الباب الرابع

جهاز التمثيل الضوئى The Photosynthetic System

تشمل كلمة التمثيل الضوئى معنى أداء كل عمليات التحويل الغذائى للمواد الغذائية العضوية والغير عضوية فى الكائن الحى ، أما فى النباتات فيقوم بها ما كان منها مزوداً بالبلاستيدات الخضراء . وتعتمد مقدرة الخلية على القيام بعملية التمثيل الضوئى على ما تحتويه من المحتويات الكلوروفللية ، ولا تعتبر الخلية الخضراء قائمة بهذه العملية إلا اذا كان التمثيل الضوئى وظيفتها الأساسية . وقد تظهر الكلوروبلاستيدات فى أنواع مختلفة من الخلايا كما فى بعض خلايا البشرة أو الشعيرات وألياف اللحاء والخلايا الكولنشمية والخلايا البرنشمية التى تغلف الحزم الوعائية ، غير أنها فى هذه الحالات تكون ذات أهمية فسيولوجية ثانوية . وعملية التمثيل الضوئى لا تعود فقط الى أحتواء أى نوع من الخلايا على المحتويات الكلوروفللية ، بل تعتمد على تكوينها وموضعها وصفاتها التشريحية التى يمتاز بها جهاز التمثيل الضوئى .

الأشكال المختلفة للخلايا وصفات جدرها

يختلف الشكل الخارجى للعناصر التى تكون جهاز التمثيل الضوئى اختلافاً كبيراً . وهذه الخلايا فى أبسط أشكالها متساوية الأقطار مائلة للاستدارة ، وقد تكون مستطيلة اسطوانية أو أنبوبية الشكل ذات اتجاه معين . واختلاف الشكل ذو علاقة بالوظائف التى تؤديها هذه الخلايا ، كما أنها ذات توزيع خاص بالنسبة لسطح العضو الموجودة به . فقد تكون أحياناً موازية للسطح على امتداد المحور الرئيسى لكل العضو كما فى أوراق الالوديا ، وغالباً ما تكون على زوايا قائمة على السطح الخارجى ، (ونادراً ما تكون فى وضع مائل) ، وتسمى فى هذه الحالة بالخلايا العمادية Palisade Cells .

وتختلف نسبة طولها أو ارتفاعها الى عرضها ، فقد لا يزيد الطول فى بعض الخلايا العمادية عن عرضها كثيراً ، وقد تصل نسبة الارتفاع فى أنواعها المستطيلة الى العرض من ١٠ — ١٢ مرة . وقد يكون شكلها قمعياً وتسمى Funnel Cells ذات طرف علوى متسع ملتصق بالبشرة وسفلى ضيق مرتكز على الخلايا البرنشيمية الاسفنجية .

وقد تأخذ أشكالا أخرى متحورة كما فى الخلية العمادية ذات الأذرع Arm Palisade Cell، وفى هذه الحالة بدلا من أن يكون جدار الخلية العمادية كاملا ، يكون ذو مجاميع من الأفرع أو الأذرع . ومما يجب ملاحظته أن الخلايا العمادية ذات شكل وتوجيه خاصين ولا يلتفت إلى هذه الحالة إذا حاولنا الحصول على تفسير لأشكال ونظام توزيع الخلايا العمادية ، فذات الأذرع تمتاز بسهولة تحولها إلى العناصر الأنبوبية الشكل التى تقوم بعملية التمثيل الضوئى كما يرى فى كثير من المخروطيات مثل *Pinus* و *Cedrus* والنجيليات ، فهى خلايا عديدة الأوجه ذات زوائد تمتد للداخل من جدار الخلية. أما الشكل الأخير منها فيسمى بالخلايا الاسفنجية البرنشيمية Spongy Parenchyma ، وقد يكون ذو أفرع عديدة أو قد يأخذ شكلا نجمياً ، ومن المعتاد أن تكون عملية التمثيل الضوئى ثانوية بالنسبة لهذا النوع من الخلايا .

وخلايا التمثيل الضوئى ذات جدر رقيقة ملساء وقد توجد بها أحياناً النتر البسيطة ، ومثال ذلك الخلايا المستديرة منها التى توجد فى النباتات العصارية ، وفى النسيج الميزوفللى لوريقات *Cycads* ، وفى الخلايا البرنشيمية الخضراء للسوق المتحورة إلى أوراق مثل *Ruscus* . ويزود النسيج العمادى للسيكاس *Cycas* بألياف طولية تساعد الخلايا العمادية ذات الجدر الرقيقة على أخذ وضعها الطبيعى .

البلاستيدات الخضراء

تتخذ البلاستيدات الخضراء فى الطحالب أشكالا مختلفة وخصوصاً فى مجموعة CHLOROPHYCEAE ، فتحتوى الخلية فى أبسط أوضاعها على كلوروبلاستيدة فردية كبيرة الحجم منحنية أو أنبوبية الشكل توجد إلى جانب جدار الخلية أو تتوسط فراغها

الداخلى ، وقد تكون منبسطة الشكل ذات حافة مفصصة ، وقد تكون على هيئة شريط كما فى نبات سپيروجيرا يلتف فى شكل حلزونى ذو حواف متعرجة ، كما قد تكون نجمية الشكل كما فى *Zygnema* فتحتوى كل خلية على واحدة منها عند أحد أطرافها . أما فى النباتات الحززية والتيريدية والزهرية فتكون على هيئة أجسام كروية أو بيضية ذات عدة أوجه تسمى Chlorophyll Corpuscles ، وهذه توجد فى الخلايا المتخصصة فى عملية التمثيل الضوئى بعدد كبير مكونة طبقة خضراء اللون تغطى جدار الخلية من الداخل كلياً أو جزئياً . وقد تشذ بعض النباتات عن ذلك ففى النباتات الحززية المنبطحة قد تحتوى بعض خلاياها على البلاستيدات الخضراء فى حالة فردية أو زوجية .

