

الجمهورية الجزائرية الديمقراطية الشعبية
وزارة التعليم العالي والبحث العلمي

جامعة منتوري قسنطينة
كلية علوم الطبيعة والحياة
قسم البيولوجيا وعلم البيئة

رقم: /
سلسلة: /

رسالة مقدمة لنيل شهادة دكتوراه العلوم
تخصص: بيولوجيا وفزيولوجيا النبات

العنوان

الأهمية التشريحية والوظيفية للأوعية الفتية الحية في الجهاز الخشبي

تحت إشراف الأستاذ الدكتور
السنوسي محمد مراد

إعداد الطالب
حليس يوسف

لجنة المناقشة:

- الأستاذة الدكتورة: يخلف نادية
- الأستاذة الدكتورة: باقة امبارك
- الأستاذة الدكتورة: بوجنيبة مسعود
- الأستاذة الدكتورة: بوزرور حمدة
- الأستاذة الدكتورة: بن عمر محمد
- الأستاذة الدكتورة: السنوسي محمد مراد
- جامعة منتوري بقسنطينة
- جامعة منتوري بقسنطينة
- المدرسة العليا للأستاذة بالقبة
- جامعة فرحات عباس بسطيف
- جامعة فرحات عباس بسطيف
- جامعة العربي بن مهيدي بأم البواقي
- رئيسا
- ممتحنا
- ممتحنا
- ممتحنا
- ممتحنا
- مشرفا

السنة الجامعي 2011 - 2012

بِسْمِ اللَّهِ الرَّحْمَنِ الرَّحِيمِ

In the Name of Allah, the Most Merciful, the Most Compassionate

الهد لله رب العالمين والصلاة والسلام على سيدنا محمد وعلى آله

وأصحابه إلى يوم الدين؛

في البداية نود أن نتوجه بجزيل الشكر والامتنان إلى كل من ساعدنا من
قريب أو من بعيد على إتمام هذا العمل سواء من الناحية العلمية والعملية
والمادية وحتى المعنوية.

الإسم: يوسف
اللقب: حليس

تاريخ المناقشة: 2012/05 /23

مخبر الجزيئات الحيوية وتحسين النباتات، معهد علوم الطبيعة، جامعة أم البواقي

العنوان:

الأهمية التشريحية والوظيفية للأوعية الفتية الحية في الجهاز الخا

الملخص

الأهداف الرئيسية لهذه الرسالة هي دراسة: 1. تواجد وانتظام الأوعية الحية ضمن الشبكة الخشبية للسيقان والجذور النباتية النامية، 2. تأثير الأوعية الحية على نمط حركة الماء وأهمية التدفق الجانبي في النقل الفعال عبر الحزم النامية، 3. المساهمة المحتملة للأوعية الحية في تزويد الخلايا المجاورة بالمغذيات.

للكشف عن الأوعية الحية ومتابعة المراحل المختلفة لنمو وتطور الأنسجة الخشبية استعملنا اختبار السحب والتلوين الذي يعتمد على انتشار الملون الأوبلاستي. لتوضيح قيمة وأهمية التدفق الجانبي استعملنا: 1. طريقة التلوين الصبغي لتقدير سعة الحركة الجانبية للماء، 2. تأثير الزيادة في مسافة النقل باستعمال تجارب الناقلية الهيدروليكية، 3. تأثير التركيزات الأيونية على الناقلية في كل من السيقان النامية والبالغة.

لقد بينت النتائج بأن الأوعية الحية تتواجد باستمرار على طول الحزم الخشبية النامية، هذه العناصر تتوضع عند النهايات النامية للأوعية، مشكلة بذلك حاجزا أمام الحركة الحرة للماء. لكنها في نفس الوقت تشكل عامل ربط بين الأوعية الميتة والخلايا الحية المجاورة وهو ما يرجح إمكانية مساهمتها في توصيل المواد بين الأنسجة الحية والشبكة الوعائية الميتة. علاوة على ذلك، النتائج المتعلقة بسعة التدفق الجانبي وتأثير الزيادة في المسافة وتأثير الأيونات كلها تدعم فرضية المساهمة الكبيرة للتدفق الجانبي في عمليات النقل والإمداد الكلي ضمن الحزم الخشبية النامية.

اعتمادا على نتائج السحب والتلوين قمنا بتوضيح الهندسة التشريحية والهيدروليكية للحزم الخشبية النامية لكل من السيقان والجذور الحديثة، ووفقا للتأثيرات الهيدروليكية للأوعية الحية وأهمية التدفق الجانبي فقد قمنا بتوضيح نموذج ونمط حركة الماء داخل الحزم النامية. أخيرا، فقد تم تفسير ومناقشة كل النتائج على ضوء فعالية وكفاءة النقل ضمن الأنسجة الخشبية النامية للأعضاء النباتية الحديثة.

الكلمات المفتاحية: أوعية فتية حية، أوعية ناضجة ميتة، هندسة تشريحية، النقل الهيدروليكي، تدفق جانبي، ممرات جانبية، تدفق عمودي، الاتصالات بين الأوعية، حزم نامية، خشب نامي، نبات العنب، عنب الزينة، جذور النخيل.

أمام اللجنة:

- الأستاذة الدكتورة: يخلف نادية
- الأستاذ الدكتور: باقة امبارك
- الأستاذ الدكتور: بوجنيبة مسعود
- الأستاذ الدكتور: بوزرور حمدة
- الأستاذ الدكتور: بن عمر محمد
- الأستاذ الدكتور: السنوسي محمد مراد
- جامعة منتوري بقسنطينة
- جامعة منتوري بقسنطينة
- المدرسة العليا للأساتذة بالقبة
- جامعة فرحات عباس بسطيف
- جامعة فرحات عباس بسطيف
- جامعة العربي بن مهيدي بأم البواقي
- رئيسا
- ممثنا
- ممثنا
- ممثنا
- ممثنا
- مشرفا

جدول المحتويات

Table of contents

1	مقدمة عامة
5	الفصل الأول: النظام الخشبي والأوعية الفتية الحية
5	النسيج الخشبي: تعريف عام
6	مكونات النسيج الخشبي
6	القصبيات
7	ألياف الخشب
7	البرنشيمة الخشبية
8	الأوعية الخشبية
11	تمايز ونمو ونضج الأوعية الخشبية
14	النقر والثقوب على جدران الأوعية
16	الاتصالات الجانبية بين الأوعية والممرات الجانبية للسوائل
18	الأوعية الفتية الحية
18	تواجد الأوعية الحية
19	التصورات الحالية حول الأوعية الحية
21	العلاقة بين الأوعية الحية والهندسة التشريحية للشبكة الخشبية
23	الفصل الثاني: النقل والحركة في النظام الخشبي
23	حركة الماء في الأنسجة النباتية
24	المسار الخارجي الميت
26	النقل العمودي (المحوري)
26	النقل الجانبي
27	علاقة النقر بالنقل الجانبي
30	تأثير الأيونات على النقل الجانبي
31	النظريات المفسرة لحركة الماء في الشبكة الخشب الميتة (أوبلاست)

32 النظريات الحيوية
32 نظرية الدفع الجذري
33 نظريات القوى الفيزيائية
35 العلاقة بين الأوعية الحية والحركة الخارجية الميتة
37 المسار الداخلي الحي
38 الوصلات الخلوية والشبكة الحية (سيمبلاست)
39 تركيب الوصلات الخلوية
42 النقل عبر الوصلات الخلوية
44 تنظيم ومراقبة النقل عبر الوصلات الخلوية
44 النقل اللانوعي وعمر الخلية
45 النقل النوعي والبروتينات الهيكلية
46 تأثير الإنتباغ والضغط الخلوي
47 الكالوز (صمغ الجروح)
47 توقيف أو حذف الوصلات الخلوية
48 الأوعية الخشبية الحية والنقل الداخلي الحي
50 الفصل الثالث: الوسائل والطرق
50 العينات النباتية
50 سيقان عنب المائدة
51 سيقان العنب العذراء
53 جذور النخيل
56 اختبار السحب والتلوين
56 مبدأ الاختبار
58 محلول التلوين
59 الفحص المجهرى وصور المقاطع
60 الجزء الأول: التأثير على النمط التشريحي للشبكة الخشبية
60 المواد النباتية

61	تواجد الأوعية الحية في السيقان النامية.....
61	تواجد الأوعية الحية في الجذور النامية.....
63	تمايز ونضج الأوعية في السيقان النامية.....
65	تمايز ونضج الأوعية في الجذور النامية.....
67	الجزء الثاني: التأثير على حركة الماء في الحزم النامية.....
67	المواد النباتية.....
67	سعة النقل الجانبي.....
70	تأثير زيادة مسافة النقل.....
72	تأثير التركيزات الأيونية.....
74	التحليل الإحصائي.....
75	الفصل الرابع: النتائج والمناقشة.....
75	اختبار السحب والتلوين.....
76	التأثير على النمط التشريحي للشبكة الخشبية.....
76	تواجد الأوعية الحية في السيقان النامية.....
79	تمايز ونضج الأوعية في السيقان النامية.....
83	نمط النمو التدريجي للأوعية في السيقان الحديثة.....
85	الأوعية الحية والهندسة التشريحية للخشب النامي في السيقان.....
86	تأثير الهندسة التشريحية على نمط حركة الماء في السيقان.....
88	تواجد الأوعية الحية في الجذور النامية.....
88	تمايز ونضج الأوعية في الجذور النامية.....
94	الأوعية الحية والهندسة التشريحية للخشب النامي في الجذور.....
95	تأثير الهندسة التشريحية على نمط حركة الماء في الجذور.....
99	وظائف أخرى للأوعية الحية في الجذور.....
100	التأثير على حركة الماء في الحزم النامية.....
100	سعة النقل الجانبي.....
104	تأثير زيادة مسافة النقل.....

108	التدفق الجانبي يخفض تأثير المسافة الناقلة.....
110	زيادة النقل بواسطة الأيونات.....
113	تأثير الأيونات.....
113	الأوعية الخشبية القصيرة وتأثير الجدران النهائية.....
115	المساهمة المحتملة للأوعية الحية في عمليات النقل.....
117	التواجد المستمر والتوضع الفعال للأوعية الحية.....
121	خلايا الأشعة الخشبية: شكل آخر من العناصر الخشبية الحية.....
121	مصاصات النباتات المتطفلة.....
123	التشابه بين الأوعية الحية والعناصر اللحاءية.....
124	موت الأوعية بعد فترة قصيرة من النشاط.....
126	الخلاصة العامة.....
130	المراجع.....
140	ملخص.....
143	الملحق: النشر العلمي.....

قائمة الأشكال List of figures

- شكل 1. مكونات النسيج الخشبي عند النباتات الراقية 9
- شكل 2. رسم تخطيطي يوضح شكل وتركيب الأوعية والقصبيات 11
- شكل 3. رسم تخطيطي يوضح مراحل نمو ونضوج الوعاء الخشبي 13
- شكل 4. النقر المصفوفة على جدران العناصر الخشبية 13
- شكل 5. صورة بواسطة المجهر الإلكتروني الماسح تظهر الخلايا الوعائية 16
- شكل 6. المسارات المتعرجة التي تأخذها العناصر الخشبية 17
- شكل 7. الممرات التي يسلكها الماء خلال تنقله من خلية إلى أخرى 25
- شكل 8. صور بالمجهر الإلكتروني الماسح توضح المسار الميت (الأوبلاستي) 28
- شكل 9. تركيب النقر الخشبية عند النباتات الوعائية 29
- شكل 10. اتجاهات الحركة للسوائل في الأنابيب الخشبية 29
- شكل 11. التركيب الدقيق للوصلات الخلوية البسيطة 41
- شكل 12. الكشف عن الحركة الداخلية الحية بواسطة المركبات المفلورة 43
- شكل 13. سيقان وثمار العنب المزروعة 52
- شكل 14. سيقان وثمار نبات العنب العذراء (عنب الزينة) 52
- شكل 15. الجذور الحديثة النامية لأشجار النخيل 54
- شكل 16. المراحل المتبعة في اختبار السحب والتلوين 57
- شكل 17. يوضح عملية السحب وعملية الضغط في اختبارات التلوين 58
- شكل 19. رسم تخطيطي يوضح الطبقات المتتالية من الأوعية الثانوية 62
- شكل 20. متابعة النمو والتطور لمختلف الطبقات الوعائية في السيقان 64
- شكل 21. متابعة النمو والتطور لمختلف الطبقات الوعائية في الجذور 66
- شكل 22. مخطط يبين كيفية تحديد كمية النقل الجانبي في الحزم الخشبية النامية 69
- شكل 23. قياس تأثير الزيادة في مسافة النقل على النقل الهيدروليكي 72
- شكل 24. تحديد تأثير التركيزات الأيونية على النقل الهيدروليكي 74

- شكل 25. نتائج اختبار السحب والتلوين على السيقان الحديثة لنبات العنب 77
- شكل 26. نتائج اختبار السحب والتلوين على سيقان لنبات العنب العذراء 77
- شكل 27. الحزم سريعة النمو عند نبات العنب 78
- شكل 28. أعمدة تخطيطية توضح طول الجزء الحي للأوعية الخشبية 82
- شكل 29. رسم تخطيطي لمقطع طولي خلال الحزم الخشبية النامية لنبات العنب 84
- شكل 30. الهندسة الهيدروليكية ونمط حركة الماء في الحزم البالغة والحزم النامية 87
- شكل 31. مقطع عرضي لجذور النخيل بعد تطبيق اختبار السحب والتلوين 91
- شكل 32. نتائج اختبار السحب والتلوين على الجذور الحديثة لنبات النخيل 92
- شكل 33. عملية النمو التدريجية للأوعية الخشبية عند جذور نبات النخيل 93
- شكل 34. الهندسة التشريحية وتأثيرها على حركة الماء في الجذور 98
- شكل 35. سعة النقل الجانبي في الحزم النامية لأفرع العنب والعنب العذراء 102
- شكل 36. المقاطع العرضية الخاصة بسعة النقل الجانبي عند العنب 103
- شكل 37. المقاطع العرضية الخاصة بسعة النقل الجانبي عند العنب العذراء 103
- شكل 38. تأثير زيادة طول القطعة الساقية على مقدار الناقلية الهيدروليكية 107
- شكل 39. تخفيض التأثيرات الناتجة عن زيادة المسافة بواسطة النقل الجانبي 109
- شكل 40. الزيادة في الناقلية الهيدروليكية نتيجة لوجود الأيونات في محلول النقل 112
- شكل 41. التوضع الوسيط للأوعية الخشبية الحية بين الشبكة الميتة والخلايا النشطة 120
- شكل 42. تركيب الممصات عند النباتات المتطفلة 123

قائمة الجداول List of tables

- جدول 1: الخصائص التصنيفية لمختلف النباتات المستعملة في البحث..... 55
- جدول 2: مسافة التمايز ومسافة النضج لمختلف الطبقات الوعائية المتتالية في سيقان العنب..... 80
- جدول 3: مسافة التمايز ومسافة النضج لمختلف الطبقات المتتالية في سيقان العنب العذراء..... 81
- جدول 4: مسافة التمايز ومسافة النضج لمختلف الطبقات الوعائية المتتالية لجذور النخيل..... 90
- جدول 5: قيم الناقلية الهيدروليكية المتغيرة تبعا لتغير طول القطعة الساقية..... 105
- جدول 6: نسبة التناقص في الناقلية الهيدروليكية..... 106
- جدول 7: تغيرات الناقلية الهيدروليكية نتيجة لتأثير الأيونات الموجودة في محلول النقل..... 111
- جدول 8: نسبة الزيادة في الناقلية الهيدروليكية نتيجة لتأثيرات التراكيز الأيونية..... 111

قائمة المصطلحات List of terms

Lateral connections	اتصالات جانبية
Suction-coloration test	اختبار السحب والتلوين
Xylem rays	أشعة الخشب
Toluiding Blue-O (TBO)	أزرق التولويدين
Xylem fibres	ألياف الخشب
Immature living vessels	أوعية فتية حية
Xylem vessels	أوعية خشبية
Xylem parenchyma	برنشيمة خشبية
Vessel differentiation	تمايز الأوعية
End walls	جدران طرفية
Water movement	حركة الماء
Xylem	خشب
Late Metaxylem (LMX)	خشب تالي
Capacity for lateral flow	سعة النقل الجانبي
Xylem network	شبكة خشبية
Perforation plate	صفيحة الثقيب
Vessel layers	طبقات وعائية
Gymnosperms	عاريات البذور (مخروطيات)
Pit membrane	غشاء النقرة
<i>Vitis vinifera</i>	عنب المائدة
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	عنب الزينة
Tracheids (Tracheary elements)	قصبيات
Kilo Pascal (KPa)	كيلو باسكال
Symplastic pathway	مسار داخلي حي
Apoplastic pathway	مسار خارجي ميت
Transcellular pathway	مسار عابر خلية

Angiosperms	مغلفات البذور (نباتات الزهرية)
Apoplastic dyes	ملونات أبوبلاستية
Haustorium	ممصات النباتات المتطفلة
Mega Pascal (MPa)	ميغا باسكال
<i>Phoenix dactelifera</i>	نخيل
Xylem System	نظام الخشبي
Cohesion-tension theory	نظرية الشد و التماسك
Vessel maturation	نضج الأوعية
Axial transport	نقل عمودي
Lateral transport	نقل جانبي
Hydraulic conductance	نقل هيدروليكي
Vessel development	نمو الأوعية
Pits	نقر
Pattern of movement	نمط الحركة
Anatomical architecture	هندسة تشريحية
Plasmodesmata	وصلات خلوية

مقدمة عامة

مقدمة عامة

General Introduction

يوسف حليس / الأوعية الحية وأنماط الحركة في الأنسجة الخشبية النامية

مقدمة عامة

General introduction

ترتبط عمليات النقل وحركة النسغ ارتباطا وثيقا بالجهاز الخشبي، فهو الممر الرئيسي الذي المواد والطريق الوحيد الذي يربط التربة بالأنسجة المختلفة، لذلك فإن تفسير وفهم آليات النقل وحركة النسغ تعتمد اعتمادا كبيرا على معرفة الخصائص التشريحية والوظيفية للنسيج الخشبي [Eames & McDaniels 1947]. هناك حاجة ضرورية لفهم التركيب الدقيق لهذا النسيج ومعرفة أنواع الخلايا وأشكالها وتطورها ونموها. وبشكل عام كلما تعمقت معرفتنا حول الجهاز الخشبي كلما اقتربنا من وضع تفسيرات واضحة لحركة وتنقل المركبات داخل الجسم النباتي. وهذا يكتسي أهمية بالغة جدا لأن العلاقات المائية النباتية وحركة النسغ تمثل المسألة الأكثر غموضا والأشد جدلا على الإطلاق من بين الظواهر النباتية المعقدة والوظائف الحيوية. فالمعلوم أن هناك جدلا كبيرا وتضاربا في الآراء والاتجاهات بين العلماء والباحثين حول آليات نقل المركبات وحركة النسغ داخل الجسم النباتي، ولحد اليوم لا توجد تفسيرات واضحة ولا نظريات مقنعة رغم المحاولات العديدة والدراسات الكثيرة في هذا الميدان [Milburn 1996].

من بين الجوانب التي مازال يكتنفها الغموض والتي لم تحض بدراسات واسعة ومعقدة نجد الجانب المتعلق بحركة السوائل ضمن الشبكة الخشبية النامية، والذي يرتبط ارتباطا وثيقا بوجود الأوعية الخشبية الحية وتأثيراتها. رغم أن هذه العناصر تمثل أحد المكونات الرئيسية للنسيج الخشبي الحديث النامي حيث يمكنها أن تتواجد طوال موسم النمو [Frensch & Steudle 1989]، إلا أنها لا تلقي الاهتمام المناسب ولا يقام لها أدنى اعتبار، فهي مهجورة بدرجة توحى بأن العلماء يسقطون هذه الخلايا ويحذفونها ولا يرون لها تأثيرات فسيولوجية أو تشريحية، إن النظرة الحالية والاعتقاد السائد والمعمول به في الدراسات والبحوث نهتم كثيرا وإن لم بالأوعية البالغة الميئة، فالعلماء والباحثون يعتبرون الجهاز الخشبي وحدة متجانسة وكتلة ثابتة ونسيج يتكون أساسا من الأوعية البالغة الميئة التي يسير فيها النسغ بكل حرية، وذلك من الجذور حتى قمم الأوراق والسيقان، كما أن التصورات الحالية تنظر إلى شبكة الأوعية على أنها أنابيب فارغة ومتصلة ومستمرة خلال كامل الجسم النباتي. أما الأوعية الفتية الحية فهي مهملة بشكل تام. والأكثر

من ذلك، يلاحظ أن جميع المهتمين والباحثين في حركة النسغ وفسولوجيا النقل يعتمدون على هذه التصورات، كما أن التقنيات التطبيقية والتجارب والنظريات والتفسيرات هي أيضا تقوم على هذه الاعتقادات التقليدية.

وبشكل عام، فإن العلماء والباحثين يهملون الأوعية الفتية الحية ويستبعدونها خلال تفسيراتهم لعمليات النقل وحركة المواد، إن الاعتقادات الحالية تسقط الجانب التطوري ونمو الجهاز الخشبي، كما لا يؤخذ في الحسبان الاختلاف التركيبي للنسيج الخشبي بين الأعضاء الفتية النامية والأعضاء البالغة المتخشبة. وهذه نقطة جوهرية في التصورات الحالية وتعريفات الجهاز الخشبي وهي . نب غامض يثير الكثير من التساؤلات المحيرة، ويدعو إلى إعادة النظر والتدقيق في تصوراتنا واعتباراتنا [Tyree & Zimmermann 2002, Zimmermann 1983].

لذلك، ومن أجل توفير بعض المعطيات والملاحظات التي من شأنها أن تساهم في فهم وتوضيح الهندسة التشريحية للنظام الخشبي الحديث وتأثير الأوعية الحية على تركيبية ووظيفة الشبكة الخشبية، فإن الهدف الرئيسي لهذه الدراسة هو تسليط الضوء على الأوعية الفتية الحية وإعادة الاعتبار لهذه العناصر كمكون رئيسي للنسيج الخشبي وعنصر مؤثر في عمليات النقل والعمليات الحيوية . مرحلة النمو والتطور. سوف نحاول في هذا البحث أن نركز على الجانب التطوري والاختلاف التركيبي للخشب بين الأعضاء الحديثة والأعضاء البالغة ومن ثم فإننا سوف ندرس تطور ونمو النسيج الخشبي من القمم النامية حتى المناطق الأكثر بلوغا والغرض من هذه التجارب هو إبراز أهمية الأوعية الفتية الحية وتكوين صورة إجمالية للتركيب التشريحي للنسيج الخشبي خلال زمن النمو والتطور.

إن الأهداف الأساسية لهذا البحث تتلخص في ثلاثة نقاط:

1. التأثير التشريحي للأوعية الحية: وهو يدور حول دراسة التواجد المكاني والزمني للأوعية الفتية الحية وتأثيرها على النمط التشريحي للشبكة الخشبية النامية. لذلك قمنا في هذا الجزء من البحث بدراسة تواجد وانتشار وامتداد الأوعية الحية في السيقان والجذور النامية وحاولنا أن نبين طريقة توزيعها وانتظامها بين مختلف الخلايا الخشبية وكذلك الاختلافات التشريحية بين الجهاز الخشبي النامي والجهاز الخشبي البالغ في ظل تواجد هذه العناصر. وهذا كله لتوضيح الهندسة التشريحية للنظام الخشبي في حالة النمو وكيفية تأثير هذه الهندسة التشريحية على نمط حركة النسغ (الماء

والعناصر). اعتمدنا في هذه الحالة على اختبارات السحب والتلوين من أجل الكشف عن الأوعية الحية ودراسة تواجدها على طول الجهاز الخشبي من القمة إلى القاعدة ومن ثم متابعة مراحل تمايز ونمو ونضج الأوعية الخشبية لمختلف الطبقات الوعائية المتتالية. طبقنا هذه الاختبارات على السيقان الحديثة للنباتات المتسلقة (العنب *Vitis vinifera* والعنب العذراء *Parthenocissus quinquefolia*) لأنها تمثل نموذجا مثاليا للتطبيق وذلك لما تتميز به من أوعية خشبية واسعة وطويلة جدا مقارنة بباقي الأنواع النباتية. أما في حالة الجذور فقد استعملنا نبات النخيل *Phoenix dactelifera* الذي يتميز بجذور كبيرة الحجم خاصة عند المناطق الحديثة وقرب القمة النامية.

2. التأثير على وظيفة الشبكة الخشبية: وهو يتعلق بدراسة تأثير الأوعية الحية على حركة ونقل السوائل ضمن الشبكة الخشبية للسيقان الحديثة، خاصة فيما يخص اتجاهات الحركة سواء الاتجاه العمودي أو الاتجاه الجانبي، والممرات والطرق التي تسلكها السوائل أثناء عمليات النقل والتي يمكنها أن تتغير نتيجة لتواجد الأوعية الحية والنمو التدريجي للنسج الخشبي. وهذا طبعا لنبيين الاختلافات في حركة ونقل السوائل بين الشبكة الخشبية النامية والشبكة الخشبية البالغة للسيقان النباتية. وعلى كل حال، لقد افترضنا بأنه نتيجة لتواجد الأوعية الحية والنمو التدريجي للشبكة الخشبية فإن كميات كبيرة من الماء تتحرك في الاتجاه الجانبي عبر الممرات الجانبية بين الأوعية المتجاورة، وبمعنى آخر افترضنا بأن النقل الجانبي يساهم بشكل كبير في عمليات النقل ضمن الشبكة الخشبية النامية مقارنة بالشبكة الخشبية البالغة. لإثبات هذه الفرضية اعتمدنا على ثلاثة تجارب هي 1. سعة النقل الجانبي، 2. تأثير زيادة مسافة النقل، 3. تأثير التركيزات الأيونية. طبقنا هذه التجارب على نباتي العنب والعنب العذراء وقارنا النتائج بين السيقان الحديثة والسيقان النامية لهذين النباتين، وقد تم تحليل النتائج إحصائيا لإعطائها المدلولية المعنوية حتى يكمن الاعتماد عليها في المناقشة والاستنتاجات.

3. المساهمة المحتملة للأوعية الحية في عمليات النقل: فرغم أن الأوعية الحية تعتبر حاجزا بالنسبة للحركة الحرة للمواد داخل الشبكة الخشبية إلا أن هذه العناصر يمكن أن تساهم في النقل البطيء وقصير المدى، حيث يمكنها أن توفر بعض المغذيات للخلايا المجاورة عن طريق النقل الداخلي الحي *Symplastic transport*. يمكن لهذه الأوعية أن تلعب دور الوسيط بين العناصر الخشبية البالغة الميتة والخلايا النشطة الحية. لذلك سوف نحاول في هذا الجزء أن نناقش مسألة الدور

المحتمل للأوعية الحية في عملية النقل وذلك استنادا على المعطيات التشريحية وقرائن الدراسات الفسيولوجية والنسجية لمختلف الأنسجة والعينات المنبثقة من هذا البحث، إضافة إلى الأسس العلمية والمعطيات التجريبية والنتائج والفرضيات المتاحة في مختلف الدراسات والبحوث الأكاديمية المتعلقة بالموضوع.

تظهر أهمية هذه الدراسة في موضوع العلاقات المائية النباتية وتركيب النسيج الخشبي في مراحل النمو والتطور، فهذه الدراسة تسعى إلى إبراز وتوفير معلومات إضافية وتوضيح جانب مهم من جوانب الجهاز الخشبي الحديث، ليس من الناحية التشريحية فحسب وإنما من جوانب أخرى متعددة أهمها النقل وحركة المواد وآليات النمو والتطور. ومن ثم فإن هذا البحث سوف يساهم في توفير بعض المعطيات العلمية الإضافية، ولا يوجد أدنى شك في أهمية هذه المعطيات لتطوير وتحديث التصورات والفرضيات الكلاسيكية المتعلقة بالجهاز الخشبي، وهي القاعدة الأساسية لفهم وتفسير عمليات النقل وحركة المواد والنسج عند النباتات الخضراء.

نظرا لأهمية النقل الفعال للماء أثناء مراحل النمو المتنوعة ودوره في تزويد الأعضاء النباتية النشطة بالعناصر الضرورية، ناهيك عن ارتباطه الوثيق بالعمليات الحيوية الرئيسية كالتمثيل الضوئي، فإن الفهم الصحيح لعمليات النقل وآليات الإمداد ضمن الشبكات الخشبية النامية يمثل أولوية قصوى ونقطة محورية للباحثين والمهتمين في هذا المجال، ذلك لأن تقدم النمو في الشبكات الخشبية يضيف درجات من التعقيد إلى عمليات النقل ويجعل هذه الوظيفة الحيوية تتعدى كونها مجرد تدفق للماء خلال شبكة من الأنابيب الفارغة، بل على العكس فإنها ترتقي إلى ميكانيزمات هيدروليكية محددة ومنظمة تتكفل بالتوصيل السليم والمناسب للمواد الأولية إلى كافة الأعضاء النباتية. وعلى أية حال، كل هذه الآليات تعتمد على وجود الممرات والمسارات المناسبة التي يسلكها الماء، وهذا طبعا يعتمد بدوره على التركيب التشريحي للنظام الخشبي أثناء فترة النمو. ولهذه الأسباب فإن الدراسة الحالية صممت لربط العلاقة بين هذه المسائل المختلفة، أي لربط آليات النقل بنمو الشبكة الخشبية وإبراز دور الممرات الخشبية في ضمان الإمداد الصحيح والدائم بالماء والعناصر المغذية الضرورية، هذا إضافة إلى إسهام مساهمة الأوعية الخشبية الحية في عمليات النقل القصير نحو الخلايا والأنسجة المجاورة.

الفصل الأول

النظام الخشبي
والأوعية الفتية الحية

Xylem System and
Immature Living Vessels

يوسف هريس / الأوعية الحية وأنماط الحركة في الأنسجة الخشبية النامية

النظام الخشبي والأوعية الفتية الحية

Xylem System and Immature Living Vessels

I. 1. النسيج الخشبي: تعريف عام

Xylem tissue: general definition

في العالم النباتي، يعتبر الخشب Xylem أحد المكونات الرئيسية والأجهزة الفاعلة، فهو النسيج الموصل للماء والأملاح والتركيبية الدعامية خاصة عند النباتات الوعائية. بيد أن هناك وظائف ثانوية تؤديها بعض الخلايا الخشبية مثل البرنشيمة الخشبية والأشعة الخشبية، مثل ادخار النشاء والزيوت ومواد أخرى ومواد من البلورات والأصماغ والراتنج [Eames & McDaniels 1947].

والجهاز الخشبي هو نسيج معقد يتكون من مجموعة متنوعة من الخلايا تتوضع وتتشابك فيما بينها لتكون شبكة معقدة من الأنابيب والألياف والخلايا البرنشيمية. نجد في الجهاز الخشبي خلايا القصيبات التي تقوم بوظائف التوصيل والتدعيم كما نجد الألياف وهي أيضا متخصصة جدا في تدعيم الأعضاء النباتية. أما خلايا البرنشيمة فهي تعمل على ادخار المغذيات كما تعمل أيضا في التوصيل خاصة في الاتجاه الجانبي. وأهم العناصر في النسيج الخشبي هي الخلايا الوعائية، وهي مسؤولة عن التوصيل بكل كفاءة ونجاح، خاصة في النباتات الزهرية [Eames & McDaniels 1947]، هذا ونجد تراكيب وعناصر أخرى في خشب بعض الأنواع النباتية مثل أنابيب اللبن النباتي وممرات الراتنج كما في خشب بعض الصنوبريات والتي هي عبارة عن فراغات بين الخلايا الخشبية مملوءة بمواد راتنجية تنتجها خلايا برنشيمة الخشب عند هذه النباتات (شكل 1).

بصفة عامة، يختلف التركيب التشريحي للخشب باختلاف الزمر النباتية، حيث نجد القصيبات بصفة سائدة عند النباتات البسيطة مثل السراخس والحزازيات كما نجدها بكثرة عند النباتات عاريات البذور. أما الشكل السائد من الخلايا في خشب النباتات الراقية فهي الأوعية الخشبية وهي العناصر التي تجعل خشب هذه النباتات أكثر جدارة في نقل وتوصيل الماء وهذه إحدى العوامل التي تجعل هذه النباتات أكثر تنوعا وسيطرة على وجه الأرض [Eames & McDaniels 1947]. في دراستنا هذه سوف

نهتم بالأوعية الخشبية وبشكل خاص الأوعية الفتية الحية، لكننا ولتوضيح النظام الخشبي سوف نتطرق باختصار إلى المكونات الأخرى للجهاز الخشبي.

I. 2. مكونات النسيج الخشبي Xylem structure

أ. القصيبات (Tracheids (Tracheary elements

القصيبات (شكل 2) هي خلايا أنبوبية متطاوله ذات أطراف مستدقة، ميتة عند البلوغ وتجويها الخلوي فارغ ولا يحتوي على العصارة الخلوية (بروتوبلاست). تقوم القصيبات بوظيفة التوصيل بالدرجة الأولى والتدعيم بالدرجة الثانية. هذا النوع من الخلايا يوجد بكثرة في خشب النباتات الدنيا مثل الحزازيات والسراخس. وتعتبر القصيبات المكون الرئيسي لخشب النباتات عاريات البذور (المخروطيات) Gymnosperms كما أنها تتواجد في خشب النباتات الزهرية (مغلفات البذور) Angiosperms. تشريحياً يتميز جدار القصيبات بوجود عدد كبير من النقر المصفوفة التي تسمح باتصال القصيبات المتجاورة فيما بينها. على المستوى النسيجي، تتوضع القصيبات بشكل متراكب ومتداخل خاصة عند الأجزاء الطرفية أين نجدها تتصل فيما بينها عن طريق عدد كبير من النقر وهو الشيء الذي يسمح بحركة الماء والمغذيات [Tyree & Zimmermann 2002، Zimmermann 1983]. ولهذا فإن النقل على مستوى شبكة القصيبات يتم عبر النقر الموجودة على الجدران الجانبية والجدران المتداخلة.

في بعض الأحيان نجد خلايا قصيبات رقيقة جدا وهي التي تعرف بالقصيبات الليفية، وهي خلايا أقرب إلى الألياف منها إلى القصيبات، كما أن هذه النوع من القصيبات يتميز بعدد قليل من النقر المصفوفة، على العموم هذه القصيبات الليفية تعمل في التدعيم أكثر منه في التوصيل.

يرى العديد من الباحثين أن القصيبات مهياة للقيام بوظائف التوصيل كما أنها تساهم بجدرانها الغليظة في التدعيم، فعند النباتات التي تفتقر إلى الخلايا الداعمة (الألياف) فإن القصيبات تعوضها في هذه الوظيفة أين نجدها تلعب دورا مهما في تدعيم العضو النباتي [Eames & McDaniels 1947]. من الناحية التطورية وعلم الحفريات المستحاثية، فإنه يعتقد أن القصيبات كانت وحدها تكون الخشب في النباتات البدائية، أما حاليا فإن النباتات الحية تتميز بنسيج خشبي معقد التركيب والوظيفة، حيث نجد في النسيج الواحد عدد متنوع من الخلايا مثل الأوعية والألياف والبرنشيمة والقصيبات.

ب. ألياف الخشب Xylem fibres

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

ج. البرنشيمة الخشبية Xylem parenchyma cells

بالإضافة إلى القصيبات والألياف الخشبية، نجد في معظم النباتات نوع آخر من الخلايا يعرف بالبرنشيمة الخشبية. وهي عبارة عن صفوف عمودية أو جانبية من الخلايا التي تتواجد بين العناصر الخشبية الأخرى. والخلايا البرنشيمية في الخشب، على النقيض من القصيبات والعناصر الوعائية ومعظم أنواع الألياف، تبقى حية ما بقي النسيج الذي يحتوي عليها قائما بوظيفة التوصيل. تشريحيا، خلايا البرنشيمة الخشبية تتميز بجدران رقيقة كما أنها تتصل مع باقي الخلايا الخشبية عن طريق النقر المزدوجة. أما عن وظيفة الخلايا البرنشيمية فهي ادخار المواد المغذية والطاقة في الخشب، كما أنها تؤدي دور التوصيل [Carlquist 1988، Eames & McDaniels 1947]. أيضا يمكن لهذه الخلايا أن تلعب دورا حاسما في حماية الأوعية من الأضرار الناجمة عن دخول الهواء إلى التجويف الوعائي والذي يسبب انقطاع في العمود المائي وتوقف سير وانتقال النسغ، حيث تقوم الخلايا البرنشيمية بإفراز الماء في العناصر المصابة وملئها من جديد لتعيد بذلك استمرارية العمود المائي [Holbrook & Zwieniecki 1999]. ومن أهم الخلايا البرنشيمية في النسيج الخشبي نجد ما يعرف بالأشعة الخشبية Xylem rays ، وهي عبارة عن حزم من الخلايا الخشبية التي تمتد شعاعيا في سيقان النباتات من النخاع إلى اللحاء. هذه الحزم الشعاعية تلعب العديد من الأدوار؛ فبالإضافة إلى عملها في ادخار المغذيات فإنها تعمل على نقل النسغ من الخشب إلى خلايا اللحاء والكامبيوم [Van Bel 1990، Sauter & Kloth 1986، Lev-Yadun & Aloni 1995].

د. الأوعية الخشبية Xylem vessels

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

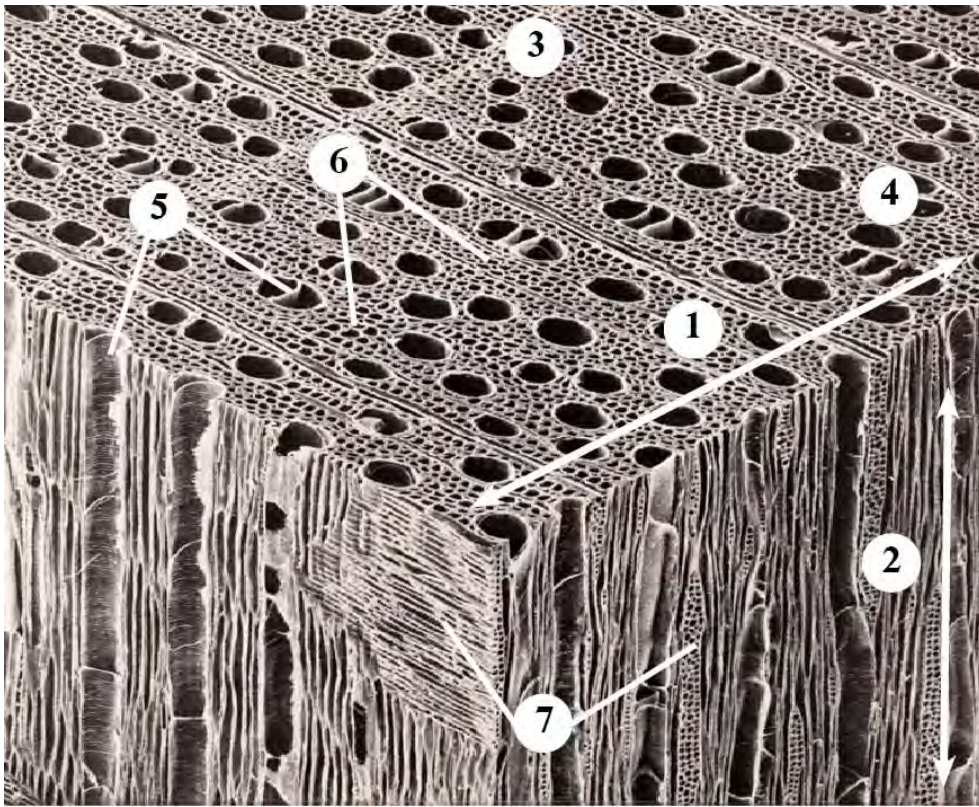
لا بد أن نشير هنا بأن مصطلح الوعاء الخشبي (القصبية الخشبية) يطلق على الأنبوب الخشبي المتكون من مجموعة من الخلايا الوعائية المتوضعة فوق بعضها البعض والمتصلة مع بعضها عموديا عن طريق الجدر العرضية التي قد تختفي تماما سامحة بذلك مرور الماء في خط مستقيم تقريبا. لذلك فإن مصطلح الخلية الوعائية يشار به إلى الخلايا الفردية أو الوحدات الخلوية التي يتكون منها الوعاء الخشبي (شكل 2، 5).

عموما ينظر علماء التطور النشوئي للعناصر الوعائية على أنها شكل متطور من القصبيات حيث تنتسج هذه الأخيرة في القطر وجدرانها العرضية كثيرة الثقوب أو غائبة كليا. يكون الجدار العرضي عند القصبيات مائل نحو محور الخلية مما يجعل طرف القصبية مستدق ويسمح لها أن تتداخل مع الخلايا المجاورة الطرفية، بينما يكون الجدار العرضي للخلايا الوعائية في كثير من الأنواع عمودي على الجدر الجانبية. سمك الجدار الخلوي للأوعية قريب من سماكة جدران القصبيات، إلا أنه يكون في بعض الأحيان أكثر سماكة.

الجدار الخلوي للأوعية يكون في العادة قاسيا جدا ومتشعب بمادة الخشبين، عموما يتكون الجدار الخلوي من طبقتين متخشبتين تعرفان بالجدار الأولي والجدار الثانوي. إن صلابة وقساوة الجدار الخلوي ضرورية جدا لمقاومة قوى الشد الناتجة عن سحب وامتصاص الماء عبر العناصر الناقلة [Hacke & Sperry 2001]. الجدران الجانبية للأوعية تحتوي على النقر المزدوجة، أما الجدران الطرفية فهي غائبة تماما أو تحتوي على فتحات واسعة تعرف بالثقوب الوعائية وهي التي تستخدم في التوصيل المباشر للماء. والجدير بالذكر أن النقر المزدوجة تختلف تماما عن الثقوب الوعائية، فالأولى

عبارة عن صمامات تعمل على مراقبة حركة ومرور العناصر بين الخلايا بينما الثقوب الوعائية هي مجرد ثقوب واسعة يمكن للماء والعناصر أن تنتقل خلالها بكل حرية.

تكون النقر على الجدران الجانبية للأوعية كثيرة العدد وهي تتوزع بنماذج محددة، وبديهي أن توزع النقر يعتمد بالدرجة الأولى على طبيعة الخلايا الملاصقة ووضعها. فمثلاً، إذا جاور الوعاء وعاء آخر فإن الجدار يكون كثير النقر في ذلك الجزء من سطحه الملاصق للوعاء الآخر. على أن عددا قليلا من النقر، أو لا شيء منها على الإطلاق يوجد في الجهة المواجهة للألياف الخشبية. وبالمثل فإن النقر المزدوجة بين وعاء والقسيبات، أو بينه وبين خلايا البرنشيمة الخشبية أو خلايا الأشعة الخشبية تعتمد بالنسبة لموضعها وعددها ونوعها على نوع التنقير العادي في هذه الخلايا [Eames & McDaniels 1947].



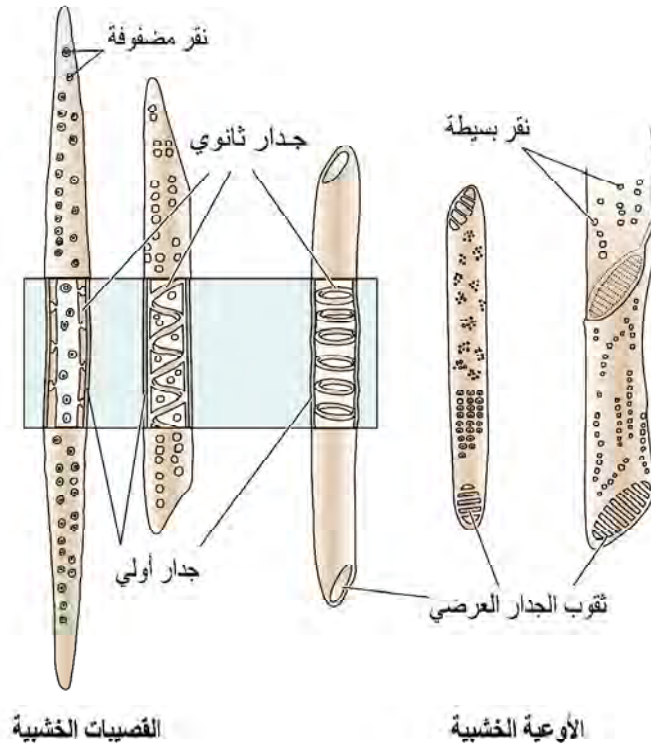
شكل 1. مكونات النسيج الخشبي عند النباتات الراقية حيث تكون العناصر الوعائية هي السائدة والمسؤولة عن النقل عند هذه الشعبة من النباتات. 1. مقطع عرضي؛ 2. مقطع طولي؛ 3. الخشب التالي؛ 4. الخشب الباكر؛ 5. الأوعية؛ 6. الألياف الخشبية؛ 7. برنشيمة شعاعية.

المصدر: [Eames & McDaniels 1947]

تتواجد الثقوب الوعائية في الجدر الطرفية للأوعية وفي مناطق الاتصال بين وعائين متجاورين، ويطلق على هذه المنطقة من الجدار حيث يحدث الثقيب مصطلح صفيحة الثقيب Perforation plate وهي الجدار الطرفي في العادة [Eames & McDaniels 1947].

أما عن طول الأوعية واتساعها فيختلف على حسب الأنواع النباتية، نوع الخشب، نوع العنصر الوعائي، وموقع الوعاء في النبات نفسه وكذلك معدل النمو للعضو النباتي. هذا وقد يصل طول الأوعية إلى أكثر من متر عند بعض النباتات، إلا أنها غالباً ما تكون أقل من ذلك عند معظم النباتات. ويشك العلماء في وجود أوعية تمتد من قمة الجذر إلى الساق. وعلى الرغم من أن الأوعية معروفة باتساعها وكبير حجم تجويفها الخلوي إلا أنه من الطريف أن بعض الأوعية تكون ضيقة جداً وأقل حتى من القصيبات المثالية. قد تنتسج بعض الأوعية إلى أكثر من الملمتر بقليل، وتوجد أوسع الأوعية بشكل خاص عند نباتات خاصة مثل الذرة، الكروم، والنباتات المتسلقة [Esau 1977، Eames & McDaniels 1947].

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



شكل 2. رسم تخطيطي يوضح شكل وتركيب الأوعية والقصبية الخشبية كما يبين الاختلافات التشريحية بينهما.

المصدر: [Hacke & Sperry 2001]

I. 3. تمايز ونمو ونضج الأوعية الخشبية

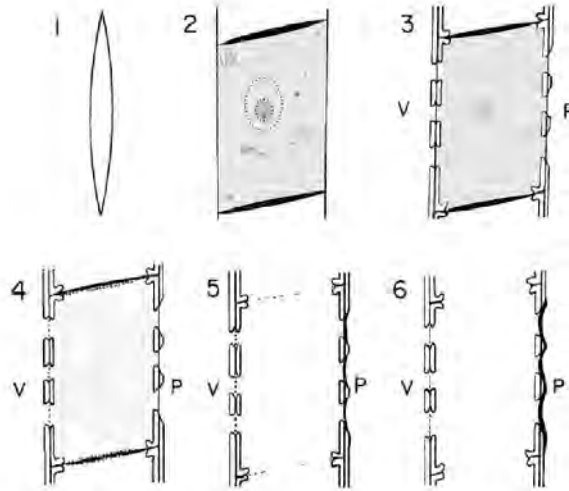
Vessel differentiation and development

تتمايز خلايا الخشب بما فيها الأوعية الخشبية من خلايا الكامبيوم الأولي أو من مشتقات الكامبيوم مثل الكامبيوم الوعائي. في الأطوار الأولى للنمو تلتحم أطراف الخلايا بعضها مع بعض، ويتضمن هذا الالتحام فقدان الجدر الطرفية أو أجزاء منها، وبذلك تصبح تجاوير الخلايا متصلة تماما مع بعضها البعض وتكون في هذه الحالة مع الجدر أنبوبة طويلة. عموما، يلاحظ أن نضج وبلوغ الخلايا الوعائية لا تتم في دفعة واحدة، بل تتقدم تدريجيا من الأكبر إلى الأصغر عمرا [Esau 1977]. بعد تمايز الأوعية من خلايا الكامبيوم تبدأ في النمو والكبر بسرعة، وتزداد في الاتساع زيادة كبيرة. أثناء هذه النمو يبقى الجدار الابتدائي ثابت فيما عدا المساحات التي تتلاشى فيما بعد عند تكوين الثقوب [Yata et al. 1970]. السيتوبلازما تكون كثيفة ونشطة طوال فترة النمو والتطور، كما لوحظ وجود أكثر من نواة في الخلية الوعائية ولكن هذا يبقى نادرا (شكل 3).

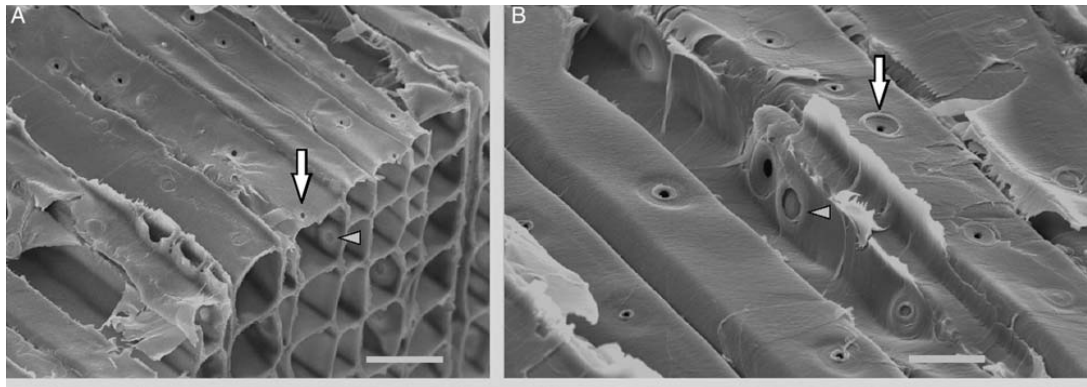
عند نضج الجدار الابتدائي يبدأ تكوين الجدار الثانوي على الجدر الجانبية للوعاء أما الجدران الطرفية فلا يتكون عليها جدار ثانوي وتبقى فقط مكونة من طبقتين من الجدار الابتدائي مع طبقة بين خلوية. بعد اكتمال تكوين الجدر الثانوية تبدأ البروتوبلازما في التحلل التدريجي والاختفاء بواسطة التحلل الذاتي (شكل 3)، عندها تتشوه العضيات الخلوية ويتناقص عددها ويصبح مظهر البوتوبلاست حبيبي المقام. في المراحل المتقدمة من التحلل تصبح النواة صغيرة ومفلطحة ومطمورة في قدر ضئيل من السيتوبلازما في الجزء القريب من الصفيح المثقبة ولاحقا تصبح البروتوبلاست بالكاد مرئية في فجوة الوعاء. في هذه الأثناء يبدأ الغشاء البلازمي في التحلل هو الآخر، وفي منطقة الثقوب يصبح الجدار رقيق جدا ويبدأ في الذوبان والتفكك بواسطة الأنزيمات، كما أن بقية الجدار يمكنها أن تتفكك وتتحطم بفعل تدفق العصارة والماء [Esau 1977، Yata et al. 1970]. أخيرا يختفي الجدار الابتدائي تاركا مكانه ثقوبا واسعة مما يفسح المجال للتجاويف الوعائية في الاتصال مع بعضها البعض. هذا وفي كثير من الأحيان، قد يختفي الجدار الطرفي تماما. وفي النهاية تتصل الأوعية الناضجة حديثا مع الأخرى الناضجة سلفا لتساهم معها في نقل الماء والعناصر المغذية بواسطة آليات النقل الحر تحت قوى الشد والنتح وعبر شبكة من الأنابيب المجوفة (شكل 3).

في كثير من الحالات، تتحلل الأغشية التابعة للنقر المصفوفة التي تنتمي للجدران الجانبية للوعاء وتحول هذه النقر إلى ثقوب مفتوحة على هذه الجدران مما يسمح بالحركة الجانبية للنسج من وعاء إلى آخر. كما أشار الباحثون إلى أن الخلايا البرنشيمية المجاورة للأوعية تعمل على تكوين جدار بكتيني بالتزامن مع تحلل الأوعية المجاورة لها، ويبدو أن دور هذا الجدار هو حماية الخلايا البرنشيمية من التحلل بفعل الأنزيمات والنشاطات الحاصلة في الأوعية [Yata et al. 1970].

من الناحية التركيبية فقد دلت الاختبارات الكيميائية بأن الجدار الطرفي للأوعية والذي سوف يتحلل لاحقا عند نضج الوعاء يتكون فقط من الألياف السليلوزية الدقيقة المختلطة بمركبات هلامية ذات طبيعة بكتينية متعددة السكار، حيث يعطي تفاعلات إيجابية مع الكاشفات الخاصة بالسليلوز والبكتين. أما المواد اللجنينية (الخشبين) فهي لا تتوضع على الجدر الطرفية وهذا ما تؤكد الاختبارات الكاشفة، فعلا سبيل المثال لا يتلون الجدار الطرفي بالأزرق عند معاملته بالكاشف أزرق التولويدين Toluiding Blue-O الذي يلون مادة اللجنين بالأزرق .



شكل 3. رسم تخطيطي يوضح مراحل نمو ونضوج الوعاء الخشبي وتحلل الجدار الطرقي .
 (P) جهة تواجد خلية مجاورة برنشيمية (V) جهة تواجد خلية وعائية.
 1. خلية كامبيومية مولدة للوعاء؛ 2. أوعية فتية حية ذات جدران رقيقة أولية؛ 3. أوعية حية: بداية التغلظ الثانوي على الجدران الجانبية مع بقاء الجدار الطرقي بدون تغلظ ثانوي؛ 4. 5. مراحل تحلل الجدران غير المتخشبة. لاحظ تكوين طبقة بكتينية على الجهة الموجهة للخلايا البرنشيمية؛ 6. وعاء خشبي ناضج وميت. المصدر: [Eames & McDaniels 1947]



شكل 4. يظهر النقر المضفوفة على جدران العناصر الخشبية لنبات الدردار ملاحظة بواسطة المجهر الإلكتروني الماسح.

(A) تظهر الجدران العمودية للقصبليات وهي تضم عدد من النقر (السهم).
 (B) تكبير للصورة (A) وهي تظهر بوضوح النقر الجانبية التي تربط بين العناصر الناقلة.
 المصدر: [Zwieniecki & Holbrook 2000]

I. 4. النقر والثقوب على جدران الأوعية

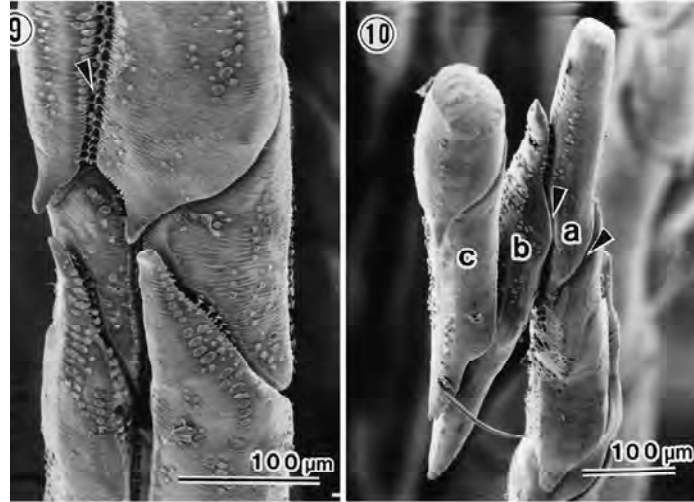
Pits and perforations on vessel walls

لما كان الجدار الخلوي للأوعية الناقلة يتميز بسماكة كبيرة وتتوضع عليه طبقات متخشبة قاسية تمنع مرور الماء، فإنه من الضروري أن يحتوي هذا الجدار على ثقوب وممرات تسمح بتحريك الماء وذلك حتى تقوم الأوعية بوظيفتها المطلوبة. ولهذا نجد على الجدران الخشبية للأوعية ما يعرف بالنقر (النقر المزدوجة) كما نجد الثقوب الواسعة [kitin et al. 2004]، وهي الممرات التي تعمل على ربط وتوصيل العناصر الخشبية بعضها ببعض وتحقق بذلك بالشبكة الخشبية المستمرة للنقل (شكل 4).

