الفصل الرابع

النمو الثانوى Secondary Growth

النمو الثانوى Secondary Growth

من الدراسات التى تمت على حفريات النباتات القديمه. وجد أن هناك تطورات حدثت فى المملكه النباتيه بمرور الوقت منذ عهد النباتات الوعائيه الأوليه حتى العصر الكربونى Carboni ferous الذى تميز بالنباتات المتطورة وقد ظهرت النباتات مغطاه البذور فى العصر الـCenozoic وفى بعض حفريات العهد الديفونى الأولى لم يلاحظ وجود كامبيوم وعائى. وقد ظهر الكامبيوم الوعائى فى العصر الديفونى الأوسط اى منذ حوالى ٣٠٠ مليون سنه.

خلال هذه الحقبه وجد جنس .Schizopodium Sp يكون عناصر وعائية خشبيه ملجننه حول خشب القلب الداخلى المستدير وهو يعكس النشاط الكامبيومى الابتدائى وفى العصر الديفونى الأوسط ظهر الكامبيوم وانتشر اكثر فى العصر الديفونى الأعلى وحدث نشاط ثانوى مكثف فى النباتات Phyletic والذى تولد عنه مجتمع النباتات للعصر الكربونى (Barghoorn, 1964) وقد ظهرت شجره الـCallixyion فى العصر الديفونى الاعلى وهى ذات احجام كبيره طولها حوالى ٢٠ متر وقطرها متر ولها قصيبات ذات نقر مضفوفه وهى قريبه الشبه بمعراه البذور الحديثه. وفى العصر الديفونى المتأخر وبداية العصر الكربونى ظهرت اجناس Lipidodendron وكان ارتفاعها حوالى ٤٠ متر أو أكثر ولكنها كانت تكون خشب ثانوى بقله والاسطوانة الوعائيه كانت نادرا ماتربو عدة سنتيمترات فى القطر ولقد ظهرت الخلايا البرانشيميه والبريدرم. وهذه الأنسجه الناقله للماء تطورت لتلاحق التغير المفاجئ فى المناخ المصاحب.

وقد وجد أن جنس Callixylon يكون سطوانه وعائيه ناقله بها برانشيميه داخليه أقل ربما قد تكونت بسبب الطروف المناخيه المتقبه فى العصر البرمى Permlan وقد أشار Barghoorn. 1964 إلى تطور مغطاه البذور منذ العصر السينوزيك إلى الوقت الحالى وقد كان النشاط الكامبيومى يستخدم كأحد الأسس للتطور.

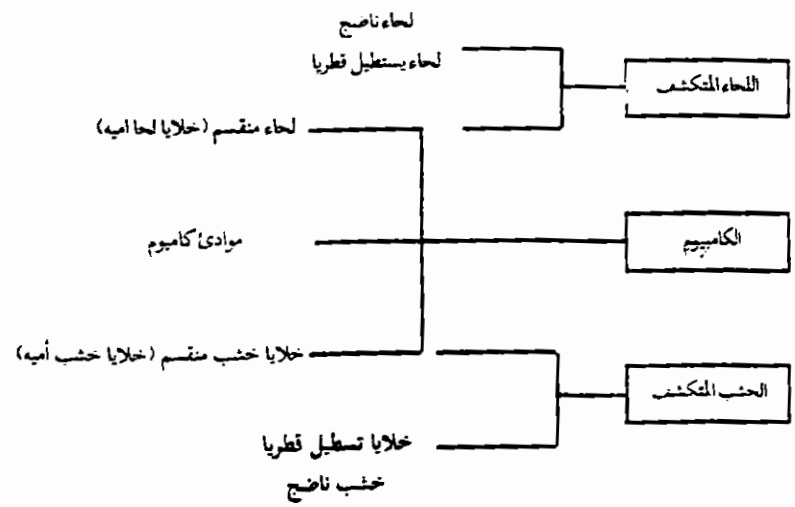
الكامبيوم الوعائى:

استنتج Hartig عام ١٨٥٣ أن الكامبيوم عباره عن طبقة مكونه من صفين من الخلايا أحدهما ينتج الخشب فى اتجاه والآخر منتج للحاء فى الاتجاه المضاد ثم جاء بعد ذلك Sanio (1873) وذكر أن الكامبيوم فى حد ذاته يتكون من طبقه واحده من الخلايا وفى كل مره يحدث انقسام فى بوادئ الكامبيوم واحده من الخلايا الاميه تبقى كمبادئ كامبيوم اما الاخرى فإنها تعطى خلايا خشب أو لحاء أميه.

واثناء مرحلة النمو يكون من الصعب تحديد الكامبيوم الوعائى لانه يأخذ قطاعات لاتكون واضحه لانها تكون مجاوره للخلايا الأميه ومن هنا يأتى التضارب فيما إذا كان الكامبيوم صف أو اكثر.

وقد اظهرت ابحاث Bailey, 1923 إذا لم يكن الكامبيوم يتكون من صف واحد فإن تواجد خلايا الخشب واللحاء حول هذا المرستيم لاتتواجد لفتره طويله ومعظم الباحثين اليوم يعتبرون الكامبيوم انه طبقه وحيده الصف من الناحيه الوظيفية ولكن عرض الخلايا الأميه الخشبيه واللحائيه تختلف باختلاف الموسم وقوة الشجره ودوره الانقسام المحيطى الذى يترتب عليه زيادة فى عدد الخلايا فى كل حلقه دائريه من حلقات النمو.

وقد شرح Wilson et al عام ١٩٦٦ عملية الانقسام لخلايا الكامبيوم وتشكفه بالرسم التخطيطى التالى:



منشأ الكامبيوم وانواع الخلايا:

الكامبيوم الوعائى عبارة عن مشتقات لخلايا الكامبيوم الابتدائى تتكشف بصورة دائريه ويمكن تتبعها (اى شرائط الكامبيوم) حتى وصولها إلى الأوراق الحديثه أو البراعم الطرفيه للنبات بالقرب من المرستيم القمى والتى تتحول بعد ذلك إلى نظام وعائى Vascular system وعقب عملية النضج فى الخشب واللحاء الابتدائى نجد أن المناطق المركزيه للحزم الوعائيه تبقى مرستيميه وتتمثل وظيفتها ككامبيوم وعائى ويتكون الكامبيوم الوعائى من نوعين من الخلايا.

١ – خلايا مغزليه Fusiform initials

٢ – بوادئ اشعـة Rey initials

وتتميز الخلايا المغزليه بانها مستطيله ذات نهايات مدببه، اما بوادئ الاشعة تكون أقصر ومتشابهه فى قطرها isodiametric وقد وجد أن الخلايا المغزليه لها من ٤ – ٦ جوانب (Bodd, 1948) الا انه لوحظت أكثر من ذلك فى حاله P. sylvestris وقد وصلت إلى ١٨ ضلع وأطوال البوادئ المغزليه تختلف باختلاف العوامل الفسيولوجيه وقد وجد ان اطوال هذه المبادئ مختلفه حسب الأنواع فكانت حسب قياسات Bailey, 1920 كما يلى:

النوع	الطول مم
Pinus strobus L.	3.20
Ginkgo spp.	2.20
Myristica spp.	1.31
Populus spp.	0.49
Fraxinus spp.	0.29
Robinia spp.	0.17

ويمكن ملاحظة نوعى البوادئ الكامبيوميه فى الاتجاه المماس فى شكلين طبقى وغير طبقى Storied, non storied كما فى الشكل التالى رقم (١٨) وتتميز البوادئ

الطبقية بقصر البوادئ المغزليه وتواجدها فى صفوف متساويه فى الطول أما الغير طبقيه فإنها تكون متراكمه وهو من الأشكال الأكثر بدائيه طبقا لما لوحظ فى حفريات السرخسيات ومعراه البذور كذلك فأنها موجوده فى مغطاه البذور الغير راقيه وينتشر النوع الطبقى فى اكثر الانواع رقيا من النباتات ذات الفلقتين.

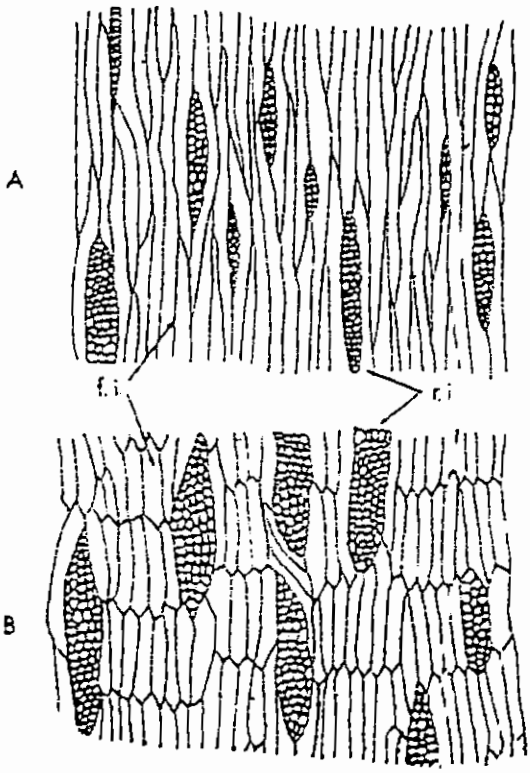


Diagram of two cambia types (A) nonstoried cambium with overlapping fusiform initials (fi) common to many dicotyledons and conifers, and (B) storied cambium found in some of the more modern dicotyledons such as *Robinia pseudoacacia* L. or *Diospyros virginiana* L. Ray initials (ri)

شكل رقم (١٨)

انماط الانقسام الخلوى:

وصف Bailey, 1920 عملية الانقسام لخلايا الكامبيوم الابتدائيه على أنها أثناء الأنقسام فان النواه الاهليجية تتوسط الخليه ويحدث انقسام ميتوزى وتبقى الانويه مترافقه فى الخلايا التى استطالت الضعيفه ثم يبدأ مستوى الخليه (حاجز خلوى) فى التكوين أو التواجد بين النواتين البنويتين وذلك بمساعدة الـ Phragmoplst ويمكن ملاحظة تحرك الفرجموبلاست فى اتجاهين متضادين وأثناء حركتها يزداد الحاجز حتى يصل إلى نهاية البادئ المغزلى كما فى الشكل رقم (١٩).

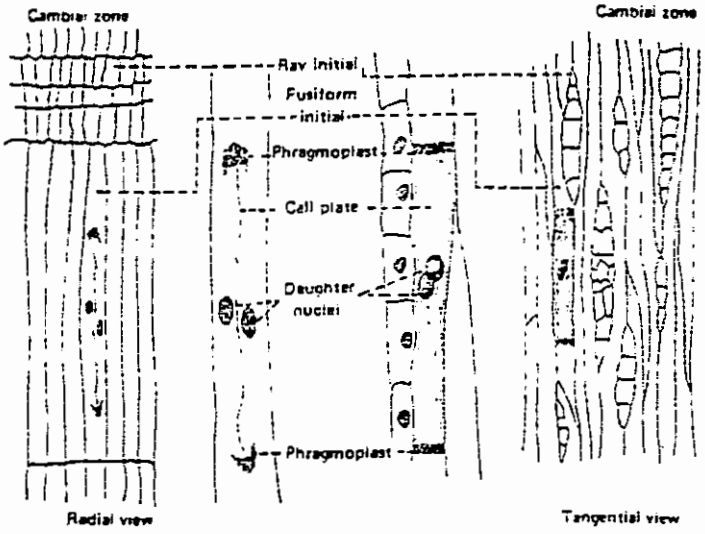
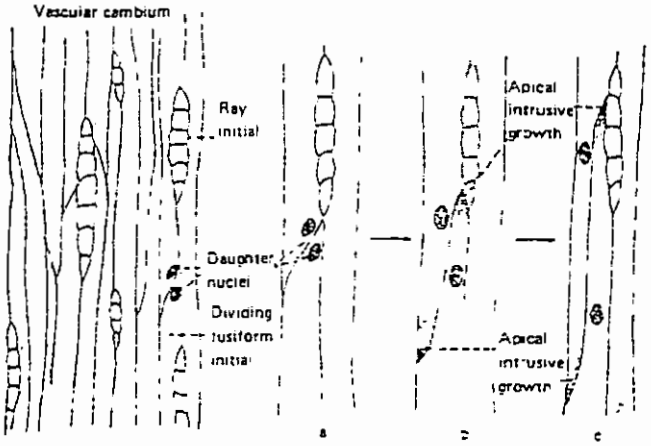


Diagram of tangential (periclinal) division of a fusiform initial in radial and tangential views. This type of division gives rise to radial rows of xylem and phloem derivatives.

شكل رقم (١٩)

وهذه الانقسامات لاتحدث فقط فى البوادئ الكامبيوميه ولكن ايضا فى خلايا الخشب واللحاء الاميه فى كلا الاتجاهين مكونه بذلك منطقه عرضيه من خلايا نشطة الانقسام اثناء دورة النشاط الكامبيومى ونتيجة لذلك يحدث زيادة فى قطر الساق وبوادئ الكامبيوم لاتزداد فى القطر المماسى وذلك لحفظ النشاط بصفة مستمره ولكن يحدث زياده فى حجم حزام الكامبيوم نتيجة الانقسام القطرى. فى حالة الكامبيوم الطبقى نجد أن هذا يحدث نتيجة لحدوث الانقسام القطرى بنفس الطريقة التى يحدث فيها الانقسام المماسى وفى حالة الكامبيوم الغير طبقى نجد أن لبوادئ تنقسم بتكوين جدار قطرى مائل Obliquely radial أو شبه عرضى Pseudotransverse يلية استطالة فى الخلايا عند القمم apices ثم يحدث نمو مستدق كما هو واضح فى الشكل رقم (٢٠). وتستمر حدوث الاستطالة حتى تصل الخلايا إلى الطول الاكبر الذى يتفوق على خلايا الام (Bailey, 1923).



