الغُدَدُ الصُّمُّ في اللَّافقريَّات

تأليف
الدكتور زهير محمد عبد اللَّه الشاروك
نجم شليمون كوركيس

شركة أبناء شريف الأنصاري
للطباعة والنشر والتوزيع
صيدا - بيروت - لبنان

• المكتبة العصرية
الخندق الغميق - ص.ب: ١١/٨٣٥٥
تلفاكس: ٦٥٥٠١٥ - ٦٣٢٦٧٣ - ٦٥٩٨٧٥ ١ ٠٠٩٦١
بيروت - لبنان

• الدار النموذجية
الخندق الغميق - ص.ب: ١١/٨٣٥٥
تلفاكس: ٦٥٥٠١٥ - ٦٣٢٦٧٣ - ٦٥٩٨٧٥ ١ ٠٠٩٦١
بيروت - لبنان

• المطبعة العصرية
بوليفار نزيه البزري - ص.ب: ٢٢١
تلفاكس: ٧٢٠٦٢٤ - ٧٢٩٢٥٩ - ٧٢٩٢٦١ ٧ ٠٠٩٦١
صيدا - لبنان

الطبعة الأولى

٢٠١١م - ١٤٣٢هـ

جميع حقوق هذه الطبعة محفوظة للناشر

حقوق التأليف والاعداد محفوظة لدار ابن الأثير/جامعة الموصل

لا يجوز نشر، أي جزء من هذا الكتاب، أو اختزان مادته بطريقة الاسترجاع، أو نقله على أي نحو، أو بأي طريقة، سواء كانت الكترونية، أو بالتصوير، أو التسجيل، أو خلاف ذلك، إلا بموافقة كتابية من الناشر مقدما.

alassrya@terra.net.lb
E. Mail alassrya@cyberia.net.lb
info@alassrya.com

موقعنا على الإنترنت

www.almaktaba-alassrya.com

التقديم

في عهد الثورة المباركة، ثورة السابع عشر الثلاثين من تموز، والعراق يشهد التقدم والانتصار في كافة مجالات الحياة، ومنها المجال العلمي، ومن أجل استمرار هذا التقدم، تبرز ضرورة مواكبة ما يَسْتجدّ من تطورات علمية في مختلف الفروع، وذلك من خلال توفير وإعداد الكتب المنهجية والمساعدة العاملة باللغة العربية لكي يتسنى لأعزائنا الطلبة دراستها والاستفادة منها. ويُعدّ موضوع الغدد الصماء في اللافقريات Invertebrate Endocrinology من الموضوعات العلمية المهمة ذات المساس المباشر بالنمو والتكاثر والتجدد (الإخلاف) والتنظيم الأيوني والأوزموزي (التنافذي) والتغير في اللون وغيرها من الفعاليات الأيضية، ولكون اللافقريات تؤلف ٩٧٪ من مجموع أنواع الحيوانات في العالم الحيواني، ولعدم وجود مصدر عربي شامل في هذا الموضوع، لذا ارتأينا ضرورة القيام بتأليف كتاب عن «الغدد الصم في اللافقريات» يحوي عرضاً شاملاً وجيداً للغدد الصم ودورها الوظيفي، وفي الأقل، في الشعب الكبرى من اللافقريات. هذا، وسنقبل وبكل رضاً وترحاب أية اقتراحات مفيدة تردنا من أعزائنا الأساتذة والطلبة من شأنها أن تُحسّن وضع الكتاب علميّاً وإخراجيّاً.

ولا يسعنا إلاّ أن نشكر عمادتَيْ كلية العلوم والتربية في جامعة الموصل، ونشكر المقوّم اللغوي الدكتور جليل فالح رشيد (جامعة الموصل، كلية الآداب) والمقوّم العلمي الدكتور زهير إبراهيم فتوحي رحيمو (جامعة الموصل، كلية الزراعة والغابات) لما بذلاه من جهود مخلصة ومن اقتراحات وتوصيات مفيدة، كما نشكر مديرية مطبعة التعليم العالي في الموصل على قيامها بإنجاز طبع الكتاب، واللّه الموفق.

المؤلفان ١٩٩٠

المقدمة Introduction

قد تتخصص مجموعة من الخلايا في نسيج ما أو عضو من الأعضاء، أو قد تتخصص الخلايا كلها في القيام بوظيفة إفرازية secretory مكونة بذلك ما يسمى الغدة gland. وتقسم الغدد بالاعتماد على طريقة نقل إفرازاتها إلى أهدافها إلى ثلاثة أنواع رئيسة، وهي:

أ ـ الغدد خارجية الإفراز أو ذات الإفراز الخارجي Exocrine Glands: وتمتاز هذه الغدد بوجود قنوات تقوم بنقل إفرازاتها إلى أهدافها المحددة، ومن أمثلتها الكبد والغدد اللبنية والدهنية والدمعية.

ب ـ الغدد داخلية الإفراز أو ذات الإفراز الداخلي Endocrine Glands: وهي غدد عديمة القنوات لذا تنْقل إفرازاتها إلى أهدافها المحددة بوساطة الدم أو اللمف، وعليه تدعى هذه الغدد بالغدد الصم، كما تدعى إفرازاتها بالهرمونات hormones، ومن أمثلة هذه الغدد الغدة النخامية pituitary والدرقية thyroid في الفقريات، وأعضاء X (X-organs) وهي تجمعات الخلايا العصبية الإفرازية neurosecretory cells في ساق العين (القشريات)، والأجسام الجناحية Corpora allata (الحشرات) في اللافقريات.

جـ ـ الغدد المختلطة Mixed Glands: وهي غدد ذات إفراز خارجي وداخلي في الوقت عينه لذا تسمى غدداً مختلطة، إذ يتخصص جزء منها ليعمل غدة خارجية الإفراز في حين يعمل الجزء الآخر غدة صماء، ويُعدّ البنكرياس خير مثال لهذا النوع من الغدد إذْ يقوم الجزء الأكبر منه أو الرئيس الذي يعمل غدة غير صماء بإفراز أنزيمات هاضمة تقوم بعد ذلك القناة البنكرياسية بنقلها إلى الاثني عشري في حين يقوم الجزء الأصم أي جزيرات لانكَرهانز islets of Langerhans بإفراز هرمونَيْ الأنسولين insulin والكلوكاكون glucagon.

يتضح، من خلال إلقاء نظرة سريعة على الغدد الصم في الفقريات واللافقريات، أن أغلب هذه الغدد في المجموعة الأولى هي من أصل غير عصبيّ(*)

(*) غدد طلائية الأصل.

في حين نجد العكس هو الصحيح بالنسبة للمجموعة الثانية.

التنسيق العصبي والكيميائي Nervous and Chemical Coordination

يتم التنسيق بين الأنسجة والأعضاء المختلفة في الحيوانات متعددة الخلايا (باستثناء المساميات) وكذلك تنظيم فعالياتها ونشاطاتها المختلفة من خلال السيطرة العصبية والكيميائية، ويخضع الطراز العصبي من التنسيق للجهاز العصبي nervous system الذي يمتاز بقدرته الفائقة على الاستجابة السريعة للمنبهات المختلفة في حين يخضع الطراز الكيميائي لأجهزة الغدد الصم endocrine systems التي تقوم بصنع مواد كيميائية فاعلة تدعى بالهرمونات hormones تُفرز بكميات ضئيلة ويقوم جهاز الدوران أو سوائل الجسم بنقلها إلى الأعضاء الهدف target organs. ومن المعروف أن الهرمونات تكون بطيئة في ظهور تأثيرها، ويستمر بقاؤها فترة طويلة مقارنة بفترة بقاء المواد الكيميائية التي تفرزها الخلايا العصبية الاعتيادية مثل أسيتايلكولين acetylcholine التي تتحطم بسرعة بعد أن تؤدي وظيفتها. ولكي تبقى الأفعال الحيوية كالنمو والتكاثر والإخلاف والتنظيم الأوزموزي (تنظيم الضغط التنافذي) osmoregulation أو الأيوني ionic regulation والتغير في اللون colour change وغير ذلك من الأفعال الحيوية على أفضل وضع وظيفي (فسلجي) يجب أن تكون الغدد الصم سليمة وتفرز هرموناتها بكميات معينة ثابتة إلى حد ما، إذْ أي نقص أو زيادة في كمية هذه الإفرازات نتيجة لتقاعس هذه الغدد أو الإفراط في نشاطها سيؤدي إلى خلل واضح، بل خطير أحياناً، في الأفعال الحيوية التي تسيطر عليها هذه الغدد، وبخاصة في الفقريات.

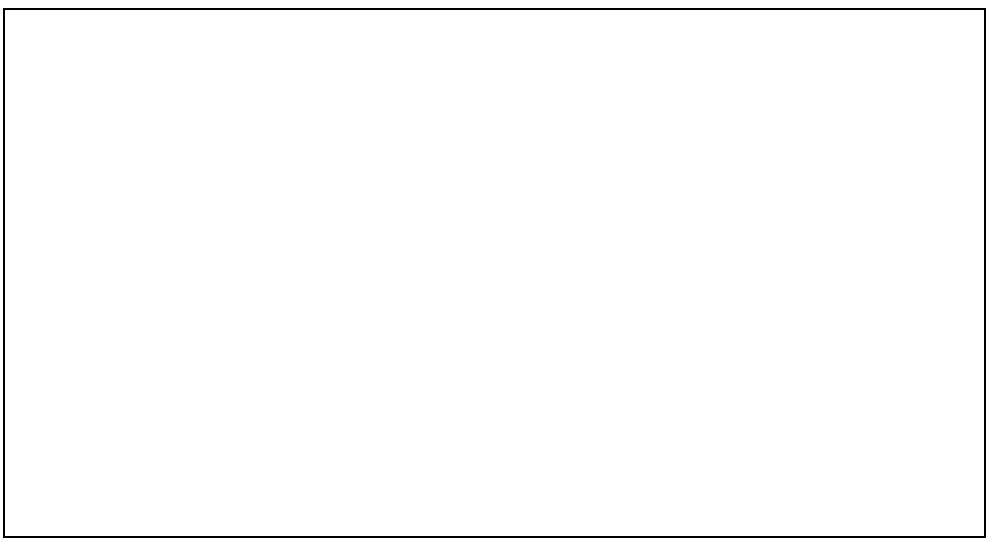
الخلايا العصبية الإفرازية Neurosecretory Cells

تبدو هذه الخلايا أكثر شيوعاً ووضوحاً في اللافقريات منها في الفقريات، إذْ تتخصص بعض الخلايا العصبية للقيام بتكوين إفرازات عصبية تسمى الهرمونات لها دور مهم في التنسيق الكيميائي للفعاليات الحيوية للكائن الحيواني، وتسمى هذه الخلايا المتخصصة الخلايا العصبية الإفرازية neurosecretory cells، وعلى الرغم من تخصصها في بناء الهرمونات فهي ما تزال تمتلك أجسام نسل Nissl's bodies ولييفات عصبية neurofibrils وتشجرات عصبية dendrites ومحاور axons ولها القدرة على نقل الإيعازات العصبية nerve impulses إلاّ أنها تختلف عن الخلايا العصبية الاعتيادية ordinary neurons في أن محاورها لا تنتهي في أعضاء مؤثرة effector organs كالعضلات مثلاً، ولا تكوّن الوصلات العصبية synapses، كما

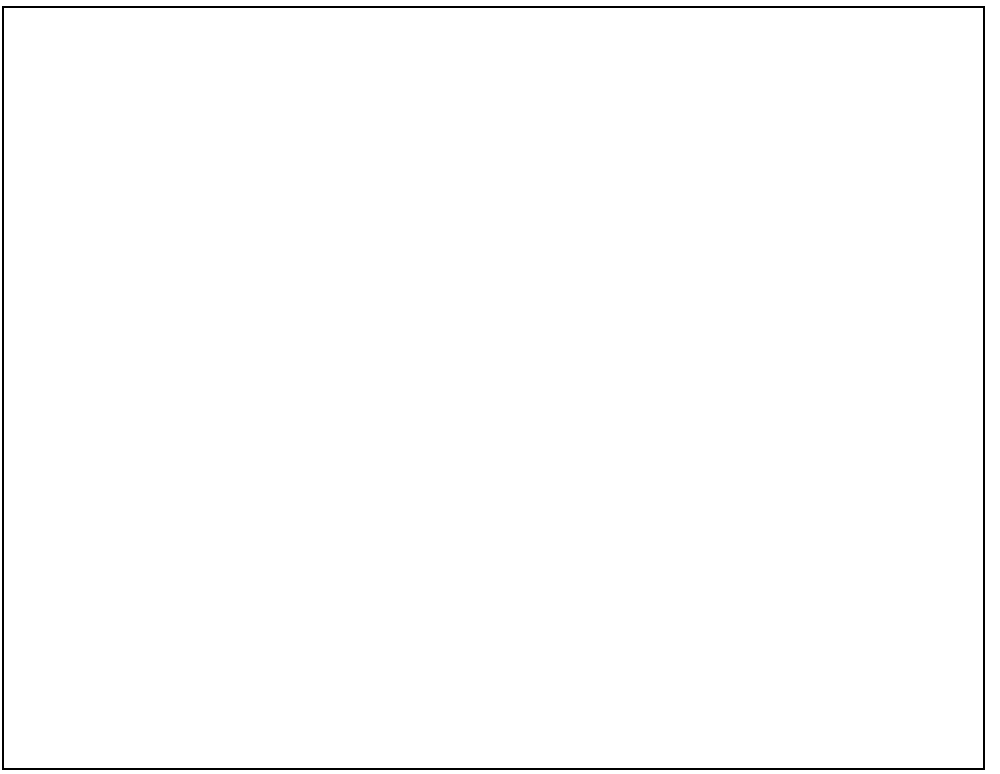
أنها تكوّن مواد إفرازية (هرمونات) يمكن الكشف عنها باستخدام أصباغ معينة.

بناء الهرمونات Hormones Synthesis

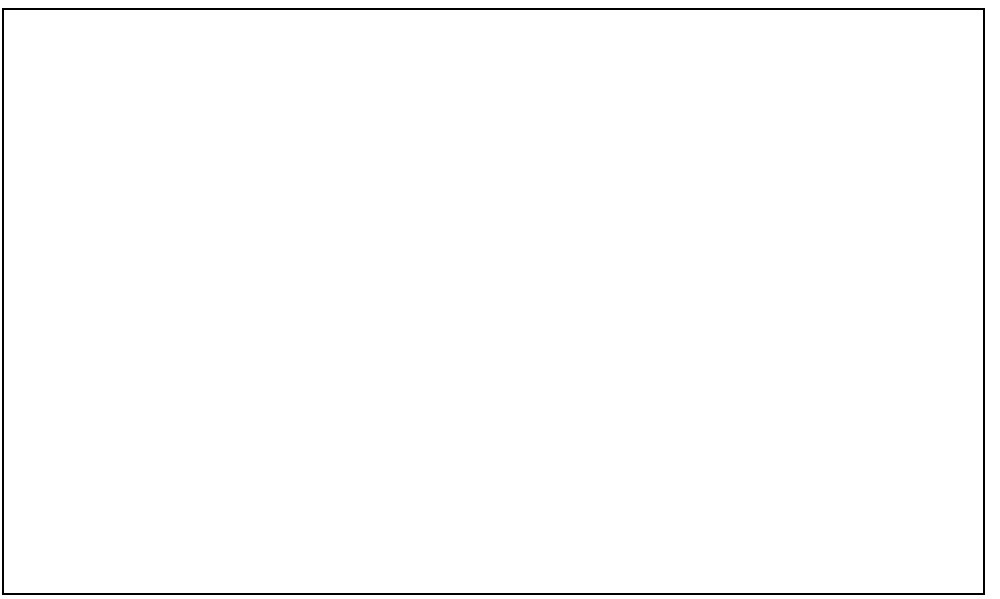
لقد توصلت الأبحاث العلمية إلى حقيقة أن الشبكة الأندروبلازمية الخشنة والملساء rough and smooth endoplasmic reticülum هي المسؤولة عن صنع إفرازات الغدد الصم (الهرمونات) وتكوينها، وقد تكون ذات طبيعة بروتينية أو سكرية أو دهنية أو قد يقترن بعضها ببعض كما تشترك أجسام گولجي في إكمال بناء هذه الإفرازات وإحاطتها بأغشية، وأخيراً تنفصل عن هذه الأجسام على هيئة حبيبات إفرازية أولية elementary secretory granules (الشكل ١) قد تنقل عبر محاور الخلايا العصبية الإفرازية، وذلك حسب فكرة الانسياب السايتوبلازمي المحوري axoplasmic flow (الشكل ٢) لتتحرر من نهاياتها البصيلية (الشكل ٣) إلى مجرى الدم بعد عملية خزن مؤقت، وقد تضاف مواد مكملة إلى الحبيبات الإفرازية في أثناء انتقالها عبر المحور، أو قد تتحرر الإفرازات العصبية من جسم الخلية perik aryon عبر غشائها الخلوي لتدخل الدورة الدموية أو تنتشر في السوائل الجسمية لتصل إلى الأعضاء الهدف وتؤدي دورها.



الشكل ١ ـ العُضيات الخلوية وعلاقتها ببناء الإفرازات العصبية.



الشكل ٢ ـ انتقال الحبيبات الإفرازية العصبية عبر المحور إلى نهايته البصيلية.



الشكل ٣ ـ طرائق تحرير الإفرازات العصبية من البصيلات المحورية.

يُعدّ Speidel (١٩١٩) أول من وصف نوعاً من الخلايا العصبية الغدّية أو الإفرازية في المنطقة الذيلية للحبل الشوكي في الأسماك صفيحية الغلاصم elasmobranchs، إلاّ أن هذا الاكتشاف بقي مهملاً إلى أن وصف Scharrer في الثلاثينات (١٩٣٥، ١٩٣٦، ١٩٣٧) خلايا عصبية إفرازية أو غدية في تحت المهاد hypothalamus في حيوانات فقرية أخرى، وفي الفترة عينها، كشف Hanstrom وWeyer عن وجود الخلايا العصبية الإفرازية في القشريات والحشرات، على التوالي، كما ساهمت Berta Scharrer أيضاً في اكتشاف الأجهزة العصبية الإفرازية ووصفها في عدد من اللافقريات ومنها ديدان الأرض. كما يعود الفضل للعالم Bargmann (١٩٤٩) في اكتشاف الأهمية الإفرازية لتحت المهاد، كما تمكن هؤلاء الباحثون من التوصل إلى معرفة طريقة انتقال الإفرازات العصبية (الهرمونات) من تحت المهاد إلى النخامية pituitary، وذلك من خلال تشابك محاور الخلايا العصبية الإفرازية مع الأوعية الدموية خارج الجهاز العصبي مكونة بذلك عضواً عصبياً دموياً neurohaemal organ، وهكذا يقوم الدم بنقل الإفرازات العصبية من تحت المهاد إلى الغدة النخامية. وكان Knowles، في منتصف الخمسينات (١٩٥٣، ١٩٥٤، ١٩٥٥، ١٩٥٦، ١٩٥٨) أول من استخدم هذا المصطلح، أي العضو العصبي الدموي. وهكذا فإن أي تجمع من الخلايا العصبية الإفرازية أو الغدية يُشكّل جهازاً عصبياً إفرازياً neurosecretory system، كما تدعى إفرازات هذه الخلايا بالإفرازات العصبية neurosecretions، وهي عبارة عن هرمونات hormones ضرورية لتنظيم الأفعال الحيوية للكائن الحيواني كالنمو والتكاثر والإخلاف والتنظيم الأوزموزي وتغير اللون... إلخ. ويمكن التعرف على الخلايا العصبية الإفرازية من حيث شكلها وموقعها وتركيبها وطبيعة إفرازاتها وموقع تأثيرها من خلال تقنيّات شتى، وقد ذكر أغلبها أدناه تحت عنوان خاص بذلك.

طرائق الكشف عن الغدد الصم العصبية

Methods for the Detection of Neuroendocrine Glands

ثمة طريقتان رئيستان للكشف عن الغدد الصم العصبية neuroendocrine glands (والغدد الصم غير العصبية non- neural endocrine glands)، وهما:

١

استخدام التقنيات techniques المختلفة

ومنها استخدام الأصباغ النسيجية histological stains المختلفة للتعرف على شكل الخلايا العصبية الإفرازية وتركيبها وموقعها، وتعد صبغتا AF (الديهايد فوكسين aldehyde fuchsin) وCHP (كروم ألم هيماتوكسلين فلوكسين Chrome-alum haematoxylin phloxine) من الصبغات الأساسية في التعرف على الخلايا العصبية الإفرازية، إذ تصطبغ المواد الإفرازية العصبية بشدة مع هاتين الصبغتين، وتدعى عندئذٍ بموجبة گوموري Gomori-positive(*) أي تصطبغ بالكروم هيماتوكسلين أو الديهايد فوكسين، أما في حالة اصطباغها بالمكونات الحامضية (الصبغات المضادة counter stains) للصبغتين AF وCHP فتدعى سالبة گوموري Gomori-negative. فضلاً عن هاتين الصبغتين، ثمة تقنيات صبغية نسيجية أخرى قد تساعد إلى حد ما في التعرف على شكل الخلايا العصبية الإفرازية وتركيبها وهي صبغة آزان Azan stain وصبغة ملوري الثلاثية Mallory triple stain وغيرها من الصبغات. أما الطبيعة الكيميائية للإفرازات العصبية neurosecretions فيتم الكشف عنها باستخدام التقنيات الكيميائية ـ النسيجية(**) histochemical techniques التي يكشف بعضها عن وجود البروتينات (DDD, PFAAB) وأخرى عن وجود السكريات (PAS وAB) وأخرى عن وجود الدهنيات (SBB وASBB). كما ثمة تقنيات أخرى فضلاً عن التقنيات النسيجية والكيميائية ـ النسيجية، ومنها التقنية المناعية الكيميائية النسيجية immunohistochemical technique التصوير الإشعاعي الذاتي autoradiography وتسهل المجاهر عملية فحص الجهاز العصبي الإفرازي لأي حيوان فقري أو لا فقري من خلال التعرف على الأنواع المختلفة من الخلايا العصبية الإفرازية فيه والتغيرات التي تطرأ عليها نتيجة للدورة الإفرازية للخلية secretory cell cycle أو التغيرات الفصلية seasonal chages التي تمر بها الغدة أو الجهاز العصبي الإفرازي، وثمة أنواع مختلفة من المجاهر، منها: المجهر الضوئي light microscope والمجهر الألكتروني electron microscope ومجهر التباين

(*) نسبة إلى الباحث گوموري Gomori الذي اكتشف تقنية CHP.

(**) للمزيد من المعلومات عن الكيمياء ـ النسيجية راجع كتاب Histochemistry (١٩٦٨، ١٩٨٥) لمؤلفه Pearse, A.G.

الطوري phase contrast microscope والمجهر التداخلي fluorescence microscope والمجهر فوق البنفسجي ultraviolet microscope ومجهر الأشعة السينية x-ray microscope والمجهر الألكتروني الماسح scanning electron microscope.

٢

استخدام الطرائق التجريبية experimental methods

للتأكد من الدور الوظيفي الذي تقوم به الغدة الصماء، وذلك من خلال تحطيمها أو استئصالها ثم ملاحظة ما يحدث من آثار سلبية على الأفعال الحيوية للحيوان التجريبي، ولزيادة التأكد من وظيفة الغدة المستأصلة أو المحطمة تُزرع غدة صماء مشابهة في الحيوان الذي سبق أن أزيلت منه هذه الغدة ثم يراقب زوال الآثار غير الطبيعية على الأفعال الحيوية للحيوان التجريبي والناجمة عن تحطيم الغدة أو استئصالها أو قد يحقن الحيوان الذي استؤصلت منه الغدة الصماء بخلاصة extract تلك الغدة (هرموناتها) فتعمل بدورها على استعادة الأفعال الحيوية الطبيعية مرة ثانية.

شعبة اللاسعات أو إمعائية الجوف

PHYLUM CNIDARIA

OR COELENTERATA

الغدد الصم في اللاسعات
ENDOCRINE GLANDS IN CNIDARIA

تتكون الغدد الصم في اللاسعات أو إمعائية الجوف Coelenterata من الخلايا العصبية الإفرازية التي تنشأ أصلاً من الخلايا البينية، ويمكن تقسيمها إلى ثلاثة أنواع (الشكل ٤) (Burnett وDiehl، ١٩٦٤)، وهي:

جـ ـ الخلايا العصبية الإفرازية secretory nerve cells.

الشكل ٤ ـ أنواع الخلايا العصبية في الهايدرا.
(أ) و(ب) خليتان عصبيتان إفرازيتان، (جـ) خلية عصبية حسية، (د) خلية عصبية عقدية.

أ ـ الخلايا العصبية العقدية ganglionic nerve cells.

ب ـ الخلايا العصبية الحسية Sensory nerve cells.

يتركز وجود الخلايا العصبية الإفرازية في الشبكة العصبية القريبة من البشرة، وفي منطقتي ما تحت الفم hypostome وقواعد المجسات bases of tentacles، إلا أنها توجد أيضاً، ولكن على نطاق أضيق، في مناطق الساق stalk والقرص القاعدي basal disc، وفي طبقة البطانة المعدية gastrodermis.

تمتاز هذه الخلايا بقابليتها على الاصطباغ بالصبغات الحية vital stains وصبغة (PAF = AF). فقد أظهر المجهر الألكتروني أن الخلايا العصبية الإفرازية تحوي حبيبات شبيهة بالحبيبات العصبية الإفرازية الأولية التي تنشأ من جهاز گولجي Golgi apparatus (Lentz، ١٩٦٥) (الشكل ٥).

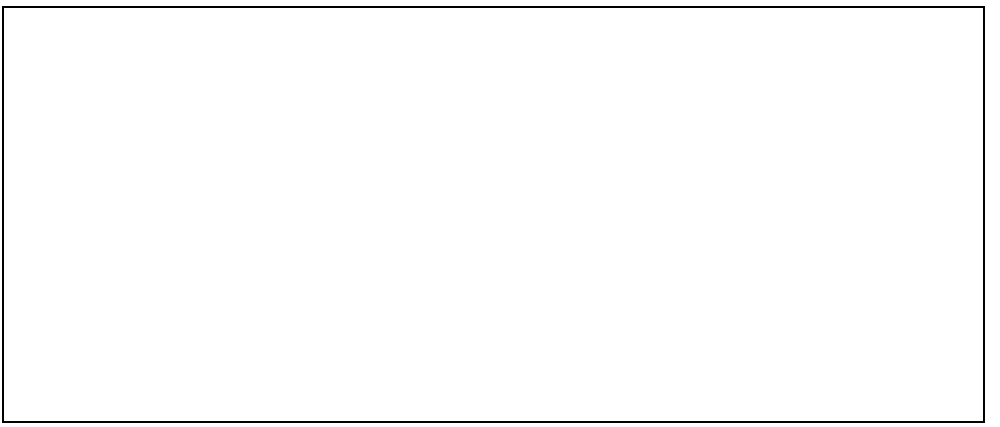
الشكل ٥ ـ جزء من خلية عصبية إفرازية للهايدر كما يظهر تحت المجهر الألكتروني. يشير السهم إلى حبيبة إفرازية يشترك جهاز گولجي في تكوينها.

وثمة أدلة كثيرة تشير إلى أن للخلايا العصبية الإفرازية في الهايدرا دوراً مهماً في السيطرة على عملية النمو والتجدد (الإخلاف) والنضج أو البلوغ الجنسي

sexual maturation. ففي الهايدرا *Hydra pseudoligactis* الاعتيادية، تقع منطقة النمو إلى الخلف قليلاً من منطقة ما تحت الفم، وتمتاز هذه المنطقة بنشاط خلاياها وفاعليتها في الانقسامات الخلوية. تتركز الخلايا العصبية الإفرازية في هذه المنطقة، ويمكن تميزها بكونها متعددة الأقطاب multipolar، ومما يجدر ذكره أن هذه الأقطاب تكون طويلة وتنتفخ بين مسافة وأخرى مكونة حويصلات تحتوي على حبيبات وقطيرات إفرازية تصطبغ بالأصباغ الحية وصبغة AF (الشكل ٤)، كما يتضاءل عدد الخلايا التي تُظهر إلفة للاصطباغ بـAF وذلك مع تقدم عمر الهايدرا ونموها. كما أن قطع أو بتر منطقة ما تحت الفم في الهايدرا تؤدي إلى ظهور الحبيبات العصبية الإفرازية في الخلايا العصبية الإفرازية، ثم يبدأ عددها بازدياد إلى حد كبير، ويستمر ذلك لفترة أربع ساعات بعد عملية القطع أو البتر، وأخيراً ينخفض عددها خلال الساعتين التاليتين، وفي هذه الفترة تظهر الحبيبات العصبية الإفرازية في الأنسجة المحيطة بالخلايا العصبية بعدما تقوم الخلايا العصبية الإفرازية بطرحها، لذا فإن خلايا عصبية من هذا الطراز يمكن أن تعد خلايا عصبية إفرازية حقيقية، إذ تؤثر تأثيراً واضحاً في تنشيط عملية الانقسامات الخلوية في منطقة القطع في ساق الهايدرا. وهكذا فإن الإفرازات العصبية المتكونة في الخلايا العصبية الإفرازية والتغيرات الخلوية التي تمر بها هذه الخلايا في أثناء عملية الإخلاف (التغير في زيادة كمية الحبيبات الإفرازية وانتقالها من جسم الخلية إلى استطالاتها ثم إلى الخارج) تشير إشارة واضحة إلى دور الخلايا العصبية الإفرازية في عمليتي النمو والإخلاف، لذا يمكن استخدام مصطلح هرمون النمو growth hormone للتعبير عن هذه المواد العصبية الإفرازية.

عند قطع ساق الهايدرا إلى عدة قطع متساوية في الحجم تقريباً، فمن المعروف أن كلاً منها ستكون هايدرا جديدة، وستكون الجهة الأمامية منها المنطقة الرأسية للحيوان في حين ستكون الجهة الخلفية من هذه القطع المنطقة الخلفية للحيوان أي منطقة القرص القاعدي. ولكن عند إضافة خلاصة extract منطقة ما تحت الفم إلى هذه القطع فإنها تحفز نشوء عدة رؤوس لهذه القطع محاطة بمجسات وتدعى هذه الظاهرة بتعدد الرؤوس Supernumerary heads، كما تتغير القطبية أو التقاطب Polarity بمعدل ٢٢٪ من عدد القطع (الشكل ٦)، أي يمكن أن تنشأ الرؤوس من الجهة الخلفية لهذه القطع بعد إضافة خلاصة ما تحت الفم إليها (Burnett وجماعته ١٩٦٤، Burnet وDiehl ١٩٦٤). ومما يلفت النظر أن إضافة خلاصة أية منطقة أخرى من جسم الهايدرا باستثناء ما تحت الفم لا تتسبب

في ظاهرة تعدد الرؤوس ولا تحدث أي تغير في القطبية. ويشير هذا بما لا يقبل الشك إلى أن الخلايا العصبية الإفرازية الموجودة في منطقة ما تحت الفم تؤثر في ظاهرتي التجدد والقطبية.

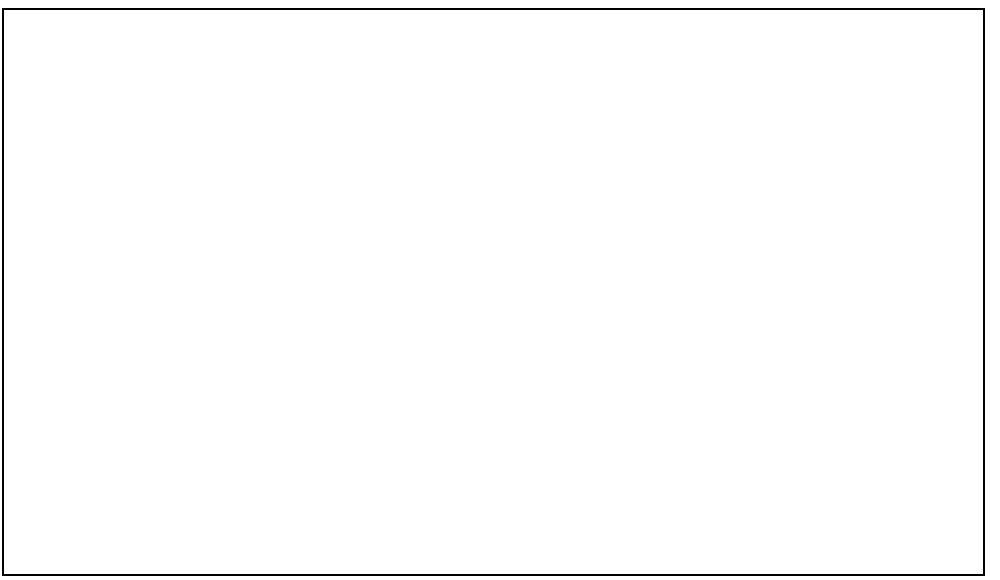


الشكل ٦ ـ الهايدرا. تعدد الرؤوس وتغيّر القطبية. عند قطع الهايدرا إلى عدة قطع مستعرضة ثم تركها لتتجدد اعتيادياً (أ) فإن كلاً من القطع الوسطية ستكوّن رأساً من الجهة الأمامية أو العليا وقاعدة من الجهة الخلفية أو السفلى ولكن عند إضافة خلاصة تحت الفم (ب) الحاوية على الإفرازات العصبية تتغير القطبية بنسبة ٢٢٪ كما تتكون عدة رؤوس محاطة بمجسات لكل قطعة.

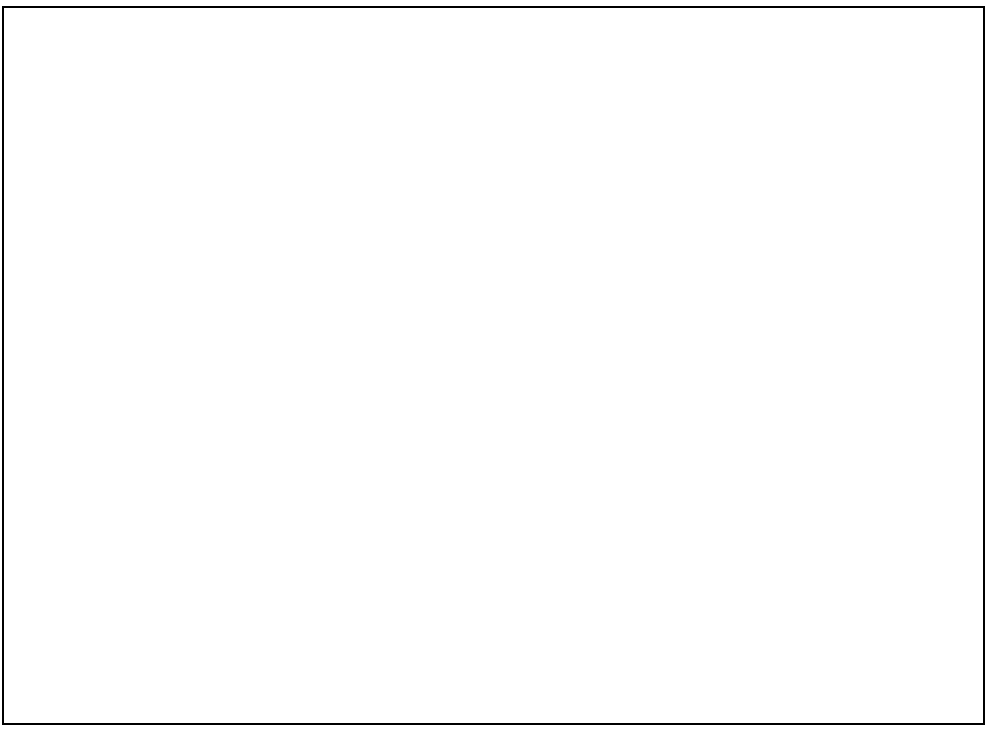
أما العلاقة بين التكاثر والخلايا العصبية الإفرازية فتبدو عكسية، إذ يبدأ عدد الخلايا العصبية الإفرازية التي تستجيب لصبغتي AF وCHP بالتناقص تدريجياً مع تقدم العمر في الحيوان إلى أن تختفي تماماً في الهايدرا البالغة جنسياً(*)، أي عندما تقوم الهايدرا بتكوين الخصى أو المبايض، لذا يبدو واضحاً أن لهرمون النمو والتجدد تأثيراً مثبطاً لعملية التكاثر أي تكوين الأمشاج gametogenesis الذكرية والأنثوية فمثلاً عند نقل منطقة ما تحت الفم من الهايدرا *H.perardi*، وهي في دور النمو، أي عندما تكون الخلايا العصبية الإفرازية فيها نشيطة إفرازياً، ثم زرعها في ساق هايدرا أخرى *H.fusca* بالغة جنسياً (حاملة للخصى) سبق أن بترت منها المنطقة الأمامية، فإن الخصى فيها تتوقف ليس عن النضج فحسب بل تتحول إلى رؤوس تحاط بالمجسات (الشكل ٧). وهكذا تثبت هذه التجربة أن هرمون النمو في منطقة ما تحت الفم في الهايدرا النامية أو الفتية يثبط البلوغ الجنسي فيها،

(*) هايدرا حاملة للخصى testes أو المبايض ovaries أو كليهما.

وذلك من خلال تأثيره المثبط للانقسام الاختزالي meiosis الذي تمر به الخلايا البينية interstitial cells عند تكوينها للأمشاج gametes، وفي الوقت نفسه يحفز هذا الهرمون الانقسام الخيطي mitosis الاعتيادي فتتحول الخلايا البينية وتتمايز إلى خلايا جسمية (بدنية) somatic cells كالخلايا اللاسعة cnidoblasts مثلاً، وهكذا تتوقف عملية تكوين الأمشاج أو الخلايا الجنسية sex cells (الشكل ٨).



الشكل ٧ ـ توقف نمو الخصى في H.fusca وتحوّلها إلى رؤوس محاطة بمجسات (جـ) بعد بتر رأسها (ب) واستبداله برأس (تحت الفم) هايدرا أخرى فتية (أ).



الشكل ٨ ـ خلية بينية في الهايدرا.
عند وجود هرمون النمو تكوّن الخلايا اللاسعة (الخلايا البدنية) أما عند انعدام الهرمون فإنها تكوّن الأمشاج

شعبة الديدان المسطحة

PHYLUM

PLATYHELMINTHES

الغدد الصم في الديدان المسطحة
ENDOCRINE GLANDS IN PLATYHELMINTHES

يتكون جهاز الغدد الصم في الديدان المسطحة من الجهاز العصبي فقط، إذْ تنعدم الغدد الصم الطلائية. ويتكون الجهاز العصبي في هذه الحيوانات، وبصورة خاصة في المعكرات Turbellaria، من دماغ مؤلف من فصين أو عقدتين عصبيتين مندمجتين إحداهما بالأخرى واقعتين في الجهة الظهرية من المنطقة الرأسية مقابل الأذينين auricles كما في البلاناريا (الشكل ٩)، ويمتد من كل فص حبل عصبي طولي بطني جانبي نحو الخلف إلى نهاية الجسم، ويرتبط الحبلان أحدهما مع الآخر بوساطة روابط عصبية مستعرضة transverse connectives مكونة بذلك ما يشبه السُلَّم، وعليه يدعى الجهاز العصبي في هذه الديدان بالجهاز العصبي السلمي Ladder-like nervous system. وثمة عدد كبير من الخلايا العصبية الإشفرازية التي تستجيب لصبغة AF (موجبة AF – Positive = AF)، وتحتل هذه الخلايا الجزء الخلفي من الدماغ في المعكرات كالبلاناريا. وقد أظهر المجهر الألكتروني ثلاثة أنواع من الخلايا العصبية، وهي:

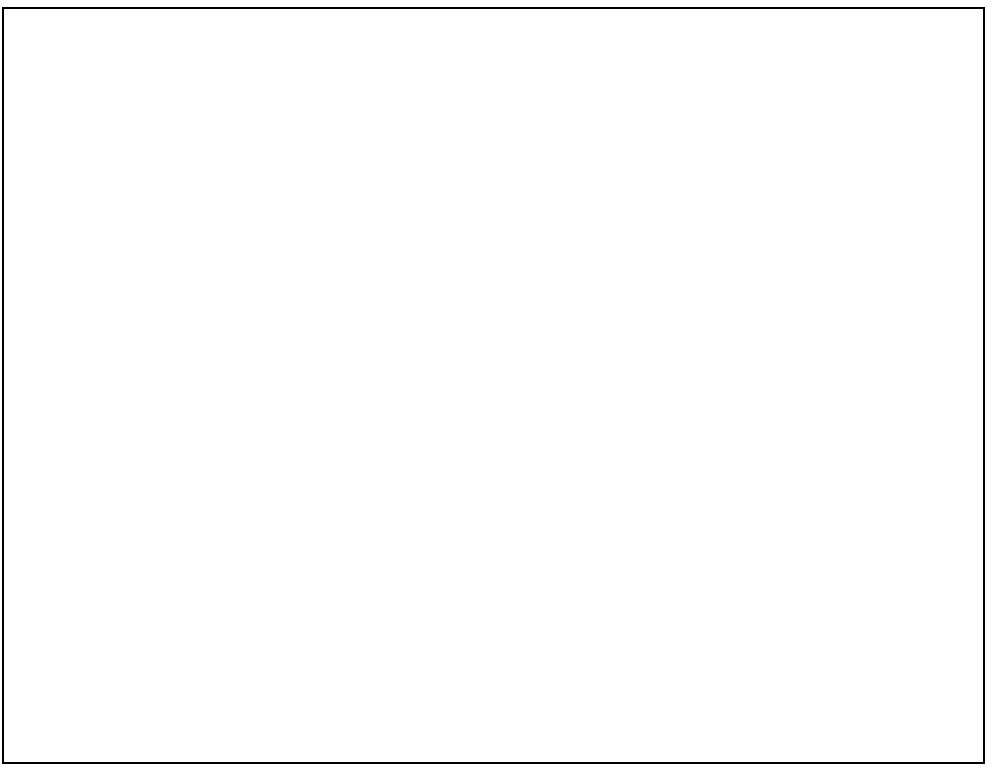
أ ـ خلايا تحوي حويصلات شفافية clear vesicles.

ب ـ خلايا تحوي حويصلات كثيفة (ذات لب كثيف) dense cored vesicles.

جـ ـ خلايا تحوي حبيبات عصبية إفرازية أولية elementary neurosecretory granules.

تقع الخلايا العصبية الإفرازية للدودتين المسطحتين (بلاناريا) *Polycelis nigra* و *Dugesia gonocephala* في الجهة البطنية من الدماغ، ويزداد عددها في المنطقة الخلفية منه، كما لوحظ عدد منها في الجزء الخلفي للحبلين العصبيين البطنيين الطوليين (Vendrix، ١٩٦٣). أما المجهر الألكتروني فقد أظهر وجود ضفيرة plexus من الخلايا العصبية الإفرازية بالقرب من الخصى والمبايض في *Dugesia* و*Polycelis*، ويتم طرح الحبيبات الإفرازية لهذه الخلايا من نهايات

محاورها إلى الفسح الحشوية القريبة من المناسل بطريقة النبذ الخلوي أو الطرح الخلوي exocytosis.



الشكل ٩ ـ الجهاز العصبي للبلاناريا

ثمة أدلة كثيرة تشير إلى أن ظاهرتي التكاثر reproduction والإخلاف (التجدد) regeneration تقعان تحت سيطرة الخلايا العصبية الإفرازية، وأن هنالك علاقة وثيقة بين التكاثر اللاجنسي asexual reproduction والإفرازات العصبية في البلاناريا *Dugesia gonocephala* إذْ تأخذ كمية الإفرازات العصبية بالازدياد في الدماغ حتى تصل إلى أعلى مستوى قبل بداية الانشطار أو الانقسام المستعرض transverse fission ثم تبدأ بالهبوط المفاجئ مباشرة قبل حدوث الانشطار، وهذا يشير إلى أن هنالك علاقة عكسية ما بين الانشطار المستعرض والإفرازات العصبية، أي أن الإفرازات العصبية تثبط الانشطار المستعرض. ففي حالة كون الدماغ نشيطاً إفرازياً، أي عندما تكون الخلايا العصبية الإفرازية نشيطة، لا تظهر الدودة ميلاً للانشطار المستعرض بل تميل للتكاثر الجنسي، في حين أنه عند نقص عدد الخلايا النشيطة، أي عندما تصبح الخلايا خاملة إفرازياً، تلجأ الدودة إلى الانشطار

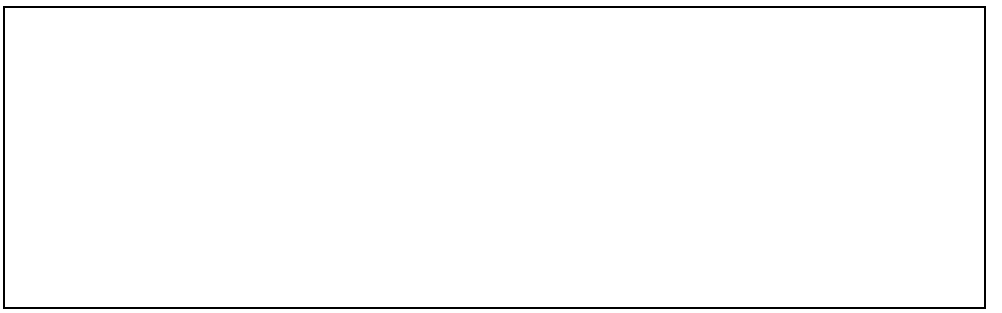
المستعرض (الشكل ١٠). ومما يؤكّد هذه العلاقة العكسية هو أن إزالة الدماغ أو بتر الرأس في هذه البلاناريا يزيد من تحفيز الانشطار المستعرض وتنشيطه، ولكن عند إعادة زرع الدماغ الحاوي على كمية كبيرة من الإفرازات العصبية يتوقف الانشطار المستعرض.

الشكل ١٠ ـ جدول يبين العلاقة العكسية بين الانشطار المستعرض والخلايا العصبية الإفرازية في البلاناريا Dugesia gonocephala. **ففي درجة ٢١°م تستغرق دورة الانشطار ٢١ يوماً. يزداد عدد الخلايا العصبية الإفرازية كلما اقتربت فترة الانشطار ثم ينخفض وبشكل مفاجئ وكبير مباشرة قبل الانشطار، وهذا ما يشير إلى أن الإفرازات العصبية تثبط الانشطار المستعرض.**

عند المقارنة بين عدد الخلايا العصبية الإفرازية الفاعلة، أي الموجبة لصبغة ـ AF (AF-positive) في بلاناريا طبيعية وأخرى بترت منها أجزاء من جسمها، نرى أن الدودة الأخيرة تظهر زيادة ملحوظة في عدد الخلايا العصبية الإفرازية النشيطة، في حين يبقى العدد اعتيادياً في الدودة الأولى، وإن دل هذا على شيء فإنما يدل على أن للخلايا العصبية الإفرازية دوراً في تحفيز عملية الإخلاف واسترجاع الأجزاء المفقودة، إذْ تلاحظ الحبيبات العصبية في نهايات المحاور وفي الأنسجة الحشوية القريبة من منطقة البتر. لقد دُرِسَت ظاهرة إخلاف الأعين أو تجددها في البلاناريا *Polycellis nigra*، ومن المعروف عن هذه البلاناريا أنها تمتلك ما يقرب من (٨٠ ـ ٩٠) عيناً eye تمتد على طول حافة المنطقة الأمامية والجانبية لمقدمة الدودة. فإذا ما قطعت منطقة حاملة للأعين فإن البلاناريا تستطيع تعويض القطعة مع الأعين خلال سبعة أيام وفي درجة حرارة قدرها ١٨°م، ولكن عند إزالة الدماغ أو استئصاله أولاً ثم بتر منطقة حاملة للأعين فإن البلاناريا تفقد القدرة على إعادة

الأعين المفقودة على الرغم من إعادتها للقطعة نفسها (الشكل ١١)، كما لو بُتِرَت قطعة عينية وأزيلت منها الأعين ثم نُقِلَت وَزُرِعت في دودة اعتيادية وبالقرب من منطقة الدماغ ستتجدد الأعين، ولكن عند زرع هذه القطعة في منطقة بعيدة عن الدماغ فإن الأعين لن تتجدد (الشكل ١٢). وتشير هذه التجارب إلى ضرورة وجود الدماغ من أجل إخلاف الأعين بل وتشير إلى أن الدماغ لا يستطيع إظهار تأثيره عن بعد، وذلك بسبب وجود ظاهرة التدرج أو التحدر المحوري الأمامي الخلفي للإخلاف axial or anterior-posterior gradient of regeneration، إذْ تقل قابلية الدودة على الإخلاف تدريجياً من الأمام إلى الخلف، أي كلما ابتعدنا عن الدماغ، ويعتمد ذلك على الفعاليات الأيضية metabolic activities، إذْ تكون على أشدها قرب الدماغ وتقل تدريجيّاً كلما ابتعدنا عنه. ليس هذا فقط، بل إنَّ إضافة خلاصة الجزء الأمامي (المنطقة الرأسية الحاوية على الدماغ) لهذه الدودة إلى الماء الذي تعيش فيه بلاناريا من النوع نفسه والتي سبق أن أُزيلت منها أجزاء من المنطقة الحاملة للأعين، كما أُزيلت أدمغتها، تساعد في إعادة الأجزاء المفقودة بما في ذلك الأعين على الرغم من عدم وجود الدماغ، وهكذا فإن خلاصة الدماغ تؤدي دوراً مشابهاً لما يفعله الدماغ. ومع ذلك فإن كمية خلاصة الدماغ لها تأثير واضح في عملية الإخلاف وسرعتها، إذْ لو أُضيفت خلاصة خمسة رؤوس إلى ١٠ سم^3 من الماء الحاوي على البلاناريا التي أُزيلت منها أدمغتها وأعينها فإن تجدد الأعين يكون ضعيفاً، ولكن عند استخدام خلاصة ١٠ ـ ١٥ رأساً تتجدد الأعين المفقودة بصورة اعتيادية، أما إضافة خلاصة ٢٠ رأساً فَتُسرع وتعجل من ظاهرة تجدد الأعين بحوالي ٢٤ ـ ٤٨ ساعة.

الشكل ١١ ـ علاقة الدماغ بإخلاف (تجدد) الأعين في البلاناريا
(أ) إزالة منطقة عينية مع إبقاء الدماغ تتجدد المنطقة والأعين (ب). (جـ) عند إزالة الدماغ ثم إزالة منطقة عينية تتجدد القطعة ولكن لا تتجدد الأعين (د).



الشكل ١٢ ـ علاقة الدماغ بإخلاف الأعين.
عند نقل منطقتين حُطّمت الأعين فيهما من بلاناريا Polycelis nigra **إلى بلاناريا أخرى من النوع نفسه وزرع إحداهما قرب الدماغ والأخرى في النهاية الخلفية للدودة، تتجدد الأعين في القطعة القريبة من الدماغ في حين لا تتجدد في القطعة الأخرى.**

ثمة أدلة غير مباشرة تشير إلى أن الإفرازات العصبية تسيطر على التكاثر الجنسي في البلاناريا *Polycelis nigra* و*Dugesia lugubris*. ولقد أظهر المجهر الألكتروني وجود عدد من الخلايا العصبية الإفرازية بالقرب من الخصى والمبايض، كما أظهر أن هناك علاقة طردية بين كمية الحبيبات العصبية الإفرازية ونمو المناسل، إذْ تطرأ زيادة واضحة على كمية الحبيبات العصبية الإفرازية الموجودة في الخلايا الإفرازية في أثناء نضج الأمشاج (الكميتات) gametes، وتقل كميتها أو تنعدم عند توقف عملية نضج الأمشاج.

لقد لاحظ Sharma وSharma (١٩٨١) نوعين من الخلايا العصبية الإفرازية وهما: خلايا α (ألفا) الكبيرة وخلايا β (بيتا) الصغيرة وقد لاحظا أن هذه الخلايا تزداد نشاطاً في فترة التكاثر.

في الدودة الشريطية *Hymenolepis diminuta* لا تحوي الخلايا العصبية الإفرازية حبيبات إفرازية قبل دخولها إلى جسم المضيف، ولكن بعد ثلاثة أيام من دخولها إلى جسم المضيف (أي الإصابة) وقبل بداية تكوين القطع الجسمية strobilation يزداد حجم الخلايا العصبية الإفرازية زيادة واضحة إذْ تتجمع الحبيبات الإفرازية في السايتوبلازم، كما يمكن مشاهدة الحبيبات العصبية الإفرازية وهي تنتقل عبر المحور في اليوم السادس عشر أو السابع عشر من دخول الدودة إلى جسم المضيف ويتزامن هذا مع بداية انفصال القطع البالغة، ولكن تقل كمية الحبيبات العصبية الإفرازية، وينعدم وجودها نهائياً بعد أربعين يوماً من الإصابة، وقد يشير هذا إلى احتمال سيطرة الإفرازات العصبية على عملية تكوين القطع الجسمية وانفصال القطع البالغة.

شعبة الديدان الخرطومية أو المعتصمات

PHYLUM RHYNCHOCOELA OR NEMERTINEA

الغدد الصم في الديدان الخرطومية أو نيمرتينيا
ENDOCRINE GLANDS IN RHYNCHOCOELA OR NEMERTINEA

ثمة تشابه بين الجهازين العصبيين للديدان المسطحة والديدان الخرطومية بشكل عام، إلاَّ أن هناك نقاط اختلاف واضحة بينهما، ومنها:

١ ـ يكون الجهاز العصبي للديدان الخرطومية أكثر تمركزاً مما هو عليه في الديدان المسطحة.

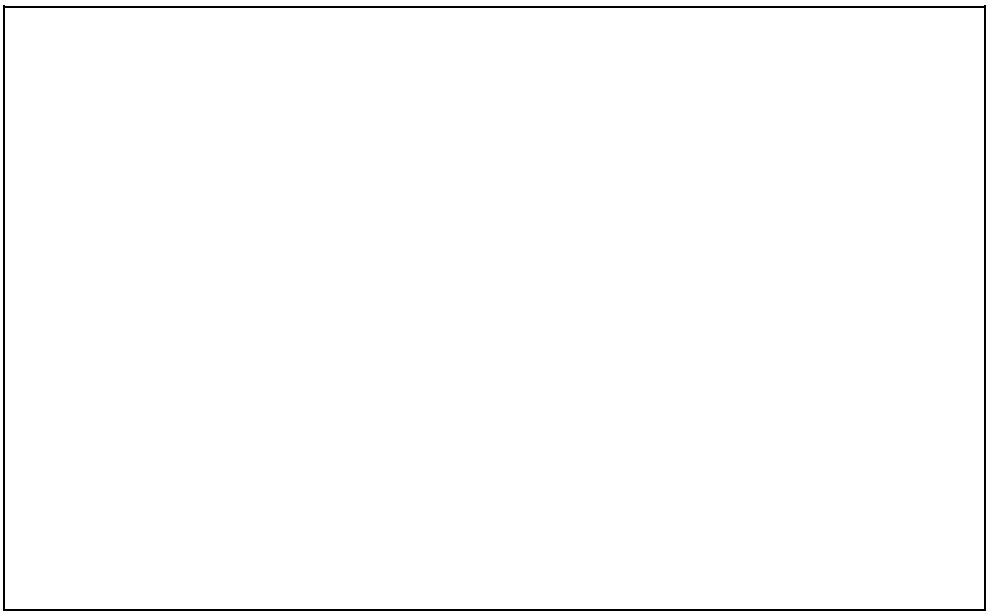
٢ ـ يتألف الجهاز العصبي في الديدان الخرطومية من دماغ يتكون من أربعة فصوص، وهي: الفصان الظهريان dorsal lobes والفصان السفليان أو البطنيان ventral lobes وليس من فصين كما في الديدان المسطحة.

