مجلة جامعة تشرين للدراسات والبحوث العلمية — جمادى الآخرة ١٤٠١
المجلد الرابع ـ العدد الاول من ١٠٣ الى ١٢٧ — نيسان ١٩٨١

الميكوريز

الدكتور ظريف العش
كلية الزراعة

يعتبر التكافل القائم بين الفطريات الميكوريزية وجذور بعض النباتات من أهم الظواهر الحيوية في التربة حيث تقوم هذه الفطريات بتوفير الكثير من المواد الغذائية وعوامل النمو للنبات لدرجة أن نجاح تحريج بعض المناطق لأول مرة يعتمد كثيرا على وجود هذه الفطريات ببعض المواد اللازمة للنمو .

ان الجذور الميكوريزية تعتبر أكثر مقاومة للأمراض الناشئة عن ميكروبات التربة نتيجة للحاجز الميكانيكي الذي يقوم بتأمينه الغطاء الفطري في الميكوريز الخارجي وكذلك قدرة بعض هذه الفطريات على انتاج مضادات حيوية تؤثر على الميكروبات المرضية في المنطقة المحيطة بجذور النباتات لذلك يعتبر خلط هذه الفطريات في التربة المعدة لزراعة بعض الاشجار كالأشجار الحراجية أو بعض النباتات الحولية كالقمح وبعض البقوليات من الأمور الهامة جدا لدرجة أن بعضهم قال ان عملية تكوين الميكوريز بشكل كبير هو في نفس المستوى من الاهمية مع انتاج القمح .

ان الاسم Mycorrhize كان قد استعمل لاول مرة من قبل FRANK عام ١٨٨٥ وذلك لتمييز الناتج عن اتحاد جذر مع فطر ،وكان هذا الباحث قد ميز قبل ذلك الميكوريزالخارجي الذي كان يسمى Mycorrhizes ectotrophes ويسمى حاليا Ectomycorrhizes حيث يشكل الفطر غطاء أو غمدا يحيط بالجذر ثم يتخلل بين خلايا القشرة ، وكذلك الميكوريز الداخلي والذي كان يسمى Mycorrhizes endotrophes ويسمى حاليا Endomycorrhizes حيث يخترق الفطر الجذر ويتخلل داخل الخلايا .

وفي نهاية القرن الماضي عرف لدى الصنوبر ،البندق ،الكستناء السحلبيات (Orchidées) السرخسيات (Ptéridophytes) والطحالب (Bryophytes) مايشبه تلك الظاهرة .

وخلال ذلك كانت الدراسات الاولية قد اجريت من قبل Noël BERNARD عام ١٩٠٩ على النباتات السحلبية ،وفي ابحاث اصبحت كلاسيكية وذات قيمة علمية فان هذا الباحث كتب بدقة التركيب البنيوي كما عرف وزرع الفطر ونجح في احداث العدوى الصناعية كما اشار الى الدورالتكافلي في تطور الاجنة والبادرات .

ان الاعمال التي تبعت ذلك زادت بشكل كبير حصرالتكافل السابق في المملكة النباتية وحددت بدقة العلاقات التشريحية والفيزيولوجية بين شريكي هذا التكافل واوضحت الفائدة العلمية له .

ان ظاهرة التعايش التكافلي هذه تبدو عامة ومهمة خاصة للنباتات ذات الاهمية الاقتصادية والانسانية (نباتات العائلة النجيلية ،الوردية البقولية ،السنديانية (Fagacées) والصنوبرية (Pinacées) .

وكما يشير MARKS ١٩٧٣ ((وعلى العكس من وفرة المعلومات المتجمعة حول التركيب البنيوي والفيزيولوجي ،هنالك معلومات منشورة وقليلة حول سيتولوجية هذا الاتحاد القائم بين الجذر والفطر)).

ان اغلب الدراسات للعلاقة القائمة مابين العائل والفطر بواسطة الميكروسكوب الالكتروني تنصب على الحالة التطفلية ،وان جملة الابحاث الحديثة تسمح بالاقتراب من الظواهر الخلوية وذلك فيما يخص المكيوريز الداخلي والخارجي على السواء .

شكـــل وتصنيـف الميكوريـــز

Morphologie et classification des mycorrhizes

اولاً : الميكوريز الداخلـــــي Les endomycorrhizes :

من الصعوبة بمكان ان نميز لاول وهلة بين جذر مصاب بطفيـــل داخلي من آخر عديم الاصابـــــة .

اذا كان معلوما ان النبات يكون ميكوريز اداخليا فان الفاحص يرى في أكثر الاحيان خيوطا او هيفات أو كتلا منها داخل الخلايـــا ومن النادر الا يرى ذلـــك .

ان قلة الشعيرات الماصة ،الشكل المحدب والمفتول ووجود مناطـق كثيفة معتمة او بنية كل ذلك يسهل عملية البحث ولهذا سيفضل عمـل المقاطع النباتية الطولية أو هرس المقاطع النباتية العرضية وهكـــذا سيكون سهلا ملاحظة الميكوريز الداخلي عند النباتات السحلبية Orchidées والزنبقية Liliacées مثلا ،وحسب طبيعة الفطر المتكافل نستطيـع ان نميز نوعين من الميكوريز الداخلـــي :

١ ـ الدعامي (البازيدي) ـ طراز سحلبـــــــــــــــــي Les endomycorrhizes à basidiomycètes .

ان الفطريات الميكوريزية الداخلية تتبع الاجناس التاليـــــة : Corticum , Rhizoctonia ,

Xerotus , Marasmius : Mycena , Clitocybe

وان اغلب هذه الاجناس تتبع الفطريات الدعامية (البازيدية) وهي ذات هيفات مقسمة بحواجز عرضية مثقبة (شكل ١) .

هذا الطراز من الميكوريز يوجد بصورة رئيسية لدى النباتـــات السحلبيـــــة .

٢ ـ الاولي او البدائي ـ طراز حوصلي وتفرعـــــــــــــــي Les endomycorrhizes à phycomycètes

ان الفطريات المشتركة في هذا التكافل تصنف ضمن جنس Endogone (بعض انواع هذا الجنس مثل E.lactiflua تستطيع تكويـــن الميكوريز الخارجي لدى النباتات الصغيرة لـ Pinus strobus) وتعطي حوصلات او تفرعات خيطية ،الهيفات غير مقسمة وهي امـا

ان تنتج ابواغا (جراثيم) كلاميدية Chlamydospores كما هو الحال في E.mosseae او زيجية Zygospores كما في E.calospora .

هذا الطراز من الميكوريز الداخلي نجده لدى عاريات البذور Gymnospermes غير الصنوبريات كما في Taxus التابع لعائلة Taxacées ثم Cupressus التابع لعائلة Cupressacées ، كما نجده لدى مغطاة البذور Angiospermes كنباتات العائلة البقولية مثل جنس Allium والوردية كما في جنس Fragaria.

ثانيا : الميكوريز الخارجي : Les ectomycorrhizes :

وعلى العكس من الميكوريز الداخلي فان الميكوريز الخارجي يمكن معرفته بسهولة ويكفي لذلك تتبع جذر شجرة خلال الدبال حيث يبدو هذا الميكوريز على شكل جذور قصيرة متفرعة لحمية وغالبا مغلفة بطبقة من الميسيليوم الابيض وفي بعض الاحيان يكون ملونا بالوان حية كالوردى القريب من البرتقالي كما في السنديان مثلا Chêne .