Tangential view of vascular cambium showing (a) pseudotransverse division of fusiform initial followed by later stages of elongation by apical intrusive growth (b and (c). This type of cell division gives rise to two daughter fusiform initials thereby increasing the girth of the cambium

شكل رقم (٢٠)

وقد درس Bannan اعوام ٥٤ ، ٥٥ ، ٥٦، ١٩٥٧ معدلات وتوزيع الانقسامات الشبه عرضيه لبوادئ الكامبيوم وقد وجد أن الانقسامات الشبه عرضيه فى السيدر الأبيض thuja accidentalis تكثر فى السنوات الأولى القليله من النمو القطرى وهذا النمو يكون مصاحبه حيوية عاليه ويترتب عليه تكوين بوادئ مغزليه قصيره. ومع تزايد العمر تقل هذه الانقسامات الشبه عرضيه ومعدل الحيويه فى البوادئ حديثه التكوين ينخفض وهذه الانقسامات تتركز فى منطقة الخشب المتأخر داخل حلقات النمو المتعاقبه حيث تكون حيوية البوادئ البنويه منخفضه ولهذا فإن الخلايا الحيه سرعان ماتستطيل وتملأ الفراغ الذى ينتج عنه اجهاض البوادئ.

ومن هنا نجد أن البوادئ المغزليه الأطول والقصيبات يتم انتاجها تدريجيا حتى تصل إلى الحجم النهائى الذى يميز النوع وبعد ذلك يحدث انحسار (انخفاض) سنوى فى اطوال القصيبات ليعكس بذلك استجابات الكامبيوم الوعائى لظروف النمو المعقدة.

تكوين الاشعة: **RAY FORMATION**

درست الاشعة بواسطة Bannan أعوام ١٩٥١ ، ١٩٥٤ فى معراه البذور أما Barghoorn فقد درس نشأتها ايضا على مغطاه البذور عام ٤٠ ، ١٩٤١ والاشعة الجديده تنشأ من الانقسام القصير فى الاتجاه القطرى للبوادئ المغزليه Short segment cut حيث يحدث بان تهجر النواه المنقسمه مكانها قبل حدوث انقسام الخليه أو قد تنشأ من نهاية البوادئ المغزليه بالانقسام العرضى بعد ذلك تزداد فى الارتفاع بالانقسام العرضى للخلية وفى العرض بالانقسام القطرى (Bannan 1951, 1954) واستطاله خلايا الاشعه تختلف حسب الأنواع. بعض البوادئ المغزليه يمكن أن تفقد تماما فى حين أن البعض الآخر يتحول إلى خلايا اشعة نتيجة الانقسامات المتعددة.

كذلك وجد Braun, 1964 وعام ١٩٦٧ أن هناك ارتباط ضئيل بين نوع خلايا الشعاع المتكون ونمط التنظيم فى الخشب Organization Pattern ففى الأطوار الأولى لتكشف خلايا الأشعة فى معراة البذور والأشجار مغطاه البذور البدائيه نجدأن الخلايا البرانشيميه للشعاع تتصل مباشره بالقصيبات والأوعيه من خلال نقر متخصصه فى الجدر القطريه. وفى حالة مغطاه البذور الأكثر رقيا نجد أن الخلايا الحديثة التكوين من الأشعة الصغيره تعمل اتصال مع الأوعيه بالنقر وكذلك مع القصيبات ولكن عندما

تستطيل الاشعة (تزداد فى الطول لتكوين من ٥ – ٦ طبقات من الخلايا فإنها تفقد وظيفتها Segregation of its Function.

الخلايا المجاورة التى تتواجد فقط فى قمه أو قاعدة الاشعة (فى بعض الأنواع نجدها خلايا عادية Upright Cells) فنجد أنها خاليه من النقر التى تصل الاوعيه وتعرف بانها خلايا عازله isolation cells وهذه الخلايا يحتمل انها تلعب دور هام فى الحركة الجانبيه للماء والمحاليل خصوصا فى وقت النقل mobilization.

وبالإضافه لتكوين بوادئ اشعه جديده فإنه يحدث تغييرات متطوره بصوره ثابته فى الكامبيوم النشط. فمثلا نجد عند انتاج بوادئ كامبيوميه جديده تتكون خلايا كثيره اكثر من اللازم ويحدث ازله لعدد هائل من البوادئ الفيوزوفوريه وقدو جد Bannan, 1960 انه فى حالة اشجار Thujaceae سريعة النمو كان حيوية البوادئ الجديده حوالى ٢٠ ٪ فى حين كانت النسبه المئويه فى الأنواع البطيئه تقترب من ٥٠ ٪ .

وقد لاحظ Evert عام ١٩٦١ حدوث فقد هائل فى لبوادئ المغزليه فى Pyrys Communis.

ومن العوامل الهامه التى لها دور فى حيويه النظام للبوادئ المغزليه هى اتصالها الظاهر ببعضها أو اقترابها من خلايا الاشعه Proximity to ray cells .البوادئ تمد بالكربوهيدرات والمواد الغذائية من خلال الاشعة ومن هنا إذا كانت بعيدة جداً عن مصادر الغذاء فإنها قد تموت أو يتعين عليها ان تنقسم لأعطاء بوادئ اشعة. وقد اكد (Ziegler 1964) ان هذا الأسلوب و الميكانزم هو ميكانزم غذائى ومن خلاله يتم توزيع الخلايا الجديده من الأشعه والتنظيم يكون ثابت فى كل نوع وهذا يساعد فى التعرف على نوع الخشب.

امتداد تكوين الاشعة واللحاء Ray and phloem Dialation

نتيجة للزيادة فى محيط الساق فانه كثيرا مايلاحظ امتداد لخلايا الاشعة من الخشب لتسدد بعض الجيوب الموجوده فى اللحاء كما فى الشكل الموجود رقم (٢١)A.

وهذا للحاء عادة مايكون فى الاصل غير موصل non Conducted وامتداد الاشعة بهذا الشكل يسمى dialation وهذا يحدث نتيجة لحدوث انقسامات عمودية

على القطر Radial anticlinal للاشعة وقد نجد ان نسبة كثيره من خلايا الشعاع تبدى مظهر المرستيم (Schneiller 1955, Holdheide) .

وقد نجد أن بعض خلايا الاشعة الموجودة فى اللحاء يحدث لها انقسام مكونه بذلك ثغرات منقسمه داخل اللحاء الغير موصل وهذا واضح فى النوع Acer pensylvanicum أنظر شكل رقم (٢١) B.

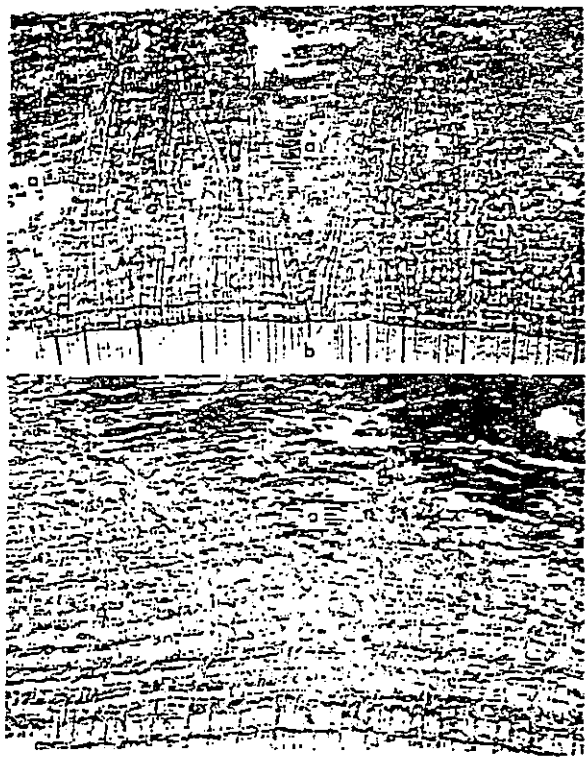
وتسمى هذه الثغرات بالـ Wide wedges وتظهر فى خارج اللحاء. وقد وجد أن هناك أمتدادات ايضا فى بعض انواع الصنوبر وقد وجد Braun, 1964 انه قد يحدث تدمير للانابيب الغربالية او الخلايا الغربالية المسنه .older sievec ويحدث لها احلال بواسطة الخلايا البرانشيميه المستطليه (الممتده) .

العلاقة بين النمو الابتدائى والثانوى

فى المناطق المعتدله نجد أن استعادة النمو الكامبيومى مرتبط باستعادة نشاط البراعم وتفتح ونمو الاوراق وفى المناطق الاستوائيه وتحت الاستوائية نجد أن تنشيط الكامبيوم فى بعض الأنواع غير معروف تماما وذلك لتسلسل ظروف النمو وتشابهها مع عدم وجود فترات نشاط وراحة واضحه يمكن تمييزها.

فى بعض الاشجار الاستوائيه قد يظل الكامبيوم نشطا طوال السنه مع فتره ذروه تلاحق أو ترافق فترة النمو السريع للافرع. وهناك دراسات محدوده عن النشاط فى المناطق الاستوائيه بمقارنتها بالاشجار المعتدله.

تنشيط الكامبيوم فى بداية الربيع عادة مايرتبط باستعادة نشاط البراعم وقد درس Tudor & Hartig عام ١٨٥٣ سلوك النشاط الكامبيومى لايبدأ فقط فى قاعدة البرعم الطرفى الذى ينتشر لاسفل ولكن قد يحدث انتقال أو انتشار بنفس الطريقه من اسفل كل برعم جانبى ويتحرك وينتشر لاسفل ولكن قد يحدث انتقال أو انتشار بنفس الطريقه من اسفل كل برعم جانبى ويتحرك وينتشر جانبيا إلى اسفل ولو قلبت العقل نجدأن النظام يبقى مستمرا بصورة عادية اى ان هناك تنشيط قطبى قاعدى Polar, basipetal activation فى الكامبيوم يحدث اسفل البراعم. وقد ذكر Priestley, 1930 أنه ليس هناك اى حركة للنشاط الكامبيومى من البرعم فى الاتجاه العلوى أيضا ذكر Sledge عام



(A) Ray dilatation in the storiform phloem of *Tilia americana* L. resulting in wedge shaped intrusions (a). Nondilated rays still predominate in the phloem (b).

(B) Phloem dilatation in *Acer pensylvanicum* L. Note displacement of rays by enlargement of phloem parenchyma (a).

شكل رقم (٢١)

١٩٣٠ ان النشاط الكامبيومى للعقل الساكنه للأنواع صالدات الاخشاب قد يبدأ أسفل وينتقل ببطء لأعلى فوق كاللس الجروح القاعديه قبل حدوث استطالة للبراعم.

وقد لاحظ Harting, 1853 هذه الملحوظة ولكن لم يعرها اهتماء وبعد ٤٠ سنة اكد Jast, 1893 على الارتباط بين النشاط الكمبيومى ونمو البراعم ولانه كان مهتم بالنواحى الغذائية، فقد وضع افرع فى الظلام وتابع نمط النشاط الكامبيومى وفى كل الأحوال وجد اعادة نمو فى الكامبيوم اسفل الافرع التى حدث لها استطالة جانبيه فقط مع حدوث نقص فى النشاط الكامبيومى خلال الساق وذلك بسبب عدم كفاية الغذاء الذى يصل لتلك الاجزاء.

وقد لاحظ Jast انه فى نهاية الصيف وعند تفتح البراعم لتكوين افرع ضعيفه اطلق عليها اسم Johnnistriobe أو Lam mas shoots أيضا وجد تكوين طبقة جديده من الخلايا رقيقة الجدر التى تميز الخشب المبكر فى مسافة معينة اسفل هذا الفرع مؤديه بذلك لتكوين حلقه نمو اضافيه. كذلك وجد Coster, 1928 ان نشاط الكامبيوم فى الكثير من الاشجار ذات الفلقتين الاستوائيه مستديمه الخضره والتى يحدث لها نمو متقطع inter mittent growth يكون مرتبطا (اى النشاط) بنشاط البراعم ومن الطريف ان نشاط الكامبيوم يبدأ فى قاعدة عنق الورقه المستديمه الخضره وقد اعتبر Jast هذا مثال قاطع فقط على ان نمو الكامبيوم نشط بدون وجود براعم وفى الاعضاء الموجوده على نفس المحور الذى يعلو مكان النشاط الكمبيومى.

وهناك ابحاث فى نصف القرن الماضى تشير إلى أن الأوراق قد تنشط الكامبيوم.

انماط انقسام الخلايا الموسمى فى المنطقة الكامبيومية

Seasonal Pattern of Cell Divition in Cambial Zone

فى المراحل الأولى للنشاط الكامبيومى نجد ان الخلايا يحدث لها استطالة فى الاتجاه القطرى وذلك بسبب الزيادة فى امتصاص الماء وتصبح جدرها فى الاتجاه القطرى ارق والسيتوبلازم يصبح أقل كثافة ويحيط بالفجوه العصارية الكبيره (Bannan. 1955) هذه الظاهرة تظهر اولاً اسفل البراعم وتتحرك قاعديا على امتداد الأفرع والساق.

وفى الـSpruce وجد Huber (1948) ان هناك حركه لاسفل بمعدل ١ متر/ يوم فى المناخ الدافئ فى حين انه فى حالة البلوط المسامى الحلقى نجد ان معدل الحركه يكون سريع جداً لدرجة انه يصعب فيها معرفه او اكتشاف عملية التقشير بين الأفرع وقاعدة الساق (اعادة النشاط الكامبيومى فى الاشجار مرتبط بظاهرة تقشير القلف عند درجات حرارة الربيع الدافئه).

اول انقسام يحدث فى الكامبيوم عند بداية النشاط يكون فى بوادئ الكامبيوم. وقد تمت دراسة المخروطيات اكثر من مغطاه البذور فى هذه النقطه. وعند استئناف النمو فى الربيع ليس من الضرورى ان تكون خلايا بوادئ الكامبيوم هى التى يحدث لها انقسام فقد تنقسم الخلايا الأميه التى امضت الشتاء ساكنه قبل ذلك ثم يليها انقسامات فى

البوادئ إلى أن تصل ذوره الانقسام الخلوى بعد عدة اسابيع (Bannan, 1954, 1955, 1962, Wilsan, 1964, Howard, 1968) قد وجد أن عدد الخلايا فى منطقة الكامبيوم فى الصنوبر الأبيض فى الشتاء كانت ٤ – ٨ خلايا على الأقل. أما فى الربيع فإنها تصل إلى ١٠ – ١٥ خلية فى الاشجار سريعة النمو ثم تنخفض تدريجيا مرة اخرى فى نهاية الصيف وفى السكون تكون ٤ – ٨ خلايا مرة اخرى (wilson, 1964).