والنقر Pits هي عبارة عن فتحات دقيقة وذات تركيب خاصة على جدران الأوعية (شكل 4، 5) تعمل على ربط الأوعية المجاورة وتوفير ممرات جانبية لمرور الماء والعناصر بشكل منظم ومراقب. والنقر هي تراكيب منظمة ومعقدة نوعا ما، فهي عبارة عن مناطق ميكروسكوبية أين نجد الجدار الثانوي غائب والجدار الأولي رقيق ومتقرب يعرف بغشاء النقرة. تتكون النقر بالموازات مع تكوين الجدار الخلوي وتتميز بوجود غشاء (جدار أولي) في فتحة النقرة يعمل على مراقبة وحراسة حركة المواد من وعاء إلى آخر، حيث يسمح هذا الغشاء بمرور الماء والشوارد المعدنية ويمنع المركبات الأكبر حجما كما يمنع مرور فقاعات الهواء. عموما ينظر إلى النقر من الناحية الوظيفية أنها ليست ممرات للماء فحسب وإنما هي مراكز مراقبة حركة هذه السوائل [Fujii et al. 2001]. توجد النقر على الجدران الجانبية للأوعية وخاصة في مناطق الاتصال بين الأوعية المتجاورة [kitin et al. 2004]. عادة ما يطلق على النقر بالنقر المزدوجة Pit pairs وذلك لأن كل نقرة على الجدار الخشبي لأحد الأوعية تقابلها وتكملها نقرة مماثلة على جدار الوعاء المجاور. والغشاء الموجود في وسط النقرة يعرف بغشاء النقرة Pit membrane وهو يتكون من ثلاث طبقات هي الجدار الأولي للخليتين والصفحة الوسطى، ولذلك فإن الغشاء يتكون من شبكة من الألياف السليلوزية الدقيقة المختلطة مع مركبات مختلفة أخرى أهمها البكتين. على حسب تركيبية وشكل النقر يتم تصنيفها وتسميتها إلى نقر مصفوفة وأخرى بسيطة حيث أن النقر المصفوفة تتميز بوجود حلقة سميكة تحيط بالنقرة على شكل الضفة أما النقر البسيطة فلا توجد فيها هذه الحلقة البارزة. كذلك، يوجد في مركز غشاء النقر كتلة سميكة تعرف بـ Torus وهي التي تعمل عمل الصمام، حيث تسد فجوة النقرة عندما تندفع نحو إحدى جوانب النقرة وتلتصق مع الضفاف السميكة، وهي عملية فعالة لمنع تدفق وانتقال فقاعات الهواء من عنصر خشبي إلى آخر (شكل 4).

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

وتعمل كلا من النقر والثقوب على ربط العناصر الوعائية بعضها ببعض وتشكيل شبكة مستمرة من الأنابيب سواء في الاتجاه العمودي أو الجانبي، كما تربط العناصر الوعائية مع الخلايا الخشبية الأخرى مثل القصيبات والألياف والخلايا البرنشيمية. كذلك نشير إلى أن حركة السوائل عبر الثقوب تكون أسرع وأسهل منها عبر النقر نتيجة لوجود الغشاء النكري [kitin et al. 2004]. هذا وننوه إلى أنه في النباتات الصنوبرية (المخروطيات) لا توجد الصفائح المثقوبة في خشبها لأنها لا تملك أوعية خشبية، لذلك يكون النقل كله عند هذه الأنواع عبر النقر وهو ما يبين أهمية النقر في النقل [Flynn 1995]، [Siau 1984]. كذلك يشير العلماء إلى أن الثقوب لا تؤثر على حركة السوائل لأنها منافذ واسعة ومفتوحة تماما ولا تشكل أية مقاومة للحركة، عكس النقر التي تتميز بوجود الغشاء الفاصل الذي يقاوم ويعيق قليلا الحركة وبالتالي فالنقر يؤثر على سرعة وطبيعة حركة السوائل عندما تمر خلالها، وكل عامل يؤثر على طبيعة الغشاء (مثل الأيونات) سوف يؤثر حتما على طبيعة الحركة عبر النقرة [Schulte et al. 1989].



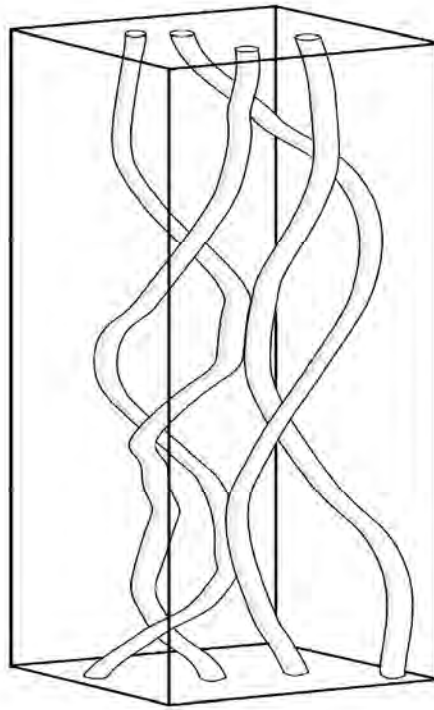
شكل 5. صورة بواسطة المجهر الإلكتروني الماسح تظهر الخلايا الوعائية وهي تتوضع فوق بعضها البعض لتكون الأنبوب الوعائي. النقاط التي تظهر مثل الحبيبات على جدران الخلايا تمثل مواقع النقر المزدوجة. a ، b ، c تمثل خلايا وعائية وهي التي تتوضع فوق بعضها لتكون الأنبوب الوعائي
المصدر: [Fujii et al. 2001]

I. 5. الاتصالات الجانبية بين الأوعية والممرات الجانبية للسوائل

Lateral connections between vessels and lateral pathways for solutions

في كتلة النسيج الخشبي، يلاحظ أن أنابيب الأوعية الناقلة لا تسير في خط مستقيم ولا تمتد متوازية مع بعضها البعض. إنها ليست أنابيب مستقيمة تماما في اتجاه واحد ولكنها تسير في حط منعرج ويظهر على محورها الطولي العديد من الالتواءات والانحرافات (شكل 6). على العموم، الأنبوب الوعائي الذي ينقل السوائل عبر المحور الطولي للأعضاء النباتية يمتد في اتجاهات عشوائية نوعا ما، حيث نجده يأخذ مسارات ملتوية أو حلزونية كما أنه قد يتفرع في بعض الأحيان وينقسم إلى أنبوبين أو أكثر [Burggraaf 1972 ، Fujii et al. 2001]. لهذه الأسباب، نجد أن الأوعية الناقلة تلتقي وتتجاور وتحتك مع أوعية أخرى في كثير من النقاط والمواقع خلال مسارها العمودي (شكل 6). تتواجد العديد من النقر والثقوب عند مواقع الاتصالات بين الأوعية الناقلة وهو ما يوفر ممرات جانبية يمكن للسوائل أن

تنتقل عبرها من أنبوب وعائي إلى آخر (شكل 5)، كما أنها تعمل كجهاز وصل بين الخشب واللحاء للتبادلات المائية والغذائية كما في الأوراق والجذور. هذا ويمكن للأوعية أن تنتقل من حزمة وعائية إلى أخرى أو من جانب في النظام الخشبي إلى جانب آخر وهي بذلك تربط وتوصل بين مختلف القطاعات والأجزاء في الجسم النباتي، وهذا ما يسمح لهجرة المواد من جانب إلى آخر ويربط مختلف الأعضاء بعضها ببعض ويسهل تبادل المواد فيما بينها. إن هذه الاتصالات والممرات الجانبية تجعل الأعضاء النباتية كالأوراق والجذور الموجودة على الجوانب المختلفة للنبتة تتصل فيما بينها بواسطة الشبكة الوعائية الخشبية [Tyree & Zimmermann 2002، kitin et al. 2004، Orians et al. 2002].



شكل 6. يبين المسارات المتعرجة التي تأخذها العناصر الخشبية على طول العضو النباتي. لاحظ كيف تلتقي بعض الأوعية وتتصل فيما بينها في اتصالات جانبية تسمح بمرور الماء فيما بين العناصر الوعائية. المصدر: [Burggraaf 1972]

I. 6. الأوعية الفتية الحية Immature living vessels

هذه هي العناصر الخشبية التي تدور حولها الدراسة الحالية وترتكز عليها مختلف الأهداف المسطرة في هذا البحث. الأوعية الفتية الحية هي الخلايا النامية والمراحل الأولى للأوعية البالغة المتخشبة، وخلال النمو والتطور التشريحي تكون الأوعية الخشبية حية ونشطة وملبنة بالسيتوبلازما والعضيات الخلوية (شكل 3)، تحاط بغشاء سيتوبلازمي نشط وفعال، كما أن الجدار الخلوي غير مكتمل النمو وغير متخشب [Milburn 1996]. تمتلك هذه الخلايا فجوات كبيرة وسيتوبلازما كثيفة القوام، حيث نجد فيها العضيات الخلوية مثل dictyosomes والشبكة الهيولية متطورة ومتعددة [Cronshaw & Bouck 1965، Kitin et al. 2001]. عموماً، تمتلئ الأوعية الحية بعصارة شبيهة جداً بتلك الموجودة داخل العناصر اللحاءية إلا أنها تكون أقل تركيزاً [Milburn 1996]. في هذه المراحل تكون الأوعية نشطة جداً وتنمو بسرعة، كما أنها تتميز بضغط انتباجي كبير نوعاً ما، وهذا الضغط الإنتباجي يلعب دوراً هاماً حيث يساعد في استطالة وانتفاخ الخلايا الوعائية كما أنه يواجه الضغوط القادمة من الخلايا البرنشيمية المجاورة [Milburn 1996]. طوال فترة النمو والاستطالة، تبقى الأوعية الحية عبارة عن خلايا فردية مرتبة فوق بعضها البعض ومفصولة بواسطة الجدران الطرفية (العرضية) قبل أن تتحلل هذه الأخيرة وتتحد الخلايا الوعائية لتكون الأنبوب الوعائي (شكل 3). باختصار، إنها تقوم بجميع العمليات الحيوية للخلايا الحية [Milburn 1996].

نتيجة لوجود الجدران الطرفية الفاصلة والغشاء السيتوبلازمي النشط والبروتوبلازما الكثيفة فإن الأوعية الحية تكون مصمتة ومسدودة تماماً (شكل 3)، عكس الأوعية البالغة التي تكون فارغة ومجوفة مثل الأنبوب. ولهذه الأسباب، فإن النسغ لا يمكنه أن يتحرك بحرية عبر الأوعية الحية. وعلى كل حال، فالأوعية الحية عند تواجدها في الشبكة الخشبية فإنها تمنع وتوقف الحركة الأبوبلاستية للماء. وعلى هذا فإن معرفة التواجد الزمني والمكاني لهذه العناصر وامتدادها في النسيج الخشبي تمثل الأساس لفهم ميكانيزمات النقل والإمداد بالمغذيات في الأنسجة الخشبية النامية [Wang et al. 1994].

I. 7. تواجد الأوعية الحية

Occurrence of living vessels

من الناحية النظرية، تتواجد الأوعية الفتية الحية في جميع الأعضاء النباتية، خاصة الأعضاء الحديثة الخضراء أين يمكنها أن تكون إحدى المكونات المؤثرة ضمن النسيج الخشبي، وحتى في الأعضاء

القديمة المتخشبة كالجذوع مثلا، فإن هذه العناصر تتواجد بنسبة معينة وذلك لأن الكامبيوم الثانوي ينتج أوعية جديدة بشكل مستمر.

من البديهي جدا أن الأوعية الحية تتواجد ضمن الأنسجة الخشبية النامية باستمرار مادام الخشب في نمو وتطور. فخلال موسم النمو يقوم الكامبيوم بإنتاج خلايا خشبية جديدة بشكل مستمر. حيث تكون الأوعية الحديثة القريبة من الكامبيوم حية ونشطة. بمعنى آخر، الأوعية المتميزة حديثا من الخلايا الأم للكامبيوم تكون حية وفي حالة نمو. على سبيل المثال، نجد في جذوع وأفرع النباتات أن الأوعية الحية تشكل طبقة تحيط بالساق، حيث نجد بعد طبقة الكامبيوم طبقة من الأوعية الحية [Milburn 1996].

I. 8. التصورات الحالية حول الأوعية الحية

Current views about living vessels

أ. تشريحيا Anatomically

يلاحظ من خلال المعلومات والمعطيات المتوفرة أن الأوعية الفتية الحية، ورغم أهميتها التشريحية والوظيفية، لم تحض بدراسات موسعة خاصة فيما يتعلق بتأثيراتها ودورها المحتمل في عمليات النقل. إن الدراسات المهمة بهذا النوع من الخلايا محدودة جدا ولا تكفي لإزالة الغموض وتفسير الظواهر المائية المعقدة في الأنسجة الخشبية النامية. بصفة عامة يلاحظ أن التعريفات التشريحية والتصورات الحالية حول النسيج الخشبي قد ساهمت بشكل كبير في إهمال وإقصاء الأوعية الفتية الحية، وقد انعكس ذلك على باقي الجوانب البيولوجية لعلم النبات، حيث أن هناك نقص كبير وحاد في الدراسات المهمة بالدور الفسيولوجي لهذه العناصر الفتية. في الدراسات والنتائج والتعريفات التشريحية يلاحظ أن الأوعية الفتية الحية ينظر إليها كشكل أولي وغير مكتمل من الأوعية الناقلة، أي أنها مرحلة مؤقتة وعابرة من مراحل نمو وتطور الوعاء الخشبي، وما هي إلا خلايا عابرة وغير وظيفية وسرعان ما تختفي وتتحول إلى أوعية بالغة ممتة، وبمعنى آخر فإن معظم التعريفات التشريحية الحالية لا تعتبر الأوعية الفتية كمكون رئيسي وفاعل في الجهاز الخشبي.

إن التعريفات التشريحية تفترض بأن الأوعية البالغة الممتة هي الشكل المكتمل والفعال والوظيفي، أما الأوعية الفتية الحية فتؤخذ على أنها مرحلة مؤقتة وخلايا غير وظيفية وغير مكتملة النضج، ولهذا السبب نجد أن جميع الدراسات التشريحية تطبق على الأجزاء البالغة المتخشبة معتبرة إياها الشكل النموذجي الكامل كما أن دراسة الخصائص التشريحية تتم فقط على الأوعية المتخشبة الممتة، ونكاد لا نجد سوى المعلومات المتعلقة بهذه الأوعية في مختلف المراجع والبحوث التشريحية، أما فيما يخص الأوعية

الفتية الحية فإنه لا توجد دراسات كافية لوصف وتعريف خصائصها الشكلية والتركيبية، وهذا ما جعل الأوعية الفتية الحية لا تحض بدراسات تشريحية كافية، حيث أهملت بشكل كبير نتيجة لاعتبارها خلايا مؤقتة وليست من المكونات الرئيسية للجهاز الخشبي.

الدراسات والبحوث الوحيدة التي يمكن أن تتطرق إلى الأوعية الفتية الحية هي الدراسات المتعلقة بتطور ونمو العناصر الناقلة والتي تدرس مراحل تطور وتشكل الوعاء الخشبي إلا أن جميع هذه الدراسات لا تهتم بالأوعية الفتية كمكون أساسي وإنما تهتم فقط بوصف المراحل المتتالية لنمو وتشكل الوعاء الخشبي. على الرغم من ذلك، هناك عدد محدود جدا من الدراسات التي أظهرت بعض الاهتمام بالعناصر الفتية الحية، فقد أشار بعض الباحثين إلى وجود العناصر غير البالغة في المنطقة القريبة من القمة الجذرية لنباتات الذرة وأن وجود هذه العناصر يؤثر في امتصاص وحركة المركبات ضمن المجموع الكلي لشبكة الجهاز الخشبي [St Aubin et al. 1986، Frensch & Steudle 1989]. كذلك بين ملبورن [Milburn 1996] بعض الخصائص المميزة للأوعية الفتية الحية وأعطى توضيحا واسعا لتواجد وتأثير هذا النوع من الخلايا.

ب. وظيفيا Physiologically

كما في الدراسات والتقارير التشريحية المهمة بدراسة تركيب الجهاز الخشبي، فإن الأوعية الفتية الحية تبدو مهمة وليس لها اعتبار كبير في الدراسات الفسيولوجية، ومما يلاحظ في هذا المجال أن جميع النظريات المفسرة لحركة وتنقل النسغ تهمل تأثير الأوعية الفتية، فعندما نلاحظ مختلف النظريات السائدة مثل نظريات الدفع الجذري والنظرية الحيوية ونظرية الشد والتماسك وكثير من النظريات الأخرى نجد أن هؤلاء العلماء يعتمدون على التعريفات والتصورات الكلاسيكية للجهاز الخشبي. ومن جانب آخر، يلاحظ أن حتى التقنيات والطرق التجريبية لقياس الضغط والقوى الأسموزية داخل العناصر الناقلة تعتمد على التصورات الكلاسيكية وتعتبر بأن جميع الأوعية الخشبية بالغة وميئة، ومن أهم هذه التقنيات نجد: مجس الضغط Pressure probe technique [Steudle 1993]، تقنيات غرفة الضغط Pressure chamber method [Scholander et al. 1965]، اختبار الضغط والحجم Pressure volume method [Tyree et al. 1995]، إن هذه الاختبارات تقدم نتائج قيمة وتساعد كثيرا في قياس الخصائص المتعلقة بالضغط والشد والتوتر السطحي للمحاليل المتنقلة عبر الأوعية الناقلة، ولكن قد تكون هناك بعض الاحتياطات عندما نأخذ بالحسبان تواجد وتأثير الأوعية الفتية الحية، كما أنه من الضروري

إعادة النظر في هذه القياسات والتجارب على ضوء المعطيات المتعلقة بعامل النمو والتطور للجهاز الخشبي والاختلافات التشريحية عند مختلف الأعضاء النباتية.

I. 9. العلاقة بين الأوعية الحية والهندسة التشريحية للشبكة الخشبية

Relationship between living vessels and anatomical architecture of xylem network

إن البنية العامة للنسيج الخشبي ونمط انتشار العناصر الناقلة وتموضعها بالنسبة للمسار الهيدروليكي للماء يتأثر كثيرا بتواجد العناصر الخشبية الحية، فهذه الأخيرة ونتيجة لخصائصها الخلوية والتركيبية تمثل مكونات مغلقة أو بالأحرى كتل مصمتة ومسدودة وتتسبب في تشكيل مناطق مقفلة ضمن الشبكة الخشبية العامة والتي تكون في العادة مفتوحة أمام الحركات السريعة والحررة للسوائل والمواد عند مرحلة النضج الكامل. لهذا السبب تكون الشبكة الخشبية الحديثة النامية مختلفة بشكل جذري عن الشبكة الخشبية البالغة، فهذه الأخيرة تنطبق عليها التصورات التقليدية حول الجهاز الخشبي فهي عبارة عن شبكة مستمرة ومتصلة من الأوعية الميتة المفتوحة والتي تسمح بالحركة السهلة والسريعة للمواد. لكن بالمقابل نجد أن تركيبية وهندسة الشبكات الخشبية النامية تخضع لعاملين رئيسيين هما: 1. النمو التدريجي لمختلف الطبقات الوعائية والنتاج عن التدرج في تمايز وتطور ونضج العناصر الخشبية، و2. تواجد وتموضع الأوعية الحية عند النهايات الطرفية للأوعية النامية. نتيجة لهذين العاملين فإن الشبكة الخشبية النامية لا بد أن تتكون من مجالين مختلفين تماما هما: أولا مجال الأوعية المفتوحة البالغة وهو المجال الذي يوفر المسار الأبوبلاستي الحر للماء، وثانيا مجال الأوعية الفتية الحية وهو الجانب المقفل من الشبكة النامية والذي يشكل حاجزا أمام حركة الماء الأبوبلاستية الحرة.

هذه هي الأسباب الرئيسية الذي جعلتنا نولي اهتماما خاصة بالأوعية الحية ونحاول دراسة تأثيراتها التشريحية والوظيفية في الأنظمة الخشبية الحديثة، وهذا طبعا يكتسي أهمية بالغة في معرفة وفهم عمليات النقل والتزويد بالماء والمغذيات خلال مراحل النمو والتطور. ومما يزيد من أهمية الموضوع الدور الكبير الذي يلعبه النقل الفعال في ضمان عمليات النمو والتطور، فهذه العمليات تعتمد بشكل حاد على تكاثر ونمو الخلايا الأم والخلايا المتمايزة والمتخصصة وهذا بدوره يعتمد كثيرا على التزويد السليم والصحيح بالماء والمغذيات. كذلك ومن جهة أخرى نجد أن كل من الأوراق والثمار ومختلف الأعضاء الخضرية تتحصل على حاجياتها المائية والمعدنية مباشرة من الحزم الخشبية النامية، فالماء الذي يذهب إلى هذه الأعضاء يمر خلال الحزم النامية وبالتالي فهو يتأثر بدرجة النمو وتواجد الأوعية الحية، وهذا

يشير إلى أن تأثير الأوعية الحية قد يتعدى مجرد التأثير على حركة الماء ولكن أكثر من ذلك فهي قد تؤثر على نمو وخصائص الأوراق والثمار وما إلى ذلك.

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

ولتوضيح هذا التأثير المهم للأوعية الفتية الحية على تركيبية وهندسة النظام الخشبي النامي، فإن الجزء الأول من البحث يهتم بدراسة تواجد الأوعية الحية ضمن الشبكات الخشبية للسيقان والجذور الحديثة، ويعتمد في ذلك على تقنيات التلوين بواسطة الصبغيات الأبوبلاستية والتي أدمجت في اختبار السحب والتلوين. هذا بالإضافة إلى تتبع المراحل التدريجية لتمايز ونمو ونضج الطبقات الوعائية المتتالية وهو الشيء الذي سوف يساعد على تشكيل الصورة الكاملة للهندسة التشريحية للشبكة الخشبية في مرحلة محددة من العمر. عموما التجارب المتعلقة بالجزء الأول من البحث تتلخص في دراسة: 1. تواجد الأوعية الحية على طول الحزم النامية في السيقان والجذور و2. تمايز ونضج الأوعية في السيقان والجذور النامية. في الفصل الثالث من هذا البحث سوف نتعرف على الطرق التجريبية التي اتبعناها للكشف عن الأوعية الفتية الحية والتعرف على كيفية تأثيرها على النمط التشريحي للحزم الخشبية النامية. وهذا طبعا من أجل أن نضع خريطة تشريحية للحزم النامية ولتحديد نموذج مفصل للمسار الخشبي أثناء فترة النمو. إن هذه التجارب سوف تساعدنا، بلا شك، على فهم الهندسة التشريحية للحزم الخشبية التي مازالت في طور النمو، وهو الشيء الذي من شأنه أن يسمح لنا باقتراح المسار الحقيقي للماء أثناء انتقاله عبر الحزم الخشبية الحديثة.

الفصل الثاني

النقل والحركة في
النظام الخشبي

**Transport and Movement in
the Xylem System**

يوسف حليس / الأوعية الحية وأنماط الحركة في الأنسجة الخشبية النامية

النقل والحركة في النظام الخشبي

Transport and Movement in the Xylem System

II. 1. حركة الماء في الأنسجة النباتية

Water movement in the plant tissues

الماء هو العنصر الأساس في حياة الكائنات الحية بما فيها النباتات. إنه يشكل 80-90% من الوزن العام للنبات، حيث أنه المكون الرئيسي للعصارة الخلوية ويساهم في العديد من النشاطات الحيوية. كل العناصر المعدنية والعضوية تنتقل عبر الماء، كما أن إنتاج الخلايا بالماء يساعدها على الزيادة والنمو. وحتى الأنزيمات فكلها تعمل فقط في وجود الماء. كما أنه من المعلوم أن الحركات المميزة لبعض النباتات (اللاحمة) تتم بمساعدة التغيرات الانتباجية الناتجة عن فعل الماء [Kramer & Boyer 1995].

يمثل النسيج الخشبي عند معظم النباتات أطول المسارات التي يستقلها الماء خلال رحلته من الجذور إلى الخلايا المستقبلة للأوراق والسيقان... وعموماً، أكثر من 99% من مسار الماء داخل النبات يتم عبر الشبكة الخشبية. ومقارنة مع الأنسجة الأخرى مثل أنسجة الجذور الماصة، نجد أن الجهاز الخشبي عبارة عن مسار بسيط ولا يتضمن مقاومة كبيرة لحركة السوائل [Kramer & Boyer 1995]. إن العناصر الناقلة الخشبية تتميز بصفات تشريحية تؤهلها لنقل كميات كبيرة من المواد بكفاءة عالية.

بصفة عامة، يتحرك الماء عبر الأنسجة النباتية المختلفة بطريقة سلبية بسيطة نتيجة للاختلافات الأسموزية وتبعاً لتدرج قوى الشد. والنقل الفعال الذي يتطلب الطاقة يوجد بشكل نادر عند النباتات ولا يحدث إلا في حالات خاصة ومحدودة، وهذه طبعاً من بين الإستراتيجيات الحيوية المميزة للكائنات النباتية لاستغلال القوى الطبيعية وخصائص المركبات والحفاظ على الطاقة الثمينة للحياة. وعلى الرغم من أن الماء في النباتات يتحرك بآليات سلبية بسيطة إلا أن النباتات تتحكم وتراقب بشكل دقيق هذه الحركة عن طريق التحكم في نسبة النتج والتبخر، أو في الآليات الأخرى كالوصلات الخلوية في حالة النقل عبر الخلايا الحية (النقل الداخلي الحي).

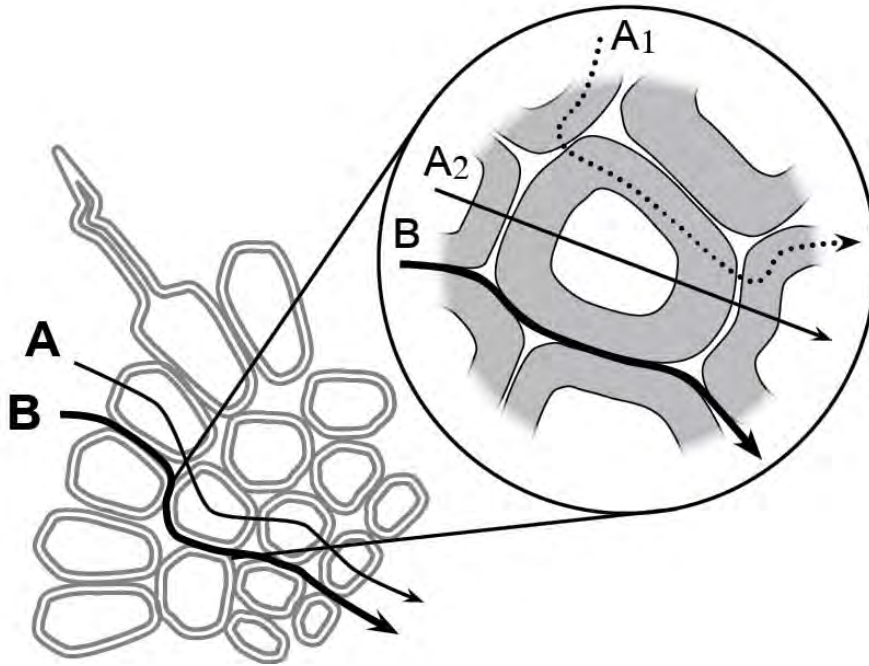
على مستوى الأنسجة النباتية بصفة عامة والنسيج الخشبي بصفة خاصة يتحرك الماء في مسارين مختلفين هما المسار الخارجي الميت Apoplast والمسار الداخلي الحي Symplast. فالمسار الميت يتم خارج الخلية أي على الجدران الخلوية أو في الشبكات الخشبية الميتة، أما المسار الحي فيتم داخل الخلية الحية سواء عبر الوصلات الخلوية أو عبر الغشاء البلازمي. إن فهم هذه المسارات يعتبر من النقاط الهامة لفهم آليات النقل وحركة الماء عبر النظام الخشبي [Steudle 1994]، لذلك سوف نتطرق بالتفصيل إلى هذين النوعين من المسارات، حيث أن المسار الخارجي الميت يتعلق بحركة الماء ضمن الشبكة الوعائية الميتة وبالتالي فهو يتأثر كثيرا بوجود الأوعية الحية التي تعيق وتغير اتجاه هذه الحركة. أما المسار الداخلية الحية فهو يتعلق بنقل الماء داخل الخلية الحية وهذا مهم جدا في الجزء الخاص بالمساهمة المحتملة للأوعية الحية في النقل الحي لمسافات قصيرة. على كل حال، التعرف على هذين النوعين من المسارات يبدو ضروريا في هذه الدراسة لتسهيل المناقشات والاستنتاجات المبنية على مختلف التجارب الصبغية والهيدروليكية التي اعتمدنا عليها.

II. 2. المسار الخارجي الميت

Apoplastic pathway (Dead passage)

تطلق كلمة الأوبلاست Apoplast على الجزء غير الحي من النسيج النباتي، وهو يتمثل في الجدار الخلوي والمجال بين الخلايا وفجوات العناصر الخلوية الميتة والتي تتصل فيما بينها مكونة نظاما مستمرا يعرف بالممر الخارجي أو المسار الميت Apoplast [Steudle & Frensch 1996]. تجري حركة الماء الخارجية أساسا على مستوى الجدار الخلوي والأجزاء الخارجية غير الحية المحيطة بالخلايا من دون أن يدخل إلى الخلية عبر الغشاء الخلوي (شكل 7). بمعنى آخر، يتحرك خارج الخلايا الحية في المجال بين الخلايا وعلى الجدار الخلوية وضمن الفجوات الميتة للخلايا مثل فجوات العناصر الخشبية. بهذه الطريقة، يتحرك الماء ملتصقا بالجدار الخلوي السليلوزي أو المتخشب للخلايا النباتية وهذا لأن تركيبية الجدار تسمح بذلك، حيث تتوضع ألياف السليلوز والمركبات الهلامية البكتينية ومركبات اللجنين في حالة الخلايا المتخشبة بطريقة منظمة ومعقدة تجعل الجدار الخلوي يحتوي على العديد من القنوات والممرات الدقيقة جدا والتي تكون مملوءة ومشبعة بالماء. وهذه القنوات الدقيقة إضافة إلى النقر والثقوب والتي هي فتحات كبيرة على الجدار الخلوي ومع المجال بين الخلايا (شكل 8)، كلها توفر مجالا خارج الخلية الحية يعرف بالمجال الميت Apoplast وهو يتيح مجالا وشبكة من الفراغات تسمح للماء والمواد أن تتحرك بحرية نوعا ما عن طريق ظاهرة الانتشار البسيط [Steudle 1994].

باختصار، على الجدران الخلوية وفي المجالات بين الخلايا وعبر النقر والثقوب وخلال الفجوات الكبيرة للخلايا الميتة يمر الماء عن طريق الانتشار البسيط وهي الحركة الأوبولاستية للماء (شكل 7). والجدير بالذكر أن حركة الماء عبر الممرات الميتة تكون أسرع بكثير من حركته داخل الخلية الحية. ولما كان النسيج الخشبي يتكون أساساً من عناصر ميتة فإنه من الطبيعي أن يكون النقل الأوبولاستي هو السائد على مستوى الجهاز الخشبي. حيث يتحرك الماء ضمن العناصر الناقلة الميتة وعلى الجدران الخلوية ويمر عبر النقر والثقوب الرابطة بين مختلف العناصر (شكل 8). ولهذا نجد الباحثين في مجال النقل عبر النسيج الخشبي يهتمون كثيراً بالمسار الأوبولاستي سواء من ناحية التركيب أو من ناحية الوظيفة.



شكل 7. رسم تخطيطي يوضح الممرات التي يسلكها الماء خلال تنقله من خلية إلى أخرى على مستوى منطقة الشعيرات الماصة للجذور. عموماً يوجد ممران أساسيان هما: A الممر الحي (البروتوبلازمي) و B الممر الميت (الأوبولاستي). يمكن تقسيم الممر الحي إلى ممر سيمبلاستي (A1) وممر عابر للخلايا (A2). في الممر السيمبلاستي يتحرك الماء من خلية إلى أخرى عبر الوصلات الخلوية، بينما في الممر العابر للخلية فإن الماء يتحرك عن طريق عبور الغشاء الخلوي.

II. 2. 1. النقل العمودي (المحوري) Axial transport

الحركة الخارجية الميتة (الأوبلاستية) في النظام الخشبي تتم في اتجاهين مختلفين هما النقل العمودي المحوري والنقل الجانبي. بالنسبة للحركة المحورية للماء فهي الحركة الأوبلاستية الرئيسية في النسيج الخشبي، ويبدو أن عناصر الخشب مهياة تشريحيا للقيام بهذه الوظيفة. في الاتجاه العمودي المحوري يتحرك الماء بشكل أسرع ويتدفق أكبر عبر فجوات الأوعية وخلال الصفائح المثقبة. خلال هذا المسار يمكن للماء أن ينتقل إلى مسافات طويلة بحرية وبسرعة نسبية حيث لا يلقى الكثير من المعوقات والحواجز (شكل 10). ولهذه الأسباب، يعتبر النسيج الخشبي عند معظم النباتات بأنه نظام النقل الأقل مقاومة في الاتجاه المحوري، أي أن مقاومة الحركة المحورية هي الأقل مقارنة بالحركات الأخرى مثل الحركة الجانبية. ينتقل الماء عبر المسار المحوري من خلية إلى أخرى وعبر الثقوب الكبيرة الواسعة، ويكون في هذه الشبكة المستمرة من الفجوات تحت قوى الشد والتوتر الناتجة من تبخر الماء من سطح الأوراق. عموماً، المقاومة الوحيدة التي يمكنها إعاقة (نوعاً ما) الحركة المحورية هي الصفائح المثقبة الموجودة في المنطقة الرابطة بين خلية وعائية وأخرى [Thompson & Holbrook 2003]. وعلى الرغم من أن هذه الإعاقة ليست كبيرة إلا أن العلماء يولونها بعض الاهتمام كونها تساهم في التأثير على الحركة والنقل داخل الخشب.

بطبيعة الحال، تنتج الحركة المحورية داخل الشبكة الخشبية من التدرج في قوى الشد الناتج أصلاً عن النتح والتبخر. لا شك أن الحركة السريعة غير المقيدة في الاتجاه المحوري مطلوبة جداً لتغطية الطلب الحاصل نتيجة النتح والتبخر. على العكس، ليست هناك حاجة للحركة الكبيرة والسريعة في الاتجاه الجانبي لدى النباتات، حيث لا يوجد طلب كبير في الأنسجة الجانبية مثل ما هو موجود على مستوى الأوراق. لهذا ليس من الغريب أن تكون حركة الماء عبر الساق ونحو الأوراق سريعة وغير مقيدة ولا تواجه الحواجز التشريحية وذلك مقارنة بحركته الجانبية. عموماً يرى الباحثون بأن المقاومة في الاتجاه المحوري لسير الماء يمكن إهمالها بالمقارنة مع المقاومة في لاتجاه الجانبي [Rowse & Goodman 1981].

II. 2. 2. النقل الجانبي Lateral transport

على الرغم من أن الماء في خشب النباتات يتحرك في الاتجاه العمودي بشكل رئيس، إلا أنه يمكنه أن يتحرك في الاتجاه الجانبي عبر النقر والثقوب الجانبية وذلك لمسافات قصيرة (شكل 10). هناك العديد من الظواهر التي تثبت وجود هذه الحركة؛ فعلاً سبيل المثال، يلاحظ أن الماء يتحرك في عدد من الحلقات

السوية في سيقان الأشجار المتخشبة بينما يكون سحب الماء فقط خلال الحلقة السنوية الأخيرة، أي أن قوة السحب انتقلت من العناصر الخارجية إلى العناصر الأعمق في الساق عبر الممرات الجانبية [Kitin et al. 2009]. كذلك يلاحظ أن النباتات يمكنها أن تستمر في الحياة والنمو عندما يتم تزويد مجموعة جانبية من الجذور بالماء بينما تحرم المجموعة الأخرى [Fort et al. 1998، Hansen & Dickson 1979].

لقد بين العديد من العلماء أهمية الممرات الجانبية لضمان فعالية ونجاح النقل في الشبكة الخشبية؛ فبالإضافة إلى ضمان نقل وتوزيع المغذيات على مختلف الأعضاء الحيوية، فقد أشار تانيدا وتاتينو (2007) بأن النقل الجانبي على مستوى السيقان يساهم بشكل فعال في إمداد الأوراق بالماء والمغذيات [Taneda & Tateno 2007]؛ من جهتهم أشار كلا من فيوجي وآخرون (2001) وكيتين وآخرون (2009) بأن الممرات الجانبية تلعب دورا حاسما في تغذية الكامبيوم النشط والعناصر الخشبية النامية [Kitin et al. 2009، Fujii et al. 2001]. علاوة على ذلك، تعتبر الممرات الجانبية بين الأوعية عاملا رئيسيا في حماية الجهاز الخشبي من الأضرار وفقدان وظيفة النقل؛ فتواجد هذه الممرات والقابلية الكبيرة للحركة الجانبية تعمل كآلة حماية للنظام الخشبي الناقل خاصة في حالات الجروح أو دخول فقاعات الهواء، فالممرات الجانبية توفر مسلكا بديلا للماء لتخطي هذه العقبات التي من شأنها أن توقف الحركة [Tyree et al. 1994، Tyree & Ewers 1991].

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

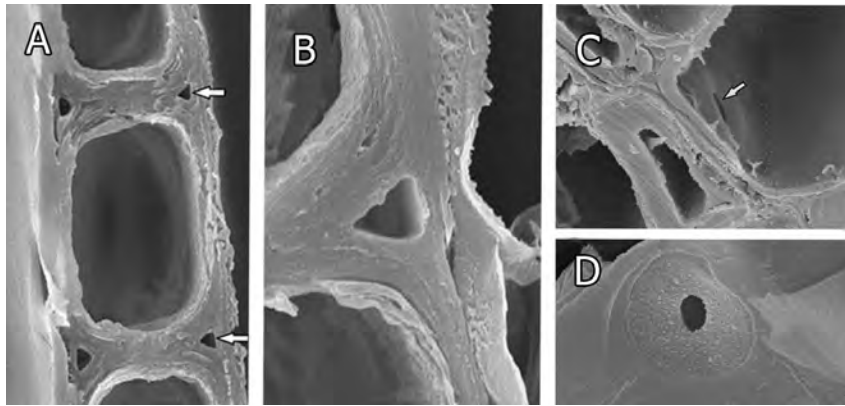
II. 2. 3. علاقة النقر بالنقل الجانبي

Relationship between pits and lateral transport

لما كانت الاتصالات الجانبية بين الأوعية الناقلة تتم عن طريق النقر المزدوجة (شكل 9) ونادرا ما تتم عن طريق الثقوب فإن حركة السوائل الجانبية تتأثر كثيرا بطبيعة النقر كما تتأثر طبعا بالعوامل المؤثرة على هذه النقر مثل الأيونات المعدنية، والشوائب الموجودة في النسغ وكذلك الأضرار التي يمكن أن تصيب النقر. على كل حال، تواجده وتوزيع النقر في النسيج الخشبي (شكل 4، 8، 9) يحدد وبشكل

أساسي درجة وكمية النقل الجانبي بين الأوعية والحزم الناقلة وهو الذي يحدد درجة الاتصالات بين الأعضاء النباتية ونسبة التوزيع الجانبي والعمودي للمواد [Kitin et al. 2009]. على هذا الأساس تكون الحركة الجانبية للسوائل أبطأ بكثير من الحركة العمودية وذلك لأن الحركة الجانبية تعتمد على النقر المزودة بغشاء فاصل والذي يعمل على مقاومة الحركة (شكل 9)، عكس الحركة العمودية التي تسير على طول الأنابيب المجوفة للأوعية وعبر الثقوب الواسعة فهي لا تلاقى مقاومة كبير وتتم بشكل سهل وسريع. بالإضافة إلى ذلك يؤدي الشد الناتج من التبخر والنتح على مستوى الأوراق إلى زيادة قوى الشد والامتصاص في الأنابيب الوعائية مقارنة بالاتجاه الجانبي وهو الأمر الذي يجعل الحركة العمودية هي السائدة [Zwieniecki & Holbrook 2000].

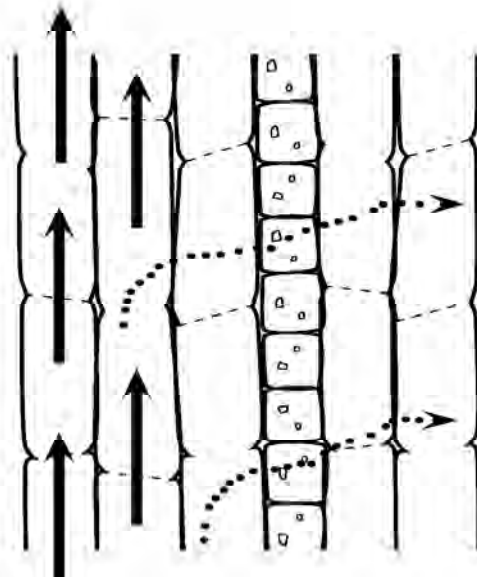
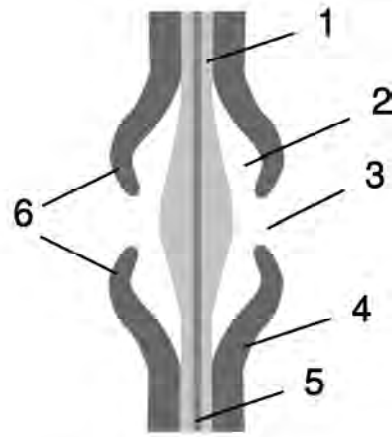
من العوامل التي قد تزيد في قيمة الحركة الجانبية هي اختلاف قوى الشد في الأنابيب الوعائية المتجاورة، حيث تؤدي هذه الاختلافات خلق تباين في الشد على جانبي النقرة أو الممر الجانبي مما يزيد في درجة الحركة والنقل [Ellmore et al. 2006]. وكما سوف نرى في هذا البحث فإن الشوارد المعدنية مثل كلوريد البوتاسيوم KCl تؤثر على طبيعة غشاء النقر مما يجعلها تؤثر على النقل الجانبي عند النباتات [Zwieniecki et al. 2001، Zwieniecki et al. 2003].



شكل 8. صور بالمجهر الإلكتروني الماسح لخشب إحدى ثنائيات الفلقة توضح المسار الميت (الأوبلاستي) والذي يتمثل في فجوات الأوعية والفجوات بين الخلايا الخشبية والنقر وجدران العناصر الخشبية. (A) صورة توضح الجدران والفجوات الوعائية كما تبين الأسهم في الصورة الفجوات بين الأوعية. (B) هذه الصورة هي تكبير للمنطقة المشار إليها بالسهم في الصورة السابقة حيث تظهر الجدران والفجوات بين الأوعية بوضوح. (C) يشير السهم في هذه الصورة إلى النقرة بين الوعائية المتجاورين. (D) تكبير يوضح بنية النقرة الموجودة بين الأوعية. المصدر: [Kitin et al. 2009].

شكل 9. يوضح تركيب النقر الخشبية عند النباتات الوعائية.

1. الجدار الأولي للخلية وهو نفسه يشكل الغشاء الفاصل للنقرة ولكن بعد تحوره نوعا ما.
2. فجوة النقرة.
3. فتحة النقرة.
4. الجدار الثانوي للخلية.
5. الصفيحة الوسطى في جدار الخلية.
6. ضفاف (محيط) النقرة



شكل 10. يوضح اتجاهات الحركة للسوائل في الأنابيب الخشبية. الأسهم العريضة ذات الخطوط المستمرة تشير إلى الحركة المحورية، الأسهم المنقطعة الخطوط تشير إلى الحركة الجانبية.
المصدر: [Tyree & Ewers 1991]

II. 2. 4. تأثير الأيونات على النقل الجانبي

Ion effects on lateral transport

لوحظ في العديد من الدراسات أن زيادة تركيز الأيونات المعدنية في السوائل الخشبية تؤثر على سرعة وكمية النقل في الجهاز الخشبي وبالأخص في الاتجاه الجانبي. حيث وجد أن زيادة تركيز الأيونات تزيد من نسبة الحركة الجانبية للمواد، أو بمعنى آخر، يقلل من المقاومة تجاه الحركة الجانبية. وقد أرجع العلماء ذلك إلى تأثيرات الأيونات المعدنية على طبيعة النقر المزدوجة حيث أن تركيبة الأغشية الفاصلة للنقر (شكل 9) تتغير عند وجود تراكيز عالية من المعادن في تيار النسغ. ولقد بين العلماء أن الألياف السليلوزية والمركبات البكتينية المكونة للأغشية الفاصلة تنكمش وتتقبض بفعل الأيونات مما يختزل حجمها ويوسع المسافات فيما بينها. وكنتيجة لهذا تتخفض المقاومة لتيار النسغ ويفسح المجال لمرور كميات أكبر من السوائل عبر فتحات النقر المزدوجة [Zwieniecki et al. 2001]، [Van Ieperen et al. 2000].

العديد من الدراسات الحديثة أكدت هذه الظاهرة ودعمت التفسيرات المقترحة للتأثيرات الأيونية على ميكانيزمات النقل عبر النقر المزدوجة. فعلى سبيل المثال، وجد أن النقل الجانبي للمواد عبر سيقان نبات الطماطم يزيد بنسبة 20 إلى 50% عند إضافة 20 مليمول من كلوريد البوتاسيوم KCl إلى المحلول الخشبي [Zwieniecki et al. 2003]. إضافة إلى ذلك وجد أن هناك تداخل في تأثيرات الأيونات المختلفة عند تواجدها في نفس المحلول، فقد تخفض بعض الأيونات عمل أيونات أخرى مثل ما لوحظ في الدراسة المتعلقة بتأثيرات أيونات KCl عند وجود أيونات أخرى مثل $CaCl_2$ حيث تتخفض التأثيرات على المقاومة الهيدروليكية [van Ieperen & van Gelder 2006]. وعلى العموم فالتأثيرات المقترحة للأيونات واردة في كل الحالات وكلها تؤثر على ألياف ومركبات الغشاء الفاصل للنقر المزدوجة.

من جهة أخرى، واستناداً لهذه الملاحظات فقد ذهب بعض العلماء إلى اقتراح وجود علاقة بين المقاومة الهيدروليكية للخشب ونشاط العناصر اللحائية المجاورة، حيث يمكن للنقل النشط للأيونات من العناصر اللحائية إلى الأوعية الخشبية أن يؤثر على آليات النقل على مستوى الشبكة الخشبية. وقد اقترحوا أنه يمكن للحاء أن يتحكم في نشاط الخشب وحركة المواد عن طريق التحكم في نسبة الأيونات في النسغ الخشبي وذلك بإفراز الأيونات بواسطة النقل الفعال من خلال العناصر اللحائية الحية [Zwieniecki et al. 2004].

II. 2. 5. النظريات المفسرة لحركة الماء في الشبكة الخشب الميتة (أبوبلاست)

Theories explaining the sap movement in the dead xylem network (Apoplast)

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

ما هي القوى المحركة للماء في النسيج الخشبي؟ ما هي العوامل المتحكممة في اتجاه حركة الماء في الشبكة الوعائية الميتة؟ كيف يمكن للماء أن يصعد إلى قمم النباتات والأشجار العالية عبر شبكة من الأنابيب الميتة؟ ما هي الخصائص التشريحية والبيولوجية لنقل الماء عبر مسافات طويلة في النباتات؟ كيف يتم تنظيم عمليات نقل الماء في الأعضاء النباتية؟ ... هذه هي التساؤلات التي تسعى مختلف النظريات لتفسيرها وشرح عملية صعود الماء في الجسم النباتي.

إن اللافت للنظر في هذا الموضوع هو أن آليات النقل وعمليات صعود الماء عند النباتات بقيت موضوع جدال واسع بين علماء النبات لأكثر من 150 سنة خلت، ولحد اليوم مازال الجدل قائم حول هذا الموضوع. رغم أن نظرية الشد والتماسك تفسر العديد من الجوانب المتعلقة بالموضوع، إلا أن هناك العديد من الظواهر والملاحظات البيولوجية المرتبطة بالخشب والماء لا يمن فهمها أو تفسيرها استنادا على نظرية الشد والتماسك ويمكن فقط فهمها انطلاقا من تفسيرات النظريات الأخرى كالضغط الجذري على سبيل المثال [Zimmermann 1983، Holbrook & Zwieniecki 1999].

لقد وضعت العديد من النظريات لتفسير حركة وتنقل الماء عبر النسيج الخشبي وكيفية صعوده إلى الأجزاء الهوائية العالية للنباتات. وتختلف النظريات المقدمة على حسب مبدئها وتبعها للظواهر التي

تعالجها، وعموماً يمكن تقسيم هذه النظريات إلى ثلاثة أصناف رئيسية وهي: 1. النظريات الحيوية؛ 2. نظرية الدفع الجذري؛ 3. نظريات القوى الفيزيائية [Zimmermann 1983]، [Holbrook & Zwieniecki 1999].

II. 2. 5. 1. النظريات الحيوية Vital force theories

بالنسبة للنظريات الحيوية Vital force theories فإنها تفترض بأن حركة وصعود الماء ضمن الشبكة الخشبية الميتة تنتج عن النشاطات الحيوية للخلايا الحية النباتية. ويعتبر العالم واسترماير Watermair أول من اقترح فكرة القوى الحيوية، حيث يرى بأن الخلايا البرنشيمية الحية هي التي توفر القوى اللازمة لتحريك العمود المائي، في حين تكون العناصر الوعائية مجرد خزانات للماء. من جهة أخرى اقترح علماء آخرون بأن صعود الماء ينتج عن التغيرات الدورية في الضغط الانتباجي لخلايا البرنشيمة وخلايا الأشعة النخاعية، حيث تؤدي هذه التغيرات إلى دفع الماء من وإلى العناصر الوعائية مما يساهم في تحريك العمود المستمر للماء. هذا وقد اقترح بعض العلماء وجود قوى النبض (تشبيهه لنبض القلب) وذلك في خلايا القشرة الداخلية، حيث تؤدي هذه القوى إلى دفع الماء الموجود في الأوعية للتحرك نحو الأعلى. لكن الدراسات المتوالية أدهشت هذه النظرية وأثبتت بأن الخلايا الحية ليست ضرورية لصعود النسغ، فعلى سبيل المثال لوحظ بأن قتل الخلايا الحية بواسطة كلور الزئبق $HgCl_2$ أو حمض البكريليك لا يوقف حركة وصعود النسغ في الأعضاء النباتية [Zimmermann 1983]، [Holbrook & Zwieniecki 1999].

II. 2. 5. 2. نظرية الدفع الجذري Root pressure theory

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

النباتات العالية لا تمتلك الضغط الجذري، كما أن الضغط الجذري يكون ضعيفا جدا خلال الصيف وهو الوقت الذي تحتاج فيه النباتات إلى كميات أكبر من الماء. كذلك لوحظ أن نسبة صعود الماء تكون عالية حتى في غياب الضغط الجذري. هذا وقد لوحظ بأن بعض النباتات تتميز بضغط سلبي على مستوى الجذور أي أن الماء ينسحب إلى الجذر ولا يتدفق إلى الأعلى عند قطع الساق [Zimmermann 1983، Holbrook & Zwieniecki 1999].

II. 2. 5. 3. نظريات القوى الفيزيائية Physical force theory

هذه النظريات تقترح بأن صعود الماء خلال العناصر الخشبية ينتج عن بعض القوى الفيزيائية. من أهم هذه النظريات نجد نظرية القوى الشعرية Capillary force theory التي تعتبر الأوعية والقصبيات عبارة عن أنابيب شعرية وأن الماء يصعد خلالها نتيجة للخاصية الشعرية. لكن ما يدحض هذا الرأي هو أنه لا يمكن تشبيه العناصر الخشبية بالأنابيب الشعرية وذلك لأن التركيب التشريحي لها أكثر تعقيدا ويتميز بوجود الصفائح والجدران العرضية ونهايات العناصر المغلقة وهلم جرا، هذا بالإضافة إلى أن القوى الشعرية لا يمكنها رفع العمود المائي إلى أكثر من 3 أمتار حتى في الظروف المثالية. هناك نظرية أخرى تعرف بنظرية قوى الإدمصاص Imbibation force theory والتي تفترض أن حركة الماء تتم على الجدران عن طريق قوى الإدمصاص حيث يفترض بأن جدران العناصر الخشبية المكونة من السيليلوز والبكتين تمتص وتجذب الماء، لكن هذه الفرضية أيضا غير كافية ولا يمكنها التوافق مع كل الظواهر الخشبية. يضاف أيضا النظرية المعروفة بنظرية السلسلة Chain theory والتي ترى بأن جزيئات الماء وجزيئات الهواء تنتظم بالتوالي على طول العناصر الخشبية وأن صعود الماء ينتج عن تدفق الهواء عبر السلسلة [Zimmermann 1983، Holbrook & Zwieniecki 1999].

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

نظرية الشد و التماسك و Cohesion-tension theory

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

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

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

عموما هناك العديد من العوامل التشريحية في الشبكة الخشبية التي تمنع توقف العمود المائي نتيجة لوجود فقاعات الهواء وأهمها وجود الصفائح العرضية والنقر المزدوجة التي تفصل بين العناصر وهي تعمل على منع الهواء من الانتقال لمسافات أطول.

II. 2. 6. العلاقة بين الأوعية الحية والحركة الخارجية الميتة

Relationship between living vessels and the Apoplastic movement

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

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

الدراسات المتعلقة بهذه المسألة نادرة جدا إن لم نقل منعدمة، حيث لا توجد محاولات جادة لتوضيح الفرق في أنماط الحركة والتنقل بين الشبكات الخشبية الناضجة والشبكات الخشبية الفتية النامية. فكل التقارير العلمية والمؤلفات الأكاديمية تشرح عمليات النقل بصفة عامة وموحد وتعتمد في ذلك على

التصورات الكلاسيكية للنظام الخشبي، فالماء يوصف بأنه ينتقل عبر شبكة مفتوحة ومتصلة و يتحرك تحت قوى السحب التي تنتشر عبر كامل الشبكة الخشبية ابتداءً من قوى النتح والتبخر، وطبعا هذه التفسيرات تطبق على الخشب البالغ مثل الخشب النامي. لكن هذا التصور لا يتوافق مع الهندسة الهيدروليكية للشبكات الخشبية النامية والتي، كما رأينا، تتحدد بعامل الأوعية الحية. إن نمط الحركة والذي يعبر عن سرعة واتجاه وكمية الماء المتدفق يكون أكثر تعقيدا في الأنظمة الخشبية النامية منه في الأنظمة الخشبية البالغة، وهذا يرجع إلى التعقيد في البنية والتركيبة الناتج عن وجود الأوعية الحية في الأنظمة النامية.

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

إن النقل الجيد والفعال ضمن الحزم الخشبية النامية يحتاج إلى التكامل بين الحركة العمودية والحركة الجانبية للماء، فالنمو التدريجي للحزم الخشبية ووجود الأوعية الحية المعيقة للحركة العمودية يجعل كميات كبيرة من الماء المنقول تتحرك في الاتجاه الجانبي بين الأوعية المتجاورة، بمعنى آخر، يساهم النقل الجانبي للماء بشكل رئيسي في عمليات النقل عند الحزم الخشبية النامية.

II. 3. المسار الداخلي الحي

Symplastic pathway (Living passage)

وهو الجزء الحي من الخلايا ويتمثل في كلا من الغشاء البلازمي والعصارة الخلوية (البروتوبلازما). حيث يدخل الماء إلى داخل الخلية الحية عبر الغشاء السيتوبلازمي ومن ثم يصبح داخل العصارة الخلوية (الممر الداخلي الحي) أين ينتقل من خلية حية إلى أخرى عبر الوصلات الخلوية Plasmodesmata. وتعرف حركة الماء داخل الخلية الحية بالنقل الحي Symplastic Transport [Stuedle 1994، Evert et al. 1996]. يلاحظ هذا النوع من النقل في الأنسجة الحية وعبر الطبقات الخلوية مثل طبقات الأندوديرمس (الأدمة الداخلية) للجذر وطبقات الخلايا البرنشيمية للأشعة الخشبية وعبر طبقات البرنشيمة الورقية... إلخ وعموما نجد هذه الحركة في الكتل الخلوية الحية والمتراصة فيما بينها والتي تتصل ببعضها عن طريق الوصلات الخلوية والجدران المشتركة (شكل 7).

