الفصل الثامن

CHIPTER 8

التركيب الداخلي للورقة

INTERNAL STRUCTURE OF LEAF

الورقة في ابسط تعريف لها هى جزء منبسط من جسم النبات ينشأ عند العقدة ويحمل في ابطه برعما ومتكيف في الحالات النموذجية شكلا وتركيبا للقيام بوظيفتي التمثيل الضوئي والنتح · وتعتبر الورقة في النباتات الراقية العضو المتخصص لهاتين العمليتين · ففي بعض النباتات الواطئة الحاوية على الكلوروفيل كالطحالب يقوم الجزء الاكبر من جسم النبات بعملية التمثيل الضوئي نظرا لعدم وجود اعضاء متخصصة لذلك · وفي بعض النباتات الخضر الراقية ـ كالنباتات العشبية ـ تزود الساق ايضا بانسجة خضراء ، وبذلك تشترك مع الاوراق في عملية التمثيل الضوئي · كما ان هناك نباتات راقية تعيش في بيئات خاصة تضمر أوراقها وتتحور سيقانها لتقوم هى ذاتها بهذه العملية كما في السفندر Ruscus · اما في النباتات المعمرة فتتخصص الاوراق لعملية التمثيل الضوئي بالاضافة الى عملية النتح · وفي هذه الحالة تكون الورقة مكيفة تركيبيا للقيام بهاتين الوظيفتين ·

ورغم ان الورقة تشترك مع الساق في احتوائها الى حد كبير على نفس الاجهزة النسيجية الرئيسية وهى الضام Dermal tissue system والوعائي Vascular tissue system والأساسي Ground tissue system ، الا انهما تختلفان من حيث التوزيع النسبى لهذه الانسجة ، ويرجع هذا الاختلاف الى طبيعة وظيفة كل منهما · فالوضع الرأسى للانسجة الوعائية ووفرة الانسجة الدعامية في الساق هما من مستلزمات وظيفتي التوصيل والتدعيم المناطة بهما ، في حين تتميز الورقة بوفرة النسيج الاخضر واتساع السطح وامتداد انسجة التهوية داخلها كمستلزمات لعمليات التمثيل والتبادل الغازي ·

نشـــأة الورقة Leaf Development

تنشأ الورقة من المرستيم القمي للساق Shoot apek كنتوء صغير يطلق عليه مصطلح المسند الورقي ينمو ويزداد في الحجم تدريجياً نتيجة استمرار انقسام الخلايا وتكشفها ، leob buttress فيتحول الى الورقة الاولية أو البداية الورقية Leaf primordium وتتميز اول معالم نشوء الورقة في النباتات الراقية بحصول انقسامات محيطية Periclinal dividions في الطبقة المغلفة تحت السطحية غالباً . وينتج عن ذلك تكوين المسند الورقي Leaf buttressالذي يتحول تدريجياً الى البداية الورقية Leaf primordium (شكل ٣ ـ ٤ ب) ، ويكون الانقسام في باديء الامر قمياً Apieal ولكنه سرعان مايستمر قمياً وحافياً Harginal الى ان تصل الورقة الى كامل حجمها • وفي عاريات البذور ومغطاة البذور تصلّ الورقة الى كامل نضجها بعد فترة قصيرة ، الا انها في السرخسيات قد تستمر في نموها القمي بعض الوقت رغم وصول قاعدتها الى تمام نضجها• وفي معظم النباتات تنمو الاوراق من البراعم الى مابعد القمـة النامية • وتغطيها وتقوم بحمايتها • وفي حالة البراعم الشتوية Winter buds تتحور الاوراق الخارجية الى حراشيف برعمية Bud scales تحفـظ البرعم حتى الربيع التالى ، وحينئذ تتفتح البراعـم وتنمو الاوراق الى كامل حجمها • وخلال تكشف البدايات الورقية تتميز منطقتان : منطقـة تمثل جزءا قاعديا ومنطقة تمثل مبدأ النصل الورقي • والجزء القاعدى قد يصبح سميكاً ولحمياً ليكون مايسمى الوسادةPulvinus ، أو قد يكون غمدا ورقيا Leaf sheath كما في النجيليات ، أو قد يكون اذينـات Stipules: وذلك بالنسـبة للاوراق المؤذنة Stipualte leaves في حين ينمو الجزء القمي الى تركيب منبسط تمتد خلاله العروق ويتحول الى نصل الورقة Leaf blade or Lamina وفي الاوراق المعنقـة يتكون العنق Petiole مابين النصل والقاعدة •

