



كلية العلوم

القسم : علم الحياة

السنة : الثالثة

المادة : تنامي نباتي

المحاضرة : الرابعة / نظري /

{{ مكتبة A to Z }}

مكتبة A to Z : Facebook Group

كلية العلوم ، كلية الصيدلة ، الهندسة التقنية

يمكنكم طلب المحاضرات برسالة نصية (SMS) أو عبر (What's app-Telegram) على الرقم 0931497960



Méristèmes

المرستيم

ينشأ التنامي غير المحدود للنبات ، كما أشرنا في المقدمة ، عن نشاط نسيج متخصصة ، تدعى بالمرستيم أو النسيج الجنينية المنشئة . ويتكوّن المرستيم من مجموعة صغيرة جداً من الخلايا ، التي تتصف بالفتوة والنشاط والتقسم الذاتي . إنه مركز منتج للخلايا ، ومنشئ للنسيج ، ومكوّن للأعضاء .

أولاً - منشأ وموضع المرستيم :

نمّيز عادة بين غمطين من المرستيم ، مختلفين من حيث المنشأ ودورهما في تشييد النباتات الوعائية .

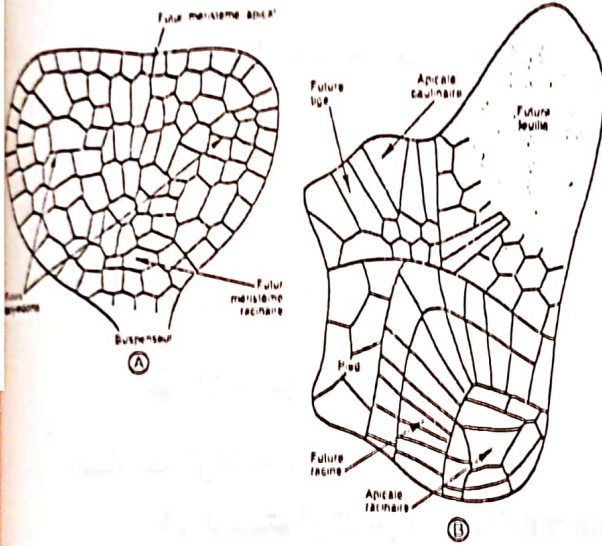
١. المرستيم الابتدائي Méristèmes primaires :

يظهر المرستيم الابتدائي في مرحلة مبكرة جداً من تنامي الجنين (بين عدة ساعات - عدة أيام) (الشكل ٣٢) . ولكن التعضي النهائي لا يتم إلا خلال المراحل الأولى من النمو الذي يلي الإنتاش مباشرة ، فيبدو ، عندئذ ، على شكل مجموعات صغيرة من الخلايا الجنينية . ونستطيع أن نمّيز في نبات من مغلفات البذور مثلاً (الشكل ٣٣) :

- المرستيم القمي Méristèmes apicaux : ويكون متموضعاً إما في نهايات الأغصان ، فيدعى بالمرستيم القمي الساق ، أو في نهايات الجذور ، فيعرف بالمرستيم القمي الجذري . ويؤمن المرستيم القمي النمو الطولي لهذه الأعضاء ، وتكوين نسجها المختلفة ، ويشكل المرستيم الساق إضافة إلى ذلك الأعضاء المتخصصة كالأوراق والبراعم والأزهار . ولذلك يدعى مرستيم الساق بالمرستيم المولد للنسج والأعضاء ، بينما يدعى مرستيم الجذر بالمرستيم المولد للنسج فقط .

- طليعة الكامبيوم Procambium : وتنشأ عن المرستيم القمي الساق أو الجذري ، وتشكل النسيج الناقلة الابتدائية ، وكذلك الكامبيوم عند اللزوم . وتدعى النسيج المتكوّنة من نشاط المرستيم الابتدائي بالنسج الابتدائية ، وعندما

لا يشتمل العضو إلا على نسج ابتدائية فقط ، فإن بنيته ابتدائية أيضاً .



(الشكل ٣٢) - تموضع المناطق المرستيمية المقبلة في

جنين فتي

A - مقطع طولي محوري في جنين مازال في المرحلة

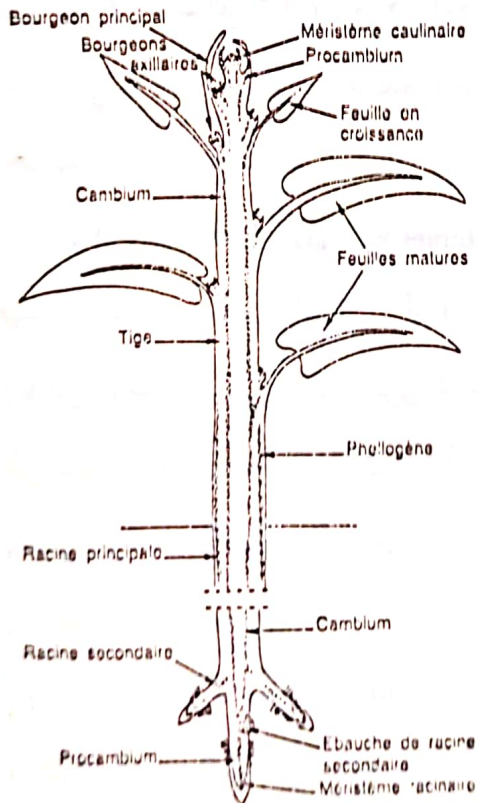
قلبية الشكل ويمكن تميز المرستيم المقبل لكل من

الساق والجذر .

B - مقطع طولي في جنين عمره ٤٨ ساعة ويمكن

العرف على كل من الساق والجذر المقبلين ومرستيم

كل منهما .



(الشكل ٣٣) - تموضع الأنسجة المختلفة للمرستيم

في ثنائيات الفلقة : المرستيم الابتدائي (الجذري

والساقى وطلعة الكامبيوم) والمرستيم الثانوي

(الوعائي والفليبي في كل من الجذر والساق) .

٢. المرستيم الثانوي Méristèmes secondaires :

يظهر المرستيم الثانوي في مرحلة متأخرة أو (ثانوية) ، بعد أن يكون التنامي الإعاشي قد قطع شوطاً بعيداً . وينشأ إما من المرستيم الابتدائي ذاته (من طليعة الكامبيوم) أو من التمايز التراجعي Dédifférenciation للخلايا البرانشيمية الواقعة بين الحزم . ويكون موضعه جانبياً سواء في الساق أم في الجذر ، حيث يظهر على شكل حلقة مضاعفة (الشكل ٣٣) :

- الحلقة الداخلية أو الكامبيوم الوعائي - اللحاء الذي يشكل النسيج الناقلة الثانوية .
- الحلقة الخارجية أو الكامبيوم الفليني Phellogène الذي يعطي الفلين والبرنشيم القشري الثانوي .

ويدعى المرستيم الثانوي بالمرستيم المولد للنسج فقط ، لأنه لا ينتج عن نشاطه إلا النسيج الثانوية الواقعة منها والناقلة . كما لا يوجد هذا النمط من المرستيم إلا في عاريات البذور وثنائيات الفلقة فقط من مغلفات البذور ، وفي بعض الحالات النادرة جداً من أحاديات الفلقة والتريديات الحالية . وقد يظهر ، في بعض أحاديات الفلقة ، ما يعرف بمرستيم التوسع الثانوي Méristème d'élargissement secondaire ، بدلاً من المرستيم الثانوي العادي .

ونظراً للأهمية البالغة للمرستيم ودوره في تشييد النبات وتكوين نسجه وأعضائه سنحاول دراسته بشيء من التعمق .

ثانياً - بنية المرستيم ووظيفته :

١. المرستيم الابتدائي الجذري Méristème primaire racinaire :

أ - البنية :

تظهر خلال المرستيم الابتدائي الجذري ، على المقطع الطولي ، متوضعة في صفوف منتظمة ومتجهة نحو القمة (الشكل ٣٤) . وهذا ما يدفع إلى البحث في نهاية هذه الصفوف عن الخلايا الأصلية Cellules initiales التي ينشأ عن نشاطها التقسمي النسيج الابتدائية المختلفة ، وتبين ، في النباتات الوعائية ، وجود مجموعة أو عدة مجموعات من

الخلايا الأصلية في قمم جذورها ، يكون عددها متغيراً تبعاً للمجموعات النباتية المختلفة :
- ففي التريديات ، توجد خلية أصلية وحيدة ، تكون ضخمة الحجم ، هرمية الشكل
قمية التوضع . وتنقسم حسب وجوها الأربعة لتعطي النسيج الابتدائية كلها لكل من
الجذر والقلنسوة (الشكل ٣٥) .