يتكون الميكوريز الخارجي من غطاء فطري يغلف الجذور وشبكة من الهيفات تسمى بشبكة هارتيج Hartig تتخلل بين خلايا القشرة ،وتبعا لطبيعة الفطر يمكننا ان نميز مجموعتين من الميكوريز الخارجي :

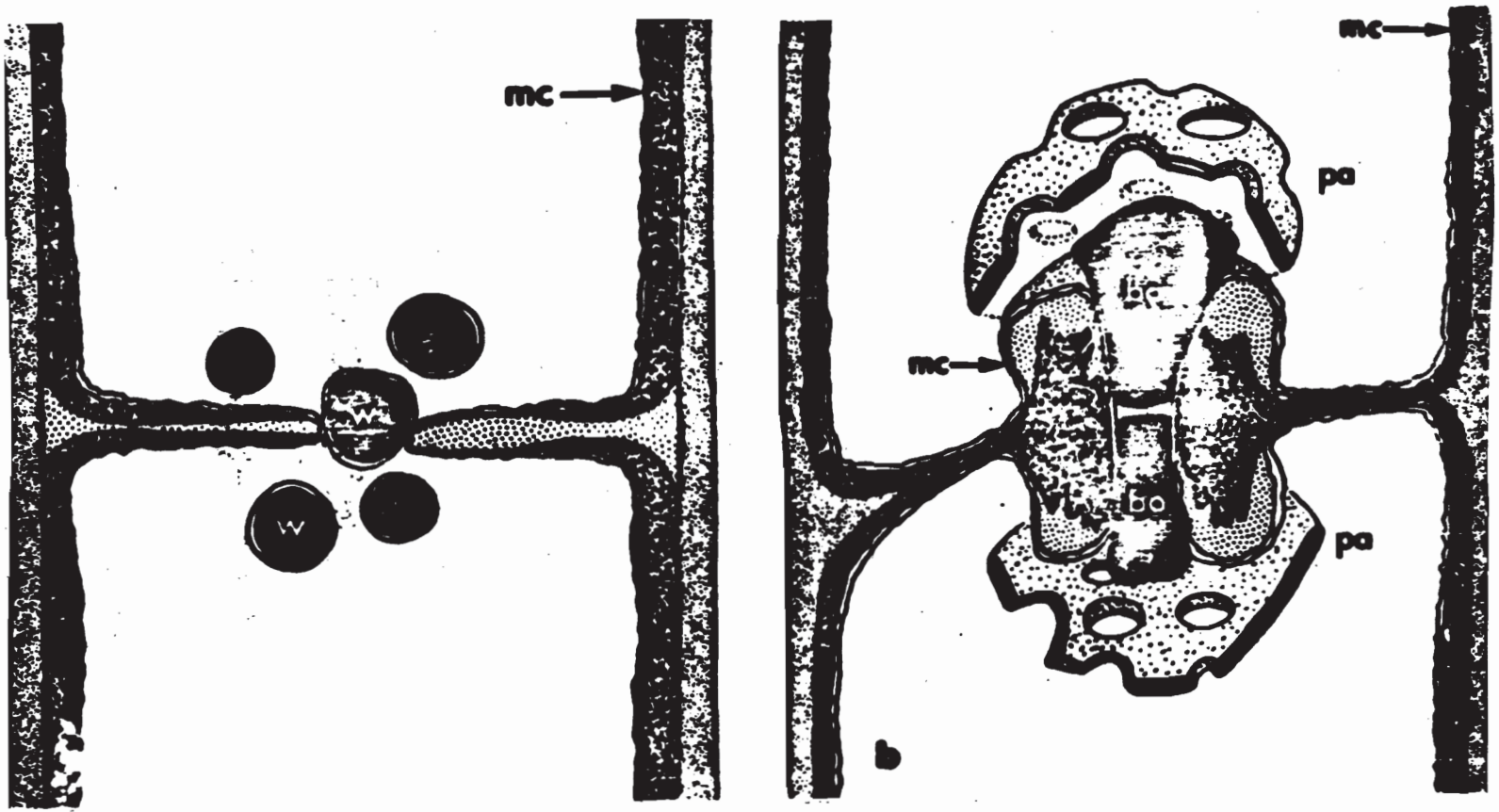
١ - الزقي (الاسكي) Les ectomycorrhizes à ascomycètes.

ان الاتحاد القائم مابين جذور السنديان والفطر المسمى Truffe معروف جدا ،كما ان Elaphomyces ماهي الا فطريات زقية تكون الميكوريز الخارجي المرتبط بالصنوبر وان بعضا من الفطريات التابعة لعائلة Pézizacées يمكنها تكوين هذا النوع من الميكوريز على جذور بعض الاشجار . ان الميكوريز الخارجي الزقي يتكون على جذور عدد كبير من الاشجار كالسنديان ،الصنوبر، Bouleau , Epicéa , Douglas .

ان طراز الميكوريز الاسود المهدب والمعروف باسم Cenococcum يتكون بواسطة فطر زقي ايضا ،هذه الفطريات الزقية تتكون من هيفات مقسمة بحواجز وان هذه الحواجز مزودة بحبوب Woronine (شكل ١).

ميكوريزخارجي مخلّق مخبريا بين العطر الاسكي graniforme
Cenococcum وجذور بادرات Epicéa لاحظ الجذورغيرالميكوريزية •

١ ـ ميكوريز حديث عمره شهرا واحـــدا •
٢ ـ ميكوريز اكبر عمرا (٤ اشهـــر) •



(الشكل ١)

ثقوب الحواجز العرضية لهيفات الفطريات الميكوريزية .

a = في حالة الفطريات الاسكية (الزقية) لاحظ الحاجز العرضي المثقب والمزود بحبوب Woronine (W) .

b = في حالة الفطريات البازيدية (الدعامية) لاحظ الحاجز العرضي المثقب كما لاحظ اطراف الثقب المنتفخة (Dolipore) بالاضافة الى السدادات (bo) الموجودة ضمن الثقب والاقواس البروتوبلازمية المغلفة (pa) .

٢ ـ الدعامي البازيدي (Les ectomycorrhizes à basidiomycètes) .

رغم ان الابحاث الحديثة تشير الا ان الميكوريز الخارجي الزقي منتشر بشكل غزير لكننا نعتبر عادة ان اغلب هذا النوع من الميكوريز الخارجي يتكون بواسطة الفطريات الدعامية وهو يتشكل على جذور اغلب الاشجار الحراجية مثل Chêne , Hêtre , Boulcau Douglas , Epicéa , Sapin , Pin , Eucalyptus .

ان الفطريات المشتركة في تكوين هذا النوع من الميكوريز تنتمي الى أكثر من ٥٠٠ نوع من الفطريات الراقية الا أننا حتى الآن ـ باستثناء بعض الحالات الخاصة ـ لانستطيع تمييز هذه الانواع بالاعتماد على بعض الملاحظات المورفولوجية ،حتى ان نفس الميكوريز يختلف بشكله الظاهري ويبدو ان ذلك يسبب الاشجار وليس بسبب الفطر ،فنرى مثلا ان الميكوريز المتكون على الصنوبر متفرع بشكل شوكة الطعام بينما المتكون على اشجار اخرى يكون بشكل عنقودي، كما توجد اشكال عقدية ايضا .