وبملاحظة هذه الأشكال المختلفة للبلاستيدات الخضراء نرى أن الطبيعة قد زودت النباتات الدنيئة بها لتختبرها من جهة التحور ثم لتنتخب أفضل أشكالها لتزود بها النباتات الراقية ، فكان الجهاز الكلوروفللى المتميز بوجود عدد كبير منها أكثرها نفعاً . وأول واجبات الكلوروبلاستيدة النشطة هو امتصاص ثانى أكسيد الكربون الذى ينتشر داخل الخلية ، كما أن الكلوروبلاستيدات ذات قدرة على تغيير أشكالها بالنسبة للعوامل الخارجية كزيادة ضوء الشمس .

وفى النباتات الراقية تتكون البلاستيدة الخضراء من جسم بروتوپلازمى اسفنجى عديم اللون يسمى Stroma ، ينغمس به عدد من الحبيبات الخضراء تسمى Grana . ولم يعرف بعد بالرغم من أبحاث V. Mohl و Nägeli عما اذا كانت تحتوى على أعضاء خاصة أم لا ، غير أن من المتفق عليه أنه لا يرى بها غشاء بلازمانى .

والمواد الملونة للكلوروبلاستيدات قابلة للذوبان فى الكحول (راجع ما كتب عنها فى وصف المحتويات الحية فى الخلية) وتكون مايسمى خلاصة الكلوروفيل ، وهى خليط من مواد ملونة خضراء وصفراء يمكن فصل كل منها عن الآخر برج الخلاصة بعد إضافة البنزول فيطفو محلول البنزول كطبقة ذات لون أخضر غامق فوق الطبقة الكحولية الصفراء اللون .

وتمتاز هذه الخلاصة بستة صفات ماصة تنتمي أربعة منها إلى الكلوروفيل الحقيق الموجود فى النصف الأحمر منها ، أما الاثنان الآخران فيكون موضعهما فى المنطقة الزرقاء التى يختص بها الزانثوفيل ، وهى ذات علاقة بالتمثيل الضوئى لثانى أكسيد الكربون مع وجود الضوء . والنباتات يكون لونها أخضراً فى الضوء الأحمر ، وأحمرا فى الضوء الأخضر ، وتكون صفراء بنية فى اللون الأزرق . ويقول Stahl ان الكلوروفيل الحقيق (فى خلاصة الكلوروفيل) يخدم فى امتصاص الأشعة البرتقالية والحمراء من أشعة الشمس ، بينما الجزء الآخر من الخلاصة المكون من الزانثوفيل يختص بامتصاص الأشعة الزرقاء والبنفسجية التى تكون جزءاً كبيراً من الضوء المنعكس من السماء الزرقاء .

والكلوروبلاستيدات فى أحوال كثيرة ذات محتويات مميزة ، أكثرها توزيعا وأهمها حبيبات النشا التى تنتمى إلى النوع المركب منها ، وإذا كانت هذه الحبيبات حديثة السن تنفصل كل منها عن الأخرى بمادة بروتوبلازمية خضراء اللون ، فاذا ما كبرت فى الحجم تختزل مادة الكلوروفيل الحقيقية إلى غشاء رقيق يحيط بها . وقد تكون المادة المسئولة عن تكوينها ناتجة من عملية التمثيل الضوئى مغلفة البلاستيدة الخضراء نفسها ، وقد تتحول إلى كاربوايدرات نشوى فى هيئة سائلة . والبلاستيدات الخضراء فى الخلايا البرنشمية الاسفنجية أو فى قشرة الساق مع نشاطها النسبى فى عملية التمثيل الضوئى تحتوى أيضاً على حبيبات النشا .

وتحتوى البلاستيدات الخضراء علاوة على ذلك على قطرات زيتية دقيقة تختلف فى أحجامها وهى قابلة للذوبان فى الكحول . ومن المعتاد وجودها فى الخلايا المسنة ولو أنها توجد فى نبات الفوشيريا *Vaucheria* مع الكلوروبلاستيدات الحديثة التكوين ، وفى الايرس *Iris* تظهر فى كل الخلايا الحديثة والبالغة . وقد يعتبر هذا النوع من المحتويات منتجات تالفة ، أو أحد المنتجات العادية لعملية التمثيل الضوئى .

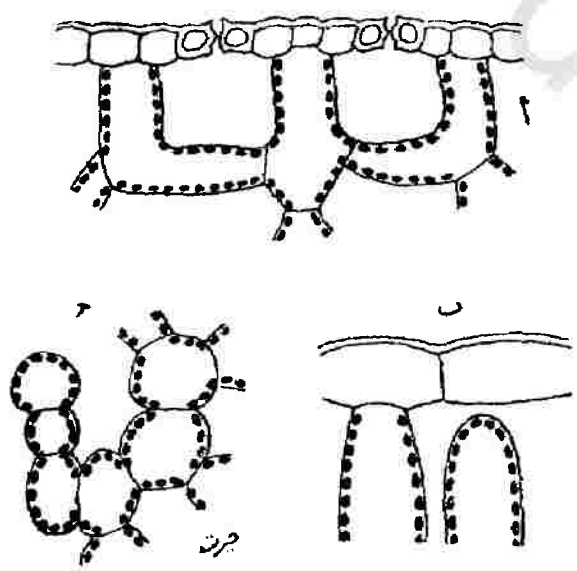
وقد لوحظ وجود بلورات البروتين فى كلوروبلاستيدات بعض النباتات ، وتعتبر فى هذه الحالة مواداً مختزنة . أما البيرينويدز Pyrenoids التى تميز الكلوروبلاستيدات

فى الطحالب وفى جنس *Anthoceros* ، فيقول Schimper أن كلا منهما يتكون من بلاورة بروتينية واحدة قد تكون مغلفة بطبقة من مادة تشبه البروتين . وفى بعض الحالات لا تكون البيرينويدز بلورية ، وتحاط عادة بعدد كبير من حبيبات النشا على هيئة غلاف مكون من طبقات متتالية .