ويصاحب التميز الخارجي للورقة اثناء نشـوئها تميز داخلي في انسجتها • فالطبقات السطحية على جهتي الورقة تتكشف نتيجة للانقسام المستمر الى البشرة العليا Upper epidermis والبشرة السفلى Lower epidermis ، في حـين تتكشف الانسجـة الى

الداخل من البشرة الى النسيج المتوسط Mesophyll · وهذا النسيج قد يكون متجانسا ومكونا من نوع واحد من الخلايا كما هى الحال في اوراق النجيليات Gramineae أو قد يتميز الى نسيج عمادى Palisade tissue ونسيج اسفنجي Spongy tissue كما هى الحال في نباتات البيئة المتوسطة mesophytes · ويتكشف الجزء المركزي من الورقة الى الانسجة الوعائية · وبذلك تتميز الورقة عند تمام نضجها داخليا الى البشرتين : البشرة العليا Upper epidermis والسفلى Lower epidermis والنسيج المتوسط Mesophyll والانسجة الوعائية Vassular tissues ويمكن تتبع هذه الانسجة بالتفصيل كما يلي :

البشرة Epidermis

تحتوى البشرة في الورقة عادة على أكثر من نوع واحد من الخلايا ·· فقد تضم بالاضافة الى الخلايا الاعتيادية للبشرة الخلايا الحارسة Guard cells ، والخلايا المساعدة Subsidiary cells والتي كثيراً ما تصاحب الخلايا الحارسة في العديد من النباتات والشعيرات البشرية Epidermal hairs · كما ان النجيليات (الحشائش) قد تحتوى علاوة على هذه الخلايا والتراكيب خلايا اخرى مثل الخلايا الفلينية Cork cells والخلايا السليلكية Sillica cells · وفي بعض ذوات الفلقة الواحدة توجد أيضا خلايا خاصة تسمى الخلايا الحركية Motor cells تؤثر على انطواء الورقة وانبساطها تبعا لتغير درجة الرطوبة في الجو المحيط بالنبات · كما ويوجد في بشرة بعض النباتات مثل التين المطاط Ficus elastica خلايا خاصة يطلق عليها خلايا البلورات المعلقة Lithocytes تتميز بوجود بلورات من نوع خاص تسمى البلورات المعلقة Cystolith · وتتميز الورقة بوجود الثغور بها على السطح السفلي فقط أو على السطح العلوي فقط أو السطحين السفلي والعلوي معاً وحينئذ تكون أكثر انتشاراً عادة على السطح السفلي . الا أن توزيعها قد يكون في بعض الحالات متساوياً على السطحين كما في الاوراق العمودية التي توجد في كثير من ذوات الفلقة الواحدة . وفي النباتات الارضية Terrestrial plants تكون خلايا البشرة الاعتيادية خالية من الكلوروفيل عادة . اما في النباتات المائية Hydroplytes وفي بعض النباتات الوعائية الواطئة مثل كزبرة البئر

Adiantum وبوليبوديوم Polypodium وكذلك في نباتات الظل Shade plants فتحتوى خلايا البشرة على كلوروفيل بدرجة ربما اكثر مما تحتها من انسجة · اما بالنسبة للوظيفة فالبشرة تكون طبقة واقية مستمرة فيما عدا فتحات الثغور وتقوم بصفة خاصة بصيانة الورقة ضد الفقدان المفرط للماء كما انها تقوم ايضا بمهمتها الدعامية كنسيج ضام له اهميته من هذه الناحية ·