٣ ـ وجود رابطين عصبيين، أحدهما ظهري dorsal commissure يربط الفصين الظهريين للدماغ أحدهما بالآخر، أما الآخر فهو رابط سفلي أو بطني ventral commissure يربط الفصين البطنيين أو السفليين للدماغ، ويحيط هذان الرابطان بالمسلك أو القناة الخرطومية rhynchodaeum، أحدهما من الأعلى والآخر من الأسفل.

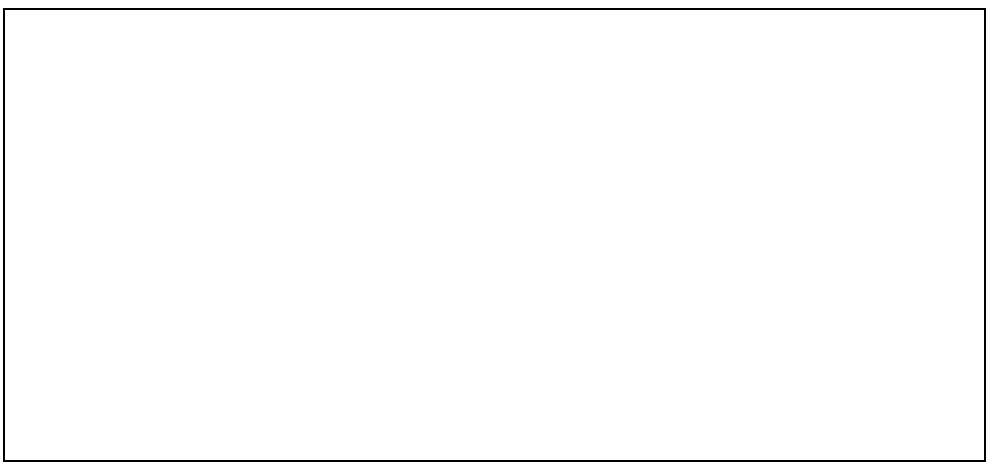
٤ ـ وجود حبلين عصبيين جانبيين يرتبط أحدهما بالآخر قرب المخرج برابط مخرجي anal commissure.

٥ ـ للديدان الخرطومية عضوان مخيان cerebral organs، وهما عبارة عن زوج من الأعضاء الأكتوديرمية الغدية وتحوي أحياناً عناصر عصبية، وتفتح إلى الخارج على جهتي الخرطوم أو الخطم، وقد يرتبط العضوان بالعقد المخية، بل وقد يندمج العضوان أحياناً مع العقد المخية، ويعتقد أن هذين العضوين هما عضوان حسيان وليس لهما علاقة بالإفرازات العصبية (الشكلان ١٣ و١٤).

لقد تمكن Lechenault (١٩٦٢) من إظهار خلايا عصبية إفرازية في العقدتين المخيتين وذلك باستخدام CHP وAF، كما توصل إلى إظهار محاورها وملاحظة الحبيبات العصبية الإفرازية فيها، إلاَّ أنه لم يتمكن من العثور على الحبيبات العصبية الإفرازية في العضوين المخيين.



الشكل ١٣ ـ مقدمة الدودة Lineus **تُظهر العقد المخيّة والعضوين المخيَّيْن.**



الشكل ١٤ ـ مقدمة الدودة Amphiporus **تظهر العقد المخية والعضوين المخيَّيْن.**

يتضح من التجارب العلمية التي أجريت على عدد من الديدان الخرطومية أن للإفرازات العصبية دوراً مهماً في عمليتي التكاثر وتنظيم الضغط الأوزموزي أو التنافذي osmoregulation.

تلاحظ الخلايا العصبية الإفرازية في العقد المخية الأربع، وتؤثر إفرازاتها تأثيراً عكسياً على عملية البلوغ الجنسي sexual maturation لهذه الديدان، أي أن

وجودها يثبط التمايز الجنسي sexual differentiation، ومن الجدير بالذكر أن التمايز الجنسي يبدأ في الدودة *Lineus ruber* عند نهاية السنة الأولى من عمرها، ويكتمل النمو الجنسي عند نهاية السنة الثانية، ويتضمن البلوغ الجنسي في *L.ruber* تغيرين هما، نضج الأعضاء التناسلية وتغيرات الغدد الكيوتكلية cuticular glands. ومن التجارب الخاصة بالتمايز الجنسي التي تظهر دور الدماغ والخلايا العصبية الإفرازية في التكاثر، هي:

١ ـ عند إزالة الدماغ أو استئصاله (إزالة الخلايا العصبية الإفرازية) من الدودة *L.ruber* التي يقل عمرها عن سنة واحدة، فإن ذلك يحفز وينشط التمايز الجنسي السابق لأوانه الطبيعي إذْ يتم عادة في نهاية السنة الأولى من عمر الحيوان.

٢ ـ عند زرع عقد مخيّة أو دماغية مأخوذة من حيوانات فتية صغيرة (يقل عمرها عن سنة)، أي غير متميزة جنسياً، في دودة بالغة جنسياً، أي متميزة جنسياً سبق أن أُزيل دماغها، فإن البلوغ الجنسي في هذه الديدان سيتوقف، وهذا يدل على أن الخلايا العصبية الإفرازية في دماغ الدودة الفتية (غير البالغة جنسياً) تفرز هرموناً يمنع أو يثبط البلوغ الجنسي. وقد أكدت التجارب التي أجريت بهذا الخصوص أن الدماغ هو الذي يفرز هذا الهرمون وليس العضوان المخيَّان.

كما أثبتت تجارب علمية أخرى أن للدماغ أو الخلايا العصبية الإفرازية في الدودة *L.viridis* دوراً واضحاً في عملية تنظيم الضغط الأوزموزي أو التنافذي، أي أن دخول الماء إلى جسم الدودة وخروجه منه يقع تحت تأثير وسيطرة الهرمون الذي تفرزه الخلايا العصبية المخيَّة. فعند وضع الدودة في ماء البحر المخفف يزداد وزنها زيادة ملحوظة وسريعة نتيجة لنفاذ الماء إلى داخل جسم الدودة بسبب الفرق بين تركيز الماء داخل جسم الحيوان وخارجه، ولكن تستطيع هذه الدودة أن تعيد وزنها الطبيعي خلال فترة ٧٢ ساعة من وضعها في ماء البحر المخفف، أما إذا أُزيل دماغها أو عقدها المخية ثم وضعت في ماء البحر المخفف، فإن وزنها سيستمر بالازدياد ولا تستطيع الدودة إعادة وزنها الطبيعي كما فعلت الدودة المحتفظة بدماغها بعد ٧٢ ساعة، ولكن تستعيد الدودة قدرتها على طرد الماء الزائد الداخل إلى جسمها وإعادة وزنها الطبيعي في حالة زرع دماغ جديد فيها أو إعادة دماغها المُنْتَزَع منها. ومما يؤكد دور الخلايا العصبية الإفرازية المخية في تنظيم الضغط الأوزموزي هو زيادة نشاطها الإفرازي من خلال ازدياد عدد الحبيبات العصبية الإفرازية في أجسامها ومحاورها وبخاصة في الساعات الأولى من وضع

الدودة في الماء المخفف، وتعمل هذه الإفرازات في الحفاظ على التوازن المائي في جسم الدودة.

أما العضوان المخّيان اللذان أعتقد حبيبات عصبية إفرازية لم يتمكن Lechenault (١٩٦٢، ١٩٦٥) من ملاحظة هذه الحبيبات ولكن توصل إلى أن العضوين المخيين يشتركان مع العقد المخية في تنظيم الأوزموزية وربما يعملان جهاز إحساس أو تحسس لتنظيم الحالات الأوزموزية المتغيرة ويساعدان على التوازن المائي الكامل والسريع في الجسم.

شعبة الديدان الكيسية

PHYLUM

ASCHELMINTHES

الغدد الصم في الديدان الكيسية(*)
ENDOCRINE GLANDS IN ASCHELMINTHES

يُعد صنف(**) الديدان الخيطية Class Nematoda من أهم أصناف هذه الشعبة، بل قد يكون الوحيد من بين الديدان الكاذبة الجوف pseudocoelomata، من حيث دراسة الغدد الصم ووظيفتها في عملية الانسلاخ.

يتألف الجهاز العصبي في الديدان الخيطية، بشكل عام، من الأجزاء الآتية:

١ ـ الحلقة العصبية Nerve Ring: وهي عبارة عن طوق عصبي يحيط بالجزء الأمامي من القناة الهضمية فقد تحيط بالبلعوم وتسمى عندئذٍ بالحلقة حول البلعومية circum- pharyngeal ring أو تحيط بالمريء فتسمى بالحلقة حول المريئية circum- esophageal ring.

٢ ـ العقد العصبية Nerve Ganglia: وهي انتفاخات عصبية تقع على الحلقة العصبية حول البلعومية أو المريئية في الجهة الظهرية والبطنية والجانبية. ويمكن أن تشكل الحلقة العصبية مع عقدها الجهاز العصبي المركزي.

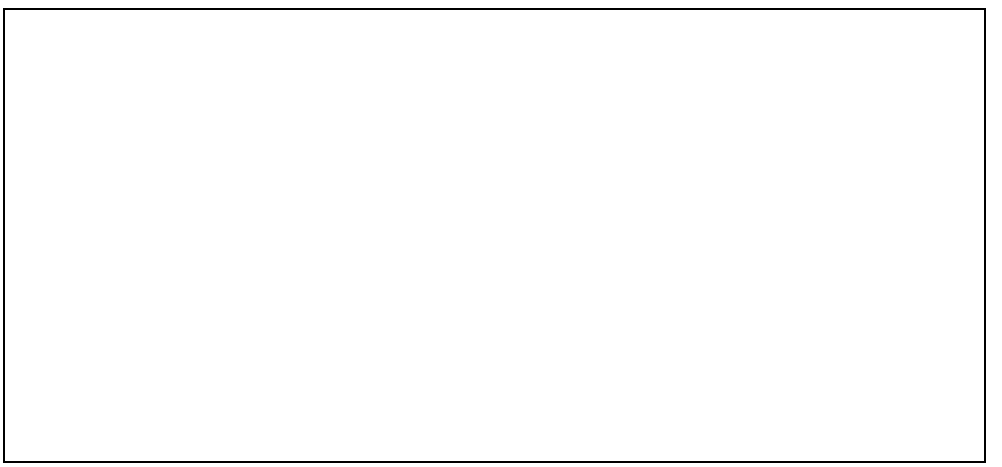
أما الجهاز العصبي المحيطي فيتمثّل بالحبال العصبية nerve cords الناشئة من الطوق العصبي وعقده، وتكون على نوعين فمنها ما يكون قصيراً ويتجه نحو الأمام ومنها ما يكون طويلاً ويتجه نحو الخلف. ومما تجدر الإشارة إليه أنَّ هناك عدداً كبيراً من الروابط العصبية المستعرضة التي تربط بين الألياف العصبية الطولية، وبخاصة الخلفية منها.

ثمة عدد قليل من الخلايا العصبية الإفرازية في الديدان الخيطية *Ascaris lumbricoides* و*Phocanema decipiens* (الشكلان ١٥ و١٦) و*Haemonchus contortus*، وتقع هذه الخلايا التي تستجيب لصبغتي AF وCHP في العقد العصبية المرتبطة بالحلقة أو الطوق العصبي، ويختلف عددها وموقعها من دودة إلى أخرى.

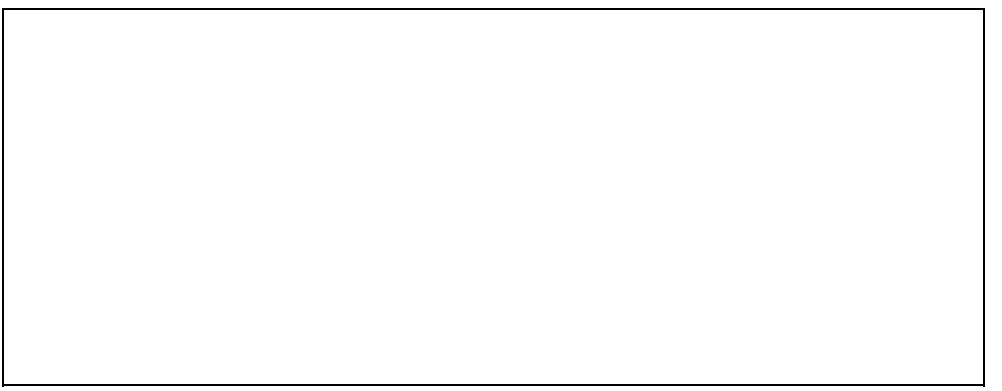
(*) تدعى هذه الشعبة بشعبة الديدان الجوفية أيضاً.

(**) أو شعبة الديدان الخيطية إذا عُدّت شعبة الديدان الكيسية شعبة عظمى.

فقد شاهد Gersch وScheffel (١٩٥٨) خلية عصبية إفرازية واحدة كبيرة في كل من العقدتين العصبيتين الجانبيتين في دودة الأسكارس، وقد تمكن الباحثان المذكوران من كشف المواد الإفرازية ليس في جسم الخليتين فحسب بل في محوريهما أيضاً. أما في الدودة *Phocanema*، فقد شاهد Davey (١٩٦٦) مجموعتين من الخلايا العصبية الإفرازية، إحداهما تتكون من ست خلايا وتقع في العقدة العصبية البطنية والأخرى تتكون من خلية أو خليتين تقعان في العقدة الظهرية. وتمكن Rogers (١٩٦٨) من ملاحظة الحبيبات العصبية الإفرازية في محاور الخلايا العصبية الإفرازية القريبة من الفتحة الإبرازية، كما لاحظ هذه الحبيبات في العقدة البطنية أيضاً.



الشكل ١٥ ـ مقدمة الدودة Ascaris lumbricoides
تُظهر الحلقة العصبية وعقدها العصبية والخلايا العصبية الإفرازية.



الشكل ١٦ ـ مقدمة الدودة Phocanema decipiens
تُظهر الحلقة العصبية وعقدها العصبية والخلايا العصبية الإفرازية.

أما الدور الوظيفي للخلايا العصبية الإفرازية في الديدان الخيطية فيقتصر على عملية الانسلاخ ecdysis moulting، إذْ أوضحت تجارب Davey وKan (١٩٦٧، ١٩٦٨) أن الإفرازات العصبية في *Phocanema* تعمل على بدء الانسلاخ عند إضافة الخلاصة الحاوية عليها إلى ديدان مقبلة على الانسلاخ، وقد تكوّن فيها الكيوتكل الجديد. ويحدث الانسلاخ الطبيعي في هذه الدودة على النحو الآتي:

في البداية يتكون كيوتكل جديد تحت الكيوتكل القديم، ثم يؤثر أحد العوامل(*) من الوسط الغذائي أو الزَرْعي medium culture على الخلايا العصبية الإفرازية فيحفزها على تكوين هرمون الانسلاخ ثم تحريره، ويحفز هذا الهرمون بدوره الخلية الإبرازية excretory cell التي بدورها تفرز أنزيم ليوسين أمينوپپتيديز leucine aminopeptidase الذي يعدّ عنصراً أساسياً ومهماً في السائل المسؤول عن الانسلاخ، وينتقل هذا السائل من القناة الإبرازية ليصبح بين طبقتي الكيوتكل القديم والجديد وهذا يؤدي إلى فصلهما وحدوث الانسلاخ.

(*) عامل غير معروف.

شعبة الديدان الحلقية

PHYLUM ANNELIDA

الغدد الصم في الديدان الحلقية
ENDOCRINE GLANDS IN ANNELIDA

أ ـ الغُدد الصم في المتعددة الأهلاب Endocrine Glands in Polychaeta

يتألف الجهاز العصبي في الديدان المتعددة الأهلاب Polychaeta من الجهاز العصبي المركزي والجهاز العصبي المحيطي (الشكل ١٧). ويتكون الجهاز العصبي المركزي من الأجزاء الآتية:

١

الدماغ

وينشأ من اتحاد العقدتين المخيتين، ويقع في الفص قبل الفموي فوق التجويف الفموي، وثمة زوجان من الروابط العصبية حول البلعومية، ويدعى الزوج الخارجي منها بالروابط الإضافية وتعمل هذه الروابط على ربط الدماغ بالعقدة تحت البلعومية.

٢

العقدة العصبية تحت البلعومية

وتتكون هذه العقدة من اندماج زوجين من العقد العصبية وتمثل بداية الحبل العصبي البطني.

٣

الحبل العصبي البطني

ويقع تحت الوعاء الدموي البطني وهو مكون من حبلين مندمجين ومغلفين بغلاف مشترك، ويمتلك الحبل العصبي عقداً مزدوجة يندمج كل زوج منها ليكون

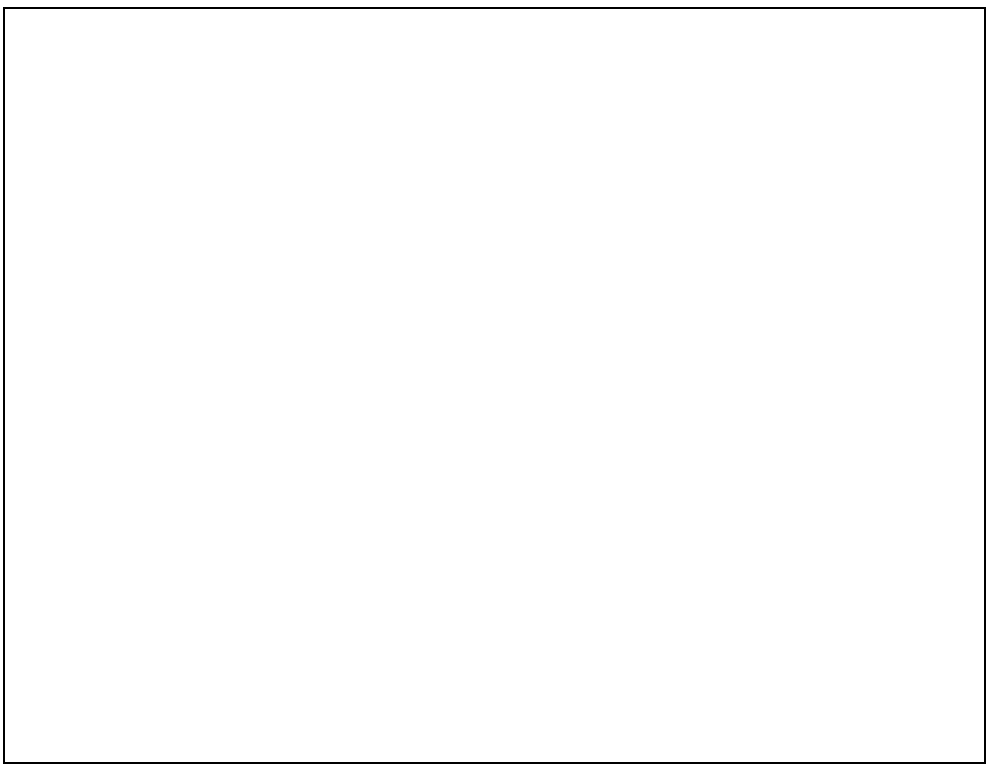
عقدة حلقية segmental ganglion في كل حلقة من حلقات الجسم ابتداءً من الحلقة الرابعة وحتى نهاية الجسم.

أما الجهاز العصبي المحيطي فيتكون من:

أ ـ الأعصاب الناشئة من الدماغ.

ب ـ الأعصاب الناشئة من الحبل العصبي البطني.

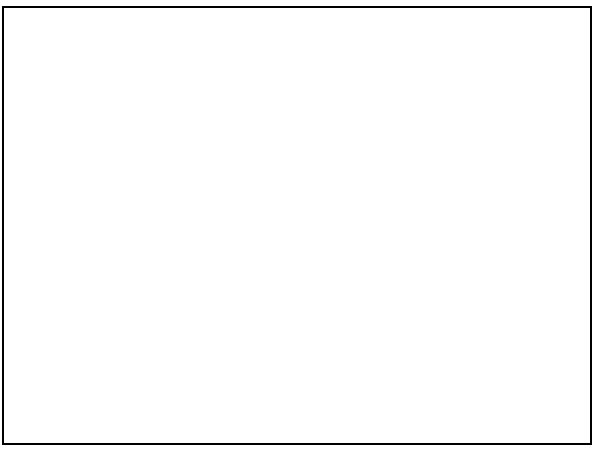
جـ ـ الأعصاب الناشئة من الطوق حول بلعومي.

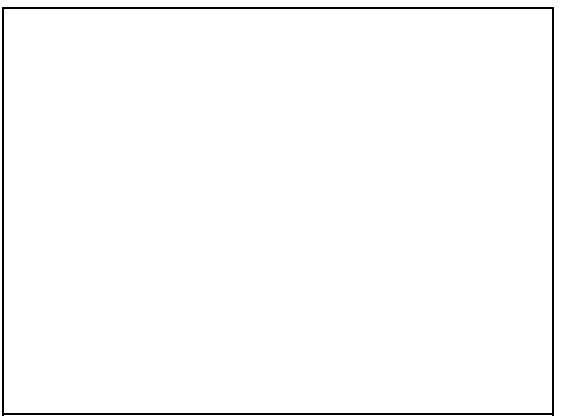


الشكل ١٧ ـ الجهاز العصبي للتبرس

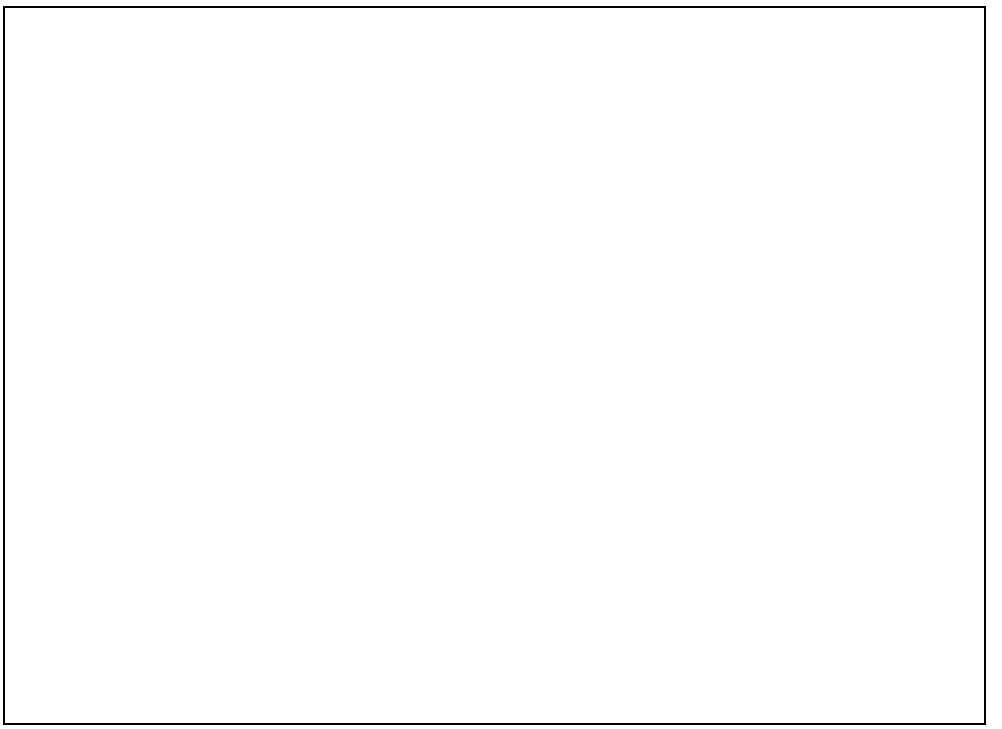
يتكون الجهاز العصبي الإفرازي في عائلة الديدان الرملية nereid كما هو الحال في بقية الديدان المتعددة الأهلاب من ثلاثة عناصر أساسية يمكن أن يكون لها دور إفرازي أو هرموني (Alsharook، ١٩٧٥): العنصر الأول هو العقدة الدماغية أو المخية Cerebral ganglion التي تحتوي على نوعين (النوع I والنوع II) أو أكثر من الخلايا العصبية الإفرازية التي تمتد محاورها لتكون مسلكاً محورياً axonal tract يتجه إلى المنطقة البطنية للدماغ مكوناً مناطق خزن وتحرير، والعنصر الثاني يمثل الأقدام النهائية الإفرازية secretory end feet، وهي عبارة عن تجمعات

من الخلايا العصبية يختلف تركيبها عن الخلايا العصبية الإفرازية النموذجية، ولهذه الخلايا العصبية نهايات محورية تقع على السطح الأسفل للدماغ أي على علبة الدماغ أو غلافه مباشرة، وتمتاز هذه التجمعات باحتوائها على كميات كبيرة من المايتوكوندريا. والعنصر الثالث هو الغدة تحت المخية infracerebral gland وتقع في النهاية الخلفية للسطح البطني للدماغ (الشكل ١٨) وتتكون من نسيج طلائي يحتوي على نوعين من الخلايا، وهما النوع C_1 وC_2. وثمة أدلة نسيجية عدة تشير إلى أن هنالك تغيرات مورفولوجية (شكلية) في التركيب الخلوي للجهاز العصبي الإفرازي في الديدان المتعددة الأهلاب، ترتبط هذه التغيرات بالبلوغ الجنسي لهذه الديدان. فقد أشار Hauenschild وجماعته (١٩٦٨) إلى أن عدد الخلايا الموجبة لصبغة AF (AF-positive) في العقدة فوق البلعومية (المخية) للديدان *Eanice viridis* يزداد عشر مرات في الديدان البالغة منها في غير البالغة، ويمكن أن يكون لهذه الخلايا دور في إفراز الهرمون المحفز للبلوغ الجنسي، وكذلك فإن الخلايا العصبية الإفرازية نوع I في الدماغ وخلايا C_2 في العقدة تحت المخية في الديدان *Nereis pelagica* تطرأ عليها تغيرات خلوية تشير إلى نقص في الفعالية الإفرازية، ويمكن أن يكون لهذه الخلايا دور في إفراز الهرمون المانع للبلوغ الجنسي لذا تكون أكثر نشاطاً في الديدان الفتية، ومن ناحية أخرى، فإن الفعالية الإفرازية للخلايا العصبية الإفرازية نوع II تأخذ بالازدياد في الديدان البالغة، وكذلك الحال في خلايا C_1 في الغدة تحت المخية. وفي الديدان *Nereis diversicolor* قام AL-Sharook وجماعته (١٩٧٥) بدراسة التغيرات الخلوية والمورفولوجية التي تطرأ على الجهاز الهرموني في أثناء عملية البلوغ الجنسي، وذلك من خلال قياس حجم الغدة تحت المخية وقياس حجوم نوى الخلايا C_1، ولقد ظهر أن هنالك زيادة واضحة في حجم الغدة تحت المخية وحجم نوى الخلايا C_1 مع تقدم مرحلة البلوغ الجنسي (الشكل ١٩، الجدول ١). وإن هذه الزيادة في حجم الغدة وحجم النوى يصحبها نقص في عدد وفعالية الخلايا C_2 في الديدان البالغة. وذكر Golding وWhitel (١٩٧٤) أن خلايا C_1 والأقدام النهاية الإفرازية ربما تشكل مقعداً هرمونياً إفرازياً، ولكن أوضح AL-Sharook (١٩٧٥) أن هناك نقصاً واضحاً في عدد الأقدام النهائية الإفرازية في الديدان البالغة، وليس هنالك علاقة ما بين الأقدام النهائية الإفرازية ونمو الخلايا وتضخمها hypertrophy.





الشكل ١٨ ـ الجزء السفلي من الدماغ في الدودة الرملية Nereis يبين
(أ) موقع الغدة تحت المخية، (ب) جزء مكبّر من الغدة يبين أنواع الخلايا فيها (C_1، C_2)
حجم الغدة/ الدماغ X 10^{-2}



الشكل ١٩ ـ (أ) التضخم الملحوظ للغدة تحت المخية في أثناء النضج الجنسي. (ب) حجم الغدة تحت المخية/ الدماغ يزداد في أثناء النضج الجنسي. (جـ) الخلايا C_1 تُظهر زيادة في الحجم النووي في أثناء النضج الجنسي. (د) قلة عدد الخلايا C_2 التي يمكن التعرف عليها نسيجياً في أثناء النضج الجنسي

الجدول ١ ـ نمو الغدد تحت المخية في أثناء النضج الجنسي

أكبر قطر للخلية البيضية (μm)	20-80	81-100	101-140	141-160	161-180	181-200	201-220	
حجم الغدة ($10^6 \times \mu m^3$)	17.18	34.17	32.78	36.38	62.46	52.71	71.32	R = 0.808
خطأ معياري	∓0.65	∓2.44	∓1.60	∓1.28	∓1.91	∓1.63	∓1.15	P<0.001
الحجم النووي لـC_1	20.02	36.76	33.45	31.35	43.00	58.89	70.40	R = 0.766
S.E	∓1.02	∓2.02	∓1.41	∓1.16	∓2.59	∓3.11	∓2.49	P <0.001
حجم الدماغ ($10^6 \times \mu m^3$)	572.54	587.14	625.02	733.74	866.54	933.04	1008.04	R = 0.597
S.E	∓34.90	∓33.39	∓30.64	∓27.33	∓26.50	∓27.35	∓21.44	P < 0.001
عدد الخلايا C_2	36.20	25.00	24.80	22.40	20.40	18.60	16.60	R = 0.945
S.E.	∓2.74	∓2.87	∓1.32	∓1.21	∓1.63	∓1.36	∓1.40	P < 0.001
الحجم النووي لـC_2		115.02				130.16		
S.E.		∓5.71				∓5.59		T = 1.89

الجدول ٢ ـ فاعلية الدماغ المثبطة للنضج خلال دورة حياة الدودة الرملية

	مرحلة الديدان الواهبة (حلقات)					مرحلة الديدان الواهبة (μm)			الديدان الضابطة المنزوعة الدماغ
	< 25	26-35	36-45	46-55	56-65	81-120	121-160	161-200	
عدد الديدان المضيفة	10	10	10	10	10	10	10	10	10
عدد الديدان الحية	8	10	10	10	10	8	10	10	10
المعدل النهائي لقطر الخلية البيضية	151	146	143	135	132	134	148	159	154
± الخطأ المعياري	5	8	6	4	6	8	4	1	1

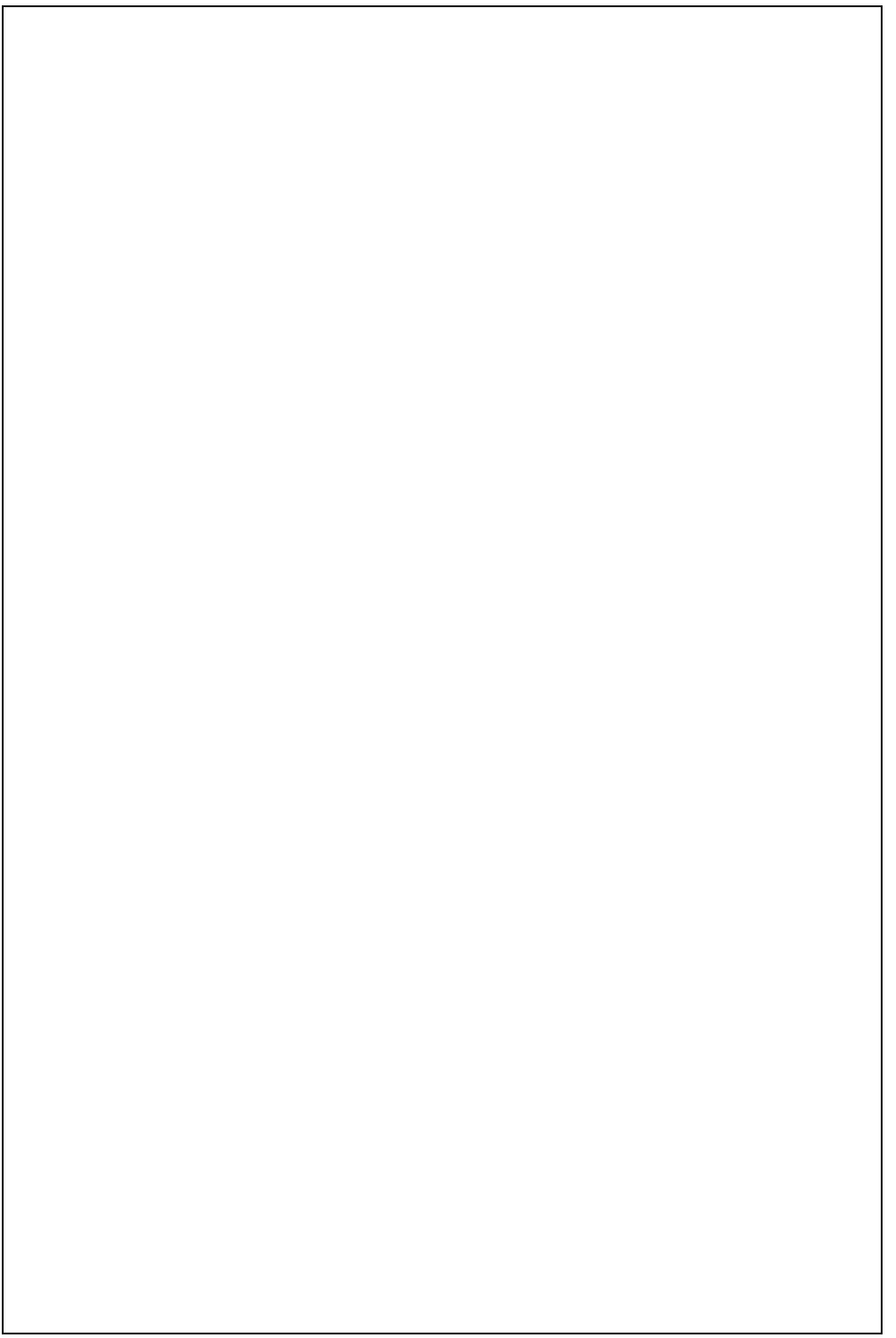
الجدول ٣ ـ فاعلية الدماغ المحفزة للإخلاف طوال دورة حياة الدودة

	مرحلة الديدان الواهبة (حلقات)					مرحلة الديدان الواهبة (μm)					الديدان الضابطة المنتزع منها الدماغ
	< 25	26-35	36-45	46-55	56-65	21-60	61-100	101-140	141-180	+ 181	
عدد الديدان المضيفة	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
عدد الديدان الحية	10	10	10	10	10	8	8	9	8	9	10
معدل الحلقات المتجددة	2.2	2.7	3.8	4.1	4.3	4.1	4.5	4.2	3.6	2.1	0.4
الخطأ المعياري	0.4	0.6	0.8	0.2	0.4	0.6	0.5	0.3	0.4	0.3	0.3

إن عدم ظهور أية تغيرات في فعالية الجهاز العصبي الإفرازي بعد قطع الحلقات الجسمية الخلفية يؤيد ما توصل إليه Golding (١٩٦٧أ) بأن ظاهرتي الإخلاف والنمو تعتمدان على هرمون واحد وأن مصدر هذا الهرمون هو العقدة الدماغية أو المخية فوق البلعومية.

ثمة عقبتان تكتنفان عملية ربط النتائج التي تشير إلى فاعلية الإفرازات العصبية والتي يُحصل عليها من الملاحظات العملية الفسيولوجية (الوظيفية) مع النتائج التي يتم الحصول عليها من الدراسات النسيجية والخلوية. العقبة الأولى هي أن النتائج الفسيولوجية (الوظيفية) تشير كلها إلى الفرضية القائلة بأن هنالك هرموناً واحداً يسيطر على فعالية تحفيز الإخلاف ومنع البلوغ الجنسي ونمو البيوض بصورة طبيعية، في حين تشير الدراسات النسيجية والخلوية إلى أن الجهاز العصبي الإفرازي هو مصدرٌ لكثير من الهرمونات التي تسيطر على هذه الفعاليات وليس مصدراً لهرمونٍ واحدٍ. أما العقبة الثانية فهي أن الدراسات النسيجية الوظيفية Histophysiological التي تشمل دراسة التغيرات التي تطرأ على مكونات الجهاز

العصبي الإفرازي ومقارنتها عند حالة وظيفية معينة يصعب تفسيرها بحيث تبدو متناقضة، فقد استطاع Alsharook (١٩٧٥) تحديد المنطقة المسؤولة عن السيطرة الهرمونية الخاصة بتحفيز الإخلاف، ومنع البلوغ الجنسي، والنمو الطبيعي للأمشاج من خلال دراسة الفعالية الإفرازية لمقاطع من مناطق مختلفة من الدماغ (الشكل ٢٠)، وقد أوضحت هذه الدراسة أن المنطقة المسيطرة على هذه الفعاليات يمكن حصرها في المنطقة الخلفية للدماغ التي تحتوي على النوى XXII, XX, XIX حسب تصنيف Holmgren (١٩١٦)، وعند فصل الجزء الظهري عن البطني لهذه المنطقة تنعدم هذه الفعالية ويمكن تفسير ذلك بأنه قد يكون مصدر هذه الفعاليات هو الخلايا العصبية الإفرازية الموجودة في هذه المنطقة التي تفقد قابليتها على الاستمرار في الفعالية الإفرازية عندما تفصل عنها نهايات المحاور، أو أن خلايا C_2 الموجودة في الغدة تحت المخية التي تشبه الخلايا العصبية تخرج منها محاور تخترق علبة أو محفظة الدماغ وتدخل إلى داخل الدماغ وأن فصل المنطقة الظهرية عن البطنية سوف يؤدي إلى قطع هذه المحاور وهكذا تحرم هذه الخلايا من التحفيز العصبي القادم من الجزء الظهري للدماغ، أو أن الجهاز العصبي الإفرازي مكون من عدة مكونات بعضها يقع في المنطقة الظهرية وبعضها الآخر يقع في المنطقة البطنية وأن استمرار الفعالية الإفرازية يعتمد على وجودهما معاً.



الشكل ٢٠ ـ شكل تخطيطي يبين مناطق الدماغ (الأرقام) ونشاطها الغدّي الأصم

تعد العقدة المخية فوق البلعومية في الديدان المتعددة الأهلاب، وبخاصة في عائلة الديدان الرملية nereid مصدراً لهرمون واحد أو أكثر تسيطر على فعالية إخلاف الحلقات الجسمية الخلفية وتمنع نضج الأمشاج، وفي بعض الأنواع تثبط ظهور علامات التكاثر epitoky (شكل ٢١) اقترح Golding (١٩٧٢) أن السيطرة الهرمونية على نضج الأمشاج يمكن أن تتكون من عاملين، الأول مانع للبلوغ الجنسي. والثاني مغذٍ للأمشاج gametotrophic.

الشكل ٢١ ـ الدودة الرملية. ظهور علامات التكاثر epitoky تبقي الأقدام الجانبية اعتيادية في المنطقة الأمامية من الجسم تدعى بالمنطقة العقيمة (غير جنسية) atokous، أما المنطقة الخلفية من الدودة التي تتضخم أقدامها الجانبية فتدعى بالمنطقة غير العقيمة أو الجنسية atokous

لعائلة الديدان الرملية القابلية على إخلاف الحلقات المفقودة من المنطقة الخلفية، وأن أولى التجارب التي أشارت إلى السيطرة الهرمونية على هذه الفعالية هي تجربة Casanova (١٩٥٥) وذلك في الديدان *Platynereis massilliensis* حيث قام بقطع منطقة ما قبل الفم prostomium، إما أمام العيون الأمامية، أو خلف العيون الخلفية، وقطع جسم الديدان في الوقت نفسه إلى قطعتين أمامية وخلفية، وقد حصل الباحث المذكور أعلاه على نتائج تشير إلى أن قطع الدماغ من أمام منطقة العيون الأمامية لا يؤثر على عملية إخلاف الحلقات الخلفية المفقودة، حيث استطاعت الديدان تجديدها وإخلافها هي والمنطقة الأمامية من الدماغ، في حين في حالة الديدان التي قطع منها الدماغ خلف منطقة العيون الخلفية لم يحدث فيها إخلاف ولكن تمت عملية التئام الجرح فقط. وهكذا، فقد استنتج Casanova من هذه التجربة أن فشل إخلاف الحلقات الخلفية المفقودة ربما يكون سببه غياب الدماغ في حالة القطع خلف الأعين الخلفية. كذلك أكد Durchon, و Marcel (١٩٦٢) هذه النتائج في الديدان *Nereis diversicolor*، إذ أشارا إلى أنه إذا زرع

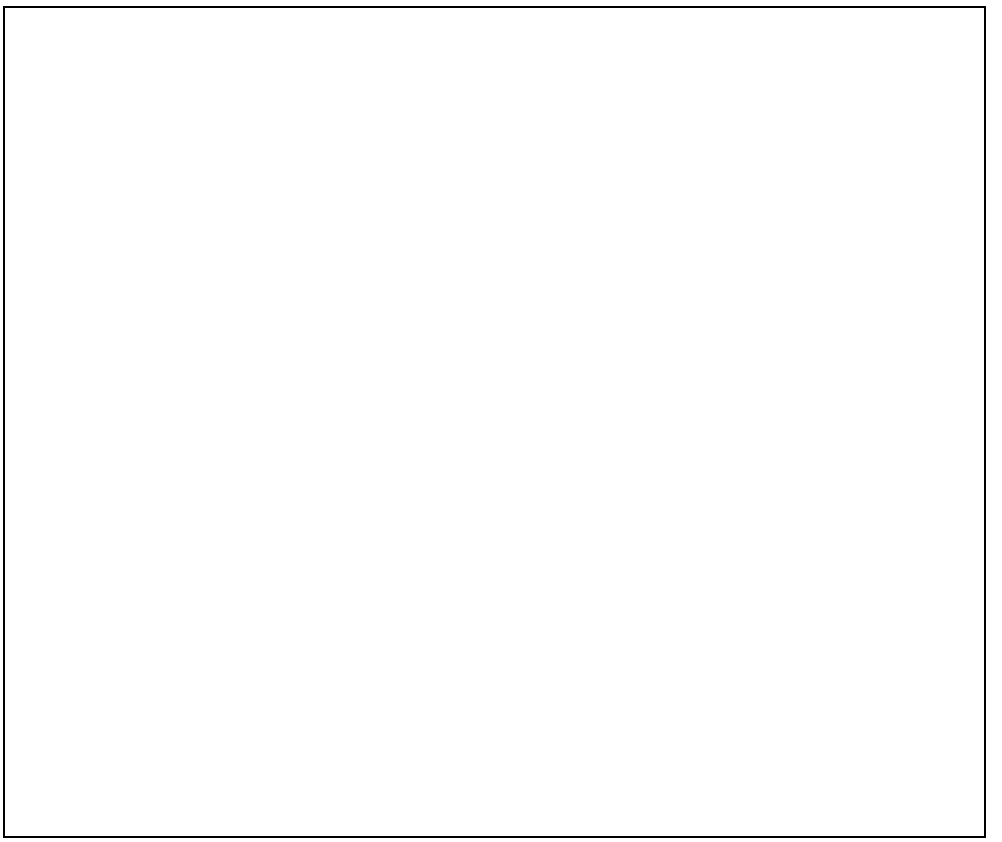
جزء من هذه الدودة التي سبق أن أزيل الدماغ منها في دودة تحتوي على الدماغ فإن الجزء المزروع سوف يكون تحت تأثير دماغ المضيف host وسوف تتم عملية الإخلاف للحلقات المفقودة في الجزء المزروع. وقام Golding (١٩٦٧أ، ب، جـ، د. هـ) بمجموعة من التجارب لمحاولة التعرف على آلية السيطرة الهرمونية لظاهرة الإخلاف، وقد أكد صحة النتائج السابقة مشيراً إلى أن الهرمون القادم من الدماغ يُعد شرطاً أساسياً لنجاح فعالية الإخلاف (الشكل ٢٢)، وأن زرع الدماغ في التجويف الجسمي سوف يعمل على استمرار تحرير الهرمون، وأشار Golding (c١٩٦٧) إلى أن ثمة علاقة مباشرة بين قابلية الدودة على الإخلاف وحالة البلوغ الجنسي للدودة حيث إن قابلية الدودة على الإخلاف تقل مع تقدم الدودة في البلوغ الجنسي، وأنه على الرغم من أن الدودة البالغة غير قادرة على إخلاف حلقاتها الخلفية المفقودة فإن لدماغها القابلية على السيطرة على إخلاف الحلقات الخلفية المفقودة عند زرعه في دودة فتية (Golding, AL-Sharook ١٩٧٩). وقد أوضح Golding (١٩٨٥) أنه بالإمكان إعادة الفعالية الإفرازية لدماغ الدودة البالغة عند إعادة زرعه في تجويف جسم دودة فتية ولفترة عدة أشهر، كما بين Golding (١٩٨٧) أن زرع دماغ فاعل من ناحية السيطرة الهرمونية على الإخلاف (مأخوذ من دودة فتية) في دودة بالغة ولفترة طويلة فإن فعالية هذا الدماغ سوف تنخفض انخفاضاً ملحوظاً Golding (١٩٨٧)، وقد أشار Alsharook (١٩٧٥) إلى وجود تغذية راجعة feed back تؤثر على فاعلية الدماغ في الديدان البالغة وتمنعه من إفراز الهرمون المحفز للإخلاف وأن مصدر هذه التغذية الراجعة هو الأمشاج البالغة، ومن أجل ذلك، فقد قام Alsharook (١٩٧٥) بتصميم تجارب تهدف إلى دراسة تأثير الدماغ في المراحل المختلفة من عمر الدودة على فعالية الإخلاف وذلك باستخدام مضيف موحد (ديدان فتية ذات أعمار متشابهة) يمكن من خلاله مقارنة فعالية الدماغ بالنسبة للإخلاف في الديدان التي توجد في مراحل مختلفة من النمو الجنسي (الشكل ٢٣، الجدول ٢) وقد تبين أن تأثير الدماغ في السيطرة على فعالية الإخلاف تتضاءل مع تقدم الدودة في البلوغ الجنسي (Alsharook وGolding ١٩٧٩). أما عن تأثير الدماغ على عملية نضج الأمشاج والبلوغ الجنسي، فإن التجارب الأولية التي قام بها Durchon (١٩٥٢) أشارت إلى أن إزالة ما قبل الفم في الديدان الرملية سوف يعجل في ظهور ظاهرة علامات التكاثر epitoky في الديدان التي توجد فيها هذه الظاهرة إلاَّ أن إعادة زرع الدماغ في ديدان سبق أن أزيل منها الدماغ سوف يمنع النمو السريع للبيوض وظهور علامات التكاثر.

وكذلك أشار Hauenschild (١٩٥٦) إلى أنه عند قطع الديدان *Platynereis dumerilii* إلى جزءين فإن الجزء الذي لا يحتوي على الدماغ سوف تنمو الأمشاج الموجودة فيه نمواً سريعاً يعقبه ظهور علامات التكاثر، أما الجزء الذي يحتوي على الدماغ سوف تستمر الأمشاج فيها بالنمو الطبيعي، وإن زرع دماغ من نوع آخر من الديدان المتعددة الأهلاب *Platynereis massiliensis* سوف يؤدي إلى منع النمو السريع للأمشاج، وقد أطلق Hauenschild على العامل المسبب لذلك هرمون الحداثة أو الشباب Juvenile hormone. كما أشار Porchet (١٩٧٠) إلى أن هنالك عاملاً واحداً يسيطر على عملية تكوين الأمشاج، ويمنع نموها السريع عندما يكون تركيزه عالياً، وهو ضروري جداً للنمو الطبيعي، حيث إن البيوض تحتاج إليه بكميات قليلة في مراحل نموها. وباستخدام تقنية زرع الأعضاء organ culture يمكن وضع معيار لقياس فعالية منع بلوغ الأمشاج الموجودة في خلاصة الدماغ على مراحل مختلفة من البلوغ الجنسي Durchon وPorchet، ١٩٧١). وأن كمية

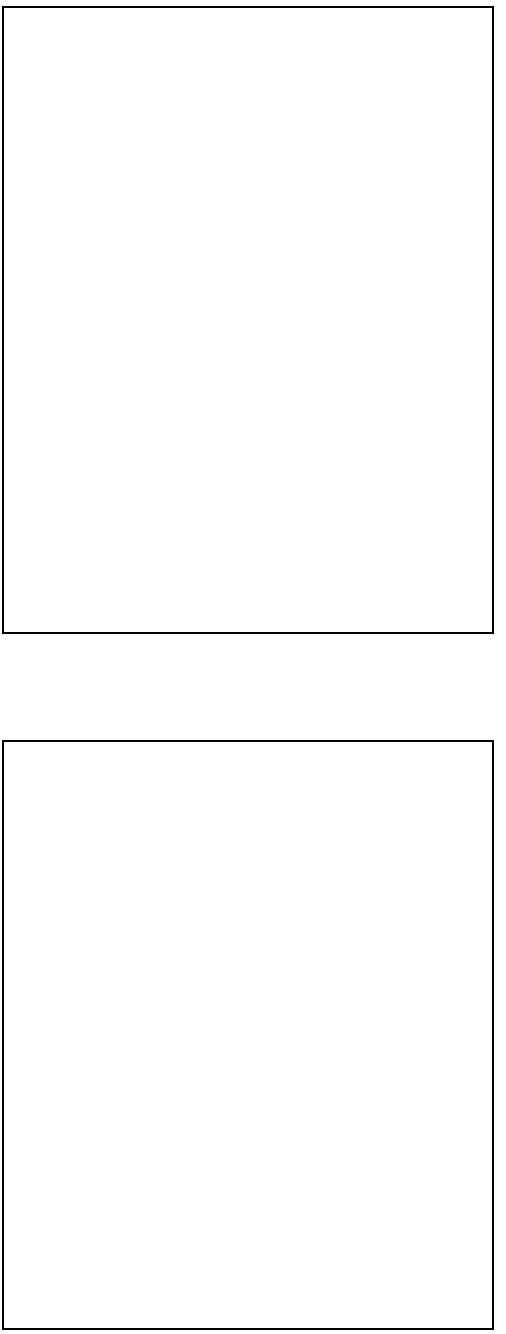
الشكل ٢٢ ـ الإخلاف أو التجدد في الدودة الرملية. (أ) تفقد الدودة قدرتها على التجدد الخلفي إذا أزيل دماغها. (ب) تظهر قدرتها على الإخلاف الخلفي عند إبقاء دماغها

الهرمون المانع للبلوغ الجنسي في الدماغ تقل مع تقدم عمر الدودة أو تقدم هذه الفعالية في الديدان القريبة من مرحلة البلوغ. وقد قام Alsharook (١٩٧٥) بدراسة فعالية الدماغ في منع البلوغ والنمو السريع للبيوض خلال دورة حياة الدودة *Nereis diversicolor* (الجدول ٣، الشكل ٢٤) ويمكن ملاحظة أن تأثير إزالة الدماغ على نمو البيوض يعتمد على المرحلة التي وصلت إليها البيوض في النمو. ففي حالة الحيوانات التي تحتوي على بيوض قطرها أقل من ٦٠ مايكرومتراً فإن هذه البيوض سوف تدخل مرحلة نمو سريع للأيام العشرة الأولى بعد إزالة الدماغ، وبعد ذلك تأخذ بالانحلال، أما في حالة إزالة الدماغ من ديدان تحتوي على بيوض يزيد قطرها على ٦٠ مايكرومتراً فإن هذه البيوض سوف تنمو نمواً سريعاً إلاَّ أن تركيبها الخلوي يكون غير طبيعي. (الشكل ٢٥). ولقد أشار Alsharook (١٩٧٥) إنه بالإمكان تمييز مراحل نمو البيوض تبعاً لرد فعل البيوض تجاه فقدان الهرمون القادم من الدماغ إلى أربع مراحل، المرحلة الأولى، وتنحل فيها البيوض نتيجة لفقدان هرمون الدماغ، أما في المرحلة الثانية فإن إزالة الدماغ سوف يعجل في نمو هذه البيوض ولكن هذا النمو سيكون نمواً غير طبيعي، ويتعذر إخصاب مثل هذه البيوض نتيجة للتغيرات الخلوية التي تطرأ عليها عند فقدان هرمون الدماغ (الشكل ٢٦)، أما بيوض المرحلة الثالثة فإن نموها في حالة فقدان هرمون الدماغ سيكون سريعاً ولا تتأثر بيوض المرحلة الأخيرة تأثراً واضحاً نتيجة لفقدان هرمون الدماغ.

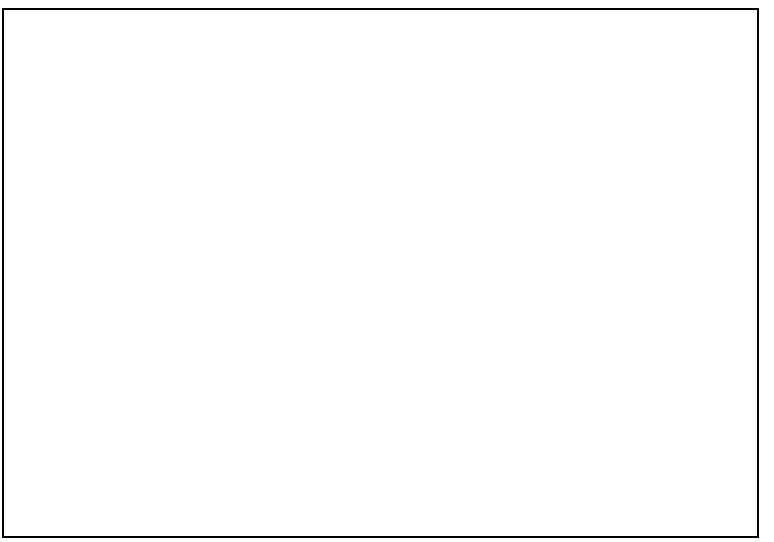
الشكل ٢٣ ـ عدد الحلقات التي تتجدد في الديدان الرملية التي أزيلت منها الأدمغة،
ة أخرى أخذت من ديدان أخرى في مراحل مختلفة من دورة حياتها. الديدان الضابطة لم تزرع فيها الأدمغة.
تشير الخطوط العمودية إلى الأخطاء المعيارية



الشكل ٢٤ ـ القصر النهائي للخلية البيضية
في ديدان مضيفة اُنتُزع منها الدماغ وزرعت فيها أدمغة مأخوذة من ديدان أخرى (ديدان واهبة)
في مراحل مختلفة من دورة حياتها. الديدان الضابطة لم تستلم أية أدمغة.
أدّى النشاط الغدّي الأصم إلى النقص في معدل نمو الخلية البيضية.
تشير الخطوط العمودية إلى الأخطاء المعيارية



الشكل ٢٥ ـ علاقة الدماغ بنمو الخلايا البيضية
التي يزيد قطرها على ٦٠ μm في النيرس. (أ) خلية بيضية في حالة احتفاظ الدودة بدماغها (حالة اعتيادية). (ب) خلية بيضية في دودة انتزع دماغها فازداد قطرها



الشكل ٢٦ ـ علاقة الدماغ بنمو بيوض المرحلة الثانية في النيرس.
(أ) خلية بيضية اعتيادية عند احتفاظ الدودة بدماغها.
(ب) زيادة حجم الخلية البيضية وتغير تركيبها في غياب الدماغ

ب ـ الغدد الصم في القليلة الأهلاب Endocrine Glands in Oligochaeta

الجهاز العصبي في صنف القليلة الأهلاب

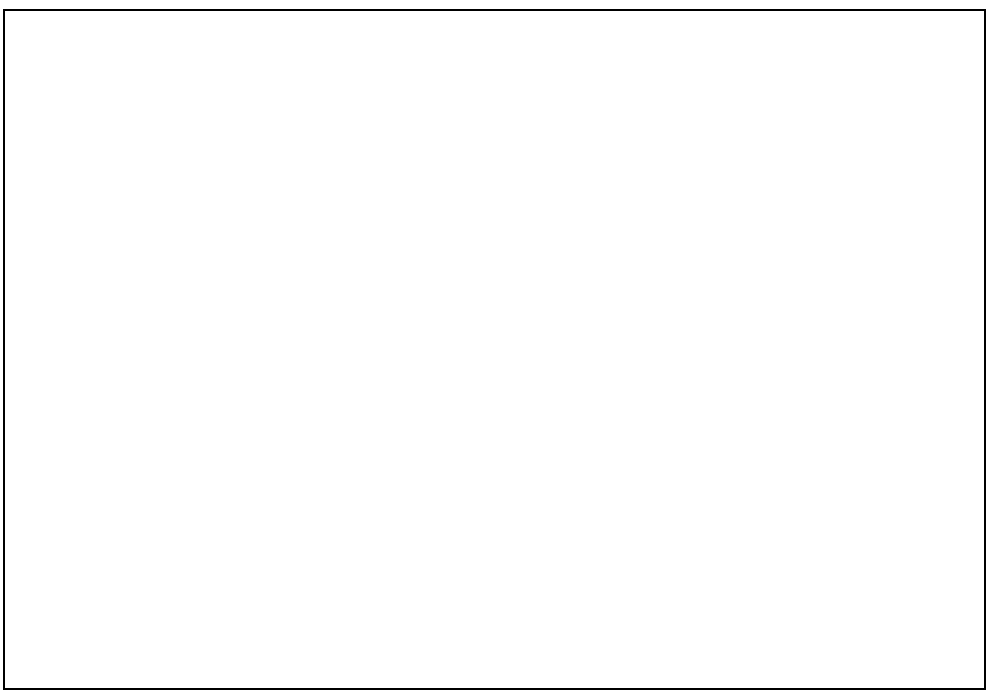
Nervous System in Oligochaeta

يتألف الجهاز العصبي للديدان القليلة الأهلاب، ولديدان الأرض بخاصة، من ثلاثة أقسام رئيسة، (الشكل ٢٧) وهي:

١ ـ الجهاز العصبي المركزي central nervous system.