وضع الكلوروبلاستيدات فى الخلية

بملاحظة الوضع الخاص بالكلوروبلاستيدات فى الخلية الفردية يلاحظ أنه ذو علاقة بالبروتوبلاست وبالمناطق المختلفة لجدار الخلية . ويعود هذا الوضع فى الواقع إلى عدة عوامل داخلية ذات علاقة بعملية التمثيل الضوئى وكذلك إلى أخرى خارجية أهمها الضوء ، أما حركة الكلوروبلاستيدات فتعود إلى نشاط الجهاز الكلوروفللى .

فاذا بدأنا بالعوامل الداخلية التى تؤثر على ترتيب الكلوروبلاستيدات يجب أن يلاحظ أن هذه الأجسام تأخذ وضعاً خارجياً إلى جوار جدار الخلية ، وتكون فى هذه الحالة طبقة واحدة تكاد تلتصق بجدار الخلية أو بمعنى آخر بالاكتوبلاست . وهذا الوضع ولو أنه يساعدها على الحصول على أكبر كمية ممكنة من الضوء إلا أنه يسهل أيضاً عملية تبادل الغازات المرافقة لعملية التمثيل الضوئى . ويفسر هذا الاعتبار الأخير السبب فى أن كلوروبلاستيدات أنسجة التمثيل الضوئى تتجه معظمها ناحية جدر الخلايا الملاصقة للمسافات البينية الهوائية ، وبذلك تتوفر الشروط الملائمة لامتصاص ثانى أكسيد الكربون (شكل ٤٤).



(شكل ٤٤)

وضع الكلوروبلاستيدات فى الأشكال المختلفة للخلايا العمادية . (أ) خلايا عمادية منحنية . (ب) خلايا عمادية متساوية الأقطار . (جـ) خلايا عمادية أنبوبية ، (عن هابرلاندت)

أما الجدر التى لا يوجد إلى جوارها الـكلوروبلاستيدات فهى التى تقع فى طريق الممرات التى تمر منهـا المواد المنتشرة كالمـاء الذى يتجه إلى الخلايا الخضراء من البشرة أو من النسيج المـائى ، أو منتجات عملية التمثيل التى تتجه إلى الميزوفل الإسفنجى أو البرنشيمة الناقلة . واذا امتد الطرف العلوى للخلية العمادية خلال المسافة الهوائية توجد الـكلوروبلاستيدات الى جوار الجدار التماسى فى هذه المنطقة (شكل ٤٤ — ب) .

ويعتبر تأثير النواة على وضع الـكلوروبلاستيدات من ضمن العوامل الداخلية التى تنظم الترتيب الخاص بهذه الأجسام ، وتـكون علاقتها فى النباتات الراقية بالنسبة للـكلوروبلاستيدات (أو الاميلوبلاستيدات) واضحة فى حالة الأنسجة التى يتكون بها النشا . فى الأعضاء الحديثة النمو وفى الأنسجة المخزنة ترى الـكروماتوفورز مجتمعة حول النواة ، ثم تتفرق بعد تكوين حبيبات النشا وكبرها فى الحجم ، كما قد ترجع لتتجمع حول النواة مرة أخرى اذا أذيب النشا الموجود بها ، فالنواة اذن هى التى تنظم تكوين النشا فى الـكروماتوفورز . وترى النواة فى نبات سبيروجيرا معلقة فى وسط الخلية بواسطة الخيوط السيتوبلازمية التى تتشعب منها نحو الـكروماتوفورز وتتصل بها قرب كل بيرينويد . ويلاحظ فى خلايا درنة البطاطس التى يخضر لونها بتعريضها للضوء أن الخيوط السيتوبلازمية المتشعبة من النواة تتصل بالـكلوروبلاستيدات التى تكون النشا والملاصقة للجدار الخلوى من الداخل .

أما العوامل الخارجية التى تؤثر على وضع البلاستيدات الخضراء فأولهـا الضوء الذى يسهل ملاحظة تأثيره فى توجيه الـكروماتوفورز فى أنواع معينة من الطحالب ، ففى الضوء العادى يكون الوجه العريض للبلاستيدة الخضراء على زاوية قائمة على اتجاه الأشعة الضوئية ، ويسمى هذا بالوضع السطحى Surface Position ، وفى حالة الضوء الزائد يتجه الطرف الضيق نحوها ويسمى هذا بالوضع الجانبى Profile Position . ومن ذلك يتضح أن البلاستيدات الخضراء فى حالة الظروف الضوئية المناسبة تعرض كل أسطحها حتى يمكنها امتصاص أقصى كمية من الضوء ، أما فى حالة الضوء الزائد الذى يسبب انحلال الـكلوروفيل فانها تعرض أسطحها الجانبية لتتهرب من نسبة الضوء الـكبيرة الساقطة على الخلية .