اول انقسامات تحدث فى الكامبيوم تكون بطيئة ويلزم ٣ – ٤ أسابيع لحدوث اول ٣ – ٤ انقسامات وبمجرد أن يصبح الكامبيوم عالى النشاط فإن انقسام الخلايا يكون اسرع. وفى السيدر الأبيض T.occidentalis نجد أن الوقت الذى يفصل بين كل انقسام متعاقب لخلايا الخشب الأميه خلال تكوين الخشب المبكر يتراوح بين ٤ – ٦ أيام فى منطقة تورنتو وهذه الفتره تعتبر اطول من الفتره فى حالة المرستيم العرقى rib meristem فى الافرع الابتدائيه والتى تقدرب من ٨ – ١٨ ساعة وقد لاحظ Bannan, 1962 حدوث زيادة فى طول خلايا الخشب الأميه (١٠ – ١٥ ميكرون) قبل حدوث الانقسام. وقد لوحظ انه قديحدث توقف لفتره لبعض الخلايا الاميه للحاء. وقد وجد Bannan, 1955 فى السيدر الابيض ان كل خلية أميه عادة ماتنقسم مرة واحدة لانتاج خليتين الخارجية منها تتكشف خلايا غربالية والدخلية إلى برانشيميه أو الياف. عدد الاخلايا اللحائية الأميه المنتجه خلال الموسم تعتبر اقل من تلك المنتجه فى جانب الخشب. وعادة مايكون اول انقسام فى الكامبيوم يحدث فى خلاياالخشب وتتخلف خلايا اللحاء الأمية ٣ – ٦ أسابيع بعد بدأ الأنقسام فى جانب الخشب. على سبيل المثال، فى تورنتو، لوحظ فى موسم النمو ان أول انقسامات حدثت فى خلايا الخشب الأميه فى السيدر الأبيض كانت ١٥ أبريل أما اللحاء فكان بعد ٥ – ٦ أسابيع نهايةمايو.

وعدد خلايا اللحاء المنتجه فى نهاية مايو فى هذا النوع عادة مايكون ٢ – ٤ خلايا فى الوقت التى يتكون فيه مايقرب من ٣٠ – ٦٠ خليه خشب وفى نهاية اغسطس يكون قد تكون ١٢ – ١٦ خليه لحاء فى حين يتكون ١٠٠ خليه خشب أو اكثر من عناصر الخشب فى الاشجار القويه وقد وضع Howard, 1968, Willsom, 1964,

نماذج مطوره لانتاج الخلايا والتي يمكن حساب عديد من المتغيرات التى تؤثر على مكونات النمو القطرى ويمكن الاستفاده من هذا النموذج فى دراسات متقدمه للنمو القطرى والتطور.

فى دراسات Evert على الـPyrus ذو الخشب المسامى المنتشر وجد أن أول انقسامات تحدث، فى الخلايا اللحائية الأميه التى امضت فترة الشتاء ساكنه قبل حدوث انقسامات خلايا الخشب الاميه ب ٤ – ٦ أسابيع وقد يكون هذا عاما فى معظم مغطاه البذور حيث تنصب مهمة اللحاء على زيادة داخليه وتكشفات مبكره لعناصر غربالیه غير ناضجه لتقوم بنقل الغذاء واعادة توزيع الغذاء المخزون لسد الحاجة من الغذاء اثناء الانقسام السريع الذى يعقب فترة الراحه. فى حالة الانواع المساميه الحلقيه نجد ان اوعية الخشب المبكر يحدث لها تكشف وقت تفتح البراعم وتكوين الاوراق فى بادية الربيع وقد يكون الخشب المسامى الحلقى متشابهاً مع المخروطيات فى هذه الناحية وذلك لضرورة توصيل الماء من خلال اوعية الخشب المبكر المتسعه وذلك بسبب الحاجه المستمره على مدار السنه.

الفرق بين نظم تنشيط الكامبيوم فى الانواع المساميه الحلقيه والمنتشره

Variaiton in Pattern of Cambial Activation Between Ring-diffuse porous species

Briesley & Scott, 1936 أول من أبرز الفرق بين نمط النشاط الكامبيومى فى كل من الاخشاب المساميه الحلقيه والمنتشره.

فى الانواع المساميه المنتشره نجد ان الكامبيوم يبدأ نشاطه فى قاعده البراعم المنتفخه المقبله على النضج ثم ينتقل النشاط النسبى إلى الافرع فالساق فقاعدة الشجره. وفى بعض الانواع المنتشره نجد ان هناك فتره ٢ – ٤ اسابيع او اكثر تقع بين وقت النشاط الكمبيومى فى الأفرع حتى يحدث استئناف للنمو القطرى فى قاعدة الساق.

فى حالة الانواع الحلقيه نجد أن التنشيط يبدأ بسرعه وينتقل إلى الساق .. وهذا التنشيط يبدو راجعا إلى النشاط فى الساق ككل ولهذا فإن كثيرا من الأنواع المساميه الحلقيه نجد أن القلف قد يتقشر قبل انتفاخ البرعم فى بداية الربيع ومضى الوقت يتفتح

البرعم وتبدأ الاوراق فى النمو (التمدد) ونجد ان اوعية الخشب الجديده تقوم بوظائفها على الفور. هذا التنشيط الكامبيومى وتكوين الخشب فى مجموعة الانواع الحلقيه له قيمة حيويه فى انتاج قنوات جديده لنقل الماء كل ربيع.

ولقد درس اهمية البرعم الطرفى فى حدوث نشاط كمبيومى على كل من الاشجار المسامیه الحلقيه والمسامیه المنتشره فى سلسلة تجارب Wareing (1950, 51) بإزالة البراعم ومراقبة تكوين حلقات النمو. ثم ازالة البراعم تماما من الانواع المسامیه الحلقيه Fraxinus,Quercus, Robinia, Castanea فى نهاية الشتاء وقبل اى نشاط فى البرعم واخذت عينات من الساق على فترات اثناء الربيع لمقارنة موعد بدء النشاط الكامبيومى بنشاط الاشجار الغير مزال براعمها. فى كل الاحوال، وجد ان هناك اوعية متسعة غزيره فى الساق والاشجار المزال براعمها على الرعم من كثرة عددها فى القاعده عن القمه (اعلى) فى الشجره.

وعلى النقيض من ذلك وجد فى الانواع المنتشره Diffuse المزال براعمها مثل الـAcer sp., Tilia عدم وجود نشاط كامبيومى مهما كان فيما عدا على بعد محدود اسفل البراعم الطرفيه.

ولقد قام Wareing, 1951 بدراسات مكثفه على اشجار ازيل براعمها واخرى سليمه لدراسة حركة المواد المنشطه للكامبيوم وكان قد استنتج انه حتى فى حالة الاشجار المسامیه الحلقيه وجد أن هناك تنشيط هرمونى يأتى من البراعم الابطيه ويتحرك قاعديا وينشط الكامبيوم الذى اسفله.

والاختلاف الرئيسى بين التنشيط الكامبيومى بين الأنواع المنتشره والحلقيه يرجع إلى درجة الحساسية لكل منهما اكثر من الاختلاف فى نمط النشاط الفسيلوجى. وقد لوحظ ايضا ان قدر منخفض من نمو البرعم قد يدفع النشاط الكامبيومى لمسافة كبيره فى الأنواع الحلقيه عكس الأنواع المنتشره التى لم يكن فيها له اى فعالية وقد فسر Wareing, 1951 بأن مخزون الاكسين الذى كان فى كامبيوم الأنواع الحلقيه جعل من الممكن تكوين اوعيه بسرعه كبيره فى الشجره فى المرحله المبكره لنمو البرعم وقد ذكر Prestley 1930 انه فى كثير من المخروطيات قد يستزيف النشاط الكامبيومى بصورة مستقلة فى الساق الرئيسى والأفرع ولكن فى كلتا الحالتين يمكن اقتفاء اثر النشاط سفل البراعم المتفتحه (المقدمه على التفتح) وتحركها تنازليا على امتداد الفرع. وفى

سلسلة تجارب Munch, 1938 على شجيرات Pinus strobus وجد أن ازالة البراعم كان لها تأثير محدود على تنشيط الكامبيوم فى الأفرع والسيقان الموجوده اسفله فى حين ان الازاله الكامله للأوراق ادت إلى عدم حدوث نشاط كامبيومى.

اما Munch, 1938 فقد كان من رأيه ان كل من الأوراق الصغيره والكبيره فى المخروطيات المستديمة تساهم فى التنشيط الهرمونى للكامبيوم ومن هنا فإنه يبدو ان النشاط الكامبيومى فى المخروطيات يبدأ بالقرب من البراعم النشطه والافرع المورقه فى بداية الربيع فى وقت استطالة الأفرع والساق الرئيسى بالطريقة التى تحدث فى الانواع عريضة الأوراق الموصوفه من قبل. ومعروف على وجه اليقين ان تحرك النشاط قاعديا يكون اسرع فى المخروطيات عن الأنواع المساميه المنتشره.

التحكم الهرمونى فى النشاط الكامبيومى

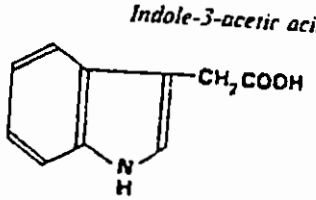
Hormonal Control of Cambial Activity

الهرمونات النباتيه الهامة:

Indol acetic acid (IAA)

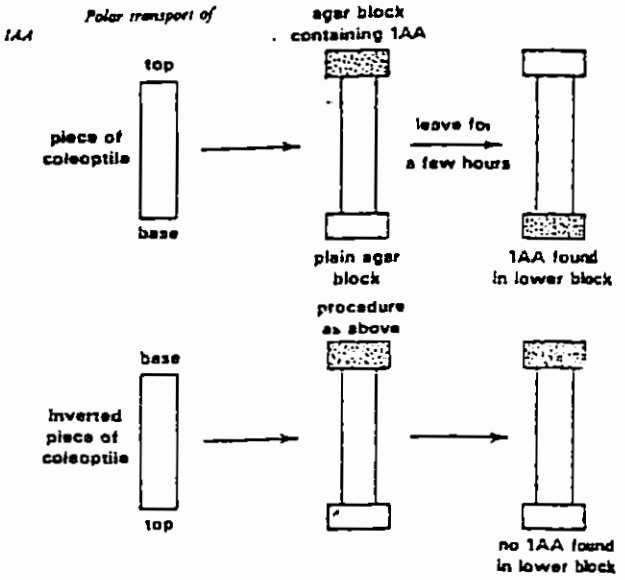
يعد من الهرمونات الهامة جداً فى العمليات الفسيلوجيه الخاصه بنمو النبات ويتم انتاجه فى قمم افرع السيقان وذلك من الحامض الأمينى الـ Tryptophan وذلك فى سلسلة من عمليات التخليق ويحدث عاده انتقال لهذا الاكسين تنازليا إلى مناطق الاستطاله فى كل من السيقان والجذور. شكل رقم (٢٢).

حيث ينظم عمليات استطالة الخلايا وتكشف الانسجه الوعائيه وعادة مايحدث الانتقال فى اتجاه واحد اى انه قطبى وفى تجربة تاليةيمكن اثبات ان IAA ينتقل فى اتجاه واحد وذلك باستعمال غمد الشوفان.



شكل رقم (٢٢)

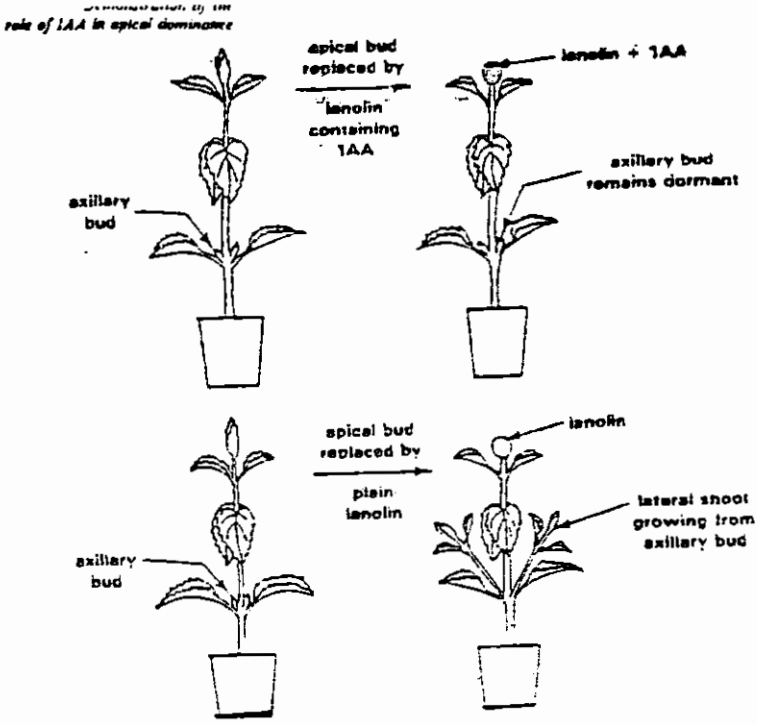
عندما تم وضع اجزاء اجار محتويه على IAA اعلى غمد الشوفان فى وضعه الصحيح حدث انتقال لل IAA بعد عدة ساعات إلى البلوك الخالى من الأجار فى الجزء القاعدى وعند قلب الغمد بحيث كانت القاعده لأعلى والقمه لأسفل ووضعت قطع الآجار أعلى بعد عدة ساعات لوحظ بقاء IAA فى مكانه دون اى تحرك. فى حالة الغمد حدث الانتقال فى انسجة الخلايا البرانشيميه ولكن فى حالة الانسجه الناضجه من الجذور والأفرع فإن النسيج المسئول عن عملية النقل هو اللحاء بالدرجة الأولى والشكل رقم (٢٣) يوضح تلك التجربه .



