علم الأحياء

القسم الثاني

بيتـــر هـ. ريڤـن

جـورج ب. جونسـون

جوناثان ب. لوسوس

كينيـث أ. ماســـــون

ســـوزان ر. ســـنجر

المملكة العربيّة السّعوديّة
وزارة التّعليم العالي
MINISTRY OF HIGHER EDUCATION

العبيكان
Obeikan

obeikandl.com

Biology

8th Edition

Authors: Peter. H. Raven, Georse B. Johnson, Jonathan B. Losos, Kenneth A. Mason, Susan R. Singer

Copyright © 2008 by The McGraw-Hill Companies, Inc.

ISBN-13: 978-0072965810

All rights reserved. Authorized translation from the English language edition published by Mc Graw Hill (U.S.A.)

ضمن سلسلة مشروع وزارة التعليم العالي لترجمة وطباعة ونشر كتب المقررات الجامعية العالمية

حقوق الطبعة العربية محفوظة للعبيكان بالتعاقد مع شركة ماك جروهيل، الولايات المتحدة الأمريكية

1429هـ - 2008م العبيكان ©

ح **مكتبة العبيكان، 1433هـ**

فهرسة مكتبة الملك فهد الوطنية أثناء النشر

مجموعة مؤلفين

علم الأحياء./ مجموعة مؤلفين؛ مجموعة من المترجمين.- الرياض 1433هـ

1360 ص؛ 20.5× 26 سم

ردمك: 7 - 208 - 503 - 603 - 978

1 - علم الأحياء أ. مجموعة من المترجمين (مترجم) ب. العنوان

ديوي: 574 رقم الإيداع: 368 / 1433

الطبعة العربية الأولى 1435هـ - 2014م

تمت الترجمة والمراجعة بإشراف وزارة التعليم العالي

اللجنة الإشرافية

د. محمد بن عبدالعزيز العوهلي

د. عبدالله بن إبراهيم المهيدب

وبمشاركة جزئية من منسقي التخصصات (د. محمود بن أحمد منشي، د. ناصر بن صالح المنصور، د. سعيد بن محمد العمودي، د. خالد بن منصور الشعيبي)

الترجمة

أ. د. سامح محمد التميمي أ. د. عادل محمد محاسنة

د. عصام يوسف قنيص

المراجعة العلمية

أ. د. عبدالله صالح الخليل

التنسيق الإداري والمتابعة

معهد الأمير نايف للبحوث والخدمات الاستشارية، جامعة الإمام محمد بن سعود الإسلامية

العبيكان Obeikan

المملكة العربية السعودية - الرياض - المحمدية - طريق الأمير تركي بن عبدالعزيز الأول هاتف: 4808654 فاكس: 4808095 ص.ب: 67622 الرياض 11517

www.obeikanpublishing.com http://itunes.apple.com/sa/app/obeikan-store

obeikandl.com

الفصل 35

الفقريات
Vertebrates

موجز المفاهيم

35-1 الحبليات

35-2 الحبليات اللافقرية
- *الزقيّات لها أشكال الحبليات اليرقية بشكل واضح.*
- *السُّهيم حبليات بحرية صغيرة.*

35-3 الحبليات الفقرية
- *الفقريات لها فقرات، ورأس متميز، وسمات أخرى.*
- *نشأت الفقريات منذ نصف بليون سنة خلت: نظرة عامة.*

35-4 الأسماك
- *تتميز الأسماك بخمس صفات أساسية.*
- *أسماك القرش بهياكلها الغضروفية أصبحت مفترسات سائدة.*
- *تسود الأسماك العظمية معظم المياه.*
- *المسار التطوري نحو اليابسة عبر من خلال الأسماك ذات الزعانف المفصصة.*

35-5 البرمائيات
- *البرمائيات الحية لها خمس سمات مميزة.*
- *قهرت البرمائيات تحديات اليابسة.*
- *تنتمي البرمائيات الحديثة إلى ثلاث مجموعات.*

35-6 الزواحف
- *تبدي الزواحف ثلاث سمات أساسية مميزة.*
- *سادت الزواحف الأرض مدة 250 مليون سنة.*
- *تنتمي الزواحف الحديثة إلى أربع مجموعات.*

35-7 الطيور
- *الريش والهيكل العظمي خفيف الوزن صفتان أساسيتان للطيور.*
- *ظهرت الطيور منذ نحو 150 مليون سنة.*
- *الطيور الحديثة بالغة التنوع، ولكنها تشترك في صفات عدة مميزة.*

35-8 الثدييات
- *للثدييات شعر، وغدد لبنية، وخصائص أخرى.*
- *انشقت الثدييات منذ نحو 220 مليون سنة.*
- *ضفت الثدييات في ثلاث مجموعات، أكبرها الثدييات الجرابية.*

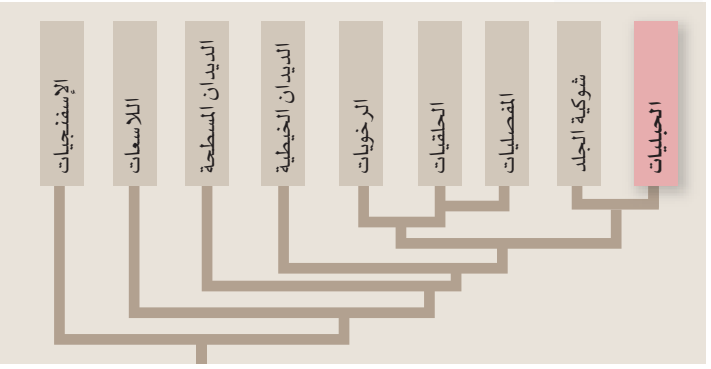
35-9 تطور الرئيسيات
- *السلالات شبيهة الإنسان قادت إلى الإنسان الأول.*
- *القردة الجنوبية كانت من أوائل الإنسانيات.*
- *ظهر الجنس Homo منذ نحو مليوني سنة.*

مقدّمة

تُظهر أعضاء قبيلة الحبليات تغيرات واسعة في الهيكل الداخلي مقارنة بما هو مُشاهد في شوكيات الجلد. فكما رأيت في الفصل الـ 34، فإن الهيكل الداخلي لشوكيات الجلد يشبه الهكيل الخارجي للمفصليات من ناحية وظيفية، فهو صدفة صلبة تحيط بالجسم، وترتبط العضلات على سطحها الداخلي. تستخدم الحبليات نوعًا مختلفًا جدًا من الهيكل الداخلي، فهو هيكل داخلي حقًّا. تتميز أعضاء قبيلة الحبليات بوجود قضيب مرن يتطور على طول ظهر الجنين. والعضلات المتصلة بهذا القضيب سمحت للحبليات الأوائل أن تؤرجح أجسامها من جانب إلى آخر، سابحة خلال الماء. هذا التقدم التطوري الأساسي –أي تعليق العضلات بتركيب داخلي– وضع الحبليات على مسار تطوري أدى إلى ظهور الفقريات، وقاد–أول مرة– إلى ظهور حيوانات كبيرة الحجم حقًّا.

openkandil.com

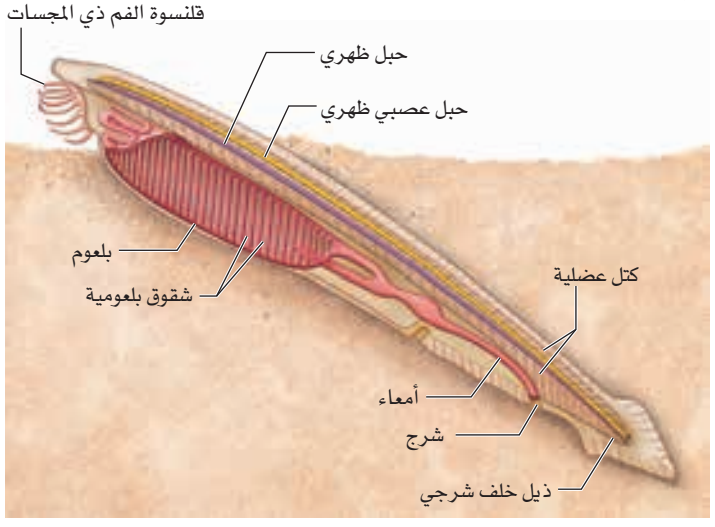
1-35 الحبليات



الحبليات (قبيلة الحبليات) حيوانات سيلومية ثانوية الفم، والأكثر قرابة لها في المملكة الحيوانية شوكيات الجلد التي تشكل كل ما تبقى من ثانوية الفم. هناك 56.000 نوع من الحبليات تقريبًا، وهي قبيلة تشمل الأسماك، والبرمائيات، والزواحف، والطيور، والثدييات.

تتميز الحبليات بأربع صفات أدت دورًا مهمًّا في تطور القبيلة (الشكل 35-1) هي:

1. **حبل عصبي Nerve cord** مجوف واحد، يمر تحت السطح الظهري للحيوان. وفي الفقريات، يتمايز الحبل العصبي الظهري إلى دماغ، وحبل شوكي.
2. **حبل ظهري Notochord**: قضيب مرن يتكون على الجانب الظهري للمعي الابتدائي في الجنين المبكر، وهو موجود في بعض مراحل التكوين الجنيني في الحبليات جميعها. يقع الحبل الظهري تحت الحبل العصبي مباشرة، وقد يستمر في بعض الحبليات طوال الحياة، لكنه يستبدل به في بعضها الآخر في أثناء التكوين الجنيني العمود الفقري الذي يتشكل حول الحبل العصبي.
3. **شقوق بلعومية Pharyngeal slits** تربط البلعوم، وهو أنبوب عضلي يربط تجويف الفم بالمرىء، مع البيئة الخارجية. وفي فقريات اليابسة لا تربط الشقوق البلعوم بالبيئة الخارجية. ولهذا، فإنها سميت تفضيلًا **الجيوب البلعومية Pharyngeal pouches**. توجد الجيوب البلعومية في أجنة الفقريات جميعها. وهي تصبح شقوقًا، وتفتح إلى الخارج في الحيوانات ذات الخياشيم، لكنها تختفي في تلك التي تفتقر إلى الخياشيم. إن وجود هذه التراكيب في أجنة الفقريات كلها يقدم دليلًا على تحدرها جميعها من بيئة مائية.
4. **ذيل خلف الشرج Postanal tail** يمتد إلى ما بعد فتحة الشرج، على الأقل في أثناء التكوين الجنيني. الحيوانات الأخرى جميعها تقريبًا لها شرج طرفي الموقع.



الشكل 35-1

الصفات الرئيسية الأربع للحبليات، كما تبدو في جنين عام.

الشكل 35-2

جنين الفأر. عند 11.5 يوم من التكوين الجنيني يكون الميزودرم مقسمًا إلى قطع تدعى قطعًا عضلية (تصطبغ باللون الداكن في الصورة) ما يعكس الطبيعة المقسمة للحبليات جميعها.

الشكل 35-3

قبيلة الحبليات: الحبليات، الفقريات، والزقيّات، والسهيم كلها حبليات، وهي حيوانات سيلومية ذات حبل ظهري مرن يعطي مقاومة لانقباض العضلات، ويسمح بحركات جانبية سريعة للجسم. تمتلك الحبليات شقوقًا أو أكياسًا بلعومية (تعكس سلفها المائي والبيئة الحالية لبعضها) وحبلًا عصبيًّا ظهريًّا أجوف. في الفقريات حل العمود الفقري محل الحبل الظهري في أثناء التكوين الجنيني.

Obeikandl.com

الحبليات جميعها لها هذه الصفات الأربع المميزة لها في مرحلة ما من حياتها. فالإنسان مثلًا عندما يكون جنينًا يمتلك أكياسًا بلعومية، وحبلًا عصبيًّا ظهريًّا، وذيلًا خلف الشرج، وحبلًا ظهريًّا. وعندما يصبح بالغًا يبقى الحبل العصبي، ويستبدل بالحبل الظهري العمود الفقري، وتُفقد كل الأكياس البلعومية باستثناء زوج واحد منها يشكل قناتي أوستاكيوس التي تربط الأذن الوسطى بالبلعوم. أما الذيل خلف الشرج فيضمر مشكلًا عظمة الذيل أو العصعص.

هناك عدد من الصفات الأخرى التي تُميز الحبليات بشكل أساسي عن الحيوانات الأخرى. فعضلات الحبليات مرتبة في كتل مقسمة تؤثر في التنظيم الأساسي لجسم الحيوان الحبلي، ويمكن مشاهدتها بوضوح في أجنة هذه القبيلة (الشكل 35-2). معظم الحبليات لها هيكل داخلي تعمل العضلات ضده. وهذا الهيكل الداخلي أو الحبل الظهري (الشكل 35-3) يجعل القدرة على الحركة والانتقال ميزة أساسية لهذه المجموعة.

تتميز الحبليات بوجود حبل عصبي ظهري أجوف، وحبل ظهري، وأكياس بلعومية وذيل خلف الشرج، في مرحلة ما من تكوينها الجنيني. الحبل الظهري المرن يعلق العضلات الداخلية، ويسمح بحركة واسعة وسريعة.

2-35 الحبليات اللافقرية

يمكن تقسيم قبيلة الحبليات إلى قبائل ثلاث: اثنتان منها لا فقريتان هما: ذيلية الحبل، ورأسية الحبل، والثالثة هي الفقريات. لا تشكل الحبليات اللافقرية فقرات أو عظامًا أخرى، وفي حالة ذيلية الحبل، فإن الشكل البالغ منها يختلف كثيرًا عما نتوقعه من هيئة الحبليات.

الزقيّات لها أشكال الحبليات اليرقية بشكل واضح

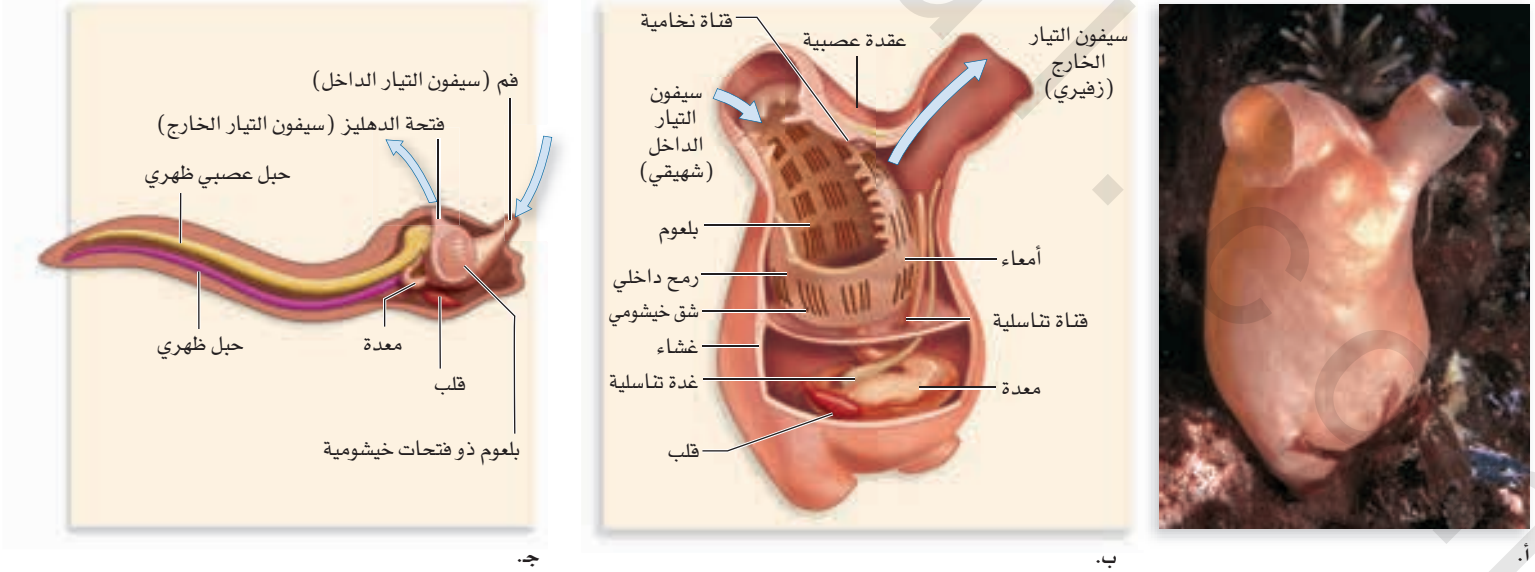
الزقيّات والسالبا (تحت قبيلة ذيلية الحبل **Urochordata**) مجموعة مكونة من 1250 نوعًا من الحيوانات البحرية. معظم هذه الحيوانات تكون غير متحركة، وهي بالغة، واليرقات فقط لديها حبل ظهري، وحبل عصبي. وهي لا تبدي، عندما تكون بالغة، تجويف جسم ملحوظًا ولا إشارات واضحة للتقسيم (الشكل 35-4أ، ب).

معظم الأنواع توجد في المياه الضحلة، في حين أن بعضها يوجد على أعماق كبيرة. في بعض الزقيات، يكوّن الحيوان البالغ مستعمرات، ويعيش في كتل أو مجموعات على أرضية المحيط. البلعوم مبطن بكثير من الأهداب التي تؤدي حركتها إلى جرّ تيار من الماء إليه، وتُحتجز دقائق الغذاء المجهرية في طبقة من المخاط يُفرزها تركيب يدعى الرمح الداخلي *Endostyle*.

تمتلك يرقات الزقيات، التي تشبه أبا ذنيبة بوضوح، كل السمات الأساسية المميزة للحبليات، وتعطي مؤشرًا على أن لها تشكيلة الصفات الأكثر بدائيةً الموجودة في أي حيوان حبلي (الشكل 35-4 جـ).

اليرقات هنا لا تتغذى، ولها مَعِي بدائي التطور، وهي تبقى حرة السباحة أيامًا عدة فقط قبل أن تستقر في القعر، وتعلق نفسها بوسط مناسب عن طريق ممص.

تتغير الزقيّات كثيرًا عند نضجها، وهي تكيف نفسها في أثناء التكوين الجنيني لتصبح مستقرة وترشيحية التغذية لدرجة يصعب معها تتبع علاقاتها التطورية بمجرد تفحص الحيوان البالغ فقط. تفرز الزقيّات البالغة **غشاءً Tunic**، وهو كيس صلب مكون أساسًا من السليلوز، وهي المادة التي توجد بشكل واسع في جدران الخلايا النباتية والطحالب، ولكن نادرًا ما توجد في الحيوانات. يحيط هذا الكيس بالحيوان، وهو يعطي القبيلة اسمها. الزقيّات التي تشكل مستعمرات قد يكون لها كيس مشترك، وفتحة واحدة مشتركة نحو الخارج.



الشكل 35-4

الزقيات (قبيلة الحبليات، تحت قبيلة ذيلية الحبل). أ. مشمش البحر *Halocynthia auranthium* كالزقيات الأخرى لا يتحرك وهو بالغ، لكنه مثبت بشكل جيد إلى قعر البحر. ب. شكل تخطيطي لتركيب حيوان زقي بالغ. جـ. شكل تخطيطي لتركيب يرقة الزقيات، مبينًا شكلها المميز الذي يشبه أبا ذنيبة. تشبه الزقيات اليرقية السلف المشترك المفترض للحبليات.

تحتفظ إحدى مجموعات ذيلية الحبل، وهي اليرقانيات Larvacea، بالذيل والحبل الظهري في أثناء طور البلوغ. وتتضمن إحدى النظريات التي تفسر أصل الفقريات وجود شكل يرقي، ربما الشكل اليرقي للزقيّات، اكتسب القدرة على التكاثر.

السّهيم حبليات بحرية صغيرة

أعطي السُّهيم (**تحت قبيلة رأسية الحبل Cephalochordata**) اسمه لأنه يشبه سهمًا صغيرًا، وهو سكين جراحي صغير ذو حدين. توجد هذه الحبليات عديمة القشور والحراشف، التي يصل طولها بضعة سنتمترات فقط، بشكل واسع في المياه الضحلة في محيطات العالم. هناك نحو 23 نوعًا تنتمي لهذه القبيلة، ومعظمها تنتمي للجنس *Branchiostoma* الذي كان يدعى سابقًا *Amphioxus* وهو الاسم الذي لا يزال شائع الاستعمال. يمتد الحبل الظهري في السهيم، على كامل طول الحبل العصبي الظهري، وهو يستمر خلال كامل حياة الحيوان.

يقضي السُّهيم معظم وقته مدفونًا جزئيًّا في الرمل، أو في القعر، ولا يبرز منه إلاّ نهايته الأمامية (الشكل 35-5). وهو يستطيع السباحة، إلا أنه نادرًا ما يقوم بذلك. يمكن بسهولة رؤية عضلات الحيوان من خلال جلده الرقيق الشفاف على هيئة سلسلة من الكتل المتميزة التي تدعى القطع العضلية. وللسُّهيم عدد من شقوق الخيشوم البلعومية أكبر بكثير مما لدى الأسماك. الجلد في السُّهيم يفتقر إلى الصبغة، ومكون من طبقة واحدة من الخلايا، ما يجعله مختلفًا عن جلد الفقريات متعدد الطبقات. جسم السُّهيم مدبب في كلتا نهايتيه، ولا يوجد له رأس متميز ولا تراكيب حسية، باستثناء مستقبلات ضوئية ذات صبغة.

يتغذى السُّهيم على العوالق المجهرية، مستخدمًا تيارًا تحدثه الأهداب التي تبطن قلنسوة الفم، والبلعوم، وفتحات الخياشيم. تشكل شقوق الخياشيم مخرجًا للماء، وتُعدّ تكيفًا للتغذية الترشيحية. تبرز قلنسوة الفم خارج الفم، وتحمل مجسات حسية تشكل حلقة حول الرأس.

الشكل 35-5

السُّهيم. حيوانا سُهيم *Branchiostoma lanceolatum* (قبيلة الحبليات، تحت قبيلة رأسية الحبل) مدفونان جزئيًّا في حصى من الأصداف، وتبرز منهما مقدمتهما الأمامية. القطع العضلية تظهر بوضوح هنا.

يشير الاكتشاف الحديث لأشكال أحافير شبيهة بالسهيم الحي في صخور عمرها 550 مليون سنة إلى قدم هذه المجموعة. وإن الدراسات الحديثة باستخدام التصنيف الجزيئي تقدم مزيدًا من الدعم للفرضية التي تقول: إن السُّهيم هو الأقرب إلى الفقريات.

الحبليات اللافقرية، وتشمل الزقيات والسُّهيم، لها حبل ظهري، وليس لها فقرات أو عظام. وهي الأوثق صلة بالفقريات.

3-35 الحبليات الفقرية

الفقريات (تحت قبيلة الفقريات **Vertebrata**) هي حبليات ذات عمود شوكي، وقد جاء اسم الفقريات من القطع العظمية أو الغضروفية المفردة المسماة الفقرات، التي تشكل هذا العمود.

الفقريات لها فقرات، ورأس متميز، وسمات أخرى

تختلف الفقريات عن الزقيات والسُّهيم في أمرين مهمين، هما:

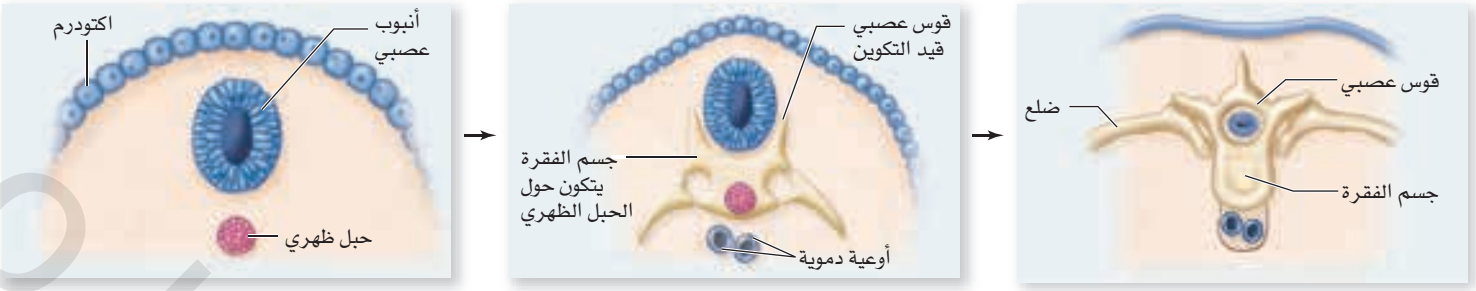
العمود الفقري Vertebral column في الفقريات جميعها، باستثناء الأسماك الأولى، استبدل العمود الفقري بالحبل الظهري في أثناء مسار التكوين الجنيني (الشكل 35-6). والعمودُ الفقريُّ سلسلةٌ من فقرات عظمية أو غضروفية تحيط، وتحمي الحبل العصبي الظهري مثل كُم الرداء.

الرأس Head للفقريات واضح وبالغ التمايز، وفيه ثلاثة أزواج من أعضاء الحس المتطورة، والدماغ محاط تمامًا بصندوق واحد هو الجمجمة أو القحف، المصنوع من العظم أو الغضروف. إضافة إلى هاتين الصفتين الأساسيتين، تختلف الفقريات عن الحبليات الأخرى في جوانب مهمة أخرى (الشكل 35-7).

العرف العصبي تسهم مجموعة متميزة من الخلايا الجنينية تدعى **العرف العصبي Neural crest** في التكوين الجنيني لكثير من تراكيب الفقريات. تتطور هذه الخلايا على عُرف الأنبوب العصبي، عندما يتشكل بانغماد الصفيحة العصبية وانفصالها (انظر الفصل الـ 53 للتفصيل). تهاجر خلايا العُرف العصبي بعد ذلك لمواقع مختلفة من الجنين قيد التطور، حيث تسهم في تكوين تراكيب مختلفة عدة.

الأعضاء الداخلية تشمل الأعضاء الداخلية المميزة للفقريات الكبد، والكلى، والغدد الصماء. فالغدد الصماء اللاقنوية تفرز هرمونات تساعد على تنظيم كثير من وظائف الجسم. وللفقريات جميعها قلب، وجهاز دوري مغلق، وتختلف الفقريات بشكل واضح عن الحيوانات الأخرى في وظائفها الدورية والإخراجية.

الهيكل الداخلي: يتكون الهيكل الداخلي لمعظم الفقريات من الغضروف أو العظم، وهما نسيج متخصص يحتوي أليافًا من بروتين كولاجين متراصة معًا (انظر الفصل الـ 47). يحتوي العظم كذلك بلورات من ملح فوسفات الكالسيوم، والميزة الكبرى للعظم على الكايتين بوصفه مواد تركيبية، هي أن العظم نسيج حي ديناميكي قوي، ولكنه غير هش. إن الهيكل الداخلي للفقريات يتيح مجالاً لجسم أكبر، ولقوة حركة غير عادية تميز هذه المجموعة.



الشكل 35–6

التكوين الجنيني للفقرة. في أثناء تطور التكوين الجنيني، يحاط الحبل الظهري المرن بغطاء غضروفي أو عظمي هو جسم الفقرة الذي يحل في النهاية محل الحبل الظهري. يحمي الأنبوب العصبي قوسًا فوق الفقرة. ويعمل العمود الفقري بوصفه تركيبًا قضيبيًّا مرنًا وقويًّا تنقبض نحوه العضلات، عندما تسبح الحيوانات أو تتحرك.

نشأت الفقريات منذ نصف بليون سنة خلت: نظرة عامة

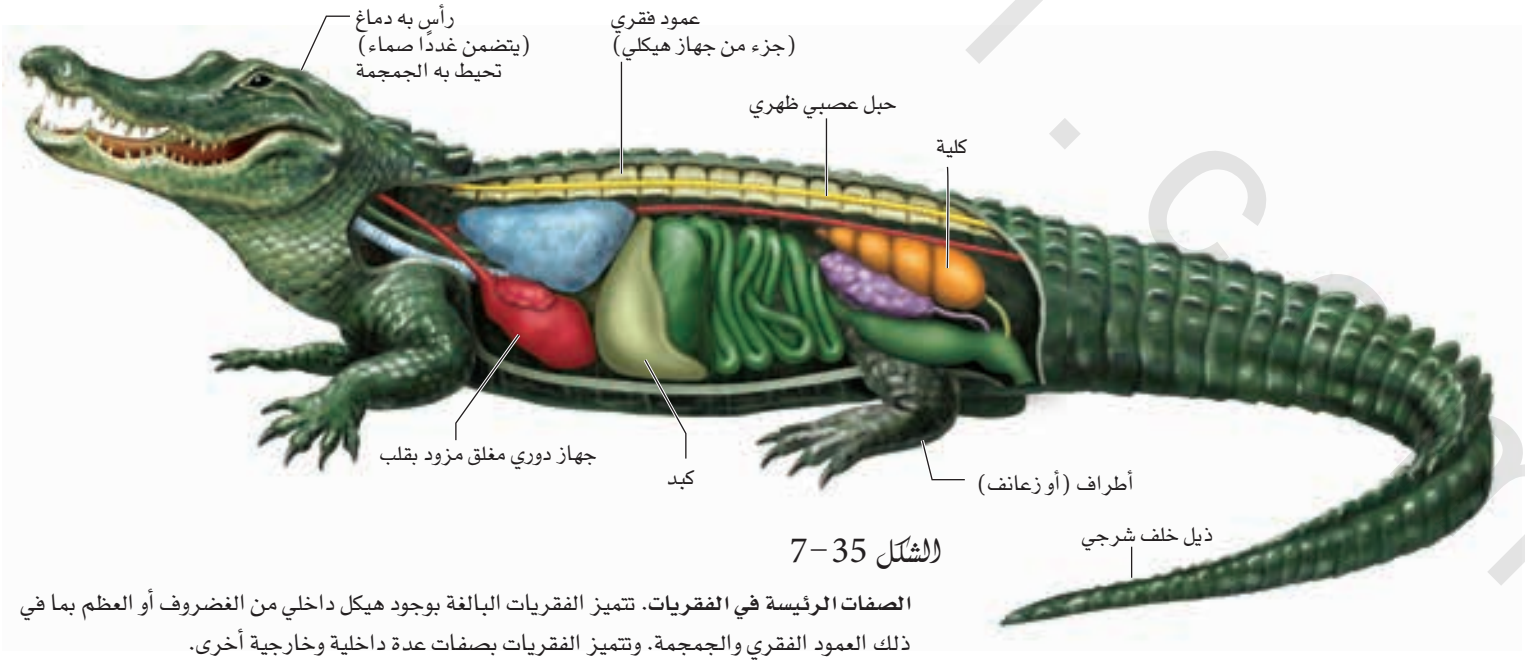
نشأت الفقريات الأوائل في المحيط منذ 545 مليون سنة في أثناء العصر الكمبري. وقد بدا كثير منها، كما لو كان سُجقًا مفلطحًا حيث، الفم في إحدى النهايات، والزعنفة في الطرف الآخر. وقد شكل ظهور الفك المتمفصل تقدمًا كبيرًا، إذ فتح خيارًا جديدًا لجمع الطعام، حيث أصبحت الأسماك ذات الفكوك هي المخلوقات الأوسع انتشارًا في البحر. أما أحفادها، أي البرمائيات، فقد غزت اليابسة، وأعطت بدورها الزواحف منذ نحو 300 مليون سنة خلت. وفي خلال خمسين مليون سنة حلت الزواحف محل البرمائيات لتصبح أوسع فقريات اليابسة انتشارًا، وهذه الزواحف هي الأكثر تكيفًا للعيش خارج الماء.

مع نجاح الزواحف، أصبحت الفقريات حقًّا المخلوقات الأوسع انتشارًا على الأرض. وقد تطورت أنواع عدة من الزواحف، وتراوحت في الحجم، من صغيرة كالدجاجة أو أصغر إلى كبيرة بحجم الشاحنة، بما في ذلك ما يطير منها أو ما يسبح. ومن بين هذه الأشكال تطورت زواحف أعطت النوعين الرئيسين المتبقيين من فقريات اليابسة: الطيور والثدييات.

لقد ظهرت الديناصورات والثدييات في الوقت نفسه تقريبًا في سجلات الأحافير منذ 220 مليون سنة خلت. وقد سادت الديناصورات الأرض مدة تزيد على 150 مليون سنة. وخلال هذه الحقبة التي تعادل 1.5 مليون قرن، لم يكن أكبر الثدييات يتجاوز حجم كلب متوسط الحجم. بعدئذ، وفي أثناء الانقراض الجماعي الذي حدث في العصر الطباشيري اختفت الديناصورات فجأة. وفي غياب الديناصورات احتلت الطيور والثدييات مكانها، وأصبحت شائعة ومتنوعة.

إن تاريخ الفقريات كان سلسلة من الإنجازات التطورية التي سمحت لها بغزو اليابسة أولًا ثم الهواء. في هذا الفصل، سوف نفحص الإنجازات التطورية الرئيسة التي سمحت للفقريات بغزو اليابسة بنجاح. وكما سنرى، فإن هذا الغزو شكل إنجازات تطورية مترنحة، وتضمن تغيرات أساسية في كثير من أنظمة الجسم.

الفقريات، وهي المجموعة الحبلية الرئيسة، تتميز بوجود عمود فقري، ورأس متميز، إضافة إلى اختلافات أخرى، كالجهاز الدوري المغلق، والأعضاء الأخرى. ظهرت الفقريات منذ 470 مليون عام.



الشكل 35–7

الصفات الرئيسة في الفقريات. تتميز الفقريات البالغة بوجود هيكل داخلي من الغضروف أو العظم بما في ذلك العمود الفقري والجمجمة. وتتميز الفقريات بصفات عدة داخلية وخارجية أخرى.

4-35 الأسماك

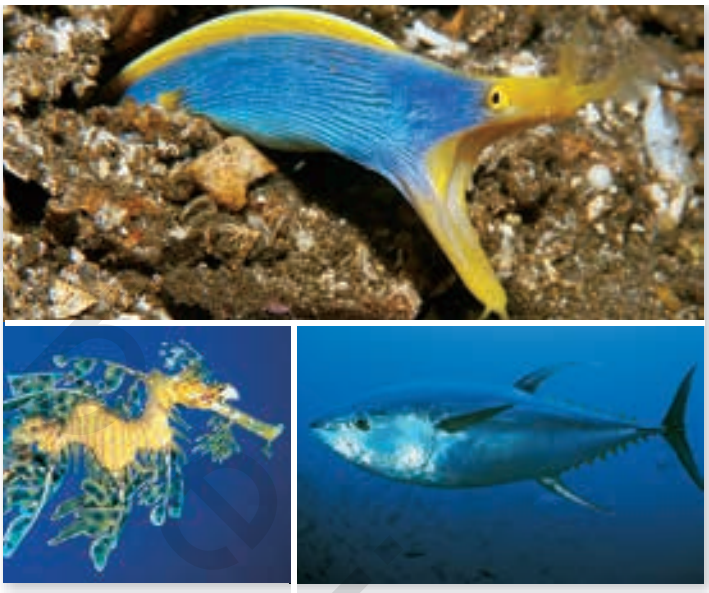
تشكل الأسماك أكثر من نصف الفقريات. وقد هيأت الأسماك، وهي مجموعة الفقريات الأكثر تنوعًا، الأساس التطوري لغزو اليابسة من قبل البرمائيات. وهكذا يمكن النظر إلى البرمائيات من نواحٍ عدة على أنها "أسماك خرجت من المياه".

تبدأ قصة تطور الفقريات من البحار القديمة في العصر الكمبري (545-490 مليون سنة خلت)، عندما ظهرت أول مرة حيوانات ذات عظم ظهري. يبين الشكل 35-8 الصفات الرئيسة للفقريات التي ظهرت لاحقًا. فالأسماك الأولى التي كانت تتلوى داخل المياه دون فكوك أو أسنان، كانت تمتص جزيئات الطعام الصغيرة من أرضية المحيط، كما تفعل مكنسة كهربائية صغيرة في تنظيف الغبار. وقد كان معظمها أقل من قدم طولًا، وتتنفس بالخياشيم، ولم يكن لها زعانف مزدوجة أو فقرات (على الرغم من أن بعضها كانت لها فقرات أثرية)، ولكنها كانت ذات رأس، وذنب بدائي يدفعها خلال الماء.

وقد كانت هذه الأسماك البسيطة هي الفقريات الوحيدة مدة 50 مليون سنة، أي في أثناء الحقبة الأردوفيشية (490-438 مليون سنة خلت). بنهاية تلك الحقبة، طورت الأسماك زعانف بدائية لمساعدتها على السباحة، وطورت دروعًا ضخمة من العظم للحماية. وقد ظهرت أولى الأسماك ذات الفكوك خلال الحقبة السيلورية (438-408 مليون سنة خلت)، كما جاء مع ذلك نمط جديد للتغذية.

تتميز الأسماك بخمس صفات أساسية

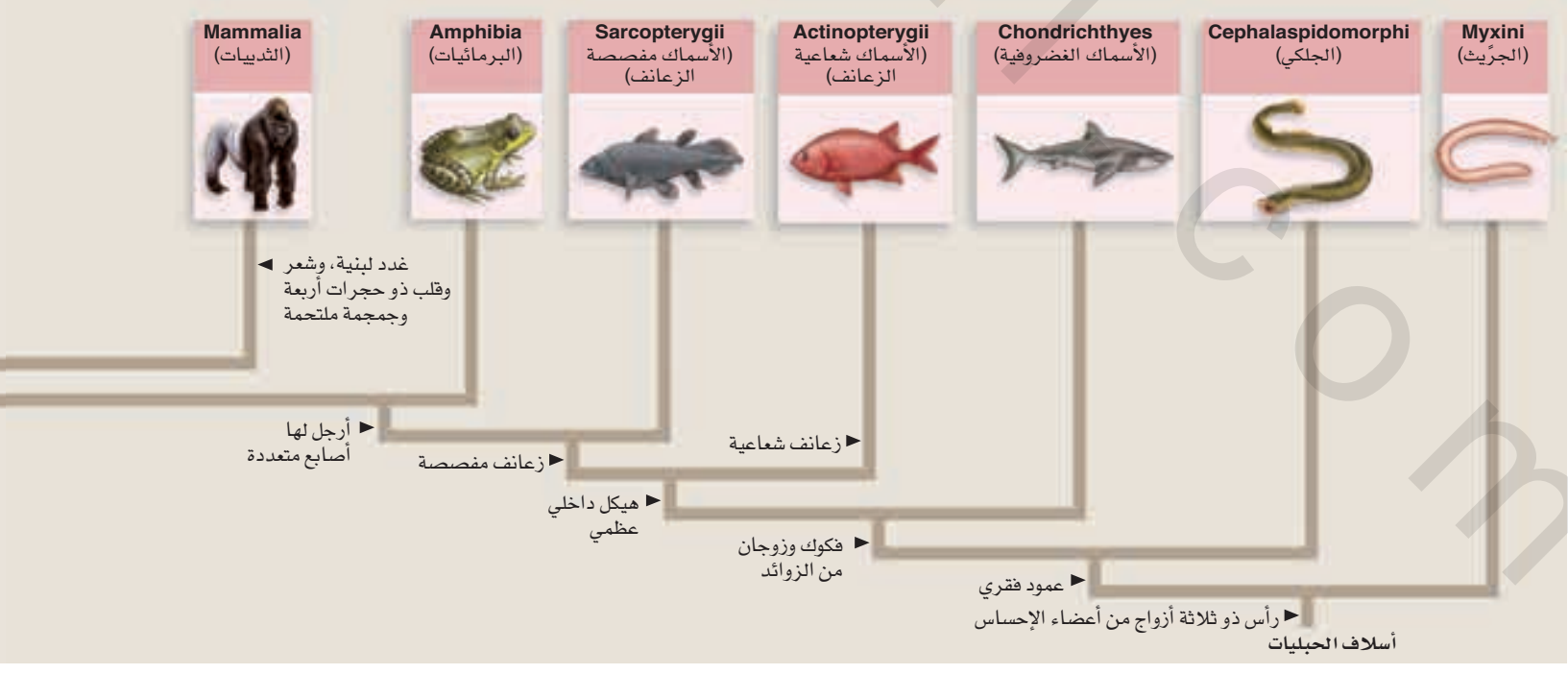
تتميز الأسماك بشكل واضح في الحجم، والشكل، واللون، والمظهر، فالقرش الحوت يتجاوز 18 مترًا طولًا، وسمك القوبيون لا يتجاوز حجم الإظفر (الشكل 35-9). وبعضها يعيش في البحار المتجمدة، في حين يعيش بعضها الآخر في المياه العذبة الدافئة، ويقضي بعض آخر مدة طويلة من الوقت خارج الماء. وعلى الرغم من هذا التباين، فإن الأسماك جميعها لها صفات مشتركة مهمة:



الشكل 35-9

الأسماك. الأسماك أكثر الفقريات تنوعًا، وتضم أنواعًا أكثر من باقي الفقريات مجتمعة. في الأعلى الحنكليس الشريط *Rhinomuraena quaesita*، في الأسفل إلى اليسار تنين البحر الورقي *Phycodurus eques* وفي الأسفل إلى اليمين سمك التونا ذو الزعنفة الصفراء *Thunnus albacares*.

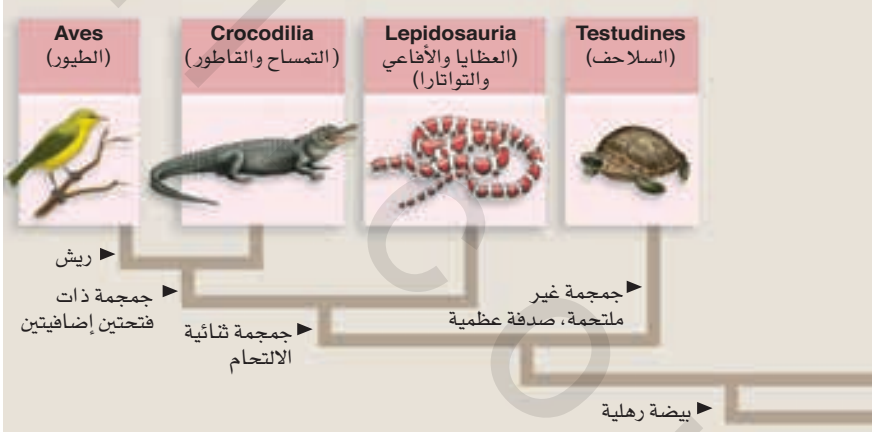
1. **العمود الفقري.** للأسماك هيكل داخلي ذو عمود عظمي أو غضروفي يحيط بالحبل العصبي الظهري، وجمجمة عظمية أو غضروفية تحيط بالدماغ. والاستثناء من ذلك أسماك الجَرّيث واللامبري أو الجلكي عديمة الفكوك. ففي الجرّيث توجد جمجمة غضروفية، لكن الفقرات غائبة، إذ يستمر الحبل الظهري في تقديم الدعامة. وفي الجلكي يوجد هيكل غضروفي، وحبل ظهري، وتوجد فقرات غضروفية أثرية تحيط بالحبل الظهري في أماكن محددة.



الجدول 35-1 طوائف الأسماك الرئيسة

الطائفة	أمثلة نموذجية	الصفات الرئيسة	العدد التقريبي للأنواع الحية
Actinopterygii **الأسماك شعاعية الزعانف**	 الأسماك شعاعية الزعانف	المجموعة الأكثر تنوعًا بين الفقريات، لها مثانة سباحة وهيكل عظمي، وزعانف مزدوجة تدعمها أشعة عظمية.	30,000
Sarcopterygii **الأسماك مفصصة الزعانف**	 الأسماك مفصصة الزعانف	مجموعة من الأسماك العظمية معظمها منقرض، أسلاف البرمائيات، زعانف مزدوجة مفصصة.	8
Chondrichthyes **الأسماك الغضروفية**	 القرش، والوَرْنك، والراي	هيكل غضروفي، ليس لها مثانة سباحة، إخصاب داخلي.	750
Myxini **الجرّيث**	 الجرّيث	ليس لها فكوك ولا زعانف مزدوجة، مترممة، غالبًا عمياء، لكن لها حاسة شم متطورة.	30
Cephalspidomorphi **ذات الرأس المدرع**	 الجلكي (اللامبري)	ليس لها فكوك ولا زعانف ومعظمها منقرض، أنواع منها طفيلية، تتكاثر جميعها في الماء العذب.	35
Placodermi **صفائحية الجلد**	 الأسماك المدرعة	لها فكوك، ورأسها مغطى بدرع ثقيل، كثير منها كان ضخمًا.	منقرضة
Acanthodii **الأسماك الشوكية** **Ostracodermi** **صدفية الجلد**	 الأسماك الشوكية	لها فكوك، وجميعها منقرض الآن، زعانف مزدوجة مدعمة بأشواك حادة، صفائح الرأس عظمية، وبقية الهيكل غضروفي.	منقرضة

2. **الفكوك والزوائد المزدوجة.** باستثناء الجرّيث والجلكي، فإن الأسماك جميعها لها فكوك وزوائد مزدوجة، وهي صفات تشاهد أيضًا في رباعيات الأقدام (انظر الشكل 35-8). وقد سمحت الفكوك لهذه الأسماك أن تقبض على فرائس أكبر حجمًا وأكثر نشاطًا. معظم الأسماك لها زوجان من الزعانف: زوج من الزعانف الصدرية على الكتف، وزوج من الزعانف الحوضية عند الحوض. وقد أصبحت هذه الأزواج ملتحمة في الأسماك ذات الزعانف المفصصة.



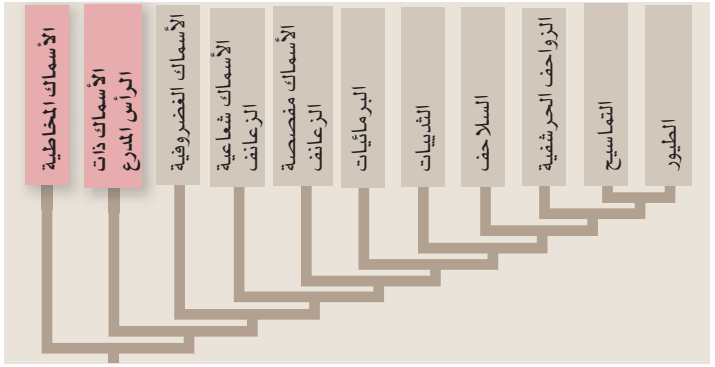
الشكل 35-8

شجرة النشوء النوعي للفقريات الحية: بعض الصفات الرئيسة التي تطورت بين مجموعات الفقريات مبينة في شجرة النسب هذه.

3. **الخياشيم الداخلية.** الأسماك مخلوقات تقطن الماء، لذا فعليها استخراج الأكسجين المذاب من الماء المحيط بها. وهي تقوم بذلك بتوجيه تدفق الماء عبر أفواهها وفوق خياشيمها (انظر الفصل الـ 49). تتكون الخياشيم من خيوط رفيعة من الأنسجة الغنية بالأوعية الدموية.

4. **جهاز دموي ذو دورة واحدة.** يُضخ الدم من القلب إلى الخياشيم، ويمر الدم المحمل بالأكسجين من هذه الخياشيم إلى بقية الجسم، ثم يعود إلى القلب. والقلب مضخة أنبوبية عضلية تتكون من أربع حجرات تنقبض على التوالي.