٢ ـ الجهاز العصبي المحيطي peripheral nervous system.

٣ ـ الجهاز العصبي الخضري vegetative nervous system.

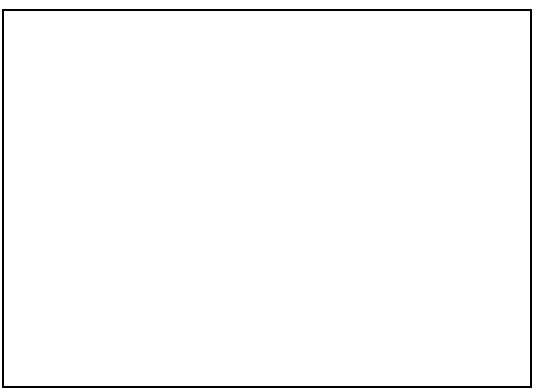


الشكل ٢٧ ـ منظر جانبي للجهاز العصبي في ديدان الأرض

يتكون الجهاز العصبي المركزي من الدماغ brain والرابطين حول بلعوميين circum-pharyngeal connectives or commissures والحبل العصبي البطني ventral nerve cord. يقع الدماغ brain في الجهة الظهرية للحلقة الثالثة، أي فوق البلعوم مباشرة، لذا يدعى بالعقدة فوق البلعومية supra-pharyngeal ganglion.

ويتكون الدماغ من فصين مندمجين اندماجاً تاماً، ومع ذلك، فإن معالمهما ما

زالت واضحة. وينشأ من السطح السفلي الخلفي للدماغ زوج من الألياف العصبية السميكة، ويسير كل منهما على إحدى جهتي البلعوم محيطاً به ومتجهاً نحو الخلف قليلاً، لذا يدعيان بالرابطين حول البلعوميين، أو بالطوق حول بلعومي. ويلتقي الرابطان بالعقدة العصبية الأولى من الحبل العصبي البطني التي تقع في الحلقة الرابعة وتحت البلعوم، لذا تدعى هذه العقدة بالعقدة تحت البلعومية subpharyngeal ganglion. يمتد الحبل العصبي البطني في الجهة البطنية لديدان الأرض إلى الداخل من جدار الجسم مباشرة وينتفخ في كل عقلة جسمية، ابتداء من الحلقة الرابعة، مكوناً عقدة عصبية حلقة segmental nerve ganglion أما الجهاز العصبي المحيطي فيتألف من الألياف العصبية الناشئة من الأجزاء المختلفة للجهاز العصبي المركزي، وهي تزود جميع الحلقات الجسمية والتراكيب الداخلية في حين يتألف الجهاز العصبي الخضري من عقد عصبية مختلفة الأحجام تمتد في جدار البلعوم بالقرب من بطانته الطلائية. ينشأ هذا الجهاز من عدد من الألياف العصبية القصيرة والكبيرة نوعاً ما التي تخرج أو تتفرع من الرابطين حول البلعوميين وتدخل جدار البلعوم فتتوسع فيه بين مسافة وأخرى مكوّنة عقداً عصبية كثيرة ذات أحجام متباينة (الشكلان ٢٧، ٢٨).



الشكل ٢٨ ـ مقطع أفقي في مقدمة دودة الأرض Dendrobaena atheca
يبين نشوء الجهاز العصبي الخضري من الرابط حول بلعومي
ووجود الخلايا العصبية الإفرازية في عقده (الأسهم)

لقد اهتم الباحثون في الغدد الصم endocrinologists بدراسة هذه الغدد في الديدان الحلقية دراسة تفصيلية من حيث تركيبها النسيجي وتأثيراتها الوظيفية، ولقد كانت الديدان المتعددة الأهلاب Polychaeta في مقدمة الديدان القليلة الأهلاب Oligochaeta والعلقيات Hirudinea فيما يخص هذا الموضوع، إذ أعطى Rohde

(١٨٨٧) وصفاً مُسْهبَاً عن مكونات الدماغ في *Polynoe elegans*، ومنها ما يُعد الآن مَسْلكاً أو مساراً للمحاور العصبية الإفرازية tract of neurosecretory axons، والخلايا الذاتية intrinsic cells للغدة تحت المخية infracerebral gland كما ساهم Hamaker (١٨٩٨) في وصف الخلايا العصبية في مؤخرة دماغ الدودة الرملية *Nereis virens* التي تُعد الآن خلايا عصبية إفرازية.

كانت B,Scharrer (١٩٣٦) في مقدمة الباحثين الذين أظهروا الخلايا العصبية الإفرازية، إذ استطاعت أن تتعرّف، لأول مرة، على الخلايا العصبية الإفرازية في دماغ الدودة الرملية *Nereis virens*. كما أن اكتشاف الخلايا العصبية الإفرازية في الديدان الحلقية القليلة الأهلاب جاء نتيجة البحث الذي قام به Scharrer وScharrer (١٩٣٧)، إذْ وصفا نوعين من الخلايا العصبية الإفرازية في الجزء الظهري لدماغ دودة الأرض *Lumbricus*، وهما: الخلايا a وb، في حين تمكن Harms من وصف ثلاثة أنواع من الخلايا العصبية الإفرازية في دماغ الدودة *Lumbricus*. أما Hubl (١٩٥٣)، عند دراسته لدماغ الديدان *Allolobophora longa, L.rubellus, L. terrestvis, A.foetida*، فقد وجد نوعين من الخلايا العصبية الإفرازية وهما a، b، كما وصف الباحث نفسه (١٩٥٦) نوعاً آخر من الخلايا العصبية الإفرازية في العقدة تحت البلعومية subpharyngeal ganglion، وأطلق عليها الخلايا U، وذكر أنها تظهر نشاطاً إفرازياً في أثناء عملية الاندمال cicatrization أو عند الإخلاف (التجدد) regeneration. أما Herlant-Meewis (١٩٥٥، ١٩٥٦أ، ب) فقد وصفت نوعين من الخلايا العصبية الإفرازية في العقدة المخية للدودة *Eise nia foetida*، وهما الخلايا a التي تقع في الجزء الظهري والخلفي من الدماغ، والخلايا b التي تقع تحتها (إلى الداخل منها)، كما وَصَفَت فيما بعد (١٩٦٢) نوعاً كبيراً من الخلايا العصبية الإفرازية في العقدة تحت البلعومية والعقد الأخرى للحبل العصبي البطني. وذكرت Herlant-Meewis أن الخلايا a صغيرة الحجم، كثيرة العدد، وذات ميل شديد نحو صبغتي AF وCHP، أما الخلايا b فتقع إلى الداخل من a وهي أكبر حجماً من a وأقل نشاطاً من حيث الإفراز. كما قام Brandenburg (١٩٥٦) بدراسة الجهاز العصبي الإفرازي للدودة *L.terrestris*، وكشف عن وجود ستة أنواع من الخلايا العصبية الإفرازية عن طريق استخدام AF، إلاَّ أن Otremba (١٩٦١) وصف أربعة أنواع فقط من الخلايا العصبية الإفرازية في دماغ الدودة نفسها، وذكر أن خلايا النوع الأول صغيرة للغاية وتحوي حبيبات إفرازية تصطبغ باللونين الأرجواني والأسود المزرق مع الصبغتين AF وCHP، على التوالي، أما

خلايا النوع الثاني فهي صغيرة أيضاً ولها حبيبات إفرازية صغيرة متراصة موجبة AF وCHP، أي مشابهة لحبيبات خلايا النوع الأول إلاّ أنها أقل انتشاراً ومبعثرة بغير انتظام. أما حبيبات النوع الثالث فتصطبغ بصبغة الفلوكسين (الصبغة المضادة Counter stain في تقنية CHP)، في حين تمتاز خلايا النوع الرابع بكبر حجمها وباستجابتها المتباينة للاصطباغ.

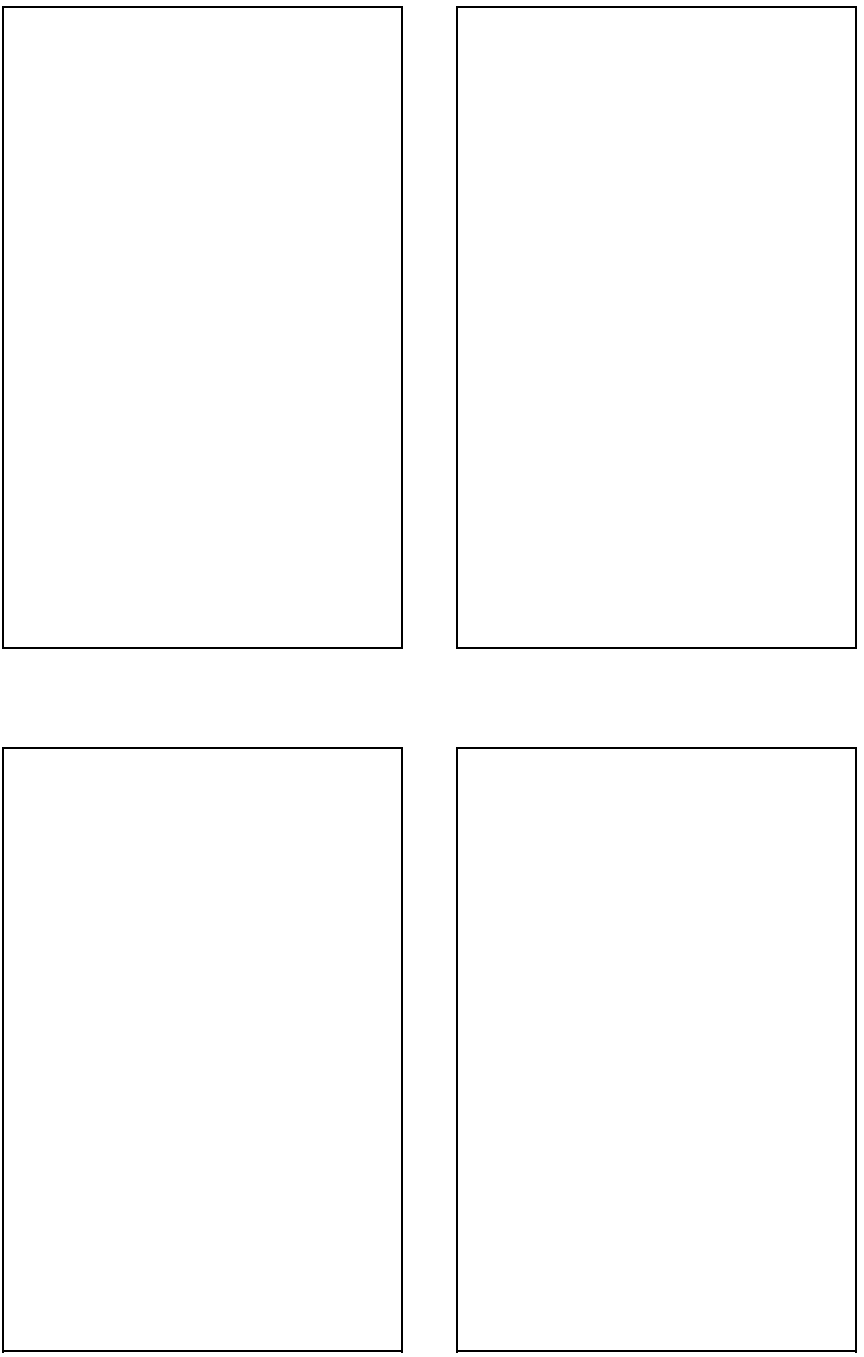
أظهر Aros وVigh (١٩٦١ ـ ١٩٦٢) نوعين من الخلايا العصبية الإفرازية (b,a) في دماغ ديدان الأرض *L. rubellus, Lumbricus herculeus* و*Allolobophara foetida*، ثم عاد Aros وجماعته (١٩٦٥) فوصفوا هذه المرة أربعة أنواع من الخلايا العصبية الإفرازية وهي A_1، A_2، A_3، وB في دماغ ديدان الأرض، وتعود الطرز الثلاثة الأولى للنوع a وتحتل الجزء الظهري من الدماغ وتتشابه من حيث الحجم، وعلى الرغم من ذلك فإن A_3 ثنائية القطب وقليلة العدد، كما أن A_1، A_2، A_3 يختلف بعضها عن بعض من حيث الطبيعة الكيميائية لحبيباتها (Tcichmann وجماعته ١٩٦٦)، أما الخلايا B فتقع تحت A_2 أي تكون قريبة من اللبد العصبي neuropile.

وتمكن Takeuchi (١٩٦٥) في أثناء دراسته للجهاز العصبي الإفرازي للدودتين *Pheretima Communissima* P.hilgendorfi من مشاهدة ثلاثة أنواع من الخلايا العصبية الإفرازية وهي: الخلايا A، والخلايا العصبية المتوسطة والكبيرة الحجم large and medium - sized neurons، والخلايا S. وذكر أن خلايا النوع الأول صغيرة الحجم، إلا أنها كثيرة العدد وتشكّل الطبقة القشرية الظهرية للدماغ، ووصف مجموعتين أو سلسلتين منها، وهما: سلسلة ألفا α -series التي تُظهِر خلاياها دورة خلوية إفرازية نشيطة، وسلسلة بيتا β-series التي لا يحوي الهيولى cytoplasm فيها على الحبيبات الإفرازية. أما الخلايا العصبية الكبيرة والمتوسطة الحجم إنْ هي إلاّ خلايا عصبية اعتيادية ordinary neurones قادرة على إظهار نشاط إفرازي واضح في فترات معينة، وتلاحظ في جميع عقد الجهاز العصبي، وتقع إلى الداخل من الخلايا A أو بينها قريباً من اللبد العصبي في الدماغ أو العقدة المخية، في حين يقتصر وجود الخلايا S على العقدة تحت البلعومية، وتمتاز بنشاطها الإفرازي الكبير مما يجعلها تصطبغ بشدة مع الأصباغ المستخدمة.

وصف Dogra (١٩٦٨) ثلاثة أنواع من الخلايا العصبية الإفرازية (a، b، c) في دراسته للجهاز العصبي الإفرازي للدودة *Pheretima posthuma*، وذكر الباحث أن النوع الأول من هذه الخلايا بيضوية الشكل ومتوسطة الحجم وشديدة الميل

للاصطباغ في حين تكون خلايا النوع الثاني كبيرة الحجم ومتطاولة الشكل، أما خلايا النوع الثالث فصغيرة الحجم ومتطاولة الشكل وذات ميل سالب للاصطباغ بتقنية AF (سالبة–AF-negative = AF) وعددها أقل من عدد الخلايا a وb في الدماغ. أما Agarwal وSharma (١٩٧٤) فقد وجدا نوعين من الخلايا العصبية الإفرازية في العقدة المخية للدودة السابقة الذكر، وبيّنا أن خلايا النوع a ذات إلفة موجبة وقوية لصبغة AF في حين تظهر خلايا النوع b إلفة اصطباغية أضعف بكثير من النوع a كما أن عددها أقل أيضاً.

وجد Baid وGorgees (١٩٧٧) أربعة أنواع من الخلايا العصبية الإفرازية (A، B، C، U) في الجهاز العصبي الإفرازي لدودة الأرض المحلية *Dendrobaena atheca* Cernosvitov (الشكل ٢٩) وقد ذكر الباحثان أن الخلايا A صغيرة الحجم، بيضوية الشكل، قصيرة المحور، كثيرة العدد، وذات نشاط إفرازي كبير، ويقتصر وجودها على العقدة المخية، أما الخلايا B التي يمكن ملاحظتها في جميع العقد العصبية فهي خلايا كبيرة الحجم، والمحور فيها طويل وسميك ويقل عددها، في الدماغ، عن الخلايا A، وتقع بينها قريباً من اللبد العصبي، وتختلف من حيث النشاط الإفرازي، إذْ تُعدّ هذه الخلايا من الخلايا العصبية الاعتيادية الكبيرة والمتوسطة الحجم. إلاّ أنها تظهر نشاطاً إفرازياً أيضاً، في حين تمتاز الخلايا U الكبيرة الحجم التي يقتصر وجودها على العقدة تحت البلعومية بنشاطها الإفرازي الواضح والدائمي. أما النوع C فهي خلايا صغيرة مشابهة إلى حدّ ما للخلايا A التي توجد في الدماغ إلاّ أنها تختلف عنها من حيث التوزيع فهي توجد في عقد الحبل العصبي البطني وليس في الدماغ، كما أن المحور فيها سميك والنوية واضحة بعكس الخلايا A.



الشكل ٢٩ ـ أنواع الخلايا العصبية الإفرازية
في دودة الأرض D.atheca تشير الأسهم إلى (أ) خلية A، (ب) خلية B،
(جـ) خلية C، (د) خلية U

كما درس Zahid (١٩٧٧) الجهاز العصبي الإفرازي للدودتين *A.rosea*, *Allolobophora caliginosa* ووصف ستة أنواع من الخلايا العصبية الإفرازية، ثلاثة منها توجد في الدماغ وهي الخلايا a الصغيرة الحجم والكثيرة العدد وذات الميل الاصطباغي الشديد لتقنية Gomori، والخلايا b الكبيرة الحجم والقليلة العدد وذات الميل الاصطباغي المعتدل للتقنية نفسها، والخلايا العصبية الإفرازية العديمة الميل للتقنية المذكورة. أما الأنواع الثلاثة الأخرى من الخلايا فهي الخلايا e,d,c الموجودة في الحبل العصبي البطني بما فيه العقدة تحت البلعومية.

وقد أوضحت النتائج التفصيلية للدراسة النسيجية والكيميائية النسيجية التي قام بها Hanumante, Nagabhushanam (١٩٧٧) للتعرف على أنواع العصبية الإفرازية للدودة *Perionyx excavatus* أن هناك ثلاثة طرز من الخلايا العصبية الإفرازية، وهي: الخلايا A الكبيرة الحجم والبيضوية الشكل، والخلايا B المتوسطة الحجم والمتطاولة والخلايا C الصغيرة المغزلية.

أما دراسة Alonso-Bedate وSegueros (١٩٨٣)، بالمجهرين الضوئي والإلكتروني، للعقدة المخية للدودة *A.caliginosa*، فأكّدت وجود خمسة أنواع من الخلايا العصبية الإفرازية (1، 2، 3، 4، 5)، وتمتاز خلايا النوعين الأول والثاني بصغر حجمها ونشاطها الإفرازي الغزير وموقعها المحيطي، إذْ تقع تحت الغمد أو الغلاف العصبي neurilemma، في حين تكون خلايا النوع الثالث كبيرة الحجم وتقع قرب اللبد العصبي، أما خلايا النوعين الأخيرين فيزداد نشاطها الإفرازي في أثناء مواسم التكاثر، وتقع بهيئة مجموعتين على جانبي الخط الوسطي للعقدة المخية وتمتاز بكونها ثنائية القطب.

وأشارت دراسة Prasad وKumer (١٩٨٤) إلى وجود نوعين من الخلايا العصبية الإفرازية في العقدة المخية لخمسة أنواع من الديدان القليلة الأهلاب (*Lampito muritii*، *Metaphire posthuma*، *Eutyphoeus nicholsoni*، *Eutyphoeus incommodus*، *Perionyx sansibaricus*)، وتكون خلايا النوع الأول صغيرة إلاّ أنها كثيرة العدد وتحتل المنطقة الظهرية الوسطية للدماغ في حين تكون خلايا النوع الثاني الثنائية القطب أقل عدداً وأكبر حجماً(*). كما وصف الباحثان نوعاً جديداً من الخلايا العصبية الإفرازية في العقدة تحت البلعومية لهذه الديدان، وهي خلايا متوسطة الحجم.

(*) ثمة ضربان من هذه الخلايا، ضرب كبير الحجم وآخر أصغر حجماً.

وصف Kinoshita وKawashima (١٩٨٦) أربعة أنواع من الخلايا العصبية الإفرازية في الدودة *Pheretima hilgendorfi* وهي الخلايا a، b والخلايا الكبيرة والمتوسطة الحجم في العقدة المخية والخلايا الشبيهة بالخلايا b في العقدة تحت البلعومية. وَيُعد النوعان الأولان (a،b) خلايا عصبية إفرازية رئيسة، ويمكن تمييز خلايا النوعين بسهولة إذْ تمتاز الخلايا a بصغر حجمها وكثرة عددها وشدة إلفتها لصبغة AF، أما الخلايا b فهي أكبر حجماً وأقل عدداً ولكن استجابتها لصبغة AF جيدة أيضاً، إلاَّ أن هذه الاستجابة تبدو ضعيفة في خلايا النوع الثالث أي الكبيرة والمتوسطة الحجم التي تقع قرب اللبد العصبي. أما خلايا النوع الرابع الموجودة في العقدة تحت البلعومية والشبيهة بالخلايا b فتظهر إلفة قوية لصبغة AF.

أما Al-Yousuf (١٩٨٧) فقد وصف خمسة أنواع من الخلايا العصبية الإفرازية في دماغ الدودة *Aporrectodea caliginosa* وأطلق عليها A_1، A_2، A_3، A_4، A_5. وتمتاز الخلايا A_1 بصغر حجومها وتعدد أقطابها وموقعها المحيطي وإلفتها الاصطباغية الشديدة، أما خلايا A_2 فمتوسطة الحجم وثنائية القطب وذات ميل اصطباغي معتدل وتقع إلى الداخل من الخلايا A_1. أما الخلايا A_3 الأحادية القطب فهي ذات شكل مغزلي وحجم صغير وَإلفة اصطباغية قوية، كما يمكن تشخيص الخلايا A_4 الثنائية القطب من خلال ميلها الاصطباغي الضعيف وحجمها الصغير على العكس من الخلايا A_5 الثنائية القطب، الكبيرة الحجم والمعتدلة الإلفة الاصطباغية.

أما جوّيد (١٩٨٩) فقد عثر من خلال دراسته للجهاز العصبي الإفرازي للدودة *Aporrectodea caliginosa* على سبعة أنواع من الخلايا العصبية الإفرازية، وهي: A_1، A_2، B_1، B_2، B_3، U وC. ولاحظ الباحث أن الخلايا A_1 (الأحادية القطب) وA_2 (الثنائية القطب) صغيرة الحجم ويقتصر وجودها على العقدة الدماغية وتظهر إلفة اصطباغية شديدة لصبغتي AF وCHP. كما لاحظ أن الخلايا U الكبيرة الحجم يقتصر وجودها على العقدة تحت البلعومية وتظهر نشاطاً إفرازياً قوياً ومستمراً. أما الخلايا C الصغيرة الحجم فيقتصر وجودها على الحبل العصبي البطني بما فيه العقدة تحت البلعومية، وتمتاز بمحورها الواضح وبشدة ميلها للاصطباغ بالصبغتين CHP,AF. أما الخلايا B_1 وB_2 وB_3 فهي خلايا عصبية إفرازية منتشرة في جميع عقد الجهاز العصبي ويكون عددها أقل في الدماغ منه في العقد الأخرى، وتمثل B_1 الخلايا العملاقة القليلة العدد، أما الخلايا B_2 فهي أصغر حجماً وأكثر عدداً في حين تُعدّ الخلايا B_3 أصغر الخلايا B حجماً إلاَّ أنها كثيرة

العدد شأنها شأن B_2. أما النشاط الإفرازي للخلايا B فهو معتدل بشكل عام إلاّ أن B_3 قد تظهر نشاطاً إفرازياً قويّاً ويمكن التعرف على ذلك من خلال الإلفة القوية للاصطباغ بتقنية AF.

الشكل ٣٠ ـ شكل تخطيطي يبين المراحل الإفرازية المختلفة
(أ ـ هـ) للخلايا B في دودة الأرض Dendrobaena atheca Cernosvitov

الدورة الإفرازية الخلوية Secretory Cell Cycle

تمر الخلايا العصبية الإفرازية، بعامة، بسلسلة من التغيرات تبدأ بتحفيز تكوين الإفرازات أو الهرمونات وتنتهي بطرحها خارج الخلية المكونة لها، وتدعى مراحل النشاط الإفرازي بالدورة الإفرازية secretory cycle. وقد تحدث هذه الدورة الإفرازية للخلية العصبية نتيجة لتغير فصول السنة وما يرافقها من تغيرات بيئية كبيرة ومؤثرة كالتغيرات التي تحدث في درجات الحرارة وكمية الضوء والرطوبة وغير ذلك، أو قد يحدث ذلك، أي النشاط الإفرازي، نتيجة لمؤثرات وحوافز وقتية طارئة زائلة، قد تكون داخلية (ذاتية) أو خارجية كما يحدث عند عملية بتر amputation أجزاء من هذه الديدان أو في حالة تعريضها للجفاف drought وانتزاع الماء dehydration منها أو وضعها في الماء أو تغيير تركيز الماء الذي تعيش فيه، أو تغيير درجة حرارة بيئتها... إلخ. ومما يجدر ذكره أن المراحل الإفرازية للدورة الخلوية قد تختلف باختلاف أنواع الخلايا، ومع ذلك، فهناك، عادة، ثلاث أو أربع مراحل (أو أطوار) واضحة تمر بها الخلايا العصبية الإفرازية في أثناء دورتها الإفرازية الخلوية (الشكل ٣٠) (Baid وGorgees ١٩٧٧؛ جوّيد، ١٩٨٩)، ويمكن تلخيص تلك المراحل كما يأتي:

١ ـ المرحلة الإفرازية الأولى:

وتكون الخلية العصبية الإفرازية خالية من الحبيبات الإفرازية أو شبه خالية إلاّ أنّ النواة(*) تظهر نشاطاً واضحاً من خلال ميلها الشديد إلى الاصطباغ.

٢ ـ المرحلة الإفرازية الثانية:

وتبدأ هذه المرحلة بظهور الحبيبات الإفرازية حول النواة أولاً(**)، ثم تنتشر تدريجياً في جسم الخلية مع تقدّم هذا الطور، وتتجمع هذه الحبيبات بعضها مع بعض مكونة كتلاً ذات أحجام مختلفة، ومع ذلك، فيمكن تمييز الحبيبات المنفردة في الهيولى cytoplasm.

٣ ـ المرحلة الإفرازية الثالثة:

تصطبغ الخلية الإفرازية اصطباغاً قويّاً جداً في هذا الطور أو المرحلة وذلك نتيجة لامتلاء جسم الخلية بالإفرازات العصبية وبخاصة إذا زادت كمية الحبيبات الإفرازية المصنّعة على ما يُستخدم منها أو يطرح خارج الخلية. وفي هذه الحالة

(*) وبخاصة الغلاف أو الغشاء النووي والنويّة.

(**) في منطقة حبيبات نسل Nissl's granules.

لا يمكن تمييز الحبيبات المنفردة، كما يمكن ملاحظة المادة الإفرازية في محور الخلية أيضاً وبخاصة عند قاعدته axon hillock.

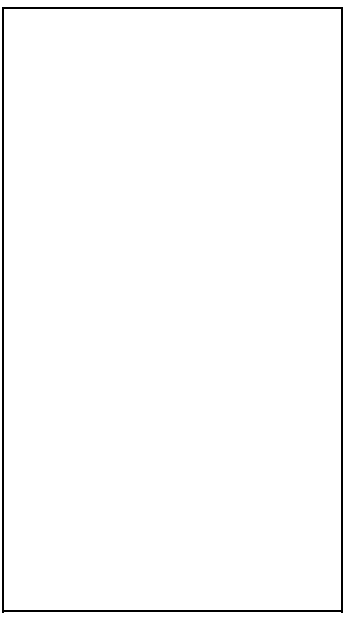
٤ ـ المرحلة الإفرازية الرابعة:

وهي المرحلة الإفرازية الأخيرة، وتبدأ الخلية بطرح الحبيبات الإفرازية من خلال غشائها الخلوي أو محورها. وهكذا، نرى تَكَوُّن الفجوات(***) قرب الغشاء الخلوي نتيجة لطرح الحبيبات الإفرازية، ويزداد عددها مع استمرار عملية طرح الحبيبات الإفرازية بطريقة النبذ الخلوي exocytosis، كما يمكن مشاهدة الحبيبات الإفرازية على امتداد المحور وبخاصة في البصيلات المحورية axonal bulbs (الشكل ٣١). ومما تجب الإشارة إليه أن بعض أنواع الخلايا العصبية الإفرازية لا تظهر هذه المراحل أو الأطوار الإفرازية بوضوح، كما هو الحال في الخلايا U الكبيرة التي تحتل المنطقة الأمامية للعقدة تحت البلعومية، إذْ تُظهر هذه الخلايا إلفة اصطباغية قوية لـAF وCHP في الفصول المختلفة، فهي تبدو مملوءة بالحبيبات الإفرازية باستمرار، وقد يكون معدل البناء synthesis لهذه الحبيبات أكثر من معدل تحريرها. كما أن هناك مناطق معينة تتجمع فيها أعداد غفيرة من محاور الخلايا العصبية الإفرازية التي تمتلئ بالحبيبات الإفرازية فتبدو محاورها على هيئة حبّات السبحة كما هو الحال في الدماغ في أغلب ديـــــدان الأرض (Aros وVigh ١٩٦١، Takeuchi ١٩٦٥، Dogra ١٩٦٨، Baid وGorgees ١٩٧٥، ١٩٧٧)، إذْ تتجمع محاور الخلايا A (وربما عدد قليل من محاور الخلايا B) المحملة بالحبيبات الإفرازية في المنطقة الظهرية الخلفية للدماغ (عند المحيط الخارجي للّبد العصبي) مكونة حزاماً أو شريطاً كثيفاً للغاية من الحبيبات الإفرازية التي تصطبغ باللون الأرجواني الغامق مع صبغة AF. تدعى هذه المنطقة بمنطقة الخزن Storage Zone (الشكل ٣٢). ومما يُلفت النظر أن هذه المنطقة تغزوها شبكة وفيرة من الأوعية الشعرية الدموية (شعيرات دموية) blood capillaries، لذا تشكل هذه المنطقة ما يشبه عضواً عصبيّاً ـ دمويّاً بسيطاً a simple neuro-haemal organ (Baid وGorgees ١٩٧٥)، كما أن بعض الخلايا قد تصبح في تماس مباشر مع الأوعية الدموية (الشكل ٣٣)، وهذا ما يسهل انتشار الإفرازات العصبية إلى مجرى الدم لنقلها إلى أهدافها المحددة. وقد تتجمع محاور الخلايا العصبية الإفرازية بعضها مع بعض مكونة ما يسمى المسلك المحوري *axonal tract* (الشكل ٣٤).

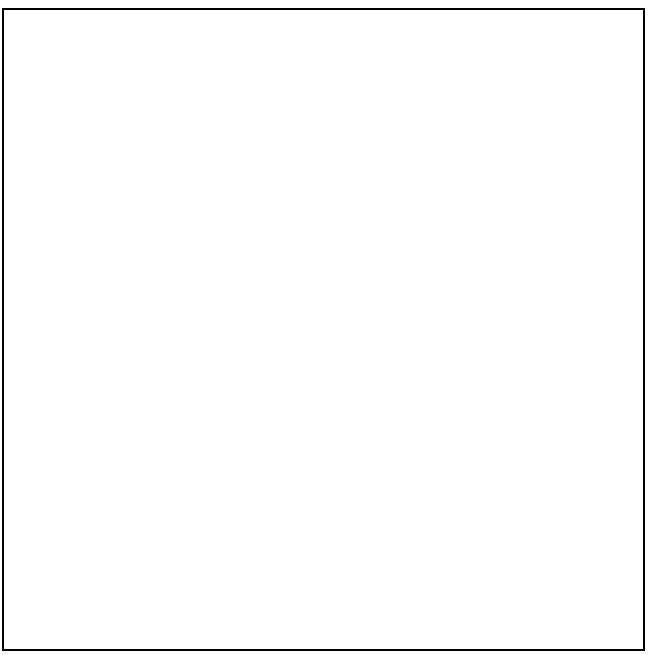
الجهاز العصبي الخضري Vegetative Nervous System: لقد لوحظت الخلايا العصبية

(***) يعتمد عددها على الفاعلية الإفرازية للخلية.

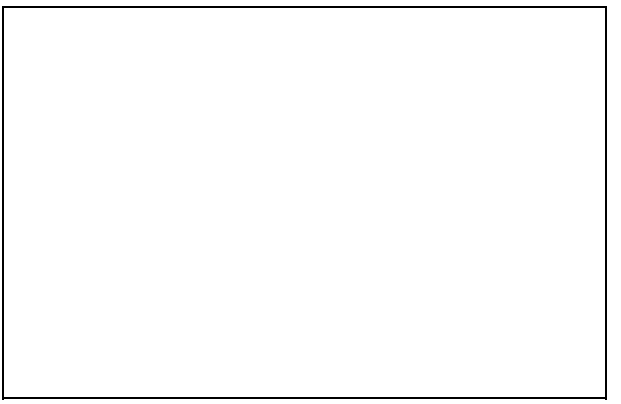
الإفرازية (الشكلان ٢٧ ، ٣٥) في العقد العصبية لهذا الجهاز (Baid, Gorgees ١٩٧٥) التي تنتشر في جدار البلعوم، ورُبّما لهذه الخلايا من دور في تنظيم فعاليات الجهاز الهضمي.



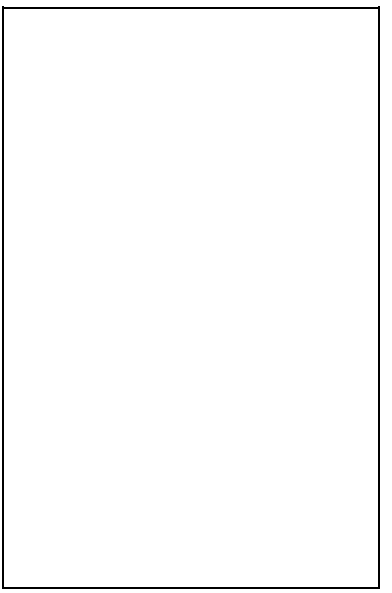
الشكل ٣١ ـ بصيلة محورية لخلية عصبية إفرازية من النوع B مملوءة بالإفرازات العصبية في الدودة D.atheca



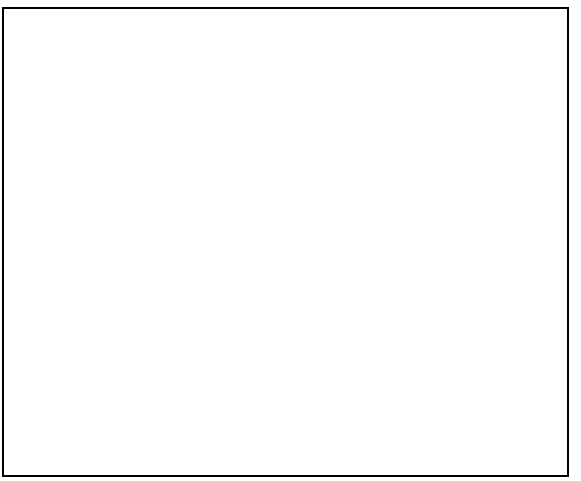
الشكل ٣٢ ـ (أ) مقطع أفقي لدماغ الدودة D.atheca **يبين منطقة الخزن.**
(ب) جزء مكبر من المقطع (أ) يبين كثافة الحبيبات الإفرازية في منطقة الخزن وتماسها مع الأوعية الشعرية الدموية. تشير الأسهم إلى محاور الخلايا A



الشكل ٣٣ ـ خلية A مملوءة بالإفرازات
العصبية وهي في تماس مباشر مع وعاء شعري دموي



الشكل ٣٤ ـ مجموعة من الخلايا B (الأسهم)،
لاحظ محاورها التي تتجمع بعضها مع بعض مكونة مسلكاً أو مساراً محورياً.



الشكل ٣٥ ـ عقدة عصبية خضرية مكبرة تظهر خلية عصبية إفرازية

د ـ وظائف الغدد الصم في القليلة الأهلاب Functions of Endocrine Glands in Oligochaeta

لقد أثبتت البحوث على وجه اليقين أن للغدد الصم في الديدان القليلة الأهلاب دوراً مهماً وواضحاً في فعاليات حيوية مختلفة كالنمو growth والإخلاف regeneration والتكاثر reproduction والسبات diapause الصيفي والشتوي وتنظيم الضغط التنافذي أو الأوزموزي osmoregulation وتنظيم مستوى السكر في الدم regulation of blood glucose level .

١

الغدد الصم والنمو Endocrine Gland and Growth

لقد أوضحت Herlant-Meewis (١٩٥٦ ب) أنّ التغيرات النسيجية التي تمر بها الخلايا العصبية الإفرازية في دماغ الدودة *Eisenia foetida* في أثناء النمو قد تكون دليلاً على دور الدماغ في عملية النمو، إلاّ أن Cazaux وAndré (١٩٧٢أ) أثبتا، من خلال التجارب التي قاما بها، دور الجهاز العصبي الإفرازي في دماغ الديدان المذكورة آنفاً في عملية النمو، إذْ لاحظا أن إزالة الدماغ من الديدان الفتية تعوق نموها وتثبطه، ولكن يكون ذلك مؤقتاً، أي إلى أن يظهر الدماغ من جديد بطريقة التجدد أو الإخلاف فيبدأ النمو مرة أخرى ويتناسب ذلك مع حجم الدماغ المتكون وعدد خلاياه العصبية الإفرازية النشيطة أو الفاعلة كما أثبتت تجاربهما أن

زرع دماغ إضافي في هذه الديدان وهي في مرحلة النمو، أي مرحلة ما قبل البلوغ الجنسي prepubertal، يعجّل في نموها، ولكن قد وجدا أن زراعة عدة أدمغة تؤدي إلى نتائج سلبية إذْ تثبط النمو وتعوقه، كما أوضحا (١٩٧٢ب) أن زراعة دماغ إضافي واحد في هذه الديدان، وهي في مرحلة البلوغ الجنسي pubertal worms، أي عندما يكون السَرْجُ clitellum فيها نامياً وواضحاً، تحفز النمو، غير أن زراعة دماغين إضافيين تعكس النتيجة تماماً.

يبدو واضحاً أن تأثير الدماغ على النمو يعتمد على عدد الأدمغة المزروعة وعلى مرحلة النمو التي تكون فيها هذه الديدان. وبعامة، فإن الاعتقاد السائد الآن هو أن تركيز هرمون النمو يكون واطئاً في الديدان غير البالغة وأن أنسجتها تستجيب لذلك، أما في الحيوانات البالغة فقد يكون تركيز الهرمون أعلى ولا تستجيب أنسجتها إلاّ للتراكيز العالية، لذا نرى الديدان اليافعة (غير البالغة) تنمو مكتفية بما يفرزه دماغها من الهرمون أما الديدان البالغة فلا يُحفَّز فيها النمو إلاَّ بزرع دماغ إضافي. أما العمل العكسي للأدمغة المزروعة إذا ما ازداد عددها فربما يكون سببه أن الدماغ قد يفرز كمية ضئيلة من الهرمون المثبط للنمو growth inhibiting hormone جنباً إلى جنب مع كمية كبيرة نسبيّاً من الهرمون المحفز للنمو growth stimulating hormone، ولا يظهر تأثير الهرمون المثبط للنمو إلاَّ عندما يصل تركيزه إلى الحدّ المطلوب، وذلك من خلال زيادة الأدمغة المزروعة في الدودة الواحدة، لذا يُبطِل عمل الهرمون المحفز للنمو.

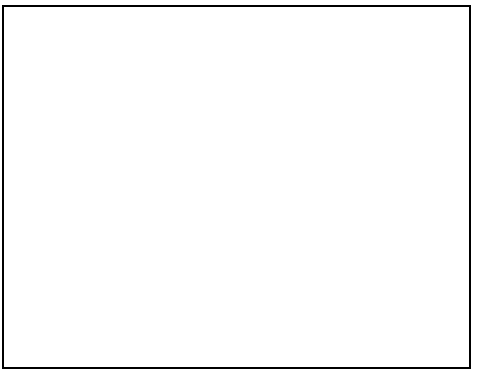
٢

الغدد الصم والتجدد Endocrine Glands and regeneration

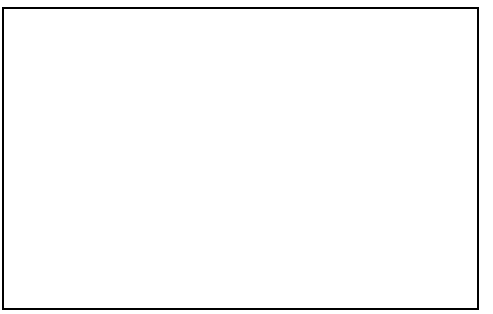
كان Morgan (١٩٠٢) وAvel (١٩٢٩) وOkada (١٩٢٩) من بين الذين توقعوا أن للجهاز العصبي دوراً في ظاهرة التجدد أو الإخلاف في قليلة الأهلاب في حين توقع Harms (١٩٤٨) أن للجهاز العصبي الإفرازي علاقة بالتجدد، وأن هناك مادة منظمة organizing principle للإخلاف تكوّنها الخلايا العصبية الإفرازية المخيّة. أمّا Hubl (١٩٥٣ ـ ١٩٥٦) فقد تمكن من ملاحظة تغيرات نسيجية في الخلايا b(*) عندما أجرى تجاربه على أربعة أنواع من ديدان الأرض وبتر بعض

(*) الخلايا b هي خلايا عصبية إفرازية في دماغ ديدان الأرض وصفها Hubl وهي تماثل من حيث الشكل والموقع والوظيفة الخلايا A أو a التي وصفها الباحثون الآخرون.

الحلقات من نهايتها الخلفية، كما توصل هذا الباحث إلى ضرورة وجود الدماغ لكي يتحفز الإخلاف الخلفي، إذْ قام بأربع تجارب، وهي:



الشكل ٣٦ ـ الخلايا A وهي تظهر نشاطاً إفرازياً واضحاً في أثناء الإخلاف الخلفي للدودة D.atheca



الشكل ٣٧ ـ عدد من الخلايا B وهي تظهر نشاطاً إفرازياً واضحاً في أثناء الإخلاف الخلفي للدودة D.atheca. **تشير الأسهم إلى الإفرازات العصبية في محاور الخلايا وأجسامها**

أ ـ بتر Hubl النهاية الأمامية للديدان *Lumbricus terrestris* (أي بتر الدماغ) ثم بتر بعدها وبفترة قصيرة الحلقات الخلفية الأخيرة من هذه الديدان، وراقب الديدان لفترة ٨ أسابيع فرأى الإخلاف الأمامي في مرحلة متقدمة، في حين لم يبدأ الإخلاف أو التجدد الخلفي.

ب ـ في التجربة الثانية، أزال (استأصل) Hubl الدماغ أو العقدة المخيّة لمجموعة من الديدان ثم بتر الجزء الخلفي من أجسامها كما في التجربة الأولى، وبعد انقضاء فترة ٨ أسابيع كانت نتائجه مشابهة ومطابقة للتجربة السابقة.

جـ ـ بتر Hubl في هذه التجربة الحلقات الخلفية الأخيرة من أجسام هذه الديدان في بداية الأمر، وترك الديدان المبتورة لمدة ٤٨ ساعة (أي يومين) ثم عاد فبتر الحلقات الأمامية منها بما فيها الدماغ، وانتظر ٨ أسابيع فلاحظ أن الإخلاف في كلتا النهايتين متقدم بِنَحْوٍ واضح.

د ـ وفي تجربته الرابعة، بتر Hubl عدداً من الحلقات الخلفية الأخيرة للديدان وتركها مدة يومين، أي ٤٨ ساعة، ثم عاد فأزال أدمغتها، فرأى بعد انقضاء ٨ أسابيع نتائج مشابهة للتجربة الثالثة.

استنتج Bubl من تجاربه هذه أن للدماغ دوراً واضحاً في التجدد، وبخاصة التجدد الخلفي، كما أن وجوده أو بقاءه، بعد البتر الخلفي، ولمدة ٤٨ ساعة، ضروري لتحفيز التجدد الخلفي، إذْ أن فترة يومين تكون كافية للخلايا العصبية الإفرازية المخيّة لتحفيز هرمونها المحفز للتجدد، وإذا ما استؤصل الدماغ أو بترت الحلقات التي تحويه بعد هذه الفترة فإن ذلك لن يؤثر في تقدم الإخلاف مطلقاً.

كما أوضحت Herlant-Meewis (١٩٥٥، ١٩٥٦، ١٩٦٢، ١٩٦٤) في سلسلة من أبحاثها على ديدان الأرض، أن الخلايا b(*) في العقدة المخية لها دور واضح في عملية الإخلاف الخلفي إذْ يزداد عدد الخلايا النشيطة منها. كما لاحظ Gorgees (١٩٧٤) أنَّ أكثر الخلايا العصبية الإفرازية نشاطاً وفاعليةً، في أثناء البتر الخلفي، هي الخلايا A (بشكل خاص) والخلايا B (إلى حدّ ما) (الشكلان ٣٦، ٣٧) في العقدة المخيَّة أما الخلايا C وU في العقدة تحت البلعومية فلم تظهر أي نشاط ملحوظ. كما لاحظ Gorgees (١٩٧٤) أن الخلايا C وB لعقد الحبل العصبي البطني في الحلقات أو العقل التي تلي منطقة البتر الأمامي تظهر نشاطاً إفرازياً واضحاً في أثناء عملية الإخلاف، كما أشار إلى ذلك Chapron وChapron (١٩٧٣) ولكن عند البتر الخلفي للدودة *Lumbricus*.

٣

الغدد الصم والتكاثر Endocrine Glands and Reproduction

تظهر الديدان الحلقية من صنف القليلة الأهلاب تغيراً نسيجياً ملحوظاً في غددها التناسلية gonads في فصل الربيع عادة أو في بداية الصيف ويرافق ذلك تغير واضح في النشاط الإفرازي للخلايا العصبية المخية وبخاصة الخلايا A

(*) هي خلايا مشابهة لخلايا b التي وصفها Hubl.

(الخلايا a)، ويشير هذا التزامن بين ازدياد النشاط التناسلي (الشكل ٣٨) المتمثل باتضاح منطقة السرج وتحولها إلى عضو غدّي بارز، ونمو درنات البلوغ الجنسي tubercula pubertatis، ونمو الغدد التناسلية ونضوجها من جهة وبين ازدياد النشاط الإفرازي للخلايا a في العقدة المخية من جهة أخرى إلى وجود علاقة وظيفية بين الجهازين التناسلي والعصبي الإفرازي. وثمة تجارب تثبت هذه العلاقة، فعند إزالة الدماغ من دودة *Eisenia foetida* البالغة وهي في موسم التكاثر تتوقف مباشرة عن وضع البيض ويتوقف نمو غددها التناسلية ويختفي سرجها الغدّي ودرناتها للبلوغ الجنسي (الشكل ٣٨)، إلاّ أن هذه التغيرات تزول عند إعادة زرع الدماغ في هذه الدودة، أما في حالة ترك الديدان التي استؤصل منها دماغها لتعيد أدمغتها عن طريق التجدد فإن الدماغ يتجدد على نحو طبيعي وتام خلال ٨ أسابيع، وعندها يبدأ المبيض بتكوين البيوض من جديد، وتظهر الصفات الجنسية الثانوية(*). ومما يلفت النظر أن الدماغ يتكون ويتجدد في الأسبوع الثالث بعد استئصاله، ومع ذلك فإن الخلايا a لا تتمكن من إيصال إفرازاتها (هرموناتها) إلى أهدافها المحددة إلاّ بعد أنْ تتكون شبكة من الشعيرات الدموية التي تخترق صفوف الخلايا a المكونة لقشرة الدماغ في الجهة الظهرية الخلفية للعقدة المخية ثم تقوم بنقل الإفرازات العصبية عن طريق الدم إلى الأعضاء الهدف.

٤

الغدد الصم والسبات Endocrine Glands and Diapause

تمر أنواع كثيرة من ديدان الأرض بحالة خمول تسمى السبات diapause، وقد يحدث ذلك في فصل الصيف، فيدعى بالسبات الصيفي aestivation، أو يحدث في الشتاء فيسمى السبات الشتوي hibernation. يتضح من الأبحاث التي أجريت لتقصّي أسباب السبات (Gallissian ١٩٦٣، ١٩٧٣) أن الدودة *Eophila dollfusi* تَسْبُت لفترة تقرب من ستة أسابيع يتوقف عندها النشاط التناسلي، وفي أثناء هذه الفترة من الخمول تتجمع الإفرازات العصبية في الخلايا العصبية الإفرازية في الدماغ والحبل العصبي البطني كليهما، وتبقى فيها طيلة فترة السبات لتتحرر عند نهاية هذه الفترة، كما أوضحت تجارب

(*) ظهور السرج ودرنات البلوغ الجنسي أو النضج الجنسي.

Gallissian (١٩٧٣) أنّ استئصال الدماغ أو تعطيل عمل الخلايا العصبية الإفرازية في الدماغ يؤدي إلى ظاهرة السبات، ويشير هذا إلى أنَّ انعدام هرمون الدماغ أو احتجازه وبقاءه في الخلايا نفسها وعدم تحرره يؤدي إلى السبات.

٥

الغدد الصم وتنظيم الضغط التنافذي أو الضغط الأوزموزي

Endocrine Glands and Osmoregulation:

لقد أوضحت التجارب التي قام بها Kamemoto (١٩٦٤) أن للدماغ، في الدودة *Lumbricus terrestris*، دوراً فاعلاً في عملية توازن الماء (أي تنظيم الضغط التنافذي) في الجسم، فعند وضع الديدان التي أُزيلت منها الأدمغة في الماء يزداد وزنها وبسرعة كبيرة لمدة ست ساعات، ثم يستمر وزنها بالزيادة ولكن ببطء، أما في حالة وضع ديدان محتفظة بأدمغتها في الماء، يزداد وزنها لمدة ساعتين فقط، ثم تُعيد وزنها الطبيعي تدريجياً. كما بيّنت التجارب أنَّ إزالة العقدة تحت البلعومية أو قَطعَ الطوق حول البلعومي لم يؤثر البتة في التوازن المائي لهذه الديدان، ليس هذا فحسب بل إنَّ إعادة زرع الأدمغة أو حقن خلاصتها في أجسام الديدان التي سبق أنْ استؤصلت أدمغتها ووضعت في الماء وازداد وزنها ولم تستطع إعادة وزنها الطبيعي، تعمل على إعادة قدرة هذه الديدان على التخلص من الماء الزائد الذي دخل أجسامها في غياب الدماغ، وهكذا تعيد وزنها الطبيعي مرة أخرى بفضل هرمون تفرزه الخلايا العصبية الإفرازية للعقدة المخية.

٦

الغدد الصم وتنظيم مستوى الكلوكوز في الدم

Endocrine Glands and Regulation of Blood Glucose Level:

توصّل Lawrence وجماعته (١٩٧٢) من خلال دراستهم لعلاقة الدماغ بتغير نسبة السكر في دم الدودة *Lumbricus terrestris* إلى أنَّ بقاء الدماغ ضروري للاحتفاظ بنسبة السكر في الدم حيث إن الخلايا العصبية الإفرازية المخية تفرز هرموناً يؤدي إلى رفع مستوى السكر في الدم hyperglycaemic hormone. لقد وجد الباحثون المذكورون آنفاً أن إزالة الدماغ تتسبب في هبوط نسبة سكر الكلوكوز في الدم إلى الصفر، أي ينعدم السكر في الدم تماماً، وذلك في غضون

٢٤ ساعة من إزالة الدماغ أو استئصاله، ولكن يمكن تصحيح هذا الاختلال في نسبة السكر وإعادة المستوى الطبيعي للكلوكوز في الدم بحقن خلاصة الأدمغة في هذه الديدان.

جـ ـ الغُدد الصم في العلقيات Endocrine Glands in Hirudinea

يتألف الجهاز العصبي للعلقيات، كما هو الحال في الديدان الحلقية الأخرى، من الدماغ (العقدة فوق البلعومية) والعقدة تحت البلعومية، وعقد الحبل العصبي البطني والأعصاب الناشئة منها، ومع ذلك فإنه يختلف في نقطتين مهمتين عن المتعددة الأهلاب، وهما: وقوع الدماغ بعد النهاية الأمامية بمسافة على غرار ما هو موجود في الديدان القليلة الأهلاب، ليس هذا فحسب بل إنَّ الدماغ والعقدة تحت البلعومية يتكونان من عدد كبير من الأجزاء أو الأقسام، كما يندمج عدد من العقد الأمامية للحبل العصبي البطني بالعقدة تحت البلعومية.