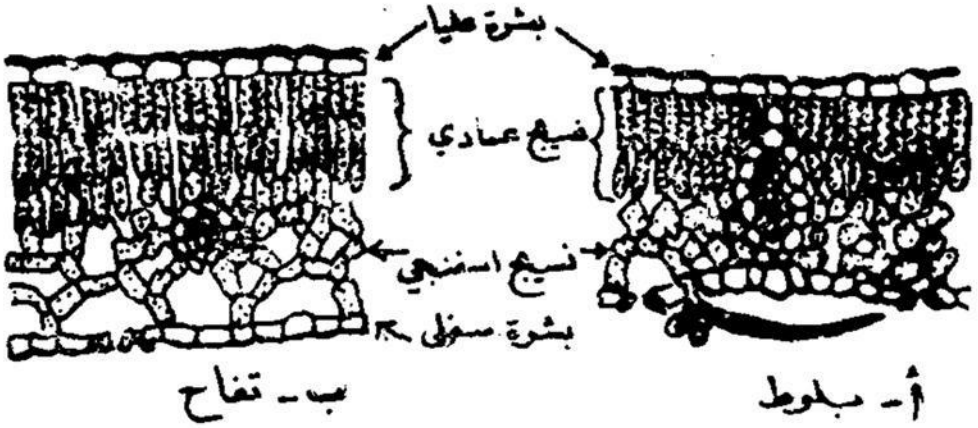
النسيج المتوسط Mesophyll Tissue

يطلق لفظ النسيج المتوسط في الورقة على النسيج الاساسى الواقع بين بشرتي الورقة العليا والسفلى والذى يقوم بعد تكشفه بوظيفة معينة هى التمثيل الضوئي · يتكون هذا النسيج بصورة نموذجية من نسيج برنكيمي رقيق الجدران غزير البلاستيدات الخضر ويضم فيما بين خلاياه مسافات بينية واسعة (شكل ٨ـ١) · وفي كثير من النباتات ـ وبوجه خاص نباتات البيئة المتوسطة Mesophytes من ذوات الفلقتين ـ يتميز النسيج المتوسط عادة الى نوعين من الخلايا البرنكيمية : برنكيمية عمادية Palisade parenehyma وبرنكيمية اسفنجية Spongy parenchyma وقد أطلق لفظ النسيج العمادي على النوع الاول من الخلايا نتيجة لكونها مستطيلة الشكل ومتراصة بصورة متوازية بجدر بعضها عموديا على سطح الورقة · اما الخلايا الاخرى فسميت بالنسيج الاسفنجي نتيجة لكونها غير منتظمة الشكل وتضم فيما بينها مسافات بينية بوفرة · ويوجد النسيج العمادى عادة في الجهة العليا من الورقة فقط الا انه قد يوجد في الجهتين العليا والسفلى كما في ورقة تين المطاط Ficus elastica والكسوب Centaurea مع وجود قدر قليل من النسيج الاسفنجي بينهما وتوصف الورقة في هذه الحالة بانها ذات وجهين Bifaeial أما في حالة وجود الخلايا العمادية تحت سطح واحد فقط فتسمى احادية الوجه Monofacial وبهذه الخاصية قيمة تصنيفية . وقد تنتظم الخلايا العمادية في صنف واحد أو أكثر . وفي الحالة الاخيرة قد تكون الخلايا متساوية في الطول في الصفوف المختلفة أو تصغر كلما اتجهت الى الداخل . كما أن هناك بعض الحالات القليلة مثل ورقة **Thymelaea hirsuta** يوجد النسيج العمادي في الجهة السفلية فقط . وفي بعض ذوات الفلقتين مثل نبات الكافور **Eucalyptus**