شكل رقم (٢٣)

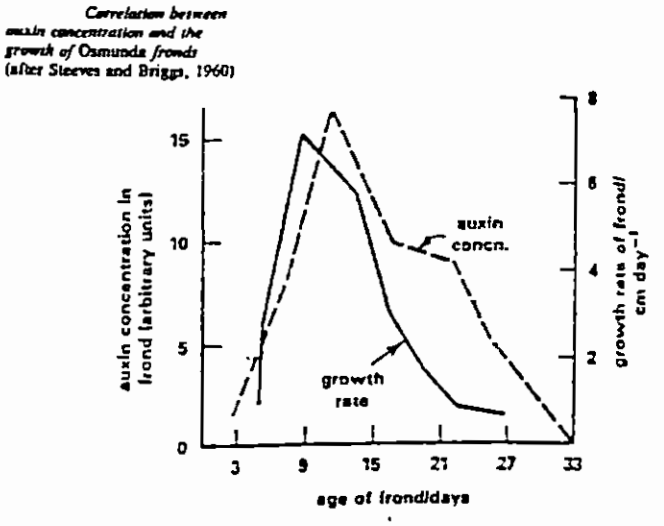
والـIAA المتكون بواسطة البراعم الطرفيه عادة مايثبط البراعم الجانبيه للنمو وبالتالى تظهر ظاهرة السيادة القيمه apical daminance ويمكن ايضاح ذلك بالتجربة التالية الموضحة بالشكل رقم (٢٤).

ومواقع الحزم الكامبيوميه الابتدائية فى قمم الافرع يحددها IAA المنتج فى مبادئ فى النباتات الخشبيه اثناء الربيع ليفجر النشاط الكامبيومى الوعائى.



شكل رقم (٢٤)

كذلك نجد ان IAA ينشط انتقال المواد العضويه فى اللحاء ولهذا فإننا نجد ان الشكل العام للنبات وكذلك العمليات المختلفه للنمو والتطور وكذلك معدل النمو تتأثر كلها بالاكسين وهذا يمكن توضيحه بالشكل رقم (٢٥) التالى وواضح ان هناك علاقة بين معدل النمو وتركيز الأكسين.

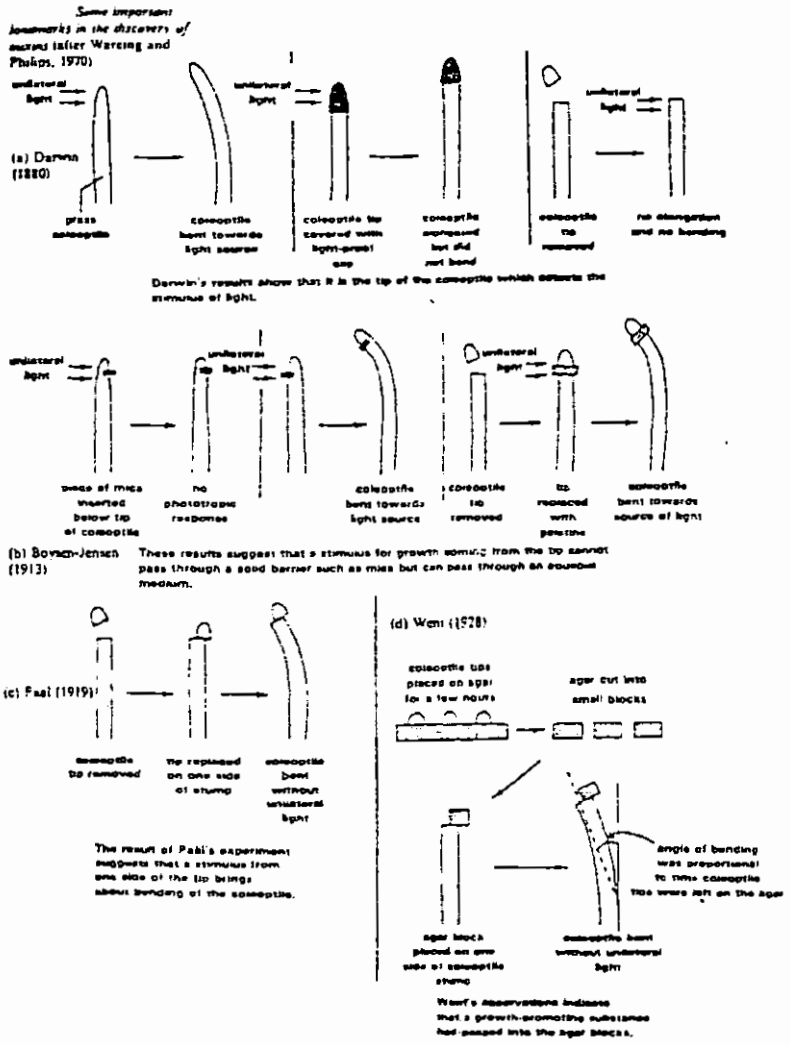


شكل رقم (٢٥)

وكان اكتشاف الاكسينات يرجع إلى البحوث التى كانت تهدف لتنميه المجموع الخضرى فى مصادر ضوئيه اذ وجد ان القمم الناميه دائما ماتتجه للمصادر الضوئيه والدليل على ذلك انه حينما تم تغطية القمه الناميه. لم يحدث أى استجابه او انحناء فى اتجاه الضوء والمسئول عن ذلك هو IAA الموجود فى القمم الناميه وفى تجارب Paal 1945 وجد أن هناك تنشيط يحدث فى جانب واحد إذا وضعت قمم نامية من الغمد على جزء من الغمد مزال قمته الناميه آخر (قاعدة الغمر) وحدث انحناء له كما فى الشكل التالى رقم (٢٦).

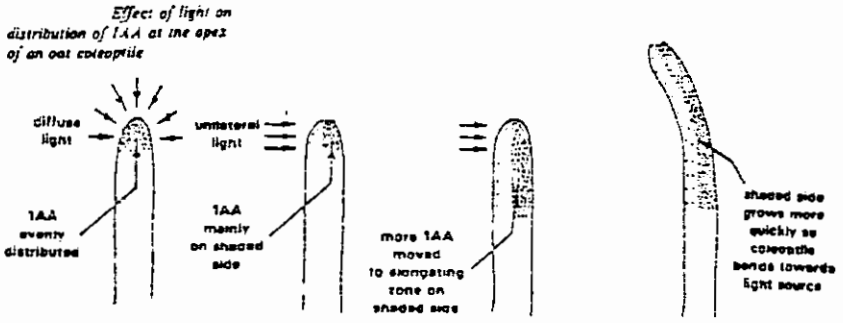
وهناك تجارب متشابهه قام بها (Went 1928) ووضع فيها قمم ناميه على بلوك آجار لفتره تحدث انتقال للاكسين لها ثم قطع الآجار ووضع على قاعدة الغمد ولاحظ بعد فتره حدوث انحناء لقاعدة الغمد وذلك ان زاوية الانحناء كانت تتناسب طرديا مع الوقت الذى يستمر فيه وضع القمم الناميه فى قطع الآجار.

ويعتبر الـ IAA ذا سلوك ايجابى للضوء ، وتأثير الاضاءه من جانب واحد لقمه الفرع تؤدى إلى تحرك الاكسين فى الجانب المظلل ومن هنا فإن كثيرا من IAA يحدث


Some important landmarks in the discovery of auxins (after Wareing and Phillips, 1970)
(a) Darwin (1880)
unilateral light
grass coleoptile
coleoptile bent towards light source
coleoptile tip covered with light-proof cap
coleoptile overpassed but did not bend
coleoptile tip removed
no elongation and no bending
Darwin's results show that it is the tip of the coleoptile which detects the stimulus of light.
(b) Boysen-Jensen (1913)
piece of mica inserted below tip of coleoptile
no phototropic response
coleoptile bent towards light source
coleoptile tip removed
tip replaced with gelatine
coleoptile bent towards source of light
These results suggest that a stimulus for growth coming from the tip cannot pass through a good barrier such as mica but can pass through an aqueous medium.
(c) Paal (1919)
coleoptile tip removed
tip replaced on one side of stump
coleoptile bent without unilateral light
The result of Paal's experiment suggests that a stimulus from one side of the tip brings about bending of the coleoptile.
(d) Went (1928)
coleoptile tips placed on agar for a few hours
agar cut into small blocks
agar blocks placed on one side of coleoptile stump
coleoptile bent without unilateral light
angle of bending was proportional to time coleoptile tips were left on the agar
Went's observations indicate that a growth-promoting substance had passed into the agar blocks.

شكل رقم (٢٦)

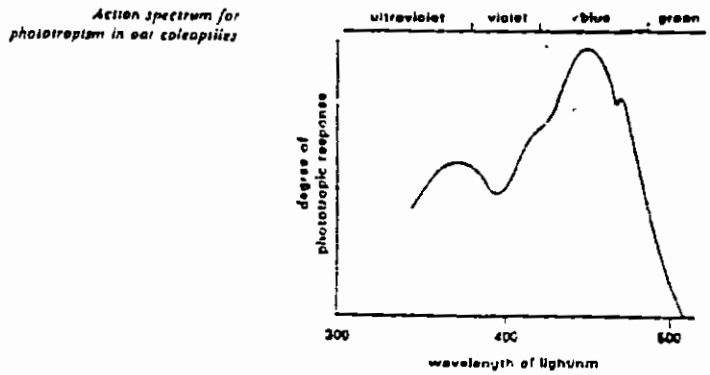
له انتقال فى المنطقة التى حدث فيها استطاله فى الجانب المظلل للفرع والنتيجة تكون ان الجانب المظلل ينمو اسرع والفرع ينحنى فى اتجاه مصدر الضوء وهذا يمكن ملاحظته من الشكل التالى رقم (٢٧).



شكل رقم (٢٧)

اما الجذور فعاده ماتكون استجابتها سالبه، فهى عاده ماتكون بعيده عن الضوء. تأثير الإضاه من جانب واحد على توزيع IAAفى قمه الجذر مشابهه لمسار قمة الافرع لذلك كان لابد من معرفة سبب حدوث نمو بطئ فى جانب الجذور الغير معرضه للضوء بمقارنتها بالجانب المعرض للضوء والذى حدث فيه نمو سريع. تم اجراء تجارب باستخدام تركيزات من IAA مختلفة لتنشيط النمو فى الافرع والجذور ووجد أن التركيزات العاليه من الاكسين نشطت الأفرع فى النمو واسرعت من نمو الجذور عندما أضيفت بتركيزات منخفضه من IAA ومن هنا نجد أن كميات قليلة من IAA انتقلت إلى منطقة الاستطالة فى الجانب المضئ من الجذور احدث نمو اسرع عن ذلك الجانب المظلل ولهذا فإن الجذور بدأت تتحرك وتنحنى تدريجيا بعيداً عن مصدر الضوء.

وفى تجارب اخرى تمت على درجة استجابة الـ IAA متمثله فى حركة القمه النامية لغمد الشوفان لوحظ ان طول الموجة الواقع بين 400-440 mm (الضوء الأزرق) أحدث اقل استجابه (360 mm) اى عند الاشعه فوق البنفسجيه وقلت بعد طول موجه 500 mm والشكل رقم (٢٨) يوضح تأثير طوله الموجه الضوئية على نحو غمد الشوفان.

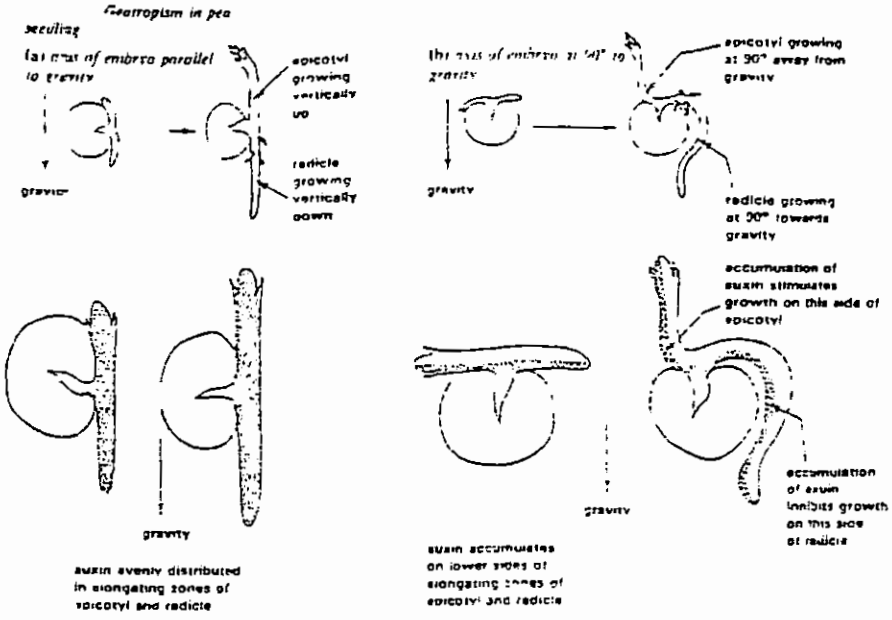


شكل رقم (٢٨)

وهناك بعض الباحثين يعتقدون ان الاكسينات تؤدى إلى تلين مواد الجدار الخلوى. وبالتالى تساعد على استطالة الخلايا عندما يتم امتلاء الخلايا بالماء الاكسينات ايضا قد تنشط نمو الخليه وذلك بالمساعده على حمل المواد التى تم تمثيلها بواسطة الانابيب الغربالية فى اللحاء.

والجذور والافرع قد تتفاعل أو تتأثر بالجاذبية من جانب واحد فالافرع عادة ماتكون استجابتها سلبيه وتنمو بعيدا عن الشد الارضى فى حين ن الجذور تبدى استجابات ايجابية والتغييرات فى النمط الطبيعى لتوزيع الاكسين تظهر اثناء انبات البذور حيث يحدث تراكم للاكسين ويلاحظ أن تراكم الاكسين فى الجانب الداخلى من السويقه الجنينيه السفلى وهذا يؤدى إلى تثبيط النمو فى هذا الجانب.

والشكل التالى رقم (٢٩) يوضح خطوات أنبات حبة الفول وعلاقة الأكسين بنمو الساق والجزر وتأثير الجاذبيه الأرضيه على نمو كل منها.



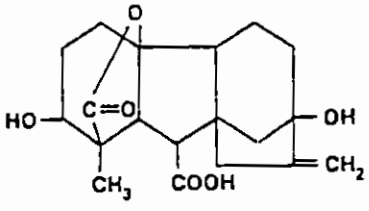
شكل رقم (٢٩)

الجبرلينات Gibberllins

اشتق اسم الجبرلينات من الفطر المسبب لمرض Foolish seeding فى الارز المتسبب عن فطر Gibberella Fujikuroi .

وبنهاية العشرينات اوضح علماء اليابان انها تعتبر مواد تساعد عى استطالة الخلايا بعد استخلاصها من مزرعة الفطر ولم تعرف الطبيعة الكيماوية للجبرالين حتى الخمسينات عندما عرفه علماء الانجليز والأمريكان بحمض الجبرليك (GA) شكل رقم (٣٠) .

