

الفصل الثالث

النمو الابتدائي Primary Growth

نمو النباتات الرعائية يعتمد على المرستيم القمي وعليه أيضاً تعتمد النباتات الراقية في تكوين كل من السوق والجذور. وأى نمو يترتب عليه اضافة في الخلايا يكون راجعاً للمرستيم القمي. إذن فإنه يحكم انظمة تكشف الخلايا والانسجة.

ولقد ظهرت اهمية المرستيم القمي في تكوين اعضاء في الدراسات التي تمت في البيئه الصناعية *in vitro* التي كان بها مصدر كربوهيدرات وتم فيها تنمية اجزاء قيمة من الأفرع والجذور.

والنمو الابتدائي متضمناً تكوين الأفرع الجانبية يكون ناجماً عن نشاط المرستيم القمي. وظائف المرستيم القمي في النباتات المختلفة تعد متشابهه حتى في النباتات الغير وعائيه مثل الطحالب والسرخسيات والحزازيات حيث نجد أن النمو الابتدائي محكوم بنشاط الثالوث في الطحالب وبنشاط الخلية القمية في السرخسيات والحزازيات في بعض الانواع مثل *Lycopside* لا توجد خليه قميه ولكن المرستيم القمي في الجذور والسوق يتكون من مجموعة منتظمة من الخلايا الجنينية *embryonic cells*، وفي مغطاه البذور ومعراه البذور نجد أن المرستيم القمي يكون أكثر تعقيداً.

وقد كان هناك اهتمام بدراسة تنظيم المرستيمات القمية من قبل علماء النبات في أواخر القرن الثامن عشر وذلك لفهم مناطق نمو الاجنه لتسهيل فهم تطورات الاجنه في لحيوان.

وقد أورد *Hanstein* عام ١٨٦٨ أن الانسجة الابتدائية المختلفة والتي منها لأبدرمس والقشرة والاسطوانه الرعائية والنخاع لا يمكن تحديد أى نقطة محدهه في نطقة الـ *Histogen* في القمة النامية تكون مسئولة عن كل نسيج أى أنه لم يقتفى أثر طلة تكون أو أصل كل خليه في النسيج.

هناك تشابه للمرستيمات القمية في الأفرع مع الجذور في كثير من النواحي لكنها تختلف في بعض النواحي.

القمة النامية للفرع

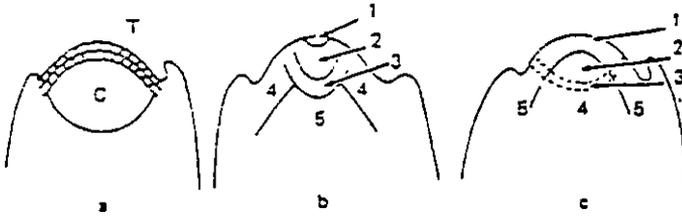
Shoot Spix

١- الطور الخضرى Vegetative Phase

أ- المرستيم القمى Apical meristem

يتشابه المرستيم القمى فى كل من معراة البذور ومغطة البذور فى الشكل العام غير أن التنظيم الداخلى مختلف فى كل منهما.

وهناك نظريه أوردتها Schmidt, 1924 تسمى Tunica-Corpus theory تصنف نظام الانقسام الشائع فى العديد من مغطة البذور كما هو واضح فى شكل رقم (١) ودو يتكون من جزئين هامين وهما طبقة الـ Tunica، وهى شبكة أو طبقة من الخلايا تمتد حول القمة أو مجموعته من الخلايا القمية الكتليه apical dome وانقساماتها تكون عرضيه أو محيطيه anticlinal divition. أما طبقة الـ Corpus فهى عبارة عن كتله من خلايا غير طبقية وهى تتكون بصورة عشوائية. فى



شكل رقم (١)

Diagram of zonation patterns in longitudinal sections of dico-yledon and gymnosperm apical meristems. (a) tunica-corpus organization common to some dicoty-ledonss T, tunica; C,a corpus (after Schmidt, 1924). (b) Cytohistological zination found in many

gymnosperms; 1, apical initial group; 2, central mother cells; 3, transition zone; 4, peripheral zone; and 5, rib meristem zone (after Foster, 1938). (C) Cytohistological zonation pattern applicable to many dicotyledons: 1, mantle layers; 2, central mother cell zone; 3, cambial-like zone (often absent); 4, rib meristem; and 5, peripheral zone (after Popham and Chan, 1950).

معظم معرفة البذور، نجد أن نظام الانقسام الطباقى Layring pattern عادة ما يكون غائب ولهذا نجد أن القمة النامية للفرع تختلف في شكلها عن الشكل الذى ينتمى لنظيره tunica-corporis. ولقد ابرز Suchs, 1878 عدة مناطق متخصصة في القمة النامية في الـ *Abies pectinata* وانقساماتها تأتي في شكل منحنيات مقعرة وكلها تتوالى اسفل المرستيم القمى.

وفي عام ١٩٣٨ درس Foster الصفات الفسيولوجية في المناطق المرستيمية في معرفة البذور وقد حدد خمس مناطق في القمة النامية لشجرة شعر البنت *Ginkgo. spp.* ومنطقة القمة النامية تتوسطها الخلية الأمية المركزية وتمثل الطبقة المحيطية أكبر نسبة، وهناك منطقة الانتقال شبه كامبيوميه ومنها تنشأ الطبقة المحيطية وكذلك ينشأ منها [غالباً ما يكون غائب] المرستيم العرقى rib meristem اسفلها.

والمنطقة المحيطية هي التى ينشأ عنها التفرعات الجانبية Lateral appendages وكذلك البشرة والقشره ونسبه لأبأس بها من الأسطوانه. ومنطقة المرستيم العرقى، هي منطقة انقسام خلوى تحدث غالباً عمودياً على محور الساق وبذلك تتكون صفوف افقيه من الخلايا والمرستيم العرقى له اهمية فسيولوجية عظمى في استطالة الأفرع.

وخللايا المناطق المختلفه في قمة اشجار معرفة البذور يمكن مع تحوير بسيط أن تشابه خلايا العديد من مغطاه البذور (Popham, Chan, 1950, Clowes, 1961) والمرستيمات القميه في وحيدة الفلقات المعمره تلقت اهتمام محدود من الدراسة بحقارتها بالنباتات ذات الفلقتين الخثيه ومعراه البذور.

وهناك تفاوت على مستوى الأنواع فى شكل المرستيم القمى وكذلك بين خلايا المناطق المختلفة. المرستيمات القمية مختلفة فى الشكل والحجم والتركيب الداخلى، ليس فقط بين الأنواع ولكن أيضاً على مختلف الأعمار، والمكان والأحوال الفسيولوجية. وفى الواقع نجد أن المرستيم القمى فى الساق قد يظهر به مناطق محدوده ولكن بعد فتره من النمو والتطور، نجد أن القمه يبرز فيها المناطق المختلفة بوضوح كما فى معظم معراه البذور.

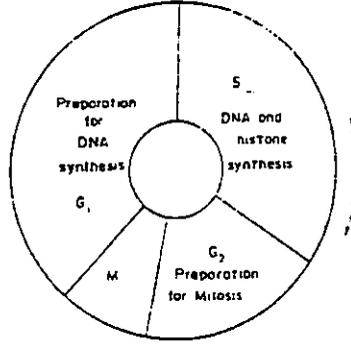
وهناك تباين بين اراء العلماء لتحديد الوظائف أو الادوار المورفوجينيه morphogenic roles لهذه المناطق المختلفة فى القمه الناميه - وقد يكون ذلك راجعاً لتغيير حجم الخلية وشكلها وانتفاخها أو استطالتها ومدى امكانية صبغ هذه المناطق وكذلك مستويات انقسام الخلية.

وأكد Buvat, 1952, 1953, 1955 أن الخلايا المتعدده (كبيرة الفحوه العصاريه) Vaculated cells تنتج الخلايا الأميه المركزيه فى معراه البذور، وبعض من مغطاه البذور أو مايقابلها من خلايا فى طبقة Corpus فى مغطاة البذور الأخرى ونشاط متبوزى أقل مما فى المنطقه المحيطيه وهى تشكل طبقه خامله وتدفع عادة لاعلى بفضل الأنقسام المتبوزى واستطاله منطقه المرستيم العرقى اسفله، ومن هنا نجد أن القمه الخضريه هى meristem d'attente أو المرستيم المنتظر Waiting meristem ويحدث له انقسامات ميتوزيه قليه، وهو يحمل لأعلى إلى أن تتحول أو تصل القمه بالمرحله الى الاكثار أو (التكاثر) reproductive stage وفى هذا الوقت ووفقاً للعالم Buvate, 1952 فإن مناطق المرستيمات المحيطيه والعرقيه وكذلك الخلايا الأميه المركزيه فى اقمه تصبح نشطه جداً وتساهم بصورة مباشره فى النمو المبكر فى النورات والازهار.