5. **النواقص التغذوية.** الأسماك ليست قادرة على بناء الأحماض الأمينية العطرية (فنيل ألانين، وتربتوفان، وتايروسين، انظر الفصل الـ 3)، ولهذا عليها أن تستهلك هذه الأحماض في غذائها. إن عدم القدرة هذه ورثها كل ما نسل منها من فقريات.



الأسماك الأولى

لم يكن للأسماك الأولى فكوك، فبدلًا من ذلك كان لها فقط فم في الطرف الأمامي للجسم يمكن فتحه لالتهام الطعام. وتعيش إحدى المجموعات الآن، وهي الأسماك عديمة الفكوك، تحت اسم أسماك الجريث (طائفة الأسماك المخاطية، الجدول-35 1) والجلكي (طائفة ذات الرأس المدرع).

Pearson Education

المجموعة الأخرى، وهي ذات الجلد المُصدف، دروع رؤوسها فقط مصنوعة من العظم، أما هيكلها الداخلي المعقد فهو مبني من الغضروف. يقطن كثير من أسماك الجلد المصدّف القعر، ولها فم دون فكوك يقبع تحت رأس مسطح وعيون على السطح العلوي. عاشت أسماك الجلد المصدّف في حقبتي الأردوفيشي والسيلوري (490 –408 مليون سنة خلت) لكي تنقرض تمامًا تقريبًا مع نهاية الحقبة الديفونية (408-360 مليون سنة خلت).

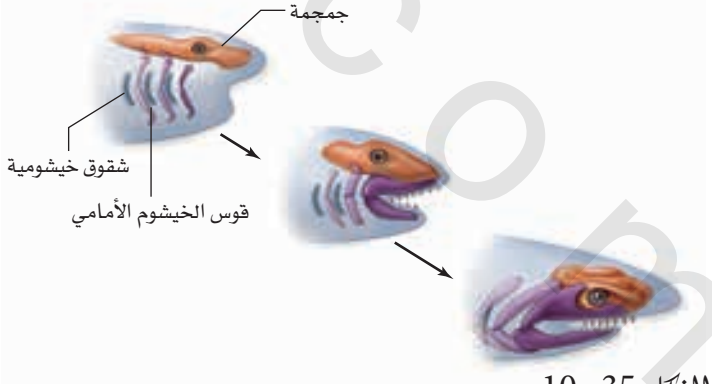
تطور الفك

شكل التطور الجنيني للفك في الحقبة السيلورية تطورًا أساسيًّا مهمًّا. فالفكوك نشأت من القوس الأمامي لسلسلة من الأقواس-دعامات مصنوعة من الغضروف استعملت لتدعيم الأنسجة بين شقوق الخياشيم لإبقائها مفتوحة (الشكل 35-10). وهذا التحول لا يبدو جذريًّا كما يبدو الأمر للوهلة الأولى.

يتشكل كل قوس خيشومي من غضاريف عدة (تطورت لاحقًا لتصبح عظامًا) مرتبة بصورة تشبه تقريبًا حرف V مقلوبًا على جانبه، وتتجه حافته المدببة نحو الخارج. ولو تخيلنا التحام الزوج الأمامي من الأقواس في الأعلى وفي الأسفل مع وجود تمفصل عند الحافة المدببة، فإنه قد تكون لدينا الفك البدائي للفقريات. لا يلتحم النصف العلوي للفك بالجمجمة مباشرة إلا عند الجانب الخلفي. أما الأسنان، فتتطور على الفكوك من حراشف جلدية متحورة تبطن الفم.

تمتلك الأسماك المدرعة المسماة صفائحية الجلد، والأسماك المسماة ذوات الأشواك فكوكًا. الأسماك الشوكية كانت شائعة جدًا خلال الحقبة الديفونية المبكرة، إذ حلت بشكل كبير محل الأسماك صدفية الجلد، ولكنها أصبحت منقرضة هي الأخرى مع نهاية العصر البرمي. وهي كصدفية الجلد، لديها هيكل داخلي من الغضروف، لكن حراشفها تحتوي صفائح صغيرة من العظم، ما يلقي ظلالًا على الدور الأعظم الذي سيؤديه العظم في مستقبل الفقريات. أما الأسماك الشوكية فكانت مفترسات ذوات فكوك، وكانت أفضل سباحةً من صدفية الجلد؛ إذ كان لها سبع زعانف لتساعد على السباحة، وجميع هذه الزعانف معززة بأشواك قوية ما أعطاها اسم ذوات الأشواك. في الوقت الحاضر لا توجد أسماك شوكية حية.

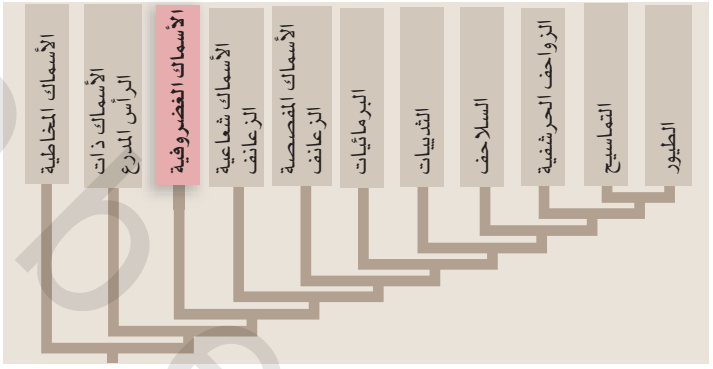
أصبحت الأسماك ذات الصفائح الجلدية والدرع الثقيلة شائعة في منتصف الحقبة الديفونية. تتكون إحدى المجموعات الناجحة والمتنوعة جدًا من سبع رتب من ذات الصفائح الجلدية، سادت البحار قرب نهاية الحقبة الديفونية لكي تصبح منقرضة في نهاية تلك الحقبة نفسها. وقد كانت فكوك ذات الصفائح الجلدية أكثر تطورًا من فكوك الأسماك الشوكية الأكثر بدائية، فالفك العلوي ملتحم مع الجمجمة، والجمجمة متمفصلة مع الكتف. وقد وصل كثير من تلك الصفائح إلى أحجام هائلة؛ إذ زاد بعضها على 30 قدمًا طولًا، وكان طول جمجمتها قدمين، وقضمتها هائلة.



الشكل 35-10

تطور الفك. تطورت الفكوك من أقواس الخياشيم الأمامية لأسماك قديمة عديمة الفكوك.

أسماك القرش بهياكلها الغضروفية أصبحت مفترسات سائدة



اختفت الفقريات الأوائل كلها في نهاية الحقبة الديفونية تقريبًا، وحلت محلها أسماك القرش والأسماك العظمية في واحد من أعظم الانقراضات الجماعية التي حدثت في تاريخ الأرض (انظر الفصل الـ 22). نشأت أسماك القرش والأسماك العظمية أول مرة في بداية الحقبة الديفونية، نحو 400 مليون سنة خلت. تحسَّن تركيب الفك في هذه الأسماك، إذ تحول الجزء العلوي للقوس الخيشومي الأول بعد الفك إلى تركيب دعامي يربط مؤخرة الفك السفلي بمؤخرة الجمجمة، ما سمح للفم أن يفتح بصورة أوسع مما كان ممكنًا من قبل.

أصبحت أسماك القرش هي المفترسات السائدة في البحار في أثناء الحقبة الطباشيرية (360-280 مليون سنة خلت). فالقرش (طائفة **الأسماك الغضروفية**) له هيكل مكون من الغضروف، كالأسماك البدائية، ولكنه تكلس، ودُعم بحبيبات من كربونات الكالسيوم التي ترسبت في الطبقات الخارجية من الغضروف، فكانت النتيجة هيكلًا خفيفًا جدًا، ولكنه قوي.

والقرش سباح ماهر؛ فهو يتمتع بشكل انسيابي وزعانف مزدوجة، وهيكل خفيف ومرن (الشكل 35-11). فالزعانف الصدرية واسعة بشكل خاص، وتندفع للخارج كجناحي طائرة، وهذه هي وظيفتها، إذ تضيف قوة دفع تعادل قوة الدفع نحو الأسفل التي تحدثها الزعنفة الذيلية. إنَّ أسماك القرش مفترسات عدوانية، وبعض أسماك القرش الأولى بلغت أحجامًا هائلة.

تطور الأسنان

كانت أسماك القرش من أوائل الفقريات التي تُطور أسنانًا. هذه الأسنان تطورت من حراشف خشنة على الجلد، ولم تكن مزروعة في الفك، كأسنان الإنسان، بل تستقر فوق الفك. لذا، فهي ليست راسية بقوة في الفك، ويمكن أن تُفقد بسهولة. تترتب الأسنان في فم القرش في 20 صفًّا تقريبًا، والأسنان الأمامية تقوم بالعض

الشكل 35-11

الأسماك الغضروفية. أفراد هذه الطائفة مثل القرش الأزرق *Prionace glauca* مفترسات بشكل رئيس أو مترممات.

والقطع، والأسنان في الخلف تنمو وتنتظر دورها. فعندما ينكسر أحد الأسنان أو يتآكل، فإن بديلًا له يتقدم نحو الأمام من الصف اللاحق. وقد يستخدم القرش الواحد خلال حياته أكثر من 20.000 سن.

جلد القرش مغطى بحراشف صغيرة تشبه الأسنان، وهي تعطي ملمسًا خشنًا يشبه ورق الزجاج. والحراشف هنا كالأسنان تستبدل بشكل مستمر في أثناء حياة سمك القرش.

نظام الخط الجانبي

تمتلك أسماك القرش والأسماك العظمية نظام خط جانبيًّا كامل التطور. يتكون نظام الخط الجانبي من سلسلة من أعضاء الحس تبرز في قناة تحت سطح الجلد، وتمتد على طول جسم السمكة، وتفتح نحو الخارج عن طريق سلسلة من النقر الغائرة. ويؤدي مرور الماء على جسم السمكة إلى إجبار الماء على المرور بهذه القناة عبر النقر. والنقر مرتبة، بحيث إن بعضها يجري تنبيهه بغض النظر عن اتجاه حركة الماء. إن تفاصيل وظيفة نظام الخط الجانبي موصوفة في الفصل الـ 45. وبمعنى حقيقي، فإن نظام الخط الجانبي في السمكة يعادل السمع.

التكاثر في الأسماك الغضروفية

يختلف التكاثر في طائفة الأسماك الغضروفية عنه في الأسماك الأخرى. بيوض القرش تخصب داخليًّا. في أثناء الجماع، يقبض الذكر على الأنثى عن طريق زعانف محورة تدعى **الحاضنات Claspers** ويجري المني من الذكور إلى داخل الأنثى خلال تجاويف في الحاضنات نفسها. وعلى الرغم من أن أنواعًا قليلة تضع بيوضًا مخصبة، فإن بيوض معظم الأنواع تتطور داخل جسم الأنثى، وتولد الصغار حية.

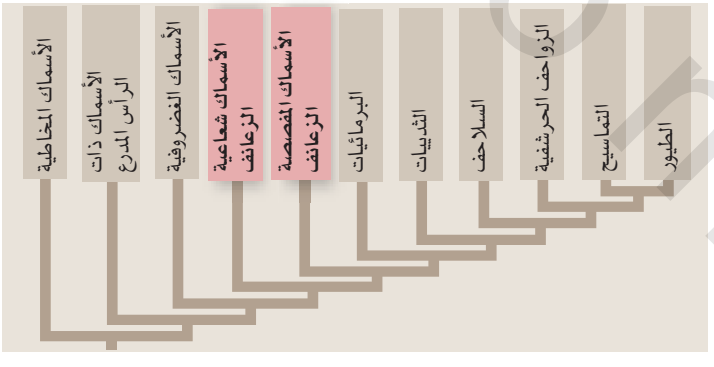
يقود هذا النظام التكاثري أسماك القرش في الوقت الحاضر إلى حتفها. فنظرًا لطول مدة الحمل وقلة عدد النسل الناتج، فإن القرش غير قادر على التعافي بسرعة من انخفاض تجمعاته السكانية. ولسوء الحظ، فإن أسماك القرش تُصطاد بشكل مكثف في الوقت الحاضر نظرًا لانتشار استعمال زعانفها كحساء مرغوب في آسيا وأماكن أخرى. نتيجة لذلك، تتناقص تجمعات أسماك القرش بشكل كبير، وهناك تخوف من أن أنواعًا عدة منها تواجه الانقراض سريعًا.

تطور أسماك القرش

إن كثيرًا من الخطوط التطورية المبكرة لأسماك القرش ماتت في أثناء الانقراض الجماعي الكبير عند نهاية الحقبة البرمية (248 مليون سنة خلت). أما ما بقي منها فقد عايش انفجارًا تنوعيًّا خلال الحقبة الوسيطة (248-65 مليون سنة خلت)، حيث ظهرت معظم المجموعات الحديثة من القرش. فأسماك الوَرْنك والراي، وهي أقارب للقرش مفلطحة ظهر بطنيًّا، تطورت في مثل هذا الوقت، أي ما يقارب 200 مليون سنة بعد ظهور القرش.

تسود الأسماك العظمية معظم المياه

تطورت الأسماك العظمية في الوقت نفسه الذي تطورت فيه أسماك القرش، أي منذ قرابة 400 مليون سنة، ولكنها سلكت طريقًا تطوريًّا مختلفًا. فبدلًا من اكتساب



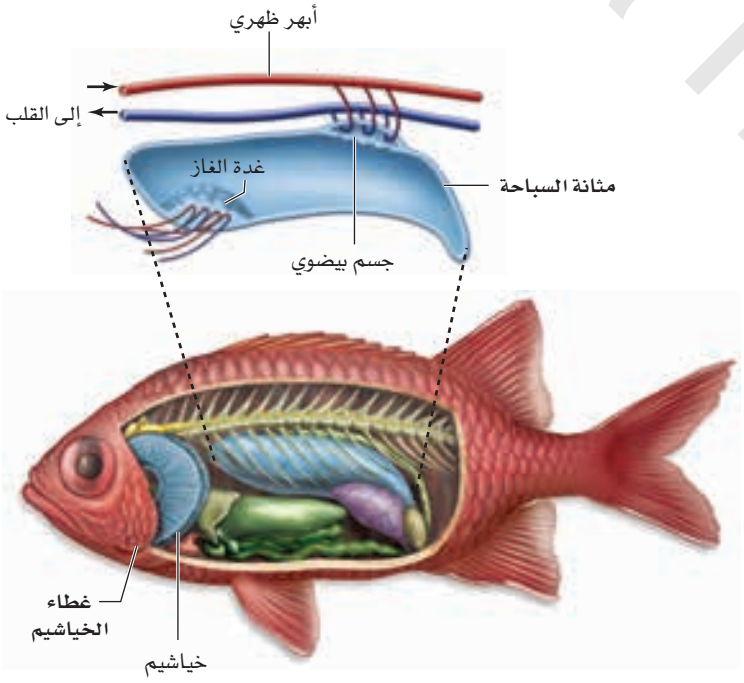
السرعة من خلال الخفة، كما فعلت أسماك القرش، نجد أن الأسماك العظمية تبنت هيكلًا داخليًّا ثقيلًا مصنوعًا بكامله من العظام.

العظم قوي، ويشكل قاعدة تنقبض العضلات نحوها. لم يتعظم الهيكل الداخلي وحده، ولكن تعظمت الأغطية الخارجية للصفائح والحراشف. معظم الأسماك العظمية لها زعانف متحركة، وحراشف رقيقة جدًا، وذيل كامل التناظر (يحفظ السمكة على خط مستقيم، وهي تشق طريقها في الماء). الأسماك العظمية أكثر مجموعات الأسماك تنوعًا بل أكثر من الفقريات. فهناك مجموعات عدة من الرتب التي تضم أكثر من 30,000 نوع حي. تحقق النجاح الملحوظ للأسماك العظمية من سلسلة من التكيفات المهمة التي مكنتها من أن تسود الحياة في الماء. ومن هذه التكيفات مثانة السباحة وغطاء الخياشيم (الشكل 35 - 12).

مثانة السباحة

على الرغم من أن العظام أثقل من الهيكل الغضروفي، فإن الأسماك العظمية لا تزال قابلة للطفو بسبب امتلاكها **مثانة السباحة Swim bladder**، وهي كيس مملوء بالغاز يسمح لها بتنظيم كثافتها، بحيث تبقى معلقة عند أي عمق في الماء دون مجهود. أما أسماك القرش في المقابل، فإن عليها أن تتحرك خلال الماء، أو أن تغطس؛ لأن أجسامها أكثر كثافة من الماء، ولا تحتوي مثانة سباحة.

في الأسماك العظمية البدائية، مثانة السباحة هي جيب خارجي ظهري من البلعوم، وينشأ بعد الحنجرة، وفي هذه الأنواع، تملأ السمكة مثانة السباحة بابتلاع الهواء عند سطح الماء. وفي معظم الأسماك العظمية الحديثة، تكون مثانة السباحة عضوًا مستقلًا، وتمتلئ أو تفرغ داخليًّا من الغازات التي هي غالبًا من النتروجين والأكسجين.



الشكل 35-12

رسم تخطيطي لمثانة السباحة. تستخدم الأسماك العظمية هذا التركيب، الذي تطور على هيئة جيب خارجي ظهري من البلعوم، من أجل السيطرة على كثافتها في الماء. يمكن أن تُملأ مثانة السباحة أو تُفرغ من الغازات؛ للسماح للسمكة بالسيطرة على كثافتها في الماء. تؤخذ الغازات من الدم، حيث تفرز غدة الغاز الغازات إلى مثانة السباحة، ويتحرر الغاز من المثانة نحو الدم ثانية عن طريق صمام عضلي هو الجسم البيضوي.

أ.

ب.

الشكل 35-13

الأسماك الشعاعية الزعانف والمفصصة الزعانف.

أ. الأسماك شعاعية الزعانف كالسمكة الملاك الكورية المبينة في الصورة، تتميز بزعانف ذات أشعة عظمية متوازية فقط.

ب. الأسماك مفصصة الزعانف لها لب مركزي من العظم، إضافة إلى الأشعة العظمية. السمكة ذات الأشواك المجوفة *Latimeria chalumnae*، وهي سمكة مفصصة الزعانف العظمية، اكتشفت في غرب المحيط الهندي عام 1938. تمثل هذه السمكة مجموعة من الأسماك، كان يعتقد أنها انقرضت منذ 70 مليون سنة. وبينما كان العلماء يدرسون الأنواع الحية في بيئاتها الطبيعية على أعماق تتراوح بين 100-200 متر عثروا عليها تتجرف مع التيارات وتصطاد أسماكًا أخرى في الليل. بعض أفرادها يبلغ 3 أمتار طولًا، ولها مثانة سباحة رفيعة ومملوءة بالدهون.

كيف تتدبر الأسماك العظمية هذه الحيلة المدهشة؟ تحصل السمكة على الغازات من الدم باستخدام غدة متميزة تطلق الغازات إلى المثانة عندما ترغب السمكة في المزيد من الطفو. وعندما ترغب في الغوص، يعاد امتصاص الغازات إلى تيار الدم خلال تركيب يدعى الجسم البيضوي. وهناك مجموعة من العوامل الفيزيولوجية التي تسيطر على تبادل الغازات بين تيار الدم والمثانة.

غطاء الخياشيم

لدى معظم الأسماك العظمية صفيحة صلبة تدعى **غطاء الخياشيم Operculum**، الذي يغطي الخياشيم على كل من جانبي الرأس. إن ثني غطاء الخياشيم يسمح للسمكة العظمية بضخ الماء فوق الخياشيم. الخياشيم معلقة في الشقوق البلعومية التي تشكل ممرًّا بين البلعوم وخارج جسم السمكة. وعندما يُغلق غطاء الخياشيم يُغلق هذا المخرج تمامًا.

عندما تفتح الفم، فإن غلق غطاء الخياشيم يزيد حجم تجويف الفم، ويندفع الماء إلى داخله، وعندما تغلق الفم، فإن فتح غطاء الخياشيم يقلل حجم تجويف الفم ما يجبر الماء على المرور فوق الخياشيم في اتجاه الخارج.

إن استخدام هذا «المنفاخ» الفعال يمكِّن الأسماك العظمية من تمرير الماء فوق الخياشيم، وهي لاتزال ساكنة في الماء. وهذا ما تفعله السمكة الذهبية عندما تبدو أنها تبتلع شيئًا في حوض أسماك الزينة.

المسار التطوري نحو اليابسة مرّ من خلال الأسماك ذات الزعانف المفصصة

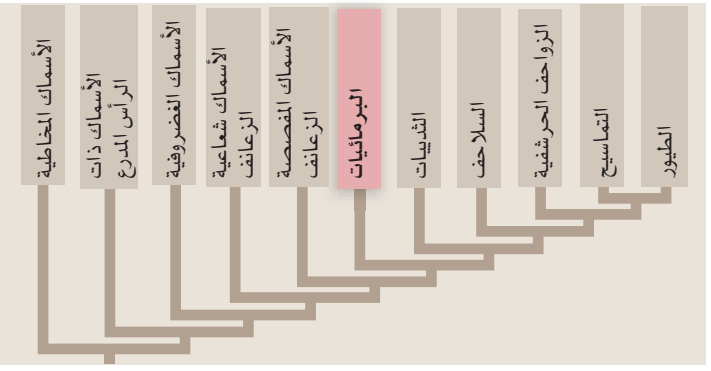
تُشكل الأسماك ذات الزعانف الشعاعية (**طائفة مشطية الأجنحة** (الزعانف) **Actinopterygii** الشكل 35-13 أ)، والأسماك ذات الزعانف المفصصة (**طائفة لحمية الأجنحة** (الزعانف) **Sarcopterygii**- مجموعتين كبيرتين من الأسماك العظمية. تختلف المجموعتان في تركيب زعانفهما (الشكل35-13 ب). ففي الأسماك ذات الزعانف الشعاعية، يتكون الهيكل الداخلي للزعنفة من أشعة عظمية متوازية تدعم كل زعنفة، وتعطيها صلابة. وليس هناك عضلات ضمن الزعانف، بل إن الزعانف تحركها عضلات ضمن الجسم.

في المقابل، الأسماك ذات الزعانف المفصصة لها زعانف مزدوجة، تتألف من فص عضلي لحمي طويل (ومن هنا جاء اسمها) مدعوم بلب مركزي من العظام التي تشكل مفاصل كاملة التمفصل مع بعضها. وهناك أشعة عظمية فقط عند قمة كل زعنفة مفصصة. وإن العضلات ضمن كل فص يمكن أن تحرك أشعة الزعنفة بشكل مستقل إحداها عن الأخرى، وهو إنجاز لا يمكن لأي سمكة شعاعية الزعانف أن تفعله.

تطورت الأسماك ذات الزعانف المفصصة منذ 390 مليون سنة تقريبًا، أي بعد أول ظهور للأسماك العظمية بمدة وجيزة. ويوجد منها في الوقت الحاضر ثمانية أنواع فقط: نوعان من ذات الأشواك المجوفة (الشكل 35-13ب) وستة أنواع من الأسماك الرئوية. وعلى الرغم من ندرتها في الوقت الحاضر، فإن أسماك ذات الزعانف المفصصة أدت دورًا مهمًّا في مسار تطور الفقريات، إذ من المؤكد أن البرمائيات تطورت في الغالب من الأسماك ذات الزعانف المفصصة.

تُعَدُّ الأسماك من أوائل الفقريات. وتتميز بالخياشيم، وبوجود جهاز دوري ذي دورة واحدة. الأسماك الغضروفية كالقرش تُعدّ سابحات سريعة، وتطورت بوصفها مفترسات سائدة. والأسماك العظمية، وهي ناجحة جدًا، لها ميزات خاصة كمثانة السباحة، وغطاء الخياشيم، إضافة إلى الهياكل المتعظمة.

5-35 البرمائيات



تتحدر الضفادع والسلمندرات والديدان العمياء ذات الجلد الرطب من الأسماك مباشرة. هذه الأشكال هي الوحيدة المتبقية على قيد الحياة من أصل مجموعة ناجحة جدًا تدعى البرمائيات (طائفة **البرمائيات Amphibia**)، وهي أوائل الفقريات التي تمشي على اليابسة. معظم برمائيات الوقت الراهن صغيرة، وتعيش دون أن يكترث بها الإنسان، ولكنها تُعدّ من بين فقريات اليابسة الأكثر عددًا. وقد أدت البرمائيات في هذا العالم أدوارًا مهمةً جدًا في الشبكات الغذائية على اليابسة.

البرمائيات الحية لها خمس سمات مميزة

صنّف علماء الأحياء الأنواع الحية من البرمائيات في ثلاث رتب (الجدول 35-2): 1) خمسة آلاف نوع من الضفادع والعلجوم تقع ضمن 22 عائلة تشكل معًا رتبة عديمة الذيل. 2) 500 نوع من السلمندر والسمندل تقع ضمن 9 عائلات تشكل معًا رتبة الذيليات. 3) 170 نوعًا (6 عائلات) من مخلوقات تشبه الديدان، وغالبًا عمياء تدعى الديدان العمياء، وهي تعيش في المناطق الاستوائية، وتشكل رتبة عديمة الأقدام. هذه البرمائيات جميعها لها صفات عدة مميزة مشتركة:

1. **الأرجل:** الضفادع ومعظم السلمندرات لها أربع أرجل، وتستطيع الحركة على اليابسة بشكل جيد. وقد شكلت الأرجل أحد التكيفات المهمة للحركة على اليابسة. أما الديدان العمياء فقد فقدت أرجلها في أثناء مسار تكيفها للوجود داخل الجحور.
2. **الرئات:** تمتلك معظم البرمائيات زوجًا من الرئات على الرغم من أن السطوح الداخلية لها ذات مساحة سطحية أقل بكثير من رئات الزواحف أو الثدييات. تتنفس البرمائيات بخفض قعر الفم؛ لكي تمتص الهواء، ثم تعود لرفعه ثانية لدفع الهواء نحو رئاتها (انظر الفصل الـ 49).
3. **التنفس الجلدي:** الضفادع، والسلمندرات، والديدان العمياء جميعها تساند التنفس الرئوي لكونها تتنفس من خلال الجلد الذي تبقيه رطبًا، وله مساحة سطحية واسعة.
4. **الأوردة الرئوية:** بعد ضخ الدم نحو الرئتين، يقوم وريدان رئويان واسعان بإعادة الدم المحمل بالأكسجين إلى القلب لإعادة ضخه. وبهذه الطريقة، فإن الدم المحمل بالأكسجين يضخ إلى الأنسجة بضغط أعلى كثيرًا.
5. **القلب المقسوم جزئيًا:** يقوم جدار فاصل بمنع الدم المشبع بالأكسجين العائد من الرئتين من الاختلاط بالدم غير المشبع بالأكسجين العائد إلى القلب من بقية الجسم. لهذا، فالدورة الدموية مقسومة إلى مسارين منفصلين: رئوي وجهازي. لكن الفصل غير كامل؛ لأنه لا يوجد فاصل في إحدى غرف القلب، وهي البطين (انظر الفصل الـ 49).

هناك صفات عدة متخصصة تشترك بها كل برمائيات الوقت الحاضر. ففي الرتب الثلاث هناك منطقة ضعف بين قاعدة السن وتاجه، وإن لها نوعًا خاصًّا من خلايا العصي الحسيّة في شبكية العين تدعى «العصا الخضراء» وهي غير معروفة الوظيفة بعد.

قهرت البرمائيات تحديات اليابسة

إن كلمة برمائي تعني "مزدوج الحياة"، وهو تعبير يعبر بشكل جيد عن صفة أساسية من صفات برمائيات الوقت الحاضر، ما يعكس قدرتها على العيش في عالمين–عالم الماء ذي الأسلاف من الأسماك، وعالم اليابسة الذي قامت بغزوه أولًا. وسنراجع هنا التاريخ المتقلب لهذه المجموعة، التي انقرض معظم أعضائها منذ 200 مليون سنة تقريبًا. ثم سنفحص بالمزيد من التفصيل حال الأنواع القليلة الباقية من البرمائيات.

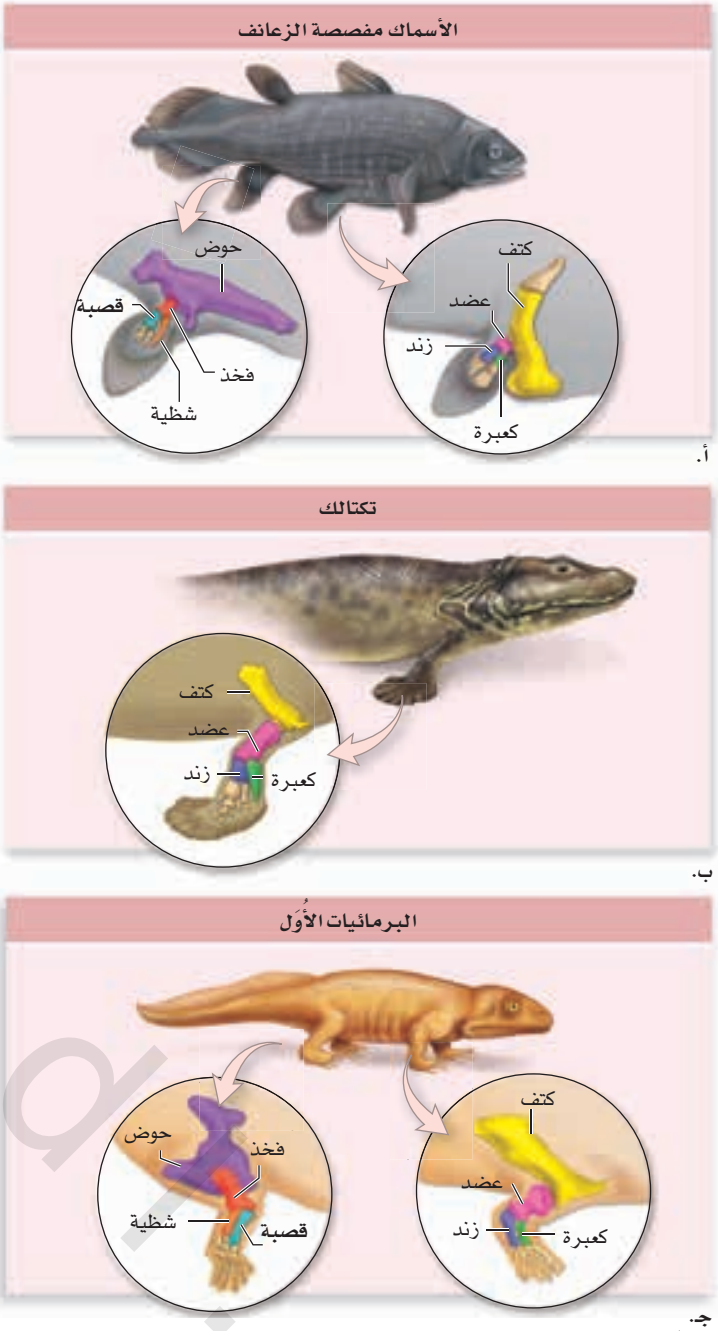
لقد واجه غزو الفقريات لليابسة عددًا من التحديات المهمة:

- فنظرًا لأن أسلاف البرمائيات كان لها أجسام كبيرة نسبيًّا، فإن إسناد وزن الجسم على اليابسة وتحريكه من مكان إلى آخر شكل تحديًا كبيرًا (الشكل 35-14) وهكذا، فقد نشأت الأرجل لسد هذه الحاجة.
- على الرغم من توافر الأكسجين للخياشيم في الهواء أكثر منه في الماء، فإن التركيب الرقيق للخياشيم يتطلب رفع الماء لها لدعمها، ولهذا فإنها لن تعمل في الهواء. لذا، فإن وجود طرق أخرى للحصول على الأكسجين يصبح ضروريًّا.

الجدول 35-2 رتب البرمائيات

الرتبة	أمثلة نموذجية	الصفات المميزة الأساسية	العدد التقريبي للأنواع الحية
عديمة الذنب	الضفدع والعلجوم	جسم متراص دون ذنب، رأس كبير ملتحم مع الجذع، الأطراف الخلفية متخصصة بالقفز.	5,000
الذيليات	السلمندر والسمندل	جسم رفيع، ذنب طويل وأطراف تنطلق على هيئة زوايا قوائم مع الجسم.	500
عديمة الأطراف	الديدان العمياء	مجموعة استوائية ذات جسم يشبه الأفعى، ليس لها أطراف، ذنب صغير أو معدوم.	170

obeikandl.com



الشكل 35-14

مقارنة بين أطراف الأسماك مفصصة الزعانف، وتكتالك، والبرمائيات الابتدائية. أ. سمكة مفصصة الزعانف: بعض هذه الحيوانات ربما يمكنها السير على اليابسة. ب. تكتالك: عظام الكتف والطرف الأمامي تشبه تلك التي للبرمائيات، لكن الزعانف تشبه تلك التي للأسماك مفصصة الزعانف. لم تكن متحجرة تكتالك تحتوي الأطراف الخلفية عندما عثر عليها. جـ. البرمائيات البدائية. كما يبين تركيب هيكلها، أرجل هذه الحيوانات يمكن أن تخدم بصورة أفضل من تلك التي لأسلافها في الحركة على اليابسة.

- يتطلب توفير كميات كبيرة من الأكسجين للعضلات الأكبر التي ستقوم بالحركة على اليابسة، حدوث تحوير في القلب والدورة الدموية.
- التكاثر يجب أن يتم في الماء؛ لكي لا تجف البيوض.
- والأكثر أهمية ألا يجف الجسم نفسه.

البرمائيات الأولى

لقد حلت البرمائيات مشكلاتها جزئيًّا فقط، ومع ذلك فإن الحلول كانت ناجحة، حيث استطاعت البرمائيات العيش مدة 350 مليون سنة، فالتطور إذن لا يعتمد على وجود حلول مثالية، بل على حلول قابلة للتطبيق.

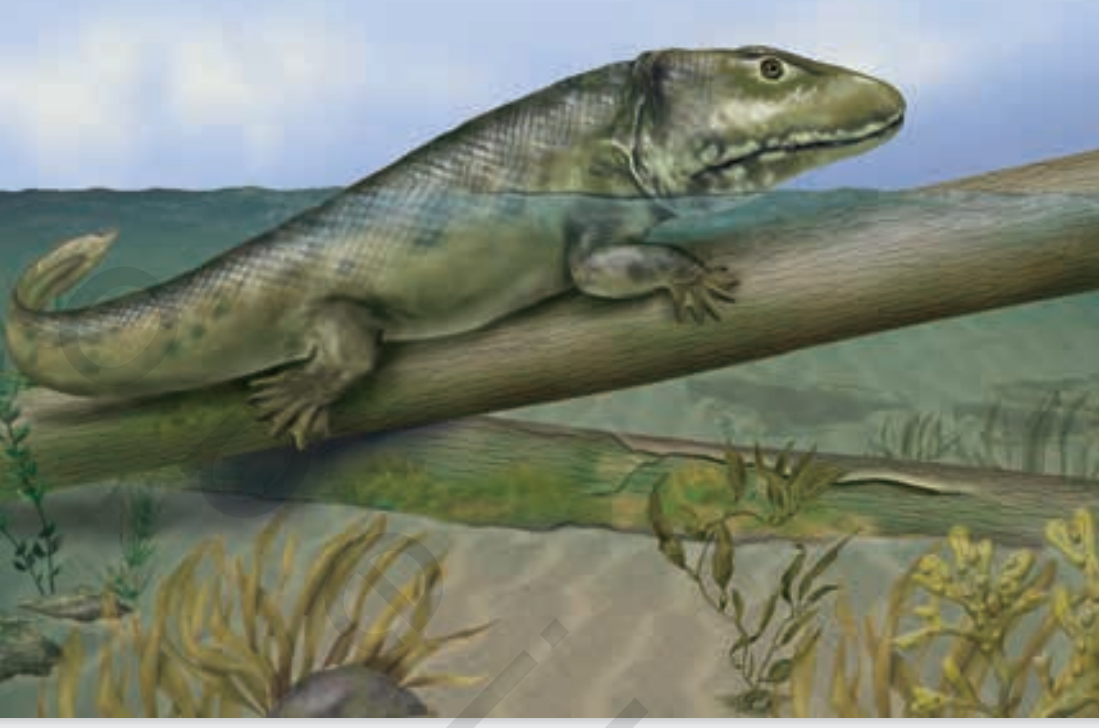
يتفق علماء الأحافير على أن البرمائيات نشأت من الأسماك ذات الزعانف المفصصة. لقد وجدت متحجرة إكثيوستيجا *Ichthyostega*، وهي واحدة من أقدم أحافير البرمائيات (الشكل 35-15)، في صخور عمرها 370 مليون سنة في غرينلند. في ذلك الوقت، كانت غرينلند جزءًا من قارة أمريكا الشمالية الحالية، وتقع قرب خط الاستواء. وقد وُجدت أحافير البرمائيات جميعها في المئة مليون سنة اللاحقة في أمريكا الشمالية. ولم تنتشر البرمائيات في العالم إلا عندما اندمجت قارة آسيا والقارات الجنوبية مع أمريكا الشمالية لتشكيل القارة العملاقة بانجيا.

لقد كان إكثيوستيغا حيوانًا قوي البناء، وذا أرجل أمامية متينة ومدعمة بعظام الكتف. وبخلاف عظام السمكة، لم تعد عظام الكتف هنا مرتبطة بالجمجمة، ولهذا فالأطراف قادرة على إسناد وزن الحيوان. وحيث إنَّ الأطراف الخلفية كانت أشبه بزعانف الحوت في شكلها، فإن من المحتمل أن إكثيوستيغا كان يتحرك كما تفعل الفقمة، إذ تشكل الأطراف الأمامية قوة للدفع في اتجاه الحركة، وتجر الأطراف الخلفية بقية الجسم جرًّا. ولكي تقوى عظام الظهر أكثر، فقد تشكلت أضلاع طويلة وعريضة ومتداخلة مع بعضها، وكونت قفصًا صلبًا للرئتين والقلب. لقد كان القفص الصدري هذا صلبًا لدرجة أنه لم يكن ممكنًا زيادة سعته أو إنقاصه من أجل التنفس. بدلًا من ذلك، فإن الحيوان ربما حصل على الأكسجين كما تفعل برمائيات العصر الحاضر، أي بخفض قاعدة الفم، وسحب الهواء، ثم رفعها ثانية لدفع الهواء نحو القصبة الهوائية والرئتين، وقد وجدت متحجرة انتقالية مهمة بين الأسماك والبرمائي إكثيوستيغا عام 2006 في شمالي كندا. عاشت هذه المتحجرة واسمها تكتالك *Tiktaalik* منذ 375 مليون سنة، وكان لها خياشيم وحراشف كالأسماك، وعنق كالبرمائيات. لكن الأكثر أهمية هو شكل أطرافها الأمامية (الشكل 35-14): فالكتف، والذراع الأمامي، وعظام الرسغ كانت تشبه عظام البرمائيات، ولكن في نهاية الطرف كانت توجد زعنفة مفصصة بدلًا من أصابع البرمائيات. ومن ناحية بيئية، فإن متحجرة تكتالك التي كان يبلغ طولها ثلاثة أمتار هي مرحلة وسطى بين الأسماك والبرمائيات، وربما كانت تقضي معظم وقتها في الماء، ولكنها كانت قادرة على جر نفسها نحو اليابسة للإمساك بالغذاء، أو للهرب من الأعداء.

ارتفاع البرمائيات وهبوطها

لقد تمكنت البرمائيات، بحركتها نحو اليابسة، من استغلال مصادر عدة والوصول إلى بيئات جديدة. فالبرمائيات أصبحت شائعة في أثناء الحقبة الطباشيرية (360-280 مليون سنة خلت). وهناك أربع عشرة عائلة معروفة من البرمائيات عاشت في مطلع الحقبة الطباشيرية، وكلها تقريبًا كانت مائية، أو شبه مائية مثل متحجرة إكثيوستيغا (الشكل 35-15). وفي نهاية الحقبة الطباشيرية، كان معظم أمريكا الشمالية مغطى بمستنقعات استوائية ضحلة، حيث عاشت 34 عائلة من البرمائيات في هذه البيئة اليابسة الرطبة متشاطرة العيش مع أنواع من الديناصورات، وبعض الزواحف الأولى.

في الحقبة البرمية المبكرة التي أعقبت ذلك (280-248 مليون سنة خلت)، حدث تغير ملحوظ بين البرمائيات-فقد بدأت بمغادرة السبخات نحو الأراضي الجافة. وقد كان لكثير من البرمائيات اليابسة صفائح عظمية، ودروع تحمي أجسامها،



الشكل 35-15

كانت البرمائيات أول الفقريات التي مشت على اليابسة. أحد أوائل البرمائيات كان إكثيوستيجا *Ichthyostega*، وكان له أطراف فعالة في الزحف على اليابسة، وله حاسة شم متطورة وخطم متطاول، وتراكيب أذن متقدمة لالتقاط الأصوات المحمولة بالهواء. وعلى الرغم من صفاته هذه، فإن إكثيوستيجا الذي عاش منذ 350 مليون سنة، كان لها شبه بالأسماك من حيث المظهر العام، وربما يكون قد مكث الجزء الأكبر من حياته في الماء.

ونمت في الحجم لتصبح في مثل حجم حصان قزم. ويشير الحجم الكبير، ووجود الحماية على أجسامها إلى أن هذه البرمائيات لم تستخدم جلدها في التنفس كما تفعل برمائيات اليوم، بل كان لها جلد غير نفاذ ليمنع تبخر الماء. وهكذا، فإنها اعتمدت تمامًا على رئاتها من أجل التنفس. في منتصف الحقبة البرمية، كان هناك 40 عائلة من البرمائيات، 25% منها كانت لا تزال شبه مائية مثل إكثيوستيغا و 60% من البرمائيات كانت تعيش على اليابسة تمامًا، 15% كانت تعيش على وسط شبه يابس. وقد شكل ذلك قمة نجاح البرمائيات، ودعيت تلك الحقبة أحيانًا بعصر البرمائيات.

تطورت الزواحف من البرمائيات في نهاية الحقبة البرمية. فقد أصبحت إحدى المجموعات، ثيرابسدا أو "وجه الوحش" شائعة وطردت البرمائيات من بيئتها اليابسة، واستحوذت عليها. وقد أصبحت ثيرابسيدا فقريات اليابسة السائدة عقب الانقراض الجماعي الكبير الذي حدث في نهاية الحقبة البرمية، وأصبح معظم البرمائيات مائيًّا. واستمر هذا التوجه في الحقبة الثلاثية (248-213 مليون سنة خلت) حيث شهدت هذه الحقبة الانقراض النهائي للبرمائيات من على اليابسة.

تنتمي البرمائيات الحديثة إلى ثلاث مجموعات

تحدرت البرمائيات الحديثة جميعها من ثلاث عوائل من البرمائيات التي استطاعت البقاء خلال عصر الديناصورات. خلال الحقبة الثلثية (65-2 مليون سنة خلت)، نجحت البرمائيات ذات الجلد الرطب في غزو البيئات الرطبة في العالم كله، حيث يوجد منها اليوم أكثر من 5600 نوع موزعة على 37 عائلة مختلفة، تشكل رُتبًا ثلاثًا، هي: عديمة الذنب، والذيليات، وعديمة الأطراف.

رُتبة عديمة الذنب: الضفادع والعلجوم

تعيش الضفادع والعلاجيم، وهي برمائيات عديمة الذنب، في بيئات متعددة تتراوح بين الصحراء، والجبال، إلى البرك والمستنقعات (الشكل 35-16 أ). الضفادع لها جلد ناعم رطب وجسم عريض، وأرجل خلفية طويلة تجعل منها قافزات رائعة. تعيش معظم الضفادع في الماء أو قربه على الرغم من أن بعض الأنواع الاستوائية تعيش على الأشجار.

يختلف العلجوم عن الضفدع، في أن له جلدًا جافًّا ذا نتوءات، وأرجله قصيرة، ومتكيف جدًا مع البيئات الجافة. لا يشكل العلجوم مجموعة وحيدة الأصل، بمعنى

رتبة عديمة الذنب

أ.

رتبة الذيليات

ب.

رتبة عديمة الأطراف

ج.

الشكل 35-16

طائفة البرمائيات. أ. الضفدع الشجري ذو العيون الحمراء *Agalychnis callidryas* من رتبة عديمة الأطراف. **ب.** السلمندر النمر البالغ *Ambystoma tigrinum* من رتبة الذيليات. **ج.** الدودة العمياء *Caecilia tentaculata* من رتبة عديمة الأطراف.

أن أنواع العلجوم ليست أقرب إلى بعضها مما هي لبعض أنواع الضفادع. فمصطلح العلجوم *Toad* يُطلق على البرمائيات عديمة الذنب التي تكيفت مع البيئات الجافة بتطويرها حزمة من الميزات التكيفية. هذا التطور الالتقائي حدث مرات عدة بين برمائيات عديمة الذنب متباعدة القرابة.

تعود معظم الضفادع والعلاجيم إلى الماء للتكاثر، فتضع بيوضها في الماء مباشرة. تفتقر بيوضها إلى أغشية خارجية منيعة ضد الماء، وهي قد تجف بسرعة على اليابسة. تُخصب البيوض خارجيًّا وتفقس منتجة أشكالًا يرقية سابحة تدعى أبا ذنيبة. يعيش أبو ذنيبة في الماء حيث يتغذى عادة على طحالب دقيقة. بعد أن ينمو إلى حجم مناسب، يتطور جسم أبي ذنيبة إلى شكل الضفدع البالغ.

رتبة الذيليات: السلمندرات

السلمندرات ذات أجسام متطاولة، وذنب طويل، وجلد ناعم رطب (الشكل 35-16ب). يتراوح طولها بين بضعة إنشات إلى قدم، على الرغم من أن السلمندرات الآسيوية العملاقة من الجنس *Andrias* يبلغ طولها مترًا ونصف المتر، وتزن قرابة 33 كجم. تعيش معظم السلمندرات في الأماكن الرطبة، وتحت الحجارة والأخشاب وأوراق النباتات الاستوائية، ويعيش بعض السلمندرات في الماء بشكل كامل.

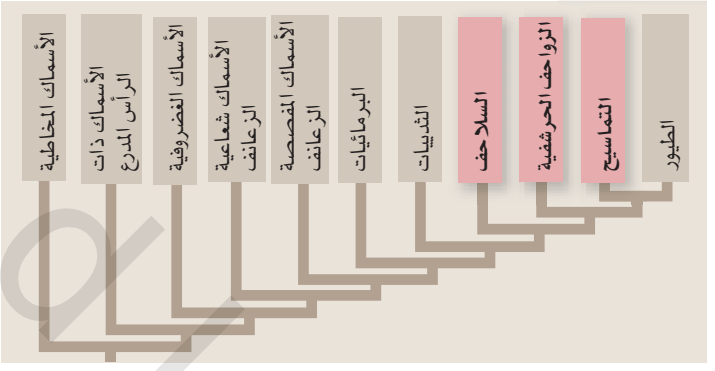
تضع السلمندرات بيوضها في الماء أو في الأماكن الرطبة، ومعظمها تمارس نوعًا من التلقيح الداخلي، تلتقط فيه الأنثى كتلًا من المني يضعها الذكر. تمر معظم السلمندرات، كعديمة الذنب، بمرحلة يرقية قبل التحول إلى بالغ، لكنها تختلف عن عديمة الذنب في أن أبا ذنيبة يختلف كثيرًا عن الضفدع البالغ، في حين تشبه الأطوار اليرقية للسلمندرات الحيوان البالغ على الرغم من أن هذه الأطوار تعيش في الماء، ولها خياشيم خارجية تختفي في أثناء مراحل التطور.