ان الغطاء الفطري يختلف سمكا ولونا كما يختلف شكله الخارجي وان الخلايا القشرية تختلف بمدى احاطتها بشبكة هارتيج من طبقة بصورة عامة الى عدة طبقات .

وقد وضع ZAK عام ١٩٧٣ الخطوط العريضة لتصنيف أكثر دقة فهو يشير الى الدور الفعال الذي تلعبه الشجرة وكذلك الفطر بالاضافة الى الظروف المحيطة ،ويبدو ان المعرفة الاكيدة للميكوريز تعتمد على عدد كبير من الصفات الثابتة تقريبا والصعبة التمييز والتقدير كاللون والطعم ، الرائحة ، Rhizomorphe , سطح الغطاء الفطري ، التفاعلات الكيميائية ثم Flourescence الخ .....

ثالثا : الانواع الاخرى من الميكوريز :

بجانب النوعين السابقين نجد ايضا ضمن المؤلفات العلمية انواعا اخرى تغطي مفهوما محددا ودقيقا تقريبا وهي :

١ ـ Péritrophes وهي عبارة عن تراكيب او معقدات تمثل شكلا من الاتحاد الرهيف وتتكون في نبات Glechoma hederacea (نبات عشبي ذو ازهار زرقاء اللون ينموفي الغابات في ظل الاشجار الحراجية)

وهي تخص فطريات دنيئة Phycomycètes وفطريات دعامية Basidiomycètes وفطريات ناقصة Deuteromycètes في آن واحد.

٢ - Mycothalles et Mycorrhizomes هذه التراكيب قريبة من الميكوريز الداخلي الا ان الفطر يهاجم الجهاز الخضري للطحالب Bryophytes او جذمور Rhizome السحلبيات بدلا من الجذور وان كانت هذه الفطريات معروفة بشكل قليل الا ان طبيعتها مجهولة .

٣ - Ectendomycorrhizes استعملت هذه التسمية لتمييز الميكوريز الذي يملك غطاء فطريا وشبكة هارتيج (وهي صفة الميكوريز الخارجي) ثم هيفات داخل الخلايا (صفة الميكوريز الداخلي)وذلك في آن واحد ،هذه التراكيب توجد على الارجح لدى نباتات عائلة Abiétacées وعائلة Eriacées وان نباتات عائلة Butalacées تعتبر المثل الكلاسيكي لهذه التراكيب .

وقد اجريت دراسات بواسطة الميكورسكوب الالكتروني اوضحت ان الهيفات الفطرية لاتهاجم الا الخلايا الميتة وذلك في نبات الـ Bouleau ونباتات عائلة Abiétacées على السواء .

وفي رأي Strullu ١٩٧٥ فان الـ Ectendomycorrhizes الحقيقي يجب ان يشير الى وجود هيفات في الخلايا الحية وحتى الى رؤية ظواهر هضم الفطر الداخلي ،ولذلك فان هناك مجالا للتفكير بان كثيرا من الحالات يكون المقصود منها ميكوريز داخلي حيث - كما يقول Boullard ١٩٦٨ - ان هيفات شبكة هارتيج تأخذ بعضا من الحرية مع الخلايا التي تعمل كعائل لكن الفطر لم يعد يملك كمتكافل حقيقي بل كطفيلي أورمي . وقد لوحظ في نبات Bouleau بالاضافة الى وجود الغطاء الفطري وشبكة هارتيج تكاثر الهيفات في الاسطوانة المركزية خاصة في خلايا الخشب .

اولا : الميكوريز الداخلي :

ان لدراسة جذور النباتات السحلبية المأخوذة في فصل الربيع اظهرت الاوجه الرئيسية لهذا التكافل،كطبيعة الفطر الداخلي ،العلاقة مابين الفطر والعائل ،تغيرات خلايا العائل وخاصة الظاهرة الخاصة في المملكة النباتية والتي تمثل هضم الفطر الداخلي والتي سماها BERNARD عام ١٩٠٩ باسم Phagocytose .

ان الفطر المتكافل يهاجم قشرة الجذور اما الاسطوانة المركزية فتكون خالية من الاصابة ويظهر الفطر الداخلي بشكلين :

- الاول خيطي داخل الخلايا التي تحويه (الخلايا المستضيفة وغالبا الخلايا المحيطية من القشرة) حيث تظهر الهيفات معزولة وغير متفرعة ،وبواسطة الميكروسكوب الضوئي مع مقاطع نباتية سميكة تظهر الهيفات بشكل كتل .
- الثاني على شكل تجمع هيفي داخل الخلايا الهاضمة الموجودة في الجزء الاخير من النسيج البارانشيمي ،هذه التجمعات من الهيفات المتبقية تمثل تركيبا متحد المركز ويقعون بصورة عامة في منتصف الخلية على جانب النواة المتضخمة ،وقد يوجد الشكل الاول والثاني معا في بعض الخلايا .

١ - سيتولوجية خلايا العائل والفطر :

ان التغيير الاساسي للخلايا التي تعمل كعائل يكون في النواة حيث تتضخم ،وتمتلك غالبا حدودا اميبية الشكل (٢٠ - ٥٠ ميكرون) وتحتوي على نوية كبيرة وقطع صغيرة من الكروماتين الكثيف كما وجد أن هذا النوع من النواة يحتوي على كمية كبيرة من ADN مقارنة بالكمية الموجودة في الخلايا غير المصابة .

يحتوي السيتوبلازم على عناصر تخلق Plastes بدون نشا لكن يظهر شبكة من الانابيب الدقيقة المتشابكة .

ان وجود الفطر المتكافل يغير من كمية واستعمال سكريات العائل ،غير ان Nieuwdorp ١٩٧٢ يعتبر أن الخلايا تحتوي على

كمية كبيرة من النشا قبل الاصابة وان هذه المادة تختفي عندما تبدأ عملية تكاثر الفطر ،ومع هذا فقد لوحظ في نبات Taxus وجود جبيبات من النشا في خلايا بدأ الفطر بالتكاثر فيها .

ان عدد الفجوات كبير وهي ذات حجوم محتلفة وتوضعها على محيط الخلايا يكون محددا بواسطة الفطر .

كل هذه الظواهر من تضخم النواة وغياب النشا الى العدد الكبير من الفجوات تترجم النشاط الاستقلابي الضخم لهذه الخلايا الكبيرة .

يوجد الفطر على هيئة هيفات ذات نطاق دائري مغلفة بواسطة بلازما العائل ،وان جدار الهيفات يظهر طبقتين :

- الداخلية منهما فقط ترجع في الحقيقة الى الفطر والخارجية تتكون بواسطة العائل ،هذه الهيفات مقسمة بجدر عرضية ذات ثقوب مركبة Dolipore ومزودة بقوسين بروتوبلازميين Parenthèsomes كما في حالة الفطريات الدعامية الحرة يضاف الى هذا احتواؤها على كل العناصر التي تتألف منها الخلية العادية وكذلك الغلوكوجين .

٢ - مراحل واوجه النشاط لظاهرة Phagocytose :

ان الهيفات الموضوفة سابقا تؤلف مرحلة التطور الداخلي للفطر في الخلايا التي تحويها (المستضيفة) هذه المرحلة (المرحلة الاولى) تتميز بهيفات منفصلة ذات مظهر حي وسيتوبلازم غني بالغلوكوجين .