الوصلات الخلوية Plasmodesmata هي امتدادات سيتوبلازمية من خلية إلى أخرى، وهي تشكل امتداد واستمرارية للسيتوبلازما من خلية إلى أخرى مجاورة يعرف بالممر الحي Symplast. والوصلات الخلوية تتكون من قنوات مرتبطة عبر الغشاء البلازمي تعبرها العديد من الأنابيب الدقيقة تعرف بـ Desmotubules وهذه الأنابيب تمثل امتدادات للشبكة الهيولية الداخلية [Roberts & Oparka 2003، Evert et al. 1996]. كلما احتوت الخلايا على عدد كبير من الوصلات الخلوية كلما كان النقل الحي أكبر. وهذا ما يلاحظ مثلا على مستوى الخلايا الورقية التي تنتقل خلالها كميات كبيرة من مركبات التمثيل الضوئي فإن هذه الخلايا تتميز بوجود عدد كبير من الوصلات الخلوية [van Bel & Gamalei 1992].

ونشير هنا إلى وجود نوع آخر من الممرات الحية عبر الخلايا وهو الممر عبر الغشاء البلازمي أين يتم النقل خلال قنوات متخصصة، وتعرف هذه الممرات بالمسار العابر للخلية Transcellular path [Stuedle 1994]. في هذه الطريقة من النقل، يدخل الماء إلى الخلية عبر قنوات خاصة في الغشاء البلازمي ثم يخرج منها بنفس الطريقة ويخل إلى الخلية المجاورة، وهكذا من خلية إلى أخرى في سلسلة من الخلايا حتى يصل إلى الهدف. لكن على العموم هذا النوع من النقل لا تعتمد عليه الخلايا بشكل كبير وهو لا يحدث إلا قليلا مقارنة بالنقل عبر الممر السيمبلاستي. كذلك وبما أنه لا يمكن التمييز تجريبيا بين النقل السيمبلاستي والنقل العابر للخلايا فإنه في العادة يشار إلى هذين النوعين من الممرات بالممر الخلوي الحي أي الممر من خلية إلى خلية.

بما أنه في النسيج الخشبي لا توجد خلايا حية ما عدى الخلايا البرنشيمية والخلايا النامية غير الناضجة مثل الأوعية الحية فإن الحركة الداخلية الحية Symplastic لا توجد سوى في هذه الخلايا. أي أن نقل السوائل في النسيج الخشبي يتم بشكل رئيسي بواسطة النقل الخارجي Apoplastic. أو بكلمة أخرى، حركة الماء الرئيسية في النسيج الخشبي تتم بواسطة المسار الخارجي الميت ما عدا نسبة قليلة من الماء تنقل في المسار الداخلي الحي وهي الموجودة في حالة البرنشيمة الخشبية أو العناصر الوعائية الحية، لكن هذه النسبة الصغير قد تلعب دورا مهما في حياة الخلايا النباتية النشطة، وهذا ما سوف نتطرق إليه لاحقا في الفصل الرابع عند مناقشة إمكانية مساهمة الأوعية الحية في عمليات النقل والإمداد.

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

II. 3. 1. الوصلات الخلوية والشبكة الحية (سيمبلاست)

Plasmodesmata and the living network (Symplast)

في الخلايا الحية مثل الأوعية الفتية الحية يتم النقل الداخلي الحي عبر ما يعرف بالوصلات الخلوية، لذلك ولفهم عملية النقل عبر العناصر الحية لا بد أن نتعرف على الخصائص التركيبية والوظيفية للوصلات الخلوية. في العادة تكون الخلايا الحية المتجاورة متصلة مع بعضها البعض بواسطة الوصلات الخلوية Plasmodesmata التي تعرف كامتدادات خارجية للسيتوبلازما تعبر من خلية إلى أخرى وبالتالي تشكل شبكة مستمرة من السيتوبلازما في النسيج الواحد وقد تمتد هذه الشبكة السيتوبلازمية الحية في كامل العضو النباتي أو حتى كامل الجسم النباتي. فالخلايا الحية ليست وحدات منعزلة بل إنها متصلة

ومرتبطة ببعضها البعض ويمكن للمواد أن تنتقل عبر هذه الإتصالات. هذا هو الطريق الذي ينتقل عبره الماء فيما يعرف بالمسار الداخلي الحي Symplastic Pathway ، وطبعاً هو مسار للحركة البطيئة والمراقبة مقارنة مع المسار الخارجي الميت Apoplastic Pathway الذي يسمح للحركة السريعة والحررة مثل ما هو موجود في الشبكة الوعائية الميتة [Roberts & Oparka 2003].

خلال انقسام وتمايز الخلايا المولدة الأم تتكون الوصلات الخلوية Plasmodesmata بين الخلايا الجديدة لتشكل امتداد واتصال سيتوبلازم بين الخلايا المتجاورة في النسيج المتشكل [Mezitt & Lucas 1996]. هذه الوصلات الخلوية التي تتشكل خلال انقسام الكامبيوم تسمى الوصلات الأولية بينما الوصلات المتشكلة لاحقاً بعد تشكل الجدار الخلوي تسمى الوصلات الثانوية. إن تشكل الوصلات الثانوية تسمح للخلايا بتدعيم قدرتها على التوصيل ونقل المواد خاصة بين الخلايا المختلفة للأنسجة المختلفة مثل الأوعية الحية والخلايا المجاورة.

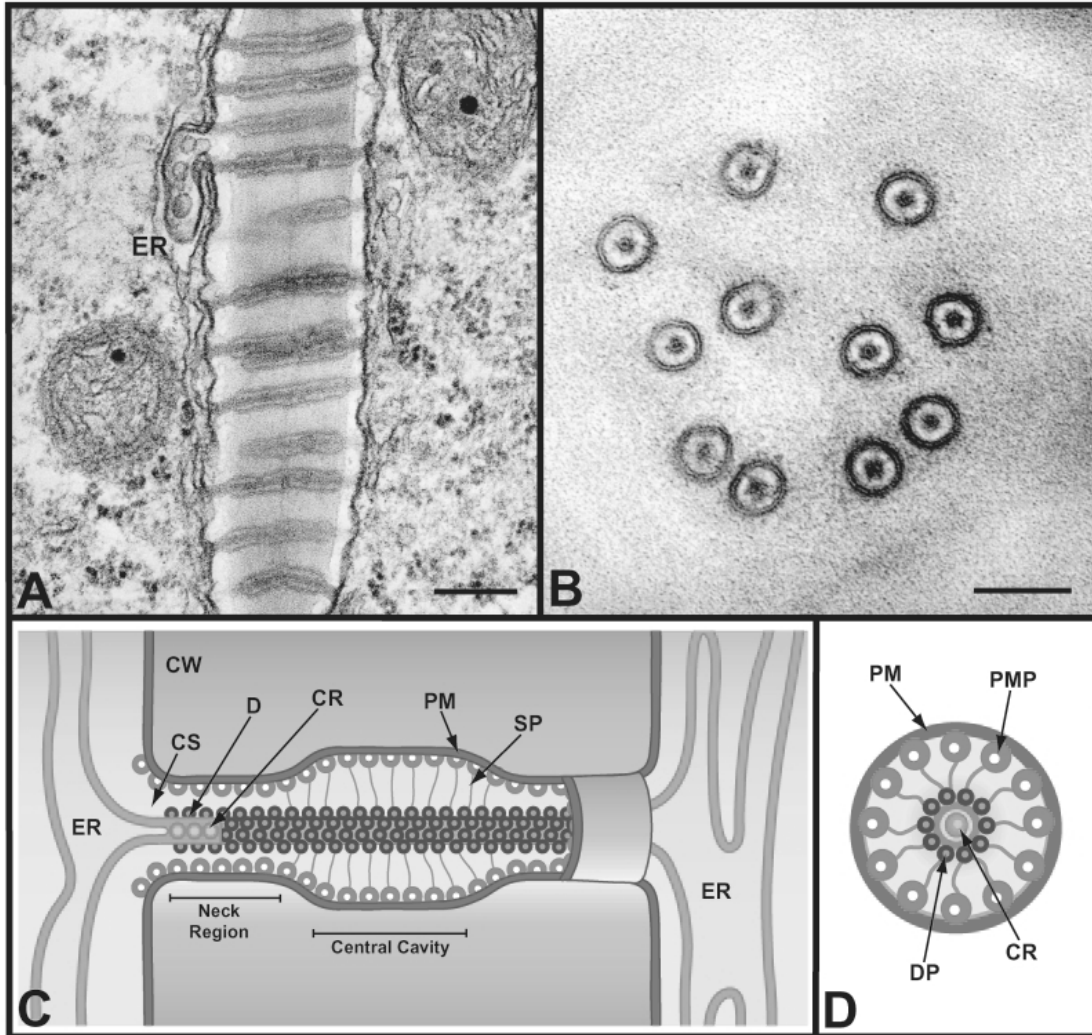
II. 3. 2. تركيب الوصلات الخلوية

The structure of Plasmodesmata

اعتماداً على تركيب الوصلات الخلوية يمكن تمييز نوعين هما الوصلات البسيطة والوصلات المتفرعة. فالوصلات البسيطة تتكون من ثقب أو قناة واحدة تعبر الجدار الخلوي، بينما الوصلات المتفرعة تتكون من عدة ثقوب خلال الجدار. الشكل 11 يوضح تركيب الوصلات البسيطة بواسطة المجهر الإلكتروني. عموماً يمكن للعديد من الوصلات البسيطة أن تتجمع في مجال النقر الخلوية خاصة في الأنسجة غير البالغة كما أن الوصلات البسيطة توجد في الغالب عند النباتات الدنيا (الأقل تطوراً) مثل الطحال والحزازيات. في حين تكون الوصلات المتفرعة منتشرة في الأنسجة البالغة وهي تتواجد كثيراً عند النباتات الراقية (الأكثر تطوراً) مثل النباتات الوعائية. يذكر بأنه خلال تشكل الوصلات الخلوية تكون بسيطة التركيب سواء بالنسبة للوصلات البسيطة أو المتفرعة، لكن مع النمو تتطور الوصلات إلى أشكال معقدة ومتراكبة [Roberts et al. 2001، Roberts & Oparka 2003].

نتيجة للصعوبة الكبيرة في عزل مكونات الوصلات الخلوية بشكل نقي فإن المعلومات المتعلقة بتركيب وتوضع هذه المكونات كلها تعتمد على دراسات المجهر الإلكتروني. تشير الدراسات حول

الوصلة الخلوية خاصة البسيطة بأنها عبارة عن ثقب مستقيم في الجدار الخلوي، عبر هذا الثقب الجداري يمر الغشاء الخلوي الذي يربط بين الخليتين المتجاورتين. في المركز يعبر مركب أنبوبي الشكل من الشبكة الهيولية وهو بدوره يحتوي على قضيب مركزي محاط بمركبات بروتينية ترتبط فيما بينها بواسطة تشكيلات خيطية دقيقة. وطبعا كل هذه التركيبات تسبح في السيتوبلازما الخلوية وحتى الفجوة الدقيقة لثقب الجدار فهي مليئة بالسيتوبلازما (أنظر الشكل 11). لهذا الكثيرون يرون بأن الكثير من المركبات وبعض الفيروسات يمكنها أن تستعمل المجال السيتوبلازمي بين أنبوبة الوصلة الخلوية (أنبوبة الشبكة الهيولية) والغشاء البلازمي [Epel 1994]. لكن المسار الرئيسي للنقل عبر الوصلات الخلوية هو التنقل عبر أنبوبة الشبكة الهيولية لأن المجال السيتوبلازمي غالبا ما يكون مليء بالمركبات البروتينية للوصلة مما يجعل قنوات التوصيل أقل قطرا وهو ما يعيق عملية الحركة خلال هذا المجال، إلا أن هذه التركيبات البروتينية والتي أهمها الأكتين والميوزين يعتقد بأنها تساهم في مراقبة حركة المواد عبر الوصلات بين الخلايا [Lucas & Wolf 1993]. حاليا المعلومات المتوفرة حول طبيعة البروتينات المكونة للوصلات الخلوية مازالت قليلة جدا وغير كافية، والعديد إذا لم يكن معظم البروتينات مازالت تحتاج إلى العزل الدقيق والدراسة. كما تجدر الإشارة إلى أن هذا النموذج الذي شرحناه حول الوصلات الخلوية ينطبق على أغلبية الحالات، إلا أنه توجد بعض الاختلافات الهامة بين الأنواع النباتية وكذلك بين الأنسجة المختلفة للنبات الواحد والتي يجب أخذها بعين الاعتبار [Roberts & Oparka 2003].



شكل 11. (A) مقطع طولي عبر الوصلات الخلوية بين خلايا البرنشيمة الخشبية في الأوراق البالغة لنبات قصب السكر. (ER. الشبكة الهيولية).

(B) مقطع عرضي عبر الوصلات الخلوية بين خلايا البرنشيمة الخشبية في الأوراق البالغة لنبات قصب السكر.

(C) رسم تخطيطي للتركيب الدقيق للوصلات الخلوية في مقطعه الطولي (C) والعرضي (D). ER. الشبكة الهيولية، CV. جدار الخية، CS. مادة السيئوبلازما، D. أنبوية الوصلة، CR. القضيب المركزي، PM. الغشاء الخلوي، SP. امتدادات خيطية، PMP. بروتين معقد للغشاء، DP. بروتين معقد للأنيوب.

المصدر: [Roberts & Oparka 2003].

II. 3. 3. النقل عبر الوصلات الخلوية Transport via Plasmodesmata

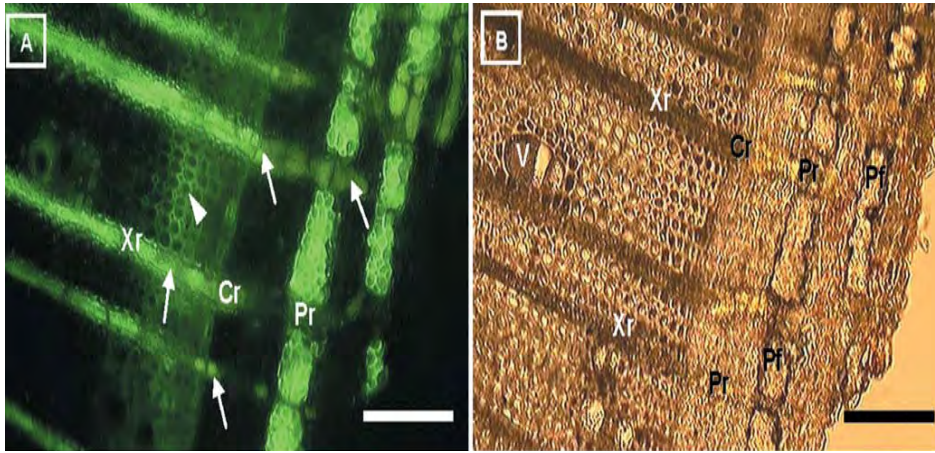
النقل خلال الوصلات الخلوية يتم بشكل رئيسي بواسطة الامتدادات السيتوبلازمية التي تعبر قناة الوصلة من خلية إلى أخرى. لكن يمكن لبعض المواد أن تنتقل خلال المجال السيتوبلازمي الذي يملأ حيز الوصلات الخلوية، وذلك عن طريق ظاهرة الانتشار السلبي. فقد دلت العديد من التجارب أن المواد التي تسبح في المجال السيتوبلازمي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

إن أغلب الدراسات تشير إلى أن الشبكة الهيولية هي الممر الرئيسي والطريق المهم للنقل عبر الوصلات الخلوية، حيث أن كل الدراسات المعتمدة على المجهر الإلكتروني أشارت إلى وجود علاقة وثيقة بين الشبكة الهيولية والوصلات الخلوية. إن الامتدادات الأنوبية للشبكة الهيولية التي تعبر قناة الوصلة الخلوية هي المسؤولة بشكل مباشر على النقل، فهذه التركيبات الغشائية الأنوبية توفر ما يشبه القناة الدقيقة لمرور الماء والمواد. الدليل القوي على هذا يأتي من التجارب المعتمدة على حقن المركبات الصبغية الدقيقة مباشرة في الشبكة الهيولية لأحد الخلايا ومتابعة تنقلها إلى الخلايا المجاورة. عموما لقد دلت كل التجارب على انتقال المواد المحقونة في الشبكة الهيولية إلى الخلايا المجاورة [Cantrill et al. 1999]. إن التنقل عبر الأنابيب الهيولية للوصلات الخلوية يتم بواسطة ثلاثة طرق رئيسية هي (1) بواسطة التدفق السلبي خلال الفجوة الدقيقة للأنبوبة الهيولية، (2) بواسطة الانتشار على سطح الغشاء البلازمي للأنبوبة الهيولية، (3) بواسطة ارتباطها مع مركبات متخصصة (بروتينية مثلا) تساعد على التنقل والعبور.

من الناحية التجريبية، دراسة وتتبع حركة الماء عبر العناصر الخشبية الحية تعتمد على التمييز بواسطة الملونات السيمبلاستية مثل Carboxyfluorescein diacetate (CFDA) وهي ملونات لا ترى بالعين المجردة أو بالمجاهر العادية وإنما بالاستعانة بالمجاهر الكاشفة للفلورة Stereo fluorescence microscope التي تبيّن الوميض الخاص بهذه الملونات في المنطقة التي يتحرك فيها. فإذا أردنا أن نتتبع حركة الماء عبر الوصلات الخلوية فإننا نحقن الملون السيمبلاستي مثل CFDA إلى الخلايا الهدف ثم نقوم بفحص المقطع العرضي أو الطولي لهذه الخلايا بواسطة المجهر

الكاشف للفلورة أين يمكننا تمييز بكل وضوح المسار الذي سلكه الماء عبر هذه الأنظمة الحية [Katarzina & Beata 2007]. أنظر الشكل 12 أسفله.

يمكن الاعتماد على هذه الطرق التجريبية للتأكد من الحركة الداخلية الحية في الأنسجة النباتية، ومن دون شك فإن هذه التجارب توفر الدليل القاطع والبرهان الثابت للنقل خلال الوصلات الخلوية، أنظر الشكل 12. عموماً لا توجد دراسات تهتم بهذا الجانب ولذلك نود أن نوجه اهتمام الباحثين إلى هذه المسألة المهمة وهذا المجال المفتوح للدراسة والبحث، هذا طبعاً يحتاج إلى توفر الوسائل الخاصة بهذا النوع من التجارب، لكن الأكد أن النتائج سوف تكون رائدة وسوف تضيف إسهامات غير مسبوقه في مجال الأنسجة الخشبية وآليات النقل، خاصة في حالة الأوعية الخشبية الحية.



شكل 12. مثال عن صورة بواسطة المجهر العادي (B) والمجهر الكاشف للفلورة (A) لمقطع عرضي على سيقان نبات *Acer pseudoplatanus* بعد انتشار الملون الفلوري carboxyfluorescein في كغلة النسيج الخشبي لتمييز الحركة السيمبلاستية. لاحظ أن الملون الفلوري في الصورة A قد انتشر خلال خلايا أشعة الخشب Xr وهي الخلايا الناقلة الحية التي نقلت الماء والملون في المجال الحي. المصدر: [Katarzina & Beata 2007].

II. 3. 4. تنظيم ومراقبة النقل عبر الوصلات الخلوية

Regulation and control of transport via Plasmodesmata

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

أ. النقل اللانوعي وعمر الخلية Non-specific transport and cell age

يتأثر النقل اللانوعي بنمو وتطور الخلية النباتية وبالعديد من العوامل الخلوية الأخرى، فعلى سبيل المثال لوحظ أن الكاشفات الصبغية المفلورة تتحرك بحرية في خلايا الأوراق الحديثة أين الوصلات الخلوية مازالت بسيطة في التركيب، لكن حركة هذه المواد تتقيد في خلايا الأوراق البالغة أين الوصلات الخلوية تكون متفرعة وأكثر تعقيدا في التركيب [Roberts et al. 2001]، وهذا يرجع إلى أن الفجوات السيتوبلازمية للوصلات تختزل مع نمو ونضج الخلايا، وقد تغلق هذه الفجوات بشكل تام عند بعض الأنواع الخلوية لبعض الأنسجة وهو ما يسبب عزل الخلايا أو الأنسجة المختلفة عن بعضها البعض. إلا أنه بصفة عامة يلاحظ أن قنوات التوصيل تكون أكثر اتساعا عند الخلايا الفتية وتكون بذلك الاتصالات بين الخلايا أكثر تطورا، وعلى هذا الأساس فإن الأوعية الفتية الحية يتوقع أن تكون ذات اتصالات كبيرة وواسعة فيما بينها وبين الخلايا المجاورة، وهو ما يزيد في دعم الفرضية القائلة بمساهمة الأوعية الحية في عمليات التوصيل [Roberts et al. 2001]، [Oparka & Turgeon 1999]. من جهة أخرى العديد من الدراسات أشارت إلى أن ناقلية الوصلات الخلوية اللانوعية تختلف باختلاف الأنسجة والأعضاء والأنواع النباتية. لوحظ أن بعض المواد تنتقل بين الخلايا المتجاورة لنفس النسيج لكنها لا تنتقل إلى الخلايا التابعة لأنسجة أخرى وهو ما يدل على اختلافات في تركيبية الوصلات الخلوية بين هذه الأنسجة [Roberts & Oparka 2003].

ب. النقل النوعي والبروتينات الهيكلية Specific transport and cytoskeleton

بالمقابل هناك العديد من المواد التي تخضع للمراقبة والنقل المحدد عبر الوصلات الخلوية، ويرجح أن هذه المراقبة تتم بواسطة البروتينات الهيكلية أهمها بروتينات الأكتين والميوزين التي ترتبط مع الشبكة الهيولية وتتواجد على طول القناة في الجدار الخلوي التي تضم الوصلات الخلوية. العديد من المؤلفين يعتقدون أن البروتينات المتخصصة للوصلات الخلوية تعمل على التحكم في حجم وطول القناة الجدارية للوصلة وبالتالي تتحكم في عمليات النقل، لأن توضعها على الشكل الحلزوني لربط أنبوبة الشبكة الهيولية بالغشاء البلازمي يوفر آلية حيوية للتحكم في حجم المجال السيتوبلازمي عن طريق عمليات الانقباض والتمدد. هذه العملية تتأثر بواسطة الأيونات مثل الكالسيوم وبعض العناصر الأخرى وذلك لأنها تؤثر على نشاط البروتينات الهيكلية. لكن بعض العلماء يرون بأن المركبات البروتينية تساهم مباشرة في عملية النقل أكثر من أنها تتدخل في تنظيم نفاذية الوصلات وعملية التوصيل وهذا استنادا إلى أن بعض النتائج التي تشير إلى أن تثبيط هذه البروتينات أو تحطيمها لا يؤثر على عملية النقل، لكن هذه النتائج متعلقة بالمواد الدقيقة جدا ولا تتعلق بالمواد الكبيرة التي تنقل عبر الوصلات، كما أنها ليست أدلة قوية مقارنة بالأدلة التي تبين أهمية البروتينات الهيكلية في تنظيم النقل عبر الوصلات [Blackman & Overall 2001، Radford & White 1998، White et al. 1994]. من بين التجارب المؤكدة لذلك هي أن تثبيط الألياف الدقيقة لبروتينات الأكتين بواسطة مركبات الفالويد Phalloides ينتج عنه توقف النقل من خلية إلى أخرى. بالإضافة إلى ذلك أشارت الدراسات أن ألياف الأكتين التي تنقل المواد لا تتحرك من خلية إلى أخرى بل تبقى ثابتة في نفس الخلية بينما تقوم بالتوصيل عبر آليات معينة. عموما الألياف البروتينية للأكتين المرتبطة بالشبكة الهيولية للوصلات تقوم بتوصيل العديد من المواد وقد لوحظت هذه العملية بشكل مهم عند الخلايا البرنشيمية الحية لخشب الأنواع الشجرية أين وجد أن ألياف البروتينات الهيكلية (أكتين) تلعب دورا مهما جدا في توفير الاستمرارية الحية بين الخلايا الخشبية الحية [Chaffey & Barlow 2001]. ومن هنا يمكن أن نتوقع أن الأوعية الخشبية الحية عند مساهمتها في عمليات النقل فإنها تعتمد كثيرا على دور الألياف البروتينية لتنظيم هذه العملية، ورغم أن هذا يحتاج إلى الدعم التجريبي إلا أن النتائج المتوفرة في الدراسات القريبة من الموضوع تضع قاعدة قوية يمكن الاعتماد عليها للانطلاق في دراسة هذه الظاهرة.

من جهة أخرى، وإن كانت بروتينات الأكتين الهيكلية ثابتة وغير متحركة، فإن بروتينات الميوزين يعتقد أنها أكثر حركية ويمكنها أن تنتقل على طول الغشاء البلازمي للشبكة الهيولية. في الحقيقة بروتينات الميوزين تعمل على ربط الشبكة الهيولية بالبروتينات الثابتة الهيكلية (أكتين). لذلك يمكن أن تساهم بروتينات الميوزين في عملية النقل عن طريق ارتباطها بالمواد ونقلها مباشرة عن طريق الحركة المباشرة على سطح الغشاء البلازمي للشبكة الهيولية. وعلى العموم يشير العديد من الباحثين أن بروتينات ومركبات الغشاء البلازمي للشبكة الهيولية يمكنها التحرك والتنقل حتى إلى الخلايا المجاورة وبالتالي المواد المرتبطة بغشاء الشبكة سوف تنتقل معها، عكس بروتينات الغشاء البلازمي المحيط بالوصلات الخلوية الذي يتميز بالثبات وعدم الحركة [Grabski et al. 1993]. ونتيجة لمشاركة بروتينات الميوزين في عملية التوصيل عبر الألياف الأكتينية فإن عملية النقل سوف تكون أحادية الاتجاه نحو القطب السالب أو الموجب لألياف الأكتين، وهذا هو الشيء الذي يمكنه تفسير الحركة الموجهة التي تلاحظ في كثير من الحالات في النقل عبر الوصلات الخلوية. فعلى سبيل المثال يلاحظ عند العديد من النباتات أن حركة المنتجات الأيضية تكون ذات اتجاه محدد ونحو جانب واضح للخلية [Ding & Tazawa 1989].

هذا ويذهب بعض الباحثين إلى الخوض في البحث عن المكان المحدد للتحكم في عملية مراقبة النقل عبر الوصلات الخلوية، فمنهم من يعتقد أن عملية التحكم تتم على طول القناة الجدارية أي على طول الأنبوبة الهيولية. في حين يرى آخرون أن مكان التحكم يكون عند مدخل القناة الجدارية أي في الجهة السطحية للجدار الخلوي المقابلة للسيتوبلازما، وهذا استنادا لوجود بروتينات انقباضية في هذه المنطقة تتأثر بالعديد من الجزيئات مثل الأنزيمات والأيونات كالكالسيوم حيث ينتج عن وجود هذه الجزيئات إغلاق الفتحة النهائية للقناة [Martindale & Salisbury 1990].

ج. تأثير الانتباج والضغط الخلوي Effect of turgor and cell pressure

من المعروف أن النقل عبر الوصلات الخلوية يتأثر ويتغير نتيجة للتغيرات في حالات الانتباج والضغط الخلوي. فعلى عكس التنظيم المحكم بواسطة البروتينات الهيكلية التي رأيناها سابقا، فإن الاستجابة للتغيرات الانتباجية تمثل آلية لمراقبة النقل ومقاومة الاجهادات المائية الناتجة عن الجفاف أو الجروح. من الملاحظات المرتبطة بالموضوع وجد أن زيادة الضغط الانتباجي في خلايا الأوراق الحديثة

لنبات التبغ تؤدي إلى توقف التوصيل الداخلي عبر الوصلات الخلوية حيث لوحظ توقف حركة الصبغات السيمبلاستية التي تم حقنها داخل هذه الخلايا عند ارتفاع الضغط الخلوي، لكن تحت الضغط الخلوي الضعيف يلاحظ استمرار تدفق وتنقل الملونات نحو الخلايا المجاورة [Oparka & Prior 1992]. غلق الوصلات الخلوية يحدث في مدة زمنية قصيرة نوعاً ما ولا يتعدى 10 دقائق. هذا بالإضافة إلى أن تغيرات الناقلية في الوصلات الخلوية نتيجة للضغط الخلوي هي أيضاً تتأثر بحالات الأنزيمات الخلوية الداخلية التي تتأثر بدورها بتوفر الأكسجين وبعض العوامل الخارجية، عموماً نقص التهوية عند حالات الانتباج يؤدي إلى عدم غلق الوصلات وهذا يعني أن الأنزيمات التنفسية ATP ase ضرورية لغلق الوصلات الخلوية. على كل حال الدلائل كثيرة في هذا الموضوع وكلها تصب في قالب واحد هو أن عملية التوصيل عبر الوصلات الخلوية تخضع للتحكم بواسطة الحالات الهيدروليكية للخلية الحية [Oparka & Prior 1992].

د. الكالوز (صمغ الجروح) Callose

من بين العوامل التي يعتقد أنها تتحكم في الناقلية عبر الوصلات الخلوية نجد الكالوز Callose أو ما يعرف بصمغ الجروح. ولما كان إنتاج وتوضع الكالوز يحدث بشكل بطيء، فإن هذه العملية تستعمل لمقاومة الجروح والإصابات الميكروبية أكثر مما تستعمل كألية سريعة لمراقبة النقل بين الخلايا. يتوضع الكالوز على مدخل الوصلات الخلوية ويمنع بذلك الاتصال الخارجي للخلية، وتكون هذه العملية مختلفة في الطريقة والسرعة بين مختلف الأنواع الخلوية. أيضاً يمكن للكالوز أن يعمل على حماية الخلايا المولدة (كامبيوم) أثناء فترة السكون، حيث يتوضع على الوصلات ويغلق الاتصالات الخارجية وبذلك يعزل الخلايا المولدة عن الأنسجة المجاورة [Rinne & van der Schoot 1998]. لكن بالإضافة للجروح والإصابات الميكروبية، يمكن للكالوز أن يتشكل نتيجة للتغيرات الهرمونية أو الانتباجية للخلايا، والأدلة على ذلك كثيرة ومتنوعة [Rinne & van der Schoot 1998، Wolf et al. 1991].

هـ. توقيف أو حذف الوصلات الخلوية Block or loss of Plasmodesmata

بالإضافة للعوامل السابقة التي يمكنها التحكم في نشاط وفعالية الوصلات الخلوية وبالتالي التحكم في النقل الحي بين الخلايا، يمكن للخلية أن تتحكم في عدد الوصلات الخلوية النشطة عن طريق غلق

وتوقيف بعضها أو حتى إزالتها بعضها الآخر سواء بشكل مؤقت أو دائم. على سبيل المثال وجد عند الخلايا الحارسة لأوراق النباتات أنه أثناء نمو ونضج هذه الخلايا تتوضع بعض المركبات الجدارية على معظم الوصلات الخلوية مما يسبب في غلقها بالكامل وهو الشيء الذي يؤدي إلى عزل هذه الخلايا عن باقي الخلايا الورقية [Wille & Lucas 1984]. مثال آخر على هذه الظاهرة لوحظ عند الخلايا النقل لأوراق الذرة البالغة، حيث وجد أنه يتم غلق الوصلات الخلوية التي تربط الخلايا البرنشيمية الخشبية بخلايا غمد الحزم الوعائية في العروق الورقية، وذلك ما يمنع انتقال السكر من الخلايا الورقية إلى الحزم الخشبية. إضافة إلى ذلك، عند العديد من الأوراق النباتية يلاحظ اختزال في عدد الوصلات الخلوية عند خلايا الميزوفيل وذلك بعد نضج وبلوغ الأوراق.

انطلاقاً من المعطيات التي رأيناها بالنسبة للوصلات الخلوية سواء الموجودة في الأنسجة النباتية النامية أو المتخصصة فإنه يمكن الاستنتاج بأن الوصلات الخلوية ليست مجرد ثقب أو قنوات ثابتة عبر الجدران الخلوية للخلايا المتجاورة، بل إنها تمثل أنظمة أكثر تعقيداً وديناميكية حيث يمكنها تحديد ومراقبة تنقل المواد. ورغم أن معظم الدراسات المنشورة تصف الوصلات الخلوية بشكلها البسيط مثل الموجود في الشكل السابق (شكل 11) إلا أنه من الواضح وجود العديد من الاختلافات في تركيب وتوضع الوصلات بين مختلف الأنسجة وكذلك بين مختلف الخلايا للنسيج الواحد. هذا إضافة إلى الاختلافات الجذرية في المواد التي يمكن لمختلف الوصلات أن تنقلها بين الخلايا، ومن هذا المنطلق لن يكون مفاجئاً في المستقبل أن يتم تقسيم الوصلات الخلوية إلى عدة مجموعات مختلفة في التركيب والوظيفة.

II. 3. 5. الأوعية الخشبية الحية والنقل الداخلي الحي

Living xylem elements and the symplastic transport

صحيح أن الأوعية الحية تمثل عائقاً أمام الحركة الخارجية الحرة عندما تتواجد في الشبكة الخشبية، لكنها في الوقت نفسه يمكنها أن تساهم في النقل الداخلي الحي، حيث يمكن لكميات معينة من الماء أن تنتقل داخلياً عبر الوصلات الخلوية التي تربط الأوعية الحية بالخلايا المجاورة. هناك احتمال كبير لتنتقل الماء وبشكل بطيء داخل الأوعية الفتية الحية وهذا التنقل يخضع بشكل كبير إلى آليات النقل

الداخلي الحي، وهذا طبيعي جدا لأن الأوعية الحية تمتلك جميع الخصائص البيولوجية للخلية النباتية الحية.

إذا كان النقل عبر الشبكة الخشبية الميتة يتم عبر التدفق الخارجي تحت قوى الانتشار والشد والتماسك التي تنشأ من عمليات التبخر والنتح عند سطح الأوراق، فإن النقل عبر الخلايا الخشبية الحية لا يمكنه أن يتم بهذه الطريقة وهذا لأن الخلايا الحية هي أنظمة مغلقة وكتل مليئة بالسيتوبلازما والعضيات الخلوية. إن الحركة الأوبلاستية الحرة لا تتحقق في الخلايا الحية ولا يمكن لقوى الشد والتماسك أن تعمل في هذه الحالة. هذا هو السبب الذي يجعل آليات النقل في العناصر الخشبية الحية (مثل البرنشيمة الخشبية والأوعية الحية) يختلف كثيرا عن ذلك الموجود عند العناصر الخشبية المفتوحة الميتة. وفي الحقيقة تتم عملية النقل عبر العناصر الخشبية الحية بواسطة النقل السيمبلاستي Symplastic والذي يعتمد على تحرك الماء عبر شبكة الامتدادات السيتوبلازمية التي تمتد من خلية إلى أخرى (الوصلات الخلوية [Evert et al. 1996، Roberts & Oparka 2003]). من الجدير بالذكر أن الوصلات الخلوية لوحظ بأنها تتواجد بشكل كبير ومتطور عند البرنشيمة الخشبية الناقلة مثل أشعة الخشب وبرنشيمة الممصات عند النباتات المتطفلة وكذلك في العناصر الخشبية النامية مثل الأوعية الحية.

سوف نخصص جزءا كبيرا من هذه الدراسة لمناقشة النقل الداخلي الحي عبر الأوعية الفتية الحية، وسوف نستعرض العديد من البراهين والأدلة سواء من دراستنا الحالية أو من الدراسات والتقارير المتعلقة بهذه الظاهرة. والفرضية الرئيسية التي نحاول تدعيمها في هذه الحالة هي أن الأوعية الفتية الحية تعمل كنظام توصيل بين الشبكة الخشبية الميتة والخلايا الحية، بمعنى آخر، تقوم الأوعية الحية بنقل وتوصيل الماء لمسافات قصيرة عبر النقل الداخلي الحي وذلك من وإلى الشبكة الخشبية الميتة.

الفصل الثالث

الوسائل والطرق

Materials and Methods

يوسف حليس / الأوعية الحية وأنماط الحركة في الأنسجة الحشوية النامية

الوسائل والطرق

Materials and Methods

III. 1. العينات النباتية Plant materials

في البداية تجدر الإشارة إلى أنه تم اختبار العديد من الأنواع النباتية والتي تنتمي إلى عائلات مختلفة، وهذا من أجل تحديد العينات المناسبة لتجاربنا والتي تعطي نتائج واضحة ومعبرة. نذكر على سبيل المثال نباتات مثل القرع *Cucurbita maxima* والطماطم *Lycopersicum esculentum* ونبات العليق *Ipomoea pes-caprae* والعديد من الأنواع الأخرى. لكن معظم هذه النباتات لم تكن مناسبة لاختبارات السحب والتلوين ولم تعطي نتائج واضحة. الأنواع التي أثبتت صلاحيتها وأعطت نتائج مشجعة وتقرر استعمالها كنباتات تجريبية في هذا البحث هي نبات العنب المزروع *Vitis vinifera* ونبات العنب العذراء *Parthenocissus quinquefolia* وأخيرا نبات النخيل *Phoenix dactelifera*

III. 1. 1. سيقان عنب المائدة *Vitis vinifera L.*

كونه من النباتات المتسلقة، يعتبر نبات عنب المائدة أحد النماذج التجريبية المناسبة لدراسة الجهاز الخشبي النامي للسيقان. النظام الخشبي لهذا النبات يتميز بعناصر وعائية واسعة وطويلة قد تمتد إلى عدة سلاميات عبر الساق. الحزم الوعائية واضحة والخشب الأولي والثانوي يمكن تمييزهما بسهولة.

يعتبر نبات عنب المائدة من النباتات واسعة الانتشار بسبب أهميته التجارية والغذائية، فهو من الشجيرات المتسلقة ذات السيقان الطويلة والتي قد تمتد إلى عدة أمتار من دون أن تتفرع. أوراقه متوالية على الساق وتتميز بعنق طويل ونصل واسع ومقسم إلى خمسة فصوص ذات حواف متعرجة (شكل 13). والخصائص التصنيفية للعنب موضحة في الجدول 1 .

جميع العينات تم الحصول عليها من الأشجار البالغة المزروعة في الحقل خلال فترة النمو القصوى للنبات (من شهر ماي إلى جويلية). استعملت الأفرع الحديثة النامية لدراسة الخشب الفتى، حيث تم قطعها في الصباح الباكر عند ظروف الحرارة والرطوبة المناسبين وجمعت في أكياس بلاستيكية مغلقة لحفظها من الجفاف ومن ثم نقلت مباشرة إلى المختبر. وقد كانت الأفرع الخضراء مكونة من حوالي 25 سلامية وطولها تراوح بين 130 سم إلى 180 سم. من جهة أخرى، استعملت السيقان البالغة المتخشبة

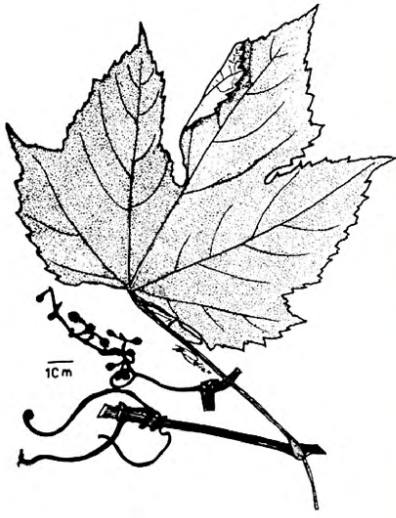
في التجارب المتعلقة بالخشب الناضج. لذلك قطعنا العينات من السيقان التي تجاوز عمرها السنة الواحدة، حيث اخترنا السيقان المستقيمة والسليمة وغير المتقرعة وقمنا بقطع عينات مكونة من حوالي 10 سلاميات وحفظت في الأكياس البلاستيكية لنقلها إلى المختبر. العينات تحصلنا عليها من معهد البيولوجيا بجامعة أم البواقي، هذا بالإضافة إلى بعض العينات التي جلبت من المزارع المستثمرات الفلاحية، طريق عين البيضاء - أم البواقي.

III. 1. 2. سيقان العنب العذراء *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planchon.

هذا النبات يشبه جدا نبات العنب الشائع سواء من الناحية الشكلية-التشريحية أو من الناحية التطورية-الوظيفية (جدول 1). لذلك فإن خصائص السيقان لهذا النبات تشبه الخصائص التي ذكرناها أعلاه بالنسبة لنبات العنب العادي. عموما سيقان العنب العذراء تكون رقيقة نوعا ما مقارنة بنبات العنب، كذلك طول السلاميات يكون أقصر قليلا. من الناحية التشريحية تكون الأوعية الخشبية الناقلة لهذا النبات في حزم عمودية قريبة جدا من تلك التي يملكها نبات عنب المائدة، والأوعية تكون واسعة وبارزة جدا في المقاطع العرضية.

أوراق العنب العذراء تتميز بعنق طويلة ورقيقة، أما النصل فهو مقسم إلى خمسة وريقات متطاولة وهي بذلك تختلف عن نبات عنب المائدة الذي تكون أوراقه مقسمة إلى خمسة فصوص وليس وريقات واضحة (أنظر الشكل 14). يزرع هذا النبات للزينة فقط وهو غير منتشر بكثرة مثل العنب المزروعة، لذلك كان الحصول على عينات هذا النبات من الحدائق والمشاتل المتخصصة في نباتات الزينة.

كما هو الحال بالنسبة للعنب المزروعة، فإن العينات المستعملة في هذه الدراسة كانت من الأفرع النامية الخضراء، والتي جمعت في الظروف المناسبة في الصباح الباكر وتم نقلها مباشرة إلى المختبر في أكياس بلاستيكية خاصة. كانت الأفرع الخضراء مكونة من حوالي 25 سلامية وطولها تراوح بين 120 سم إلى 160 سم. أما تجارب الخشب البالغة فقد استعملت فيها الأغصان البالغة المتخشبة ذات العمر الذي يتجاوز السنة الكاملة. جميع العينات تم جلبها من حديقة التجارب لجامعة أم البواقي، كما تم جلب بعض العينات من بعض الحدائق الشخصية في مدينة أم البواقي.



شكل 13. سيقان وثمار العنب المزروعة.



شكل 14. سيقان وثمار نبات العنب العذراء (عنب الزينة).

III. 1. 3. جذور النخيل *Phoenix dactelifera* L.

إن دراسة الجذور بواسطة اختبار السحب والتلوين يعتبر من العمليات الصعبة نوعا ما، وذلك لأن أغلب الجذور رقيقة جدا وحساسة خاصة عند المناطق القريبة من القمة أين يستحيل في كثير من الأحيان التعامل مع هذا النوع من الأعضاء، والحل الوحيد لهذه المعضلة هو إيجاد نباتات تمتلك الجذور المناسبة، ولحسن الحظ فإن نباتات العائلة النخيلية تتميز بجذور سميكة وكبيرة حتى عند المنطقة القريبة من القمة النامية فجذور هذه النباتات تنمو بسمك واحد (حوالي 1 سم) من القمة النامية حتى المناطق الأكثر بلوغا، وتكون بذلك مادة مناسبة جدا لتطبيق اختبار السحب والتلوين ودراسة الأوعية الفتية الحية للمجموع الجذري. وطبعا فإن نخيل التمر *Phoenix dactylefera* هي الأشجار الأكثر شيوعا وهي النباتات التي سوف تعتمد عليها الدراسة.

تكون جذور النخيل غليظة ومتشعبة، يغلب عليها اللون الأبيض وسطحها أملس تبدو عليه بعض التعرجات الصغيرة (الشكل 15). يشار إلى أن جذور النخيل لا تمتلك الشعيرات الجذرية (الشعيرات الماصة) [Shabbir et al. 2011]. تخرج الجذور من القاعدة المنتفخة للجذع، والتي يسميها البعض بالبصلة، ويمكن أن نميز الجذور الأولية (الرئيسية) وهي التي تخرج مباشرة من قاعدة النخلة، وتتميز بسمك كبير قد يتعدى 1 سم، وتمتد لمسافات طويلة، كما يمكن أن نميز الجذور الفرعية وهي التي تنفرع من الجذور الرئيسية، وتتميز بسمك صغير ولا تمتد طويلا (شكل 15).

يختلف امتداد المجموع الجذري وتشعبه في التربة باختلاف عمق المياه الجوفية وطريقة الزراعة وطبيعة التربة وتبعاً للصنف المزروع، وعلى العموم فالجذور التي تخرج قريبا من سطح التربة أو فوقها تعرف بالجذور التنفسية، وهي تلعب دورا رئيسيا في التنفس خاصة إذا غمرت باقي الجذور في الماء، أما الجذور التي تمتد أفقيا وفي أعماق متوسطة فتعرف بالجذور الغذائية، وذلك لأن معظم العناصر المعدنية التي يحتاجها النبات تمتص بواسطة هذه الجذور، وأخيرا، تعرف الجذور التي تمتد في العمق بجذور الإمتصاص، وذلك لأنها تغوص في أعماق التربة باحثة عن المياه.

خلال دراستنا هذه تم الحصول على جذور النخيل من الأشجار النامية في الغوط أو ما يعرف بحفر النخيل الموجودة في منطقة وادي سوف. جمعت الجذور خلال فترات النمو السريعة أي خلال أشهر الربيع والصيف (من شهر ماي إلى شهر أوت)، حيث يتم حفر التربة والبحث عن العينات خلال الصباح الباكر أين الرطوبة والحرارة المناسبين. تقطع الأجزاء الطرفية بطول 75 سم بداية من القمة النامية، حيث تحتوي هذه الأجزاء على القمة الميرستيمية والأجزاء النامية من الجذر وهي المطلوبة في هذه الدراسة. تنقل العينات مباشرة وبشكل سريع إلى المختبر في حاويات مليئة بالماء حيث تغمر الجذور كلياً في الماء لضمان سلامتها لأطول مدة ممكنة. الجوانب التصنيفية للنخيل موضحة في الجدول 1.



شكل 15. الجذور الحديثة النامية لأشجار النخيل. لاحظ أن النهايات القمية للجذور خالية من الشعيرات الماصة، وهذه من الخواص المميزة لنبات النخيل.

جدول 1: الخصائص التصنيفية لمختلف النباتات المستعملة [Mebberley et al. 2008].

النخيل	العنب العذراء	عنب المائدة	
<i>Phoenix</i>	<i>Parthenocissus</i>	<i>Vitis</i>	النوع
<i>dactelifera L.</i>	<i>quinquefolia (L.) Planchon.</i>	<i>vinifera L.</i>	species
Phoenix	Parthenocissus	Vitis	الجنس Genus
Arecaceae	Vitaceae	Vitaceae	العائلة Family
Arecales	Rhamnales	Rhamnales	الرتبة Order
ثنائيات الفلقة	ثنائيات الفلقة	ثنائيات الفلقة	الطائفة Class
Liliopsida	Magnoliopsida	Magnoliopsida	الشعبة Division
النباتات الزهرية	النباتات الزهرية	النباتات الزهرية	المملكة Kingdom
Magnoliophyta	Magnoliophyta	Magnoliophyta	
المملكة النباتية	المملكة النباتية	المملكة النباتية	
Plantae	Plantae	Plantae	

III. 2. اختبار السحب والتلوين Suction-coloration test

لقد تم تصميم اختبار السحب والتلوين وتطويره وفقا للتجارب الأولية والقوانين الفيزيوكيميائية وخصائص الجهاز الخشبي وعناصره الناقلة. وهو عبارة عن اختبار تجريبي يهدف إلى الكشف عن الأوعية الفتية الحية ويسمح بتحديد نسبتها وتوزيعها في مختلف الأعضاء النباتية، وقد تم تصميم هذا الاختبار وتطويره بالاعتماد على المبادئ الفيزيائية والبيولوجية للأوعية الناقلة مع متابعة وتحليل التجارب الأولية والمحاولات المخبرية لتحسين الأداء وزيادة درجات الدقة، إضافة إلى اختيار الوسائل المناسبة والمواد الموافقة والمراحل التجريبية الملائمة وتجنب الوسائل النادرة والإجراءات المعقدة والشروط الصعبة، وقد روعي في تصميم الاختبار أن يكون بسيطا وسهل التطبيق ولا يحتاج إلى مراقبة الظروف الخارجية ولا يتطلب توفر الشروط الخاصة والمحددة.

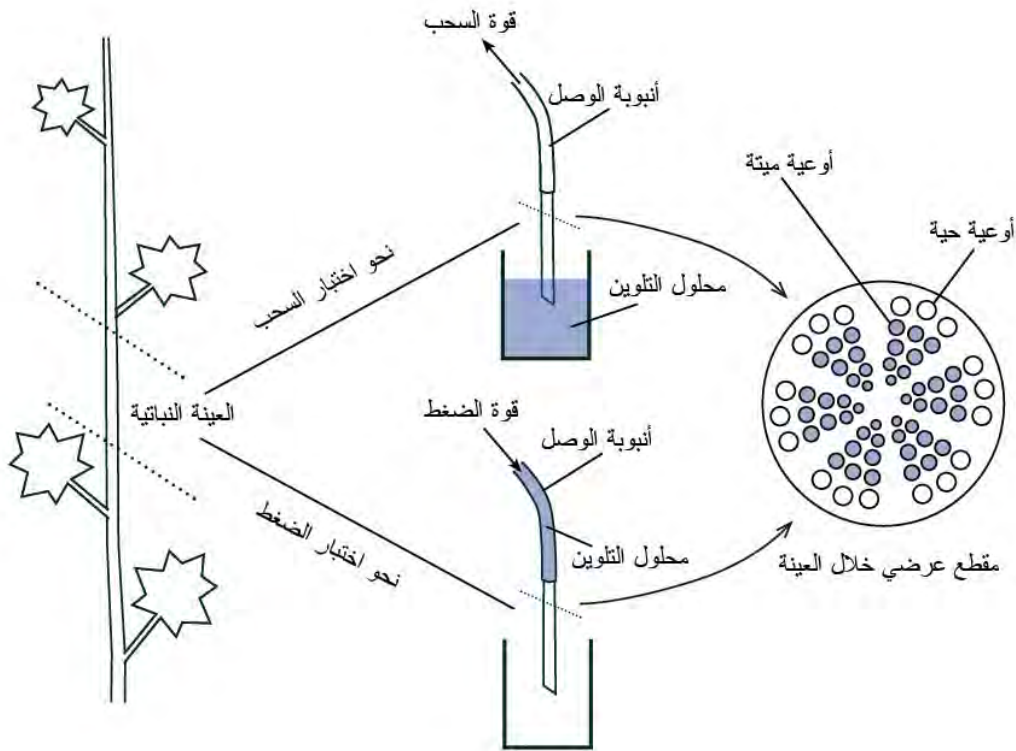
III. 2. 1. مبدأ الاختبار Principle of the test

يعتمد اختبار السحب والتلوين على مبدأ أساسي يركز على الخصائص التركيبية للوعاء الخشبي، فمن الناحية التشريحية تكون الأوعية البالغة الميتة عبارة عن أنابيب متصلة وفارغة وتسمح بالمرور المباشر للمحاليل، على عكس الأوعية الفتية الحية فهي مسدودة ومقفلتة بالجدران العرضية والسيتوبلازما الحية وهي لا تسمح بمرور المحاليل والمركبات. وانطلاقا من هذه الخصائص يمكن التعرف على الوعاء الميت وتمييزه عن الوعاء الحي وذلك بسحب المحلول الملون عبر الأوعية الخشبية عن طريق الامتصاص والسحب بواسطة المضخة الماصة وتحت ضغط سلبي كبير (شكل 16)، حيث نقوم بتوصيل الطرف العلوي لقطعة الساق أو الجذر بأنبوبة السحب أما الطرف الآخر فيغمس في المحلول الملون، وبعد تشغيل عملية السحب فإن المحلول الملون سوف يمر عبر شبكة الأوعية الميتة للعينة وهو ما يجعلها تتلون، أما الأوعية الحية فتبقى غير ملونة لأنها لا تسمح بدخول الملون. لذلك عند إجراء مقطع عرضي في منتصف العينة النباتية المدروسة يمكن ملاحظة الأوعية الملونة والتي تمثل الأوعية البالغة الميتة، أما الأوعية التي لم تتلون فإنها تمثل الأوعية الفتية الحية. وطبعاً، هناك عدة احتياطات وإجراءات يجب إتباعها لضمان النتائج الصحيحة والواضحة مثل اختيار الأعضاء النباتية المناسبة، والتطبيق السريع والجيد للاختبار... الخ.

الملونات التي يجب استعمالها في هذا الاختبار يجب أن تنتمي إلى صنف الملونات الأيوبلاستية Apoplastic dyes أي الملونات التي تتحرك بحرية عبر الشبكة الخشبية وتمر خلال النقر والثقوب بين العناصر الوعائية ولكنها في نفس الوقت لا تدخل إلى الخلايا الحية. عموماً هناك الكثير من هذه الملونات مثل الصفرانين Safranin ، أزرق التولويدين Toluidine blue-O (TBO)، البنفسج

الكريستالي Crystal Violet، أزرق إيفانس Evans blue، الفوشين القاعدي Basic fuchin، أزرق الأليسيان Alcian blue.

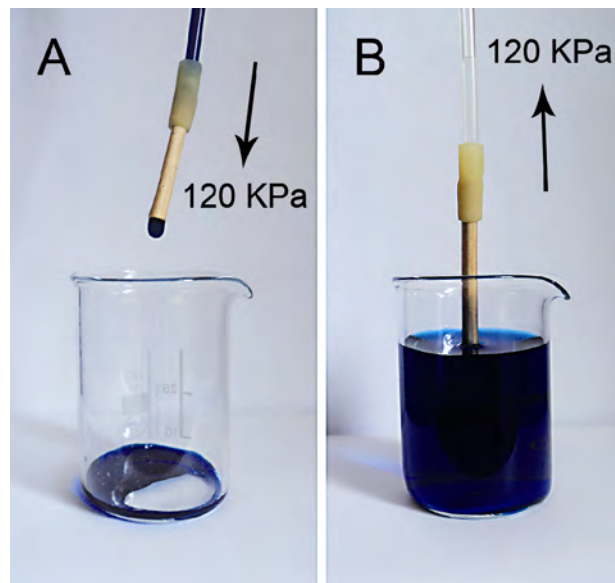
من الجدير بالذكر هو أن اختبار السحب والتلوين يمكن تطبيقه بالطريقة العكسية تماما وتكون النتائج نفسها تقريبا، وهو ما يدعى باختبار الضغط والتلوين Pressure-coloration test (شكل 16، 17). ففي هذه الحالة يتم ضخ المحلول الملون في العينة النباتية بدلا من سحبها، حيث يتحرك الملون في الشبكة الخشبية الميتة تحت قوى الضغط، وهو ما يلون العناصر الميتة ويترك العناصر الحية بدون تلوين. لكن ومن الناحية العملية يكون اختبار السحب أسهل وأضمن من اختبار الضغط (شكل 17)، فعندما تطبق الضغط العالي لدفع الملون عبر الجهاز الخشبي يمكن لأنبوب الضغط أن ينفصل عن العينة ويتسبب في تطاير الملون وإفشال التجربة مع تعريض الباحث والمختبر لمشاكل عديدة. على العكس، مهما ارتفعت درجة السحب في اختبار السحب والتلوين، يبقى أنبوب المضخة مربوط بالعينة النباتية وذلك لأن السحب يزيد من التماس الطرفين نتيجة لقوى الشفط.



شكل 16. رسم تخطيطي يوضح المراحل المتبعة في اختبار السحب والتلوين واختبار الضغط. المخطط لا يخضع لمقياس رسم.

III. 2. 2. محلول التلوين (أزرق التولويدين Toluidine blue O)

استعملنا في هذه الدراسة محلول أزرق التولويدين (Toluidine blue-O (TBO) في اختبارات السحب والتلوين وكذلك في مختلف التجارب الخاصة بالشبكة الخشبية والنقل الجانبي (شكل 17). هذا الملون يتحرك بحرية ضمن الجهاز الخشبي حيث ينتقل عبر لمعة العناصر الخشبية وخلال النقر المزدوجة والصفائح المثقوبة للجدران العرضية [Chatelet et al. 2006]، في حين لا يمكن لمحلول التولويدين أن يدخل إلى الخلايا الحية لأن الغشاء السيتوبلازمي يمنع مرور الجزيئات الكبيرة لهذا المحلول الأزرق [Shane et al. 2000]. تركيز المحلول المستعمل في التجارب المختلفة كان 01 غ/ل.



شكل 17. يوضح عملية السحب (شكل B) وعملية الضغط (شكل A) في اختبار السحب والتلوين. باستعمال قوى الضغط العالية يتم سحب أو دفع المحلول الملون خلال النسيج الخشبي للعينة النباتية. من المستحسن استعمال أنبوب بلاستيكي شفاف للربط بين العينة النباتية ومضخة الضغط لكي يسمح بملاحظة حركة ومرور الملون عبر العينة.