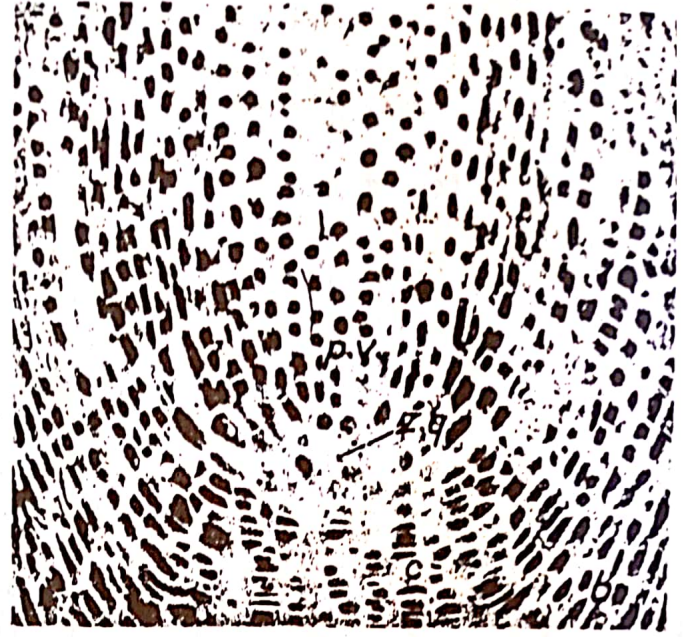
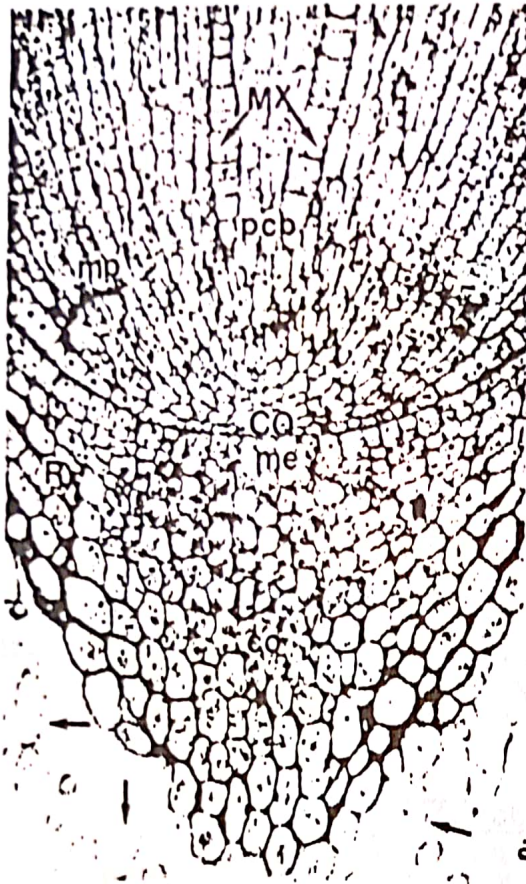
- أما في عاريات البذور ، فتحتوي قمة الجذر على طبقتين من الخلايا الأصلية ،
متوضعتين فوق بعضهما . تعطى العلوية منهما الإسطوانة المركزية ، بينما تعطى السفلية
القلنسوة وطبقة الأوبار الماصة والقشرة .

- ويوجد في مغلفات البذور ثلاث طبقات من الخلايا الأصلية المولدة للنسيج : تعطى
الطبقة السفلية القلنسوة ، أما المتوسطة فتعطي الأوبار الماصة والقشرة ، في حين تعطى
الطبقة العلوية الإسطوانة المركزية (الشكل ٣٥) . والفرق الوحيد ، بين أحادييات الفلقة
وثنائياتها ، هو أن الطبقة السفلية في الثنائيات تعطى طبقة الأوبار الماصة إضافة إلى
القلنسوة .

إلا أن الدراسات الحديثة لمستيم الجذر (التي تقوم على الطريقة الإحصائية في توزيع
الانقسامات الخلوية ، وعلى استخدام التميددين الموسوم *Thymidine tritlée*) أظهرت أن
الخلايا الأصلية ، حسب التفسير القديم ، لا تنقسم إلا ببطء شديد ، بينما يكون تقسم
الخلايا المحيطة بها شديداً ، ولذلك فإن الخلايا الأصلية تشكل منطقة مرستيمية خاملة ،
أطلق عليها Clowes (1960) اسم المركز الهاجع *Centre quiescent* (الشكل ٣٥) .

إن هذا المفهوم الحديث لبنية قمة الجذر لا ينطبق على مغلفات البذور فحسب وإنما
على التريديات أيضاً . فقد تبين أن الخلية الأصلية الوحيدة لا تنقسم إلا ببطء شديد بينما
تنقسم الخلايا المحيطة بها بشدة .

والجدير بالملاحظة ، أن المراجع التي تعالج مرستيم الجذر كلها تقريباً ما تزال تصفه
كمرستيم قمي . وهذا ، في الحقيقة ، غير صحيح ، لأنه مرستيم يميني
Méristème Intercalalre ، فهو يشكل القلنسوة من جهة التي تتوسف وتسلخ بانتظام ،
وحجم الجذر من الجهة الأخرى .



(الشكل ٣٤) - مقطعان طوليان محوريان في قمة الجذر ، تظهر الخلايا فيهما متوضعة في صفوف منتظمة ومتجهة نحو القمة .

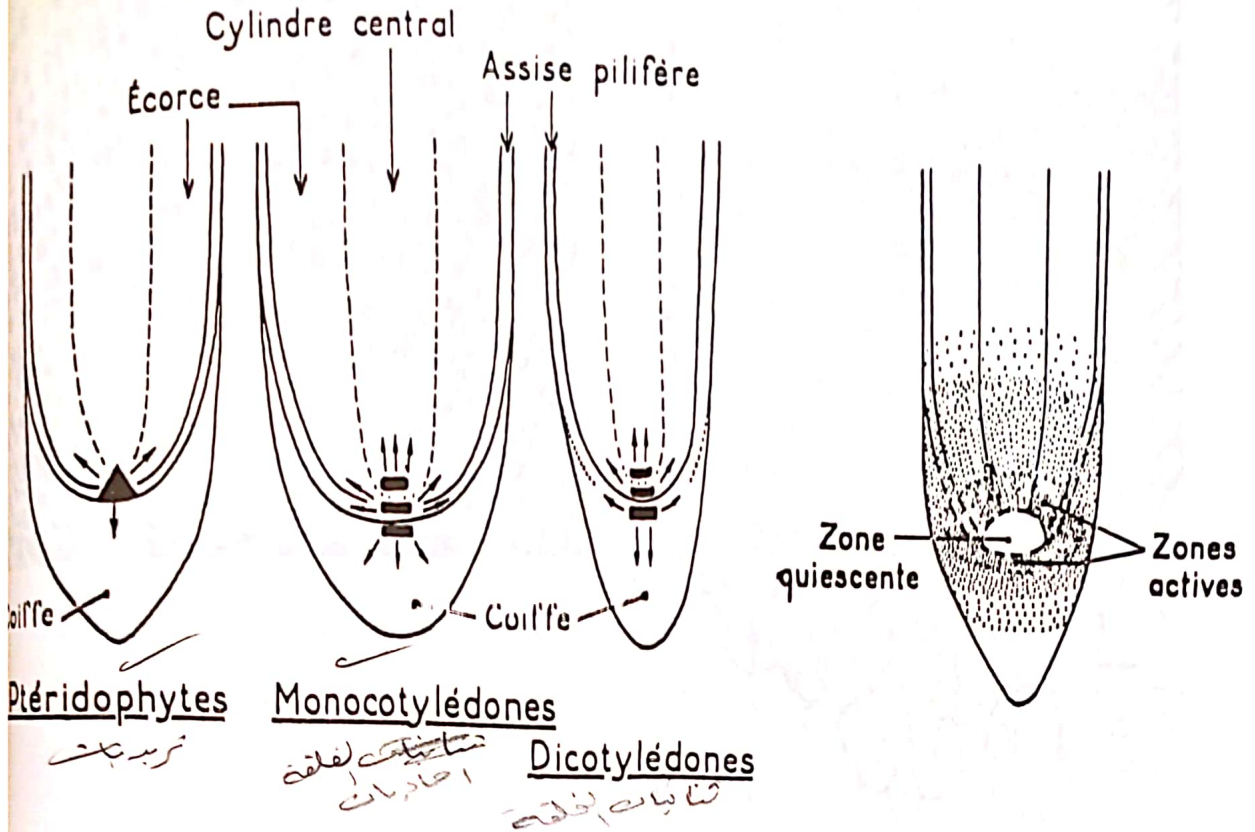
a - في قمة جذر الدرة الصفراء

b - في قمة جذر الصنوبر ، ويظهر فيه المركز الهاجع .

(co : القلنسوة ، CQ : المركز الهاجع ، me : مرستيم الترميم والصيانة للقلنسوة ، mp : المرستيم المتاخم للقامة ، MX : الأوعية المقلبة ، pcb : طليعة الكامبيوم . والسهم يشير إلى الخلايا الآخذة في التوسع والإسلاخ) .