انقسام الخلايا وتمدددها

Cell divition and Cell Vacuolation

نمو النباتات عديدة الخلايا يشمل كل من الزيادة فى انقسام الخلايا وزياده فى حجم الخلايا وليس هناك حدود فاصله بين العمليتين. فنجد أن المنطقه القمية يحدث بها انقسام خلايا وتبعها بعدة ميلليمترات منطقه الزيادة فى حجم الخلايا وفى الاعضاء التى يتم تكوينها مثل الأوراق والثمار، نجد أن نمطى الانقسام والاستطاله يستقلا بمرور الوقت.



. Scheme of the mitotic cell cycle. After mitosis (M) the daughter cells enter the G₁ phase, towards the end of which there is preparation for DNA synthesis. DNA and histone synthesis take place in the following S phase, and the chromosomes are replicated so that the cell DNA content is doubled. The cell then enters the G₂ phase, which represents a period of preparation for mitosis involving condensation of the chromosomes.

شكل رقم (٢)

انقسام الخلايا يرتبط بتعدد خلايا العضو، وقد درست الانوية أثناء الانقسام دراسات مكثفة، الانقسامات المتعاقبة للانوية تشمل تكوين الكروموسومات وعملية الانقسام المتيوزي تتبادل مع فترات تكون فيها النواه في مرحلة الراحة interphase والانقسام المتيوزي يتضمن تضاعف عدد الكروموسومات والتي تنقسم بالتساوي معطيه خليتين وبالتالي نجد أن كمية الـ DNA يجب أن تتضاعف في نفس المرحلة قبل أن تشرف على طور الـ prophase. المرحلة الدقيقة من تمثيل الـ DNA يمكن أن تتحدد أو تعين بانسجة النبات المغذية مثل قمم الجذور باستخدام الشيميدين المشع radioactive thymidine (واحد من نواعد الـ DNA) في المراحل المختلفة وتعيين الوقت الذي يصبح فيه مُصنَعاً في الـ DNA. وكذلك يمكن حصر عدد الـ DNAs لكل نواه spectrophotometrically لتقدير الوقت الذي يحدث فيه تضاعف كلي للـ DNA لكل نواه. هذه التكنيكات توضح مرحلة تمثيل الـ DNA المعروفه بـ S (phase) ، أما الفتره الباقية لمرحلة فتبدأ وتتبع مرحله S والتي فيها لا يحدث تمثيل للـ DNA وتعرف بـ G₁ (G₁) ، G₁ (Gap₁) وطور (G₂) (Gap₂) على التوالي وطول الدورة في G₁, G₂

يختلف حسب الانواع. اثناء مرحلة الراحة نجد أن معظم DNA يحدث لها امتداد extended ولكن اثناء الـprophase للانقسام الميتوزى نجد انها تصبح متماسكة Compacted ومتحلزونه ومتشابكة Coiled كنتيجة للتغيرات الواقعه على البروتينات المرتبطة. وبعد الانقسام لميتوزى نجد أن المواد الكروموسومية تتجه لعمليات فك التماسك أو التحلزون والتي تؤدي إلى ظروف أو أحوال ممتده في الانويه التي تمر بمرحلة الراحة والشكل رقم (٢) عبارة عن رسم تخطيطى لمراحل أنقسام الخلايا - وانقسام الخلايا يشمل تضاعف العضيات مختلفه مثل البلاستيدات والميتوكوندريا وابطس نوع من البلاستيدات هي البلاستيدات الابتدائية والتي ينشأ منها بعد ذلك البلاستيدات الملونه والبلاستيدات من العضيات التي يمكن أن يحدث فيها تضاعف ١/٢ ذاتى Semi autonomous والتي لها قدره على التضاعف بالانقسام أو التبرعم budding ومعظم النباتات الرقيقه تحتوب الكثير إلى العديد Several to many من البلاستيدات ولكن يوجد هناك اختلافات كبيره في عدد البلاستيدات بين خلايا الانواع المختلفه. وبصفه عامه عدد البلاستيدات في الخليه يبقى ثابت تقريبا مما يؤكد بأن تعدد (تكاثر) البلاستيدات يبقى أو يحدث مع انقسام الخلايا. وعموما فإن توزيع الخليه الا. للبلاستيدات المتكونه يكون عشوائيا .

وفي المناطق الطرفيه من الجذور والأفرع والتي يحدث بها الانقسام الحلوى نجد أن الخلايا تعتبر صغيره نسبياً وتحوى نواه كرويه تقع في وسط السيتوبلازم وهي لم تعد بعد متنفخه (أو متمدده) وتميل للدكانه بسبب الصبغات ونجد أن الجدار الخلوى يكون رقيق وكنتيجه للانقسام، فان كل خليه من الخلايا المنقسمه يكون حجمها نصف حجم الخليه لأم، هذه الخلايا تبدا في الاستطاله ولكن نمو هذه الخليه يتعلق بتمشيش السيتوبلازم ومواد الجدار الخلوى وليس الانتفاح (الامتلاء أى تكون العصارة) Vacuolation وحيث ان عدد الخلايا في منطقة الاستطاله يميل للبقاء ثابتا (على الأقل لفترة محدوده؛ فإنه من الطبيعي أن الخلايا في هذه المنطقه لاستمر أو تبقى كلها قادره على الانقسام. هذا لوضع يمكن ايضا حه كما في حالة الخليه القميه الفرديه نى بعض الطحالب والحزازيات وبعض السراخس حيث نجد ان الخليه القميه عندما تنقسم ينتج عنها خليه في الجانب الخارجى والتي تصبح هي الخليه القميه الجديده والحيه

المنقسمه الاخرى فى الجانب المجاوروالتي ينتج عنها نسيج متكشف من الثالوث أو الفرع. هذاخليه المنقسمه عادة ماتنهج انقسامات متعدده ولكن نجد مشتقات هذه الخلايا تفقد قدرتها على الانقسام ومن هنا نجد أن الخليه القمه بينما تبقى مرستيميه ثابتة، فان نواجح الانقسام (الخلايا المنقسمه) قادرة فقط على الانقسام بصورة محدوده فيما بعد. فى حالة مغطاه البذور ومعراه البذور نجد ان هناك مجموعه من الخلايا تعتبر مرستيميه موجوده فمثلا فى منطقه القمه الناميه الجذريه فى Allium وجد أن الخلايا تتضاعف اطوالها لتصبح حوالى ٣٠ مثل للخلايا حديثه الانقسام وقد وجد فى انسجه اخرى انها تصل إلى ١٥٠ مثل فى الحجم عندما يحدث لها انتفاخ أو تمدد.

وعملية الانتفاخ هذه يحكمها اسموزيه المحلول الموجود داخل الخلايا وإذا طبقنا هذه الفكره على امتصاص الماء بواسطه الخليه فإنه بصفه عامه نجد أن قدره الخليه على امتصاص الماء تعود إلى جهد الماء (ψ) Water potential والذى يساوى للضغط أو الجهد الاسموزى II للمحلول الموجود داخل عصارة الخليه + ضغط الانتفاخ (P) أو ضغط الجدار Wall or turgor pressure ويمكن تمثيل ذلك بالمعادلة الآتية:

$$\psi = P + II$$

ومن هنا نجد أن امتصاص الماء قد يرتبط بالتغيرات فى الجهد الاسموزى أو ضغط الجدار أو كلاهما. والدراسات التى تمت على التغيرات فى العلاقات الاسموزيه لمحلول الفجوه اثناء النمو أوضحت انه ليس هناك ما يؤكد على التغيرات فى الجهد الاسموزى وبعد ذلك يتطور الجهد الاسموزى وذلك عندما يحدث تخفيف لمحلول أو عصارة الخليه إلا أن السكريات والاملاح والاحماض العضويه تحافظ على الاسموزيه.

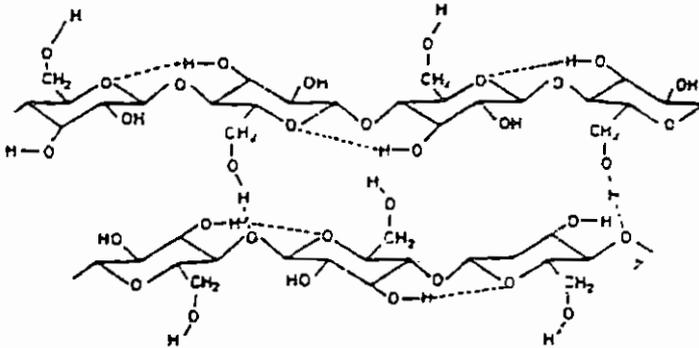
وعلى الرغم من أن القدر الأعظم فى الزيادة فى حجم الخليه يرجع إلى امتصاص الماء، إلا ان سيتوبلازم جديد يتكون وكذلك مادة الجدار الخلوى وبالتالي تزيد من الوزن الجاف للخليه. احيانا تتكون الاستطالة او الانتفاخ فى انسجة الجروح فى منطقه القمه الناميه ولا تكون هناك حدود فاصله بين منطقه الانقسام والانتفاخ ولكن فى قمة الجذور تكون واضحه وانقسام خلايا منطقه الانتفاخ تكون قليله. وقد وجد أن معدل التنفس يزداد فى هذه المنطقه حيث تزداد العمليات الفسيولوجيه المختلفه التى تتطلب طاقه مثل تمثيل البروتين ومعدل النشاط فى هذه الخلايا يكون عالى بمقارنتها بالخلايا التى لها

نفس الحجم ولكنها ناضجة وهي تعتبر انشط من الخلايا المرستيميه في معدل التنفس لكل خليه حيث أن الخلايا المرستيميه تحوى على سيتوبلازم أقل.