رتبة عديمة الأطراف: الديدان العمياء *Caecilians*

أفراد رتبة عديمة الأطراف من الديدان العمياء (تدعى أيضًا Gymnophiona)، هي مجموعة شديدة التخصص من برمائيات استوائية تعيش في الجحور (الشكل 35-16 جـ). هذه المخلوقات عديمة الأطراف، وهي تشبه الديدان، ويتراوح طولها بين 30 سنتمترًا و 1.3 متر. لها عيون صغيرة، والغالب أن تكون عمياء، وهي تشبه الديدان، لكن لها فكوكًا ذات أسنان، تتغذى على الديدان، وبعض لافقريات التربة، والتلقيح داخلي.

ظهرت البرمائيات على اليابسة منذ نحو 370 مليون سنة. تتميز بوجود جلد رطب وأرجل (فقدت في بعض الأنواع)، ورئات، وجهاز دوري معقد ومقسم. تعتمد معظم الأنواع على البيئة المائية من أجل التكاثر.

6-35 الزواحف



إذا تخيلنا أن البرمائيات مسوّدة مخطوط للبقاء على اليابسة، فإن الزواحف هي الكتاب المتكامل. فقد حسنت الزواحف من الحلول التي قدمتها البرمائيات للتحديات الخمسة التي واجهتها للعيش على اليابسة. فتنظيم الأرجل تطور ليدعم وزن الجسم بشكل أكثر فعالية، ما سمح للزواحف أن تكون ذات أجسام أكبر، وأن تركض كذلك. وأصبح القلب والرئتان أكثر فعالية، وأصبح الجلد مغطى بصفائح جافة أو حراشف؛ لتقليل فقد الماء، وغُلفت البيوض بغطاء مانع لنفاذ الماء.

يعيش الآن على الأرض أكثر من 7000 نوع من **الزواحف** (طائفة الزواحف **Reptilia**). تشكل الزواحف مجموعة حافظت على وجودها في عالم اليوم، إذ إن هناك أنواعًا حية من الأفاعي والعظايا أكثر مما لدى الثدييات.

تبدي الزواحف ثلاث سمات أساسية مميزة

تتشاطر الزواحف الحية جميعها بعض الصفات الأساسية المميزة لها، التي احتفظت بها منذ أن أبعدت البرمائيات التي كانت فقريات اليابسة السائدة، وحلت محلها. من بين هذه الصفات المهمة:

1. **البيوض الرهلية Amniotic eggs**: كان على البرمائيات وَضْع بيوضها في الماء، أو في بيئة رطبة لكي تتجنب الجفاف. أما معظم الزواحف فتضع بيوضًا مقاومة لتبخر الماء، وتحتوي مصدرًا للغذاء (المح)، ولها سلسلة من أربعة أغشية، هي: كيس المح، والرهل، والممبار، والكوريون (غشاء المشيمة) (الشكل 35-17). كل واحد من هذه الأغشية يجعل من البيضة نظامًا مستقلًّا وقابلًا للحياة. تمتلك كل الزواحف الحديثة إضافة إلى الطيور والثدييات هذا النمط نفسه من الأغشية ضمن البيضة، ولهذا تعرف هذه الطوائف الثلاث **بالرهليات Amniotes**.

الشكل 35-17

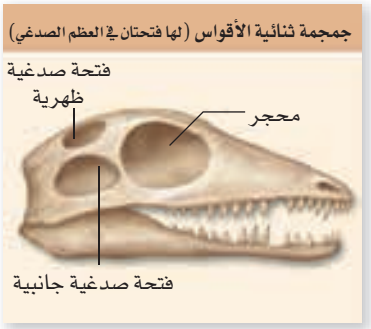
البيضة المانعة لنفاذ الماء. تعد البيضة الرهلية الصفة الأهم التي سمحت للزواحف بالعيش في تشكيلة واسعة من البيئات اليابسة.

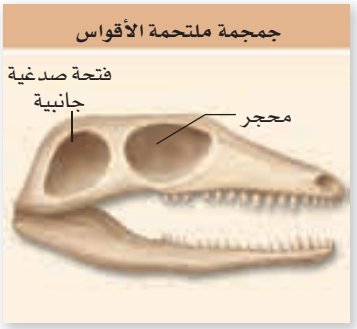
الجدول 35-3 رتب الزواحف الرئيسة

الرتبة	مثال نموذجي	الخصائص الأساسية	العدد التقريبي للأنواع الحية
ذوات الحراشف، تحت رتبة الزواحف الحقيقية	العظايا	عظايا، تنبثق الأطراف على هيئة زوايا قوائم على الجسم، الشرج شق عرضي، أغلبها حيوانات تعيش على اليابسة.	3,800
ذوات الحراشف، تحت رتبة الأفاعي	الأفاعي	أفاعٍ، ليس لها أرجل، تتحرك بالسعي أو الانزلاق، الجلد الحرشفي ينسلخ بشكل دوري، معظمها حيوانات يابسة.	3,000
ذوات الخطم (خطمية الرأس)	تواتارا	المتبقي الوحيد من مجموعة كانت ناضجة، واختفت قبل الديناصورات، أسنان إسفينية متحدة ليس لها جيوب تستقر بها، عين بدائية ثالثة تحت جلد الجبهة.	2
السلاحف	السلاحف والسلاحف البرية والسلاحف البحرية	زواحف ذات درع، وصدفة ذات صفائح عظمية تلتحم بها الفقرات والأضلاع، منقارها حاد ومتقرن وليس به أسنان.	250
التماسيح	التمساح والقاطور	زواحف متقدمة، قلبها له أربع حجرات وأسنانها منغرزة بالفك، الشرج شق طولي، أقرب الزواحف الحية إلى الطيور.	25
زواحف ذات ورك يشبه الطيور Ornithischia	ستيجوسور	ديناصور له عظمتا حوض تتجهان إلى الخلف، كما في حوض الطيور، عاشبة، الأرجل تحت الجسم.	منقرضة
الزواحف الوركية Saurichia	تيرانوسور	ديناصور له عظمة حوض تتجه نحو الأمام والأخرى إلى الخلف، كما في حوض العظايا. آكل للنبات واللحوم، الأرجل تحت الجسم، تطورت منها الطيور.	منقرضة
الزواحف المجنحة	تيروسور (الزاحف المجنح)	زواحف طيارة، الأجنحة مصنوعة من الجلد الممتد بين الأصبع الرابع والجسم، البعد بين نهايتي الجناح في الأشكال المبكرة 60 سم، وفي الأشكال المتأخرة نحو 8 م.	منقرضة
أقارب الزواحف	قريب الزواحف	زواحف بحرية برميلية الشكل ذات أسنان كبيرة وحادة، وزعانف تشبه المجذاف، بعضها له رقبة تشبه الأفعى، ويصل طولها ضعف طول الجسم.	منقرضة
الزواحف الطيور	الزاحف الطائر إكثيوسور	زواحف بحرية انسيابية يشابه جسمها في نواحٍ عدة أسماك القرش والأسماك الحديثة.	منقرضة

يقع الغشاء الخارجي للبيضة، وهو **الكوريون Chorion** تحت القشرة المسامية مباشرة، وهو يمنع نفاذ الماء، لكنه يسمح بتبادل الغازات التنفسية. أما **الرهل Amnion** فيحيط بالجنين المتطور ضمن تجويف مملوء بالسائل. ويزود **كيس المح Yolk sac** الجنين بالغذاء القادم من المح عن طريق أوعية دموية تربطه بمعي الجنين. أما **الممبار Allantois** فيحيط بتجويف تخرج إليه النواتج الضارة للجنين.

2. **الجلد الجاف**: تمتلك معظم البرمائيات الحية جلدًا رطبًا، وعليها أن تبقى في أماكن رطبة لتتجنب الجفاف. أما الزواحف فلها جلد جاف، ومانع لتبخر الماء، إذ توجد طبقة من الحراشف تغطي أجسامها، وتمنع فقد الماء. تتطور الحراشف من خلايا سطحية مملوءة بالكيراتين، وهو البروتين نفسه الذي يشكل المخالب، والأظافر، والشعر، وريش الطيور.





الشكل 35-18

جماجم مجموعة الزواحف. تُميز مجموعة الزواحف بعدد الفتحات الموجودة على جانب الرأس خلف المحجر: صفر لعديمة الأقواس، 1 لملتحمة الأقواس، 2 لثنائية الأقواس.

3. **التنفس الصدري**: تتنفس البرمائيات بعصر حنجرتها لضخ الهواء نحو الرئتين، وهذا أمر يقيِّد قدرتها على التنفس لتكون محدودة بحجم الفم فقط. أما الزواحف فقد طورت تنفسًا رئويًّا، إذ تُوسع أو تُضيق حجم القفص الصدري، ما يسبب دخول الهواء إلى الرئتين أو يجبره على الخروج منهما. فقدرة هذا النظام إذن محددة بحجم الرئتين فقط.

سادت الزواحف الأرض مدة 250 مليون سنة

خلال مدة 250 مليون سنة، كانت الزواحف فقريات اليابسة الضخمة السائدة، وخلال هذه المدة ظهرت سلاسل مختلفة من مجموعات الزواحف، ثم اختفت.

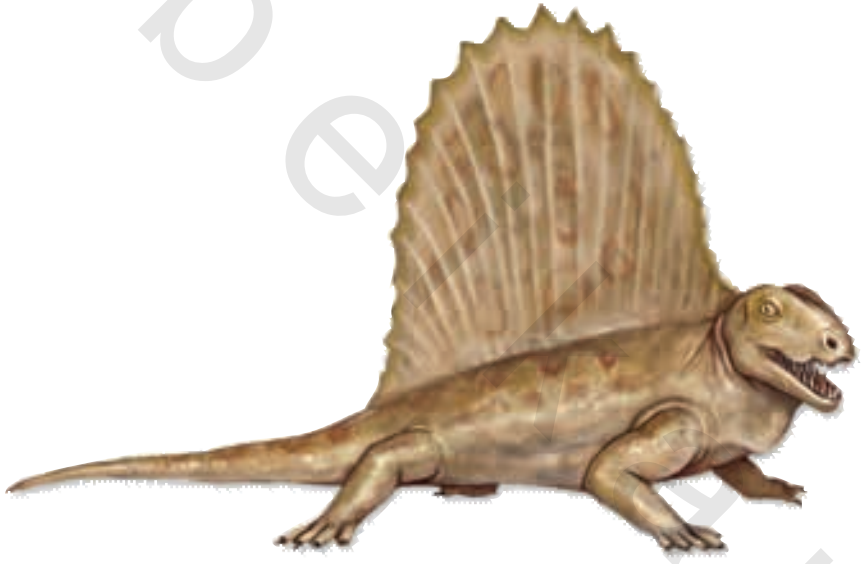
ملتحمة الأقواس (سينابدا) *Synapsida*

إحدى الصفات المهمة في تصنيف الزواحف هي وجود عدد من الفتحات خلف العيون (الشكل 35-18). تتعلق عضلات فك الزواحف بهذه الثقوب، ما يسمح لها أن تقضم بقوة أكبر. أولى المجموعات التي سادت كانت ملتحمة الأقواس (**سينابدا Synapsida**) التي كان لجمجمتها زوج من الفتحات الصدغية خلف فتحات العيون.

الزواحف الحوضية (**بيليكوسور Pelycosaurs**) مجموعة مهمة من ملتحمة الوجه الأولى، وقد سادت مدة 50 مليون سنة، وشكلت 70% تقريبًا من فقريات اليابسة، وقد وزنت بعض الأنواع قرابة 200 كجم. وقد تمكنت هذه الزواحف بما لديها من أسنان طويلة حادة وشبيهة بالسكين، أول مرة بين فقريات اليابسة، من قتل حيوانات أخرى بحجمها (الشكل 35 - 19).

استُبدلت الزواحف الحوضية منذ نحو 250 مليون سنة بنوع آخر من ملتحمة الأقواس، يدعى وجه الوحش أو ثيرابسدا (الشكل 35-20). تشير بعض الأدلة إلى أن هذه المجموعة الأخيرة كانت من ذوات الدم الحار، وقادرة على توليد الحرارة داخليًّا، وربما امتلكت بعض الشعر أيضًا، وقد مكن هذا ثيرابسدا من أن تكون أكثر نشاطًا من الفقريات الأخرى عندما كان الشتاء طويلًا وباردًا.

كانت الزواحف ثيرابسدا فقريات اليابسة السائدة لما يقارب 20 مليون سنة (تدعى أيضًا زواحف شبيهة الثدييات)، إلى أن استبدلت بشكل كبير منذ نحو 230 مليون سنة بمجموعة أخرى من الزواحف تدعى ذات القوسين. انقرضت معظم ثيرابسدا منذ 170 مليون سنة، لكن مجموعة واحدة بقيت، وأنجبت أنسالًا تعيش حتى اليوم، وهي الثدييات.



الشكل 35-19

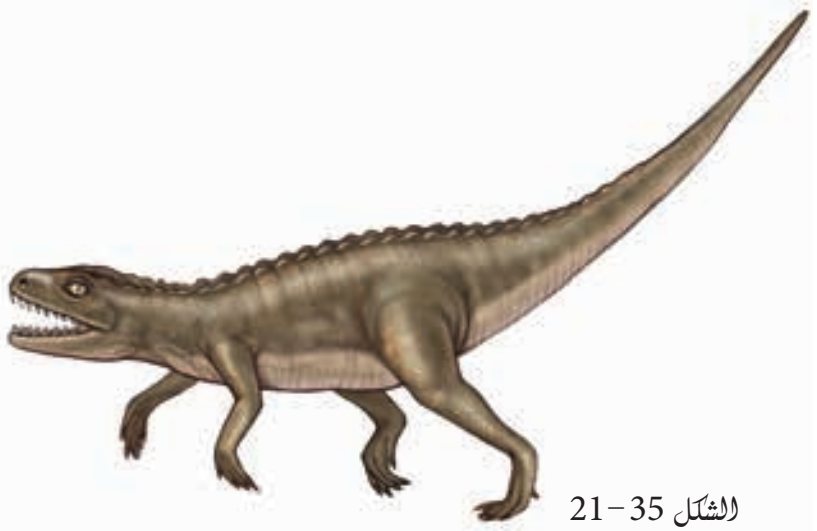
الزواحف الحوضية (بيليكوسور). الجنس *Dimetrodon* هو زاحف حوضي آكل للحوم، وله شراع ظهري، ربما كان ينظم درجة حرارة الجسم بتبديد الحرارة أو جمعها عند الاستدفاء بالشمس.

الشكل 35-20

وجه الوحش: هذا الحيوان الصغير يشبه ابن عرس، وينتمي إلى الجنس *Megazostrodon* وربما كان له فرو. هذا الحيوان الذي عاش في الحقبة الترياسية (الثلاثية) يشبه إلى حد كبير الثدييات الحديثة، لدرجة أقنعت بعض العلماء بوصفه أوائل الثدييات.

الزواحف ذات الأقواس *Archosaurs*

ذات القوسين هي زواحف لها جمجمة، فيها زوجان من الثقوب الصدغية، وقد كانت كالبرمائيات والزواحف المبكرة من ذوات الدم البارد. وقد وجدت تشكيلة من ذات القوسين في الحقبة الثلاثية (الترياسية) (248-213 مليون سنة خلت)، لكن مجموعة منها، وهي الزواحف القوسية كانت ذات أهمية تطورية خاصة؛ لأنها أنتجت التماسيح، والزواحف المجنحة، والديناصورات، والطيور (الشكل 35-21).



الشكل 35-21

زاحف مبكر من ذات الأقواس. هذا الجنس *Euparkeria* كان له صفوف من صفائح عظمية على طول جانبي العمود الفقري، كالذي نشاهده في التماسيح الحديثة والقاطور.

كان من بين الزواحف ذات الأقواس أضخم حيوانات شهدها العالم حتى الآن وأوائل فقريات اليابسة ذات الرِّجْلين التي تقف وتمشي على قدمين. بانتهاء الحقبة الثلاثية، تطورت إحدى مجموعات الزواحف القوسية لتعطي الديناصورات.

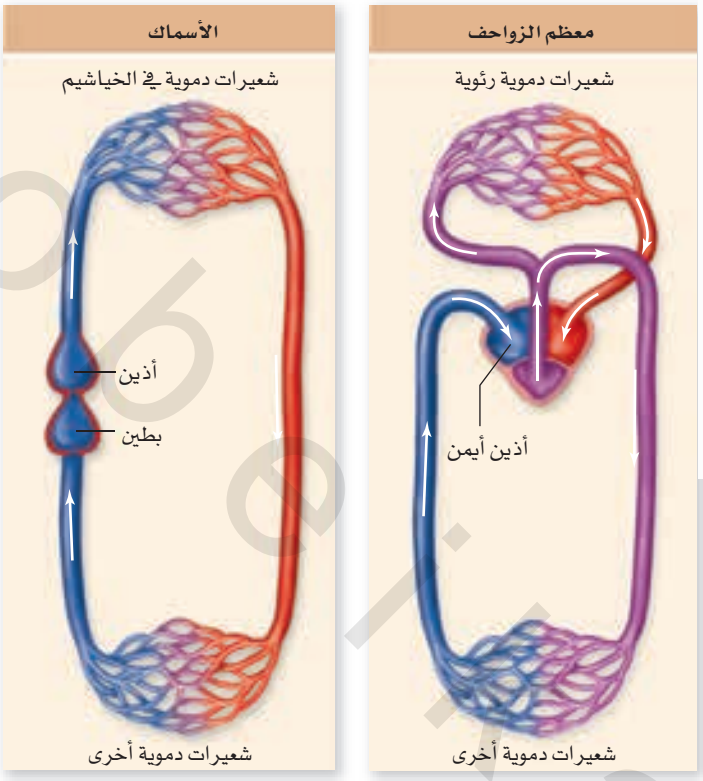
تطورت الديناصورات منذ نحو 220 مليون سنة، وبخلاف ثنائية الرِّجْلين ثنائية الأقواس كانت أرجلها متموضعة تحت جسمها تمامًا (الشكل 35-22). وضع هذا التصميم وزن الجسم مباشرة فوق الأرجل ما سمح للديناصورات أن تركض بسرعة كبيرة وبرشاقة. في مرحلة لاحقة، طوّر أنواع عدة من الديناصورات أحجامًا ضخمة، فعادت إلى وضع ذي أربع أرجل لإسناد وزنها الهائل. واستمرت الديناصورات في البقاء لتصبح أكثر فقاريات اليابسة نجاحًا، فسادت الأرض أكثر من 150 مليون سنة. لكن الديناصورات جميعها انقرضت فجأة منذ 65 مليون سنة تقريبًا، نتيجة لأثر كويكب على ما يبدو.

الصفات المهمة للزواحف الحديثة

عند تخيل تركيب البيضة الأمنيوتية، يمكن القول: إن الزواحف والرهليات الأخرى لا تمارس التلقيح الخارجي، كما تفعل معظم البرمائيات. فالحيوانات المنوية

الشكل 35-22

هيكل أعيد بناؤه للزاحف *Afrovenator*. هذا المخلوق آكل للحوم، ويمشي على قدمين، وكان طوله نحو 30 قدمًا، وعاش في إفريقيا منذ 130 مليون سنة تقريبًا.



الشكل 35-23

مقارنة بين الدورة الدموية للزواحف وللأسماك. أ. في معظم الزواحف، الدم المحمل بالأكسجين (أحمر) يعاد ضخه بعد مغادرته الرئتين، وتبقى الدورة الدموية لبقية الجسم قوية ونشطة. ب. الدم في الأسماك يتدفق من الخياشيم مباشرة إلى بقية الجسم ما يعطي دورة دموية بطيئة.

ليست قادرة على اختراق الحواجز الغشائية التي تحمي البيضة. بدلًا من ذلك، يضع الذكر المني داخل الأنثى، فيلقح المني البيوض قبل أن تتكون عليها الأغشية الواقية، وهذا يدعى الإخصاب الداخلي.

طرأ تحسن على الجهاز الدوري للزواحف، إضافة إلى ما كان لدى البرمائيات والأسماك، ما زود الجسم بالأكسجين بكفاءة (الشكل 35-23). تحقق هذا الإنجاز بامتداد حاجز ضمن القلب ابتداءً من الأذين، وامتدادًا نحو البطين. هذا الحاجز أنشأ جدارًا جزئيًّا يميل لتقليل مزج الدم قليل الأكسجين بالدم الغني بالأكسجين ضمن البطين. في التماسيح، يقسم هذا الحاجز البطين تمامًا، ما يشكل أربع حجرات، كما هو حال قلب الطيور والثدييات (وربما كما فعلت الديناصورات).

الزواحف الحية جميعها **خارجية الحرارة Ectothermic** (كانت تسمى ذوات الدم البارد سابقًا)، وهي تحصل على الحرارة من مصادر خارجية. في المقابل، فالحيوانات **داخلية الحرارة Endothermic** قادرة على توليد الحرارة داخليًّا (انظر الفصل الـ 50). وعلى الرغم من أن الزواحف خارجية الحرارة، فإن ذلك لا يعني أنها لم تكن قادرة على تنظيم درجة حرارة أجسامها. فكثير من الأنواع كانت قادرة على تنظيم درجة الحرارة بدقة، وذلك بالحركة نحو الشمس أو بعيدًا عنها. بهذه الطريقة، تستطيع بعض عظايا الصحراء أن تُبقي أجسامها على درجة حرارة ثابتة خلال النهار بأكمله. أما في الأيام الغائمة، أو في الأنواع التي تعيش في بيئات ظليلة، فإن هذا التنظيم الحراري لا يكون ممكنًا، وفي مثل هذه الحالات تكون درجة حرارة الجسم كدرجة حرارة البيئة المحيطة نفسها.

رتبة السلاحف

أ.

رتبة خطمية الرأس

ب.

الشكل 35-24

الرتب الحية للزواحف. أ . السلاحف: السلحفاة ذات البطن الأحمر *Pseudemys rubriventris* (اليمين) تستدفئ بالشمس، وهي طريقة فعالة، بها تنظم الحيوانات خارجية الحرارة درجة حرارة أجسامها. الصدفة التي تشبه القبة للسلاحف البرية كسلحفاة نجمة سريلانكا التي نشاهدها هنا *Geochelone elegans* تعطي حماية ضد المفترس، وهي عادة سلاحف برية تمامًا. ب. تواتارا *Sphenodom punctatus*: الأعضاء المتبقية الوحيدة من مجموعة خطمية الرأس القديمة. وعلى الرغم من أنها تشبه العظايا، فإن السلف المشترك لخطمية الرأس وللعظايا انشق منذ 250 مليون سنة. جـ. الحرشفيات: عظايا مطوقة *Crotaphytus collaris* تبدو إلى اليمين وأفعى خضراء ملساء *Liochlorophis vernalis* إلى اليسار.
د. التماسيح: معظم التماسيح كالنوع المبين في الشكل *Crocodylus acutus* والغريال *Gavialis gangeticus* (اليسار) تشبه الطيور والثدييات في أن لها قلبًا مكونًا من أربع حجرات، الزواحف الأخرى جميعها لها قلب بثلاث حجرات. التماسيح كالطيور أشد قربة بالديناصورات منها ببقية الزواحف الحية الأخرى.

تنتمي الزواحف الحديثة إلى أربع مجموعات

تضم الرتب الأربع الحية للزواحف نحو 7000 نوع. توجد الزواحف في العالم كله باستثناء المناطق الأبرد، إذ لا يسمح كونها خارجية الحرارة بالبقاء. الزواحف من أكثر فقريات اليابسة عددًا وتنوعًا.

رتبة السلاحف: السلاحف *Order Chelonia*

تتكون رتبة السلاحف (الشكل 35-24 أ) من 250 نوعًا تقريبًا من السلاحف (معظمها مائية) والسلاحف البرية (وهي برية). تفتقر السلاحف بأنواعها إلى الأسنان لكن لها منقارًا حادًا. وتختلف عن الزواحف الأخرى جميعها بأن أجسامها محاطة بصدفة واقية، ومعظمها قادر على سحب رأسه وأرجله إلى داخل الصدفة؛ لتوفير حماية كاملة من المفترس.

تتكون الصدفة من جزأين رئيسين: الدَّبل وهو درع ظهرية، والصدر وهو جزء بطني. ومن أجل التزام أساسي بهذا التصميم الهيكلي للصدفة، نجد أن الفقرات والأضلاع لمعظم أنواع السلاحف تتحد مع داخل الذبل، ويأتي معظم الدعم من خلال تعلق العضلات من الصدفة.

وبينما نجد أن معظم السلاحف البرية ذات صدفة تشبه القبة، ويستطيع الحيوان أن يتراجع برأسه وأطرافه داخلها، نجد أن السلاحف القاطنة في الماء انسيابية الشكل وذات صدفة قرصية تسمح بالدوران في الماء. تمتلك سلاحف المياه العذبة أصابع ذات وَتَرَة (غشاء بين الأصابع)، أما السلاحف البحرية، فقد تحورت أطرافها الأمامية إلى زعانف.

وعلى الرغم من أن السلاحف البحرية تقضي معظم وقتها في البحر، فإن عليها العودة إلى اليابسة لوضع بيوضها. ويقطع كثير من الأنواع مسافات طويلة للقيام بذلك، فسلاحف الأطلسي الخضراء *Chelonia mydas* تهاجر من أماكن تغذيتها على شواطئ البرازيل إلى جزر أسنشن في منتصف الأطلسي الجنوبي - وهي مسافة تزيد على 2000 كم - لوضع البيوض على الشواطئ نفسها التي فقست هي عليها.

رتبة خطمية الرأس: تواتارا *Order Rhynchocephalia*

تضم رتبة خطمية الرأس اليوم نوعين فقط من التواتارا، وهي حيوانات كبيرة تشبه العظايا، ويصل طولها نحو نصف متر (الشكل 35-24 ب). المكان الوحيد الذي يوجد به هذان النوعان المهددان بالانقراض هو تجمع جزر صغيرة قرب سواحل نيوزيلندا. إن التنوع المحدود لخطمية الرأس الحديثة يناقض الماضي التطوري الخصب لها: ففي الحقبة الثلاثية، عايشت خطمية الرأس إشعاعًا تكيفيًّا كبيرًا، فأعطت أنواعًا عدة اختلفت في أحجامها وبيئاتها.

إحدى الصفات غير العادية للتواتارا (ولبعض العظايا)، هي وجود "عين ثالثة" غير واضحة على قمة رأسها تدعى "العين الجدارية"، هذه العين، التي تختفي تحت طبقة رقيقة من الحراشف، لها عدسة وشبكية ومرتبطة بأعصاب إلى الدماغ. لماذا تكون عينًا إذا غطيت؟ قد تعمل العين الجدارية على تحذير الحيوان، عندما يكون قد تعرض للكثير من الشمس ما يعطيه حماية ضد ارتفاع درجة الحرارة. التواتارا، وبخلاف معظم الزواحف، يكون أعظم نشاطًا على درجات الحرارة المنخفضة، فهو يحفر في أثناء النهار، ويتغذى ليلًا على الحشرات والديدان وحيوانات أخرى صغيرة.

تعد خطمية الرأس الأوثق قرابة بالأفاعي والعظايا، وكلها تشكل مجموعة تدعى الزواحف الحرشفية Lepidosauria.

رتبة الحرشفيات

جـ

رتبة التماسيح

د

رتبة ذوات الحراشف (الحرشفيات): العظايا والأفاعي *Order Squamata*

تضم رتبة الحرشفيات (الشكل 35-24ج) 3800 نوع من العظايا، ونحو 3000 نوع من الأفاعي. إحدى الصفات المميزة لهذه الرتبة هي وجود زوج من أعضاء الجماع في الذكر. إضافة إلى ذلك، فقد سمحت تغيرات في كل من الرأس والفك بقوة وحركة أكبر. فمعظم العظايا والأفاعي هي آكلة لحوم تفترس الحشرات والحيوانات الصغيرة، وهذه التحسينات التي طرأت على تصميم الفك أسهمت بقوة في نجاحها التطوري.

تتميز الأفاعي التي تطورت من سلف من العظايا، بغياب الأطراف وبوجود الجفون المتحركة والأذن الخارجية، إضافة إلى وجود عدد كبير من الفقرات (يصل أحيانًا إلى 300 فقرة). إن فقدان الأطراف تطور في الحقيقة أكثر من عشر مرات في الزواحف، ولكن الأفاعي تشكل الحالة الأكثر تطرفًا في هذا الاتجاه.

تشمل العظايا الشائعة الإيجوانا، والحرباء، والوَزَغَة (أبو بريص) والأنول، ومعظمها حيوانات يصل طولها إلى أقل من قدم. تعود أكبر العظايا إلى عائلة الوَرَل، وأكبر عظايا هذه العائلة تنين الكمودو في إندونيسيا الذي يصل إلى 3 أمتار طولًا، وقد يزن 100 كجم. تختلف كذلك الأفاعي في الطول من بضعة إنشات إلى أكثر من 10 أمتار.

تعتمد معظم العظايا والأفاعي على الرشاقة والسرعة في الإمساك بالفريسة وتجنب المفترس. هناك نوعان سامان فقط من العظايا هما: وحش الهيليّة Gila الذي يعيش في جنوب غرب الولايات المتحدة، والعظاءة ذات الخرز التي تعيش في غرب المكسيك. كذلك، فإن معظم أنواع الأفاعي غير سامة، فمن بين 13 عائلة من الأفاعي توجد 4 منها سامة: ذات الأنياب الثابتة، وتضم الكوبرا، والكُرَيْت، وأفاعي المرجان، والأفاعي البحرية، والأفاعي الخبيثة ذات الأسنان المتحركة (الصل-وسيدة الأجمات، والأفاعي المجلجلة، وأفعى المُقَسِين وذات الرأس النحاسي)، وبعض الثعابين (أفعى الأشجار، والإفريقية، وأفعى الأغصان). كثير من العظايا، كالأنول، والسقنقور، والوَزَغة لها القدرة على فقد ذيلها وتجديده بآخر غيره، وهذه القدرة تمكنها من الهرب من المفترس.

رتبة التماسيح: التمساح والقاطور (التمساح الأمريكي) *Order Crocodylia*

تضم رتبة التماسيح 25 نوعًا من زواحف عملاقة مائية في الأصل (الشكل 35-24د). تضم الرتبة إضافة إلى التمساح والقاطور حيوانين أقل شيوعًا، هما: الكَيْمَن الأمريكي والغريال الهندي. وعلى الرغم من أن التماسيح جميعها متشابهة تقريبًا في الوقت الحاضر، فقط أظهرت تنوعًا عظيمًا في الماضي، ويشمل ذلك أنواعًا كانت برية تمامًا، وأخرى وصل طولها أكثر من خمسين قدمًا.

التماسيح غالبًا حيوانات ليلية تعيش في الماء أو قربه في المناطق الاستوائية، وشبه الاستوائية في إفريقيا، وآسيا، وأمريكا. فالتمساح الأمريكي *Crocodylus acutus* موجود في جنوب فلوريدا، وكوبا، وفي المناطق الاستوائية لأمريكا الوسطى. أما تمساح النيل *Crocodylus niloticus* وتمساح مصاب الأنهار *Crocodylus porosus* فيمكن أن يصلا إلى حجم ضخم، وهما يتسببان في كثير من الإصابات القاتلة كل عام.

هناك نوعان من القاطور؛ أحدهما يعيش في جنوب الولايات المتحدة *Alligator mississippiensis* والنوع الآخر مهدد بالانقراض، ويعيش في الصين *Alligator sinensis*. أما الكيمن، وهو شبيه بالقاطور فيعيش في أمريكا الوسطى، والغريال هو مجموعة من التماسيح آكلة للأسماك ذات خطم رفيع طويل، وتعيش في الهند وبورما.

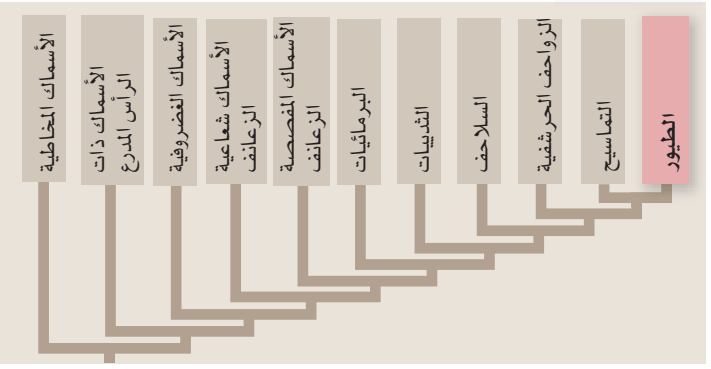
التماسيح جميعها آكلة للحوم، وهي تصطاد بطريقة السرقة، إذ تنتظر في كمين لفريستها، ثم تنقض عليها بعنف. أجسامها متكيفة تمامًا مع هذا الشكل من الصيد؛ فالعيون تقع في أعلى الرأس وفتحات المناخر على قمة الخطم، وهكذا ترى وتتنفس، في حين تستلقي بهدوء تحت الماء تقريبًا. أفواه التماسيح كبيرة جدًا ومعززة بأسنان حادة ورقبة قوية، وهناك صمام في مؤخرة الفم يمنع الماء من دخول الممرات التنفسية، عندما يتغذى التمساح تحت الماء.

تشبه التماسيح الطيور في الكثير من الطرق أكثر مما تشبه الزواحف الحية الأخرى. فالتماسيح مثلًا تبني أعشاشًا، وتعتني بصغارها (صفات تشترك بها مع بعض الديناصورات على الأقل) ولها قلب من أربع حجرات كالطيور.

لماذا تعد التماسيح أكثر شبهًا بالطيور منها بالزواحف الأخرى؟ يتفق معظم علماء الأحياء على أن الطيور هي في الحقيقة الخَلَف المباشر للديناصورات. التماسيح والطيور كلاهما أكثر قرابة للديناصورات ولبعضهما، مما هما للعظايا والأفاعي.

كثير من مجموعات الزواحف الرئيسة التي سادت الحياة على الأرض مدة 250 مليون سنة انقرضت الآن. الرتب الأربع الحية من الزواحف تشمل السلاحف، وتواتارا، والعظايا والأفاعي، والتماسيح.

7-35 الطيـور



يكمن نجاح الطيور في تطوير تركيب فريد في عالم الحيوان - أي الريش. يُعدّ الريش الذي تطور من حراشف الزواحف تكيفًا مثاليًّا للطيران، إذ يعمل كسطح انسيابي حامل خفيف الوزن يمكن استبداله بسهولة إذا ما تهتك (وليس كالأجنحة الجلدية للخفاش والزواحف المجنحة المنقرضة الذي يكون حساسًا).

تعد **الطيور** اليوم (طائفة الطيور **Aves**) الأكثر تنوعًا بين فقريات اليابسة، إذ تضم 28 رتبة، تحتوي ما مجموعه 166 عائلة، ونحو 8600 نوع (الجدول 35-4).

الريش والهيكل العظمي خفيف الوزن

صفتان أساسيتان للطيور

تفتقر الطيور الحديثة إلى الأسنان، ولها ذيل أثري، ولكنها لا تزال تحتفظ بكثير من صفات الزواحف. فمثلًا تضع الطيور بيوضًا رهلية (أمنيوتية)، وإن حراشف الزواحف موجودة على الأقدام والأجزاء السفلى من أرجل الطيور.

هناك ميزتان رئيستان تميزان الطيور عن الزواحف الحية:

1. **الريش:** حراشف زواحف متحورة لتؤدي وظيفتين، هما: تقدم قوة رفع للطيران، وتحفظ الحرارة. ويجمع تركيب الريش بين المرونة القصوى والقوة وخفة الوزن (الشكل 35-25).

الشكل 35-25

ريشة. الجزء المكبر يبين الأفرع الثانوية والشعرات وكيف ترتبط مع بعضها عن طريق شعيرات وخطافات مجهرية.

يتطور الريش من نقر صغيرة في الجلد تدعى الجراب، وفي ريشة طيران نموذجية، ينبثق محور الريشة من الجراب، كما تنبثق أزواج من الرِّيَش (البنود) من جانبي المحور المتعاكسين. وعند النضج يكون لكل بند كثير من الأفرع تدعى شعرات، ولكل من هذه نتوءات تدعى شعيرات تكون مزودة بخطافات مجهرية. تربط الخطافات الشعرات ببعضها ما يعطي الريشة سطحًا متصلًا وقويًّا، لكنه مرن في شكله.

يمكن استبدال الريش كما هو حال الحراشف، والريش مميز للطيور دون غيرها من الحيوانات الحية، ولكن دليل الأحافير الحديث يقترح أن بعض الديناصورات كان لها ريش أيضًا.

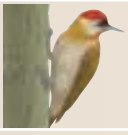
2. **هيكل الطيران.** عظام الطيور رقيقة ومجوفة، وكثير منها ملتحمة، ما يجعل هيكل الطيور أكثر متانة من هيكل العضلات في أثناء الطيران. تأتي قوة الطيران النشط من عضلات صدر كبيرة تشكل 30% تقريبًا من كامل وزن الطائر. تمتد هذه العضلات من الجناح، وتتعلق بعظمة الصدر التي تضخمت كثيرًا، وحملت تركيبًا بارزًا يشبه الزورق تتعلق به العضلات. تتعلق عضلات الصدر كذلك بعظام الترقوة الملتحمة التي تشكل معًا ما يدعى عظمة الترقوة، ولا توجد فقريات حية لها عظام ترقوة ملتحمة، أو عظمة صدر كالزورق.

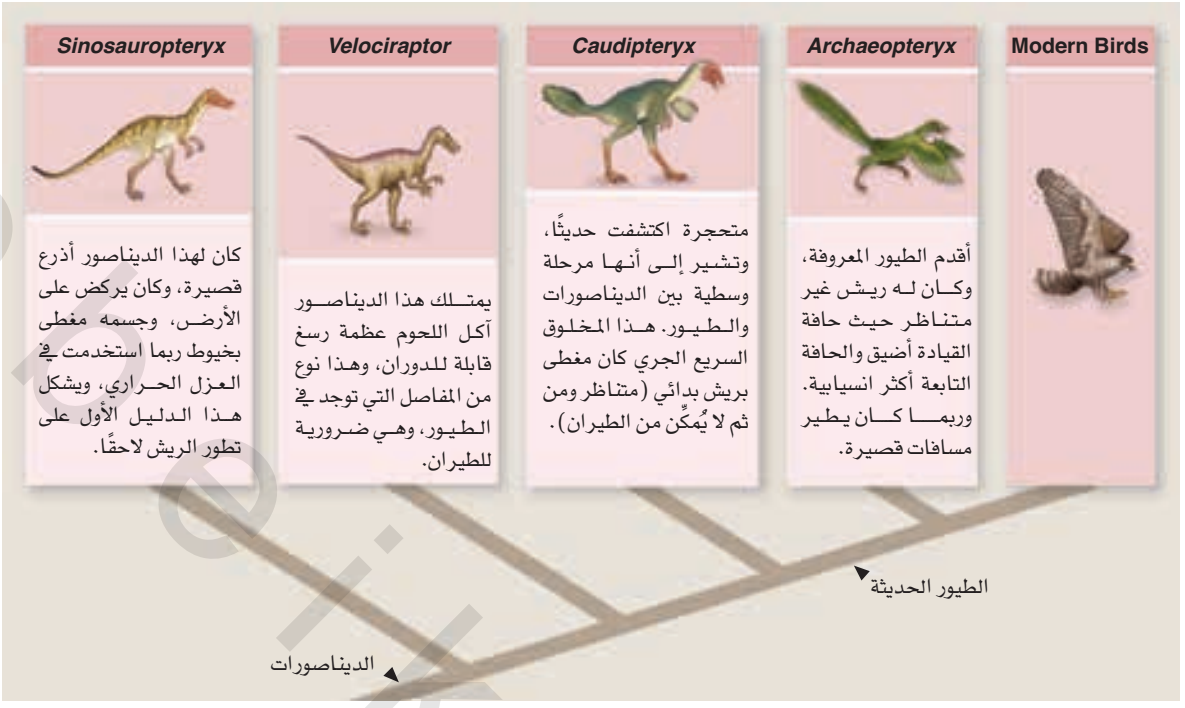
ظهرت الطيور منذ نحو 150 مليون سنة

وجدت أول متحجرة للطيور، وتدعى *Archaeopteryx* منذ 150 مليون سنة (الشكل 22-13؛ 35-26)، وذلك عام 1862 في مقلع للحجارة في بافاريا بألمانيا، حيث خُتم انطباع ريشها بوضوح في الصخور. يتشاطر هيكل أركيوبتركس كثيرًا من الصفات مع الديناصورات ذات الأقدام الصغيرة. كان حجم أركيوبتركس بحجم الغراب، ولها جمجمة ذات أسنان، والقليل من عظامها ملتحم مع بعضه، وقد جرى الاعتقاد أن عظامها كانت مصمتة، وليست مجوفة كعظام الطيور، وقد كان لها ذنب طويل يشبه أذناب الزواحف، ولم تكن عظمة الصدر متضخمة، كما في الطيور الحديثة، لتعليق عضلات الطيران. وأخيرًا، فإن تركيب هيكل الطرف الأمامي كان مطابقًا تقريبًا لمثيله في الديناصورات ذات الأقدام.

الشكل 35-26

متحجرة أركيوبتركس *Archaeopteryx*. كانت متحجرة أركيوبتركس شديدة القرابة مع أسلافها من الديناصورات التي تمشي على قدمين، وكانت في حجم الغراب، وعاشت في غابات وسط أوروبا منذ 150 مليون سنة. لا يعرف اللون الحقيقي لريش هذه المتحجرات.

الجدول 35-4	رتب الطيور الرئيسة		
الرتبة	أمثلة نموذجية	الصفات المميزة الأساسية	العدد التقريبي للأنواع الحية
Passeriformes	الغراب، الطائر المحاكي، أبو الحناء، الدوري، الزرزور، الهازجة	الطيور المغردة. أعضاء صوت متطورة جدًا، أقدام جاثمة، تعتني بصغارها.	5276 (الأكبر بين الطيور) 60% من الأنواع)
Apodiformes	الطائر الطنان، السّمامة.	سريعة الطيران. أرجل قصيرة، جسم صغير، ضربات أجنحة سريعة.	428
Piciformes	دليل المناحل، الطُّوقان، نقار الخشب 	نقار الخشب أو الطوقان. أقدام للقبض، منقار حاد كالإزميل يستطيع كسر الخشب.	383
Psittaciformes	الببغاء، الببغاء ذات العرف	الببغاوات. منقار قوي كبير لكسر البذور، أعضاء صوت متطورة.	340
Charadriiformes	الأوَك، النورس، الزقزاق، الطيطوى، الخرشنة	طيور الشاطئ. أرجل طويلة رفيعة، منقار فاحص.	331
Columbiformes	الحمام، والحمام البري	الحمام. أقدام جاثمة، جسم مستدير قوي.	303
Falconiformes	النسر، الباز، الصقر	طيور نهارية مفترسة. آكلة لحوم، بصر حاد، منقار حاد مدبب لتمزيق اللحم، نشطة في أثناء النهار.	288
Galliformes	الدجاج، السلوى (السُّماني)، التّدَرُّج	طيور الصيد. لها قدرة محدودة على الطيران، أجسامها مستديرة.	268
Gruiformes	الواق، الكُركي، الغراء، التفيلق	طيور المستنقعات. أرجل طويلة، أشكال جسم متنوعة، تقطن السبخات والمياه الضحلة.	209
Anseriformes	البط، الإوز، الإوز العراقي	طيور الماء. أصابع ذات غشاء، منقار عريض ذو حواف للترشيح.	150
Strigiformes	بوم الحظائر، البوم الصيّاح	البوم. طيور ليلية مفترسة، منقار قوي، أقدام قوية.	146
Ciconiiformes	البلشون (مالك الحزين)، اللقلق، أبو منجل	طيور مخوضة. أرجل طويلة، أجسام كبيرة.	114
Procellariformes	القَطْرَس، طائر النوء	طيور بحرية. منقار يشبه الأنبوب، قادر على الطيران مدّة طويلة من الزمن.	104
Sphenisciformes	البطريق الإمبراطور، البطريق ذو العرف	البطاريق. بحرية، أجنحة متحورة للسباحة، عديم الطيران، يوجد في نصف الكرة الجنوبي فقط، غطاء سميك من الريش العازل.	18
Dinornithiformes	الكيوي	الكيوي. عديم الطيران، صغير، مقصور على نيوزيلندا.	2
Struthioniformes	النعام	النعام. أرجل جري قوية. عديم الطيران، إصبعان فقط، كبير الحجم.	1



الشكل 35-27

المسار التطوري حتى الطيور. يُجمع العلماء جميعهم تقريبًا على قبول النظرية القائلة: إن الطيور تحدرت مباشرة من ديناصورات ذات أقدام.

ونظرًا لخصائص الديناصور الكثيرة التي امتلكتها أركيوبتركس، فقد صنفت هذه المتحجرات في البداية على أنها الزاحف *Compsognathus*، وهو ديناصور صغير من ذوات الأقدام، وله حجم مماثل تقريبًا، إلى أن تم اكتشاف الريش على المتحجرات. إن ما جعل من متحجرة أركيوتركس طائرًا متميزًا هو وجود الريش على أجنحتها وذيلها.

إن التشابه المذهل بين أركيوبتركس وكمبسوقناثس قاد معظم علماء الأحافير إلى الاستنتاج أن آركيوبتركس هي سليلة الديناصورات-وبالفعل تعد الطيور الحديثة هي ديناصورات ذات ريش. وبعض العلماء يتحدث مازحًا بالقول إنه: "يحشو الديناصور" من أجل عشاء العيد. وقد قاد الاكتشاف الحديث الذي تم في الصين، لمتحجرات الديناصورات ذات الريش إلى إسناد كبير لهذا الاستنتاج.

فالديناصور كوديبرتكس *Caudipteryx* حلقة وسطية واضحة بين أركيوبتركس والديناصورات، إذ إن له ريشًا كبيرًا على ذيله وأذرعه، ولكن له أيضًا كثير من صفات الديناصورات مثل *Velociraptor* (الشكل 35-27)، وحيث إن أذرع كوديبتركس كانت أقصر من أن تستخدم أجنحة، فإن الريش هنا لم يتطور من أجل الطيران، ولكن من أجل العزل، كما هو حال الفراء في الثدييات.

إن الطيران قدرة حققتها أنواع محددة من الديناصورات، عندما طورت أذرعًا أطول، وتسمى هذه الديناصورات الطيور. وعلى الرغم من قرابتها للديناصورات، فإن الطيور تبدي ثلاثة ابتكارات تطورية، هي: الريش، والعظام المجوفة، والآليات الفيزيولوجية المتمثلة في الرئات الفعالة جدًا التي سمحت بطيران قوي ومتواصل.