III. 2. 3. الفحص المجهرى وصور المقاطع

Microscopy and photomicrography

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

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

الصور المجهرية (شكل 18) تم التقاطها بالاستعانة بالمجهر الرقمي طراز Motic DMB1- 2MP

Motic Digital Microscope (DMB1- 2MP, Motic Instruments Inc., Xiamen, China).

أخيراً، نشير إلى أن معظم التجارب المخبرية قد تمت على مستوى مخبر الكيمياء النباتية ومخب
الجزينات الحيوية وتحسين النباتات بجامعة أم البواقي، كما أن بعض التجارب المكتملة قد تم إجراؤها على
مستوى مخابر الفسيولوجيا النباتية في محطة التجارب لمركز البحث العلمي والتقني للمناطق الجافة
CRSTRA بمدينة تقرت.

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

First part: the effect on the anatomical pattern of xylem network

الهدف من هذه التجارب هو إظهار كيف يؤثر تواجد وتوزيع الأوعية الحية على تركيبية وتشريح الحزم الخشبية النامية. بما أن الأوعية الحية تمثل مناطق مغلقة من الشبكة الخشبية، فإن تواجدها يشكل مكونا تشريحيا هاما ويضيف نوعا من التعقيد والتداخل ضمن الشبكة الخشبية، وبالتالي يؤثر على طبيعة واتجاهات الحركة الخارجية الحرة ضمن الشبكة الخشبية الميئة.

لهذا السبب قمنا بدراسة تواجد وتوضع الأوعية الحية ضمن الشبكة الخشبية النامية وذلك لوضع خريطة تشريحية للحزم النامية و لتحديد نموذج مفصل للمسار الخشبي أثناء فترة النمو. إن هذه التجارب سوف تساعدنا على فهم الهندسة التشريحية للحزم الخشبية التي هي في طور النمو، وهو الشيء الذي من شأنه أن يسمح لنا باقتراح المسار الحقيقي للماء أثناء انتقاله عبر الحزم الفتية. في هذا الجزء من البحث استعملنا اختبار السحب والتلوين لدراسة التواجد التشريحي للأوعية الحية على طول الحزم الخشبية النامية للسيقان والجذور، وهذا لمعرفة توضعها التشريحي عند المناطق المختلفة البعيدة عن القمة النامية. بعد ذلك ومن أجل رسم خريطة تفصيلية للشبكة الخشبية النامية سواء بالنسبة للساق أو الجذور فقد قمنا بتتبع المراحل المختلفة لتمايز ونمو ونضج الأوعية الخشبية وهذا أيضا باستعمال اختبار السحب والتلوين.

III. 3. 1. المواد النباتية Plant materials

العينات النباتية المستعملة في هذه التجارب تنتمي إلى نبات العنب *Vitis vinifera* ونبات العنب العذراء *Parthenocissus quinquefolia* بالنسبة للدراسات الخاصة بالأعضاء الهوائية (شكل 13، 14). أما بالنسبة للأعضاء السفلية فقد استعملت الجذور الحديثة لنبات النخيل *Phoenix dactelifera* (شكل 15). يتم إحضار العينات المناسبة والخالية من العيوب في الصباح الباكر وتوضع في أكياس بلاستيكية محكمة الغلق لمنع التبخر الشديد ودخول الهواء خاصة إلى الأنسجة الخشبية. في المختبر يستحسن أن تتم جميع عمليات قص وتقسيم الأجزاء النباتية تحت الماء لتجنب المشاكل التجريبية المصاحبة لتدفق فقاعات الهواء إلى الأوعية الخشبية.

III. 3. 2. تواجد الأوعية الحية في السيقان النامية

Presence of living vessels in developing stems

لدراسة التواجد والتوضع التشريحي للأوعية الحية على طول المسار الخشبي للسيقان النامية الخضراء للنباتات المدروسة (عنب المائدة ، العنب العذراء)، تم فحص الجهاز الخشبي لقطع من الساق مأخوذة من مسافات متتالية من القمة النامية وذلك بدءاً من السلامة الرابعة القريبة من القمة حتى السلامة السفلية رقم 21. من كل سلامة نقطع جزءاً من الساق طوله 06 سم ويوضع مباشرة في الماء لمنع الجفاف أو دخول الهواء إلى النظام الخشبي.

استعملنا كلا من اختبار السحب واختبار الضغط للكشف عن الأوعية الحية (شكل 16). في اختبار السحب والتلوين تأخذ القطعة الساقية (طولها 06 سم) وترتبط مع أنبوبة شفافة للمضخة الساحبة عبر طرفها العلوي، أما الطرف السفلي فيغمس في المحلول الملون (أزرق التولويدين). بعد ذلك تطبق القوة الساحبة بقوة ضغط تساوي -120 كيلو باسكال (-120 KPa)، تترك القطعة تحت السحب لمدة قصيرة من 5 إلى 10 ثوان أي عندما يظهر المحلول الملون في الطرف العلوي للقطعة المربوط بأنبوبة السحب. بعدها يوقف السحب وتأخذ القطعة للفحص المجهرى، حيث نعمل مقطع عرضي عند منتصفها تقريبا ونلاحظ تواجد الأوعية الحية تحت المجهر الضوئي عند التكبير المناسب (عادة بين 40× و 100×). عند الفحص يمكن تمييز الأوعية البالغة الميته من الأوعية الحية عن طريق التلوين، حيث تكون الأوعية الميته ملونة بالأزرق بينما تكون الأوعية الحية غير ملونة تماماً (شكل 16).

في اختبار الضغط والتلوين، تؤخذ القطعة الساقية وترتبط عند طرفها السفلي بمضخة الضغط عن طريق أنبوبة شفافة مملوءة بالملون (شكل 17)، أما الطرف العلوي فيوجه نحو كأس بيشر لجمع الملون المتدفق. يشغل الضغط العالي (120 كيلو باسكال) لمدة قصيرة لا تتعدى 10 ثوان وبعدها يقف لتنتقل العينة نحو الفحص المجهرى (شكل 16). حيث وبنفس الطريقة نعمل مقطع عرضي عند منتصفها ونلاحظ تواجد الأوعية الحية تحت المجهر الضوئي.

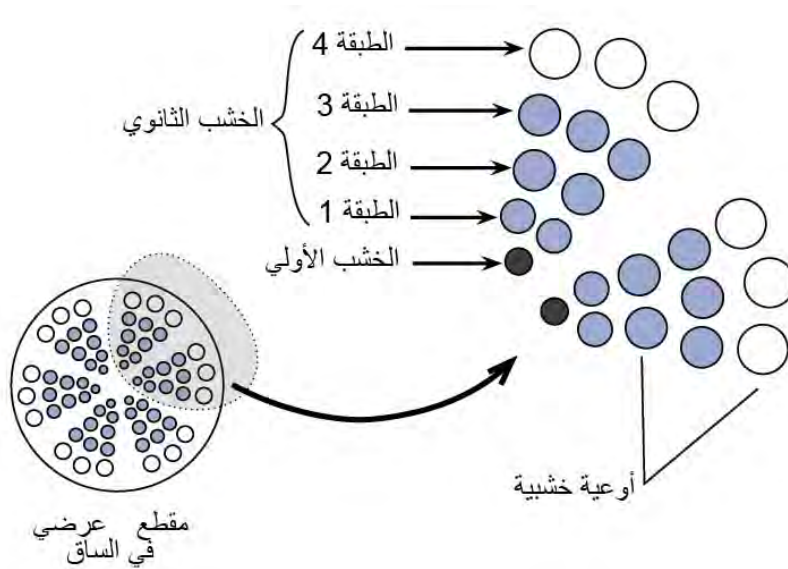
III. 3. 3. تواجد الأوعية الحية في الجذور النامية

Presence of living vessels in developing roots

بنفس الطريقة التي استعملت مع السيقان النامية، بواسطة اختبار السحب والتلوين قمنا بفحص الجذور النامية لنبات النخيل من أجل التعرف على تواجد وتوزيع الأوعية الفتية الحية ضمن الجهاز الخشبي. نأخذ الجزء الطرفي للجذر والذي يحتوي على القمة النامية (90 سم الأخيرة من الجذر) ونقسمه إلى عدة قطع متساوية بطول 10 سم. نحفظ القطع الجذرية في الماء لحمايتها من الجفاف. عند

اختبار السحب والتلوين تأخذ كل قطعة جذرية وتوصل عند طرفها العلوي بأنبوبة السحب. الجزء السفلي يغمر في المحلول الملون ومن ثم تشغل قوة السحب لمدة قصيرة لا تتعدى 10 ثوان على ضغط عال نوعا ما (-120 كيلو باسكال). عند الانتهاء من الاختبار نعمل مقطع عرضي في منتصف القطعة الجذرية لمشاهدة الأوعية الحية وكيفية توزيعها التشريحي (شكل 16).

يمكن الحصول على نفس النتائج باستعمال اختبار الضغط، أين يتم استعمال قوة الضغط بدلا من السحب لتمرير الملون خلال الشبكة الخشبية لتلوين الأوعية الميتة. لكن في هذه الحالة على الباحث أن ينتبه إلى اتجاه القطعة الجذرية بحيث توصل بأنبوبة الضغط عند طرفها السفلي وليس العلوي لضمان النتائج الأحسن ولتوجيه المحلول في الاتجاه الطبيعي للنسغ (شكل 16).



شكل 19. رسم تخطيطي يوضح الطبقات المتتالية من الأوعية الثانوية وترتيبها ابتداء من النخاع في مركز الساق إلى القشرة خارج الساق. تكون الطبقة الأولى (الطبقة 1) محاذية للخشب الأولي وهي الطبقة التي تظهر مبكرا خلال تكون الحزم الخشبية حيث تلاحظ هذه الطبقة قريبا من القمة النامية للساق. وهكذا تبدأ الطبقات المتتالية في الظهور والنضج كلما ابتعدنا عن قمة الساق. بهذه الطريقة سوف نتابع التدرج في تمايز ونمو الطبقات الوعائية خلال التجارب التالية في هذه الدراسة.

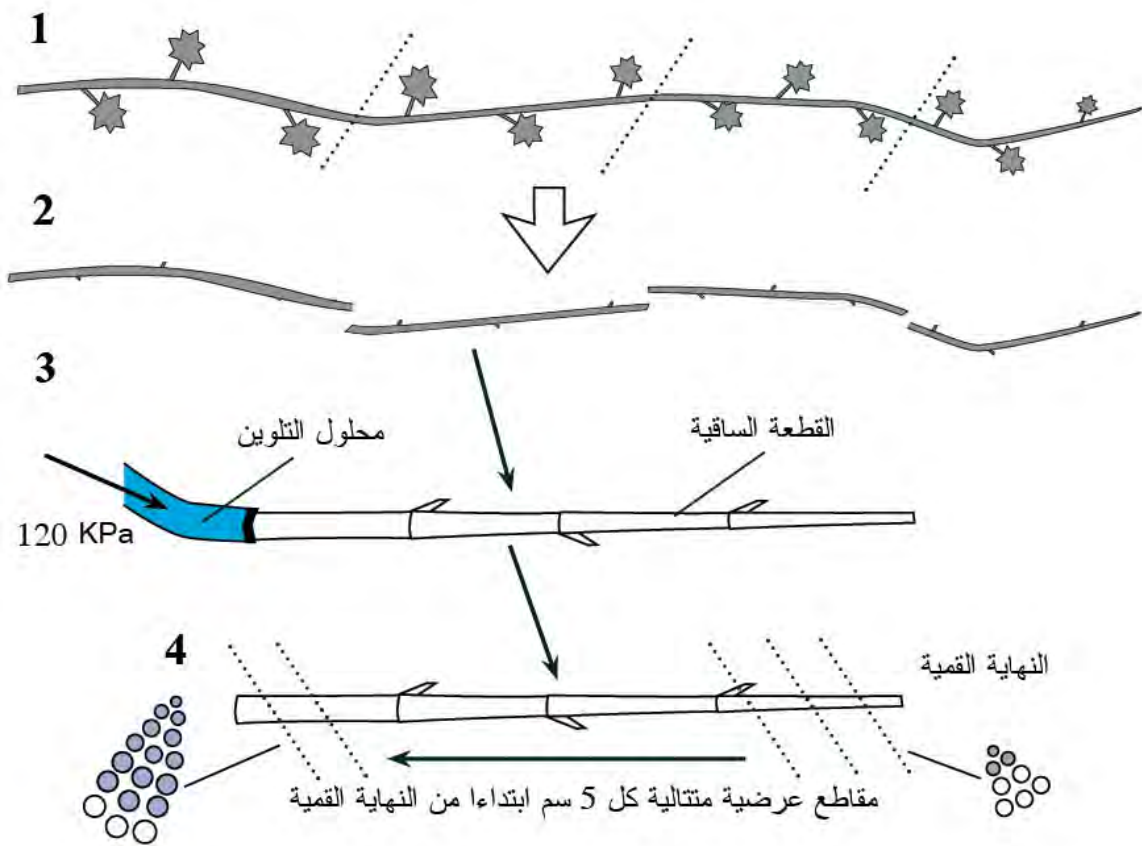
Vessel differentiation and maturation in developing stems

بعد دراسة التواجد التشريحي للأوعية الحية بشكل عام، ننتقل إلى الدراسة المفصلة والتي تهدف إلى تحديد التقدم التدريجي لعمليات التمايز والنضج لمختلف الطبقات الوعائية (شكل 19) وذلك من أجل معرفة مكان التمايز ومكان النضج لمختلف الأوعية ورسم النمط الطبيعي للنمو المتدرج للحزم الوعائية ومعرفة حجم الأوعية الحية وكيفية انتظامها على طول الشبكة الخشبية. وهو ما سوف يساعدنا على فهم الهندسة الهيدروليكية لهذه الحزم النامية وبالتالي فهم عمليات النقل والتوصيل خلال مرحلة النمو.

من أجل أن نتابع النمط الكامل لتمايز وتطور ونضج الأوعية الخشبية من القمة النامية حتى القاعدة، اعتمدنا على طريقة تلوين الأوعية الميتة وتمييزها بالملون ثم وبواسطة المقاطع العرضية نفحص كامل الجهاز الخشبي من القمة إلى القاعدة ونلاحظ مكان ظهور الأوعية ومكان نضجها على طول الساق (شكل 20). فهذه الطريقة تتيح لنا أن نميز بين الأوعية الحية والأوعية الميتة ومن ثم يمكننا أن نحدد بالضبط طول الأوعية الحية ومكان تمايزها والمكان الذي تتحول فيه إلى أوعية ميتة.

أحضرننا الأفرع الخضراء للنباتات المدروسة (عنب المائدة والعنب العذراء) وقسمناها إلى قطع ساقية بطول 20 سم. ترقم القطع وترتب طبقاً لترتيبها الأصلي من القمة إلى القاعدة. توضع القطع الساقية في الماء لتبقى رطبة. كل قطعة ساقية تجرد من الأوراق وتربط تحت الماء عند طرفها السفلي بأنبوبة الضغط المملوءة بالمحلول الملون Toluidine blue-O ، يشغل الضغط ويدفع الملون داخل القطعة الساقية تحت ضغط عالي يساوي 120 كيلو باسكال وذلك لمدة 15 دقيقة. بعد هذه المدة وعندما يظهر الملون بشكل واضح عند الطرف العلوي يوقف الضغط وتغسل القطعة جيداً بالماء. بعد ذلك ولتتبع النمو التدريجي ونضج الأوعية في القطعة نقوم بفحص الجهاز الخشبي على مسافات متتالية من الطرف العلوي، لذلك نبدأ من الطرف العلوي ونعمل مقاطع عرضية متتالية بعد كل 5 ملم حتى نصل إلى القاعدة. نفحص المقاطع العرضية المتتالية تحت المجهر ونلاحظ ظهور الأوعية الجديدة ونضجها على طول الساق (شكل 20). المنطقة التي تظهر فيها طبقة جديدة من الأوعية تمثل منطقة التمايز لهذه الطبقة الوعائية، أما المنطقة التي يظهر فيها الملون لأول مرة في أوعية الطبقة الجديدة فهي منطقة نضج وموت الأوعية. وعليه عندما نفحص المقاطع المتتالية نسجل المسافة بين قاعدة القطعة والنقطة التي ظهرت فيها طبقة جديدة من الأوعية الخشبية. كذلك نسجل المسافة بين قاعدة القطعة والنقطة التي نضجت فيها الأوعية الجديدة والتي نعرفها بظهور الملون لأول مرة في هذه الأوعية.

عند الاكتمال من كل القطع الساقية، وبما أنها مرتبة وفقاً لترتيبها الأصلي على الساق الكاملة، أصبح بالإمكان حساب مسافة التمايز ومسافة النضج لكل طبقة من الطبقات الأوعية الناقلة. فمسافة التمايز للأوعية هي المسافة الفاصلة بين القمة النامية ونقطة ظهور هذه الأوعية. أما مسافة النضج فهي المسافة بين القمة النامية والنقطة التي نضجت فيها الأوعية وتحولت إلى عناصر ميتة. كذلك يمكننا بهذه الطريقة تحديد طول الأوعية الحية وهي المسافة بين نقطة تمايز الأوعية ونقطة نضجها.

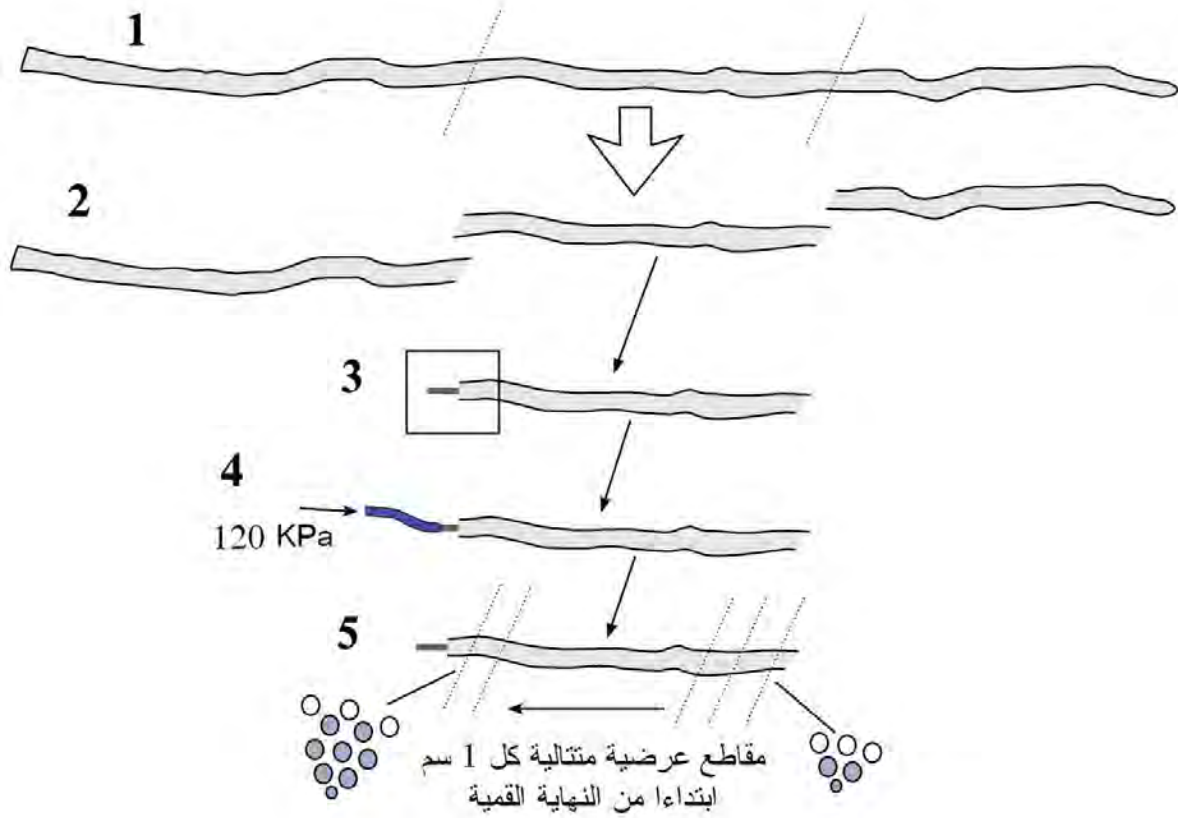


شكل 20. رسم تخطيطي يوضح كيفية متابعة النمو والتطور لمختلف الطبقات الوعائية في الحزم الخشبية النامية. 1. نختار الأفرع النباتية السليمة والخالية من التفرعات الجانبية؛ 2. نزرع الأوراق ونهايات الأعناق الورقية تسد بواسطة الغراء، كما نحافظ على ترتيب القطع الساقية كما كانت موجودة على الساق الأم؛ 3. يدفع المحلول الملون بقوة داخل الحزم الوعائية عن طريق النهاية القاعدية للقطعة الساقية؛ 4. نعمل مقاطع عرضية متتالية ونقيس المسافات المطلوبة

III. 3. 5. تمايز ونضج الأوعية في الجذور النامية

Vessel differentiation and maturation in developing roots

على مستوى الجذور، اعتمدنا على نفس الطريقة السابقة لتحديد النموذج التدريجي لنمو وتطور الأوعية الناقلة وتحولها إلى عناصر بالغة ممتة. باستعمال المحلول الملون نميز كل العناصر الممتة في الشبكة الخشبية وتبقى الأوعية الحية بدون تلوين مما يسهل علينا تحديد ومتابعة النمو التدريجي للحزم الناقلة ومكان تمايز الأوعية والمسافة التي تبقى فيها حية وكذلك المكان الذي تتحول فيه إلى عناصر ناضجة ممتة. نأخذ قطعة طرفية من جذر النخيل بطول حوالي 100 - 120 سم ونقوم بتقسيمها إلى أربعة قطع بطول حوالي 30 سم مع الاحتفاظ بالترتيب الطبيعي لهذه القطع. عند الطرف السفلي للقطعة الجذرية، نقوم بإزالة القشرة الخارجية الأسفنجية وذلك لإظهار الأسطوانة المركزية التي نربطها بأنبوبة الضغط المليئة بالملون (شكل 21). قبل تشغيل الضغط نقطع حوالي 1 سم من طرف القمة وبعدها نشغل الضغط على درجة 120 كيلو باسكال. يبدأ الملون بالانتشار في الشبكة الخشبية للقطعة الجذرية وبعد حوالي 8 إلى 10 دقائق نوقف الضغط. بعد ذلك نعمل مقاطع عرضية متتالية كل 1 سم ابتداء من النهاية القمية للعينة نحو النهاية السفلية. بعد كل أربعة أو خمسة مقاطع نعاود تشغيل الضغط من جديد لضمان وصول الملون إلى جميع الأوعية الممتة. نفحص المقاطع العرضية المتتالية تحت المجهر ونسجل المسافات المطلوبة للتمايز والنضج بالنسبة للأوعية المختلفة، حيث نسجل المسافة بين قاعدة العينة والنقطة التي يظهر فيها أي وعاء جديد. كذلك نسجل المسافة بين القاعدة والنقطة التي ينضج فيها أي وعاء من الأوعية الحية. وانطلاقاً من هذه المسافات يمكن تحديد كلا من مسافة التمايز ومسافة النضج لمختلف الأوعية في النظام الجذري.



شكل 21. رسم تخطيطي يوضح كيفية متابعة النمو والتطور لمختلف الطبقات الوعائية في الحزم الخشبية النامية في جذور النخيل. 1. نختار الجذور السليمة والخالية من التفرعات الجانبية الكبيرة؛ 2. نقسم العينة الجذرية إلى قطع بطول 30 سم مع المحافظة على ترتيب القطع كما كانت موجودة على العينة الأم؛ 3. عند الطرف السفلي للقطعة المدروسة، نزع القشرة الخارجية لإظهار الأسطوانة الوعائية؛ 4. تربط الأسطوانة الوعائية بأنبوبة الضغط ويدفع المحلول الملون بقوة داخل الحزم الوعائية بواسطة قوة الضغط العالية؛ 5. نعمل مقاطع عرضية متتالية ونقيس المسافات المطلوبة.

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

Second part: effect on water movement within developing bundles

الهدف من هذه التجارب هو توضيح التأثيرات الهيدروليكية للأوعية الحية على اتجاه وكمية تدفق المواد خلال الحزم الخشبية النامية. عموما سوف نحاول أن نوضح الاختلافات في حركة ونقل السوائل بين الشبكة الخشبية النامية والشبكة الخشبية البالغة للسيقان النباتية. لقد افترضنا في هذه الدراسة بأن كميات كبيرة من الماء المنقول خلال الشبكة الوعائية الميتة للحزم النامية يتحرك في الاتجاه الجانبي وذلك لوجود الأوعية الحية التي تعيق الحركة العمودية. لذلك، ولإثبات بأن الماء في الحزم النامية يتحرك بشكل رئيسي في الاتجاه الجانبي عبر المسارات الجانبية بين الأوعية فقد استعملنا ثلاث طرق تجريبية هي: (1) تقدير سعة النقل الجانبي، (2) مقارنة تأثير زيادة مسافة النقل، (3) مقارنة تأثير التركيزات الأيونية.

III. 4. 1. المواد النباتية Plant materials

استعملنا في هذا الجزء من الدراسة عينات من نبات العنب *Vitis vinifera* ونبات العنب العذراء *Parthenocissus quinquefolia*، حيث تمت الاختبارات على الأفرع الخضراء والأغصان البالغة التي عمرها حوالي عام واحد (شكل 13، 14). كما رأينا سابقا، يتم إحضار العينات المناسبة والخالية من العيوب في الصباح الباكر وتوضع في أكياس بلاستيكية محكمة الغلق لمنع التبخر الشديد ودخول الهواء خاصة إلى الأنسجة الخشبية. أيضا من المستحسن أن تتم جميع عمليات القص والتقسيم تحت الماء لتجنب تدفق فقاعات الهواء إلى الأوعية الخشبية.

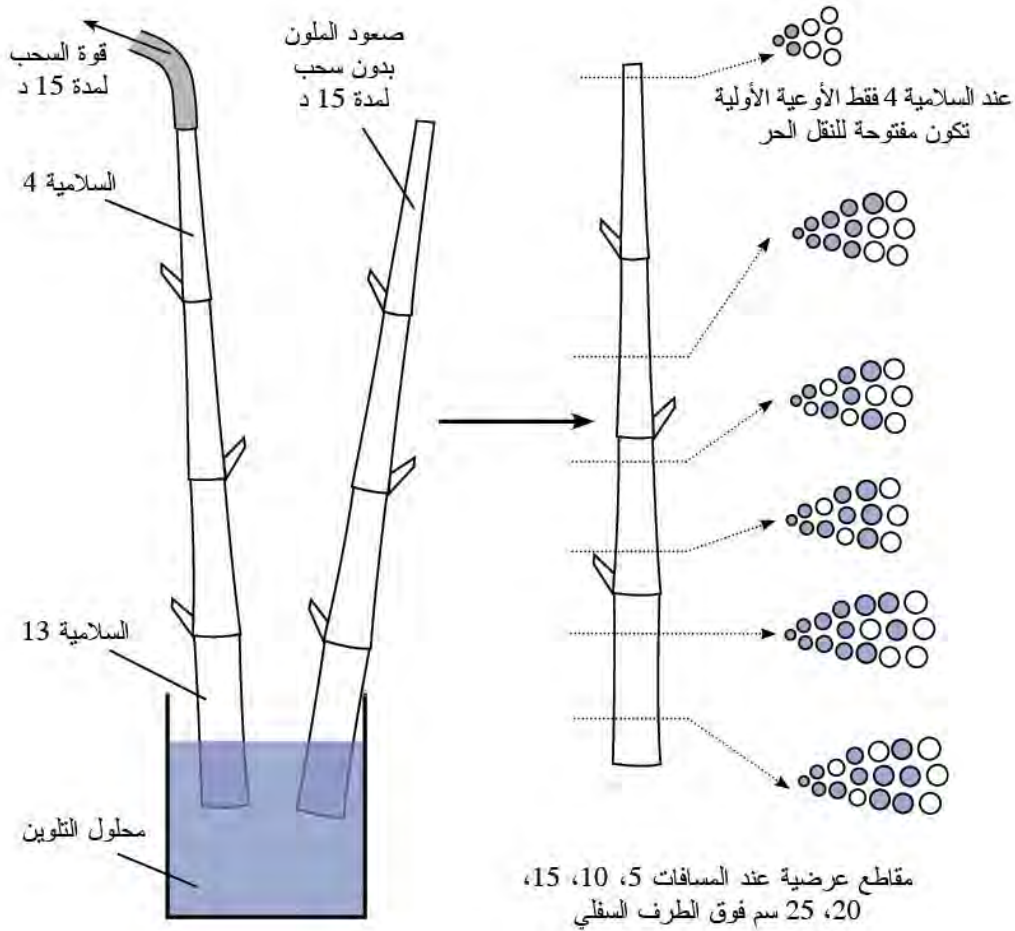
III. 4. 2. سعة النقل الجانبي Capacity for lateral flow

من أجل تحديد الحركة الجانبية وأهمية الاتصالات الجانبية في نقل الماء ضمن الحزم الخشبية النامية قمنا بتطبيق الطريقة التي استعملها تانيدا وتاتينو [Taneda & Tateno 2007] والتي تعتمد على امتصاص المحلول الملون مباشرة عبر الخشب الأولي وملاحظة إمكانية تحركه في الخشب الثانوي. إن وجود الملون في عناصر الخشب الثانوي عندما تكون قوى السحب فقط في الخشب الأولي تعكس بشكل مباشر وجود ودرجة الانتقال الجانبي لقوى الشد من الأوعية الأولية إلى الأوعية الثانوية وبالتالي الحركة الجانبية للماء ضمن الحزم الناقلة. إن هذه الحركة ضرورية لتخطي الأوعية الحية التي تعيق الحركة العمودية للماء.

نأخذ قطع ساقية مكونة من 10 سلاميات ابتداءً من السلامية الرابعة القريبة من القمة النامية حتى السلامية رقم 13 البعيدة من القمة. لقد اخترنا هذه القطع التي طرفها العلوي ينتمي للسلامية الرابعة وذلك لضمان أن تكون الأوعية الثانوي لهذه القطع كلها مسدودة عند طرفها العلوي بواسطة الأوعية الحية، وهذا بديهي لأنه عند السلامية الرابعة تكون الأوعية الأولية فقط مفتوحة للنقل بينما تكون الأوعية الثانوية مازالت حية ومسدودة وغير ناقلة للماء. وتدرجياً وعلى طول هذه القطع تنضج الأوعية الثانوية بحيث تكون في السلامية رقم 13 (أي عند الطرف السفلي للقطع) مفتوحة للنقل العمودي. يمكن التأكد من ذلك بواسطة اختبار السحب والتلوين عندما نطبقه على كلا من السلامية 4 و13 على التوالي. بهذه الطريقة نضمن بأن تكون كل الأوعية الأولية مفتوحة من كلا الجانبين على طول القطعة المدروسة، أما الأوعية الثانوية فتكون مفتوحة فقط عند طرفها السفلي (شكل 22).

نزرع كل الأوراق من القطع الساقية ونقوم بسد الأطراف العلوية لأعناق الأوراق بواسطة غراء أكريليكي قاعدي Acrylic based glue. نوصل الطرف العلوي للقطعة الساقية بأنبوبة السحب (شكل 22)، بينما يكون طرفها السفلي مغموراً في أزرق التولويدين (الملون). في هذه الحالة، عندما نشغل السحب فإن قوة الشد سوف تطبق فقط على الأوعية الأولية وذلك لأنها هي فقط المفتوحة عند الطرف العلوي. لذلك نطبق قوة السحب على درجة 80 كيلو باسكال لمدة تساوي 10 دقائق. بعد هذه الفترة وعندما يظهر الملون على السطح العلوي للساق نوقف السحب ونبدأ في الفحص المجهرى. بداية من الطرف السفلي للقطعة، نعمل مقاطع عرضية عند المسافات 5، 10، 15، 20، 25 سم فوق الطرف السفلي. نفحص المقاطع العرضية تحت المجهر ونحسب الأوعية الثانوية الملونة وغير الملونة. طبعاً الأوعية المحيطية الموجودة على الحافة الخارجية للحزم الناقلة لا تحسب في هذا الفحص لأنها أوعية حية ولا تقوم بوظيفة التوصيل (شكل 22).

للتأكد من أن صعود الملون في الأوعية الثانوية ليس ناتج عن الخاصية الشعرية أو نتيجة للانتشار البسيط للصبغ وإنما ينتج عن انتقال القوة السحب من الأوعية الأولية، فإننا نقوم بإعادة نفس التجربة السابقة ولكن من دون تطبيق قوى السحب (شكل 22). أي أن القطعة الساقية تغمر عند طرفها السفلي في الملون وتترك لمدة 10 دقائق، ومن ثم نفحصها مجهرياً بنفس الطريقة ونلاحظ هل أن الملون قد صعد في الأوعية الثانوية أم لا.



شكل 22. مخطط يبين كيفية تحديد كمية النقل الجانبي في الحزم الخشبية النامية. حيث يتم اختيار العينة النباتية بحيث تكون الأوعية الثانوية كلها مغلقة عند طرفها العلوي. لاحظ بأننا قمنا بإعادة نفس التجربة لكن بدون قوة السحب المطبقة على الطرف العلوي وذلك لكي نتأكد من أن حركة الملون وصعوده في الأوعية الثانوي يحدث نتيجة لانتقال قوة السحب من الأوعية الأولية وليس نتيجة لظاهرة الانتشار أو الخاصية الشعرية. أي نتيجة لحركة الملون عبر الممرات الجانبية بين الأوعية.

III. 4. 3. تأثير زيادة مسافة النقل Effect of increasing the transport distance

من أجل أن نثبت بأن النقل الجانبي يساهم بدرجة كبيرة في نقل الماء عبر الحزم الخشبية النامية استعملنا طريقة المسافة المتزايدة للنقل وفقاً لـ: تانيدا وتاتينو [Taneda & Tateno 2007]. في هذه التجربة قمنا بقياس التغير في الناقلية الهيدروليكية الناتجة عن التغير في طول الساق النامية، حيث أننا نقوم بحساب الناقلية الهيدروليكية للساق النباتية بعد تقصيرها تدريجياً وذلك لمعرفة تأثير الزيادة في طول الساق على درجة النقل الهيدروليكي (شكل 23). سوف نقارن في هذه التجربة بين السيقان النامية والسيقان الناضجة المتخشبة ونلاحظ الاختلافات في تأثير الزيادة في مسافة النقل على هذين النوعين من السيقان.

إنه معلوم بصفة عامة أن زيادة طول المسافة الناقلية الخشبية تؤدي إلى تناقص الناقلية الهيدروليكية وذلك لأن زيادة الطول في الجهاز الخشبي تزيد في قوى الاحتكاك والعقبات أي تزيد في المقاومة للنقل الهيدروليكي وبالتالي تباطؤ في حركة الماء. لكن وبشكل مهم، يلاحظ بأنه في حالة الأنسجة الخشبية التي تعتمد على الممرات الجانبية في نقل الماء فإن تأثير المسافة المتزايدة يقل أي أن درجة التناقص في النقل الهيدروليكي نتيجة لزيادة المسافة تنخفض بشكل ملموس. وهذا ما أشار إليه كلا من تانيدا وتاتينو [Taneda & Tateno 2007] حيث فسّر هؤلاء الباحثون هذه الظاهرة بأن النقل الجانبي يزداد بزيادة طول المسافة الناقلية وذلك لأن زيادة المسافة تزيد في عدد الممرات الجانبية، فكلما زاد طول الشبكة الخشبية زاد معها عدد الاتصالات الجانبية بين الأوعية وهو الشيء الذي يوفر مسارات إضافية للنقل مع زيادة الطول، وبالتالي يكون التناقص في الناقلية الهيدروليكية نتيجة زيادة الطول أقل وأضعف. هذا عكس النظام الخشبي الذي يعتمد على النقل العمودي، فإن زيادة الطول تزيد فقط في مقاومة الحركة نتيجة زيادة الاحتكاك، وبالتالي يكون تناقص الناقلية نتيجة زيادة المسافة الناقلية أكثر منه في النظام الخشبي الذي يعتمد على الممرات الجانبية.

لتحقيق هذه التجربة نحضر الأفرع النامية الخضراء لنباتي العنب والعنب العذراء ونقطع منها قطعة ساقية بطول 35 سم وذلك ابتداءً من مسافة 20 سم من القمة النامية. نزيل جميع الأوراق من القطعة الساقية ونسد الأطراف المقطوعة لعنق الأوراق بواسطة غراء أكريليكي. يوصل الطرف السفلي لقطعة الساق بأنبوبة الضغط أما الطرف العلوي فيوجه في كأس بيشر (شكل 23)، هذا الأخير يوضع فوق الميزان الحساس لقياس الماء المتدفق عبر الساق. في البداية، نشغل الضغط على درجة عالية (حوالي 150 كيلو باسكال) لمدة 5 دقائق وذلك لإزالة فقاعات الهواء التي يمكنها أن تتواجد في العناصر الخشبية. بعد ذلك توقف قوة الضغط العالية وتستبدل بقوة أقل (80 كيلو باسكال) ويترك النظام لمدة 15 دقيقة حتى

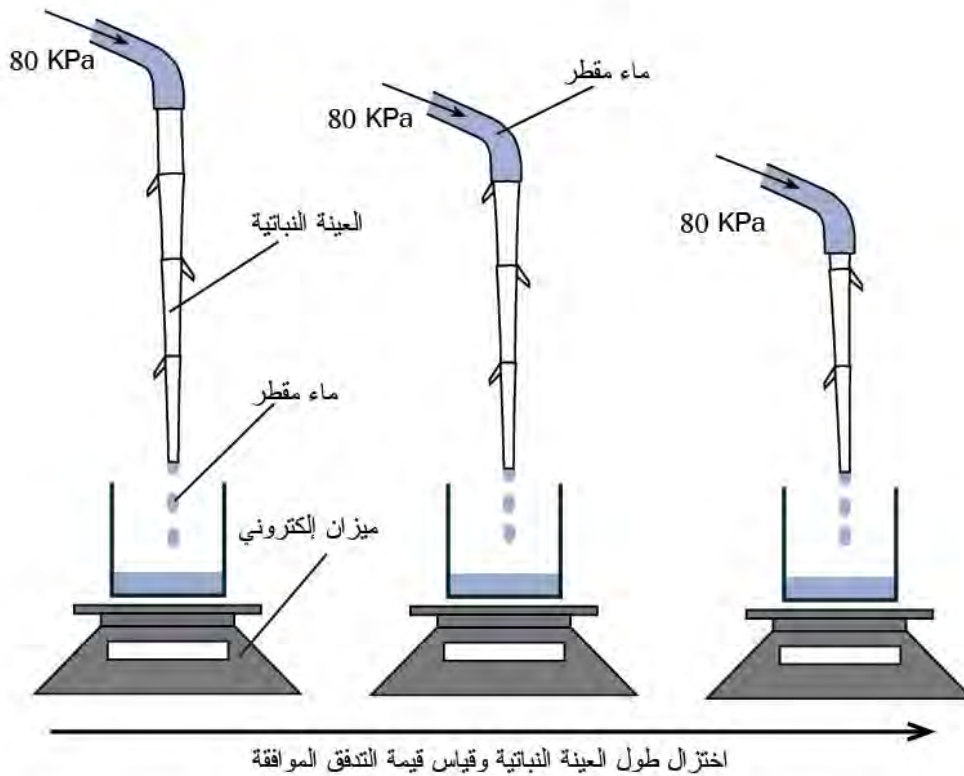
يعتدل وينتظم النقل، وعندها نقوم بتسجيل النقل الهيدروليكي خلال مدة 3 دقائق حيث نسجل كمية الماء المنقولة عن طريق حساب الوزن المائي المضاف إلى الكأس والذي يظهره الميزان الحساس (شكل 23). نعيد هذا القياس ثلاث مرات من أجل الدقة. ثم بعد ذلك نقوم بتقصير طول القطعة الساقية، حيث نقوم بنزع 5 سم من الجزء السفلي لقطعة الساق فيصبح طولها 30 سم. نشغل الضغط على 80 كيلو باسكال لمدة 5 دقائق حتى يعتدل التدفق تماما، وبعدها نسجل النقل الهيدروليكي لمدة 3 دقائق كما رأينا سابقا وذلك بحساب الوزن المضاف للكأس خلال 3 دقائق. وهكذا نعيد نفس القياسات بعد كل عملية تقصير للقطعة الساقية، ففي كل مرة نزيل 5 سم من الجزء السفلي للقطعة ونطبق الضغط ونقيس الناقلية على نفس المنوال. إن هذه القياسات سوف تسمح لنا فيما بعد بتحديد التغيرات في النقل مع زيادة الطول (شكل 23). للمقارنة بين السيقان النامية والسيقان البالغة نكرر نفس التجربة وبنفس الظروف على قطع ساقية بطول 35 سم مأخوذة من السيقان البالغة للعام السابق أي التي عمرها يساوي العام الواحد.

تحسب الناقلية الهيدروليكية بتقسيم الوزن المائي المنقول على زمن النقل والضغط المطبق كما في المعادلة التالية:

$$\text{النقل الهيدروليكي (g s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}) = \text{وزن الماء المنقول (بالغرام)} / \text{زمن النقل (بالثانية)} \times \text{الضغط المطبق (ميقا باسكال MPa)}$$

$$\text{ملاحظة: } 1 \text{ ميغا باسكال (MPa)} = 1000 \text{ كيلو باسكال (KPa)}$$

$$\text{Hydraulic conductance (g s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}) = \text{mass of water (g) / time of flow (s)} \times \text{pressure (MPa)}$$



شكل 23. مخطط تجريبي لقياس تأثير الزيادة في مسافة النقل على قيمة النقل الهيدروليكي في الحزم الخشبية النامية.

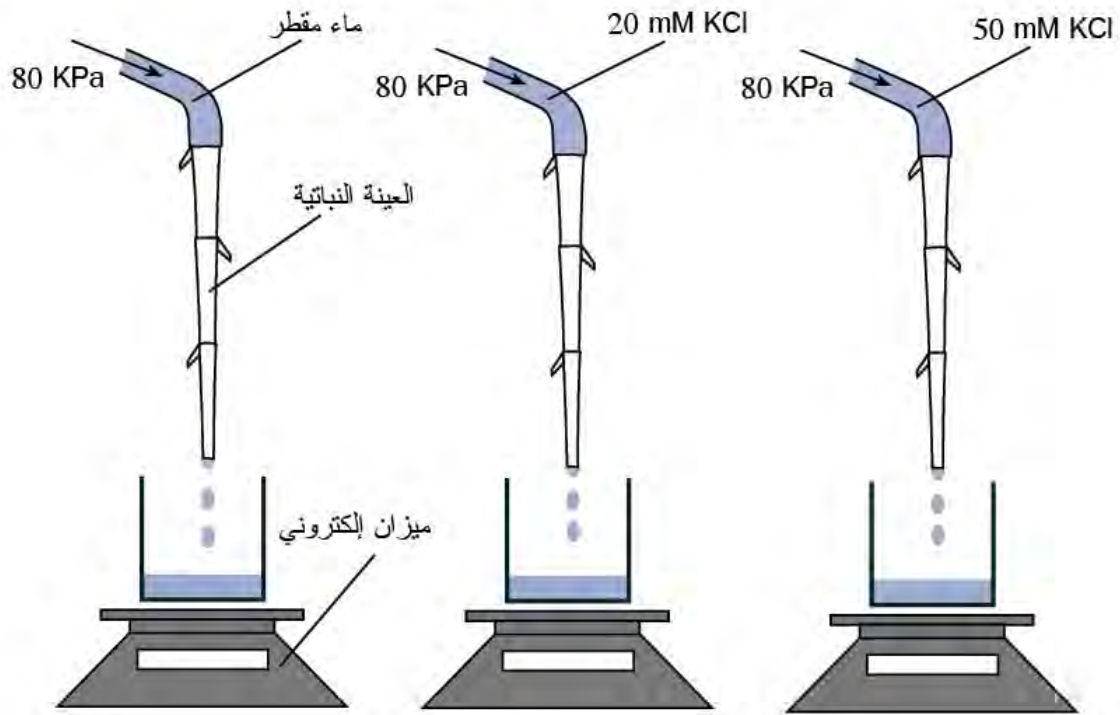
III. 4. 4. تأثير التركيزات الأيونية Effect of ion concentrations

من التجارب الأخرى التي سوف نعتمد عليها لإثبات أهمية الممرات الجانبية في نقل الماء خلال النسيج الخشبي النامي هي تأثير الأيونات الملحية على النقل الهيدروليكي. لقد أشار العديد من العلماء بأن نقل الماء عبر الوصلات الجانبية بين العناصر الخشبية يزداد بدرجة مهمة عند وجود الأيونات في السائل المنقول خاصة أيونات كلوريد البوتاسيوم KCl. فعندما نبدل السائل المنقول من الماء المقطر بمحلول يحتوي على أيونات KCl بتركيزات مشابهة أو تتعدى التركيزات العادية في النسغ (20 إلى 50 ملي مول mM) فإن النقل الهيدروليكي يزيد بكميات معتبرة جدا قد تصل إلى 50 بالمائة وهذا في حالة النقل الجانبي عبر الممرات بين الأوعية في الشبكة الخشبية [Zwieniecki et al. 2001، 2003، Van Ieperen et al. 2000]. لقد فسر العلماء هذه الظاهرة بأن

الأيونات تسبب انكماشاً في الألياف المكونة للنقر والممرات الجانبية مما يوفر مساحات أوسع لممرور السوائل وبالتالي زيادة النقل.

سوف نستغل هذه الظاهرة ونطبقها على السيقان النامية والسيقان البالغة لتوفير ملاحظات داعمة لافتراضنا الأول بأن النقل الجانبي في السيقان النامية يساهم بشكل كبير في عمليات النقل الكلية، فإذا كانت هذه هي الحقيقة فإنه من المنتظر أن يزداد النقل في السيقان النامية بدرجة أكبر من السيقان البالغة عندما نعالجها بتركيزات مختلفة من الأيونات.

لهذه الأسباب، إتبعنا طريقة زوينيكي وآخرون [Zwieniecki et al. 2003] لدراسة تأثير الأيونات على النقل الهيدروليكي في السيقان النامية والبالغة. كما رأينا في السابق، نحضر الأفرع النامية للنباتات المدروسة ونأخذ منها قطع ساقية بطول 35 سم ابتداءً من مسافة 20 سم من القمة النامية. كذلك نحضر السيقان البالغة التي عمرها عام واحد ونزرع منها قطعة ساقية بطول 35 سم. تنظف القطع الساقية جيداً من الشوائب وتنزع منها الأوراق وتسد مناطق القطع بالغراء الأكريليكي. كل قطعة ساقية توصل عند طرفها السفلي بأنبوبة الضغط المملوءة بالماء المقطر، أما الطرف العلوي فيوجه إلى كأس يبشر موضوع على ميزان حساس. يطبق الضغط على قوة 80 كيلو باسكال لمدة 15 دقيقة. بعد هذه المدة نبدأ القياس، حيث نحسب كمية التدفق خلال فترة 3 دقائق وتكرر العملية ثلاث مرات (شكل 24). عند الانتهاء نبدل الماء المقطر الموجود في أنبوبة الضغط بمحلول يحتوي على أيونات كلوريد البوتاسيوم KCl بتركيز يساوي 20 ملي مول (20mM) ونطبق عملية الضغط على نفس الدرجة السابقة ونتركها لمدة 15 دقيقة. بعدها نقيس التدفق لمدة 3 دقائق ونعيدها ثلاث مرات من أجل الدقة كما رأينا. أخيراً، نبدل المحلول السابق بمحلول يحتوي على 50 ملي مول من KCl ونشغل الضغط لمدة 15 دقيقة ومن بعدها نقيس التدفق بحساب الوزن المضاف الذي يبينه الميزان وذلك خلال 3 دقائق ونعيدها ثلاث مرات (شكل 24). يقدر النقل الهيدروليكي كما في التجربة السابقة بحيث يقسم الوزن المتدفق على الزمن ودرجة الضغط المطبقة. وكما بينا سابقاً فإن هذه التجربة تطبق على السيقان النامية والسيقان البالغة لكي نبين بأن النقل الجانبي يحدث في الخشب النامي أكثر من الخشب الناضج.



شكل 24. مخطط تجريبي لتحديد تأثير التركيزات الأيونية على النقل الهيدروليكي خلال الحزم الخشبية النامية.

III. 4. 5. التحليل الإحصائي Statistical analysis

تم الحصول على كل النتائج والمعطيات على الأقل من ثلاث تجارب منفصلة (ثلاث تكرارات). في هذه الدراسة يتم إعطاء النتائج بقيم المتوسط \pm الانحراف المعياري. تقارن المجموعات المختلفة سواء بواسطة اختبار t (Student t-test)، أو بواسطة تحليل التباين المتبوع باختبار بنفروني لمقارنة بوسط هوك (Bonferroni's test for comparisons post hoc). تم اعتبار درجة $P \leq 0.05$ كدرجة للاختلافات المعنوية. استعملنا البرنامج الإحصائي SPSS في مختلف الحسابات والمعالجات الإحصائية.

(SPSS Ver. 15.0, SPSS Inc., Chicago, Illinois)

الفصل الرابع

النتائج والمناقشة

Results and Discussion

يوسف حليس / الأوعية الحية وأنماط الحركة في الأنسجة الغشبية النامية

النتائج والمناقشة

Results and Discussion

IV. 1. اختبار السحب والتلوين Suction-coloration test

لقد استعملنا اختبار السحب والتلوين من أجل تتبع الأوعية الحية وتواجدها ضمن الحزم الناقلة للسيقان الحديثة، فقد تم فحص السيقان النامية للنباتات المدروسة وذلك على مسافات متتالية على طول الساق من القمة إلى القاعدة. فباستعمال اختبارات السحب والتلوين وكذلك الضغط والتلوين كان بالإمكان تحديد التواجد والتوزيع التشريحي للأوعية الحية. لقد كانت النتائج متشابهة بالنسبة لكلى الاختبارين، فعندما تم دفع المحلول الملون داخل الشبكة الخشبية بواسطة الضغط العالي لوحظ انتشار الملون خلال كامل الشبكة الخشبية وتلونت كل الأوعية الميتة البالغة ما عدى الأوعية الحية التي لم تتلون لعدم مرور المحلول الملون خلالها. في كل الحالات، لوحظ الملون في لمعة الأوعية الميتة وفي الخلايا المجاورة مثل الألياف والبرنشيمة، في حين، لم يلاحظ الملون لا في الأوعية الحية ولا في الخلايا المجاورة لها.

لقد منحنا اختبار السحب والتلوين إمكانية التمييز بين الأوعية الحية والأوعية الميتة ضمن الشبكات الخشبية لمختلف الأعضاء النباتية المدروسة في هذا البحث. فالمحلول الملون المستعمل في هذا الاختبار يمكنه الانتشار في كامل الشبكة الخشبية الميتة عبر المسارات الأبوبلاستية (المسارات الميتة) وهو الشيء الذي جعل جميع الأوعية الميتة تتلون وتظهر بشكل واضح في المقاطع العرضية. وعلى العكس من ذلك، فإن هذا المحلول لا يمكنه المرور عبر الأغشية البلازمية الحية وبالتالي لا يمكنه الدخول إلى الخلايا الحية حتى ولو استعملنا قوة كبيرة من الضغط والامتصاص، فالأوعية الفتية الحية نظام مغلق وخلايا مفصولة عن بعضها البعض وهذا هو السبب الذي جعل الأوعية الحية لا تتلون بهذا المحلول وأمكن تمييزها عن الأوعية الميتة بكل سهولة.

إن استعمال المحلول الأبوبلاستي (Toluiding blue-O) أثبت نجاحه في هذه الاختبارات كما أن النتائج المسجلة في هذه الدراسة كانت متوافقة جدا مع الملاحظات السابقة المتعلقة بحركة الملون عبر النظم الخشبية التي بينتها الدراسات السابقة [Chatelet et al. 2006، Shane et al. 2000، Zanne et al. 2006]. وعلى كل حال، لقد تبين من خلال هذه الدراسة بأن اختبار السحب والتلوين

هي طريقة سريعة وسهلة التطبيق ولا تحتاج إلى وسائل ومواد معقدة أو نادرة. إن تجارب الصلاحية والمعينة والدقة لهذا الاختبار أظهرت نتائج محترمة وقيمة وذات درجات معتبرة من الدقة، وهو ما يؤكد على صلاحية هذا الاختبار وإمكانية الاعتماد عليه كطريقة سريعة ودقيقة في نفس الوقت ليس فقط في الكشف عن الأوعية الفتية الحية وإنما أيضا في متابعة الأنماط المختلفة لحركة السوائل خلال الشبكة الخشبية النامية وذلك على الأقل في حالة النباتات التي اخترناها في هذا البحث.

IV. 2. التأثير على النمط التشريحي للشبكة الخشبية Effect on the anatomical pattern of xylem network

IV. 2. 1. تواجد الأوعية الحية في السيقان النامية Presence of living vessels in developing stems

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

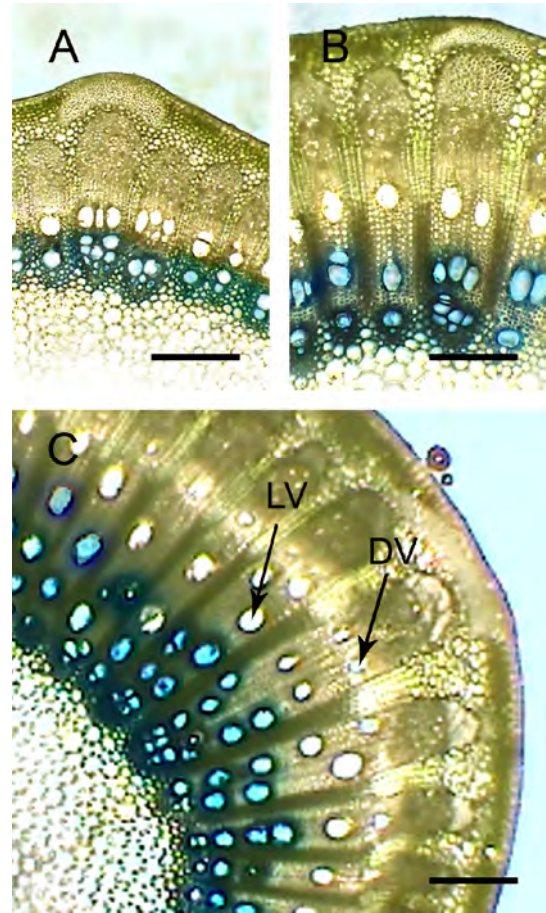
لقد أظهرت جميع القطع الساقية المدروسة وجود الأوعية الحية في المسار الخشبي، ففي المقاطع العرضية للعينات المختبرة بواسطة السحب والتلوين يلاحظ أن الأوعية المحيطة التي تتواجد في الحواف الخارجية للحزم الخشبية تكون غير ملونة وبالتالي تكون مازالت حية (شكل 25، 26، 27). في أية حالة من الحالات لم يلاحظ النضج الكلي للنسيج الخشبي حتى في القطع الساقية البالغة البعيدة عن القمة النامية للساق. ففي كل الحالات، كانت الأوعية المحيطة القريبة من الكامبيوم الوعائي غير ملونة، فعلى الرغم من استعمال قوة الدفع العالية لم يدخل المحلول الملون إلى هذه الأوعية وهو ما يدل على أن الأوعية المحيطة القريبة من الكامبيوم مازالت حية وغير مفتوحة للنقل الحر للسوائل. الأشكال 25، 26، و 27 تبين مثلا نمودجيا لصور المقاطع العرضية التي توضح التواجد التشريحي للأوعية الحية ضمن النسيج الخشبي للسيقان الحديثة النامية. على كل حال، لوحظ نفس النمط من التلون في أغلب الحزم الخشبية المدروسة، حيث توجد على الأقل طبقة واحدة من الأوعية الحية في المناطق المحيطة للحزب الناقلة. على العموم، لقد دلت الفحوصات الحالية على التواجد المستمر للأوعية الحية على طول السيقان الحديثة ابتداء من القمة النامية ووصولاً إلى المناطق الأكثر بلوغاً عند قاعدة الساق.

شكل 25. نتائج اختبار السحب والتلوين على السيقان الحديثة لنبات العنب. تبين الصور تواجد الأوعية الحية وانتظامها ضمن الحزم الخشبية النامية.