لاحظ الفصل القلنسوة عن جسم الجذر . ولذلك يدعى الجذر بالنمط المفلق .
سيزم المرستيم الجذري نمطاً

وتمتد القلنسوة في كل من عاريات البذور وثنائيات الفلقة (كنبات الفول مثلاً) على طول البشرة الجذرية Rhizoderme (الشكل ٣٦) . حيث تبقى خلايا القلنسوة على اتصال مع خلايا الجذر ، ويدعى هذا النوع من المرستيم الجذري بالنمط المفتوح . بينما تكون القلنسوة ، في أحاديات الفلقة (كالذرة الصفراء مثلاً) ومعظم نباتات الفصيلة النجيلية)

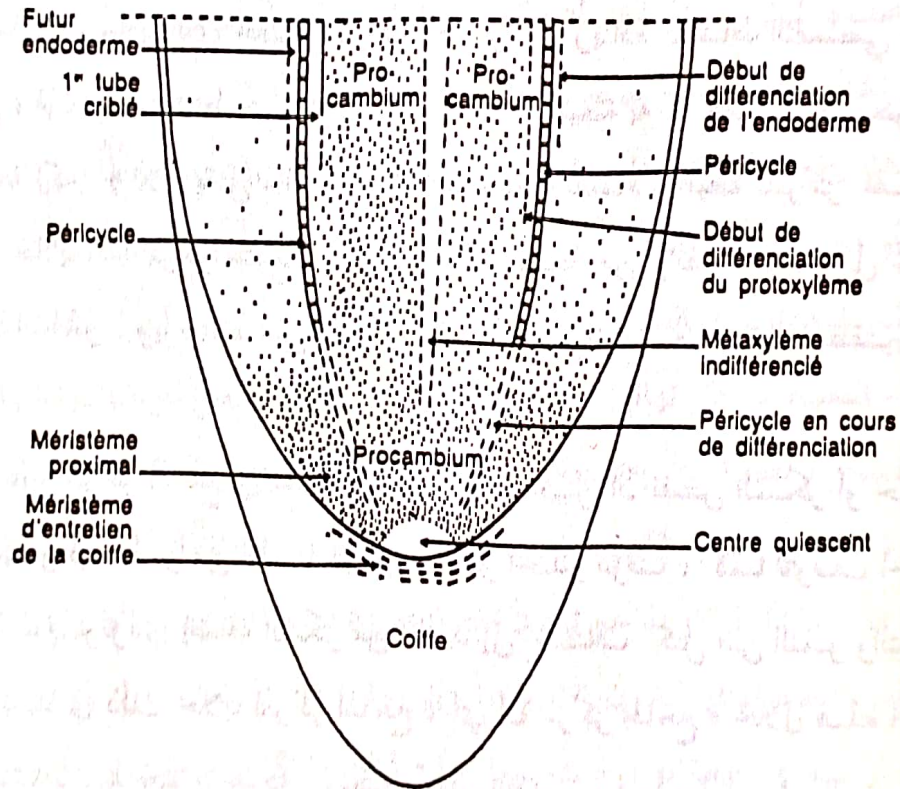
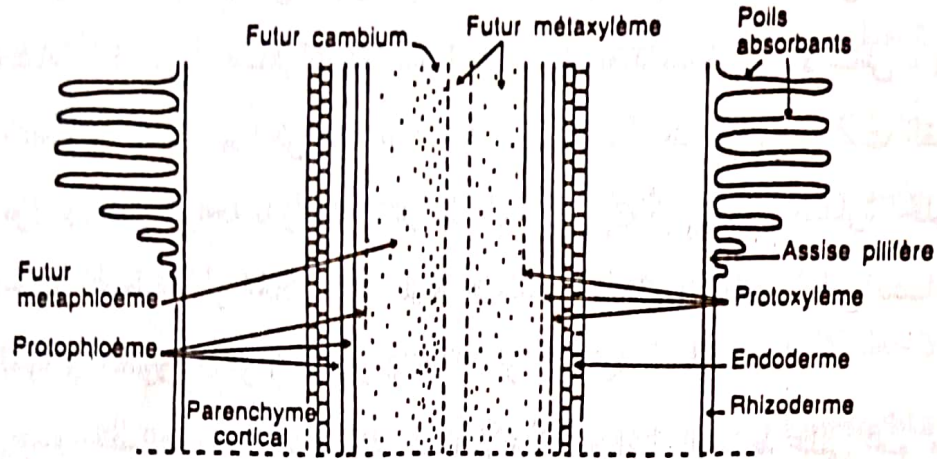


(الشكل ٣٥) - بنية قمة الجذر (الخلايا الأصلية ونشاطها) في المجموعات النباتية المختلفة وذلك حسب الفرضيات القديم منها والحديث . لاحظ في الشكل الأخير على اليمين أن المنطقة الهاجعة حسب المفهوم الحديث إنما تقابل الخلايا الأصلية للمفهوم القديم

مستقلة عن جسم الجذر تماماً ، حيث يوجد انفصال واضح بين الخلايا المولدة للقلنسوة والخلايا التي تشكل الجذر (الشكل ٣٤ ، a) . وهذا مايسمح بنزع القلنسوة بسهولة أثناء الدراسة التجريبية التي تهدف إلى تحديد دور القلنسوة من جهة ، وإجراء دراسة مباشرة على المرستيم الواقع تحتها من جهة أخرى . وهذا مايعرف بالنمط المغلق للجذر .

ب - الوظيفة Fonctionnement :

إن السؤال المهم الذي يطرح نفسه ، لدى دراسة وظائف المرستيم الجذري ، هو التالي : ماذا يمثل المركز الهاجع ؟ وماهي الغاية من وجوده ؟ ومادوره في تشكل الجذر ؟ . فالمرکز الهاجع ، كما شاهدنا ، هو منطقة من المرستيم التي تتصف بخلاياها ، بالمقارنة مع الخلايا المحيطة به ، بكبر الفجوات وستوبلازما قليلة اللزوجة ، والجسيمات الريبية قليلة



(الشكل ٣٦) - رسم تخطيطي يمثل تعضي قمة الجذر في ثنائيات الفلقة . لاحظ امتداد القلنسوة على طول البشرة الجذرية . ولذلك يدعى الجذر بالنمط المفتوح .

العدد ، وثخانة الغلف ، ونشاط تقسيمي بطيء جداً ، أي أنها متوقفة في الطور G_1 من الدارة الخلوية . بينما تكون الخلايا المحيطة عكس ذلك تماماً . ولذلك أطلق Clowes على

تلك الخلايا نشيطة الانقسام اسم الخلايا الأصلية التي تولد القلنسوة وحسم الجذر .

ويكون المرستيم ، في المراحل الأولى من تشكل الجذر ، أي بعد الانتاش ، متجانساً من حيث النشاط التقسيمي . فالمركز الهاجع لا يظهر إلا بعد فترة من الانتاش ، يكون المرستيم قد أنتج فيها عدداً كبيراً من الخلايا البنات ، حيث تبدأ الخلايا الواقعة تحت القلنسوة مباشرة الدخول في طور الراحة تدريجياً ، فتتوقف في الطور G_1 أو G_0 من الدارة الخلوية . بينما تبقى الخلايا المحيطية (أو الخلايا الأصلية حسب Clowes) محافظة على نشاطها ، ويكون معظمها في الطور G_2 أو في الطور S من الدارة الخلوية .

وتجعل هذه الخصائص خلايا المركز الهاجع تتأثر بعوامل الوسط على نحو مغاير للخلايا المحيطية . فبينما يؤدي خفض درجة الحرارة إلى زيادة النشاط التقسيمي لخلايا المركز الهاجع ، فإن هذا النشاط يتناقص كثيراً في الخلايا المحيطة به . كما أن تعريض قمة الجذر إلى أشعة اكس (X) يقتل معظم الخلايا النشيطة الانقسام والمحيطة بالمركز الهاجع ، في حين تبقى خلايا هذا المركز سليمة وتتدخل في طور نشيط من الانقسام يؤدي إلى تجديد قمة أخرى لهذا الجذر . ويوجد ، على ما يبدو ، نوع من التوازن بين هاتين المنطقتين من المرستيم .

أما عن دور المركز الهاجع في تشكل الجذر ، فقد تبين أن نقص السكر أو حرمان الوسط الذي ينمو فيه الجذر من هذه المادة يوقف نمو الجذر مؤقتاً ، كما تتوقف الخلايا كلها عن الانقسام . وتؤدي إضافة السكر من جديد إلى استئناف كل من النمو والتقسم النشط للخلايا بما في ذلك خلايا المركز الهاجع ، أي أن المركز الهاجع ، خلال هذه الفترة من استعادة النشاط ، لم يعد موجوداً . ولكنه يأخذ بالظهور ، فيما بعد ، بشكل تدريجي وعلى نحو مشابه لظهوره أثناء الانتاش العادي (Webster et al. 73) . فالمركز الهاجع ، على ما يبدو ، يساهم خلال هذه الفترة في تشكل الجذر . فقد تبين أن هذا المركز يقدم ، أثناء النمو الطبيعي والمنتظم للجذر ، وفي فواصل زمنية منتظمة ، خلايا جديدة تحمل مكان الخلايا الأصلية التي تمأزت أو الأخذت في التمايز . وتكون هذه الحادثة ، على ما يبدو ، مرتبطة بالظاهرة المهمة التالية والتي أشار إليها Ericson et Sax (1956) : ينبغي على الخلية الأصلية للجذر ، أن تقطع ست دورات إنقسامية ، قبل أن تتوقف عن الانقسام .

وهذا ما يؤدي في النهاية إلى توقف الانقسام وبالتالي توقف نمو الجذر . إلا أنّ وجود المركز الهاجع يحافظ على استمرار النمو (نمواً غير محدود) . وما أنّ يختفي المركز الهاجع حتى يتوقف نمو الجذر . فخلايا المركز الهاجع إذاً ، تنقسم ببطء وفي فواصل زمنية منتظمة لتعطي خلايا بنات جديدة التي تأخذ بالتقسم النشط ستة إنقسامات متتالية ثم تتوقف ، فتعود خلايا المركز الهاجع إلى الانقسام من جديد ، وهكذا

لاحظ كل من Naylor و Steeves و Raju (1964) وجود نمطين من الجذور في نبات *Euphorbia esula* وهما : جذر رئيسي شاقولي طويل وغير محدود النمو . وآخر أفقي قصير ومحدود النمو . وتبين لهم أن هذا الاختلاف يعود إلى عدم وجود المركز الهاجع في مرستيم الجذر القصير ، ووجوده في مرستيم الجذر الطويل .

وهنا يطرح السؤال التالي نفسه : كيف يبقى المركز الهاجع محافظاً على هذه الحالة من الراحة أو الخمول ؟

سألت صديقي لفكره عدم نشاطه المتساوي .