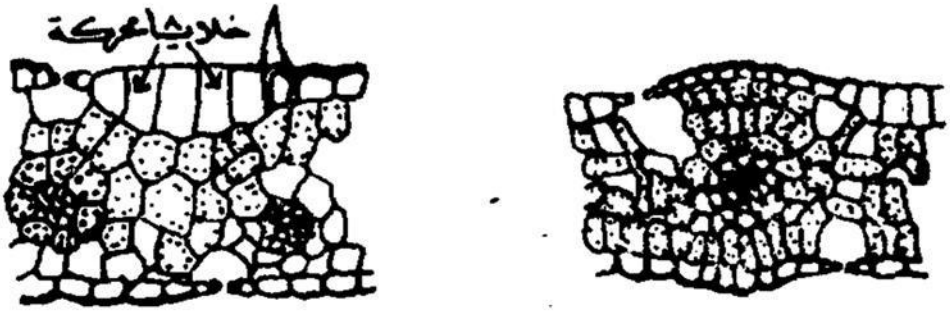
والعبـــــــــل أو الرغـل **Atriplex** يتكون النسيـــــــــج المتوسط من نسيج عمادى فقط كما ان بعض الاوراق الاسطوانية مثل ورقة نبات هاكيا Hakea تحتوى ايضا على نسيج عمادى فقط يحيط بالورقة كلها ويقع تحت البشرة · اما في ذوات الفلقة الواحدة ـ وعلى الاخص في النجيليات ـ فلا يتميز النسيج المتوسط بشكل واضح الى نسيج عمادى ونسيج اسفنجي بل يكون هناك نوع واحد من الخلايا البرنكيمية غزيرة البلاستيدات وذات مسافات بينية واسعة ·· وخلايا النسيج العمادي بصورة عامة اسطوانية الشكل او مستطيلة محكمة الانتظام بجوار بعضها بشكل يجعلها اكثر كفاءة للقيام بوظيفة التمثيل الضوئي اذ تنتظم البلاستيدات بفعل تأثير الضوء تحت الجدار مباشرة بصورة تجعلها تستفيد من الضوء الساقط على الورقة اقصى استفادة ممكنة · وقد تترتب الخلايا العمادية في طبقة أو طبقتين تتواجد مباشرة داخل طبقة البشرة أو طبقة تحت البشرة Hypodermis وتتخذ وضعها بحيث يكون محور الخلايا متعامدا مع سـطح الورقة · وفي بعض الحالات قد تكون الخلايا موازية للمحور الرئيسى للورقة كمـا في ورقة نبات الوديا Elodea · كما انها في احيان اخرى قد تكون الخلايا موازية لسطح الورقة ومتعامدة في نفس الوقت على المحور الرئيسى للورقة كما في نبات الكولونية **Freezia** والسوسن **Iris** وكلاديولس **Gladiolus** وقد تكون خلايا النسيج العمادى قمعية الشكل ومرتبة باتجاه فتحة القمع الى السطح العلوي كما في اوراق الزنبق Lily . وفي اوراق الصنوبر **Pinus** وبعض المخروطيات لا يتميز النسيج المتوسط الى عمادى واسفنجي انما تتخـــذ خلاياه شكلا خاصا اذ تنثنى جدر الخلايا الى الداخل عـلى صورة بروزات تتراص عندها البلاستيدات وتصبح أيسر اتصالا بالهواء الموجود في المسافات البينية ويطلق على هذا النوع من النسيج العمادي اسم النسيج العمادي ذي الاذرع Armed palisade tissue · ويستحوذ النسيج العمادى على القسط الاكبر من الكلوروفيل ولذلك يبدو السطح العلـوى عادة اكثـر اخضرارا من السطح السفلى ·

اما النسيج الاسفنجي فتتخذ خلاياه أشكالا مختلفة فقد تكون متساوية الاقطار isodiametric أو مستطيلة Elongated ولكنها عادة غـــير منتظمة · Irregular ذات اذرع ممتدة ومتصلة بحيث تكون شبكة مـــن

النسيج الاخضر الغني بالمسافات البينية يتعرض الجزء الاكبر من سطحه للغازات الموجودة بهذه المسافات البينية ٠



أ- بلوط ب- تفاح



جـ- شوفان د- ذرة شامية

شكل (٨-١) مقاطع عمودية على النصل في أوراق بعض النباتات

أ، ب- من ذوات الفلقتين - يتميز النسيج الوسطي الى نسيج عمادي ونسيج اسفنجي.

جـ، د- من ذوات الفلقة الواحدة، حيث النسيج المتوسط غير مميز الى خلايا عمادية واسفنجية.