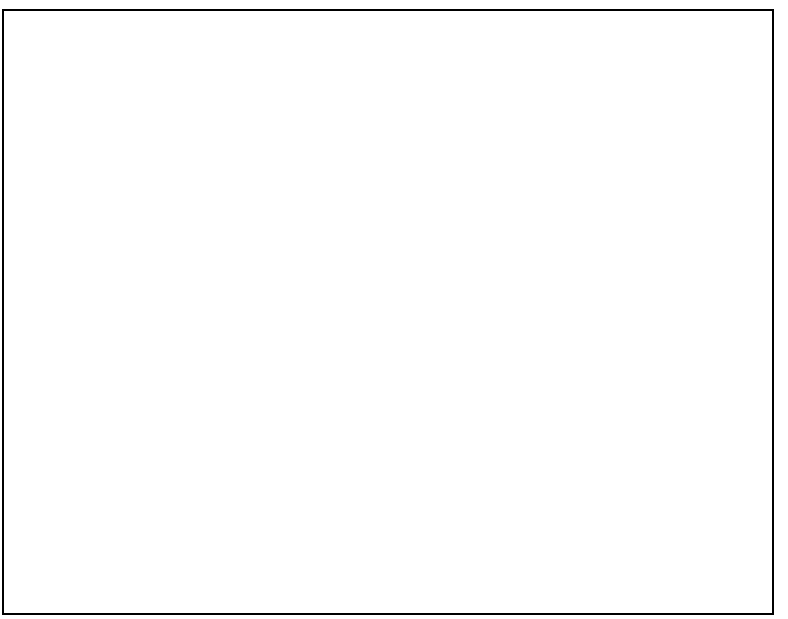
شكل ٣٨ ـ المظهر الخارجي لمقدمة الدودة Allolobophora terrestris typica،
(أ) منظر ظهري يبين السرج الغدي في فترة التكاثر. (ب) منظر بطني يبين الغدد الجنسية الخارجية الأمامية والخلفية ودرنات البلوغ الجنسي للدودة نفسها في حالة النشاط الجنسي.
(جـ) منظر بطني للدودة نفسها عند توقف التكاثر

لقد وجد Hagadorn (١٩٥٨، ١٩٦٢) ثلاثة أنواع من الخلايا العصبية في الدماغ والعقدة تحت البلعومية للعلق *Theromyzone rude* (الشكل ٣٩)، وهي:

أ ـ خلايا α (خلايا ألفا): وهي خلايا عصبية إفرازية ذات إلفة اصطباغية قوية لصبغة PAF أو AF، أي أنها موجبة AF، أي أنَّ حبيباتها الإفرازية تصطبغ بلون

أرجواني، كما لوحظت هذه الخلايا في العقدة تحت البلعومية، وتحوي إفرازاتها على نسبة عالية من الحامض الأميني سستين Cystine مشيراً إلى الطبيعة البروتينية لهرموناتها.

ب ـ خلايا β (خلايا بيتا): وهي خلايا عصبية إفرازية تصطبغ بالصبغة المضادة counterstain لصبغة AF، وقد شُخِّصَ نوعان من خلايا β، فبعضها (β_1) يصطبغ بصبغة (orange G)، أي بلون برتقالي أو رمادي في حين تصطبغ (β_2) بصبغة (light green)، أي بلون أخضر، وقد يُعدّ هذان النوعان الثانويان مرحلتين إفرازيتين لخلية واحدة.



الشكل ٣٩ ـ مقطع أفقي في العقدة فوق البلعومية (الدماغ) للعلق Theromyzon يبين خلايا α (ألفا) وβ (بيتا).

جـ ـ خلايا γ (خلايا گاما): وهذا النوع من الخلايا يمثل الخلايا العصبية الاعتيادية.

أما المجهر الألكتروني، فقد أظهر أربعة أنواع من الخلايا العصبية (Hagadorn وزملاؤه ١٩٦٣) في دماغ العلق *T.rude*، وكان النوع الأول مشابهاً للخلايا α، والنوع الثاني مشابهاً لبعض خلايا β، والنوع الثالث مشابهاً للخلايا γ، أما النوع الرابع الذي يحتوي على حبيبات إفرازية صغيرة وعددٍ كبير من المايتوكوندريا العملاقة فيمثل القسم الباقي من خلايا β، وهكذا يمكن اعتبار خلايا β نوعين من الخلايا وليس نوعاً واحداً كما ذكرنا سابقاً.

تمتد نهاية محاور الخلايا العصبية الإفرازية للنوع الأول والثاني والرابع الحاملة للإفرازات العصبية لتصل إلى محفظة الدماغ عند السطح الخلفي للرابط المخيّ مكونة المعقّد العصبي ـ الدموي(*) الذي يتألف من شبكة من هذه المحاور التي تتجمع قرب وعاء دموي مستعرض.

كما وجدت الخلايا العصبية الإفرازية ذات الإلفة الموجبة لـAF في عقد الحبل العصبي البطني في العلقيات Hagadorn ١٩٥٨، Duchesne ١٩٦٩)، ووجدت كذلك عدة أنواع من الحبيبات الإفرازية العصبية الأولية (Czechowicz وZarzycki، ١٩٧٠). وثمة احتمال كبير أنّ الخلايا العصبية الإفرازية المخيّة (الدماغية) تفرز ثلاثة أنواع من الهرمونات.

الغدد الصم والتكاثر

Endocrine Glands and Reproduction:

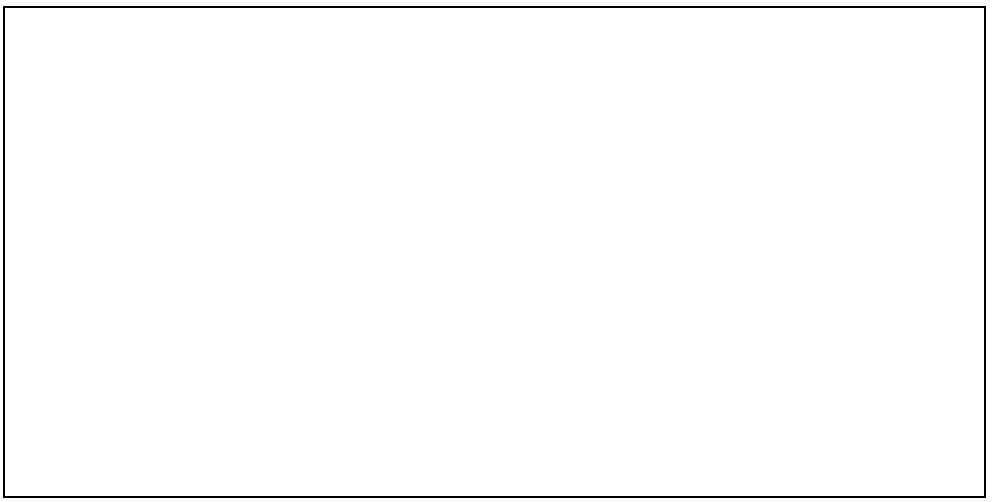
لقد أظهرت النتائج التي توصل إليها Hagadorn (١٩٦٢) أنَّ للخلايا العصبية الإفرازية من النوع α في العلق *T.rude*، دوراً مهماً في تنظيم عملية التكاثر وذلك بتحريرها الهرمون الغاذي (المغذي) للأمشاج gametotrophic hormone، إذْ تمر هذه الخلايا بتغيرات خلوية وإفرازية تظهر ترابطاً واضحاً مع الدورة التكاثرية reproductive Cycle ويمكن التأكد من الزيادة الواضحة في فاعلية الخلايا α ونشاطها الإفرازي من خلال الزيادة الملحوظة في عددها وكمية الإفرازات العصبية في أجسامها ومحاورها أيضاً وتسبق هذه الزيادة بداية تحفيز الغدد الجنسية في أوائل شهر شباط، وتستمر حتى تصل أوجّها في شهر نيسان، ثم تبدأ بالهبوط والتناقص تدريجياً حتى تصل أقل معدل لها في نهاية الخريف أو بداية الشتاء (الشكل ٤٠). ومما تجدر الإشارة إليه، أن النضج أو البلوغ الجنسي يكتمل حالما تبلغ الإفرازات العصبية أوج نشاطها في شهر نيسان. كما أوضحت نتائج الدراسة التي أجريت على العلق الطبّي *Hirudo medicinalis* (Malecha، ١٩٧٠أ، ب) أن البلوغ الجنسي ودورة التكاثر يقعان تحت تأثير هرمونات الخلايا α التي تقع في الدماغ(**) فقط، إذْ تعاني هذه الخلايا تغيّراً خلويّاً وإفرازيّاً في الدماغ في حين لا يطرأ أي تغيّر على هذه الخلايا في العقدة تحت البلعومية(***)، كما أوضح أن التغيرات في درجات

(*) تركيب عصبي دموي بسيط.

(**) يبلغ قطرها عند أقصى حدوده حوالي ٣٥ مايكروميتراً.

(***) يبلغ قطرها عند أقصى حدوده حوالي ١٥ مايكروميتراً.

الحرارة هي التي تؤثر على الإفرازات العصبية وليس التغيرات الضوئية على العكس مما كان قد توصل إليه Hagadorn (١٩٥٨) إذْ لاحظ أن التغيرات الضوئية تحفز الخلايا α خلوياً وإفرازياً في العلق *T.rude* كما أوضح Duchesne (١٩٦٩) أن تعريض العلق *H.medicinalis* للإضاءة لفترة طويلة يؤدي إلى زيادة الإفرازات العصبية في الخلايا والمحاور في الحبل العصبي البطني.



الشكل ٤٠ ـ النشاط الدوري
للخلايا العصبية الإفرازية والدورة التكاثرية للعلق Theromyzon

أوضح Hagadorn (١٩٦٦، ١٩٦٧) أنَّ استئصال أو إزالة العقدة العصبية فوق البلعومية من العلق *T.rude* قُبَيْل بداية تحفيز المناسل سيؤدي إلى نقص واضح في العدد الكلي للنُّطَف في الخصية وإلى نقص في نسبة النطف التي تبلغ المراحل المتقدمة لعملية تكوين النطف spermatogenesis في حين لا تطرأ هذه التغيرات في المجموعة الضابطة control group أو في الديدان التي تتعرض لعملية جراحية زائفة sham operation مع الإبقاء على الدماغ فيها سليماً، كما أنَّ حقن خلاصة ثلاثة أدمغة أو أربعة ولعدة مرات في ديدان تعاني نقصاً في عدد النطف أو تكوينها يؤدي إلى عودة النمو الطبيعي للنطف والخصية. وقد أظهرت التجارب (Hagadorn، ١٩٦٦) أنَّ عملية تكوين البيوض oogenesis تقع تحت سيطرة الإفرازات العصبية أيضاً، إذْ أنَّ إزالة دماغ العلق في فصل الشتاء يؤدي إلى توقف نمو البيوض في حين أنه ليس لإزالته في فصل الصيف أي تأثير يذكر على نمو البيوض.

الإفرازات العصبية وتغير اللون

Neurosecretion and Colour Change

لقد أظهرت التجارب التي قام بها Gersch وRichter (١٩٦١) أنَّ الدماغ يُعدّ مصدراً لهرمون يسيطر على تغيّر اللون وانتشار الصبغة في العلق *Piscicola geometra* إذْ لاحظا أنَّ حقن خلاصة الأدمغة في هذا العلق قد أظهر تأثيراً مشابهاً للهرمون الغاذي لحاملات الألوان chromatophorotrophic hormone.

شعبة مفصلية الأقدام

PHYLUM ARTHROPODA

الغدد الصم في مفصلية الأقدام
ENDOCRINE GLANDS IN ARTHROPODA

تعد مفصلية الأقدام من أهم الحيوانات اللافقرية لسببين، أولهما هو كثرة عدد أنواع الحيوانات في هذه الشعبة، إذ تحوي شعبة مفصلية الأقدام قرابة ٩٠٪ من عدد أنواع الحيوانات المعروفة في المملكة الحيوانية والبالغ حوالي ١,٢٥٠,٠٠٠ نوع، أما ثانيهما فهو أن عدداً كبيراً من أنواع الحيوانات في هذه الشعبة مهم بدرجة كبيرة من الناحية الاقتصادية ويستخدم غذاء أو يُنتج مواد غذائية أو مواد مفيدة أو قد يُشكل آفات زراعية خطيرة، لذا تناولت أبحاث كثيرة باهتمام كبير دراسة أجهزة الغدد الصم في هذه الحيوانات لما لهذه الأجهزة من دور كبير ومهم في السيطرة على الأفعال الحيوية المهمة لهذه الحيوانات ومنها التكاثر والانسلاخ moulting والنمو وغير ذلك. وتعد القشريات والحشرات من بين مفصلية الأقدام التي دُرِسَت بشيء من التفصيل.

أولاً

الغدد الصم في القشريات Endocrine Glands in Crustacea

يمكن تقسيم أجهزة الغدد الصم في القشريات (الشكل ٤١)، سهولة لدراستها، إلى ثلاثة أقسام رئيسة، وهي:

أ ـ الخلايا العصبية الإفرازية Neurosecretory Cells.

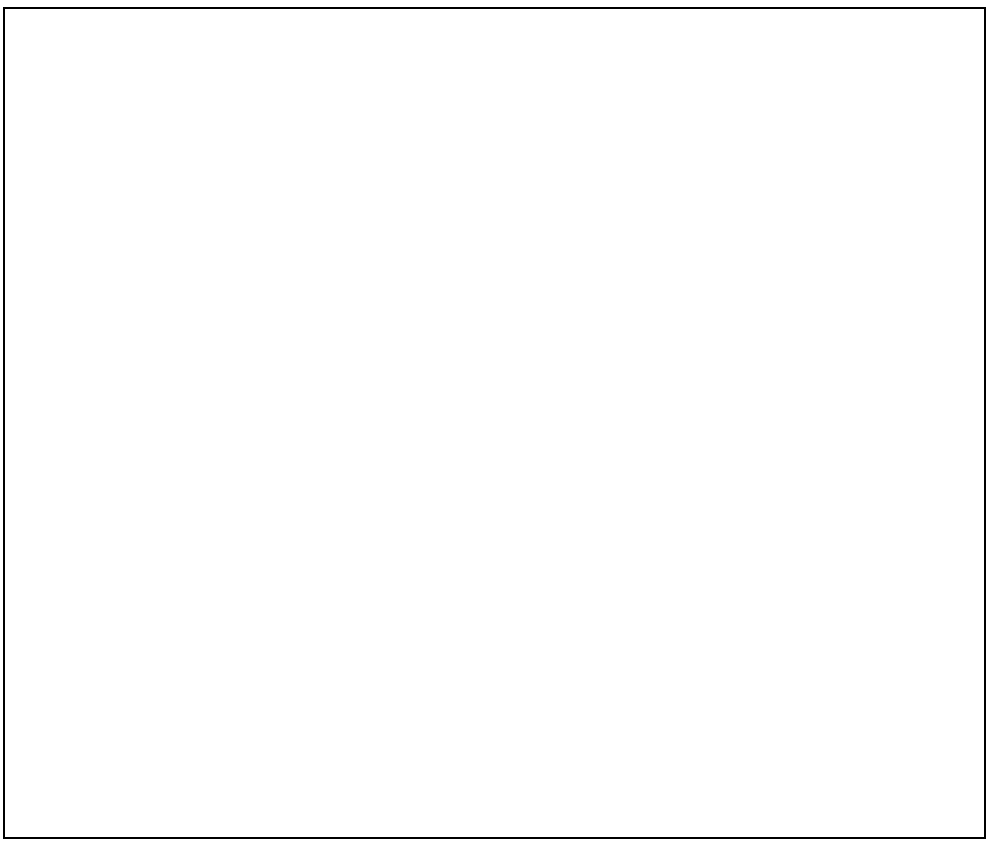
ب ـ الأعضاء العصبية ـ الدموية Neuro-haemal Organs.

جـ ـ الغدد الصم غير العصبية Non-neural Endocrine Glands.

أ ـ الخلايا العصبية الإفرازية

لقد أثبتت الأبحاث المختلفة التي أُجريت للتعرف على الخلايا العصبية الإفرازية في مختلف عقد الجهاز العصبي المركزي عن وجود هذه الخلايا في الدماغ brain والعقدتين البصريتين optic ganglia في ساقي العينين eyestallcs

والعقدة تحت المريئية subesophageal ganglia والعقد الصدرية thoracic ganglia والعقد البطنية abdominal ganglia.



الشكل ٤١ ـ جهاز غدي أصم بشكل عام في ذكر من القشريات

كانت رتبة عشرية الأقدام Decapoda من بين القشريات التي نالت حصة وافرة من الأبحاث في الغدد الصم، وقد وصفت عدة أنواع من الخلايا العصبية الإفرازية في العقد العصبية المختلفة. وينبغي الإشارة إلى أن ثمة مقاييس ومعايير خاصة يجب مراعاتها عند تصنيف الخلايا العصبية الإفرازية، ومنها: شكلها وحجمها وموقعها وقابلية حبيباتها الإفرازية على الاصطباغ بـAF وCHP والطبيعة الكيميائية لها وحجمها وطريقة تحررها من الخلية وشكل نواتها وحجمها وموقعها وعدد النوبات فيها هذا فضلاً عن عدد الاستطالات العصبية للخلية وشكل محورها وطوله، فقد توصل بعض الباحثين ومنهم ماتسوموتو Matsumoto (١٩٥٩) إلى وجود ما يقرب من ١١ نوعاً من الخلايا العصبية الإفرازية في مجموعة قصيرة الذيل Brachyura وذلك اعتماداً على نتائج الفحص بالمجهر الضوئي في حين أظهرت

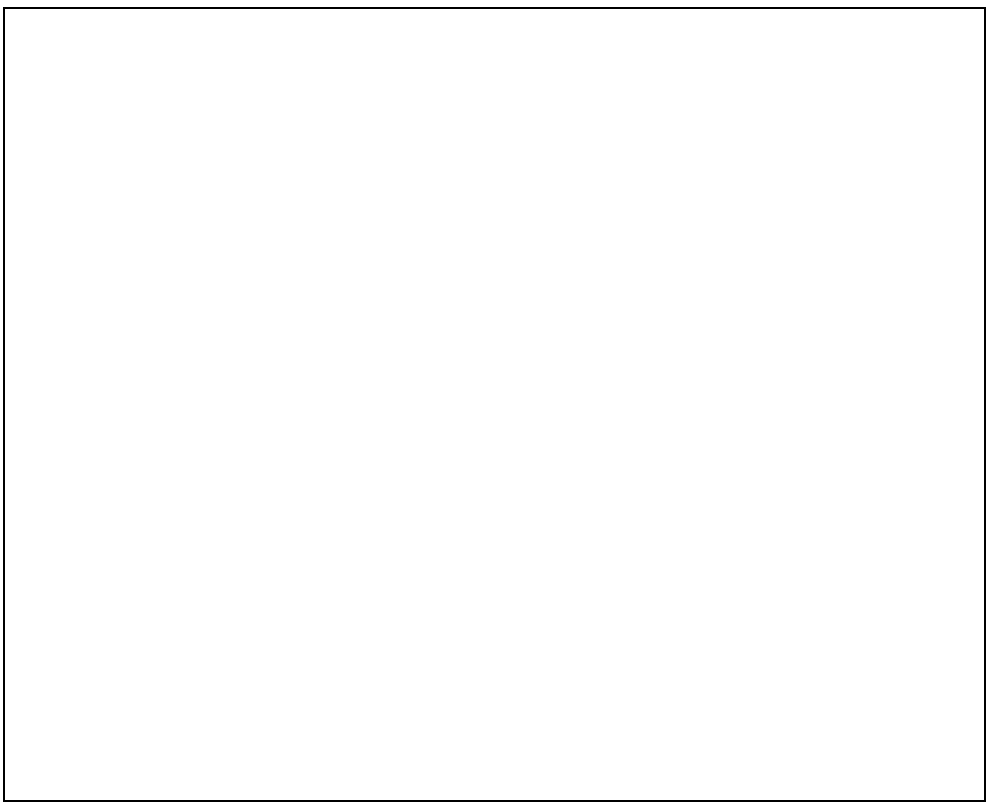
فحوصات المجهر الألكتروني عدداً أقل من أنواع الخلايا وذلك بالاعتماد على حجم الحبيبات الإفرازية وطبيعتها.

لقد كشفت الأبحاث التي أجريت على مختلف العقد المخيَّة cerebral ganglia في عشرية الأقدام Decapoda عن وجود أربعة أنواع من الخلايا العصبية الإفرازية، كما أظهرت دراسة الغدد الصم للروبيان أوركونكتس ڤيريلس *Orconectes virilis* التي قام بها ديوراند Durand (١٩٥٦) وگابي Gabe (١٩٦٦) وجود أربعة أنواع من الخلايا العصبية الإفرازية في العقدة المخية وساق العين (العقدة البصرية)، ويمتاز النوع الأول بكبَر حجمه إذْ يبلغ قطره حوالي (٤٠ ـ ٦٠) مايكومتراً ويظهر تجمعات من المواد الإفرازية العصبية في حين يبلغ قطر النوع الثاني من الخلايا العصبية الإفرازية حوالي (٢٠ ـ ٣٠) مايكرومتراً، وتظهر تجمعات من المواد الإفرازية التي تتحد عادة بعضها ببعض مكونة كتلاً كبيرة يبلغ قطرها حوالي (١ ـ ٤) مايكرومترات ثم تأخذ طريقها نحو منشأ أو مَنْبَت المحور axonhil lock، أما النوع الثالث من هذه الخلايا فيقترب حجمها من حجم النوعين السابقين إلا أنه يختلف عنهما في حجم الفجوات الإفرازية secretory vacuoles وموقعها ويبدو أن الإفراز فيها يتم من خلال غشاء الخلية وجسمها وليس عبر المحور. ويمتاز النوع الرابع بصغر حجمه كما أن حبيباته الإفرازية لا تتكتّل بعضها مع بعض.

كما أظهرت الدراسات التي أُجريت على عدة أنواع من السرطانات crabs للكشف عن غددها الصم وجود ثلاثة أنواع رئيسة من الخلايا العصبية الإفرازية، الأول كبير الحجم والثاني متوسط والثالث صغير جداً، ويتشابه النوع الأول والثالث مع النوع الأول والرابع من الخلايا في الروبيان أوركونكتس *Orconectes*.

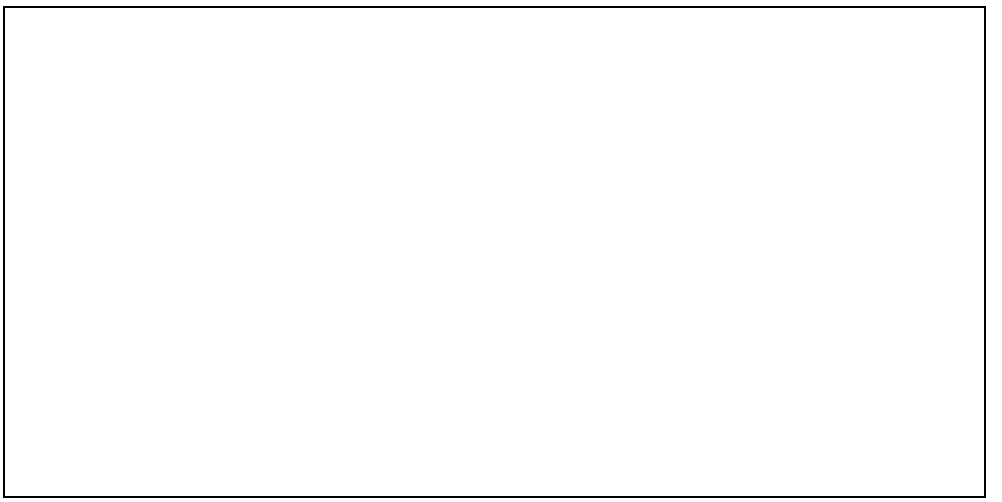
أما السرطان (أبو الجنيب) المحلي *Potamon magnum* (Pretzman) *magnum* قد أجريت عدة أبحاث لدراسة غدده الصم، فقد وجد Baid وجماعته (١٩٦٨) خمسة أنواع من الخلايا العصبية الإفرازية (الشكل ٤٢) في العقدة العصبية الصدرية، وهي: نوعان من الخلايا العملاقة (A وA′) giant cells، ونوعان من الخلايا المتوسطة الحجم (B وB′) ونوع واحد من الخلايا الصغيرة (C)، إلاّ أن Gorgees و Rashan (١٩٧٦) وجدا أنّ هناك أربعة أنواع فقط من الخلايا العصبية الإفرازية إذْ توصلا إلى أنّ B وB′ يعودان لِنَوعٍ رئيسي واحد وهو النوع B. كما

وجد Baid وجماعته (١٩٦٧) نوعين من الخلايا العصبية الإفرازية (خلايا كبيرة وخلايا صغيرة) في العقدة المخية، كما أجريت سلسلة من الأبحاث للكشف عن الطبيعة الكيميائية للإفرازات العصبية في هذا الحيوان القشري (Rashan وGorgees، ١٩٧٧ a، b، c، d، e وRashan وجماعته ١٩٨٣، ١٩٨٩).



الشكل ٤٢ ـ شكل تخطيطي لأنواع الخلايا العصبية الإفرازية
في العقدة الصدرية للسرطان (أبي الجنيب) Potamon maynum magnum **(Pretzman)**

تلاحظ الخلايا العصبية الإفرازية لساقي العينين بهيئة مجاميع groups تسمى أعضاء X – العقدية ganglionic X – organs (الشكل ٤٣)، وتزداد هذه الأعضاء عدداً في النخاع النهائي medulla terminalis لساق العين أو العقدة العصبية البصرية في حين تكون قليلة في النخاعين الداخلي والخارجي medulla interna and medulla externa وتتجه محاور خلايا أعضاء X باتجاه النهاية الطليقة لكل من ساقي العينين لتنتهي بالغدّة الجيبية sinus gland أو قد تنتهي في الفتحة الحسية sensory pore.



الشكل ٤٣ ـ ساق العين في ثلاث قشريات مختلفة
تبين مواقع تجمعات الخلايا العصبية الإفرازية (أعضاء X) في النخع الثلاثة كما تظهر موقع الغدة الجيبانية وتزودها بالمحاور العصبية الإفرازية من العقدة البصرية في ساق العين ومن الدماغ أيضاً. (أ) ساق العين للسرطان Gecarcinus lateralis، **(ب) للروبيان** Palaemon serratus، **(جـ) للروبيان** Lysmata seticaudata.
١، نخاع خارجي. ٢، نخاع داخلي. ٣، نخاع نهائي.

ب ـ الأعضاء العصبية ـ الدموية

ثمة ثلاثة أعضاء عصبية ـ دموية في القشريات، وهي:

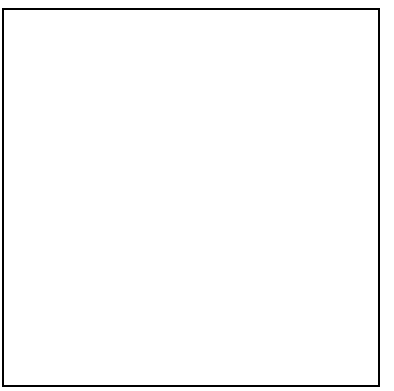
١ ـ الغدتان الجيبيتان Sinus Glands.

٢ ـ العضوان خلف رابطيان Post-commissural Organs.

٣ ـ الأعضاء التامورية (حول قلبية) Pericardial Organs.

١ ـ **الغدتان الجيبيتان**: وهما عبارة عن زوج من الغدد العصبية الدموية ذات الشكل الطبقي أو القرصي أو الهلالي، وتقع كل منهما في إحدى ساقي العينين في القشريات التي لها ساقا العينين (الشكلان ٤١، ٤٢) في حين تقع الغدتان في مقدمة الرأس عند انعدام ساقي العينين. ويمكن ملاحظة الغدتين الجيبيتين في القشريات الحية إذْ تمتاز بلونها الأبيض المزرق اللماع. ويختلف موقع هاتين الغدتين بالنسبة للنُّخَع medullar الثلاثة لكل من العقدتين البصريتين الواقعتين في ساقي العينين، فقد تقع الغدة الجيبية في تماس مع النخاع النهائي medullar terminalis أو النخاع الخارجي medullar externa أو النخاع الداخلي medulla interna أو قد تجاور النخاع الخارجي.

للغدة الجيبية معالم واضحة ومحددة إذ يفصلها غشاء رقيق عن الجيب الدموي الخارجي الكبير الذي يحيط بها وتمتد ثنايا هذا الغشاء أحياناً داخل الغدة نفسها مُكوّنة بذلك جيوباً دموية صغيرة تساعد في عملية انتشار الإفرازات العصبية (الهرمونات) التي تصل إليها عبر محاور الخلايا العصبية الإفرازية لأعضاء X (organsX–) الموجودة في نُخَع العقدتين البصريتين، إذ تهيئ هذه الجيوب الدموية الصغيرة سطحاً إضافيّاً واسعاً لتسهيل مهمة انتشار الهرمونات من الغدة الجيبية إلى مجرى الدم لنقلها إلى الأعضاء الهدف، تعمل الغدتان الجيبيتان عضوين خازنين ومحررين storage and release organs للمواد العصبية الإفرازية التي تصل إليهما من أعضاء X– ومن الدماغ أيضاً إذ تتجمع كمية كبيرة من الحبيبات العصبية الإفرازية (الشكل ٤٤) في هاتين الغدتين ثم تتحرر منها وتنتشر إلى مجرى الدم لتقوم بوظائفها المهمة.



الشكل ٤٤ ـ مقطع مكبر (٢١,٦٠٠ مرة)
للغدة الجيبية في Procambarus clarkii **يبين عدة أنواع من الحبيبات العصبية الإفرازية.**

تتكون الغدتان الجيبيتان من نهايات محاور الخلايا العصبية الإفرازية الموجودة في العقدتين البصريتين (أعضاء X–) والدماغ وربما العقد الصدرية أيضاً والمحملة بالحبيبات العصبية الإفرازية كما تحوي الغدتان حبيبات عصبية إفرازية متحررة من المحاور هذا فضلاً عن وجود خلايا دبقية glual cells أو كمية قليلة من أنسجة رابطة وأعداد من الجيوب الدموية الصغيرة التي تعد امتدادات للجيب الدموي الكبير الذي يحيط بكل من الغدتين. وقد تمكن پوتر Potter (١٩٥٨) من تشخيص ستة أنواع مختلفة من المحاور (اعتماداً على حجم وطبيعة حبيباتها الإفرازية) في الغدتين الجيبيتين وقد نسب ذلك إلى وجود ستة أنواع من الخلايا العصبية الإفرازية في عضو X– التابع للنخاع النهائي للعقدة البصرية، كما تمكن

بُنْتْ وَأَشْبِي Bunt and Ashby (١٩٦٧) من ملاحظة خمسة أنواع من الحبيبات العصبية الإفرازية التي تختلف من حيث الشكل والحجم والكثافة الألكترونية electron density في الغدّتين الجيبيتين للروبيان *Procambarus Clarkii* كما تمكنا من تشخيص هذه الأنواع الخمسة من الحبيبات الإفرازية في محاور الخلايا العصبية الإفرازية التي تدخل الغدتين المذكورتين، إذ أن كل نوع من الخلايا العصبية الإفرازية تُكون نوعاً خاصاً من الحبيبات الإفرازية التي تمتاز عن غيرها بحجمها وشكلها وكثافتها.

للغدتين الجيبيتين (لساقي العينين) عدة وظائف مهمة (الشكل ٤٥) تقومان بها من خلال طرحهما عدداً من الهرمونات الفعالة، وهي:

١ ـ هرمون يُكيّف الصبغة الشبكية البعيدة distant retinal pigment للضوء.

٢ ـ هرمون ينظم الصبغات الجسمية somatic pigments.

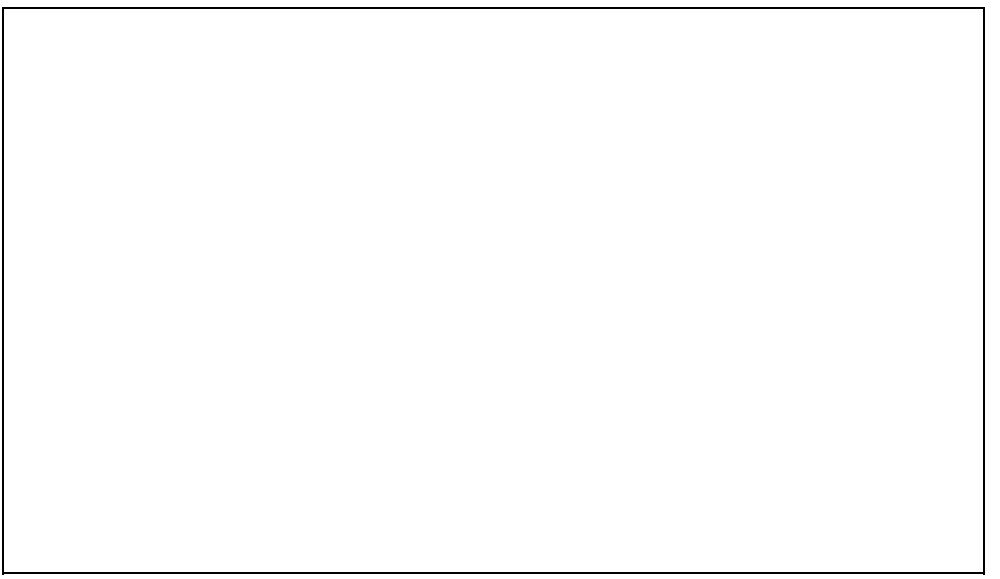
٣ ـ هرمون يرفع نسبة السكر في الدم.

٤ ـ هرمون يثبط النمو المبكر للمبيض من خلال تثبيطه لعملية تكوين المخ.

٥ ـ هرمون يثبط الانسلاخ moulting من خلال تأثيره إمَّا على عُضوا Y (Y−organs) أو على طبقة البشرة.

ثمة تركيب مهم آخر في ساق العين، ألا وهو عضو X− (الثغرة الحسية (sensory pore−X−organ) أو عضو X− الحليمة الحسية (sensory papillar X−organ) (الشكلان ٤١، ٤٣) إنه عضو مركب compound يتألف من جزءين رئيسين هما: الثغرة الحية وعضو X وقد يتحد الجزءان ليكونا تركيباً واحداً يقع في النخاع النهائي كما في قصيرة الذنب Bradyura حيث تكون الحليمة الحسية مختزلة أو معدومة، ولكن عندما تكون الحليمة الحسية — عضو X منفصلة عن النخاع النهائي (الشكل ٤٦) فإنها تتألف من ثلاثة مكونات، هي: ١ ـ خلايا حسية ثنائية القطب (خلايا عصبية ثنائية القطب) bipolar sensory cells (bipolar nerve cells). ٢ ـ خلايا ذات مظهر طلائي وشكل كروي أو متطاول. ٣ ـ أجسام مؤلفة من صفائح أو رقائق متحدة المركز تسمى «الأجسام البصلية onion bodies» يعتقد أنها الإفرازات المتجمعة من الحليمة الحسية — عضو X، أما كارليزل Carlisle (١٩٥٣، ١٩٥٩) فقد ذكر أنَّها نهايات محاور الخلايا العصبية الإفرازية لعضو X− في النخاع النهائي التي قد تتفرع لتكون سلسلة من الأجسام البصلية (Knowles وCarlisle، ١٩٥٦). يمكن ملاحظة النشاط الإفرازي في هذه الأجسام

والخلايا ذات المظهر الطلائي في حين لا تُظهر ذلك الخلايا الحسية ثنائية القطب بل بدلاً من ذلك تتجمع محاورها وتكون عصباً حسياً يدخل النخاع النهائي. ومع هذا كلّه، فإن وظيفة هذا التركيب لا تزال موضع جدل ونقاش. ويدور الجدل على ما إذا كان هذا العضو أو التركيب حسّياً sensory (إذْ يرسل عصباً حسياً إلى عضو X في النخاع النهائي) أو عضواً عصبياً ـ دموياً (إذ يستلم محاور الخلايا العصبية الإفرازية من عضو ـ X في النخاع النهائي) أو قد يؤدي الوظيفتين معاً.



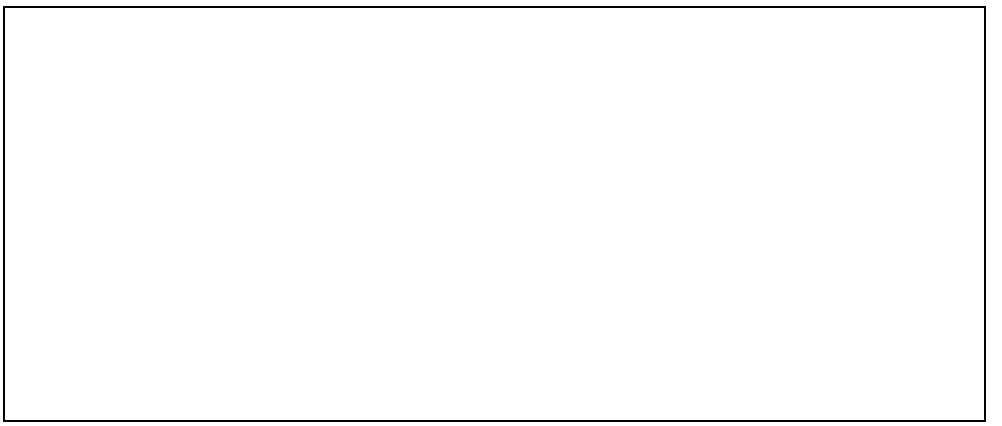
الشكل ٤٥ ـ وظائف الهرمونات التي تكونها الغدد الصماء في القشريات.
(١ ـ ٥) هرمونات ساق العين الغدة الجيبية. (٦) هرمون غدة Y. (٧) هرمون الغدد التامورية. (٨) هرمون المنسل. (٩) هرمون الغدة المنشطة للجنس.

الصبغة الجسمية وتغير اللون في القشريات

Somatic Pigmentation and Colour Change in Crustacea:

لعدد كبير من الفقريات واللافقريات، على حد سواء، القدرة على تغيير ألوانها، وتعد القشريات، وبخاصة عشرية الأقدام، من اللافقريات المعروفة بقدرتها على تغيير ألوانها، وقد يكون هذا التغير بطيئاً، ويمكن التنبؤ به لأنه متعلق بالتغيرات البيئية الفصلية والمد والجزر وتعاقب الليل والنهار، وهذا ينتج بدوره من التغيرات الحاصلة في موقع الأرض والقمر والشمس، أو قد يكون تغير اللون سريعاً ويحدث نتيجة للتغيرات في لون الأرضية أو الخلفية back ground التي

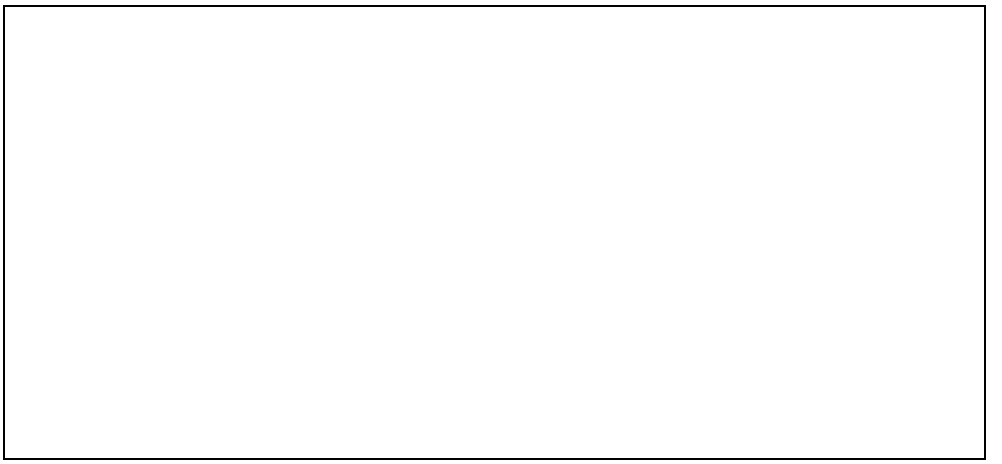
يعيش عليها الحيوان أو الإضاءة illumination التي يتعرض لها.



الشكل ٤٦ ـ عضو X– الثغرة الحسية
في Lysmata أو Pandalus في حالة الانفصال عن النخاع النهائي.

إنّ التغير في اللون إن هو إلا تغير وظيفي (فسلجي) في الخلايا الصبغية pigment cells أو حاملات الأصباغ أو الألوان chromatophores (الشكل ٤٧) تحدثه بعض الهرمونات التي تؤدي إلى تجمع أو انتشار الحبيبات الصبغية pigment granules في الخلية الحاملة لها. ومما يجدر ذكره أن الخلية الصبغية تحتفظ بحجمها الطبيعي وتبقى تفرعاتها واستطالاتها كما هي ويحدث التغير فقط في المساحة التي تغطيها الحبيبات الصبغية من جسم الخلية الصبغية، فإذا ما تجمعت وتكتلت الحبيبات الصبغية في مساحة صغيرة من جسم الخلية يختفي اللون الذي تسببه الحبيبات الصبغية المتجمعة والعكس صحيح تماماً. وثمة عدة مراحل متعاقبة (الشكل ٤٨) في عملية انتشار الصبغة في الخلية وتفرعاتها أو انسحابها وتجمعها في مساحة صغيرة من جسم الخلية. ومما يستوجب الإشارة إليه أن الخلية الصبغية الواحدة في القشريات قد تحمل صبغة واحدة (لها لون واحد) أو صبغتين (لها لونان) أو عدة أصباغ مختلفة الألوان (لها عدة ألوان) وتدعى عندئذٍ بأحادية اللون monochromatic وdichromatic وpolychromatic، على التوالي.

تظهر الخلايا الصبغية، وبخاصة الأحادية اللون، نواة واحدة، وعلى العكس من ذلك، فإن حاملات الأصباغ الثنائية اللون أو المتعددة الألوان تظهر عادة مجموعة من النوى (متعددة النوى multinucleate) ويحتمل أن تكون هذه الخلايا ناتجة من اندماج عدد من الخلايا تحمل كل منها نوعاً من الصبغة، وهكذا ينتج ما يدعى بالمدمج الخلوي syncytium الذي يتألف من خلية صبغية واحدة إلا أنها



الشكل ٤٧ ـ خلية صبغية أو حاملة ألوان
وهي في حالة انتشار الحبيبات الصبغية. لاحظ تفرعات واستطالات الخلية
وانتشار الحبيبات الصبغية في جسم الخلية وتفرعاتها

متعددة النوى والصبغات. تُظهر الخلايا الصبغية المختلفة في القشريات، وبخاصة في عشرية الأقدام، عدة ألوان، منها: الأحمر والأصفر والبرتقالي والأزرق والأسود والأبيض. وقد أظهر إيلوفسن وكوري Elofsson وKauri (١٩٧١) بمساعدة المجهر الألكتروني أن الخلايا الصبغية التي عُدّت سابقاً متعددة الألوان في الحيوان القشري كرانگون *Crangon* إن هي إلاّ أربع خلايا صبغية مستقلة إلا أنها في تماس شديد بعضها مع بعض بحيث تبدو عند فحصها بالمجهر الضوئي وكأنها خلية واحدة. إن توزيع الحبيبات الصبغية في الخلايا الصبغية المتعددة الصبغات أو الألوان يحتاج في الحقيقة، إلى آلية تنظيمية دقيقة قد يشترك فيها هرمون أو أكثر ويؤدي إلى انتشار الحبيبات الصبغية لصبغة واحدة أو أكثر فيظهر لون تلك الصبغة أو اللون الناتج من تداخلها أو قد يؤدي إلى تجمع الحبيبات الصبغية لصبغة أو أكثر في مساحة صغيرة من الخلية ويختفي تبعاً لذلك لون تلك الصبغة أو الصبغات وتتم كل هذه التغيرات حسب حاجة الحيوان إلى ذلك وما تحتمه الظروف البيئية المختلفة المحيطة به من لون وإضاءة وحرارة، إذ ينتقل تأثيرها من خلال الأعضاء الحسية sense organs إلى الجهاز العصبي nervous system الذي بدوره يحفز الجهاز العصبي الإفرازي neurosecretory system على تكوين الهرمونات الضرورية وتحريرها لمعالجة تلك التغيرات ومواكبة الحياة.

الشكل ٤٨ ـ شكل تخطيطي يبين مراحل انتشار الصبغة في الخلايا الصبغية.
تظهر المرحلة الأولى تجمع الصبغة بشكل نقاط، لذا يختفي اللون، أما المراحل الثانية والثالثة والرابعة فتظهر انتشار الصبغة بشكل تدريجي وهذا ما يكسب الخلية لون الصبغة المنتشرة فيها ويزداد ظهور اللون عندما يبلغ انتشار الصبغة ذروته في المرحلة الخامسة فيملأ جسم الخلية وتفرعاتها

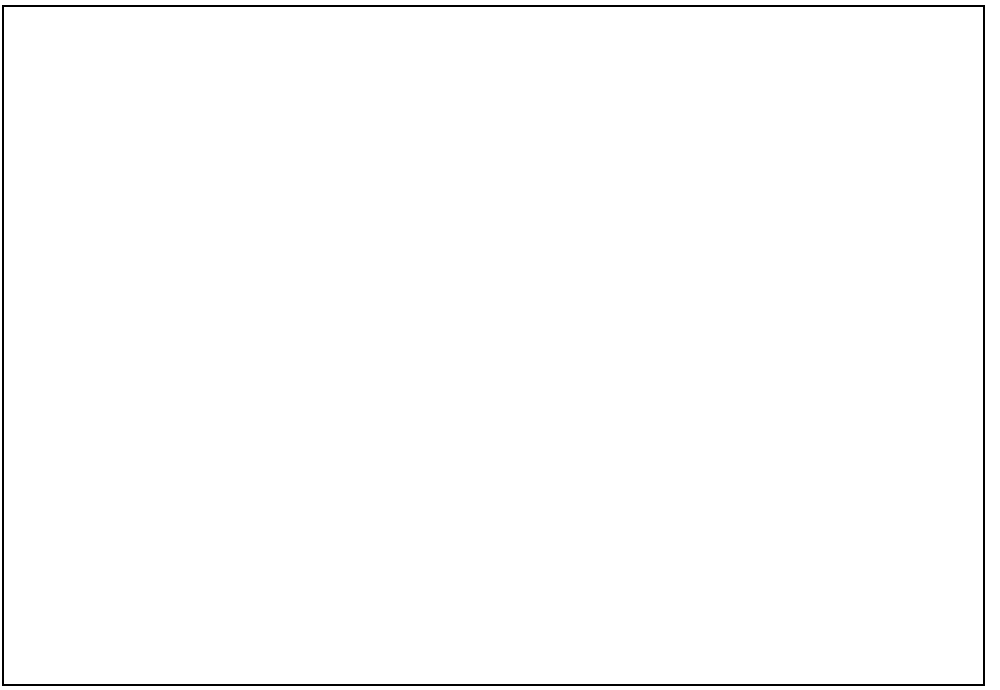
لقد أجريت تجارب كثيرة لمعرفة علاقة العين وساق العين في الروبيان shrimp بظاهرة تغير اللون، ولم تفلح أولى المحاولات (پوشيت Pouchet، ١٨٧٦) في الوصول إلى الحقائق العلمية بهذا الخصوص على الرغم من إقامة علاقة بين بتر ساقي العينين وفقدان الحيوان القدرة على تغيير لونه حسب لون بيئته، إذ كان الاعتقاد السائد آنذاك هو أن تغير اللون يقع تحت السيطرة العصبية الصرفة (سيطرة الألياف العصبية) التي تؤثر فيها مستلمات (مستقبلات) الضوء photoreceptros للعين. وبعد انقضاء ما يقرب من نصف قرن وضع كولر Koller (١٩٢٨) وپركن Perkin (١٩٢٨) كل على حدة يده على الحقيقة العلمية الخاصة بتغير لون الجسم في الروبيان وعلاقة ذلك بساقي العينين، إذ أوضح الباحثان أن لون الروبيان الذي سبق أن بترت ساقا العينين فيه يتغير إذا ما حقن الحيوان بجرعة دم أو عصارة ساق العين مأخوذة كل منهما من روبيان يعيش في بيئة مختلفة ويحتفظ بساقي العينين. وهكذا فقد فنّدا فكرة سيطرة الأعصاب على تغير اللون. ومع ذلك، فقد بقي الدور الحقيقي الذي تقوم به الإفرازات العصبية neurosecretions في ظاهرة تغير اللون غير معروف إلى منتصف القرن الحالي حيث ترسخت فكرة الإفرازات العصبية concept of neurosercretions وعرفت تفاصيل نسيجية وكيميائية نسيجية مهمة عن تركيب الجهاز العصبي الأصم neuro-endocrine system ودوره في تنظيم أفعال حيوية مهمة، ومنها التحكم في تغير

الصيغة الجسمية أو البدنية، وهكذا فقد كشفت الأبحاث عن دور ساقي العينين (أعضاء X)، أي الخلايا العصبية الإفرازية في العقد البصرية optic ganglia المخية cerebral والصدرية thoracic وربما العقد البطنية abdominal في تكوين الهرمونات التي تسيطر على تحرك الحبيبات الصبغية في حاملات الأصباغ أو الألوان، أي الهرمونات الغاذية (المغذية) لحاملات الألوان، ثم تنقل هذه الهرمونات لتخزن مؤقتاً في الغدتين الجيبيتين أو العضوين خلف رابطيين وتحرر منها إلى مجرى الدم عند الضرورة. وهكذا يبدو واضحاً أن عملية بتر ساقي العينين تعني إزالة الغدتين الجيبيتين واستئصالهما ثم فقدان القدرة على تغيير لون الجسم من بعد ذلك.

تعد الخلايا الصبغية من الخلايا المهمة جداً لما تقوم به من دور رئيس في عملية الوقاية protection والتمويه Camouflage حيث تكسب الحيوان لوناً مقارباً للون بيئته وبذا تبعد عنه خطر الأعداء، كما أنها، أي حاملات الأصباغ، تعمل على تنظيم حرارة thermoregulation جسم الحيوان عندما ترتفع أو تنخفض حرارة البيئة التي يعيش فيها، فمثلاً تتجمع الحبيبات الصبغية السوداء في الخلايا الصبغية عندما ترتفع درجات الحرارة في حين تنتشر الحبيبات الصبغية البيضاء لتملأ الخلايا، وهذا ما يساعد على عدم امتصاص الحرارة والضوء بل يعمل على انعكاسهما معاً. هذا فضلاً عن دور هذه الخلايا وحبيباتها الصبغية في العمليات الاستعراضية المرتبطة بالتزاوج mating.

حركة صبغة شبكية العين Movement of Retinal Pigment

تتكون العيون المركبة compound eyes لمفصلية الأقدام من عدد كبير من وحدات بصرية تنتظم على هيئة الموزاييك أو الفسيفساء mosaic fashion تسمى العُيينات ommatidia (مفردها ommatidium عُيين) لها القدرة على تكوين الصور، وتتكون كل منها من السطح القرني corneal facet والخليتين المولدتين للقرنية croneagen cells والمخروط البلوري crystalline cone الذي يتكون من أربع خلايا طويلة تسمى خلايا المخروط cone cells أو الزجاجات vitrellae، أما المكون الأخير للعينين فهي الخلايا الشبكية retinular cells التي تحتل نهايتها القريبة، كما تحوي كل منهما مجموعتين من الخلايا الصبغية pigment cells، تقع إحداهما عند نهايتها القريبة والأخرى عند طرفها البعيد، هذا فضلاً عن نوع آخر من الأصباغ يسمى الصبغة العاكسة reflecting pigment وتحتل موقعاً مجاوراً للغشاء القاعدي basement membrane (الشكل ٤٩).



الشكل ٤٩ ـ وحدة بصرية أو عُيين من العين المركبة للروبيان Palaemonetes .
لاحظ تركيب العيين، ثم تعرف على التغيرات الحاصلة في الصبغة البعيدة والقريبة في حالة تكيف الحيوان للضوء (أ) والظلام (ب) وللظلام أولاً ثم حقنه بخلاصة ساق العين (هرمونات الغدة الجيبية) لفرد متكيف للضوء (جـ).

عندما يتعرض الحيوان للضوء، وتتكيف عيناه المركبتان للإضاءة، عندها تتحرك الصبغتان القريبة والبعيدة نحو أرجوان البصر rhabdome الحساس للضوء وتحيطان به، وهكذا تمنعانه من تسلم كمية كبيرة من الضوء، في حين تتحرك الصبغة العاكسة عبر الغشاء القاعدي مبتعدة عن أرجوان البصر للتقليل من انعكاس الضوء عليه (الشكل ٤٩). أما عند تكيف العينين المركبتين (الوحدات البصرية) للظلام فتبتعد الصبغتان البعيدة والقريبة عن أرجوان البصر فتسمحان بذلك وصول أكبر كمية من الضوء إليه من الوحدة نفسها أو الوحدات المجاورة هذا فضلاً عن أن الصبغة العاكسة تقوم هي أيضاً بالتحرك نحو أرجوان البصر والإحاطة به وتعمل بذلك على انعكاس الضوء عليه وهكذا يتسلم أرجوان البصر أكبر كمية ممكنة من الضوء الخافت المتوفر للاستفادة منه (الشكل ٤٩).

لقد أثبتت التجارب العلمية ومنها تجارب كلينهولز Kleinholz (١٩٣٦) أن حركة الصبغة البعيدة وربما الصبغة العاكسة أيضاً تخضع جزئياً لسيطرة الهرمونات،

أما الصبغة القريبة فلم تتمكن الأبحاث إلى الآن من إقامة علاقة واضحة بين حركتها والهرمونات التي كشف عنها النقاب في أجسام هذه الكائنات. فمثلاً عند حقن خلاصة ساق العين للروبيان باليمونيتس Palaemonetes الذي قد تكيفت عيناه للضوء light-adapted في روبيان آخر من الجنس نفسه قد تكيفت عيناه للظلام dark-adapted تتحرك الصبغة البعيدة نحو أرجوان البصر لتحيط به أو تظلله كما تتحرك الصبغة العاكسة عبر الغشاء القاعدي لتتخذ لها موقعاً تحته وهذه التغيرات مشابهة لما يحدث للوحدات البصرية لحيوان عرض للضوء وتكيفت عيناه له، كما أوضحت التجارب (كلينهولز، ١٩٦١) أن خلاصة الدماغ، شأنها شأن خلاصة ساق العين (الغدة الجيبية)، قادرة أيضاً على أن تحدث تغيرات مماثلة تماماً. وقد أظهرت التقنيات الكيميائية ـ الحياتية biochemical techniques أن الهرمون المسؤول عن تحرك الصبغة البعيدة لشبكية العين ذو طبيعة بروتينية شأنه شأن الهرمونات المسؤولة عن تحرك الصبغة البدنية.