نمو الجدر اخلوية Growth of Cell Wall

أوضحت الدراسات بالميكروسكوب الالكترونى ان الجدر الخلوى للنباتات الرقيقه تتكون من شبكه من السليلوز (ميكرو فبرلات) والسليولوز موجود على هيئة سلاسل مستقيمه من وحدات جلو كوز (B, 1-4 linked glucose) مرتبطه بروابط ١، ٤، والتي تتجمع لتكون ميكروفبرلات والسلاسل تقع موازيه لبعضها البعض في تنظيم محكم جدا ولهذا فإن الميكروفبرل له تركيب بلورى عالى Para-crystalline structure والسلاسل ترتبط مع بعضها من خلايا مجاميع H في المواقع ٦ في احدى السلاسل مع ذرات الاكسجين (O_2) في سكر الجلوكوز (glycosidic oxygens(O_5)) بسلسلة اخرى.

وهناك ترابط بين الجزقات من خلال روابط intra-molecuar بين مجاميع OH في المواقع ٣ وتستخدم ذرة الاكسجين في وحدات الجلوكوز على نفس السلسله كقنطره اتصال وهذا الشكل يوفر متانه شديده للميكروفبرل كما هو موضح بالشكل التالى رقم (٣) الذى يوضح الروابط المختلفه فى سلسلة السليولوز.

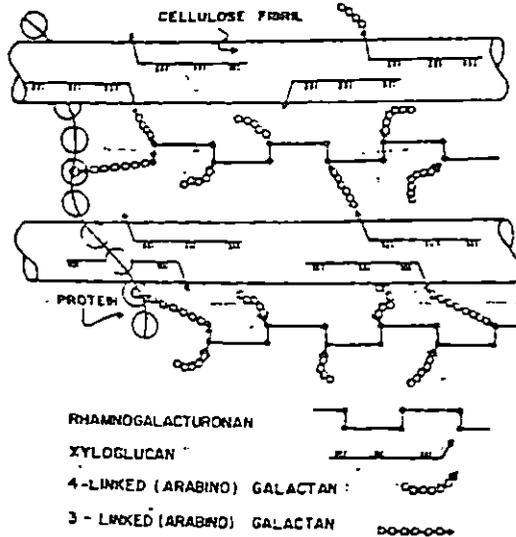


*β-1,4 linked chains of cellulose, showing the hydrogen bonding between adjacent chains, and the intra-molecular bonding between adjacent glucose units in the same chain. (From W. D. Banci in *The Molecular Biology of Plant Cells*, (Ed.) H. Sauter, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1977.)*

والميكرو فبرلات مطموره داخل شبكه من سكريات عديده غير سليولوزيه والتي تشمل السكريات الخماسيه (Pentoses) والسكريات الخماسيه الاخرى xylose و arabinose، والـ Hexoses (اي السكريات السداسيه) مثل الجلوكوز، جالاكتوز، المانوز والزايلو جلو كان xyloglucans يتكون من ترابط الجلوكوز من الرابطه B, 1:4 مع الزيولوز من جانب السلسله المختلفه أما فى حالة arabinogalactans فقد تكون ذات سلاسل مستقيمه او متفرعه وهذه المكونات تعرف بالهيمسياليولوز.

وكذلك نجدان هناك سكريات عديده وحدتها البنائيه galacturonic acid وتكون مايعرف بالبكتين. ويحتوى الجدار الابتدائى على تركيب بروتينى يحتوى قدرعالى من الحامض الامينى hydroxy proline ايضا هناك تضارب على ترابط المكونات المختلفه ولكن هناك تداخل بين المكونات قد يكون تعاونى او غير تعاونى Covalent, or mom-covalent.

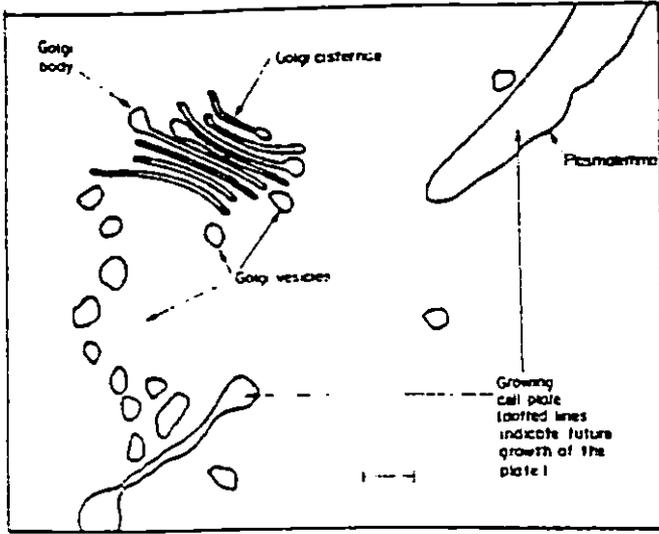
والشكل رقم (٤) عبارة عن رسم توضيحي لبعض المركبات المبلمره فى الجدار الأولى لخليه الـ ycamore وكيفية التحامها مع بعضها.



Schematic representation of the polymeric components of ycamore primary cell walls and their interconnections. Xyloglucans are co-crystallized with the cellulose glucan chains on the surface of the microfibrils. Some of the reducing ends of the xyloglucans are glycosylated to 4- α -linked arabinogalactan side chains of the rhamnogalacturonan chains, which themselves are attached to the structural glucose. (From W. D. Bancroft, in *The Molecular Biology of Plant Cells*, (Ed.) H. Smith, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1977.)

بالنسبة للجدار الخلوى الموجود فى النباتات وحيدة الفلقه فإنها تختلف عن النباتات ثنائية الفلقه فى طبيعة مكونات الشبكة matrix

فتكوين جدر خلايا جديده بين الخلايا المنقسمه التى تعقب الانقسام الميتوزى فى النواه تبدأ مع ظهور عدد كبير من الحويصلات Vesicles فى المستوى الاستوائى للمغزل equator plane of the spindle هذه الحويصلات تتكون بواسطة اجسام جولجى وهى تحتوى على كميات كبيره من عديدات التسكر التى منها تتكون مادة الجدار الخلوى فى المرحلة الاولى وتعرف بالصفيحة الخلوية Cell palne وذلك من خلال تلاحم او ترابط الحويصلات والشكل رقم (٥) يوضح تلك الخطوات.



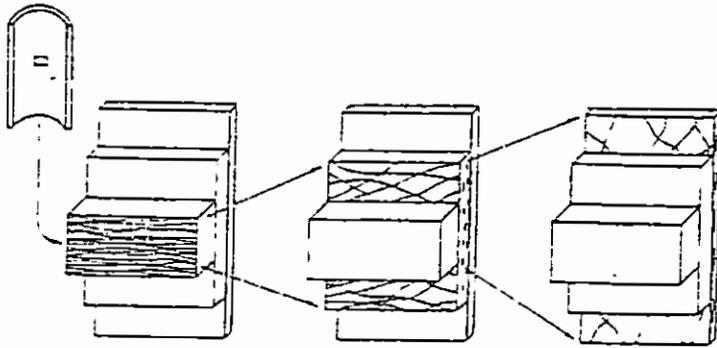
Association of Golgi bodies with cell plate. Scale = 200 nm. [From Bryant, 1976.]

شكل رقم (٥)

والصفيحة الخلوية تتكون اولاً فى مركز الخلية ثم تمتد اطرافها جهة الخارج وذلك من خلال اضافة جزئيات جديده أو محتويات او مكونات اجسام جولجى التى تقع فى الجانب المحيط بالصفيحة إلى أن تتحد مع الجدر الجانبيه. وأغشيه الحويصلات تتحد مع اجسام جولجى لتكوين مايعرف ب plasmalemma لكل خلية منقسمه ويروتو بلازم الخلايا المنقسم يفتى متصلاً بواسطة شرائط غشائيه خلال الجدر مكونا البلازمودرما.

وعديدات التسكر تكون اول طبقة في الجدار الخلوى وهى (الصفيحة الوسطى) والتى تحتوى على نسبة عالية من حمض galacturonic يتم تمثيلها فى اجسام جولجى بعد ترسيب او تراكم مادة الصفيحة الوسطى فإن سلاسل السليلوز تتكون فى كل جانب لكل منهما (الخلتيتين) وذلك لتكوين الجدار الابتدائى. وبعد تكون الصفيحة الخلوية، نجد ان كثيرا من المواد الغير سليلوزيه يحدث لها تراكم اثناء التكوينات الاضافيه للجدار الخلوى. هذه المواد يتم تمثيلها بواسطة اجسام جولجى Golgi apparatus وهذه المادة يتم نقلها فى السيتوبلازم عبر البلازما لليما plasma Lemma إلى داخل الجدار الخلوى ومن ناحية اخرى نجد أن سلاسل السليوز تتكون فى السطح الداخلى للجدار مجاورة للبلازما لليما. والانزيمات لها دور فى تمثيل السليلوز وهى موجودة على اغشية جهاز جولجى وهذا فإنها تقوم بوظيفتها (أى الانزيمات) فى عملية لحم الحويصلات مع البلازمالىما.

