدل أن الوعاء الأول قد وصل إلى منطقة الأوعية الحية.

بالنسبة للوعاء الثاني يبقى محتفظ باللون ولكنه في منطقة معينة يلتقي جانبيا مع وعائين آخرين حيث ينتقل اللون إليهما عبر الوصلات الجانبية وبذلك يصبح لدينا ثلاثة أوعية ملونة، ويبدأ الوعاء الثاني في فقدان اللون تدريجيا إلى أن يصبح غير ملون تماما وهذا يدل على وصوله للجزء الحي، أما الأوعية الأخرى التي إستلمت الملون تستمر حاملة اللون إلى منطقة أبعد من الساق. وهذا ما تم تأكيده بشكل قاطع من الدراسة حيث أن النتائج الصبغية والهيدروليكية بشكل كبير على أهمية الوصلات الجانبية والنقل الجانبي بين العناصر الخشبية المتجاورة، لأننا جمعنا الدليل الواضح على طريقة حركة الماء داخل الأوعية الخشبية وتأثير الأوعية الحية على نمط الحركة في الأفرع النامية.

وفي الأخير نأمل أن تساهم هذه الدراسة في نزع بعض التعقيد حول الشبكة الخشبية النامية وعمليات النقل خلال فترات النمو الخضري، كما نأمل أيضا خلال هذه الدراسة قد وفرنا بعض المفاهيم عن الأوعية الفتية الحية.

كنظرة مستقبلية نرجو أن تحض هذه الأوعية الفتية الحية بدر اسات معمقة من طرف الباحثين لما لها من أهمية بالغة داخل الجهاز الخشبي.

المراجع

قائمة المراجع باللغة العربية

1- حليس ي.، 2012. الأهمية التشريحية والوظيفية للأوعية الفتية الحية في الجهاز الخشبي: دراسة نسبة وتوزيع الأوعية الفتية الحية في مختلف الأعضاء النباتية بواسطة اختبار السحب والتلوين. مذكرة دكتوراه، جامعة منتوري قسنطينة، 155ص.

2- بن حمد الوهيبي م.، بن عمر باصلاح م.، 2002. النقل في النبات. دار النشر جامعة الملك سعود، الرياض. 152ص

قائمة المراجع باللغة الأجنبية

Article

- **1- Alexander R. A. & Ronald R. S. (2001)** Xylem structure and function in north Carolina state University, Raleigh ,north Carolina, USA, 9.
- **2- Blackman L.M. & Overall R.L. (2001)** Structure and function of plasmodesmata. Australian Journal of Plant Physiology 28, 709–727
- **3- Burggraaf PD.** (1972) Some observations on the course of the vessels in the wood of Fraxinus excelsior L. Acta Bot. Neerl. 21, 32–47.
- **4- Cantrill L.C., Overall R.L. & Goodwin P.B.** (1999) Cell-to-cell communication via plant endomembranes. Cell Biology International 23, 653–661.
- **5- Carlquist, S. (1988)** Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledonous wood. Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin, New York.
- 5- Chatelet D.S., Matthews M.A., Rost T.L. (2006) Xylem structure and connectivity in grapevine (Vitis vinifera) shoots provides a passive mechanism for the spread of bacteria in grape plants. Annals of Botany, 98, 483–494.
- **6- Dennis M.G., Steven F.O., Fisher J.B.**(**2001**) Comparative vessel anatomy of arctic deciduous and evergreen dicots. American Journal of Botany 88(9): 1643–1649.