فقد شاهدنا ، إنّ النشاط الضعيف لهذه الخلايا ، لا يعني أنها فقدت القدرة على الانقسام النشط بشكل نهائي . فبعض الشروط (مثل خفض درجات الحرارة والنقص الآني للسكر واشعة اكس) تستطيع تحريض هذه الخلايا على الانقسام . فإذا ماتعرضت القلنسوة أو حتى الخلايا الأصلية ذاتها إلى أي نوع من الأذى الذي يؤدي إلى موتها أو تلفها ، فإن خلايا المركز الهاجع تكون قادرة على تجديدها . ويتم إنجاز هذا التجديد في نبات الذرة الصفراء في غضون ٣٦ ساعة وبدرجة ٢٨ م° . كما يحافظ المركز الهاجع على المنطقة المرستيمية المحيطة به ، حيث يعمل على تجديدها إذا ماتعرضت إلى أي أذى .

وهذا ما يدعو إلى الاعتقاد بأنّ نشاط هذه الخلايا للمركز الهاجع مثبت فقط ، وأنّ هذا التثبيت مرتبط بنشاط الخلايا الأصلية المحيطة بها ، فما أنّ ينعدم هذا النشاط للخلايا المحيطة أو يتناقص حتى يزول تثبيط الخلايا المركزية ، كما لو أنّ النشاط الشديد للخلايا المحيطة مسؤول عن بقاء خلايا المركز في حالة من الراحة . وبالفعل ، بين Darlow (1974 - 1975) أنّ نزع القلنسوة يؤدي إلى تحريض خلايا المركز الهاجع وبخاصة المتاخمة لمنطقة الجرح ، على الانقسام النشط الذي ينتج عنه في النهاية تجديد القلنسوة . ولكن ما أن يتم إنجاز هذا التجديد حتى يتناقص نشاط هذه الخلايا ، فيظهر المركز الهاجع من جديد .

وهكذا نرى أن تناقص نشاط الخلايا المحيطة يزيد من نشاط خلايا المركز الهاجع ، كما لو أن هذه الخلايا النشيطة هي التي تثبط انقسام خلايا المركز . ولتفسير ذلك قدمت الفرضيتان التاليتان :

- يرى أصحاب الفرضية الأولى ، أن الخلايا المحيطة (الأصلية) تفرز مثبطات للنمو والتي تصبح ، إذا ما تجاوز تركيزها الدرجة الفضلى ، مثبطة للإنقسام أيضاً ، كالسيتوكينينات مثلاً Cytokinines . وبالفعل ، وجد كل من Torrey (1972) و Feldaman (1972) أن مركز اصطناع هذه الهرمونات إنما هو الجذر ، وأنه يمكن أن تتجمع في المركز الهاجع بدرجة فوق الفضلى .

- أما الفرضية الثانية فتعود إلى العالم Clowes (1976) ، المعلم الأول في مرستيم الجذر، والذي يرى أن هذا التثبيط هو نتيجة حتمية للضغط الميكانيكي الناتج عن نمو الخلايا الأصلية وتقسّمها وكذلك عن الخلايا البنات المتولدة عنها مباشرة ، والتي تحيط بالمركز الهاجع إحاطة تامة . وهذا ما يؤدي إلى تثبيط إنقسام خلايا المركز . وتجدر الإشارة أنه لا يوجد ، حتى الآن ، أي برهان قاطع على صحة هذه الفرضية أو تلك .

الأهمية البيولوجية للمركز الهاجع :

إنّ الإنقسامات النادرة لخلايا المركز الهاجع تقلل من احتمال وقوع الأخطاء الوراثية أثناء نسخ الـ DNA وتضاعف الصبغيات في هذه الخلايا . كما أنّ هجوع هذه الخلايا وحمولها يجعلها أقل تأثراً أو إحساساً بقساوة الوسط .

ويسمح بتحديد الخلايا المحيطة بها بشكل منتظم ، تلك الخلايا التي أطلق عليها Clowes والناطقون بالانكليزية اسم الخلايا الأصلية خطأ ، والتي ماهي في الحقيقة إلا خلايا دخلت في طور الإنقسام النشط . فالخلايا الأصلية الحقيقية هي خلايا المركز الهاجع بالذات، لأنه ما أن يختف هذا المركز بشكل دائم حتى تصبح المحافظة على النمو غير المحدود للجذر مستحيلة (كما في الجذور القصيرة والطويلة) . ولذلك ، فإن المركز الهاجع يشبه (كما سنرى فيما بعد) المرستيم المترقب لقمة الساق تماماً .

جـ - ضبط تشكّل النسيج :

تشكّل القلنسوة من نشاط الخلايا الأصلية المتأهمة للوجه السفلي للمركز الهاجع ، والتي تُعرف بمرستيم الترميم والصيانة (الشكل ٣٦) ، الذي يجدد خلايا القلنسوة ويعمل على ترميم المتوسف منها . ويعتبر هذا الترميم ضرورياً ، لأن الخلايا الخارجية للقلنسوة ، التي تفرز كمية غزيرة من السكريات المتعددة ، التي تسهل انزلاق الجذر وانسيابه بين ذرات التربة ، تتآكل ثم تتوسف . بينما تبقى الخلايا الداخلية (المركزية) كبيرة الحجم ، قليلة الفجوات وغزيرة بالصانعات النشوية الضخمة ، وتكوّن ما يُعرف بالمركز الحسي تجاه الجاذبية الأرضية .

أما الخلايا الأصلية الواقعة في الجهة العلوية من المركز الهاجع (أو الأصالات المولدة لجسم الجذر) ، فتعطي كل الخلايا الضرورية لتشكّل النسيج المختلفة للجذر (طبقة الأوبار الماصة والقشرة) . في حين تنشأ النسيج الناقلة الابتدائية عن نشاط طليعة الكامبيوم التي تكون خلاياها مشابهة للأصالات المولدة لجسم الجذر من حيث نشاطها التقسيمي والمدة القصيرة للدورة الخلوية ، ولكنها ضيقة ومتطاولة في إتجاه محور الجذر . فخلايا الطبقة الخارجية من طليعة الكامبيوم تتوقف عن الإنقسام في الطور G_1 لتكوّن المحيط الدائر ، ولكنها تبقى محتفظة بقدرتها على استئناف الإنقسام النشط لدى تشكّل الجذور الجانبية بينما تتشكّل النسيج الناقلة من الطبقات المتبقية من طليعة الكامبيوم .

لقد حاول عدد من الباحثين ، منذ بداية هذا القرن ، دراسة النسيج الناقلة وضبط تشكّلها . ويبدو أنّ تصميم المخطط الهندسي لهذه النسيج يتم إنجازه في مرحلة مبكرة جداً ، فالإسطوانة المركزية تكون بتماس مع أصالات جسم الجذر تقريباً ، وتظهر أول إشارة نسيجية لتشكّل الأوعية الخشبية على مسافة ٧٠ - ٨٠ ميكروناً من ذروة المركز الهاجع ، بينما تظهر الأنابيب الغربالية على بعد ١٧٠ - ٢٣٠ ميكروناً (Luxova , 1975) . فهذا المخطط يصمم ، إذن ، في مستوى المرستيم ، وكان السبق في هذا التصور للباحث Torrey الذي أشار إلى ذلك منذ زمن طويل .

إنّ عدد الحزم الناقلة في الجذر ثابت في كثير من الأنواع النباتية وبخاصة ثنائيات الفلقة منها . والسؤال الذي يطرح نفسه ، ماهي العوامل التي تضبط تشكّل هذه الحزم وعددها ؟

أي التي تتحكم بتصميم مخططها الهندسي ؟

ويعتقد فريق من الباحثين (ومنهم Esau 1965) أنّ هذا المخطط يتم إنجازه بتحريض من النسج الناقلة الموجودة مسبقاً في الجذر (النسج الكبيرة العمر) ، عن طريق بعض العوامل التي تفرزها .

بينما يرى فريق آخر أنّ مرستيم الجذر الذي يتصف بأداء وظائفه بشكل ذاتي ، هو الذي يضبط تمايز الخلايا التي ينتجها إلى نسج مختلفة .

ويعتقد فريق ثالث من الباحثين ، أمثال Bunning (1952) ، Torrey (1955) ، أنّ تصميم هذا المخطط وتحديدته يتم من قبل مرستيم الجذر بالذات ولكن بمشاركة بعض العوامل المحرزة القادمة من النسج الأكبر عمراً .

أمّا العالم Wardlaw (1928) فقد لاحظ وجود علاقة طردية بين قطر الإسطوانة المركزية وعدد الحزم الناقلة . وهذا مايتفق مع الفرضية القائلة بوجود علاقة بين القامة - والبنية Corrélation taille - structure . ويرى Torrey (1955) أنه لا يكون لهذه العلاقة بين القامة - والبنية تأثير إلا في مستوى المرستيم بالذات ، لأنّ إنجاز المخطط الوعائي يتم في مرحلة مبكرة جداً ، وحسب رأيه ، فإنّ تحديد هذا المخطط يتم تحت إشراف عامل مايزال مجهولاً ، ويؤثر أيضاً في إنقسام الخلايا الناتجة عن هذا المرستيم وإتساعها .