وفى الخلايا التى تمضى فى الاستطالة اثناء انتفاخ او امتلاء الخلية Vacuolation يبدأ تراكم (بناء) رص Pay down السلاسل بزوايه عموديه right angle على محور الاستطالة (اى عرضيا) ولكن اثناء استطالة الجدار الخلوى او تمدده فإننا نجد أن السلاسل تبدأ فى الشد من الجانبين Pulled-out ولهذا فإنها تصبح قريبة من الاتجاه الطولى والشكل رقم (٦) يوضح المبدأ فى نمو لحدار لخلوى حيث تظهر كيفية ترتيب الميكروفبرلات فى الجدار الخلوى.



The successive stages of cell wall growth showing (left to right) re-orientation of microfibrils as successive stages wall extension. (From P. A. Roelzen, Adv. Bot. Res. 2, 64-150.)

وإثناء النمو نجد ان ميكروفبرلات عرضيه جديده تضاف إلى داخل الجدار، لذلك فإنه عند عمل قطاع خلال الجدار نجد أن هناك انتقال تدريجى فى الانتقال من الاتجاه العرضى إلى الطولى فى زاوية الميكروفبرلات فى الانتقال من الداخلى إلى الخارج كما فى الشكل اعلاه - فى الخلايا التى لا يحدث لها استطاله ولكنها تظل متجانسه الاقطار iso diametric اثناء النمو فإننا نجد أن رص الميكروفبرلات يكون عشوائيا وغير معروف مالذى يحكم اصل عملية تراكم السلاسل فى اى نوع من الخلايا ولكن وجد أنها عادة ماترص موازيه للانابيب الدقيقه micro tubeles وقد اقترح أن يطلق عليها التركيبات الاسطوانية المستطاله elongated cylindrical structures ذات الاقطار التى تتراوح بين 23-27 nm وتواجد فى الطبقات الضامه للسيتوبلازم واكثر من ذلك نجد أن المعاملة بال الكولشيسين Colchicine الذى يؤدى إلى تدمير الانوبيات الدقيقه نجد انه يؤدى إلى ارباك نظام ميكروفبرلات ولكنه لا يمنع تراكمها ولقد بدا للبعض ان الانابيب الدقيقه تحكم بطريقة غير معروفه طريقه وضع أو رص الميكروفبرلات بالزوايا المعروفه بواسطة اجهزة تمثيل السيلوز.

وقد تلعب الانابيب الدقيقه Micro tubeles دورا فى تحديد مكان تكون الصفيحه الخلويه ومكان التحامها مع الجدار الخلوى - فى الخلايا المستديمه نجد الأنابيب الدقيقه تقع فى السيتوبلازم الخارجى داخل البلازماليمما بالضبط. الخلايا التى تتجه للانقسام والتى لم تدخل نواتها مرحلة الـ prophase نجد ان انابيب الجدار تختلف ونجد ان شريفا مكونا من عدد هائل من الأنابيب يظهر على السيتوبلازم الخارجى بجوار الجدران الطوله وعمودى على محور الخليه.

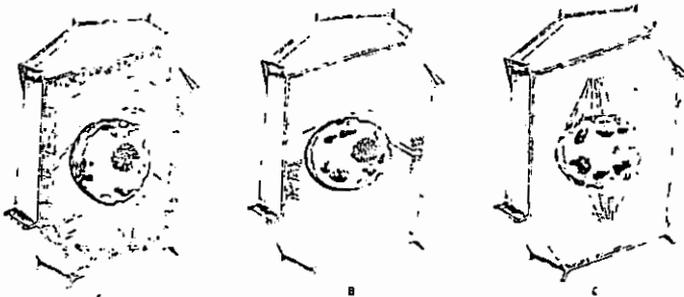


Diagram of changes in microtubules at cell division. (Prints supplied by Dr Myron Ledbetter, reproduced from Symposium Int. Soc. Cell. Biol. 6, 1967.)

هذه الحزم التي تظهر في بداية طور البروفيز pre prophase تتواجد متراصه عموديا على محور الخلية بصورة ملتفة حول السيتوبلازم وذلك في وسط الخلية عندما تشكل الصفيحة الخلوية فإنها تلحم مع الجدر الجانبية للخلايا المنقسمة في الموقع الذي يحدث فيه انقسام شرائط طور البروفيز pre-prophase هي التي تحدد في الواقع مكان ومنشأ الصفيحة الخلوية.

والشكل رقم (٧) يوضح كيفية حدوث التغيرات في الـ Microtubules أثناء انقسام الخلية. أيضا نمو الجدار الخلوي يرتبط بالجهود المتولدة عن ضغط الانتفاخ. المرونه (اللدونه) plasticity الزائدة في الجدار الخلوي اثناء مرحلة الانتفاخ Vacuolation وقد تبين أن الأنواع المختلفة من الروابط التي تتحدد مع المكونات المختلفة للجدار يجب ان تتحطم اثناء نمو الجدار ومن الممكن يكون هذا نتيجة لنشاط الانزيمات المحلله مائيا hydrolytic enzymes.

تكشف الخلية Cell Differentiation

على مستوى الخلية، يعرف لفظ التكشف بمفهومين:

- ١- قد يطلق على نمو الخلايا الناضجة بمختلف تخصصاتها داخل العضو أو النسيج.
- ٢- قد يستخدم للتعرف على التغيرات التي تحدث اثناء النمو للخلايا المرستيمية حتى تصبح خلايا ناضجة وهي عادة تشمل الانتفاخ Vacuolation والاستطالة elongation وهنا نطلق لفظ نضج maturation على العمليات التي تؤدي إلى تكوين خلية جديدة من الخلايا المرستيمية.

عادة ما يكون النضج مرتبطا بانتفاخ او امتلاء الخلية والاستطالة. الخلايا التي تمضي للنضج قد تظهر تغيرات اضافيه محدوده جديده في تركيبها مثل تكوين النسيج البرانشيمي، او قد تكون هناك تغيرات كبيره مثل تكوين انسجه ولحاء. فهي مسالك مختلفة اثناء النضج والتي تؤدي إلى حدوث التشكف، وبالإضافة إلى ظهور تغيرات مرئية فأن هناك اختلافات او تغيرات كيموحيويه ترتبط ايضا مع التكشف.

وهنا نجد ارتباط بين التغيرات الكيموحيوية والتغير في التركيب الخلوي يمكن ملاحظته بالميكروسكوب الالكتروني وقد اظهرت الدراسات على مختلف الانسجه انه

عموما تتكون اجسام صغيره فى الخلايا النباتية الحية المتكشفه وتشمل ميتكوندريا، اجسام جولجى (ديكستوم Dictyosome) فى البلاستيدات والشبكة الاندوبلازميه ولكن هناك بعض الاستثناءات مثل الاناييب الغرباليه التى تصاحب معظم القصبليات اثناء التكشف. نجد ان الميتكوندريا ايضا يتغير عددها وتركيبها فى مختلف انواع الخلايا وتبدى اجسام جولجى حالات من النشاط والخمول (سكون) (quiescent) مرتبطة بحالة نمو الجدار الخلوى وكذلك الافراز والى غير هذا.

والشبكة الاندوبلازميه تختلف فى توزيعها ومواقعها فى مختلف انواع الخلايا المتخصصه. خصوصا تلك المسئوله عن الافراز ومن الجسيمات التى تبدى اختلافات بينه فى مختلف انواع الانسجه نجد البلاستيده، حيث ان تركيبها يختلف حسب تواجدها فهى تختلف فى الورقة عن نسيج التخزين والثمار أو الأزهار أو اجزائها مثل البتلات.

تكشف البلاستيدة والخلية The plastid and cell Defferntiation

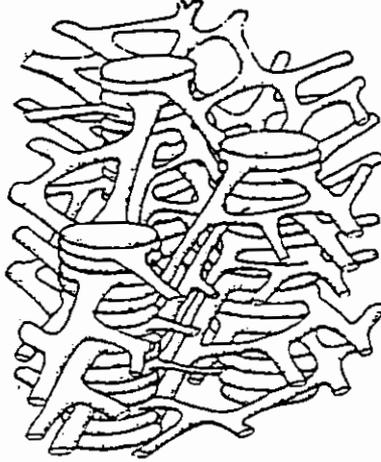
تتكون البلاستيدات الناضجه من البلاستيدات الأوليه proplastids والتى تكون صغيره فى تركيبها وتواجد فى الخلايا المرستيميه والخلايا الاخرى والبلاستيدات الأوليه تتضاعف بانقسامها وتتوزع بين الخلايا المنقسمه عند الانقسام، والبلاستيدات مختلفه الطراز فهناك عدة أنواع منها:

١- البلاستيدات الخضراء Chloroplasts والتى تحتوى على صبغات الكلوروفيل بصور، سائده رغم وجود صبغات الكاروتين Carotenoids مثل الزانثوفيل xanthophyll.