Gibberellic acid .



شكل رقم (٣٠)

ولقد وجد انه يتم تمثيله فى الجذور والافرع ولكن غير معروف الطريقة التى يتم بها الانتقال وأفضل تأثير ثم ملاحظته لل GA هو احداث استطالة للسلاميات. كذلك فإنه ينشط انتاج الأنزيمات اثناء مرحلة الانبات. ويلعب دور هام فى انقسام الخلايا وعند اضافته لى السيقان الخشبيه شجع على الانقسام فى الكامبيوم الوعائى ولكن نواتج الانقسام فشلت فى التكشف إلى خشب ولحاء إذا لم يضاف IAA.

وعموما فان GA يمكن ان يؤدى لتكشف العناصر اللحائية الناضجه وهذا يؤكد أو يؤيد بأن النسبة IAA : GA التى تخلق من المرستيم القمى هى التى تظهر اللحاء سواء فى الخشب أو اللحاء الابتدائى للجذر والساق.

وهناك سلسلة من الجبرلينات من A_1 حتى GA_{58} - GA_1) ويعتبر حمض الجبريليك هو المعروف ب GA_1.

ويعتبر Mevalonic acid هو اساس الجبرلينات وهذا يتضح من المعادلة التالية:

Mevalonic acid → ent-Kaurent → GA_{12}-aldehyde → Giberellins

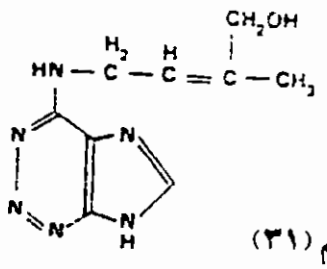
ويظهر تأثير الجبرلينات عندما يتداخل مع الـ IAA والسيتوكينين على عمليات النمو والتكشف.

السيتوكينيات: Cytokinins

بدأ الاهتمام بالسيتوكينيات ابتداء من الخمسينات عندما وجد أن Kinetin يؤثر على نمو انسجه النبات فى بيئه معقمه. الكينتين هو DNA والذى يمكن ان يعقم autoclaved فى محلول حامضى.

والكينيتن يشابه الأدينين فى احدى القواعد النيتروجينيه فى RNA, DNA ولكن لم يعزل حتى الآن من النباتات الراقيه.

والزيتين Ziatin يعتبر واحد من المركبات العديده المختلفه التى لها تأثيرات متشابهه وتم استخلاصها حديثا. والشكل رقم (٣١) يوضح تركيب الـ Ziatin.



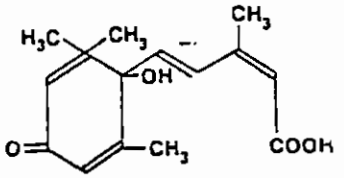
شكل رقم (٣١)

والسيتوكينيات مواد لاتتواجد فى عصارة الخشب ويعتقد انها تتمثل فى الجذور ومنها يحدث انتقال لبقية الاجزاء للنبات عبر الأوعيه وتبلغ ذروة انتاج السيتوكينينات عندما يبلغ النمو اشده فى النبات (سرعة النمو) ويتدهور عندما يصل النبات للشيخوخة ageing ومعظم المعلومات المتوافره عن السيتوكينينات وارده من تجارب مزارع الانسجه. وقد وجد انها تساعد فى وجود IAA على تكوين الكاللس حيث أن السيتوكينين يساعد على انقسام الخلايا بتغيير نسبة IAA إلى السيتوكينين فإنه يبدأ حدوث تكشف للاعضاء. وتظهر الجذور فى الاجزاء النباتية إذا كانت نسبة الأكسين إلى السيتوكينين عاليه وإذا كانت النسبه منخفضه فأن الافرع تتكون وبدون السيتوكينينات فى البيئة لايحدث اى نمو للاجزاء النباتيه المنماه فى بيئه صناعية (مزارع الانسجه) وقد وجد أن الجفاف يؤدى إلى انخفاض مقدار Cytokinin وهذا يؤكد أن هناك بعض الاشارات او الاتصالات تخرج من الاوراق لتنبه الجذر وطبيعة هذه الاشارات غير معروفه وانخفاض امداد الأوراق بالسيتوكينين يؤدى الى حدوث شيخوخة فى الورق وغلق فى الثغور كذلك رش السيتوكينين يساعد على تفتح الثغور فى الاوراق (Mareing & Phillips, 1981)

Abscissic Acid

خلايا النبات تنتج مواد تؤدى إلى تثبيط بعض العمليات دون الأخرى ومن اهم هذه المواد هو abscisic acid (ABA) ولقد تم اكتشافه عام ١٩٦٤ وقد تم تسميته dormin, abscissin والشكل رقم (٣٢) يوضح تركيبه وقد لوحظ ان كمية ABA فى اوراق الاشجار المتساقطه تزيد فى الأيام ذات النهار القصير اى فى الخريف أيضا تراكم ABA ببطء يقلل أو يبطئ من معدل نمو الأفرع ويشجع تكوين براعم السكون الشتوية. بمجرد سقوط الورق يحدث توقف abscissin.

Abscissic acid



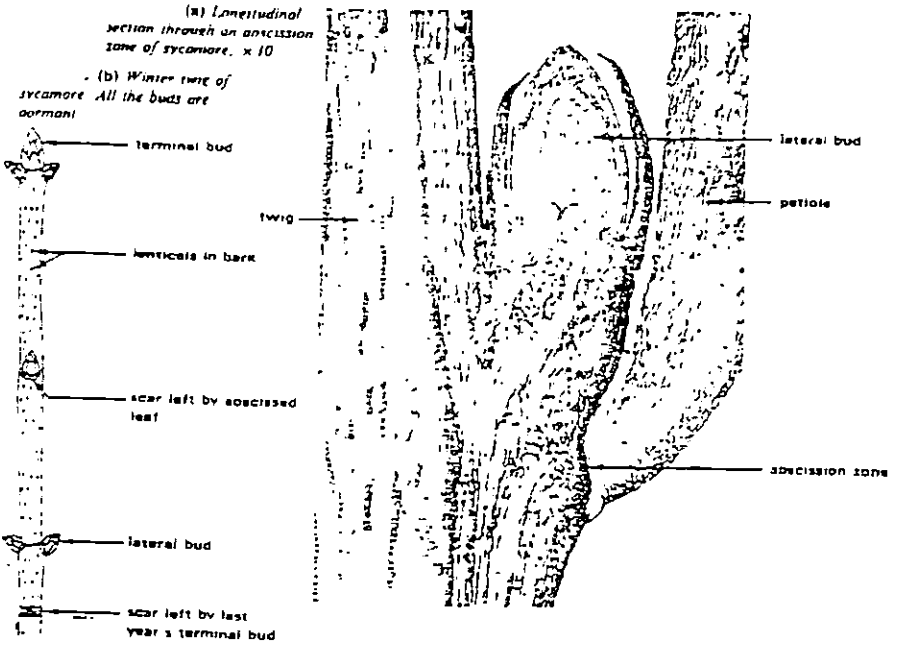
شكل رقم (٣٢)

وبهذه الطريقة فإن النبات يتهيأ إلى ظروف الشتاء. وكمية ABA فى المجموع الخضرى تنخفض بعض مضى فترة الشتاء (البارد) وسكون البراعم الشتويه بعد ذلك يتم كسره ثم يتبعه نمو الربيع والصيف.

ومن هنا نجد ان الاتزان الهرمونى يحكمه المناخ والنمو عادة مايحدث عندما تتاح ظروف النمو المناسبه. والشكل رقم (a ٣٣) يوضح شكل القطاع الطولى فى أحد ابراعم القاعدية أما الشكل رقم (b ٣٣) فيوضح شكل البراعم الساكنه على فرع من اشجار الـ Sycamore خلا فصل الشتاء.

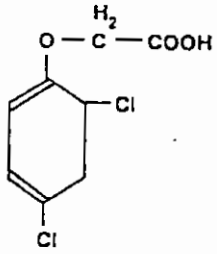
هناك مو د هرمونيه مخلقه صناعيا ومنها 2.4-D وجد انه له تأثير هرمونى مشجع لتكوين الجذور فى عقل بعض النباتات ومن اهمها Chiysanthemum ويساعد على استئالة السلاميات فى النباتات والشكل رقم (٣٤) يوضح تركيب الـ 2,4-D.

وهناك مواد تنتج فى النبات مثل الإثيلين وهو هرمون هام يحث على عملية توقف النمو وتزداد كمية الإثيلين فى النباتات المعرضه للجفاف وهذا الميكانزم غير معروف فى شيخوخة الأوراق وتوقف نموها. وكذلك الثمار يرجع إلى وجود الإيثلين الزائد عن حدوث ظروف جفاف (WAREING & PHILLIPS, 1981).



شكل رقم (٣٣)

. . . 2,4-dichlorophenoxy-acetic acid



شكل رقم (٣٤)

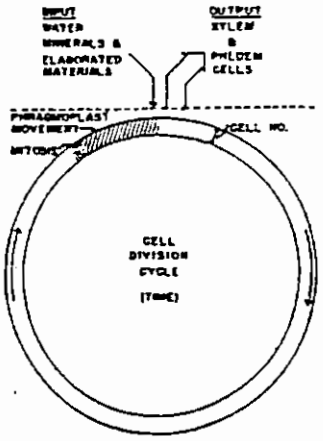
A Model for Cell Production by The Cambium of Conifers

الكامبيوم:

هى نظام أو جهاز منتج للحلايا والذى يتمخض عنه تكوين الخشب xylem والقلف الداخلى inner bark (اللحاء) وهو عشيره من الخلايا المرستيميه والتى تعمل وكأنها داخل مصنع وبمجرد نشاطه فإن المواد الممثله فى الأوراق بالاضافه إلى الماء والعناصر الغذائيه المنقولة من الخشب يتم تحويلها فى صورة خلايا جديده بصورة ثابته معظم هذه الخلايا الجديده تتكشف إلى خشب والقليل منها إلى لحاء.

فى هذه الدراسة يمكن استخدام نظام محدد (موديل) للتوصل إلى المعدل الذى تقطعه الخلايا فى الانقسام لاتمام دوره الانقسام مع تحديد المتغيرات التى تؤثر على معدل وكميه الخلايا المنتجه بواسطة الكامبيوم وتفسير سبب اختلاف نسبة الخشب إلى اللحاء المتكون بواسطة الكامبيوم. وصياغة الموديل مبنيه على اعتبار الكامبيوم عشريه من الخلايا ذات الانقسام المتجانس بحيث تكون وسيله لشرح ديناميكية الكامبيوم بصورة مبسطة. وهذا التصور مبنى على الفكرة التى تقضى بأن الكامبيوم يتكون من خلايا نشوء (أو بوادئ خلويه) initial cells بالاضافه إلى خلايا الخشب واللحاء الأميه .(Bannan 1955) كما انها تركز على التشابه فى خلايا الكامبيوم اكثر منه اختلافا وايضا تضع فى الاعتبار القدره الانقسامیه للخلايا أو قدرة الخلايا على الانقسام Capacity of cell divition وهذا الـ Model موضح بالشكل رقم (٣٥).

الخلايا الجديده المنتجه بواسطة الكامبيوم وافده من انقسام عشائر خلايا الكامبيوم والخلايا التى تحيد عن حدود عشائر الكامبيوم تبدأ فى التكشف وهناك تعريفات متعدده للكامبيوم وكل منها يعتمد على طريقة ومنهج الباحث (Bannan, 1955).



A model for analyzing cell production by the cambium of conifers.

شكل رقم (٣٥)

ولاغراض الدراسة فإنه اطلق على انقسام الخلايا لفظ كامبيوم وعلى هذا فإن الكامبيوم ذاته يمكن ان نطلق عليه بوادئ الكامبيوم cambial initials (Bannan, 1955, Neassan, 1956) ويستخدم لفظ كامبيوم للتعبير عن العشيره الكلية للاشعة والحلايا الفيوزوفوميه المنقسمه بين الخشب واللحاء.

الخلايا الفيوزوفوميه تمثل اكثر من ٩٠٪ من حجم الكامبيوم والخلايا المتولده (الناتجه) عن أنقساماته (Wilson, 1963) ولهذا فإن النموذج سيكون قاصرا على الخلايا الفيوزفورميه (المغزليه) ومن السهل تعريف الكامبيوم بكلمات ولكن من الصعب تحديد أو تعريف الحدود الدقيقه لعشائر الخلايا المنقسمه (Wight, 1933) (Bannan, 1955) الا انه يمكن تحديد الاطار الفعلى لعشائر الكامبيوم فى مساحات معينه بوسيلتين:

١- بملاحظة اى من الخلايا يحدث لها انقسام بالفعل.

٢- معرفة مكان حدوث الاستطاله فى الاتجاه القطرى (radial cell enlargement)

ويمكن اعتبار الكامبيوم فى الشكل التالى هى الطبقة الكلية الواقعة بين الخشب والقلف ابتداء من اعلى القمه الجذريه حتى اسفل القمه الناميه للفرع شكل رقم (٣٦) فى الاشجار الصخمه (الكبيره) تتكون هذه الطبقه من عدد هائل من الخلايا الفرديه وعند حدوث نمو فى الشجره نجد ان هذه الطبقه تزداد فى المساحة (Farward & Nolen 1962).

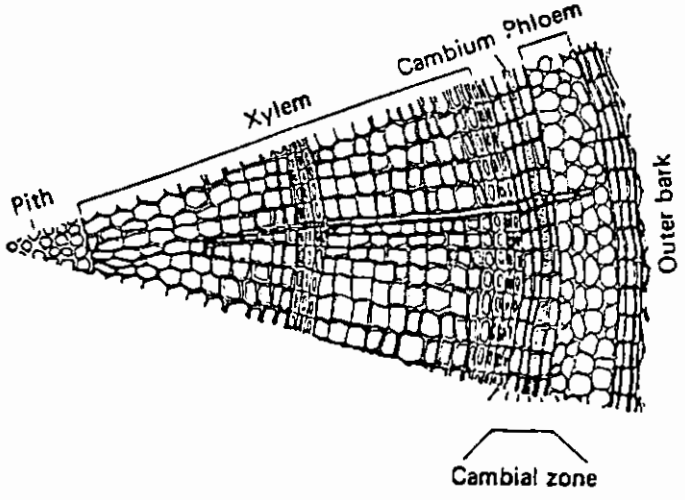
والزياده فى المساحه ترجع أصلاً للزيادة فى الحجم (Bailey, 1923) والزياده فى عدد الخلايا يحدث بطريقتين:

١- بإضافه خلايا جديده على اطراف (حدود) الكامبيوم اعلى القمم الجذريه إلى اسفل وقمم الافرع مباشره (Sterling, 1947, Torrey, 1963).