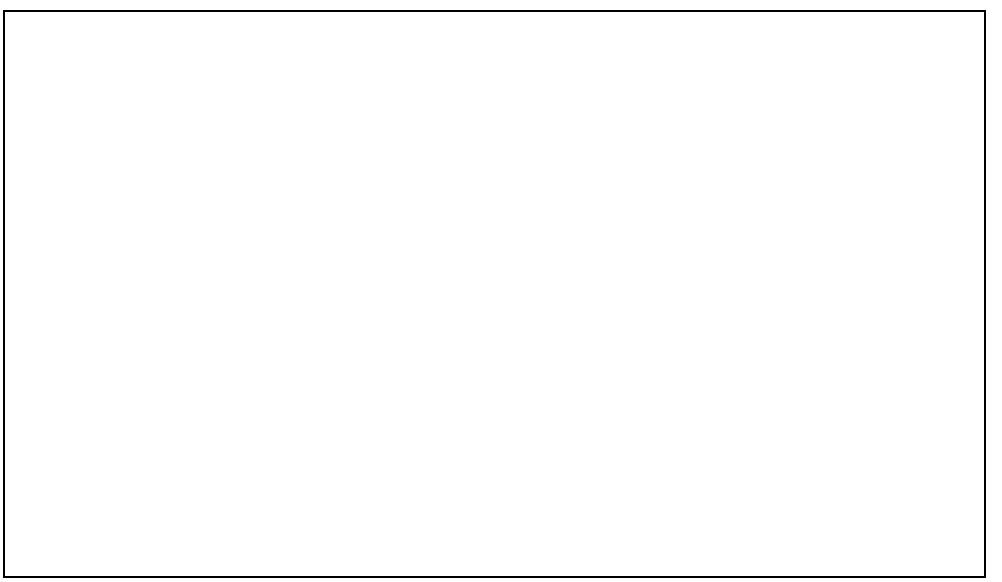
٢

العضوان خلف رابطيان

وهما عبارة عن زوج من انتفاخات صغيرة بيضاء مزرقة، ويمكن ملاحظتهما بسهولة في النماذج الحية المشرحة مباشرة من عشرية الأقدام باستثناء قصيرة الذيل (الشكل ٥٠)، ويقع هذان الجسمان خلف المريء ويرتبطان بالرابطين حول مريئيين circum-esophageal connectives ويبرزان كانتفاخين من العصبين خلف رابطيين post-commissural nerves اللذين يزودان زوجاً من العضلات المرتبطة بالهيكل الخارجي للقشريات. ويعتقد الباحثون أن هذين العضوين يتزودان بالمحاور المحملة بالإفرازات العصبية الآتية من الدماغ الأخير أو الثالث tritocerebrum والمادة عبر الرابطين خلف مريئيين فرابط المخ الثالث tritocerebral commissure فالعضوين خلف رابطيين. ومن الجدير بالذكر أن هذه المحاور يتشعب كل منها إلى فرعين يدخل كل منهما إلى أحد هذين العضوين، وسرعان ما يتفرع كل فرع من هذه الفروع إلى عدة فروع تنتهي بانتفاخات بصيلية غالباً ما تصبح في تماس مع الغلاف العصبي الخارجي وبذا يصبح من السهل جداً انتشار المادة العصبية الإفرازية إلى جهاز الدوران (الدم واللمف) لتنقل إلى العضو الهدف. لقد أظهر براون وولف Brown وWulff (١٩٤١) أن هورمونات العضوين خلف رابطيين لها دور واضح في السيطرة على حركة الصبغة الجسمية السوداء أي انتشارها، وتجمعها في الخلايا حاملة الألوان Chromatophores.

الشكل ٥٠ ـ شكل تخطيطي للعضوين خلف رابطيين للروبيان Leander

ومن المفيد ذكره أن هذين العضوين يتخذان أوضاعاً مختلفة (الشكل ٥١)، فقد يكون العضوان منفصلين أحدهما عن الآخر إلا أن لهما ساقاً مشتركة، أو قد يرتبط العضوان إلا أن لكل منهما ساقاً مستقلة، أو يكون لكل عضو ساقه المستقلة ولا يرتبط العضوان كما هو الحال في القشريات *Penaeus* و*Leander* و*Sguilla* على التوالي.



الشكل ٥١ ـ الأوضاع المختلفة للعضوين خلف رابطيين
في القشريات المختلفة (أ) Penaeus**، (ب)** Leander**، (جـ)** Sguilla

٣

الأعضاء التامورية (حول قلبية):

وتدعى هذه الأعضاء بالصفائح الظهرية dorsal lamellae أيضاً. إنها أربعة أجسام أو أعضاء تقع ضمن بطانة التجويف التاموري pericaclial cavity أو قد ترتبط بها. وتدخل هذه الأجسام محاورٌ تنشأ في الخلايا العصبية الإفرازية في العقدة الصدرية thoracic ganglion وربما العقدة تحت مريئية أو العقد الحلقية الأخرى.

ومما يلفت النظر أن هذه الأعضاء شأنها شأن الجسمين القلبيين corpora cardiaca في الحشرات من حيث إنها تحتوي على خلايا عصبية إفرازية خاصة بها فضلاً عن محاور الخلايا العصبية الإفرازية التي تشارك في تغذية هذه الأعضاء بالإفرازات العصبية. كما تحوي الأعضاء التامورية خلايا شوان Schwan cells التي تغلف أجزاء من المحاور التي تدخل هذه الأعضاء وتحوي كذلك خلايا دبقية glial cells أو ساندة تتخذ موقعاً محيطياً في هذه الأعضاء.

تقوم هذه الأعضاء العصبية ـ الدموية بطرح إفرازاتها أو هرموناتها إلى مجرى الدم، ومما يسهل ذلك كونها في تماس مع الجيب التاموري pericardial sinus المملوء بالدم، ولا يفصلها عنه إلا غشاء رقيق يسمح بانتشار إفرازاتها في الدم لتنقل فيما بعد إلى أهدافها. وقد أظهر نولس Knowles (١٩٦٢) وجود نوعين من المحاور يحمل كل منها نوعاً خاصاً من الحبيبات العصبية الإفرازية التي تختلف أقطارها (حبيبات كبيرة يبلغ قطرها حوالي ١٥٠٠ A° وأخرى صغيرة يبلغ قطرها ١٢٠٠ A°). تحرر الأعضاء التامورية إفرازاتها إلى مجرى الدم الذي يدخل القلب ثم تؤثر هذه الإفرازات العصبية (هرمون بيتيدي) في معدل ضربات القلب ومداها rate and amplitute of heartbeat، إذ أظهر كووك Cooke (١٩٦٦) بأن إضافة عصارة أو خلاصة مائية aqueous extract مأخوذة من الأعضاء التامورية إلى قلوب مستأصلة أو منزوعة من القشريات عشرية الأقدام تعمل على زيادة مدى amplitute ضربات القلب عادة وعلى زيادة تردد الضربات غالباً، أما تأثير الخلاصة على القلب غير المنزوع فواضح ليس على زيادة عدد نبضات أو ضربات القلب وترددها فحسب بل على زيادة فترة انفجار أو تهيج النبضات أو الضربات، وربما تعمل هذه الأعضاء على تنظيم عملية التنفس أيضاً إلا أن الأدلة العلمية المتوفرة بهذا الشأن غير كافية في الوقت الحاضر في الأقل.

جـ ـ الغدد الصم غير العصبية :

ثمة نوعان من الغدد الصم غير العصبية في القشريات، وهما: غدتا Y أو عضوا Y (Y – organs) وغدتا الذكورة أو الغدتان المنشطتان للذكورة androgenic glands.

١
عضوا Y

وهما عبارة عن زوج من الغدد الطلائية وتمتاز الغدتان بشكلهما المخروطي أو العدسي أو الورقي، أما موقعهما فيعتمد على موقع الغدتين الإبرازيتين excretory glands (العضوين الإبرازيين excretory organs) فإذا كان موقع العضوين الإبرازيين على الحلقة الفكية maxillary segment فإن عضوا Y سيقعان على الحلقة اللامسية antennary segment والعكس صحيح. وعلى الرغم من اختلاف عضوي Y من حيث الشكل والموقع في القشريات المختلفة إلا أنهما يكوّنان تركيباً نسيجياً بسيطاً إذ يتألف العضوان من خلايا طلائية صغيرة الحجم ومتجانسة تبلغ أقطارها حوالي عشرة مايكرومترات (١٠ μm) تقوم بتكوين هرمون الانسلاخ moulting hormone وتحريره إلى مجرى الدم ليؤثر بدوره في عملية الانسلاخ ecdysis.

ثمة تشابه كبير بين هذين العضوين وغدتي الانسلاخ ecdysial glands في الحشرات، إذ تنشأ كلتا الغدتين من الغدد السفلية للأديم الظاهر وتفرزان هرمون الانسلاخ هذا فضلاً عن أن الغدتين كلتيهما تقعان تحت سيطرة غدد صم أخرى على الرغم من اختلاف نوع السيطرة، فالهرمون الغاذي للغدة الصدرية (غدة الانسلاخ) thoracotrophic hormone الذي تفرزه الخلايا العصبية في الدماغ يحفز غدتي الانسلاخ (الغدتين الصدريتين الأماميتين) على إفراز هرمون الانسلاخ، في حين يعمل الهرمون المثبط للانسلاخ moult-inhibiting hormone الذي تحرره الغدتان الجيبيتان على تثبيط نشاط غدتي Y (الشكل ٥٢)، إلا أنه في غياب هذا الهرمون أو استئصال ساقي العينين (عدم وجود الغدتين الجيبيتين) تسترجع الغدتان نشاطهما وتفرزان هرمون الانسلاخ.

الشكل ٥٢ ـ شكل تخطيطي يبين آلية حدوث الانسلاخ في القشريات.
لاحظ أن عوامل ومؤثرات بيئية خاصة تؤثر على الجهاز العصبي الإفرازي في الدماغ والعقدة البصرية وتؤدي إلى التقليل من إفراز الهرمون المثبط للانسلاخ عندئذٍ يستطيع عضو Y أن يكوّن هرمون الانسلاخ ويحرره فيؤثر في فعالية خلايا البشرة ويسيطر عليها.

٢

الغدتان المنشطتان للذكورة

وهما غدتان تقعان على نهاية القناتين (الوعاءين) المنويتين الناقلتين vasa deferentia (الشكل ٥٣). وتوجد الغدتان في كلا الجنسين، أي الذكور والإناث، من القشريات، إلا أنهما تنموان في الذكور فقط أما في الإناث فتخفقان في النمو، لذا تدعيان بالغدتين المنشطتين للذكور androgenic glands. ففي الذكور، تنمو الغدتان وتتحولان إلى تركيبين هرميين أو دوديين خيطيين صلدين قصيرين ملتفين حول النهاية البعيدة لكل من القناتين المنويتين الناقلتين، وتتألف كل غدة من كتلة من الخلايا (الشكل ٥٣). وقد كشف شارنيوكس ـ كوتون Charniaux-Cotton (١٩٥٤) هذه الغدة في الحيوان القشري أوركسشيا گامارلا *Orchestia gammarella* لأول مرة، ولاحظ أن شكلها هرمي إلى حد ما، وتتألف من كتلة من

الخلايا الغدية. تفرز هذه الغدة هرموناً ينتشر منها إلى مجرى الدم ليؤدي دوره في ظهور الصفات الجنسية الذكرية الأولية والثانوية primary and secondary male sex characteristics ويشمل ذلك تكوين الحيامن ونمو أجزاء ولواحق جسمية أو تحورها في الذكور.

مما يجدر ذكره أن تجارب كثيرة قد أجريت على هاتين الغدتين لمعرفة تأثيرهما عند استئصالهما أو انتزاعهما من الذكور أو عند زرعهما في الإناث. فعند استئصالهما من ذكور *Orchestia* فإن الخلايا الجرثومية الأولية primary germ cells في الخصية لا تكون الخلايا المنوية spermatocytes بل عوضاً عنها تكون الخلايا البيضية oocytes ومع ذلك فإن عملية تكوين البيوض لا تستمر طويلاً لسببين: أولهما أن استئصال الغدتين استئصالاً تاماً غير ممكن أبداً، وثانيهما هو قدرة الغدتين على النمو والاكتمال من خلال عملية الإخلاف، وهكذا يعيد الحيوان قدرته على تكوين الحيامن ويتوقف عن تكوين البيوض. أما عند زرع الغدتين المنشطتين للذكورة في الإناث فإن المبايض فيها سرعان ما تتحول إلى خصى، وتبدأ الخلايا الجرثومية الأولية بتكوين الحيامن، ليس هذا فقط بل يؤدي ذلك إلى نمو القناتين المنويتين الضامرتين نمواً طبيعياً، وإلى تغير بعض اللواحق الجسمية. كما أثبتت البحوث أيضاً أن حقن عصارة أو خلاصة الغدّتين أو نقل الدم من الذكور إلى الإناث يقوم بفعل مشابه لما تقوم به الغدتان عند زرعهما في الإناث.

الشكل ٥٣ ـ مقطع للغدة المنشطة للذكورة
والوعاء المنوي الناقل في الحيوان القشري Orchestia gammarella

ثانياً

الغدد الصم في الحشرات Endocrine Glands in Insecta

لقد لقيت الحشرات اهتماماً كبيراً في موضوع الغدد الصم فاهتم بها علماء الغدد الصم endocrinologists اهتماماً خاصاً وذلك لما للحشرات من أهمية اقتصادية وطبية، إذ أن عدداً كبيراً منها يعد من الآفات الزراعية الخطيرة التي يجب مكافحتها والقضاء عليها كالجراد والسونة وغيرها في حين يبدو بعضها الآخر مفيداً وينتج مواد مفيدة كالحرير والشمع والعسل وقد يتخذ بعض الناس من بعض الحشرات غذاء لهم. أما من الناحية الصحية أو الطبية فإن عدداً كبيراً من الحشرات يعمل مضيفاً ثانوياً لنقل الأمراض أو قد يكون حاملاً لها كما هو الحال في مرض النوم والبثرة الشرقية وغيرها. هذا، فضلاً عن تكيف الحشرات لمختلف البيئات، وسهولة الحصول عليها بأعداد كبيرة، فضلاً عن أن حجومها صغيرة ومناسبة لتربيتها في المختبرات العلمية لإجراء البحوث عليها، إن هذا كله كان وراء محاولة علماء الغدد الصم التعرف على أجهزة الغدد الصم endocrine systems في الحشرات لما لهذه الغدد من تأثير كبير ومباشر في الأفعال الحيوية المختلفة ومنها التكاثر والانسلاخ والنمو.

يمكن تقسيم جهاز الغدد الصماء في الحشرات، شأنه شأن نظيره في القشريات، إلى ثلاثة أجزاء، وهي:

أولاً ـ الخلايا العصبية الإفرازية Neurosecretory Cells.

ثانياً ـ الأعضاء (الأجسام) العصبية ـ الدموية Neurohaenal Organs.

ثالثاً ـ الغدد الصم غير العصبية Non-Neural Endocrine Glands.

وقبل التعرف على الخلايا العصبية الإفرازية ومواقعها ودورها يجب الاطلاع والتعرف، ولو بشكل سريع، على الجهاز العصبي المركزي للحشرات. يتألف الجهاز العصبي المركزي للحشرات من جزءين رئيسين، هما: الدماغ والحبل العصبي البطني.

١

الدماغ Brain

وهو عبارة عن كتلة نسيجية عصبية تحتل المنطقة الرأسية للحشرة، ويشكل

الجزء الأول من الجهاز العصبي المركزي، ويتألف الدماغ من ثلاثة فصوص رئيسة تبدو متعامدة بعضها على بعض وعلى المحور الطولي للجسم (الشكل ٥٤). يكون الفص الأول كبيراً ويطلق عليه الدماغ الأول (الأمامي) protocerebrum، ويليه فص أصغر منه يسمى الدماغ الثاني (الوسطي) deutocerebrum الذي يعقبه فص أصغر منه أيضاً يدعى بالدماغ الثالث (الخلفي) tritocerebrum، ويرتبط مع العقدة الأولى من الحبل العصبي البطني بوساطة زوج من الروابط حول المريئية circumesophageal connectives.

الشكل ٥٤ ـ منظر جانبي للجزء الأمامي
في الجهاز العصبي المركزي والغدد الصم الرئيسة في الحشرات بشكل عام.

٢

الحبل العصبي البطني Ventral Nerve Cord

ويمثل الجزء الثاني من الجهاز العصبي المركزي ويحتل الجزء الوسطي البطني من جسم الحشرة ويتألف من عدد(*) من العقد العصبية، وهي بصورة عامة تتمثل بالعقد الآتية:

(*) عقدة تحت بلعومية، ثلاث عقد صدرية، ١١ عقدة بطنية أو أقل.

أ ـ العقدة تحت المريئية Subesophageal Ganglion :

وهي أولى عقد الحبل العصبي البطني وتقع تحت المريء في المنطقة الرأسية وترتبط من الأمام بالدماغ الثالث أو الخلفي بوساطة الرابطين حول المريئيين.

ب ـ العقد الصدرية Thoracic Ganglia :

وهي ثلاث عقد عصبية تقع كل منها في إحدى الحلقات الثلاث للمنطقة الصدرية وترتبط العقدة الصدرية الأولى بالعقدة تحت المريئية من الجهة الأمامية في حين ترتبط العقدة الصدرية الثالثة (الأخيرة) بالعقدة البطنية الأولى.

جـ ـ العقد البطنية Ventral Ganglia :

هي سلسلة من العقد العصبية الصغيرة التي تقع كل منها في إحدى الحلقات البطنية، وقد يختلف عددها من حشرة إلى أخرى وذلك حسب عدد الحلقات البطنية التي قد تبلغ إحدى عشرة حلقة أو أقل. ويظهر الحبل العصبي البطني وعقده الطبيعة المزدوجة.

أولاً

الخلايا العصبية الإفرازية Neurosecretory Cells

وتمتاز هذه الخلايا العصبية بطبيعتها الغدّية أو الإفرازية glandular or secretory nature ويمكن مشاهدتها في أغلب العقد العصبية المكونة للجهاز العصبي المركزي إن لم يكن جميعها. ولسهولة دراسة هذه الخلايا وتحديد مواقعها يمكن تجزئتها إلى مجموعتين، هما:

أ ـ الخلايا العصبية الإفرازية في الدماغ Neurosecretory Cells in the Brain :

لقد درست هذه المجموعة من الخلايا الإفرازية بشيء من الدقة والتفصيل في الدماغ brain أو العقدة المخية cerebral ganglion، وتشكل هذه الخلايا التي تقع إما في مجموعتين أو ثلاث مجاميع (الشكلان ٥٤، ٥٥) مزدوجة متناظرة جزءاً مهماً من جهاز عصبي إفرازي يسمى الجهاز العصبي الإفرازي المخيّ(*) cerebral neurosecretory system كما هو موضح أدناه.

(*) ويتألف هذا الجهاز من الخلايا العصبية الإفرازية الدماغية والجسمين القلبيين.

١

الخلايا العصبية الإفرازية الوسطية

Median Neurosecretary Cells

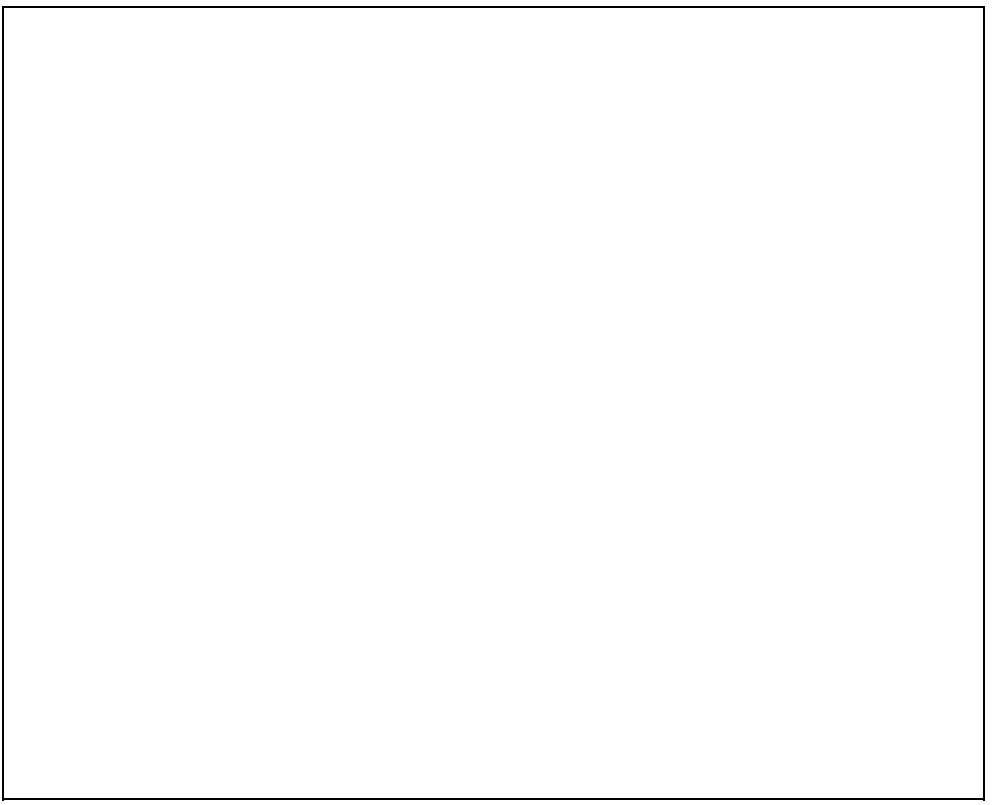
وهي عبارة عن تجمعين وسطيين ظهريين متجاورين متقابلين يقع كل منهما في إحدى العقدتين للدماغ الأول أو الأمامي protocerebrum or forebrain (الشكل ٥٦). وتنشأ من كل من هاتين المجموعتين من الخلايا حزمة من المحاور تقوم بنقل إفرازاتها (هرموناتها) إلى أهدافها المحددة، إلا أنه سرعان ما تنشطر كل منهما إلى حزمتين ثانويتين تبقى إحداهما (الخارجية الموقع) في الجهة نفسها في حين تتعابر أو تتصالب الحزمة الثانوية الأخرى (الداخلية الموقع) مع مثيلتها من الجهة الثانية من الدماغ ثم تلتقي بعد ذلك كل من الحزمتين المتعابرتين مع الحزمتين الخارجيتين (كل في جهتها) غير المتصالبتين فتتكوّن بذلك حزمتان قصيرتان من المحاور، واحدة في كل جهة من جهتي الرأس، وتسمى كل منهما العصب الأول للجسم القلبي nervous corporis cardiacum I (NCCI) أو العصب الداخلي للجسم القلبي (الفؤادي) nervus corporis cardiacum internus.

٢

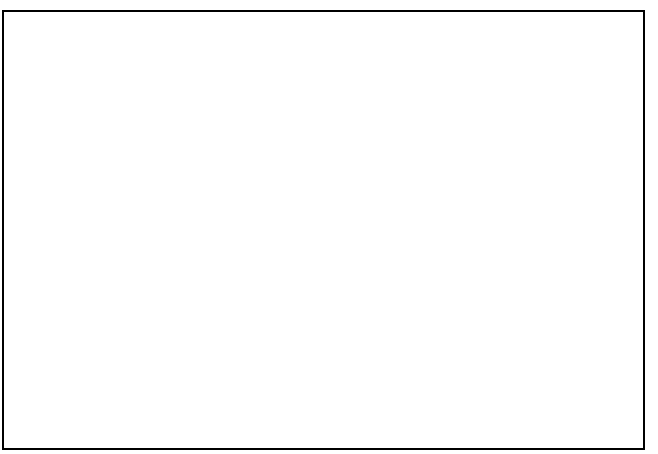
الخلايا العصبية الإفرازية الجانبية

Lateral Neurosecretory Cells

وتكوّن هذه الخلايا تجمعين جانبيين ظهريين (الشكل ٥٥) في الدماغ الثاني أو الوسطي deutocerebrum or midbrain، وتتجمع المحاور العصبية لخلايا كل من هذين التجمعين لتكوّن حزمة كبيرة تمتد في الجهة نفسها لترتبط بالجسم القلبي الذي في جهتها وتدعى كل من هاتين الحزمتين بالعصب الثاني للجسم القلبي nervus corporis cardiacum II (NCCII) أو العصب الخارجي للجسم القلبي nervus corporis cardiacum externus.



الشكل ٥٥ ـ شكل تخطيطي يبين كيفية ارتباط مجموعتين
من الخلايا العصبية الإفرازية الوسطية ومجموعتين من الخلايا العصبية الإفرازية الجانبية
بالجسمين القلبيين والجسمين الجناحيين.



الشكل ٥٦ ـ التجمعان الوسطيان
من الخلايا العصبية الإفرازية المخية أو الدماغية كما تبدو من خلال مقطع مار بها.

٣

الخلايا العصبية الإفرازية للدماغ الثالث أو الأخير

Tritocerebral or Hindbrain Neurosecretory Cells

وهي عبارة عن تجمعين صغيرين من الخلايا العصبية الإفرازية التي تتخذ موقعين جانبيين في الدماغ الأخير (الشكل ٥٧) وتنشأ من كل منهما حزمة محورية تسير في الجهة نفسها متجهة نحو أحد الجسمين القلبيين لتدخله، وتشكل كل من هاتين الحزمتين ما يسمى بالعصب الثالث للجسم القلبي nervus corporis cardiacum III (NCCIII). ومما تجدر الإشارة إليه أن هذين التجمعين من الخلايا قد يكونان موجودين أحياناً وينعدمان غالباً في حشرات كثيرة، لذا فإن التجمعين الوسطيين والجانبيين يُعدان من التجمعات الرئيسة والثابتة إلى حد كبير في أغلب الحشرات.

ب ـ الخلايا العصبية الإفرازية في الحبل العصبي البطني Neurosecretory Cells in the Ventral Nerve Cord:

لقد أظهرت العقدة تحت المريئية subesophageal ganglion، في جميع رتب الحشرات تقريباً زوجاً من الخلايا العصبية الغدية أو الإفرازية في الأقل، فمثلاً في حشرة (فراشة) دودة القزّ *Bombyx mori* البالغة تحوي هذه العقدة ثماني خلايا إفرازية نشطة شأنها شأن الحشرة ليكوفيا *Leucophaea* التي تحوي هذه العقدة فيها ثماني خلايا أيضاً، وقد لوحظت تغيرات إفرازية في خليتين من هذه الخلايا الثمان عند استئصال المبيض، وهذا ما يدل على علاقتهما بالتكاثر.

أما العقد العصبية الأخرى (العقد العصبية الصدرية والبطنية thoracic and abdominal ganglia) للحبل العصبي البطني فهي تظهر أيضاً الخلايا العصبية الإفرازية إلاَّ أنّ عدد هذه الخلايا قليل للغاية مقارنة بمثيلاتها في الدماغ أو العقدة تحت المريئية مثلاً، وكان ذلك واحداً من الأسباب التي لم تُثر اهتمام الباحثين بها، لذا بقي دورها الوظيفي (الفسلجي) physiological role غير معروف على وجه اليقين إذْ يحتاج إلى المزيد من الاهتمام والأبحاث للكشف عن ذلك.

ثانياً

الأعضاء العصبية الدموية Neurohaemal Organs

يُعد الجسمان القلبيان أو الفؤاديان corpora cardiaca عضوين رئيسين من الأعضاء العصبية الدموية(*) في الحشرات، ويقع هذان العضوان (الأشكال ٥٤، ٥٥، ٥٧) خلف الدماغ مباشرة وبجوار القلب الظهري الموقع (من هنا جاءت التسمية) ويلازمان الأبهر الظهري والمريء عادةً ويمتازان بلونهما المزرق عند تشريح الحشرة.

الشكل ٥٧ ـ شكل تخطيطي لدماغ حشرة يبين التجمعات الثلاثة الزوجية من الخلايا العصبية الإفرازية. لاحظ الخلايا العصبية الإفرازية للدماغ الثالث أو الخلفي والعصب الثالث للجسم القلبي الذي ينشأ من كل من التجمعين لهذه الخلايا.

يتسلم كل جسم قلبي عصبَيْن (العصب الأول والثاني للجسم القلبي) أو ثلاثة (العصب الأول والثاني والثالث للجسم القلبي) وذلك اعتماداً على عدد التجمعات للخلايا العصبية الإفرازية في الدماغ، ويتألف كل من هذه الأعصاب nerves من عدد كبير من المحاور axons التي تنشأ من الخلايا العصبية الإفرازية في الدماغ لتنقل إفرازاتها (هرموناتها) إلى الجسمين القلبيين حيث تنتهي فيهما هذه المحاور، كما أن بعض هذه المحاور يخترق الجسمين القلبيين ويكوّن في كل جهةٍ عصباً

(*) ثمة سلسلة من الأعضاء العصبية ـ الدموية في الحشرات تسمى الأعضاء العصبية الدموية حول الأحشائية perivisceral neurohaemal organs ترتبط بعقد الحبل العصبي البطني لم تعرف وظائفها حتى الآن.

يسمى العصب الأول للجسم الجناحي(*) nervus corporis allatum I (NCAI) الذي يدخل الجسم الجناحي corpus allatum في جهته (الشكل ٥٥).

يتألف الجسمان القلبيان من المحاور العصبية الآتية من الدماغ ومن نهاياتها البصيلية المنتفخة الحاوية على كميات كبيرة من الحبيبات الإفرازية التي يمكن أن تُخزن مؤقتاً، وعليه يعمل الجسمان القلبيان عضوين خازنين storage organs، وقد تتحرر عند الحاجة، إلى اللمف الدموي haemolymph لتصل إلى الأعضاء الهدف target organs، وهكذا يعمل الجسمان القلبيان عضوين مُحَرِّرَين release organs. وقد تنتهي النهايات المنتفخة لبعض المحاور عند جدار الأبهر الظهري بدلاً من الجسمين القلبيين وبذا يزداد احتمال انتشار الإفرازات العصبية (الهرمونات) إلى مجرى الدم واللمف. كما يحوي هذان الجسمان خلايا شبه طلائية epitheloid cells ذات طبيعة إفرازية غدّية تُظهر تغيرات دورية خلوية cell cyclic changes، وقد لوحظت هذه الخلايا الغدّية الذاتية(**) intrinsic secretory cells في حشرات كثيرة، وقد يزداد عددها إلى حد كبير وتكوّن منطقة متميزة ومنفصلة عن المنطقة العصبية الدموية، لذا يمكن أنْ يُعد الجسمان القلبيان غدتين صمّاوين endocrine glands فضلاً عن وظيفتهما عضوين عصبيين دمويين. ومما لا شك فيه أن الجسمين القلبيين يحويان خلايا عصبية حقيقية true nerve cells وهذا ما دفع بعض الباحثين إلى اعتبارهما عقداً عصبية اعتيادية. كما يُظهر التركيب المجهري للجسمين القلبيين أنسجة رابطة أو دبقية connective or glial tissues، وتحيط الخلايا الدبقية بالمحاور العصبية الموجودة في هذين الجسمين.

أما الدور الوظيفي (الفسلجي) لهذين الجسمين فسيوضح فيما بعد، أي عندما ننتهي من دراسة الغدد الصم العصبية وغير العصبية كلها من حيث تركيبها وموقعها وكيفية ارتباطها فيما بينها لكي تتضح الأمور كلها، وسنكتفي هنا فقط بالإشارة إلى أن الجسمين القلبيين إنْ هُما إلاّ أعضاء خزن وتحرير storage and release organs مهمة جداً ويُؤثران في عمليَّتيْ الانسلاخ ecdysis ووضع البيض oviposition.

(*) قد تشترك محاور الخلايا العصبية للجسمين القلبيين مع محاور الخلايا العصبية الدماغية في تكوين العصبين الجناحيين الأولين.

(**) خلايا تعود لنفس العضو بل ناشئة منه.

ثالثاً

الأعضاء أو الغدد الصم غير العصبية

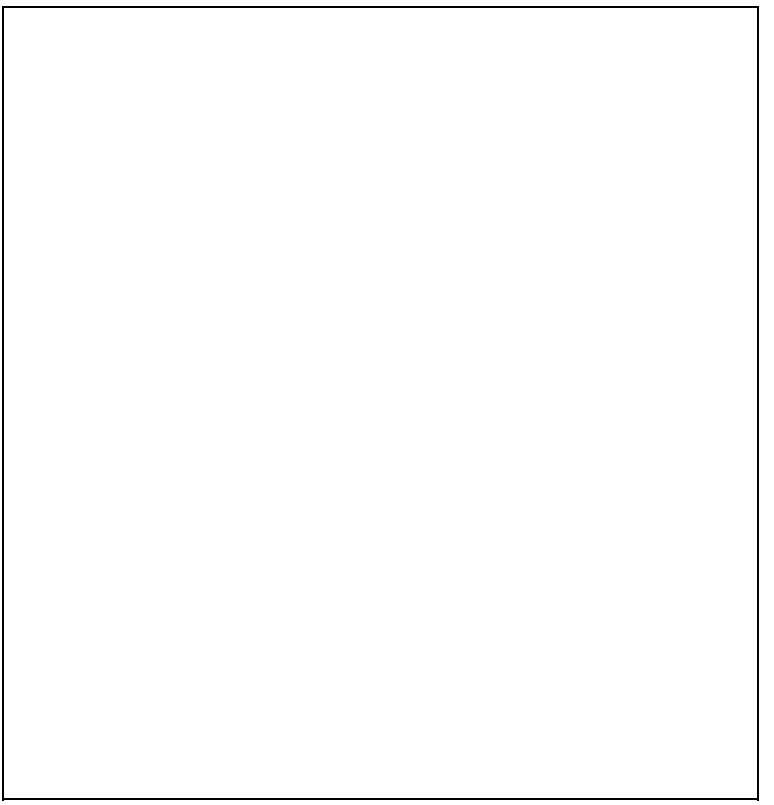
Non-Neural Endocrine Organs or Glands:

ثمة نوعان من الغدد الصم غير العصبية في الحشرات، وهما:

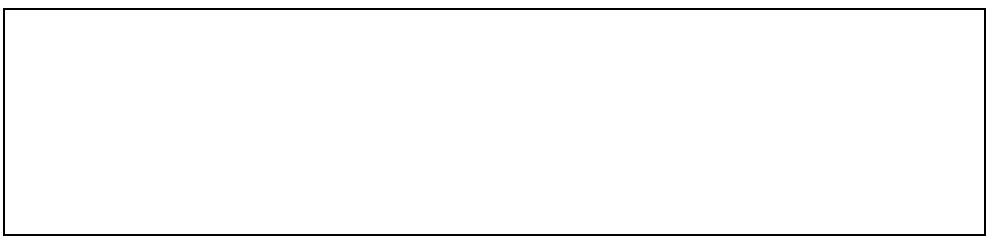
أ ـ الجسمان الجناحيان Corpora Allata :

وقد سُمِّيَ هذان العضوان فيما مضى بالجسمين الكُرَويّين وما يزال يستخدم هذا المصطلح في الوقت الحاضر على الرغم من أن شكلهما بيضوي ovoid بصورة عامة، أو قد يوجدان على شكل عناقيد العنب ويتألفان من خلايا مفككة، لذا لن نستخدم المصطلح «الأجسام الكروية» بل الأجسام الجناحية، وهو مشتق من الكلمتين Corpora وترمز إلى الأجسام وallata وترمز إلى الأجنحة. ويُظهر الجسمان الجناحيان عادة تركيباً صلداً مُصمتاً إلاَّ أنهما قد يكونان مجوفين، ويقع هذان الجسمان خلف الجسمين القلبيين وبجوار الأبهر الظهري، ويُظهران تناظراً جانبياً عادة (الشكل ٥٥). وكما ذكرنا سابقاً، فإن كل جسم قلبي (أيمن أو أيسر) يرتبط بجسم جناحي يقع خلفه مباشرة بوساطة عصب يسمى العصب الأول للجسم الجناحي (NCAI) وهو عبارة عن امتداد لأعصاب الأجسام القلبية الآتية من الدماغ، وربما تشترك محاور الخلايا العصبية الموجودة في الأجسام القلبية في ذلك أيضاً، وقد يخرج من كل من الجسمين الجناحيين عصب يدعى بالعصب الثاني للجسم الجناحي nervus corporis allatum II (NCAII). تصل الإفرازات العصبية من الخلايا العصبية الإفرازية المخيّة cerebral neurosecretory cells إلى الجسمين القلبيين عبر أعصاب الجسمين القلبيين ثم تصل إلى الجسمين الجناحيين من خلال العصبين الأولين للجسمين الجناحيين إذ تنتهي أغلب البصيلات المحورية المكونة لهذين العصبين والمحملة بالحبيبات الإفرازية عند الجزء المحيطي للجسمين الجناحيين وهكذا يسهل انتشارها إلى اللمف الدموي المحيط بهذين الجسمين في حين يخترق عدد من المحاور السطح الخارجي للجسمين الجناحيين فتدخل عميقاً (الشكل ٥٨) وهكذا تصبح الحبيبات الإفرازية في تماس مباشر بالخلايا الطلائية الغدية لهذين الجسمين فتعمل على تحفيزها لإفراز هرموناتها.

ثمة خمسة أوضاع أو أنماط رئيسة لارتباط الجسمين القلبيين بالجسمين الجناحيين (الشكل ٥٩)، وهي:



الشكل ٥٨ ـ التركيب الدقيق لجزء من الجسم الجناحي
يبين اختراق المحاور الآتية من الدماغ والأجسام القلبية للجسم الجناحي.
لاحظ الحبيبات الإفرازية في المحاور التي تتركز عند المحيط
إلا أن بعضها يخترق الجسم الجناحي ليدخل عميقاً



الشكل ٥٩ ـ الطرز والأوضاع المختلفة للارتباط بين الأجسام القلبية والجناحية.
(أ) التناظر الجانبي البسيط. (ب) التناظر الجانبي البعيد،
(جـ) شبه متمركز، (د) متمركز، (هـ) حلقي

١

النمط ذو التناظر الجانبي البسيط

Simple Bilateral Symmetry

ويقع الجسمان القلبيان، شأنهما شأن الجسمين الجناحيين على جانبي الأبهر الظهري ويرتبط كل جسم قلبي بالجسم الجناحي الذي يقع من جهته بوساطة العصب الأول للجسم الجناحي كما هو الحال في رتبة حرشفية الأجنحة Lepidoptera وخيطية الأجنحة Trichoptera ومتجانسة الأجنحة Homoptera.

٢

النمط ذو التناظر الجانبي البعيد

Distant Bilateral Symmetry

وفي هذه الحالة يلتحم كل جسم قلبي بالجسم الجناحي الذي يرتبط به أي الذي يقع في جهته كما هو الحال في بعض أفراد الرتبتين الثنائية الأجنحة Diptera والغمدية الأجنحة Coleoptera.

٣

النمط شبه المتمركز Semicentralized

ويلتحم الجسمان القلبيان، في هذا الوضع، أحدهما بالآخر التحاماً جزئياً كما يتغير موقعهما الجانبي بالنسبة للأبهر الظهري فيصبح بطنياً، والحالة هذه شائعة في مجموعة الحشرات العديمة الأجنحة apterygota وفي رتبة مستقيمة الأجنحة Orthoptera وغشائية الأجنحة Hymenoptera وذبابة العقرب Mecoptera وقمل الكتب Mallophaga.

٤

النمط المتمركز Centralized

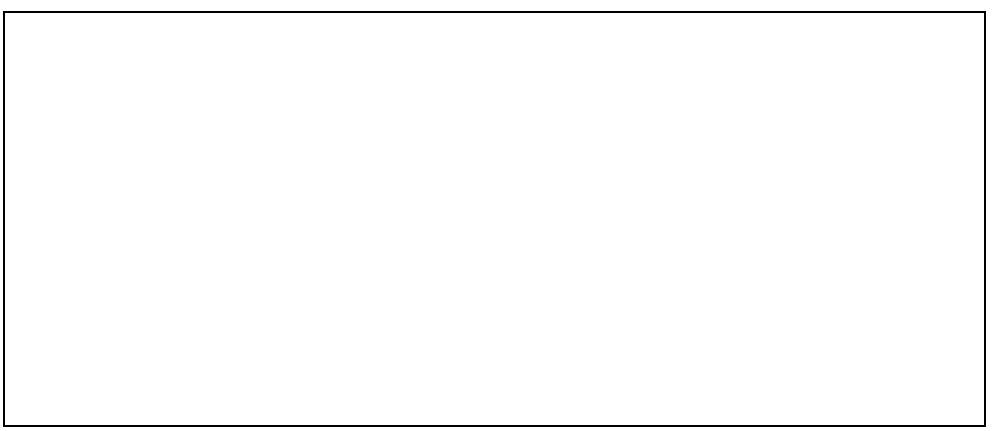
ويلتحم فيه الجسمان القلبيان والجسمان الجناحيان لتكوّن كلها معاً جسماً واحداً يقع تحت الأبهر الظهري ويمكن ملاحظة ذلك في رتبة مطبقة الأجنحة

Plecoptera وجلدية الأجنحة Dermaptera ومتجانسة الأجنحة Homoptera ومتباينة الأجنحة Heteroptera وثنائية الأجنحة Diptera.

٥

النمط الحلقي Ring-shaped

ويكوّن الجسمان القلبيان والجسمان الجناحيان في هذا النمط تركيباً حلقياً يدعى بحلقة وايزمان Weismann's ring (الشكل ٦٠) حيث يلتحم الجسمان القلبيان أحدهما بالآخر ويكونان جسماً قلبياً واحداً يقع تحت الأبهر الظهري وفي الوقت نفسه يلتحم الجسمان الجناحيان أحدهما بالآخر أيضاً ويكونان جسماً جناحياً واحداً يقع فوق الأبهر الظهري، ويرتبط الجسم القلبي البطني الموقع بالجسم الجناحي الظهري الموقع بوساطة العصبين الجناحيين الأولين اللذان يحيطان بالأبهر ويخترقان غدتي الانسلاخ ecdyseal glands، ويلاحظ هذا الترتيب في الثنائية الأجنحة. ويتضح مما سبق، أن الرتبة الواحدة من الحشرات يمكن أن تُظهر أنماطاً مختلفة لارتباط الأجسام القلبية مع الجناحية، ليس هذا فحسب بل قد يتغير موقع هذه الأجسام فتقع في الصدر(*) بدل الرأس، أو قد ينعدم(**) أحدها، أو قد تكون زوجية ومتناظرة، أو ملتحمة متناظرة أو غير متناظرة (رتبة مطبقة الأجنحة).



الشكل ٦٠ ـ حلقة وايزمان Weismann's ring
في عذراء يافعة للحشرة ثنائية الأجنحة Eristalis

(*) في الذبابة **Basilia nana** يكون الجسم الجناحي كبيراً ومفرداً ويقع في الصدر.
(**) في الذبابة **B.nana** ينعدم الجسم القلبي.

على الرغم من اختلاف تركيب الأجسام الجناحية في الحشرات المختلفة إلاّ أن خلاياها الطلائية تمتاز بشكلها المتجانس إلى حد كبير، فعندما تكون في مرحلة النشاط تزداد كمية السايتوبلازم أو الهيولى cytoplasm فيها ويصبح غشاؤها الخلوي مستقيماً كما تزداد كمية المايتوكوندريا أو المتقدرات mitochondria والشبكة الأندوبلازمية أو شبكة الهيولى الداخلي endoplasmic reticulum، في حين عندما تكون الخلايا في دور الخمول تقل كمية الهيولى وتتقارب النوى ويتعرج الغشاء الخلوي.

يقوم الجسمان الجناحيان بصنع هرمون الحداثة أو الشباب juvenile hormone or neotinin الذي يعمل على إطالة أمد المرحلة اليرقية وهكذا يبدو عمله معاكساً، من حيث الوظيفة، لهرمون الانسلاخ الذي تفرزه غدتا الانسلاخ ويُعجّل من تحول اليرقة إلى حشرة بالغة.

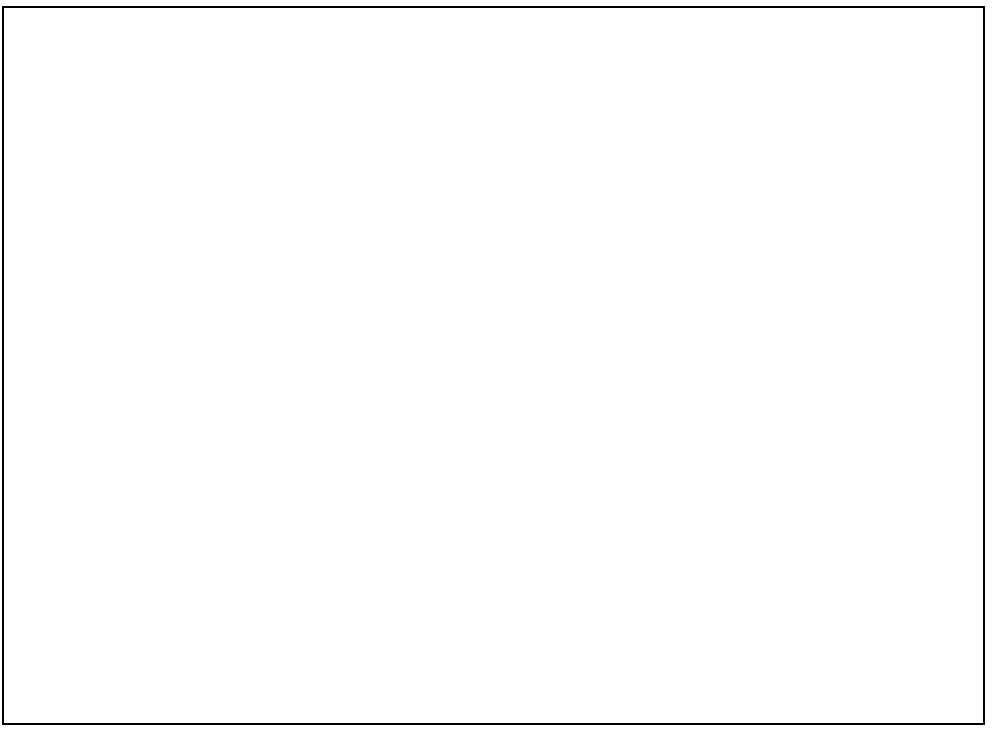
ب ـ غدّتا الانسلاخ Ecdysial Glands :

إنهما غدتان (الشكلان ٥٤، ٦٠) صماوان غير عصبيتين(*) تقعان إما في المنطقة السفلى(**) للرأس وتكونان مكتنزتين كما في رتبة الرعاشات Odonata وشعرية الذنب Thysanura وذبابة مايو Ephemeroptera وجلدية الأجنحة Dermaptera وبعض مستقيمة الأجنحة، أو قد تكونان غير مكتنزتين وتقعان في المنطقة الصدرية(***) كما في رتبة النصفية الأجنحة Hemiptera والحرشفية الأجنحة والغمدية الأجنحة والغشائية الأجنحة. وتكون الغدتان منفصلتين عادة عن الأجسام القلبية والجناحية إلاّ أنهما قد ترتبطان بها في حالة تكوين حلقة وايزمان في يرقات رتبة ثنائية الأجنحة (الشكل ٦٠). ومما يلفت النظر أن الحشرات كلما ارتقت في سلم التطور كانت غدتاها الصدريتين غير مكتنزتين بل تكونان منتشرتين diffused (الشكل ٦١) ويزداد موقعهما بُعداً عن المنطقة الرأسية. وقد قام هرمن Herman (١٩٦٧) بدراسة موسعة لهاتين الغدتين في حشرات كثيرة وتعرّف على دورهما في عملية الانسلاخ لذا أسماهما بغدتي الانسلاخ.

(*) هما غدتان طلائيتان من أصل أكتوديرمي (من الأديم الظاهر) شأنهما شأن الجسمين الجناحيين.

(**) لذا تدعى الغدتان بالغدتين السفليتين ventral glands أيضاً.

(***) وعليه تدعى الغدتان بالغدتين الصدريتين thoracic glands أو الغدتين الصدريتين الأماميتين prothoracic glands أيضاً.

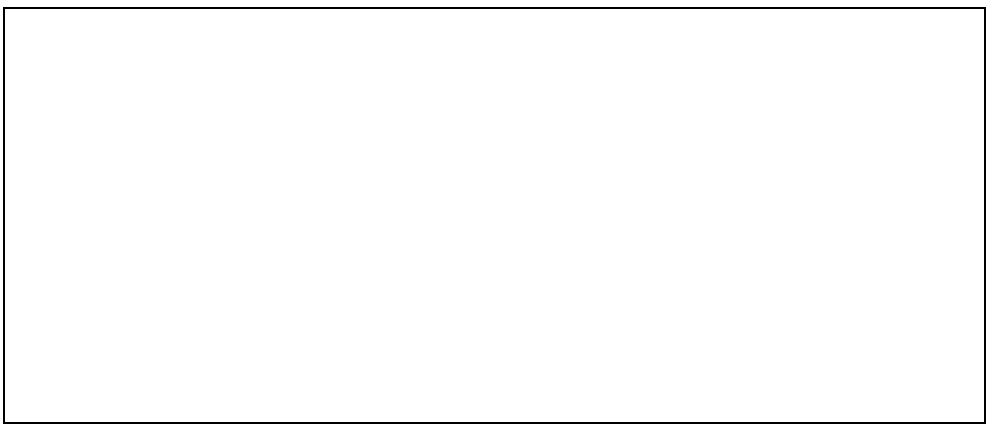


الشكل ٦١ ـ غدتا الانسلاخ في نصفية الأجنحة
(أ)، مستقيمة الأجنحة (ب)، وغشائية الأجنحة (جـ)، وحرشفية الأجنحة (د).

تتألف هاتان الغدتان (الشكل ٦٢) بصورة رئيسة من خلايا غدية أو إفرازية متجانسة، هذا فضلاً عن عدد قليل من خلايا دموية hemocytes وَقُصيبية trachial وطلائية ودبقية وألياف عضلية متفرقة كما تدخلهما عادة ألياف عصبية من العقدة العصبية تحت المريئية أو العقدة العصبية الصدرية الأمامية prothoracic ganglion أو الوسطية mesothoracic ganglion أو من جميعها، وقد تبدو الغدتان أحياناً وكأنهما غير مزوّدتين بالأعصاب مطلقاً. وتُحفَّز هاتان الغدتان بوساطة الهرمون الغاذي لغدتي الانسلاخ ecdysiotrophic hormone الذي تنقله أعصاب الأجسام القلبية عبر محاورها الآتية من الدماغ ثم تفرزه من نهاياتها البُصَيْليَّة وتحرره إلى اللمف الدموي فيصل إليهما أخيراً ويحفز خلاياهما على تكوين وإفراز هرمون الانسلاخ ecdysone الذي يؤدي إلى عملية الانسلاخ. وقد بيّن المجهر الألكتروني وجود نوعين من الحبيبات العصبية الإفرازية في غدتي الانسلاخ كما بيّن أيضاً وجود هذه الحبيبات في المحاور العصبية الداخلة في هاتين الغدتين، وقد يشير هذا ليس إلى وقوع الغدتين تحت سيطرة مصدرين عصبيين أو نوعين من الخلايا العصبية الإفرازية فحسب بل إلى احتمال كون عملية السيطرة على

الغدتين أكثر تعقيداً مما أظهرته الأبحاث الأولى المتعلقة بذلك.

ومما يجدر ذكره أن هاتين الغدتين تمران بدورات إفرازية secretory cycles، فبصورة عامة تصل الغدتان أوج نشاطهما وأقصى حجم لهما بفترة قصيرة جداً قبل عملية الانسلاخ، إلاّ أنه بعد بدء تحفيز الانسلاخ يبدأ تناقص تدريجي في حجم الغدّتين ونشاطهما، وتستمر هذه التغيرات في الأطوار اليرقية larval stages المختلفة أي في كل مرحلة انسلاخية، إلاّ أن ذلك يتوقف، وتختفي الغدّتان وتضمحلان عندما يتحول آخر طور يرقي إلى حشرة بالغة adult insect (الشكل ٦٢).



الشكل ٦٢ ـ غدة الانسلاخ في الحشرة Dysdercus
(أ) الغدة في حالة نشاط، (ب) الغدة بعد ٢٤ ساعة من الانسلاخ الأخير، (جـ) الغدة بعد ٣٦ ساعة من الانسلاخ الأخير.

هرمونات الحشرات Insect Hormones

لقد عثر على عدد من الهرمونات(*) في الحشرات، إلاّ أنّ ثلاثة منها قد نالت اهتمام الباحثين ودرست بشيء من التفصيل، وهي:

١ ـ هرمون الدماغ Brain Hormone.

٢ ـ هرمون الانسلاخ Ecdysone.

٣ ـ هرمون الحداثة أو الشباب Juvenile Hormone.

(*) ecdysotropin، bursicon، hyperglycemic hormone، diuretic hormone، adepokinetic hormone، diapause hormone، ecdysone، juvenile hormone.

١

هرمون الدماغ Brain Hormone

ويدعى هذا الهرمون بأسماء أخرى مثل الهرمون الغاذي لغدتي الانسلاخ (لأنه يحفز غدتي الانسلاخ على تكوين وإفراز هرمون الانسلاخ ecdysone) أو الهرمون الغاذي للغدتين الصدريتين أو الصدريتين الأماميتين thoracotrophic or prothoracotrophic hormone (لأن غدتي الانسلاخ تدعيان بالغدّتين الصدريتين أو الصدريتين الأماميتين) كما يدعى أيضاً بهرمون التنشيط activation hormone (لأنه ينشط غدتي الانسلاخ للقيام بوظيفتهما)، هذا فضلاً عن أنه يسمى هرمون الدماغ لأن الخلايا العصبية الإفرازية الدماغية أو المخية هي التي تقوم بتصنيعه ونقله عبر محاورها (أعصاب الأجسام القلبية) وإيصاله إلى الجسمين القلبيين (العضوين العصبيين ـ الدمويين) ثم ينتقل عبر اللمف الدموي إلى الأعضاء الهدف.

لقد أُجريت عدة تجارب لتحديد مصدر هذا الهرمون ودوره الوظيفي. ففي حشرات كثيرة، عندما تُزال أو تُحطم الخلايا العصبية الإفرازية المخية وذلك باستخدام الكَيّ cautery أو الأشعة السينية X-ray، وبخاصة إذا ما حدث ذلك في المراحل أو الأطوار اليرقية المبكرة من حياة الحشرة، فإن عملية الانسلاخ تتوقف وتستمر حالة مُعلّقة أو معطلة من النمو لفترة قد تطول أحياناً فتشبه حالة السبات diapause إلى حد كبير، ولكن إذا ما زُرعت خلايا عصبية إفرازية نشيطة أو أدمغة كاملة نشيطة في الأطوار اليرقية السابقة فسرعان ما تختفي حالة النمو المعطلة ويعقبها الانسلاخ. إن هذا لدليل قاطع على أهمية دور الدماغ وخلاياه العصبية الإفرازية في تحفيز الانسلاخ والنمو كليهما. وتتم عملية الانسلاخ نتيجة لإفراز هرمون الدماغ الذي ينشّط بدوره الخلايا الطلائية الغدية لغدتي الانسلاخ ويحفزها على صنع هرمون الانسلاخ الذي يُنقل بوساطة اللمف الدموي إلى جدار الجسم حيث يستفاد منه.

كما دلّت تجارب أخرى على تكوين هذا الهرمون في الدماغ ثم انتقاله إلى الجسمين القلبيين فمجرى اللمف الدموي فالأعضاء الهدف. فعند إزالة الخلايا العصبية الإفرازية أو تحطيمها تختفي الحبيبات العصبية الإفرازية من الجسمين القلبيين، كما أن ربط أعصاب الجسمين القلبيين ربطاً محكماً أو قطعها (بين الدماغ والأجسام القلبية) يؤدي من جهة إلى نقص تدريجي للإفرازات العصبية في

الجسمين القلبيين ثم إلى استنزافها واختفائها، ومن جهة أخرى فإن ذلك يؤدي إلى تجمع تلك الإفرازات وتكدسها في الأعصاب القلبية في المنطقة الواقعة قبل القطع أو الربط (أي من جهة الدماغ)، ويدل هذا، بدون شك، على أن هذه الإفرازات تُصنّع في خلايا الدماغ ثم تنقل عبر أعصاب الأجسام القلبية إلى الجسمين القلبيين.