ويوضح Torrey بين عامي (١٩٥٧ - ١٩٦٣) أنّ بعض المواد الكيميائية أو هرمونات النمو (AIA و K) تستطيع أن تلعب دوراً ما في مستوى التأثيرات المتبادلة المسؤولة عن تصميم المخطط الوعائي . ومن المحتمل ، إذن ، أن يكون تأثير النسج الأكبر عمراً عن

طريق هرمونات النمو . فقد لاحظ لدى قطع جذور نبات البازيلياء وزرعها في الزجاج بعد استئصال قممها ، تجديد قمم أخرى لهذه الجذور ، يكون عدد الحزم الناقلة فيها متغيراً تبعاً لتغير الوسط . فيتشكل بوجود الأوكسين ٦ حزم ، ويطراً على هذه الجذور ، لدى نقلها إلى وسط لا يحتوي على الأوكسين ، تبدل تدريجي في بنيتها وتميل نحو البنية البسيطة المشابهة للبنية في الحالة الطبيعية حيث يكون عدد الحزم ٣ .

كما تبين من التجارب التي أجراها Najad واستاذ Neville (1973) على جذور نبات الكاكاو ، والتي تقوم على استئصال إحدى الفلقتين ، أو عزلها بواسطة حز أفقي

يشمل نصف ثخانة السويقة الواقعة تحت إحدى الفلقتين ، أن للفلقتين دوراً أساسياً في تحديد عدد الحزم في الجذر ، وأن تأثيرهما لا يظهر إلا في مرحلة مبكرة جداً من الأيام الأولى التي تلي الإنتاش ، أي في الفترة التي تستهلك فيها مدخراتهما الغذائية في تغذية الأعضاء الأخرى ، وأن هذا التأثير يكون عن طريق الأوكسين الذي يتم اصطناعه في الفلقتين وينتقل منهما بواسطة النسج الناقلة نحو الجذر . ويدعم إتجاه انتقال الأوكسين في الجذر هذا الاحتمال .

نمى من الفلقتين ٤٦

ويرى هذان الباحثان أن مرستيم الجذر ماهو إلا منفذ للمعلومات والتأثيرات التي يتلقاها من الفلقتين . وينبغي ، حتى يستطيع تنفيذ هذه المعلومات ، أن يكون في حالة من النشاط والنمو وذلك في اللحظة التي يتلقى فيها هذه الأوامر ذاتها . فقد تبين أن وقف نمو المرستيم ، عن طريق صبه في قالب من الجبصين وذلك خلال الفترة التي تؤثر فيها الفلقتان ، يؤدي إلى عدم ظهور تأثيرهما المحدد لعدد الحزم بعد تحرير المرستيم من الجبصين أي بعد تجاوز الفترة التي تؤثر فيها الفلقتان .

ويفترض Bunning أن النسج المرستيمية التي ستعطي النسج الناقلة تمارس تأثيراً مثبطاً على الخلايا المجاورة لها ، فتمنعها من التمايز باتجاه مماثل لتمايزها الخاص . وهذا مايفسر انفصال الحزم الناقلة عن بعضها بمسافات منتظمة .

وهكذا ، نرى أن هذه النتائج ، وعلى الرغم من تعددها وتنوعها ، لا تؤكد بشكل قاطع فرضية Torrey التي تعزو ضبط البنية الوعائية إلى مرستيم الجذر ذاته . كما أن النتائج التي أمكن التوصل إليها والمتعلقة بالساق ، تجعلنا نتعامل مع هذه المعطيات بحذر . وتفترض هذه النتائج (كما سنرى فيما بعد) أن المخطط الهندسي للنسج الناقلة وبخاصة التوضع الحلقي للعناصر الناقلة الابتدائية واتجاه تمايزها ، لا يعتمد على النسج التحتية (أي الواقعة أسفل المرستيم) ، ولا على المرستيم الساقى الواقع في الأعلى . ويبدو ، أنه تعبير أو نتيجة لساحة متدرجة عرضية تبدأ من السطح الحر باتجاه المركز (Neville , 1968) . وهذا مايتفق مع فرضية Warren Wilson (1961) التي تفسر تجديد الكامبيوم بعد قطع السلامة طولياً إلى شطرين .

وتقدم لنا الأبحاث الحديثة لكل من Torrey و Feldman نتائج في غاية الأهمية :

يؤدي حذف السكر من الوسط الذي تُزرع فيه جذور الذرة الصفراء مخبرياً إلى تناقص ملحوظ في حجم المركز الهاجع ، ثم يعود هذا الحجم إلى التزايد لدى إضافة السكر من جديد . وتترافق هذه التغيرات في الحجم بتغيرات موازية في عدد الحزم الناقلة .

ويستنتج هذان الباحثان أنّ مساحة أو سطح المركز الهاجع تعمل على تحديد عدد الخلايا الأصلية المولدة للجذر وضبطها ، وتقوم هذه الخلايا بدورها بتصميم المخطط الهندسي للنسج الناقلة وتحديد شكل مباشر . إنّ هذه النتيجة الهامة تبين ، إضافة إلى ذلك ، الدور المنظم الذي تقوم به المواد الغذائية كالسكر مثلاً ، في ضبط تشكل النسج .

وهذا ما يفسر ميل الجذر ، أثناء تنامي النبات ، إلى زيادة عدد الحزم الناقلة أو نقصانه في هذه اللحظة أو تلك . وذلك تبعاً لشروط الاستقلاب العام للنبات (Torrey et Wallace , 1975) .

كما تبين في جذور نبات لبّاب الحقول أيضاً ، أنّ عدد الحزم يتوقف على طول القطعة المقطوعة من الجذر والمزروعة في الزجاج . ويتراوح هذا العدد بين ٢ - ٥ حزم . ويبدو أن تأثير القطعة يكون مرتبطاً بكمية المواد الموجودة فيها .

٢ - المرستيم الابتدائي الساقى : Méristème primaire caulinaire

يُعد التنوع الحالي للأشكال النباتية نتيجة حتمية لما طرأ على بنية المرستيم الابتدائي ، أثناء مسيرة النمو والتطور ، من تنوع وتعقيد مضطربين . فقد قامت استراتيجيات التطور في البداية ، على حصر النشاط التقسيمي الذي يحقق تنامي المتعضية ، في الخلية القمية فقط . ثم الميل إلى الحد من نشاط هذه الخلية تدريجياً ونقله إلى الخلايا المتاخمة لها والمحيط بها . فتميزت هذه الخلية بدعومتها ونشاطها التقسيمي المستقطب (اتجاه الانقسامات يكون عمودياً على محور المتعضية) الذي ينتج كل الخلايا المكوّنة للمتعضية أو جزء منها . ولذلك تعتبر الخلية القمية كأصل تشتق منه الخلايا الأخرى كلها ، وهذا سبب تسميتها الخلية الأصلية Cellule initiale .

٢ - ١ - وتمثل الأشنيات الخيطية الحالة الأكثر بساطة ، حيث تقتصر الانقسامات على الخلية القمية الأصلية ، فتبنى المتعضية من مشتقات هذه الخلية فقط أو الخلايا البنات

التي لاتنقسم أبداً (الشكل ٣٧ ، A) .

إنّ أول تعقيد طرأ على هذه البنية البسيطة هو اكتساب الخلية البنت المشتقة من الخلية الأصلية مباشرة القدرة على الإنقسام ونقل هذه القدرة إلى خلفها التي ستصبح أصلاً لمجموعة خلوية . وهكذا تم نقل جزئي للنشاط الخلوي المولد لمجموع الخلايا المكونة للنبات من الخلية القمية إلى مشتقاتها (الشكل ٣٧ ، B) . ونمیز هنا بين نمطين من النشاط : نشاط الخلية الأصلية (أي تشكل الخلايا البنات المشتقة عنها مباشرة) ، ونشاط كل خلية من الخلايا البنات (أي تكوين المجموعات الخلوية) . ويبقى الخيط بسيطاً إذا ما حافظت هذه الخلايا على تقسمها في الاتجاه نفسه (الشكل ٣٧ ، B) ، بينما يصبح متعدداً أو مركباً لدى اكتساب هذه الخلايا البنات القدرة على الإنقسام في مستويات أخرى (الشكل ٣٧ ، C) ، وتحرر الخلية الأصلية القمية من أي ضغط ميكانيكي ممايساعدها على النمو .

الشكل (٣٧) - تشكل متعضية خيطية الشكل .

A - عن طريق إنقسام الخلية القمية فقط .

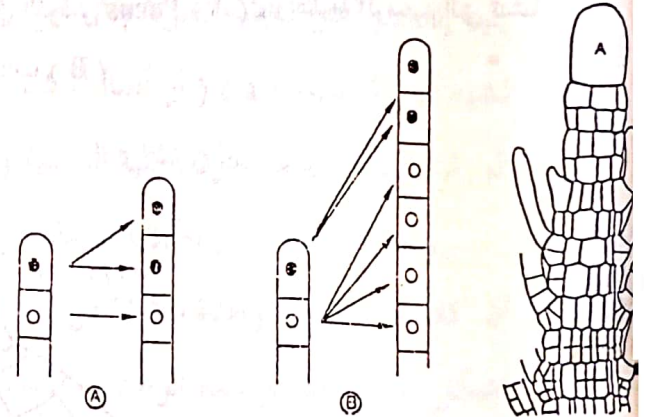
B - عن طريق إنقسام القمية ومشتقاتها .