وفي حالات كثيرة كما في ورقة المطاط **Ficus elastica** والدفلة **Nerium** توجد مجموعات من الخلايا العمادية تلتقى اطرافها بخلية واحدة من النسيج الاسفنجي متصلة مباشرة بنسيج اللحاء وتسمي هذه الخلايا بالخلايا المجمعة . collecting cells ويعتقد انها تقوم بجمع الغذاء المتكون في النسيج العمادى ونقله الى نسيج اللحاء ٠

الانسجة الوعائية بالورقة Vascular Tissues of the leaf

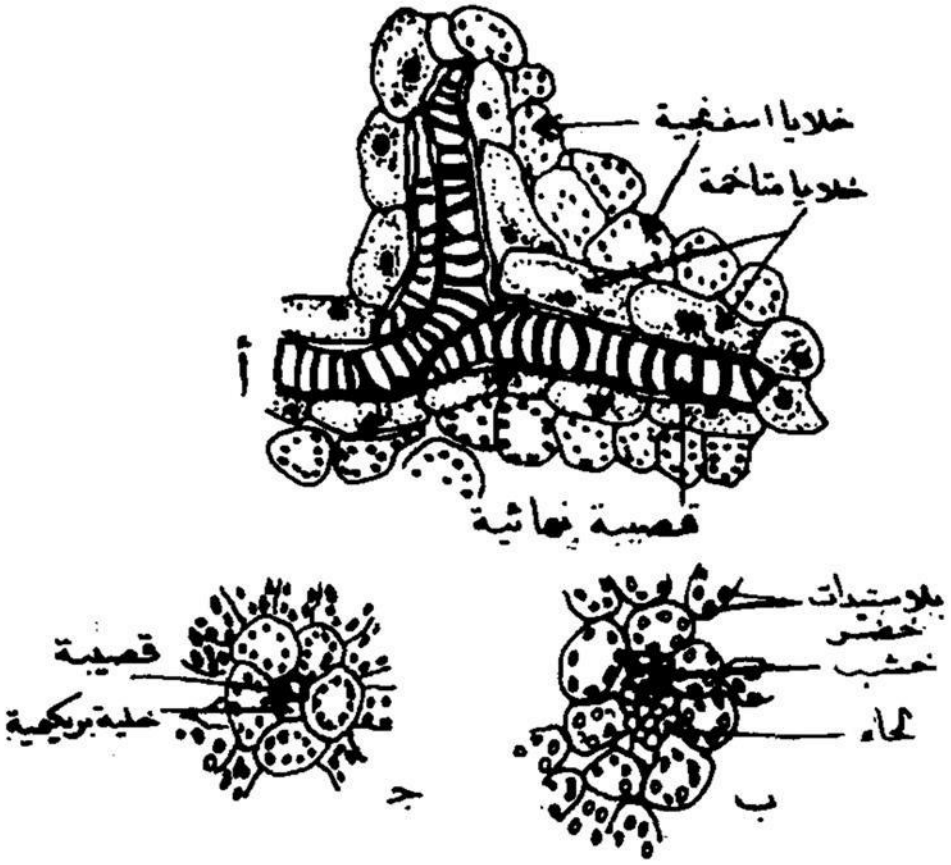
تتوزع الانسجة الوعائية بالورقة بطريقة يعبر عنها بالتعرق Venation المشتقة من كلمة عرق vein. والعرق في الورقة قد يتكون من حزمة وعائية واحدة او مجموعة من الحزم الوعائية . وقد تحتوى الورقة على عرق واحد فقط كما في الصنوبريات اما في مغطاة البذور فيوجد نوعان من التعرق : تعرق شبكي Reticulate venation: وهو شائع بين ذوات الفلقتين وتعرق متوازي Parallel venation شائع بين ذوات الفلقة الواحدة . وفي التعرق الشبكي تتفرع وتتشابك العروق الرئيسية الى أن تصل الى تلك العروق الدقيقة المسماة بنهايات الحزم Bundle ends اما في التعرق المتوازي فتنتظم العروق الرئيسية بطريقة متوازية وتتصل ببعضها عن طريق العروق الصغيرة . ويمكن تمييز التعرق الشبكي في أوراق ذوات الفلقتين الى نوعين هما تعرق شبكي ريشي Pinnately reticulate وتعرق شبكي راحي Palmately reticulate ففي التعرق الشبكي الريشي يوجد عرق رئيسي كبير في الوسط يكون مايسمى بالعرق الوسطي Midrib وتتفرع العروق الصغيرة من العرق الوسطي . اما في التعرق الشبكي الراحي فتوجد عدة عروق رئيسية تنشأ مباشرة من نهاية عنق الورقة ، وهي في حقيقة الامر استمرار لمسار الاجهزة الوعائية Leaf traces الذي يمتد من الجذر الى الساق وينتهي أخيراً بالورقة . وتوجد العروق الصغيرة أو الحزم الوعائية المنفردة بوجه عام داخل النسيج الاسفنجي اما العروق الكبيرة فتحتل حيزاً كبيراً من نصل الورقة وقد تمتد مابين البشرة العليا والبشرة السفلى . وحيث أن الشريط الوعائي يمتد من الساق الى عنق الورقة ثم الى نصلها فإن الانسجة الوعائية تحتفظ بوضعها فيبقى الخشب ـ في حالة الحزم الوعائية الجانبية على سبيل المثال ـ متجها نحو السطح العلوى للورقة واللحاء نحو السطح السفلى ، كما ان الانسجة الوعائية الموجودة بالورقة لا تختلف في طبيعتها عن تلك الموجودة في بقية اجزاء النبات. فيتكون الخشب في العروق الكبيرة من أوعية Vessels وقصيبات Trcacheids والياف fiberg وبرانكيما خشب ،