- **7-Dixon, H. H., & J. Joly. (1894)** On the ascent of sap. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. 186: 563–576.
- **8- Eames JA, Mcdaniels LH. (1947)** An introduction to plant anatomy. McGraw-Hill Book Co., Inc. New York.
- **9- Ellmore GS, Zanne AE, Orians CM.** (2006) Comparative sectoriality in temperate hardwoods: hydraulics and xylem anatomy. Botanical Journal of the Linnean Society 150, 61-71.
- **10- Epel B.L.** (**1994**) Plasmodesmata: composition, structure and trafficking. Plant Molecular Biology 26, 1343–1356.
- **11- Esau, K.** (**1977**) Anatomy of Seed Plants, 2nd edn. John Wiley and Sons, New York.
- **12- Evert, R.F., Russin, W.A., Botha, C.E.J.** (**1996**) Distribution and frequency of plasmodesmata in relation to photoassimilate pathways and phloem loading in the barley leaf. Planta 198: 572-579.
- **13- Fisher N.(1979)** paraserianthes lophantha (willd).nielsen Australia's Flora Growing native plants.
- **14- Fujii T, Lee SJ, Kuroda N, Suzuki Y.** (2001) Conductive function of intervessel pits through A growth ring boundary of machilus thunbergii. IAWA Journal 22 (1): 1–14
- **15- Hacke, U.G. & J.S. Sperry.** (2001) Functional and ecological xylem anatomy. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 4: 97–115.
- **16- Hansen EA, Dickson RE. (1979)** Water and mineral nutrient transfer between root systems of juvenile Populus. Forest Science 25, 247±252.
- **17- Holbrook NM, Zwieniecki MA (1999)** Embolism repair and xylem tension: do we need a miracle? Plant Physiol 120: 7–10.
- **18- Katarzina S, Beata ZM.** (2007) Seasonal changes in the degree of symplasmic continuity between the cells of cambial region of Acer pseudoplatanus and Ulmus minor. Act. Sos. Bot. Polniae. 4:277-286.

- **19- Kramer P, Boyer J. (1995)** Water relations of plants and soils. San Diego, CA, USA: Academic Press.
- **20- Kishore S. R., Rao. K.S.** (2003) Cambial variant and xylem structure in the stem of Cocculus hirsutus (Menispermaceae) IAWA Journal, Vol. 24 (4) 411–420.
- **21- Kitin P, Sano Y, Funada R.** (2001) Analysis of cambium and differentiating vessel elements in kalopanax pictus using resin cast replicas.IAWA Journal 22 (1): 15–28.
- **22- kitin PB, fujii T, abe H, funada R.** (2004) anatomy of the vessel network within and between tree rings of fraxinus lanuginosa (oleaceae). American Journal of Botany 91(6): 779–788.
- **23- Kitin P, Fujii T, Abe H , Takata K. (2009)** Anatomical features that facilitate radial flow across growth rings and from xylem to cambium in Cryptomeria japonica. Annals of Botany 103(7), 1145–1157.
- **24-** Lucas W.J. & Wolf S. (1993) Plasmodesmata: the intercellular organelles of green plants. Trends in Cell Biology 3, 308–315.
- **25- Mezitt L.A. & Lucas W.J.** (1996) Plasmodesmal cell-to-cell transport of proteins and nucleic acids. Plant Molecular Biology 32, 251–273.
- **26- Milburn JA.** (1996) Sap Ascent in vascular plants: challengers to the Cohesion theory ignore the significance of immature xylem and the recycling of Munch water. Annals of Botany 78: 399-407.
- **27- Oparka K.J. & Prior D.A.M.** (1992) Direct evidence for pressuregenerated closure of plasmodesmata. Plant Journal 2, 741–750.
- **28- Oparka K.J. & Turgeon R. (1999)** Sieve elements and companion cells traffic control centres of the phloem. Plant Cell 11, 739–750.
- **29- Orians CM, Ardon M, Mohammad BA.** (2002) Vascular architecture and patchy nutrient availability generate within-plant heterogeneity in plant traits important to herbivores. American Journal of Botany 89: 270–278.