C - خيط متعدد الصفوف أو مركب ناتج عن نشاط

الخلايا المشتقة من الخلية الأصلية (A) ، والتي تكون

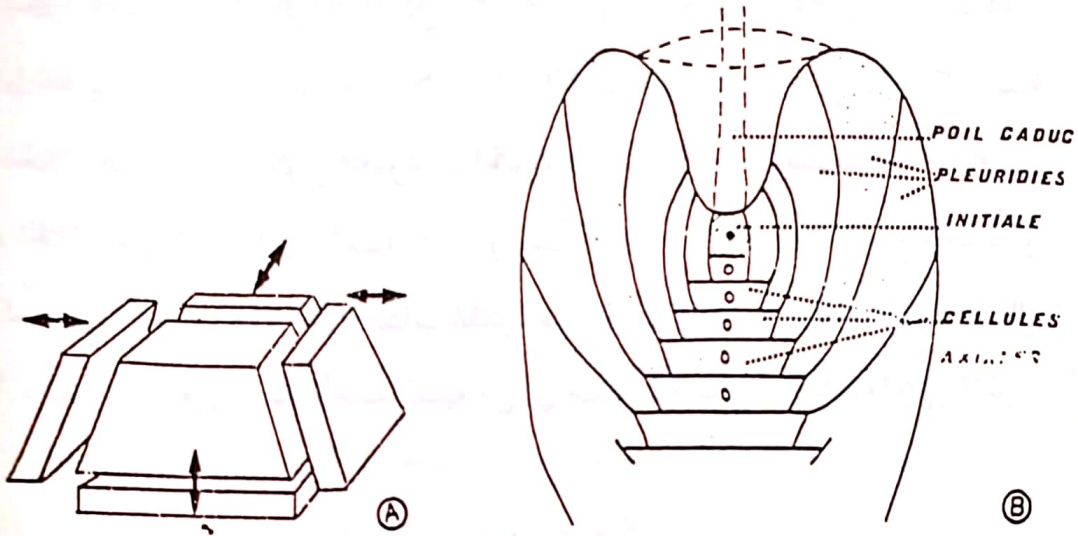
انقساماتها عمودية وموازية للمحور (٢ : فروع

جانبية) .

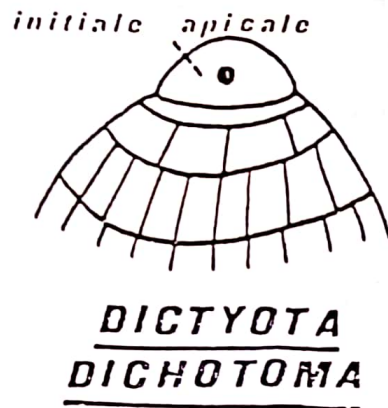


ويُعد تقسم الخلية الأصلية تبعاً لعدة وجوه مرحلة تطورية متقدمة . فقد تأخذ هذه الخلية شكل متوازي مستطيلات كما في أشنة الفوقس مثلاً (الشكل ٣٨ ، A) التي تنقسم حسب وجوها الجانبية والوجه القاعدي ، فتكون مجموعة صغيرة من الخلايا التي تنقسم

بشكل متكرر مما يؤدي إلى تشكل منطقة (بسماكة ٣٠٠ ميكرون تقريباً) من الخلايا الصغيرة تدعى طليعة المرستيم Proméristème (الشكل ٣٨ ، B) والتي تليها مباشرة منطقة التمايز حيث تستطيل الخلايا ، وتتمايز لتعطي القشرة والمخ ... أو تأخذ شكلاً عدسياً كما في أشنة Dictyota (الشكل ٣٩) .



(الشكل ٣٨) - رسم تخطيطي للخلية القمية الأصلية في الفوقس Fucus (A) ، ولطليعة المرستيم التي تنشأ عن الخلايا النبات (B) .



(الشكل ٣٩) - رسم تخطيطي للخلية القمية الأصلية في Dictyota والتي تكون عدسية الشكل .

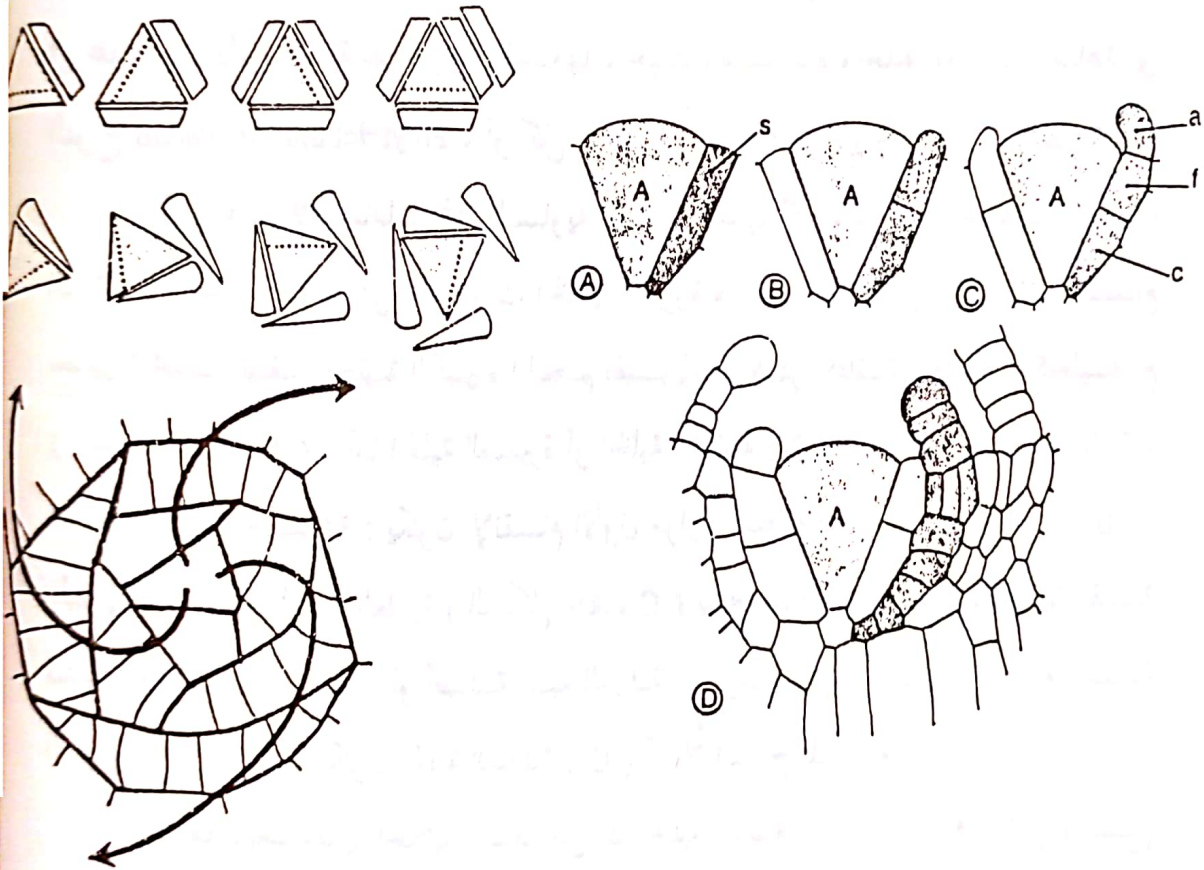
٢ - ٢ - أما في البريويات Bryophytes ، فتوجد خلية قمية أصلية هرمية الشكل ، كبيرة الحجم (50 ميكرون طولاً و 16 ميكرون عرضاً) ، وتتميز بخصائصها الخلوية التي تبدو مرستيمية (نواة ضخمة ، نوية كبيرة وجسيمات ريبية متعددة) ومتمايزة في آن واحد (فجوات كبيرة ، والصانعات الخضراء تحتوي على النشاء) . في حين تكون الخلايا المحيطة بها أكثر مرستيمية (ارتفاع النسبة نواة / سيتوبلازما ، فجوات ضامرة ، وغزارة الـ RNA في السيتوبلازما) . ونادراً ما تشاهد هذه الخلية القمية في حالة انقسام ، وقد أمكن ، في عدد من الأنواع ، تقدير سرعة انقسامها ، حيث تنقسم مرة واحدة كل ٣٦٠ ساعة في النوع *Polytrichum formosum* ، أو كل ٣ أيام في أنواع أخرى وحتى كل ٣٦ ساعة .

وتكرر هذه الانقسامات غير المتساوية بانتظام حسب كل وجه من وجوها الجانبية الثلاثة ، وهذا ما يميزها عن انقسامات الخلايا المجاورة لها . وتنتقل الهيولى قبل كل انقسام جانبياً بحيث تتلقى الخلية الكبيرة الحجم الهيولى الأكثر كثافة ، فتبقى كخلية أم (الشكل ٤٠ ، A) ، أما الخلية الصغيرة أو الخلية الجانبية (S) ذات الفجوات الصغيرة ، فتأخذ بالانقسام بسرعة : يكون الانقسام الأول موازياً لسطح العضو (الشكل ٤٠ ، B) ، يليه انقسام آخر للخلية العلوية (الشكل ٤٠ ، C) ينتج عنه ، من جهة ، الخلية القمية لشبه الورقة المقبلة (a) (أو أصالة شبه الورقة) ، ومن جهة أخرى ، أصالة القطعة الورقية (f) ، بينما تكون الخلية السفلية (C) أصلاً للنسج المركزية .

وإذا ما تابعنا مصير الخلايا المشتقة من كل خلية جانبية (الشكل ٤٠ ، D) لاتضح أن كلاً منها يشكل وحدة مكونة من شبه ورقة وقطعة ورقية وجزء من الساق . ويقابل تشكل كل وحدة من هذه الوحدات انقسام واحد فقط للخلية القمية .