A. مقطع عرضي عند منتصف السلامة 9 التي تقع حوالي 25 سم من القمة. يلاحظ أن الأوعية الأولية هي فقط الناضجة بينما جميع الأوعية الثانوية عند حواف الحزم مازالت حية وغير مفتوحة.

B. مقطع مأخوذ على مسافة 45 سم من القمة، في هذه المنطقة نجد الطبقة الثانية من الأوعية الثانويين قد نضجت بينما نلاحظ ظهور الطبقة الثالثة بأوعية حية.

C. الصور مأخوذة لمقطع عرضي عند السلامة 17 على مسافة 63 سم من القمة. يظهر في المقطع أن الحواف المحيطة للحزم تحتوي على طبقتين من الأوعية الحية هما: LV طبقة الأوعية الحية و DV طبقة الأوعية المتميزة حديثاً. خط سلم الرسم = 400 نانومتر.



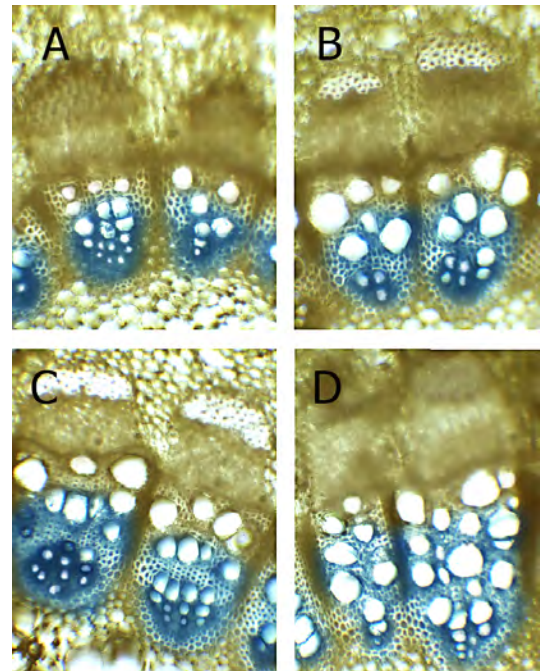
شكل 26. نتائج اختبار السحب والتلوين على سيقان لنبات العنب العذراء. الأوعية الحية تتواجد بوضوح في المناطق المحيطة من الحزم النامية.

A. مقطع عرضي عند منتصف السلامة 11 التي تقع حوالي 46 سم من القمة. يلاحظ أن الأوعية الأولية وطبقة من الأوعية الثانويية ملونة وبالتالي فهي ناضجة ومفتوحة. الطبقة الثالثة عند محيط الحزم مازالت حية.

B. مقطع مأخوذ على عند السلامة 13 حيث يلاحظ أن الأوعية الثانويية للطبقة الثالثة قد ازدادت في الحجم لكنها مازالت حية.

C. مقطع عرضي عند السلامة 17، حيث يلاحظ أن أوعية الطبقة الثالثة قد نضجت ووجود طبقة رابعة عند الحواف المحيطة مازالت حية.

D. مقطع عرضي عند السلامة 21، الطبقة الرابعة نضجت أما الطبقة الخامسة (الطبقة الخامسة) فهي مازالت حية. خط سلم الرسم = 400 نانومتر.



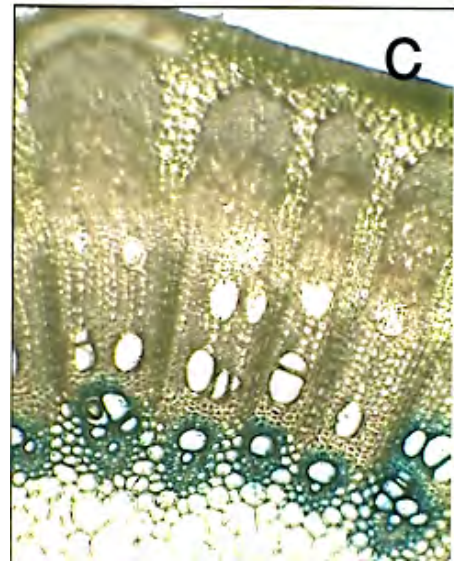
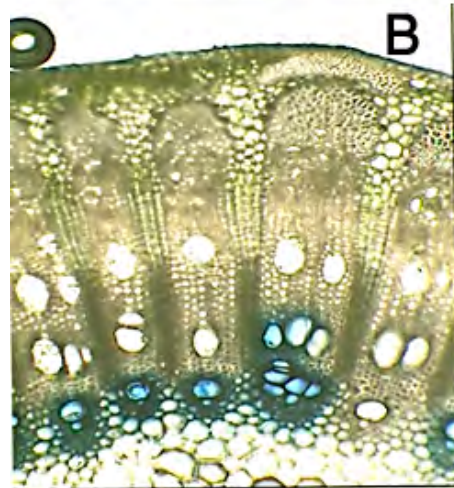
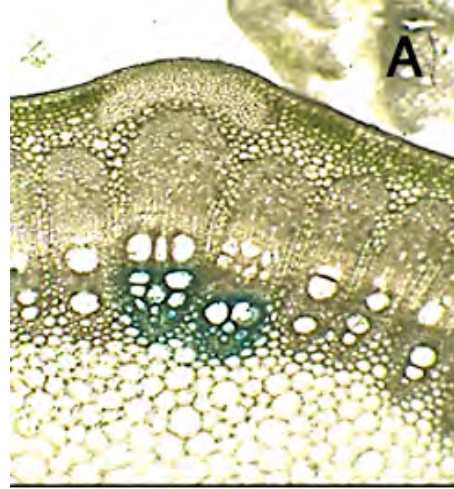
شكل 27. الحزم سريعة النمو عند نبات العنب. بالإضافة إلى الملاحظات المجهرية القياسية التي رأيناها في الشكل السابق، هناك العديد من الملاحظات الهامة المتعلقة بنمو ونضج الحزم الخشبية النامية سواء بالنسبة لنبات العنب أو لنبات العنب العذراء. في هذا الشكل سوف نستعرض بعض الملاحظات التي وجدناها عند نبات العنب العادي.

A. في بعض الحالات نلاحظ أن معظم الحزم الخشبية مازالت حية بشكل كامل أي أن كل الأوعية الأولية والثانوية تكون حية.

B. بعض الأحيان نجد أن طبقتين من الأوعية الثانوية تكون حية أي أن المنطقة المحيطة من الحزم النامية تحتوي على طبقتين من الأوعية الحية، وبهذه الطريقة تكون الأنسجة المحيطة مثل الكامبيوم واللحاء بعيدة جدا عن الشبكة الخشبية المفتوحة.

C. الأكثر من ذلك هو وجود ثلاثة طبقات من الأوعية الثانوية الحية عند الحواف الخارجية من الحزم النامية كما هو موضح في هذا الشكل، لاحظ أن الخشب الأولي فقط يحتوي على أوعية ناضجة.

عموما كل هذه الملاحظات شوهدت عند النباتات ذات النمو السريع وذات السيقان الحديثة الكبيرة والمتطورة.



IV. 2. 2. تمايز ونضج الأوعية في السيقان النامية

Vessel differentiation and maturation in developing stems

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

لقد اعتمدنا على هذه الطريقة وقمنا بفحص الحزم النامية للسيقان الحديثة للنباتات المدروسة (عنب المائدة والعنب العذراء)، وقد كانت النتائج واضحة جداً واستطعنا أن نحدد النمو التدريجي للأوعية. عند بداية التمايز الوعائي وقريباً جداً من القمة الميراستيمية تظهر الأوعية الأولية وتتمايز من الخلايا الأم، لكن هذه الأوعية الأولية سرعان ما تموت وتصبح عناصر وظيفية وذلك على مسافة قريبة من القمة النامية أنظر الشكل 29. من جهة أخرى، يكون تمايز ونضج الأوعية الثانوية أبطأً من الأوعية الأولية (جدول 2). ففي حالة نبات عنب المائدة على سبيل المثال، تبدأ الطبقة الأولى من الأوعية الثانوية بالتمايز والظهور على مسافة 1.18 ± 8.76 سم من القمة النامية، لكن نضج وموت هذه الأوعية يبدأ على مسافة 3.06 ± 16.92 سم من القمة أي أن طول الأوعية الحية (الجزء المغلق) لهذه الطبقة من العناصر الثانوية يصل إلى 1.91 ± 7.92 سم. على مسافة تقارب 3.1 ± 15.8 سم من القمة النامية تبدأ طبقة ثانية من الأوعية الثانوية في التمايز والظهور في المنطقة المحيطة الخارجية للحزم الوعائية. لوحظ بأن أوعية هذه الطبقة تكون أوسع من الأوعية السابقة للطبقة الأولى. تبدأ عمليات النضج والموت للأوعية الطبقة الثانية على مسافة تعادل 4.99 ± 35.69 سم من القمة. وهكذا على نفس المنوال، كل الطبقات الجديدة من الأوعية الثانوية تتمايز على مسافات متتالية بعيدة عن القمة وكذلك هو الشأن بالنسبة للنضج والبلوغ. فالطبقات الثالثة والرابعة والخامسة من الأوعية الثانوية تبدأ في التمايز على مسافات تساوي على التوالي: 4.82 ± 34.32 سم، 5.74 ± 50.7 سم و 6.29 ± 66.96 سم من القمة الميراستيمية. أما نضج هذه الطبقات فيبدأ على مسافات تساوي: 5.96 ± 51.76 سم، 6.06 ± 68.38 سم و 9.65 ± 81.22 سم من القمة على التوالي.

الجدول 2 و 3 توضح جميع النتائج المتعلقة بمسافات التمايز والنمو وحتى طول الأوعية الحية لكل من نباتي عنب المائدة والعنب العذراء، كذلك تم تلخيص النتائج في الشكل 29 الذي يوضح بشكل تخطيطي التقدم التدريجي لعمليات التمايز والنمو لمختلف الطبقات الوعائية.

بالنسبة للنبات التجريبي الثاني (العنب العذراء) فإن النتائج كانت متشابهة، بحيث وجدنا نفس النمط من النمو والتطور التدريجي مع الاختلافات طبعاً في المسافات التي تظهر فيها الأوعية وتنضج على طول الحزم الوعائية. بنفس الطريقة تكون الأوعية الأولية أول العناصر التي تظهر وتنضج إلى ناقلات فاعلة في النظام الخشبي وذلك قريباً جداً من القمة النامية. وتدرجياً تتوالى الطبقات الوعائية الثانوية في الظهور والنمو ثم النضج على مسافات متتالية بدءاً من القمة، وهو الشيء الذي يجعل الحزم الوعائية تحتوي على أوعية حية بشكل مستمر. عموماً يلاحظ بأن طول الأوعية الحية يكون أقل عند نبات العنب العذراء منه عند نبات عنب المائدة (شكل 28).

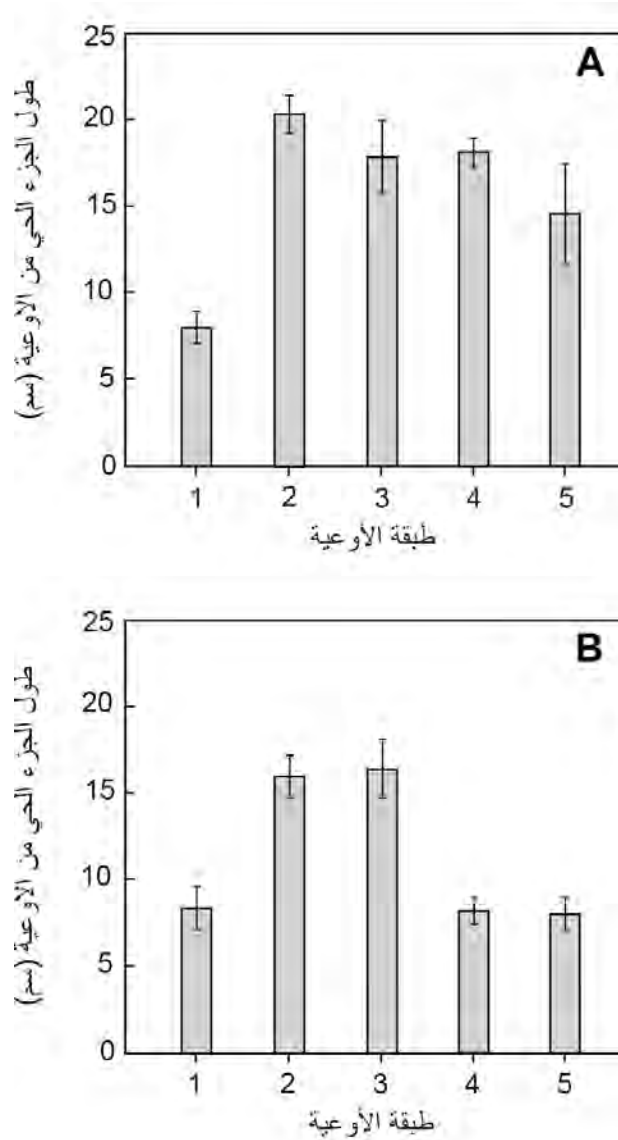
جدول 2: مسافة التمايز ومسافة النضج لمختلف الطبقات الوعائية المتتالية في الحزم النامية لسيقان العنب، ابتداءً من الطبقة الأولى القريبة من النخاع إلى الطبقة الخامسة القريبة من القشرة الخارجية. طول الجزء الحي من الأوعية تم تحديده بقياس المسافة بين نقطة تمايز الأوعية إلى نقطة النضج. تمت القياسات على أفرع نامية مكونة من 21 سلامية. الطول الكلي للسيقان حوالي 100.8 ± 12.2 سم. القيم موضحة بـ: المعدل \pm الانحراف المعياري (عدد العينات = 06).

الطبقة الوعائية	مسافة التمايز (سم)	مسافة النضج (سم)	طول الجزء الحي (سم)
الطبقة 1	8.76 ± 1.18	16.92 ± 3.06	7.9 ± 1.91
الطبقة 2	15.8 ± 3.15	35.69 ± 4.99	19.89 ± 2.21
الطبقة 3	34.32 ± 4.82	51.76 ± 5.96	17.44 ± 4.11
الطبقة 4	50.7 ± 5.74	68.38 ± 6.06	17.68 ± 1.79
الطبقة 5	66.96 ± 6.29	81.22 ± 9.65	14.28 ± 5.62

جدول 3: مسافة التمايز ومسافة النضج وطول الجزء الحي من الأوعية لمختلف الطبقات الوعائية المتتالية في الحزم النامية لسيفان العنب العذراء. تمت القياسات على أفرع نامية مكونة من حوالي 23 سلامية. الطول الكلي للسيفان كانت حوالي 10.5 ± 87.5 سم. القيم موضحة بـ: المعدل \pm الانحراف المعياري (عدد العينات=06).

الطبقة الوعائية	مسافة التمايز (سم)	مسافة النضج (سم)	طول الجزء الحي (سم)
الطبقة 1	6.33 ± 1.05	14.6 ± 2.22	8.27 ± 2.5
الطبقة 2	13.7 ± 2.43	29.35 ± 3.5	15.65 ± 2.44
الطبقة 3	28.66 ± 5.33	44.7 ± 2.75	16.04 ± 3.33
الطبقة 4	41.18 ± 5.65	56.25 ± 5.05	8.07 ± 1.67
الطبقة 5	54.9 ± 4.87	66.8 ± 5.88	7.9 ± 1.95

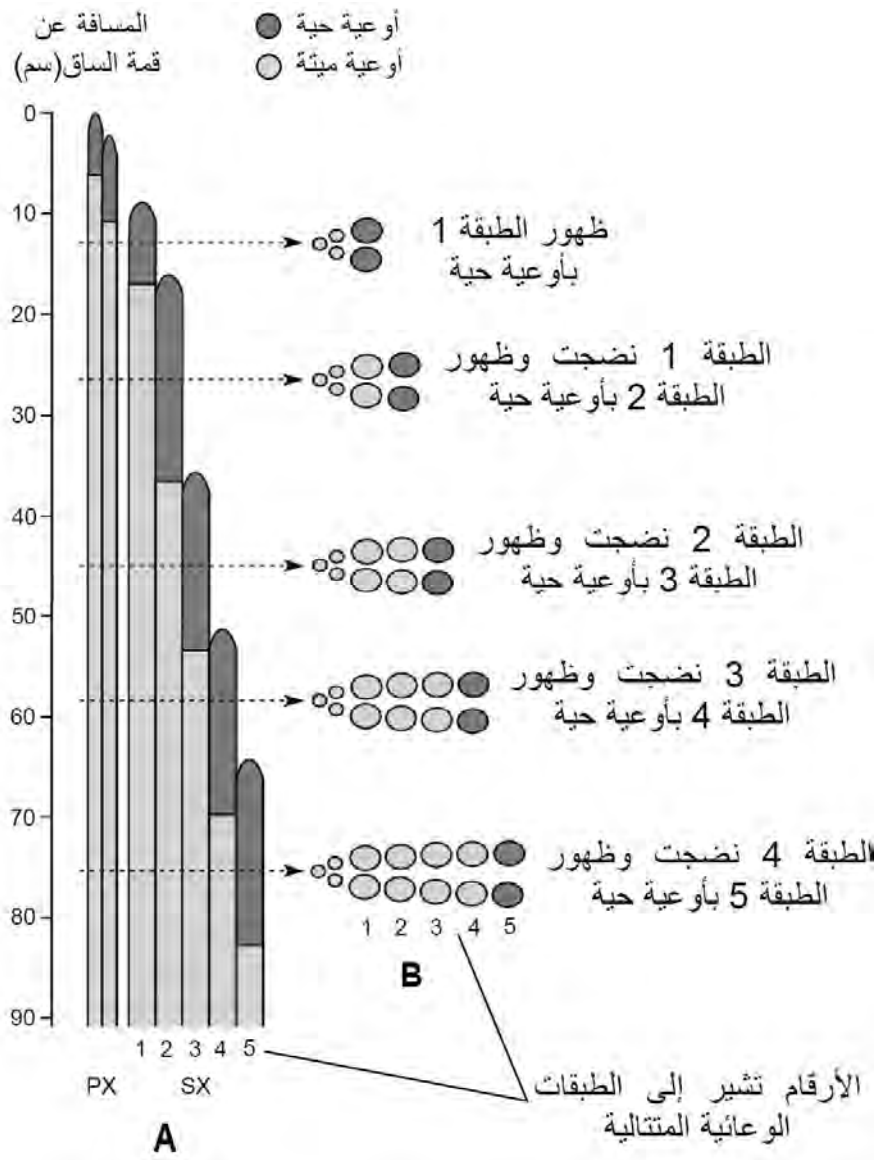
شكل 28. مدرج تكراري يوضح طول الجزء الحي للأوعية الخشبية لمختلف الطبقات الوعائية، من الطبقة 1 إلى الطبقة 5، في الحزم النامية عند نبات العنب (A) ونبات العنب العذراء (B). لاحظ بأن طول الجزء الحي يختلف من طبقة إلى أخرى، حيث يلاحظ بأن الطبقات 2 و 3 تمتلك القيم الأطول من بين الطبقات المتتالية.



IV. 2. 3. نمط النمو التدريجي للأوعية في السيقان الحديثة Pattern of gradual development of vessels in young stems

من خلال النتائج والقياسات السابقة يمكن أن نتصور عملية النمو التدريجي والتواجد المنتظم للأوعية الحية على طول الحزم الخشبية النامية. الشكل 29 يوضح هذه العملية بشكل تخطيطي مبسط، ويبين كيفية التوضع التشريحي للأوعية الحية بالنسبة للشبكة الهيدروليكية المفتوحة التي تكونها الأوعية البالغة الميته. الأطراف النهائية للأوعية الثانوية تكون حية ومغلقة، ولا يتم النضج وفتح الفجوة الوعائية إلا على مسافات معتبرة من موقع تمايز الأوعية. عموماً الأوعية الخشبية الثانوية للسيقان الحديثة تنمو وتتطور بشكل تدريجي، نضج الأوعية لا يتم في مسافة واحدة ولكنه يتم على مسافات متتالية من القمة النامية. الأوعية البالغة المفتوحة للطبقات الداخلية المجاورة للخشب الأولي تكون قريبة من القمة، بينما الأوعية المفتوحة للطبقات الخارجية تكون بعيدة عن القمة (شكل 29).

من خلال هذا المخطط التوضيحي (شكل 29) يمكن أن نلاحظ كيف أن المسار العمودي للماء خلال الأوعية الميته يكون مسدوداً ومغلقاً عند النهايات العليا بواسطة الأوعية الحية، وهذا يعني أن المقاومة الهيدروليكية لا بد أن تكون ذات درجات عالية وتقاوم الحركة العمودية بشكل كبير، وهذا بطبيعة الحال سوف يوجه كميات معتبرة من الماء نحو الاتجاه الجانبي. بالإضافة إلى هذا فإن الأطوال المعتبرة للأوعية الحية التي لوحظت في تجاربنا الحالية تشير إلى أن عملية النمو والنضج للعناصر الخشبية تتطلب وقتاً كبيراً وتحتل حيزاً معتبراً ضمن الشبكة الخشبية الوظيفية للسيقان النامية، وهذا يجعل الحلقات المتتالية للأوعية تتطلب مسافة كبيرة حتى تصبح جاهزة للمشاركة في عمليات النقل. فعلى سبيل المثال، لا تصبح الحلقة الخامسة قادرة على النقل الحر والسريع للماء إلى عند مسافة أطول من 65 سم ابتداءً من القمة النامية. لذلك عندما نأخذ هذه الملاحظات في الحسبان ندرك جيداً أن مجموعة الأوعية التي تتكون منها الحزم الخشبية النامية ليست كلها وظيفية ولا تشارك بشكل كامل في عمليات النقل الحر (الأوبلاستي) وهذا عكس الحزم الخشبية البالغة التي تتكون من شبكة ناضجة كلياً تقريباً وأين تكون جميع الأوعية في حالة وظيفية (بشكل تقريبي).



شكل 29. رسم تخطيطي لمقطع طولي خلال الحزم الخشبية النامية للسيفان الحديثة للعنب. في هذا الرسم تم توضيح الأوعية فقط من أجل التبسيط. A. يوضح النمط الطبيعي للتمايز والنمو التدريجي للأوعية. من خلال هذا المخطط يمكن ملاحظة التموضع التشريحي للأوعية الحية على طول الحزمة النامية، لاحظ أن النهايات القمية للأوعية تكون دائما حية.

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

PX. الخشب الأولي

SX. الخشب الثانوي

المحور الأفقي للرسم غير خاضع لمقياس الرسم.

IV. 2. 4. الأوعية الحية والهندسة التشريحية للخشب النامي في السيقان Living vessels and the anatomical architecture of developing xylem in stems

لقد بينت النتائج السابقة وبشكل واضح التواجد والامتداد المكاني للأوعية الحية وكذلك تأثيرها على التركيبية التشريحية للحزم الخشبية النامية للسيقان الحديثة. لقد وجدنا في العينات المدروسة والتي تنتمي إلى النباتات المتسلقة بأن الأوعية الثانوية تنمو وتتطور بطريقة تدريجية ومنظمة في نفس الوقت، كما أنه نتيجة للنمو التدريجي للحزم الناقلة فإن الأوعية الحية تتواجد بشكل مستمر على طول هذه الحزم وذلك خلال كامل موسم النمو. كل النتائج دلت بأن الأوعية الحية تتوضع بشكل عمودي في النهايات الطرفية للشبكة الخشبية النامية (الشكل 29) وذلك لأن الأجزاء الطرفية للأوعية الثانوية تكون دائما حية وفعالة وتملأها العضيات الخلوية، فهي مسدودة أمام الحركة العمودية للماء. هذا بالإضافة إلى أن الأوعية الحية يمكنها أن تمتد إلى أطوال معتبرة (الجدول 2) وهو ما يدل بأن نضج وموت الأوعية الخشبية للنباتات المدروسة يحدث على مسافات بعيدة من مكان تمايزها، وبالتالي هذا يدل أيضا على أن خلايا الكامبيوم الوعائي المولدة للأوعية تكون دائما بعيدة ومعزولة عن الشبكة الخشبية الميتة وتفصلها عنها بطبيعة الحال الأوعية الحية. إن هذا الانتظام ووجود الأوعية الحية التي تفصل بين الكامبيوم والشبكة الميتة يمكن أن يكون إحدى الآليات لحماية الخلايا المرستيمية من العوامل المرضية أو سمومها التي تنتقل مع النسغ في النظام الخشبي [McCulley 1995]. ويمكن بشكل عام أن نستنتج بأن الأوعية الحية تشكل حاجزا مغلقا أمام الحركة الحرة للسوائل وذلك عند النهايات الطرفية للحزم النامية.

من التوضيحات التي يوفرها النمط التشريحي المقترح في هذه الدراسة (شكل 29) هو أن عدد وحجم الأوعية الوظيفية يختلف من منطقة إلى أخرى على طول السيقان النامية. ففي المناطق القمية يكون عدد الأوعية البالغة قليل بينما يكون العدد في المناطق البعيدة عن القمة أكبر. هذا سوف يؤدي لا محالة إلى الاختلاف في كمية واتجاه التدفق من منطقة إلى أخرى أو بالأحرى كمية النقل تختلف باختلاف الموقع من الساق النامية. على العموم فإن هذا النمط التشريحي الخاص بنمو وتمايز ونضج الأوعية الخشبية على طول السيقان الحديثة يتيح لنا إمكانية التصور الجيد للآليات النقل خلال الحزم الخشبية النامية.

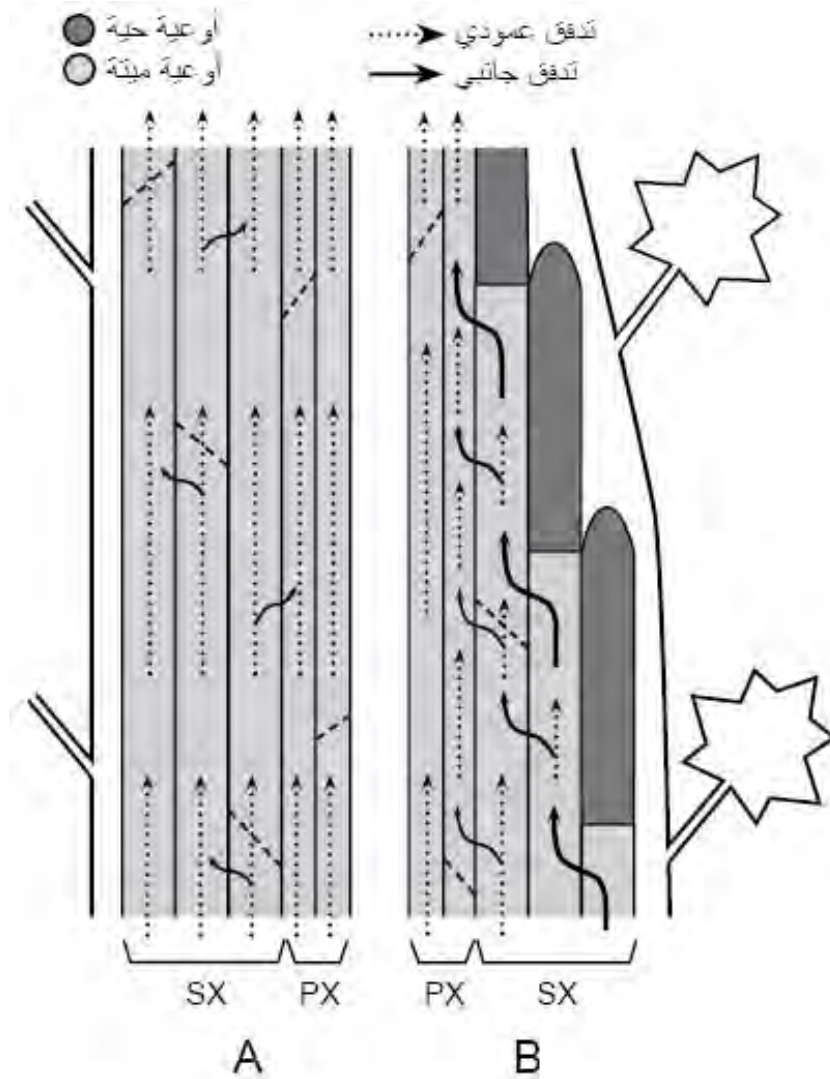
IV. 2. 5. تأثير الهندسة التشريحية على نمط حركة الماء في السيقان

Effect of anatomical architecture on the pattern of water movement in stems

إن الهندسة التشريحية للحزم الخشبية النامية والتي تتميز بالنضج التدريجي للأوعية الخشبية وتواجد الأوعية الحية المغلقة تؤثر كثيرا على نمط وطريقة الحركة للسوائل المنقولة خلال هذه الحزم الحديثة. إن سرعة واتجاه حركة الماء ضمن الحزم النامية تتأثر كثيرا بوجود وتوزيع الأوعية الحية ضمن الشبكة الخشبية النامية، وعلى كل حال، فإن وجود الأوعية الحية يعيق كثيرا حركة الماء في الاتجاه العمودي. وكما هو معلوم في فسيولوجيا نقل الماء في الخشب، فإن زيادة المقاومة للحركة العمودية للماء تحفز الحركة الجانبية بين الأوعية المتجاورة [Ellmore et al. 2006]. وعليه يفترض بأن النقل الجانبي للماء يساهم بشكل فعال في عمليات النقل ضمن الحزم الخشبية النامية.

فمن خلال الهندسة التشريحية والهيدروليكية للحزم النامية وتواجد الأوعية الحية وانتظامها بالنسبة لمسار النسغ الخشبي في السيقان الحديثة (شكل 30) يتبين بأن الحركة العمودية للماء ضمن هذه الحزم النامية تواجه حاجزا مسدودا تماما وهو ما يجعلها تحت إعاقة كبيرة جدا، حيث يبدو واضحا بأن تدفق الماء خلال الأوعية حديثة البلوغ سوف يتوقف بشكل كامل عندما يصادف الأوعية الحية عند الأطراف النهائية للأوعية. ولكي يتجاوز هذه الحواجز المقفلة، فإنه على الماء أن يمر جانبيا إلى الأوعية المجاورة في الجهة الداخلية من الحزمة الخشبية وذلك لكي يتسنى له الانتقال عموديا لمسافات معينة إلى أن يصادف مرة أخرى الأوعية الحية التي توقفه ثانية وهكذا... (أنظر الشكل 30). وعلى هذا الأساس، يبدو أن الحركة الجانبية للماء بين الأوعية المتجاورة تلعب دورا أساسيا في عمليات النقل على مستوى الأفرع النباتية النامية. وهذا عكس الأفرع البالغة المتخشبة التي تتميز بنظام خشبي كامل البلوغ ولا توجد به أوعية حية تعيق الحركة العمودية للماء، فالنقل على مستوى الأفرع البالغة يكون بشكل رئيسي في الاتجاه العمودي أما الحركة الجانبية فتكون شبه مهملة ولا تساهم بشكل فعال في عملية نقل الماء.

في الفقرات التالية من هذا الفصل سوف نتطرق بالتفصيل إلى تأثير الأوعية الحية على حركة الماء في الحزم النامية، وسوف نبرهن بواسطة التجارب الصبغية والهيدروليكية على أهمية التدفق الجانبي في ضمان النقل الجيد والفعال للماء عبر هذه الحزم. فانطلاقا من النتائج الحالية والتي بينت بكل وضوح الهندسة التشريحية للحزم النامية وتأثيرها على نمط الحركة الهيدروليكية، سوف ندعم هذه النتائج بالمزيد من التجارب والملاحظات لنوضح كيف أن كميات كبيرة من الماء في الحزم الخشبية النامية تنتقل في الاتجاه الجانبي عبر الاتصالات الجانبية الموجودة بين العناصر الوعائية المتجاورة.



شكل 30. مخطط توضيحي يبين الهندسة الهيدروليكية ونمط حركة الماء في الحزم الخشبية البالغة (A) والحزم الخشبية النامية (B) على مستوى السيقان. في الحزم البالغة يكون التدفق كله تقريباً في الاتجاه العمودي ما عدى القليل جداً من التدفق في الاتجاه الجانبي. في حين كميات كبيرة من الماء تتدفق في الاتجاه الجانبي عند الحزم النامية وهذا نتيجة لوجود الأوعية الحية. لمزيد من الشرح أنظر النص أعلاه. PX خشب أولي. SX خشب ثانوي. هذا المخطط لا يخضع لمقياس محدد.

IV. 2. 6. تواجد الأوعية الحية في الجذور النامية Presence of living vessels in developing roots

في حالة الجذور النامية استعملنا نفس الاختبارات لتمييز الأوعية الحية من الأوعية الميتة، حيث طبقنا اختبار السحب والتلوين وكذلك اختبار الضغط على قطع من الجذر مأخوذة من مناطق متتالية بدءاً من القمة النامية حتى المناطق المتخشبة البالغة.

لقد بينت الاختبارات بأن الأوعية الحية تتواجد باستمرار وعلى طول الشبكة الخشبية للمناطق الحديثة النامية من الجذور، حيث لاحظنا وجود الأوعية الحية في كل المقاطع المدروسة والتي أخذت من مناطق متتالية من القمة النامية ورجوعاً إلى المناطق الأكثر بلوغاً (شكل 31، 32). تظهر الأوعية الحية في محيط الأسطوانة الوعائية للجذر، أو بمعنى آخر تكون الأوعية المحيطة دائماً حية ولا تسمح بمرور المحلول الملون حتى تحت قوى الضغط العالي. ففي كل الحالات، تنتشر الملون بحرية خلال الشبكة الخشبية للأسطوانة المركزية مما أدى إلى تلون جميع الأوعية باستثناء الأوعية الموجودة على محيط الأسطوانة التي لم تتلون ولم يمر المحلول عبرها لأنها بطبيعة الحال مازالت حية وملينة بالعضيات الخلوية (شكل 31، 32). إن هذه الملاحظات تشير إلى أن الأوعية الحية تمثل جزءاً مهماً من النظام الخشبي للمناطق الفتية النامية لجذور النخيل أي منطقة الـ 90 سم الطرفية القريبة من القمة.

IV. 2. 7. تمايز ونضج الأوعية في الجذور النامية Vessel differentiation and maturation in developing roots

كما هو الحال بالنسبة للسيقان النامية، فإن النظام الخشبي للجذور الحديثة ينمو تدريجياً ويتطور وفق نمط تشريحي منتظم (جدول 4) بحيث تبدأ عناصر الطبقة الأولى في التمايز والظهور قريباً جداً من الخلايا الأم للنسيج الميرستيمي (حوالي 0.5 إلى 1 سم) وسرعان ما تتحول هذه الأوعية إلى عناصر وظيفية بعد مسافة قصيرة من منطقة التمايز (13.6 سم). وبطبيعة الحال فإن هذه الأوعية الأولى تتكفل بعمليات النقل والتوصيل في المناطق القريبة من الأنسجة النامية. تبدأ أوعية الطبقة الثانية في التمايز أيضاً على مسافة قريبة من القمة الجذرية النامية أي حوالي 2.11 ± 0.75 سم من القمة، وعلى مسافة 33.55 ± 1.2 سم تبدأ في النضج وتتحول إلى أوعية فعالة. وعليه فإن طول الأوعية الحية أو ما يعرف بالجزء المغلق لهذه المجموعة من الأوعية يساوي 31.25 ± 0.95 سم. المجموعة الثالثة من الأوعية الخشبية تبدأ في الظهور على شكل خلايا صغيرة في المنطقة الخارجية المحيطة من الأسطوانة المركزية

وذلك على مسافة تعادل 1.12 ± 4.22 سم من القمة الجذرية، في حين يتم نضج وموت هذه الأوعية على مسافة قدرها 2.66 ± 46.85 سم من القمة. وهكذا دواليك وعلى مسافات متوالية تظهر الطبقات الوعائية المتتالية وتبدأ في النمو والتطور إلى أن تصل إلى مراحل النضج أين تتحول إلى عناصر وظيفية. الشكل 24 يبين هذه العملية وهو يعتمد على النتائج الموضحة في الجدول 4 الذي يلخص نتائج الفحوصات الخاصة بنمو تطور الأوعية الخشبية للجذور النامية.

هذا ويجب أن ننوه إلى أنه عند المسافة من 90 إلى 120 سم من القمة تكون كل العناصر الخشبية ناضجة وميتة وتكون الأسطوانة الخشبية كلها ناضجة ولا تحتوي على أوعية حية، ويفسر هذا بأن النسيج الخشبي للخنيل (أحاديات الفلقة) لا يملك آلية النمو الثانوي أي أن نمو النسيج الخشبي محدود ولا يستمر لأنه لا يحتوي على الكامبيوم الثانوي الذي ينتج المزيد من الأوعية بشكل مستمر. وهذا عكس الحزم الوعائية للسيقان التي رأيناها تحتوي على أوعية حية بشكل مستمر وعلى طول الساق لأن النظام الخشبي لنباتات ثنائيات الفلقة يحتوي على الكامبيوم الثانوي وهو ما يجعل نمو الجهاز الخشبي غير محدود. لذلك من البديهي أن يكون تواجد الأوعية الحية مقتصرًا على الجزء الطرفي من الجذر والقريب من القمة النامية، أما الأجزاء البعيدة فهي تتميز بخشب ناضج بشكل كلي ولا يحتوي على عناصر حية. وعليه يجب أن نأخذ بعين الاعتبار مسألة التصنيف النباتي وطبيعة النظام الخشبي والفرق بين أحاديات الفلقة وثنائياتها حتى يمكننا أن نفهم الفرق في نمط النمو والتمايز.

وكما تحقق سابقا بالنسبة لنمو وتمايز الأوعية في السيقان الحديثة فإنه يمكن أن نتصور تواجد الأوعية الحية ونمط النمو المتدرج للحزم الخشبية على طول الجذور النامية وهو ما يوضحه الشكل 33 بشكل تخطيطي مبسط. إن التموضع التشريحي للأوعية الحية بالنسبة للشبكة الهيدروليكية الميتة يمكنه أن يؤثر بدرجة كبيرة على عمليات الامتصاص ونقل الماء. من خلال النمط المتدرج الموضح في الشكل 24 يتبين بأن الأوعية الحية تشكل حاجزا إضافيا مع الحواجز الكلاسيكية المعروفة عند جذور النباتات مثل طبقات الخلايا وخط كاسبار... إلخ. كما أن الحركة العمودية للماء لا تبدأ إلى عند مسافات معتبرة من القمة أي عندما يصل الماء إلى الأوعية البالغة الميتة. لكن في هذه الحالة لا يكون تأثير الأوعية الحية مشابه تماما لذلك الموجود عند السيقان النامية خاصة فيما يتعلق باتجاه الحركة ونسبة وسيادة كلا من الحركة العمودية والجانبية. صحيح أن المقاومة للحركة العمودية لا بد أن تكون ذات درجات عالية خاصة عند النهايات النامية للأوعية ولكن هذا لا يعني أن هذه المقاومة العمودية سوف توجه كميات معتبرة نحو الحركة الجانبية، وهذا يرجع بطبيعة الحال إلى النمط التشريحي لحزم الجذور والذي يكون معاكسا نوعا

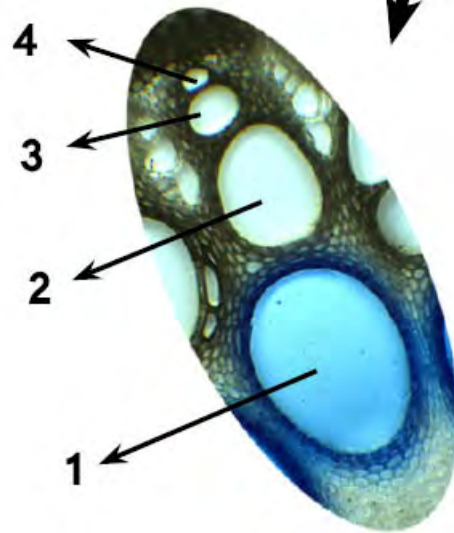
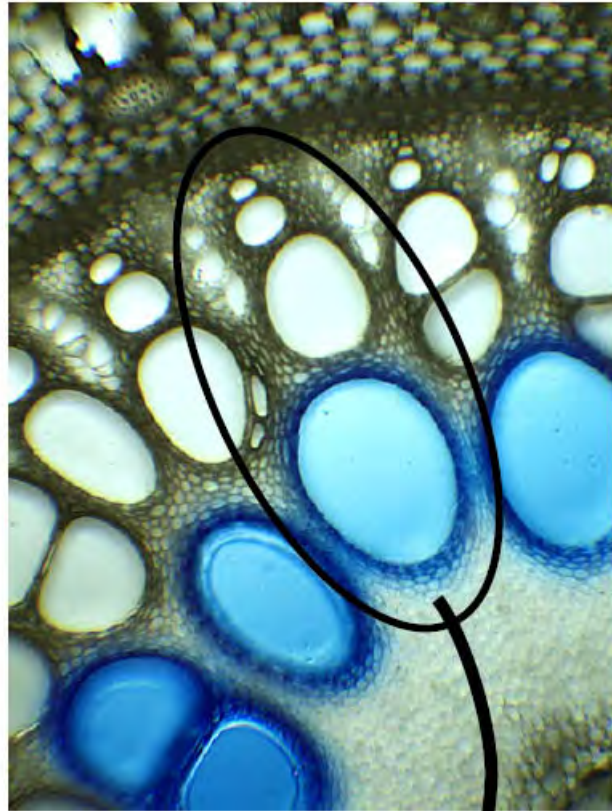
ما لذلك الخاص بالسيقان أي أن تواجد الأوعية الحية يكون أسفل التيار وليس فوق التيار كما هو الحال عند السيقان. في السيقان تتموضع الأوعية الحية مواجهة لاتجاه الحركة والتي تكون من الأسفل إلى الأعلى وبالتالي فإنها توقف هذه الحركة، في حين تكون الأوعية الحية في الجذور خلف اتجاه الحركة أي أنها لا توقف التيار أو الحركة (شكل 33).

جدول 4: مسافة التمايز ومسافة النضج وطول الجزء الحي من الأوعية لمختلف الطبقات الوعائية المتتالية في الأسطوانة الخشبية لجذور النخيل. تمت القياسات على الطرف النهائي النامي للجذور. الطول الكلي للجذور المدروسة كانت حوالي 106.3 ± 4.5 سم. القيم موضحة بـ: المعدل \pm الانحراف المعياري (عدد العينات = 10).

الطبقة الوعائية	مسافة التمايز (سم)	مسافة النضج (سم)	طول الجزء الحي (سم)
الطبقة 1	0.55 ± 0.15	13.6 ± 0.56	13.1 ± 0.66
الطبقة 2	2.11 ± 0.75	33.55 ± 1.2	31.25 ± 0.95
الطبقة 3	4.22 ± 1.12	46.85 ± 3.66	42.5 ± 2.44
الطبقة 4	28.9 ± 3.46	73.15 ± 4.05	44.3 ± 1.85
الطبقة 5	51.4 ± 3.55	97.2 ± 6.88	46.65 ± 1.54

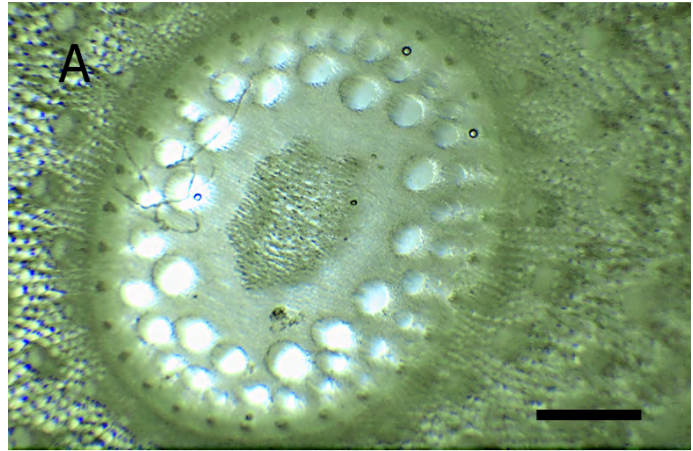
شكل 31. مقطع عرضي لجذور النخيل بعد تطبيق اختبار السحب والتلوين، حيث يظهر أن طبقة واحدة من طبقات الأوعية الخشبية قد تلوئت بالملون، وهو يدل على أن أوعية هذه الطبقة مفتوحة وناضجة بينما أوعية باقي الطبقات مازالت حية وغير مفتوحة للنقل الحر.

- في الشكل الأسفل تشير الأرقام إلى مختلف الطبقات وهي:
1. الطبقة الأولى وهي ناضجة وذات أوعية مفتوحة
 2. الطبقة الثانية وهي ذات أوعية حية ومازالت مغلقة ولا تسمح بالحركة الحرة للماء.
 3. الطبقة الثالثة بأوعية حية.
 4. الطبقة الرابعة وهي حديثة التمايز المنشأ وذات أوعية صغيرة وهي مازالت حية وغير مفتوحة.

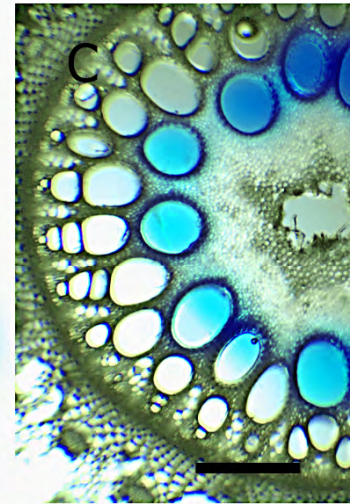
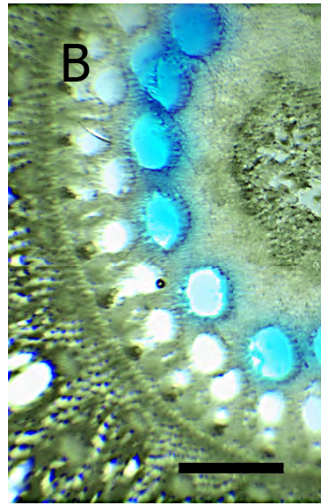


شكل 32. نتائج اختبار السحب والتلوين على الجذور الحديثة لنبات النخيل. تبين الصور تواجد الأوعية الحية وانتظامها ضمن الحزم الأسطوانة الوعائية الناقلة.

A. مقطع عرضي عند مسافة قريبة جدا من القمة (حوالي 5 سم). يلاحظ أن جميع الأوعية الخشبية مازالت حية

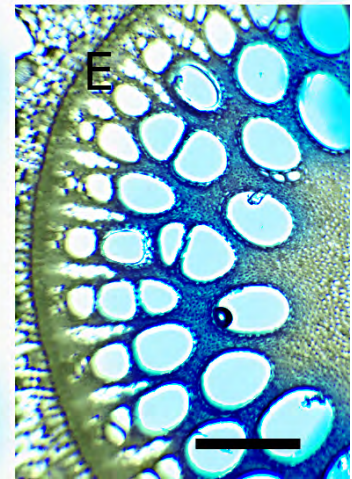
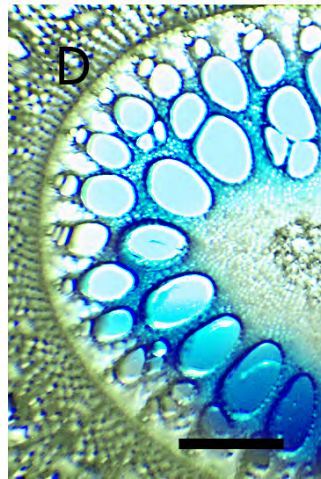


B. مقطع مأخوذ على مسافة 15 سم من القمة، في هذه المنطقة نجد الطبقة الأولى من الأوعية الخشبية قد نضجت بينما نلاحظ ظهور الطبقة الثانية والثالثة بأوعية حية.



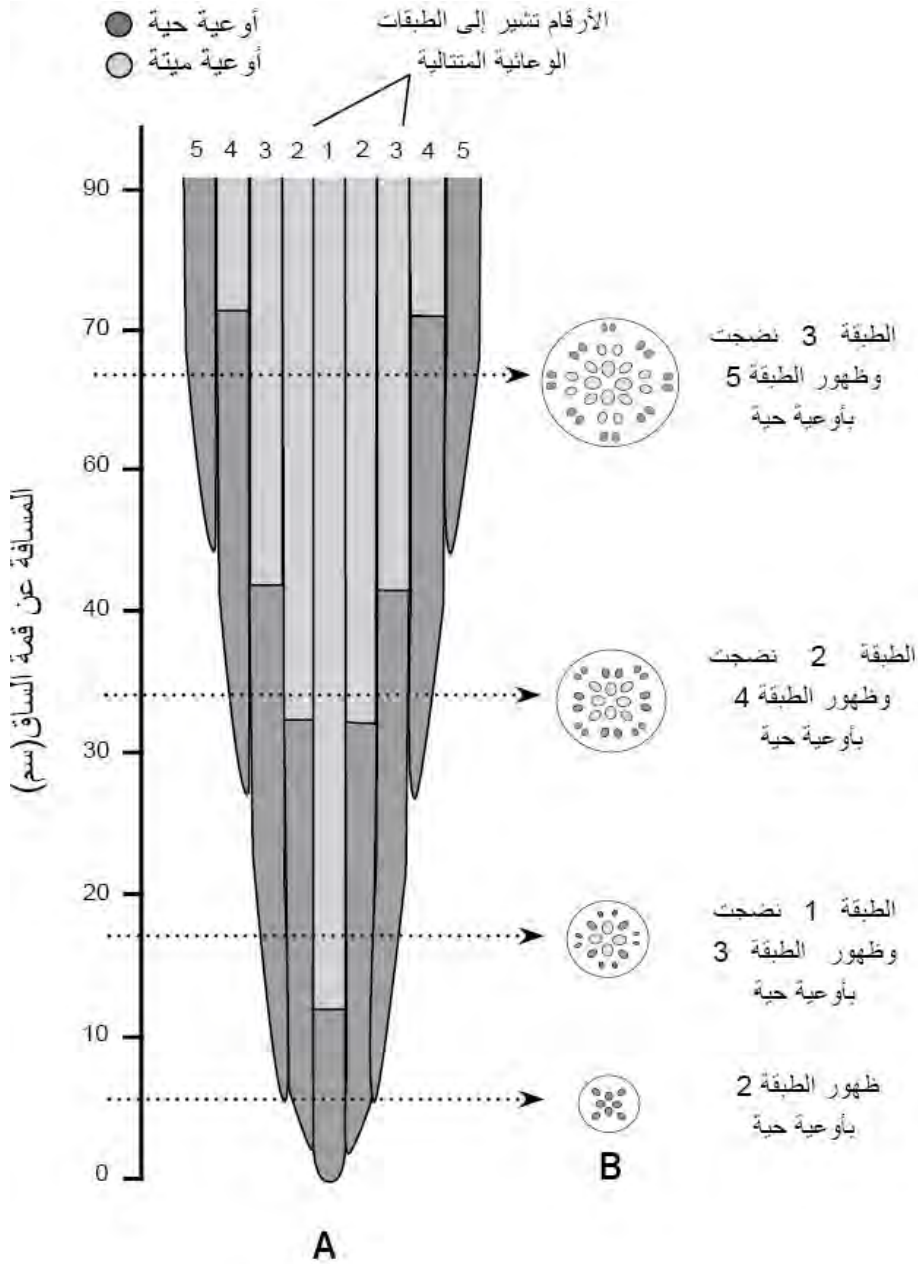
C. الصور مأخوذة لمقطع عرضي على مسافة 25 سم من القمة. يلاحظ ظهور الطبقات الرابعة والخامسة لكن تبقى كل الطبقات الوعائية حية ما عدا أوعية الطبقة الأولى التي تبدو ناضجة.

D. مقطع عرضي عند المسافة 40 سم من القمة الجذرية، يلاحظ أن أوعية الطبقة الثانية قد نضجت وهو ما سمح بمرور الملون خلال هذه الأوعية. في حين تبقى أوعية الطبقات الأخرى غير مفتوحة.



E. مقطع عرضي عند المسافة 55 سم من القمة. نلاحظ أن الطبقة الثالثة من الأوعية قد نضجت وتحولت إلى أوعية مفتوحة تسمح بمرور الملون بحرية. لاحظ أن الطبقات 4 و 5 مازالت غير ناضجة حيث تظهر في المقطع العرضي وهي غير ملونة

خط سلم الرسم = 400 نانومتر.



شكل 33. مخطط توضيحي يبين عملية النمو التدريجية للأوعية الخشبية عند جذور نبات النخيل. الرسم يمثل مقطع طولي خلال الجزء الطرفي من الجذر. في هذا الرسم تم توضيح الأوعية فقط من أجل التبسيط. المحور الأفقي للرسم غير خاضع لمقياس محدد. A . يوضح النمط الطبيعي للتمايز والنمو التدريجي للأوعية. من خلال هذا المخطط يمكن ملاحظة التوزيع التشريحي للأوعية الحية على طول الأسطوانة الوعائية، لاحظ أن النهايات القمية للأوعية تكون دائما حية. B . رسم تخطيطي للمقطع العرضي في الأسطوانة الوعائية يوضح تواجد الأوعية الحية.

IV. 2. 8. الأوعية الحية والهندسة التشريحية للخشب النامي في الجذور

Living vessels and the anatomical architecture of developing xylem in roots

حتى بالنسبة للجذور النامية، يمكن للأوعية الحية أن تؤثر بشكل كبير على الهندسة التشريحية للنظام الخشبي. فمن خلال دراستنا للتواجد التشريحي للأوعية الحية ضمن المناطق الحديثة النامية لجذور النخيل أمكننا تصور الهندسة التشريحية للشبكة الخشبية النامية للجذور (شكل 33، 34).

تتواجد الأوعية الحية بشكل منتظم ومستمر على طول المنطقة الحديثة النامية من جذور النخيل، والتي تساوي تقريبا 70-100 سم. حيث يكون الجزء الطرفي النهائي من الأوعية الخشبية عبارة عن خلايا حية ومليئة بالسيتوبلازما والعضيات الخلوية، وبالتالي فإن هذا الجزء الطرفي مازال غير مهيا للنقل العمودي الحر والسريع للماء (شكل 33). وكما هو الحال بالنسبة للسيقان النامية، تتم عملية التمايز والنمو للأوعية الخشبية على مستوى الجذور بشكل تدريجي ومنتظم، حيث تظهر وتنضج المجموعة الأولى من الأوعية مباشرة قريبا من القمة النامية. لكن الطبقات المتتالية الأخرى تظهر متأخرة وتتطور ببطء، فعلى مسافات منتظمة تقريبا يتم تمايز ونمو ونضج المجموعات المتوالية من العناصر الخشبية وهو ما يجعل تواجد وتوضع الأوعية الحية في الجذور يشكل عاملا مهما وحاسما في العمليات الحيوية. الشكل 24 يبين النمط التدريجي لتمايز ونمو الأوعية الخشبية في الجذور الحديثة للنخيل.

إن هذا النمط من النمو والتطور له عدة دلالات بيولوجية متعلقة بنمو ووظيفة الجذور النباتية، فمن خلال النتائج الحالية يتبين بأن الجهاز الخشبي عند منطقة الامتصاص في الجذور يكون مكونا بشكل كبير من الأوعية الحية وإن لم نقل بأن كل الأوعية الخشبية لمنطقة الامتصاص تكون في حالة نمو وحيوية. إن عملية الامتصاص عند جذور النخيل تكون على مستوى الجزء الطرفي والذي يساوي تقريبا 50-70 سم، وفي هذا الجزء وجدنا بأن الأوعية الحية هي المكون الرئيسي للنظام الخشبي. والأكثر من ذلك هو أن الأوعية الحية تتوضع عند المناطق الطرفية والمحيطية للشبكة الخشبية، أي أنها تحيط بالعناصر الميتة (أنظر الشكل 34). إن الشبكة الخشبية للمنطقة الفعالة من الجذر تتكون من أوعية حية وأخرى ميتة تنتظم مع بعضها البعض في منظومة معقدة، أي أنها ليست عبارة عن شبكة من الأنابيب الفارغة الجوفاء ولكنها، بدلا من ذلك، تشكل نظاما أكثر تعقيدا ويتميز بهندسة تشريحية مختلفة تماما يمكنها أن تؤثر كثيرا على عمليات النقل والحركة المألوفة للماء.