وتحصل الكلوروبلاستيدات الملاصقة للاكتوبلاست على مايلزمها من الضوء بتحركها على طول الجدار الخلوى ، ويشاهد ذلك فى الأعضاء النباتية التى تتكون من طبقة واحدة أو طبقتين من الخلايا الكلورنشيمية . ويقول Senn ان الكلوروبلاستيدات تتحرك فى الضوء القليل نحو الأماكن الأكثر إضاءة فى الخلية ، بينما تسعى فى ضوء الشمس المباشر نحو الأجزاء الأكثر ظلا ، وقد تترك الجدر التماسية متجهة نحو الجدر القطرية ، أو تتجمع على هيئة كتل فى كل خلية من الخلايا وتظلل إحداها الأخرى وبذلك تحمى نفسها من الضوء الزائد .

وتوجد الكلوروبلاستيدات فى الخلايا العمادية للنباتات الراقية بكثرة الى جوار الجدر القطرية عما يوجد منها بجوار الجدر التماسية . ويختلف هذا الوضع فى حالة الأوراق ذات الوضع الثابت حيث يسقط الضوء عليها من زوايا مختلفة وفى أوقات متباينة من اليوم بسبب تغير الشمس لموضعها . وفى حالة الخلايا العمادية المتحنية تتزاحم الكلوروبلاستيدات على طول الجدر القطرية ، كما تظهر على الجدر التماسية لاطارف الخلايا العمادية التى تبرز داخل المسافات الهوائية .

وهناك من العوامل الخارجية خلاف الضوء ما يؤثر على وضع الكلوروبلاستيدات ، كالاضرار الميكانيكية والنقص فى كمية الماء واختلاف درجات الحرارة . وقد ذكر Kraus أنه فى الاوراق الدائمة الاخضرار قد تتجمع الكلوروبلاستيدات على هيئة كتلة فى قاعدة كل خلية عمادية أثناء الشتاء ، ويحدث هذا بالمثل فى خلايا القشرة الكلورنشيمية لكثير من النباتات الخشبية . كذلك قد يختلف وضعها بسبب الظلام المستمر .

العلاقة بين المحتويات الكلوروفيللية ونشاط عملية التمثيل الضوئى

تعتمد مقدرة الخلية الى حد كبير فى القيام بعملية التمثيل الضوئى على عدد الكرات الكلوروفيللية التى تحتوى عليها ، وأكثر الخلايا احتواء على الكلوروفيل هى الخلايا العمادية ولذلك تمتاز بكونها العناصر المتخصصة فى عملية التمثيل الضوئى فى النبات . ولما كان النسيج الميزوفللى فى معظم الاوراق متكشفاً الى طبقات من خلايا عمادية وأخرى إسفنجية

كان من اللازم أن يقارن بين هذين النوعين من الانسجة بالنسبة لمحتوياتهما الكلوروفيللية ومقدرتهما على القيام بهذه العملية. وقد قام هابرلاندت باحصاء لمتوسط عدد الكلوروبلاستيدات الموجودة فى كل خلية من خلايا هذين النسيجين لعدد من الاوراق ، فوجد فى ورقة نبات الخروع أن متوسط عدد كرات الكلوروفيل فى كل خلية من الخلايا العمادية هو ٣٦ يقابلها ٢٠ فى كل خلية برنشمية إسفنجية ، أى بنسبة ٢ : ١ تقريباً. وأنه يوجد بالنسيج العمادى حوالى ٤٠٣,٠٠٠ كلوروبلاستيدة فى المليمتر المربع بينما لا يوجد منها فى النسيج الإسفنجى أكثر من ٩٢,٠٠٠ فى المليمتر المربع ، وبذلك يحتوى النسيج الاول على ٨٢٪ من مجموع الكلوروبلاستيدات الموجودة . ويحتوى النسيج العمادى على مالا يقل عن ضعفى وأحياناً ثلاثة أو خمسة أضعاف وفى بعض الحالات ستة أضعاف ما يوجد منها فى النسيج الاسفنجى ، ولذلك يختلف هذين النسيجين من جهة نشاط عملية التمثيل الضوئى . ووجود النسيج الاول جهة السطح العلوى للورقة يجعله أكثر تعرضاً للضوء من النسيج الثانى الموجود جهة الظل ، كما يتخلص الاول من منتجات عملية التمثيل بسرعة أكثر من الثانى ، هذا علاوة على الاختلاف فى تركيب أنواع الاوراق وتباين حجم الكلوروبلاستيدات .

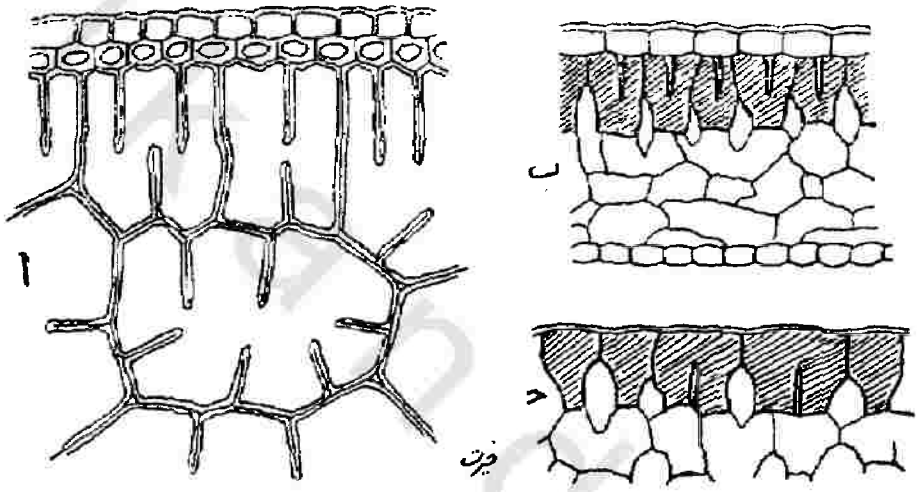
وقد تخص الكلوروبلاستيدة الفردية بمقدرة على التمثيل الضوئى تختلف باختلاف أنواع النبات ، فقد يتساوى حجم وشكل الكلوروبلاستيدات فى نباتين مختلفتين ، غير أنها قد تكون فى أحدهما أكثر نشاطاً فى القيام بعملية التمثيل الضوئى عن الأخرى مع وجودها تحت مؤثرات خارجية واحدة .