وهكذا نرى أن الأوراق كلها تُشتق من نشاط هذه الخلية القمية الأصلية . ولذلك فإن هذه الأخيرة تلعب دوراً أساسياً في تحديد توضع الأوراق على الساق وتوزعها في الفراغ على نحو تلتقط فيه كل ورقة أكبر كمية من الضوء . وبالفعل ، فقد تبين وجود طرائق متنوعة لنشاط هذه الخلية ، ينتج عنها التنوع الملاحظ في توضع الأوراق على طول الساق : فغالباً ما تبدو متوضعة حسب ثلاثة لولب (الشكل ٤١ ، C) ، ونادراً حسب صنفين فقط كما في *Fissidens* ، فهذا النمط يتطلب وجود خلية قمية أصلية وتدية الشكل

(أو على شكل الزاوية) ، التي نادراً ماتتشكل في الطحالب المنتصبة القامة ، بينما تسود في الكبديات المستلقية على الأرض . فتنقسم ، عندئذ ، هذه الخلية الوتدية الشكل أولاً حسب وجهها العلوي ثم حسب وجهها السفلي بشكل متناوب . مكونة بذلك نمطين من الخلايا الجانبية : فمشتقات العلوية منها تنامي إلى نسيج برنشيمي يخضوري ، في حين تتمايز مشتقات الخلية السفلية إلى برنشيم إدخاري وأشباه جذور وحراشف الشكل (٤٢) .



(الشكل ٤١) - طرق إنقسام الخلية القمية

وتوضع الأوراق في الطحالب .

A : انقسام موازي لسطح الخلية القمية ينتج عنه

توضع الأوراق في ثلاثة صفوف طويلة . B :

انقسام بزاوية ٢٠ درجة تقريباً مع السطح يؤدي

إلى توضع الأوراق في لولب واحد . C : مقطع

عرضي في مستوى قاعدة الخلية القمية يوضح

توضع القطع الورقية في ٣ لولب .

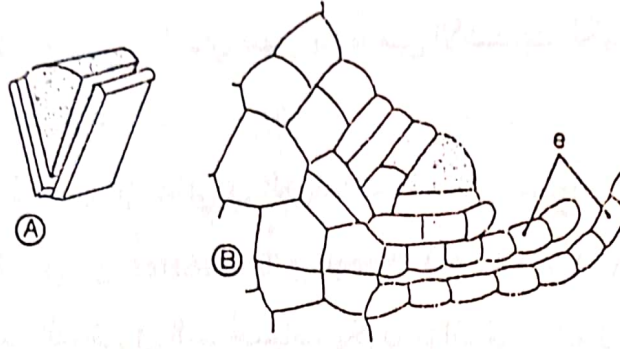
(الشكل ٤٠) - طرق إنقسام الخلية الجانبية

ومشتقاتها في الطحالب .

(A : الخلية القمية ، s : الخلية الجانبية ،

a : أصالة شبه الورقة ، f : أصالة القطعة الورقية ،

c : أصالة النسيج المركزية .



الشكل (٤٢) - الخلية القمية الوتدية الشكل في الكبديات ، وطرق انقسامها حسب الوجه العلوي ثم الوجه السفلي بالتناوب (A) وتشكل المشرة بدءاً من مشتقاتها (B) (c : حشفة) .

وتدل الخلايا القمية على الطريق التطورية التي ميزت المتعضيات الخيطية بالنمو الطولي. كما تطورت الصفات الخاصة بهذه الخلايا القمية على نحو رائع في البريويات وفي بعض الأشنيات البحرية الكبيرة القامة . فقد تميزت هذه الخلايا عن الخلايا الأخرى للمتعضية ليس فقط بضخامتها وقطبيتها ، وإنما باكتسابها لوظائف أخرى أيضاً . فكثرة الوصلات الهيولية Plasmodesmes ، التي تربطها بالخلايا المحيطة بها ، وتجعلها على اتصال دائم معها ، تشير إلى أهمية التبادلات بينها وبين تلك الخلايا : فإنتقال نواتج الإستقلاب والهرمونات والأنزيمات ، يكون دون شك ، على علاقة مع الدور المنظم الذي تلعبه هذه الخلايا في ضبط تشكل المتعضية .

فبينما يُبنى النبات من الإنقسامات المتكررة للخلايا النبات (أو الخلايا الجانبية) الناتجة عن نشاط الخلية القمية ، فإنّ هذه الأخيرة لا تنقسم إلا نادراً ، مما يؤدي إلى خفض معدل تضاعف الـ DNA في نواة الخلية القمية ، وبالتالي الحد من أخطار التبدل الذي يمكن أن يطرأ على بنية هذه الجزيئة وهذا ما يحفظ الذخيرة الوراثية .

وهكذا نرى أنّ الظاهرة الأساسية التي برزت في الأشنيات الكبيرة وفي البريويات ، هي نقل إمكانية الإنقسام من الخلية الأصلية إلى معظم الخلايا النبات الناتجة عن نشاطها . والتي تكوّن ، منذ تلك اللحظة ، مرستماً حقيقياً . فالإستطالة لم تعد مقتصرة على تلك

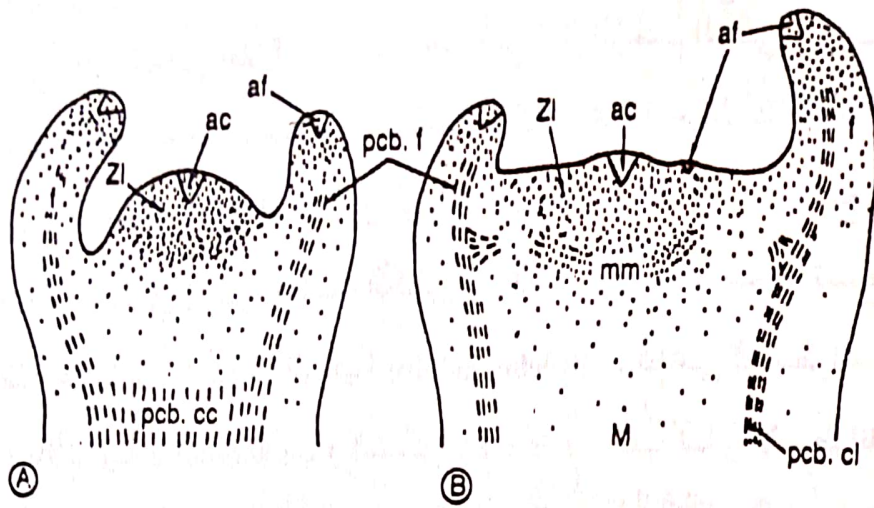
الخلية القمية فقط ، وإنما شملت الخلايا النابتة عنها أيضاً . وتبدو هذه الإستراتيجية التي تقوم على نقل النشاط التقسيمي ، الذي ظهر بدءاً من الأشنيات الكبيرة والبرويات ، أكثر وضوحاً في النباتات الوعائية .

٢ - ٣ - المرستيم الإبتدائي في التريديات وتشكل النسج :

لقد لاحظ كل من Hofmeister و Naegeli (١٨٤٥ ، ١٨٥١) ، منذ قرن ونصف ، أن المرستيم القمي الساق في السرخسيات يكون مولفاً من خلية قمية ، كبيرة القد ، هرمية الشكل ، يحيط بها مجموعة من الخلايا الجانبية المشتقة من نشاطها مباشرة . ويطراً على هذا المرستيم تبدلات عميقة وذلك تبعاً لعمره كما في نبات *Pteris crética* . ويظهر على المقطع الطولي للقمّة الفتية (الشكل ٤٣ ، A) الخلية القمية التي تتميز عن الخلايا الجانبية بفجواتها الكبيرة نسبياً ، وباهيولى القليلة الكثافة أو اللزوجة ، كما يكون الطور G_2 من الدارة الخلوية طويلاً . بينما تظهر الخلايا الجانبية كثيفة الهيولى قصيرة الدارة الخلوية ، وتساهم بفعالية في تشكيل نسج الساق وأوراقه .

وتأخذ إحدى خلايا الطبقة السطحية ، الواقعة على بعد معين من الخلية القمية ، بالنمو فيزداد حجمها ، كما يصبح شكلها هرمياً تقريباً ، فتشكل ما يُعرف بالأصالة الورقية *Initiale foliaire* التي ستعطي البداء الورقية *Ébauche foliaire* . بينما تتمايز خلايا الطبقة السطحية ، الواقعة بين البدئات الورقية المتتالية ، إلى بشرة للساق . وتستطيل الخلايا المرستيمية المركزية تدريجياً مع المحافظة على لزوجة الهيولى وكثافتها مكونة طليعة الكامبيوم *Procambium* . وتأخذ بعض الصفوف من خلايا طليعة الكامبيوم بالتفرع جانبياً نحو البدئات الورقية مشكلة ما يُعرف بالأثر الورقي *Traces foliaires* (أو أصالات العروق الورقية) التي تعد أصلاً للعروق الورقية المقبلة . وتشكل الطبقة الخارجية من اسطوانة طليعة الكامبيوم المحيط الدائر ، الذي تتناوب خلاياه مع خلايا الأدمة الباطنة (آخر طبقة داخلية من القشرة) .

كما يتمايز الخشب في مركز اسطوانة طليعة الكامبيوم ، بينما يتمايز اللحاء جانبياً . ويكون مجموع النسج الناقلة للساق ما يعرف بالإسطوانة المركزية أو *Stèle* . إن التوضع المركزي للخشب المحاط باللحاء بشكل النمط الأكثر بساطة وبدائية أو



(الشكل ٤٣) - رسم تخطيطي لمقطعين طوليين في قمة الفارع لنبات *Pteris cretica* .