إن هذا ما يدفعنا إلى التساؤل ما إذا كانت الأوعية الحية تعيق عملية الامتصاص أم أنها على العكس تلعب دوراً مهماً في هذه العملية. إن التواجد المكثف للأوعية الحية في منطقة الامتصاص عند الجذور يبدو من الناحية التشريحية بأنه يعيق امتصاص الماء من التربة، لأن الأوعية الحية ولكونها عبارة عن خلايا مسدودة فإنها تعمل كحاجز إضافي أمام حركة الماء من التربة إلى الأوعية الميتة الناقلة، كما أن الأوعية الحية إذا امتصت الماء فإن حركة هذا الأخير سوف تكون أبطأ بكثير منها في الأوعية الميتة (شكل 34). لكن وفي المقابل نجد العديد من الباحثين يرون أن الأوعية الحية للجذور يمكنها أن تساهم بشكل فعال في العديد من الوظائف وهذا ما سوف نناقشه بإسهاب في الفقرات التالية.

IV. 2. 9. تأثير الهندسة التشريحية على نمط حركة الماء في الجذور

Effect of anatomical architecture on the pattern of water movement in roots

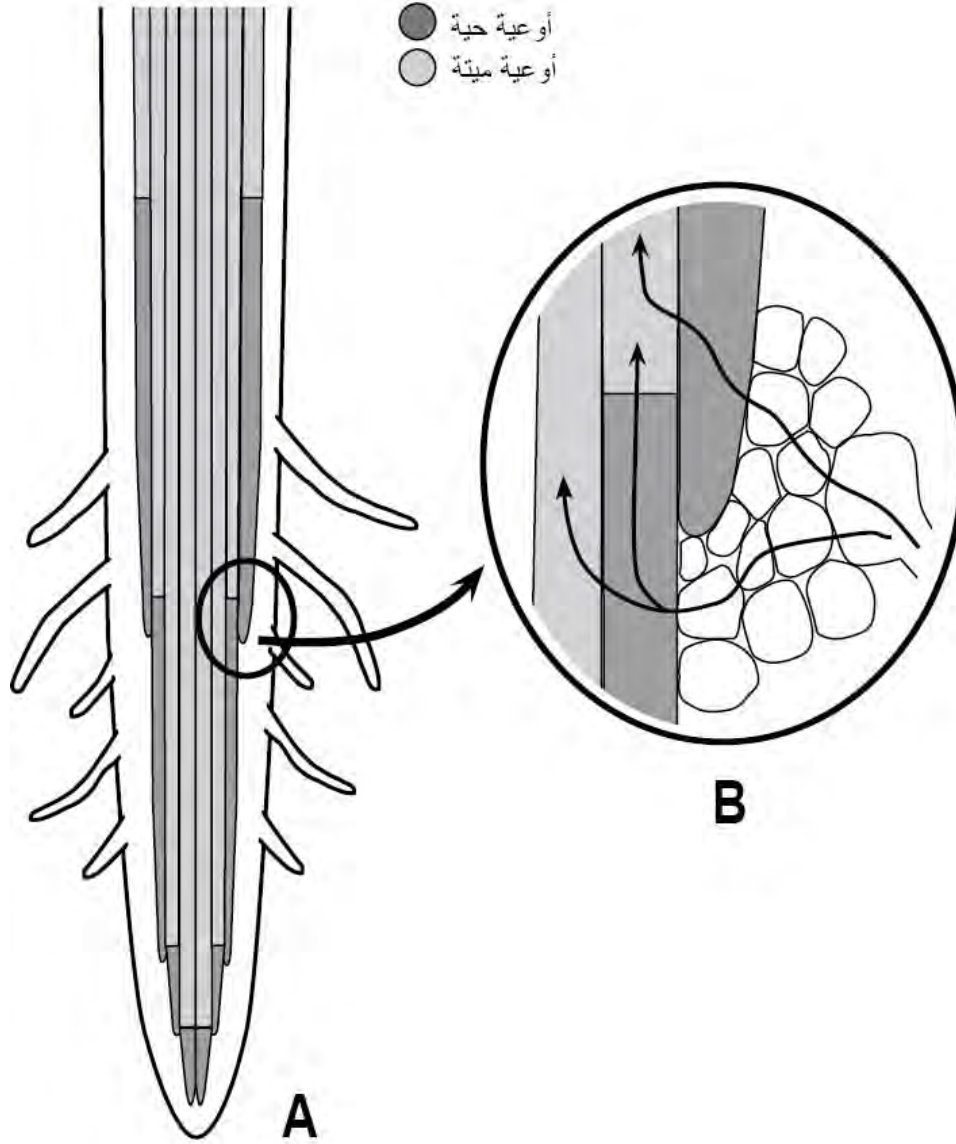
بالنسبة للجذور، الحالة مختلفة نوعاً ما عن حالة السيقان النباتية. فالأوعية الحية لا تتوضع أمام اتجاه الحركة العمودية مثل ما هو موجود عند السيقان النامية، بل على العكس تتوضع عند بداية المسار العمودي أي عند نقطة الانطلاق الأولى (شكل 34)، فالأوعية الحية للجذور، بهذه الطريقة، لا توقف الحركة العمودية ولكن تؤخرها إلى مسافات بعيدة وأكثر بلوغاً، فبدلاً من أن تبدأ الحركة العمودية السريعة للماء عند المناطق القريبة من القمة، فإن الماء عليه أن يصل إلى مناطق بلوغ الأوعية أين يمكنه أن يتحرك بسهولة ضمن الشبكة الوعائية الميتة. وفي المقابل، يمكن للأوعية الحية أن تؤثر على وظيفة أساسية أخرى للجذور النباتية وهي عملية الامتصاص، وبالتالي على نمط الحركة المتعلقة بامتصاص الماء من التربة إلى الجهاز الخشبي، وهذا كله يؤكد حقيقة واحدة وهي أن نمط حركة الماء في الشبكة الخشبية النامية للجذور يختلف عن نمط الحركة في الشبكة الخشبية الناضجة. يمكن فهم هذه الأنماط من الحركة عندما نفهم الفرق في الهندسة التشريحية بين الجذور البالغة المتخشبة والجذور الحديثة. ففي الجذور البالغة يكون النظام الخشبي عبارة عن أنابيب فارغة تمتد بشكل متوازي على طول المحور الجذر، بحيث يتحرك الماء في هذه الحالة عمودياً وبشكل متوازي وبحرية خلال الأنابيب الميتة وهو ما يتيح الفرصة للنقل السريع والكبير في نفس الوقت. في حين يكون النظام الخشبي في الجذور النامية عبارة عن شبكة متدرجة من القمة النامية إلى المناطق الأكثر بلوغاً، تكون الأطراف السفلية من الأوعية الخشبية مسدودة وبالتالي معزولة عن الحركة الحرة للماء التي تجري على مستوى الأوعية الميتة (شكل 34).

إذا حاولنا تفسير عملية الامتصاص والنقل في المنطقة النامية من الجذر علينا أن نأخذ في الحسبان تواجد العناصر الحية كعامل محدد ومؤثر في هذه الحالة. وهذا ما أشار إليه الباحثون في الدراسات السابقة ذات العلاقة بالموضوع [Frensch et al. 1992، Frensch & Steudle 1989، St Aubin et al. 1986]. لقد بين الباحثون بأن سرعة وكمية الامتصاص والنقل تتحدد كثيرا بدرجة نمو وتطور النظام الخشبي وتواجد الأوعية الحية ضمن الشبكة الناقلة. وهذا لأن عملية الامتصاص تتم على مستوى المناطق الحديثة من الجذر وهي نفسها المناطق التي تحتوي على كميات معتبرة من الأوعية الحية. إن التوضع التشريحي للأوعية الحية في منطقة الامتصاص واحتلالها للمنطقة الفاصلة بين الخلايا الجذرية الخارجية والشبكة الخشبية الميتة (شكل 34) يحتم على الماء أن يمر عبر الأوعية الحية قبل أن يدخل إلى الشبكة الوعائية الميتة. من خلال هذه التوضع يبدو أن الأوعية الحية للجذور تعمل على ربط خلايا الامتصاص بأوعية النقل الميتة. فخلال مساره من التربة إلى داخل النبات، على الماء أن يعبر العناصر الخشبية الحية أولا قبل أن يصل إلى فجوات الأوعية الميتة، وهذا يدعو إلى التساؤل عن الآليات المسؤولة عن إتمام هذه العملية وعن الطريق الذي يسلكه الماء داخل الأوعية الحية وهل أنه يمر عبر الفجوات أو عبر الغشاء الخلوي، أو أنه فقط عبر المسار الأبوبلاستي المعتمد على الجدار الخلوي الميت لهذه العناصر. بصفة إجمالية، تمثل الأوعية الحية مكونا إضافيا من مكونات الجهاز الخشبي وتضيف مسارا مختلفا عن المسارات المعروفة في هذا المجال والتي تحض بتعريفات واسعة في كتب التشريح والمقالات العلمية المتخصصة في العلاقات المائية النباتية.

إن ملاحظتنا هذه تتوافق مع مختلف العلماء الذين يرون بأهمية ووظيفة الأوعية الحية في الجذور. كما أن هناك العديد من الدراسات التي أشارت إلى وجود وامتداد العناصر الحية إلى مسافات معتبرة في الجذور النامية، وهي تؤكد النتائج التي تحصلنا عليها في هذا البحث. ففي دراستهم على جذور نباتات الذرة وجد سانت أوبيين وآخرون [St Aubin et al. 1986] 1986 بأن الأوعية الحية للخشب التالي (Late Metaxylem (LMX) قد تمتد وتتواجد على مسافات قد تصل إلى 40 سم من القمة النامية. عند نباتات الموز (الطلح) يمتد تواجد الأوعية الحية من 60 إلى 130 سم من القمة [Riopel & Steeves 1964، McCulley 1995]، في جذور نباتات الشعير تتواجد الأوعية الحية

في مسافة بين 15 إلى 20 سم [Huang & Van Steveninck 1988]، أما عند نباتات فول الصويا، فتواجد الأوعية الحية يمكن أن يمتد إلى 17 سم ابتداء من القمة [Kevekordes et al. 1988]. وبصفة عامة، تتميز معظم الجذور النباتية بهذا النمط من النمو البطيء للأوعية الخشبية الجذرية، حيث يلاحظ بأن العناصر الوعائية لا تمتد إلى أطوال معتبرة فحسب وإنما تستمر في الحياة والنشاط وتحافظ على محتوياتها الخلوية الفعالة على طول هذه المسافات الطويلة. كل هذه النتائج دفعت العلماء لطرح السؤال حول المكان الحقيقي لعملية الامتصاص. فعدم نضج الأوعية الواسعة للخشب التالي LMX في المناطق القريبة من القمة والتي يفترض بها أن تتكفل بعملية الامتصاص وضع العلماء أمام حقيقتين متناقضتين هما: 1. منطقة الامتصاص تقع قريبا من القمة النامية و2. الأوعية الناقلة الرئيسية تنضج بعيدا عن القمة. بهذه الطريقة يبدو أن القول بأن عمليات الامتصاص تتم عند السنتمرات القريبة من القمة النامية لا يتوافق أبدا مع ظاهرة النمو البطيئة للعناصر الخشبية.

ولكن في نفس الوقت أدت هذه الملاحظة إلى إحياء نظرية قديمة ترى بأن الماء في منطقة الامتصاص الجذرية يدخل إلى الأوعية الحية أولا ومن ثم يفرز في الفجوات المفتوحة للأوعية البالغة الميته [McCully & Canny 1988]. وإذا كان الأمر كذلك، فإن الماء وبدلا من انتقاله مباشرة من الخلايا الجذرية الخارجية (الطبقات الخلوية بين القشرة الخارجية والأسطوانة الوعائية) فإن عليه أن يعبر مجموعة الأوعية الحية أولا قبل أن يتحرر في المجالات المفتوحة ضمن فجوات الأوعية الميته. تعتمد هذه النظرية على التواجد المعتبر للأوعية الحية وتوضعها التشريحي بالنسبة لمسار الماء كما رأينا سابقا. أول ظهور لهذه النظرية كان في سنة 1950 من القرن الماضي، وقد أعاد مناقشتها بعض الباحثين 20 سنة بعد ذلك التاريخ، ولكنها عموما استبعدت بعد ذلك ولم تلقى الاهتمام المناسب [McCully & Canny 1988]، الشيء الذي جعل هذه النظرية لا تنتشر بالشكل الذي تستحقه.



شكل 34. الهندسة التشريحية وتأثيرها على حركة الماء في الجذور. إن تواجد الأوعية الحية في منطقة الامتصاص وتوضعها التشريحي يجعل الماء والعناصر الممتصة من التربة تضطر للعبور خلال الأوعية الحية قبل أن تتحرر في شبكة الأوعية الميتة المفتوحة. من أجل التبسيط فقد تم توضيح الأوعية فقط، أما باقي الخلايا فقد تم إهمالها في الرسم لتفادي التعقيد.

IV. 2. 10. وظائف أخرى للأوعية الحية في الجذور Additional functions of living elements in roots

حتى تكتمل الصورة ونوضح الأهمية الوظيفية للعناصر الحية التي تمتد إلى مسافات معتبرة في الجذور النامية، نود أن نشير إلى بعض الوظائف الحيوية التي تتكفل بها هذه العناصر الحية. أشارت الكثير من الدراسات بأن الأوعية الحديثة غير الناضجة للجذور تعمل على تخزين المواد والعناصر المغذية. ففي جذور نباتات الذرة والشعير وفول الصويا لوحظ بأن الأوعية الحية تحتوي كميات كبيرة من العناصر المعدنية أهمها البوتاسيوم [McCully 1994، McCully et al. 1987، Frensch & Hsiao 1993]. بالإضافة إلى هذا، يمكن للعناصر الحية أن تلعب دورا في الحماية، فمثلا يرى بعضهم بأن المسافات المعتبر التي تفصل بها الأوعية الحية شبكة الأوعية الميتة من خلايا الكامبيوم يساعد في حماية هذه الأخيرة من المواد والعصيات الضارة التي يمكن أن تتواجد في محلول النقل، كما تحميها أيضا من قوى الشد العالية التي قد تحدث في تيار النسغ والناجمة عن قوى النتح [McCulley 1995]، وهذا ينطبق أيضا على جميع الخلايا والأنسجة المجاورة للأوعية الحية، فالملاحظات التجريبية بينت بأن المناطق الجذرية النامية والتي تتكون أساسا من العناصر الحية تكون معزولة ومحمية من مخاطر الجفاف ونقص الماء الناتجة من ارتفاع مستويات النتح والتبخر. فعندما يعاني النبات من الجفاف والإجهادات المائية يحدث ارتفاع كبير في قوة التوتر والشد السلبي في محلول الشبكة الخشبية مما يجعل جميع الخلايا الجذرية المجاورة للشبكة الخشبية المفتوحة تعاني من الانكماش نتيجة لفقدانها للماء نحو الأوعية المفتوحة، ولا تنجو من هذه الإجهادات سوى المناطق الحديثة التي لا تتصل مباشرة بالشبكة الخشبية المفتوحة وهذا طبعا لوجود العناصر الحية التي لا ترتبط مباشرة بالحالة المائية للأوعية الميتة [Wang et al. 1995].

IV. 3. التأثير على حركة الماء في الحزم النامية Effect on water movement within developing bundles

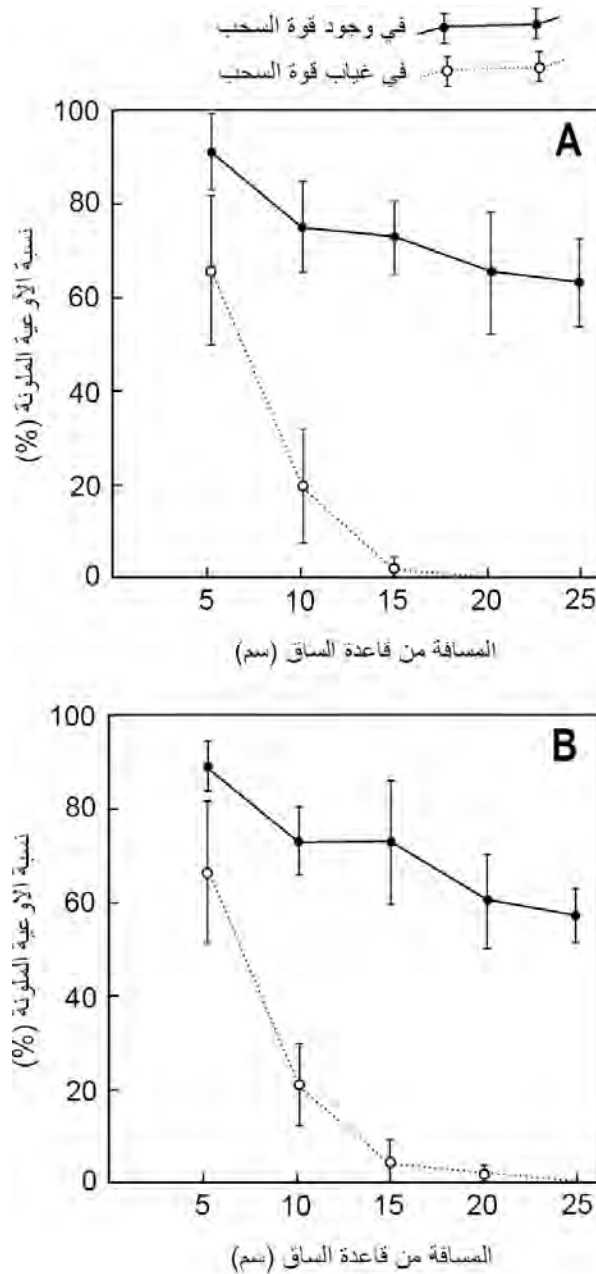
IV. 3. 1. سعة النقل الجانبي Capacity for lateral flow

في هذه التجربة حاولنا تقدير درجة وسعة النقل الجانبي وانتشار الوصلات الجانبية بين الأوعية وذلك باستعمال قطع ساقية من المناطق الأحدث من الفروع النامية بحيث تكون الأوعية الثانوية في هذه العينات كلها مسدودة عند طرفها العلوي بواسطة الأوعية الحية، بينما تكون أطرافها السفلية مفتوحة للنقل. عندما وضعنا الطرف السفلي لهذه العينات في محلول التلوين (أزرق التولويدين) وفي غياب قوى السحب عند طرفها العلوي لم نلاحظ صعود الملون في الأوعية الثانوية ولا الأولية إلا في الأجزاء السفلية من القطعة الساقية التي انتشر فيها الملون بشكل محدود عن طريق الخاصية الشعرية (شكل 36، 37). وعلى العكس تماما، عندما طبقنا قوى السحب على الطرف العلوي للقطعة الساقية أي على الأوعية الأولية، لوحظ بأن المحلول الملون قد انتشر في النظام الخشبي في الأوعية الأولية والثانوية على السواء. فعندما فحصنا مختلف المقاطع العرضية المأخوذة على مسافات متوالية وجدنا بأن الأوعية الثانوية قد تلونت في معظمها (شكل 36، 37) بحيث تجاوزت نسبة العناصر الملونة في كل الحالات 60 % من العدد الكلي للأوعية الثانوية (شكل 35). ففي كل الحزمة الوعائية لوحظ بأن الملون قد انتشر في عناصر الخشب الثانوي ليس فقط في المناطق القريبة والمجاور من العناصر الأولية ولكن أيضا في العناصر الخارجية البعيدة عن الخشب الأولي (شكل 36، 37).

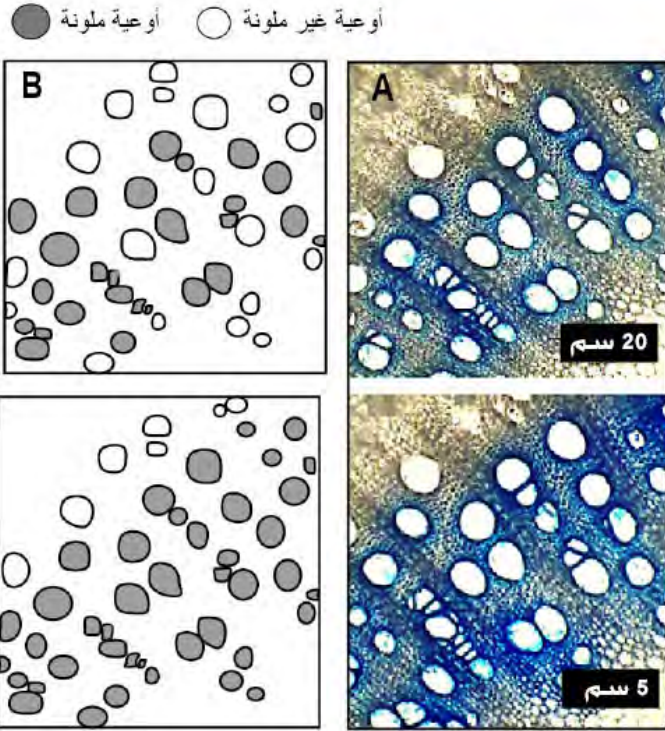
إن هذه الملاحظات تدل بشكل مباشر بأن قوى السحب والشد التي طبقت على الأوعية الأولية قد انتقلت إلى الأوعية الثانوية عبر الوصلات الجانبية. وعلى الرغم من أننا لا نستطيع تحديد عدد ومكان هذه الوصلات إلا أن النتائج تدل وبكل وضوح بأن الوصلات الجانبية بين مختلف الأوعية تنتشر بدرجة معتبرة ومهمة على طول الشبكة الخشبية للنبات المدروس، كما تدل أيضا بأن الأوعية الثانوية متصلة فيما بينها وكذلك مع الأوعية الأولية وهو ما يوفر للماء مسارات متشعبة ومتواصلة لينتقل خلالها بين مختلف الأوعية في الاتجاه الجانبي.

إن حركة الماء الجانبية بين الأوعية الخشبية المتجاورة تتطلب وجود الاتصالات الجانبية بين الأوعية الناقلة، وهو ما يتوفر حقيقة في النباتات المختارة لهذه الدراسة، فقد أشارت الدراسات المتوفرة بأن الأوعية الخشبية لنبات عنب المائدة تنتظم في عناقيد أو سلاسل من الأوعية المتجاورة، حيث تظهر في المقاطع العرضية كمجموعات من الأوعية المتجاورة فيما بينها في شكل يشبه العناقيد أو السلاسل. ويشير علماء التشريح بأن الوصلات الجانبية تتزايد كلما كانت الأوعية متجاورة بشكل أكبر وهو ما يوفر مسارات متعددة للنقل حول الأوعية المسدودة وغير الوظيفة، فالاتصالات الجانبية تعتبر مسارات بديلة يستقلها الماء ليتجاوز العقبات الموجودة في المسار الخشبي [Tyree et al. 1994، Shane et al. 2000]. بالإضافة إلى هذا، كانت النتائج المتعلقة بسعة النقل الجانبي في هذه الدراسة تدعم وبشكل كبير التواجد المعتبر للوصلات الجانبية ضمن النسيج الخشبي للنباتات المدروسة، فقد أشارت النتائج بأن الماء في الحزم النامية يمكنه التدفق بكل حرية في الاتجاهات الجانبية وهو ما يشير إلى أن الاتصالات الجانبية بين الأوعية تنتشر بشكل كبير بين الأوعية الأولية والثانوية. وهذا كان واضحا جدا في حركة المحلول الملون وانتشاره في الأوعية الثانوية على الرغم من أن قوى الشد والسحب كانت فقط في الأوعية الأولية. فرغم أن المسار العمودي في الأوعية الثانوية كان مقفلا بالأوعية الحية إلا أن المحلول الملون تحرك وانتشر في معظم الأوعية الثانوية (شكل 36، 37)، وفي نفس الوقت لم يحدث هذا الانتشار عند غياب قوى السحب كما هو الحال عندما تركنا المحلول ليتحرك تحت قوى الانتشار الطبيعية (شكل 36، 37). وعليه فإن انتشار الملون في الخشب الثانوي مع أن قوى السحب لا توجد سوى في الخشب الأولي تشير إلى وجود الوصلات الجانبية بكثافة معتبرة. في الحقيقة فقد أشار العديد من الباحثين بأن التنقل الكبير للماء في الاتجاه الجانبي يدل على وجود الخصائص التشريحية التي تسمح بانتقال قوى الشد من العناصر الأولية إلى العناصر الثانوية وطبعا هذه الخصائص يجب أن تكون الاتصالات الجانبية مثل النقر المزدوجة على الجدران الجانبية للأوعية. وهذا يتوافق أيضا مع تركيبية النظام الخشبي للنباتات المدروسة حيث الوصلات الجانبية متطورة جدا عند هذه النباتات كما أشار سان وآخرون [Shane et al. 2000] بأن الأوعية الثانوية للسيفان الحديثة للعنب والنباتات المتسلقة تحمل العديد من الوصلات الجانبية عبر النقر المزدوجة المنتشرة بشكل على طول الجدران الجانبية للأوعية.

شكل 35. النتائج الخاصة بتقدير سعة النقل الجانبي في الحزم النامية للأفرع الحديثة لنبات عنب المائدة (A) ونبات العنب العذراء (B). تشير النتائج إلى انتقال الملون خلال الأوعية الثانوية في وجود قوى السحب، في حين عندما تغيب قوة السحب فإن الملون لا يصعد إلا خلال السنتمرات القليلة عند قاعدة العينات. القيم موضحة بـ: المعدل ± الانحراف المعياري (عدد العينات = 10).

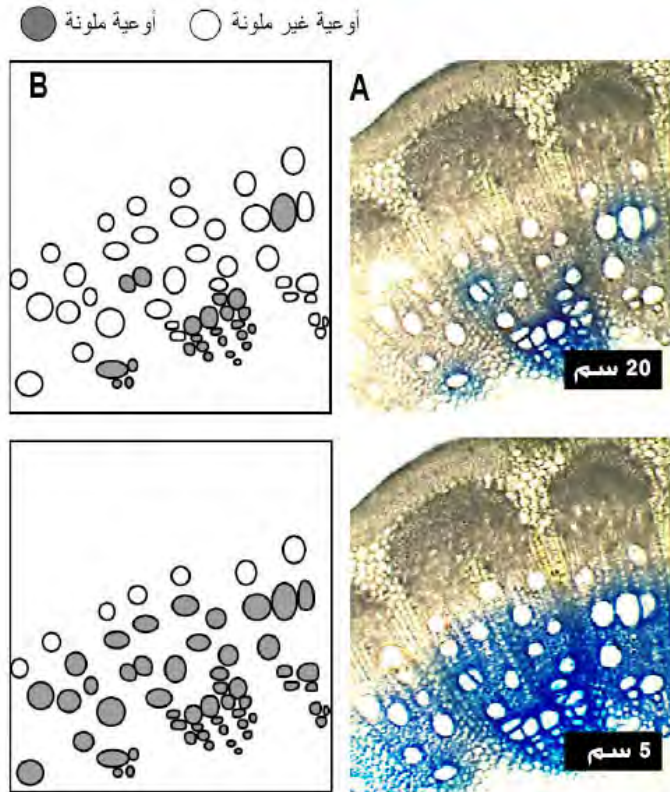


شكل 36. تقدير سعة النقل الجانبي في الحزم النامية للأفرع الحديثة لنبات عنب المائدة. صعود الملون في الأوعية الثانوية تحت تأثير قوة الشد الموجودة في الأوعية الأولية. عند المقطع العرضي المأخوذ على مسافة 5 سم من قاعدة العينة أين تم إدخال الملون نلاحظ أن كل الأوعية الثانوية تقريباً قد تلونت. وحتى عند مسافة 20 سم من القاعدة نلاحظ أن الملون قد انتقل في معظم الأوعية الثانوية، وهو ما يدل على وجود وصلات جانبية بين الأوعية الثانوية وكذلك وصلات مع الأوعية الأولية. لأن قوة الشد قد انتقلت من الأوعية الأولية إلى الأوعية الثانوية والتي تترجمت في انتشار الملون في معظم الأوعية.



شكل 37. النتائج الخاصة بتقدير سعة النقل الجانبي في الحزم النامية للأفرع الحديثة لنبات عنب المائدة، في هذه الحالة لا توجد قوة السحب في الأوعية الأولية لذلك نلاحظ أن الملون قد انتشر في المناطق السفلية من العينة بواسطة ظاهرة الانتشار، أما على المسافات البعيدة من قاعدة العينة (20 سم) فنلاحظ القليل فقط من الملون، وهذا يدل بأن الحركة التي شاهدها في حالت وجود قوة السحب ليست نتيجة ظاهرة الانتشار وإنما نتيجة انتقال القوة الساحبة عبر الوصلات الجانبية بين الأوعية.

ملاحظة: (A) مقطع عرضي، (B) رسم تخطيطي للمقطع العرضي يوضح الأوعية الملونة وغير الملونة.



IV. 3. 2. تأثير زيادة مسافة النقل Effect of increasing the transport distance

لتوضيح الأهمية الوظيفية للوصلات الجانبية في عمليات النقل خلال نمو وتطور الحزم الخشبية اعتمدنا على نتائج التجربة المتعلقة بتأثير الطول المتزايد للمسار الخشبي على الناقلية الهيدروليكية. لذلك قمنا بقياس النقل الهيدروليكي لقطع ساقية بالغة وأخرى فتية وتابعنا التغيرات في درجة النقل الهيدروليكي نتيجة للزيادة في طول هذه القطع.

بشكل عام، عند قياس الناقلية الهيدروليكية لوحظ بأن القطع الساقية البالغة تمتلك درجات عالية من الناقلية مقارنة بالقطع الساقية النامية، فعلى سبيل وجد بأنه عند القطع الساقية ذات الطول 5 سم يكون النقل الهيدروليكي مساويا لـ $17.5 \times 10^{-3} \text{ g s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$ بالنسبة للسيقان البالغة، أي بقيمة أكبر بـ 6.7 مرات من الناقلية الهيدروليكية للسيقان النامية والتي قدرت بـ $2.6 \times 10^{-3} \text{ g s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$. أنظر الجداول 5، 6 والشكل 38.

لكن الجانب المهم من التجربة هو التغيرات الهيدروليكية الناتجة عن زيادة الطول في القطع الساقية والموضحة في الشكل 38، ففي هذا الشكل قمنا بعرض النتائج المعبرة على نسبة الانخفاض في الناقلية الهيدروليكية مقارنة بالقيمة المقدرة على القطعة الساقية ذات الطول 5 سم. لقد لوحظ بأن النقل الهيدروليكي ينخفض دراماتيكيًا نتيجة لزيادة الطول في القطعة الساقية وذلك في كل من السيقان البالغة والنامية. لكن هذا الانخفاض يكون أكبر بشكل مهم عند القطع البالغة منها عند القطع النامية (جدول 6). فعندما يزداد الطول من 5 سم إلى 30 سم فإن النقل الهيدروليكي ينخفض بنسبة 72% عند القطع البالغة بينما يكون الانخفاض عند القطع النامية بنسبة 26% فقط. أنظر الشكل 38. إن هذه النتائج تبين بأن الزيادة في طول المسار الخشبي تؤثر بشكل أكبر على السيقان البالغة بينما يكون تأثيرها أقل على السيقان النامية وهو ما يشير إلى وجود عوامل تشريحية وهيدروليكية عند السيقان النامية تعمل على التقليل من تأثيرات الطول المتزايد، ويبدو أن التدفق الجانبي والمساهمة الفعالة للوصلات الجانبية تمثل العامل الرئيس في هذه الحالة.

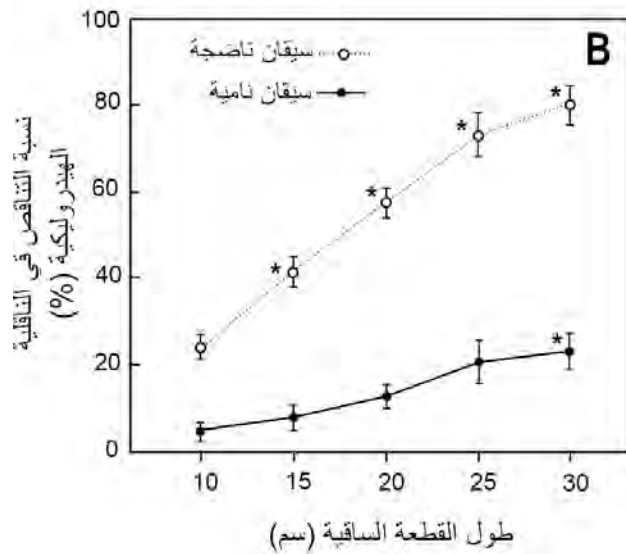
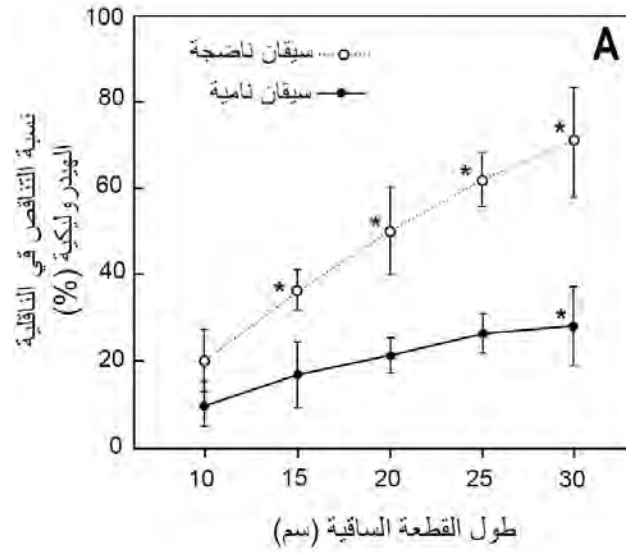
جدول 5: قيم الناقلية الهيدروليكية ($\times 10^{-3} \text{ g s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$) المتغيرة تبعا لتغير طول القطعة الساقية لكل من السيقان النامية والسيقان الحديثة لنباتي عنب المائدة والعنب العذراء. القيم موضحة بـ: المعدل \pm الانحراف المعياري (عدد العينات = 10).

الناقلية الهيدروليكية لسيقان العنب العذراء <i>Parthenocissus quinquefolia</i>		الناقلية الهيدروليكية لسيقان عنب المائدة <i>Vitis vinifera</i>		طول القطعة الساقية (سم)
السيقان البالغة	السيقان النامية	السيقان البالغة	السيقان النامية	
15.1 ± 1.6	1.8 ± 0.6	17.6 ± 1.8	2.6 ± 0.7	5
11.5 ± 1.2	1.72 ± 0.7	14.1 ± 1.5	2.39 ± 0.5	10
8.9 ± 1.8	1.66 ± 0.6	11.2 ± 2.1	2.11 ± 0.8	15
6.4 ± 1.7	1.58 ± 0.4	8.8 ± 0.9	2.05 ± 0.6	20
4.06 ± 0.9	1.43 ± 0.6	6.88 ± 0.8	1.92 ± 0.4	25
2.9 ± 1.4	1.37 ± 0.3	5.1 ± 0.9	1.95 ± 0.3	30

جدول 6: نسبة التناقص في الناقلية الهيدروليكية (%) مقارنة بالقيمة المسجلة على القطع الساقية بطول 5 سم. القيم موضحة بـ: المعدل \pm الانحراف المعياري (عدد العينات = 10).

نسبة التناقص في الناقلية لسيقان العنب العذراء (%) مقارنة بناقلية قطع 5 سم <i>Parthenocissus quinquefolia</i>		نسبة التناقص في الناقلية لسيقان عنب المائدة (%) مقارنة بناقلية قطع 5 سم <i>Vitis vinifera</i>		طول القطعة الساقية (سم)
السيقان البالغة	السيقان النامية	السيقان البالغة	السيقان النامية	
23.8 \pm 4.8	4.4 \pm 4.8	19.8 \pm 7.5	8.07 \pm 5.6	10
41.5 \pm 7.22	7.7 \pm 6.2	36.3 \pm 5.4	18.4 \pm 9.8	15
57.6 \pm 7.1	12.2 \pm 5.8	50 \pm 10.3	21.2 \pm 2.1	20
73.1 \pm 10.6	20.5 \pm 10.4	60.9 \pm 6.5	26.1 \pm 4.8	25
80.7 \pm 9.5	23.8 \pm 8.88	71.1 \pm 13	25.3 \pm 12.1	30

شكل 38. تأثير زيادة طول القطعة الساقية على مقدار الناقلية الهيدروليكية في السيقان النامية والسيقان البالغة لكل من النباتات (A) نبات العنب العادي و(B) نبات العنب العذراء. لاحظ أن زيادة المسافة تعمل على تخفيض قيمة الناقلية الهيدروليكية بدرجة أكبر بكثير عند القطع الساقية البالغة مقارنة بالقطع النامية، ويرجع هذا الفرق إلى وجود الأوعية الحية عند السيقان النامية. القيم موضحة بـ: المعدل \pm الانحراف المعياري (عدد العينات = 10).

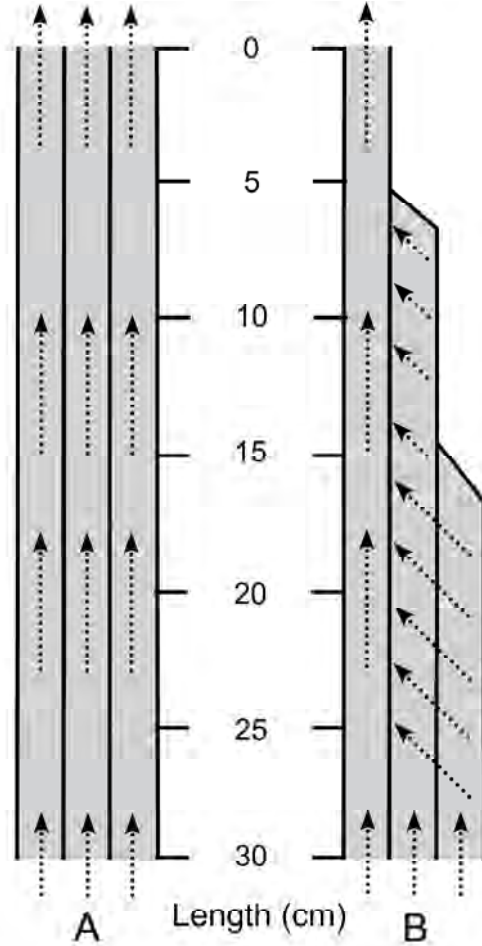


IV. 3.3. التدفق الجانبي يخفض تأثير المسافة الناقلية

Lateral flow reduce the effect of transport distance

إن النتائج المتعلقة بتأثير زيادة مسافة النقل وتأثير التركيزات الأيونية كانت مدعمة جدا للفرضية التي تقول بأن النقل الجانبي يساهم كثيرا في عمليات النقل على مستوى الحزم الخشبية النامية.

فبالنسبة للتجارب المتعلقة بتأثيرات الزيادة في مسافة النقل على الناقلية الهيدروليكية فقد كانت التأثيرات منخفضة جدا عند السيقان النامية مقارنة بالسيقان البالغة أين وجدنا بأن نسبة التراجع في الناقلية الهيدروليكية نتيجة للزيادة في طول الساق النباتية كانت كبيرة جدا. هذه الملاحظات يمكن تفسيرها بكل ثقة عن طريق المساهمة الفعالة للتدفق الجانبي عند السيقان النامية. فكما بينا سابقا، معظم الأوعية الثانوية في السيقان النامية تكون مغلقة عند طرفها العلوي بواسطة الأوعية الحية، لذلك فإن المسار العمودي في هذه الأوعية يكون مسدودا وغير مفتوح للحركة العمودية المستقيمة. ولهذا فإنه يبدو واضحا بأن مساهمة هذه الأوعية (المغلقة الطرف العلوي) سوف يكون فقط عبر المسارات الجانبية (شكل 39). وطبعا هذه المساهمة لا بد لها أن تزداد مع الزيادة في طول مسافة النقل وهذا لأن المسافات الطويلة توفر إمكانات أكثر للمعابر الجانبية [Taneda & Tateno 2007]. بالإضافة إلى هذا، فإن عدد هذه الأوعية الثانوية يزداد مع زيادة طول الساق كنتيجة للنمو والتطور التدريجي للحزم الخشبية. وعليه، الزيادة في عدد وطول المسارات الجانبية وكذلك الزيادة في عدد الأوعية المشاركة في هذا النقل الجانبي سوف يساهم في زيادة الناقلية الهيدروليكية وبالتالي يعوض النقص في الناقلية الناتج عن زيادة المسافة الناقلية (زيادة طول الساق). على العكس من ذلك، في السيقان البالغة تكون تقريبا كل الأوعية الثانوية مفتوحة للنقل العمودي ولا توجد أوعية حية مغلقة تعيق هذه الحركة، كما أن عدد الأوعية الناقلية يكون ثابتا على طول الساق، ولهذا السبب فإن الزيادة في الطول سوف تزيد في مقاومة النقل ولا تزيد في أي شكل من أشكال النقل الجانبي الذي من شأنه أن يعوض بعض فقدان من الناقلية كما هو موجود عند السيقان الحديثة النامية (شكل 39).



شكل 39. مخطط توضيحي يبين كيف أن التدفق الجانبي عند الحزم النامية يساهم في تخفيض التأثيرات الناتجة عن زيادة مسافة النقل. A. مسار الماء في الحزم البالغة، تقريبا كل الأوعية مفتوحة للحركة العمودية وبالتالي كل النقل يكون عمودي وهو ما يجعل الزيادة في المسافة تزيد في المقاومة فقط وهو ما يخفض الناقلية بشكل أكبر. B. مسار الماء في الحزم النامية، لاحظ أنه مع زيادة المسافة تزداد مساهمة التدفق الجانبي أي أنه كلما زادت المسافة كلما ازدادت معها مصادر النقل والتدفق وهذا ما يساهم في تخفيض تأثير الطول.

IV. 3. 4. زيادة النقل بواسطة الأيونات Transport enhancement by ions

إحدى الظواهر المهمة التي يمكنها أن تساعدنا في إثبات المساهمة الفعالة للتدفق الجانبي في النقل الهيدروليكي عند الحزم النامية هي تأثير الأيونات على النقل عبر الوصلات الجانبية، حيث أن وجود الأيونات يزيد في كمية التدفق عبر هذه الوصلات. لذلك قمنا بدراسة تأثير الأيونات على النقل الهيدروليكي عند السيقان النامية والسيقان البالغة. لقد بينت التجربة بأن وجود الأيونات في المحلول المنقول يؤدي إلى زيادة النقل الهيدروليكي بشكل مهم عند القطع النامية بينما تكون الزيادة غير مهمة وضعيفة جدا عند القطع الساقية البالغة (جدول 7، 8 والشكل 40)، أي أن النقل الهيدروليكي للسيقان النامية يزداد بدرجة أكبر بوضوح من السيقان البالغة عند إضافة الأيونات إلى المحلول الخشبي (Student t test, paired; $P < 0.05$). ففي حالة تبديل الماء المقطر بمحلول يحتوي على 20 mM KCl فإن النقل الهيدروليكي يزداد بـ $10.5 \pm 3.1\%$ عند القطع النامية بينما يزيد عند القطع البالغة بـ $1.4 \pm 0.4\%$ ، وكذلك الحال عندما نبدل المحلول الأول بأخر يحتوي على 50 mM KCl فإن الزيادة في النقل الهيدروليكي تكون $12.9 \pm 2.6\%$ عند السيقان النامية أما عند السيقان البالغة فلا تتعدى $2.3 \pm 0.8\%$. أنظر الشكل 40.

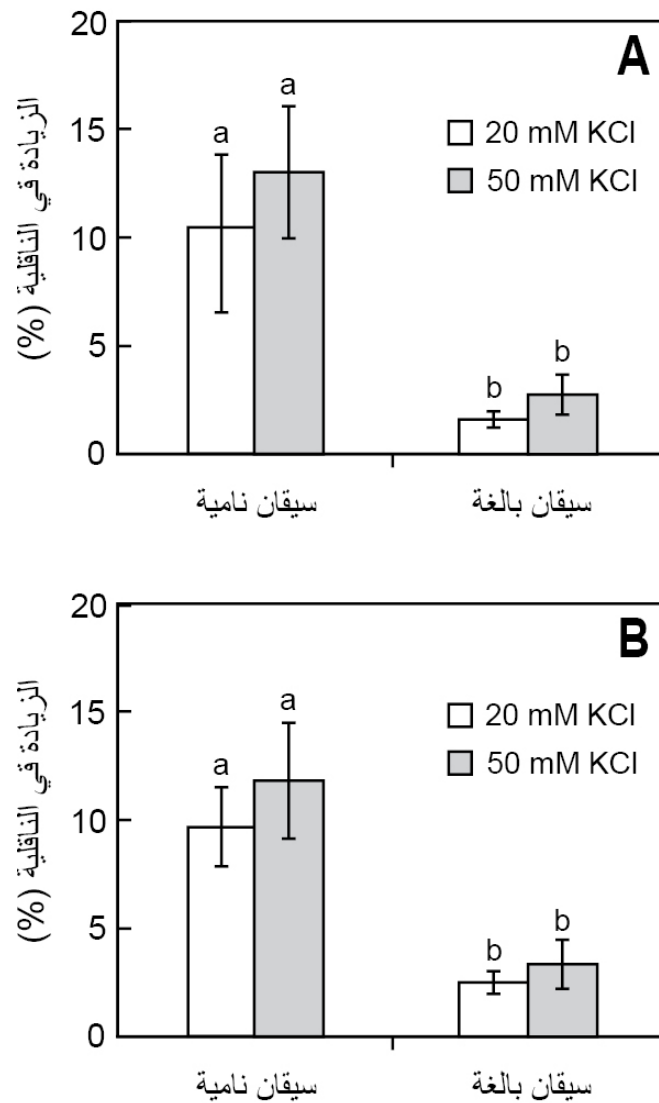
أيضا يجب أن ننوه بأن التأثيرات الناتجة عن التركيزات 20 mM و 50 mM لا تختلف معنويا في كل حالة على حدة (Student t test, unpaired; $P < 0.05$)، ففي حالة السيقان النامية على سبيل المثال يكون تأثير التركيز 20 mM مشابه للتركيز 50 mM أي أن كل من المحلولين يؤديان إلى زيادة في النقل الهيدروليكي ولكن بشكل متقارب تقريبا أنظر إلى الشكل 40.

جدول 7: تغيرات الناقلية الهيدروليكية نتيجة لتأثير الأيونات الموجودة في محلول النقل.

الناقلية الهيدروليكية ($\times 10^{-3} \text{ g s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$)			نوع النبات والساق
50 mM KCl	20 mM KCl	ماء مقطر	
1.96 ± 0.77	1.91 ± 0.85	1.73 ± 0.6	السيقان النامية للعنب
6.34 ± 1.5	6.28 ± 2.3	6.21 ± 1.5	السيقان البالغة للعنب
2.12 ± 0.3	2.08 ± 0.5	1.9 ± 0.8	السيقان النامية للعنب العذراء
3.52 ± 0.56	3.49 ± 0.88	3.40 ± 1.2	السيقان البالغة للعنب العذراء

جدول 8: نسبة الزيادة في الناقلية الهيدروليكية (%) نتيجة لتأثيرات التراكيز الأيونية

نسبة الزيادة في الناقلية الهيدروليكية (%) مقارنة بالناقلية للماء المقطر		نوع النبات والساق
50 mM KCl	20 mM KCl	
12.9 ± 2.6	10.5 ± 3.1	السيقان النامية للعنب
2.3 ± 0.8	1.4 ± 0.4	السيقان البالغة للعنب
11.8 ± 1.5	9.76 ± 2.2	السيقان النامية للعنب العذراء
3.33 ± 0.9	2.5 ± 0.7	السيقان البالغة للعنب العذراء



شكل 40. يوضح الزيادة في الناقلية الهيدروفيلية نتيجة لوجود الأيونات في محلول النقل مقارنة بالناقلية للماء المقطر. (A) يمثل نتائج التجارب على سيفان نبات العنب. (B) يمثل نتائج التجارب على سيفان العنب العذراء. القيم موضحة بـ: المعدل \pm الانحراف المعياري (عدد العينات = 10). الحروف المختلفة تبين الاختلافات المعنوية بين المعالجات.

IV. 3. 5. تأثير الأيونات Effect of ions

إن المساهمة الفعالة للنقل الجانبي عند الحزم النامية يمكنه أن يفسر لنا لماذا التأثيرات الأيونية على النقل الهيدروليكي كانت كبيرة عند الحزم النامية (السيقان النامية) مقارنة بالحزم البالغة (السيقان البالغة). من المعلوم أن تواجد الأيونات في محلول النقل يسهل الحركة الجانبية بين الأوعية المتجاورة عن طريق التأثير على طبيعة وتركيبية النقر الجانبية بين الأوعية. فالأيونات تؤدي إلى انكماش الألياف البكتينية الموجودة في فجوة النقر وبالتالي تؤدي إلى توسيع الثقوب والممرات بين هذه الألياف، وهذا ما يوفر مجالات أوسع لحركة الماء والعناصر [Zwieniecki et al. 2001، Zwieniecki et al. 2003، Van Ieperen et al. 2000]. هذا ما بينه حقا العديد من العلماء، حيث أشار الكثيرون بأن وجود الأيونات مثل KCl، و NaCl له تأثير كبير على مركبات الأغشية الهيدروبيكتينية للنقر المسؤولة على النقل الجانبي. إن الألياف البكتينية والهيدروجيلاتينية المكونة لغشاء النقر الجانبية (شكل 9) حساسة جدا لهذه الأيونات وفي أغلب الأحيان يحصل لها انكماش واختزال في حجمها وهو ما يخفض بشكل كبير المقاومة التي تبديها هذه الألياف تجاه حركة الماء الجانبية من وعاء إلى آخر. ولهذا السبب ولما كانت الأيونات تؤثر على الممرات الجانبية عن طريق فتح النقر وتسهيل الحركة والتدفق فإنه من المنطقي أن يكون تأثيرها كبير في الحزم التي تعتمد أكثر على الممرات الجانبية، أي أنه كلما زادت مساهمة النقل الجانبي زادت تأثيرات الأيونات على النقل الإجمالي للنظام الخشبي. وهذا ما وجدناه في تجاربنا الحالية، حيث لاحظنا أن تأثير الأيونات في زيادة النقل كان أكبر عند الحزم النامية بالمقارنة مع الحزم البالغة. وهو ما يؤكد على أن النقل الجانبي أو بالأحرى المسارات الجانبية تشارك أكثر في الحزم النامية وأقل في الحزم البالغة.

IV. 3. 6. الأوعية الخشبية القصيرة وتأثير الجدران النهائية Shorter vessels and effect of end walls

هناك مسألة حاسمة يجب طرحها في مناقشتنا هذه وهي احتمال أن الحركة الجانبية المعتبرة للماء والموجودة في السيقان الحديثة هي ناتجة عن وجود وسيادة الأوعية قصيرة الطول في الشبكة الخشبية للحزم النامية. فالأوعية قصيرة الحجم تحدث مقاومة كبيرة ضد التدفق العمودي لأن الماء خلال هذه العناصر يجب عليه أن يجتاز العديد من الجدران النهائية. هذه الجدران النهائية تمثل عائقا مهما لأنها لا تسمح بمرور الماء والعناصر إلا عبر النقر والثقوب الدقيقة [Zwieniecki et al. 2001،

[Comstock & Sperry 2000]. ولهذا السبب فإن الأوعية القصيرة تزيد في وجود الجدران النهائية والتي بدورها تزيد من درجة المقاومة في الاتجاه العمودي، وطبعاً زيادة المقاومة العمودية تحفز وتوجه التدفق نحو الاتجاه الجانبي [Ellmore et al. 2006]. لكننا هنا نستبعد هذا الاحتمال نظراً للعديد من الاعتبارات أهمها: أن المقارنة في هذه الدراسة كانت بين السيقان النامية والسيقان البالغة لنفس النبات والمفروض هو أنه لا توجد اختلافات معنوية بين هذه العينات خاصة فيما يتعلق بالخصائص التشريحية للأوعية الخشبية، والأكثر أهمية من ذلك هو أن النباتات المدروسة تنتمي إلى النباتات المتسلقة ذات الأوعية الأكثر طولاً وعرضاً من بين الأنواع النباتية أي أن الأوعية القصيرة المتقرمة لا توجد في العينات المدروسة في تجاربنا [Ewers et al. 1990، Salleo et al. 1985، Zimmermann & Jeje 1981]. رغم أن العديد من الباحثين قد بينوا بأن المقاومة العمودية الناتجة عن الجدران النهائية قد تصل إلى 50% من المقاومة الإجمالية العمودية لسيقان العنب [Scholander et al. 1965، Wheeler et al. 2005، Hacke et al. 2006]، إلا أن هذا لا يعني أن مقاومة الجدران النهائية عالية بدرجة كافية لتحفيز كميات كبيرة من التدفق الجانبي كما شاهدنا في سيقاننا النامية. إنه من المنطقي جداً أن المقاومة العمودية الكلية الناتجة عن الجدران النهائية وعن التجاويف الوعائية تبقى صغيرة جداً ومهملة أمام المقاومة العمودية الناتجة عن الأوعية الحية المغلقة. وانطلاقاً من هذا يمكن القول بأن درجة نمو الجهاز الخشبي ووجود الأوعية الحية تعتبر العامل السائد في تحديد نمط الحركة الجانبية في السيقان النباتية النامية. بالفعل هناك العديد من العوامل التي تحدد الحركة الجانبية مثل حجم وكثافة النقر الوعائية، تركيب وخصائص الأوعية، اختلافات الضغط وقوى الشد في الشبكة الخشبية... الخ [Orians et al. 2002]. بالإضافة إلى هذه العوامل نجد بأن درجة نمو الجهاز الخشبي تمثل عاملاً مهماً جداً يستحق المزيد من الاهتمام.

IV. 4. المساهمة المحتملة للأوعية الحية في عمليات النقل

The possible contribution of living vessels in water transport

لقد بينا في المناقشات السابقة بأن الأوعية الحية هي سمة مميزة للأعضاء النباتية النامية، حيث أنها تتواجد باستمرار في الجهاز الخشبي طالما كان الكامبيوم الوعائي نشيط ووظيفي. لكن اللافت للنظر في هذا الشأن هو أن الأوعية الحية لا تحض بنفس الاهتمام الذي تحض به الأوعية البالغة الميتة. ولعل السبب الرئيسي في هذا الإهمال الذي تعاني منه العناصر الخشبية الحية هو التصورات الكلاسيكية للنظام الخشبي والتي ترى بأن النظام الخشبي عبارة عن شبكة من الأنابيب الميتة والمفتوحة والتي تمتد عبر كامل الجسم النباتي، مشكلة بذلك منظومة مستمرة ومتصلة من الماء ابتداءً من الجذور وإنهاءً عند القمم العالية للأفرع والأوراق. إن النظرة الشائعة للأوعية الحية ترى أن هذه العناصر ما هي إلا مرحلة انتقالية مؤقتة وأنها لا تلعب دوراً مهماً في عمليات النقل. بل أكثر من ذلك، فإن الأوعية الفتية الحية غالباً وإن لم نقل بشكل كامل ينظر إليها بأنها تعيق عملية النقل وتشكل حاجزاً أمام الحركة الحرة للماء. لكن وإن كانت هذه الإعاقة موجودة فإنه لا يعني أن الأوعية الحية لا تقوم بأية أدوار حيوية أو أنها مجرد أشكال انتقالية. هناك إمكانية كبيرة لأن ينتقل الماء بشكل بطيء داخل الأوعية الحية عن طريق النقل الحي (سيمبلاست Symplast)، وأن الخلايا والأنسجة المجاورة للأوعية الحية تعتمد على الماء المنقول عبر الأوعية الحية. حيث يمكن للأوعية الحية أن تعمل على توصيل الماء من الشبكة الخشبية الميتة إلى الخلايا الحية المجاورة أي أنها تعمل كوسيط بين الشبكة الميتة والخلايا المستقبلية. وإذا ثبتت هذه العملية فإن الأوعية الحية تكون قد ساهمت في عملية النقل والتوصيل بشكل لا يقل أهمية عن الأوعية الميتة. فإذا كانت هذه الأخير تعمل على التوصيل السريع والطويل المسافة، فإن الأولى تعمل على التوصيل البطيء وقصير المسافة لكنه في نفس الوقت مراقب وموجه إلى الخلايا المحددة.