مع بداية الحقبة الطباشيرية، أي منذ ملايين عدة من السنين فقط بعد وجود أركيوبتركس، ظهرت تشكيلة متنوعة من الطيور لديها كثير من صفات الطيور الحديثة. فالمتحجرات التي اكتشفت خلال السنوات الأخيرة في منغوليا، وإسبانيا، والصين كشفت عن وجود تشكيلة واسعة من طيور ذات أسنان، وعظام مجوفة، وعظمة صدر لإدامة الطيران (الشكل 35-28). وكشفت متحجرات أخرى طيور غوص متخصصة جدًا، ولا تطير. إن الطيور المتنوعة في الحقبة الطباشيرية تقاسمت الفضاء مع الزواحف المجنحة مدة 70 مليون سنة.

الشكل 35-28

متحجرة للطيور من العصر الكربوني المبكر. كان للجنس *Confuciornis* ريش ذنب طويل. بعض النماذج المتحجرة لهذا النوع كانت تفتقر إلى ريش الذنب الطويل ما يشير إلى أن هذه الصفة كانت موجودة فقط في جنس واحد، كما هو الحال في بعض الطيور الحديثة.

إن سجل أحافير الطيور غير متكامل؛ لأن انطباع الريش لا يتحجر بشكل جيد، وأن عظام الطيور الحديثة مجوفة وهشة. ولهذا، فقد اشتقت العلاقات بين 166 عائلة تشكل الطيورالحديثة من دراسات التشريح، ودرجة تشابه DNA بين الطيور الحية.

الطيور الحديثة بالغة التنوع ولكنها تشترك في صفات عدة مميزة

تُعدّ الطيور غير القادرة على الطيران، كالنعامة، أقدم الطيور الحية. وقد ظهرت الطيور المائية كالبط والإوز بعد ذلك في مطلع الحقبة الطباشيرية، وتبعتها مجموعات متنوعة من نقار الخشب، والببغاوات، والسمامة، والبوم. وتطورت في منتصف الحقبة الطباشيرية رتبة العصافير التي تشكل 60% من أنواع الطيور اليوم. وبشكل عام، هناك 28 رتبة من الطيور تضم أكبرها أكثر من 5000 نوع (الشكل 35-29).

يمكن للمرء معرفة الكثير من المعلومات عن بيئة الطائر وغذائه بتفحص منقاره وقدميه. فالطيور آكلة اللحوم مثلًا كالبوم لها مخالب معقوفة للإمساك بالفريسة، ومناقير حادة لتمزيقها إربًا. أما منقار البط فهو مسطح لإزاحة الطين، ومناقير الحسون قصيرة وسميكة لكسر البذور.

وقد مكنت تكيفات الطيور الكثيرة من الاستجابة لمتطلبات الطاقة الهائلة المطلوبة للطيران بما في ذلك تكيفات تنفسية ودورية أخرى تتعلق بتنظيم حرارة الجسم.

التنفس الفعال

تستهلك عضلات الطيران كميات كبيرة من الأكسجين في أثناء الطيران النشط، فقد كانت رئات الزواحف ذات مساحة سطحية داخلية محدودة، ولم تكن كافية تقريبًا لامتصاص الأكسجين المطلوب، ورئات الثدييات ذات مساحة سطحية أكبر. أما رئات الطيور فقد واجهت هذا التحدي بتصميم مختلف جذريًّا.

عندما يحدث الشهيق في الطائر، فإن الهواء يمر متجاوزًا الرئة إلى سلسلة من الأكياس الهوائية واقعة قرب العظام المجوفة للظهر وداخلها. من هناك، ينتقل الهواء إلى الرئات، ثم إلى مجموعة من أكياس الهواء الأمامية قبل أن يخرج بعملية الزفير. ولأن الهواء يعبر كامل المسافة خلال الرئة في اتجاه واحد، فإن تبادل الغازات يكون فعالًا جدًا. وسنصف التنفس في الطيور بتفصيل أكبر في الفصل الـ 49.

الدورة الدموية الفعالة

إن الأيض المتسارع المطلوب لتزويد الطاقة للطيران النشط يتطلب أيضًا دورة دموية فعالة، بحيث إن الأكسجين الذي حصلت عليه الرئة يمكن نقله بسرعة إلى عضلات الطيران. وفي قلب معظم الزواحف الحية، يختلط الدم الغني بالأكسجين من الرئة مع الدم الفقير بالأكسجين العائد من بقية الجسم؛ لأن الحاجز بين البطينين غير مكتمل. في الطيور، الحاجز الذي يقسم البطين إلى حجرتين مكتمل تمامًا، والدورتان الدمويتان لا تمتزجان، ولهذا فإن عضلات الطيران تحصل على دم محمل بالأكسجين (انظر الفصل الـ 49).

بالمقارنة مع الزواحف والفقريات الأخرى، للطيور نبض قلب متسارع، فقلب الطائر الطنان يضرب نحو 600 ضربة في الدقيقة، وطائر القُرقُف ينبض قلبه 1000 مرة في الدقيقة. وفي المقابل، فإن قلب النعامة مثلًا ينبض 70 مرة في الدقيقة فقط، وهو معدل نبض القلب في الإنسان نفسه.

توليد الحرارة داخليًّا *Endothermy*

الطيور كالثدييات، حيوانات داخلية الحرارة. ويعتقد كثير من علماء الأحافير أن الديناصورات التي تطورت منها الطيور كانت داخلية الحرارة أيضًا. تحافظ الطيور على درجة حرارة أعلى بشكل واضح من معظم الثدييات، فهي تتراوح بين 40° - 42° س (درجة حرارة جسم الإنسان هي 37° س). ويُشكل الريش عازلًا ممتازًا؛ فهو يساعد على حفظ حرارة الجسم.

تسمح درجة الحرارة العالية التي تُحافظ عليها بتوليد الحرارة داخليًّا للأيض في عضلات الطيران بأن يسير بخطى سريعة ليزود ATP الضروري ليقود عملية انقباض العضلات.

للطيور أكبر تباين في الأنواع بين فقريات اليابسة. متحجرة أركيوبتركس، وهي أقدم متحجرة للطيور تُبدي صفات مشتركة بين الطيور والديناصور ثيرابسدا. تتميز الطيور الحديثة بوجود الريش، ووجود الحراشف على الأرجل والأقدام، وهيكل عظمي رقيق ومجوف، وأكياس هواء مساعدة، وقلب ذي أربع حجرات. تضع الطيور بيوضًا رهلية، وهي داخلية درجة الحرارة.

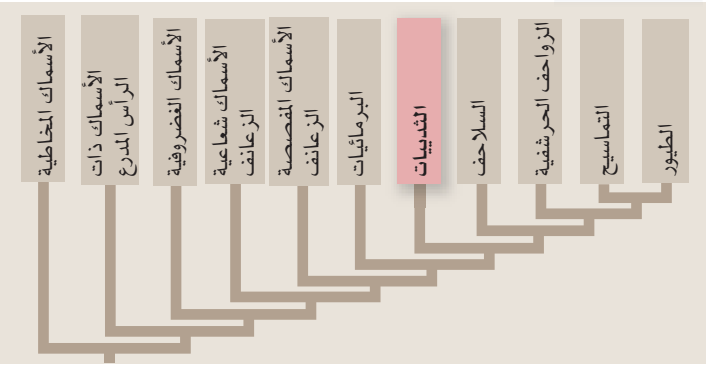
رتبة العصافير

أ. ب. جـ. د.

الشكل 35-29

تنوع رتبة العصافير، وهي الرتبة الأكبر بين الطيور. أ . مهاجر الصيف، *Prianga rubra*؛ **ب.** الدُّرس النيلي *Passerina cyanea*؛ **جـ.** القيق (أبو زريق) *Cyanositta stelleri*؛ **د.** المِمْراح *Dolichonyx oryzivorus*.

8-35 الثدييــات



هناك نحو 4500 نوع حي من **الثدييات** (طائفة **الثدييات** Mammalia class) وهو العدد الأقل من الأنواع في أي من الطوائف الخمس للفقريات. معظم الفقريات الضخمة التي تقطن اليابسة هي ثدييات. فعندما ننظر إلى السهوب الإفريقية مثلًا، فإننا نرى ثدييات كبيرة كالأسد والزرافة، والغزال، والوعل. لكن الثدييات النموذجية لا تكون بهذا الحجم عادة، فمن بين 4500 نوع هناك 3200 نوع من القوارض، والخفاش، والزَّبابة، والخلد.

للثدييات شعر وغدد لبنية وخصائص أخرى

تتميز الثدييات عن بقية طوائف الفقريات الأخرى بصفتين أساسيتين، هما: الشعر والغدد اللبنية، ولكن لديها أيضًا صفات عدة ملاحظة أخرى:

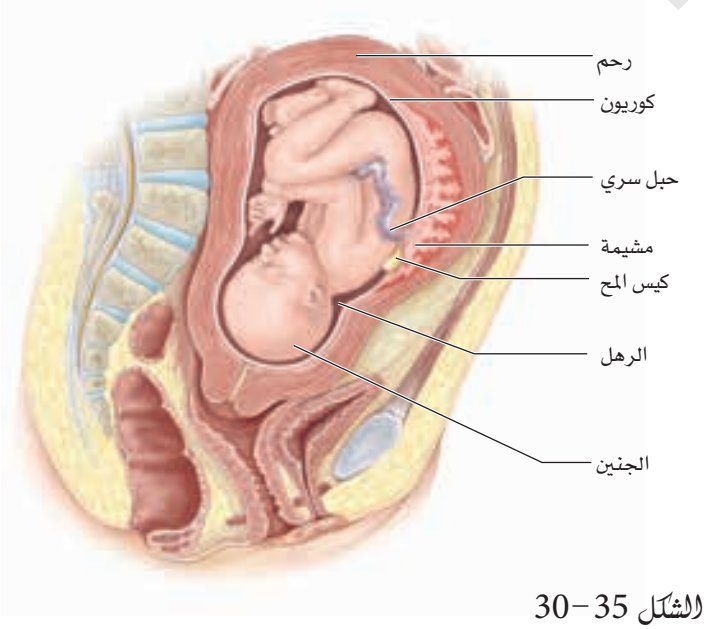
1. **الشعر**: الثدييات جميعها لها شعر، حتى تلك الحيوانات التي تبدو كأنها دون شعر كالحوت والدلفين، فإن لها شعيرات حسية على خطمها. إن تطور الفراء والقدرة على تنظيم درجة الحرارة مكنا الثدييات من غزو بيئات أبرد، لم تتمكن الزواحف خارجية الحرارة من أن تقطنها. الثدييات داخلية الحرارة تحافظ بشكل نموذجي على درجة حرارة جسم أعلى من درجة حرارة الوسط المحيط. فوجود طبقة كثيفة تحت الجلد في كثير من الثدييات يخفض كمية الحرارة المفقودة.

إحدى الوظائف الأخرى للشعر هي التمويه. فلون فراء الحيوان الثديي ونمطه يتماهى عادة مع الخلفية التي يعيش عليها الحيوان. ففأر صغير بني اللون لا يبدو واضحًا عمليًّا على أرضية غابة مغطاة بأوراق الأشجار البنية، وإن التخطيط البرتقالي والأسود للنمر البنغالي يختفي مع اللون البرتقالي-البني للحشائش الطويلة، التي يصطاد بها النمر فريسته. يقوم الشعر كذلك بوظيفة حسية. فشوارب الهر أو الكلب صلبة شديدة الحساسية للمس. والحيوانات التي تنشط ليلًا، أو التي تعيش في الجحور، تعتمد غالبًا على هذه الشوارب؛ لتحديد موقع الفريسة، أو لتجنب الاصطدام بالعوائق. ويُستخدم الشعر أخيرًا بوصفه سلاحًا دفاعيًّا، فالشّيهم (النيص) والقنفذ يحميان نفسيهما عن طريق شعر صلب طويل حاد يدعى الأشواك.

ولا يشبه شعر الثدييات ريش الطيور الذي تطور من حراشف الزواحف، فالشعر هنا هو شكل مختلف تمامًا من تراكيب الجلد. فشعرة الثدييات المفردة طويلة، وهي خيط غني بالبروتين يمتد من أساس منتفخ تحت الجلد يعرف بجراب الشعرة. والخيط مؤلف في الغالب من خلايا ميتة مملوءة ببروتين كيراتين الليفي.

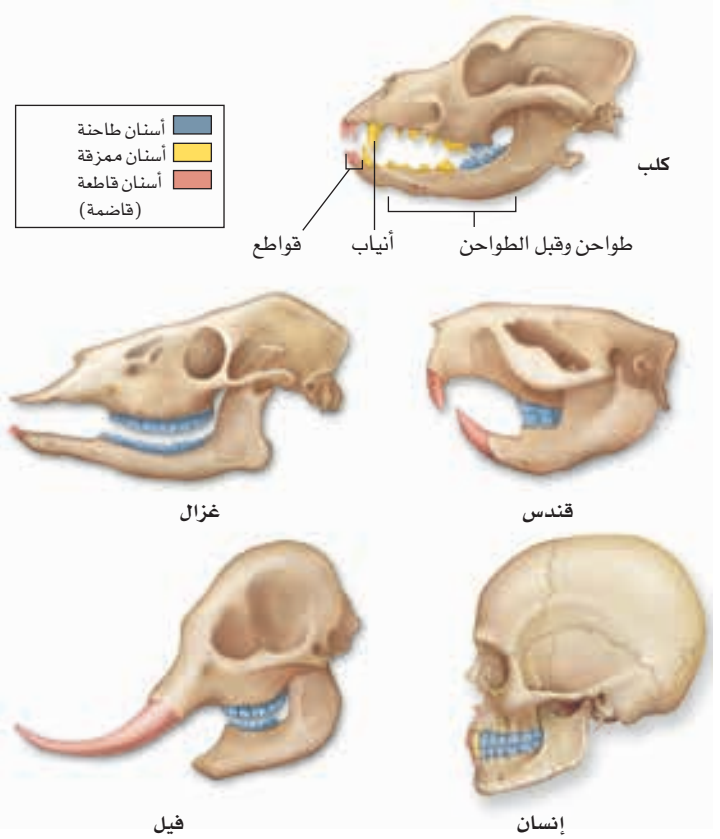
2. **الغدد اللبنية (الأثداء)**: تمتلك كل إناث الثدييات غددًا لبنية تفرز الحليب. وتولد صغار الثدييات دون أسنان، فتمتص هذا الحليب بوصفه غذاءً أساسيًّا لها. وحتى صغار الحيتان ترضع حليب أمهاتها. إنَّ الحليب غذاء غني جدًا بالطاقة (حليب الإنسان به 750 سعرًا كبيرًا في كل لتر)، وهو مهم ليسد احتياجات صغار الثدييات ذات النمو المتسارع من الطاقة العالية. ويأتي نحو 50% من الطاقة في الحليب من الدهون.
3. **داخلية الحرارة**: كما ذكرنا سابقًا، الثدييات داخلية الحرارة، وهو تكيف مهم سمح لها بأن تنشط في أي وقت من الليل أو النهار، وأن تقطن بيئات متطرفة تمتد من الصحراء وحتى حقول الجليد. كذلك، فالدورة الدموية الفعالة بفعل القلب ذي الحجرات الأربع والتنفس الفعال بفعل وجود الحجاب الحاجز (طبقة خاصة من العضلات تحت القفص الصدري تساعد على التنفس)، كل ذلك جعل معدل الأيض عاليًا، وهو ما يعتمد عليه تنظيم درجة الحرارة داخليًّا.
4. **المشيمة**: في معظم أنواع الثدييات، تحمل الأنثى الجنين قيد التكوين داخليًّا في الرحم وتغذيه من خلال المشيمة، ثم تلده صغيرًا جدًا. **المشيمة Placenta** هي عضو متخصص بجلب تيار دم الجنين ليكون على مقربة من تيار دم الأم (الشكل 35-30). يمكن أن يمر الماء والغذاء والأكسجين عبر المشيمة من الأم إلى الجنين، كما تعبر الفضلات نحو دم الأم لتخرج خارجًا.

إضافة إلى هذه الصفات الرئيسة، طورت سلالات الثدييات تكيفات عدة أخرى في بعض المجموعات. وهذه تشمل الأسنان المتخصصة، وقدرة حيوانات الرعي على هضم النباتات، والحوافر، والقرون المكونة من الكيراتين، وتكيفات للطيران في الخفاش.



الشكل 35-30

المشيمة. تميز المشيمة المجموعة الأكبر من الثدييات، وهي الثدييات المشيمية. تطورت المشيمة من الأغشية في البيضة الرهلية، أما الحبل السري فقد تطور من الممبار. يشكل الكوريون، وهو الجزء الخارجي من البيضة الرهلية، معظم المشيمة نفسها. تقوم المشيمة بالوظيفة المتوقعة من الرئات والأمعاء والكلى في الجنين، وكل ذلك دون امتزاج دم كلّ من الأم والجنين.



الشكل 35-31

للثدييات أنواع مختلفة من الأسنان المتخصصة. آكلة اللحوم كالكلاب لها أنياب تمزق بها الغذاء؛ بعض الأسنان كالطواحن وقبل الطواحن في الكلاب أيضًا قادرة على التمزيق. آكلة الأعشاب كالغزال لها أسنان قواطع تعمل كالإزميل في قطع الحشائش، أما الطواحن فهي مصممة لطحن النباتات. في القندس تسود الأسنان القاطعة كالإزميل. في الفيل أصبحت القواطع أسلحة متخصصة. أما الطواحن فتقوم بطحن الحشائش. الإنسان مختلف (مختلط) التغذية ولديه الأنواع الثلاثة: للطحن والتمزيق والقضم.

الأسنان المتخصصة

للثدييات أنواع مختلفة من الأسنان التي تخصصت بشكل كبير لمواءمة عاداتها الغذائية المحددة (الشكل 35-31). ومن الممكن عادة تحديد نوع غذاء الحيوان الثديي بالنظر إلى أسنانه. فأنياب الكلب الطويلة مثلًا تناسب تمامًا عملية العض والإمساك بالفريسة، وإن أسنانه الطواحن وقبل الطواحن مثلثة وحادة لتمزيق قطع اللحم التي تشكل غذاءه.

في المقابل، فإن أسنان آكلات العشب الكبيرة كالغزال تفتقر إلى الأنياب، وبدلًا من ذلك يقضم الغزال ملء فمه من النباتات عن طريق قواطع عريضة كالإزميل موجودة في فكه الأسفل. وطواحن الغزال كبيرة ومغطاة بنتوءات لتطحن أنسجة النبات القاسية وتقطعها بفعالية.

هضم النبات

معظم الثدييات هي آكلات عشب، إذ غالبًا ما تتغذى على النباتات فقط. ويشكل السليلوز الجزء الأكبر من جسم النبات، وهو مصدر أساسي للغذاء في الثدييات العاشبة. ليس للثدييات أنزيمات تحطم الروابط بين جزيئات الجلوكوز في السليلوز. وتعتمد الثدييات آكلة العشب على شراكة تكافلية مع البكتيريا الموجودة في قنواتها الهضمية، التي تمتلك الأنزيمات المحطمة للسليلوز.

الثدييات؛ كالأبقار، والجاموس، والوعل، والماعز، والغزال، والزرافة لها كرش تخمير كبير ذو أربع حجرات مشتق من المريء والمعدة معًا. الحجرة الأولى، وهي الأكبر تحتوي كثافة عالية من البكتيريا المحللة للسليلوز، وتمر المادة النباتية التي يتناولها الحيوان إلى هذه الحجرة، حيث تهاجم البكتيريا السليلوز. ثم تهضم المواد بشكل أكثر في بقية الحجرات الثلاث.

القوارض، والخيول، والأرانب، والفيلة من ناحية أخرى، لها معدة صغيرة نسبيًّا وتهضم السليلوز بدلًا من ذلك كما يفعل النمل الأبيض، أي في أمعائها. فالبكتيريا التي تنجز هضم السليلوز هنا تعيش في كيس يدعى الأعور يتفرع من نهاية الأمعاء الدقيقة.

وحتى مع وجود كل هذه التكيفات المعقدة لهضم السليلوز، فإن ملء الفم من النباتات ليس مغذيًا كملء الفم باللحم، ولهذا فإن على العواشب التهام كميات كبيرة من النباتات لتحقق تغذية كافية. فالفيل يتناول 135-150 كجم من الغذاء النباتي كل يوم.

تطور الحوافر والقرون

يشكل الكراتين، وهو بروتين الشعر، تراكيب نباتية أخرى كالمخالب، والحوافر والأظافر. والحوافر هي وسادة من الكيراتين تستقر على أصابع الخيول، والأبقار، والأغنام، والوعول، وثدييات الجري الأخرى، والوسادة هنا تكون صلبة ومتقرنة، تحمي الأصابع، وتمتص الصدمات.

تتكون قرون الأبقار، والأغنام، والوعول من لب من العظم محاط بغمد من الكراتين. واللب العظمي متحد مع الجمجمة، ولهذا لا تنسلخ القرون.

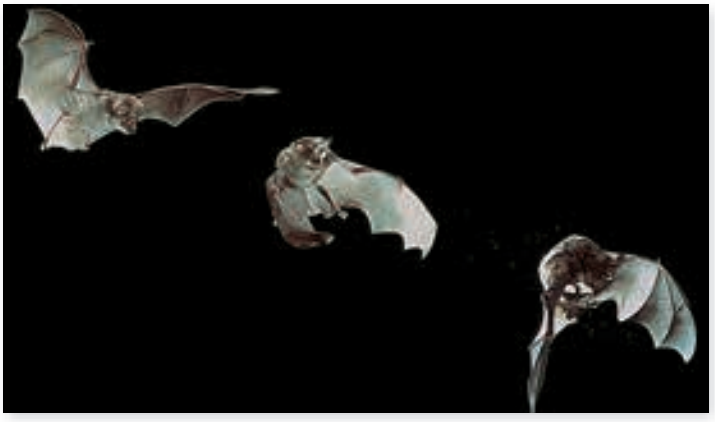
قرون الغزال مصنوعة من العظم، وليس من الكيراتين، والغزال الذكر تنسلخ قرونه كل عام، وبينما هي تنمو في أثناء الصيف تغطى قرون الغزال بطبقة رقيقة مخملية من الجلد.

الثدييات الطائرة: الخفاش

الخفاش هو الحيوان الثديي الوحيد القادر على الطيران النشط (الشكل 35 - 32). جناح الخفاش هو أطراف أمامية متحورة، كأجنحة الطيور والزواحف المجنحة. وجناح الخفاش غشاء جلدي تمتد داخله عضلات فوق عظام أربعة أصابع. وتتصل حواف الغشاء بجوانب الجسم حتى الأرجل الخلفية. وعندما ترتاح الخفافيش، يفضل معظمها التعلق بصورة مقلوبة عن طريق مخالب الأصابع.

الشكل 35-32

الخفاش حذوة الحصان الأعظم *Rhinolophus ferrumequinum*. الخفافيش هي الثدييات الوحيدة القادرة على الطيران.



تشكل الخفافيش ثاني أكبر رتبة من الثدييات بعد القوارض. ولقد كانت ناجحة على وجه الخصوص؛ لأن أنواعًا عدة منها استطاعت استغلال مصدر للغذاء لم تتمكن معظم الطيور من استخدامه ألا وهو الحشرات الطائرة ليلًا.

كيف توجه الخفافيش طيرانها في أثناء الظلام؟ لقد بين عالم الأحياء الإيطالي سبالنزانو في أواخر القرن الثامن عشر أن الخفاش الأعمى لا يزال قادرًا على الملاحة دون الاصطدام بالعوائق، وهو كذلك قادر على اصطياد الحشرات. فمن الواضح إذن أن الخفاش يستخدم حاسة أخرى غير الرؤية للملاحة في أثناء الظلام. وعندما قام سبالنزانو بسد أذني الخفاش كان الأخير غير قادر على الملاحة الصحيحة، واصطدم بالعوائق، فاستنتج سبالنزانو أن الخفاش يستخدم السمع في أثناء الملاحة في الليل (الفصل الـ 45 يصف استخدام الخفاش رجع الصدى عند طيرانه في الظلام).

انشقت الثدييات منذ نحو 220 مليون سنة

لقد ظهرت الثدييات منذ وقت ظهور الديناصورات، أي منذ 220 مليون سنة. ولم تكن الثدييات الأولى آنذاك إلا مخلوقات صغيرة تشبه الزّبابة تعيش على الأشجار، وتتغذى على الحشرات، حيث شكلت مكونًا صغيرًا على اليابسة التي سرعان ما سادتها الديناصورات. وتشير الأحافير إلى أن الثدييات الأولى كان لها محاجر عيون كبيرة ما يشكل دليلًا على أنها ربما كانت نشطة في أثناء الليل. وقد كان للثدييات الأوائل كذلك عظمة فك سفلي واحدة. يبين سجل الأحافير كذلك حدوث تغير في الديناصورات ثيرابسدا (التي تعد أسلاف الثدييات) من فك سفلي شبيه بفك الزواحف – مكون من عظام عدة – إلى فك أقرب ما يكون إلى فك الثدييات، وقد هاجرت عظمتان من العظام المشكلة لمفصل فك ثيرابسدا لتدخلا الأذن الوسطى للثدييات، وتلتئمان مع عظمة ثالثة كانت موجودة هناك لتعطي معًا العظام الثلاثة التي تضخم الأصوات بصورة أفضل من أذن الزواحف.

عصر الثدييات

عند نهاية الحقبة الطباشيرية، منذ 65 مليون سنة، انقرضت الديناصورات مع كثير من حيوانات اليابسة والبحار، لكن الثدييات استمرت في البقاء، ربما بسبب العزل الحراري الذي قدمه لها الفراء. وفي الحقبة الثلثية (استمرت من 65-2 مليون سنة خلت) تنوعت الثدييات بسرعة، واحتلت كثيرًا من الأدوار البيئية التي كانت تحتلها الديناصورات.

وقد وصلت الثدييات أوج تنوعها قرب نهاية الحقبة الثلثية، نحو 15 مليون سنة خلت. في ذلك الوقت، سادت ظروف استوائية معظم العالم. خلال الخمسة عشر مليون سنة الأخيرة، تغير مناخ العالم، وتناقصت المساحات التي كانت تغطيها الظروف الاستوائية ما سبب انخفاضًا في العدد الإجمالي لأنواع الثدييات (الجدول 35-5).

صُنّفت الثدييات في ثلاث مجموعات، أكبرها الثدييات الجرابية

كانت الثدييات مجموعة صغيرة من حيوانات صغيرة آكلة للحشرات والأعشاب مدة 155 مليون سنة، في الوقت الذي كانت فيه الديناصورات تسود الأرض. أكثر الثدييات بدائية كان ينتمي لطائفة **الوحوش الأوائل Prototheria**. معظم هذه الوحوش الأوائل كانت صغيرة، وكانت تشبه الزّبابة الحديثة، وكانت جميعها تضع بيضًا، وكانت أسلافها الزواحف ملتحمة الوجه. إن المجموعة الوحيدة الباقية من الوحوش الأوائل هي وحيدة المسلك Monotremes.

الجدول 35-5 بعض مجموعات الثدييات المنقرضة

المجموعة	الوصف
دببة الكهوف	كانت كثير في العصور الجليدية، هذا الدب الضخم كان نباتيًّا بشكل رئيس، وكان ينام في أثناء الشتاء في مجموعات كبيرة.
الأيل (الإلكة) الأيرلندي	ليس أيلًا ولا أيرلنديا كما يشير الاسم بل هو غزال. يعد *Megaloceros* أكبر غزال عاش على الأرض، إذ تمتد المسافة بين قرونه إلى 12 قدمًا. شوهد في رسومات بكهوف في فرنسا، وانقرض منذ نحو 2500 سنة.
الماموث	على الرغم من وجود نوعين حيين من الفيلة اليوم، إلا أن عائلة الفيلة كانت أكثر تنوعًا خلال الحقبة الثلثية. كثير منها كان متكيفًا جدًا للبرد كالماموث ذي الفرو الطويل الأشعث.
الكسلان الأرضي العملاق	كان *Megatherium* عملاقًا طوله 20 قدمًا، ويزن ثلاثة أطنان، وكان بحجم الفيل الحديث.
القطط مسيّفة الأسنان	تفتح فكوك هذه القطط الكبيرة، التي تصل إلى حجم الأسود، بزاوية مقدارها 120° لتسمح للحيوان بغرز زوج ضخم من الأسنان العلوية التي تشبه السيف في الفريسة.

المجموعة الرئيسة الثانية من الثدييات هي تحت **طائفة الوحوش Theria** وهي حيوانات ولودة (تلد صغارًا حية). والمجموعتان الحيَّتان من هذه الوحوش هما الجرابيات أو الثدييات الجرابية، وتشمل (الكنجارو، والأبوسوم، والكوالا) والثدييات المشيمية (الكلاب، والقطط، والحصان، والإنسان، ومعظم الثدييات الأخرى).

وحيدة المسلك: ثدييات بيوضة

يشكل منقار البط *Ornithorhynchus anatinus* ونوعان آخران من آكلات النمل حيوانات وحيدة المسلك الحية المتبقية (الشكل 35-33 أ). ووحيدة المسلك هي الحيوانات الثديية الحية الوحيدة التي تضع بيضًا. تركيب الكتف والحوض لها يشبه كثيرًا الزواحف الأولى أكثر من أي ثدييات حية. كذلك، فلوحيدة المسلك، كما للزواحف، مجْمَع، وفتحة وحيدة للتخلص من البراز والبول ونواتج التكاثر خارج الجسم.

وحيدة المسلك

أ.

الجرابيات

ب.

الثدييات المشيمية

جـ.

الشكل 35–33

الثدييات الحديثة: أ. وحيدة المسلك. آكل النمل ذو الأنف القصير *Tachyglossus aculeatus* (اليسار) ومنقار البط *Ornithorhynchus anatinus* (اليمين)، ب. الجرابي، الكنجر الأحمر *Macropus rufus* (اليسار) والأبوسوم *Didelphis verginiana* (اليمين). جـ. الثدييات المشيمية، الأسد *Panthera leo* (اليسار) والدلفين *Tursiops truncatus* (اليمين).

وعلى الرغم من احتفاظها ببعض خصائص الزواحف، فإن وحيدة المسلك لها صفات ثديية تشخيصية: عظمة واحدة على كل جانب من الفك السفلي، وفراء، وغدد لبنية. وتشرب صغار وحيدة المسلك حليب أمهاتها بعد فقسها من البيوض. والإناث تفتقر إلى حلمة متطورة للثدي، وبدلًا من ذلك، فإن الحليب يتدفق على فراء الأم، ويقوم الصغير بلعقه عن طريق لسانه.

يوجد منقار البط في أستراليا، ويعيش معظم حياته في الماء، فهو سبّاح ماهر. ويستخدم منقاره بصورة مشابهة جدًا لما يفعله البط، إذ يغرسه في الطين ليستخرج ما به من ديدان أو حيوانات لينة أخرى. آكلات النمل الأسترالية *Tachyglossus aculeatus* (آكل النمل ذو الأنف القصير) وآكلات النمل من غينيا الجديدة *Zaglossus bruijni* (آكل النمل ذو الأنف الطويل) لهما مخالب حادة قوية تستخدم في الحفر وصنع الجحور. يتحرى آكل النمل عن طريق خطمه عن الحشرات خاصة النمل والنمل الأبيض.

الجرابيات: ثدييات ذات كيس

يكمن الفرق بين **الجرابيات Marsupials** (الشكل 35–33 ب) والثدييات الأخرى في نمط تكوينها الجنيني. ففي الجرابيات، تحاط البيضة المخصبة بأغشية الكوريون والرهل، ولكن تتشكل قشرة حولها، كما هو حال وحيدة المسلك. ويتغذى جنين الجرابيات معظم مدة تكوينه الجنيني على كمية المح الكبيرة الموجودة في البيضة. وتتشكل قبل الولادة بوقت قصير من غشاء الكوريون مشيمة لا تعمر طويلًا. بعد ذلك– فورًا– يلد جنين الجرابيات، أحيانًا في مدة ثمانية أيام من الإخصاب. يخرج الجنين صغيرًا ودون شعر، ويزحف نحو جراب أمه، حيث يلتصق بحلمة الغدة اللبنية، ويستمر في تطوره الجنيني.

تطورت الثدييات الجرابية قبل الثدييات المشيمية بوقت قصير منذ نحو 125 مليون سنة. تعيش معظم الجرابيات في الوقت الحاضر في أستراليا وأمريكا الجنوبية، وهي مناطق عانت فترات طويلة من الانعزال الجغرافي. وتنوعت الجرابيات كثيرًا في أستراليا وغينيا الجديدة لتحتل أدوارًا بيئية تملؤها الثدييات المشيمية في أماكن أخرى من العالم (انظر الشكل 22 – 20). أما الثدييات المشيمية في أستراليا وغينيا الجديدة فقد وصلت هناك حديثًا نسبيًّا وفي بعض الحالات أدخلها الإنسان. ويشكل أبوسوم فرجينيا *Didelphis virginiana* الجرابي الوحيد الموجود في أمريكا الشمالية، حيث هاجر إليها عن طريق أمريكا الوسطى خلال الثلاثة ملايين سنة الأخيرة.

الثدييات المشيمية: *Placental mammals*

تتشكل المشيمة التي يتغذى عن طريقها الجنين خلال تكوينه الجنيني كاملًا في الرحم في الثدييات المشيمية (الشكل 35–33 ج). تقع معظم أنواع الثدييات التي تعيش اليوم، بما في ذلك الإنسان، ضمن هذه المجموعة. فمن بين 19 رتبة من الثدييات الحية، 17 منها هي ثدييات مشيمية (على الرغم من أن بعض العلماء يضعون الجرابيات في أربع رتب لا رتبة واحدة). ويبين الجدول 35 –6 (صفحة 708) بعضًا من هذه الرتب. إنها مجموعة بالغة التنوع، وتتراوح في الحجم من 1.5 جم للزّبابة القزم وحتى الحيتان التي تزن 100,000 كجم.

تتشكل المشيمة في أثناء مراحل التكوين الجنيني المبكرة. الأوعية الدموية للأم وللجنين غزيرة في المشيمة، والمواد يمكن تبادلها بفعالية كبيرة بين تيار الدم للأم وللنسل (انظر الشكل 35 – 30). تتكون مشيمة الجنين من أغشية الممبار والكوريون. في الثدييات المشيمية يحتاج الصغير إلى مدة معقولة من التطور قبل ولادته، وهذا خلاف الحال في الجرابيات.

لم تكن الثدييات مجموعة رئيسة إلا بعد اختفاء الديناصورات. الثدييات هي الحيوانات الوحيدة التي لها شعر وغدد لبنية. تشمل التخصصات الأخرى في الثدييات تكوّن المشيمة والأسنان المصممة لتناسب نوع الغذاء والأجهزة الحسية المتخصصة. يمكن تمييز ثلاث مجموعات من الثدييات في الوقت الحاضر، هي: وحيدة المسلك، والجرابيات، والثدييات المشيمية.

الجدول 35-6	رتب الثدييات المشيمية الرئيسة		
الرتبة	أمثلة نموذجية	الصفات الأساسية	العدد التقريبي للأنواع الحية
القوارض	القُندس، الفأر، الشّيهم، الجرذ	صغيرة وآكلة للنباتات. أسنان قواطع كالإزميل.	1814
مجنحة الأيدي (الخفاشيات)	الخفاش	ثدييات طائرة. آكلة للفواكه والحشرات بشكل رئيس، أصابع طويلة، أجنحة غشائية رقيقة، ليلية غالبًا، توجه طيرانها برجع الصدى.	986
آكلة الحشرات	الخُلد، الزّبابة	ثدييات صغيرة حافرة. آكلة للحشرات، أكثر الثدييات المشيمية بدائية، تقضي معظم وقتها تحت سطح الأرض.	390
آكلة اللحوم	الدب، القط، الراكون، ابن عرس، الكلب	مفترسات آكلة اللحوم. الأسنان متكيفة لتمزيق اللحم، ليس لها عائلات متوطنة في أستراليا.	274
الرئيسيات	القردة، الإنسان، السعادين، الليمور	قاطنات الأشجار. حجم الدماغ كبير، رؤية بصرية موجودة للعينين، إبهام مقابل للأصابع، مجموعة تطورت من خط تفرع مبكرًا من ثدييات أخرى.	233
زوجية الحافر	الأبقار، الغزال، الزراف، الخنازير	حيوانات ذات حافر بإصبعين أو أربع. معظم الأنواع عاشبات مجترة.	211
الحوتيات	الدلفين، خنزير البحر، الحوت	ثدييات بحرية تمامًا. جسم انسيابي، أطراف أمامية متحورة إلى زعانف، لا توجد أطراف خلفية، فتحات لنفخ الهواء على قمة الرأس، لا يوجد شعر إلا على الخطم.	79
الأرنبيات	الأرنب، الأرنب البري، البِيكة	قافزات تشبه القوارض. أربع قواطع عليا (بدلًا من اثنتين في القوارض)، أرجل خلفية أطول من الأمامية وهو تكيفٌ للقفز.	69
المدرّعات	آكل النمل، الأرمادييللو، الكسلان	عديمة الأسنان آكلة للحشرات. كثير منها عديم الأسنان، ولكن بعضها لديه أسنان مدببة مضمحلة.	30
مفردة الحافر	الحصان، الكركدن (وحيد القرن)، التابير	ثدييات ذات حوافر بأصابع مفردة العدد. آكلات أعشاب متكيفة للقضم.	17
ذوات الخرطوم	الفيلة	آكلات أعشاب ذات خرطوم طويل. القاطعان العلويان متطاولان كالأنياب، أكبر حيوانات اليابسة الحية.	2

9-35 تطور الرئيسيات

الرئيسيات Primates هي مجموعة الثدييات التي نشأ منها النوع الإنساني. طورت الرئيسيات صفتين مميزتين سمحتا للمجموعة أن تنجح بوصفها حيوانات آكلة للحشرات قاطنة للأشجار.

1. **أصابع يد وأصابع قدم قابضة**: تختلف الرئيسيات عن السنجاب والزّبابة، وكلاهما ذات أقدام بمخالب، في أن الرئيسيات لها أيدٍ وأقدام تمكنها من القبض والتعلق بالأغصان وإمساك الغذاء، واستخدام الأدوات في بعض الرئيسيات. الإصبع الأول (أو الإبهام) في معظم الرئيسيات يقابل بقية الأصابع، وبعض الأصابع على الأقل، إن لم يكن جميعها، توجد لها أظافر.
2. **الرؤية الثنائية بالعينين Binocular vision**: تختلف الرئيسيات عن الزبابة والسنجاب اللذين يوجد لكل منهما عين على كل جانب من الرأس، في أن عيني الرئيسيات تحركتا في اتجاه الأمام إلى مقدمة الوجه. هذا الأمر ينتج رؤية متداخلة من كلتا العينين ما يسمح للحيوان بتقدير مسافة الأشياء التي يراها بدقة، وهو أمر ضروري لحيوان يتحرك خلال الأشجار، ويحاول الإمساك بالغذاء.

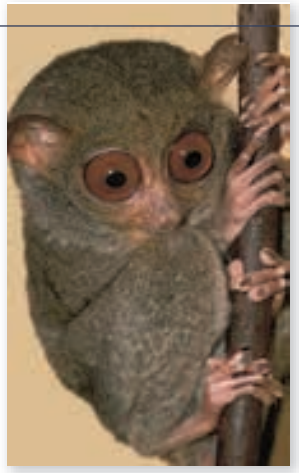
هناك ثدييات أخرى ذات رؤية ثنائية، مثلًا المفترسات آكلة اللحوم، ولكن الرئيسيات وحدها لها صفتا الرؤية الثنائية واليد القابضة، ما يجعل منها مجموعة متكيفة بشكل جيد لبيئة الغابات.

السلالات شبيهة الإنسان قادت إلى الإنسان الأول

منذ نحو 40 مليون سنة، انقسمت الرئيسيات الأولى إلى مجموعتين: قبل القردة وشبيهة الإنسان. تشبه قبل **القردة Prosimians** تزاوجًا بين السنجاب والقطط، وقد كانت شائعة في أمريكا الشمالية وأوروبا وآسيا وإفريقيا. يعيش قليل من قبل القردة اليوم–الليمور واللّوْرس (الليمور الهندي) والتَّرْسير (الشكل 35-34). إضافة إلى الأصابع القابضة والرؤية الموحدة بالعينين، تمتلك قبل القردة عيونًا واسعة، وحدة إبصار كبيرة. معظم قبل القردة ليلية المعيشة، وهي تتغذى على الفواكه، والأوراق، والأزهار. إن كثيرًا من أنواع الليمور له ذنب طويل للتوازن.

شبيهة الإنسان *Anthropoids*

تضم شبيهة الإنسان القردة، والسعادين، والإنسان، وهي غالبًا نشطة في أثناء النهار، وتتغذى بشكل رئيس على الفواكه والأوراق. وقد صاحب الانتخاب الطبيعي تغيرات عدة في تصميم العينين، بما في ذلك رؤية الألوان التي تعد تكيفًا للتغذية النهارية. ويسيطر دماغ كبير الحجم على الحواس المتطورة، ويشكل صندوق الدماغ جزءًا كبيرًا من الرأس.



الشكل 35-34

قبل القردة. التَّرْسير *Tarsius* هو من مجموعة قبل القردة، ويعيش في آسيا الاستوائية، ويظهر الصفات المميزة للرئيسيات: أصابع قابضة، ورؤية ثنائية بالعينين.

تعيش شبيهة الإنسان، مثلها مثل مجموعة قبل القردة القليلة ذات التغذية النهارية، في مجموعات وتبدي تفاعلًا اجتماعيًّا معقدًا. وهي تميل إلى العناية بصغارها مددًا طويلة، ما يسمح بمدة طفولة طويلة مهمة لتطور الدماغ وللتعلم.

منذ 30 مليون سنة تقريبًا، هاجرت بعض شبيهة الإنسان إلى أمريكا الجنوبية، ويمكن التعرف بسهولة إلى ما تناسل منها من مخلوقات سميت سعادين العالم الجديد (الشكل 35-35أ): هذه الحيوانات جميعها تعيش على الأشجار، ولها أنوف مسطحة واسعة، ولكثير منها ذنب طويل يستخدم في الإمساك بالأشياء.

أما شبيهة الإنسان التي بقيت في إفريقيا، فقد أعطت سلالتين: سعادين العالم القديم (الشكل 35-35ب) والإنسانيات (القردة والإنسان الشكل 35-35جـ). تشمل سعادين العالم القديم أنواعًا شجرية وأخرى تقطن الأرض، وليس لأي منها ذنب معدٌّ للإمساك، وفتحتا المنخر لها متقاربتان من بعضهما، وأنوفهما تتجه نحو الأسفل، وبعضها لها مخدة من جلد متصلب على الكفل للجلوس الطويل.

الإنسانيات Hominoids

تشمل الإنسانيات القردة **وعائلة الإنسان Hominids** التي تضم الإنسان المعاصر وأسلافه المباشرة. تتألف القردة الحية من الغابون (الجنس *Hylobates*)، وإنسان الغاب *Pongo Pan* ، والشمبانزي *Pan*، والغوريلا *Gorilla*. تمتلك القردة أدمغة أكبر من السعادين، وهي تفتقر إلى الذنب. والقردة الحية جميعها، باستثناء الغابون، أكبر حجمًا من السعادين. تُبدي القردة سلوكًا تكيفيًّا هو الأكبر بين الثدييات باستثناء الإنسان. وقد كانت القردة شائعة الانتشار في إفريقيا وآسيا، ولكنها نادرة اليوم، وهي تعيش في مناطق صغيرة نسبيًّا. ولا توجد القردة في أمريكا الشمالية أو الجنوبية.

الشكل 35-35

شبيهة الإنسان.

أ. سعادين العالم الجديد، السعدان السنجاب *Saimiri oerstedii*.

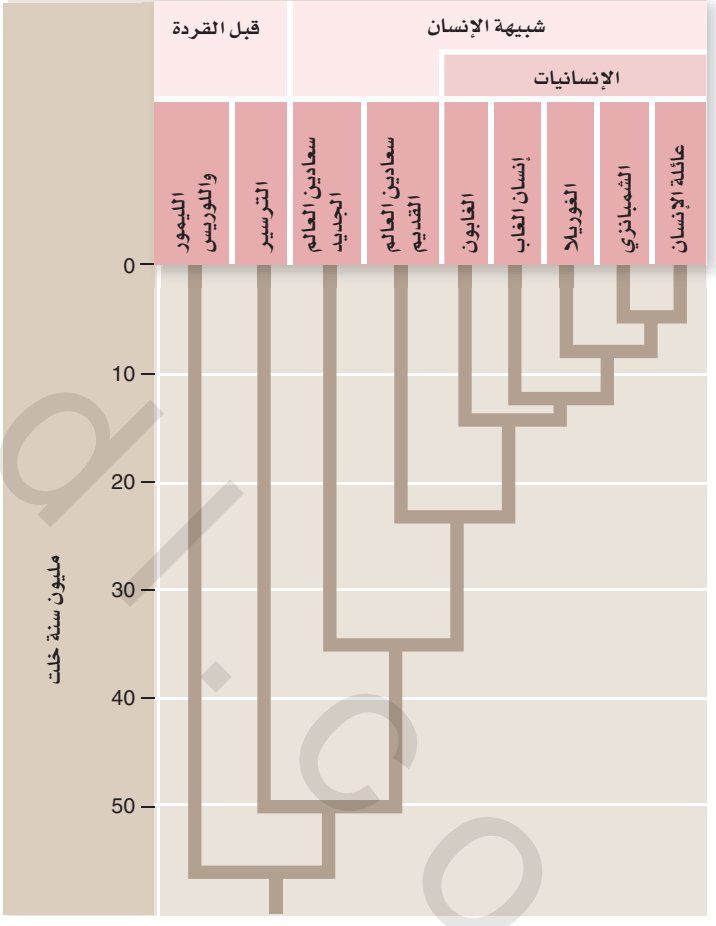
ب. سعادين العالم القديم، الميمون *Mandrillus sphinx*.

جـ. الإنسانيات، الغوريلا *Gorilla gorilla* (اليسار) والإنسان *Homo sapiens* (اليمين).

قدمت لنا دراسات DNA الكثير من المعلومات عن تطور القردة الحية. فالقردة الآسيوية تطورت أولًا، حيث انشقت سلالة القردة معطية الغابون منذ ما يقارب 15 مليون سنة، في حين انشق إنسان الغاب منذ نحو 10 ملايين سنة (الشكل 35-36) ولم يكن أي من السلالتين ذا قرابة وثيقة بالإنسان.