ان هضم الفطر الداخلي يظهر اولا عن طريق هدم السيتوبلازم الفطري وان المرحلة الثانية يمكن ان توصف كالتالي :

هيفات منفصلة اسطوانية الشكل في البداية ثم تتغلظ وتصبح مسطحة ذات محتويات خلوية في طريق التحلل ،ثم تتوضع الخيوط بشكل تجمعات محاطة ببلازما الخلية التي تعمل كعائل .

وفي المرحلة الثالثة فان الفطر الداخلي يظهر على هيئة تجمعات متبقية من الهيفات المتشابكة والمحتفظة بجدرها .

وفي المرحلة الرابعة فان الخلية التي تعمل كعائل تظل حية وان البلازما تحيط تجمعات كبيرة متبقية مؤلفة من هيفات ذات جدر في طريق التحلل (شكل ٢) .

(شكل ٢)

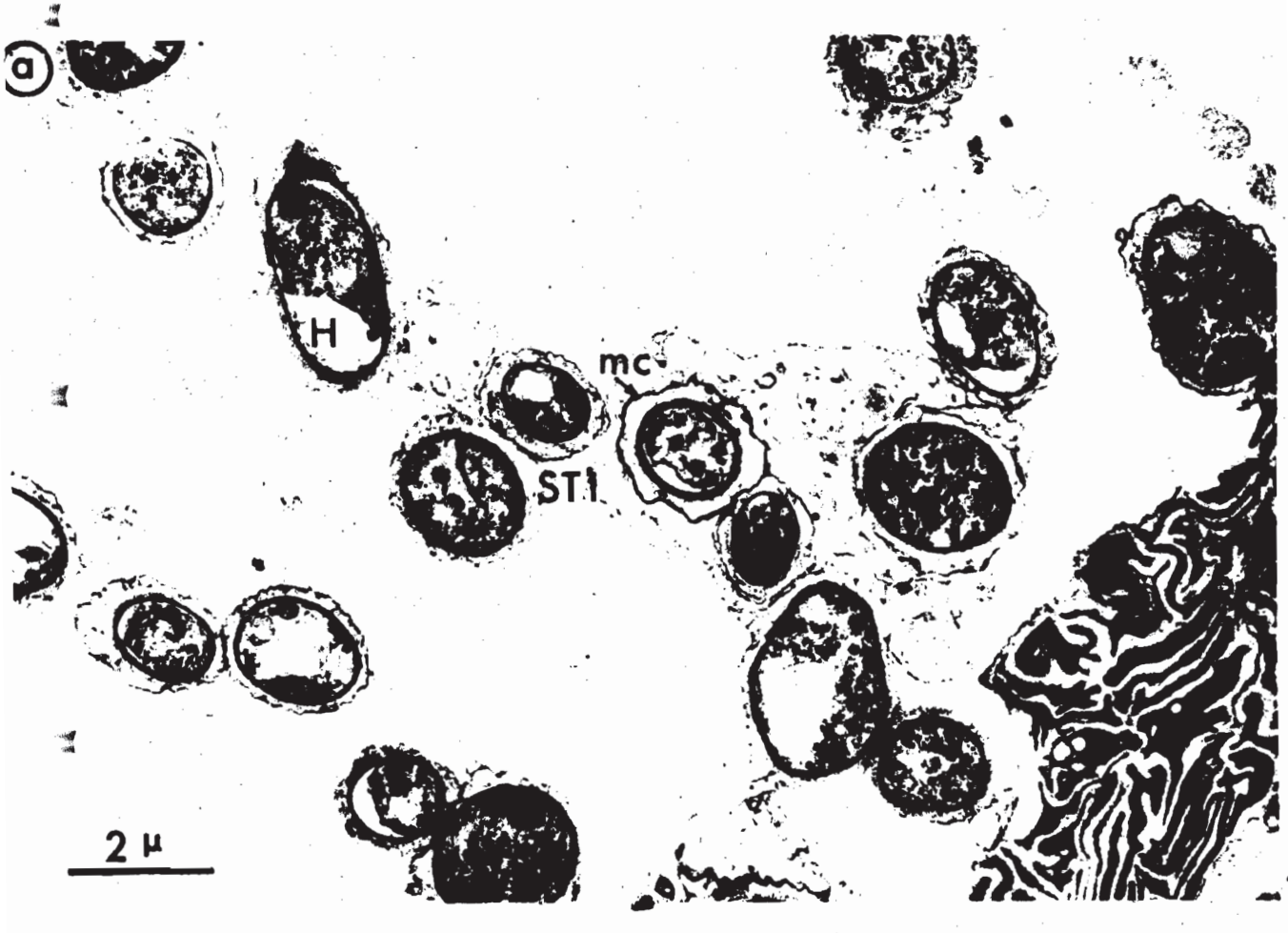
الميكوريزا الداخلي البازيدى السحلبي (Dactylorchis maculata)

a = هيفات الفطر داخل الخلية خلال المرحلة الاولى من الهضم (ST_1) (١٠٫٠٠٠x)

b = خلية تظهر الثلاث مراحل الاخرى من الهضم :

- ST_2 مرحلة تكون فيها الهيفات (H) منفصلة والمحتوى الخلوي في طريق التحلل
- ST_3 مرحلة تتكون من تجمعات متبقية من الهيفات المتشابكة والمحتفظة بجذرها .
- ST_4 مرحلة تمثل تجمعات متبقية من هيفات ذات جدر في طريق التحلل .

لاحظ الغشاء البلازمي (mc) الذي يحيط بالهيفات وبالتجمعات الهيفية المتبقية (٥٠٠٠ x)



يمكن ان تكون الخلية هاضمة ومستضيفة في نفس الوقت ، فلدى النباتات السحلبية Orchidées وجد ان الفطر يمكن ان يتكاثر عدة مرات متتالية في نفس الخلية (ولو ان هذه الحقيقة لم تؤكد بعد بشكل قطعي)وان كل مرة من مرات التكاثر المتتابعة السابقة ربما لاتمثل اصابة جديدة للجذر ولا حتى للخلية لكن على الارجح قد تمثل تجديدا لنشاط جزء من الفطر استطاع ان ينجو من الهضم الاول .

ان تسمية الخلايا الهاضمة والمستضيفة يجب الا يعتبر أكثر من عملية وصف ليس القصد منه التمييز بين نسل خلوي مختلف .

ان الميكروسكوب الالكتروني يسمح بوصف هذه الظواهر بدقة غير ان اوجه النشاط لازالت غير واضحة ،لكن بعض المؤلفين امثال Williamson ثم Protsenko عام ١٩٧٣ يعتبرون ان ظواهر هضم الفطر الداخلي مرتبطة بنشاط بعض الانزيمات التحللية كما يمكن التفكير بان ظاهرة الهضم هذه ربما تنتج بصورة مباشرة في الطبيعة نتيجة لبعض العناصر المتبادلة مابين الفطر من جهة والنبات من جهة اخرى .

ان دراسة الميكوريز الداخلي من طراز حوصلي لنبات TQXUS baccata ثم Allium تظهر أن الميكوريز الداخلي يشكل وحدة على المستوى السيتولوجي .