التركيب التشريحى لجهاز التمثيل الضوئى

تعتبر الخلايا البرنشيمية العمادية أهم الأنسجة المتخصصة فى عملية التمثيل الضوئى وهى على أشكال متعددة . فالخلايا العمادية ذات الأذرع التى تكون النسيج الميزوفللى لورقة الصنوبر تشتمل جدرها على امتدادات خاصة تبرز قليلا أو كثيراً داخل فراغ الخلية . ويرجع توجيه هذه الامتدادات إلى وضع الخلية ذاتها ، فتكون فى الخلايا الخارجية الملاصقة للبشرة على زوايا قائمة من السطح الخارجى وبذلك تحتوى هذه الخلايا على عدد

من الأفرع يشبه كل منها فى شكله الخلية العمادية ، ويرى عادة امتدادين قطريين على كل من جانبى الخلية المتقابلين أو اثنين على الجانب الخارجى وواحد على الداخلى تظهر فى القطاع العرضى لها كحرف H أو W (شكل ٤٥ — ا) ، أما فى الخلايا الداخلية فلا يظهر لهذه الامتدادات علاقة بالسطح الخارجى .

ويظهر هذا النوع من الخلايا فى بعض نباتات العائلة الشقيقية RANUNCULACEAE بين البشرة العليا والنسيج الإسفنجى البرنشيمى ، ويعتبر أحد تحورات الشكل العادى



(شكل ٤٥)

(ا) ق . ع . فى ورقة الصنوبر يبين الامتدادات القطرية المتعامدة على السطح الخارجى لجدر الخلايا المتقابلة المجاورة للبشرة مكونة حرف H أو W . أما الامتدادات فى جدر الخلايا الداخلية فمختلفة الأوضاع . (ب) ق . ع . فى ورقة *Sambucus nigra* وترى الامتدادات على الطرف العلوى للخلايا العمادية . (حـ) ق . ع . فى ورقة كسبرة البئر يبين الامتدادات على الطرف السفلى للخلايا العمادية ، (عن هارلاندت)

للخلايا العمادية ، ويرى أيضا فى كل أقسام النباتات ذات الحزم الوعائية وخصوصاً نباتات ذوات الفلقتين مثل *Sambucus nigra* (شكل ٤٥ — ب) ، كما يظهر فى بعض الأحوال فى نباتات ذات الفلقة الواحدة كما فى أنواع *Bambusa* والكلمجروستس، وكذلك فى النباتات السرخسية فى أنواع مختلفة لكسبرة البئر *Adiantum* (شكل ٤٥ — حـ) .

وقد تظهر هذه الامتدادات على الطرف العلوى للخلية العادية المجاور للبشرة فقط وبذلك يكون فراغ الخلية متصلا فى نصفها السفلى بينما يكون مقسما فى نصفه العلوى بذراعين أو أكثر ، وقد تكون على كل من الجانبين المتقابلين مكونة حرف H أو W كما سبق ذكره ، وقد تكون على الطرف السفلى فقط للخلايا العادية . وغالباً مايكون عدد الأذرع المتكونة ثلاثة أو أربعة فى كل خلية ، ويختلف من ذراعين كما فى *Caltha palustris* إلى ثمانية أو أكثر كما فى *Todea aspera* ، أما طولها فيصل عادة إلى ثلث أو ثلثى قطر الخلية . وتعتبر هذه الأذرع كأجزاء لجدر غير كاملة ، وهى ذات طبيعة واحدة سواء القطرى منها فى الخلايا الخارجية أو غير منتظم الوضع فى الخلايا الداخلية .

وتزيد هذه الامتدادات من مقدرة الخلية على القيام بعملية التمثيل الضوئى حيث إن الكلوروبلاستيدات لا توجد فقط فى المواضع الخارجية منها بل تنتشر أيضاً على كل هذه الأذرع الموجودة على جدارها ، كما أنها تزيد من مساحة السطح الداخلى للخلية ومن عدد الكلوروبلاستيدات الموجودة بها .

ويتكون النسيج الميزوفللى فى أوراق الصنوبر من صفحات كل منها مكون من طبقة واحدة من الخلايا تلتصق بالأخرى فى عدة مواضع ولا يفصلها عن بعضها سوى المسافات الهوائية . وتنتقل المواد الممثلة المتكونة فى كل من هذه الصفائح مباشرة إلى الغلاف البرنشيمى والبرنشيمة الناقلة للاسطوانة الوعائية المركزية .

أما فى نباتات ذات الفلقة الواحدة فطبقات الخلايا العادية النموذجية أكثر تقدما فى تكوينها ، وقد يكون نسيجها مرتباً على حالة لا تظهر أى علاقة مميزة بالحزم الوعائية كما فى أوراق وسوق جنس *Allium* ، حيث تمنع المسافات الهوائية التى تكثر فى نسيج التمثيل الضوئى انتقال المواد لأية مسافة فى النسيج العادى نفسه فلا تمر فى طريق مباشر خلال الخلايا العادية إلى قاعدة الورقة ، ولكنها تضطر بالنسبة لترتيب النسيج الميزوفللى للسير داخلياً متتبعة المحور الطويل للخلايا العادية حتى تترك عناصر التمثيل الضوئى بأسرع ما يمكن .