وكلما صغرت العروق تقل كمية العناصر الناقلة تدريجياً حتى تصبح في النهاية مكونة من قصيبة واحدة شبكية أو حلزونية ، وذلك فيما يسمى بنهايات الحزم Bundle ends (شكل ٨ ـ ٢) . ويتكون اللحاء في العروق الكبيرة من انابيب منخلية Sievetubes وخلايا مرافقة Companion Cells بالاضافة الى برانكيما اللحاء في اوراق ذوات الفلقتين ، أما في العروق الصغيرة فإن نسيج اللحاء يقل تدريجياً حتى يصل الى مجرد مجموعة صغيرة من الخلايا البرانكيمية مكونة مع القصيبة الوحيدة نهاية الحزمة .

والحزم الوعائية الكبيرة تحاط عادة بغلاف برنكيمي تحتوى خلاياه على القليل من الكلوروفيل ويعرف في بعض الاحيان باسم غلاف الحزمة bundle sheath · والخلايا المكونة لغلاف الحزمة تكون عادة رقيقة الجدر وممتدة طوليا موازية لمحور العرق · ونظرا لندرة الكلوروفيل بها فهى سهلة التمييز عن بقية خلايا النسيج المتوسط المحيطة بها · وفي بعض الحالات القليلة كما في بعض نباتات العائلة الوردية Rosaceae تحتوى خلايا غلاف الحزمة على أشرطة كسبارية Casparian strips وحينئذ تماثل طبقة القشرة الداخلية النموذجية ، وقد تحتوي في حالات اخرى على حبيبات نشوية وحينئذ تعتبر غلافا نشويا · كما ان هناك ما يثبت ان لهذه الخلايا اهمية خاصة بالنسبة للتوصيل وبالنسبة لاختزان المواد الغذائية ·