أما القردة الإفريقية فقد تطورت حديثًا، أي منذ 6 إلى 10 ملايين سنة خلت. هذه القردة هي أكثر الأقارب الحية صلة بالإنسان. ومجموعة "القردة" التصنيفية مجموعة متوازية الأصول، فبعض القردة هي أكثر قرابة لعائلة الإنسان مما هي للقردة الأخرى. ولهذا، فإن بعض علماء التصنيف يرون ضرورة وضع الإنسان والقردة الإفريقية في العائلة الحيوانية نفسها، التي تدعى عائلة الإنسان Hominidae.

تشير أحافير عائلة الإنسان المبكر (الإنسان وأسلافه المباشرة) التي سنصفها في جزء لاحق، إلى أن السلف المشترك لعائلة الإنسان كان أكثر شبهًا بالشمبانزي منه بالغوريلا. ويقدر العلماء، اعتمادًا على الفروق الوراثية، أن الغوريلا انشقت عن الخط المؤدي إلى الشمبانزي والإنسان منذ قرابة 8 ملايين سنة.



الشكل 35-36

الشجرة التطورية للرئيسيات. انشقت قبل القردة مبكرًا في أثناء تطور الرئيسيات، في حين انشقت عائلة الإنسان حديثًا جدًا. تشكل القردة مجموعة متوازية الأصول؛ لأن بعض القردة أوثق قرابة ببعض الأنواع من غير القردة (عائلة الإنسان) منها بالقردة الأخرى.

بعد مدة وجيزة من انشقاق الغوريلا، انشق السلف المشترك لعائلة الإنسان عن خط الشمبانزي ليبدأ رحلة تطورية تقود إلى الإنسان. وحيث إن هذا الانشقاق تم حديثًا جدًا، فإنه لم يتوافر وقت كافٍ لتراكم فروق وراثية بين الإنسان والشمبانزي. فعلى سبيل المثال، يختلف جزيء هيموجلوبين الإنسان عن نظيره في الشمبانزي في حمض أميني واحد فقط. وبشكل عام، فإن الإنسان والشمبانزي يظهران مستوى من التشابه الوراثي لا يوجد عادة إلا بين أنواع وثيقة القرابة، وتنتمي إلى الجنس نفسه.

مقارنة القرود مع عائلة الإنسان

يعتقد أن السلف المشترك للقردة ولعائلة الإنسان كان مخلوقًا متسلقًا شجريًّا. وقد عكس معظم التطور اللاحق للإنسانيات مقاربات مختلفة لأمر الحركة والانتقال. فعائلة الإنسان أصبحت ثنائية الأرجل، وكانت تمشي قائمة، في حين طورت القردة السير على البراجم (مفردها بُرْجُمة، وهي مفاصل الأصابع في اليد والرجل)، ملقية ثقل جسمها على السطح الظهري لأصابعها (في المقابل، كانت السعادين تسير باستعمال راحة اليدين).

وابتعد الإنسان عن القردة في نواحٍ عدة من التشريح المتعلق بالانتقال المعتمد على رِجْلين. فنظرًا لأن الإنسان يمشي على رِجْلين، فإن العمود الفقري أكثر تقوسًا منه للقردة، والحبل الشوكي للإنسان يخرج من أسفل الجمجمة لا من مؤخرتها. والحوض في الإنسان أصبح أعرض، وله شكل زبدية أو سلطانية، والعظام تنحني نحو الأمام؛ لكي تركز وزن الجسم فوق الأرجل. إضافة إلى الاختلافات في نسب الورك والركبة والقدم.

ولأن الإنسان يمشي على رِجْلين، فإنه يحمل معظم وزن الجسم على الأطراف السفلى التي يبلغ وزنها 32 - 38% من وزن الجسم، وهي أطول من الأطراف العليا. في الإنسان، لا تحمل الأطراف العليا وزن الجسم، بل تشكل 7-9% من وزنه فقط. تمشي القردة الإفريقية على أربع أرجل، حيث تحمل الأطراف العليا والسفلى وزن الجسم؛ فالغوريلا أطرافها العليا أطول، وتشكل 14 - 16% من وزن الجسم، أما الأطراف السفلى الأقصر قليلًا، فتشكل نحو 18% من الوزن.

القردة الجنوبية كانت من أوائل الإنسانيات

أصبح مُناخ العالم أكثر برودة منذ 5-10 ملايين سنة، وتلاشت الغابات الإفريقية الكبرى لتحل مكانها بشكل كبير مناطق السفانا ومناطق الأشجار المفتوحة. واستجابة لهذه التغيرات، تطور نوع جديد من الإنسانيات، كان يمشي على رِجْلين. صنفت هذه الإنسانيات على أنها عائلة الإنسان، أي الخط التطوري الذي أنتج الإنسان.

تضم المجموعات الرئيسية لعائلة الإنسان 3 - 7 أنواع تنتمي إلى الجنس *Homo* (اعتمادًا على كيفية احتسابها)، وسبعة أنواع من القرود الجنوبية *Astralopithecus* الأقدم وذات الدماغ الأصغر، وسلالات عدة أقدم من ذلك. وفي كل حالة، وحيثما وجدت الأحافير التي تسمح بالتحليل، فإن عائلة الإنسان ذات رِجْلين، وهي سمة مميزة لتطور هذه العائلة.

في السنوات الأخيرة وجد العلماء سلسلة مدهشة من أحافير عائلة الإنسان المبكرة التي تمتد إلى الوراء 6-7 ملايين سنة، وحيث كانت هذه الأحافير تحتوي مزيجًا من الصفات البدائية والحديثة، فإنها سببت اضطرابًا كبيرًا في دراسة عائلة الإنسان الأولى. وعلى الرغم من أن إدخال هذه الأحافير ضمن عائلة الإنسان يبدو مبررًا، إلا أن عددًا قليلًا فقط من النماذج كان قد اكتشف، وهي لا تقدم معلومات تكفي لتحديد علاقاتها بالقردة الجنوبية وبالإنسان بدرجة من اليقين. ولهذا، فإن البحث لا يزال جاريًا عن المزيد من متحجرات عائلة الإنسان الأولى.

القردة الجنوبية الأولى *Early Australopithecines*

تعتمد معرفتنا للقردة الجنوبية على مئات الأحافير التي وجدت جميعها في جنوب إفريقيا وشرقها (باستثناء واحدة عثر عليها في تشاد بغرب إفريقيا). يعتقد أن القردة الجنوبية كانت قد عاشت فوق منطقة واسعة في إفريقيا، ولكن الصخور ذات العمر المناسب التي قد تحتوي هذه المتحجرات لم يتم الكشف عنها في المناطق الأخرى. ويبدو أن تطور عائلة الإنسان قد بدأ بإشعاع أولي لأنواع عدة. فالأنواع السبعة التي تم تشخيصها حتى الآن تشكل دليلًا قويًّا على أن القردة الجنوبية كانت مجموعة متنوعة.

كانت عائلة الإنسان الأولى تضم أفرادًا وزن كل منها نحو 18كجم وطوله قرابة متر واحد، أما نظام أسنانها فقد كان إنسانيًّا متميزًا، ولكن أدمغتها لم تكن لتتجاوز أدمغة القرود، أي ما يقارب 500 سم أو أقل. أما دماغ الجنس *Homo* للمقارنة فهو عادة أكبر من 600 سم، ودماغ الإنسان الحديث *Homo sapiens* فهو في المعدل 1350سم.

يُشير تركيب متحجرات القردة الجنوبية إلى أنها كانت تمشي قائمة. ويشمل الدليل على المشي على رِجْلين وجود 69 بصمة رِجل (آثار الخطوات) في منطقة ليتولي بشرق إفريقيا. فقد عثر على خطوات تشير إلى مسير شخصين: أحدهما أكبر من الآخر، جنبًا إلى جنب وبصورة قائمة لمسافة 27 مترًا، وكانت آثار خطواتهما محفوظة في طبقة من الرماد البركاني عمرها 3.7 ملايين سنة. ومن المهم ملاحظة أن الأصبع الأكبر لم يكن يميل جانبًا كما في السعادين أو القردة، ما يشير إلى أن هذه الخطوات كانت لعائلة الإنسان دون شك.

السير على رِجْلين *Bipedalism*

تُؤرخ ظاهرة السير على رِجْلين لبداية ظهور عائلة الإنسان. ويبدو أن هذه الظاهرة تطورت عندما غادرت القردة الجنوبية الغابات الكثيفة، واتجهت نحو أراضي الحشائش ومناطق الأشجار المفتوحة.

خضعت فكرة أيهما تطور أولًا: السير على رِجْلين أم الدماغ الأكبر حجمًا، للكثير من الجدل لبعض الوقت. إحدى مدارس التفكير تفترض أن أدمغة عائلة الإنسان تضخمت أولًا، ثم أصبحت عائلة الإنسان تسير على قدمين. مدرسة أخرى ترى أن السير على قدمين كان متطلبًا سابقًا للأدمغة الكبرى، وحجتها في ذلك أن السير على قدمين حرر الأطراف الأمامية لصنع الأدوات واستخدامها ما قاد إلى تطور أدمغة كبرى. وقد حسمت الأحافير المستخرجة من الأرض في إفريقيا هذا الجدل، إذ تبين أن السير على قدمين يعود إلى 4 ملايين سنة خلت، حيث؛ مفصل الركبة، والحوض، وعظام الرجل كلها تظهر الصفات المميزة للوضع القائم. أما توسع الدماغ بشكل ملحوظ، من ناحية أخرى، فإنه لم يظهر إلا منذ نحو مليوني سنة. ففي تطور عائلة الإنسان كان واضحًا أن المسير بوضع قائم سبق ظهور دماغ كبير الحجم.

أما سبب تطور المسير على قدمين في عائلة الإنسان فقد بقي موضوعًا خاضعًا للجدل. فالأدوات لم تظهر إلا منذ 2.5 مليون سنة، ولهذا فصناعة الأدوات لم تكن سببًا محتملًا. إحدى الأفكار البديلة تقترح أن السير قائمًا هو أسرع، ويحتاج طاقة أقل من السير على أربع، وأن الوضع القائم يسمح لعائلة الإنسان بالتقاط الثمار من الأشجار، وأن ترى من فوق الحشائش الطويلة، كذلك يقلل الوضع القائم مساحة سطح الجسم المعرضة لأشعة الشمس، ويسمح للغوص في الماء لعائلة الإنسان شبه المائية. ويحرر الوضع القائم الأطراف الأمامية للذكور لجلب الطعام للإناث، ويشجع على إنشاء علاقات بين الأزواج. هذه الاقتراحات جميعها لها مؤيدوها، ولكن أيًّا منها لم يُقبل عالميًّا، وهكذا يبقى أصل المسير على قدمين، وهو الحدث الأساسي في تطور عائلة الإنسان لغزًا.

تضم الرئيسيات قبل القرود وشبيهة الإنسان. تشكل القرود، والسعادين، وعائلة الإنسان مجموعة واحدة هي شبيهة الإنسان. تطور المسير على قدمين - والسير قائمًا - يؤرخ لبداية تطور عائلة الإنسان، على الرغم من أن أحدًا لا يعرف بشكل قاطع سبب تطور المسير على قدمين. إن جذور شجرة تطور عائلة الإنسان معروفة فقط بصورة غير كاملة، ولكن يبدو أنها بدأت من القردة الجنوبية.

ظهر الجنس *Homo* منذ نحو مليوني سنة

الإنسان الأول (الجنس *Homo*) تطور من أسلافه من القرود الجنوبية منذ نحو مليوني سنة. لم يتم تشخيص السلف بدقة متناهية، ولكن يعتقد بشكل شائع أنه *Austrlopithecus afarensis*. تم الكشف في خلال الثلاثين عامًا الأخيرة عن عدد من الأحافير المهمة للجنس المبكر. وقد أدى هذا إلى تغذية الاكتشافات الحقلية بمزيد من الطاقة، ما مكن من اكتشافات جديدة تعلن بشكل مستمر، ففي كل عام تصبح قاعدة شجرة تطور الإنسان أكثر وضوحًا. والسرد التاريخي المقبل يشكل مثالًا جيدًا على الأعمال العلمية التي هي قيد الإنجاز، وإن كنا نعتقد أن هذا السرد سوف يتغير مستقبلًا بفعل الاكتشافات المستقبلية.

الإنسان الأول *Homo habilis*

في مطلع الستينيات من القرن الماضي، وجدت أدوات حجرية مبعثرة بين عظام آدمية بالقرب من الموقع الذي استخرج منه *Australopithecus boisei*. وعلى الرغم من أن المتحجرات كانت مهشمة لدرجة كبيرة، فإن عملية إعادة وضع القطع المتعددة مع بعضها أشارت إلى أن حجم الدماغ كان نحو 680 سم، وهو أضخم من دماغ القرود الجنوبية الذي يتراوح بين 400-550سم. ونظرًا لارتباطه بالأدوات الحجرية فقد سُمي هذا الإنسان الأول *Homo habilis*، الذي يعني "الإنسان الماهر"، وقد أشارت الهياكل العظمية الجزئية المكتشفة عام 1986 إلى أن *Homo habilis* كان صغير القامة، وكانت ذراعاه أطول من رجليه، وهيكله يشبه كثيرًا هيكل *Australopithecus* (القرود الجنوبية). وبسبب شبهه العام بهذه القرود الجنوبية، فإن عددًا من الباحثين تشككوا في أن هذا هو متحجر الإنسان.

كم كان الإنسان الأول *Homo* متنوعًا!

لم يتم العثور إلا على عدد قليل من أحافير الجنس *Homo*، ولهذا نشأ جدل كبير حول ضرورة جمعها معًا في نوع واحد هو الإنسان الماهر *H.habilis* أو تشعيبها إلى ثلاثة أنواع: *H. rudolfensis*، *H. habilis*، *H. ergaster* وإذا تم قبول هذا التشعيب، فإن الرأي الذي يقبله عدد متزايد من العلماء هو أن الجنس *Homo* عايش إشعاعًا تكيفيًّا، وكان النوع. *H rudolfensis* هو النوع الأكثر قدمًا، ويعقبه *H. habilis* ثم *H. ergaster* وبسبب هيكله الحديث، فقد أعتقد أن *H. ergaster* (الشكل 35-38) هو السلف الأكثر احتمالًا لأنواع الإنسان المقبلة.

الخروج من إفريقيا: الإنسان القائم *Homo erectus*

إن الصورة التي لدينا عما كان عليه الإنسان من الجنس *Homo* تنقصها التفاصيل؛ لأنها تعتمد على عدد قليل من العينات. ولكن لدينا معلومات أكثر عن النوع الذي حل محله، وهو الإنسان القائم *H. erectus*.

الإنسان القائم كان أكبر حجمًا بكثير من الإنسان الماهر *H. habilis*، فقد كان طوله نحو 1.5 متر، وكان له دماغ أكبر، 1000سم تقريبًا، وقد كان يمشي قائمًا. كان لجمجمته حواف بارزة عند الحواجب، وكان له فك مستدير كالإنسان الحديث. والأكثر إثارة من كل ذلك أن شكل الجمجمة من الداخل يشير إلى أن الإنسان القائم كان قادرًا على الكلام. ولأن الإنسان القائم كان أكثر نجاحًا من الإنسان الماهر، فقد انتشر بسرعة في إفريقيا وهاجر خلال المليون سنة المقبلة إلى أوروبا وآسيا. كان الإنسان الماهر، وهو نوع اجتماعي، يعيش في قبائل من 20-50 شخصًا، وغالبًا ما كان يقطن الكهوف. وقد اصطادوا بنجاح حيوانات كبيرة الحجم وذبحوها باستخدام أدوات الصوان، والعظم، وطبخوها باستخدام النار. وقد وجد موقع في الصين يحتوي على بقايا خيول، ودببة، وفيلة، ووحيد القرن.

عاش الإنسان القائم مدّة تزيد على مليون سنة، وهي مدة أطول مما عاشه أي نوع إنساني آخر. واختفى هذا الإنسان الشديد التكيف من إفريقيا منذ قرابة 500,000 سنة، عندما بدأ الإنسان الحديث يظهر. ومن المثير للاهتمام، أنه عاش في آسيا مدة أطول، واختفى منذ 250,000 سنة فقط.

إضافة جديدة لعائلة الإنسان: إنسان فلورس *Homo floresiensis*

عام 2004 ذهل العالم بإعلان اكتشاف متحجرة لنوع إنساني جديد من جزيرة فلورس الصغيرة بإندونيسيا (الشكل 35-39). كان إنسان فلورس قميء القامة بشكل ملاحظ، إذ يصل طوله مترًا واحدًا، وكان حجم جمجمته 380 سم، وقد أطلق عليه بسرعة لقب الجنـيّ (العفريت) إشارة إلى أبطال ثلاثية تولكين "سيد الخواتم". وقد كان مذهلًا أيضًا عمر المتحجرات، إذ كان عمر أصغرها 15,000 سنة تقريبًا.

وعلى الرغم من حداثتها، فإن عددًا من هياكلها أوحت للعلماء بأن إنسان فلورس كان أوثق قرابة بالإنسان القائم منه بالإنسان الحكيم *Homo sapiens* الحالي. فإذا كان ذلك صحيحًا (وهذا ما لا يتفق عليه كل العلماء)، فإن النتيجة تعني أن سلالة الإنسان القائم بقيت مدة أطول بكثير مما كان يعتقد سابقًا - حتى وقتنا الحاضر تقريبًا. إن ذلك يعني أيضًا أنه حتى وقت قريب لم يكن الإنسان الحكيم هو النوع الإنساني الوحيد على الكوكب. وتستطيع فقط أن تتكهن حول كيف كان التفاعل بين إنسان فلورس والإنسان الحكيم، وكيف تأثر هذا التفاعل بالفروق الكبيرة في حجم الجسم.

لماذا طور إنسان فلورس حجمًا صغيرًا كهذا؟ إنه أمر غير معروف على الرغم من إشارة بعض الخبراء إلى ظاهرة "القَزَم في الجزر"، التي لوحظ بها أن أنواع الثدييات تتطور لتكون أصغر حجمًا بكثير على الجزر. وبالفعل، فإن إنسان فلورس، تعايش مع أنواع صغيرة الحجم من الفيلة التي عاشت على جزيرة فلورس، وتغذى عليها، ولكنها انقرضت هي بدورها. هذه الحقائق أحيت الاهتمام بتفسير ظاهرة القَزَم في الجزر ثانية.

الإنسان الحديث *Modern humans*

دخلت الرحلة التطورية مرحلتها النهائية عندما ظهر الإنسان الحديث أول مرة في إفريقيا منذ ما يقارب 600,000 سنة. ويدرج الباحثون المهتمون بتنوع الإنسان ثلاثة أنواع من الإنسان الحديث، هي: إنسان إثيوبيا *Homo heidelbergensis* وإنسان وادي نيندر *H.neanderthalensis*. والإنسان الحكيم *Homo sapiens*. لكن باحثين آخرين يجمعون الأنواع الثلاثة في نوع واحد هو الإنسان الحكيم *H. sapiens* حيث تعني كلمة *sapiens* حكيم.

عرف أقدم أنواع الإنسان الحديث *H.heidelbergensis* من دراسة متحجرة عثر عليها في إثيوبيا عمرها 600,000 سنة. وعلى الرغم من أنه تعايش في الوقت نفسه مع الإنسان القائم في إفريقيا، فإن إنسان إثيوبيا كانت له صفات تشريحية متقدمة تشمل وجود قارب عظمي (حز عظمي) يمتد على طول الخط الوسطي للجمجمة، وحافة سميكة فوق محجري العينين ودماغ ضخم. كذلك كانت جبهته وعظام منخريه شبيهة جدًا بمثيلاتها في الإنسان الحكيم.

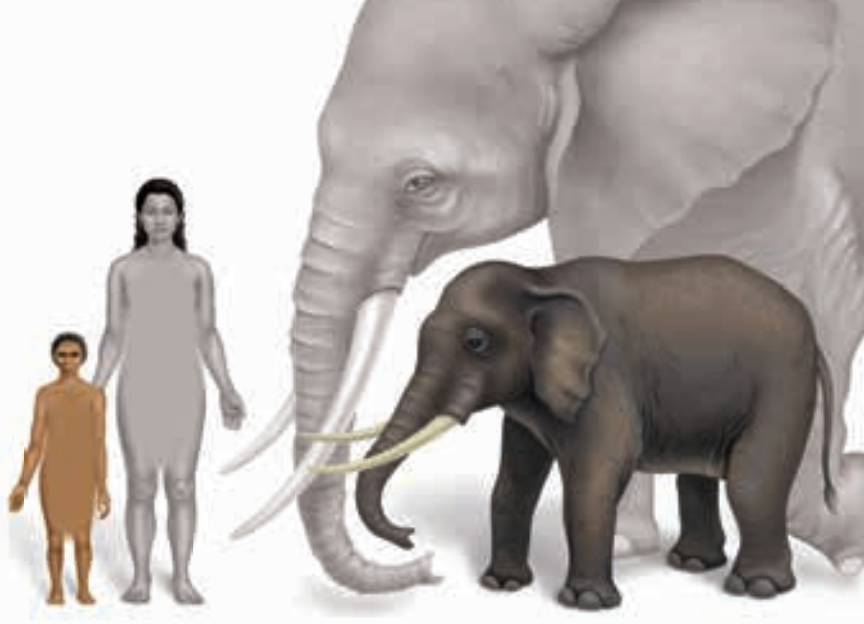
وعندما أصبح الإنسان القائم أكثر ندرة، أي منذ نحو 130,000 سنة، وصل نوع جديد من الإنسان إلى أوروبا قادمًا من إفريقيا. يعتقد أن إنسان وادي النيندر *H.neanderthalensis* تفرع من خط سلفي يقود إلى الإنسان الحديث منذ قرابة 500,000 سنة. وعند مقارنته بالإنسان الحديث، فقد كان إنسان وادي النيندر قصيرًا ممتلئًا ومبنيًّا بشكل قوي، وجمجمته كانت ضخمة، ذات وجه بارز، وحواف عظمية سميكة الحواجب، وكانت محفظة الدماغ واسعة.

إنسان وادي كرو- ماجنون *Cro- Magnon* وإنسان وادي نيندر *Neanderthals*

سُمي إنسان وادي نيندر (يصنفه بعض علماء الأحافير بوصفه نوعًا مستقلًّا، *H.neanderthalensis*) بهذا الاسم نسبة لوادي نيندر في ألمانيا الذي اكتشفت فيه أحافيره الأولى عام 1856. كان في البداية نادرًا في أوروبا، ولكنه أصبح أكثر وفرة لاحقًا في أوروبا وآسيا، حتى أصبح شائعًا قبل 70,000 سنة تقريبًا.

الشكل 35-38

الجنس *Homo* المبكر: هذه جمجمة فتى، يبدو أنه مات في مرحلة المراهقة المبكرة، عمرها 1.6 مليون سنة، وقد صنفت في النوع *Homo ergaster* وكان طوله نحو 1.5 متر ووزنه 47 كجم.



الشكل 35–39

إنسان فلورس *Homo floresiensis*. هذا النوع القميء الحجم (قارن أنثى الإنسان الحديث إلى اليمين بأنثى إنسان فلورس على اليسار) عاش فوق جزيرة فلورس، وتغذى على أنواع قزمة من الفيلة *Stegodon sondaari* كان يعيش أيضًا في فلورس.

صنع إنسان نيندر أدوات متنوعة تضم أدوات الكشط، ورؤوس رماح، وفؤوسًا يدوية، وعاش في أكواخ أو مغاور. كان إنسان نيندر يعتني بالمصابين والمرضى من أفراد نوعه، وكان في الغالب يدفن موتاه، وغالبًا ما يدفن معهم طعامًا وأسلحة وأزهارًا. إن هذا الاهتمام بالموتى يشير إلى أنه كان يؤمن بالحياة بعد الموت، وهذا يشكل أول دليل على خصائص التفكير الرمزي لدى الإنسان الحديث.

اختفت أحافير إنسان نيندر فجأة من سجل الأحافير منذ نحو 34,000 سنة، وحل محلها أحافير الإنسان الحكيم الذي يدعى إنسان كرو- ماجنون (سمي باسم وادي كرو-ماجنون بفرنسا، حيث اكتشفت متحجراته هناك أول مرة). ونستطيع التكهن فقط حول سبب حصول هذا الإحلال المفاجئ، ولكنه كان تامًّا في أوروبا في مدة قصيرة من الوقت.

تشير خطوط عدة من الأدلة إلى أن إنسان كرو- ماجنون جاء من إفريقيا- حيث وجدت هناك متحجرات، معظم صفاتها حديثة، لكن عمرها قد يصل إلى 100,000 سنة. ويبدو أن إنسان كرو-ماجنون حل محل إنسان نيندر تمامًا في الشرق الأوسط منذ 40,000 سنة، ومن ثم انتشر عبر أوروبا. إن التحليل الحديث لمادة DNA لإنسان نيندر تبين أنها متميزة تمامًا عن DNA لإنسان كرو-ماجنون، ما يشير إلى أن النوعين لم يتزاوجا فيما بينهما، على الرغم من أن العلماء جميعًا لا يتفقون على هذا الأمر. إن إنسان نيندر هو من أبناء عمومتنا ولم يكن سلفًا ا لنا. كان لإنسان كرو-ماجنون الذي حل محل إنسان نيندر تنظيم اجتماعي معقد، ويعتقد أنه كان لديه قابلية لغوية كاملة، ويمكن مشاهدة رسوم جميلة وتفصيلية صنعها إنسان كرو-ماجنون على جدران الكهوف في كامل أوروبا (الشكل 35-40).

وأخيرًا، انتشر إنسان ذو مظهر حديث عبر سيبيريا إلى أمريكا الشمالية، حيث وصل هناك منذ 13,000 سنة تقريبًا، بعد أن بدأ الجليد يتراجع، وكان لا يزال هناك جسر من اليابسة يربط سيبيريا بألاسكا. ومنذ 10,000 سنة كان هناك نحو 5 ملايين شخص يقطنون العالم كله (قارن ذلك بأكثر من 6 بلايين في الوقت الحاضر).

نوعنا الإنساني: الإنسان الحكيم *Homo sapiens*

الإنسان الحكيم هو النوع الوحيد الحي من الجنس *Homo* ، وهو بالفعل الوحيد المتبقي من عائلة الإنسان. أفضل المتحجرات للإنسان الحكيم كانت 20 هيكلًا محفوظة بشكل جيد مع جماجمها، عثر عليها في كهف بالقرب من الناصرة في فلسطين. وتقدر تقنيات تقدير العمر الحديثة أن هذه العظام البشرية عمرها يتراوح بين 100,000-90,000 سنة. الجمجمة كانت حديثة في مظهرها وحجمها، وذات محفظة دماغ مرتفعة وقصيرة، وجبهة عمودية مع ثنية حاجب خفيفة فقط، وحجم جمجمة يقارب 1550 سم. نحن بني البشر نتجنا عن حيوانات بعملية التطور. وقد تميز تطورنا بزيادة مستمرة في حجم الدماغ، ما ميزنا عن باقي الحيوانات بطرق متعددة: أولًا، الإنسان قادر على صنع الأدوات واستخدامها بشكل فعّال، وهي قدرة تعد مسؤولة، أكثر من أي شيء آخر عن موقعنا السيادي في مملكة الحيوان. ثانيًا، على الرغم من أننا لسنا الحيوان الوحيد القادر على التفكير المفاهيمي، لكننا الوحيد الذي صقل هذه القدرة، ووسعها حتى أصبحت سمة مميزة للنوع. ثالثًا، نحن نستخدم اللغة الرمزية، ونستطيع باستخدام الكلمات تشكيل مفاهيم نتجت عن خبراتنا، ونقل خبراتنا المتراكمة من جيل إلى آخر.

لقد شهد الإنسان دون غيره من الحيوانات الأخرى تطورًا حضاريًّا واسعًا. فمن خلال الحضارة، أوجدنا طرقًا لتغيير بيئتنا وصقلها بدلًا من التغير التطوري استجابة لمتطلبات هذه البيئة. نحن نسيطر على مستقبلنا البيولوجي بطريقة لم تكن ممكنة من قبل، وهذه قوة كامنة مدهشة ومسؤولية مثيرة للرعب.

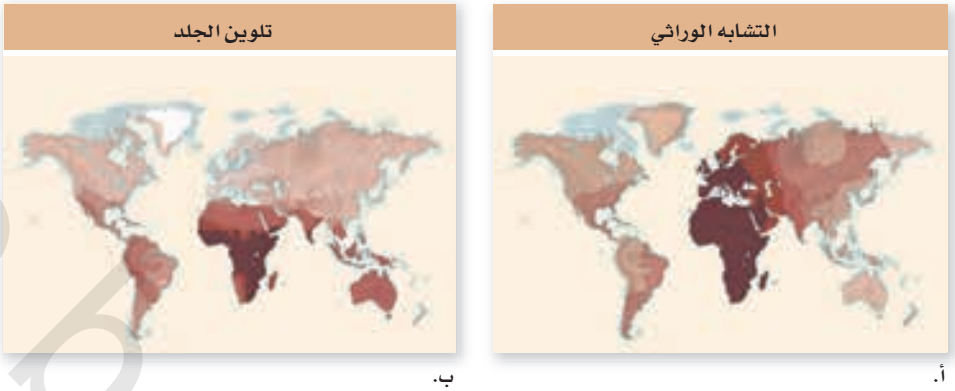
الشكل 35–40

رسومات إنسان كرو-ماجنون. تظهر هذه الرسومات التي عثر عليها عام 1995 في كهف بفرنسا أن وحيد القرن كان من بين الحيوانات التي صورها.

www.ravenbiology.com

الشكل 35-41

أنماط الاختلافات الوراثية في المجموعات السكانية الإنسانية تختلف عن أنماط اختلافات تلون الجلد.
أ. الاختلافات الوراثية في النوع *Homo sapiens*. المناطق المتشابهة في اللون بالصورة هي الأكثر تشابهًا من ناحية وراثية بناءً على كثير من المواقع الجينية للأنزيمات ومجموعات الدم.
ب. التشابه بين بني البشر في لون الجلد.
في الصورة، يعكس لون المنطقة تلوين الجلد بين الناس الذين يقطنونها أصلًا.



أ. ب.

السلالات البشرية *Human races*

الإنسان كباقي الأنواع الأخرى تمايز في صفاته، بينما كان ينتشر خلال العالم كله. فالتجمعات السكانية المحلية في منطقة ما غالبًا ما تختلف بشكل كبير عن تلك التي تعيش في منطقة أخرى. فمثلًا، سكان شمالي أوروبا غالبًا ذوو شعر أشقر، وبشرة فاتحة اللون وعيون زرق، في حين أن الأفارقة غالبًا ذوو شعر أسود، وبشرة دكناء وعيون بنية. تؤدي هذه الصفات دورًا في تكيف هذه المجموعات السكانية مع بيئاتها. وتكون مجموعات الدم المرتبطة بالمناعة ضد الأمراض أكثر شيوعًا في مناطق جغرافية معينة، وإن الجلد الداكن اللون يقي الجسم من الآثار المدمرة للأشعة فوق البنفسجية التي تكون أكثر قوة في المناطق الاستوائية منها في المناطق المعتدلة.

السلالات البشرية كلها قادرة على التزاوج مع بعضها، وإنتاج نسل خصب. والسبب الذي يجعل البشر يختارون القيام بذلك أم لا هو نفسي أو سلوكي (ثقافي) فقط.

إن عدد المجموعات التي يمكن تقسيم النوع الإنساني لها منطقيًّا كان مسألة جدل مدة طويلة. إذ يقسم بعض علماء السلالات البشرية المعاصرين البشر إلى نحو 30 سلالة، في حين يقسمهم بعضهم الآخر إلى ثلاث سلالات هي: القوقازي، والزنجي، والشرقي. ويعد الهنود الأمريكان والبوشمان (في أمريكا الجنوبية) والأروميون (من أستراليا) أمثلة لوحدات متميزة بشكل خاص، ويمكن اعتبارها أحيانًا مجموعات متميزة.

تكمن المشكلة في تصنيف البشر أو المخلوقات الأخرى إلى سلالات بهذه الطريقة في أن الصفات المستخدمة في تحديد السلالة لا تكون عادة مترابطة مع بعضها، ولهذا فإن تحديد السلالة سيكون عشوائيًّا دائمًا. الإنسان يوجهه البصر عادة، نتيجة لذلك فإننا نعتمد على حاسة البصر - بشكل أساسي لون الجلد-لتحديد السلالة. ولكن عندما نتفحص صفات أخرى كمجموعات الدم مثلًا، فإن أنماط الاختلاف لا تتطابق بشكل جيد مع السلالات التي حددناها بصريًّا. وبالفعل إذا كان علينا تقسيم النوع الإنساني إلى وحدات اعتمادًا على التشابه الوراثي الإجمالي، فإن التقسيم سيكون مختلفًا عما هو عليه لو اعتمدنا لون الجلد وصفات بصرية أخرى (الشكل 35-41).

في النوع الإنساني، ليس من الممكن ببساطة أن نضع حدودًا واضحة تميز السلالات، وتعكس التباين البيولوجي، وتنتج مجموعات محددة تمامًا. السبب في ذلك واضح وبسيط؛ فالمجموعات المختلفة من البشر كانت تختلط مع بعضها بشكل دائم، وتتزاوج مع بعضها عبر مجرى التاريخ. فتدفق الجينات المستمر منع النوع الإنساني من التجزؤ إلى أنواع متمايزة. أما تلك الصفات التي تمايزت بين المجموعات، كلون الجلد، فإنها تُعدّ أمثلة تقليدية للتعارض بين تدفق الجينات والانتخاب الطبيعي. وكما رأيت في الفصل الـ 20، فعندما يكون الانتخاب الطبيعي قويًّا بما فيه الكفاية، كما هو حال التلوين الداكن في المناطق الاستوائية، يمكن للمجموعات أن تتمايز حتى بوجود تدفق الجينات. ومع ذلك، فإنه حتى في هذه الحالات سيستمر تدفق الجينات لضمان بقاء المجموعات متجانسة نسبيًّا للاختلافات الوراثية عند مواقع جينية أخرى.

لهذا السبب، فإن القليل من الاختلافات في النوع الإنساني تمثل اختلافات بين السلالات الموصوفة. وقد بينت إحدى الدراسات بالفعل أن نحو 8% فقط من كل الاختلافات الوراثية بين البشر يمكن اعتمادها بوصفها فروقًا بين مجموعات السلالات البشرية. بعبارة أخرى، إن مجموعات السلالات البشرية لا تصف بشكل جيد الأغلبية الكبيرة من الاختلافات الوراثية التي توجد في الإنسان. ولهذا، فإن معظم علماء الأحياء الحديثين يرفضون التصنيف السلالي (العرقي) للإنسان، ولا يعدونه عاكسًا لأنماط التمايز البيولوجي في النوع الإنساني. وهذا يُعدّ أساسًا بيولوجيًّا منطقيًّا للتعامل مع كل إنسان على أساس جدارته، وليس على أساس أنه ينتمي لسلالة محددة.

تطورت أنواع عدة من الجنس *Homo* في إفريقيا، بعضها هاجر من هناك إلى أوروبا وآسيا. الإنسان الحكيم، وهو نوعنا البشري، يبدو أنه تطور في إفريقيا ومثله مثل الإنسان القائم قبله هاجر إلى أوروبا وآسيا. الإنسان الحكيم محترف في استخدام التفكير المفاهيمي واستخدام الأدوات، وهو الحيوان الوحيد الذي يستخدم اللغة الرمزية. لا تعكس السلالات البشرية أنماطًا ذات أساس من التمايز البيولوجي.

مراجعة المفاهيم

35-1 الحبليات

الحبليات حيوانات سيلومية ثانوية الفم ذات قرابة وثيقة بشوكيات الجلد.

- تشترك الحبليات في أربع صفات مميزة في مرحلة ما من تكوينها الجنيني، هي: حبل عصبي مجوف مفرد، وحبل ظهري مرن، وشقوق بلعومية، وذيل يمتد خلف الشرج (الشكل 35-1).

35-2 الحبليات اللافقرية

يمكن تقسيم قبيلة الحبليات إلى تحت قبائل ثلاث: الفقريات، وذيلية الحبل، ورأسية الحبل، والأخيرتان ليستا من الفقريات.

- يرقة ذيلية الحبل متحركة لها حبل ظهري وحبل عصبي، لكن الحيوان البالغ غير متحرك، وليس له تجويف جسم كبير، ولا يبدي أي إشارة واضحة للتقسيم. كثير منها لها غشاء مكون من السليلوز بشكل أساسي (الشكل 35-4).
- رأسية الحبل لها حبل ظهري دائم يمتد على طول الحبل العصبي الظهري، ولها قطع عضلية مقسمة، وجلد مكون من طبقة واحدة من الخلايا، لكن ليس لها عظام أو رأس متميز عندما تكون بالغة (الشكل 35-3).

35-3 الحبليات الفقرية

الفقريات حبليات ذات عمود فقري مكون من فقرات عظمية أو غضروفية.

- تنفصل الفقريات عن قبائل الحبليات الأخرى؛ لأن لها عمودًا فقريًّا يحيط بالحبل العصبي الظهري ويحميه، ولها رأس متمايز جدًا، وبه أعضاء للإحساس.
- للفقريات أعراف (ثنيات) عصبية خلال مراحل التكوين الجنيني، وأعضاء داخلية، وهيكل داخلي مكون من فوسفات الكالسيوم (الشكل 35-6، 35-7).

35-4 الأسماك

أكثر من نصف الفقريات أسماك (الشكل 35-8).

- تتميز الأسماك بصفات عدة أساسية، هي: عمود فقري من العظم أو الغضروف، وفكوك وزوائد مزدوجة، وخياشيم داخلية، وجهاز دوري مغلق.
- تطور الفك من أقواس الخياشيم الداخلية للأسماك عديمة الفكوك القديمة (الشكل 35 - 10).
- للأسماك نظام خط جانبي يرصد التغيرات في أمواج الضغط.
- لمعظم الأسماك العظمية، غطاء خياشيم يحمي الخياشيم والأسماك الغضروفية تفتقر لذلك الغطاء.
- تنتمي الأسماك العظمية، إما إلى الأسماك ذات الزعانف الشعاعية Actinopterygii أو إلى الأسماك ذات الزعانف المفصصة Sarcopterygii.
- الأسماك ذات الزعانف الشعاعية لها زعانف مدعمة بأشعة عظمية متوازية، والأسماك ذات الزعانف المفصصة لها فصوص عضلية، وعظام تشكل مفاصل كاملة التمفصل مع بعضها (الشكل 35-13).

35-5 البرمائيات

البرمائيات فقريات ذات جلد رطب تحدرت مباشرة من الأسماك.

- للبرمائيات الحية خمس صفات مميزة، هي: أرجل، ورئات، وتنفس جلدي، وأوردة، وقلب مقسم جزئيًّا.
- تسبب غزو البرمائيات لليابسة في مشكلات عدة للمخلوقات التي عاش أسلافها في الماء مثل: دعم وزن الجسم الكبير، والتنفس خارج الماء، ومنع جفاف الجسم.
- تنتمي البرمائيات الحديثة لثلاث مجموعات: عديمة الذنب أو الضفادع والعلجوم وليس لها ذنب وهي بالغ؛ الذيليات المتطاولة أو السلمندرات؛ وعديمة الأطراف أو الديدان العمياء عديمة الأرجل.

35-6 الزواحف

الزواحف أنواع تعيش على اليابسة بشكل أساسي، ولها جلد جاف وذو حراشف.

- تتميز الزواحف بثلاث صفات أساسية، هي: بيضة رهلية مانعة لفقد الماء، وجلد مانع لفقد الماء، وتنفس صدري (الشكل 35-17).
- تستخدم الزواحف الضغط السالب لملء رئاتها بالهواء، ويُنتج هذا الضغط السالب توسعًا في تجويف القفص الصدري وسحب الهواء إلى الداخل.
- تمارس الزواحف الحديثة الإخصاب الداخلي، وهي خارجية الحرارة، إذ تحصل على الحرارة من مصادر خارج الجسم.
- تنتمي الزواحف الحديثة إلى أربع مجموعات، هي: السلاحف، ورأسية الخطم أو التواتارا، والحرشفيات كالعظايا والأفاعي، والتماسيح بأنواعها كالتمساح والقاطور.

35-7 الطيور

تُعدّ الطيور الأكثر تنوعًا بين فقريات اليابسة، وهي تمتلك تكيفًا متميزًا هو الريش (35-25 وجدول 35 - 4).

- الصفتان الأساسيتان للطيور هما: حراشف الزواحف المتحورة إلى ريش يحفظ الحرارة، ويشكل قوة رفع عند الطيران، وهيكل عظمي خفيف للطيران.
- تطورت الطيور من ديناصور ثيرابودا (الشكل 35-27).
- تشترك الطيور الحديثة في صفات عدة مميزة؛ التنفس والدورة الدموية الفعالة، وإنها داخلية الحرارة.

35-8 الثدييات

تطورت الثدييات من زواحف ثيرابسدا، وهي تتميز بسهولة عن باقي طوائف الفقريات.

- تتميز الثدييات بوجود الفراء والغدد اللبنية.
- الثدييات داخلية الحرارة، وفي معظمها يحدث التكوين الجنيني داخل الرحم والجنين يرتبط بالأم عن طريق المشيمة.
- للثدييات أسنان تلائم نوع غذائها، ومعظمها آكلات للعشب.
- الثدييات الحديثة تصنف إما إلى الوحوش الأولية، أو وحيدة المسلك التي تضع بيضًا ذا قشور، أو إلى الوحوش الولودة.
- تضم الوحوش الجرابيات التي تطور بها الجنين بشكل أساسي خارج الجسم في كيس أو جراب، والثدييات المشيمية.

35-9 تطور الرئيسيات (الشكل 35-36)

الرئيسيات ثدييات أعطت النوع الإنساني الذي ننتمي إليه.

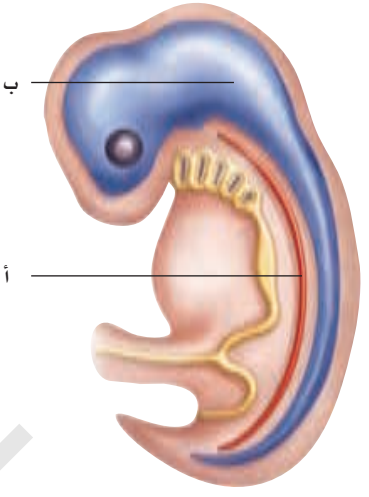
- تشترك الرئيسيات في ابتكارين: الأصابع القابضة، والرؤية الثنائية بالعينين معًا.
- الرئيسيات الأوائل أعطت قبل القردة التي تشمل الليمور، واللورس، والتَّرْسير، وشبيهة الإنسان تضم السعادين، والقرود، والإنسان.
- الإنسانيات تشمل القردة وعائلة الإنسان.
- إحدى العلامات المميزة لتطور عائلة الإنسان هي الوضع القائم، والانتقال باستخدام القدمين. أما القردة فتمشي ببعض الميل.
- ظهر الجنس *Homo* منذ نحو مليوني سنة تقريبًا من أسلاف من القردة الجنوبية.
- من الصفات الشائعة لأنواع الجنس *Homo* حجما الجسم والدماغ الكبيران.
- الإنسان الحكيم هو النوع الوحيد المتبقي من الجنس *Homo* وهو محترف في استعمال الأفكار المفاهيمية، والأدوات، واللغة الرمزية.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. فيما يتعلق بأنواع الحبليات جميعها، واحد مما يأتي غير صحيح:
   أ. الحبليات ثانوية الفم.
   ب. الحبل الظهري موجود في الجنين.
   جـ. الحبل الظهري محاط بالعظم والغضروف.
   د. كلها لها ذيل يمتد خلف الشرج في أثناء التكوين الجنيني.
2. في الشكل الآتي تمثل (أ) _____ وتمثل (ب) _____
   أ. جهازًا هضميًّا كاملًا، حبلًا ظهريًّا.
   ب. حبلًا شوكيًّا، حبلًا عصبيًّا.
   جـ. حبلًا ظهريًّا، حبلًا عصبيًّا.
   د. شقوقًا بلعومية، حبلًا ظهريًّا.



3. في أثناء التكوين الجنيني، توجد الأعراف العصبية في كل الحبليات الآتية، باستثناء:
   أ. رأسية الحبل.
   ب. الزواحف.
   جـ. الطيور.
   د. الثدييات.
4. الجهاز الدوري المغلق ذو الدورة الواحدة يميز كل:
   أ. البرمائيات.
   ب. الطيور.
   جـ. الزواحف.
   د. الأسماك.
5. تطور _____ في الأسماك العظمية ليعادل أثر كثافة العظم المتزايدة.
   أ. الخياشيم.
   ب. الفكوك.
   جـ. مثانة السباحة.
   د. الأسنان.
6. تطورت البرمائيات من مجموعة الأسماك:
   أ. شعاعية الزعانف.
   ب. مفصصة الزعانف.
   جـ. الغضروفية.
   د. الأسماك الشوكية.
7. تمثل إكثيوستيجا:
   أ. الحبليات الأولى.
   ب. زواحف ذات ريش.
   جـ. أول البرمائيات.
   د. سمكة غضروفية مبكرة.
8. يُعدّ تطور الوريد الرئوي مهمًّا للبرمائيات؛ لأنه:
   أ. يحرك الأكسجين من الرئتين وإليها.
   ب. يزيد معدل الأيض.
   جـ. يزيد دورة الدم إلى الدماغ.
   د. لا شيء مما ذكر.
9. أول مجموعة من الحيوانات استخدمت البيضة الرهلية كانت:
   أ. الطيور.
   ب. الثدييات.
   جـ. البرمائيات.
   د. الزواحف.
10. المجموعة التي تفتقر إلى قلب ذي أربع حجرات هي:
    أ. الطيور.
    ب. الزواحف.
    جـ. الثدييات.
    د. البرمائيات.
11. واحدة مما يأتي ليست من خصائص الزواحف:
    أ. التنفس الجلدي.
    ب. البيضة الرهلية.
    جـ. التنفس الصدري.
    د. جلد جاف مانع لتبخر الماء.
12. واحدة من التكيفات التطورية الآتية يسمح للطيور لتصبح كفأة في أثناء الطيران:
    أ. تركيب الريش.
    ب. درجة حرارة أيض مرتفعة.
    جـ. زيادة فعالية التنفس.
    د. لا شيء مما ذكر.
13. مجموعة الثدييات الأكثر قرابة للزواحف هي:
    أ. ثيرابسدا.
    ب. الجرابيات.
    جـ. وحيدة المسلك.
    د. الثدييات المشيمية.
14. المجموعة التي تضم القردة والإنسان وأسلافها المباشرة فقط هي:
    أ. الإنسانيات.
    ب. الرئيسيات.
    جـ. شبيهة الإنسان.
    د. الثدييات المشيمية.
15. النوع الأول من عائلة الإنسان الذي انتقل من إفريقيا في مجموعات اجتماعية هو:
    أ. الإنسان الماهر *Homo habilis*.
    ب. الإنسان القائم *Homo erectus*.
    جـ. الإنسان الحكيم *Homo sapiens*.
    د. إنسان فلورس *Homo floresiensis*.