بطبيعة الحال يتم نقل الماء والعناصر خلال الأوعية الحية عن طريق النقل الداخلي الحي Symplastic transport وهذا لأن الأوعية الحية ما هي إلا شكل واقعي للخلايا النباتية الحية. وكما استعرضنا في الفصل الثاني من هذا البحث، فإن النقل الداخلي الحي يعتمد على الوصلات الخلوية Plasmodesmata المتمثلة في شبكة من الامتدادات السيتوبلازمية التي تمتد من خلية إلى أخرى موفرة

بينها مسارات حية تعمل على نقل المواد فيما بين الخلايا الحية. طبعا هذا النوع من النقل يكون بطيء جدا مقارنة بالنقل الخارجي الحر في الشبكة الخشبية الميتة لكنه مهم جدا لأنه يضمن الوصول الفعال والسليم للمغذيات إلى الخلايا المجاورة. في العالم النباتي لوحظ أن الوصلات الخلوية تكون متوفرة جدا في الخلايا الحديثة النامية [Lucas & Wolf 1993، Oparka & Turgeon 1999]، وهذا يتوافق جدا مع حالة الأوعية الخشبية الحية باعتبارها خلايا فتية وما زالت في طور النمو. من الناحية الفسيولوجية يبدو منطقيا جدا أن الماء يدخل إلى الأوعية الحية من الشبكة الخشبية الميتة أو من الخلايا المجاورة وعبر الأوعية الحية فإن الماء يتحرك في شبكة الوصلات الخلوية التي تربط الأوعية الحية ببعضها البعض، بعد ذلك يتحول الماء إلى الخلايا المستقبلية خاصة الخلايا الحية التي تكون في اتصال سيتوبلازمي مع الأوعية الحية. لقد رأينا خصائص النقل الداخلي الحي بالتفصيل في الفصل الثاني من البحث، وكل هذه الخصائص والآليات والعوامل المرتبطة بهذا النوع من النقل الحي تتوافق بشكل مهم مع خصائص الأوعية الفتية الحية. لذلك ليس مستبعدا أن تساهم الأوعية الخشبية الحية في عمليات النقل والإمداد عند الأعضاء النباتية النامية.

إن ما يجعلنا نتوقع إمكانية مساهمة الأوعية الحية في توصيل الماء هو الخصائص البيولوجية لتواجد وانتشار الأوعية الحية بين مختلف الخلايا، إضافة إلى العديد من الظواهر النباتية الأخرى والتي سوف نستعرضها لاحقا بشكل مفصل. إن تواجد الأوعية الحية في الأعضاء النباتية النشطة وطريقة انتظامها بين مختلف الخلايا النباتية (شكل 41)، إضافة إلى خلايا البرنشيمة الخشبية وبعض الأشكال الخلوية الأخرى مثل خلايا الامتصاص عند النباتات المتطفلة يشير إلى إن العناصر الخشبية الحية يمكنها أن تلعب دورا محددًا في النقل الحي بين مختلف الأنسجة النباتية خاصة عند المسافات القصيرة. وليس هذا كل شيء، بل هناك الكثير من الدلائل البيولوجية والمظاهر الفسيولوجية التي تدعم هذا الرأي، خاصة فيما يتعلق بالوصلات الخلوية Plasmodesmata التي تكون متطورة جدا عند الخلايا الفتية مما يسمح بالحركة والتبادلات الكبيرة فيما بينها وهي الحالة الموافقة للأوعية الحية [Lucas & Wolf 1993]، Oparka & Turgeon 1999]. إن الأوعية الفتية الحية وكونها خلايا نامية وحديثة يتوقع أن تكون

ذات اتصالات كبيرة وواسعة فيما بينها وبين الخلايا المجاورة، وهذا مطلوب جدا للقيام بعملية النقل الداخلي الحي Symplastic.

في الحقيقة هذه ليست المرة الأولى التي تطرح فيها مسألة المساهمة المحتملة للعناصر الخشبية الفتية الحية في عمليات النقل. فهناك عدة آراء حديثة وقديمة تعتقد بأن العناصر الخشبية الحية بما فيها الأوعية الفتية الحية تكتسي أهمية بالغة ويمكنها أن تلعب أدوارا حاسمة في عمليات النقل [McCully & Canny 1988، St Aubin et al. 1986، Van Bel 1990]. على العموم، سوف نحاول في مناقشتنا هذه استعراض مختلف الأدلة والبراهين التي تدعم هذه الفرضية وتبين مدى أهمية العناصر الحية وقوة الآراء التي تنادي بإعادة الاعتبار للعناصر الحية ودورها في عمليات النقل. هذا بالاعتماد بشكل رئيسي على نتائج الدراسة الحالية خاصة نتائج المتعلقة بتواجد الأوعية الحية وتأثيراتها التشريحية والهيدروليكية ضمن الأنسجة النباتية النشطة، وإضافة إلى ذلك سوف نستعرض مختلف المعطيات والنتائج المرتبطة بالموضوع لتوفير قاعدة مرجعية ودلالة علمية للفرضية الحالية.

IV. 4. 1. التواجد المستمر والتوضع الفعال للأوعية الحية

Continued occurrence and significant arrangement of living vessels

خلال كامل فترة النمو والنشاط الحيوي ومادام الكامبيوم الوعائي يحتفظ بنشاطه وفعاليته فإن الأوعية الحية تتواجد وتنتشر باستمرار ضمن النظام الخشبي وهي تمثل جزءا مهما من مكونات الشبكة الخشبية النامية. في كل الأعضاء النباتية الخضراء والنشطة يكون الجهاز الخشبي مكونا من العناصر الحية والميتة على السواء، ومع أن نسبة الأوعية الحية صغيرة جدا مقارنة بالأوعية الميتة إلا أن الأوعية الحية تتوضع في مناطق مهمة جدا وحاسمة في مسار النقل. على سبيل المثال نجد أن الأوعية الحديثة المجاورة للكامبيوم الوعائي في السيقان النباتية تكون حية ونشطة وفعالة، ولذلك فإن خلايا الكامبيوم لا تكون في اتصال مباشر بالشبكة الوعائية الميتة ولكنها في الحقيقة تتصل بشكل مباشر مع الأوعية الحية. وبناء على هذا فإنه يمكن الاعتقاد بأن خلايا الكامبيوم تتحصل على المغذيات ليس من الأوعية الميتة وإنما من الأوعية الحية (شكل 41). فإذا كانت هذه هي الحالة، فإن العناصر الخشبية الحية يمكنها أن تشارك في عمليات النقل والتزويد خاصة عند المسافات القصيرة، فالعناصر الحية يمكنها أن تلعب دور

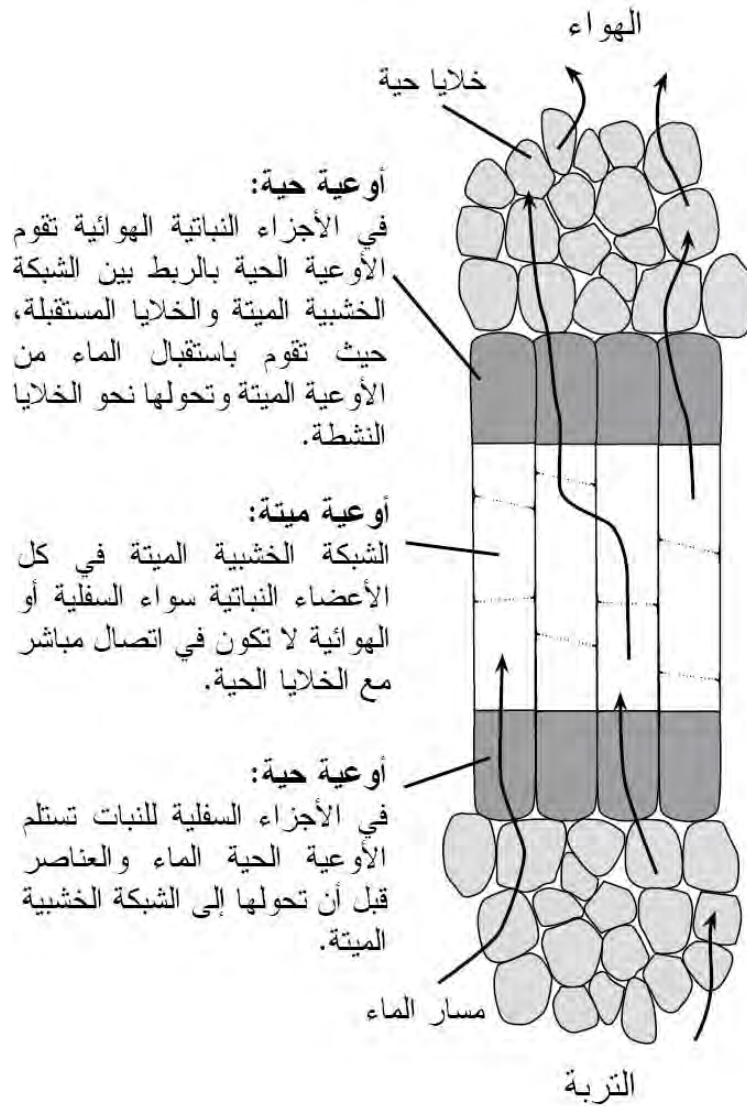
الوسيط بين الشبكة الميتة والأعضاء المستهلكة (شكل 41). وهذا مثال واحد فقط من الحالات، ولو نتعرف على باقي الأعضاء النباتية سوف نجد أن في جميع هذه الحالات تتدخل الأوعية الحية كعنصر وسيط وكحلقة ربط لنقل الماء من نظام إلى آخر.

في الجذور النباتية، وكما رأينا سابقا، عند المناطق النامية نجد أن الأوعية الحية تحتل حيزا مهما في النظام الخشبي (أنظر الشكل 34). هذه المناطق النامية تمثل الجزء الأكثر أهمية ونشاطا في المجموع الجذري، فعلى مستواها تتم عمليات الامتصاص ودفع الكميات اللازمة من الماء نحو المجموع الخضري. في هذه المنطقة الفعالة نجد الأوعية الحية تمثل الممر الوسيط بين مسارين أساسيين للماء وهما المسار الجانبي الذي يمتد من الشعيرات الجذرية وعبر الطبقات الخلوية والمسار العمودي والممثل بالأوعية الميتة. إن الماء وعند انتقاله من المسار الجانبي عليه أن يمر عبر الأوعية الحية والتي تقوم بعد ذلك بتحريره في الفجوات المفتوحة للأوعية الميتة لينطلق في رحلته العمودية نحو الأعضاء الهوائية. هذه الوساطة التي تقوم بها الأوعية الحية تكسبها أهمية وظيفية يمكن أن ترقى عامل محدد لنمو ومستقبل الكائن النباتي.

وبعيدا عن الجذور، نجد الشبكة الخشبية للأوراق هي أيضا لا تشذ عن هذه الظاهرة. تشير العديد من الدراسات بأن العناصر الخشبية عند النهايات الطرفية للشبكة الورقية تحتفظ بحيويتها وتبقى حية مادامت الأوراق خضراء ونشطة [Chatelet et al. 2006]. وهذا يعني أيضا أن الأوعية الحية في الأوراق النباتية تتوسط بين الأوعية الميتة والخلايا الورقية المستهلكة للماء، فالماء قبل تصريفه من الأوعية المفتوحة إلى الخلايا الورقية أو إلى الفجوات الورقية لابد له أن يمر عبر العناصر الحية. ومما يدعم هذا الاتجاه هو أن الأوراق الدائمة (التي لا تتساقط عند نهاية الموسم) تمتلك الكامبيوم الوعائي الذي يزودها بالمزيد من الأوعية الحية في مختلف سنوات النمو. فهذه الأوراق الدائمة وبحكم أنها تستمر في النشاط لعدة سنوات تحتاج إلى التواجد المستمر للأوعية الحية وهو ما يكفله الكامبيوم. وهذا عكس الأوراق المتساقطة، فهذه الأخيرة تفتقد إلى الكامبيوم وجهازها الخشبي محدود النمو، الشيء الذي يجعلنا نتوقع أن الأوعية الحية عند هذه الأوراق تعمل لموسم واحد ثم تموت مع الأوراق عند نهاية الموسم. هذه الملاحظات تقودنا إلى ربط العلاقة المحتملة بين وجود الأوعية الحية وفترة نشاط الأوراق النباتية وكذلك

أهمية الكامبيوم والنمو المستمر للجهاز الخشبي عند الأوراق طويلة العمر، وهل أن وجود الكامبيوم هو للتزويد بالأوعية الحية بشكل مستمر من أجل ضمان الإمداد المتواصل بالماء عند هذا النوع من الأوراق. عموماً، يبدو أن هذه المسألة تستحق المزيد من البحث لأنها متعلقة بأهم العمليات الحيوية على الأرض، وهي تزويد الأوراق النباتية بالماء لإتمام عملية التمثيل الضوئي التي تعتبر الركيزة الأساسية لحياة الكائنات الحية.

إذا لن نكون قد ذهبنا بعيداً إذا افترضنا بأن النظام الخشبي عند الأعضاء النباتية النامية والنشطة يتكون من مسارين رئيسيين هما المسار الميت والذي يتكون من الأوعية الخشبية الميتة والمسار الحي والذي يتألف من الأوعية الخشبية الحية (شكل 41). وأن الماء في هذه الحالة ينتقل عبر المسار الميت بشكل حر وسريع بينما ينتقل خلال المسار الحي بآليات أخرى مختلفة (شكل 41). في الأعضاء الهوائية أين تكون الأوعية الحية عند النهايات القمية للعناصر الناقلة وتكون مواجهة لحركة التيار فإنها تتوسط في نقل الماء من الشبكة الميتة إلى الخلايا الحية المستقبلية، في حين تكون العملية عكسية في الأجزاء الجذرية أين تكون الأوعية الحية أسفل تجاه التيار فإن عملها في هذه الحالة يكون معاكساً للسابق حيث أنها تتوسط في نقل الماء من الخلايا الحية نحو الشبكة الوعائية الميتة (شكل 41). وإذا كان هذا الافتراض صحيحاً، فإن الأوعية الحية تمتلك القدرة على النقل والتوصيل في الاتجاهين من وإلى الشبكة الوعائية الميتة. وهذا سوف يعطيها أهمية أكبر ويجعلها في درجة من الأهمية أعلى من الأوعية الميتة.



شكل 41. نموذج تخطيطي يوضح التوضع الوسيط للأوعية الخشبية الحية بين الشبكة الخشبية الميتة والخلايا النباتية النشطة. يبين الشكل كيفية المساهمة المحتملة للأوعية الحية في عملية النقل والتوصيل، حيث يقترح بأن تقوم الخلايا الحية بنقل الماء والمغذيات عن طريق النقل الداخلي الحي الذي يعتمد على الوصلات الخلوية. كما يبين أيضا الاختلاف في عمل الأوعية الحية للأجزاء السفلية والأخرى للأجزاء الهوائية.

IV. 4. 2. خلايا الأشعة الخشبية: شكل آخر من العناصر الخشبية الحية Xylem rays: another form of living xylem elements

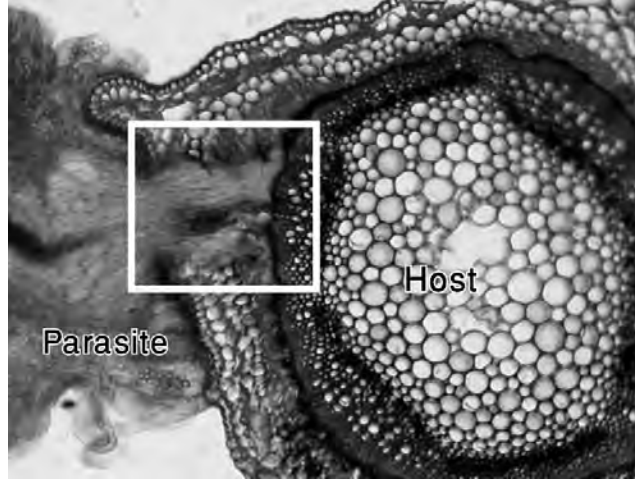
في الحقيقة، عملية النقل عبر العناصر الخشبية الحية ليست عملية نادرة أو غريبة في العالم النباتي. فعناصر الأشعة الخشبية ونتيجة لدورها في النقل العرضي للماء تعتبر شكلا آخر من أشكال المسارات الحية. الأشعة الخشبية هي خلايا برانشيمية خشبية، تبقى حية خلال نشاط النسيج الخشبي ولا تموت مثل الأوعية. هذه الخلايا الشعاعية تؤدي وظيفة النقل والتوصيل في الاتجاه الجانبي، حيث تعمل على نقل الماء من الشبكة الخشبية الميتة إلى الخلايا النشطة للحاء والكامبيوم الأم، كما أنها أيضا لها وظيفة مهمة أخرى وهي تتمثل في تخزين العناصر والمغذيات [Eames & McDaniels 1947، Lev-Yadun & Aloni 1995، Sauter & Kloth 1986، van Bel & Gamalei 1992]. مثل الأوعية الحية، الماء يمر خلال الخلايا الحية للأشعة الخشبية أولا قبل أن يصل إلى عناصر اللحاء، فعناصر الأشعة الخشبية بهذه الوظيفة تشكل عامل الوصل بين شبكة الأوعية الميتة والخلايا النشطة للحاء. لذلك عندما نأخذ في الحسبان هذه الخلايا (أشعة الخشب) وكذلك الأوعية الحية نجد أن الخلايا الأكثر أهمية في النبات والتي هي عناصر اللحاء وخلايا الكامبيوم تتحصل على الماء من خلايا حية، فأى تحويل للماء من الأوعية الميتة نحو الخلايا النشطة لابد أن يمر عبر خلايا حية سواء كانت أوعية حية أو برنشيمية خشبية. وهذا يحفز على مراجعة التصورات الحالية القائمة على نظريات النقل المباشر من الشبكة الميتة إلى خلايا الاستهلاك والتي تهمل هذا الدور المحتمل للعناصر الحية. على ضوء هذه الملاحظات، يظهر جليا بأن الخلايا الناقلة الحية يمكنها أن تساهم بشكل مهم وفعال في عمليات النقل والتزويد بالماء والمغذيات خاصة عند الأعضاء النباتية النامية، وقد تكون هذه العناصر أهم الناقلات وذلك لما تحتله من موقع استراتيجي ضمن الشبكة الخشبية.

IV. 4. 3. ممصات النباتات المتطفلة Haustorium of parasitic plants

من بين الظواهر الأخرى التي تدعم الدور المحوري للعناصر الخشبية الحية في عملية النقل والإمداد نجد الأعضاء الماصة للنباتات المتطفلة. حيث تمتلك هذه النباتات أعضاء متخصصة في امتصاص الماء والمغذيات من النباتات الضحية، تعرف هذه الأعضاء بالممصات Haustorium وهي

تتكون من خلايا برنشيمية حية شبيهة جدا ببرنشيمة الخشب [Press et al. 1990]، [Mir et al. 2009، Stewart & Press 1990]. تتشكل الممصات الطفيلية عند مناطق الاتصال بين الطفيلي والنبات العائل، بحيث تتغلغل في أنسجة هذا الأخير وتشكل اتصالات مباشرة مع الجهاز الخشبي واللحائي أين يمكنها امتصاص المواد المطلوبة (شكل 42). وعلى حسب طريقة التطفل، توجد مصصات جذرية وأخرى ساقية. تعمل الخلايا البرنشيمية للممصات على نقل وتحويل الماء والمغذيات من الأنسجة الناقلة للنبات العائل إلى الأنسجة الناقلة للمتطفل [Press et al. 1990]، [Stewart & Press 1990]، وبهذه الطريقة فإنها تشكل مسارا حيا لنقل الماء بين الضحية والمتطفل أو بمعنى آخر فهي تمثل عناصر الوصل والممر الحي الوسيط بين الأنظمة الناقلة (شكل 42). وهذا يدعم بشكل كبير الفرضية القائلة بأن العناصر الحية تعمل على ربط الشبكة الخشبية الحية بالشبكة الخشبية الميتة.

وطبعا وجود البرنشيمة الحية في مصصات النباتات المتطفلة ليست صدفة بيولوجية أو ظاهرة عرضيا عند النباتات المتطفلة، لكنه أكثر من ذلك، فهو يعكس أهمية العناصر الحية ودورها في الربط والتوصيل بين مختلف الأنظمة الناقلة. إن الماء المنتقل من النبات العائل إلى النبات المتطفل لا بد له أن يمر عبر الخلايا الحية البرنشيمية، وهذا يشبه كثيرا الحالات التي استعرضناها سابقا مثل الحزم الخشبية للسيقان والجذور النامية وكذلك أشعة الخشب... إلخ. عند معظم النباتات المتطفلة تكون قوى النتح والتبخر صغيرة جدا لأن هذه النباتات لا تمتلك أوراقا نموذجية، وهذا يعني أن قوى الشد في الأوعية الخشبية تكون ضعيفة ولا تكفي لامتصاص الماء من النبات الضحية. لذلك تحتاج هذه النباتات إلى آليات أخرى لسحب الماء من الضحية وهذه الآلية تتمثل في الممصات *Haustorium* التي تتصل مباشرة بالتيار المتدفق عند الضحية.



شكل 42. مقطع عرضي على مستوى نقطة الاتصال بين ساق المتطفل وساق النبات العائل توضح تركيب الممص *Haustrorium*. في هذه المنطقة يتواجد عدد كبير من العناصر البرنشيمية الخشبية الحية التي تعمل على نقل وتحويل الماء من الشبكة الخشبية للنبات العائل نحو الخلايا الخشبية للنبات المتطفل. وهذا ما يدعم الدور الفعال للعناصر الحية في عمليات النقل.
المصدر: [Mir et al. 2009]

IV. 4. 4. التشابه بين الأوعية الحية والعناصر اللحاءية

Similarity between living vessels and sieve elements

في الجسم النباتي، الحالة القريبة جدا من الأوعية الحية فيما يخص النقل الداخلي الحي نجدها في حالة العناصر اللحاءية. هذه الأخيرة وعلى الرغم من أنها تستمر في الحياة طوال عمر النبات، عكس الأوعية الحية التي سرعان ما تموت بعد فترة من النشاط، فإنها في حالة بيولوجية شبيهة جدا من الأوعية الحية سواء من حيث الشكل العام للخلايا وتموضعها التشريحي وعلاقتها بالخلايا والأنسجة المجاورة. لذلك يتوقع أن يتم النقل الداخلي في الأوعية الحية بشكل مماثل لما يجري عند العناصر اللحاءية. وعلى هذا الأساس يبدو منطقيا جدا أن فهم عمليات النقل خلال العناصر اللحاءية سوف يساعد بشكل كبير في فهم عمليات النقل عند الأوعية الحية.

يتحقق النقل والتوصيل على مستوى العناصر اللحاءية بشكل رئيسي بواسطة النقل الداخلي الحي *Symplastic Transport* الذي يعتمد على الوصلات الخلوية *Plasmodesmata* التي تربط جميع

العناصر اللحائية وكذلك الخلايا المرافقة البرنشيمية. جميع المواد سواء الدقيقة مثل جزيئات الماء أو الكبيرة مثل الأحماض الأمينية وحتى بعض البروتينات يمكنها أن تنتقل خلال الشبكة السيمبلاستية إلى مسافات طويلة نوعا ما. طبعاً النقل الحي ضمن اللحاء يتميز بالسرعة والحجم الكبيرة مقارنة بالنقل الحي في الأنسجة النباتية الأخرى مثل الميراستيمات [Roberts & Oparka 2003]. يعتقد أن نقل المواد الكبيرة في اللحاء يتم عن طريق الارتباط بمركبات بروتينية متخصصة على طول الشبكة السيمبلاستية ولكن هذا الاعتقاد ضعيف ولا يستند إلى أسس تجريبية واضحة، إلا أن الفرضية الأكثر قبولا هو أن النقل عبر اللحاء يتم بشكل لا نوعي وغير محدد مما يضمن السرعة والكمية المطلوبتين. لكن المهم في هذه الحالة هو أن النقل الداخلي الحي يمكنه أن ينقل كميات معتبرة من المواد بسرعة مقبولة وعلى مسافات طويلة وهذا هو المطلوب في حالة الأوعية الخشبية الحية.

عندما نأخذ في الحسبان عمليان النقل الداخلي الحي على مستوى العناصر اللحائية، يكون من السهل تصور النقل الحي ضمن الأوعية الخشبية الحية. فهذه العناصر الخشبية الحية ليست تركيبات غريبة في الجسم النباتي وليست حالة استثنائية لكي يكون من الصعب تحقيق النقل عبر هذه العناصر. إن العناصر اللحائية وعمليات النقل السيمبلاستي لمسافات طويلة كلها آليات يمكنها أن تتحقق على مستوى الأوعية الحية. يوجد احتمال كبير لأن تستعمل الأوعية الحية شبكة الوصلات الخلوية لكي تمرر وتوصل الماء والعناصر المغذية إلى بعضها البعض وإلى الخلايا النباتية المجاورة. وهذا ليس غريبا في العالم النباتي، فنفس الحالة موجودة تقريبا عند العناصر اللحائية.

IV. 4. 5. نضج وموت الأوعية بعد فترة قصيرة من النشاط

Maturation and death of vessels after short period of activity

إن السؤال الذي يفرض نفسه بقوة في هذه الحالة هو لماذا تموت الأوعية الحية بعد فترة قصيرة من الحيوية والنشاط عكس العناصر اللحائية التي تستمر في الحياة مادام النبات حي. لكن المتأمل في طريقة عمل النظام الخشبي وطبيعة المواد المنقولة واتجاهها يمكنه الإجابة بكل ثقة على هذا التساؤل المهم. فإذا كانت الأوعية الحية تعمل على توصيل الماء من الشبكة الخشبية الميتة إلى الخلايا المجاورة فإنه من مصلحتها أن تكون مسافة النقل الحي أقصر لكي يتم التوصيل بشكل أسرع وبأقل جهد، وبالتالي يجب أن يكون طول الأوعية الحية التي يعبرها الماء بأقل طول ممكن، وهذا ما يجعل الأوعية التي أصبحت بعيدة عن الخلايا المستقبلية للماء تموت وتتحول إلى مجرد خزان مليء بالماء. بهذه الطريقة كلما ابتعدت الأوعية الخشبية عن الخلايا الحية المحتاجة للماء كلما كانت حياتها غير ضرورية. عندما يزداد

حجم النبات وتمتد الأعضاء النباتية إلى مسافات طويلة يصبح النقل السيمبلاستي البطيء غير مجد وغير فعال. وهذا ما يتطلب وجود شبكة وعائية مفتوحة لضمان الحركة الحرة السريعة، إلا أنه عند نهايات هذه الشبكة المفتوحة لابد من وجود عامل وسيط لنقل الماء إلى الخلايا المستقبلية وطبعاً تتكفل الأوعية الحية بهذه العملية، فهي تعمل على تحويل الماء من الشبكة الميتة إلى الخلايا المجاورة.

أخيراً وبعدما استعرضنا مختلف الجوانب المتعلقة بالنقل عبر الخلايا الحية ودور الوصلات الخلوية في عمليات التوصيل والتبادلات الخلوية وهي العمليات الأكثر احتمالاً لأن تتواجد على مستوى الأوعية الحية، إذا كانت حقيقة تساهم في إمداد الماء للخلايا المجاورة، نكون قد بينا أهمية العناصر الفتية الحية سواء التشريحية أو الوظيفية. في الواقع، إن التصورات الكلاسيكية التي تنظر إلى العناصر الخشبية الحية على أنها مجرد خلايا مؤقتة ومراحل انتقالية وكتل خلوية مغلقة تعيق الحركة الحرة للماء ضمن الشبكة الخشبية البالغة المفتوحة، هذه التصورات وعلى ضوء النتائج والمناقشات الحالية تبدو مفقورة إلى الدقة وتحتاج إلى المراجعة والتحديث لتتوافق مع الحقائق التشريحية والوظيفية المميزة للعناصر الخشبية الحية. إننا لا نرفض إطلاقاً الحقيقة المتعلقة بتأثيرات الأوعية الحية على الحركة الحرة للماء، فهذه التأثيرات موجودة ولا يوجد أدنى شك في أن تواجدها الأوعية الحية يعيق الحركة الأبوبلاستية للماء وهي بذلك تمثل حاجزاً مغلقاً أمام التدفق السريع والكبير. لكن وفي نفس الوقت، هذا التواجد المستمر والحتمي للعناصر الحية كنتيجة للنمو التدريجي للشبكة الخشبية وانتظامها بين مختلف الخلايا النباتية وبين الشبكة الخشبية الميتة يشير إلى إمكانية كبيرة في مساهمة العناصر الخشبية الحية في الربط بين الخلايا والشبكة الخشبية الميتة. يمكن أن تعمل الأوعية الحية على إمداد الخلايا المجاورة بالماء والمغذية عن طريق النقل الداخلي الحر الذي يعتمد على السيتوبلازما والعضيات الخلوية النشطة، وهذه متوفرة بشكل جيد في الأوعية الخشبية الحية.

بناءً على المناقشات السابقة، يظهر بأن الأوعية الفتية الحية تمثل عاملاً مهماً ضمن الأنسجة الخشبية النامية للأعضاء النباتية الحديثة. فهي من جهة تؤثر على النمط التشريحي للشبكة الخشبية ككل وهذا بدوره يؤثر على سرعة واتجاه الحركة الأبوبلاستية الحرة في الأوعية البالغة الميتة، ومن جهة أخرى يمكن للأوعية الحية أن تتكفل بنقل وتوصيل كميات من الماء بواسطة النقل الداخلي الحي (النقل السيمبلاستي) وهذا يجعلها تلعب دور الواسطة بين الأنظمة الناقلة والخلايا الحية المستقبلية للماء والمغذيات. هذه الأسباب تجعل النظام الخشبي الحديث والذي مازال في طور النمو والتطور يتميز بخصائص تشريحية ووظيفية مختلفة كثيراً عن النظام الخشبي البالغ، وكنتيجه لذلك تكون حركة وتنقل الماء مختلفة بين هذين النوعين من الأنظمة.

الخلاصة العامة

الخلاصة العامة

General conclusion

يوسف حليس / الأوعية الحية وأنماط الحركة في الأنسجة الخشبية النامية

الخلاصة العامة

General conclusion

لقد رأينا في هذه الدراسة مختلف الجوانب المتعلقة بتواجد وتأثير الأوعية الخشبية الحية ضمن الأنسجة الخشبية النامية. في بداية البحث، وبواسطة اختبارات السحب والتلوين، قمنا بتتبع التواجد والانتظام المكاني للأوعية الحية بين مختلف الخلايا والأنسجة وذلك حتى نبين التأثيرات التشريحية والهيدروليكية لهذه العناصر ونرسم الصورة المكتملة الخاصة بالهندسة التركيبية للشبكة الخشبية النامية وذلك في كل من السيقان والجذور النباتية الحديثة. في الجزء الثاني من الدراسة حاولنا الربط بين تواجد الأوعية الحية وحركة الماء ضمن الشبكة الخشبية، فبالاستعانة بالتجارب الصبغية والهيدروليكية قمنا بإثبات وتدعيم الفرضية التي تقول بأنه نتيجة للنمو التدريجي للحزم الخشبية وتواجد الأوعية الحية فإن كميات معتبرة من الماء تنتقل في الاتجاه الجانبي عبر الممرات الجانبية بين الأوعية الخشبية، وهذا كله لإبراز أهمية النقل الجانبي أثناء فترة النمو والتطور. في الجزء الثالث من البحث قمنا بمناقشة المساهمة المحتملة للأوعية الحية في نقل وتوصيل الماء عبر المسافات القصيرة من الشبكة الخشبية الميتة إلى الخلايا المستقبلية المجاورة، وقد استندنا في هذه المناقشة على نتائج الدراسة الحالية والمعطيات المتوفرة في الدراسات والبحوث الأكاديمية المنشورة.

من ناحية التواجد والانتشار، بينت الدراسة أن تواجد الأوعية الحية يجعل الهندسة التشريحية والهيدروليكية للشبكات الخشبية النامية تختلف كثيرا عن تلك الموجودة عند الشبكات الخشبية البالغة. فإن كانت الأخيرة عبارة عن شبكة من الأنابيب الميتة الفارغة والتي تسمح للحركة السريعة وغير المقيدة للماء، فإن الشبكة الخشبية النامية تتكون من منظومتين مختلفتين هما المنظومة المفتوحة الميتة أين يتحرك الماء بحرية في المجال الأبوبلاستي والمنظومة المغلقة الحية التي تمثل حاجزا أمام الحركة الأبوبلاستية الحرة. ونتيجة لذلك فإن تنقل وتدفق الماء ضمن الشبكة الخشبية النامية يتخذ اتجاهات وسرعات مختلفة. عموما من خلال النموذج الخاص بالهندسة التشريحية للشبكة الخشبية النامية (شكل 30) يظهر أن التنقل الجانبي للماء يلعب دورا كبيرا في النقل العام أثناء النمو.

وهذا ما تم تأكيده بشكل قاطع في الجزء الثاني من الدراسة، حيث أن النتائج الصبغية والهيدروليكية أكدت بشكل كبير على أهمية الوصلات الجانبية والنقل الجانبي بين العناصر الخشبية المتجاورة، فكل من التجارب المتعلقة بسعة النقل الجانبي وتجارب الزيادة في مسافة النقل وكذلك تأثيرات الأيونات، كلها بينت أهمية التدفق الجانبي. عموما كل النتائج تبين أنه زيادة على أهمية النقل الجانبي في تزويد وإيصال الماء وضمان سلامة الشبكة الخشبية ومراقبة حركة المواد والعناصر، فإن هذا التدفق الجانبي يمكنه أن يؤدي دورا حاسما في النقل الفعال والأمن خلال فترة نمو وتطور الأعضاء النباتية. إن حركة الماء المستمرة عبر الممرات والجانبية والشعاعية تسمح للأوعية البالغة حديثا أن تشارك في عمليات النقل على الرغم من وجود الأوعية الحية المغلقة في مواجهة التيار الأفقي العادي.

من جهة أخرى، بالربط بين العديد من المعطيات سواء المنبثقة من هذه الدراسة أو المتوفرة في المراجع المعتمدة، يتبين أن الأوعية الحية يمكنها أن تساهم وبشكل فعال في إمداد وتزويد الخلايا المجاورة لها بالماء والمغذيات. وإن كان التأكيد على هذه الفرضية يحتاج إلى المزيد من الدعم التجريبي، إلا أن معظم الدلائل والقرائن المتوفرة تجتمع في طريق واحد وهي أن الأوعية الخشبية الحية ليست مجرد حواجز هيدروليكية أمام الحركة الحرة للماء، وإنما قد تلعب دورا حاسما ومهما في تغذية الخلايا المولدة ومختلف الخلايا المتاخمة وهذا نظرا للموقع والحيز الذي تحتله هذه العناصر.

بصفة عامة، يبدو جليا من خلال هذه الدراسة ومختلف الدراسات السابقة بأن الأوعية الفتية الحية تمثل جانبا مهما لا يمكن إهماله، كما يمكنها أن تلعب دورا فعالا ضمن الشبكة الخشبية النامية للأعضاء النباتية الحديثة. وتبعاً لهذا فإن حركة الماء تكون أكثر تعقيدا ضمن الشبكة الخشبية النامية مقارنة بالشبكة البالغة الميئة. إن الاهتمام بالأوعية البالغة الميئة وحده ليس كافيا لفهم العلاقات المائية والتبادلات الغذائية، هذا لأن الأوعية الحية عناصر مهمة وفعالة يجب أخذها في الاعتبار في دراسة الحركات والتنقلات المائية ضمن الأنسجة والأعضاء النباتية.

إن الجدل الكبير والاختلافات الحادة بين العلماء حول حركة النسغ وآليات النقل يمكن أن يرجع بشكل أساسي إلى التصورات غير الدقيقة والناقصة للجهاز الخشبي والتي تعود إلى إهمال الأوعية الفتية الحية كمكون أساسي ومؤثر في النسيج الخشبي. من المؤكد أن إهمال هذه العناصر وجانب النمو والتطور حتما سوف يؤدي إلى تفسيرات غير صحيحة ويزيد من تعقيد الموضوع. وعموما فإن النظرة التقليدية

والتصورات الكلاسيكية والتعريفات الحالية المتعلقة بتركيب وتشريح الجهاز الخشبي مازالت محدودة جدا ومحصورة في مجال ضيق وقد ساهمت بشكل كبير في تعقيد المسألة وأدت إلى الكثير من التناقضات.

لا يمكن فهم آليات النقل وحركة المركبات من دون فهم التركيب الصحيح والدقيق للجهاز الخشبي، ولن يتسنى ذلك إلا بإعادة النظر في تصوراتنا وتخيالاتنا واعتقاداتنا المتعلقة بتركيب النسيج الخشبي، لذلك علينا أن نتحرر من تصوراتنا التقليدية وأن نتبع منهجا جديدا لدراسة النسيج الخشبي. وفي الحقيقة يوجد طريق يمكنه أن يساهم في التخفيف من هذه التشعبات الغامضة والاختلافات النظرية بين العلماء ويتمثل في إعادة الاعتبار للخلايا الفتية الحية ودراسة الجهاز الخشبي من زاوية جديدة ومن جانب معاكس ووفقا لمنهج مغاير، وذلك في محاولة لرسم خريطة تركيبية جديدة على ضوء المعطيات الحديثة والاعتبارات الحديثة.

من الجدير بالذكر أن هذه الدراسة لا تجيب على جميع التساؤلات المتعلقة بتركيب ووظيفة النظام الخشبي النامي، ولكنها بالأحرى تعتبر الركيزة والقاعدة الأولية لدراسات وتحريات أعمق. هناك حاجة ملحة للمزيد من الدراسات والمعطيات لنصل إلى الفهم المتكامل والصحيح لهذا الموضوع والإجابة على مختلف الأسئلة المحيرة. على سبيل المثال، هل صحيح أن الأوعية الحية ما هي إلا شكل أولي وغير مكتمل من الأوعية الناقلة، أي أنها مرحلة مؤقتة وعابرة من مراحل نمو وتطور الوعاء الخشبي، وما هي إلا خلايا انتقالية وغير وظيفية وسرعان ما تختفي وتتحول إلى أوعية بالغة مينة وظيفية؟ أم هي في الحقيقة خلايا فعالة ونشيطة جدا وتلعب دورا مهما في عملية النقل والتوصيل؟ إذا ثبتت مساهمة الأوعية الحية في تزويد الخلايا المجاورة بالماء والمواد، فما هي الآليات التي تعتمد عليها الأوعية الحية للقيام بعملية النقل والتوصيل وما هي أهمية النقل الداخلي الحي في هذه الحالة؟ كيف يتحرك النسغ خلال الأوعية الفتية الحية وما هي نوعية النقل في هذه العناصر؟ وهل يمكن للنظريات الكلاسيكية أن تفسر حركة وتنقل المواد عبر نظام مغلق مثل الأوعية الفتية الحية؟ كيف تبدأ الأوعية في عملية النقل الحر للماء أثناء مرحلة بلوغها وأثناء مرحلة فقدانها لعناصر السيتوبلازما وكيف تختفي مكونات السيتوبلازما وهل هذا يؤثر على عملية النقل؟ هل أن حركة الماء في العناصر المتشكلة حديثا تعتمد كلياً على تدفق الماء من هذه العناصر عبر الوصلات الجانبية؟ ما هي المشاركة النسبية للتدفق الجانبي بالنسبة للتدفق الكلي للماء في الأعضاء النامية، وكيف تتغير هذه المشاركة مع نمو وعمر النبات؟ ما هي الاختلافات في الوصلات

الجانبية بين الخشب الأولي والثانوي، وهل أن الخشب الأولي يمتلك نظاما جانبيا أكبر منه عند الخشب الثانوي؟ هل توجد اختلافات في تركيبية النقر والممرات الجانبية بين الخشب الأولي والخشب الثانوي، وهل أن تأثير الأيونات على هذين النوعين من الخشب يختلف تبعا لهذه الاختلافات؟ بلا شك، الإجابة على هذه التساؤلات سوف تساهم كثيرا في شرح وتوضيح العمليات الفسيولوجية لنقل الماء عند الأعضاء النباتية الحديثة.

أخيرا فإننا نأمل أن تساهم هذه الدراسة في كشف بعض النقاط والجوانب الغامضة فيما يتعلق بالنظام الخشبي الحديث وعمليات النقل خلال فترات النمو والتطور النباتي، وهي طبعا من الجوانب الحيوية الهامة في عالم النباتات، حيث أنها ترتبط ارتباطا وثيقا بالعديد من الظواهر والوظائف الأساسية في حياة الكائن النباتي. كما أننا نأمل أيضا أن نكون قد وفرنا أساسا تجريبيا وفتحنا نافذة علمية واسعة أمام الزملاء الباحثين ليس فقط لدراسة العلاقات المائية النباتية وإنما للربط بين آليات النمو وعمليات التغذية وما يرتبط بذلك من ظواهر بيولوجية سواء عند النبات أو حتى عند الكائنات الحية الأخرى. لكن الأهم من ذلك كله هو أننا نعتقد بأننا بهذه الدراسة قد وفرنا الأدلة والبراهين الكافية لإعادة الاعتبار للأوعية الفتية الحية وأننا قد أثبتنا بشكل تجريبي الأهمية التشريحية والوظيفية للأوعية الفتية الحية في الجهاز الخشبي.

المراجع

المراجع

References

يوسف حليس / الأوعية الحية وأنماط الحركة في الأنسجة العنكبوتية النامية

المراجع

References

- Blackman LM & Overall RL (2001)** Structure and function of plasmodesmata. *Australian Journal of Plant Physiology* 28, 709–727.
- Burggraaf PD (1972)** Some observations on the course of the vessels in the wood of *Fraxinus excelsior* L. *Acta Bot. Neerl.* 21, 32–47.
- Cantrill LC, Overall RL, Goodwin PB (1999)** Cell-to-cell communication via plant endomembranes. *Cell Biology International* 23, 653–661.
- Carlquist S (1988)** Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledonous wood. Springer-Verlag, Heidelberg, Berlin, New York.
- Chaffey N, Barlow P (2001)** The cytoskeleton facilitates a threedimensional symplasmic continuum in the long-lived ray and axial parenchyma cells of angiosperm trees. *Planta* 213, 811–823.
- Chatelet DS, Matthews MA, Rost TL (2006)** Xylem structure and connectivity in grapevine (*Vitis vinifera*) shoots provides a passive mechanism for the spread of bacteria in grape plants. *Annals of Botany*, 98, 483–494.
- Comstock JP, Sperry JS (2000)** Theoretical considerations for optimal conduit length for water transport in vascular plants. *New Phytol* 148:195–218.
- Cronshaw j, Bouck GB (1965)** The fine structure of differentiating xylem elements. *The journal of cell biology* 24: 415–431.
- Dennis MG, Steven FO, Fisher JB (2001)** Comparative vessel anatomy of arctic deciduous and evergreen dicots. *American Journal of Botany* 88(9): 1643–1649.

- Ding DQ, Tazawa M (1989)** Influence of cytoplasmic streaming and turgor pressure gradient on the transnodal transport of rubidium and electrical conductance in *Chara corallina*. *Plant Cell Physiology* 30, 739–748.
- Dixon HH, Joly J (1894)** On the ascent of sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 186: 563–576.
- Eames JA, McDaniels LH (1947)** An introduction to plant anatomy. McGraw-Hill Book Co., Inc. New York.
- Ellmore GS, Zanne AE, Orians CM. (2006)** Comparative sectoriality in temperate hardwoods: hydraulics and xylem anatomy. *Botanical Journal of the Linnean Society* 150, 61-71.
- Epel BL (1994)** Plasmodesmata: composition, structure and trafficking. *Plant Molecular Biology* 26, 1343–1356.
- Esau K (1977)** *Anatomy of Seed Plants*, 2nd edn. John Wiley and Sons, New York.
- Evert RF, Russin WA, Botha CEJ (1996)** Distribution and frequency of plasmodesmata in relation to photoassimilate pathways and phloem loading in the barley leaf. *Planta* 198: 572-579
- Ewers FW, Fisher JB, Chiu ST (1990)** A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. *Oecologia* 84:544–552.
- Flynn KA (1995)** A review of the permeability, fluid flow, and anatomy of spruce (*Picea* spp.). *Wood Fiber Sci.* 27: 278–284.
- Fort C, Muller F, Label P, Granier A, Dreyer E (1998)** Stomatal conductance, growth and root signaling in *Betula pendula* seedlings subjected to partial soil drying. *Tree Physiology* 18, 769±776.
- Frensch J, Hsiao C (1993)** Hydraulic propagation of pressure along immature and mature xylem vessels of roots of *Zea mays* measured by pressure-probe techniques. *Planta* 190: 263-270.

- Frensch J, Stelzer R, Steudle E (1992)** Kinetics of NaCl uptake in roots of *Zea mays* seedlings: comparison of root pressure probe and EDX data. *Annals of Botany* 70: 543-550.
- Frensch J, Steudle E (1989)** Axial and radial hydraulic resistance to roots of maize (*Zea mays* L.). *Plant Physiol.* 91: 719-726.
- Fujii T, Lee SJ, Kuroda N, Suzuki Y (2001)** Conductive function of intervessel pits through A growth ring boundary of *machilus thunbergii*. *IAWA Journal* 22 (1): 1-14
- Grabski S, de Feijter AW, Schindler M (1993)** Endoplasmic reticulum forms a dynamic continuum for lipid diffusion between contiguous soybean root cells. *Plant Cell* 5, 25-38.
- Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L (2006)** Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiol* 26:619-701.
- Hacke UG, Sperry JS (2001)** Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4: 97-115.
- Hansen EA, Dickson RE (1979)** Water and mineral nutrient transfer between root systems of juvenile *Populus*. *Forest Science* 25, 247±252.
- Holbrook NM, Zwieniecki MA (1999)** Embolism repair and xylem tension: do we need a miracle? *Plant Physiol* 120: 7-10
- Huang CX, Van Steveninck RFM (1988)** Effect of moderate salinity on patterns of potassium, sodium and chloride accumulation in cells near the root tip of barley. Role of differentiating metaxylem vessels. *Plant Physiol* 73: 525-533.
- Katarzina S, Beata ZM (2007)** Seasonal changes in the degree of symplasmic continuity between the cells of cambial region of *Acer pseudoplatanus* and *Ulmus minor*. *Act. Sos. Bot. Poloniae.* 4:277-286.
- Kevekordes KG, McCully ME, Canny MJ (1988)** Late maturation of large metaxylem vessels in soybean roots: significance for water and nutrient supply to the shoot. *Ann Bot* 62: 105-117.

- Kishore SR, Rao KS (2003)** Cambial variant and xylem structure in the stem of *Cocculus hirsutus* (Menispermaceae) *IAWA Journal*, Vol. 24 (4) 411–420.
- Kitin P, Sano Y, Funada R (2001)** Analysis of cambium and differentiating vessel elements in *kalopanax pictus* using resin cast replicas. *IAWA Journal* 22 (1): 15–28
- Kitin P, Fujii T, Abe H, Takata K (2009)** Anatomical features that facilitate radial flow across growth rings and from xylem to cambium in *Cryptomeria japonica*. *Annals of Botany* 103(7), 1145–1157.
- kitin PB, fujii T, abe H, funada R (2004)** anatomy of the vessel network within and between tree rings of *fraxinus lanuginosa* (oleaceae). *American Journal of Botany* 91(6): 779–788.
- Kramer P, Boyer J (1995)** *Water relations of plants and soils*. San Diego, CA, USA: Academic Press.
- Lev-Yadun S, Aloni R (1995)** Differentiation of ray system in woody plants. *Botanical Review*. 61: 45–88.
- Lucas WJ, Wolf S (1993)** Plasmodesmata: the intercellular organelles of green plants. *Trends in Cell Biology* 3, 308–315.
- Martindale VE, Salisbury JL (1990)** Phosphorylation of algal centrin is rapidly responsive to changes in the external milieu. *Journal of Cell Science* 96, 395–402.
- McCulley ME (1995)** How do real roots work? *Plant Physiology*, 109, 1-6.
- McCully ME (1994)** Accumulation of high levels of potassium in the developing xylem elements in roots of soybean and some other dicotyledons. *Protoplasma* 183: 116-125.
- McCully ME, Canny MJ (1988)** Pathways and processes of water and nutrient uptake in roots. *Plant Soil* 111: 159-170.

- McCully ME, Canny MJ, Van Steveninck RFM (1987)** Accumulation of potassium by differentiating metaxylem elements of maize roots. *Physiol Plant* 69: 73-80.
- Mabberley DJ (2008)** *The Plant Book: A Portable Dictionary of the Higher Plants*. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mezitt LA, Lucas WJ (1996)** Plasmodesmal cell-to-cell transport of proteins and nucleic acids. *Plant Molecular Biology* 32, 251–273.
- Milburn JA (1996)** Sap Ascent in vascular plants: challengers to the Cohesion theory ignore the significance of immature xylem and the recycling of Munch water. *Annals of Botany* 78: 399-407.
- Mir AK, Tahseen S, Mushtaq A, Muhammad Z, Rasool BT (2009)** Anatomical characterization of parasitic plants of Pakistan. *Pak. J. Bot.*, 41: 2661-2669.
- Oparka KJ, Prior DAM (1992)** Direct evidence for pressuregenerated closure of plasmodesmata. *Plant Journal* 2, 741–750.
- Oparka KJ, Turgeon R (1999)** Sieve elements and companion cells – traffic control centres of the phloem. *Plant Cell* 11, 739–750.
- Orians CM, Ardon M, Mohammad BA (2002)** Vascular architecture and patchy nutrient availability generate within-plant heterogeneity in plant traits important to herbivores. *American Journal of Botany* 89: 270–278.
- Press MC, Graves JD, Stewart GR (1990)** Physiology of the interaction of angiosperm parasites and their higher plant host. *Plant Cell and Environment* 13, 91-104.
- Radford JE, White RG (1998)** Localization of a myosin-like protein to plasmodesmata. *Plant Journal* 14, 743–750.
- Rinne PLH, van der Schoot C (1998)** Symplasmic fields in the tunica of the shoot apical meristem coordinate morphogenetic events. *Development* 125, 1477–1485.

- Riopel JL, Steeves TA (1964)** Studies on the roots of *Musa acuminata* cv. Gros Michel. I. The anatomy and development of main roots. *Ann Bot* 28: 475-489.
- Roberts AG, Oparka KJ (2003)** Plasmodesmata and the control of symplastic transport. *Plant, Cell and Environment*. 26, 103–124
- Roberts IM, Boevink P, Roberts AG, Sauer N, Reichel C, Oparka KJ (2001)** Dynamic changes in the frequency and architecture of plasmodesmata during the sink-source transition in tobacco leaves. *Protoplasma* 218, 31–44.
- Rowse HR, Goodman D (1981)** Axial resistance to water movement in broad bean (*Vicia faba*) roots. *J. Exp. Bot.* 32:591-598.
- Salleo S, LoGullo MA, Oliveri F (1985)** Hydraulic parameters measured in 1-year-old twigs of some Mediterranean species with diffuse-porous wood. *J Exp Bot* 36:1-11.
- Sanderson J, Whitbread JC, Clarkson DT (1988)** Persistent xylem cross-walls reduce the axial hydraulic conductivity in the apical 20 cm of barley seminal root axes: implications for the driving force for water movement. *Plant Cell Environ* 11: 247-256.
- Sauter JJ, Kloth S (1986)** Plasmodesmatal frequency and radial translocation rates in ray cells of poplar (*Populus × canadensis* Moench 'robusta'). *Planta* 168: 377–380.
- Scholander P, Hammel HT, Bradstreet ED Hemmingsen EA (1965)** Sap pressures in vascular plants. *Science*, 148: 339±346.
- Schulte PJ, Gibson AC, Nobel PS (1989)** Water flow in vessels with simple or compound perforation plates. *Ann. Bot.* 64:171-178.
- Shane MW, McCully ME, Canny MJ (2000)** Architecture of branch root junctions in maize: structure of the connecting xylem and the porosity of pit membranes. *Annals of Botany*, 85, 613–624.

- Shabbir G, Dakheel AJ, Brown GM, Rillig MC (2011)** Potential of arbuscular Mycorrhizal technology in Date palm production. Chapter in the book: Date palm biotechnology. Springer, Verlag, part 3, 449-476. DOI 10.1007/978-94-1318-5-22.
- Siau, JF (1984)** Transport processes in wood. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Sperry JS, Hacke UG, Wheeler JK (2005)** Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits. *Plant Cell Environ* 28:456–465.
- St Aubin G, Canny MJ, McCully ME (1986)** Living vessel elements in the late metaxylem of sheathed maize roots. *Annals of Botany* 58: 577–588.
- Stedle E, Frensch J (1996)** Water transport in plants: role of the apoplast. *Plant and Soil* 187, 67–79.
- STEUDLE E (1993)** Pressure probe techniques: basic principles and application to studies of water and solute relations at the cell, tissue and organ level. In J. A. C. Smith and H. Griffiths [eds.], *Water deficits: plant responses from cell to community*, 5–36. Bios Scientific Publishers Ltd., Oxford.
- Stedle E (1994)** Water transport across roots. *Plant and Soil* 167:79-90.
- Stewart GR, Press MC (1990)** The physiology and biochemistry of parasitic angiosperms. *Annual Review of Plant Physiology And Plant molecular Biology* 41, 127-151.
- Taneda H, Tateno M (2007)** Effects of transverse movement of water in xylem on patterns of water transport within current-year shoots of kudzu vine, *Pueraria lobata*. *Functional Ecology* 21, 226–234.
- Thompson VM, Holbrook M (2003)** Application of a single-solute nonsteady-state phloem model to the study of long-distance assimilate transport. *J Theor Biol* 220:419–455
- Tucker EB (1987)** Cytoplasmic streaming does not drive intercellular passage in staminal hairs of *Setcreasea purpurea*. *Protoplasma* 137, 140–144.

- Tyree MT, Davis SD, Cochard H (1994)** Biophysical perspective of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to disfunction? *IAWA Journal* 15, 335–360.
- Tyree MT, Ewers FW (1991)** The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist* 119, 345–360.
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002)** Xylem structure and the ascent of sap. Springer, Berlin. 283 pp.
- Tyree MT (1997)** The cohesion-tension theory of sap ascent: current controversies. *Journal of Experimental Botany* 48: 1753–1765.
- Tyree MT, Pantino S, Bennink J, Alexander J (1995)** Dynamic measurements of root hydraulic conductance using a high-pressure flow meter in the laboratory and field. *J. Exper. Botany* 46:83-94.
- van Bel AJE, Gamalei YV (1992)** Ecophysiology of phloem loading in source leaves. *Plant Cell Environ* 15: 265-270
- Van Bel AJE (1990)** Xylem-phloem exchange via the rays: The undervalued route of transport. *Journal of Experimental Botany* 41: 641–644.
- Van Ieperen W, Van Meeteren U, Van Gelder H (2000)** Fluid ionic composition influences hydraulic conductance of xylem conduits. *Journal of Experimental Botany* 51, 769–776.
- van Ieperen W, van Gelder A (2006)** Ion-mediated flow changes suppressed by minimal calcium presence in xylem sap in *Chrysanthemum* and *Prunus laurocerasus*. *Journal of Experimental Botany* 57, 2743–2750.
- Wang XL, McCully ME, Canny MJ (1995)** The branch roots of *Zea*. V. Structural features that may influence water and nutrient uptake. *Bot Acta* (in press)
- Wang XL, McCully ME, Canny MJ (1994)** The branch roots of *Zea*: maturation and openness of xylem conduits in first order branches of soil grown roots. *New Phytol* 126:21-29.

- Wheeler JK, Sperry JS, Hacke UG, Hoang N (2005)** Intervessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vessel plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant Cell Environ* 28:800–812.
- White RG, Badelt K, Overall RL, Vesik M (1994)** Actin associated with plasmodesmata. *Protoplasma* 180, 169–184.
- Wille AC, Lucas WJ (1984)** Ultrastructural and histochemical studies on guard cells. *Planta* 160, 129–142.
- Wolf S, Deom CM, Beachy R, Lucas WJ (1991)** Plasmodesmatal function is probed using transgenic tobacco plants that express a virus MP. *Plant Cell* 3, 593–604.
- Yata S, Itoh T, Kishima T (1970)** Formation of Perforation Plates and Bordered Pits in Differentiating Vessel Elements. *WOOD RESEARCH* No. 50: 1-11
- Zanne AE, Sweeney K, Sharma M, Orians CM (2006)** Patterns and consequences of differential vascular sectoriality in 18 temperate trees and shrub species. *Functional Ecology*, 20, 200–206.
- Zimmermann MH (1983)** Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York, 143 p
- Zimmermann MH, Jeje AA (1981)** Vessel-length distribution in stems of some American woody plants. *Can J Bot* 59:1882–1892.
- Zwieniecki MA, Melcher PJ, Feild TS, Holbrook NM (2004)** A potential role for xylem–phloem interactions in the hydraulic architecture of trees: effects of phloem girdling on xylem hydraulic conductance. *Tree Physiology* 24, 911–917.
- Zwieniecki MA, Melcher PJ, Holbrook NM (2001b)** Hydraulic properties of individual xylem vessels of *Fraxinus americana*. *J Exp Bot* 52:1–8.
- Zwieniecki MA, Melcher PJ, Holbrook NM (2001)** Hydrogel control of xylem hydraulic resistance in plants. *Science* 291, 1059–1062.