٢- البلاستيدات الملونه Chromoplasts والتى تحتوى على قدر ضعيل أو لا تحتوى على صبغة الكلوروفيل ولهذا نجد أن الالوان الصفراء، البرتقالية أو الحمراء من الكاروتينات تكون مرئية والتى تميز لون الازهار والثمار واوراق الخريف.

٣- البلاستيدات الغير ملونه Leucoplastis وهى لا تحتوى صبغات وتشمل البلاستيدات التى تختص وظائفها بانتاج مواد التخزين مثل النشا (amyloplast) أو الدهون (elaioplast) على الرغم من أن البلاستيدات الخضراء تأخذ اشكالا مختلفه واحجاما مختلفه فى الطالحالب إلا أنها تكون منتظمه فى النباتات الرقيه وهى محاطه بغشاء مزدوج وتتكون من شبكة عديمه اللون عصارية تسمى strana ومن اكياس

غشائيه تعرف بـ *thylakoids* وهي التي تكون مترابطة في اقراص تعرب بـ *grana* و*thylakoids* الدائريه ترتبط مع بعضها من الخارج بواسطة اغشية موصله. والشكل رقم (٨) التالي عبارة عن نموذج للجيرانا والأغشيه الموصله

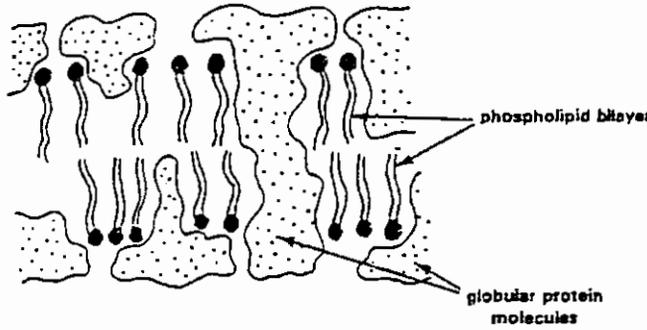


. Three-dimensional model of grana with interconnecting membrane system in higher plant chloroplast. (From T. E. Weir *et al.*, *Jour., Ultrastructural Res.*, 8, 122, 1963.)

شكل رقم (٨)

بعضها ببعض في البلاستيدات الخضراء للنباتات الراقية.

والأغشيه التي تحيط بالـ *thylakoids* تتكون من اللييدات والبروتين والتي ترتبط بها أو تتحد بها الكلوروفيلات شكل رقم (٩). ويكون الضوء عاده ضرورى لنمو البلاستيده من مرحلة البلاستيده الاولييه بالتبرعم *budding off* من العشاء الداخلى من الحويصلات المسطحة *platlened* والتي تكون الصفيحة ثنائيه الجدار المنتفخه في *thylakoids* وتتكون كل صبغات الكلوروفيل وعموما إذا حفظت الشتلات في ظلام مستمر، بدلاً من ان تتكون الحويصلات المكونه للـ *thylakoids* الطبيعيه نجد أن الماده التي تراكم على هيئه طبقات مسطحة تتكون على هيئه تعرف باجسام *prolamellar* (صفائح بدائيه). هذه الصفائح البدائيه تتكون من انابيب دقيقه وتتوزع فى اتجاهات ثلاثيه 3- dimensional من سلاسل بللوريه والبلاستيدات التي تتكون فى الظلام بهذه الطريقه تعرف بـ *etioplasts* وإذا تعرضت الباردات المعرضه من قبل للظلام إلى الضوء،



Modern interpretation
of the structure of the
membrane

شكل رقم (٩)

يحدث تغييرات ملحوظة ويسرعه حيث نجد ان جسم الصفائح الابتدائية proalmerllar والاعشيه تتحطم والمادة يعاد تمثيلها لأعطاء تركيب غشاء طبيعي للبلاستيد الملونه المعروف في انسجه الورقه الناميه فى الضوء وتتكون صبغة الكلورفيلل .

الجدار الخلوى والتشكف : The Cell Wall and defferentiation

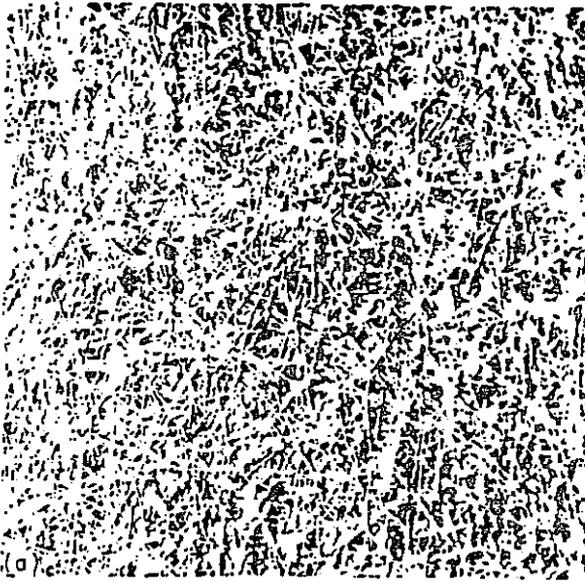
كثير من الاختلافات بين الأنواع المختلفة من الانسجة ترتبط بالجدار الخلوى خصوصا الجدار الثانوى . وتكون الجدار الثانوى يرتبط بالنشاط العالى فى تمثيل السليلوز مع معدل أقل فى تكوين مواد الشبكه matrix material الجدار الابتدائى تتراص الاجسام الليفيه او الحلزونية فيه بشكل عشوائى إلى أن يتغير شكله مع الاسطاله مثل الالياف ونجد ان تلك الاجسام تنشأ او تتراص موازيه للمحور الرئيسى فى حين أننا نجد أنه فى القصببات فى المخروطيات تصنع زاويه مع المحور الطولى للخليه ويمكن ملاحظه طبقتين أو ٣ من تلك الأجسام وكل منها تختلف فى اصل اتجاهها واحيانا تكون متقاطعة Criss-Cross . كما فى الشكل رقم (١٠) أما الخلايا ذات القطر المتسع مثل العناصر الوعائية نجد أن الاجسام الحلزونية تتكون فى اتجاه عمودى على المحور الطولى والشكل رقم (١١) يوضح رسم تخطيطى لمكونات الجدار الثانوى لخلية ليفيه خشبيه وبمجرد أن يتكون الجدار الابتدائى نجد أصول الميكروفبرلات فى الجدار الثانوى المتكونه

يحكمها الانبوبيات الدقيقة الموجوده فى الطبقة الخارجيه للسيتوبلازم حيث كثيرا ما يلاحظ علاقه ارتباط كبيره بين منشأ أو أصل هاتين التركيبتين والانبويات الدقيقة microtubasles والشبكة الأندوبلازميه endoplasmic reticulum مرتبطين بموقع او مكان رص أو تكوين الجدار الثانوى الذى يكون مسئولاً عن الانواع المختلفه من التغليظ فى الجدار فى العناصر الوعائيه. اثناء نمو الجدار الابتدائى نجد ان الانبويات الدقيقة تتقارب من Plasmalemma على سطح الخليه كلها ولكن فى نهايه نمو الجدار الابتدائى فإن الانبويات الدقيقة تصبح واقعه فى مجموعتين فى الخلايا التى تتكشف إلى اوعيه. فى مناطق حزام الخليه boudary حيث لا يوجد انبويات دقيقه فإن الشبكه الأندوبلازميه تكون مركزه بالقرب من البلازموليمما (شكل رقم ١٢).

الجدار الثانوى يتكون فى المناطق التى بها الانبويات الدقيقة ولا يترسب جدار ثانوى فى المناطق المشغوله بالشبكه الأندوبلازميه مما يؤيد بأن الشبكه الأندوبلازميه تمنع تمثيل الجدار الثانوى فى هذه المناطق بهذه الطريقه فان تغليظ الجدار الثانوى يتم بانماط منتظمه فى خلايا الخشب. فى كثير من انواع الخلايا، نجد ان تكوين الجدار الثانوى يكون مصحوبا باللجننه. واللجنين عباره عن بوليمير معقد وحداته البنائيه عباره عن كحولات فينيل بروبان phenyl propanoid alcohol مثل كحول Coniferly P_ hydroxycinnamyl, sinapyl و يترسب اللجنين فى تغليظات الجدار الثانوى وقد يمتد فى بعض الحالات حتى الجدار الابتدائى.