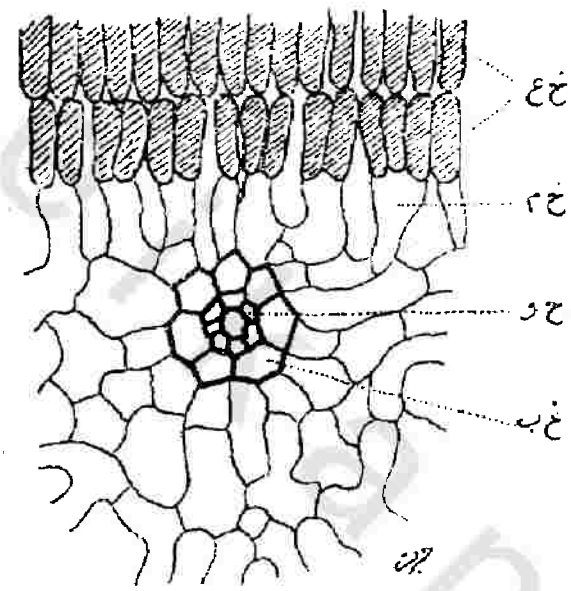
وقد يكون النسيج العادى مزوداً بغلاف برنشيمي عادى يغلف الحزم الوعائية (أو يمتد حول النطاق الليفى) ، ويمتاز بهذا الوضع السوق الأسطوانية أو المنشورية كما فى الاسپرجس .

وتتميز أحيانا نباتات ذات الفلقة الواحدة والفلقتين بوجود خلايا التمثيل الضوئى فى صفوف قطرية على هيئة مجاميع منحنية بشكل حلقة تحيط بالأغلفة البرنشيمية للحزم الوعائية أو بالأشرطة البرنشيمية الناقلة ، ويرى هذا التركيب النطاقى Girdle Structure فى أنواع معينة من جنس *Cyperus* . وقد تنتقل المواد خلال طبقة أخرى من الخلايا الكلورنشيمية تحيط بالاندودرمس وتحتوى على عدد وافر من الكلوروبلاستيدات الكبيرة الحجم الزاهية اللون ، وتعتبر هذه الطبقة متممة للجهاز الكلوروفللى . ويرى هذا النظام أكثر وضوحاً من كثير من النجيليات مثل القصب وخصوصاً الانواع التى تنمو فى المناطق الصحراوية كالنجيل وخلافه .

أما الشكل الأخير لجهاز التمثيل الضوئى فيمتاز بأن منتجات عملية التمثيل لا تنتقل مباشرة من الخلايا الممثلة إلى القنوات الناقلة بل تمر أولا خلال نسيج متوسط خاص Intermediary Tissue يوجد بين الخلايا العمادية والاسفنجية ويتكون من خلايا مستطيلة الشكل قليلة الاحتواء على الكلوروبلاستيدات تتصل بالأغلفة البرنشيمية المحيطة بالحزم الوعائية وتمثل طريقاً مختصراً لنقل هذه المنتجات الى القنوات الرئيسية الناقلة ، كما فى قنابات *Cyperus alternifolius* .

ويتكون جهاز التمثيل الضوئى فى أوراق نباتات ذات الفلقتين من طبقة أو عدة طبقات من الخلايا العمادية الاسطوانية الشكل السائبة الوضع عادة ، توجد أسفل البشرة العليا للنصل ، وتكون جدرها القطرية قابلة للانفصال فى كل خلية عن الاخرى وذلك لحاجة الخلايا الى المسافات البينية الهوائية ، وبذلك تستقل كل خلية عمادية عما يجاورها من الخلايا فلا توصل اليها ولا يصلها منها شيء من المواد الغذائية الخام أو منتجات عملية التمثيل الضوئى ، غير أنها تكون متصلة بخلايا البشرة من جهة وبالخلايا الاسفنجية البرنشيمية أو بالاغلفة

البرنشيمية للحزم الوعائية من جهة أخرى . وتتجه منتجات عملية التمثيل الضوئى عادة فى اتجاه المحور الطولى لهذه الخلايا أو فى زوايا قائمة على السطح الخارجى للعضو . وتتلاقى عادة الاطراف السفلية لمجموعة من الخلايا العمادية المروحية الشكل قد يصل عددها من ٢ — ١٠ وترتكزة على إحدى الخلايا الموجودة أسفلها والتى تسمى بالخلـــية المجمعة Collecting Cell وهذه يكون طرفها العلوى قمعى الشكل. وتتلقى هذه الخلايا المجمعة ناتجات عملية التمثيل من كل مجاميع الخلايا العمادية وتوصلها مباشرة الى القنوات الرئيسية الناقلة كما فى ورقة نبات *Ficus elastica* (شكل ٤٦) . أما فى حالة انصال الأوراق الرقيقة فان مجاميع الخلايا العمادية ترتكز من أسفل مباشرة على خلايا النسيج المتوسط البرنشيمية الاسفنجية والتى تقع أسفل طبقات الخلايا العمادية مباشرة ، وهى ذات عدد من الافرع التماسية الاتجاه تنتقل خلالهـا ناتجات التمثيل الضوئى من الخلايا العمادية . وتحتوى هذه الخلايا على عدد أقل من الكلوروبلاستيدات فهى لذلك أقل مقدرة على القيام بعملية التمثيل الضوئى ، كما تعتبر النسيج الأساسى للتهوية بالورقة بالنسبة لكثرة المسافات البينية الهوائية الموجودة بينها .