أو

٢- من خلال حدوث أنقسامات عرضية كاذبه (شبه عرضيه) للخلايا الجديده فى الكامبيوم اى امتدادات للخلايا الجديده المنتجه فى الكامبيوم وحدوث انقسامات عرضيه كاذبه Bailey 1923, Bannan 1951, 1961 and Hejnowicz, 1961

معدل الانقسام (المتعدد) فى الخلايا ينخفض بالانتقال إلى الخلايا الفيوزفورميه الفرديه وذلك بسبب نقص الغذاء ونقص المجاميع الحلويه يسبب موت الجذور والأفرع.



شكل رقم (٣٦)

وخلايا الأشعة الكامبيوميه تنشأ أما من :

١ – اختزال فى حجم البوادئ المغزليه بسبب الانقسامات العرضيه المتعاقبه.

٢ – حدوث انقسامات عرضيه كاذبه (شبه عرضيه) الغير متساويه (Bannan1934, Barghoorn, 1940)

عشائر الكامبيوم الكليه تتركب من العديد من الطبقات القطريه من خلال الكامبيوم وكل طبقة أو لفه تشمل عشيره من خلايا الكامبيوم والتى تنتج حلقات من خلايا الخشب واللحاء وفى بعض الأحيان يطلق على اللفات الكامبيوميه الشعاعيه بالعشائر الشعاعيه أو الدائريه Radial population وتتكون اللفات أو الحلقات من خلال الانقسامات العرضيه الكاذبه Psuedotransverse divition فى البوادئ الخلويه .Bailey, Bannan,1951

وقد تم حساب الانقسامات من بيانات Banna,1962 وقد اشارت إلى أن ١ – ٢ ٪ من الانقسامات الكلية فى الحلقات الدائريه تشمل انقسامات شبه عرضيه ولاترتبط مباشره بأنتاج الخلايا. بقية الانقسامات تكون موازيه لسطح الشجره وتنقسم انقسامات محيطية وعندما تتكون البوادئ الجديده فانها لاتلبث ان تنقسم محيطيا لتكوين عشائر دائريه. والانقسامات المحيطيه تزيد من عدد الخلايا فى العشائر الدائريه وتكشف الخلايا المجاورة إلى الخشب أو اللحاء تخفض العدد. والاتزان بين معدل الانقسام داخل العشيره هو معدل التكشف على حدود الكامبيوم يحدد الحجم الفعلى للعشيره.

تحدث تغييرات موسمية فى حجم العشيره الحلقيه للكامبيوم فى المخروطيات Brown, 1915 (Wight, 1933) فعندما يكون ساكنا يكون اصغر فى الحجم وعاده مايكون سمكه ٢ – ٤ خلايا وعندما يبدأ النشاط فى الربيع فإن هذا العدد يزيد من ١٢ – ٤٠ فى الاشجار سريعة النمو، ٦ – ٨ خلايا فى بطيئة النمو Bannan, 1955 وعندما يستقر حجم العشيره الحلقيه فإن عدد الخلايا يبقى ثابتا خلال الفتره الكبيره التى تنقضى فى تكوين الخشب. وعندما يتكون الخشب المتأخر فان معدل انتاج الخلايا ينخفض إلى الصفر وان عدد الخلايا فى الاتجاه القطرى ينخفض فى ظروف السكون (Bannan 1955. Brown 1915. Wight 33) ومهمة العشائر الشعاعيةترجع لكونها محدده بمعدل الانقسام .

وقـد درس Bannan, 1955 الانقسـام المتوالى حول الكامبيـوم فى Thuja accidentalis ووجد أن الانقسامات لها قمة (ذروة) فى مركز الكامبيوم وهناك انقسامات (فى الوسط) على حدى كل من الكامبيوم وهناك علاقة بين عرض الكامبيوم وعرض حلقات النمو المتكونة وقد وجد Bannan ان هذه العلاقه عكسيه فى الثويا.

الاشجار القوية التى كان عرض الكامبيوم بها ١٠٠ – ١٥٠ ميكرون كانت ٦٠ – ١٢٠ خلية.

الاشجار البطيئه التى كان عرض الكامبيوم بها ٥٠ – ٦٠ ميكرون انتجت حوالى ٥, – ١ خشب

وعند ترجمة هذه البيانات إلى عدد من الخلايا باستخدام مشاهدات Bannan لمتوسطات الخلايا الكامبيـوميه والاقطار. فإننا نجد ان القطر فى الاتجاه القطرى ٧,٩ ميكرون ×٣٠ خلية خشب فى T.occidentalis

يكون حلقة نمو قطرها ٧٥, م فى الاتجاه العرضى (Brown et al 1949)

ونسبة عدد الخلايا الكامـيـوميه إلى العدد النهائى لخلايا الخشب هى ٥,٦ فى الاشجار القويه، ٤,٣ فى الاشجار بطيئة النمو وعلى هذا نجد أن الخلايا الكامبيـوميه تنقسم خمس مرات فى كل من الاشجار السريعة والبطيئة النمو ومعدل الانقسام غير مرتبط بعدد الخلايا فى الكامبيوم.

انقسام الخلايا فى الكامبيوم إلى بوادئ الخشب واللحاء درست بالتفصيل بواسطة Baily, 1920 اذ تم دراسة الخلايا المغزليه وهى تعتبر هامه حيث انها تمثل الطول لاعظم للخلايا (٢ – ٤ م) كما انها تنقسم انقسامات موازيه لمحور الساق وعملية الأنقسام الميتوزى الذى يحدث لهذه البوادئ متشابهه فى معظم الخلايا النباتيه ومن السهل التعرف عليها بالميكروسكوب حيث تتوسط النواه المنقسمه الخليه وفى نهاية الانقسام الميتوزى يتشكل الجدار المماسى بين النواتين ويبدأ مستوى الحلية فى التحرك لأعلى واسفل فى الخلتين البنوتين وذلك بفضل نشاط الفراجموبلاست Phagmoplast حيث يزداد الحد الفاصل فى الطول بابتعاد حدى الفراجموبلاست حتى يصل إلى نهاية البادئ المغزلى وهذه الانقسامات فى الاتجاه المماس لاتحدث فقط فى البوادئ الكامبيوميه ولكنها تحدث فى حالة خلايا الخشب واللحاء الأميه فى كلا الاتجاهين مكونه بذلك

منطقة عريضه من الخلايا النشطة اثناء ذروة النشاط الكامبيومى.

وللاحتفاظ بالنشاط بصورة ثابته فانه لاتحدث زيادة فى القطر فى الاتجاه المماسى لبوادئ الكامبيوم.

ولقد تم حساب الفتره التى تقضيها حركة الفراجموبلاست وقد وجد انها قد تستغرق من ١ – ٢ يوم (Wilson, 1963) ولكن وجد ان الـPhragmoplast قد تتواجد على مسافات متفاوته من الانويه حديثة الانقسام ومن هنا نجد أن الانقسام يحدده المسافه التى تقطعها الـPhragmoplast بعد الانقسام الميتوزى.

THE MODEL

تم وضع فرضين اثناء الفتره (الذروه) لانقسام الخلايا (اى ليست عند بداية او نهاية النشاط الكامبيومى).

١ – حجم العشائر الشعاعيه (القطريه) ثابت.

٢ – ان كل الخلايا فى العشائر الشعاعية تنقسم بنفس المعدل.

فى الفرض الأول .. كل انقسام خلوى للكامبيوم يكون مرافقا (مصحوبا) بتكشف خلايا كمبيوميه فعند الانقسام لخلايا تبقى خلية بنويه لتعيد الدوره واخرى تتكشف على حافة العشيره. وعلى هذا فان صافى الخلايا التى تدخل فى دورة الانقسام هى خلية واحدة لايكون هناك صافى يزيد من حجم العشيره وعلى هذا فإن.

معدل الانقسام = معدل نواتج الانقسام

أو معدل الفقد بسبب تكشف خلايا على حافة الكامبيوم = معدل اعادة دورة الانقسام.

والفرض الثانى .. يقضى بأن الوقت اللازم لاكمال دورة الانقسام هو الوقت اللازم لخلايا العشيره لكى تتم دورة الانقسام مع حدوث تجانس فى انقسامات خلايا العشيره فى الدورة .

وفى النموذج، نجد ان الكامبيوم يشبه المصنع المستمر، مواد البناء ومصادر الطاقة يتم تمثيلها فى شكل خشب ولحاء والمواد والظروف الخارجية والداخلة هى التى تؤثر على

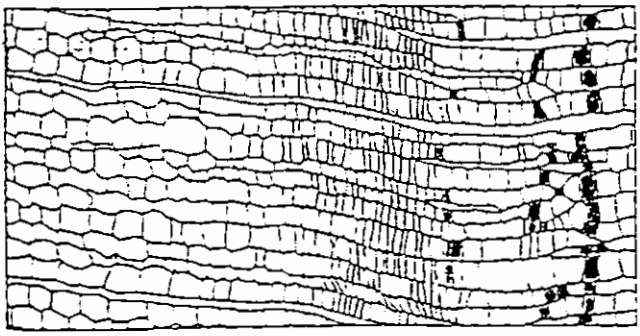
مستوى الانتاج والماكينات التى تقوم بهذه المهمة هى الخلايا التى تتضاعف داخل عشائر الكامبيوم.

وفى بداية هذه العملية يمكن تصور الخلايا بحجمها الأصغر تبدأ فى دورة الانقسام وتنتهى بأكتمال نهايتها هذه الدوره يمكن تشبيهها بحلقة أو انبوبة دائرية مستمره، طول هذه الدورة يقدر بالايام وهى ثابته وعرض هذه الانبوبه بعدد الخلايا.

وحجم الانبوبه = حجم عشيره القطريه .. ومعدل التدفق Flow هو نفس المعدل اللازم لملء هذا النظام.

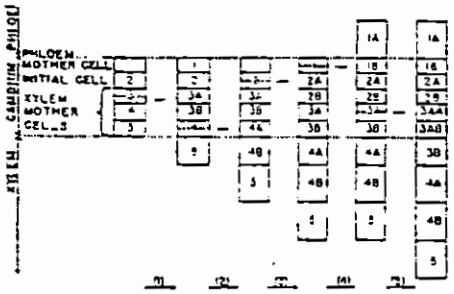
وقد أمكن تمثيل ذلك بقطاع عرضى لمنطقة الكامبيوم فى الـAbies concolor كما يظهر فى الشكل رقم (٣٧) حيث تظهر المبادئ الفيوزفورميه ومنها تتكون خلايا الخشب واللحاء.

أيضا يمكن توضيح سلسلة الأنقسامات التى تحدث من خلايا الكامبيوم وكيفية خروج أو تكشف الخلايا الزائده عن عشيره الكامبيوم ليحدث لها تكشف بالشكل الأتى رقم (٣٨).



Tracing from a photomicrogram of a transverse section through the cambium of *Abies concolor*. The narrow cells to the right of the center are fusiform cambial cells. To their left is the xylem; to their right the phloem. There are dark, tannin-filled cells in the phloem.

شكل رقم (٣٧)



A hypothetical radial cambial population of five cells, which shows how five successive divisions could affect the production of xylem and phloem cells

شكل رقم (٣٨)

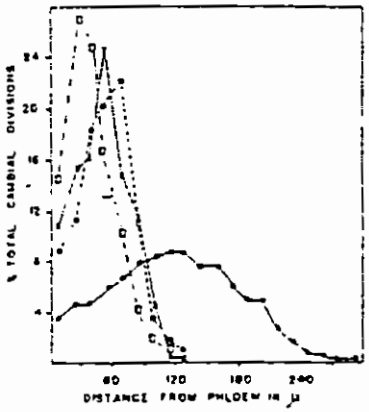
اول خطوه تحدث هى الانقسام الميتوزى، يعقبها خطوه Cyotkinesis من خلال حركة الفراجموبلاست وباكتمال حركة طرفى الفراجموبلاست ينتج خليتين بنويتين ويزداد حجم العشيره بخلية واحدة وبالتالى يحدث تكشف للخلايا المجاوره للخشب أو اللحاء وفى العشائر الضخمة نجد ان هذه الخلية قد لاتكون واحدة من الخلايا البنويه المتكونه فى الحال ويفترض انها تبدأ فى التكشف فى بداية دورة الانقسام ولكن غير معروف من اين؟

اعتراضات الفرضين:

فى الفرض الثانى يلزم تبسيط البيانات لتسلسل عمليات الانقسام الكامبيومى (شكل ٣٩ ، ٤٠ ، ٤١ وجدول ١) كما انه ليس هناك براهين راسخه لاثبات الفرض الأول والملاحظات العامة توضح أنه خلال فترة اسبوع او اكثر يكون حجم العشيره ثابت ومن المحتمل ان معدل الانقسام غير متساوى مع معدل الفقد (نتيجة التكشف) لفتره قصيره ولهذا فإن عشائر الخلايا سوف تختلف وليس هناك براهين على ان كل الخلايا فى الكامبيوم يحدث لها انقسام. لكن هناك بعض الخلايا تضاهى خلايا المنطقة المرستيميه القميه فى القدره على الانقسام وهذه الانقسامات لاتحدث بصوره متكرره .(Clowes 1961)

اذ انه من النادر ملاحظة بقاء العشائر القطرية لاكثر من ٦ خلايا متجاوره ثابته فى بعض مراحل الانقسام أو طول دورة الانقسام حيث يختلف ذلك من خليه إلى أخرى.

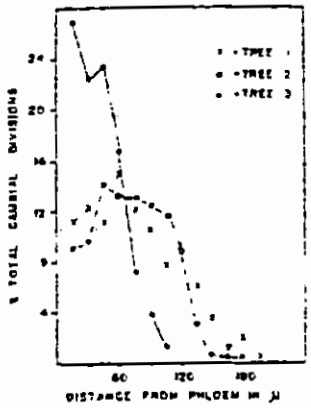
والشكل رقم (٣٩) يوضح تسلسل عملية أنقسام الكامبيوم فى أربع اشجار من الـThuja occidentalis .