Zwieniecki MA, Orians CM, Melcher PJ, Holbrook NM (2003) Ionic control of the lateral exchange of water between vascular bundles in tomato. *Annals of Botany* 54, 1399-1405.

Zwieniecki MA, Holbrook NM (2000) Bordered pit structure and vessel wall surface properties—implications for embolism repair. *Plant Physiol.* 123:1015–1020.

ملخص

ملخص

Abstract

يوسف حليس / الأوعية الحية وأنماط الحركة في الأنسجة الخشبية النامية

ملخص

رغم أن تواجد الأوعية الفتية الحية وتأثيراتها على الخصائص التركيبية والوظيفة للأنسجة الخشبية النامية يعتبر مسألة مهمة جدا لفهم عمليات النقل ضمن الأعضاء النباتية الحديثة، إلا أن الدراسات والمعلومات المتوفرة في هذا المجال مازالت قليلة جدا وغير كافية. لذلك، فإن الأهداف الرئيسية لهذه الرسالة هي دراسة: 1. تواجد وانتظام الأوعية الحية ضمن الشبكة الخشبية للسيقان والجذور النباتية النامية، 2. تأثير الأوعية الحية على نمط حركة الماء وأهمية التدفق الجانبي في النقل الفعال عبر الحزم النامية، 3. المساهمة المحتملة للأوعية الحية في تزويد الخلايا المجاورة بالمغذيات.

للكشف عن الأوعية الحية ومتابعة المراحل المختلفة لنمو وتطور الأنسجة الخشبية استعملنا اختبار السحب والتلوين الذي يعتمد على انتشار الملون الأبوبلاستي. لتوضيح قيمة وأهمية التدفق الجانبي استعملنا: 1. طريقة التلوين الصبغي لتقدير سعة الحركة الجانبية للماء، 2. تأثير الزيادة في مسافة النقل باستعمال تجارب الناقلية الهيدروليكية، 3. تأثير التركيزات الأيونية على الناقلية في كل من السيقان النامية والبالغة.

لقد بينت النتائج بأن الأوعية الحية تتواجد باستمرار على طول الحزم الخشبية النامية، هذه العناصر تتوضع عند النهايات النامية للأوعية، مشكلة بذلك حاجزا أمام الحركة الحرة للماء. لكنها في نفس الوقت تشكل عامل ربط بين الأوعية الميتة والخلايا الحية المجاورة وهو ما يرجح إمكانية مساهمتها في توصيل المواد بين الأنسجة الحية والشبكة الوعائية الميتة. علاوة على ذلك، النتائج المتعلقة بسعة التدفق الجانبي وتأثير الزيادة في المسافة وتأثير الأيونات كلها تدعم فرضية المساهمة الكبيرة للتدفق الجانبي في عمليات النقل والإمداد الكلي ضمن الحزم الخشبية النامية.

اعتمادا على نتائج السحب والتلوين قمنا بتوضيح الهندسة التشريحية والهيدروليكية للحزم الخشبية النامية لكل من السيقان والجذور الحديثة، ووفقا للتأثيرات الهيدروليكية للأوعية الحية وأهمية التدفق الجانبي فقد قمنا بتوضيح نموذج ونمط حركة الماء داخل الحزم النامية. أخيرا، فقد تم تفسير ومناقشة كل النتائج على ضوء فعالية وكفاءة النقل ضمن الأنسجة الخشبية النامية للأعضاء النباتية الحديثة.

الكلمات المفتاحية: أوعية فتية حية، أوعية ناضجة ميتة، هندسة تشريحية، النقل الهيدروليكي، تدفق جانبي، ممرات جانبية، تدفق عمودي، الاتصالات بين الأوعية، حزم نامية، خشب نامي، نبات العنب، عنب الزينة، جذور النخيل.

Abstract

Although the presence of immature living vessels and their effects on the structural and functional characteristics of developing xylem tissues are very important issues for understanding the transport process within younger plant organs, still little and insufficient studies and information are available in this field. Therefore, the main aims of this thesis were to study: 1. The presence and arrangement of living vessels within the xylem network of developing stems and roots, 2. The effect of living vessels on the pattern of water movement and the importance of lateral flow in the effective transport through developing xylem bundles, and 3. The possible contribution of living vessels in supplying nutrients to the neighbouring living cells.

To determine the living vessels and follow the different steps of growth and development of xylem tissues we have used the suction and coloration test which is based on the mobility of an apoplastic dye. To elucidate the magnitude and importance of lateral flow we have used: 1. The method of staining to evaluate the capacity for lateral flow, 2. Effect of increasing the distance of water transport by using the hydraulic conductance techniques, and 3. Effect of ion concentrations on both developing and mature stems.

The results showed that the living vessels are continuously present along the developing xylem bundles. These elements occur at the developing ends of xylem vessels, forming a substantial barrier to apoplastic water flow. But at the same time they form a connecting factor, thus favouring their possible contribution in the transport of materials between the living cells and the network of dead vessels. Furthermore, data from the capacity of lateral flow, increasing the transport length and altering the ion concentrations supported the critical contribution of the lateral flow to the total hydraulic conductance within the developing bundles.

Based on the results of the suction and coloration test we have described the anatomical and hydraulic architecture of the developing xylem bundles of the younger stems and roots. According to the hydraulic effects of living vessels and the impact of lateral flow, we have demonstrated the model and the pattern of water movement in the developing bundles. Finally, all results are explained and discussed in terms of reliability and efficiency of water transport during shoot growth and development.

Keywords: Immature living vessels; mature dead vessels; anatomical architecture; hydraulic conductance; lateral flow; lateral pathways; intervessel contacts; axial flow; developing bundles; developing xylem, *Parthenocissus quinquefoli*, *Phoenix dactelifera*, *Vitis vinifera*.

Résumé

La présence des vaisseaux vivants, et leurs effets sur les caractéristiques structurales et fonctionnelles des tissus jeunes du xylème est un élément très important pour comprendre les processus de transport d'eau dans les organes des plantes les plus jeunes, les études et les informations disponibles dans ce domaine sont encore très limitées et insuffisantes. Par conséquent, les principaux objectifs de cette thèse sont: 1. Etudier la présence et l'arrangement des vaisseaux vivants dans le xylème des tiges et des racines en croissance; 2. Estimer l'influence des vaisseaux vivants sur le type du mouvement de l'eau, et l'importance du flux latéral dans le transport actif par les faisceaux en croissance du xylème; 3. Discuter la contribution des vaisseaux vivants, dans la fourniture des substances nutritives aux cellules voisines.

Pour déterminer les vaisseaux vivants et suivre les différentes étapes de la croissance et du développement des tissus du xylème, nous avons utilisé le test de la succion-coloration, qui se base sur la mobilité d'une teinture apoplastique. Pour élucider l'importance du flux latéral, nous avons utilisé les techniques suivantes: 1. La méthode de coloration, afin d'évaluer la capacité du flux latéral; 2. Test d'influence de la distance du transport en utilisant la technique de la conductance hydraulique; 3. Test d'influence des concentrations des ions, sur des tiges jeunes et matures.

Les résultats ont montré que, les vaisseaux vivants se trouvaient continuellement dans les faisceaux en croissance. Ces éléments se trouvent dans les portions distales des vaisseaux, en formant un obstacle au flux apoplastique de l'eau. Mais en même temps, ils forment un facteur de connexion, dans le transport des matières entre les cellules vivantes et le réseau des vaisseaux morts. Par ailleurs, les résultats sur la capacité du flux latéral, l'influence de la longueur du transport et la concentration des ions, ont soutenu l'hypothèse de la contribution du flux latéral à la conductance hydraulique totale dans les faisceaux en croissance.

D'après les résultats du test de la succion-coloration, nous avons décrit l'architecture anatomique et hydraulique des faisceaux en croissance du xylème; et suivant les résultats obtenus sur l'influence hydraulique des vaisseaux vivants et l'impact du flux latéral, nous avons démontré le type du mouvement de l'eau dans les faisceaux en croissance. Enfin, tous les résultats sont expliqués et discutés en termes de fiabilité et d'efficacité du transport de l'eau pendant la croissance et le développement des organes des plantes.

Mots-clés: Jeunes vaisseaux vivants; matures vaisseaux morts; architecture anatomique; conductance hydraulique; flux latéral; chemins latéraux; flux axial ; Connexions entre les vaisseaux; faisceaux en croissance; xylème, *Parthenocissus quinquefoli*, *Phoenix dactelifera*, *Vitis vinifera*.

الملحق

الملحق: النشر العلمي

Annex: Scientific
Publication

يوسف حليس / الأوعية الحية وأنماط الحركة في الأنسجة الخشبية النامية

Vessel development and the importance of lateral flow in water transport within developing bundles of current-year shoots of grapevine (Vitis vinifera L.)

Youcef Halis, Samah Djehichi & Mohamed Mourad Senoussi

Trees

Structure and Function

ISSN 0931-1890

Volume 26

Number 3

Trees (2012) 26:705-714

DOI 10.1007/s00468-011-0637-8

Impact Factor

5-Year Impact Factor: **1.900** (2010)

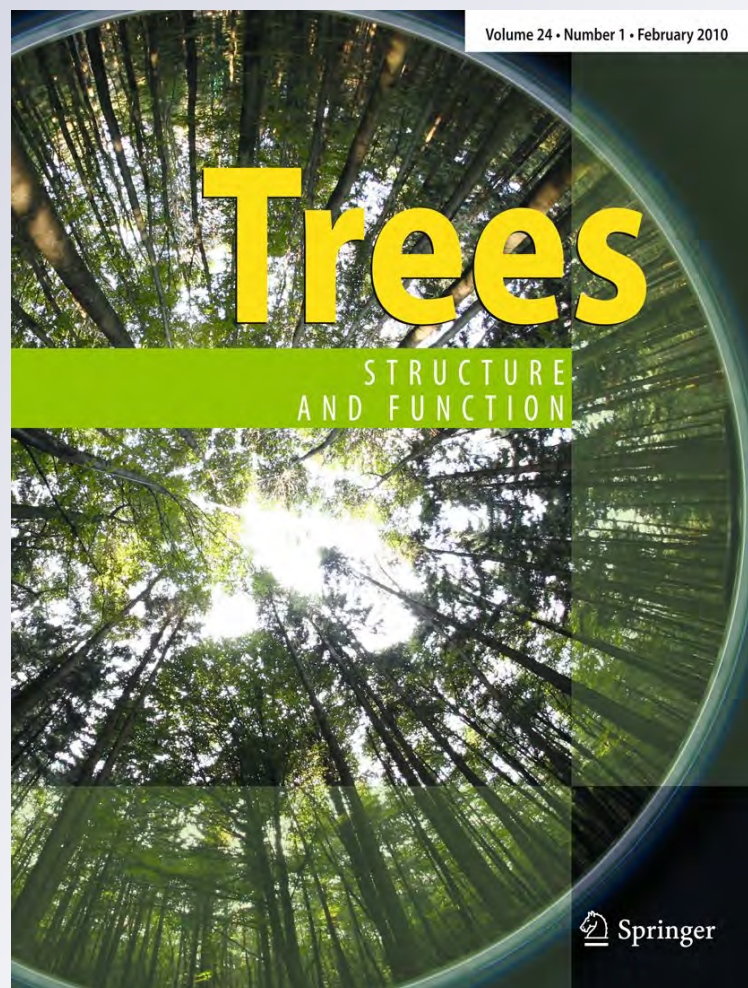
Publisher

Springer Berlin

Corresponding Author

Youcef Halis

CRSTRA, Touggourt, Algeria



Vessel development and the importance of lateral flow in water transport within developing bundles of current-year shoots of grapevine (*Vitis vinifera* L.)

Youcef Halis · Samah Djehichi ·
Mohamed Mourad Senoussi

Received: 8 May 2011 / Revised: 11 September 2011 / Accepted: 27 September 2011 / Published online: 13 October 2011
© Springer-Verlag 2011

Abstract In the developing xylem bundles of young stems, the presence of immature living vessel elements can strongly restrict or even block axial hydraulic conductance, especially in newly matured vessels. Lateral connections between vessels may provide an alternative pathway for water movement to bypass these closed, living elements. Using the grapevine as a model system, the present study aimed to demonstrate the effects of living vessel elements on water movement patterns, and the importance of lateral flow for effective water conductivity in the developing bundles. Living vessel elements were detected using dye staining and the pattern of vessel development and maturation was then monitored. The importance of lateral flow was confirmed using several approaches: (1) capacity for lateral flow, (2) effect of increasing the distance of water transport, and (3) effect of ion concentrations. Living vessel elements were found along the developing bundles, they occupied a significant proportion of the distal and peripheral parts of the flow path, forming a substantial barrier to apoplastic water flow. Water in the developing xylem bundles could move easily from vessel to vessel and

between secondary and primary xylem. Furthermore, data from increasing the transport length and altering the ion concentrations supported the critical contribution of the lateral flow to the total hydraulic conductance within the developing bundles. The hydraulic architecture of the developing xylem bundles is described. The results are discussed in terms of reliability and efficiency of water transport during shoot growth and development.

Keywords Axial flow · Developing bundles · Intervessel contacts · Grapevine · Lateral flow · Lateral pathways · Living vessel elements

Introduction

Vessels in most dicotyledonous species do not extend exactly parallel to one another but deviate from their longitudinal course through the stem. Each vessel makes sequential contacts along its course with a number of other vessels (Burggraaf 1972; Fujii et al. 2001; Tyree and Zimmermann 2002; Kitin et al. 2004). Numerous pits are present at these sites of contact, allowing lateral flow of water between vessels in both radial and tangential directions. Different authors have pointed out the importance of lateral flow in plants; Taneda and Tateno (2007) showed that radial flow within the internode contributes significantly to the effective water supply to the leaf. Fujii et al. (2001) and Kitin et al. (2009) demonstrated that lateral transport has potentially important implications in the growth of cambium and differentiating xylem elements. Moreover, the large potential for lateral flow provides a mechanism for rapid and sustainable water movement around blocked vessels, because water can easily bypass vessel occlusions by lateral movement to other functioning

Communicated by S. Mayr.

Y. Halis · S. Djehichi · M. M. Senoussi
Laboratory of Biomolecules and Plant Amelioration,
Larbi Benmhidi University of Oum El Bouaghi, BP 358,
Constantine Road, 04000 Oum El Bouaghi, Algeria
e-mail: samahdjh@gmail.com

M. M. Senoussi
e-mail: senoussi1@yahoo.fr

Y. Halis (✉)
Scientific and Technical Research Centre for Arid Areas
(CRSTRA), Biophysical Station, 3240 Nezla,
Touggourt, Algeria
e-mail: youcefhal@gmail.com

vessels (Tyree and Ewers 1991; Tyree et al. 1994; Tyree and Zimmermann 2002).

Immature vessel elements have been widely recognized to be one of the major factors affecting water movement in developing plant tissues (St Aubin et al. 1986; Frensch and Steudle 1989; Meuser and Frensch 1998). Immature elements are living and turgid cells with a functional plasmalemma within thin un lignified walls (Milburn 1996). They have large vacuoles and dense cytoplasmic contents in which the dictyosomes and elements of rough endoplasmic reticulum are especially numerous (Cronshaw and Bouck 1965; Kitin et al. 2001). These actively growing cells are usually separated from each other and remain as individual cells for a given time before they lose their end walls and cell contents. Living vessel elements with crosswalls and cytoplasm are completely occluded; therefore, they largely impede the apoplastic flow of water. Because of this feature, the presence of living vessel elements can profoundly affect the patterns of water movement within the developing xylem networks. For example, in the developing xylem bundles of young stems, the living vessel elements at the distal end of the newly formed vessels offer a high resistance against the axial movement of water. This would create pressure differential between vessels, which further promotes lateral exchange within the vessel network (Ellmore et al. 2006), and thus, it can be expected that lateral flow would be higher in developing xylem bundles than in mature bundles.

Studies on lateral flow in young stems focus essentially on vascular sectoriality, i.e. water exchanges between different xylem sectors or vascular bundles (Bull et al. 1972; Marshall 1996; Vuorisalo and Hutchings 1996; Orians and Jones 2001; Zwieniecki et al. 2003; Orians et al. 2005; Ellmore et al. 2006). However, lateral flow within a single vascular bundle and its importance for water transport, in particular during xylem development have received relatively little attention. Therefore, this study was conducted to investigate the hydraulic properties of the developing xylem bundles, looking specifically for the role of lateral flow in the effective water transport. We hypothesised that due to the gradual development of the xylem network and the existence of still-living vessel elements, a significant amount of water in the developing xylem bundles is transported in the lateral direction.

In the first part of the present study, we investigated the presence and extent of living vessel elements to better understand the hydraulic architecture of the developing xylem bundles and how this influences the direction of water movement. For this purpose, we used the current-year shoots of grapevine (*Vitis vinifera* L.) and we followed in detail the course of vessel differentiation and maturation along the developing bundles of the stem axis. Grapevine provides an ideal experimental plant for these investigations, because it

has relatively wide and also long vessels (Ewers et al. 1990; Schubert et al. 1999; Thorne et al. 2006). Living vessel elements were identified using dye movement method. This technique is based on the mobility of the apoplastic dye: Toluidine blue O (TBO). This dye is a non-penetrating dye in living cells; it cannot cross an intact cell membrane (Chaves et al. 2002). In contrast, TBO is able to pass freely via open vessels and through pit membranes (Shane et al. 2000).

In the second part of the study, we used three experimental approaches to support the hypothesis that lateral flow contributes significantly to water transport in developing bundles. First, we determined the capacity for lateral flow within the developing bundles. An apoplastic dye was directly pulled through the primary vessels and its movement in the secondary vessels was followed. Since any transfer of water from secondary vessels to primary ones must be through lateral transport, the presence of dye in the secondary vessels when the tension occur only in the primary vessels should reflect the existence and the magnitude of lateral flow. Secondly, we compared the effects of increasing the transport distance. Generally, increasing the distance of water transport reduces the hydraulic conductance. But this effect decreases with increased contribution of lateral flow because longer xylem pathway provides more chance for intervessel connections (Taneda and Tatenno 2007). Therefore, if lateral flow has a significant contribution to water conductance in the developing bundles, the reduction effect of the distance should be smaller in younger developing stems than in mature stems. Third, we compared the effects of ion concentrations on hydraulic conductance. It was shown that lateral flow is enhanced more than axial flow when xylem fluid is changed from deionized water to ionic solutions (Zwieniecki et al. 2003), i.e. the effect of ions increases with increasing dependence of water conductivity on lateral flow. Thus, the enhancement effect of ions on flow should be greater in developing xylem bundles if there is significant lateral movement in these bundles.

Materials and methods

Plant material

All samples were obtained from mature, field-grown grapevines (*Vitis vinifera* L. 'Cabernet') in the garden of the horticulture at the University of Oum El Bouaghi, Algeria. Current-year shoots were used for the developing xylem experiments; Green shoots, with about 25 internodes and length ranged from 1.3 to 1.6 m, were collected from 3 different plants, placed in plastic bags, and immediately transported to the laboratory. For the mature xylem experiments, 1-year-old stems were used.

Dye movement experiments

The presence and arrangement of living vessel elements along the xylem pathway of the current-year shoots of grapevine were investigated using the following methods: (1) dye-suction method and (2) dye-pressure method. For the suction method, 0.06-m-long segments were cut under water from the centre of the internodes 4–21 counting from the shoot apex. The basal end of the segment was immediately immersed in the xylem lumen-mobile dye (Toluidine blue O, 1% w/v aqueous solution). The upper end was connected to a transparent plastic tubing of the suction pump. The suction force of -120 KPa was applied for a few seconds (5–10 s). Segments were then free-hand sectioned approximately at the middle, and the presence of living vessel elements within the vascular bundles was checked microscopically. In the pressure method, the dye was carried into the dead vessels by using a high pressure force (120 KPa). 0.06-m-long segments were cut under water, and immediately connected to rubber tubing at their lower ends. Toluidine blue dye was pumped into the segments for a few seconds. Xylem tissue was observed in cross sections to determine the mature and immature vessel elements.

All material was examined with a Zeiss KF2 compound light microscope (Carl Zeiss, West Germany). The photomicrographic images were captured using Motic Digital Microscope (DMB1- 2MP, Motic Instruments Inc., Xiamen, China).

Vessel differentiation and maturation

Green stems, consisting of 21 internodes, were cut into segments 0.2 m long. These segments were kept in their original sequence. Each segment was defoliated and the cut proximal end was re-cut underwater and attached to a rubber tube. Toluidine blue O solution was pumped into the segment base at a pressure of 120 kPa. After about 15 min, when the dye was clearly observed on the cut surface of the apical end, the stem segment was cross-sectioned every 5 mm starting from the apical end towards the base. After each 4–6 sections, pressure was applied again for a few seconds. Sections were examined under light microscope and the pattern of xylem differentiation and maturation was monitored from the top to the base. The distance from where a new layer of secondary vessels first appeared at the outermost region of the vascular bundles to the dye loading point was measured. The distance from the point at which the new vessels open (first appearance of dye in the vessel lumens) to the loading point was also recorded. The distances of differentiation and maturation of each new layer of vessels from the stem apex were then calculated. The length of living portion of vessels (the closed portion of the

xylem vessels) was measured as the distance from the point where the new vessels first appeared to the point of their openness.

Capacity for lateral flow

In order to detect the lateral movement of water in the developing xylem via vessel-to-vessel pathways, staining was performed by a method somewhat modified from Taneda and Tateno (2007). An apoplastic dye was directly pulled through the primary xylem and its movement in the secondary xylem was followed. Stem segments, consisting of 10 internodes, were collected from positions starting between the 4th and the 13th internode, counted from the shoot apex. The position of the segments ensured that the pathway of axial flow in the secondary vessels was completely blocked, because at the fourth internode only the primary xylem vessels were mature and open, as tested by the dye-pressure method. Each stem segment was defoliated and the cut end of each petiole was sealed using an acrylic based glue (Super Bonder Loctite 409; Loctite Corporation, Rocky Hill, CT, USA). The apical end of the segment was connected to a suction pump through a plastic tubing. The basal end was placed in a 0.1% TBO solution (aqueous, w/v). By using a suction force of -80 KPa, the dye solution was directly pulled through the open primary vessels at the apical end for 15 min. To check for the presence of dye in the secondary vessels, free-hand cross-sections were taken at 0.05, 0.1, 0.15, 0.2 and 0.25 m above the dye injection site. Slides were then viewed under optical microscope, and the number of stained and unstained secondary vessels was counted. Only the functional vessels were considered, the outermost layer of living vessels was not included in the analyses. To confirm that the ascent of dye was not an artifact resulting from a simple passive infusion, movement of TBO under tension from primary vessels was compared with its movement in the absence of tension. Therefore, stem segments were prepared in the same manner as above, but in this case, the dye solution was allowed to flow passively under laboratory conditions for 15 min.

Effect of increasing the transport distance

The method of Taneda and Tateno (2007) was used to demonstrate the significant contribution of lateral flow to water transport in developing xylem bundles. The hydraulic conductance of the stem xylem was measured on progressively shortened stem segments. Segments of 0.35 m length were cut from the current-year shoots at 0.2 m from the shoot apex. Leaves were removed from the stem segment and their petioles were sealed with acrylic based glue. The segment base was cut again and

gently glued to plastic tubing. We avoided using clamps to seal the segments to the tubing to avoid crushing the vessels at the point of stem attachment (Sperry et al. 2005). To remove any air emboli initially present in the vessels, the stem segment was flushed with filtered deionized water at about 150 kPa for at least 15 min. The hydraulic conductance of flushed segment was determined as the mass–flow rate of water divided by the pressure applied (Tyree and Ewers 1991). Deionized water was pushed at 80 KPa pressure through flushed segment until a steady flow was observed. The rate of outflow was measured for 3 min using a balance (model 210, Sartorius). The segment was shortened by successive cuttings off 5 cm from the basal end and the respective values of hydraulic conductance were obtained. Changes of hydraulic conductance in response to changing segment length were compared between developing and mature stem segments. Therefore, the same experiment was repeated with 0.35-m-long segments taken from 1-year-old branches.

Effect of ion concentrations

We followed Zwieniecki et al. (2003) to assess the effect of ion concentrations on the hydraulic conductance. Developing and mature stem segments were used. Unbranched stem segments measuring 0.35 m in length were collected from 1-year-old branches. For the developing stems, segments were taken at 0.2 m from the shoot apex as mentioned above. Leaves were removed and their cut ends sealed with acrylic-based glue. The proximal end was recut underwater and attached to a hydraulic system that allowed switching between the solutions supplied to the stem segment. Prior to the first conductivity measurement, deionized distilled water at a positive pressure of 80 KPa was applied until a steady flow was established. Following this, the rate of outflow from the upper end was measured for 3 min using electronic balance. Deionized water was then replaced by 20 mM KCl solution, and the flow rate was remeasured. Finally, the 20 mM KCl solution was replaced by a 50 mM KCl solution and the measurements repeated.

Statistical analysis

All data were obtained at least in triplicate and presented as mean \pm standard deviation. Different experimental groups were compared either with the Student's *t* test or with the one-way ANOVA followed by Bonferroni's test for comparisons post hoc. A probability level of $P \leq 0.05$ was considered to be statistically significant. The SPSS software package (SPSS Ver. 15.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA) was used for all tests.

Results

Presence and arrangement of living vessels along the xylem pathway

Young developing stems of grapevine were examined at different heights, and the presence of living vessel elements within the developing xylem could be followed from the base to the top. Dye-pressure and dye-suction methods were used, and results were similar for both techniques. When the apoplastic dye was forced through the xylem network of the stem segments, it distributed throughout the network of open, dead vessels, and this distribution could be restricted only by the closed, living vessel elements. Dead vessels were easily distinguished by colour from living vessels, the dye was observed in both vessel lumens and surrounding fibre cells, whereas for the living vessel elements, dye appeared neither in vessels nor in fibre cells.

In the present investigation, all the tested segments showed the existence of living vessel elements in the xylem pathway. The full maturation of xylem was never observed, even in the oldest segments away from the stem apex. In all the cases, the outermost vessels closer to the cambium remained unstained. The dye pushed through the stem segments could not move through any of these elements, although a high pressure was used, signifying that the outermost vessels were still alive and not open. Figure 1 shows a typical example of cross-sectional images that reflect the presence and arrangement of living vessel elements within the xylem system of young stems of grapevine. However, the same pattern of staining was observed in nearly all the xylem bundles; at least one layer of living vessels occurred in the outermost region of each xylem bundle.

Vessel differentiation and maturation

The progress of differentiation and maturation of the consecutive vessel layers were studied in young grapevine stems. Primary elements appeared at the beginning of xylem differentiation and were fully mature at a few centimetres from the top. Maturation of secondary vessels occurred much later than primary vessels. The first layer of secondary vessels started to appear at 0.08 ± 0.01 m behind the stem apex, but the maturation and openness of this layer started at about 0.16 ± 0.03 m from the apex (Table 1). At a distance of about 0.15 ± 0.03 m from the top, a second layer started to develop at the outermost region of each bundle. Vessels of this layer were larger than that of the first layer. These elements matured to open vessels at a mean distance of 0.35 ± 0.05 m proximal to the top. The differentiation of the third, fourth, and fifth layers was observed to start at about 0.34 ± 0.04 ,

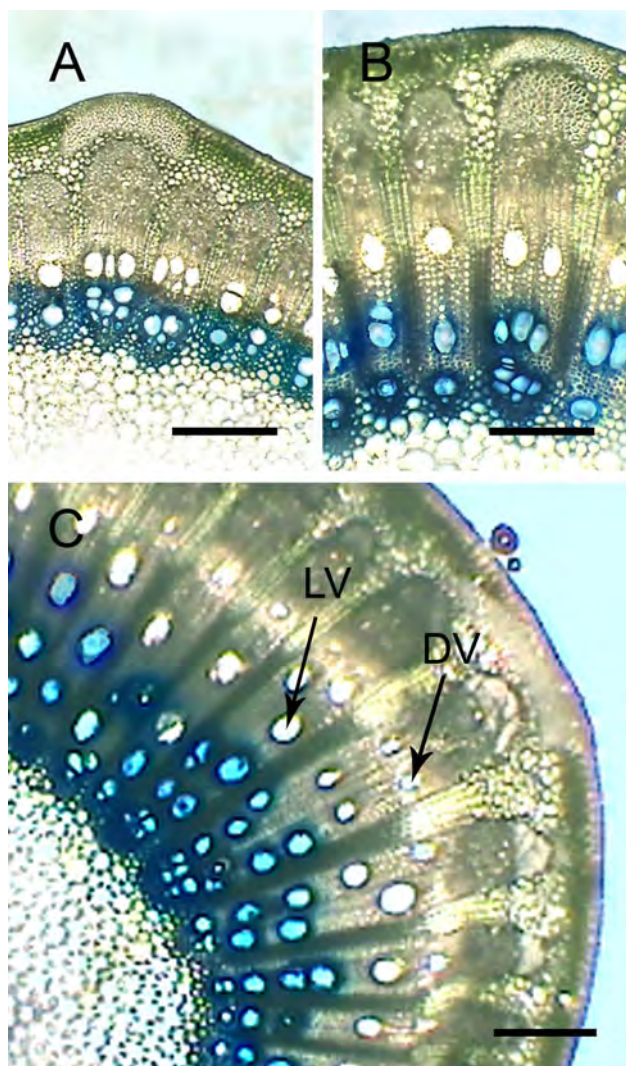


Fig. 1 Microphotographs showing the existence of immature living vessel elements (*unstained vessels*) within the developing bundles of grapevine stems. Since there were no visible differences between the two methods, all pictures are for dye-pressure method. **a** Transverse hand section through the centre of the internode 9, about 0.25 m from top. Only the primary xylem and the first layer of secondary vessels are stained. The second layer at the outermost region adjacent to the cambium is still alive. The section in **b** was obtained 0.2 m below the section in **a**, about 0.45 m from top. At this location, the second layer is fully mature and a third layer with living vessel elements appear at the outermost region. **c** Freehand cross section through the internode 17, about 0.63 m from the top, showing two layers of living vessels at the outermost region of secondary xylem: layer 5 of differentiating xylem vessels (DV) and layer 4 of living xylem vessels (LV). The first, second, and third layers are fully mature. Scale bars 400 μm

0.51 \pm 0.05, and 0.67 \pm 0.06 m from the stem apex, respectively. Maturation of these layers started at about 0.52 \pm 0.05, 0.68 \pm 0.06, and 0.81 \pm 0.09 m, respectively. A schematic diagram showing the pattern of vessel development and maturation is presented in Fig. 2. It is notable that the appearance of each new layer started before the maturation of the previous layer; for example,

the third layer appeared at a distance of about 0.34 m whereas the second layer matured at 0.35 m. This may explain why two layers of living vessels could be observed in some cases (Fig. 1c). In addition, the length of living portion of vessels ranged from 0.07 \pm 0.02 to 0.19 \pm 0.02 m and the longest occurred in the second layer of secondary vessels.

Capacity for lateral flow

The magnitude of lateral flow was evaluated in younger stem segments that had closed secondary network, i.e. the distal ends of all secondary vessels were closed by immature vessel elements while the basal ends were open. When the basal ends of stem segments were immersed in TBO, for simple passive infusion, stained vessels were observed only in the basal portion of segments. Little or no dye was observed beyond a distance of 0.15 m above the loading site (Fig. 3). Results were different when the dye was pulled through the primary xylem at the distal end. The stained vessels were observed in the secondary xylem at the different distances from the injection site. The percentages of stained vessels were more than 60% of the total number of open secondary vessels (Fig. 3). In each vascular bundle, the secondary xylem was stained not only in the inner part adjacent to the primary xylem but also in the middle and outer parts except the outermost vessels (living vessel elements) which did not stain. This suggested that the tension was transmitted from the primary to the secondary xylem and between secondary vessel elements. Although we could not determine how much intervessel contacts occurred along the courses of xylem vessels, the results implied that secondary vessels were hydraulically connected with each other and also with vessels in the primary xylem, and water could be drawn from secondary to primary vessels through lateral pathways.

Effect of increasing the transport distance

To elucidate the importance of lateral flow in water transport during xylem development, the variations in hydraulic conductance with increasing the distance of water transport were investigated on developing and mature stem segments. Overall, mature segments showed significantly higher values of hydraulic conductance than developing segments. For example, the 0.05-m-long segments of mature stems exhibited a mean hydraulic conductance of $17.5 \times 10^{-6} \text{ kg s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$, about 6.7 times greater than that of the developing stems ($2.6 \times 10^{-6} \text{ kg s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$). The effect of increasing the length of the transport pathway is expressed in Fig. 4 as the percentile decrease in hydraulic conductance relative to that measured in 0.05-m-long segments. Both developing and mature

Table 1 Distances of differentiation and maturation of the successive layers of secondary vessels, from the first layer near the pith to the fifth layer close to the epidermis

Vessel layer	Distance of differentiation (m)	Distance of maturation (m)	Length of living portion (m)
1st layer	0.08 ± 0.01	0.16 ± 0.03	0.07 ± 0.02
2nd layer	0.15 ± 0.03	0.35 ± 0.05	0.19 ± 0.02
3rd layer	0.34 ± 0.04	0.52 ± 0.05	0.17 ± 0.04
4th layer	0.51 ± 0.05	0.68 ± 0.06	0.17 ± 0.02
5th layer	0.67 ± 0.06	0.81 ± 0.09	0.14 ± 0.03

The length of living portion of vessels was determined as the distance from the site of differentiation to the point of maturation. Measurements were made on current-year shoots consisted of 21 internodes. Overall shoot length was 1.01 ± 0.12 m. Values are mean ± SD ($n = 6$)

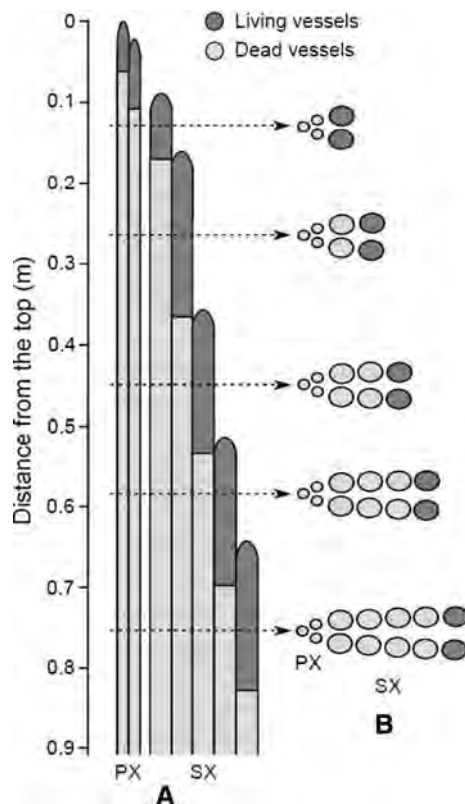


Fig. 2 **a** Diagrammatic longitudinal section showing the normal course of maturation and openness of vessel elements and the arrangement of immature living vessel elements along the developing vascular bundle in younger grapevine stem. Note that the distal end of each vessel is alive. **b** Diagrammatic cross-sections of the vascular bundle. Only the vessel elements are shown for the sake of simplicity. *PX* primary xylem, *SX* secondary xylem. The *horizontal axis* of this figure is not drawn to scale

segments showed a decrease in hydraulic conductance with increasing segment length, but this decrease was significantly lower in the developing segments than in the mature segments (Student *t* test, paired; $P < 0.05$). When the distance of water transport was increased from 0.05 to 0.3 m, the hydraulic conductance was decreased by 72% in the mature segments while in the developing segments the reduction was only 26% (Fig. 4).

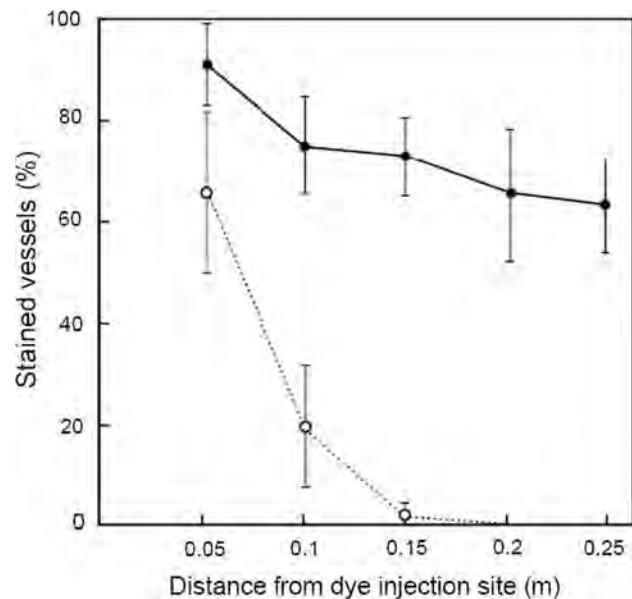


Fig. 3 Results of dye injection experiments for the capacity of lateral movement in the developing bundles. The *vertical axis* represents the mean percentage of stained secondary vessels at the different distances from the injection site. Dye was loaded into the proximal end of the stem segment and allowed to move passively (*open circles, dashed line*) or under tension created in the primary xylem (*closed circles, continuous line*). *Vertical bars* ±1 SD ($n = 10$ stem segments)

Effect of ion concentrations

The effect of ion concentrations on hydraulic conductance within the developing and mature stem segments are presented in Fig. 5. In the presence of ions in the perfusing solution, the hydraulic conductance increased significantly in the developing segments, while in the mature segments the increment was very weak and did not exceed 3%. When the xylem system was supplied with 20 mM KCl, enhancement of the hydraulic conductance was $10.5 \pm 3.1\%$ for developing segments versus $1.4 \pm 0.4\%$ for mature segments. In the presence of 50 mM KCl, the hydraulic conductance increased by $12.9 \pm 2.6\%$ in the developing segments while in the mature segments only increased by $2.3 \pm 0.8\%$. In addition, it must be noted that

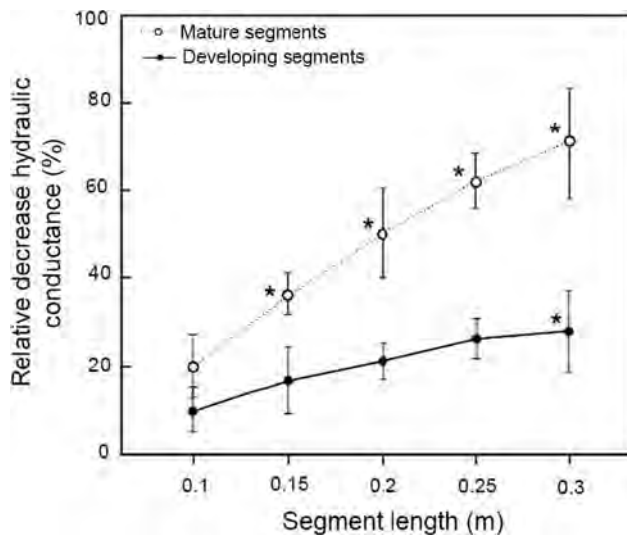


Fig. 4 Changes in hydraulic conductance of developing and mature stem segments in response to the changes in segment length. Data are presented as the percentile decrease in hydraulic conductance relative to that measured in 0.05-m-long segments. *Significant difference from 0.1 m by the Bonferroni multiple-comparisons test at $P < 0.05$. Vertical bars ± 1 SD ($n = 10$)

for both developing and mature segments, there was not a significant difference in the flow enhancement between 20 mM and 50 mM KCl (Student t test, unpaired; $P < 0.05$).

Discussion

By using the apoplastic dye, Toluidine blue O (TBO), it was possible to distinguish between dead and living vessel elements. TBO stained the cell wall of all dead vessels, because it easily moved within and between dead vessels. Instead, TBO was completely stopped by living elements; when vessel elements were alive and their plasma membranes were intact and functionally active, TBO could not penetrate through these elements. This confirms previous observations on the movement of TBO through xylem networks (Chatelet et al. 2006; Shane et al. 2000; Zanne et al. 2006). However, in this study, dye movement method appeared to be reliable and rapid way not only to identify lateral pathways between vessels, but also to detect living vessel elements in developing xylem networks, at least in grapevine stems.

This study clearly showed the presence and extent of immature, living vessel elements and their influences on the patterns of water flow within the developing xylem of the growing stems. Secondary vessels of grapevine stems were observed to develop with a slow and regular progress. Immature vessel elements were continuously present in the developing vascular bundles, throughout the growing

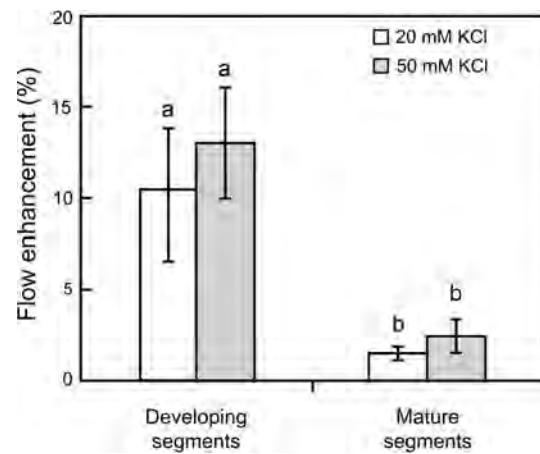


Fig. 5 Enhancement of xylem hydraulic conductance in developing and mature stem segments due to the addition of 20 and 50 mM KCl. Values are mean \pm SD; $n = 10$; different letters indicate significant differences between treatments; Student t test, $P < 0.05$

period. The distal portion of each secondary vessel was always alive. This closed, living portion could extend to a significant length (Table 1), signifying that the maturation and openness of vessel elements occurred at considerable distances from the cambium, and consequently, the cambial cells were largely separated from the dead vessels. This isolation from the open secondary xylem might serve to protect the cambial tissues from mobile pathogens and their toxins in the xylem stream (McCulley 1995). However, due to their anatomical arrangement, immature vessel elements could form a significant barrier to apoplastic water movement at the peripheral and terminal ends of the developing secondary xylem (Fig. 6).

The hydraulic architecture of the developing vascular network and the presence of living vessel elements and their locations relative to the water pathway (Fig. 6) suggested that the axial movement of water within the developing bundles was strongly restricted. It was evident that water flow in the newly matured vessels would be completely blocked when encountering immature vessel elements at their distal ends. To bypass these closed elements, water must move laterally to the adjacent inner vessels, where it can spread axially in the vessel lumen before being stopped again by the distal, living portion (Fig. 6). But this requires that mature vessels connect with each other. Indeed, grapevine vessels commonly occur in radial clusters or chains of two to three vessels, where intervessel pits present as bordered pit pairs in a scalariform arrangement and are numerous and much larger than other types of pits in the xylem network (Sun et al. 2006). These clusters provide multiple pathways for water movement around closed vessels (Tyree et al. 1994; Stevenson et al. 2004). This was further supported by the results of the capacity of lateral movement. The results

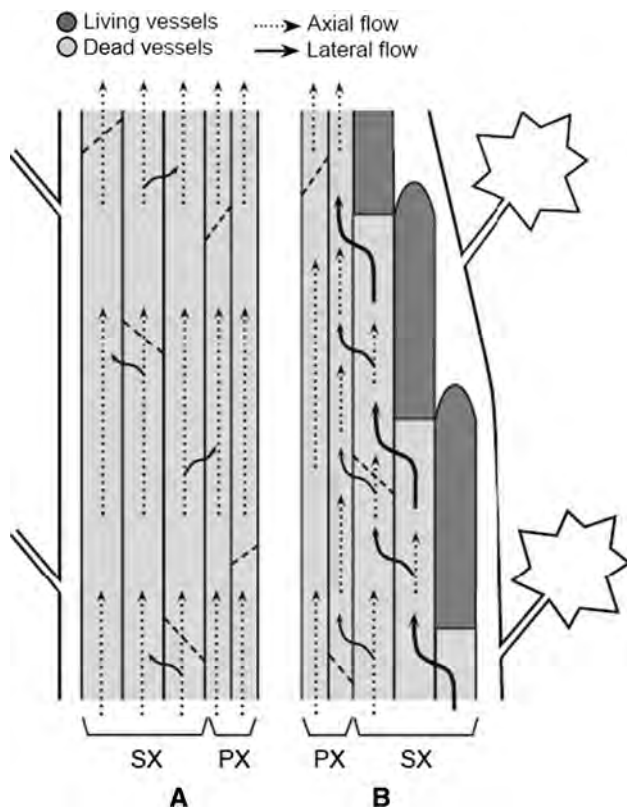


Fig. 6 Schematic presentation of the hydraulic architecture and the patterns of water flow in the mature (**a**) and developing (**b**) vascular bundles. Water flow within the mature bundle is mostly in the axial direction and only very small amounts of water flow laterally between conduits. By contrast, large amounts of water in the developing bundle must be transported in the lateral direction because of the presence of living vessel elements. For further explanation, see text. *PX* primary xylem, *SX* secondary xylem. This figure is not drawn to scale

showed that water in the developing bundles moved easily between vessels, meaning that vessel-to-vessel pathways were distributed between different layers of secondary vessels and between primary and secondary xylem.

The relative decrease in hydraulic conductance in response to increasing distance of water transport was considerably lower in the developing segments compared to mature segments. This could be attributed to the effect of lateral flow. As mentioned above, the majority of secondary vessels in the younger stem segments were closed at their distal ends by living vessel elements. So the pathway of axial flow within these vessels was blocked. It is clear that the contribution of such vessels to the total hydraulic conductance should be only through lateral pathways (Fig. 6). This contribution should be increased with increasing the distance of water transport, since longer pathways provide more intervessel connections (Taneda and Tateno 2007). In addition, the number of secondary vessels in the developing segments increased with increasing segment length. Increasing both the connections

between conduits and the number of secondary vessels would enhance conductance and thus compensating for losses in conductive capacity due to the effect of increasing distance. In contrast, almost all secondary vessels in the mature segments were open for the axial movement, and their number was approximately constant along the length of the segment. In this case, increasing length would only increase the resistance to water flow.

The significant contribution of lateral flow for water conduction within the developing vessel networks may explain why the enhancement effect of ions on hydraulic conductance was higher in developing bundles as compared to mature ones. The presence of ions in the xylem fluid facilitate lateral transport between adjacent xylem vessels by changing the hydration status of pectin hydrogels located in bordered pit membranes (Van Ieperen et al. 2000; Zwieniecki et al. 2001a). These authors stated that ions cause shrinkage and swelling of pectin hydrogels, thereby increasing the porosity of the pit membranes and thus decreasing their resistance to water flow. However, since the principal pathway of lateral flow between adjacent vessels is through bordered pit pairs, increasing ion concentrations should substantially increase the conductance of the lateral pathway more than that of the axial pathway and consequently should increase conductance more in the bundles with a higher contribution from lateral pathway to overall flow than those with a lower contribution from lateral pathway.

It is possible that the significant lateral flow seen in the young stems may be due to the dominance of shorter vessels within their developing xylem bundles. Shorter vessels exhibit high resistance to axial flow because water would have to pass through more end walls (Comstock and Sperry 2000; Zwieniecki et al. 2001b). Increased axial resistance favours lateral flow between adjacent vessels (Ellmore et al. 2006). However, we exclude this possibility because vessels of grapevine are among the longest and widest vessels found in plants (Zimmermann and Jeje 1981; Salleo et al. 1985; Ewers et al. 1990). Although it has been reported that end wall resistivity averaged more than 50% of the stem axial resistance in grapevine (Sperry et al. 2005; Wheeler et al. 2005; Hacke et al. 2006), this does not mean that end wall resistivity is sufficiently high to promote significant amounts of lateral flow, as observed in our developing stems. It seems very logical that the total axial resistance due to end wall and lumen resistivities is negligibly small compared to axial resistance due to closed living elements. Thus, it may be suggested that the degree of xylem development and the presence of living vessel elements might be the dominant factors affecting patterns of lateral flow in developing stems. It is already known that lateral flow is affected by several factors including size and density of intervessel pits, vessel width and length, and

pressure gradients (Orians et al. 2004). In addition to these factors, the developmental state of xylem is another important factor that deserves further attention.

In conclusion, it is apparent from this and other studies that living vessel elements have a significant influence on water transport and distribution. We suggest that living vessel elements are a very important factor that cannot be neglected, and the water transport across developing bundles, in respect to these elements, appears to be more complex than that of mature bundles. To model water and nutrients exchanges in the developing xylem, it is not sufficient to consider dead conduits only; immature living conduits are a significant part of the developing xylem pathway and must be included in the study of water transport within developing plant organs. In addition, the insights provided by this study further emphasize the importance of lateral flow in plants. In addition to its roles in supplying water, maintaining the functional water transport system, and controlling water and particle movement, lateral flow has important roles in water transport efficiency and reliability during shoot growth and development.

Acknowledgments We thank Abdelaziz Labidi and Belgacem Hadid for their support and assistance. Special thanks are extended to Drs. Hocine Bensaha, Mohamed Amine Benhadia, Mohamed Hocine Benaissa, Nouredine Slimani and the anonymous referees for helpful comments on earlier versions of this manuscript. We are also grateful to Sofiane Amira, Ali Lahcini, Abdessalem Bougafra and Saci Djouwahi for their technical support.

References

- Bull TA, Gayler KR, Glasziou KT (1972) Lateral movement of water and sugar across xylem in sugarcane stalks. *Plant Physiol* 49:1007–1011
- Burggraaf PD (1972) Some observations on the course of the vessels in the wood of *Fraxinus excelsior* L. *Acta Bot Neer* 21:32–47
- Chatelet DS, Matthews MA, Rost TL (2006) Xylem structure and connectivity in grapevine (*Vitis vinifera*) shoots provides a passive mechanism for the spread of bacteria in grape plants. *Ann Bot* 98:483–494
- Chaves T, Regalado AP, Chen M, Ricardo CP, Showalter AM (2002) Programmed cell death induced by (β -D-galactosyl) $_3$ Yariv reagent in *Nicotiana tabacum* BY-2 suspension-cultured cells. *Physiol Plant* 116:548–553
- Comstock JP, Sperry JS (2000) Theoretical considerations for optimal conduit length for water transport in vascular plants. *New Phytol* 148:195–218
- Cronshaw J, Bouck GB (1965) The fine structure of differentiating xylem elements. *J Cell Biol* 24:415–431
- Ellmore GS, Zanne AE, Orians CM (2006) Comparative sectoriality in temperate hardwoods: hydraulics and xylem anatomy. *Bot J Linn Soc* 150:61–71
- Ewers FW, Fisher JB, Chiu ST (1990) A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. *Oecologia* 84:544–552
- Frensch J, Steudle E (1989) Axial and radial hydraulic resistance to roots of maize (*Zea mays* L.). *Plant Physiol* 91:719–726
- Fujii T, Lee SJ, Kuroda N, Suzuki Y (2001) Conductive function of intervessel pits through a growth ring boundary of *Machilus thunbergii*. *IAWA J* 22:1–14
- Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L (2006) Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiol* 26:619–701
- Kitin P, Sano Y, Funada R (2001) Analysis of cambium and differentiating vessel elements in *kalopanax pictus* using resin cast replicas. *IAWA J* 22:15–28
- Kitin PB, Fujii T, Abe H, Funada R (2004) Anatomy of the vessel network within and between tree rings of *Fraxinus lanuginosa* (Oleaceae). *Am J Bot* 91:779–788
- Kitin P, Fujii T, Abe H, Takata K (2009) Anatomical features that facilitate radial flow across growth rings and from xylem to cambium in *Cryptomeria japonica*. *Ann Bot* 103:1145–1157
- Marshall C (1996) Sectoriality and physiological organization in herbaceous plants: an overview. *Vegetation* 127:9–16
- McCulley M (1995) How do real roots work? *Plant Physiol* 109:1–6
- Meuser J, Frensch J (1998) Hydraulic properties of living late metaxylem and interactions between transpiration and xylem pressure in maize. *J Exp Bot* 49:69–77
- Milburn JA (1996) Sap ascent in vascular plants: challengers to the Cohesion theory ignore the significance of immature xylem and the recycling of Munch water. *Ann Bot* 78:399–407
- Orians CM, Jones CG (2001) Plants as resource mosaics: a functional model for predicting patterns of within-plant resource heterogeneity to consumers based on vascular architecture and local environmental variability. *Oikos* 94:493–504
- Orians CM, van Vuuren MM, Harris NL, Babst BA, Ellmore GS (2004) Differential sectoriality in long distance transport in temperate tree species, evidence from dye flow, 15 N transport, and vessel element pitting. *Trees* 18:501–509
- Orians CM, Smith SDP, Sack L (2005) How are leaves plumbed inside a branch? Differences in leaf-to-leaf hydraulic sectoriality among six temperate tree species. *J Exp Bot* 56:2267–2273
- Salleo S, LoGullo MA, Oliveri F (1985) Hydraulic parameters measured in 1-year-old twigs of some Mediterranean species with diffuse-porous wood. *J Exp Bot* 36:1–11
- Schubert A, Lovisolo C, Peterlunger E (1999) Shoot orientation effects vessel size, shoot hydraulic conductivity and shoot growth rate in *Vitis vinifera* L. *Plant Cell Environ* 22:197–204
- Shane MW, McCully ME, Canny MJ (2000) Architecture of branch root junctions in maize: structure of the connecting xylem and the porosity of pit membranes. *Ann Bot* 85:613–624
- Sperry JS, Hacke UG, Wheeler JK (2005) Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits. *Plant Cell Environ* 28:456–465
- St Aubin G, Canny MJ, McCully ME (1986) Living vessel elements in the late metaxylem of sheathed maize roots. *Ann Bot* 58:577–588
- Stevenson JF, Matthews MA, Greve LC, Labavitch JM, Rost TL (2004) Grapevine susceptibility to Pierce's disease. I. Relevance of hydraulic architecture. *Am J Enol Vitic* 55:228–237
- Sun Q, Rost TL, Matthews MA (2006) Pruning-induced tylose development stem of current-year shoots of *Vitis vinifera* (Vitaceae). *Am J Bot* 93:1567–1576
- Taneda H, Tatenno M (2007) Effects of transverse movement of water in xylem on patterns of water transport within current-year shoots of kudzu vine, *Pueraria lobata*. *Funct Ecol* 21:226–234
- Thorne ET, Young BM, Young GM, Stevenson JF, Labavitch JM, Matthews MA (2006) The structure of xylem vessels in grapevine and a possible passive mechanism for the systemic spread of bacterial disease. *Am J Bot* 93:497–504
- Tyree MT, Ewers FW (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol* 119:345–360

- Tyree MT, Davis SD, Cochard H (1994) Biophysical perspective of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA J* 15:335–360
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002) Xylem structure and the ascent of sap, 2nd edn. Springer, Berlin
- Van Ieperen W, Van Meeteren U, Van Gelder H (2000) Fluid ionic composition influences hydraulic conductance of xylem conduits. *J Exp Bot* 51:769–776
- Vuorisalo T, Hutchings MJ (1996) On plant sectoriality, or how to combine the benefits of autonomy and integration. *Vegetation* 127:3–8
- Wheeler JK, Sperry JS, Hacke UG, Hoang N (2005) Intervessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselled plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant Cell Environ* 28:800–812
- Zanne AE, Sweeney K, Sharma M, Orians CM (2006) Patterns and consequences of differential vascular sectoriality in 18 temperate trees and shrub species. *Funct Ecol* 20:200–206
- Zimmermann MH, Jeje AA (1981) Vessel-length distribution in stems of some American woody plants. *Can J Bot* 59:1882–1892
- Zwieniecki MA, Melcher PJ, Holbrook NM (2001a) Hydrogel control of xylem hydraulic resistance in plants. *Science* 29:1059–1062
- Zwieniecki MA, Melcher PJ, Holbrook NM (2001b) Hydraulic properties of individual xylem vessels of *Fraxinus americana*. *J Exp Bot* 52:1–8
- Zwieniecki MA, Orians CM, Melcher PJ, Holbrook NM (2003) Ionic control of the lateral exchange of water between vascular bundles in tomato. *Ann Bot* 54:1399–1405