- **30- Roberts A.G., Oparka K.J..** (2003) Plasmodesmata and the control of symplastic transport. Plant, Cell and Environment. 26, 103–124.
- **31- Rinne P.L.H. & van der Schoot C. (1998)** Symplasmic fields in the tunica of the shoot apical meristem coordinate morphogenetic events. Development 125, 1477–1485.
- **32- Rowse, H. R. & D. Goodman.** (1981) Axial resistance to water movement in broad bean (wca faba) roots. J. Exp. Bot. 32:591-598.
- **33-Sauter JJ, Kloth S.** (**1986**) Plasmodesmatal frequency and radial translocation rates in ray cells of poplar (Populus × canadensis Moench 'robusta'). Planta 168: 377–380.
- **34- Schulte, P. J. &A. C. Gibson and P. S. Nobel.** (1989) Water flow in vessels with simple or compound perforation plates. Ann. Bot. 64:171-178.
- **32- Shane M.W., Mccully M.E., Canny M.J.** (2000) Architecture of -35 branch root junctions in maize: structure of the connecting xylem and the porosity of pit membranes. Annals of Botany, 85, 613–624.
- **36- Siau, J.F.** (1984) Transport processes in wood. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- **37- Steudle, E. 1994.** Water transport across roots. Plant and Soil 167:79-90.
- **38- Steudle E, Frensch J. (1996)** Water transport in plants: role of the apoplast. Plant and Soil 187, 67–79.
- **39- Taneda H, Tateno M.** (2007) Effects of transverse movement of water in xylem on patterns of water transport within current-year shoots of kudzu vine, Pueraria lobata. Functional Ecology 21, 226–234.
- **40- Thompson VM, Holbrook M** (**2003**) Application of a single-solute nonsteady-state phloem model to the study of long-distance assimilate transport. J Theor Biol 220:419–455
- **41- Tucker E.B.** (1987) Cytoplasmic streaming does not drive intercellular passage in staminal hairs of Setcreasea purpurea. Protoplasma 137, 140 144.

- **42-Tyree, M. T. 1997.** The cohesion-tension theory of sap ascent: current controversies. Journal of Experimental Botany 48: 1753–1765.
- **43-Tyree MT, Davis SD, Cochard H.** (1994) Biophysical perspective of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to disfunction? IAWA Journal 15, 335–360.
- **44-Tyree MT, Zimmermann MH. (2002)** Xylem structure and the ascent of sap. Springer, Berlin. 283 pp.
- **45-Yata S, Itoh T and Kishlma T. (1970)** Formation of Perforation Plates and Bordered Pits in Differentiating Vessel Elements. wood research no. 50: 1-11.
- **46-van Bel AJE, Gamalei YV (1992)** Ecophysiology of phloem loading in source leaves. Plant Cell Environ 15: 265-270
- **47-van Ieperen W., van Gelder A.** (2006) Ion-mediated flow changes suppressed by minimal calcium presence in xylem sap in Chrysanthemum and Prunus laurocerasus. Journal of Experimental Botany 57, 2743–2750.
- **48-Van Ieperen W, Van Meeteren U, Van Gelder H.** (2000) Fluid ionic composition influences hydraulic conductance of xylem conduits. Journal of Experimental Botany 51, 769–776.
- **49-White R.G., Badelt K., Overall R.L. & Vesk M. (1994)** Actin associated with plasmodesmata. Protoplasma 180, 169–184.
- **50-Wolf S., Deom C.M., Beachy R. & Lucas W.J.** (**1991**) Plasmodesmatal function is probed using transgenic tobacco plants that express a virus MP. Plant Cell 3, 593–604.
- **51-Wille A.C. & Lucas W.J. (1984)** Ultrastructural and histochemical studies on guard cells. Planta 160, 129–142.
- **52-Zanne A.E., Sweeney K., Sharma M., Orians C.M.** (2006) Patterns and consequences of differential vascular sectoriality in 18 temperate trees and shrub species. Functional Ecology, 20, 200–206.

- **53-Zimmermann MH (1983)** Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York, 143 p.
- **54-Zwieniecki, M. A. & N. M. Holbrook.** (2000) Bordered pit structure and vessel wall surface properties—implications for embolism repair. Plant Physiol. 123:1015–1020.
- **55-Zwieniecki MA, Orians CM, Melcher PJ, Holbrook NM. (2003)** Ionic control of the lateral exchange of water between vascular bundles in tomato. Annals of Botany 54, 1399-1405.