The relative frequency of divisions across the cambia of four trees of *Thuja occidentalis* (Adapted from M. W. Bannan 1962b.)

شكل رقم (٣٩)

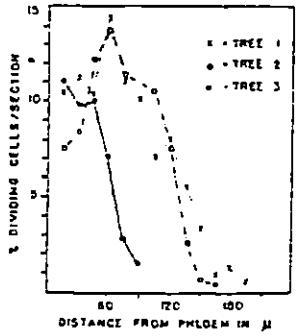
أما الشكل رقم (٤٠) فيوضح التسلسل النسبى لأنقسام الخلايا على مسافات مختلفه من اللحاء فى ثلاثة اشجار من الصنوبر الأبيض.



Relative frequency of cell divisions at different distances from the phloem in three white pine trees (cf. Fig. 2.

شكل رقم (٤٠)

كذلك الشكل رقم (٤١) يوضح النسبه المئويه لأنقسام الخلايا على مسافات مختلفه من اللحاء فى ثلاثة اشجار من الصنوبر الأبيض.



The percentage of cells in division at different distances from the phloem in three white pine trees.

شكل رقم (٤١)

أيضا يمكن توضيح الأختلافات فى كمية الخلايا الناتجه من الكامبيوم فى ثلاثة اشجار من الصنوبر الأبيض من البيانات الموجوده فى الجدول رقم (١).

جدول رقم (١)

Data Related to Cell Production By The Cambium of Three White Pine Trees

	Tree 1 (5/17/62; N,S,W; 4 days)	Tree 2 (6/13/62; 6 times/day; 3days)	Tree 3 (4 heights: 6/20/62; 3 times/day; 3days)
Number of samles	16	15	35
Average % cambial Cells dividing	10.6	11.7	9.1
Range	0.4-28.7	4.8-25.0	4.0-22.7
Standard deviation	4.8	4.5	3.9
% Dividing cells in mitosis	22.0	18.2	24.5
Range	5-37	0-44	0-50
Standard deviation	10.7	12.2	17.8
Rate of deriation production/day	1.3-15	1.3-1.5	0.7-0.9
Radial Population size	13-16	12-14	6-8
Averge $^1/_2$ cell length	1.17 mm	1.10 mm	1.71 mm

وقد وجد Bannan1955 ان الدوره الكامله لخلايا الكامبيوم تستغرق ٧ أيام حتى نهايتها. أما فى المرستيمات القيمه فى الافرع والجذور نجد ان الدوره تستغرق ١,٥ يوم

(Clowes, 1961, Wimber 1960)

فحجم خلية القمه الجذريه ٠٠٤, × ١٠ ميكرون ^{٣}

(Jensen & Karaljian, 1954)

اما الخلايا المغزليه فهى حوالى ١٠ × ١٠ ميكرون

(Wilson, 1963)

اى ان الخلايا الكامبيوميه المغزليه تعد اكبر حوالى ٢٥٠٠ مرة من خلايا قمه الجذور ويعتبر الوقت الذى يحدث فيه انقسام ميتوزى ٥ ساعات فى كامبيوم الصنوبر ولايختلف كثيراً عن الوقت اللازم لخلايا المرستيمات القمه (Clowes 1961).

ويبدو الوقت الذى يحدث فيه انتقال (للفراجوبلاست) (١٩ ساعة) لقطبى الخليه معقولا حيث يتحرك اكثر من ٢٠٠٠ ميكرون بمقارنتها بخلايا المرستيمات القميه (Bailey 1920).

وعموما فإنه لابد من ان نضع فى الاعتبار نقطتين هامتين هما:

١ – حجم العشيره القطريه

٢ – طول الفتره التى يحدث فيها نشاط كمبيومى.

والعامل الثانى يحكمه عوامل كثيره .. منها عامل تنشيط وتوقف الكامبيوم الذى يتأثر بتدفق المواد الغذائية أو الهرمونات من الأوراق.

والعوامل المحدده لحجم العشائر القطريه غير معروفه ولكن معروف انه يتحدد حجم العشيره القطريه ويبقى ثابتا بعد بداية النشاط الكامبيومى وحجم العشيره يتحدد بمعدلى الانقسام والتكشف أو احداهما وذلك إذا وضعنا فى الاعتبار عملية التوازن بين عملية الأنتاج وفقدها ولسوء الحظ لاتتوافر بيانات عن ذلك.

يفيد هذا النموذج فى مسألة الأنتاج النسبى للخشب واللحاء، إذ تكون النسبة احيانا (١٠ :١) (خشب إلى لحاء) وفى كل من الأشجار السريعة والبطيئة النمو نجد أن الزيادة

السنويه القطريه فى اللحاء واحده (Bannan 1955, Grillas and Smith 1959) وقد نجد النسبة تصل ١ : ١ فى الاشجار البطيئة النمو. وهناك مايؤكد على ان كل خلايا اللحاء عبارة عن ناتج انقسامات لخلايا الكامبيوم المجاوره للحاء التى تعد خلايا أميه ومنها ينشأ بوادى ولاتتكشف اطلاقا.

وبالنظر للنموذج فى شكل (٣٨) لانقسام العشيره القطريه نجد انه يتكون من خلية لحاء اميه وخليه بادئ و٣ خلايا خشب اميه.

اول ٣ انقسامات تحدث فى خلية البادئ او خلايا الخشب الأميه.

الانقسام الرابع يحدث فى خلايا اللحاء الاميه وينتج خلايا لحاء

الانقسام الخامس ينتج خليه خشب احرى

وعلى هذا فإن حسب الفروض السابقه للانقسام نجد ان نسبة خلايا اللحاء الأميه إلى الخلايا الكامبيوميه الاخرى [٤ :١].

وكلما زاد عرض طبقة الكامبيوم زادت سرعة النمو هذه الزياده تأتى من الزياده فى خلايا الخشب الاميه مع بقاء خلية لحاء امية واحدة.

وطول دورة الانقسام تكون واحدة فى كل من الاشجار السريعه والبطيئه النمو فى خلايا اللحاء ولكن نجد ان الزياده فى حجم خلايا الخشب تتناسب مع حجم العشيره.

وتتشابه الخلايا المنتجه فى الكامبيوم (شكل ٣٨) خلايا الكامبيوم Abies Conclor التى لها كامبيوم عرضى ١٤ خليه وتنتج خشب : لحاء بنسبة ١٤ : ١ (Wilson, 1963) وهذه النسبه تكون ١٣ : ١ ويتم انتاج خلية لحاء كل ١٠ أيام فى A. Conclor كما فى الصنوبر (أى انتاج خلية واحدة كل ١٠ أيام).

والجدول رقم (٢) يوضح الوقت التقريبى لمعدل أنقسام الخلية فى دورتها العادية فى ثلاثة اشجار من الصنوبر الأبيض.

ESTIMATED TIMES AND RATES IN THE CELL DIVISION CYCLE OF THREE WHITE PINE TREES

Tree	Time for cycle (days)	Time for division (hr)	Time for mitosis (hr)	Time for phragmo-plast move-ment (hr)	Rate of phragmo-plast move-ment (u/hr)
1	10.4	26.4	5.8	20.6	57
2	9.3	26.4	4.8	21.6	47
3	10.4	21.6	5.2	16.4	105

جدول رقم (٢)

دور الهرمونات فى النشاط الكامبيومى

بعد استعراض الاسس الخاصة بدراسةدور الهرمونات فى النباتات سيتم استعراض اهم هذه الهرمونات وتأثيرها على النمو فى الأشجار.

فقد ذكر Hartig 1853 أن النمو القطرى عادة مايبدأ فى قاعدة البراعم ويتحرك لأسفل والمعدل الذى يتحرك به النشاط الكامبيومى يختلف حسب الأنواع وقد اقترح Jast 1891 أن هذا التنشيط هو تنشيط هرمونى وليس هناك ارتباط مباشر للغذاء بالنمو الكمبيومى.

وكان لتجارب التحليق دليل كبير فى دراسة الهرمون وعرف ادوار البراعم والأوراق فى انتاج بعض المواد التى تنتقل لأسفل.

والاكسين IAA ليس وحده المسئول عن هذا النشاط فهناك مواد منشطه ومثبطه اخرى. فتوقيت النشاط الكامبيومى لايعتبر دلاله على مستوى الاكسين فى بداية الربيع الذى يعقب لشتاء فنجد لكامبيوم الساكن يكون اكثر استجابه لل IAA عن فترة سكون الافرع قبل فترة لرحة فى الشتاء (Reinders-Gouwentak، 1941) وهذا يبين ان المواد المثبطة حدث لها تراكم اثناء موسم لنمو السابق والتى يجب ان تزال خلال فترة لرحه قبل د يبدأ لـ IAA تأثيره فى النشاط الكامبيومى ويمكن لمستويات من مشجعات النمو الاخرى مثل الجبرلينات والتى تتفاعل مع المثبطات الطبيعية والاكسين الداخلى

وتجعله غير تام التأثير.

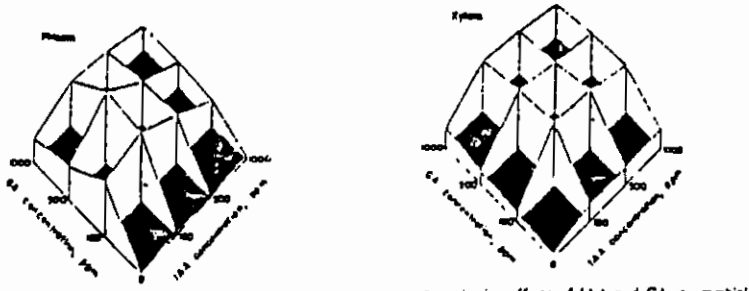
تنشيط كامبيوم الصنوبر الأبيض يحدث بفضل الأوراق الأكبر والأوراق الصغيره وكذلك وجد Munch, 1938 ان الكامبيوم يحدث له تثبيط لو ازيلت البراعم من الأفرع وكذلك الأوراق. وقدو جد Munch ايضا أن النشاط الكمبيومى يحدث له تثبيط كامل اسفل منطقة تخليق القلف ولكن على مسافة أبعد لأسفل يصبح الكامبيوم أكثر نشاطا عن الساق الغير محلق وهذه الدراسات قد تبين ان المخروطيات أقل اعتماداً على البراعم الناميه والأوراق فى تنشيط الكامبيوم عن الأنواع ذات الفلقتين والاكثر رقيا. وقد وجد Jacquiot, 1950 عند أستخدامه لاجزاء نباتية كامبيوميه لعديد من الانواع نشاط كمبيومى in vitro (معمليا) لفتره من ٦ – ٨ اسابيع بدون اى مصادر خارجية للأكسين وفى مزيد من التجارب على الانواع المساميه المنتشره وجد كل من Wareing et al 1964 ان تداخل وظيفة IAA مع GA له دور محكم فى نمط انقسام وتكشف الانسجه فقد وجد أن الأفرع التى ازيلت براعمها فى كل من.

Acer Pseudoplatanus, Populus rubusta, Fraxinus excelsior

لم يوجد ما يؤكد على حدوث انقسام فى الكامبيوم فى حين ان الأنواع المعامله بالـ IAA,GA كونت عناصر خشبية غير مستمره حول محيط الساق فى الأفرع المعامله ب GA وحده حدث انقسام فى خلايا الكامبيوم ادى لانتاج طبقة داخلية من نواتج الخشب ولكنها فشلت فى ان تتكشف إلى خشب طبيعى ومع اضافة كل من الـ IAA, GA معا إلى الأفرع المزال براعمهما كونت منطقة عريضه من الخشب وتكشفت بصورة طبيعية وظهرت اوعيه مغلظه وملجننه وكذلك الياف وقصيبات بصورة طبيعية اى ان اضافة الـIAA ادى لفشل حدوث حث لانتاج عناصر وعائيه جديده فى حين ان GA ادى إلى زيادة مقدار برانشيما اللحاء وكما فى حالة تكوين الخشب فإن توليف الـ GA,IAA ادى لتكوين لحاء اكثر من اضافه الـGA وعموما فإنها تكون قليله إذا تكونت عناصر انابيب غربالية أو خلايا مرافقه.

وقد وجد De Maggio (1966) أن الـ GA ينشط تكشف الخلايا الغربالية فى الاجزاء النباتيه للصنوبر اثناء مرحلة السكون عندما تم اضافته بماصه شعريه دقيقه بتركيز 10-100 PPm

وقد لوحظ ان رش GA على المشمش (على المهاميز) spurs ادت لزيداه النشاط الكامبيومى ونمو الخشب Bradley & Grane 1957 ويمكن تلخيص نتائج Wareing, 1958 فى الشكل رقم (٤٢) لتوضيح أهمية GA, IAA لحدوث تكشف واستطالة الخلايا، فعندما تم ذلك على الحد اى بإضافه ال٤ مستويات فى



Quantitative effects of IAA and GA_3 on cambial activity of poplar. The two hormones were applied in lanolin at various combinations of the concentrations shown. Vertical axis indicates width of new xylem and phloem in eye-piece units. See text for explanation. (From P. F. Wareing, C. Hanney and J. Digby, in *The Formation of Wood in Forest Trees*, Academic Press, New York, pp. 323-44, 1964.)

شكل رقم (٤٢)

كل من GA, IAA تم اختبار الأفرع بعد ١٨ يوم وقد تمت قياسات لكل ١٠ أفرع وقدرت اى زياده فى سمك اللحاء عن طريق طرحها من متوسط سمك اللحاء فى المعاملة الانولينية و التى تعتبركنترول. و قد لوحظ ان قدر ضئيل من الخشب قد تكون فى وجود I A A وحدة و لكن هذا لم يزيد زيادة كبيرة عند التكيزات الاعلى من ١٠٠ جزء فى المليون. و لم يتكشف قدر ضئيل من نسيج الخشب بأضافة GA

وعلى الرغم من ان اعرض منطقة تكون فيها خشب جديد تكونت بإضافه IAA, GA بتركيزات ١٠٠ جزء فى المليون فمع هذه المعاملة فإن كثيرا من الخشب لم يتكشف ولم يتلجنن ولكن معظم الخشب المتكون بصورة طبيعية كان فى المعاملة.

ومن هنا فإن النتائج تبين أن GA يساعد على تكوين الانسجه أما IAA فإنه يساعد فى تكشف نواتج الكامبيوم حيث يحدث بإضافه الاثنين معا تنشيط انقسام للكامبيوم وتكشفه (Hanney 1960).