أسئلة تحدٍّ

1. يعتقد بعض العلماء أن الريش تطور أصلًا للقيام بوظيفة العزل، ولم يتطور من أجل الطيران. ما الفوائد التي يمكن أن تجنيها الطيور الأوائل عديمة الطيران من هذا الأمر؟
2. يعتقد بعض الناس أن الديناصورات لم تنقرض، وإنما هي بيننا اليوم. ما الدليل الذي يمكن أن يستخدم لدعم هذه المقولة؟
3. يقول بعض الناس: إن الإنسان تطور من القردة، ومع ذلك، فإن هذه المقولة ليست صحيحة حقًّا. لماذا؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

الفصل 36

شكل النبات

Plant Form

مقدّمة

قد لا تكون درجة التشابه بين نبات الصبار، والسحلبية، وشجرة الخشب القاسي واضحة من النظرة الأولى، إلا أن معظم النباتات تتوحد في أساسيات بنائها. وتظهر هذه الوَحْدة في كيفية بنائها ونموّها وتصنيع غذائها ونقله، وفي تنظيم تطورها. في هذا الفصل، سنعالج كيفية بناء نبات وعائي، وسوف نركز على الخلايا، والأنسجة، والأجزاء المكونة لنبات مكتمل النمو. إن الجذور والسيقان التي تعطي النبات المكتمل ميزاته البنائية فوق سطح الأرض وتحتها هي نتاج نهائي لمخطط أساسي للنبات تم وضعه أساسًا في أثناء مراحل تكوّن الأجنة، وهي العملية التي سنستكشفها كاملة في هذا الفصل.

موجز المفاهيم

36-1 تنظيم جسم النبات: نظرة عامة

- *للنباتات الوعائية جذور وسيقان.*
- *تتكون الجذور والسيقان من ثلاثة أنواع من الأنسجة.*
- *تُحدد الأنسجة المرستيمية خطط الجسم في أثناء حياة النبات.*

36-2 الأنسجة النباتية

- *يكوّن نسيج البشرة مع البيئة سطحًا بينيًّا واقيًا.*
- *تقوم خلايا الأنسجة الأساسية بكثير من الوظائف، بما في ذلك التخزين والبناء الضوئي والدعم.*
- *ينقل النسيج الوعائي الماء والمواد الغذائية عبر النبات.*

36-3 الجذور: تراكيب للتثبيت والامتصاص

- *تتكيف الجذور للنمو تحت الأرض، وامتصاص الماء، والمواد المذابة.*
- *تقوم الجذور المتحورة بوظائف متخصصة.*

36-4 السيقان: دعامات للأعضاء فوق سطح الأرض

- *تحمل السيقان الأوراق والأزهار، وتدعم وزن النبات.*
- *تقوم السيقان المتحورة بالتكاثر الخضري، وتخزين المواد الغذائية.*

36-5 الأوراق: أعضاء البناء الضوئي

- *تمثل التراكيب الخارجية للورقة المظهر الوعائي الخارجي.*
- *تنظم التراكيب الداخلية للورقة التبادل الغازي، والتبخر.*
- *الأوراق المتحورة أجزاء متعددة الاستعمالات.*

1-36 تنظيم جسم النبات: نظرة عامة

كما علمت في الفصل الـ 30، فإن المملكة النباتية ذات تنوع كبير، ليس فقط فيما بين قبائلها، وإنما أيضًا فيما بين الأنواع. لم تُظهر النباتات الوعائية البدائية، التي انقرض كثير منها، تمايزًا واضحًا لجسم النبات، بحيث تظهر أجزاء متخصصة مثل الجذور والأوراق.

وفي النباتات الوعائية الحديثة، يعكس وجود هذه الأجزاء زيادة في التخصص، خصوصًا فيما يتعلق باحتياجات الحياة على الأرض. فالحصول على الماء، على سبيل المثال، هو تحدٍّ على اليابسة، والجذور متكيفة لامتصاصه من التربة. تظهر الأوراق والجذور والسيقان والزهور تباينًا في الحجم والعدد من نبات لآخر. إن تطور شكل هذه الأجزاء من النبات وتركيبها يخضع لسيطرة محكمة جدًا، إلا أن بعض نواحي تطور الورقة، والساق، والجذر تبدي مرونة معقولة. ويؤكد هذا الفصل النواحي الموحِّدة لشكل النبات باستعمال النباتات الزهرية بوصفها نموذجًا.

للنباتات الوعائية جذور وسيقان

يتكون النبات الوعائي من نظامي الجذر والساق (الشكل 36-1). تنمو الجذور والسيقان عند مقدماتها التي تسمى القمم (ومفردها قمة Apex).

ويقوم **النظام الجذري Root System** بتثبيت النبات، واختراق التربة، حيث يمتص منها الماء والأيونات اللازمة لتغذية النبات. وغالبًا ما يكون النظام الجذري واسعًا، ويمكن للجذور النامية أن تعطي قوة كبيرة لتحريك المواد في أثناء استطالتها وتوسعها. وقد تطورت الجذور لاحقًا بعد السيقان (النظام الخضري) لتواكب النمو على اليابسة.

يتكون **النظام الخضري** (نظام الساق) **Shoot System** من السيقان وأوراقها. وتقوم السيقان بعمل منصة لحمل الأوراق، التي هي الأجزاء الأساسية لعملية البناء الضوئي. إن ترتيب الأوراق وحجمها إضافة لبعض الصفات الأخرى للأوراق مهمة جدًا في عملية إنتاج النبات للغذاء؛ حيث تتكون الأزهار وأعضاء التكاثر الأخرى، وأخيرًا، الثمار والبذور على الساق النامية (وسيتم الحديث عن الشكل الخارجي للزهرة، وتكاثر النبات في الفصل الـ 42).

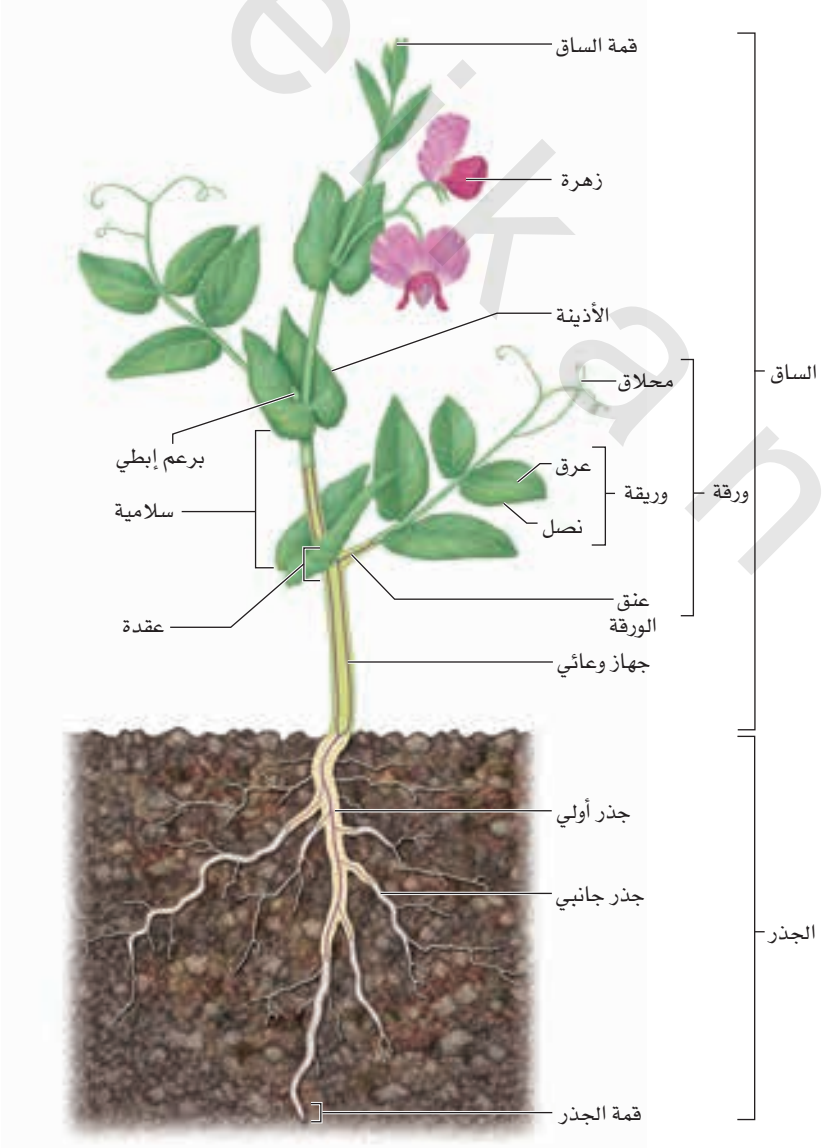
تتكون وحدة الساق الخضري من السلامية، والعقدة، والورقة، والبرعم الإبطي، ولا تشمل التراكيب التكاثرية. والبرعم الإبطي هو قمة ساق جانبية، تمكن النبات من التفرع أو تعويض الساق الرئيسة، إذا تم رعيه من قبل الحيوانات العاشبة. وللبرعم الإبطي القدرة على إعادة تكوين الساق الأولية. عند انتقال النبات للمرحلة التكاثرية من التطور، يمكن لهذه البراعم الإبطية أن تنتج زهورًا، أو سيقانًا زهرية.

تتكون الجذور والسيقان من ثلاثة أنواع من الأنسجة

تحوي الأوراق، والجذور، والسيقان ثلاثة أنواع أساسية من الأنسجة: **الأدمة Dermal**، **والنسيج الأساسي Ground**، **والوعائي Vascular**. وكما هي الحال في أعضاء أجسام الحيوانات، فإن هذه الأنسجة تتكون من نوع أو أكثر من الخلايا. وحيث إن كلًّا من هذه الأنسجة يمتد عبر الجذور والسيقان، فإنه يطلق عليها اسم **الأنظمة النسيجية Tissue Systems**.

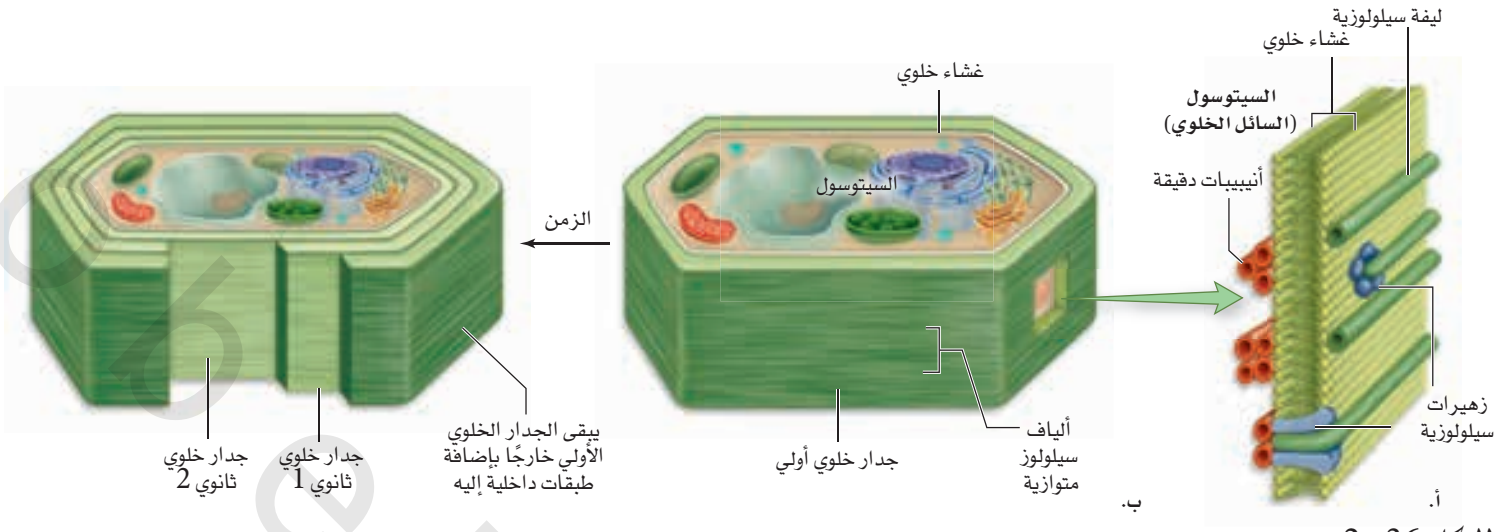
ويمكن تمييز أنواع الخلايا النباتية، سواء أكانت حية أم ميتة، من خلال حجم فجواتها عند اكتمال نموها، ومن خلال سمك الإفرازات في جدرها السيلولوزية، التي هي الصفة المميزة للخلايا النباتية (انظرالفصل الـ 4 لمراجعة تركيب الخلية). فبعض الخلايا له جدار خلوي ابتدائي من السيلولوز فقط يبنى على الغشاء الخلوي. ويتم تموضع الأنيبيبات داخل الخلية، وهي التي تحدد توجُّه الألياف السيلولوزية (الشكل 36-2أ). إن الخلايا الداعمة للنبات تحوي جدارًا خلويًّا مدعمًا بقوة بكثير من طبقات السيلولوز. ويتم ترتيب طبقات السيلولوز بزوايا مع الطبقات المجاورة لها، كما هي في حالة الخشب الرقائقي (المُطابَق)، وهذا بدوره يحسن قوة الجدار الخلوي (الشكل 36-2ب).

يتكون نسيج الأدمة، الذي هو البشرة بشكل أساسي، من طبقة واحدة من الخلايا في معظم النباتات، ويشكل طبقة خارجية واقية للنبات. وفي معظم النباتات، تتم إضافة طبقة شمعية للبشرة الخارجية للحد من فقدان الماء، وأثر الأشعة فوق البنفسجية المؤذي، وهو تكيف أساسي للحياة على اليابسة. أما النباتات



الشكل 36-1

رسم تخطيطي لجسم النبات. تشكل الجذور والسيقان المتفرعة جسم النبات. فكل جذر أو ساق له قمة للنمو. وتنشأ الأوراق عند عقد السيقان التي تحوي براعم إبطية، يمكنها البقاء كامنة أو النمو لتكون أفرعًا جانبية أو أزهارًا. ويمكن للورقة أن تكون ذات نصل بسيط أو تتكون من أجزاء عدة، كما هو مبين هنا. وترتبط الجذور والأوراق والسيقان كلها بالنسيج الوعائي (الناقل).



الشكل 36-2

بناء الجدار الخلوي النباتي. أ. السيلولوز عبارة عن مبلمر من الجلوكوز، يتم إنتاجه في زهيرات مكونة للسيلولوز في غشاء الخلية لبناء الجدار الخلوي. ويتم وضع ألياف السيلولوز موازية للأنيبيبات الدقيقة داخل الغشاء الخلوي. تضاف مواد إضافية لتدعيم الجدار الخلوي، وجعله منيعًا لمرور الماء في بعض أنواع الخلايا. ب. تعمل بعض الخلايا على تكوين طبقات إضافية من السيلولوز، ما يؤدي لزيادة القوة الميكانيكية للجدار الخلوي، ولأن السيلولوز يصنّع في الخلية، فإن الطبقات القديمة منه ستكون على خارج الجدار الخلوي. وتمتلك جميع الخلايا جدارًا خلويًّا أوليًّا، أما الطبقات الإضافية من السيلولوز واللجنين فتسهم في تشكيل الجدار الخلوي الثانوي.

الصحراوية المخزنة للماء، فلها طبقات إضافية من الشمع، وفي بعض الحالات يكون نسيج الأدمة واسع الانتشار، ويكوّن القلف في الأشجار.

وتقوم بعض خلايا النسيج الأساسي بالتخزين والبناء الضوئي والإفراز. في حين تدعم الأنسجة الأساسية الأخرى المحتوية على الألياف النبات، وتحافظ عليه. في الملابس القطنية، يتكون القماش أساسًا من ألياف نسيج القطن الأساسي.

تنقل الأنسجة الوعائية بنقل السوائل، والمواد المذابة لجميع أجزاء الجسم. وأحد هذه الأنسجة الوعائية، وهو الخشب، ينقل الماء والمعادن المذابة. أما النوع الثاني من هذه الأنسجة الوعائية، وهو اللحاء، فينقل المحلول المحتوي على المواد الغذائية، بما في ذلك السكروز، وسيتم التعرض لكل من هذه الأنسجة ووظائفها الكثيرة بشكل مفصل أكثر في الأجزاء اللاحقة.

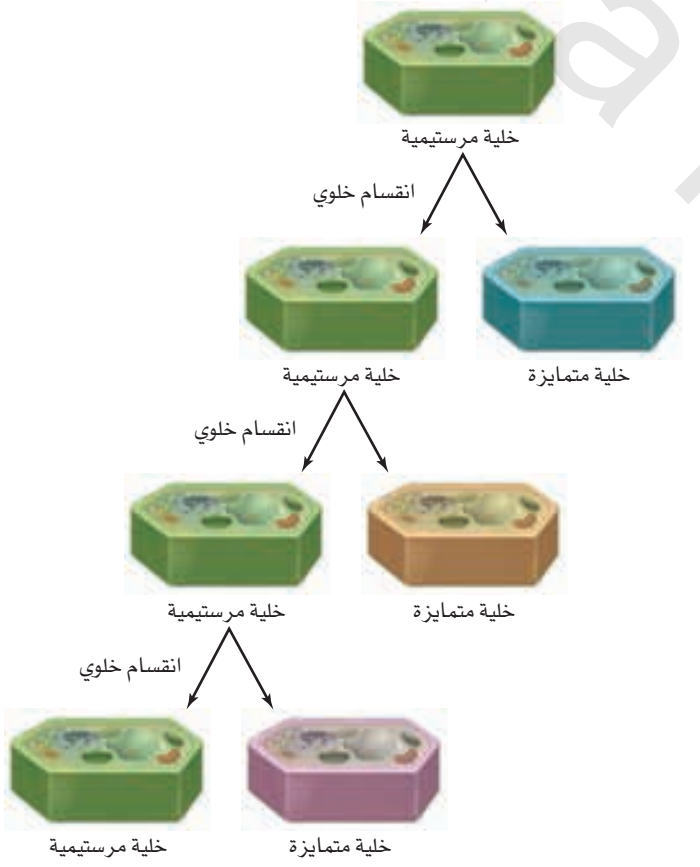
تحدد الأنسجة المرستيمية خطط الجسم في أثناء حياة النبات

عند بداية نمو البذرة، يوجد جزء صغير فقط من النبات المكتمل فيها. ومع أن خلايا الجنين يمكنها الانقسام والتمايز لتكوين كثير من أنواع الخلايا، إلا أن مصير معظم الخلايا البالغة أكثر تقييدًا. ويعتمد التطور اللاحق لجسم النبات على أنشطة المرستيم، وهي خلايا متخصصة توجد في السيقان والجذور، وفي أجزاء أخرى من النبات.

نظرة عامة على المرستيمات

تتكون **المرستيمات Meristems** من كتل من الخلايا الصغيرة ذات السيتوبلازم الكثيف، والأنوية الكبيرة نسبيًّا التي تعمل بوصفها خلايا جذعية، كما هو في الحيوان، بمعنى أن خلية واحدة تنقسم لتعطي خليتين، تبقى إحداهما مرستيمية في حين تتمايز الأخرى لتشكل جسم النبات (الشكل 36-3). وبهذه الطريقة، يتجدّد عدد الخلايا المرستيمية المولدة باستمرار.

وتدعم أدلة الوراثة الجزيئية فرضية أن الخلايا الجذعية الحيوانية والخلايا المرستيمية للنبات يمكن أن تشترك في مسارات عملية التعبير عن الجينات.



الشكل 36-3

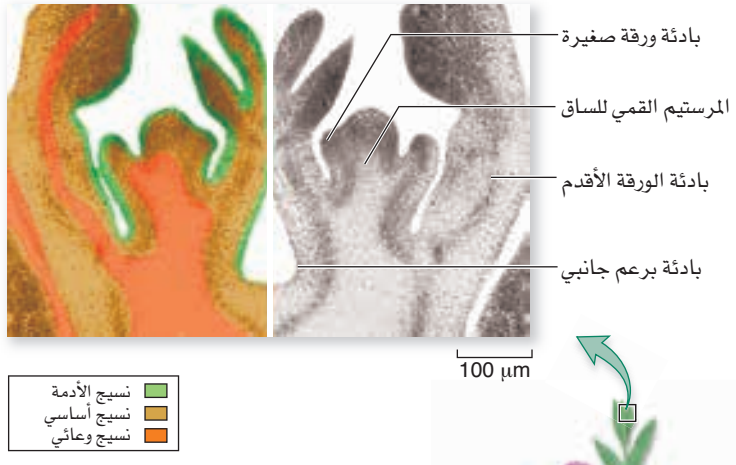
انقسام الخلية المرستيمية. تتكون المرستيمات النباتية من انقسام خلايا مكونة خلية جديدة متمايزة، وخلية أخرى تستمر بوصفها خلية مرستيمية.

يستعمل علماء الحياة كلمة الخلايا المرستيمية بدلًا من الخلايا الجذعية Stem cells لتجنب الالتباس؛ لأن كلمة Stem تعني أيضًا الساق التي تمثل النظام الخضري.

وتتم استطالة الجذور والسيقان نتيجة للانقسام المستمر للخلايا، وما يتبع ذلك من استطالة الخلايا الناجمة عن **المرستيم القمي Apical meristems**. وفي بعض النباتات الوعائية، بما فيها الأشجار والشجيرات، يزيد **المرستيم الجانبي Lateral meristems** قطري الجذر والساق.

المرستيم القمي *Apical meristems*

يقع المرستيم القمي في نهايات (قمم) السيقان والجذور (الشكل 36-4). وفي أوقات النمو، تنقسم خلايا المرستيم القمي، وتضيف باستمرار المزيد من الخلايا على هذه القمم. تسمى الأنسجة الناتجة عن المرستيم القمي **الأنسجة الأولية Primary Tissues**. إن تمدد الجذر والساق واستطالتهما يكوّن ما هو معروف



الشكل 36 – 4

المرستيم القمي. تمد المرستيمات القمية للساق والجذر جسم النبات فوق سطح الأرض وتحته. وتحمي بادئات الأوراق مرستيم الساق الغض، في حين أن مرستيم الجذر ينتج قلنسوة واقية إضافة إلى نسيج الجذر الجديد.

الجسم الأولي للنبات Primary plant body. يشمل الجسم الأولي للنبات الأجزاء الغضة، والطرية من الجذور، والسيقان للشجرة أو الشجيرة، أو كل الجسم في بعض النباتات.

ويتكون المرستيم القمي في كل من الجذور والسيقان من خلايا طرية تحتاج إلى الحماية (انظر الشكل 36-4). ويتم الحفاظ على المرستيم القمي في الجذر بقلنسوة الجذر التي سنصف تشريحها لاحقًا. تُنتج خلايا هذه القلنسوات عن طريق مرستيم الجذر، ويتم تقشرها واستبدالها في أثناء نمو الجذر في التربة. وبالمقارنة، فإن بدايات الورقة تحمي المرستيم القمي النامي للساق الذي يكون حساسًا جدًا، وبصورة خاصة للجفاف الناجم عن تعرضه للهواء والشمس.

يكوّن المرستيم القمي ثلاثة أنظمة نسيجية من خلال المبادرة بتكوين **المرستيمات الأولية Primary Meristem**. وهذه المرستيمات الثلاث الأولية هي: **البشرة الابتدائية Protoderm** التي تكون البشرة، **والكمبيوم الأولي Procombium** الذي يكون الأنسجة الوعائية الأولية (الخشب الأولي واللحاء الأولي بشكل أساسي)، **والمرستيم الأساسي Ground Meristem** الذي يتمايز أكثر مكونًا النسيج الأساسي.

وفي بعض النباتات، مثل ذيل الحصان والذرة، يظهر **المرستيم السلامي Intercalary** في سلاميات الساق (وهي المسافات بين ارتباطات الأوراق)، ما يؤدي لإطالة السلاميات. وإذا سرت في حقل ذرة في إحدى الأمسيات الصيفية الهادئة، عندما يصل ارتفاع النبات إلى الركبة، يمكن أن تسمع حفيفًا ناعمًا، وسبب هذا الصوت هو سرعة نمو مرستيم السلاميات. حيث إن مقدار استطالة الساق الحاصل في وقت قصير جدًا مدهش حقًا.

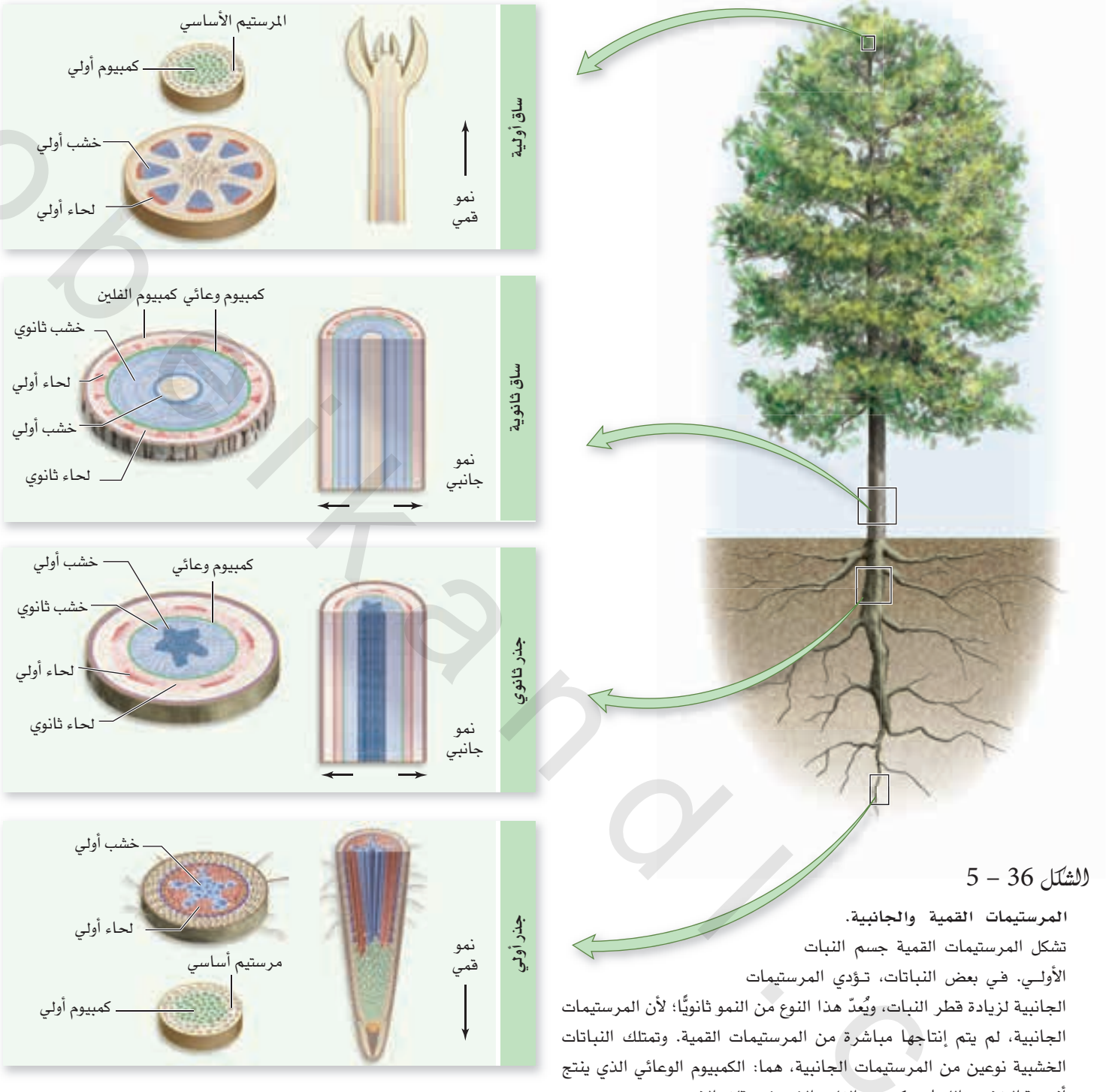
المرستيمات الجانبية

يبدي كثير من النباتات العشبية (ذات السيقان اللحمية وليس الخشبية) نموًّا أوليًّا فقط، في حين أن النباتات الأخرى تنمو **نموًا ثانويًا Secondary growth** ويمكن أيضًا أن يؤدي لزيادة كبيرة في قطرها. ويتم النمو الثانوي من خلال المرستيم الجانبي، وهو أسطوانات جانبية في النسيج المرستيمي في الساق، والجذور تؤدي لزيادة القطر في ذوات البذور المعراة ومعظم ذوات البذور المغطاة، بحيث تبقى نباتات وحيدة الفلقة هي الاستثناء الرئيس (شكل 36 - 5).

ومع أن النمو الثانوي يزيد القطر في بعض النباتات غير الخشبية، إلا أن تأثيره أكبر في النباتات الخشبية، التي تحوي اثنين من المرستيمات الجانبية. ويوجد في لحاء الساق الخشبية **كمبيوم الفلين Cork cambium**، وهو مرستيم جانبي ينتج القلف الخارجي للشجرة، ونجد تحت القلف **الكمبيوم الوعائي Vascular cambium**، وهو مرستيم جانبي ينتج الأنسجة الوعائية الثانوية، ويتكون بين الخشب واللحاء في الأسطوانة الوعائية مضيفًا نسيجًا وعائيًّا ثانويًّا لجانبي الأسطوانة.

إن الخشب الثانوي هو المكون الرئيس للخشب، واللحاء الثانوي قريب جدًا من سطح الساق الخشبية، وإزالة طبقة القلف عن الشجرة يؤدي لإيذاء اللحاء، وقد يقضي على الشجرة في النهاية. تُعرف الأنسجة المتكونة من المرستيم الجانبي، والمكونة لمعظم جذع الشجرة وفروعها، والجذور القديمة للأشجار والشجيرات **بالأنسجة الثانوية Secondary tissues** وتسمى، بمجموعها، **الجسم الثانوي للنبات Secondary plant body**.

تحدّد المرستيمات أنظمة السيقان والجذور لجسم النبات الأولي والثانوي، وتتمايز الخلايا المشتقة من المرستيمات في الجذور والسيقان لتعطي أحد ثلاثة أنظمة نسيجية، هي: نسيج الأدمة، والنسيج الأساسي، والنسيج الوعائي.



الشكل 36 – 5

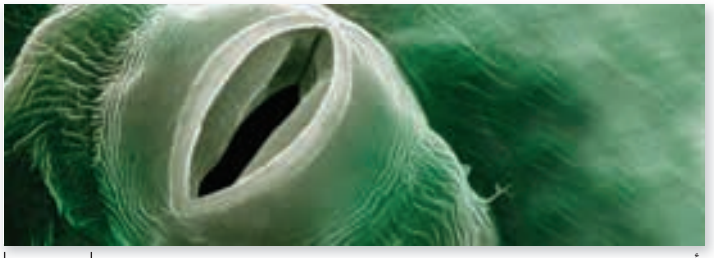
المرستيمات القمية والجانبية.
تشكل المرستيمات القمية جسم النبات الأولي. في بعض النباتات، تؤدي المرستيمات الجانبية لزيادة قطر النبات، ويُعدّ هذا النوع من النمو ثانويًّا؛ لأن المرستيمات الجانبية، لم يتم إنتاجها مباشرة من المرستيمات القمية. وتمتلك النباتات الخشبية نوعين من المرستيمات الجانبية، هما: الكمبيوم الوعائي الذي ينتج أنسجة الخشب واللحاء، وكمبيوم الفلين الذي ينتج قلف الشجرة.

2-36 الأنسجة النباتية

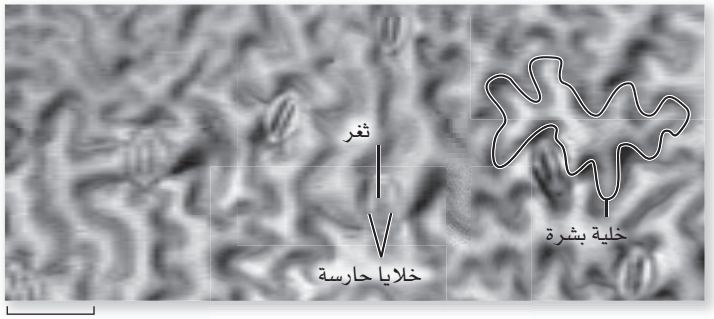
يمكن تمييز ثلاثة أصناف من الأنسجة في جسم النبات، هي: (1) نسيج الأدمة على السطوح الخارجية، ويقوم بوظيفة وقائية. (2) النسيج الأساسي الذي يكون أنواعًا عدة من الأنسجة الداخلية التي تشارك في عملية البناء الضوئي، وتقوم بوظائف التخزين، أو توفير دعامة لبنية النبات. (3) النسيج الوعائي الذي ينقل الماء والمواد الغذائية.

يكوّن نسيج البشرة مع البيئة سطحًا بينيًّا واقيًا

يكوّن نسيج الأدمة المشتق من الجنين أو المرستيم القمي **البشرة Epidermis**. هذا النسيج مكون من طبقة واحدة من الخلايا في معظم النباتات، ويشكل الطبقة الخارجية الواقية لها. وفي أجزاء النباتات اليافعة المكشوفة، تكون البشرة مغطاة بطبقة من **الكيوتين** (الجليدين) **Cutin** الدهنية، المكونة من الكيوتيكل



أ.



ب.

(الجُليد) **Cuticle**. ففي النباتات العصارية الصحراوية، يمكن إضافة طبقات عدة من الشمع للكيوتيكل؛ لمنع فقدان الماء، والحماية من الأذى الذي تسببه الأشعة فوق البنفسجية. وفي بعض الحالات يكون نسيج الأدمة أكثر امتدادًا، ويشكل قلف الشجرة.

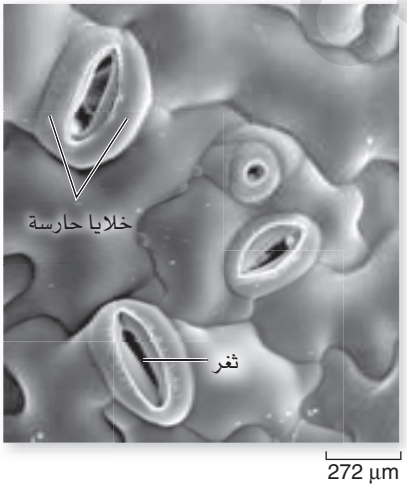
تغطي **خلايا البشرة Epidermal Cells**، التي تنشأ من البشرة الأولية، كل أجزاء الجسم الأولي للنبات، ويوجد عدد من أنواع الخلايا المتخصصة في البشرة، من بينها الخلايا الحارسة، والشعيرات، والشعيرات الجذرية.

الخلايا الحارسة

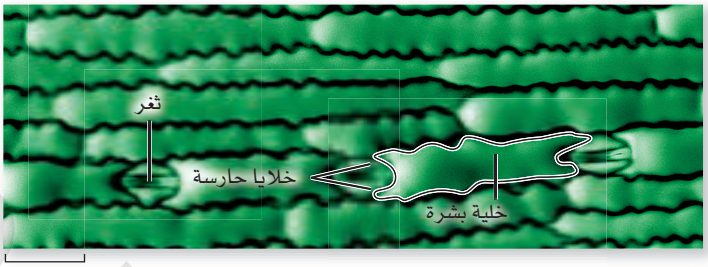
الخلايا الحارسة Guard Cells أزواجٌ من الخلايا تشبه النقانق، وتحيط بجانبي الثغر، وهو فتحة تشبه الفم في البشرة. وتحوي الخلايا الحارسة البلاستيدات الخضراء بخلاف خلايا البشرة.

وتوجد الثغور في خلايا بشرة الورقة (الشكل 36-6أ)، وأحيانًا في أجزاء أخرى من النبات مثل السيقان والثمار. وتتم عمليات مرور الأكسجين، وثاني أكسيد الكربون، وكذلك انتشار الماء على هيئة بخار عبر هذه الثغور بصورة حصرية. وهناك ما بين 1000 إلى أكثر من مليون ثغر لكل سم مربع من سطح الورقة. وفي كثير من النباتات، نجد أن الثغور ذات وجود أكبر في البشرة السفلى منها في البشرة العليا، ما يساعد على تقليل فقدان الماء إلى حده الأدنى. وإن بعض النباتات تحوي ثغورًا

الشكل 36-7



الطفرة متعددة الأفواه (الفتحات) في الثغور. تفتقر هذه الطفرة من نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* إلى إشارة ضرورية لتباعد الثغور. وعادة ما يقوم زوج من خلايا الثغور قيد التمايز بتثبيط تمايز الخلية المجاورة لتصبح خلية حارسة.



جـ.

الشكل 36-6

الثغور. أ. الثغر هو فراغ بين خليتين حارستين، تنظمان حجم الفتحة. تتوزع الثغور بالتساوي في البشرة في ذوات الفلقة وذوات الفلقتين، إلا أن النمط مختلف. ب. ورقة بازيلاء ذات توزيع عشوائي للثغور. جـ. ورقة ذرة (فلقة واحدة) حيث تتوزع الثغور بصفوف وبالتساوي. وتبين هذه الصورة المأخوذة بالمجهر الإلكتروني تنوع أشكال الأوراق في النباتات، حيث إن بعض خلايا النبات تشبه الصندوق، كما في الذرة (ج)، في حين بعضها الآخر غير منتظمة الشكل، كما في أشكال قطع الأحجية، ومثال ذلك خلايا بشرة نبات البازيلاء (ب).

في البشرة السفلى فقط، و في القليل من النباتات تكون الثغور في البشرة العليا فقط، كما هي الحال في زنابق الماء، وذلك لتعظيم التبادل الغازي إلى حده الأقصى.

إن تكوّن الخلية الحارسة ناجم عن انقسام غير متناظر للخلية، منتجًا خلية حارسة وأخرى مساعدة، لفتح الثغور وإغلاقها. لقد أثار هذا النمط من الانقسام غير المتناظر الذي أدى لتوزيع الثقوب، حيرة علماء بيولوجيا التشكل (الشكل 36-6ب وجـ). وتقدم الطفرات «المرتبكة» في تحديد مكان الثغور، معلومات عن زمن بدء تكوين الثغور، وعن نوع التواصل بين الخلايا، الذي يؤدي لتكوين الخلايا الحارسة للثغور. فعلى سبيل المثال، نجد أن الطفرات متعددة الأفواه *TMM* الحاصلة في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*، تعطل النمط الطبيعي لانقسام الخلية الذي يؤدي لتباعد الثغور مكانيًّا (الشكل 36-7). وقد بينت الدراسات على هذا الجين، وعلى جينات أنماط توزيع الثغور، وجود شبكة منظمة من الاتصال بين خلية وأخرى تبين موقع الخلية بالنسبة إلى الخلايا الأخرى، ومن ثم تحديد مصيرها. إن الجين *TMM* يشفِّر مستقبلًا مرتبطًا بالغشاء، وهذا المستقبِلُ جزءٌ من عملية الترميز التي تسيطر على عملية انقسام الخلية غير المتناظر.

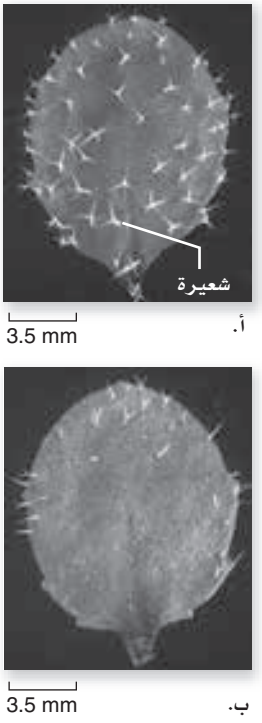
الشعيرات *Trichomes*

الشعيرات عبارة عن نموات خلوية أو متعددة الخلايا، تنشأ من البشرة، وتشبه الشعرة (شكل36-8). وهي تكثر على السيقان، والأوراق، وأعضاء التكاثر. وإن

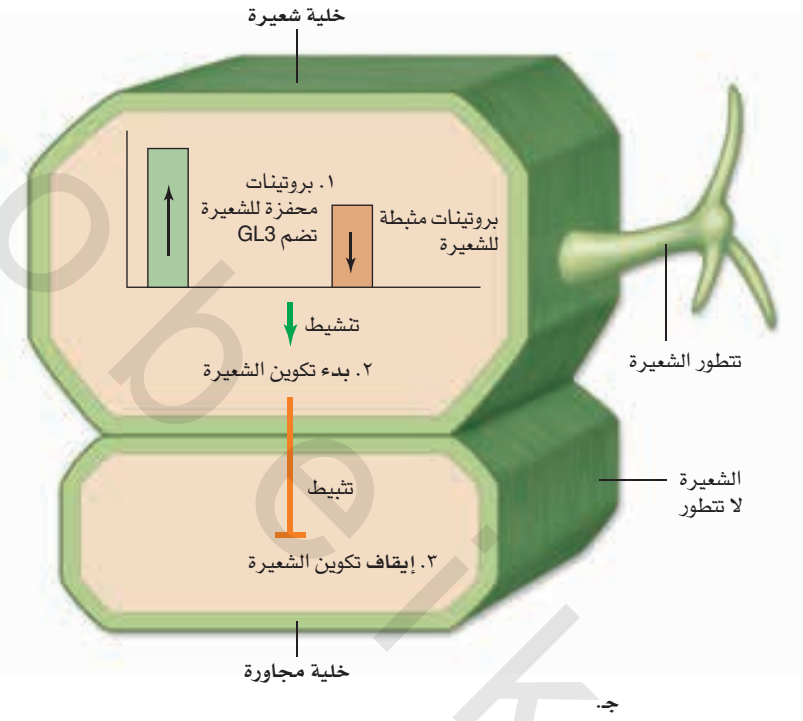
الشكل 36-8

الشعيرات. هذه الشعيرات ذات اللون البني، والرؤوس المنتفخة في نبات البندورة، شعيرات غدية، تفرز مواد تؤدي لالتصاق الحشرات بها.

الشكل 36 – 9



أنماط الشعيرات. بينت الطفرات في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* وجود جينات ذات دور في تنظيم توزيع الشعيرات وتشكلها. أ. الطراز البري. **ب.** طفرة *glaborous3*، وهي طفرة فشلت في بدء تشكيل الشعيرة. **جـ.** عند وجود ما يكفي من مادة GL3 في الخلية، ويكون مستوى البروتين المثبط لتكوين الشعيرة منخفضًا جدًا، فإن الخلية سوف تكوّن الشعيرة. وعند بدء الخلية بتكوين الشعيرة، فإنها تؤشر للخلايا المجاورة، وتمنعها من تكوين الشعيرات.



الورقة الزغبية أو الصوفية تكون مغطاة بالشعيرات التي يمكن مشاهدتها بوضوح باستعمال العدسة الصغيرة في مجهر. وتحافظ هذه الشعيرات على برودة سطوح الأوراق، وتقلل التبخر من خلال تغطيتها لفتحات الثغور. وقد تختلف الشعيرات بدرجة كبيرة في الشكل، فبعضها يتكون من خلية واحدة، في حين أن بعضها الآخر متعدد الخلايا، وبعض منها غدية، وغالبًا ما تفرز مواد لزجة أو سامة لمقاومة تغذية الحيوانات آكلة العشب عليها.

لقد تم التعرف إلى الجينات المنظمة لتكوين الشعيرات بما فيها *GLABROUS3 (GL3)* (شكل 36–9). عند وصول البروتين المحفِّز لتكوين الشعيرة مثل GL3 إلى مستوى العتبة مقارنة بالبروتين المثبط لتكوينها، تتحول خلية البشرة إلى شعيرة، حيث تقوم إشارات من هذه الشعيرة الخلوية بمنع الخلايا المجاورة من تفعيل جينات إنشاء شعيرة جديدة (انظر الشكل 36–9).

الشعيرات الجذرية

الشعيرات الجذرية هي امتدادات أنبوبية للخلايا المفردة من البشرة، توجد في منطقة خلف قمم الجذور الصغيرة النامية (الشكل 36–10). ببساطة، الشعيرة الجذرية امتداد لخلية البشرة، وهي ليست خلية منفصلة، فليس هناك أي حاجز يفصل الشعيرة عن بقية الخلية. وتقوم الشعيرات الجذرية بتوفير الاتصال الحميم مع حبيبات التربة المحيطة، وتزيد بدرجة كبيرة المساحة السطحية للجذور، وفعالية الامتصاص.

ومع تقدم الجذر في النمو، يبقى مدى منطقة الشعيرات الجذرية ثابتًا تقريبًا، حيث يتم التخلص من الشعيرات القديمة، في حين تتكون شعيرات جديدة عند القمة النامية. ويتم امتصاص معظم الماء والمعادن عبر الشعيرات الجذرية خصوصًا في النباتات العشبية. ويجب عدم الخلط بين الشعيرات الجذرية، والجذور الجانبية المكونة من تراكيب متعددة الخلايا ومتأصلة في عمق الجذر.

لقد افتقرت النباتات اليابسة الأولى للجذور التي تشكلت من السيقان فيما بعد. وبالنظر إلى هذا الأصل العام، فليس من المدهش أن تؤدي بعض الجينات التي يحتاج إليها تمايز الشعيرات والثغور في خلايا بشرة السيقان دورًا في تشكل الشعيرات الجذرية.

تتعدم الشعيرات الجذرية، عندما يتوسع جهاز نسيج البشرة ليكون كمبيوم الفلين الذي يسهم في البشرة المحيطية (القلف الخارجي) لجذع الشجرة أو الجذر. وتقوم البشرة المحيطة Periderm مقام البشرة، عند تمددها وتكسرها بسبب التمدد الشعاعي للمحور عن طريق الكمبيوم الوعائي. وتتكون البشرة المحيطة من:

استقصاء

حدد ثلاثًا من صفات أنسجة الأدمة القابلة للتكيف مع نمط العيش على اليابسة، وبيّن لماذا تعد هذه الصفات ذات فائدة؟

الشكل 36–10

الشعيرات الجذرية. نوع من خلايا البشرة، التي تزيد المساحة السطحية للجذر لتحسين امتصاص الماء والمعادن.

obeikandl.com

خلايا الفلين، وكمبيوم الفلين، والخلايا البرنشيمية المسماة الفيلوديرم التي ينتجها كمبيوم الفلين.

تقوم خلايا الأنسجة الأساسية بكثير من الوظائف، بما في ذلك التخزين والبناء الضوئي والدعم

يتكون النسيج الأساسي بشكل رئيس من خلايا برنشيمية رقيقة الجدار، وتقوم بوظائف التخزين والبناء الضوئي والإفراز. وإن بعض النسيج الأساسي المكون من خلايا كولنشيمية وسكلارنشيمية يعمل على توفير الدعم والوقاية.

النسيج البرنشيمي *Parenchyma*

إن **الخلايا البرنشيمية Parenchyma cells** هي الأكثر شيوعًا في الخلايا النباتية. وهي تمتلك فجوات كبيرة وجدرًا رقيقة. في البداية، تكون ذات شكل كروي تقريبًا، ومن ثُمّ تتدافع هذه الخلايا المحتوية على البروتوبلاست الحي ضد بعضها مباشرة بعد تكوينها، فتتخذ أشكالًا أخرى، وغالبًا ما تنتهي بأحد عشر إلى سبعة عشر ضلعًا.