ان الفطريات داخل الخلايا مغلفة دائما بالصفيحة البلازمية Plasmalemme وان هضم الفطر الداخلي يحدث بواسطة هدم الهيفات وتكوين تجمعات متبقية .

ان مراحل الهضم لدى نبات Taxus محددة أكثر مما هو لدى النباتات السحلبية وهذا يمكن تفسيره بالهرم المبكر للخلايا التي تعمل كعائل .

وقد وجد لدى نبات Allium shoenoprasom تجمعات كبيرة ناتجة عن الهضم تحتل مركز الخلية مزودة بقشرة جدارية سيتوبلازمية وفجوة كبيرة ،هذه التجمعات تشتمل على مرحلتين وتتكون بواسطة الاضافة المتتابعة للهيفات المتحللة .

في الطبيعة تعطى العائلة Abiétacées (Pinus) والعائلة Bétulacées (Bétula) ثم Fagacées (Quercus) امثالا رائعة للميكوريز الخارجي .

ان ملاحظة المقاطع النباتية بواسطة الميكروسكوب الضوئي تشير الى ان الميكوريز الخارجي المأخوذ في طور مورفولوجي مميز بواسطة التفرع الذي يأخذه شكل شوكة الطعام في الصنوبريات والشكل العنقودي للانواع الاخرى يكون مؤلفا من غطاء فطري ومن شبكة هارتيج وان الغطاء الفطري يغلف الجذر ويتألف من عدة طبقات من الهيفات المتجمعة بطريقة تشبه النسيج البارانشيمي ، اما شبكة هارتيج فتحيط بخلايا القشرة وتبقى الاسطوانة المركزية خالية من الاصابة ،وان وجود شبكة هارتيج يعتبر ميزة للميكوريز الخارجي الحقيقي .

ان الهيفات المكونة للطبقة الخارجية من شبكة هارتيج تتصل بصورة عامة ببعض خلايا القشرة الملونة باللون البني والتي تسمى غالبا "بالخلايا التانينية " هذه الخلايا يمكن ان تحتوي بداخلها على الهيفات الفطرية ،وفي عمق النسيج القشري فان الخلايا الجذرية المتصلة مع شبكة هارتيج تظهر فجوات كبيرة الحجم وقشرة رقيقة من السيتوبلازم الجدارى ، اما النواة الموجوده في مركز الخلية او على جوانبها فتظهر واضحة وغير مشوهة وغير متضخمة .

ان الميكروسكوب الالكتروني يسمح بايضاح سيتولوجية وعلاقة شريكي التكافل كما يسمح بتمييز الميكوريز الناتج عن فطريات زقية من الناتج عن فطريات دعامية .

الوسط الميكوريزي Mycorrhizosphère :

كان Foster و Marks (١٩٦٦ - ١٩٦٧) اول من اشارا الى وجود بكتريا مشتركة مع الميكوريز وبالتالي اول من اوضحا مفهوم الـ Mycorrhizosphère وذلك بالاستعانة بالميكروسكوب الالكتروني ،كما اكد Strullu ١٩٧٣ وجود بكتريا على هيئة فلقات تتوضع بشكل حلزوني على جانب الغطاء الفطري للميكوريز

الزقي ،هذه البكتريا قد تشترك في اتلاف جدر الفطريات الميكوريزية ،كما يوجد ايضا بعض الفطريات غير الميكوريزية -اي التي لاتشترك في التكوين الميكوريزي - على سطح الجذور الميكوريزية القصيرة .

ان مجموع هذه الكائنات الحية الدقيقة تشكل فيما بينها تكافلا حقيقيا او وحدة حياتية حقيقية Microbiocenose تشترك في سير تطور التعايش الحاصل مابين الجذر والفطر (الميكوريز) مكونة بافرازاتها حاجزا كيميائيا يحفظ الجذور من العوامل المرضية كما قد تكون هذه المجموعة من الاحياء الدقيقة مسؤولة ايضا عن تثبيت الآزوت الجوي وذلك كما قال HARLEY ١٩٦٩ .

الغطاء الفطري Le manteau fongique :

يبدو الغطاء الفطري كالنسيج البارانشيمي لدى الصنوبريات وذلك عند الفحص بالميكروسكوب الضوئي ، اما بواسطة الميكروسكوب الالكتروني بالياج فتظهر الهيفات الموجودة على السطح الخارجي للجذر بشكل اسطواني بصورة عامة وتفرعها قليل ،ولاجل تكوين الغطاء الفطري فان الهيفات تتفرع بكثرة وتنتشر على السطح متجمعة ومتجاورة مع بعضها بعضا ، اما الجزء الداخلي من الغطاء فانه يتألف من خلايا متوضعة بشكل عشوائي في حالة الميكوريز الزقي ،وفي مرحلة التطور الكامل فان الغطاء الفطري يتألف من منطقتين متميزتين :

- المنطقة الخارجية وتتألف من هيفات تفتقر الى المحتوى الخلوي ماعدا بعضها الباقي والمتبعثرمع بعض الحبوب الداكنة والتي يمكن ان تكون حبوب Woronine المتحررة من الحواجز العرضية للهيفات بالاضافة الى مادة داكنة تجمع الهيفات على شكل بارانشيم .

- اما المنطقة الداخلية فان جميع الهيفات تظهر محتوا خلويا غير فاسد حيث يمكن التعرف على الانوية الكروية والتي يصل قطر كل منها الى حوالي ٢ ميكرون ، بالاضافة الى النوية وبعض الكتل من الكروماتين المحيطي ، اما الميتوكوندريا المتطاولة غالبا والفجوات الصغيرة فيمكن ايضا ملاحظتهم . ان البلازما

الشفافة تحتوي على جبيبات متباينة قليلا ،ريبيبوزوم ، غلوكوجين وبعض حبوب Woronine الداكنة التي تلاحظ على جانبي الحواجز العرضية وفي افضل الحالات تكون قريبة من الفتحة الوسطى للحاجز العرضي .

اما فيما يتعلق بالميكوريز الخارجي الدعامى فان الحواجز العرضية ذات ثقوب مركبة Dolipore مزودة بقوسين بروتوبلازمين Parenthèsomes وفي هذا الطراز الكبير من الميكوريز نجد نفس النقاط السيتولوجية الموجودة في الميكوريز الزقي ،ففي الجزء الخارجي تظهر الهيفات وهي تفتقر الى المحتوى الخلوي اما في الجزء الداخلي فان خلايا الفطر تظهر كل العناصر الخلوية الطبيعية . وفي كل انحاء الغطاء الفطري فان الهيفات تتجمع وتتحد مع بعضها بواسطة مادة بينية اسمنتية تظهر فاتحة اللون عند الفحص بالميكروسكوب الالكتروني .

وقد اشار بعض الباحثين الى وجود هيفات تالفة بشكل جزئي على محيط الميكوريز الخارجي ومع ذلك فقد قالوا ان الهيفات الدعامية الفارغة ليست مرتبطة مع بعضها بعضا بواسطة المادة الاسمنتية السابقة ،ورغم عدد الحالات القليلة المعروفة فان الغطاء الفطري لدى الصنوبرويات Abiétacées يبدو انه يتهدم او يتلف ابتداء من الخارج وان التلف يتقدم باتجاه الوسط ،هذه الظاهرة وجدت ايضا في ميكوريز اشجار الـ Bouleau والـ Chêne بالاضافة الى ان ملاحظات بعض الباحثين اظهرت ان الهيفات الحية للغطاء الفطري تختلف قليلا عن هيفات الفطر الحر .