وقد وجد (Digby) ان بعض السيقان خالية البراعم تحتوى على قدر ضئيل من الاكسينات ويمكن ان تحتوى على مستويات منخفضه من GA إلى حد يقل عن الحل اللازم لحدوث انقسام كامبيومى، اضافه أى من المادتين بكميه كبيره قد تكون كافيه لاحداث انقسام فى حالة وجود المادة الأخرى بقدر منخفض. وعموما فإننا نجد أن IAA المضاف ينشط تكشف خلايا الخشب فى صورة :

١- تكوين فجوات (الاتساع) Vacuolation

٢- زيادة كبيره فى الحجم فى الأوعيه وكذلك فى القصيبات والالياف والتكشف فى هذه الخلايا يعنى ايضا تكون جدار ثانوى وحدوث لجننه الجدار الابتدائى وعملية Vacuolation من العمليات المرتبطه باستطاله الخليه كما هو الحال فى Avena coleoptile التى يضاف لها IAA فتستطيل خلاياها البرانشيميه.

تأثير الكينتين وحده وكذلك بتوليفه مع IAA تمت دراسته على Populus sp,Acer pseudoplatanus وقد وجد انه له تأثير تثبيطى طفيف وقد يكون التركيز المستخدم وهو ١٠٠٠ جزء فى المليون غير مناسب وعموماً لم يحدث اى تأثير ايجابى لانقسام الكامبيوم.

وقد اجريت تجارب مشابهه بواسطة Sorokin et al عام ١٩٦٢ على البسله وقد حدث تكشف للخشب فى البسله فى السلاميات بمقارنته باضافه الاكسين وحده.

وقد عرف ايضا من دراسات مزارع الانسجه ان Oxogenous IAA, 2,4-D لازمين لحدوث انقسام خلوى ونمو فى مزارع الكاللس لانواع معينه مثل Jerusalem artichoke, Ampe Lopsis, Salix, Cratagus, etc. (Gautheret, 1959).

وبالنسبه للاكسينات التى تنتج فى القمه الناميه للأفرع فان هناك دراسات كثيره تمت فى هذا المجال. يمكن توضيحها فى النقاط الآتيه:

١- يبدأ النشاط الكامبيومى فى الربيع معتمدا على وجود البراعم الطرفيه على الأقل فى الأنواع متساقطه الأوراق.

٢- انقسامات الكامبيوم تبدأ اسفل البراعم المتمدده expanding buds وتتدفق موجات الانقسام الكامبيوميه إلى اسفل ومن الفروع إلى الساق اى ان التثبيط يكون قاعديا.

٣- الأوراق الصغيره Young Leaves هى المسئوله عن انتاج الاكسين ويحدث انتقال قطبى Polat transport إلى اسفل.

٤- اضافة الأكسين إلى الأفرع خالية البراعم فى النباتات الخشبيه فى أربيع ادت إلى بعض الانقسامات وانتاج عناصر خشبيه جديده على الأقل لمسافة قصيره اسفل منطقة الاضافة. وقد تكونت عناصر خشبية اسفل نقطة اضافة IAA فى الافرع خالية أو منزوعة البراعم فى النباتات الخشبية ولمسافة قصيره وحدث ذلك ايضا فى الأفرع المقشره للحور حيث حدث نشاط كامبيومى لعدة سنتيمترت كاستجابه لإضافهIAA.

وقد استخدم تكنيك المزرعة المائيه المعقمه لدراسة النشاط الكامبيومى بواسطة Brwn & Wodzicki 1069 وقد تم ملاحظة تأثير السكروز، IAA واالكينتين (6, FurFury Laminopurine) على تنشيط الكامبيوم فى العديد من الأنواع المنتشره والحلقيه والمخروطيات (Pinus strobus) وقد وجد ان الانواع المدروسة انتجت نواتج كامبيوميه جديده فى جانب الخشب فى ١٠ – ٢١ يوم بدون اى مصدر خارجى من IAA وقد فشلت الانواع الاخرى فى ان تنقسم خلاياها الكامبيوميه حتى مع اضافة كل من الكينتين أو IAA منفصلين أو متداخلين بالمستويات الموجوده طبيعيا وفسيولوجيا فمن المحتمل ان الجبرلين المضاف خارجيا قد يؤدى لحدوث استجابه مناسبه خصوصا عند توليفة مع IAA.

توقف النشاط الكامبيومى

Cessation of Cambial activity

النشاط الموسمى للكامبيوم يختلف بين وداخل الأنواع النامية فى نفس الموقع عند مختلف خطوط العرض وكان Robert Hartig فى ١٧٨٥ قد درس عملية التنشيط وتوقف النمو القطرى فى الـ spruce وقد لاحظنا ان الأنواع الموجودة فى المناطق الجنوبيه قد اكملت ربع نموها قبل ٣٠ يوم عن الانواع الموجوده فى المناطق الاخرى الشمالية.

وقد ذكر Bugen & Munch عام ١٩٢٩ ان الاشجار الصغيره في السن عادة

ماتبدأ نشاطها الكمبيومى مبكرا وتمتد اكثر من الاشجار الكبيره وفى دراسة لـJackson 1952 وجد ان النمو القطرى فى مختلف الانواع فى نفس الموقع كانت من ٧٠ – ٢٠٩ يوم فى ولايه Georgia اى ان الميكانزم الداخلى الفسيولوجى يحكم النشاط الكمبيومى داخل الاشجار.

كثير من العلماء اقترحوا ان توقف النشاط الكامبيومى متلازم بقوه مع فتره استطاله الأفرع او النمو الطولى على الرغم من ان بداية النشاط الكامبيومى تحت الظروف الطبيعية يرتبط بشده بانتفاخ وتفتح البراعم والنمو الطولى فى معظم الأنواع الخشبيه يتوقف قبل النمو القطرى بفتره طويله وهذا واقع فعلا فى الانواع التى تتفتح براعمها وتنمو مبكر ولكن تستمرفى النمو القطرى حتى نهاية الصيف أو بداية الخريف والجدول رقم (٣) يوضح فترات النمو الطولى والقطرى فى بعض لاشجار.

Differences in duration of height and diameter growth in several diffuse-porous species (data from Reimer, 1949).

	Height Growth			Diameter Growth		
Species	Period	Duration (weeks)	Amount (mm)	Period	Duration (weeks)	Amount (mm)
Prunus	Apr. 14- June	4 8	92.0	May 26- Sept .30	19	2.30
Aecr Plalanoides	Apr. 7- May	26 8	39.7	June 17- Aug . 4	8	1.42
Aecr saecharum	Apr. 11- May	26 7	42.3	June 10- aug .25	12	1.46
Tilia	Apr. 21- June	17 9	48.8	June 17- Sept .22	15	1.54
Fagus	Apr. 7- May	26 8	87.2	May 19- Aug .25	15	1.79

جدول رقم (٣)

ومعظم لباحثين اتفقوا على أن توقف النشاط الكمبيومى فى الاشجار الفرديه خصوصا القويه والناميه فى الاماكن المفتوحه تحدث اولاً فى اعلى الأفرع وبعد ذلك تتحرك لاسفل إلى الساق وفى النهاية إلى داخل الجذور (Swarbick, 1927, Lodewick, 1928, Stud batter et al, 1963)

اما Busgen & Munch فقد ذكروا أن المجاميع الشجريه المتقاربه تجد ان النشاط الكامبيومى فيها يتوقف أولاً فى المناطق القاعديه أو الوسطيه من الأفرع الأولى أو الأضعف وبعد ذلك يظهر فى النهاية فى الأفرع القويه. وايضا فى المجاميع الشجريه القديمه ذات

الكامبيوم الضعيف، قد يتوقف الكامبيوم عن الانقسام فى الساق السفلى قبل ان يحدث فى الجزء العلوى من الساق.

توقف النشاط الكامبيومى فى الاشجار فى المناطق الاستوائيه يكون من الصعب تحديده لعدم وضوح حلقات النمو فى البعض وتعدد طبقات النمو المنتجه والنمو الثانوى قد يحدث متقطعا أو على الأصح يكون مستمرا وعدد المشاهدات المطلوبه لتمييز نظم التوقف فى الاشجار الفرديه بوضوح لم يتم حتى الآن حتى فى الهضاب الساحلية فى جنوب شرق الولايات المتحدة، نجد ان الشتلات التى عمرها ١ – ٢ سنه من الصنوبر P.elliottii P.taeda نجد ان قطرها ينمو بصورة متقطعة اثناء الفترات الدافئه فى منتصف الشتاء وفى حين أن البراعم الطرفيه ترى ساكنه. اقطار تلك السيقان يتضاعف من نوفمبر إلى فبراير دون حدوث استطالة للأفرع وبذلك يتضح ان فسيولوجيا نمو الشتلات مختلف عن الاشجار الكبيره.

والتوقف يختلف بين الأنواع كنتيجة للتداخلات بين الهرمونات الداخلية والاتزان الغذائى والعمر والظروف البيئية التى تؤثر على العمليات الفسيولوجية المختلفه ونسبه العوامل المثبطه إلى العوامل المشجعه للنمو قد يكون لها دور أيضا.

فسيولوجيا تكوين حلقات النمو

Physiology of growth ring Formation

من المحاولات المبكره لتفسير سبب تكوين حلقات النمو ماقام به Dervies (1872-1875) الذى كان يقترح ان فى ضغط القلف اثناء موسم النمو تؤدى إلى تغليظ ميكانيكى وتسطيح قطرى لخليا الكامبيوم فى الصيف لانتاج خشب متأخر، وعندما احدث Devies شق فى القلف فى نهاية الصيف حدث اعاده لتكوين خلايا رقيقه الجدر من الخشب المبكر وعند عمل ضغط خارجى على القلف باستخدام حزام أو حبل حول الشجرة فى اول الموسم ادى لتكيون خشب مشابه للخشب المتأخر.

وقد لجاء بعد ذلك Krabbe وطور فى افكار Devries وذكر أن الخلايا التى تكونت من الشق هى خلايا برانشيميه جرحيه وعموما فإن هذه الملاحظات قربت وجهة النظر بأن الظروف البيئية التى تنمو فيها الاشجار خصوصا نقص الماء Water stress لها

تأثير مباشر على نوع الخشب الذى تنتجه الاشجار. فالمحتوى المائى يبلغ ذروته فى مختلف الانواع فى الربيع وهذا مرتبط مع تفتح البراعم واعادة نشاط الكامبيوم فى حين ان زيادة نقص الماء فى نهاية الموسم قد يرتبط بتوقف نمو الأفرع وتكوين الخشب المتأخر.

وقد ذكر Larson 1960, 62 وكذلك Wareing, 1958 أن الهرمونات لها اثر على تكوين حلقات النمو وهذه الفتره تتعلق بانتاج مستويات عالية من الاكسينات القادره على الانتشار (IAA).

وهى مرتبطة باستطالة الافرع ونمو الأوراق عند تكوين الخلايا ذات الاقطار الكبيره وتوقف نمو الأفرع مرافق أو مرتبط بانخفاض مستويات الاكسين مع بداية تكوين خشب الصيف وبالتالى فان التأثيرات البيئية مثل الجفاف، درجة الحرارة سوف تؤثر على تكوين حلقات النمو بصورة غير مباشره من خلال تأثيرها المباشر على نمو الافرع والأوراق وبالتالى مستويات IAA وكان من استنتاجات العلماء ان هناك متغيرات منفصله عن بعضها وهما:

١ – قطر الخلايا فى الاتجاه الطولى.

٢ – سمك الجدار الخلوى.

يحددان مقدار النمو القطرى على الرغم من انهما مرتبطان فى الطبيعة بتكوين حلقات النمو.

فى عام ١٩٦٠ درس Larson تأثير الإضاءه على شتلات الصنوبر P.resinosa عمرها ٥ سنوات ونماهافى ايام طويلة النهار ١٨ ساعة لاحظ معها امتداد فى الافرع مصاحب لتكوين خلايا كبيره القطر فى الخشب المبكر وكان مستوى الاكسين عالى. عندما تم نقلها لظروف إضاءة ٨ ساعات توقفت الأفرع عن النمو وصاحبها نقص فى انتاج الاكسين وانتقال لتكوين الخشب المتأخر وقد انتج Barson حلقات كاذبه بعد تعريض النباتات لسلسلة من النهار القصير اثناء دورة النهار الطويل وذلك فى وجود البراعم والانواع التى ازيلت براعمها اثناءدوره الايام القصيره استمرت فى انتاج خلايا الخشب المتأخر حتى إذا تم اعادتها إلى ظروف النهار الطويل. اضافه الاكسين IAA للاطراف المقطوعة ادى إلى زيادة تكوين حلقات خشب مما يؤكد التحكم الهرمونى.

ومن الاحوال الشاذه البارزه للاكسين التى لها دخل فى نمو حلقات النمو هو الانتقال من قصيبات الخشب المبكر ذات القطر الكبير إلى القصيبات (المضغوطه) المسطحه فى الخشب المتأخر حيث أن ذلك يحدث اولاً بالقرب من قاعدة الشجره ثم يتحرك بعد ذلك لأعلى تحت الظروف الطبيعية والتجريبية فى حين ان توقف النشاط الكامبيومى يحدث فى الاتجاه القطبى وقد فسر (Larson عام ١٩٦٤) الانخفاض فى حجم الخليه بالتدرج فى تركيز الاكسين على امتداد الساق الذى كان يصاحب مراحل نمو الافرع والأوراق الانبوبيه فمثلا عند النمو المتدفق فى الربيع نجد ان تفتح البراعم واستطالة يصاحبها مستوى عالى من الاكسين ويتواجد على امتداد الساق وتتكون خلايا الخشب المتسعه. وعندما تبطئ امتداد (استطالة)الافرع ويحدث توقف فى نموها، بتوقف مستويات الاكسين المتنقل وتبدأ فى الانخفاض فنجد أن الخلايا البعيده عن المصدر تتأثر اولاً ومن هنا فإن الانتقال إلى الخلايا المتميزه بضيق الفراغات تبدأ من اسفل وتمتد إلى اعلى مع انحسار تركيز الأكسين . تغليظ الجدار الثانوى عاده مايبدأ فى قاعدة الشجره ويتحرك لأعلى على الرغم من انه ليس ضروريا ان يكون متزامناً مع نظام استطالة الخلايا.