وبيّنت أبحاث أخرى أن زرع أدمغة كاملة نشيطة في الأطوار اليرقية مباشرة بعدما تزال منها أدمغتها أو خلاياها العصبية الإفرازية يؤدي إلى تأخر نسبي في فترة الانسلاخ مقارنة بالأطوار اليرقية نفسها وفي الحالات الطبيعية، ليس هذا فحسب بل إزالة الجسمين القلبيين هي أيضاً تؤدي إلى تأخّر الانسلاخ، والسبب في كلتي الحالتين هو تأخّر وصول الإفرازات العصبية إلى غدّتي الانسلاخ لتحفيزها للقيام بدورها الوظيفي، إذ يتحتّم على الدماغ المزروع أو الألياف العصبية الإفرازية المقطوعة أن تؤمن ارتباطها بجسم اليرقة وتكوّن عضواً عصبياً ـ دموياً جديداً يسهّل عليها مهمة طرح إفرازاتها إلى اللمف الدموي لتُنقل بعد ذلك إلى أهدافها المقررة.

أما تجارب أخرى فقد أوضحت ضرورة وجود الدماغ (الخلايا العصبية الإفرازية المخية) وغُدّتَيْ الانسلاخ معاً لحدوث الانسلاخ إذْ أن غياب أي منهما يتسبب في عدم حدوث الانسلاخ، فمثلاً عند استئصال الدماغ من طور يرقي (أو تحطيم خلاياه العصبية الإفرازية) وعقد جسمه أو ربطه ربطاً محكماً بين الصدر والبطن ثم زرع الدماغ في المنطقة البطنية له لا يحدث الانسلاخ مطلقاً إذ أن غدّتي الانسلاخ لوحدهما، أي بدون أن ينشطهما هرمون الدماغ، لا تستطيعان تكوين هرمون الانسلاخ، كما أن هرمون الدماغ لا يستطيع القيام بعملية الانسلاخ لوحده، أي بدون غُدّتَيْ الانسلاخ اللتان تفرزان هرمون الانسلاخ. أما عند زرع الدماغ في المنطقة الصدرية حيث توجد غدتا الانسلاخ فيحدث الانسلاخ فقط في تلك المنطقة من الجسم التي تحوي الدماغ وغدتي الانسلاخ معاً، أما المناطق أو الأجزاء الأخرى من الجسم التي عُزِلت بالربط أو العقد والتي تخلو من الدماغ وغدتي الانسلاخ فلا يحدث فيها الانسلاخ.

كما أشارت التجارب إلى أن للخلايا العصبية الإفرازية الوسطية دوراً أساسياً في تحفيز الأجسام الجناحية لإفراز هرمون الصبا أو الحداثة الذي يعمل بدوره على تهيئة المبيض والأجسام الدهنية للاستجابة بعد ذلك لهرمون 20 hydroxyecdysone. وكذلك فإن الخلايا العصبية الإفرازية الوسيطة تقوم بإفراز هرمون يسمى الهرمون المحفز لنمو البيوض Egg Developmental Neurosecretory

hormone (EDNH) الذي يعمل على تحفيز المبيض لإفراز هرمون الأكدايسون (Hagedorn وجماعته، ١٩٧٩).

٢

هرمون الانسلاخ Ecdysone(*)

وهو هرمون تنتجه الخلايا الغدية الطلائية لغُدّتي الانسلاخ ويؤثر تأثيراً واضحاً في عملية الانسلاخ في الأطوار اليرقية حيث يعمل على فصل الكيوتكل القديم عن البشرة التي تقوم بدورها بتكوين وإفراز كيوتكل طري وجديد عوضاً عن الكيوتكل القديم المنسلخ ويتم ذلك عبر سلسلة من الخطوات التي يمكن التعبير عنها كما يأتي:

الخلايا العصبية الإفرازية المخية ← النقل المحوري لأعصاب الأجسام القلبية

cerebral neurosecretory cells

axonal transport

(nervi corporis cardiaci)

↓

الجسمان القلبيان

corpora cardiaca

↓

الهرمون الغاذي لغدتي الانسلاخ

thoracotrophic hormone

↓

غدتا الانسلاخ ← هرمون الانسلاخ

ecdysial glands **ecdysone**

↑

الكيوتكل والبشرة

cuticle and epidermis

↑

الانسلاخ

ecdysis

إذن يتضح من المخطط السابق ومن نتائج التجربة الأخيرة لبيان دور هرمون الدماغ في الانسلاخ أن وجود غدتي الانسلاخ ضروري لحدوث الانسلاخ ولكن وجود هرمون الدماغ هو الذي يحفز(**) خلايا هاتين الغدتين على تكوين هرمون

(*) أو ecdysial hormone أو moulting hormone.

(**) بعكس القشريات حيث تعمل الإفرازات العصبية لساق العين على تثبيط الانسلاخ وليس على تحفيزه.

الانسلاخ الذي يتسبب في فصْل الكيوتكل القديم عن البشرة والكيوتكل الجديد.

ومما يجدر ذكره أن غدتي الانسلاخ لا يمكن إزالتهما كلياً بسهولة بل قد يكون ذلك مستحيلاً أحياناً لكونهما رقيقتين وبحالة منتشرة، ومع ذلك فإن التجارب التي أجريت على عدد قليل نسبيّاً من الحشرات أثبتت ضرورة وجود الغدتين لحدوث الانسلاخ.

لقد تمكن الباحثون حالياً من تحضير أو تصنيع كميات كبيرة من هرمون الانسلاخ النقي الذي يؤدي إلى عملية الانسلاخ في الأطوار اليرقية التي تُزال منها غدّتا الانسلاخ أو في الأجزاء التي تُربط أو تُعقد من جسم اليرقة لمنعها من الحصول على هرمون الانسلاخ الذي تفرزه غدتا الانسلاخ في اليرقة نفسها.

٣

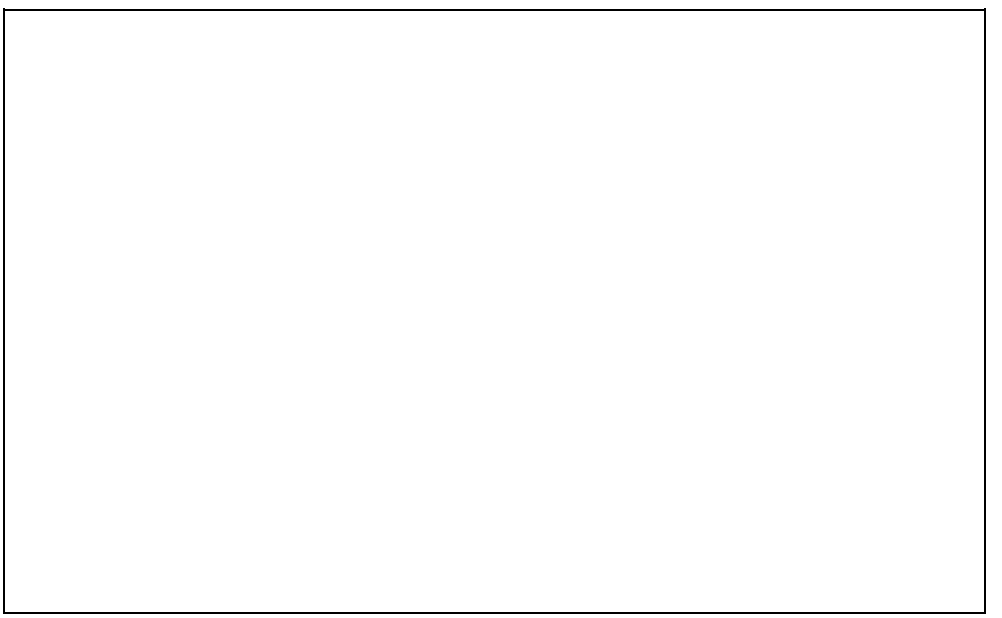
هرمون الحداثة أو الشباب Juvenile Hormone

تقوم خلايا الجسمين الجناحيين بتكوين هذا الهرمون وإفرازه، ووجوده ضروري للحفاظ على طول الفترة الزمنية التي تمر بها الأطوار اليرقية لكي تنمو نمواً طبيعياً (الشكل ٦٣)، لذا فإن أي نقص في كميته أو اختفائه لا يؤدي إلى اختزال عدد الأطوار أو المراحل اليرقية فحسب بل إلى اختزال الفترة الزمنية التي تمر بها الأطوار اليرقية أيضاً (ستختصر فترة النمو وتتحول اليرقة إلى حشرة بالغة بسرعة) وهكذا ستتكون حشرة بالغة صغيرة. ففي حشرات كثيرة عند إزالة الجسمين الجناحيين من المراحل اليرقية الأولى أو المبكرة تتكون عذراء (خادرة) pupa صغيرة، فحشرة بالغة صغيرة (الشكل ٦٣)، ولكن عند إزالة هذين الجسمين من الطور اليرقي الأخير last larval instar لا ينجم عن ذلك أي تغيير إذ يحدث الانسلاخ الأخير بصورة طبيعية وتتكون حشرة بالغة اعتيادية. أما عندما تزرع عدة أجسام جناحية مأخوذة من المراحل اليرقية المبكرة(*) في الطور اليرقي الأخير فلا يتحول هذا الطور إلى حشرة بالغة بعد الانسلاخ، كما هو متوقع بل اعتيادي، إنما يتحول إلى طور يرقي إضافي(**) وهذا سيسمح لليرقة بنمو إضافيّ أيضاً، وهكذا ستتكون بعد الانسلاخ حشرة بالغة عملاقة أو كبيرة (الشكل ٦٣) إذا ما قورنت بمثيلاتها الاعتيادية. يمكن أن نستنبط من هذه التجارب أن هرمون الشباب يعمل

(*) أي عندما تكون نشيطة إفرازياً.

(**) نتيجة لحصوله على هرمون الشباب من الأجسام الجناحية المزروعة فيه.

على إطالة فترة الحداثة أو الأطوار اليرقية(*) ولوجوده وكميته تأثير عكسي(**) على عملية التمايز differentiation أي يُثبّط ظهور الطور البالغ للحشرة ويعتمد ذلك على وجوده بل وكميته أيضاً.

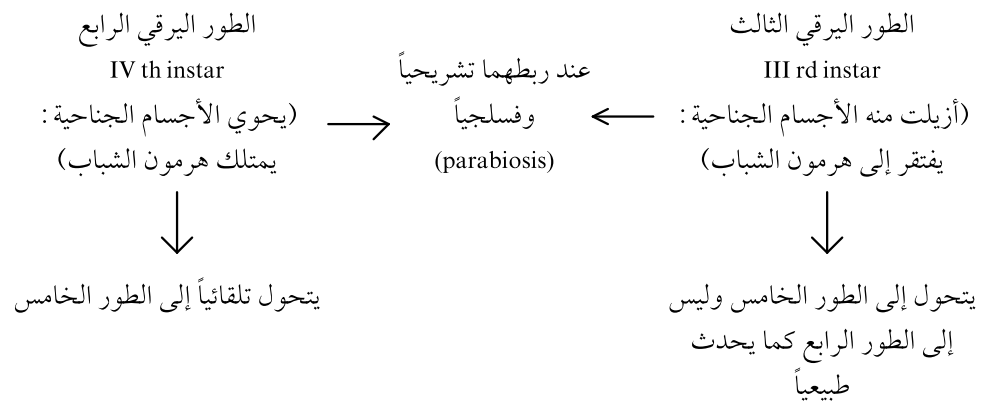


الشكل ٦٣ ـ تأثير هرمون الحداثة على النمو
في دودة القز Bomby X mori، (أ) تتكون حشرة اعتيادية عند الإبقاء على الأجسام الجناحية، (ب) تتكون حشرة صغيرة عند إزالة الأجسام الجناحية من الأطوار اليرقية المبكرة، (جـ) تتكون حشرة عملاقة عند زرع أجسام جناحية إضافية في الطور الأخير

كما قام ويگلسْوورث Wigglesworth (١٩٣٦) بتجارب كثيرة أوضحت دور الجسمين الجَناحيين (هرمون الشباب) في الأطوار اليرقية المختلفة، ومن هذه التجارب الربط التشريحي ـ الفسلجي parabiosis. ومن المعروف عن يرقات الحشرة رودنيوس Rhodnius، أن كل طور يرقي instar يتغذى مرةً واحدةً فقط، ثم ينسلخ في فترة محددة بعد التغذية، إلاَّ أنَّ تجارب ويگلسوورث أظهرت أنَّ الطور اليرقي غير المتغذي عند ربطه تشريحيّاً بطور يرقي آخر متغذٍّ (الشكل ٦٤) بوساطة نبيبات شعرية ينسلخ الطوران المتغذي وغير المتغذي في وقت واحد نتيجة لوجود

(*) باستثناء الطور اليرقي الأخير الذي يتوقف فيه تكوين هرمون الشباب.
(**) كلما قلّت كمية هرمون الشباب ازداد تمايز اليرقة نحو الحشرة البالغة.

مادة (هرمون) محفزة للانسلاخ في دم الطور المتغذي تنتقل عبر النبيبات الشعرية إلى الطور غير المتغذي فتعمل على انسلاخه أيضاً. أما في حالة الربط التشريحي ـ الفسلجي بين الطور اليرقي الثالث لحشرة رودنيس الذي سبق أن أُزيل منه الجسمان الجناحيان والطور اليرقي الرابع الذي ما زال يحتفظ بجسميه الجناحيين سيتحول الطور اليرقي الرابع بعد عملية الانسلاخ إلى الطور الخامس الاعتيادي في حين يتحول الطور اليرقي الثالث إلى طور شبيه إلى حد كبير بالطور اليرقي الخامس بدل الرابع كما هو موضح في أدناه:



الشكل ٦٤ ـ انسلاخ طور يرقي غير متغذٍ للحشرة
رودنيس عند ربطه بطور يرقي آخر متغذٍ قادر على الانسلاخ

وكما يتضح من التجربة السابقة أن كمية هرمون الشباب للطور الرابع على الرغم من قلّتها(*) تكفي لتحويل هذا الطور إلى الطور الخامس في حين لا تكفي هذه الكمية لتحويل الطور الثالث إلى الرابع لذا يتحول إلى طور شبيه بالطور اليرقي

(*) تفرز الأجسام الجناحية للطور الرابع كمية أقل من هرمون الشباب مقارنة بالكمية التي تفرزها تلك الأجسام في الطور الثالث، إذ تقل كمية هذا الهرمون مع تعاقب الأطوار اليرقية، فالطور اليرقي الأول يحوي كمية أكبر من هذا الهرمون من الطور الثاني ويحوي الطور الثاني كمية أكبر من الطور الثالث وهلمّ جرّا.

الخامس بدل الرابع، ولكن عند إجراء التجربة السابقة مع إبقاء الأجسام الجناحية في الطور اليرقي الثالث وإزالتها من الطور الرابع يتحول الطور اليرقي الثالث إلى الطور الرابع بصورة اعتيادية في حين يتحول الطور اليرقي الرابع إلى طور يرقي رابع آخر أو إضافي بدل الطور الخامس وذلك نتيجة لزيادة كمية هرمون الشباب التي يستلمها هذا الطور من الطور الثالث المرتبط به تشريحياً وفسلجياً فتعمل على إطالة أمد (الفترة الزمنية) المراحل اليرقية وتعرقل تمايز اليرقة إلى حشرة بالغة وينعكس ذلك على النمو فتزداد اليرقة حجماً وتتكوَّن حشرة عملاقة غير اعتيادية. ومما تجب الإشارة إليه أنَّ الأجسام الجناحية تكون نشطة للغاية في المراحل اليرقية المبكرة إذ تفرز خلاياها كمية كبيرة من هرمون الشباب الذي يبدأ بالتناقص تدريجياً مع تعاقب المراحل أو الأطوار اليرقية، حتى يكاد يختفي في الطور اليرقي الأخير، وهكذا يسمح لليرقة بالتحول إلى خادرة أو عذراء تصبح فيها الأجسام الجناحية خاملة تماماً ثم إلى حشرة بالغة.

كما أوضحت تجارب ويگلسوورث Wigglesworth (١٩٤٠) بخصوص بتر أو قطع الرأس decapitation ثم الربط التشريحي ـ الفسلجي بين الأطوار اليرقية المختلفة للحشرة رودنيس وبين الحشرة البالغة نفسها أن الأخيرة، أي الحشرة البالغة، ستتحول إلى هيئة أو شكل يرقي(*) (طور شبه يرقي) وتنسلخ (**)، هذا فضلاً عن التغيرات والتحولات التي تطرأ على الأطوار اليرقية المختلفة (الشكل ٦٥). فعندما تُربط أربع يرقات، اثنتان منها من الطور الخامس أُزيلت منهما الأجسام الجناحية والدماغ بعد عملية بتر أو قطع رأسيهما واثنتان أُخريان من الطور الرابع أُبقيت فيهما الأجسام الجناحية، مع الحشرة البالغة المقطوعة الرأس نلاحظ التغيرات والأحداث الآتية:

١ ـ تتحول الحشرة البالغة إلى شكل أو هيئة شبه يرقية نتيجة لوجود هرمون الشباب الذي تحصل عليه من يرقتي الطور الرابع اللتين احتفظتا بأجسامهما الجناحية.

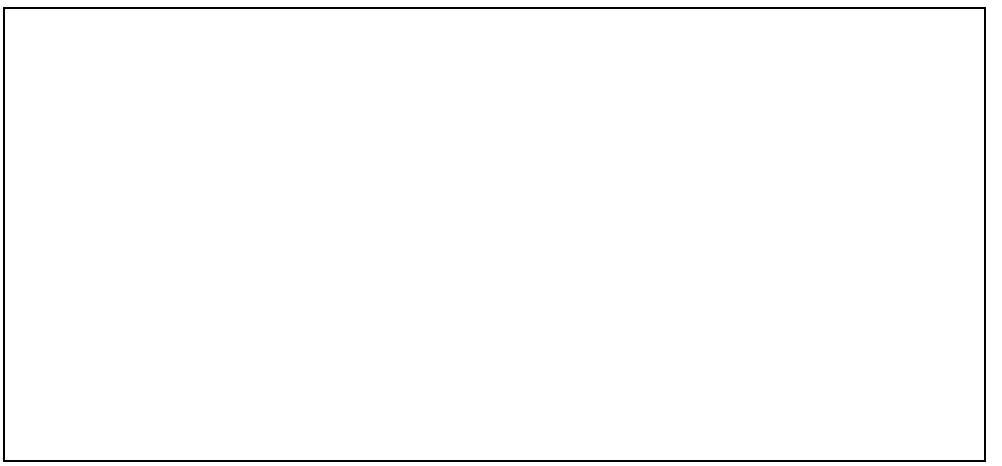
٢ ـ تتحول يرقتا الطور الخامس إلى طور خامس إضافي (طور سادس غير موجود اعتيادياً) نتيجة لحصولهما على كمية أكبر مما يحويان من هرمون الشباب وذلك من يرقتي الطور الرابع.

(*) نتيجة لما تحصل عليه من هرمون الشباب من الأطوار اليرقية الحاوية على أجسام جناحية نشيطة إفرازياً.

(**) بفضل ما تتزود به من هرمون الأكدايسون من الأطوار اليرقية المرتبطة بها.

٣ ـ أما يرقتا الطور الرابع فتتحولان اعتيادياً إلى يرقتين من الطور الخامس.

٤ ـ لا تنسلخ اليرقات فحسب بل الحشرة البالغة أيضاً وذلك بفعل هرمون الانسلاخ الذي تفرزه غدد الانسلاخ في اليرقات الأربع.

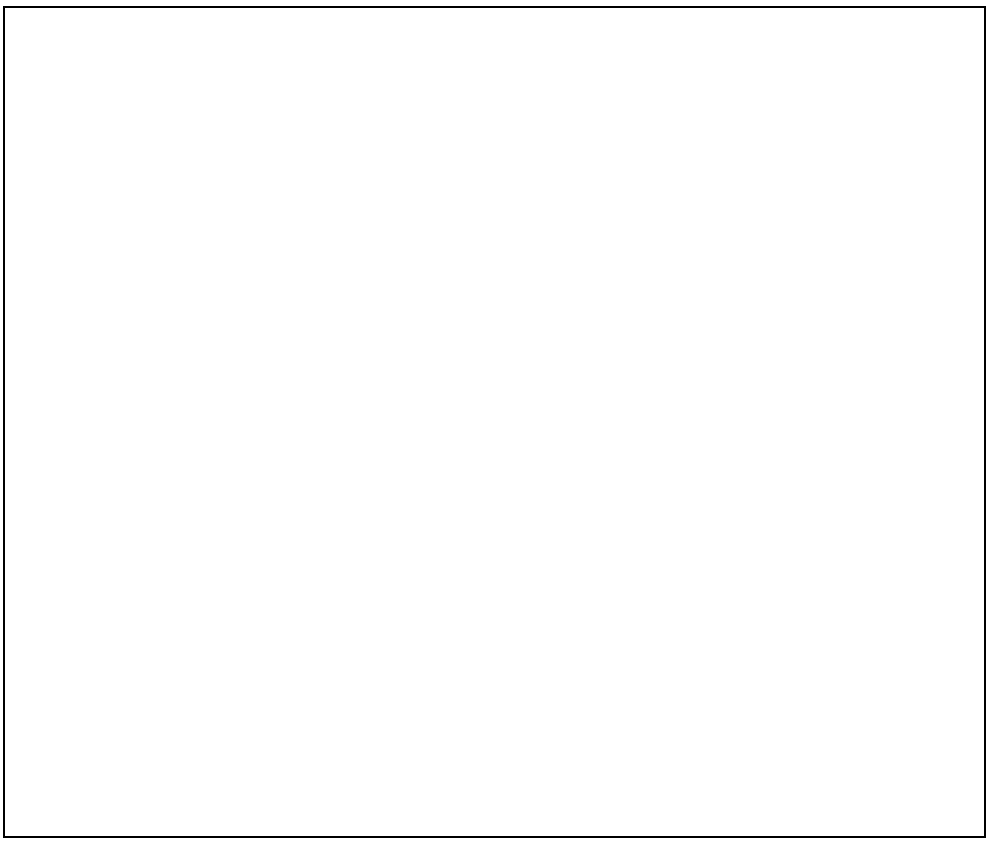


الشكل ٦٥ ـ الربط التشريحي ـ الفسلجي لحشرة Rhodnius البالغة مع أربعة أطوار يرقية [اثنان في الطور الرابع (٤) آخران في الطور الخامس (٥)]

تأثير الغدد الصم في التكاثر في الحشرات

Endocrine Control of Reproduction In Insects

قبل التحدث عن تأثير الغدد الصم في عملية التكاثر في الحشرات لا بُد من عرض سريع للجهازين التناسليين الذكري والأنثوي. يتكون الجهاز التناسلي الأنثوي من زوج من المبايض ovaries ينقسم كل منهما إلى عدد من الفصوص المبيضية ovarioles التي يتألف كل منها من الخيط النهائي أو الطرفي terminal filament والجزء المولد من المبيض germarium وأنبوب البيض Egg tube والحامل pedicle (الشكل ٦٦). تلتقي حوامل الفصوص المبيضية للمبيض الواحد لتكون قناة البيض الجانبية lateral oviduct التي تلتقي مع مثيلتها من الجهة الثانية لتكون قناة البيض المشتركة أو الوسطية common Or median oviduct التي تفتح بدورها في المهبل vagina أو كيس الجماع copulatory bursa الذي تتصل به الغدد الإضافية accessory glands والمستودع المنوي (المستقبل المنوي seminal receptacle spermatheca).

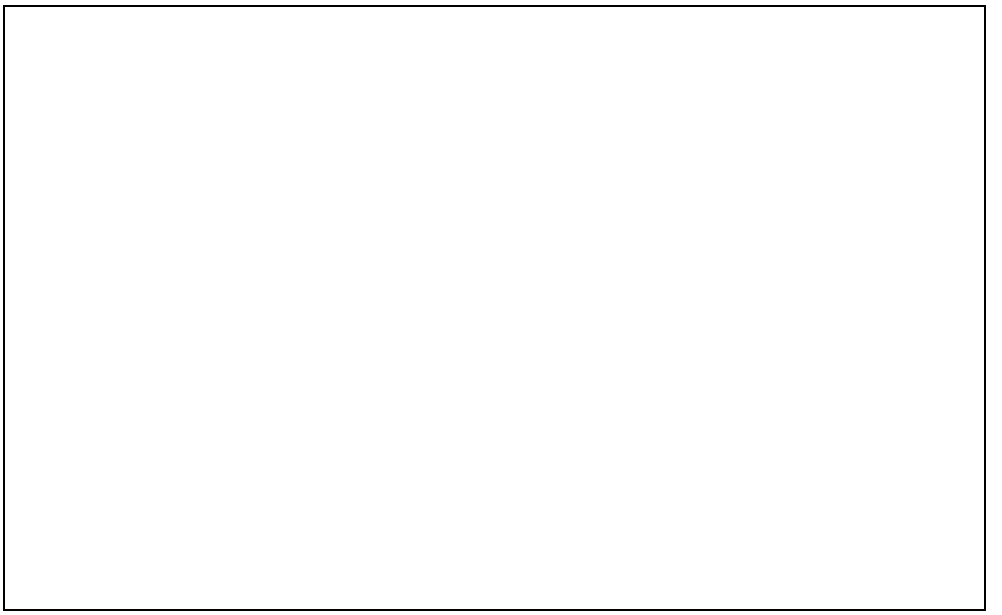


الشكل ٦٦ ـ الجهاز التناسلي الأنثوي للحشرات.

أما الأعضاء التناسلية الذكرية للحشرات (الشكل ٦٧)، فبصورة عامة، تتكون من خصيتين(*) testes تحوي كل منهما عدداً من الأنابيب المنوية (أنابيب الحيامن) sperm tubes وتحاط بغلاف من نسيج رابط يرتبط أحياناً بالجدار العلوي للمنطقة البطنية. تتكون الحيامن في الجزء البعيد من الأنبوب المنوي أي في المنطقة المولدة germarium. وتفتح كل خصية (أنابيبها المنوية) في قناة ناقلة vase deferens تنتفخ عند نهايتها القريبة من القناة القاذفة ejaculatory duct لتكون حوصلة منوية vesicle seminal (vesicula seminal)، ثم تفتح الحوصلتان المنويتان في قناة عضلية عامة وسطية هي القناة القاذفة التي تعمل على قذف الحيامن sperms (في قناة ضيقة تمتد عبر العضو الذكري male organ) إلى المهبل في الأنثى. وتحاط الحيامن أحياناً بكيس يُعرف بحامل الحيامن spermatophore الذي تكونه إفرازات الغدتين

(*) في عدة أنواع توجد خصية وسطية ملتحمة واحدة فقط.

الإضافيتين accessory glands اللتان تفتحان عادة في القناة القاذفة.



الشكل ٦٧ ـ الجهاز التناسلي الذكري للصرصر

مما لا شك فيه أن غدد الانسلاخ تختفي(*) في الحشرات المجنحة البالغة لذلك فإن الهرمونات التي تنظم عملية التكاثر وتسيطر عليها قد يكون مصدرها الخلايا العصبية الإفرازية المخية أو الأجسام الجناحية. لقد وجد هاينم Highnam (١٩٦٤) أن الأجسام الجناحية ضرورية لاكتمال نمو البيوض في أغلب الحشرات. للأجسام الجناحية دور مهم في تحفيز عملية تكوين البيوض في كثير من الحشرات (Doane، ١٩٧٣). يبدأ هرمون الدماغ، بعد الانسلاخ الأخير وظهور الحشرة البالغة بوقت قصير، بتحفيز الأجسام الجناحية على إفراز هرمون الحداثة الذي يعمل على تهيئة المبيض (Hagedorn وجماعته، ١٩٧٧) والأجسام الدهنية للاستجابة إلى هرمون hydroxyecdysone 20 لتصنيع البروتين المحّي vitellogenin. إنّ وجبة دم تحصل عليها البعوضة *Aedes aegypti* تحفّز الخلايا العصبية الإفرازية الوسطية لإفراز الهرمون المحفز لنمو البيوض (EDNH) الذي يُخزن في الأجسام القلبية وعند تحريره يحفز المبيض على تكوين وإفراز هرمون الأكدايسون (Hagedorn وجماعته ١٩٧٥). وينتقل هرمون الأكدايسون المتحرر من المبيض

(*) في أثناء فترة الانسلاخ الأخير أو بعده بفترة قصيرة جداً.

إلى الأجسام الدهنية fat bodies حيث تطرأ عليه عملية إضافة المجموعة الهيدروكسيلية hydroxylation بوساطة الأنزيم Edysone-20- monoxygenase لتحويله إلى 20-hydroxy ecdysone حيث يعمل هذا الهرمون على تهيئة الأجسام الدهنية لتصنيع البروتين المحِّي الذي ينتقل إلى المبايض (Fuchs وجماعته ١٩٧٩، Schlaeger وجماعته ١٩٧٤، وHagedon وجماعته ١٩٧٥). أما في البعوض *Culex pipiens*، فقد أشار ولْمُت Wilmot (١٩٨٦) إلى أنه بوسع الأنثى أن تكمل دورة حياتها وتنتج ما يقرب من ٢٠٠ بيضة دون حصولها على وجبة دم كغذاء. وقد أشار Van Handel (١٩٧٦) إلى أنَّ البروتين الذي تحتاجه أنثى البعوض *Aedes avopalus* تحصل عليه خلال الأدوار اليرقية الأولى. أما في البعوض *Culex molestus* فقد أشار الشاروك (١٩٨٩) إلى أن الدماغ مسؤول عن إفراز EDNH؛ إذ تؤدي إزالة الدماغ في الساعات الأولى بعد الانسلاخ الأخير إلى توقف عملية تكوين المح في البيوض، كما أوضح الباحث المذكور أن إفراز الهرمون EDNH يتم بعد مرور ثماني ساعات تقريباً من الانسلاخ الأخير للحشرة، وأن عملية قطع الرأس بعد عشر ساعات من الانسلاخ الأخير ليس لها أي تأثير على عملية تكوين المح والبيوض، كما أشار الشاروك (١٩٨٩) إلى ضرورة بقاء الأجسام الجناحية لفترة الأيام الثلاثة الأول بعد انسلاخ الحشرة *C.molestus*، وأن إزالة الأجسام الجناحية بعد ذلك ليس لها أي تأثير على نمو المبايض.

كما أوضح ويگلسوورث Wigglesworth (١٩٣٦) أن وجبة دم تتناولها أنثى الحشرة رودنيس *Rhodnius* تكفي لتنشيط الجسم الجناحي ونمو البيوض. ولإثبات دور الجسم الجناحي في نمو البيوض بصورة طبيعية فقد أوضح ويگلسوورث أنَّ قطع الرأس في الحشرة رودنيس أمام الجسم الجناحي (أي الاحتفاظ به) بعد حصولها على وجبة غذاء لا يمنع بل لا يعوق النمو الطبيعي للبيوض في الإناث في حين أن قطع الرأس بعد الجسم الجناحي (أي إزالته) تثبط النمو الطبيعي للبيوض، إذ يتوقف النمو عند بداية عملية تكوين المح vitellogenesis ثم تبدأ الخلايا الحويصلية follicle cells بمهاجمة خلية البيضة (الخلية البيضية) oocyte وامتصاصها وتدعى هذه الظاهرة بامتصاص البيضة absorption. كما أنَّ عملية الربط التشريحي ـ الفسلجي parabiosis لأنثى مقطوعة الرأس (أي أزيل جسمها الجناحي) بذكر متغذٍ أو أنثى محتفظة بجسمها الجناحي أو زَرْع أجسام جناحية فاعلة فيها بعد إزالة جسمها الجناحي فإن ذلك كله يعمل على إعادة النمو الطبيعي للبيوض في الأنثى المقطوعة الرأس. وهكذا يتضح مما سبق أن الجسم الجناحي في الحشرة رودنيس

ضروري لنمو البيوض طبيعياً أما الخلايا العصبية الإفرازية المخية فوجودها غير ضروري لذلك، في حين قد أظهر كل من طومسن Thomsen (١٩٥٢) وهاينم Highnam (١٩٦٢) أن الخلايا العصبية الإفرازية المخية ضرورية لتحفيز الأجسام الجناحية في الحشرتين *Calliphora* و*Schistocerca* على التوالي، إذ لاحظ الباحثان أن إزالة الخلايا العصبية الإفرازية الوسطية(*) في الدماغ أو تحطيمها بالكيّ يؤدي إلى خمول تام في الأجسام الجناحية ويمكن تغيير هذه الحالة بزرع خلايا عصبية إفرازية نشيطة من المجموعة الوسطية المخيّة في هذه الحشرات فتنشط الأجسام الجناحية مرة أخرى وتفرز هرموناً منشطاً للغدد التناسلية gonadotropin يعمل على النمو الطبيعي للبيوض. وهكذا فالأجسام الجناحية في اليرقات larvae تفرز هرمون الصبا أو الشباب juvenile hormone في حين تفرز الهرمون المحفز أو المنشط للغدد التناسلية gonadotropin في الحشرات البالغة، وقد تبين أن هناك تشابهاً بين هذين الهرمونين من الناحية الكيميائية.

يبدو أن دور الهرمونات العصبية التي تتسرب من الأجسام القلبية إلى الدم يتعلق بتحفيز الأيض metabolism في الأنسجة والأجسام الدهنية بطريقة تعمل على زيادة إنتاج البروتينات والدهون والسكريات لتزويد البيوض النامية بها، أما دور الهرمون المحفّز أو المنشط للغدد التناسلية فيعتقد أنه ينحصر في تسهيل عملية انتقال المواد الغذائية من اللمف الدموي إلى الخلايا الحويصلية ومنها إلى الخلايا البيضية (خلايا البيوض) فتنمو تدريجياً وتزداد حجماً، وأخيراً تصل مرحلة النضج، وعلى العكس من ذلك، ففي غياب هذا الهرمون تمتص الخلايا الحويصلية خلية البيضة. كما أظهرت بعض الأبحاث أن الهرمون المنشّط للغدد التناسلية له تأثير على الغدد الإضافية في بعض الحشرات. كما لاحظ نيار Nayar (١٩٥٨) أن الهرمون المنشط للغدد التناسلية يتوقف عمله ويثبط نتيجة لظهور هرمون المبيض ovarian hormone الذي يفرزه المبيض الناضج الحاوي على البيوض الناضجة، وهكذا تتوقف عملية نمو بيوض إضافية وتتهيأ الحشرة لوضع البيوض oviposition الناضجة تحت تأثير الهرمونات العصبية التي تفرزها خلايا الدماغ.

فيما يأتي بعض الأشكال التخطيطية التي تبين المسالك المحتملة لسيطرة

(*) قد تكون السيطرة على الأجسام الجناحية سيطرة عصبية nervous control (أنگلمان Engelmann)، بوساطة خلايا عصبية تقع أسفل الخلايا العصبية الإفرازية الوسطية للدماغ كما هو الحال في الصرصر **Leucophea** و**Diploptera**.

الجهازين العصبي الإفرازي والهرموني على عملية التكاثر ودورهما في ذلك في عدد من الحشرات (الشكل ٦٨).

الشكل ٦٨ ـ ثلاثة أشكال تخطيطية
تبين دور الجهازين العصبي الإفرازي والهرموني وسيطرتهما على عملية التكاثر
في R. prolexus **و** C. erythrocephala **و** A.aegypti**، على التوالي.**

كما أن هناك أدلة علمية واضحة عن دور الإفرازات العصبية وهرمونات الغدد الصم في ظواهر حياتية كثيرة منها التوقف عن النمو أو السبات diapause والتلون والتنفس وتنظيم الضغط الأوزموزي osmoregulation وأيض البروتينات والدهون والسكريات.

شعبة النواعم أو الرخويات
PHYLUM MOLLUSCA

الغدد الصم في النواعم
ENDOCRINE GLANDS IN MOLLUSCA

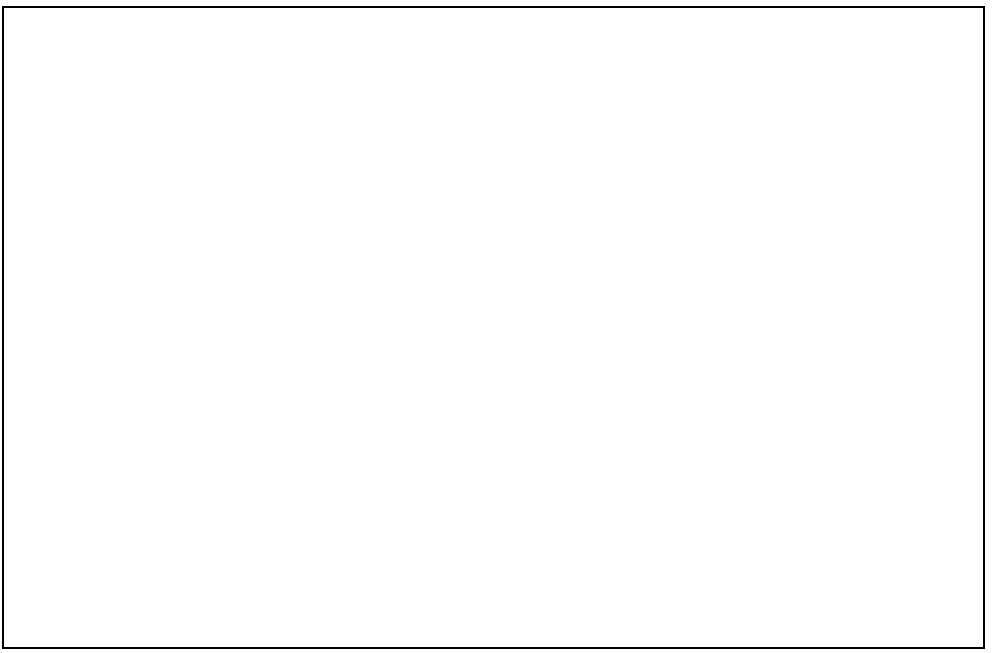
كانت النواعم من ضمن الشعب الكبرى للافقريات التي لوحظت فيها الخلايا العصبية الإفرازية، وكانت Scharrer (١٩٣٥) من الرواد في هذا الموضوع. وقد أوضحت التقنيات المستخدمة للكشف عن الخلايا العصبية الإفرازية، وهي بشكل خاص CHP,AF، انتشار هذه الخلايا في أغلب العقد العصبية في النواعم، إن لم يكن كلها. ومع ذلك، فهناك عدد من الباحثين في هذا الموضوع ممن يعتقدون أن هذه الخلايا كلها قد لا تكون خلايا عصبية إفرازية بل يجب التأكد منها من خلال استخدام المجهر الألكتروني والتقنيات الكيميائية النسيجية.

ومن بين الأصناف الخمسة الآتية للنواعم، المزدوجة الأعصاب Amphineura والزورقية الأقدام Scaphopoda والفأسية الأقدام Pelecypoda والبطنية الأقدام Gastropoda والرأسية الأقدام Cephalopoda، فقد اهتم الباحثون بثلاثة أصناف منها فقط، ودرست بشيء من التفصيل، وهي صنف البطنية الأقدام والفأسية الأقدام وإلى حد ما الرأسية الأقدام. وفيما يأتي شرح موجز يتناول الصنفين الأولين:

١

صنف البطنية الأقدام Class Gastropoda

يتألف الجهاز العصبي بصورة عامة من خمسة أزواج من العقد العصبية، وهي زوج من العقد المخية cerebral ganglia، وزوج من العقد الجنبية pleural ganglia وزوج من العقد القدمية pedal ganglia وتكوّن هذه الأزواج الثلاثة من خلال الأعصاب التي ترتبط بها بعضها ببعض شكلاً مثلثاً في المنطقة الرأسية، أما الزوجان الآخران من العقد فيقعان في الكتلة الأحشائية، وهما: العقدتان الجداريتان parietal ganglia والعقدتان الأحشائيتان visceral ganglia. (الشكل ٦٩).



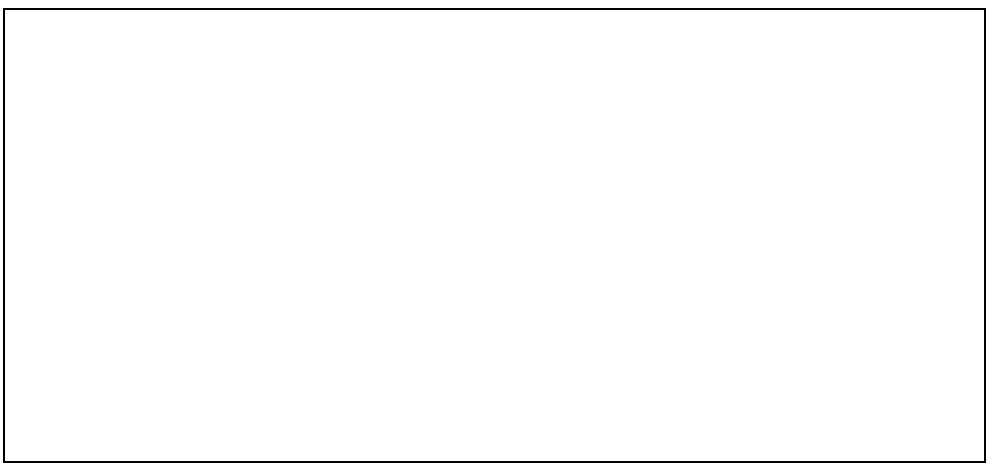
الشكل ٦٩ ـ الجهاز العصبي لبطنية الأقدام بشكل عام

وقد درس Gabe (١٩٥٣) قرابة ٢٥ نوعاً من البطنية الأقدام (الصنف الثانوي: الأمامية الغلاصم Prosobranchia) وأظهر وجود الخلايا العصبية الإفرازية في كل العقد العصبية الرئيسة والثانوية باستثناء العقدتين القدميتين (من العقد الرئيسة) والعقدتين الفمويتين buccal ganglia (من العقد الثانوية). وكانت أقطار هذه الخلايا العصبية تتراوح بين ١٠ ـ ٢٠ مايكرومتراً، وقد لوحظت الإفرازات العصبية في أجسامها وفي محاورها. كما لوحظ أن لبعض التجمعات من الخلايا العصبية الإفرازية دوراً في عملية التكاثر إذْ تظهر نشاطاً إفرازياً واضحاً في هذه الفترة يختلف عن نشاطها في غير فترات التكاثر، ليس هذا فقط بل يزداد عدد الخلايا العصبية الإفرازية النشيطة في فترة التكاثر.

أما في الصنف الثانوي الخلفية الغلاصم Opisthobronchia، فإن عدد الخلايا العصبية الإفرازية يزداد، كما يزداد حجمها أيضاً، وبخاصة في العقدتين المخيتين والعقدتين الجنبيتين. وثمة عضو يرتبط بالجزء الخلفي للعقدة المخية، أطلق عليه marto ja (١٩٦٥) بالعضو جار عقدي organe juxtaganglionnaire، ومما يجدر ذكره أن هذا العضو الذي يختلف موقعه باختلاف الأنواع يعد عضواً عصبياً ـ دموياً ويشبه من حيث الوظيفة (Vicente ١٩٦٦) الغدة الجيبانية sinus gland التي تعد عضواً عصبياً ـ دموياً وتعمل عضواً خازناً ومحرراً storage and

release organ للإفرازات العصبية. وقد لوحظ أن هرمون العقدتين الجنبيتين يسيطر على التنظيم الأوزموزي أو التنافذي osmoregulation، أما العقدتان المخيتان فتفرزان هرموناً محفزاً للغدد التناسلية بعدما يصل إلى العضو جار العقدي ثم يتحرر منه ويدخل مجرى الدم. ومما يجب الإشارة إليه، أن العقدتين العصبيتين (عقدتين ثانويتين) الموجودتين عند قاعدتي المجستين الشميتين rhinophores تفرزان هرموناً يثبط التكاثر.

أما الغدد الصم في الصنف الثانوي الرئويات Pulmonates، فقد نالت اهتماماً أوسع مما في الصنفين الثانويين السابقين. وقد أوضحت دراسات Lever (١٩٥٧، ١٩٥٨) وLever وجماعته (١٩٦١) أن الخلايا العصبية الإفرازية تنتشر انتشاراً كبيراً في العقد المخية والجنبية والجدارية والأحشائية (الشكل ٧٠).



الشكل ٧٠ ـ العقد العصبية الرئيسة في القوقع Lymnaea stagnalis
تبين توزيع وانتشار الخلايا العصبية الإفرازية (النقاط السود) فيها.

كما أوضحت نتائج Boer وزملائه (١٩٦٨ أ، ب) أن هناك نوعين من الخلايا العصبية الإفرازية المخية التي تتوزع في ثلاث مجاميع، وتُظهر مجموعتان منها إلفة اصطباغية موجبة لصبغتَيْ CHP وAF كما تُظهر استجابات متشابهة للتقنيات الكيميائية ـ النسيجية وتحتل بعض خلايا هاتين المجموعتين موقعاً ظهرياً وسطياً medio-dorsal وعليه تدعى بالخلايا أو الأجسام الظهرية الوسطية medio- (MDC) dorsal cells or bodies في حين تتخذ الخلايا الباقية موقعاً ظهرياً جانبياً latero- dorsal لذا تسمى الخلايا أو الأجسام الظهرية الجانبية latero-dorsal cells (LDC) or bodies، أما المجموعة الثالثة أي الأخيرة من الخلايا العصبية الدماغية أو المخية

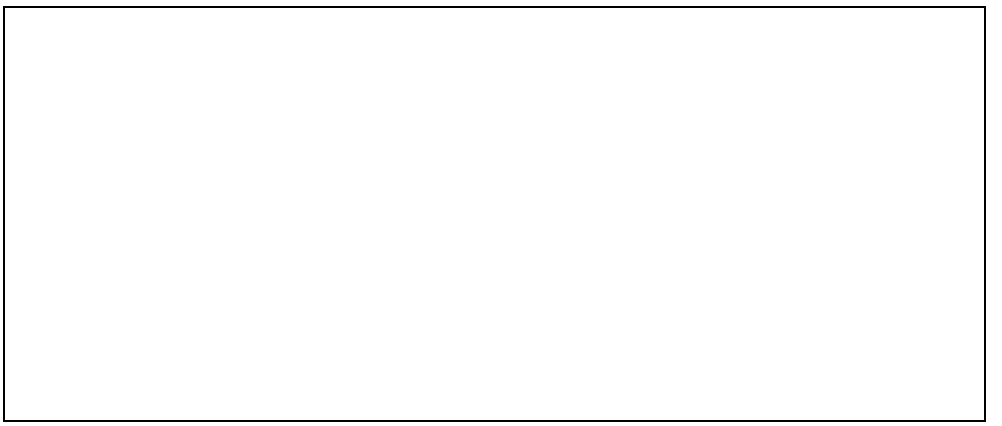
التي تحتل الجزء الخلفي أو الذيلي من العقدتين المخيتين فتعرف بالخلايا أو الأجسام الظهرية الذيلية (الخلفية) caudo-dorsal cells or bodies، وتختلف من الناحية الكيميائية النسيجية عن المجموعتين السابقتين، وليس هذا فحسب بل إنها تستجيب للصبغة المضادة (الفلوكسين phloxine) في تقنية CHP وعليه فهي خلايا سالبة گوموري Gomori-negative cells على العكس من خلايا المجموعتين السابقتين التي تعد خلايا موجبة گوموري Gomori-positive لأنها، أي إفرازاتها العصبية، تصطبغ بالصبغة الأساس Chrome-alum من صبغة CHP. كما أوضحت نتائج المجهر الألكتروني أن الحبيبات الإفرازية للخلايا الظهرية الوسطية والظهرية الجانبية كثيفة ألكترونياً electron dense ومحاطة بغشاء ويبلغ قطرها حوالي ٢٠٠٠ أنكستروم، أما حبيبات الخلايا الظهرية الذيلية فتزداد كثافتها الألكترونية وينخفض قطرها إلى ١٥٠٠ أنكستروم. ومما يجدر ذكره أن هذه الخلايا تصل أوج نشاطها الإفرازي في فصل الربيع كما أوضح ذلك Joosse (١٩٦٤).

وقد أثبتت التجارب أن الغدد الصم لها علاقة بتنظيم الضغط الأوزموزي أو التنافذي (الخلايا العصبية الإفرازية للفصين المخيين الجانبيين) وبعملية السبات الشتوي hibernation (الخلايا العصبية الإفرازية للعقدتين الأحشائيتين).

٢

صنف فأسية الأقدام Class Pelecypoda

وتمتاز أفراد هذا الصنف ببساطة جهازها العصبي وذلك نتيجة لاتحاد عدد من العقد العصبية الرئيسة بعضها مع البعض (الشكل ٧١). وقد شوهدت الخلايا العصبية الإفرازية في العقد المخية ـ الجنبية Cerebro-pleural والأحشائية وبأعداد قليلة في العقدة القدمية. وقد أشار Lubet (١٩٥٥، ١٩٥٦) إلى وجود علاقة بين الإفرازات العصبية المخية ـ الجنبية والأحشائية من جهة وبين التكاثر من جهة أخرى في المحارين *Mytilus edulis* و*Chlamys varia*.



الشكل ٧١ ـ الجهاز العصبي في فأسية الأقدام.
لاحظ اتحاد العقد المخية مع الجنبية، وفقدان العقد الجدارية

٣

صنف الرأسية الأقدام

Class Cephalopocla

يضم الصنف أرقى أنواع النواعم بل وربما أرقى أنواع اللافقريات، إذ يحوي هذا الصنف الأخابيط octopi والحبارات squids التي تمتلك بعض الصفات التي تختلف عن اللافقريات الأخرى، ومنها أن أدمغتها كبيرة ومعقدة تركيباً وفسلجة، كما أن لها أعيناً تضاهي أعين الفقريات، وتعد من الحيوانات الذكية جداً، يبدو أن دور الغدد الصم العصبية ضئيل في تنظيم الأفعال الحيوية في هذه الكائنات، بل يقع ذلك تحت السيطرة المباشرة للجهاز العصبي الاعتيادي. ومع ذلك، فقد أشار Alexandrowicz (١٩٦٤، ١٩٦٥) وBarber (١٩٦٧) وMartin (١٩٦٨) إلى وجود الخلايا العصبية الإفرازية في العقدة الأحشائية ووجود الحبيبات الإفرازية في أجسام بعض الخلايا العصبية ومحاورها في أماكن أخرى من الجهاز العصبي.

ثمة زوج من الغدد غير العصبية التي تقوم بتنظيم البلوغ الجنسي في الأخابيط والحبارات، وتقع كل منهما على إحدى الساقين البصريتين optic stalks، لذا تدعيان بالغدتين البصريتين optic glands. تتكون كل غدة من خلايا غدية نجمية ومن شبكة من نسيج رابط، وتكون الغدتان صغيرتين في الأخابيط غير البالغة جنسياً ولكن ينمو حجمهما ويتضاعف عشر مرات عند البلوغ الجنسي كما ينقلب

لونهما الفاتح أو الباهت إلى البرتقالي اللماع وتتكون فيهما حويصلات تحوي إفرازاً (هرموناً) أصفر اللون ينتشر في الدم الذي يزود الغدتين ثم يصل إلى المبيض ويحفزه على النمو وذلك من خلال تحفيز تكوين المح vitellogenesis في الخلايا البيضية oocytes والحوصلية follicle cells. لم يعثر على أية أدلة (حتى الآن) تشير إلى أن غدداً صماً عصبية تحفز الغدتين البصريتين.

شعبة شوكية الجلد

PHYLUM

ECHINODERMATA

الغدد الصم في شوكية ـ الجلد
ENDOCRINE GLANDS IN ECHINODERMATA

يمتاز الجهاز العصبي في شوكية الجلد بكونه جهازاً بدائياً وبسيطاً إذ يفتقر إلى الدماغ والعقد العصبية المعروفة في اللافقريات الأخرى لذا فهو عبارة عن شبكة من الألياف العصبية وخلايا عقدية، ويقسم عادة إلى أربعة أقسام (الشاروك وكوركيس ١٩٨٩) حسب موقعها، وهي:

أ ـ **الجهاز العصبي الفموي**: oral neural system: ويقع هذا الجهاز تحت طبقة البشرة مباشرة، ويتألف من حلقة عصبية حول فموية circumoral nerve ring خماسية الأضلاع، وتنشأ من زواياها الخمس خمسة أعصاب شعاعية radial nerve يمتد كل منها في ذراع من الأذرع الخمسة، وتزود الأقدام الأبثوبية بالأعصاب وتنتهي عند قاعدة المجس النهائي الوسطي بوسادة حسية sensory or optic cushion، أما الجزء الآخر من هذا الجهاز فهو عبارة عن شبكة معقدة من خلايا وألياف عصبية منتشرة في مناطق جدار الجسم المختلفة وترتبط بالأعصاب الشعاعية.

ب ـ **الجهاز العصبي العميق**: Deep Nervous System: ويتألف من حلقة عصبية مضاعفة تقع فوق الحلقة حول فموية التابعة للجهاز العصبي الفموي مباشرة ومن خمسة أزواج من الأعصاب تعرف بأعصاب لانج Lange's nerves وهي تنشأ من الحلقة المضاعفة، ويدخل زوج منها في كل ذراع.

جـ ـ **الجهاز العصبي اللافموي**: Aboral Nervous System: وهو عبارة عن ضفيرة أو شبكة رقيقة من الألياف العصبية التي تغذي جدار الجسم من الجهة اللافموية.

د ـ **الجهاز العصبي الأحشائي**: Visceral Nervous System: وهو عبارة عن شبكة ألياف عصبية تقع في جدار القناة الهضمية وتغذي عضلاتها بالأعصاب.

على الرغم من التقدم الحثيث الذي حققته البحوث العلمية في دراسة فعالية الهرمونات وطبيعتها الكيميائية والإفرازات العصبية في شوكية الجلد وبخاصة في

نجم البحر إلاَّ أن ما هو معروف عن أماكن انطلاقها وماهية السيطرة على هذه الهرمونات قليل نسبياً. تحتوي الحلقة العصبية حول فموية الأعصاب الشعاعية في نجم البحر *Asterias glacialis* على عدد من الخلايا العصبية التي يمتاز بعض منها بتراكيب خلوية تشير إلى احتمال قيامها بوظيفة إفرازية، كما توجد مثل هذه الخلايا في العقد الحركية للقرص وفي مناطق الأذرع في صنف الثعبانيات، أما في صنف الزنبقيات فإن هذه الخلايا العصبية تنتشر في الكتلة العصبية للقرص. وتحتوي نهايات محاور هذه الخلايا على مواد عصبية إفرازية لها إلفة الاصطباغ بـAF أو PAF.

كما لوحظت خلايا عصبية كبيرة أحادية المحور في أعصاب لانج في الجهاز العصبي العميق في صنف النجميات، وتمتد من هذه الخلايا استطالات إلى منطقة الجوف الجسمي تحمل حويصلات حبيبية قد يكون لها دور إفرازي أو وظيفة إفرازية، كما عثر على خلايا واقعة عند قاعدة طبقة الخلايا العصبية تحوي حبيبات عصبية إفرازية أولية. تحتوي الخلايا الطلائية السائدة للعصب الشعاعي في نجم البحر *Asterias forbesi* على مواد لها إلفة للاصطباغ بصبغة AF، كما شوهدت مواد ذات إلفة للاصطباغ بصبغة AF في بطانة التجويف الجسمي وجدار الوعاء الدموي المرتبط بالسطح العلوي للعصب الشعاعي. وتحتوي الغدة المحورية axial gland في نجم البحر *Asterias rubens* على محاور توجد فيها حبيبات عصبية إفرازية أولية (Bargmann وVon Hehn، ١٩٦٨)، ومما تجدر الإشارة إليه أن هذه المحاور تصبح في تماس مباشر مع الخلايا الطلائية والعضلية للجوف الجسمي، وأن وظيفتها لا تزال غامضة وربما يكون للغدة المحورية وظيفة إفرازية.