ان رؤية الحواجز العرضية المزودة بحبوب Woronine يشير الى ان الاتصالات البين خلوية في هذه الحالة هي زقية ميكوريزية تشابه تلك الموجودة في الفطريات الحرة ،وان عدد الحبوب Woronine يمكن ان يتغير من ١ – ٦ عند عمل المقاطع النباتية في الميكوريز .

وفي حالة الفطريات الدعامية فان الحواجز العرضية تظهر انتفاخا حلقيا مثقبا مصحوبا بقوس بروتوبلازمي وهذا القوس لايشير بصورة عامة الى أية علاقة مع شبكة البلازما الداخلية Reticulum endoplasmique والتي توجد دائما بقلة في الهيفات المتكافلة مع الجذور .

شبكة هارتيج Le réseau de Hartig :

كثير من الباحثين نشروا صورا عن شبكة هارتيج للميكوريز الخارجي الطبيعي ،هذه الطبقة الفطرية البين خلوية تكون الموقع الرئيسي للتبادلات بين المتكافلين (جذر ،فطر) وتخلق منطقة اتصال واسعة بين العائل والفطر التكافلي .

وقد اشير الى أن جميع الخلايا الفطرية لشبكة هارتيج حية وانها تماثل خلايا الغطاء الفطري في جميع النقاط ولهذا يبدو مهما بصورة خاصة التأكيد على الحالة الفيزيولوجية للخلايا الجذرية والتي لاتظهر غالبا في حالة حفظ جيدة نتيجة لصعوبات تكنيكية (عملية) .

ان الخلايا القشرية الخارجية التي لها علاقة مع شبكة هارتيج لاتظهر سيتوبلازما واضحا ،هذه الخلايا الجذرية تحتوي فقط على مادة تظهر داكنة بالميكروسكوب الالكتروني وملونة بلون بني في المقاطع نصف الرقيقة وذلك عند الفحص بالميكروسكوب الضوئي .

وفي حالة الميكوريز الخارجي الزقي فان الجدار الخلوي لخلايا القشرة لم يعد مميزا نتيجة للمادة الاسمنتية الداكنة الموجودة بين الهيفات ، هذه الخلايا الميتة تهاجم احيانا من قبل هيفات بين خلوية ذات مظهر يدل على انها هيفات حية ،ومع هذا فانها تختلف عن هيفات شبكة هارتيج والغطاء الفطري بان جذرها مركبة من طبقة واحدة ،علما بان وجود الطبقة الخارجية لدى بعض الفطريات يعتبر غير ثابت وذلك تبعا للحالة الطبيعية للوسط الذي تنمو فيه الهيفات . ففي حالة الميكوريز الخارجي الدعامي لدى نباتات Abiétacées فان المنطقة الخارجية لشبكة هارتيج تكون ايضا على اتصال مع الخلايا القشرية الميتة الخالية من السيتوبلازم وفي هذه الحالة فان جدر تلك الخلايا تظهر أكثر وضوحا بسبب تباين لونها مع لون المادة الاسمنتية البين هيفية التي تظهر فاتحة بواسطة الميكروسكوب الالكتروني ،كما تبدو الهيفات الاسطوانية الشكل غير مشوهة متجولة في داخل هذه الخلايا المحتوية على حبوب دائرية التي يمكن ان تكون عبارة عن مواد تانينية Tannins وذلك عند الفحص بالميكورسكوب الالكتروني بالياج .

وباختصار سواء كان ذلك في الميكوريز الخارجي الزقي اوالدعامي فان الجزء الخارجي من شبكة هارتيج على اتصال مع الخلايا الميتة ،هذه الخلايا يمكن ان نطلق عليها اسم الخلايا القشرية الميتة بدلا من الخلايا

التانينية وذلك بسبب موتها الحقيقي وعدم احتوائها على مـــــــواد تانينية بشكل مؤكد رغم ان هذه المواد منتشرة بصورة عامة في الجذور.

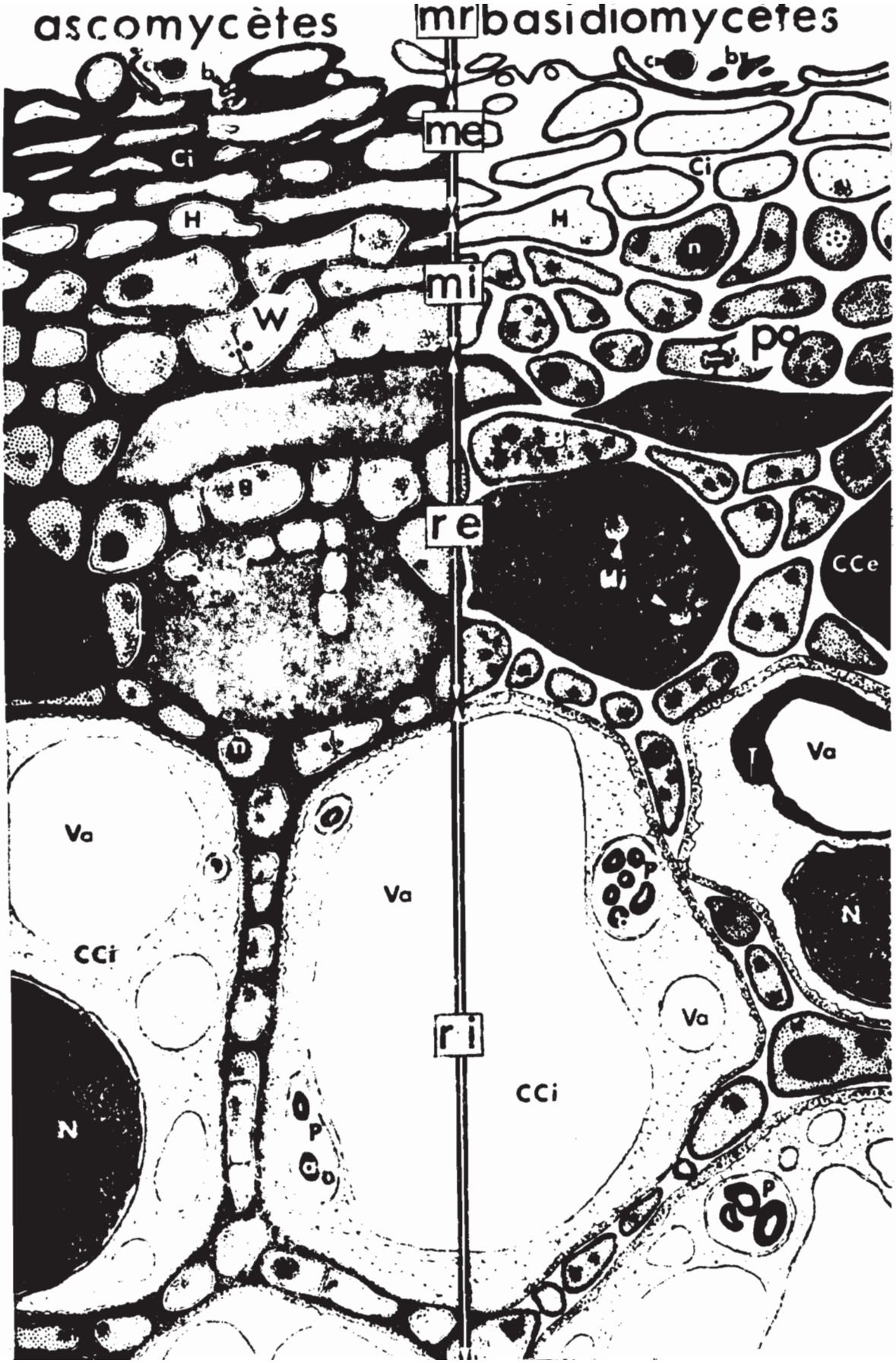
اما الجزء الداخلي من شبكة هارتيج فانه يتركب من خلايا قطرية حية وعند هذا المستوى فان الخلايا القشرية تملك فجوات كبيـــــــرة وسيتوبلازم محيطي ،كما لوحظ وجود بلاستيدات نشوية Amylifères وكل بلاستيدة يمكن ان تحتوي على عشر حبوب نشوية حجمها يتراوح مـــــن ٢ر٠ - ٥ر٠ ميكرون او انها تحتوي على عدد قليل من هذه الحبـــــوب (٢ - ٣) الكبيرة الحجم (اكثر من ٢ ميكرون) وعلى عكس ماهـــــو موجود في بلاستيدات الخلايا القشرية غير المتصلة مع شبكة هارتيـــــج فان هذه الحبوب النشوية تكون غالبا كروية او بيضاوية ومنفصلة كـــل منهما عن الاخرى ،وهذا يمكن تفسيرة بانه ظاهرة نقل السكريات باتجاه القطر ،كما تملك تلك الخلايا انوية ذات غشاء نووي واضح ،هذه الانوية لاتظهر مشوهة ،ولا متضخمة ويحتوي السيتوبلازم على الميتوكوندريـــــا Mitochondries الكروية الشكل .