(شكل ٤٦)

جزء من قطاع عرضى فى نصل ورقة *Ficus elastica* . خ ع = خلايا عمادية فى طبقتين ، خ م = خلايا مجمعة ، ح و = حزمه وعائيـة صغيرة مكونة من عدد من من القصيبات ، غ ب = غلاف برنشيمى × ٢٣٠ ، (عن هابرلاندت)

وتحيط خلايا النسيج المتوسط عادة بالحزم الوعائية على هيئة غلاف برنشيمى يسمى Border Parenchyma ويتكون من طبقة واحدة أو أكثر من خلايا مستطيلة الشكل

بها قليل من البلاستيدات الخضراء. وهى ذات امتدادات جانبية تسهل الاتصال بالنسيج الإسفنجى، هذا فى الحزم الوعائية الصغيرة أما فى الحزم الكبيرة فانه يحل محل هذه الطبقة التى تغلف الحزمة عدة طبقات تكون ما يسمى Nerve Parenchyma وتضم معظم مجموعة العرق الوسطى والعروق الجانبية الاساسية، وتتصل عادة بالنسيج الاساسى البرنشيمى للعنق والساق.

ويعتبر نصل ورقة *Ficus elastica* أنموذجا وافياً من الوجهة التشريحية والفسيولوجية، فيتكون النسيج الميزوفللى إلى جانب الحزم الوعائية وأغلفتها من (ا) طبقتين من الخلايا العمادية، (ب) من ٦ — ١٠ طبقات من النسيج الاسفنجى، (ص) طبقة بينهما من الخلايا المجمعة القمعية الشكل، (ء) طبقة من الخلايا العمادية تلى البشرة السفلى مباشرة ولو أنها أقصر طولا مما يوجد جهة البشرة العليا، وتزيد هذه الطبقة من قابلية النبات على القيام بعملية التمثيل الضوئى، كما تظهر أيضاً فى أوراق نباتات أخرى، وتتكون عادة من خلايا عمادية قمعية الشكل تمثل أنموذجاً آخراً أصغر حجما من الخلايا العمادية الموجودة جهة البشرة العليا. وتحتل مثل هذه الخلايا موضع الخلايا العمادية الأصلية جهة السطح العلوى فى نباتات الظل، وتوجد الكلوروبلاستيدات بها عادة على جدرها الجانبية فى وضع بين السطحى والجانبي حتى تحصل على ضوء أكثر مما لو كانت فى وضع جانبى دائم، وقد تزداد كمية الضوء التى تحصل عليها إذا كانت فى قاعدة الخلايا، وتشبه مثل هذه الخلايا العدسات فى شكلها حيث تتجمع الأشعة الساقطة عند قاعدتها.

والخلايا العمادية سائبة الوضع بالنسبة لبعضها، وقد تأخذ بعض خلاياها وضعاً مائلا أو تنحنى نحو أحد جانبيها حتى يمكنها أن تصل إلى الخلية المجمعة الموجودة أسفلها وعلى مسافة منها. كما تأخذ هذا الوضع الخلايا العمادية الموجودة أسفل الزوائد الماصة أو المفرزة للماء. وقد تكون كل الخلايا العمادية فى الورقة أو الكلورنشيمية بالساق ذات اتجاه مائل، وأول من شاهد ذلك هو Pick، ويعتبر أن هذا الوضع تختص به أعضاء التمثيل الضوئى التى تمتد رأسياً، وقد يرى ذلك أيضا جهة السطح السفلى من النصل. ويقول Heinricher إن الخلايا العمادية تميل كلها فى اتجاه واحد نحو قمة النصل،

أما هابرلاندت فقد لاحظ حدوث هذا الوضع عند ما تكون الأوراق حديثة السن مغلفة للبرعم أو مطمورة أسفل سطح التربة كما فى *Allium ascalonicum* و *Narcissus poeticus* .

وتنتقل المواد الناتجة من عملية التمثيل الضوئى فى الاوراق النموذجية لنباتات ذات الفلقتين سريعاً من النسيج العادى خلال الخلايا المجمعة إلى النسيج المتوسط أو البرنشيمية الاسفنجية ثم بعد ذلك إلى الاغلفة البرنشيمية للحزمة الوعائية أو البرنشيمة الناقلة للعروق الرئيسية .

وفى معظم النباتات أو فى غالبيتها قد تتحول المواد الكاربوايدراتية فى أى خلية تمر بها أثناء انتقالها إلى نشا ، ويوجد هذا النشا المحول Transitory Starch بكميات محدودة فى الطبقات الداخلية من النسيج العادى ، غير أنه يوجد بكثرة في الخلايا البرنشيمية الاسفنجية وبكميات كبيرة فى البرنشيمة الناقلة . وقدتوجد المواد الكاربوايدراتية فى حالة سائلة (كالجلوكوز) فى أول خطوات تكوينها فى الخلايا العادية حتى انتقالها إل أغلفة الحزم الوعائية .

تأثير الضوء على توزيع وتكوين جهاز التمثيل الضوئى

يعتمد تمثيل المواد العضوية من ثانى أكسيد الكربون والماء على الضوء ، وتختلف أنواع النبات من هذه الوجهة فيما تحتاجه منه ، فكثير من نباتات الظل يكفيها القليل . وتوجد أنسجة التمثيل الضوئى فى كل النباتات فى وضع يمكنها به الحصول على مايلزمها ، ولذلك كان الضوء العامل الأول الذى يؤثر على وضع جهاز التمثيل الضوئى دافعاً له أن يأخذ وضعاً سطحياً . وهذه الحالة كثيرة الوضوح فى الأعضاء الاسطوانية أو المنشورية التى تحتوى على النسيج المخزن للماء والغير متميز فيها أسطح خاصة بالضوء وأخرى للظل ، وكذلك فى حالة الأعضاء المنبسطة كالأوراق العادية والاعناق المتورقة والسوق المتحورة إلى أوراق .