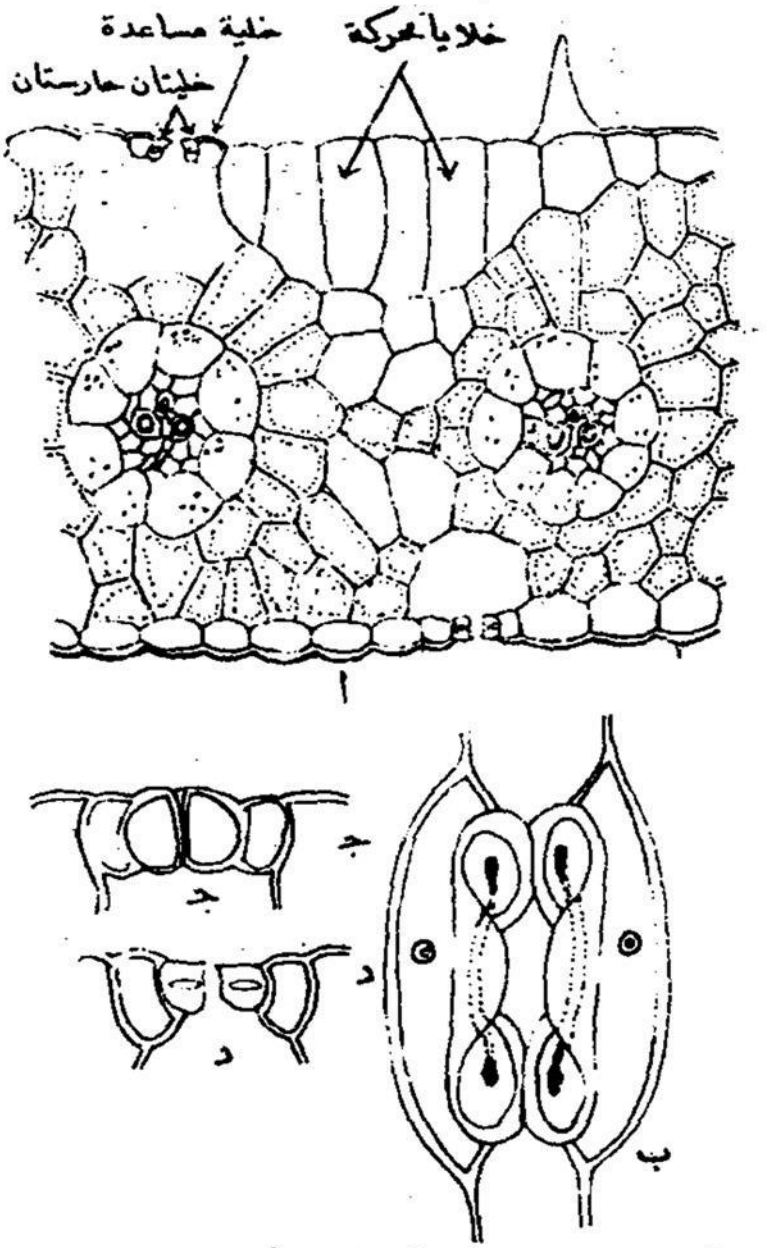
ورقة النجيليات Grass Leaf

ينطبق ما سبقت من دراسته في واقع الامر على أوراق ذوات الفلقتين وبعض ذوات الفلقة الواحدة إلا أن اوراق النجيليات Gramineae تنفرد بتركيب خاص يميزها عن ذوات الفلقتين وحتى عن بقية ذوات الفلقة الواحدة وذلك من حيث تكون انسجة الورقة المختلفة من بشرة ونسيج متوسط وانسجة وعائية (شكل ٨ ـ ٣) فخلايا البشرة تمتد على طول الورقة بشكل صفوف منتظمة وهي مستطيلة في المنظر السطحي إلا انها مربعة في المقطع المستعرض ، وتكون مغلظة الجدار صغيرة الحجم فوق الحزم الوعائية ، وتعترض الخلايا الاعتيادية من البشرة على ابعاد منتظمة خلايا خاصة تسمى بالخلايا الحركية (Motor cells - Bulliform cells) تتميز بكبر حجمها ورقة جدرانها وتعتبر هذه



شكل (٨-٦) نهاية الحزمة الوعائية في الورقة
أ- منظر عام يوضح نهاية الحزمة وبعض الخلايا المجاورة
ب- مقطع في حزمة بعيداً عن النهائية بها خشب ولحاء
جـ- حزمة تشتمل على قصيبة واحدة وخلية برنكيمية
ب، جـ من ورقة نبات التفاح

الخلايا مسؤولة عن انطواء وانبساط الورقة لدى تغير نسبة الرطوبة في الجو المحيط بالورقة . وتتميز اوراق النجيليات بصفة خاصة وذلك بالاضافة الى ماسبق بنوع الثغور الموجودة بها والذي يسمى بالطراز النجيلي السّعدي من الثغور Gramineae-Cyperaceae type .