A - قمة فتية جداً فيها : الخلية القمية الأصلية (ac) وخلايا المنطقة الجانبية والأوراق الفتية جداً بما فيها الخلايا القمية الورقية (af) في حالة إنقسام نشيط . بينما تكون الخلايا الواقعة أسفل القمة أقل نشاطاً . وفجواتها كبيرة وتستحول إلى طليعة الكامبيوم الساقى المركزي (pcb . cc) التي ترتبط بها مباشرة طليعة الكامبيوم الورقى (pcb . f) .

B - قمة أكبر عمراً فيها : الخلية القمية غير نشطة ، ويوجد على يمينها خلية قمية ورقية فتية تبشر ببداية تشكل ورقة جديدة (af) ، كما يوجد أسفل القمة منطقة مرستيمية (mm) مستعطي البرنشيم المخي (M) . وتكون طليعة الكامبيوم الورقى واقعة على امتداد طليعة الكامبيوم الساقى الجانبي (pcb . cl) .

ما يعرف بطليعة الإسطوانة المركزية أو الإسطوانة المركزية الأولية *Protostèle*

(الشكل ٤٤ ، A) ، التي تشاهد في النباتات الوعائية الأولية .

ويتناقص نشاط الخلية القمية ، بعد تشكل بعض الأوراق ، تناقصاً ملحوظاً ، على الرغم من استمرار تركيب الـ DNA لبعض الوقت . وتصبح القمة البالغة لهذا النبات مؤلفة من خلية قمية متوقفة في الطور G_2 ومتعددة الصبغة الصبغية غالباً . ومن مرستيم جانبي مولد للنسج (الشكل ٤٣ ، B) . فتطول مدة الدارة الخلوية ، كما يتباطأ تشكل الأوراق . أما الخلية القمية ، وعلى الرغم من توقفها عن الإنقسام أو ندرة تقسمها ، فإنها تبقى ، دون أدنى شك ، محتفظة بدورها المنظم . فارتفاع كمية الـ RNA ، وزيادة عدد الوصلات الهيولية التي تربطها مع الخلايا المجاورة تؤكد صحة ذلك . كما يطرأ تبدل هام

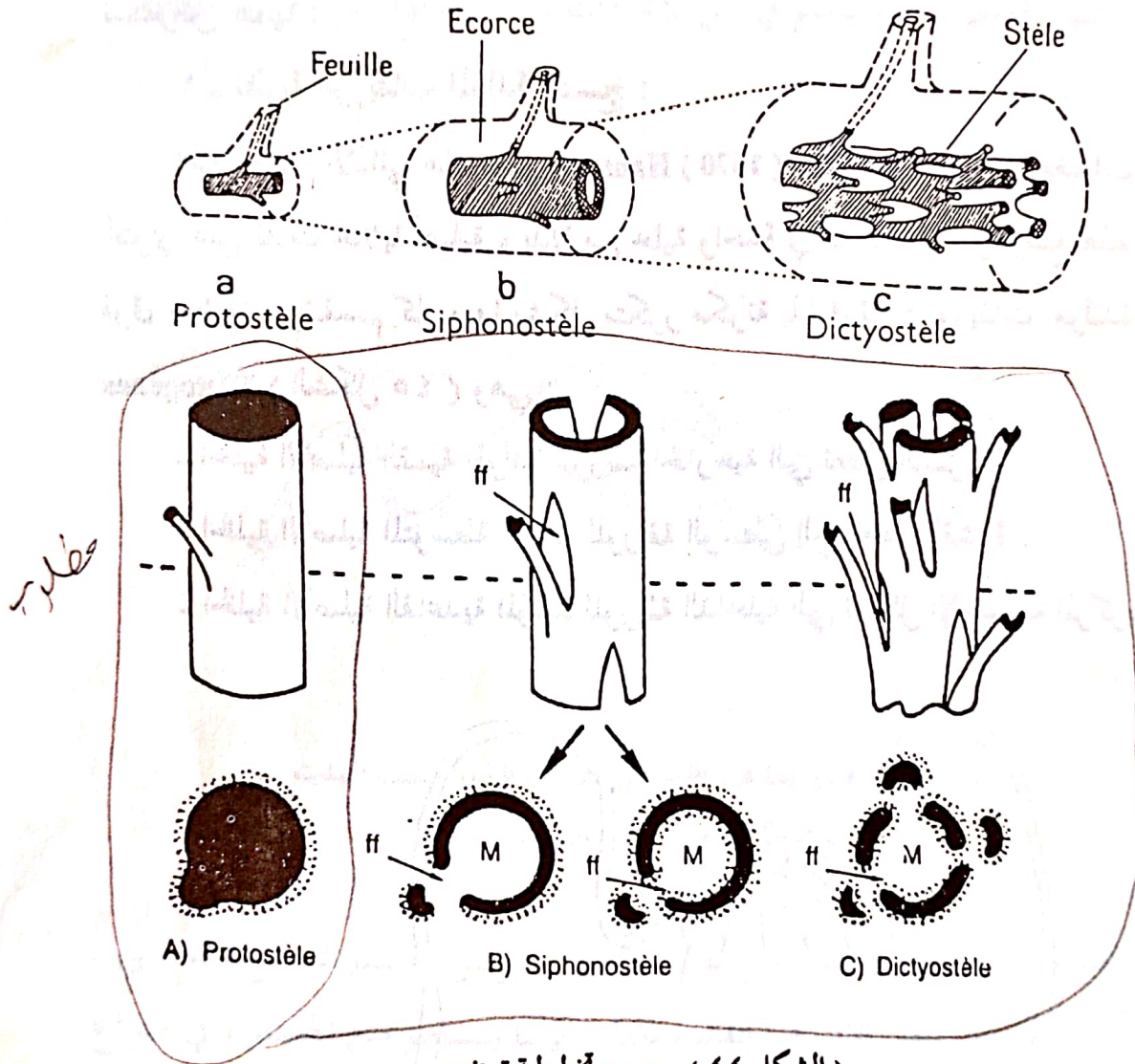
على الخلايا المركزية للقمة بحيث تتوقف عن التنامي إلى طليعة كامبيوم . فتبدأ بالانقسام عمودياً على المحور لتعطي خلايا البرنشيم المخي فهي تمثل المرستيم المخي . وتصبح طليعة الكامبيوم ، عندئذ ، جانبية ، فتكوّن اسطوانة مركزية مجوفة تحيط بالمخ إحاطة تامة . وتنفصل ، لدى تشكل الأوراق ، الآثار الورقية عن طليعة الكامبيوم ، وينتج عن ذلك تشكل فتحة صغيرة في إسطوانة طليعة الكامبيوم ، تأخذ شكل نافذة صغيرة تسمح بمشاهدة المخ ، أطلق عليها اسم النافذة الورقية Brèche foliaire . فتدعى الإسطوانة المركزية ، عندئذ ، بالأنبوبية Siphonostèle (الشكل ٤٤ ، B) . كما تبدو الإسطوانة ، عندما تقترب النوافذ الورقية من بعضها ، على شكل شبكة نتيجة لتفرع الحزم الوقية منها . فتدعى بالإسطوانة المركزية الشبكية Dictyostèle . كما تظهر ، على المقطع العرضي ، على شكل جزر أو مجموعات متعددة من الخشب واللحاء (الشكل ٤٤ ، C) . ويرى معظم علماء النبات والمستحاثات أنّ ظهور النوافذ الورقية يمثل مرحلة هامة من المراحل التطورية .

وباختصار : يتصف تنامي القمة الإعاشية (المرستيم القمي الساقى) للسرخس *Pteris cretica* بما يلي :

- فقدان الخلية القمية لنشاطها المولد للنسج تدريجياً .
- ظهور المرستيم المولد للمخ .
- تصدع الإسطوانة المركزية أو تمزقها نتيجة لإنطلاق الحزم الناقلة منها وتفرعها نحو الأوراق .

إنّ هذه الصفات والخصائص تبشر بالتعضي القمي للنباتات الزهرية . ومع ذلك ، يبقى تفرع الساق في السرخسيات تفرعاً ثنائياً أي من النمط الأولي الذي يتم عن طريق إنقسام المرستيم القمي إنقساماً ثنائياً ، والذي نادراً ما يتم عن طريق البراعم العرضية . كما أنّ نمو الأوراق يكون من نمط خاص أيضاً وذلك بواسطة مرستيم قمي ورقى . فالبداءة الورقية التي تكون ملتفة على نفسها على شكل العكاز ، تأخذ بالتفتح والانبساط بشكل تدريجي يرافقه نضج في الجزء القاعدي للنصل . ويدعى هذا النمط من الورقة بالفروند Fronde . وتكون هذه التحولات التي تطرأ على تعضي القمة الإعاشية ووظائفها متباينة

الوضوح تقريباً حسب أنواع السراخس . وهذا مايفسر التنوع الشكلي الذي يصل إلى أكثر من ١٢,٠٠٠ نوع ، كما يقدم تعليلاً لتباين وجهات نظر الباحثين الذين درسوا هذه الأنواع المختلفة .



(الشكل ٤٤) - رسوم تخطيطية توضح

تشكل وتنامي الأنماط المختلفة للإسطوانة المركزية في التريديات : في الأعلى : المراحل المختلفة لتشكل الإسطوانة المركزية أثناء النمو .

في الوسط : منظر عام للخشب ونرى فيه بداية تشكل الأثر الورقي (ضلع الورقة) إما بدون نافذة ورقية أو مع نافذة ورقية (ff) .

في الأسفل : مقاطع عرضية في الانماط المختلفة للإسطوانة المركزية في مستوى الخط المنقط . ومثل الخشب بالأسود واللحاء بالتنقيط (M : البرنشيم المخي ، A : اسطوانة أولية ، B : انبوبية ، C : شبكية) .