السيطرة على إطلاق الأمشاج

Control of Spawining

تكون أفراد شوكية الجلد أحادية الجنس عادة إلا أن أفراداً أخنثية يمكن ملاحظتها أيضاً، ففي نجم البحر *Asterias gibbosa* تقوم المناسل gonads بتكوين الحيامن عندما يكون فتياً (في بداية حياته) إلا أنه ينقلب إلى نموذج أنثى فتكون مناسله البيوض. توجد في نجم البحر عادة خمسة أزواج من المناسل (خصى في الذكور ومبايض في الإناث) المتفرعة أو العنقودية يقع كل منها في إحدى المناطق بين الشعاعية (المنطقة بين كل ذراعين متجاورين) بحيث تمتد كل غدة في إحدى الذراعين المتجاورين، وهكذا فإن كل ذراع يضم غدتين تناسليتين تعودان لزوجين

مختلفين من المناسل. تتشابه الخصى والمبايض شكلاً وموقعاً إلا أنها تختلف لوناً، إذ تكون الخصى رمادية فاتحة اللون في حين تكون المبايض برتقالية أو وردية. وتتصل كل غدة بقناة قصيرة ناقلة للحيامن أو البيوض، وتفتح هذه القنوات العشر إلى الخارج من خلال عشر فتحات تناسلية صغيرة مستقلة على السطح اللافموي، ويقع كل زوج منها عند الزاوية المحصورة بين كل ذراعين متجاورين.

عندما تنضج الحيامن والبيوض تُطلق إلى البحر من جميع المناسل وفي وقت واحد، وهذا ما يشير إلى احتمال السيطرة الهرمونية على هذه العملية. لقد وجد Chaet وMcconnaughy (١٩٥٩) أنه في حالة حقن نجم البحر *A.forbesi* بخلاصة الأعصاب الشعاعية سوف يؤدي ذلك إلى إطلاق البيوض من المبايض العشرة وقد سُمّيت المادة المسؤولة عن ذلك الموجودة في الخلاصة المحقونة بالمادة المحفزة للمناسل gonads stimulating substance (GSS) أو هرمون إطلاق الأمشاج gamete shedding hormone. وقد تبيّن أن لهذه الخلاصة تأثيراً مشابهاً على الذكور حيث إنه عند حقن الخلاصة في إحدى الأذرع سيؤدي إلى تحرير الحيامن وإطلاقها من الأزواج الخمسة للمناسل، هذا فضلاً عن أن هذه الخلاصة ليست خاصة بالجنس، إذْ أن خلاصة العصب الشعاعي في الذكور تؤدي إلى إطلاق البيوض في الإناث والعكس صحيح، كما أنها ليست خاصة بالنوع إذْ عند حقن خلاصة العصب الشعاعي المأخوذ من نجم البحر في خيار البحر سيؤدي إلى تحفيز إطلاق الأمشاج والعكس صحيح أيضاً. تشير نتائج هذه التجارب إلى السيطرة الهرمونية على عملية إطلاق الأمشاج لأن المادة المحفزة للمناسل موجودة في الأعصاب الشعاعية، لذا فإن طبيعة هذه المادة هي عصبية إفرازية، وتوجد بكميات منتظمة على طول الأعصاب الشعاعية وفي الحلقة العصبية في كل من الجنسين (الذكور والإناث)، أما في الأجزاء الباقية من أنسجة الجسم فتكون إما مفقودة أو موجودة بكميات قليلة جداً وغير مُؤثّرة.

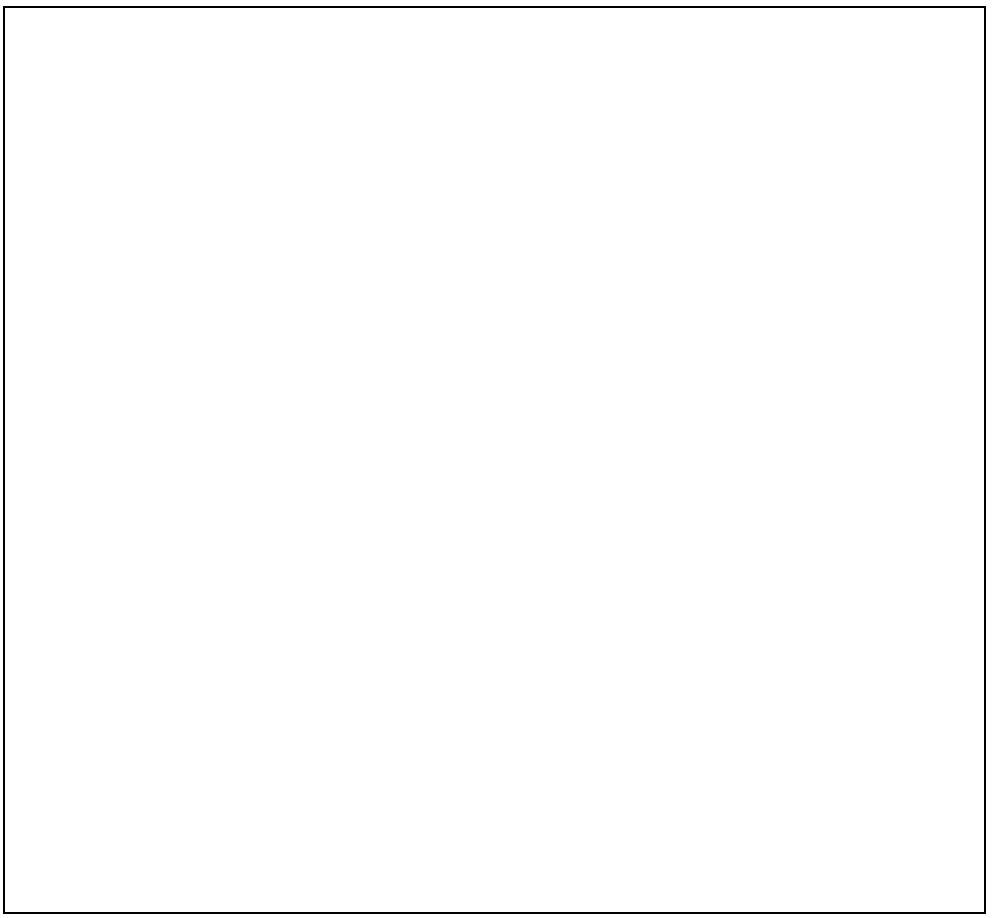
كما تشير التجارب التي أجريت من أجل تجزئة العصب الشعاعي طبقيّاً إلى أن المادة المحفزة للمناسل موجودة في طبقة الخلايا الساندة الواقعة تحت الكيوتكل وربّما تُنقل هذه المادة ذات الإلفة الاصطباغية لـAF بوساطة أليافٍ عبر العصب الشعاعي. وثمة احتمال أن عملية إطلاق الأمشاج تبدأ نتيجة لتحرير المادة المحفزة للمناسل من العصب الشعاعي، وممّا يؤيّد ذلك وجود كمية من المادة المحفزة للمناسل في السائل الجوفي في أثناء عملية إطلاق الأمشاج في نجم البحر *Asterias amurensis* ولا توجد في أوقات أخرى. لقد اتضح أن المبايض

المعزولة تستجيب لعملية التحفيز عند إضافة GSS إليها وبطريقة مشابهة لاستجابتها عندما تكون في مواقعها الطبيعية، ولهذا فإن الهرمون يؤثر بصورة مباشرة على المناسل. تشمل عملية تحرير الأمشاج في نجم البحر انحلال المادة اللاصقة الموجودة بين الخلايا الحويصلية نفسها وبين الخلايا الحويصلية وسطح البيوض كما أن عملية تحرير البيوض من حويصلاتها تعجّل في عملية إطلاقها بسبب الضغط الناتج عن تضخم المبايض (Kanatani، ١٩٦٩) وفي الوقت نفسه يكتمل الانقسام الاختزالي، ولهذا فإن المادة المحفزة للمناسل تؤثر بطريقتين، الأولى هي فصل الخلايا الحويصلية عن البيوض، والثانية نمو البيوض وبلوغها (الشكل ٧٢). كما أن خلاصة العصب الشعاعي في قنفذ البحر (الشكل ٧٣) تؤدي إلى إطلاق البيوض ولكن في هذه الحالة تكون الاستجابة أكثر بكثير من صنف النجميات، إذْ أن الإطلاق يتم في صنف القنفذيات بعد دقيقة واحدة من حقن الخلاصة، أما في النجميات فيحتاج إلى فترة ٤٥ دقيقة تقريباً، كما أن الخلاصة المأخوذة من العصب الشعاعي للنجميات تسبب إطلاق الأمشاج في القنفذيات بعد دقيقة واحدة من حقنها فيها في حين حقن خلاصة العصب الشعاعي من القنفذيات في نجم البحر يعمل على إطلاق الأمشاج بعد ٤٥ دقيقة. إنّ هذا يوحي إلى أن هرمون الإطلاق لا يتسبب في تكوين مادة محفزة للنضج (1-methylademine) (MIS) في القنفذيات إذْ تكون الأمشاج حرة داخل المناسل في حالة قنفذ البحر، ولا تحتاج إلى مادة لِفصْل البيوض عن الحويصلة.

عامل قذف الأحشاء في الخياريات

Evisceration Factor of Holothuroids

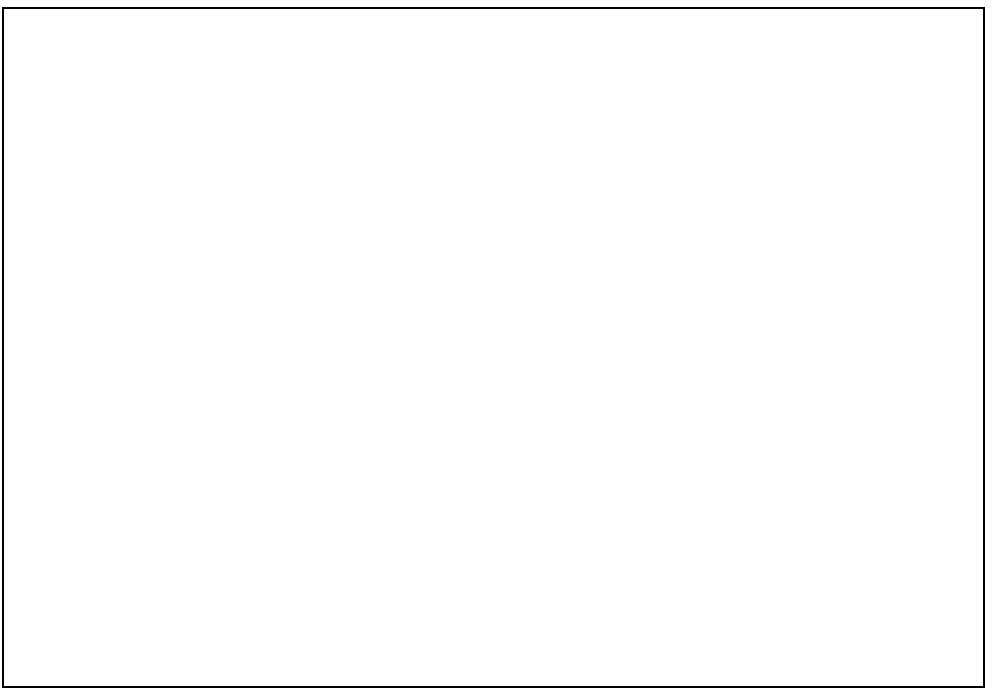
لبعض أنواع خيار البحر القابلية على التخلّص من شجرة تنفسية واحدة أو من كلتيهما، كما يستطيع بعضها التخلص من القناة الهضمية والغدة التناسلية إذ تقذف هذه الأجهزة أو الأعضاء خارج الجسم من منطقة المجمع أو من شق في جدار الجسم، وقد لوحظت هذه الظاهرة في الخياريات التي تمّت تربيتها داخل المختبرات وذلك عند زيادة عددها، أو إبقاء الماء الذي تعيش فيه لفترة طويلة دون تبديل فَيَفْسُدُ أو يتسخ، أو عند إثارتها بشدة، أو إحداث جروح في أجسامها، وتحدث هذه الظاهرة، أي قذف الأحشاء evisceration في الطبيعة، ويعتقد أن العامل المسبب لعملية قذف الأحشاء موجود في السائل الجسمي للحيوانات التي تقذف أحشاءها. وقد أوضحت التجارب أن حقن السائل الجوفي من خيار بحر



الشكل ٧٢ ـ السيطرة على عملية طرح الأمشاج في نجم البحر.
انطلاق هرمون طرح الأمشاج من العصب الشعاعي واختراقه للمبايض
(أ) ويتسبب في تمزيق خلايا الحوصلة عند أضعف نقطة (ب) وانسلاخها عن الخلايا البيضية (جـ) ثم يكتمل نضج الخلية البيضية وطرح الجسم القطبي (جـ، د)، التأثير غير المباشر للهرمون الإفرازي العصبي الخاص بطرح الأمشاج على خلايا الحوصلة لتنتج مادة محفزة للنضج (MIS) التي تذيب المادة الملاطية اللاصقة التي تعمل على ربط الخلايا الحويصلية بعضها مع بعض من جهة ومع الخلية البيضية من جهة أخرى، وهذا ما يحفز النضج (أسهم متقطعة).

تَعَرّضَ لعملية قذف الأحشاء في فرد آخر طبيعي لا تَظْهر عليه علامات قذف الأحشاء تؤدي إلى حدوث تغيرات تنتهي بقذف الأحشاء في خيار البحر الذي تسلّم عامل قذف الأحشاء من خيار البحر المتضرّر. أما حقن السائل الجوفي من خيار بحر طبيعي في آخر فلا يُحدث أي تأثير البتة. لم يعرف تركيب هذا العامل إلى الآن وقد يكون هرموناً تفرزه الخلايا العصبية إذْ لوحظ عدد غفير من الحبيبات

العصبية الإفرازية في المحاور العصبية في أنواع من خيار البحر، كما عُثِرَ على تركيز عالٍ لهذا العامل في الجهاز الدموي لبعضها الآخر.



الشكل ٧٣ ـ تأثير هرمونات طرح الأمشاج المأخوذة كخلاصة من عصب شعاعي في كل من نجم البحر وقنفذ البحر في عملية طرح الأمشاج. طرح الأمشاج يكون سريعاً جداً في قنفذ البحر لأن هرمون طرح الأمشاج لا يتسبب في تكوين المادة المحفزة للنضج (1-methyladenine: MIS) maturation inducing substance لأن الأمشاج في القنفذيات حرة داخل المناسل ولا تحتاج إلى مادة لفصلها عن الخلايا الحويصلية

الفرومونات
PHEROMONES

الفرومونات
PHEROMONES

تدعى الفرومونات بالهرمونات الخارجية ectohormones، لذا فهي مواد تفرز إلى الخارج أي إلى سطح الجسم وليس في داخله، كما أن باستطاعة كميات ضئيلة منها أن تُظهر مفعولها بوضوح. الفرومونات مواد تنتجها أفراد أي نوع من الحيوانات وتُحدث عندما يتسلمها فرد آخر من النوع نفسه تغيراً خاصاً في سلوكه أو نشوئه أو في كليهما معاً. كان بيْث Bethe (١٩٣٢) هو الذي أطلق مصطلح الهرمونات الخارجية ectohormones على مواد يطلق عليها بجاذبات الجنس sex attractants التي تعد إفرازات خارجية وتعمل رُسُلاً كيميائية chemical messengers بين أفراد النوع الواحد وليس بين أجزاء وأعضاء نفس الفرد كما يحدث في حالة الهرمونات hormones التي يفرزها الفرد داخل جسمه فتغير من سلوكه أو نشوئه ونموه، ولكن اقترح Karlson وButenandt (١٩٥٩) استخدام المصطلح فرومون(*) pheromone عوضاً عن الهرمون الخارجي ectohormone.

وقد صُنِّفَت الفرومونات بطرق شتى، فمثلاً صنفها Karlson (١٩٦٠) حسب موضع تأثيرها، فقسمها إلى فرومونات تعمل عن طريق الشم alfactory acting pheromones، وتشمل جاذبات الجنس sex attractants وروائح التقفي marking scents ومواد منبهة أو مُخدّرة بالخرط alerting or alarm substances، وفرومونات تعمل عن طريق الفم orally acting pheromones، أما ولسون Wilson (١٩٦٣) فصنّف الفرومونات إلى نوعين، وهما الفرومونات المُحرِّرَة releaser pheromones، والفرومونات الأولية أو التمهيدية primer pheromones، ويضم النوع الأول تلك الفرومونات التي تؤثر على الجهاز العصبي تأثيراً مباشراً إلى حد ما، وتؤدي إلى ظهور تغير عكسي ومباشر في سلوك الفرد المُستلم لها، وتنضوي تحت هذا النمط من الفرومونات جاذبات الجنس ومثيرات الشهوة الجنسية aphrodisiacs ومواد كيميائية تعمل على التجمع وتحديد منطقة السكن التي يحتلها

(*) يتكون المصطلح pheromone من جذرين إغريقيين، هما: pherein ومعناه يحمل و horman ومعناه يُثير أو يهيج أو يستفز.

الحيوان والمواد المنذرة بالخطر والتي تفيد في اقتفاء الأثر، أما النوع الثاني من الفرومونات فَيُحدث تغييرات فسلجية (وظيفية) دائمية أو ثابتة في الفرد المتلقي لها دون أن يحدث أي تغيير مباشر في سلوكه، ومنها ما يؤثر في البلوغ الجنسي والدورات الجنسية والنمو الشكلي أو المظهري.

وقد اتبع الباحثون طرقاً مختلفة من أجل دراسة الفرومونات وتغطية هذا الموضوع المهم والمشوق ومن بين هذه الطرق تصنيف الفرومونات ودراستها حسب الوظيفة الحياتية biological function التي تقوم بها، وقد تبدو هذه الطريقة، لأول وهلة، سهلة، إلاَّ أنها، في الحقيقة، تواجه أيضاً بعض المشكلات إذْ أنَّ لبعض من هذه الفرومونات وظائف مختلفة تحت ظروف مختلفة. وهكذا، فإن الفرومونات، حسب الدور الذي تؤديه أو الوظيفة التي تقوم بها، تقسم إلى عدة أنواع رئيسة، وهي:

أولاً

فرومونات اقتفاء الأثر Trail-Marking Pheromones

وهي فرومونات تساعد أفراد النوع الواحد في اقتفاء أثر بعضها بعضاً، ويمكن أن تقسم إلى نوعين ثانويين، وهما: فرومونات لاقتفاء الأثر في الهواء aerial trails وفرومونات لاقتفاء الأثر على الأرض terrestrial trails.

أ ـ فرومونات لاقتفاء الأثر في الهواء: وهي فرومونات تُطلق إلى الهواء فيحملها بعيداً عن مصدرها لمسافة تقرب من بضعة أمتار ولكي تؤدي مفعولها يجب أن تبقى في تجدد مستمر، ويمكن أن تُحرَّر هذه الفرومونات من حشرات وهي في حالة الطيران كما تفعل ملكة نحل العسل عند تزاوجها، أو من حشرات تزحف أو تتحرك ببطء كما تفعل أنثى حشرة دودة القفز عندما تبلغ مرحلة التزاوج، وأغلب هذه الفرومونات، إن لم يكن جميعها، هي جاذبات الجنس الشمّية، وقد يرتبط بعضها بفعاليات لا جنسية إذْ تعمل على اتصال بعضها ببعض كما تفعل ملكة النحل مع العاملات عند انسلاخ خلية النحل أو تكوين الحشرم swarming.

ب ـ فرومونات لاقتفاء الأثر على الأرض: وتوضع هذه الفرومونات على الأرض أو أغصان الأشجار أو الحيطان أو أية مادة صلبة وهي أطول بقاءً من النوع السابق وتمتد على طول المسار الذي تسلكه الأفراد التي تحرّرها كما هو الحال في النمل أو الأرضة.

ويمكن دراسة الفرومونات التي تساعد في اقتفاء الأثر من خلال التعرف على الأنواع الآتية من الفرومونات:

١

جاذبات الجنس الشمية Olfactory Sex Attractants

إنّ جاذبات الجنس الشمّية تفرزها الإناث عادة لجذب الذكور إلاّ أنّ الذكور هي التي تقوم بتحرير فرومونات جاذبات الجنس، في بعض الأنواع، لجذب الإناث، ومن الأمثلة على النمط الثاني خنفساء القطن *Anthonomus grandis* والبقّة المائية *Belostoma indica* وذبابة العقرب *Harpobittacus australis* والصرصر *Leucophaea maderae* والنمل *Lasius neoniger*. وفي بعض الأحيان، قد يحدث تجمع الحشرات من أجل التكاثر نتيجة قيام أحد الجنسين بإطلاق فرومونات شمية تجذب الذكور والإناث كليهما، فمثلاً يعمل الفرومون الشمي الذي يفرزه ذكر الخنفساء الثاقب للخشب *Ips confusus* على جذب الجنسين وبخاصة الإناث، كما أنّ الأنثى العذراء لخنفساء شجرة التّنوب تحرر رائحة أو فروموناً جاذباً للذكور والإناث كليهما إلاّ أنّ الإناث غير العذارى غير قادِرة على ذلك. كما لوحظ أيضاً أن إناث الجراد *Schistocerca gregaria* الحاملة للبيوض تجذبها فرومونات شميّة تحررها إناث أخرى متجمعة لوضع البيض لكي تضع بيوضها أيضاً.

ومما يلفت النظر أن جاذبات الجنس الشمّية تعمل على جذب الذكور والإناث من مسافات بعيدة لا تستطيع حاسة البصر أنْ تقوم بهذا الدور، فمثلاً، لا تستطيع ذكور نحل العسل *Apis mellifera* أن تُبصر الملكة إذا كانت المسافة بينهما أكثر من متر واحد في حين تستطيع الذكور أن تهتدي إلى الملكة على بُعدٍ يقرب من ٦٠ متراً بوساطة جاذبات الجنس الشمية التي تطلقها الملكة.

إنّ جاذبات الجنس الشمّية، بشكل عام، خاصة بالنوع species- specific، إلاّ أن هناك حالات شاذة كثيرة قد تعمل فيها جاذبات الجنس الشمّية لنوع من الحشرات على جذب أنواع أخرى وتحفزها على محاولة التزاوج، فمثلاً، تستطيع جاذبات الجنس الشمية لأنثى العث *Porthetria dispar* أن تجذب ذكور نوعين من العث، وهما: *P.monacha P. dispar*، أما جاذبات الجنس الشمية لأنثى عث التبغ *Ephestia elutella* فإنها فضلاً عن جذب ذكور النوع نفسه تجذب ذكور عث

الطحين *E.Kuhniella* وعث الطعام *Plodia interpunctella* وتهيجها إلى الحد الذي تحاول فيها الجماع أو السفاد. كما أن ذكور عث الحرير أو دودة القز *Bombyx mori* تنجذب نحو إناث العث P.dispar بفضل جاذبات الجنس التي تفرزها هذه الإناث.

وقد لوحظ أن بعض الإناث لا تنتج جاذبات الجنس الشمية وتحررها إلاَّ في أوقات محددة، فمثلاً، يتم إطلاقها في المساء في عث كرمة العنب *Lobesia botrana* وفي العث *Sparganothis pillariana* تُفرز بين الساعة الحادية عشرة قبل الظهر والرابعة بعد الظهر. كما أن الإناث، في حشرات كثيرة، تتوقف عن تحرير بل وإنتاج جاذبات الجنس بعد التزاوج أو في أثناء عملية التزاوج ومن الأمثلة على ذلك الخنفساء *Rhopaea magnicornis*، ومع ذلك فإن ملكة نحل العسل Apis mellifera لا تنقطع خلال حياتها عن تكوين جاذبات الجنس الشمية وإفرازها وهي تستخدمها في مجالات أخرى غير الجذب الجنسي إذ تستخدمها لمنع تكوين الملكات، ومنع العاملات من وضع البيض.

وعلى ما يبدو، فإن هناك شروطاً يجب توفرها لكي تستجيب الذكور لجاذبات الجنس الشمية التي تفرزها إناثها، فمثلاً لا تنجذب ذكور النحل *A.mellifera* إلى الملكة إلاَّ إذا بلغت ارتفاعاً معيناً يتغير حسب سرعة الريح في أثناء طيرانها، كما أن الذكور والملكات البالغات جنسيّاً تطير في الأيام المشمسة الحارة وفي فترات تقع بعد الظهر، أما عند وجود الملكة في الخلية أو على لوحة الطيران أو عند مدخل الخلية فلا تنجذب إليها الذكور.

تقوم الغدد البطنية abdominal glands عادةً بتكوين جاذبات الجنس، وقد تكون هذه الغدد قرب نهاية المنطقة البطنية كما هو الحال في رتبة حرشفية الأجنحة Lepidoptera، إلاَّ أن الصراصر *Blattella germanica* و*B.orientalis* و*Periplanata americana* وغيرها تمتلك ثلاثة أنواع من غدد الرائحة، وهي: شرجية anal وظهرية وقصية، وقد يحوي النوع الواحد من الصراصر نوعاً أو أكثر من هذه الغدد. أما ملكة نحل العسل *A.mellifera* فإنها تحوي زوجاً من الغدد الفكية mandibular glands تقع في الرأس، وتمتد قنواتها باتجاه الفكين لتفتح عند قاعدتيهما. أما الأعضاء التي تستخدم لاستقبال جاذبات الجنس الشمية فتمثل اللوامس antennae والشعيرات الحسية sensillae.

ثمة علاقة بين الغدد الصم وتكوين الفرومونات في عدد من الحشرات، وكان إنگلمان Engelmann (١٩٦٠) أول من اقترح أن الأجسام الجناحية لأنثى الصرصر

Leucophaea maderae تنتج موادَ (هرمونات) تساعد في تكوين فرومون الجنس فيها، أما Barth (١٩٦١، ١٩٦٥) وBell وBarth (١٩٧١) فقد أوضحا أنّ أنثى الصرصر الكوبي *Byrsotria fumigata* إذا ما أزيلت الأجسام الجناحية allatectomized منها لا تستطيع تكوين فرومون الجنس هذا فضلاً عن أنها تفقد قدرتها على التزاوج، إلاّ أنَّ إعادة زرع الأجسام الجناحية فيها أو حقنها بهرمون الحداثة juvenile hormone (JH) يمكّنها من تكوين فرومون الجنس (Barth ١٩٦٥، Bell، Barth ١٩٧١). وقد أشار عدد من الباحثين (Barth ١٩٦٥؛ Barth وLester ١٩٧٣، Menon ١٩٧٠، ١٩٧٦، وغيرهم) إلى وجود ترابط فسلجي (وظيفي) تنظيمي بين الأجسام الجناحية وتكوين فرومونات الجنس في الصراصر من النوع *Pycnoscelus indicus* و*Periplanata americana* وفي الخنفساء *Tenebrio molitor*.

لقد قام الباحثون بمحاولات جادة للتعرف على التركيب الكيميائي للفرومونات التي اكتشفوا وجودها ومواقعها في حشرات كثيرة، وكان همّهم وهدفهم من وراء ذلك هو تحضير هذه المواد صناعياً (مختبرياً) وبكمّيات كبيرة نسبيّاً ثم استخدامها لأغراض مهمة، منها:

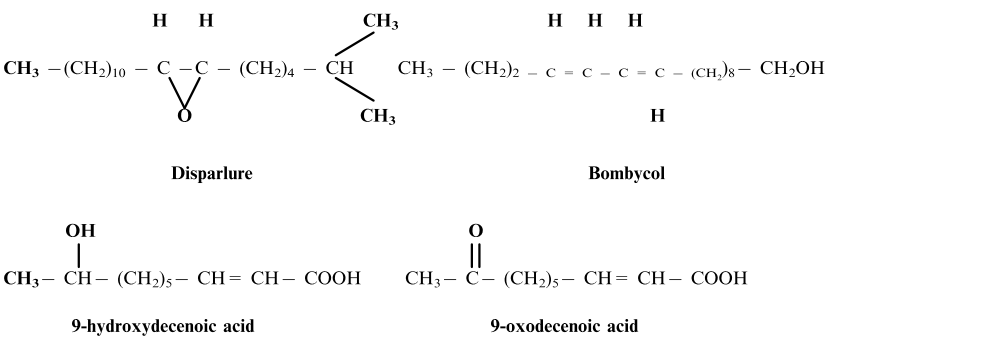
أ ـ من أجل القيام بإجراء مسح عام وشامل لمساحات كبيرة من الغابات أو حقول المحاصيل الزراعية للكشف عن وجود آفات زراعية أو حشرات ضارة، أو متابعة زيادة عددها ثم محاولة جذبها إلى الفرومونات المصنَّعة المشابهة لفروموناتها، وأخيراً القضاء عليها بالطرق المعروفة.

ب ـ من أجل السيطرة على الآفات الزراعية وذلك باصطياد الذكور بأعداد كبيرة ثم إحداث العقم فيها، وأخيراً إطلاق سراحها لتتزاوج مع أكبر عدد ممكن من الإناث التي بدورها ستضع بيوضاً غير مُخْصِيَة(*) infertile eggs.

جـ ـ من أجل منع الذكور من اللحاق بالإناث التي تحرر فرومونات الجنس ومنع تزاوجها وذلك من خلال تشبيع الجو الذي تقطنه هذه الآفات أو الحشرات المضرّة بكمية وافرة من فرومونات الجنس المحضرة (المصنعة) التي تقوم بجذب الذكور إليها بدل انجذابها إلى الإناث وتزاوجها معها، وهذا ما سيعمل، في الأقل، على عدم ازدياد عددها.

(*) أي تكون الأفراد الناتجة منها عقيمة ولا تستطيع أن تتكاثر.

وقد توصل الباحثون إلى معرفة التركيب الكيميائي لعدد من فرومونات الجنس الشمية التي تفرزها الإناث في بعض الحشرات وذلك بعد عزلها وتشخيصها أي التعرف على تركيبها ثم تحضيرها أو تصنيعها، وكان فرومون الجنس الشمي لأنثى دودة القز *Bombyx mori* هو أول فرومون يتم الحصول عليه، إذْ تمكن Butenandt وزملاؤه (١٩٥٩) من الحصول على اثني عشر ملّليغراماً (١٢ ملغم) من جاذب الجنس النقي الذي جمع واستخلص من غدد الرائحة البطنية لخمس مئة ألف أنثى عذراء استخدمت لهذا الغرض، وقد سُمّي هذا الفرومون بومبيكول bombycol، وقد تبين بعد تحليله أنه كحول (الشكل ٧٤) وأنه ذو رائحة فاعلة في جذب الذكور. أما الفرومون الثاني الذي عرف تركيبه الكيميائي بعد عزله فهو فرومون الجنس الشمي المسمّى disparlure (الشكل ٧٤) الذي تمكن Jacobson وجماعته (١٩٦٠) من جمع ٢٠ ملغم منه كخلاصة من خمس مئة ألف أنثى عذراء من العث الجبسي *Porthetria dispar* ثم تمكنوا من تحضيره مختبرياً. أما جاذب الجنس الشمّي الثالث الذي حصل عليه Gary (١٩٦٢، ١٩٦٣) من الغدد الفكية لملكات عذارى من نحل العسل *Apis mellifera* فإنه يتكون من الحامضين: 9-oxodecenoic و9-hydroxydecenoic (الشكل ٧٤). وقد كشف النقاب فيما بعد عن تركيب فرومونات أخرى، كما وجدت الفرومونات في أنواع كثيرة من أغلب رتب الحشرات مثل الثنائية الأجنحة Diptera والغشائية الأجنحة Hymenoptera والحرشفية الأجنحة Lepidoptera والمستقيمة الأجنحة Orthoptera ورتبة ذبابة العقرب Mecoptera والنصفية الأجنحة Hemiptera والغمدية الأجنحة Coleoptera، وغيرها.



الشكل ٧٤ ـ التركيب الكيميائي لكل من الفرومونات
Bombycol وDisparlure و9-oxodecenoic acid و9-hydroxydecenoic acid

٢

فرومونات غير جاذبات الجنس لاقتفاء الأثر

Trail Marking Pheromones Other Than Sex Attractants:

إنّ أغلب هذه الفرومونات التي بعدما تكوّنها الحشرات تضعها على المواد الصلبة التي تسير عليها مثل الأرض أو جذوع الأشجار، وتفيد هذه الفرومونات في إرشاد هذه المخلوقات إلى مصدر الغذاء، فمثلاً عندما تَجِدُ نملة مصدراً وافراً من الغذاء فإنها تبدأ بطرح فرومون تستطيع الأفراد الأخرى من المستعمرة تحسّسه عن طريق الشم أو التذوق حال بدئها بالعودة إلى مسكنها، وقد تُظهر، بعض الأحيان، قطيراتُ الفرومون المستخدم نوعاً من التقاطب polarity المبني على الشكل المتميز لهذه القطيرات التي تتحول إلى هيئة خط بعد سحبها في اتجاه حركة الحشرة (Carthy ١٩٥١). أما رائحة هذا الفرومون الذي يفيد في تَتَبُّع الأثرِ، فقد يستمر لبضع دقائق، فمثلاً يستمر ٥ ـ ٦ دقائق في النمل *Lasius fuliginosus* ودقيقتين في النمل *Solenopsis saevissima* و٩ ـ ١٤ دقيقة في النحل الخالي من إبرة اللسع *Trigona spp.*، وقد تقاوم هذه المسالك (مسالك الرائحة الناتجة من الفرومونات) إذا ما كانت مطروقة طرقاً جيداً لبضعة أيام أو أسابيع أحياناً، وقد تقاوم هطول الأمطار وجرفها لها كما هو الحال في النمل العسكري *Eciton spp.*. أما عاملات نحل العسل المتحركة ببطء على الجدران الخارجية للخلية ومدخلها ولوحة الطيران فإنها تفرز فرومون يعمل على اقتفاء الأثر أيضاً ويستمر تكوينه وإفرازه من الأرجل أو نهاية البطن وبشكل مستمر تقريباً، فعند استدارة خلية النحل بحيث يتغير اتجاه فتحة المدخل فإن العاملات العائدات من جمع الغذاء ستحطّ على سطح الخلية الذي احتلّ موقع المدخل ثم تحاول التفتيش عن فتحة المدخل وذلك من خلال حركتها في اتجاهات مختلفة إلى أن تعثر عليه فتدخل الخلية أما عندما يتكرر طيرانها فإنها تسير على هَدْي فرومونها إلى حد ما.

ثانياً

فرومونات مثيرة للشهوة الجنسية Aphrodisiac Pheromones:

يمكن أن يَفرز أيّ مِنَ الجنسين(*) (الذكر أو الأنثى) مثيرات الشهوة الجنسية

(*) الذكور عادة.

aphrodisiacs بعدما تعمل فرومونات الجنس على تقريب أحدهما من الآخر، وتعمل مثيرات الشهوة الجنسية لأي من الجنسين على إعداد الجنس الآخر للتزاوج وذلك من خلال تأثيرها على أعضاء الشم olfactory organs (حرشفية الأجنحة) أو أعضاء التذوق gustatory organs (مستقيمة الأجنحة). تستطيع إناث عذارى لأنواع كثيرة من الفراشات أن تنتج جاذبات الجنس في حين تفرز الذكور من غدد خاصة للرائحة الفرومون المثير للشهوة الجنسية الذي تنشره حول الإناث فتتحفز للتزاوج. كما أن الغدد البطنية العليا لذكور بعض أنواع الصراصر(*) تطلق فرومونات مثيرة للشهوة الجنسية وقد تكون شمية أو تذوقية، فبعدما تجذب الإناث ذكورها مستخدمة جاذبات الجنس، تقوم الذكور بدورها بتهيئة الإناث وجعلها في وضع مناسب للتزاوج. فترفع أجنحتها الغشائية والجلدية وتُظهر غددها الفارزة لمثيرات الجنس التي سرعان ما تحفز الإناث فتمتطي ظهور الذكور وتتحسسها بلوامسها أو قد تتغذى على إفرازات غددها، وفي هذه الحالة تكون الإناث على أفضل وضع للتزاوج.

ثالثاً

فرومونات التجمع أو التحشد Pheromones of Aggregation:

تفرز أنواع كثيرة من الحشرات فرومونات تساعد في تجمعها من أجل التزاوج أو الحماية وقد يكون التجمع مؤقتاً temporary أو دائميّاً ثابتاً persistent، وقد تتألف هذه التجمعات أو التحشدات من الذكور أو الإناث أو من كليهما معاً وقد يتألف من نوع واحد من الحشرات أو أكثر، وقد يشترك فرومونٌ واحد أو أكثر في خلق إحداث التجمع.

نشاهد التجمعات المؤقتة في عدة عوائل تابعة للرتبة الثانوية *Nematocera* من رتبة الثنائية الأجنحة (العوائل Cecidomyiidae، Ceratopogonidae، Chironomidae، Culicidae) إذْ تكوّن تجمعات أو تحشدات طائرة تدعى بتجمعات الرقص أو الزواج، كما يلاحظ ذلك في رتبة ذبابة مايو Ephemeroptera وعائلة Formicidae التي تضم النمل. تتألف أفراد الحشرم من الذكور عادة، ويعتقد أنّ الإناث تَنْضَم إلى التجمع في ما بعد، وتنجذب إليه من خلال رؤيته أو سماع صوته أو شمّ رائحته، وعند وصول الأنثى إلى الحشرم يطاردها أحد الذكور

(*) B.orientalis، B.germanica، Byrsotria fumigata، L.maderae.

ويمسك بها ثم يعقب ذلك التزاوج. كما أن إناث الجراد *Schistocerca gregaria* تتجمع في مكان ما لوضع البيض بفضل فرومون تقوم بتحريره الإناث نفسها. وقد تفيد بعض الفرومونات في إحداث السبات الصيفي أو الشتوي أو قد يفيد في خلق الحماية للحشرات المتجمعة.

أما التجمعات الثابتة فتلاحظ عادة في الحشرات التي تعيش بهيئة مستعمرات أي تعيش حياةً اجتماعية كالنمل والنحل والزنابير والأرضة، وتعمل عوامل عدة في الحفاظ على ترابط المستعمرة وبضمنها فرومون أو أكثر تفرزه الملكة أو العاملات أو النسل الناتج أو حتى الذكور أحياناً.

ففي خلية النحل تقوم الملكة بإنتاج فرومون شمّي من غددها الفكية الذي يصل إلى عدد قليل من الأفراد ثم ينتقل بوساطة تقاسم الغذاء وتوزيعه إلى جميع العاملات، ويعمل هذا الفرومون على تماسك أفراد المستعمرة. كما أن تماسك والتحام الحشرم في نحل العسل يعتمد على فرومون تفرزه الملكة من غُدَدِها الفكية هو 9-hydroxydecenoic acid.

رابعاً

فرومونات التحذير أو الإنذار بالخطر Alerting Pheromones

تفرز حشرات كثيرة عندما تشعر بالخطر أو الإزعاج الذي تسببه لها حشرات أخرى طفيلية أو معتدية، مواد مختلفة تُدافع بها عن نفسها، فقد تكون هذه المواد لاصقة أو لاذعة أو مقرفة لإبعاد الخطر الذي يداهمها، غير أنها لا تُعدّ فرومونات إذْ أنها لا تؤثر على أفراد أخرى من الحشرات التي تفرزها أو تنذرها بالخطر، أما عاملات النمل *Formica rufa* فتفرز حامض الفورميك formic acid وتقذفه على الأعداء، وفي الوقت نفسه يُنبّهُ الأفراد الأخرى من النمل بوجود الأعداء لذا يُعد هذا الحامض فروموناً، وتدعى فرومونات من هذا القبيل بفرومونات التحذير أو التنبيه alerting pheromones. تظهر عدة أنواع من النمل ونحل العسل والزنابير والأرضة فرومونات التحذير.

خامساً

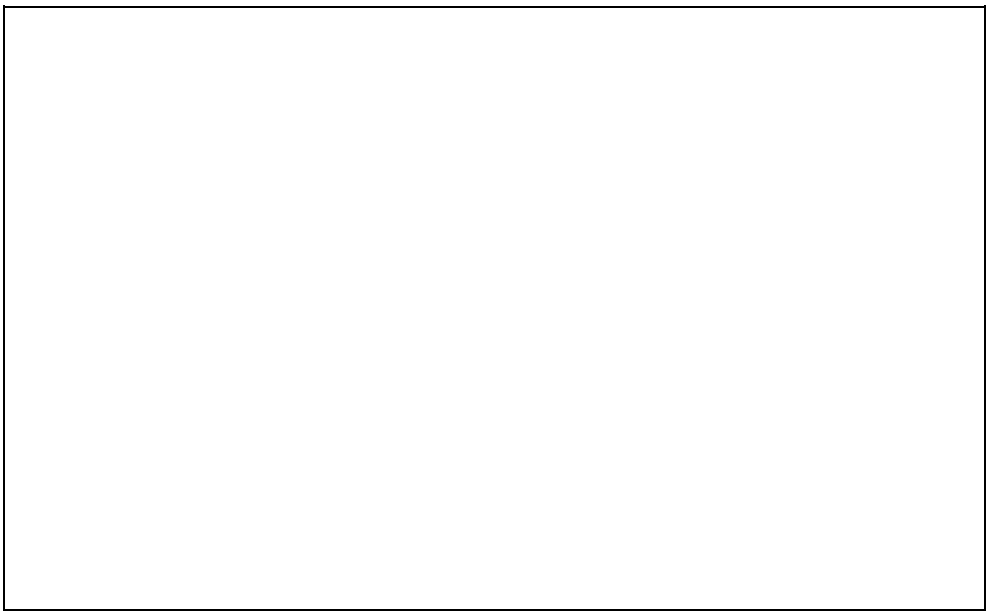
فرومونات النضج Maturation Pheromones

لقد عُثِرَ على فرومونات تؤثر في النضج الجنسي في بعض الحشرات التي

تعيش على شكل تجمعات كالجراد مثلاً وحشرات أخرى تعيش معيشة اجتماعية كالنحل أيضاً، وقد تعمل هذه الفرومونات على إعاقة النضج الجنسي أو التعجيل فيه.

عندما يتغير لون الجراد الصحراوي *Schistocerca gregaria* الذكر من اللون الوردي الممزوج بالرمادي إلى اللون الأصفر البراق، فإنه يتحول من الطور اليافع إلى الطور البالغ جنسيّاً، ويكون مستعداً للتزاوج، ويفرز فرومون يُعجّل من النضج الجنسي في الذكور (بخاصة) والإناث (بعامة) غير البالغة جنسياً أي اليافعة المتجمعة بعضها مع بعض (Norris ١٩٥٢). كما ذكرت هذه الباحثة أنَّ الإناث الناضجة جنسياً تفعل ذلك أيضاً ولكن قدرتها أقل بكثير من قدرة الذكور الناضجة. كما وجدت هذه الباحثة أن باستطاعة الإناث التي يقل عمرها عن ثمانية أيام إعاقة النضج الجنسي للذكور. وهكذا يتضح أن هذا النوع من الجراد يحوي نوعين من الفرومونات المؤثرة في النضج الجنسي، أي الفرومونات التي تعوق النضج الجنسي والتي تعجّل فيه. كما أوضح لوهر Loher (١٩٦٠) أن استئصال الأجسام الجناحية allatectomization من الذكور بفقدها القدرة على تكوين فرومون النضج الجنسي، ولكن إعادة زرع الأجسام الجناحية يعيد للذكور البالغة جنسيّاً قدرتها على تكوين الفرومون مرة أخرى. وكما نعلم فإن البلوغ أو النضج الجنسي يقع تحت سيطرة الأجسام الجناحية والخلايا العصبية الإفرازية المخيّة، وهكذا فإنّ فرومون النضج يقوم، رُبّما بشكل مباشر أو غير مباشر، بتنشيط الجهاز العصبي الأصم (الشكل ٧٥).

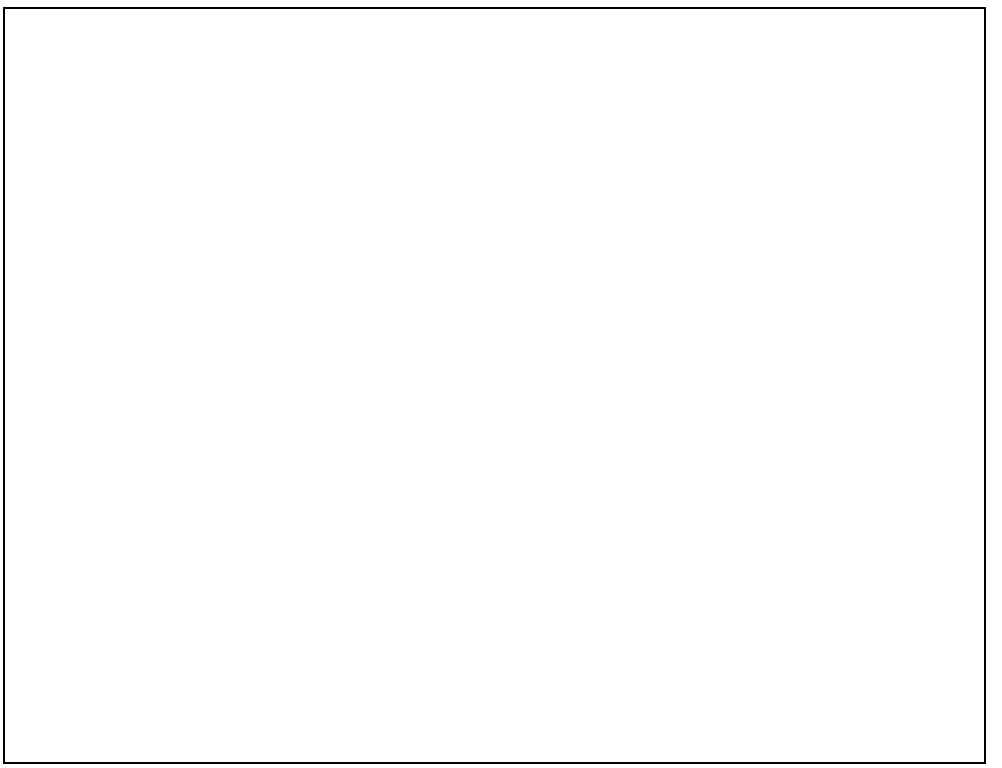
وكما ذكرنا سابقاً فإن ملكة نحل العسل تفرز فرومونين من فرومونات الجنس الشمية 9- hydroxydecenoic acids، 9- Oxodecenoic التي تؤثر في النضج الجنسي أيضاً، إذ يمنع هذان الفرومونان نموّ المبايض في العاملات وهكذا لا تستطيع تكوين البيوض عندما تحصل على الفرومونين المذكورين آنفاً من الملكة، وليس هذا فقط بل لا تتكون أو تنمو أي ملكة من بين العاملات في حالة وجود ملكة قادرة على إفراز هذين الفرومونين، ولكن عند غياب الملكة أو الفرومونين (عند شيخوخة الملكة وعجزها عن تكوين الفرومونين) تحدث في الخلية تغيرات جوهرية، ففي غضون ٤٨ ساعة من غياب الملكة تقوم العاملات بتحويل خلايا اليرقات التي يقل عمرها عن ثلاثة أيام إلى خلايا الملكة وتعتني بها عناية خاصة لتكون ملكات، هذا فضلاً عن أن مبايض العاملات تبدأ بالنمو أيضاً.



الشكل ٧٥ ـ العلاقة بين فرومون النضج والهرمونات في الجراد Schistocerca gregaria. **لاحظ أن الأجسام الجناحية تفرز هرمون الحداثة أو الشباب الذي بدوره يؤثر على البشرة التي تنتج فرومونـاً يحفز الغدد الصم لأفراد أخرى عن طريق المستلمات الكيميائية والجهاز العصبي أن تفرز أجسامها الجناحية مزيداً من هرمون الشباب الذي يؤدي بدوره إلى تكوين الفرومونات من البشرة وهلمّ جرّاً**

كما عُثر على فرومونات تمنع أو تحفز النضج الجنسي في الأَرَضَة *Kalotermes flavicollis* (Luscher، ١٩٦٢). تتألف المستعمرة في هذا النوع من الأرضة من زوج من الأفراد التكاثرية (لها القدرة على التكاثر)، وهما: الملك والملكة ومن طبقة العمّال (ذكور وإناث) تدعى بالعمّال الكذبة pseudoworkers or pseudergates وهي أفراد غير بالغة ويمكن أن ينشأ منها الجنود أو تتحول إلى أفراد تكاثرية ثانوية عند غياب الملكة والملك. ففي الأحوال الاعتيادية، أي عند وجود الملكة والملك، لا يستطيع العمّال الكذبة التحول إلى أفراد تكاثرية ثانوية وذلك بفضل فرومون مانع تقوم بإفرازه الملكة كما أنّ لِلْملك فرومونـاً آخر يكمّل عمل فرومون الملكة، وعلى ما يبدو فإن الملكة تمنع نشوء أفراد تكاثرية أنثوية في حين يمنع الملك نشوء أفراد تكاثرية ذكرية، هذا فضلاً عن أنّ كلاً من الملك والملكة يفرز فرومونـاً يحفّز تكوين الفرومون المانع في الفرد الآخر (الشكل ٧٦). كما أنّ للملك فرومونـاً يستطيع تحويل العاملات الكاذبات إلى إناث تكاثرية في غياب الملكة. ثمة فرومون تحرّره الملكة وآخر يحرّره الملك وهذان الفرومونان يؤثران

على سلوك العمال الكذبة، ويستبعدان تكوين المزيد من الأفراد التكاثرية التكميلية ونشوئها من طبقة العمال إذا ما حاولت ذلك.