شكل (٨-٣) ورقة النبليات أ- مقطع مستعرض
ب- منظر سطحي للثغر جـ، د - مقطعين في
الثغر في مستويين مختلفين

اما النسيج المتوسط Palisade tissue فهو عادة غير متميز الى عمادي واسفنجي كما هي الحال في اوراق ذوات الفلقتين . واحياناً قد تتميز طبقة من الجهتين تحت البشرة مباشرة وذلك عن طريق احكام ترتيب خلاياها في حين يوجد

بقية النسيج المتوسط على هيئة خلايا غير منتظمة الشكل . وفي حالات قليلة كما في اوراق السعد **Cyperus** تتواجد الانسجة الخضراء حول الحزم بشكل اغلفة حزمية **Bundle Sheaths** تتميز بغزارة الكلوروفيل بها عن بقية النسيج المتوسط . اما الحزم الوعائية فتمتد طولياً بشكل متواز خلال الورقة يفصلها عن بعضها النسيج المتوسط كما وتكاد تحتفظ الحزمة بحجمها خلال مسارها بالورقة • وتوجد عادة حزمة وعائية مركزية كبيرة تصاحب العرق الوسطى • وهذه الحزمة تشبه الى حد كبير نظيراتها بالساق أما الحزم الاخرى فتنتظم في صفين أو ثلاثة مرتبة داخل نصل الورقة وتتكون من كمية اصغر من الانسجة الوعائية ومن الانسجة الدعامية كذلك • ويصاحب الحزم الوعائية عادة في أوراق النجيليات نسيج سكلرنكيمي ويوجد بشكل عام على هيئة اشرطة ليفية **Fibrous strands** على الجوانب العليا والسفلى للحزمة ويطلق عليه أحيانا اسم امتداد الغلاف الحزمي **Bundle sheath extension** . وقد تمتد هذه الاشرطة مع الحزمة الوعائية فيما بين البشرتين العليا والسفلى وبذلك تساهم بشكل فعال في تقوية الورقة • وفي نجيليات البيئة الجافة يكون النسيج السكلرنكيمي جزءا كبيرا من نسيج الورقة كما يتضح ذلك في ورقة نبات **Ammophila arenaria** على سبيل المثال . وتحاط الحزمة الوعائية عادة بغمد حزمي من طبقتين من الخلايا : الداخلية منها غليظة الجدران محاكية بذلك طبقة القشرة الداخلية أو مغلظة بصورة عادية ذات طبيعة ميكانيكية ، اما الخارجية فتتكون من خلايا برنكيمية عادية رقيقة الجدران تفتقر عادة الى الكلوروفيل ولذلك فهي سهلة التميز عما يحيطها من نسيج متوسط وقد تحتوي على كلوروفيل ولكن بكمية اقل مما تحتويه الخلايا المجاورة .

التركيب الداخلي لعنق الورقة **Internal Strueture of Petiole**

قد يتخذ عنق الورقة في بعض الاحيان في المقطع المستعرض شكلا دائريا كاملا ولكن الحالة الاكثر شيوعا هي أن يكون المقطع على هيئة دائرة غير كاملة ، منبسطا او مقعرا من الجهة العليا مع وجود حافتين بارزتين بدرجات متفاوتة تختلف باختلاف النباتات • اما الاشرطة

الوعائية و المسارات الورقية فتختلف في طريقة انتظامها وتركيبها تبعا لذلك · ففي الاعناق المستديرة تتخذ الاشرطة الوعائية نفس الوضع والتركيب الموجودين في الساق التى امتدت منها هذه الاشرطة كما هى الحال في عنق ورقة نبات أكاليفا Acalypha او تكون اسطوانة جوفاء كما في عنق ورقة نبات الخروع Ricinus communis · اما في الاعناق ذات السطح العلوي المنبسط أو المقعر فقد تتخذ الحزم الوعائية شكل حدوة الحصان كما في عنق ورقة نبات بوذية Buddleia وفي حالات اخرى قد تنحرف الاشرطة الوعائية عن مسارها بالاضافة الى انها ايضا تتجزأ بحيث تصبح مرتبة في أكثر من حلقة واحدة كما في عنق ورقة نبات خف الجمل **Bauhinia** . اما النسيج الاساسي فيكون الجزء الخارجي منه مكونا عادة من خلايا مغلظة الجدران وتكون هذه الخلايا على هيئة يسيج كولنكيمي Collenehyma في اعناق اوراق ذوات الفلقتين وعلى هيئة نسيج سكلرنكيمي Sclerenchyma في ذوات الفلقة الواحدة ، أما بقية النسيج فيتكون من خلايا برانكيمية رقيقة الجدران تتسع تدريجياً كلما اتجهت نحو المركز .