اما في حالة الميكوريز الخارجي الزقي فان منطقة الاتصال بيـــــن جدار الهيفات والخلية الجذرية يمكن ان توصف بالآتـــــي (الشكل ٣) :

رسم توضيحي يبين الفرق بين الميكوريز الخارجي الزقي والبازيدي.

mr :الوسط الميكوريزي .
me :المنطقة الخارجية من الغطاء القطري
mi :المنطقة الداخلية من الغطاء القطري
re :المنطقة الخارجية من شبكة هارتيج
ri :المنطقة الداخلية من شبكة هارتيج
c :قطريات الوسط الميكوريزي (غير الميكوريزيـــــة) .
d :بكتريا الوسط الميكوريـــــــزي
H :هيفا الفطر الميكوريـــــــزي
Ci :المادة الاسمنتية بين الهيفيـــة

pa :اقواس بروتوبلازميـــــــة
Hi :الهيفا الداخلية للميكوريـــز الخارجـــــي .
CCe :الخلايا القشرية الخارجيـــــة .
CCi :الخلايا القشرية الداخليـــــة .
n :نواة الفطر الميكوريـــزي.
N :نواة الخلايا القشريـــــة .
p :عناصر تخلـــــــــق .
Va :فجـــــــــــــوة .
T :مواد تانينيـــــــــة .


ascomycètes
mr
basidiomycetes
me
mi
re
ri
Ci
H
W
B
n
Va
CCi
CCe
N
Mi
Po
P
Co

- ان الصفيحة البلازمية Plasmalemme للفطر متصلة مع طبقة فاتحة ذات حدود واضحة وسماكة متساوية وتساير الحواجز العرضية .

- ان الصفيحة البلازمية للعائل هي ايضا على اتصال مع طبقة فاتحة لكنها ذات حدود غيرواضحة بشكل مستمر وسماكة تختلف تبعا للخلايا .

- وبين هاتين الطبقتين السابقتين تمتد طبقة اخرى تظهر قاتمة بالميكروسكوب الالكتروني ذات حدود غير واضحة بشكل مستمر من ناحية جدار العائل انما واضحة من ناحية الطبقة الفاتحة للفطر ،هذه الطبقة توجد ايضا في حالة اتصال خليتين فطريتين سواء كان ذلك في الغطاء الفطري او في شبكة هارتيج ، اما فيما يتعلق بالميكوريز الدعامي فان الجزء الداخلي من شبكةهارتيجعلى اتصال ايضا بخلايا قشرية حية وان الخلايا الفطرية تتحد بواسطة مادة اسمنتية بين هيفين فاتحة اللون وهكذا نلاحظ دائما ان جدار العائل عند منطقة الاتصال مميز بشكل واضح عن المادة الاسمنتية .

- مقارنة بين صفات الميكوريز الخارجي الزقي والدعامي -

نتيجة للدراسات التي تمت على نباتات Abiétacées, Bétulacées ثم Fagacées وذلك بواسطة الميكروسكوب الضوئي والالكتروني وجد ان الميكوريز الخارجي الزقي او الدعامي في المرحلة الاكثر احتمالا من ناحية النمو يتركب كالتالي :

١ - ان الـMycorrhizosphère يحتوي على بكتريا وفطريات ارضية ، هذه الاحياء الدقيقة يمكن ان تكون متخصصة ومرتبطة بطبيعة هيفات الغطاء الفطري للميكوريز (شكل ٣) .

٢ - ان الغطاء الفطري يتركب من هيفات مرتبطة مع بعضها بشكل بارانشيمي بواسطة مادة اسمنتية بين هيفية وان المنطقة الخارجية لهذا الغطاء تتألف من هيفات ميتة خالية من الصفيحة البلازمية ومن العناصر الاخرى ،وان المادة الاسمنتية البين هيفية في هذه المنطقة هي في حالة تحلل نتيجة لفعل الكائنات

الحية الدقيقة الموجودة في الوسط الميكوريزي Mycorrhizosphère
اما المنطقة الداخلية له فتتألف من هيفات حية مزودة بجميع العناصر الخلوية الطبيعية وغنية بالغلوكوجين وانها متصلة بشبكة هارتيج .

٣ - ان شبكة هارتيج تتألف في مجموعها من هيفات حية تتوضع بصورة عامة بشكل خطي ،وان المنطقة الخارجية لهذه الشبكة متصلة مع الخلايا القشرية الميتة الخالية من الصفيحة البلازمية ومن العناصر الاخرى ، اما المنطقة الداخلية لها فهي على اتصال مع خلايا قشرية حية محتوية على جميع العناصر الخلوية الطبيعية غير المتحللة او غير المتدهورة بالاضافة الى بلاستيدات نشوية .
هذه التفاصيل تشير الا ان الغطاء الفطري يتهدم خلال مرحلة الشيخوخة او الهرم ابتداء من السطح الخارجي وان الغطاء الفطري ككل يظل متصلا مع الميسيليوم بواسطة اجزاء فتية تقع في مركز الميكوريز .

ان تطور الميكوريز على مستوى شبكة هارتيج تظهر بواسطة انحلال الخلايا القشرية المتتابع ابتداء من السطح الخارجي وباتجاه مركز الجذر ،هذا التحلل لخلايا العائل لاينطوي عليه بصورة قسرية وجود سيادة من الفطر على العائل ،لاسيما وان مدة بقاء الخلايا القشرية حية في الجذور اللاميكوريزية تعتبر محدودة .

ان ظاهرة تحلل الخلايا هذه تنتج من التفاعل الفيزيولوجي بين الجذر من ناحية والفطر الميكوريزي من ناحية اخرى .