الشكل ٧٦. (أ) و(ب) فرومونا الملكة والملك يحفز كل منهما الآخر على تكوين الفرومونات التي تمنع نشوء أفراد تكاثرية من جنسه (ذكور أو إناث). (جـ) و(د) فرومونا الملك والملكة يمنع كل منهما نشوء أفراد تكاثرية من العمال أو العاملات، على التوالي، هذا علماً بأن الفرومون، (جـ) لا يؤثر على العاملات الكاذبات بل على العمال الكذبة فقط وينطبق الشيء نفسه بالنسبة للفرومون. (د) الذي يؤثر فقط على العاملات الكاذبات ويمنع تحولها إلى أفراد تكاثرية. (هـ) فرومون يفرزه الملك في غياب الملكة يحفز تكوين ونشوء أنثى تكاثرية من العاملات الكاذبات. (و) و(ز) فرومونا الملك والملكة يؤثرا على سلوك العمال والعاملات لتستبعد نشوء المزيد من الأفراد التكاثرية التكميلية إذا ما حاولت ذلك

المصطلحات والكلمات الأجنبية

(المصطلحات إنكليزي ـ عربي)

abdominal	بطني
abdominal glands	غدد بطنية
aboral nervous system	جهاز عصبي لافموي
aosorption	عملية امتصاص البيضة
accessory glands	غدد إضافية
accylcholine	أكسايلولين
adult insect	حشرة بالغة
aerial trails (aerial pheromones)	فرومونات لاقتفاء الأثر في الهواء
aestivation	سبات صيفي
AF-negative (PAF, PF)	AF ـ سالبة (سالبة ـ AF)
AF-positive (PAF, PF)	AF ـ موجبة (موجبة ـ AF)
aldehyde - fuchsin stain (AF, PAF)	صبغة الديهايد فوكسين
alerting or alarm substances	مواد منبهة أو محذرة بحدوث خطر
alerting pheromones	فرومونات التحذير أو الإنذار بالخطر
allatectomization	استئصال الأجسام الجناحية
Amphineura	صنف مزدوجة الأعصاب (النواعم)
amplitude	مدى
amputation	بتر
anal commissure	رابط مخرجي
anal gland	غدة مخرجية
Annelida	شعبة الديدان الحلقية
antennae	لوامس
antennary segment	حلقة لامسية

aphrodisiac	مثيرات الشهوة الجنسية
aphrodisiac pheromones	فرومونات مثيرة للشهوة الجنسية
Apterygota	مجموعة الحشرات عديمة الأجنحة
aquaeous extract	خلاصة مائيّة
Arthropoda	شعبة مفصلية الأرجل
Aschelminthes	شعبة الديدان الكيسية أو الجوفية
asexual reproduction	تكاثر لا جنسي
auricle	أُذين
autoradiography	التصوير الإشعاعي الذاتي
axial gland (axial organ)	الغدة المحورية (العضو المحوري)
axid (anterior-posterior) gradient of regeneration	التدرج المحوري (الأمامي ـ الخلفي) للتجدد أو الإخلاف
axon	محور
axonal bulb	بصيلة محورية
axonal tract	مسار أو مسلك محوري
axonhillock	مَنْبَت (قاعدة) المحور
axoplasmic flow	انسياب سايتوبلازمي محوري
azan stain	صبغة آزان
background	خلفية أو أرضية
basal disc	قرص قاعدي
basement membrane	غشاء قاعدي
bases of tentacles	قاعدة المجسات
biochemical techniques	تقنيات كيميائية حياتية
biochemical function	وظيفة حياتية
bipolar sensory cell	خلية حسية ثنائية القطب
blood capillaries	أوعية شعرية (شعيرية) دموية
bombycol	فرومون بومبيكول
Brachyura	حيوانات قصيرة الذيل
brain	دماغ
brain hormone	هرمون الدماغ

caudo-dorsal cells or bodies	خلايا أو أجسام ظهرية ذنبية أو خلفية
cautery	كيّ
central nervous system	جهاز عصبي مركزي
centralized	متمركز
Cephalopoda	صنف رأسية الأقدام
cerebral ganglion	عقدة مخية
cerebral neurosecretory system	جهاز عصبي إفرازي مُخيّ
cerebral organs	عضوان مخيَّان
chemical coordination	التنسيق الكيميائي
chemical massengers	رسل كيميائية
chromatophores	حاملات الأصباغ أو الألوان (خلايا صبغية)
chromatophorotrophic hormone	هرمون غاذٍ (مغذٍ) لحاملات الأصباغ
chrome-alum haematooxylin phloxine stain (CHP)	صبغة كروم ألم هيماتوكسلين فلوكسين
cicatrization	اندمال
circum-esophageal connectives	روابط حول مريئية
circum-esophageal ring	حلقة حول بلعومية
circum-pharyngeal connective or commissure	رابط حول بلعومي
circum-pharyngeal ring	حلقة حول بلعومية
circum-oral nerve ring	حلقة عصبية حول فمية (فموية)
clear vesicles	حويصلات شفافة
clitellum	سرج
cnidoblasts	خلايا لاسعة
Cnidaria	شعبة اللاسعات
Coleoptera	رتبة غمدية الأجنحة
colour change	تغير اللون
concept	فكرة
cone cells	خلايا المخروط
control group	المجموعة الضابطة (مجموعة الضبط)

copulatory bursa	كيس الجماع
corneagen cells	خلايا مولدة للقرنية أو للسطح القرني
corneal facet	سطح قرني
corpora allata (corpus allalum)	أجسام جناحية (جسم جناحي)
Corpora cardiaca (corpus cardiacum)	أجسام قلبية (جسم قلبي)
counter stain	صبغة مضادة
Crustacea	صنف القشريات
crystalline cone	مخروط بلوري
cuticular glands	غدد كيوتكلية
cyclic changes	تغيرات دورية
cytoplasm	هيولى
dark-adapted	متكيف للظلام
decapitation	قطع الرأس
deep nervous system	جهاز عصبي عميق
dehydration	انتزاع الماء أو الانكاز
dendrites	تشجرات
dense cored vesicles	حويصلات ذات لب كثيف
Dermaptera	رتبة جلدية الأجنحة
detection	كشف
deuterocerebrum	الدماغ الثاني أو الوسطي
diapause	سبات
dichromatic	ثنائية اللون أو الصبغة
differentiation	تمايز
diffused	منتشرة
Diptera	رتبة ثنائية الأجنحة
disparlure	فرومون ديسپارلور
distant bilateral symmetry	تناظر جانبي بعيد
dorsal commissure	رابط ظهري (علوي)
dorsal lamellae	صفائح ظهرية
dorsal lobe	فص علوي

drought	جفاف
ecdyseal glands	غدد الانسلاخ
ecdysis (moulting)	انسلاخ
ecdysone	هرمون الأكدايسون
ecdysotrophic hormone	هرمون غاذي لغدتي الانسلاخ
Echinodermata	شعبة شوكية الجلد
ectohormones	هرمونات خارجية (فرومونات)
effector organs	أعضاء مؤثرة
egg tube	أنبوب البيض
ejaculatory	قناة قاذفة
elasmobranchs	أسماك صفيحية الغلاصم
electron dense	كثيف ألكترونياً
electron microscope	مجهر ألكتروني
elementary neurosecretory granules	حبيبات عصبية إفرازية أولية
elementary secretory granules	حبيبات إفرازية أولية
endocrine gland	غدة صماء (ذات إفراز داخلي)
endocrine systems	أجهزة الغدد الصم
endocrinologists	علماء الغدد الصم
endoplasmic reticulum	شبكة أندوبلازمية
Ephemeroptera	رتبة ذبابة مايو
epitheloid cells	خلايا شبه طلائية
epitoky	علامات التكاثر
evisceration	قذف أو طرح الأحشاء
evisceration factor	عامل قذف الأحشاء
excretory glands	غدد إبرازية
excretory organs	أعضاء إبرازية
exocrine gland	غدة خارجية الإفراز (غير صماء)
exocytosis	النبذ أو الطرح الخلوي
experimental methods	طرائق تجريبية
eye	عين

eyestalk	ساق العين
fat bodies	أجسام دهنية
flourescence microscope	مجهر تألقي
follicle cells	خلايا حوصلية
fore brain	دماغ أمامي
gametes (gamete)	أمشاج (مشيج)
gametes shedding hormone	هرمون إطلاق الأمشاج
gametes genesis	تكوين الأمشاج
gametotrophic	مغذ أو غاذ للأمشاج
ganglion (ganlia)	عقدة (عقد)
ganglionic nerve cells	خلايا عصبية عقدية
gastrodermis	بطانة معدية
Gastropoda	صنف بطنية الأقدام
germarium	الجزء المولد من المبيض أو الخصية
glual cells	خلايا دبقية أو ساندة
glual tissue (connective tissue)	نسيج دبقي (رابط)
glucacon	هرمون كلوكاكون
Golgi apparatus or bodies or complex	جهاز أو أجسام معقد گولجي
Gomori-negative	سالبة گوموري
Gomori-positive	موجبة گوموري
gonad (gonads)	منسل أو غدة تناسلية (مناسل)
gonad stimulating substance	مادة محفزة للمنسل
gonadotropin	هرمون منشط أو غاذ للمناسل
growth	نمو
growth hormone	هرمون النمو
gustatory organs	أعضاء التذوق
haemocytes	خلايا دموية
haemolymph	لمف دموي
heart beat	ضربات القلب
Hemiptera	رتبة نصفية الأجنحة

Heteroptera	رتبة متباينة الأجنحة
hibernation	سبات شتوي
hindbrain	الدماغ الخلفي
Hirudinea	صنف العلقيات
histochemical techniques	تقنيات نسيجية ـ كيميائية
histological stains	أصباغ أو صبغات نسيجية
histophysiological	نسيجي ـ وظيفي
Holothuroidea	صنف الخياريات
Homoptera	رتبة متجانسة الأجنحة
hormone	هرمون
hormones synthesis	بناء أو تركيب الهرمونات
hydroxylation	إضافة المجموعة الهيدروكسيلية
hyperglycaemic hormons	هرمون يرفع مستوى السكري في الدم
Hymenoptera	رتبة غشائية الأجنحة
hypertrophy	تضخم
hypostome	ما تحت الفم
hypothalamus	تحت المهاد
immunohistochemical techniques	تقنيات كيميائية نسيجية مناعية
infracerebral gland	غدة تحت مخية
infertile eggs	بيوض غير مخصبة
inhibitting hormone	هرمون مثبط
Insecta	صنف الحشرات
instar	طور يرقي
insulin	هرمون الأنسولين
intrinsic secretory cells	خلايا غدّية ذاتية
interference microscope	مجهر تداخلي
interstitial cells	خلايا بينية
intrinsic cells	خلايا ذاتية
introduction	مقدمة
illumination	إضاءة

ionic regulation	تنظيم أيوني
islets of Langerhans	جزيرات لانغران
juvenile hormone or neotenin	هرمون الصبا أو الحداثة أو الشباب
ladder- like nervous system	جهاز عصبي سلمي
Lange's nerves	أعصاب لانج
large-sized neurones	خلايا عصبية كبيرة الحجم
larva (larvae)	يرقة (يرقات)
larval stages	أطوار أو مراحل يرقية
lateral oviduct	قناة بيض جانبية
latero-dorsal cells or bodies	خلايا أو أجسام ظهرية جانبية
lens	عدسة
Lepidoptera	رتبة الحرشفيات
light - adapted	متكيف للضوء
light microscope	مجهر ضوئي
male organ	عضو ذكري
Mall ophaga	رتبة قمل الكتاب
Mallory triple stain	صبغة ملوري الثلاثية
mandibular glands	غدد فكية
marking scents	روائح للاقتفاء
maternal cells	خلايا الأم
maturation pheromones	فرومونات النضوج
maxillary segment	حلقة فكية
Mecoptera	رتبة ذبابة العقرب
median or common oviduct	قناة بيض وسطية أو عامة
medio-dorsal cells or bodies	خلايا أو أجسام ظهرية وسطية
medium culture	وسط غذائي أو زرعي
medium-sized neurons	خلايا عصبية متوسطة الحجم
medullar (medullae)	نخاع (نخع)
medullar externa	نخاع خارجي
medullar interna	نخاع داخلي

medullar terminalis	نخاع نهائي
metabolic activities	فعاليات أيضية
methods	طرائق
meiosis	انقسام اختزالي
mesothoracic ganglion	العقدة الصدرية الوسطية
metabolism	أيض
mid-brain	دماغ وسطي
mitochondria	متقدرات، مايتوكوندريا
mitosis	انقسام خيطي
mixed glands	غدد مختلطة
Mollusca	شعبة النواعم أو الرخويات
monochromatic	أحادية اللون أو الصبغة
mosaic fashion	على هيئة الموزاييك أو الفسيفساء
moult-inhibitting hormone	هرمون مثبط للانسلاخ
moulting	انسلاخ
moulting hormone	هرمون الانسلاخ
multinucleate	متعدد النوى
multipolar	متعدد الأقطاب
Nematoda	صنف الديدان الخيطية
nerids	عائلة الديدان الرملية
nerve cords	حبال عصبية
nerve ganglia	عقد عصبية
nerve impulses	إيعازات عصبية
nerve ring	حلقة عصبية
nervous corporis cardiacum I	العصب الأول للجسم القلبي
nervous corporis cardiacum II	العصب الثاني للجسم القلبي
nervous corporis cardiacum III	العصب الثالث للجسم القلبي
nervous system	الجهاز العصبي
neurilemma	غمد أو غلاف عصبي
neuroendocrine glands	غدد صم عصبية

neurofibrils	ليفات عصبية
neuropile	لبد عصبي
neurosecretions	إفرازات عصبية
neurosecretory cells	خلايا عصبية إفرازية
Nissl's bodies	أجسام نسل
Nissl's granules	حبيبات نسل
non-neural	غير عصبي
non-neural endocrine glands	غدد صم غير عصبية
Odonata	رتبة الرعاشات
olfactory acting pheromones	فرومونات تعمل عن طريق الشم
olfactory organs	أعضاء الشم
olfactory sex attractants	جاذبات الجنس الشمية
Oligochaeta	صنف القليلة الأهلاب
ommatidium (ommatidia)	عُيين، وحدة بصرية (عُيينات)
onion bodies	أجسام بصلية
oocytes	خلايا بيضية
oogenesis	عملية تكوين البيوض
Opisthobranchia	الصنف الثانوي خلفية الغلاصم
optic	بصري
optic cushion	وسادة بصرية
optic glands	غدد بصرية
optic stalks	سيقان بصرية
oral neural system	جهاز عصبي فمي أو فموي
orally acting pheromones	فرومونات تعمل عن طريق الفم
ordinary neurones	خلايا عصبية اعتيادية
organ culture	زرع الأعضاء
organ aemal	عضو ـ دموي
organe juxtaganglionnaire	عضو جار عقدي
organizing	مادة منظمة
Orthoptera	رتبة مستقيمة الأجنحة

osmoregulation	تنظيم الضغط الأوزموزي أو التنافذي
ovarian hormone	هرمون المبيض
ovary (ovaries)	مبيض (مبايض)
ovarioles	فصوص مبيضية
oviposition	عملية وضع البيض
ovoid	بيضوي
parabiosis	ربط تشريحي ـ فسلجي
parietal ganglion	عقدة جدارية
pedal ganglion	عقدة قدمية
pedicle	حامل أو سويق
Pelecypoda	صنف فأسية الأقدام
pericardial cavity	التجويف التاموري
pericadial sinus	جيب تاموري
peripheral nervous system	الجهاز العصبي المحيطي
persistent	ثابت
phase contract microscope	مجهر التباين الطوري
pheromone aggergation	فرومونات التحشد أو التجمع
phloxine	فلوكسين
photoreceptors	مستقبلات الضوء
pigment cells	خلايا صبغية أو ملونة
pigment granules	حبيبات صبغية
pigmentation	صبغة
pituitary gland	غدة نخامية
Platyhelminthes	شعبة الديدان المسطحة
Plecoptera	رتبة مطبقة الأجنحة
pleural ganglion	عقدة جنبية
plexus	ضفيرة
Polychaeta	صنف متعددة الأهلاب
Polarity	القطبية أو التقاطب
Polychromatic	متعددة الأصباغ أو الألوان

Postcommissural nerves	أعصاب خلف رابطية
prepubertal worm	دودة في مرحلة ما قبل البلوغ الجنسي
pimer pheromones	فرومونات أولية أو تمهيدية
primary germ cells	خلايا جرثومية أولية
primary male sex characteristics	صفات جنسية ذكرية أولية
protection	وقاية، حماية
prothoracic ganglion	العقدة الصدرية الأمامية
prothoracic glands	الغدتان الصدريتان الأماميتان (غدتا الانسلاخ)
prothoracotrophic hormone	الهرمون الغاذي للغدتين الصدريتين الأماميتين
protocerbrum	الدماغ الأول أو الأمامي
prosobranchia	الصنف الثانوي أمامية الغلاصم
prostornium	ما قبل الفم
pseudocoelomata	كاذبة الجوف
pseudoworkers = pseudergates	عمال كذبة
pubertal worm	دودة في مرحلة البلوغ الجنسي
Pulmonates	الصنف الثانوي الرئويات
radial nerves	أعصاب شعاعية
reflecting pigment	صبغة عاكسة
regeneration	الإخلاف أو التجدد
release organs	أعضاء محررة
releaser pheromones	فرومونات مُحرِّرَة
reproduction	تكاثر
reproductive cycle	دورة تكاثرية
retinal pigment	صبغة شبكية العين
retinular cells	خلايا شبكية العين
rhinophores	مجسات شمية
Rhynchocoela (Nemertinea)	شعبة الديدان الخرطومية أو المعتصمات (نيمرتينيا)
rhynchodaeum	مسلك خرطومي (قناة خرطومية)

ring-shaped	حلقية
rough or granular endoplasmic reticulum	شبكية أندوبلازمية خشنة أو حبيبية
scanning electron microscope	مجهر ألكتروني ماسح
Scaphopoda	صنف زورقية الأقدام
Schwan cells	خلايا شوان
seasonal changes	تغيرات فصلية
secondary male sex characteristics	صفات جنسية ذكرية ثانوية
secretory	إفرازية
secretory celle cycle	دورة إفرازية خلوية
secretory cycle	دورة إفرازية
secretory end feet	أقدام نهائية إفرازية
secretory nerve cells	خلايا عصبية إفرازية
secretory vacuoles	فجوات إفرازية
segmental ganglia	عقد حلقية
segmental nerve ganglia	عقد عصبية حلقية
semicentralized	شبه متمركز
seminal receptacle (spermatheca)	مستقبل منوي
seminal vesicle	حوصلة منوية
sensilla (sensillae)	شعيرة حسية (شعيرات حسية)
sensory cushion	وسادة حسية
sensory nerve cells	خلايا عصبية حسية
sensory papilla	حليمة حسية
sensory pore	الفتحة أو الثغرة الحسية
sex attractants	جاذبات الجنس
sex cells	خلايا جنسية
sexual differentiation	التمايز الجنسي
sexual reproduction	تكاثر جنسي
sexual maturation	نضج أو بلوغ جنسي
shrimp	روبيان

sham operation	عملية جراحية زائفة
simple bilateral symmetry	تناظر جانبي بسيط
simple neurohaemal organ	عضو عصبي ـ دموي بسيط
smooth endoplasmic reticulum	شبكة أندوبلازمية ملساء
somatic	جسيمة أو بدنية
species-specific	خاصة بالنوع
sperm tubes	أنابيب منوية (أنابيب الحيامن)
spermatheca (seminal receptacle)	مستودع منوي (مستقبل منوي)
spermatocytes	خلايا منوية
spermatogensis	عملية تكوين النطف أو الحيامن
spermatophore	حامل الحيامن
stalk	ساق
stimulating hormone	هرمون محفّز
storage and release organ	عضو خزن وتحرير
storage organs	أعضاء خزن
storage zone	منطقة الخزن
strobilation	تكوين قطع الجسم
subesophageal ganglion	عقدة تحت مريئية
subpharyngeal ganglion	عقدة تحت بلعومية
supernumerary heads	تعدد الرؤوس
supra-pharyngeal ganglion	عقدة فوق بلعومية
swarm	حشرم
syncytium	مدمج خلوي
synthesis	بناء أو تركيب
target organs	أعضاء هدف
techniques	تقنيات
temporary	مؤقت
terminal filament	خيط نهائي
terrestrial trails	فرومونات لاقتفاء الأثر على الأرض
testicles (testes)	خصية (خصى)

thermoregulation	تنظيم الحرارة
thoracic	صدري
thoracic glands	غدد صدرية (غدد الانسلاخ)
thoracotrophic hormone	هرمون غاذ للغدتين الصدريتين
thyroid gland	الغدة الدرقية
Thysanura	رتبة شعرية الذنب
thoracic ganglion	عقدة صدرية
trachial	قصيبية
tract of neurosecretory axons	مسلك أو مسار المحاور العصبية الإفرازية
trail marking pheromones	فرومونات لاقتفاء الأثر
transverse connectives	روابط عصبية مستعرضة
transverse fission	انشطار مستعرض
Trichoptera	رتبة خيطية الأجنحة
tritocerebral commissure	رابط الدماغ الثالث
tritocerebrum	الدماغ الثالث أو الأخير
true nerve cells	خلايا عصبية حقيقية
tubercula pubertalis	درنات البلوغ الجنسي
Turbellaria	صنف المعكرات
ultraviolet microscope	مجهر فوق البنفسجي
vagina	مهبل
Vase deferens	وعاء منوي ناقل
vasa deferentia	أوعية أو قنوات منوية ناقلة
vegetative nervous system	الجهاز العصبي الخضري
Ventral commissure	رابط سفلي أو بطني
ventral glands	الغدد السفلية (غدد الانسلاخ)
ventral lobe	فص سفلي أو بطني
ventral nerve cord	حبل عصبي بطني
visceral nervous system	الجهاز العصبي الأحشائي
vesicula seminalis	حوصلة منوية
vital stains	صبغات حيّة

vitellogenesis	عملية تكوين المح
vitellogenin	بروتين محّي
vitrella (vitrellae)	زجاجة أو خلية المخروط (زجاجات، خلايا المخروط)
Weismann's ring	حلقة وايزمان
X– organ (X– organs)	عضو- X (أعضاء- X)
X– ray	أشعة X أو أشعة سينية
X– ray microscope	مجهر الأشعة السينية
Y– organ (Y– organs)	عضو- Y (أعضاء- Y)

REFERENCES المصادر

أ ـ المصادر المكتوبة باللغات الأجنبية :

Agrawal, U. and Sharma, S. (1974). Activities of neurosecretory cells of cerebral ganglion of **Pheretima posthuma,** as indicated by changing number of PF- positive elements. Zool. Beitrage 23, 469-476.

Alexandrowicz, J.S. (1964). The neurosecretory system of the vena cava in Cephapoda. I **Eledone cirrosa.** J.Marine Biol. Ass. U.K. 44, 111-132.

Alexandrowicz, J.S. (1965). The neurosecretory system of vena cava in Cephalopoda. II. **Sepia officinalis** and **Octopus vulgaris.** J. Marine Biol, Ass. U.K. 45, 209-228.

Alonso-Bedate, M. and Squeros, E. (1983). Neurosecretory cells in the cerebral ganglia of clitellated **Allolobophora caliginosa.** Acta Embryol. Morphol. Exper. n.s. 4, 93-103.

ALSharook. Z.M. (1975). Activity of the cerebral neuroendocrine system in **Nereis** (Poly chaeta, Annelida). A thesis submitted for the degree of Doctor of Philosophy in the University of New-castle upon Tyne.

AL-Sharook, Z.M. (1989). Endocrine control of ovarian development in autogenous mosquito **Culex pipiens molestus,** Forskal. J. Educ. and Sci. 9, 152-161.

AL-Sharook, Z.M. and Golding, D.W. (1979). Pattern of cerebral endocrine activity in **Nereis** deversicolor (Annelida Polychaeta). Mar Behav. Dhysiol. 6., 95-104.

AL-Sharook, Z.M., Golding, D.W. and Whittle, A.C. (1975). Morphometric and cytological correlates of endocrine activity in **Nereis** (Annelida; Polychaeta). Mar. Behav. Physiol. 3., 167-180.

AL-Yousuf, S. (1987). Neurosecretory cells in certain earthworms species

(Oligochaete). Qatar. Univ. Sci. Bull. 7, 239-253.

Aros, B.and Vigh, B. (1961). Neurosecretory activity of the central and peripheral nervous system in the earthworm. Acta Biol. Hung. 12, 169-186.

Aros, B. and Vigh B. (1962). Neurosecretion as a holocrine gland function in Lumbricidae. Acta. Biol. Hung. 13, 117-129.

Avel, M. (1929). Recherches expérimentales sur les caractères sexuels somatiques des Lombriciens. Bull. Biol. France et Belgique 63, 149-318.

Baid, I.C. and Gorgees, N.S. (1975). Presence of elementary neurohaemal organs in the lumbricid worm, **Dendrobaena atheca** Cernosvitov. J.Anim. Morphol. Physiol. 22, 129-133.

Baid, I.C. and Gorgees, N.S. (1977). On the neurosecretory system of **Dendrobaena atheca** Cernosvitov. J. Morph. 153, 163-186.

Baid, I.C., Hafidh, R.A. and Dabbagh, S. (1967). Studies on the neurosecretory cells in the cerebral ganglion of **P.magnum magnum** (Pretzman). Experientia 123. 564.

Baid, I.C., Hafidh, R.A. and Dabbagh, S. (1968). Studies on the neurosecretory cells of the thoracic ganglion of **Potamon magnum magnum** (Pretzman). Zool.Anz. 180, 22-23.

Barber, V.C. (1967). A neurosecretory tissue in **Octopus.** Nature 213, 1042-1043.

Bargmann, W. (1949). Uber die neurosekretorische Verknüphung von Hypothalamus und Neurohypophyse. Z. Zellforsch. 34, 610-634.

Bargmann, W. and Von Hehn, G. (1968). Über das axialorgan (mysterious gland') von **Asterias rubens.** L.Z. Zellforsch. mikrosk: anat. 88, 262-277.

Barth, R.H. (1961). Hormonal control of sex attractant in the Cuban cockroach. Science, N.Y. 133, 1598-1599.

Barth, R.H. (1965). Insect mating behaviour: endocrine control of a chemical communication system. Science, N.Y. 149, 882-883.

Barth, R.H. and Lester, L.J. (1973). Neurohumoral control of sexual behaviour in insects. Ann. Rev. Ent. 18, 445-472.

Bell, W.J. and Barth, R.H. (1971). Evidence for juvenile initiated yolk deposition in a cockroack. Nature, N.B. 230, 220-221.

Brandenburg, J. (1956). Neurosekretorische Zellen des Regenwurms. Naturwissenschaften 43, 453.

Brown, F.A. and Wulff, V.J. (1941). Chromatophore types in **Grangon** and thier endocrine control. J. cell. comp. Physiol. 18, 339- 353.

Bunt, A.H. and Ashby, E.A. (1967). Ultrastructure of the sinus gland of the crayfish, **Procambarus clarkii** Gen. Camp. Endocrinol. 9, 334-342.

Burnett, A.L, and Diehl, N.A. (1964). I. Types distribution and origin of nerve elements. J. Exptl. Zool. 157, 217-226.

Burnett, A.L., Diehl, N.A. and Diehl, F. (1964). The nervous system of Hydra. II. Control of growth and regeneration by neurosecretory cells. J. Exptl. zool. 157, 237-250.

Butenandt, A., Beckmann, R., Stamm, D. and Hecker, E. (1959). Uber den Sexuallockstoff des Seiden-spinners **Bombyx mori,** Reindarstellung und Konstitution. Z.Naturf. 14b, 283-284.

Carlisle, D.B. (1953). Studies on **Lysmata seticaudata** Risso (Crustacen Decapodia). VI. Notes on the structure of the neurosecretory system of the eye stalk. Pubbl. Staz. Zool. Napoli 24, 435-447.

Carlisle D.B. (1959). On the sexual biology of **Pandalus borealis (Crustacea Decapoda). I. Histology of incretory elements. J. Mar.biol. Ass. U.K. 38, 381-394.**

Carthy, J.D. (1951) **The orientation of two allied species of British ant.Behariour** 3, 275-318.

Casanova, G. (1955) **Influence du prostomium sur la régénération caudale Chez Platynereis massilliensis** (Moquin-Tandon) C. r. Acad. sci Paris 240., 1814-1816.

Cazaux, M. and André, F. (1972a). Rôle des ganglions cérébroides dans la croissance pondérate du Lombricien **Eisenia foetida** Sav C.r. Acad. Sci. Paris 274, 1550-1553.

Cazaux, M.and André, F. (1972). Rôle accélérateur et rôle inhibiteur des ganglions cérébroides sur la croissance du Lombricien **Eisenia**

foeticla. Sav., dans les conditions expérimentales. C.r. Acad. Sci. Paris 274, 2905-2908.

Chaet, A.B. and Mc Connaughy, R.A. (1959). Physiologic activity of nerve extracts. Biol. Bull. mar.biol. Lab., Woods Hole 177, 407-408.

Chapron, C. and Chapron, J. (1973). Induction de la régénération postérieure chez Annélides du genre **Lumbricus.** C.r. Acad. Sci. Paris 276 (D), 2641.2694.

Chariaux-Cotton, H. (1954). Découverte chez un crustacé amphipode **(Orhestia gammrlla)** d'une glande endocrine responsable de la différenciation de Caractères sexuels primaires et Secondaires mâles. Compt. Rend. 239, 780-782.

Cooke, I.M. (1966). The sites of action of pericadial organ exract and hydroxy tryptamine in the decapod crustaean heart. Am.Zoologist 6, 107-121.

Czechowicz, Kand Zarzycki, J. (1970). Studies on the ultrastructure of the nervous system in Leeches. Fotia morph. 29, 45-50.

Davey, K.G. (1966) Neurosecretion and molting in some parasitic nematodes. Am. Zoologist 6, 243-249.

Davey, K.G. and Kan, S.P. (1967) Endocrin bases for ecdysis in a parsitic nematode. Nature 214, 737-738.

Doane, W.W. (1973). Role of hormone in insect development. In "Development System In Insect. Ed. by Counce, F.J. and Waddington C.H. pp.291-497.

Dogra, G.S. (1968). Studies in situ on the neurosetory system of the earthworm, **Pheretima posthuma. J. Zool. (London), 156, 109-118.**

Duchesne, P.Y. (1969). Phénoménes neurosecretoires an niveau du ganglion caudal de la Sangsu **Hirado medicinalis**. Gr.seanc. Soc. Biol. 163, 998-1000.

Durchon, M., (1952). Recherches expérimentales sur deux aspects de la reproduction chez les annélides. Polychetes: L'epitoque et al stolonisation. Annls. Sc. Nat. Zool. XI, 14, 117-206.

Durchon, M. and Marcel R. (1962). Influence du cerveau sur la régénération

postérieure chez Nereis **diversicolor.** C.r. Soc. Biol. Paris 156, 661-663.

Durchon, M., and Porchet, M., (1971). premièrés donnees quantitative sur l'activité endocrine du cerveau des Nereidiens au cours de leur cycle sexuel. Gen. Comp. Endocr. 16, 555-565.

Durand, J.B. (1956). Neuroseretory cell types and their secretory activity in the crayfish. Biol. Bull. III, 62-76.

Elofsson and kouri (1971). Ultrastructure of the chromatophores of **Crangon and Pandalus** (Crustacea). J.ultrastructure Res. 36, 263-270.

Engelmann, F. (1960). Mechanism controlling reproduction in two viviparous roaches (Blattaria). Am. N.Y. Acad. Sci. 89, 516-536.

Fuchs, M.S., Schlaeger, D.A. and Schroyer, C. (1979). ecdysone dose not induce ovarian development in adult **Aedes aegypti.** J.Exp. Zool. 207, 153-159.

Gabe, M. (1953). Particularité morphologiques des cellules neurosécretices chez quelques Prosobranches monotocardes. Compt. Rend. 236, 323- 325.

Gabe, M. (1966). "Neurosecretion Pergamon Press, Oxford.

Gallissian, A. (1963). Action des gonglions cérébroide sur la diapause et la régénération d'**Eophila dollfusi** Tétry (Lumbricide). C.r. Acad. Sci. Paris 256, 1158

Cllissian, A. (1973). Role des cellules neurosecretrices dans le determinisme de la diapause et de la régénération postérieure chez le Lombricidae **Eophila dollfusi:** Tetrey C.r. Acad. Sci Paris. 276 (D), 2721-2723.

Gary, N.E (1962). Chemical mating attractants in the queen honey bee. Science N.Y., 136, 773-774.

Gary, N.E. (1963). Observation of mating behaviour in the honey bee. J. Apicult, Res. 2, 3-13.

Gersch. M. and Richter, K (1961). Experimentelle Untersuchungen des physiologischen Farbwechsels von **Pisicola geometra** (Hirudinea). Zool. Jb. Zool. Physiol. 69, 273-284.

Gersch. M. and Scheffel, H. (1958). Sekretorisch tätige Zellem in nervensys-

tem von **Ascaris.** Naturwissen schaften. 45, 345-346.

Golding. D.W (1967a). The diversity of secretory neurones in the brain of **Neries.** Z.Zellforsch. Mikroskop- Anat. 82, 321-334.

Golding D.W. (1967b). Neurosecretion and regeneration in **Nereis.** I. Regeneration and the role of the supraoesophageal ganglion Gen. Comp. Endocr. 8., 348-355.

Golding, D.W (1967c). Neurosecretion and regeneration in **Nereis.** II. The prolonged secretory activity of the supraoesophageal ganglion. Gen. Comp. Endocr. 8,356-367.

Golding, D.W. (1967d). Regeneration and growth control in **Neries.** I. Growth and regeneration, J. Embryol. Exptl. Morph. 18, 67-77.

Golding, D.W. (1967e). Regeneration and growth control in **Nereis.** II. An axial gradient in growth potentiality. J. Embryol. Exptl. Morph. 18, 79-90.

Golding, D.W. (1972). Studies in the comparative neuroendocrinology of polychaete reproduction. Gen. Comp. Endocr. Suppl. 3, 580-590.

Gorgees, N.S. (1974). On the neurosecretory system of **Dendrobaena atheca** Cernovito and its role in regeneration. M.Sc. Thesis submitted to College of Science, University of Mosul.

Gorgees, N.S. and Baid, I.C. (1975). Presence of neurosecretory cells in the vegetative nervous system of **Dendrobaena atheca** Cernosvitov. Experientia 31, 430.

Gorgees, N.S. and Rashan. L.J. (1976). Further observation on the B-type neurosecretory cells in the thoracic ganglion the crab, **P.magnum magnum** (Pretzman). Z. mikrosk.-anat. Forsch. Leipzig 90, 959-967.

Hagadorn., I.R. (1958). Neurosecretion and the brain of the rhynchobdellid leech, **Theromyzon rude.** J.Morph. 102, 55-90.

Hagadorn., I.R. (1962) Neurosecretion phenomena in the leech, **Theromyzon rude.** In "Neurosecretion" H.Heller and R.B. Clark, eds. pp.313-321. Academic press, New york.

Hagadorn, I.R (1966). Neurosecretion in the Hirudinea and its possible role in reproduction. Am Zool, 6, 251-261.

Hagadorn, I.R. (1967). Hormonal control of spermatogenesis in **Hirudo medicinalis.** In "Neurosecretion pp.219-228 (ed. F. Stutinsky). Berlin: Springer.

Hagadorn, I.R., Bern, H.A. and Nishioka, R.S. (1963) The fine structure of the supraoesophageal ganglion of the rhynchobdellid leech, **Theromyzon rude with** special reference to neurosecretion, Z. Zellforsch. mikroskop. anat. 58, 714-758.

Hagedorn, H.H., O'Connor, J.D., Fuchs, M.S., Sage, B., Schlaeger, D.A. And Bohm, M.K. (1975). The ovary as a source of ecdyson in an adult mosquito. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 72, 3255-3259.

Hagedorn, H.M., Turner, S., Hagedorn, E.A., Pontecorvo, D., Green bourn, P., Pefiffier, D., Wheelock G. and Flanagan, T.R. (1977). Postermergence growth of the orarian follicles of **Aedes aegypti.** J.Insect Physiol. 33,203-206.

Hamaker, J.I. (1898). The nervous system of **Nereis virens** Sars. A study in comparative neurology. Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 32, 89-124.

Harms, J.W. (1948). Uber ein inkretorische Cerebral organ bei Lumbriciden, sowie Beschreibung eines verwandten organs bei drei neuen Lycastis - Arten. Arch. Entwicklungs mech. Org. 143, 332-346.

Hauenschild, C. (1956)-Hormonale hemmung der geschlechtsveife und metamorphose bei dem poly chaeten **Platynereis dumevilli.** Z.Naturforsch. 11b, 125-132.

Hauenscheild, C., Fischer, A. and Hofmann, D.K. (1968). Untersuchungen am pacifischen palolowurm **Eunice viridis** (Polychaeta) in Samoa. Helgol. wiss. Meeresunters 18, 254-295.

Herlant- Meewis, H. (1955). Neurosecretion chez les Oligochactes. Bull. Acad. Roy. Belg. Cl. Sci. 41, 500-506.

Herlant-Meewis, H. (1956a). Phénomènes- urosécrétoires et ponte chez **Eisenia foetida** Sav. C.R. and. hebd. Sci. (Paris) 243, 823-825.

Herlant- Meewis. H. (1956b). Croissance et neurosécrétion chez **Eisenia foetida** (Sav.). Ann-Sci. Nat. Zool. 11, 185-196.

Herlant- Meewis, H. (1962). Neurosecretory phenomena during regeneration

of nervous centres in **Eisenia foetida.** In: "Neurosecretion" (H. Heller and R.B. Clark, eds.) pp.267-274. Academic Press, New York.

Herlant- Meewis, H. (1964). Regeneration in annelids. Advan. Morphogenesis 4, 155-215.

Herman, W.S. (1967). The ecdysial glands of Arthropods. Intern. Rev. Cytol. 22, 269-347.

Highnam, K.C. (1962). Neurosecretory control of ovarian development in **Schistocerca gregaria.** Q.Jl. microsc. Sci, 103, 57-72.

Highnam, K.C. (1964). Endocrine relationships in insect reproduction. In "Insect Reproduction" pp.26-42. Symp. No.2. Royal Ent. Soc. Lond.

Holmgren, N., (1916) Zur Vergleichen den Anatomie des Gehirns Von Polychaeten, Onychophoren Xiphosuren Arachniden, Grustaceen, Myriapoden und Insekten. K. Svenska Vetensk. Akad. Hanll 561., 1-303.

Hubl, H. (1953). Die inkretorischen Zellelemente im Gehirn der Lumbriciden. Arch. Entwick lungsmech, Org. 146, 421-432.

Hubl, H. (1956). Uber die Beziehungen der neurosekretion Zum Regenerationges chehen bei Lumbriciden nebst Beschreibung eines neuartigen neurosek retorischen Zell typs in Unterschlund- ganglion. Arch. Entw. Mech. Org. 149, 73-87.

Jacobson, M., Beroza, M. and Jones, W.A. (1960). Isolation, identification and synthesis of the sex attractant of the gypsy moth. Sience, N.Y. 132, 1011-1012.

Joosse, J. (1964). Dorsal bodies and dorsal neurosecretory cells of the cerebral ganglia of **Lymanaea stagnalis** L. Arch. Neerl. Zool. 16, 1-103.

Kamemoto, F.I. (1964). The influence of the brain on osmotic and ionic regulation in earthworms-Gen. Comp. Endocr. 4, 420-426.

Kanatani, H. (1969). Mechanism of starfish spawing: action of neural substance on the isolated ovary. Gen. Comp. Endocr. Suppl. 2, 582-589.

Karlson, P. (1960). Pheromones. Ergebn. Biol. 22, 212-225.

Karlson, P. and Butenandt, A. (1959). Pheromones (ecto hormones) in inseds. A. Rer. Ent. 4, 39-58.

Kleinholz, L.H. (1961). Pigmentary effectors. Physiology of Crustacea. II. Ed. Waterman, T.H. Academic Press, London and New York.

Kleinholz, L.H. (1936). Crustacean eyestalk hormones and retinal pigment migration. Biol. Bull. Woods Hole 70, 159-184.

Kinoshita, K. and Kawashima, S. (1986). Differential localization of vasopressin- and oxytocin- immuno- reactive cells and Conventional neurosecretory cells in the ganglia of the earthworm **Pheretima hilgendorfi**. J. Mor. Ph. 187, 343-351.

Knowles, F.G.W. (1953). Endocrine activity in the crustacean nervous system- Proc. roy. Soc. 141, 248-267.

Knowles, F.G.W. (1954) Neurosecretion in the trilocerebral complex of crustaceans. Pubbl. Staz. zool. Napoli. 24, 74-78.

Knowles, F.G.W. (1955). Crustacean color change and neurosecretion. Endeavour 14, 95-104.

Knowles, F.G.W. (1956). Some problems in the study of colour change in crustaceans. Ann. Sci. nat. (Zool.) 189, 315-324.

Knowles, F.G.W. (1958). Electron microscopy of a crustacean neurosecretory organ. In: Ii Internat. Symp. Neurosekretion. W. Bargmann et al. (eds.). Springer, Berlin.

Knowles, F.G.W. (1962). The ultrastructure of a crustacean neurohaemal organ. In "Neurosecretion H. Heller and R.B. Clark, eds.) pp. H-88. Academic Press, New York.

Knowles, F.G.W. and Carlisle, D.B. (1956). Endocrine control in the Crustacea. Biol. Rev. 31, 396-473.

Koller, G. (1928). Versuche uber die inkretorischen Vorgane beim Garneelenfarbwechsel. Z. Vergeleich. Phyiol. 8, 601-612.

Lawrence, J.M., Craig, J.V. and Clough, D. (1972). The presence of a hyperglycemic factor in the suprapharyngeal ganglia of **lumbricus terrestris.** Gen. Comp. Endocr. 18, 260-267.

Lechenault, H. (1962). Sur l'existence de cellules neurosécrétrices dans les ganglions cérébroides des lineidae (Heteronemertes). Compt Rend. 255, 194-196.

Lechenault, H. (1965). Neurosécrétion et osmorégulation chez les lineidae (Héteronemertes). Comp. Rend. 261, 4868-4871.

Lentz, T.L. (1965) Fine structural changes in the nervous system of the regenerating hydra. J. Exptl. Zool., 159, 181-194.

Lever, J. (1957). Some marks on neurosecretory phenomena in **Ferrissia sp.** (Gastropoda Pulmonata). Konink. Ned. Acad. Wetenschap. Proc. (C) 60, 510-522.

Liver, J. (1958). On the occurrence of a paired follicle gland in the lateral lobes of the cerebral ganglia of some Ancylidae. Proc. Kon. Ned. Acad. Wet. (C) 61, 235-242.

Liver, J.Kok, M., Meulemen, E.A., and Joosse, J. (1961). On the location of Gomori- positive neurosecretory cells in the central gauglia of **Lymnaea stagnalis** Koninkl. Ned. Acad. Wetenschap. Proc. (C) 64, 640-647.

Loher, W. (1960). The chemical acceleration of the maturation process and its hormonal control in the male of the desert locust. Proc. -R- Soc. Lond. (B) 153, 380-397.

Lubet, P. (1955). Le déterminisme de la ponte chez les lamellibranches **(Mytilus edulis** L.) Intervention des ganglions nerveux. Compt. Rend. 241, 254-256.

Lubet, P. (1956). Effets de l'ablation des centres nerveux sur l'émission des gamétes chez **Mytilus edulis** L. et **Chlamys vavia** L. (Mollusques Lamellibranches). Ann. Sci: Nat. Zool. Biol. Animal 18, 175-184.

Luscher, M. (1962). In "Insect Polymorphism. Social control of polymorphism in termites. Ed. Kennedy, J.S. Symp. No.1. Royal Ent. Soc. lond. 57-67.

Malecha, J. (1970a). Etude, en culture organotypique, du controle hormonal de la spermatogenèse. chez **Hirudo medicinalis** (Hirudinee Gnathobdelliforme). Gen. Comp. Endor. 14, 313-320.

Malecha, J. (1970b). Etude expérimentale de la maturation sexuelle chez les Hirudinées. Bull. Soc. zool. Fr. 95, 517-528.

Martoja, M. (1965). Existence d'un organe juxta ganglionnaire chez **Aplysia punctata** Cuv. (Gasteropode Opisthobranche). Compt. Rend. 260, 4615-4617.

Martin, R. (1980). Fine structure of the neurosecretory system of the vena cava in **Octopus.** Brain Research 8, 201-205.

Matsumoto, K. (1959). Biol. J. Okayama Univ. 5, 43 (Cited by Gabe, 1966).

Menon, M. (1976). Hormone- pheromone relationship of male **Tenebrio molitor,** J. Insect Physiol 22, 1021- 1023.

Menon, M. (1970). Hormone- pheromone relationships in the beetle, **Tenebrio** molitor. J. Insect Physiol. 16, 1123- 1139.

Nagabhushanam, R. and Hanumante, M.M. (1977). Histological and histochemical studies on the neurosecretory cells of the oligochaete **Perionyx excavatus.** J. Anim. Morphol. Physiol. 24, 259-268.

Nayar, K.K. (1958). Studies on the neurosecretory system of **Iphita limbata** Stal. V. Probale endocrine basis of oviposition in the female insect. Proc. Indian Acad. Sci. 47, 233-251.

Norris, M. J. (1952). Reproduction in the desert locust **Schistocerca gregaria** Forsk. in relation to density and phase. Anti-Locust Bull. no.13.

Okada, Y.K. (1929). Regeneration and fragmentation in syllidian polychaetes. Arch. Entw. Mech. 115, 542-600.

Otremba, P. (1961). Beobachtungen and neurosekretorischen Zellen des RegenwÜirmes **Lumbricus** sp.. Z. Zellforsch. 54, 421-436.

Pearse, A.G.E. (1968). Histochemistry, Theoretical and applied. Churchill, London.

Pearse, A.G.E. (1985). Histochemistry, Theoretical and applied. Churchill, London.

Perkin, E.B. (1928). Colour changes in Crustaceans, especially in Palaemonetes. J. Exptl. Zoo;. 50, 71-105.

Porchet, M., (1970) Relations entre le Cycle hormonal Cérébral et l'évolution

ovocytaire chez **perinereis cultrifera** Grube annélide polychète. Gen. Comp. Endocr. 15, 220-231.

Potter, D.D. (1958). Observations on the neurosecretory system of portunid crabs. In "Second International Symposium on Neurosecretion" W. Bargmaun **et al.,** ed., pp.113-118. Springer. Berlin.

Pouchet, G. (1876). Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. J. Anat. Physiol. 12, 1-90 and 113-165.

Prasad, O. and Kumar, P. (1984). Neuroendocrinological adaptations in some tropical earthworms. Z. mikrosk-anat. Forsch. 98, 302-312.

Raschan, L.J. and Gorgees, N.S. (1977a). Histochemical observations on the giant neurosecretory cells of the thoracic ganglion of the adult and juvenile Crabs, **Potamon magnum magnum** (Pretzman). Acta biol. Acad. Sci. hung. 28, 299-310.

Rashan, L.J. and Gorgees, N.S. (1977b). Seasonal changes in the enzmatic distribution of acid and alkaline phosphatases activity in the B cells of the thovacic ganglion of freshwater crab, **P. magnum magnum** (Pretzman). folia histochemica etcytochemica 15, 19-26.

Rashan. L.J. and Gorgees, N.S. (1977c). Acid and alkaline phosphatases activity in the giant neurosecretory cells of the thoracic ganglion of the juvenile crab, **Potamon magnum magnum** (Pretzman). Zool. Jb. Anat. 98, 91-94.

Rashan, L.J. and Gorgees, N.S. (1977d). Histochemistry of the mucosubstances in the giant neurosecretory cells in the thoracic ganglion of the adult crab, **Potamon magnum magnum** (Pretzman). Acta Histochem. Cytochem. 10, 407-412.

Rashan, L.J. and Gorgees, N.S. (1977). Seasonal histo chemical studies on the B cells of the thoracic ganglion of the freshwater crab, **Potomon magnum magnum** (Pretzman). Cell. Molec. Biol. 22, 131-145.

Rashan, L.G. Gorgees, N.S. and Al-Azawi, T.F. (1989). Some histochemical studies on the neurosecretory cells in the eyestalk of the crad, **Potamon magnum magnum** (Pretzman). Curr Sci. 58, 1039-1041.

Rasham, L.J. Jwaied, A., and Al-kamawy, N.D. (1983) Studies on the histo-

chemistry of the C cells of the thoracic ganglion of the crab, **Potomao magnum magnum** (Pretzman). Zool. Anz. Jana 211, 227-233.

Rogers, W.P. (1968). Neurosecretory granules in the infective stage of **Haemonchus contortus. parasitology** 58, 657-662.

Rohde, E. (1887). Histologische Untersuchangen über das Nervensystem der polychaten. Zool. Berl 2, 1-81.

Scharrer, B. (1935). Über das Hanstromsche Organ X bei Opisthobranchiern. Publ. Staz. zool. Napoli 15, 132-142.

Scharrer, B. (1936). Über Drusennervenzellen im Gehirn von **Nereis virens** Sars. Zool. Anz. 133, 299-302.

Scharrer, B. (1937). Über sekretorisch tätige Nervenzellen bei wirbellosen Tieren. Naturwissenchaften 25, 131-138.

Scharrer, E.and Scharrer B. (1937). Über Drusennerenzellen and neurosekretorische Organe bei Wirbellosen und Wirbeltieren. Biol. Rev. 12, 185-216.

Schaeger, D.A., Fuchs, N.S. and Kang, S.H. (1974). Ecdysone-mediated stimulation of dopa deca-carboxylase activity and its relationship to ovarian development in **Aedes aegypti.** J. Cell. Biol. 61, 454-465.

Speidel, C.C. (1919). Gland cells of internal secretion in the spinal cord of the skates. Papers Dep. Mar. Biol. Carnegie Inst. Washington 13, 1-31.

Takeuchi, N. (1965). Neurosecretory elements in the central nervous system of the earthworm. Sci. Rep. Tohoku Univ. ser. IV Biol.31, 105-116.

Thomsen, E. (1952). Functional significance of the neurosecretory brain cells and corpus cardiacum in the female blowfly, **Calliphora erythrocephala** Meig. J. exp. Biol. 29, 137-172.

Van Handel, E. (1976). The chemistry of egg maturation in the unfed mosquito **Aedes atropalus.** J.Insect Physiol., 22, 521.

Vicente, N. (1966). Sur les phenomenes neurosecretoires chez les Gasteropodes Opisthobranches. Compt. Rend. 263, 382-385.

Whittle, A.C. and Golding, D.W. (1974). The infracerebral gland and cere-

bral neurosecretory system a prabable neuroendocrine complex in Phyllodocid polychaetes. Gen. Comp. Endocr. 24, 87-98.

Wigglesworth, V.B. (1936). The function of the corpus allaturn in the growth and reproduction of **Rhodnius Prolexus** (Hemiptera). Q. JI. microsc. Sci. 79, 91-121.

Wigglesworth, V.B. (1940). The determination of character at metamorphosis in **Rhodnius prolexus** (Hermiptera) J. exp. Biol., 17, 201-222.

Wilmot, T.T. (1986). A simulation model of the population of **Culex pipiens** based in part upon field studies of the immature stags. A dissertation for Ph. D., University of Colifornia. Los Angeles, p.97.

Wilson, E.O. (1963). Pheromones. Sci. Am. 208, 100-114.

Zahid, Z.R. (1977). A light microscopical study on the neurosecretory system of **Allolobophora Caliginosa** and **Allolobophora rosea** (Annelida, Oligochaeta). Bull. Biol. Res. Cent. 9, 75-92.

ب ـ المصادر المكتوبة باللغة العربية :

الشاروك، زهير محمد عبداللّه وكوركيس، نجم شليمون (١٩٨٩). اللافقريات. مديرية دار الكتب للطباعة والنشر. جامعة الموصل.

جويد، عبد النبي (١٩٨٩). دراسة فسلجية للجهاز العصبي الإفرازي لدودة الأرض *Aporrectodea Caliginosa* واستجابته تجاه درجات الحرارة المختلفة. أطروحة ماجستير مقدمة لكلية العلوم، جامعة الموصل.

فهرس المحتويات

التقديم ٥
المقدمة Introduction ٧
التنسيق العصبي والكيميائي Nervous and Chemical Coordination ٨
الخلايا العصبية الإفرازية Neurosecretory Cells ٨
بناء الهرمونات Hormones Synthesis ٩
طرائق الكشف عن الغدد الصم العصبية Methods
for the Detection of Neuroendocrine Glands ١١
١ ـ استخدام التقنيات techniques المختلفة ١٢
٢ ـ استخدام الطرائق التجريبية experimental methods ١٣
شعبة اللاسعات أو إمعائية الجوف
PHYLUM CNIDARIA OR COELENTERATA ١٥
الغدد الصم في اللاسعات ENDOCRINE GLANDS IN CNIDARIA .. ١٧
شعبة الديدان المسطحة PHYLUM PLATYHELMINTHES ٢٣
الغدد الصم في الديدان المسطحة
ENDOCRINE GLANDS IN PLATYHELMINTHES ٢٥
شعبة الديدان الخرطومية أو المعتصمات
PHYLUM RHYNCHOCOELA OR NEMERTINEA ٣١
الغدد الصم في الديدان الخرطومية أو نيمرتينيا ENDOCRINE
GLANDS IN RHYNCHOCOELA OR NEMERTINEA ٣٣
شعبة الديدان الكيسية PHYLUM ASCHELMINTHES ٣٧

الغدد الصم في الديدان الكيسية
ENDOCRINE GLANDS IN ASCHELMINTHES ٣٩
شعبة الديدان الحلقية PHYLUM ANNELIDA ٤٣
الغدد الصم في الديدان الحلقية
ENDOCRINE GLANDS IN ANNELIDA ٤٥
أ ـ الغُدد الصم في المتعددة الأهلاب
Endocrine Glands in Polychaeta ٤٥
١ ـ الدماغ ٤٥
٢ ـ العقدة العصبية تحت البلعومية ٤٥
٣ ـ الحبل العصبي البطني ٤٥
ب ـ الغدد الصم في القليلة الأهلاب
Endocrine Glands in Oligochaeta ٦١
الجهاز العصبي في صنف القليلة الأهلاب
Nervous System in Oligochaeta ٦١
الدورة الإفرازية الخلوية Secretory Cell Cycle ٧٠
١ ـ المرحلة الإفرازية الأولى ٧٠
٢ ـ المرحلة الإفرازية الثانية ٧٠
٣ ـ المرحلة الإفرازية الثالثة ٧٠
٤ ـ المرحلة الإفرازية الرابعة ٧١
د ـ وظائف الغدد الصم في القليلة الأهلاب
Functions of Endocrine Glands in Oligochaeta ٧٤
١ ـ الغدد الصم والنمو Endocrine Gland and Growth ٧٤
٢ ـ الغدد الصم والتجدد Endocrine Glands and regeneration ٧٥
٣ ـ الغدد الصم والتكاثر Endocrine Glands and Reproduction ٧٧
٤ ـ الغدد الصم والسبات Endocrine Glands and Diapause ٧٨
٥ ـ الغدد الصم وتنظيم الضغط التنافذي أو الضغط الأوزموزي
Endocrine Glands and Osmoregulation: ٧٩

٦ ـ الغدد الصم وتنظيم مستوى الكلوكوز في الدم
Endocrine Glands and Regulation of Blood Glucose Level ٧٩
جـ ـ الغُدد الصم في العلقيات Endocrine Glands in Hirudinea ٨٠
الغدد الصم والتكاثر Endocrine Glands and Reproduction ٨٢
الإفرازات العصبية وتغير اللون Neurosecretion and Colour Change ٨٤
شعبة مفصلية الأقدام PHYLUM ARTHROPODA ٨٥
الغدد الصم في مفصلية الأقدام
ENDOCRINE GLANDS IN ARTHROPODA ٨٧
أولاً: الغدد الصم في القشريات Endocrine Glands in Crustacea ٨٧
أ ـ الخلايا العصبية الإفرازية ٨٧
ب ـ الأعضاء العصبية ـ الدموية ٩١
الصبغة الجسمية وتغير اللون في القشريات
Somatic Pigmentation and Colour Change in Crustacea: ٩٤
حركة صبغة شبكية العين Movement of Retinal Pigment ٩٨
٢ ـ العضوان خلف رابطيان ١٠٠
٣ ـ الأعضاء التامورية (حول قلبية) ١٠٢
جـ ـ الغدد الصم غير العصبية ١٠٣
١ ـ عضوا Y ١٠٣
٢ ـ الغدتان المنشطتان للذكورة ١٠٤
ثانياً: الغدد الصم في الحشرات Endocrine Glands in Insecta ١٠٦
١ ـ الدماغ Brain ١٠٦
٢ ـ الحبل العصبي البطني Ventral Nerve Cord ١٠٧
أ ـ العقدة تحت المريئية Subesophageal Ganglion ١٠٨
ب ـ العقد الصدرية Thoracic Ganglia ١٠٨
جـ ـ العقد البطنية Ventral Ganglia ١٠٨
أولاً: الخلايا العصبية الإفرازية Neurosecretory Cells ١٠٨
أ ـ الخلايا العصبية الإفرازية في الدماغ

Neurosecretory Cells in the Brain ١٠٨
١ ـ الخلايا العصبية الإفرازية الوسطية Median Neurosecretary Cells ... ١٠٩
٢ ـ الخلايا العصبية الإفرازية الجانبية Lateral Neurosecretory Cells ١٠٩
٣ ـ الخلايا العصبية الإفرازية للدماغ الثالث أو الأخير
Tritocerebral or Hindbrain Neurosecretory Cells ١١١
ب ـ الخلايا العصبية الإفرازية في الحبل العصبي البطني
Neurosecretary Cells in the Ventral Nerve Cord ١١١
ثانياً: الأعضاء العصبية الدموية Neurohaemal Organs ١١٢
ثالثاً: الأعضاء أو الغدد الصم غير العصبية
Non-Neural Endocrine Organs or Glands ١١٤
أ ـ الجسمان الجناحيان Corpora Allata ١١٤
١ ـ النمط ذو التناظر الجانبي البسيط Simple Bilateral Symmetry ١١٦
٢ ـ النمط ذو التناظر الجانبي البعيد Distant Bilateral Symmetry ١١٦
٣ ـ النمط شبه المتمركز Semicentralized ١١٦
٤ ـ النمط المتمركز Centralized ١١٦
٥ ـ النمط الحلقي Ring-shaped ١١٧
ب ـ غدّتا الانسلاخ Ecdysial Glands ١١٨
هرمونات الحشرات Insect Hormones ١٢٠
١ ـ هرمون الدماغ Brain Hormone ١٢١
٢ ـ هرمون الانسلاخ Ecdysone ١٢٣
٣ ـ هرمون الحداثة أو الشباب Juvenile Hormone ١٢٤
تأثير الغدد الصم في التكاثر في الحشرات
Endocrine Control of Reproduction In Insects ١٢٨
شعبة النواعم أو الرخويات PHYLUM MOLLUSCA ١٣٥
الغدد الصم في النواعم ENDOCRINE GLANDS IN MOLLUSCA .. ١٣٧
١ ـ صنف البطنية الأقدام Class Gastropoda ١٣٧
٢ ـ صنف فأسية الأقدام Class Pelecypoda ١٤٠

٣ ـ صنف الرأسية الأقدام Class Cephalopocla ١٤١
شعبة شوكية الجلد PHYLUM ECHINODERMATA ١٤٣
الغدد الصم في شوكية ـ الجلد
ENDOCRINE GLANDS IN ECHINODERMATA ١٤٥
السيطرة على إطلاق الأمشاج Control of Spawining ١٤٦
عامل قذف الأحشاء في الخياريات
Evisceration Factor of Holothuroids ١٤٨
الفرومونات PHEROMONES ١٥١
الفرومونات PHEROMONES ١٥٣
أولاً: فرومونات اقتفاء الأثر Trail-Marking Pheromones ١٥٤
١ ـ جاذبات الجنس الشمية Olfactory Sex Attractants ١٥٥
٢ ـ فرومونات غير جاذبات الجنس لاقتفاء الأثر
Trail Marking Pheromones Other Than Sex Attractants ١٥٩
ثانياً: فرومونات مثيرة للشهوة الجنسية Aphrodisiac Pheromones ١٥٩
ثالثاً: فرومونات التجمع أو التحشد Pheromones of Aggregation ١٦٠
رابعاً: فرومونات التحذير أو الإنذار بالخطر Alerting Pheromones ١٦١
خامساً: فرومونات النضج Maturation Pheromones ١٦١
المصطلحات والكلمات الأجنبية ١٦٥
(المصطلحات إنكليزي ـ عربي) ١٦٥
المصادر REFERENCES ١٨١
أ ـ المصادر المكتوبة باللغات الأجنبية ١٨١
ب ـ المصادر المكتوبة باللغة العربية ١٩٤
فهرس المحتويات ١٩٥