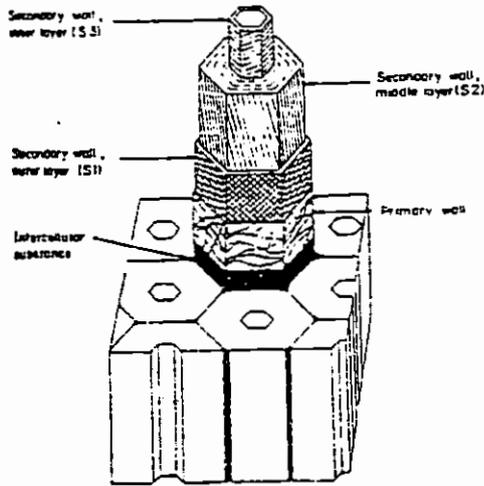
الاتصال بين الخلايا المجاوره بعد تكوين الجدار الثانوى يبقى على شاكلته من خلال شرائط سيتوبلازميه والتى تخترق الجدر وتعرف باسم البلازمو دزماتا. فى كثير من الخلايا نجدها موزعه بصورة عشوائيه على الجدار الخلوى غالبا باعداد كبيره ($20-000 \text{ m}^2$ e.g.).

وفى انواع اخرى من الخلايا قد تتقارب البلازمو دزماتا وتشبه العنقود Clustered فى مناطق تعرف بحقل النقر الابتدائيه عندما تتواجد فى الجدار الابتدائى. تكوين الجدار الثانوى لا يحدث فى تلك المناطق (حقول النقر) ولهذا فإن الاتصال بين الخلايا يظل قائما. فى بعض النباتات نجد أن الأوعيه والقصبيا يمتد فيها الجدار الثانوى إلى ما بعد حدود حقل النقره ليعطى ما يعرف بالنقره المصفوفه.



(a) Electron micrograph showing structure of the primary wall of *Valonia* $\times 8000$. (b) As above, but of the primary wall $\times 7000$. (From F. C. Steward and K. Mühlethaler, *Ann. Bot. N.S.*, 17, 295, 1953.)

شکل رقم (١٠)



Secondary cell wall structure of a wood fibre. (From A. B. Wardrop and D. E. Bland, *Proc. 4th International Congress of Biocem.*, 2, 96, 1959.)

شکل رقم (۱۱)

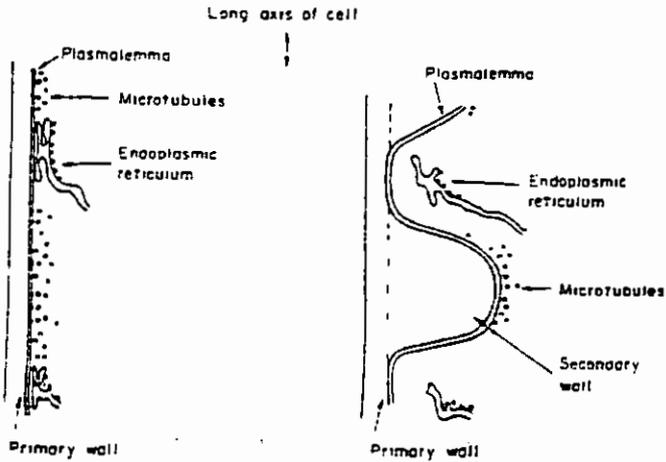


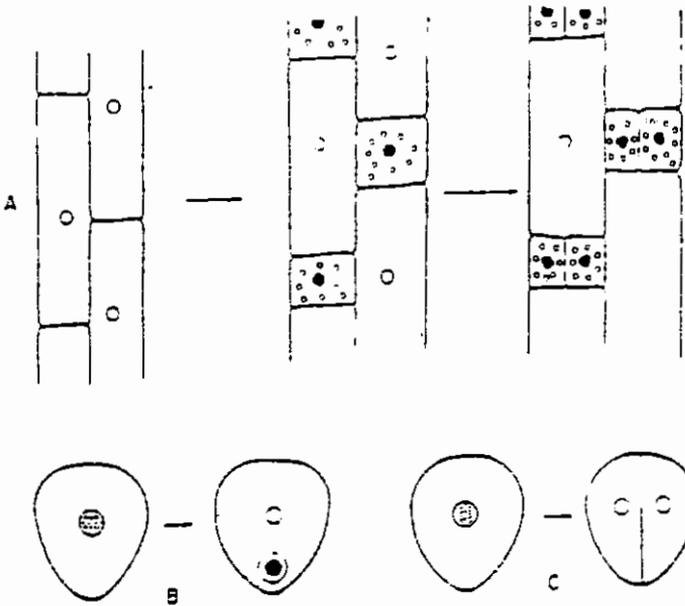
Diagram illustrating the relationship between the endoplasmic reticulum and the pattern of secondary wall deposition in xylem vessel elements. (From Bryant, 1976.)

شکل رقم (۱۲)

اصل الاختلافات الخلوية The origin of cell differentiation

في عمليات النمو والانقسام نجد أن الانقسام قد يكون غير متساوي unequal أو متساوي ومتناظر asymmetric للخلايا المنقسمة مما يؤدي إلى إنتاج خليتين منقسمتين ويتبعه انماط مختلفة من التكشف وهذه العملية يمكن توضيحها أو لمسها حينما نرى بعض الأحوال التي تودى إلى تكوين شعيرات جذرية في بعض النجيليات أثناء التكشف لهذه الجذور يمكن رؤية بعض خلايا الأبيدرمس تتراص بانتظام لذا نجد أن محورها الطولي يكون موازيا لمحور الجذر ويكون السيتوبلازم عالي الكثافة في النهاية القاعدية ولكننا نجد أن النهاية العليا proximal تكون فجوية vacuolated .

والانقسام الميوزي يحدث ويتكون الجدار العرضي في المكان الذي يتمحص عنه تكوين الخلايا الصغيرة ذات سيتوبلازم كثيف. الخلايا الأصغر ينتج عنها الشعيرات الجذرية في حين أن الخلايا المنقسمة الأكبر تتحول إلى خلايا أبيدرميه ولقد وجدت حالة مشابهة في تكوين خلايا الثغور الحارسة في بعض النباتات وحيدة الفلقه. وهناك أيضا بعض أنواع الخلايا الأبيدرمية في الورقة وتظهر فيها انقسامات غير متساوية وينتج عنها Cut off إلى خلايا صغيرة ذات سيتوبلازم كثيف كما هو موضح بالشكل رقم (١٣) A.

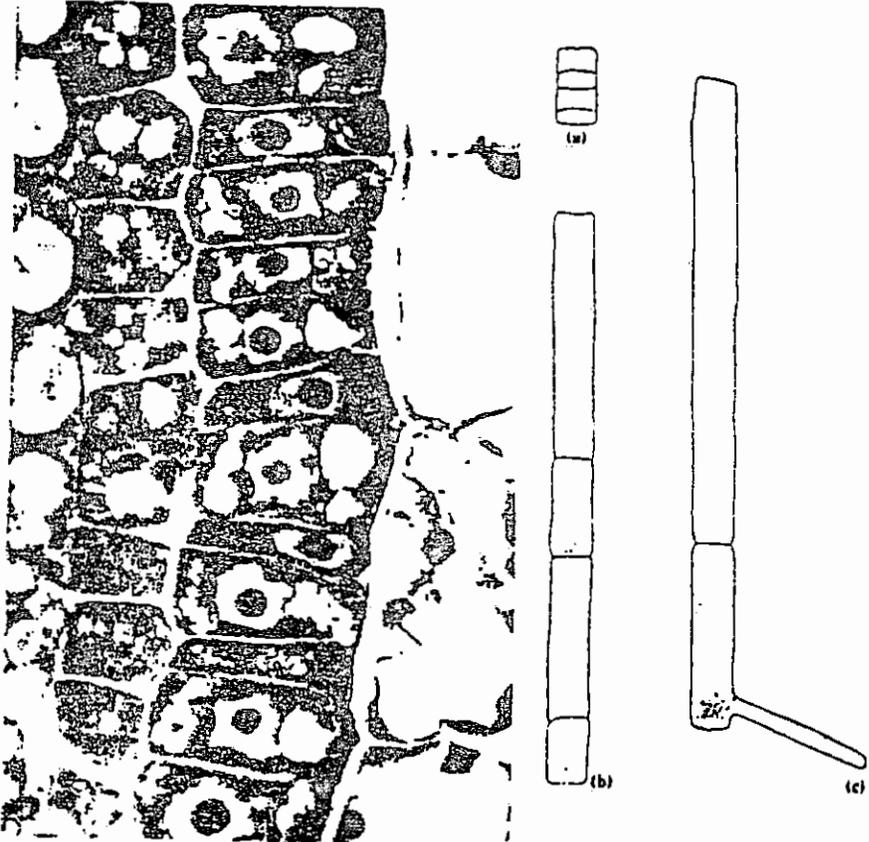


شكل رقم (١٣)

والشكل رقم (١٤) الأيسر يوضح تكوين الصفائح الشعريه trichoblasts (مبادئ الشعيرات الجذرية) في ابدرمس جذر *Hydrocharis sp* ويظهر عدم تساوى ناتج الانقسام حيث أن الخلايا الصغيره تكون الشعيرات الجذريه والكبيره تعطى خلايا ابدرمس كما هو واضح فى الشكل السابق.

أما الشكل رقم (١٤) الأيمن يوضح نمو مبادئ الشعيرات الجذرية فى حشيشة . phlecum

شكل رقم (١٣) يوضح عدم تساوى نواتج أنقسام الخلية (خليه حبه لقاح).