ان هرم الخلايا القشرية يمكن ان يكون نتيجة لعزلها عن السيتوبلازم بواسطة الهيفات الفطرية التي لاتسمح باستمرار الاتصالات البين خلوية والضرورية لبقاء الخلايا النباتية حية .

من جهة اخرى وبصرف النظر عن طبيعة العائل نستطيع ان نميز الميكوريز الخارجي الزقي عن الميكوريز الخارجي الدعامي بالآتي :

١ - ان الميكوريز الخارجي الزقي يظهر هيفات مقسمة بجدر عرضية ، وسواء كانت تلك الهيفات في الغطاء الفطري ام في شبكة هارتيج فان جدرها العرضية مثقبة ومزودة بحبوب Woronine كما ان قطر الهيفات في الغطاء الفطري اكبر بصورة عامة من قطر

الهيفات في شبكة هارتيج ، اما على مستوى الجدر العرضية فان التغيير يكون في قطر الجدار العرضي فقط دون ان يتغير حجم الثقب وكذلك حجم حبوب Woronine .

بالاضافة الى الصفات السابقة فان هذا النوع من الميكوريز يظهر ايضا المادة الاسمنتية الداكنة البين هيفية ، هذه المادة الاسمنتية تتركب من الطبقة الخارجية لجدار الهيفات ، وعلى مستوى شبكة هارتيج فان منطقة الاتصال المؤلفة من الطبقة الخارجية لجدار الهيفات وجدار الخلايا القشرية هي ايضا داكنة (الشكل ٣) .

٢ - ان الميكوريز الخارجي الدعامي يظهر ايضا هيفات مقسمة بجدر عرضية ، سواء كانت هذه الهيفات في الغطاء الفطري ام في شبكة هارتيج فان الجدر العرضية مزودة بثقوب مركبة يرافقها اقواسا بروتوبلازمية ، وان هذه الاقواس مثقبة بصورة عامة لكن نادرا ماتظهر علاقة مع شبكة البلازما الداخلية .

اما المادة الاسمنتية البين هيفية فهي فاتحة اللون في الغطاء الفطري وكذلك في شبكة هارتيج اما في منطقة الاتصال مع الفطر فان جدر خلايا العائل تبقى اكثر وضوحا .

- اهمية الميكوريز في المحيط الحيوي -

تكثر الفطريات في التربة فقد يصل عددها الى عدة آلاف في الغرام الواحد وتنمو جيدا في الاراضي الحامضية التي لاتلائم نمو البكتريا والاكتنوميستس Actinomycètes .

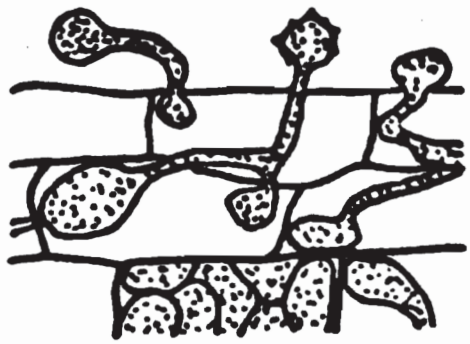
يسود البراري والسهول والمراعي الواسعة نباتات عشبية اغلبها من العائلة النجيلية التي تملك ميكوريزا داخليا ، اما في الغابات فتكثر الاشجار (المتساقطة الاوراق او المستديمة الخضرة) واغلبها يكون الميكوريز .

اما النباتات المزروعة من قبل الانسان فهي تقدم انتاجا عاليا وذلك بسبب عددها الكبير وقدرتها الانتاجية المرتفعة كالقمح والارز والذرة الصفراء وهي نباتات تكون الميكوريز ، اما النباتات البقولية فبالاضافة لوجود العقد الجذرية التي تثبت الآزوت الجوي نرى انها تكون الميكوريز .

ان الاهمية الكلية للميكوريز على مستوى المحيط الحيوي لاتقدر ولكن يمكن القول بانها ضخمة وعظيمة وحسب GELT ' SER ١٩٦٥ ، فان عملية تكوين الميكوريز بشكل واسع وكبير هو في نفس المستوى من الاهمية مع انتاج القمح .

وقد اثبت بان تكوين الميكوريز يحمي المجموع الجذري للنبات من الاصابة بفطريات مرضية ويفسر هذا بأن الفطر المرضي لايستطيع اختراق الجذر نتيجة للغطاء الفطري الميكوريزي (شكل ٤) المتكون او أن الفطر الميكوريزي يقوم بافراز مضادات حيوية في الوسط الميكوريزي مانعا بذلك تقدم الفطر المرضي باتجاه الجذور .

Phytophthora



(شكل ٤)

رسم توضيحي يبين دور الميكوريز الخارجي في حماية الجذر من مهاجمة بعض الفطريات الارضية المرضية .

١ ـ جذور غير ميكوريزية يخترقها فطر .

٢ ـ الميكوريز يعيق اختراق الفطر للجذر .

ومنذ عدة سنوات فان ابحاشاتجري(النمسا)على بعض انواع الصنوبر حيث تلقح النباتات وهي في المراقد (المساكب)بميسيليوم الفطر الميكوريزي المأخوذ من الطبيعة والمربى في المخبر في محلول غذائي يحتوي على الارجنين ثم على التراب العضوي (Tourbe) المعقم ،وتختلف الاستفادة التي يحصل عليها النبات نتيجة لذلك لكن الاكثر اهمية يقع في مجال التغذية المعدنية فالميكوريز يسهل امتصاص المواد المعدنية كالآزوت والفوسفور التي تحجز بسهولة في التربة .

ان الفطر يفرز احماضا وانزيمات تمكن من استعمال آلازوت في الاراضي ذات الدبال غير الناضج كما تمكن من استعمال فوسفور الانلتيت (فوسفات الكالسيوم الطبيعية) .

كما يقوم الفطر بانتاج بعض المركبات كحامض الغلوتاميك وعوامل النمو التي يستفيد منها النبات العائل مباشرة . اما الفطر الميكوريزي فانه يحصل على السكريات ومواد الطاقة من النبات العائل التي تسمح له بانتاج اعضاء التكاثر ،وباختصار فان عملية تكوين الميكوريز هي عملية تعايش متبادل Symbiose .

- المـــراجـــــــع -

1- BOULLARD B. (1968) .
Les mycorrhizes . Masson et Cie , Paris .

2- FOSTER R.C.and MARKS G.C. (1966).
The fine structure of the mycorrhizas of Pinus radiata.
Aust . J . Biol . Sci . (19) 1027 - 38 .

3- KIFEER E. (1974) .
Etudes des champignons mycorrhiziens et quelques autres souches associées à l'Epicéa en Lorraine . Thèse uni , Nancy , France .

4- LANIER et coll . (1976) .
Mycologie et pathologie forstières II . Masson , Paris .

5- MARKS G.C. and KOZLOWSKY T.T. (1973)
Ectomycorrhizae . Academic press 1 - 444 .

6- REISINGER O . et KILBERTUS G . (1975)
Documents de T.D. de microbiologie . Uni . Nancy , France.

7- STRULLU D.G. (1976)
Etudes des relations nutrition - développement et cytologie des mycorrhizes chez Douglas et les Abiétacées .
Thèse uni . Rennes , France .