وفى كثير من الأوراق ذات الوضع القائم حيث يتوزع الضوء بالتساوى على كل من سطحيها يكون النسيج الميزوفللى جميعه (من أحد البشرتين إلى الأخرى)

مكوناً من الخلايا العمادية ما عدا طبقة فردية وسطية ، كما فى *Scabiosa ucrainica* . وقد يكون النسيج الاسفنجى فى غيرها أكثر توزيعاً شاملا المنطقة الوسطى للنسيج الميزوفللى بينما يكون النسيج العمادى السطحى متساوى التكوين جهة كل من السطحين .

وفى الأوراق النموذجية ذات الجانبين الممتدة على زاوية قائمة بالنسبة للضوء يكون أحد سطحيها معرضاً للضوء والآخر للظل . والقاعدة أن يسقط الضوء على السطح العلوى لها ، غير أن هناك حالات قد يتعرض فيها السطح السفلى له بالنسبة لانحناء وضع العنق وخصوصاً القاعدة . وعموماً يكون النسيج المتخصص فى عملية التمثيل الضوئى فى الأوراق ذات الجانبين متجهاً نحو السطح المعرض للضوء ، غير أن هناك حالات شاذة توجد فيها الخلايا العمادية أيضاً جهة السطح الآخر ، ويبرهن مثل هذا الوضع على أن الخلايا العمادية لا يرتبط موضعها كثيراً بالضوء الزائد . وفى هذه الحالات يفضل النبات أن يكون طبقة عمادية جهة البشرة السفلى عن تكوين طبقة إضافية عميقة الوضع بالنسيج العمادى الخارجى ، بالنسبة لسهولة الحصول على ضوء مناسب قريباً من السطح السفلى للورقة .

وتتخذ الأنسجة المتخصصة فى عملية التمثيل الضوئي شكل طبقات من الخلايا العمادية فى النباتات الراقية ، حيث يساعد الضوء الزائد على زيادة تكوينها بأن تكبر فى الحجم أو بأن تضاف طبقات جديدة اليها . والأوراق المعرضة لأشعة الشمس قد يكون سمكها ثلاثة أضعاف مثيلاتها التى فى الظل ، وذلك بالنسبة للزيادة فى تكوين النسيج العمادى ، أما النسيج الاسفنجى فيتكون من حوالى ٢ — ٣ طبقات من الخلايا فى كل من الحالتين . وتحتوى ورقة نبات الجميز فى حالة ما تكون معرضة للشمس على طبقة واحدة من خلايا عمادية زائدة الطول مرتبة فى مجاميع ترتكز قواعدها على أطراف الخلايا المجمعة القمعية الشكل ، وفى حالة وجودها فى الظل تصبح الخلايا العمادية أقصر مما هى فى الحالة الاولى بمقدار النصف بينما تختفى الخلايا المجمعة ، أما النسيج البرنشيمى الاسفنجى فيبقى متكوناً من طبقتين من الخلايا فى كل من الحالتين . وتتفق معظم النباتات فى حالة ازدياد الضوء بازدياد تكوين النسيج العمادى بينما يبقى الاسفنجى كما هو .

ومما لا شك فيه أن النباتات ذات قدرة عادية على تكوين الأنسجة العمادية التى تزداد بازدياد قوة الضوء ، غير أنها تتكون فى حالة عدم وجوده كما فى أوراق البراعم الراقدة فى الظلام الكامل ، ولذا كان تأثيره عليها كمى حيث يؤدى إلى تكوين خلايا عمادية أكبر حجما أو أكثر عدداً .

ويقول Stahl إن جهاز التمثيل الضوئى فى النباتات الدائمة الخضرة النامية فى الظل يكون تام التكوين ، وقد تحتوى بعض هذه النباتات على ثلاث طبقات من الخلايا العمادية على الاقل . وتتفق هذه الحالة مع نباتات أخرى فى أن أوراقها الموجودة فى الظل لا تفترق عن الموجودة فى الشمس من حيث سمكها أو تكوين جهازها العمادى . غير انه مما لا شك فيه أن شكل وتوجيه الخلايا العمادية يعتمد أولا على اتجاه الضوء .

منشأ جهاز التمثيل الضوئى

ينشأ جهاز التمثيل الضوئى فى معظم الحالات كما تنشأ الاجهزة البرنشيميه ، من المرستيم الاساسى . وفى نبات *Cyperus pannonicus* تنشأ طبقة الخلايا العمادية المحصورة بين شريط الالياف الموجود أسفل البشرة وبين الحزم الوعائية من عناصر البروكمبيوم ، وفى بعض أنواع كسبرة البئر ينشأ النسيج العمادى ذو الاذرع من البروتودرم (شكل ٤٥ — ج) مكونا طبقة سطحية جهة السطح العلوى . ولا توجد البشرة فى مثل هذه الحالة وتشابه الجدر الخارجية لهذه الخلايا العمادية السطحية الجدر الخارجية للبشرة العادية فى صفاتها ، كما تقوم هذه الطبقة لقدر ما مقام البشرة ، ويماثل هذا الوضع الخلايا السطحية القمعية الشكل فى ورقة نبات *Selaginella* . وتتكون فى ورقة نبات الالوديا من طبقتين من الخلايا تحتوى كل منها على عدد كبير من الكلوروبلاستيدات وهذه تنشأ (ما عدا منطقة العرق الوسطى) من بروتودرم الساق بينما ينشأ العرق الوسطى من الانقسام المتكرر المنتظم لعناصر البريبلم الموجودة أسفل البشرة (المرستيم الاساسى).