Left: Formation of trichoblasts (root hair initials) in the root epidermis of *Hydrocharis morzani-ranee*. Unequal division has given rise in each case to a small cell which is the trichoblast and a large cell which is the epidermal cell (e). (From E. G. Cutler and L. J. Feldman, *Amer. J. Bot.*, 57, 190-201, 1970.)

Right: Development of root hair initials in the grass *Phleum pratense*, at successive stages of development (a-c). The smaller cells formed by unequal division (a) give rise to the root hair cell (c). (From E. W. Sennott and R. Bloch, *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.*, 26, 223-7, 1939.)

شكل رقم (١٤)

حيث أن C, B توضح نمو خلية حبوب لقاح. في حالة B نجد أن الانقسام يكون طبيعى والانويه تنقسم، وإحدى الانويه تتحرك فى المنطقه الكثيفه من السيتوبلازم فى إحدى النهايات الخلويه وتصبح نواه مولده generative nucleus . والخلية المنقسمه الأخرى تصبح نواه خضريه.

أما C فتوضح انقسام غير طبيعى. حيث أن النواه تنقسم انقسام عمودى على المحور. والنواه المنقسمه daughter nuclei تبقى فى نفس بيئه السيتوبلازم وزوج الخلايا المتساويه يتكون بعد ذلك عند نمو وتطور حبه اللقاح.

وفى معظم الامثله تعتبر الخلايا تنقسم بدون تساوى والخليه التى تكون مختلفه لا يحدث لها انقسام بعد ذلك ولكنها تتكشف مباشره. وفى بعض الحالات نجد أن نواتج الانقسام الغير متكافئ قد يمضى فى انقسامات متعددده كما فى حالة الخروج Seretary cells Castor bean (Ricinun Cammunis) حيث توجد خلايا افرازيه التى تحتوى على تانينات وأحماض دهنيه غير مشبعه. هذه الخلايا ناتجه عن عدم تساوى الانقسام واحدى الخلايا المنقسمه تمضى فى سلسله من الانقسامات لتعطى صف من الخلايا كل منها تصبح خلايا افرازيه. ومن هنا فإن حالة التكشف يمكن أن تستمر بانقسام الخلايا وامتدادها فى بعض الحالات.

القطبية الخلولية والانقسام القطبى للخلايا

cell polarity and Polarized Cell Division

ترجع ظاهرة القطبيه إلى النشأ الطبيعى فى النبات، فأول انقسام للبويضه المخصبه يحدث فى مستوى موازى للمحور (حد الانقسام) فى الجنين النامى، وبعد ذلك فضاءً يستمر الانقسام فى الاتجاهين المصادين فى الجذر والساق ولا يمكن أن يتبدى النظام وهذا مايسمى بالقطبيه. وبناء على ذلك تبدو إختلافات مورفولوجيه فى الطرفين وهذه الاختلافات تظهّر مع العديد من الصفات الفسيولوجيه مثل الانتقال التنازلى (القطبى) للأكسين فى السيقان وفى تفتح أو تنشيط البراعم من النهايات العليا والجذور من النهايات السفلى فى العقد الجذريه. وهذا يحدث فى عقل الحور، حيث أنه لو تم وضع عقلتين معلقتين فى غرف بها رطوبه، احدهما فى الوضع العادى والاخرى فى الوضع المقلوب نجد انه فى كلتا الحالتين بغض النظر عن المنشأ، فإن الجذو المتكونه تتجه لأسفل، أما الأفرع فهى تتجه لأعلى كما هو واضح فى الشكل رقم (١٥).

وهذه الحركة ترجع للاكسين أى التدرج فى الاكسين حيث يتركز الاكسين فى
النهاية القاعدية للافرع وفى نهاية العقل المقطوعه، وعند قطع اجزاء من قاعدة العقل عند
الجذور فإن تركيز الاكسين يقل وتتكون مبادئ اوراق فى تلك المنطقة وعلى العكس إذا
تمت ازالة الجزء الطرفى من العقله فإنه يتكون جذور فى المنطقه التى حدث بها القطع .

ولقد تم اثبات تأثير تركيز الاكسين على تكوين الجذور باستعمال اكسينات تم

اضافتها صناعياً قام بها Wormke & Warmke, 1950

وباستخدام تكنيك الطرد المركزى فقد تمكن Goebel, 1908 من اظهار جذور

فى النهاية الطرفيه العليا لعقل صفصاف أم الشعور الذى تميل افرعه عادة للتدلى . وقد

وجد C.L. Broun أن اجراء الطرد المركزى لعقل الحور *Populus deltoides*

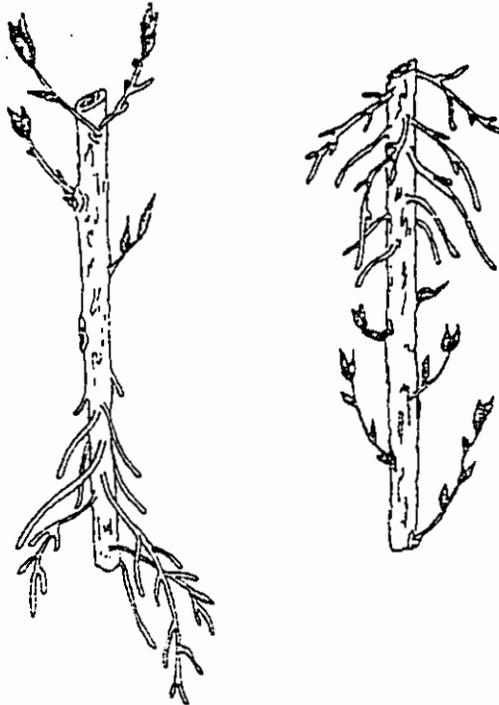


Diagram of one-year-old stem segments of eastern cottonwood (*Populus deltoides* Barr.) maintained in a moist chamber for several weeks in a normally oriented position (left) and in an inverted position (right). Note root formation at morphological basal ends in both stems, and the positive geotropic curvature of extending shoots in the inverted segment.

5000 G/hr : 1.000 ساعة م يؤدي إلى تغيير القطبية في هذا النوع لتكوين الجذور، في حين أن ١٪ من عقل الصفصاف أم الشعور قد كونت جذور في المنطقه القميه عندما تم قلبها في غرفه رطبه.

وهناك مثال آخر، تم فيه تطعيم جزئين من فرعين وذلك في اتجاهين مختلفين (تم فيه الالتحام من النهايات السفلى) وقد ترتب على ذلك تكون كاللس دون أن يتكون كامبيوم (اي عدم حدوث التحاكم كامبيومي). وهذا يرجع إلى القطبية حيث تشابه شحنة الكامبيوم المغناطيسي وبالنتالي حدوث تنافر وعدم تكوين خلايا كامبيوم جديد. وهناك ما يعرف بالقطبية الجاذبية Lateral Polarity وهي موجودة في الكامبيوم، فإذا تم لصق جزئين مشقوقين صوليا و بالعكس، لم يحدث اي تكوين في الكامبيوم. وعندما قام Vöchting, 1941 بأزالة (تخليق gridling) من منتصف فرع فأن ذلك أدى لتكوين جذور اعلى منطقة التخليق وقد استنتج من ذلك ان القطبية تخص كل خلية فردية و هي صفة داخلية. وقد اثبت نمس العالم ان للجاذبية بعض التأثير في هذه المنطقة من خلال تجاربة على Tagetes حيث وجد ان قلب عقل كانت مكونة لجذور اصلا، قد كونت جذورا في الجانب لآخر، ولكن كان معدل تكوين الجذور في النهاية الاخرى (الطرف الاخر) كان اكثر.

وللجاذبية تأثير على الصفات الطبيعية اثناء تكشف الخلية، وربما على خصائص الغشاء الخلوى الذى يحكم الانتقال القطبى النشط للاكسين الداخلى والمتجه لاسفل. وبالإضافة إلى الامثلة السابقه عن القطبية، فإن اتجاه النمو يعد تعبيراً عن هذه الظاهره فى كل حالات النمو المنظم وحيد الاتجاه Organized Unidirectional growth حيث نجد أن مستوى تكوين الخليه يكون عمودى على اتجاه النمو، والانقسام العرضى يكون سائداً فى المرستيمات العرقية rib meristems للأفرع والجذور الطرفيه، فى حين أن الانقسامات المعاسيه تكون خاصة بالمرستيمات الجانبية.

وقد أمكن استخلاص النقاط التاليه بناءً على الملاحظات التى تمت:

- ١- أن القطبية فى انسجه الساق و الجذر تكون ثابتة وليس من السهل تغييرها.
- ٢- القطبية تكون ثابتة ومستمره حتى فى فتره السكون عندما يبدأ النشاط المتيابولزمى بمعدل منخفض.

٣- قطبيه الانسجه ماهى إلا انعكاس لقطبيه الأنسجه الفرديه.