يمكن للخلايا البرنشيمية أن تعيش سنوات عدة، وتعمل على تخزين الماء والغذاء وفي البناء الضوئي والإفراز. وهي الأكثر وجودًا في الأنسجة الأولية، وإنها توجد بنسبة أقل في الأنسجة الثانوية (الشكل 36-11أ). تمتلك معظم الخلايا البرنشيمية جدرًا أولية، بُنيت في أثناء نضج الخلايا. الخلايا البرنشيمية أقل تخصصًا من خلايا النبات الأخرى، مع أن هناك كثيرًا من درجات التنوع، لتأدية وظائف خاصة مثل إفراز الرحيق، والراتنج، أو تخزين المواد الحليبية، والبروتينات، والمخلفات الأيضية.

يوجد في الخلايا البرنشيمية أنوية فعالة قادرة على الانقسام، وهي تبقى في العادة حية بعد اكتمال نضجها. وفي بعض النباتات (الصبار مثلًا) قد تعمر مدة تزيد على مئة سنة. إن الجزء الأكبر من الخلايا في الفواكه مثل التفاح هي برنشيمية، ويحوي بعضها البلاستيدات الخضراء، خصوصًا في الأوراق، وفي الأجزاء الخارجية من السيقان العشبية. ويسمى مثل هذا النسيج البرنشيمي القادر على البناء الضوئي النسيج الكلورنشيمي *Chlorenchyma*.

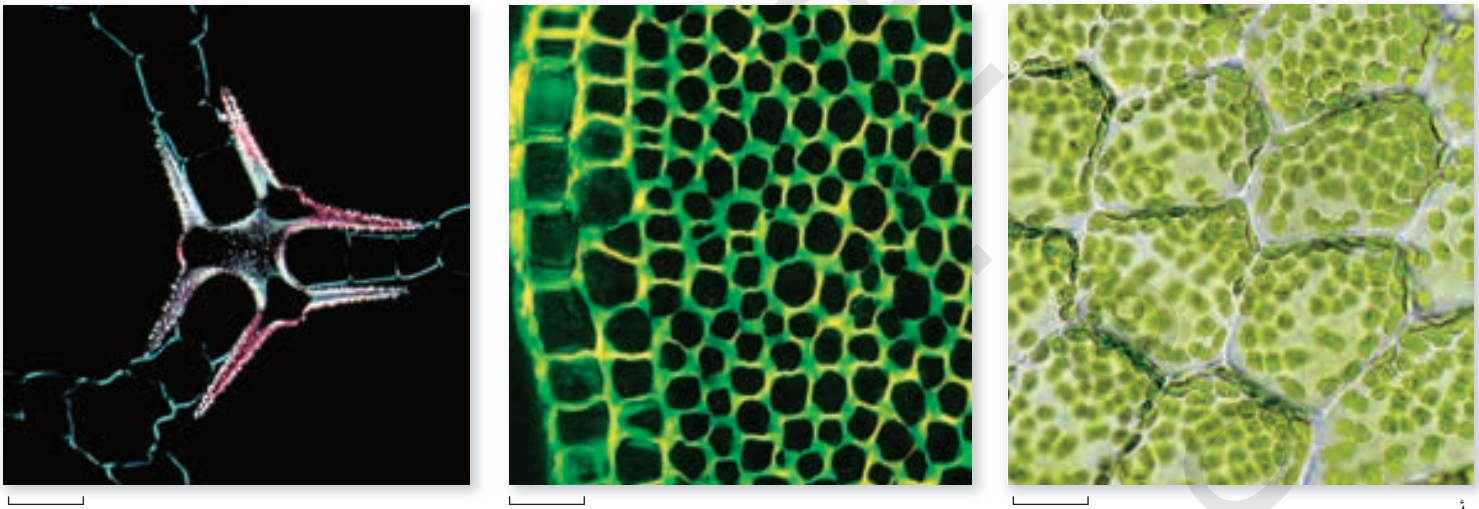
النسيج الكولنشيمي *Collenchyma*

إذا ما علقت ألياف الكرفس بين أسنانك يومًا ما، فسيكون مألوفًا لديك درجة قوة الخلايا الكولنشيمية ومرونتها. كما الحال في الخلايا البرنشيمية، تحوي الخلايا الكولنشيمية البروتوبلاست الحي، ويمكنها أن تعيش سنوات عدة. وهذه الخلايا، التي عادة ما يكون طولها أكبر من عرضها، ذات جدر تختلف في سمكها (شكل36-11ب). وتوفر الخلايا الكولنشيمية المرنة دعامة لأعضاء النبات، ما يتيح لها الانحناء دون أن تتكسر. وغالبًا ما تكوِّن أشرطة أو أسطوانات مستمرة تحت بشرة الساق أو حوامل الأوراق، وكذلك على طول العروق في الأوراق. وتوفر أشرطة الكولنشيما المزيد من الدعم للساق في جسم النبات الأولي.

النسيج السكلارنشيمي *Sclerenchyma*

تمتلك **الخلايا السكلارنشيمية** جدرًا متينة وسميكة، وبخلاف الخلايا الكولنشيمية والبرنشيمية، فليس فيها بروتوبلاست حي عند اكتمالها. وغالبًا ما تكون جدرها الخلوية الثانوية مشبعة بمادة **اللجنين Lignin**، وهي مادة عالية البلمرة والتشعب، ما يؤدي لجعل الجدار الخلوي أكثر متانة. فعلى سبيل المثال، نجد أن اللجنين مكون أساسي في الخشب، ويشار للجدر الخلوية المحتوية على اللجنين بأنها ملجننة. اللجنين ذو وجود عام في جدر الخلايا النباتية التي تقوم بوظيفة تركيبية أو ميكانيكية، ونجد بعض الخلايا تحوي اللجنين مخزونًا في الجدر الخلوية الأولية والثانوية أيضًا.

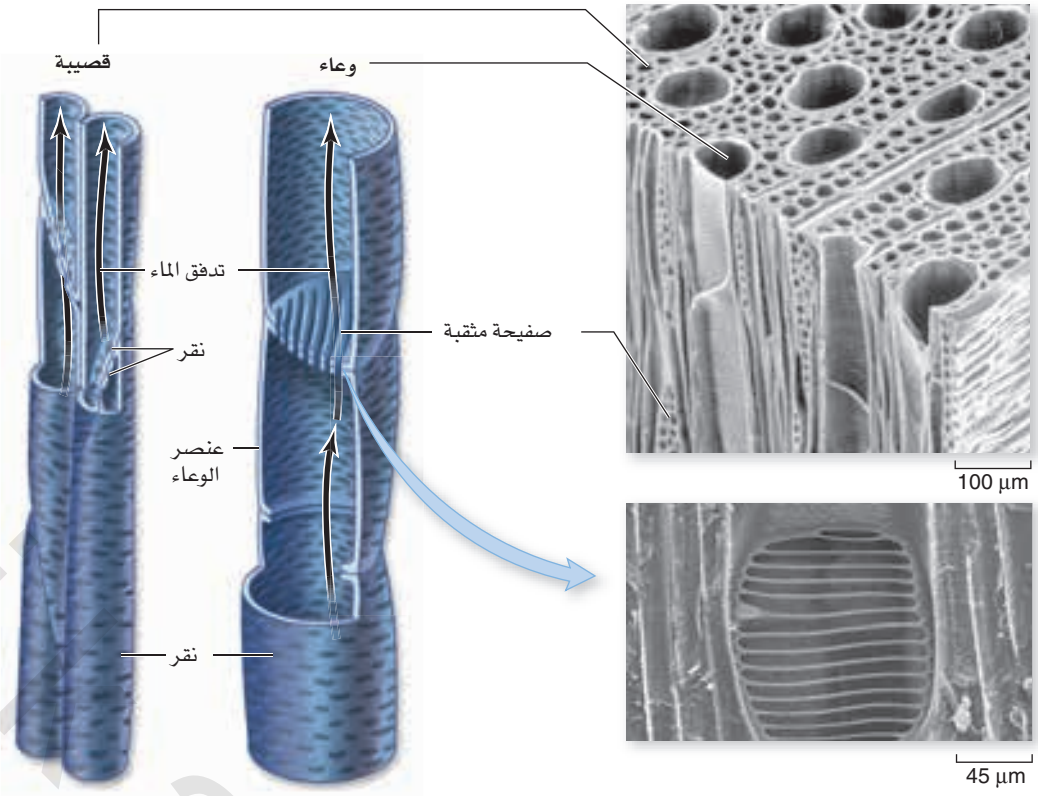
وتوجد السكلارنشيما على شكلين عامين، هما: الألياف *Fibers*، والخلايا الصخرية *Sclereids*؛ فالألياف خلايا طويلة مغزلية، تتجمع عادة على هيئة أشرطة. فالقماش مثلًا، يتم نسجه من خيوط من الألياف السكلارنشيمية الواقعة في اللحاء في نبات الكتان. *Linum spp*. أمّا الخلايا الصخرية فهي تتنوع في شكلها، إلا أنها غالبًا متفرعة. ويمكن أن تكون مفردة أو على شكل مجموعة؛ وهي ليست متطاولة،



أ. ب. جـ.

الشكل 36-11

الأنواع الثلاثة من النسيج الأساسي. أ. الخلايا البرنشيمية. تشاهد هنا فقط الجدر الابتدائية للخلايا في المقطع العرضي للخلايا البرنشيمية من نبات عشبي. ب. الخلايا الكولنشيمية. تشاهد الجدر الجانبية السميكة في مقطع عرضي لخلايا من ساق صغيرة من نبات البيلسان *Sambucus*. وفي الأنواع الأخرى من الخلايا الكولنشيمية نجد المناطق السميكة في زوايا الخلايا، أو في أنواع أخرى من الأشرطة. جـ. الخلايا الصخرية. في هذه العينة من لب الإجّاص، تم صبغ تجمعات من الخلايا الصخرية (الخلايا الحجرية) بالأحمر. وتبين الخلايا ذات الجدار الرقيق المصبوغة بالأخضر الخلايا البرنشيمية. وتعطي هذه التجمعات الإجّاص قوامه الحبيبي. والخلايا الصخرية هي نوع واحد من النسيج السكلارنشيمي الذي يضم الألياف أيضًا.



الشكل 36 – 12

مقارنة بين القصيبات وعناصر الأوعية. يمر الماء في القصيبات من خلية إلى أخرى عن طريق النقر. وفي عناصر الأوعية يمر الماء عن طريق قضبان الصفائح المثقبة لمادة الجدار (كماهو مبين في صورة المجهر الإلكتروني في الشكل). في خشب معراة البذور، تنقل القصيبات الماء وتوفر دعامة، وفي معظم أنواع مغطاة البذور تكون الأوعية موجودة إضافة للقصيبات. هذان النوعان من الخلايا ينقلان الماء، وتوفر الألياف دعامة إضافية. إن خشب القيقب الأحمر *Acer rubrum* يحوي قصيبات وأوعية، كما هو مبين في صورة المجهر الإلكتروني في هذا الشكل.

بل يمكن أن تتخذ أشكالًا عدة شاملة الشكل النجمي. يتسبب وجود هذه الخلايا الصخرية في القوام الحبيبي الخاص بالإجّاص، حيث تنتشر في الطبقة اللحمية الناعمة من الثمرة (الشكل 36-11جـ). وتقوم هذه الأنواع من الخلايا الصلبة، وذات الجدار الخلوي السميك بتقوية الأنسجة التي توجد فيها.

ينقل النسيج الوعائي الماء والمواد الغذائية عبر النبات

كما ذكرنا سابقًا، يحتوي النسيج الوعائي نوعين من الأنسجة الناقلة: الخشب *Xylem* الذي ينقل الماء والمعادن المذابة، واللحاء *Phloem* الذي ينقل محلول الكربوهيدرات، وبشكل رئيس السكروز المستعمل غذاءً من قِبل النبات. وينقل اللحاء الهرمونات والأحماض ومواد أخرى ضرورية لنمو النبات، ويختلف الخشب واللحاء في كلّ من التركيب والوظيفة.

الخشب Xylem

الخشب، وهو المكون الأساس الناقل للماء في الأنسجة النباتية، يحوي عادة خليطًا من الأوعية *Vessels*، هي عبارة عن أنابيب مكونة من خلايا أسطوانية جوفاء ميتة مرتبة على التوالي، ومن القصيبات *Tracheids* التي هي خلايا ميتة تستدق عند نهايتها، وتتجمع مع بعضها (الشكل 36-12). والخشب الأولي مشتق من الكمبيوم الأولي الذي ينتجه المرستيم القمي، وأما الخشب الثانوي فيكوّنه الكمبيوم الوعائي، وهو مرستيم جانبي. ويتكون ما يسمى الخشب بلغة العامة من الخشب الثانوي المتراكم.

في بعض النباتات (غير مغطاة البذور)، القصيبات هي الخلايا الوحيدة الناقلة للماء، حيث يمر الماء في جريان مستمر عبر الخشب من الجذور صاعدًا في السيقان، ومن ثم إلى الأوراق. عند وصول الماء الأوراق، فإن الكثير منه ينتشر على شكل بخار في الفراغات بين الخلايا، ثم يخرج من الأوراق إلى الهواء المحيط، وعبر الثغور بصورة رئيسة. ويسمى انتشار بخار الماء من النبات **عملية النتح Transpiration** (الفصل الـ 38). إضافة لنقل الماء والمعادن المذابة، والأيونات غير العضوية مثل النترات والفوسفات، يوفر الخشب دعامة لجسم النبات.

تكون عناصر الأوعية أقصر وأعرض من القصيبات. وعند ملاحظتها، باستعمال المجهر، نجدها تشبه علب المشروبات الغازية بعد إزالة نهاياتها. وتمتلك عناصر الأوعية والقصيبات جدرًا ثانوية سميكة وملجننة، وليس فيها بروتوبلاست حي عند اكتمالها. ويتم إنتاج اللجنين من الخلايا، ويفرز لتقوية الجدار الخلوي السيلولوزي قبل موت البروتوبلاست مخلفًا الجدار الخلوي فقط.

تحوي القصيبات نقرًا *Pits*، هي عبارة عن مساحات صغيرة إهليجية إلى دائرية، حيث لا يوجد أي ترسب لخشب ثانوي. تكون نقر الخلايا المتجاورة مواجهة لبعضها، ويمر تيار الماء المستمر عبر هذه النقر من قصيبة إلى أخرى. في المقابل، فإن عناصر الوعاء المتصلة عند نهاياتها يمكن أن تكون مفتوحة بالكامل تقريبًا، ويمكن أن يكون هناك قواطع أو قطع من مادة الجدار الخلوي عبر النهايات المفتوحة (انظر الشكل 36-12). ويبدو أن الأوعية تنقل الماء بفعالية أكثر من خطوط القصيبات المتراكبة. ونعرف ذلك جزئيًّا؛ لأن عناصر الأوعية قد تطورت من القصيبات بصورة مستقلة في كثير من المجموعات النباتية، ما يشير إلى تفضيلها بالانتخاب الطبيعي.

إضافة للخلايا الناقلة، يحتوي الخشب بصورة نموذجية أليافًا وخلايا برنشيمية (خلايا النسيج الأساسي)، ويحتمل أن بعض أنواع الألياف تطورت من القصيبات، وأصبحت متخصصة للتقوية، وليس للنقل. أما الخلايا البرنشيمية، التي تنتج من قبل طلائع الأشعة *Ray initials* في الكمبيوم الوعائي فتتشكل عادة على شكل صفوف أفقية تدعى الأشعة *Rays*، وتعمل على النقل الجانبي وخزن الغذاء. (وكلمة طلائع مصطلح آخر للخلية المرستيمية، حيث تنقسم لإنتاج طلائع أخرى وخلية قادرة على التمايز).

وفي مقطع عرضي للجذور والسيقان الخشبية، يمكن رؤية امتداد الأشعة من وسط الخشب، كما في أشعة العجلة. الألياف متوافرة بشكل كبير في بعض أنواع الخشب، كما في البلوط *Quercus spp.*، حيث يكون الخشب كثيفًا وثقيلًا. إن ترتيب هذه الخلايا وخلايا أخرى في الخشب يجعل من الممكن التعرف إلى معظم أجناس النبات.

قبل أكثر من 2000 سنة، كان الورق كما نعرفه الآن يصنع في الصين من خلال طحن نباتات عشبية في الماء، ومن ثم عزل طبقة رقيقة من أنسجة اللحاء على شاشة. ولم يتم التعرف إلى سر صناعة الورق خارج الصين قبل القرن الثالث. وفي هذه الأيام ولتزايد الطلب على الورق، تتم تلبية الاحتياجات من خلال استخلاص ألياف الخشب من أخشاب البيسية الطرية نسبيًّا والمحتوية على ألياف شعاعية بنسبة أقل من البلوط. ويُنتج الجدار الخلوي الغني باللجنين الورق البني الذي غالبًا ما يتم تبييضه. إضافة إلى ذلك، فإن نباتات أخرى متعددة تم تطويرها بوصفها مصادر للورق بما في ذلك التِّيل والقنّب. ويتكون ورق العملة الأمريكية من 75% من القطن و 25% من الكتان.

اللحاء *Phloem*

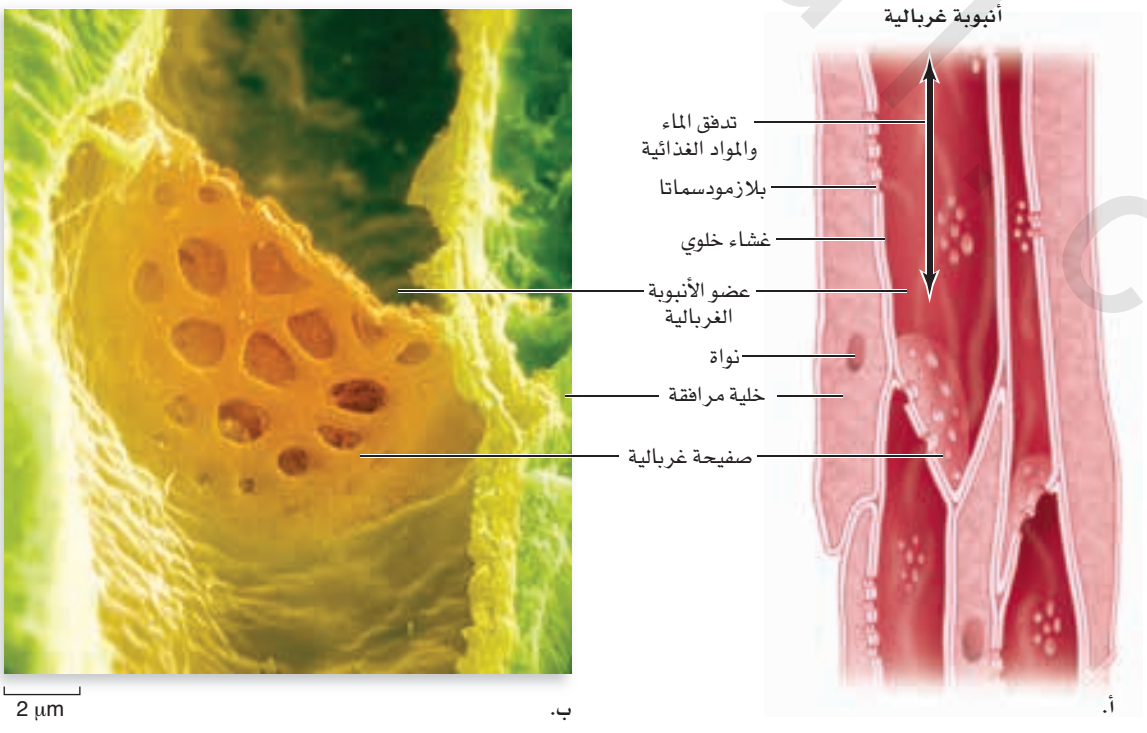
يشكل اللحاءُ، الواقع في الجزء الخارجي من الجذور والسيقان، النسيج الأساسي لنقل الغذاء في النباتات الوعائية. وإذا تمت إزالة حزام كبير من القلف (حلقة اللحاء) نزولًا إلى الكمبيوم الوعائي، فإن النبات سيموت حتمًا بسبب تجويع الجذور. تتم عملية نقل الغذاء في اللحاء من خلال نوعين من الخلايا المستطيلة؛ الخلايا الغربالية وأعضاء الأنبوبة الغربالية. تحوي النباتات الوعائية عديمة البذور، ومعراة البذور خلايا غربالية فقط؛ ومعظم مغطاة البذور تحوي أعضاء الأنابيب الغربالية. وكلا النوعين من الخلايا يحوي مجاميع من الثقوب تعرف بالمساحات الغربالية؛ لأن الجدر الخلوية تشبه الغرابيل. توجد المناطق الغربالية بوفرة في النهايات المتراكبة للخلايا، وهي تصل البروتوبلاست في الخلايا الغربالية المتجاورة وأعضاء الأنابيب الغربالية. هذه الأنواع من الخلايا جميعها حية، إلا أن معظم الخلايا الغربالية، وأفراد الأنابيب الغربالية تفتقر للنواة عند نضجها.

وفي أعضاء الأنابيب الغربالية، يلاحظ أن بعض المناطق الغربالية ذات ثقوب كبيرة، وتسمى الصفائح الغربالية (الشكل 36-13). وتترتب أفراد الأنابيب الغربالية طرفًا لطرف على التوالي، مكونة بذلك سلسلة طولية تسمى الأنابيب الغربالية. والخلايا الغربالية أقل تخصصًا من الأنابيب الغربالية، والثقوب في كل مساحاتها الغربالية ذات قطر متشابه تقريبًا. أما الأنابيب الغربالية فمتخصصة أكثر، ويفترض أنها أكثر فعالية من الخلايا الغربالية.

إن كل واحدة من الأنبوبة الغربالية مرتبطة بالخلية البرنشيمية المتخصصة المسماة الخلية المرافقة *Companion cell*. وتقوم الخلايا المرافقة على ما يبدو ببعض الوظيفة الأيضية اللازمة للحفاظ على الأنابيب الغربالية المرتبطة بها. ففي مغطاة البذور، تقوم خلية عادية بدائية بانقسام غير متناظر لإنتاج خلية أنبوبة غربالية وخليتها المرافقة. وتحتوي الخلية المرافقة كل مكونات الخلية البرنشيمية العادية، بما فيها الأنوية، والكثير من **البلازمودسماتا Plasmodesmata** (التي تشكل الاتصال السيتوبلازمي بين الخلايا المتجاورة) تصل السيتوبلازم بها بالخلايا الأنبوبية الغربالية المرتبطة بها.

تحوي الخلايا الغربالية في النباتات اللازهرية خلايا ألبومينية، تعمل عمل الخلايا المرافقة، ولكنها، بخلاف الخلية المرافقة، ليست بالضرورة مشتقة من الخلية الأم نفسها، التي تعطي الخلية الغربالية المرتبطة بها. ويلاحظ أن الألياف والخلايا البرنشيمية غالبًا ما تكون موجودة بكثرة في اللحاء.

تتكون أنظمة الأدمة، والنسيج الأساسي، والوعائي من كثير من أنواع الخلايا. وتوفر أنسجة الأدمة الوقاية، في حين أن الأنسجة الوعائية تحسن النقل عبر النبات. أما النسيج الأساسي فيقوم بوظائف أيضية وتركيبية، وفي عملية التخزين كذلك.



الشكل 36-13

الأنبوبة الغربالية. أ. خلايا الأنبوبة الغربالية مكدسة، حيث توفر الصفائح الغربالية الاتصال، وتشكل الخلية الضيقة ذات النواة على يمين الأنبوبة الغربالية الخلية المرافقة. تغذي هذه الخلية الأنابيب الغربالية التي لها غشاء بلازمي وتفتقر للنواة. ب. عند النظر من الأعلى للصفيحة الغربالية في لحاء القرع، يتبين وجود ثقوب يمر عبرها السكروز والهرمونات. الصور من الدكتور ريتشارد كسل والدكتورة جين شيه (المرئيات غير المحدودة).

3-36 الجـذور: تراكيب للتثبيت والامتصاص

للجذور نمط تنظيمي وتطوري أبسط من ذلك الذي للسيقان، وسوف ندرسها أولًا. ويجب أن نتذكر، مع ذلك، أن الجذور ظهرت بعد السيقان، وأنها تشكل ابتكارًا للعيش على اليابسة.

تتكيف الجذور للنمو تحت الأرض وامتصاص الماء والمواد المذابة

هناك أربع مناطق يمكن النظر إليها عمومًا عند دراسة الجذور النامية هي: قلنسوة الجذر، ومنطقة انقسام الخلايا، ومنطقة الاستطالة، ومنطقة النضج (الشكل 36-14). وتكون الحدود بين المناطق الثلاثة الأخيرة غير واضحة تمامًا.

وعند انقسام بادئات القمة، تشكل الخلايا الجديدة التي ستنتهي عند قمة الجذر خلايا قلنسوة الجذر. أما الخلايا التي ستبقى في الاتجاه المعاكس، فتمر عبر المناطق الثلاث الأخرى، قبل أن تنتهي من عملية التمايز. وعند النظر في هذه المناطق المختلفة، تخيل دائمًا أن قمة الجذر تتعمق في التربة نحو الأسفل، وتنمو بفعالية. إن هذا يعاكس الانطباع الثابت للجذر الذي تنقله لنا الصور والأشكال.

قلنسوة الجذر *Root cap*

ليس هناك في الساق ما يقابل قلنسوة الجذر. إنها مكونة من نوعين من الخلايا: الخلايا العمودية الداخلية *Columella cells* (التي تشبه الأعمدة)، والخارجية، وهي خلايا قلنسوة الجذر *Root cap cells* الجانبية، التي تستمر في التكون من المرستيم القمي للجذر. وفي بعض النباتات ذات الجذور الكبيرة، تبدو القلنسوة بوضوح، ووظيفتها الرئيسة حماية الأنسجة الطرية خلفها، عندما يؤدي النمو لامتداد الجذر عبر حبيبات التربة المحرشة غالبًا. تفرز أجسام جولجي الموجودة في الخلايا الخارجية للقلنسوة مادة مخاطية، وتطلقها عبر جدر الخلايا إلى الخارج. وتتجدد خلايا القلنسوة من الداخل؛ لأنّ معدل حياتها أقل من أسبوع، وتكون هذه العملية مصحوبة بتكون مادة مخاطية مقللة للاحتكاك، وتسهل تحرك الجذر في التربة. هذه المادة اللزجة، توفّر أيضًا وسطًا لنمو البكتيريا المفيدة والمثبتة للنيتروجين في جذور نباتات مثل البقوليات. وتتكون قلنسوة جذرية جديدة عندما تتم إزالة الموجودة قصدًا أو بصورة عارضة.

تعمل القلنسوة على إدراك الجاذبية. وتكون الخلايا العمودية عالية التخصص، وذات شبكة أندوبلازمية في الأطراف، وتكون النواة متموضعة في وسط الخلية أو أعلاها. وهي لا تحتوي فجوات كبيرة. تحتوي الخلايا العمودية البلاستيدات النشوية *Amyloplasts* (المحتوية على حبيبات النشا) التي تقوم بالتجمع على جوانب الخلايا التي تواجه فعل الجاذبية. وعند وضع نبات مزروع في وعاء على جانبه، تندفع البلاستيدات النشوية للأسفل في الاتجاه الأقرب لمصدر الجاذبية، وتنحني الجذور في ذلك الاتجاه.

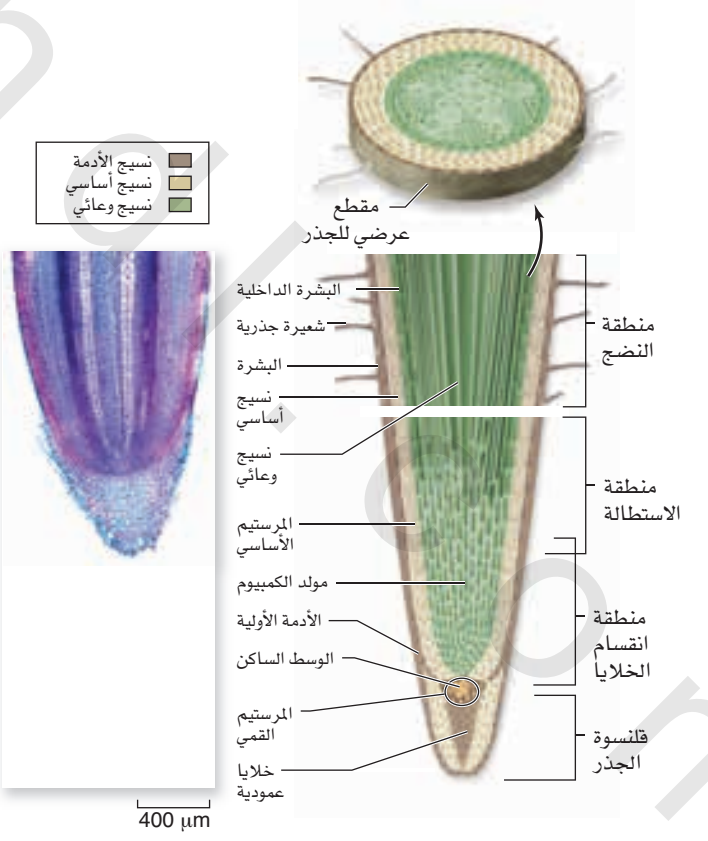
وقد استعمل الليزر لقتل خلايا عمودية منفردة في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*. لقد وجد أن خليتين فقط كافيتان للإحساس بالجاذبية! إن طبيعة الاستجابة للجاذبية غير معروفة بالضبط، إلا أن بعض الأدلة تشير إلى أن أيونات الكالسيوم في البلاستيدات النشوية تؤثر في توزيع هرمونات النمو (الأكسين في هذه الحالة) في الخلايا. وقد توجد آليات ترميز عدة، حيث لوحظ أن انحناء الجذور يتم بغياب الأكسين. والفرضية الحالية تقول: إن إشارة كهربائية تتحرك من الخلايا العمودية في اتجاه الخلايا في منطقة الاستطالة (وهي المنطقة الأقرب لمنطقة الانقسام في الخلية).

منطقة انقسام الخلية

يقع المرستيم القمي في وسط قمة الجذر في المنطقة المحمية بالقلنسوة الجذرية. يحدث معظم النشاط في **منطقة انقسام الخلية Zone of cell division** هذه تجاه أطراف المرستيم، حيث تنقسم الخلايا كل 12-36 ساعة، وغالبًا بصورة دورية، حيث تصل أعلى درجة انقسام مرة أو مرتين في اليوم.

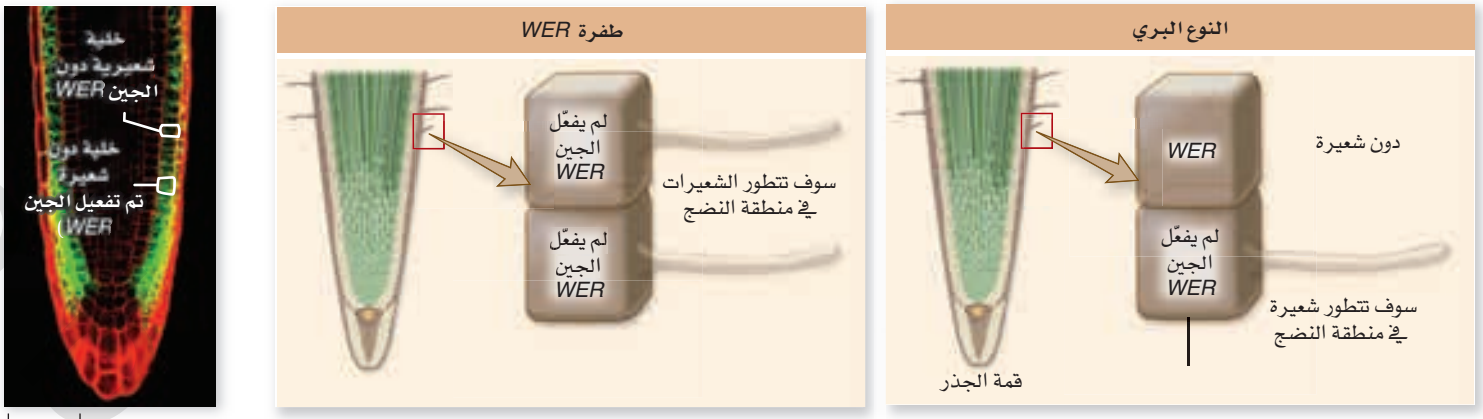
إن معظم هذه الخلايا مكعبة الشكل أساسًا، وبها فجوات صغيرة ونواة وسطية كبيرة نسبيًّا. والخلايا سريعة الانقسام هذه هي خلايا جديدة ناتجة عن المرستيم القمي. وهناك مجموعة من الخلايا في وسط مرستيم الجذر القمي، تسمى الوسط الساكن *Quiescent center*، إذ قليلًا ما تنقسم. إن وجود هذا الوسط الساكن مفهوم، إذا فكرنا في كرة صلبة تتمدد، حيث يترتب على السطح الخارجي أن يتمدد بسرعة أكبر من الوسط. تنقسم خلايا المرستيم القمي الجديدة دون تأخير، مكونة الأنسجة الأولية الثلاثة التي نوقشت سابقًا، وهي: الأدمة الأولية، والكمبيوم الأولي، والمرستيم الأساسي.

وقد تم التعرف إلى جينات في الجذور البسيطة لنبات رشاد الجدران مسؤولة عن تنظيم أنماط هذه الأجهزة النسيجية. ويبدأ تحديد أنماط هذه الخلايا في هذه المنطقة، إلا أن التعبير التشريحي والشكلي الخارجي لهذه الأنماط لا يتم الإفصاح عنه إلا عند وصول الخلايا منطقة النضج.



الشكل 36-14

تركيب الجذر. قمة الجذر في الذرة *Zea mays*.



الشكل 36 – 15

تفعيل (التعبير عن) الجين النسيجي المتخصص. أ . يتم تفعيل جين *WEREWOLF* في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* في بعض خلايا البشرة، وليس في كلها، فيمنع تكون الشعيرة الجذرية، وتكوّن طفرة *wer* مغطاة بالشعيرات الجذرية. ب. يرتبط مثير *wer* بعملية تشفير الجين المسؤول عن بروتين أخضر متوهج، ويستعمل لإنتاج نباتات عابرة جينيًّا. ويبين التوهج الأخضر خلايا البشرة غير الشعيرية، حيث يُفعّل الجين. ويبين اللون الأحمر حدود الخلايا.

فعلى سبيل المثال، نجد أن الجين *WEREWOLF (WER)* ضروري لتنميط نوعي خلايا بشرة الجذر، تلك الحاملة للشعيرات الجذرية، والأخرى الفاقدة لها (الشكل 36-15). وتحمل النباتات الحاملة للطفرة *wer* المزيد من الشعيرات الجذرية؛ لأن *WER* ضروري لمنع تكون الشعيرة الجذرية في النباتات الفاقدة لهذه الشعيرات في خلايا البشرة. وبالصورة نفسها، فإن جين *SCARECROW (SCR)* ضروري في تمايز الخلايا الأساسية (الشكل 36-16). تخضع خلية مرستيمية أساسية لانقسام غير متناظر، يؤدي لظهور أسطوانتين من الخلايا من واحدة، إذا وُجد جين *SCR*. وتصبح طبقة الخلايا الخارجية النسيج الأساسي، وتعمل على وظيفة التخزين. أما الطبقة الخلوية الداخلية فتكوّن البشرة الداخلية التي تنظم حركة الماء والمواد المذابة عبر المحور الوعائي للجذر (انظر الشكل 36-5). تكوّن الطفرة *scr* في المقابل طبقة واحدة من الخلايا، التي تحوي صفات خلايا البشرة الداخلية والخلايا الأساسية.

ويوضح *SCR* أهمية توجه انقسام الخلية. وإذا تغيّر مكان الخلية بسبب خطأ في انقسامها أو قتل خلية أخرى، فإن الخلية تتشكل اعتمادًا على موضعها الجديد.

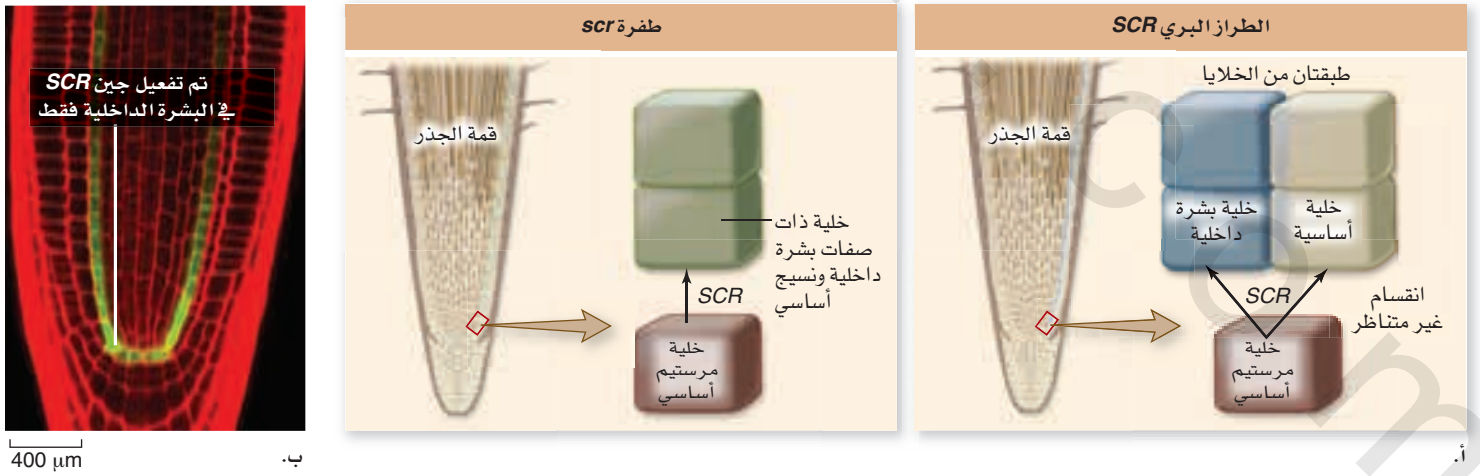
ويتحدد مصير معظم الخلايا النباتية من خلال مكانها نسبة إلى الخلايا الأخرى.

منطقة الاستطالة *Zone of elongation*

تستطيل الجذور في منطقة الاستطالة؛ لأن طول الخلايا الناتجة عن المرستيم الأولي يصبح أكبر مرات عدة من عرضها، ويزداد عرضها قليلًا كذلك. وتتحد الفجوات الصغيرة، وتنمو لتشكل 90% أو أكثر من حجم كل خلية. ولا تحدث بعدها أي زيادة في حجم الخلايا فوق منطقة الاستطالة. وتبقى الأجزاء المكتملة الناضجة ساكنة طوال حياة النبات باستثناء زيادة في القطر.

منطقة النضج *Zone of maturation*

تتمايز الخلايا التي تمت استطالتها في منطقة الاستطالة، لتصبح أنواع خلايا متخصصة في منطقة النضج (الشكل 36-14). وتنضج خلايا أسطوانة سطح الجذر لتعطي خلايا البشرة، التي تحتوي على كيوتيكل رقيق جدًا، وتشمل خلايا شعيرات جذرية وأخرى دون شعيرات. ومع أن الشعيرات الجذرية غير مرئية حتى



الشكل 36–16

ينظّم جين SCARECROW انقسام الخلية غير المتناظر. أ. هناك حاجة لجين *SCR* لإتمام الانقسام الخلوي غير المتناظر المؤدي لتمايز الخلايا الجديدة، إلى خلايا بشرة داخلية وخلايا أساسية. ب. تم إلحاق محفز الجين *SCR* لجين مسؤول عن بروتين أخضر متوهج. فُعِّلَ الجين *SCR* فقط في خلايا البشرة الداخلية، وليس في الخلايا الأساسية.

هذه المرحلة من التكون، فإن مصيرها قد تحدد من قبل كما رأيت في أنماط تفعيل *WER* (انظر الشكل 36-15).

ويمكن أن تغطي الشعيرات الجذرية أكثر من 37,000 سم مربع من سطح الجذر، وتصل بلايين عدة للنبات الواحد. وهي تؤدي لزيادة كبيرة في المساحة السطحية للجذر، ما يؤدي لزيادة القدرة الامتصاصية له. وتدخل البكتيريا المثبتة للنيتروجين الجوي إلى النبات من خلال الشعيرات الجذرية، محولة النيتروجين لنوع قابل للاستعمال من قبل البقوليات. وعند دخول هذه البكتيريا للنبات، فإنها توجهه لبناء عقد حولها لتثبيت النيتروجين (انظر الفصل الـ 39).

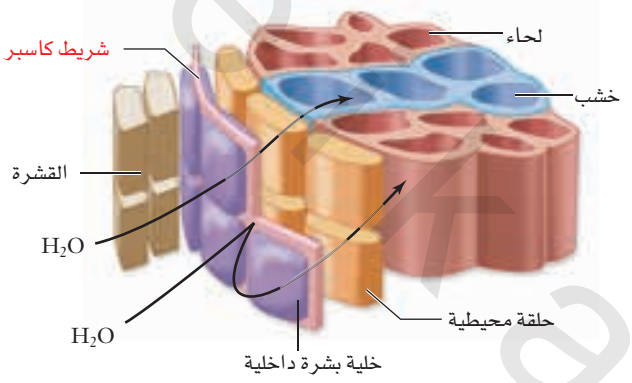
تُنتج الخلايا البرنشيمية عن طريق المرستيم الأساسي الواقع مباشرة في داخل البشرة. يسمى هذا النسيج **القشرة Cortex**، ويمكن أن يكون عرضه طبقات عدة من الخلايا التي تعمل على تخزين الغذاء. وكما تم وصفه، فإن الحد الداخلي للقشرة يتمايز مكونًا أسطوانة من طبقة واحدة من **البشرة الداخلية Endodermis**، بعد عملية انقسام غير متناظرة، تم تنظيمها عن طريق جين *SCR* (الشكل 36-16 والشكل 36 – 17).

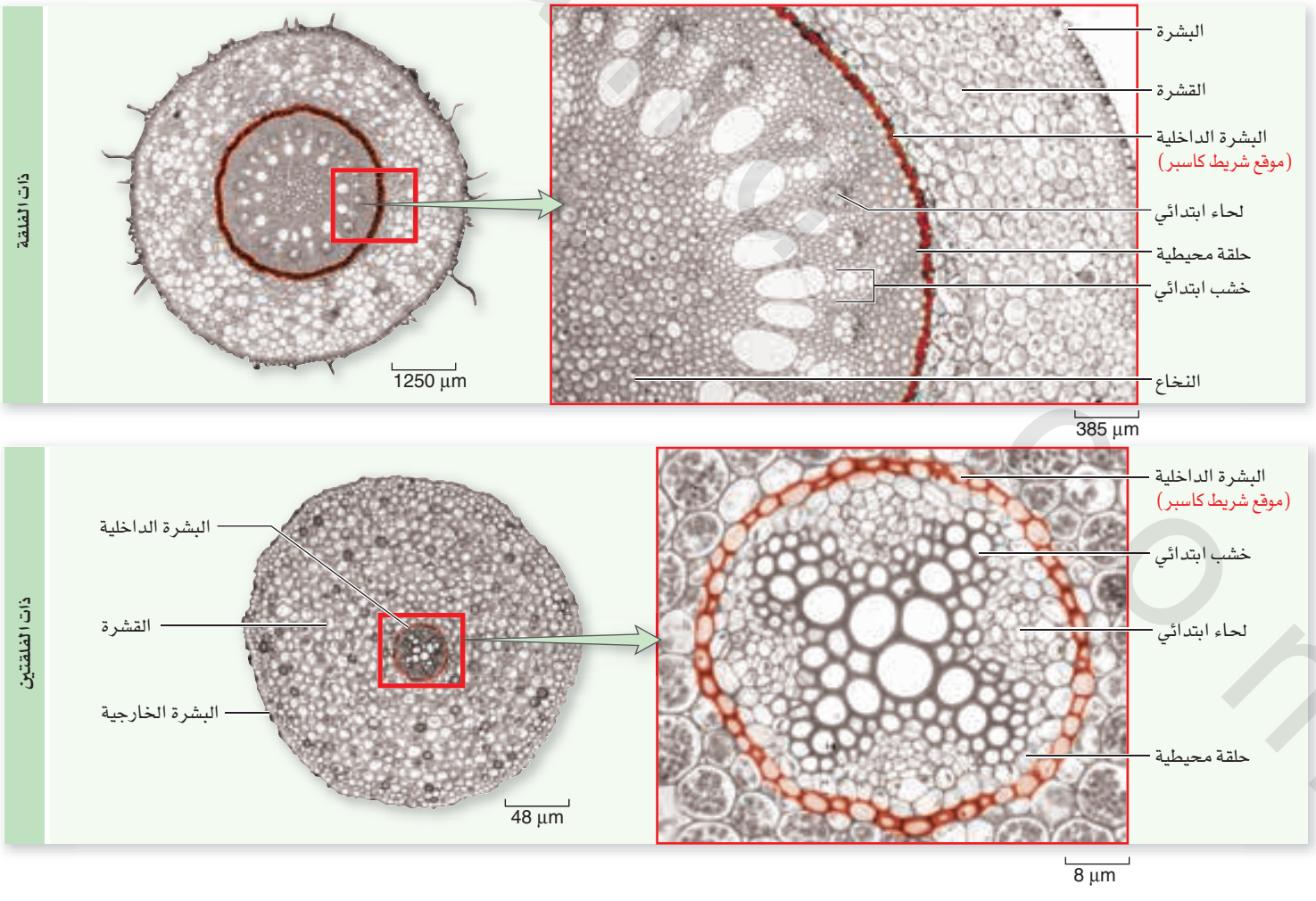
ويتم ترصيع (تشبيع) الجدر الأولية للبشرة بمادة سوبرين *Suberin*، وهي مادة دهنية غير نفاذة للماء. ويتم إنتاج هذا السوبرين على شكل حلقات، تسمى **شريط كاسبر Casparian strip**، الذي يحيط كل جدار خلية بشرة مجاورة بشكل عمودي على سطح الجذر (انظر الشكل 36-17). وتمنع هذه الخطوط عملية النقل بين الخلايا، ويكون السطحان الموازيان لسطح الجذر الطريقَ الوحيد نحو النسيج الوعائي للجذر، حيث يسيطر الغشاء الخلوي على كل ما يمر خلاله.