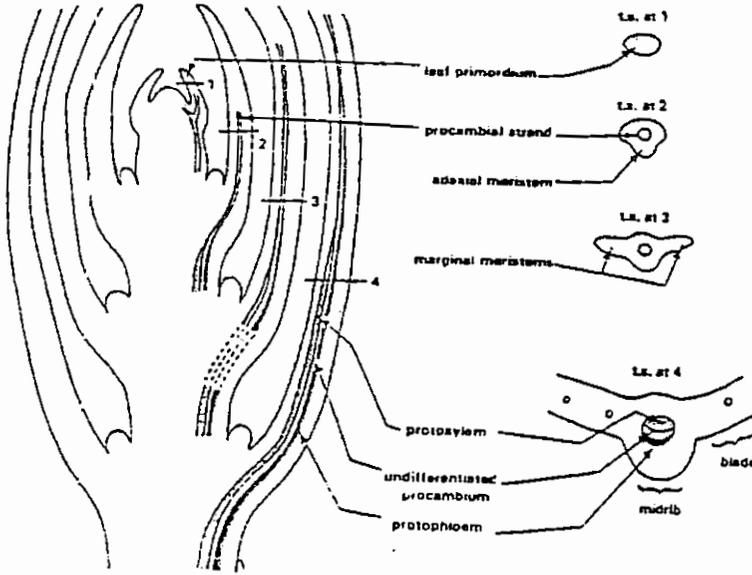
ومن هذا المنطلق فإنه يقترح، أن هناك بعض الأسس التركيبية الراسخه لقطبيه الخليه، فملاحظة أن قطعة الساق التي يمكن تقطيعها لأجزاء أصغر عديده، كل جزء منها يبدى نفس القطبيه، تعود بالذهن إلى حقيقة أن قضيب المغناطيس يمكن تقطيعه وكل جزء يصبح مغناطيس صغير حيث أنه فى المغناطيس كل ذره حديد لها قطبيه مغناطيسيه، والذرات تصبح مركبه خطيا aligned اثناء عملية المغناطيسية ولهذا فإن القطب الشمالي والجنوبى لكل ذره ينشأ على امتداد محور القضيب.

ومن الناحية المنطقيه، ولذلك فإنه يقترح أن كل خليه فى العضو القطبى مثل السيقان تحتوى على جزئيات قطبيه والتي تنشأ على امتداد محور كل خليه لتكوين مايعرف بالهيكل الخلوى Cytoskelton، ولكن المحاولات التي كانت ترمى لتعصيد ذلك فى الخلايا يصعب اجرائها بنجاح. ومما يسترعى الاهتمام، أن التركيبات التي لها نشأة خطيه Linearly oriented structure والتي تعرف بالأنايبب الدقيقه microtubles تتركب بزوايا عموديه على المحور فى كل من السيقان والجذور. وقد أيد ذلك بأن حركة أو الانتقال القطبى للاكسين قد تعتمد على الغشاء الخلوى عند الجدر الطرفيه للخليه end walls of the cells.

وانقسام الخلايا القطبيه يعطى الشكل المجسم (ثلاثى الابعاد) لجسم النبات. فمثلاً عند نمو السلاميات، نجد أن غالبية انقسامات الخلية تحدث بان ترتب الحزم الوعائيه الحديثه mitotic spindle أو تراص موازيه لمحور السلاميه. وبالتالي فإن السلاميات تنمو طولياً بصفه رئيسيه وتنمو قطرياً بقدر ضئيل نسبياً. وفى الثمار الكبيره المعروفه ب gourd Fruit ذات الأشكال المختلفه والتي تنشأ فيها miotic spindle موازيه للمحور الطولى والانقسامات الموازيه للاتجاه الطولى تكون اكثر من الاتجاهات الأخرى، فى حين أن الثمار المستديره round fruit لا يحدث انقسام فى اتجاه واحد يسود على بقية الاتجاهات.

وعموماً فإنه لايمكن القول حتى الآن ماهو الذى يتحكم فى مستويات انقسام الخليه على امتداد محور ساق معين. ومن الواضح أن الجينات النوويه nuclear genes تكون هى المسئوله، حيث أن كثير من الاختلافات فى الشكل شامله ماهو مؤثراً على

(a) and (b) Stages in the early development of a leaf



شكل رقم (١٦)

شكل ثمره الـ gourd يندرج تحت قوانين مندل البسيطه وقطبية العضو الكلية لها تأثير قوى على مستوى انقسام الخلية من خلال تأثيرها على الـ mitotic spindle .

أصل الأوراق : Origin of the Leaves

كل الاوراق تنشأ من المرستيمات القمية، والورقه عاده ماتنشأ عن الانقسام المحيطى موازيه للسطح فى الطبقات الخلوويه المجاوره للكتله القميه apical dome . فى معظم ذات الفلقتين يحدث الانقسام الخارجى فى الطبقة الثانية والثالثة تحت السطح يتبعها انقسامات عرضيه (عمودية على السطح) .

وفى بعض اوراق وحيد الفلقات يحدث انقسامات اسفل الطبقة السطحيه عن طريق الانقسامات العرضيه periclinal والذى ينتج عنها معظم انسجة الورقه .

ومن هنا فإن أوراق معراة البذور تنشأ من الطبقة السطحية للخلايا فى المنطقة المحيطية peripheral zone وذلك من خلال الانقسامات المماسية والعرضية pre-anticlinal division (Guttenberg, 1961) .

مبادئ الاوراق تبدو مرثيه فى جانب من قمة الفرع على هيئة بروز صغير والورقه الصغيره تنمو لأعلى، وسرعان ماتتطور ويتشكل فيها العروق مع بعض الاستثناءات فى بعض معراة البذور .

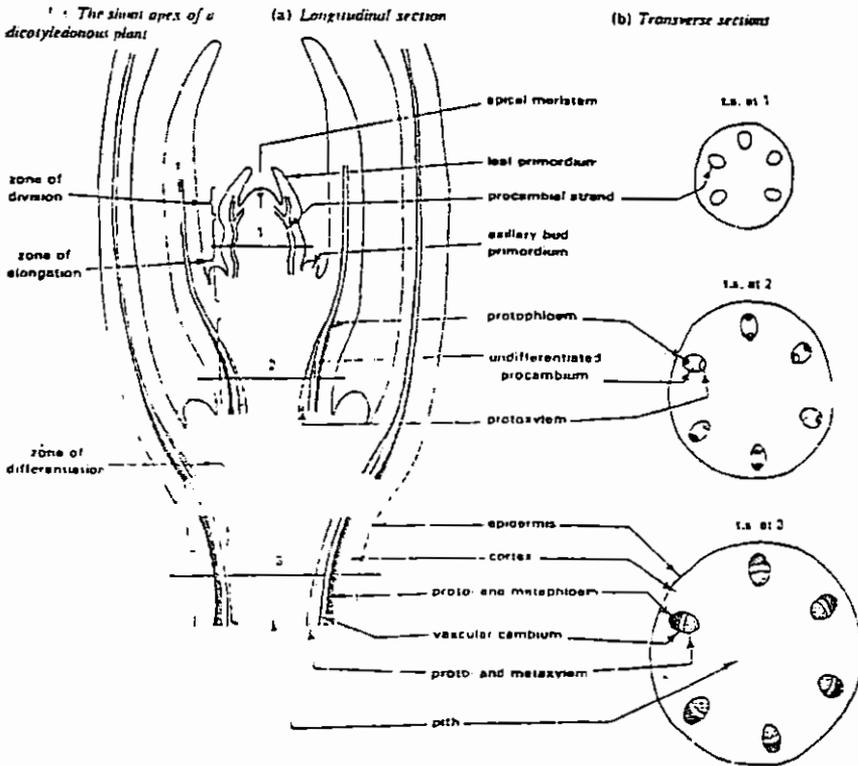
والاوراق الصغيره فى النباتات الخشبيه قد تنمو بدون توقف وهذا يعتمد على وقت النشاط كما هو الحال فى بعض الاشجار الناميه فى المناطق الاستوائيه، والتوريق المتأخر فى حالة اشجار المناطق المعتدله.

والغالبية العظمى من الاشجار نجد أن الاوراق بمختلف مراحلها تمر بفرته سكون على هيئة براعم الشتاء وتستأنف النمو فى الربيع. والشكل رقم (١٦) يوضح المراحل الأولى لتكوين الأوراق.

أصل الافرع:

فى النباتات البذريه نجد أن الأفرع تخرج جانبيا إلى جنب مع الاوراق. على الرغم من أن البراعم الابطيه تبدو ناشئه على محور الاوراق ولكنها تبدو فى النشوء متأخره اسفل الورقه. خروج البراعم الابطيه يختلف عن الاوراق ولهذا يكون من الصعب تحديد إذا ماكان الجزء النامى نشأ من المرستيم القمى للفرع أو جزئياً من الانسجة الموجوده بين السلاميات. وهناك دراسات عديده فى هذا المجال وايضاً آراء مختلفه لكثير من العلماء.

والشكل رقم (١٧) يوضح قطاع طولى (a) فى قمه فرع من نبات ذات فلقنتين أما الشكل (b) فيوضح التركيبات أو الأجزاء المختلفه لنفس قمه الفرع ولكن فى قطاع عرضى.



شكل رقم (١٧)