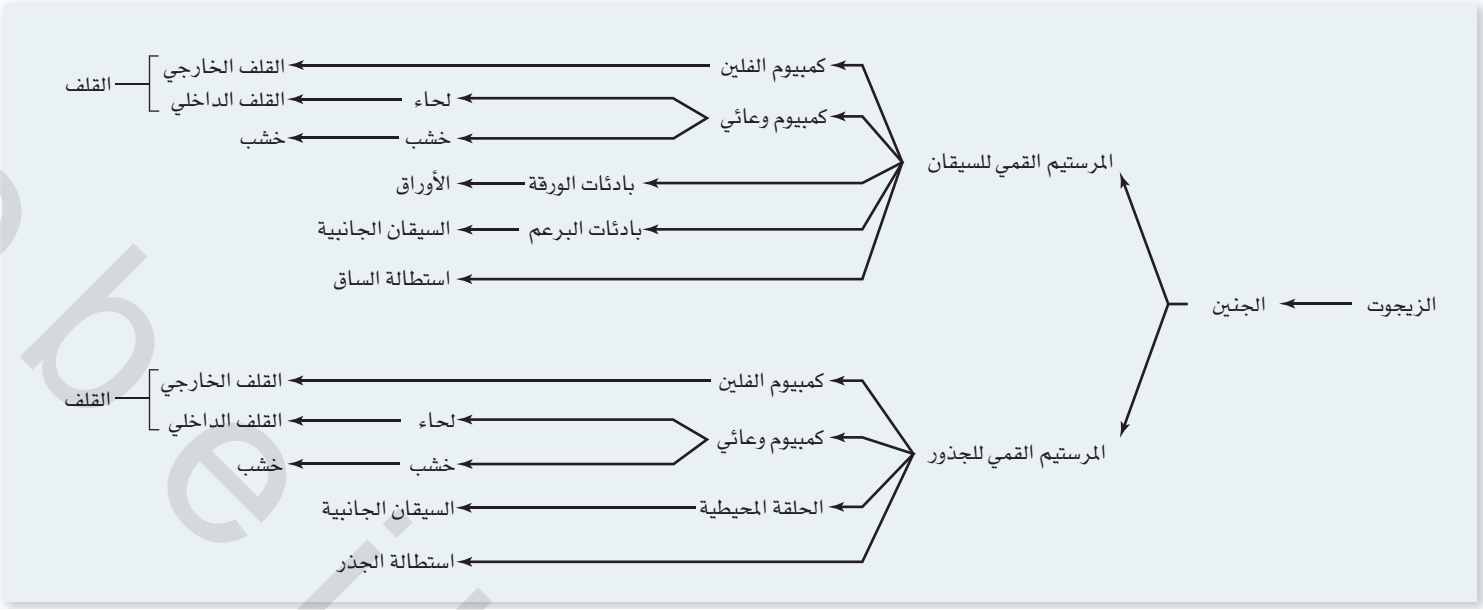
ويُشار إلى كل الأنسجة الموجودة داخل البشرة الداخلية عمومًا **بالأسطوانة Stele**. نجد بجانب البشرة الداخلية مباشرة، وإلى الداخل منها أسطوانة من الخلايا

الشكل 36-17

مقطع عرضي في منطقة النضج في الجذر. تحوي ذوات الفلقة وذوات الفلقتين أشرطة كاسبر، كما هو مبين في المقطع العرضي لنبات البرياز الأخضر (العليق) *Smilax* وحيد الفلقة ونبات الحوذان *Ranunculus* ثنائي الفلقة. شريط كاسبر هو حلقة مقاومة للماء، تجبر الماء والمعادن على العبور عبر الأغشية البلازمية، وليس عبر الفراغات في الجدر الخلوية.







الشكل 36 – 18

مراحل التمايز في الأنسجة النباتية

البرنشيمية التي تعرف **بالحلقة المحيطية** (البريسيكل) **Pericycle**. وتنقسم خلايا الحلقة المحيطية حتى بعد نضجها، ويمكنها أن تعطي جذورًا جانبية، وفي ذوات الفلقتين، المرستيمين الجانبيين، أي الكمبيوم الوعائي وكمبيوم الفلين.

تتمايز الخلايا الناقلة للماء في الخشب الأولي، لتكون محورًا صلبًا في وسط جذور ذوات الفلقتين الصغيرة. وفي مقطع عرضي لجذر ذوات الفلقتين الحقيقية، يشكل المحور الوسطي للخشب الابتدائي غالبًا شكلًا نجميًّا، وله ما بين ذراعين إلى أذرع عدة شعاعية، تشير في اتجاه الحلقة المحيطية (انظر الشكل 36-17). وأمّا في جذور ذوات الفلقة الواحدة، وبعض ثنائية الفلقة، فتلاحظ الخشب الابتدائي في حزم وعائية محددة، تترتب على شكل حلقة تحيط بالخلايا البرنشيمية التي تسمى النخاع *Pith* في وسط الجذر تمامًا (انظر الشكل 36 – 17). ويتكون اللحاء الابتدائي من خلايا منشغلة في نقل الغذاء، وتتمايز في مجموعات من الخلايا مجاورة للخشب في جذور ذوات الفلقة وذوات الفلقتين.

وفي ذوات الفلقتين الحقيقية، ونباتات أخرى ذات نمو ثانوي، يصبح جزء من الحلقة المحيطية والخلايا البرنشيمية بين اللحاء والخشب الكمبيوم الوعائي للجذر الذي يبدأ إنتاج الخشب الثانوي إلى الداخل واللحاء الثانوي إلى الخارج. وفي النهاية، نجد أن الأنسجة الثانوية تتخذ شكل أسطوانات متحدة المركز، ويتحطم اللحاء الابتدائي والقشرة والبشرة، ويتم التخلص منها بإضافة الأنسجة الثانوية الجديدة.

وفي الحلقة المحيطية في النباتات الخشبية، يسهم كمبيوم الفلين في تكوين القلف الخارجي، حيث سيتم بحث ذلك بالتفصيل عند النظر إلى السيقان. وفي حالة النمو الثانوي في ذوات الفلقتين الحقيقية، فإن كل شيء خارج الأسطوانة يتم فقده، والاستعاضة عنه بالقلف. ويلخص (الشكل 36-18) عملية التمايز التي تحدث في نسيج نباتي.

الشكل 36–19

خمسة أنواع من الجذور المتحورة. أ. الجذور الإسنادية للذرة التي تنشأ من الساق، وتحفظ النبات قائمًا. **ب.** ترتبط السحلبيات الهوائية بالأشجار بعيدًا عن التربة الاستوائية. وجذورها متكيفة للحصول على الماء من الهواء، وليس من التربة. **جـ.** الحوامل التنفسية هي نموات خارجية إسفنجية تنمو من الجذر السفلي. **د.** جذر خازن للماء يزن أكثر من 25 كجم. **هـ.** الجذور الدعامية لشجرة التين الاستوائي.

أ.

ب.

obeikandl.com

تقوم الجذور المتحورة بوظائف متخصصة

تُنتج معظم النباتات إما مجموعًا جذريًّا رئيسًا يتميز بجذر كبير منفرد مع جذور فرعية صغيرة، أو مجموعًا جذريًّا ليفيًّا مكونًا من كثير من الجذور الصغيرة ذات الأقطار المتشابهة. ومع ذلك، فإن بعض النباتات تحمل جذورًا متحورة لأداء وظائف متخصصة، إضافة إلى تلك الوظيفة المتعلقة بعملية التثبيت والامتصاص.

ولا تتكون كل الجذور من جذور موجودة أصلًا. فكل جذر يظهر على طول الساق أو في مكان غير مكان جذر النبات، يطلق عليه **الجذر العرضي Adventitious**. فعلى سبيل المثال، نجد النباتات المتسلقة، مثل اللبلاب، تنتج جذورًا من سيقانها، ما يمكنها من تثبيت السيقان على الجذوع أو الجدران. ويعتمد تكوين الجذور العرضية في نبات اللبلاب على المرحلة التطورية للسيقان، فعند دخول السيقان مرحلة النضج التطوري، لا تعود قادرة على إنشاء هذه الجذور، وسنبحث فيما يأتي وظائف الجذور المتحورة.

الجذور الإسنادية Prop Roots تنتج بعض وحيدة الفلقة مثل الذرة جذورًا عرضية من الأجزاء السفلى في الساق، وهذه الجذور الدعامية تنمو في اتجاه التربة، وتساعد النبات على مقاومة الرياح (الشكل 36-19أ).

الجذور الهوائية Arial Roots السحلبيات الهوائية التي تتعلق على أغصان الأشجار، وتنمو غير متصلة مع التربة (إلا أنها غير طفيلية)، لها جذور تمتد في الهواء (الشكل 36-19ب)، وتحمل بعض هذه الجذور الهوائية بشرة سميكة مكونة من طبقات عدة من الخلايا، وهذا تكيف لتقليل فقدان الماء. ويمكن لهذه الجذور أن تكون خضراء وقادرة على القيام بعملية البناء الضوئي، كما هي الحال في نبات الفانيلا *Vanilla planifolia*.

الجذور التنفسية Pneumatophores يمكن لبعض النباتات التي تنمو في المستنقعات والأماكن الرطبة الأخرى أن تنتج من جذورها المغمورة تحت الماء نموات إسفنجية خارجية تسمى الحوامل التنفسية *Pneumatophores*. وتمتد هذه الأجسام عادة سنتمترات عدة فوق سطح الماء، ما يساعد على توفير الأكسجين للجذور تحتها (الشكل 36-19جـ).

الجذور الانقباضية Contractile Roots إن الجذور في أبصال الزنابق، وفي كثير من النباتات الأخرى مثل الهندباء تنقبض من خلال اتخاذ شكل الحلزون؛ لشد النبات لعمق أكثر في التربة كل عام إلى أن تصل إلى منطقة ذات حرارة ثابتة. ويمكن للجذور الانقباض بما يعادل طولها الأصلي من خلال تحلزنها كبرغي، نتيجة لزيادة سمك الخلايا وانقباضها.

الجذور المتطفلة Parasitic Roots تنتج سيقان بعض النباتات المفتقرة للكلوروفيل، كما في نبات الهالوك *Cusscuta* spp جذورًا تشبه الأوتاد، تسمى الماصات *Haustoria*، وتخترق النبات العائل الذي تلتف حوله. وتقيم الماصات اتصالًا بالأنسجة الناقلة للعائل، وتتطفل عليه فعليًّا.

الجذور الخازنة للغذاء Food Storage Roots يُنتج الخشب في الجذور المتفرعة للبطاطا الحلوة والنباتات المشابهة، وعلى فترات، كثيرًا من الخلايا البرنشيمية الإضافية التي تخزن كميات كبيرة من النشويات. وتحوي نباتات مثل: الجزر، والبنجر، والفجل، والقرع، والجزر الأبيض تشكيلات من السيقان والجذور التي تقوم بوظيفة خزن الغذاء أيضًا. وتبين قطاعات عرضية في هذه الجذور تعدد حلقات النمو الثانوي.

جذور خزن الماء Water Storage Roots يقوم بعض أفراد العائلة القرعية (القثائية)، خصوصًا تلك التي تنمو في المناطق الجافة بإنتاج جذور لخزن الماء، يصل وزنها إلى 50 كجم أو أكثر (الشكل 36-19د).

الجذور الدعامية Buttress Roots يلاحظ في بعض أنواع التين والنباتات الاستوائية الأخرى إنتاج جذور دعامية ضخمة عند قاعدة الجذع، وتوفر هذه درجة عالية من الثبات (الشكل 36-19هـ).

يتكون النظام الجذري من المرستيم القمي المحمي بقلنسوة الجذر، وتقوم الجذور الجانبية والشعيرات الجذرية بزيادة كمية الماء والمعادن التي يمكن نقلها عبر الأنسجة الوعائية لبقية أجزاء النبات. وتحسّن الجذور المتحورة واحدة أو أكثر من الصفات الرئيسة للنظام الجذري.

جـ.

د.

هـ.

Open Knowledge

4-36 السيقان: دعامات للأعضاء فوق سطح الأرض

تتشكل التراكيب الداعمة للنظام الخضري في النباتات الوعائية من كتلة السيقان الممتدة من النظام الجذري تحت سطح التربة إلى الهواء، حيث تصل أحيانًا إلى ارتفاعات كبيرة. ومعروف أن السيقان الصلبة القادرة على الارتفاع عكس الجاذبية تشكل تكيفًا قديمًا مكّن هذه النباتات من الانتقال إلى الأنظمة البيئية اليابسة.

تحمل السيقان الأوراق والأزهار وتدعم وزن النبات

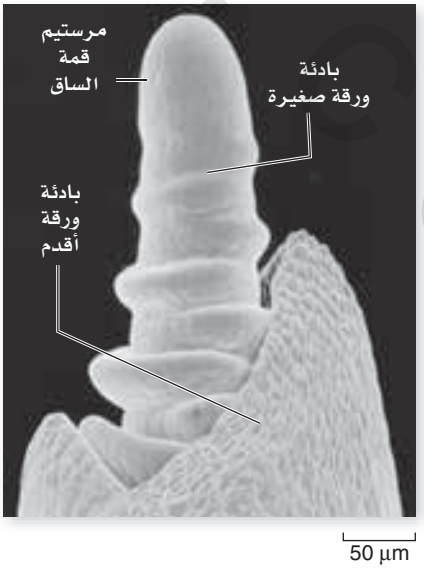
كما هي الحال في الجذور، تحوي السيقان ثلاثة أنواع من الأنسجة النباتية. وتخضع السيقان أيضًا للنمو الناتج عن انقسام الخلايا في المرستيم الجانبي والقمي. ويمكن النظر للساق، على أنه المحور الذي تنمو منه السيقان أو الأعضاء الأخرى. وتكون المرستيمات القمية للساق قادرة على إنتاج هذه السيقان والأعضاء الجديدة.

التركيب الخارجي للساق

ينشئ المرستيم القمي الخضري أنسجة الساق، وينتج بصورة مستمرة انتفاخات (البادئات) قادرة على التشكل لتعطي الأوراق وسيقانًا أخرى أو حتى زهورًا (الشكل 36-2). ويمكن أن تترتب الأوراق على شكل حلزون حول المحور، أو أن تتكون في أزواج متقابلة، أو متبادلة مع بعضها، وقد توجد على شكل دوائر من ثلاث أو أكثر (الشكل 36-21). الترتيب الحلزوني هو الأكثر شيوعًا، فلأسباب غير مفهومة، يميل تسلسل الأوراق إلى التموضع على زوايا 137.5 فيما بينها.

وهذه الزاوية ترتبط بالوسيط الذهبي، وهي نسبة رياضية موجودة في الطبيعة. فهي زاوية التفاف الأصداف في بعض الرخويات. وقد تم استعمال الوسيط الذهبي هذا في فن العمارة التقليدي اليوناني (كما هي الحال في أبعاد جدران هيكل الآلهة في اليونان)، وكذلك في الفن الحديث (على سبيل المثال في لوحات موندريان). في النباتات، يمكن أن يوفر هذا النمط لترتيب الأوراق، المسمى **تصنيف ترتيب الأوراق Phyllotaxy**، الوضع الأمثل لتعرض الأوراق لضوء الشمس.

إن منطقة ارتباط الورقة بالساق تسمى **العقدة Node** ومنطقة الجذر بين عقدتين تسمى **السلامية Internode**. وعادة ما يكون للورقة نصل منبسط، وأحيانًا عنق، والزاوية بين العنق أو النصل والساق تسمى **الإبط Axil**. وينتج



الشكل 36-20

قمة الساق. صورة بالمجهر الإلكتروني الماسح للمرستيم القمي للقمح *Triticum*.

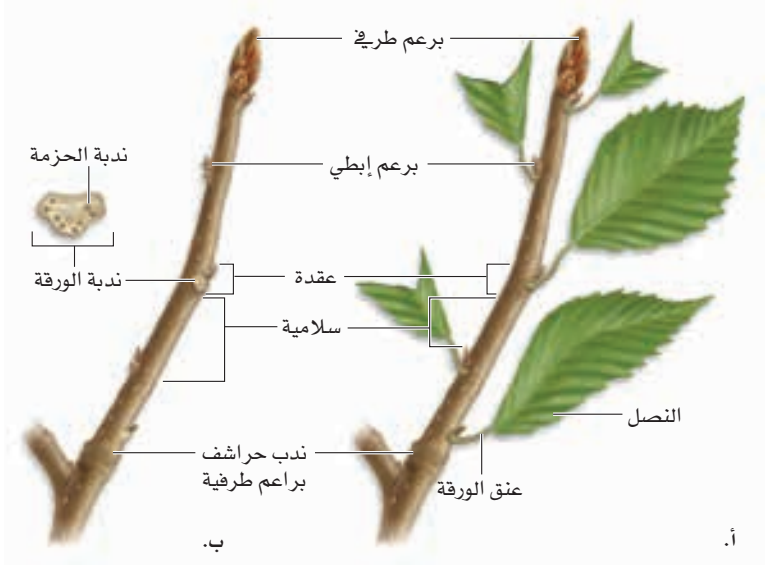
الشكل 36-21

أنواع ترتيب الأوراق. الأنواع العامة الثلاث لترتيب الأوراق، هي المتبادلة والمتقابلة والحلقية.

كل إبط **برعمًا إبطيًا Axillary Bud**. وهذا البرعم هو نتاج المرستيم القمي الخضري الابتدائي، وهو نفسه مرستيم قمي خضري. وغالبًا ما تتشكل البراعم الإبطية لتكوّن أغصانًا تحمل الأوراق أو قد تكوّن الزهور.

لا تنتج سيقان ذوات الفلقة الواحدة ولا ذوات الفلقتين العشبية الكمبيوم الفليني. فالساق في هذه النباتات عادة ما تكون خضراء وقادرة على البناء الضوئي، على الأقل في الخلايا الخارجية للقشرة المحتوية على البلاستيدات الخضراء. وفي العادة، فإن السيقان العشبية تحوي الثغور، ومن المحتمل أن تحوي كثيرًا من أنواع الشعيرات.

ويمكن للسيقان الخشبية الاستمرار عددًا من السنين، وتطور علامات مميزة، إضافة إلى الأعضاء الأصلية المتكونة (الشكل 36-22). وعادة ما تسبب البراعم الجانبية استطالة النظام الخضري خلال موسم النمو. إن بعض البراعم مثل تلك التي



الشكل 36 - 22

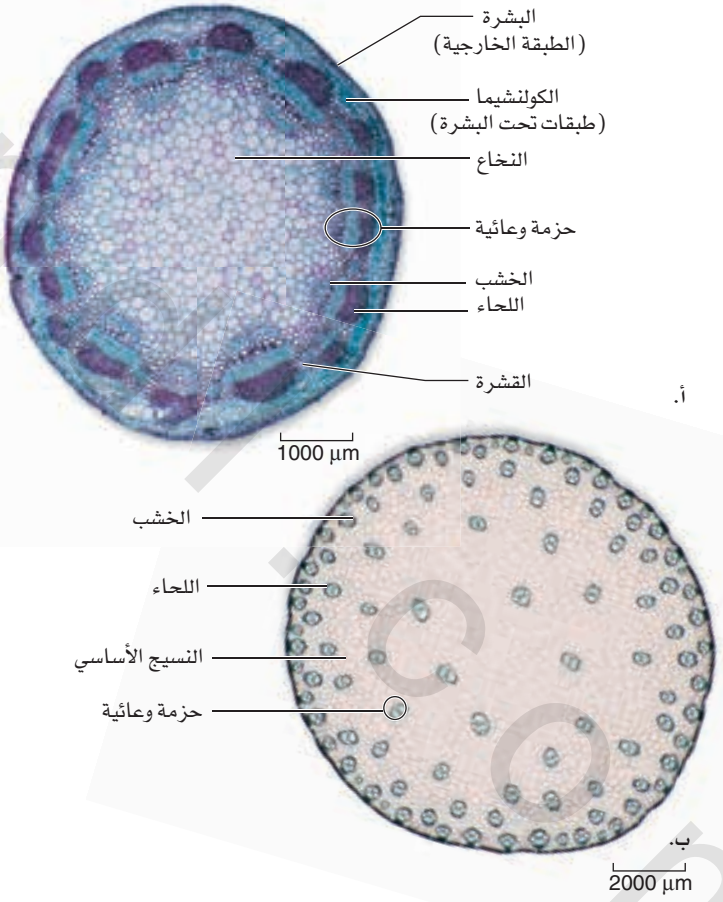
غصن نبات خشبي. أ. في الصيف. ب. في الشتاء.

في الجيرانيوم (إبرة الراعي) غير محمية، إلا أن معظم براعم النباتات الخشبية (غير العشبية) محمية بحراشف البرعم الشتوي التي تسقط تاركة ندبًا صغيرة لحراشف البراعم في أثناء تمدد البراعم وقت النمو.

تحمل بعض الأغصان الصغيرة ندبًا صغيرة ذات أصول مختلفة. يتطور زوج من الزوائد الشبيهة بالفراشة، والمسماة الأذينات *Stipules*، عند قاعدة بعض الأوراق. ويمكن لهذه الأذينات أن تسقط تاركة ندب الأذينات. وعند تساقط أوراق النبات في الخريف، فإنها تترك ندبًا ورقية مع ندب حزم صغيرة، مشيرة إلى مكان الارتباط الوعائي. ويمكن الاعتماد على الشكل، والحجم، وبعض الصفات الأخرى لندب الأوراق للتعرف إلى أنواع النباتات متساقطة الأوراق عند تعريتها (انظر الشكل 36-22).

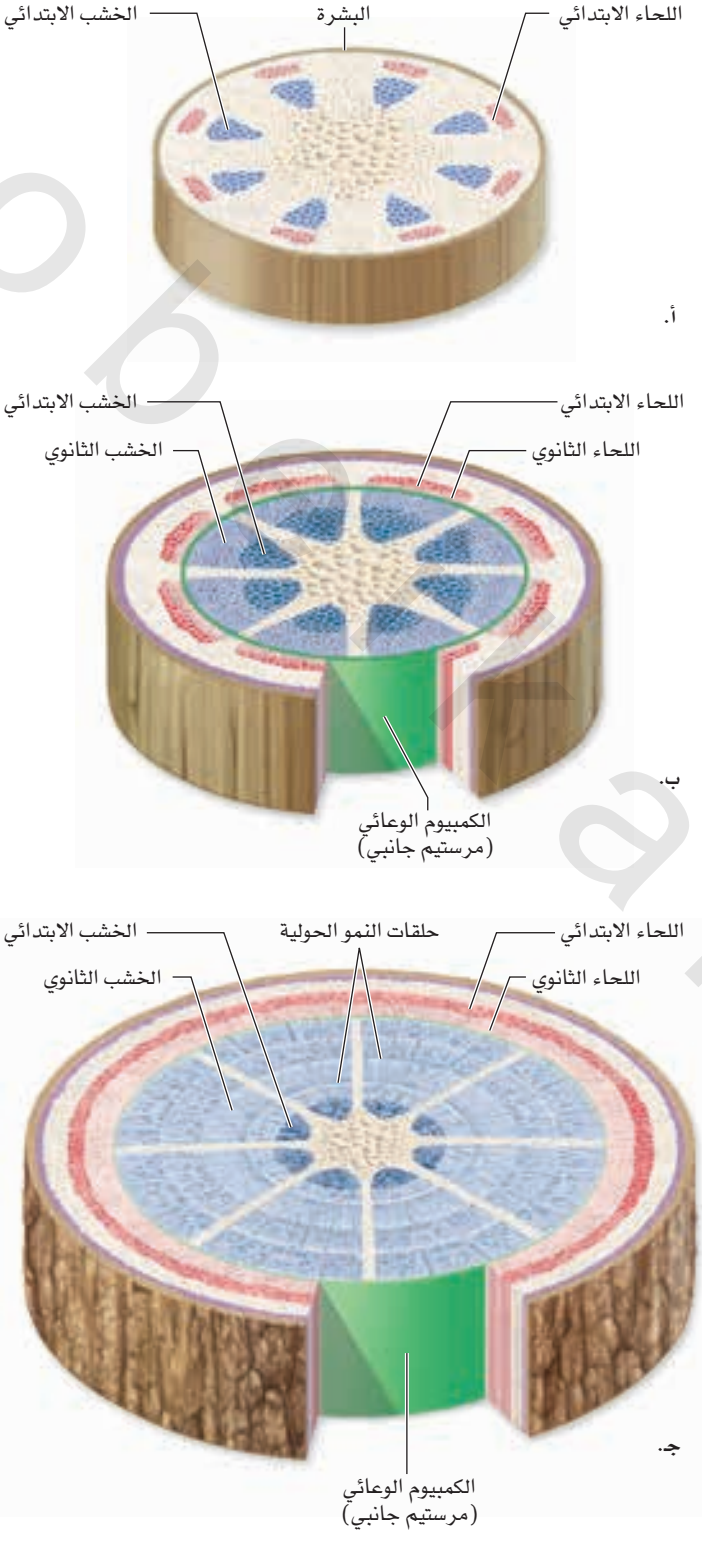
التركيب الداخلي للساق

الصفة الرئيسة المميزة لساق ذوات الفلقة وذوات الفلقتين الحقيقية هي ترتيب نظام النسيج الوعائي (الشكل 36-23). معظم الحزم الوعائية في ذوات الفلقة متناثرة عبر النظام النسيجي الأساسي، في حين أن النسيج الوعائي في ذوات الفلقتين الحقيقية يكون مرتبًا في حلقة ذات نسيج أساسي داخلي (النخاع)، ونسيج أساسي خارجي (القشرة). ويرتبط ترتيب النسيج الوعائي مباشرة بقدرة الساق على النمو الثانوي. ففي ذوات الفلقتين الحقيقية، يتكون الكمبيوم الوعائي بين الخشب الابتدائي واللحاء الابتدائي (الشكل 36-24).



الشكل 36 – 23

السيقان. مقطع عرضي لساقٍ صغيرة في (أ) ثنائي الفلقة حقيقي، نبات دوار الشمس المعروف *Helianthus annus*، حيث تترتب الحزم الوعائية حول الجزء الخارجي من الساق. ب. وحيد الفلقة *Zea mays*، الذرة، حيث تتبعثر الحزم الوعائية.

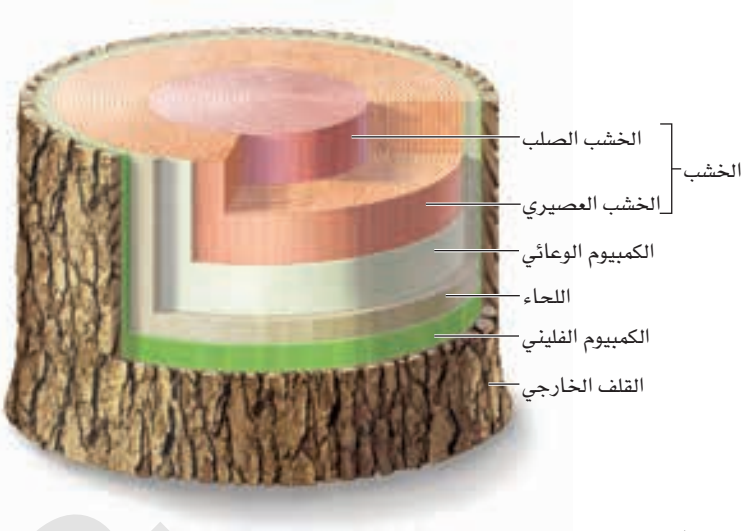


الشكل 36 – 24

النمو الثانوي. أ. يستمر النسيج الابتدائي في الاستطالة في ذوات الفلقتين، قبل بدء النمو الثانوي، لينتج المرستيم القمي نموًّا ابتدائيًّا. ب. عند ابتداء النمو الثانوي، ينتج الكمبيوم الوعائي أنسجة ثانوية، ويزداد قطر الساق. ج. في هذه الساق ذات الأربع سنوات عمرًا، تستمر الأنسجة الثانوية في النمو العرضي، ويزداد الجذع سمكًا وتخشبًا. لاحظ أن الكمبيوم الوعائي يكون أسطوانة، تمتد محوريًّا (أعلى وأسفل) في الجذور والسيقان التي تحويها.

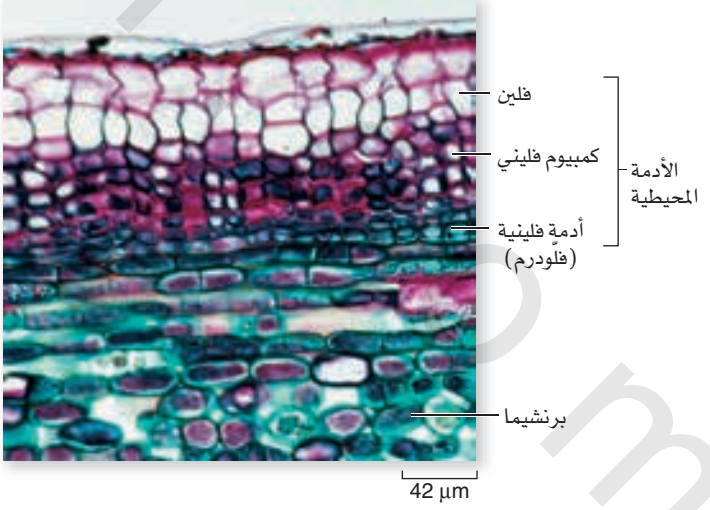
في الكثير من الحالات تشبه هذه لعبة وصل النقاط، حيث إن الكمبيوم الوعائي يربط حلقة الحزم الوعائية الابتدائية. ليس هناك طريقة منطقية لربط النسيج الوعائي الابتدائي لذوات الفلقة بصورة تسمح بزيادة موحدة في نموها المحيطي. وبافتقار ذوات الفلقة للكمبيوم الوعائي، فلا يتم بها نمو ثانوي.

وتدلل الحلقات في جذع الشجرة على أنماط النمو الحولي في الكمبيوم الوعائي؛ حيث يتغير حجم الخلايا اعتمادًا على ظروف النمو (الشكل 36-25). تتكون الخلايا الكبيرة تحت ظروف نمو جيدة مناسبة، كما في أشهر الصيف في المناطق المعتدلة. وتشير الحلقات ذات الخلايا الصغيرة للفصول ذات النمو المحدود. وفي ذوات الفلقتين الخشبية ومغطاة البذور، يظهر كمبيوم ثانٍ، وهو كمبيوم الفلين في القشرة الخارجية (أحيانًا في البشرة أو اللحاء)؛ وينتج خلايا فلينية صندوقية للخارج، ويمكنها إنتاج خلايا الفلّودرم التي تشبه الخلايا البرنشيمية نحو الداخل (الشكل 36-26).



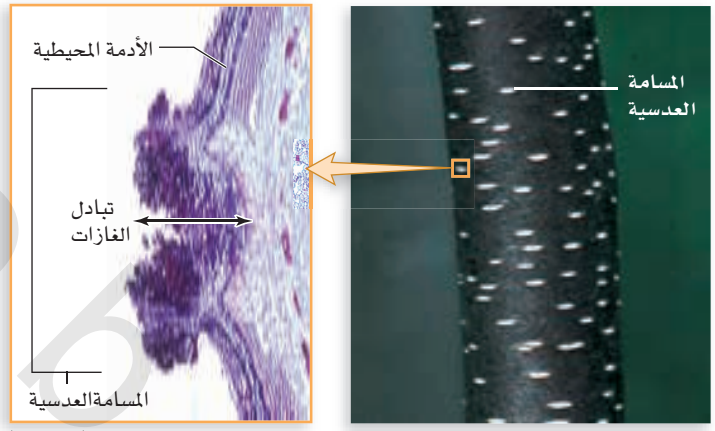
الشكل 36 – 25

ساق شجرة. يكوّن الكمبيوم الوعائي حلقات من الخشب (الخشب العصيري، والخشب الصلب غير الناقل) واللحاء، في حين ينتج كمبيوم الفلين الفلين.



الشكل 36 – 26

مقطع من الأدمة المحيطية. مرحلة مبكرة في تطور الأدمة المحيطية في الحور القطني *Populus* sp.



الشكل 36 – 27

المسامات العدسية أ. المسامات العدسية، وهي المناطق المتعددة الصغيرة الباهتة اللون والمرتفعة، مبينة هنا على قلف شجرة الكرز *Prunus cerasifera*، وهي تسمح بتبادل الغاز بين الجو المحيط، والنسيج الحي مباشرة تحت القلف في النباتات الخشبية. ب. مقطع عرضي في العديسة في ساق نبات البيلسان *Sambucus canadensis*.

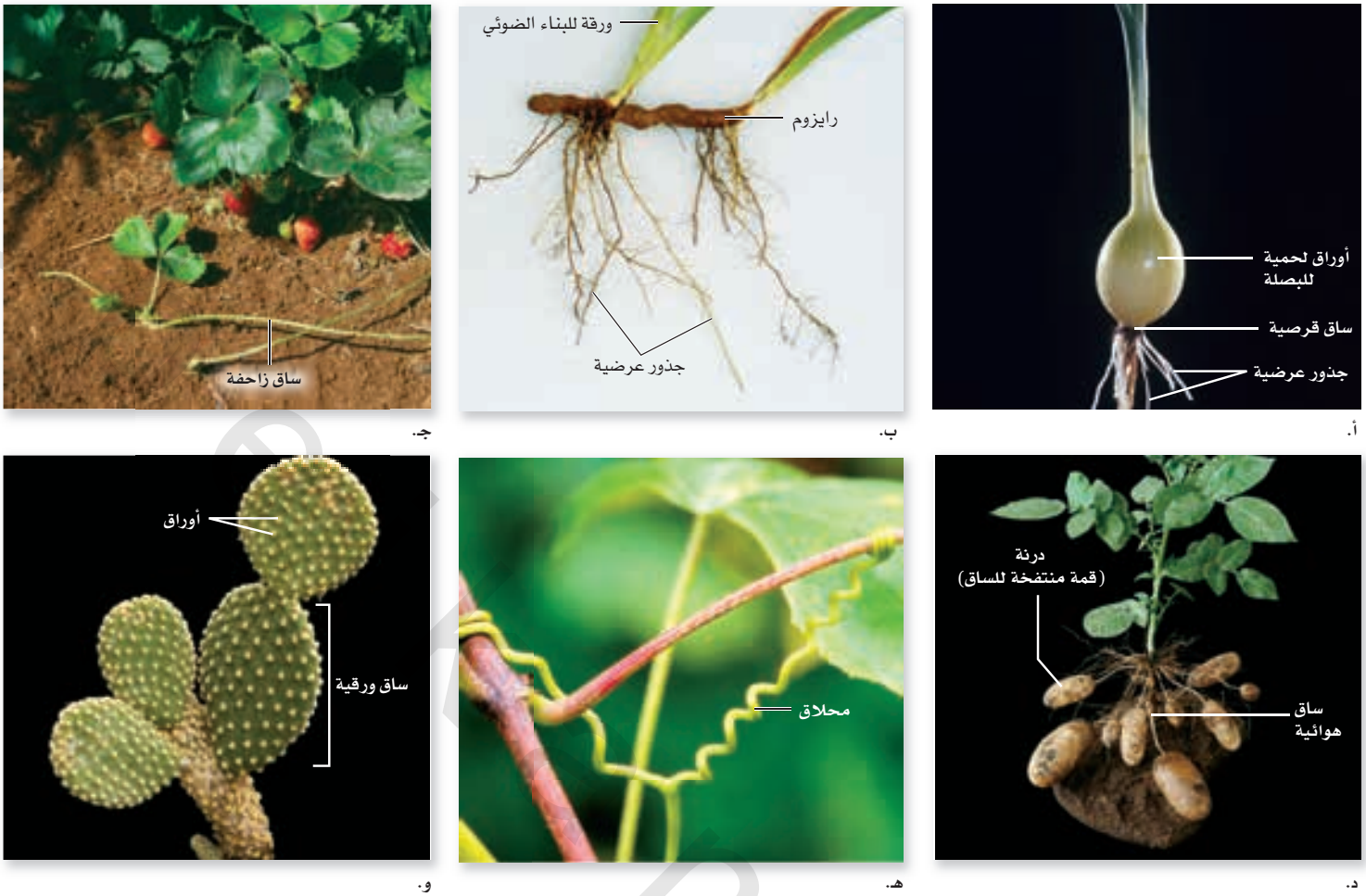
ويشار بشكل عام لكل من الكمبيوم الفليني، والفلين، والأدمة الفلينية بالأدمة المحيطية *Periderm* (انظر الشكل 36-26). ويشكل النسيج الفليني، الذي ترصعت خلاياه بمادة طاردة للماء وهي السوبرين، القلف الخارجي *Outer bark*. ونسيج الفلين يمنع الماء والغذاء عن البشرة، حيث تموت وتنفصل. في السيقان الصغيرة، يتم تبادل الغازات بين أنسجة الساق والهواء خلال الثغور إلا أنه مع إنتاج كمبيوم الفلين، فإنه ينتج أيضًا كميات من الخلايا التي تفتقر للسوبرين تحت الثغور. تسمح هذه الخلايا المفتقرة للسوبرين باستمرار تبادل الغازات، ويطلق عليها المسامات العدسية *Lenticels* (الشكل 36-27).

تقوم السيقان المتحورة بالتكاثر الخضري، وتخزين المواد الغذائية

مع أن معظم السيقان تنمو قائمة، إلا أن بعضها يتحور لخدمة أغراض خاصة، تشمل التكاثر الخضري الطبيعي. وفي الحقيقة، فإن الانتشار الواسع لعمليات التكثير التجاري والخاص للنباتات، غالبًا ما يتضمن قطع سيقان متحورة إلى قطع صغيرة، حيث تتم بعدها زراعتها لتنتج نباتات جديدة. وعندما تصبح السيقان المتحورة اللاحقة مألوفة لديك، فعليك أن تتذكر أن السيقان عليها أوراق عند العقد مع سلاميات بينها، وبراعم على إبط الأوراق، في حين أن الجذور ليس لها أوراق أو براعم إبطية.

الأبصال Bulbs للأبصال والزنابق سيقان منتفخة تحت الأرض، وهي في الحقيقة براعم كبيرة ذات جذور عرضيّة في قواعدها (شكل36-28أ). ويتكون معظم البصلة من أوراق لحمية مرتبطة بساق صغيرة. وفي نبات البصل، تكون الأوراق اللحمية محاطة بأوراق حرشفية رقيقة، وتشكل قواعد للأوراق الطويلة الخضراء فوق سطح التربة.

الكورمات (السيقان الكعبية) Corms تُنتج نباتات مثل الزعفران، والجلاديولا، ونباتات الحديقة العشبية الأخرى الكورمات التي تشبه الأبصال. عند قطع الكورمة هذه إلى نصفين، فإنها لا تحمل أوراقًا لحمية، وبدلًا من ذلك، فإن غالبية الكورمات تتكون من الساق مع القليل من الأوراق البنية غير الفاعلة، على الخارج، وتحتها بعض الجذور العرضية.



الشكل 36-28

أنواع السيقان المتحورة.

الرايزومات Rhizomes تنتج النباتات المعمرة، والخنشارية، والسوسن الملتحي، وكثير من النباتات الأخرى الرايزومات، التي هي سيقان أفقية تنمو تحت الأرض، وغالبًا قريبة من السطح (الشكل 36 - 28ب). ولكل عقدة ورقة حرشفية صغيرة جدًا مع برعم إبطي؛ وهناك أوراق أكبر قادرة على البناء الضوئي يمكن إنتاجها عند قمة الرايزوم. تنتج الجذور العرضية على طول هذه الساق العرضية، وبصورة رئيسة على السطح السفلي.

السيقان الزاحفة والهوائية Runners and Stolons تنتج نباتات الفراولة سيقانًا أفقية، ذات سلاميات طويلة، التي لا تشبه الرايزومات في أنها تنمو على سطح الأرض، وليس تحتها. ويمكن لزاحفات عدة أن تتوزع خارجة من نبات واحد (الشكل 36-28جـ). ويستعمل بعض علماء الحياة كلمة الساق الهوائية Stolon ملازمة للزاحفات Runner، وبعضها الآخر يستخدم السيقان الهوائية لوصف سيقان ذات سلاميات طويلة (لكن دون جذور) تنمو تحت الأرض، كما في البطاطا *Solanum sp.*، مع أن البطاطا نفسها نوع آخر من السيقان المتحورة، وهي الدرنات.

الدرنات Tubers يمكن أن تتجمع النشويات في نبات البطاطا في قمم الرايزومات التي تنتفخ مكونة الدرنات، وتموت الرايزومات بعد نضج الدرنات (الشكل 36-28د). وعيون البطاطا هي براعم إبطية، تتكون في إبط الأوراق الحرشفية. وأمّا الأوراق الحرشفية الموجودة عند بدء تكون البطاطا فتسقط في الحال، تاركة ندبًا ورقية مجاورة لكل عين بطاطا ناضجة.

المحاليق (اللوالب) Tendrils تنتج كثير من النباتات المتسلقة مثل العنب واللبلاب الإنجليزي سيقانًا تعرف بالمحاليق، تلتف على الدعامات، وتساعد على التسلق (الشكل 36-28هـ). وإن بعض المحاليق الأخرى مثل تلك التي في البازيلاء والقرع، هي في الحقيقة أوراق أو وريقات متحورة.

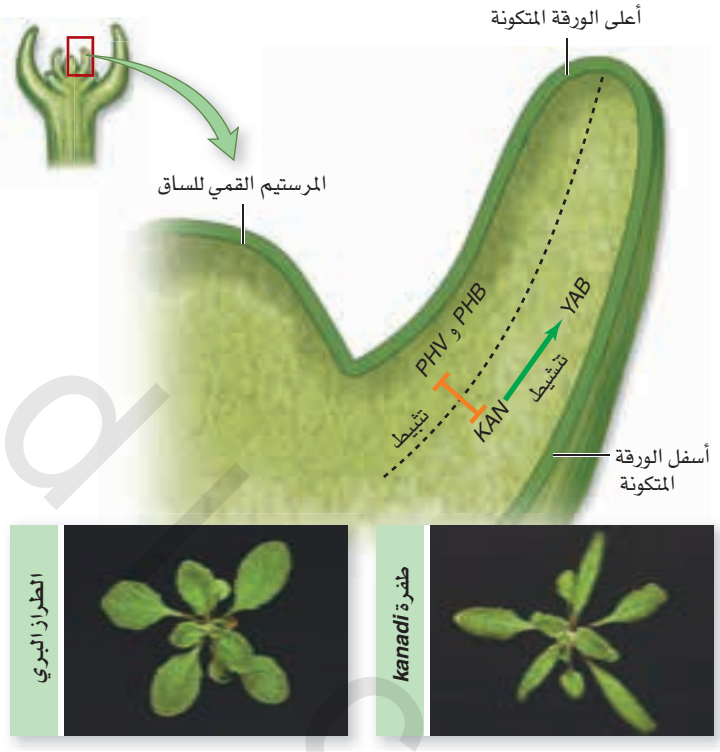
السيقان الورقية Cladophylls تنتج الصباريات وكثير من النباتات الأخرى سيقانًا منبسطة قادرة على البناء الضوئي تسمى السيقان الورقية، وهي تشبه الأوراق (شكل36- 28و). وفي الصباريات تكون الأوراق الحقيقية أشواكًا متحورة (انظر القسم الآتي).

يوسع نظام الساق (النظام الخضري) الجسم الابتدائي والثانوي للنبات بإنتاج سيقان إبطية وأعضاء تشمل الأوراق والمحاليق والأزهار. ويمكن للسيقان المتحورة أن تزيد القدرة التخزينية والبناء الضوئي.

5-36 الأوراق: أعضاء البناء الضوئي

إن الأوراق التي تبدأ على شكل بادئات بالمرستيم القمي (انظر الشكل 36-20) أساسية للحياة، كما نعرفها؛ لأنها المركز الأساسي لعملية البناء الضوئي على اليابسة، موفرة بذلك أساسًا للسلسلة الغذائية. وتنتشر الأوراق بتوسع الخلية وانقسامها. وكما هي الأذرع والأرجل في الإنسان، فالأوراق تراكيب محددة، وهذا يعني أن نموها يتوقف بعد النضج. وحيث إن الأوراق ذات أهمية للنبات، فإن صفات مثل كيفية ترتيبها، وشكلها، وحجمها، وتركيبها الداخلي تُعدّ ذات أهمية عالية، ويمكن أن تختلف كثيرًا. إن الأنماط المختلفة لها القيم التكيفية نفسها في البيئات المختلفة.

والأوراق هي امتدادات للمرستيم القمي للسيقان ولتطور الساق. وعند ظهورها أولًا على شكل بادئات، تكون غير ملتزمة بتكوين الأوراق. فقد بينت تجارب مخبرية صحة ذلك، حيث تم عزل بادئات أوراق صغيرة من الخنشار ونباتات أخرى، وتم تنميتها نسيجيًّا. فإذا كانت البادئات صغيرة جدًا، فإنها سوف تكون ساقًا كاملة بدلًا من الورقة. ويحدث تموضع بادئات الأوراق وانقسام الخلايا الأولي، قبل أن تصبح هذه الخلايا ملتزمة بمسلك التكوين الجنيني للورقة.



الشكل 36 – 29

تكون الجزأين العلوي والسفلي في الأوراق. إن كثيرًا من الجينات تشكل ورقة نبات رشاد الجدران ذات السطحين العلوي والسفلي المتميزين. هذه الجينات تشمل *PHAVOLUTA (PHV)* , *KANDI (KAN)* , *YABBY (YAB)* , *PHABULOSA (PHB)*. إن *RNA* لكل من *PHB* و *YAB* محدِّد للجزء العلوي من الورقة، في حين أن *KAN* و *YAB* يتم تفعيلها في خلايا الجزء الأسفل من الورقة. وتوجد علاقة تضادية بين *PHB* و *KAN*، ما يؤدي لتحديد تفعيل كل واحد منهما لمنطقة منفصلة من الورقة. يؤدي *KAN* لتفعيل *YABBY* ولتطور الجزء السفلي من الورقة. ودون وجود *KAN*، فإن كلًّا من سطحي الورقة سيتطور ليعطي الجزء العلوي منها.

تمثل التراكيب الخارجية للورقة المظهر الوعائي الخارجي

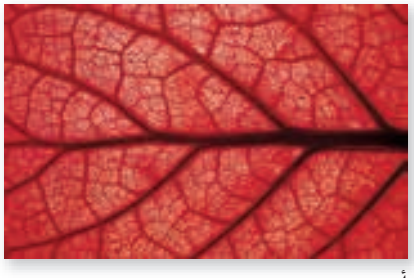
تقع الأوراق في مجموعتين مختلفتين في المظهر الخارجي، ما يمكن أن يعكس فروقًا في الأصل التطوري. **فالورقة الدقيقة Microphyll** هي ورقة بعرق واحد، يتفرع من الأسطوانة الوعائية للساق، ولا يمتد على طول الورقة. الأوراق الدقيقة غالبًا ما تكون صغيرة ومرتبطة مبدئيًّا مع اللحاء (انظر الشكل 30)، ومعظم النباتات لها أوراق تسمى **الأوراق الكبيرة Megaphylls** التي تمتلك كثيرًا من العروق.

لغالبية أوراق ذوات الفلقتين الحقيقية نجد نصلًا *Blade* مسطحًا، وعنقًا رفيعة *Petiole*. ويعكس تسطح النصل انتقالًا من التماثل الشعاعي إلى التماثل الظهري–البطني (القمة–القاعدة). ويؤدي تسطح الورقة لزيادة سطح منطقة البناء الضوئي، ويبدو أن علماء الحياة على وشك بداية فهم كيفية هذا الانتقال من خلال دراسة طفرات، تفتقر للقمة والقاعدة المميزتين، وتحليل هذه الطفرات (الشكل 36-29).

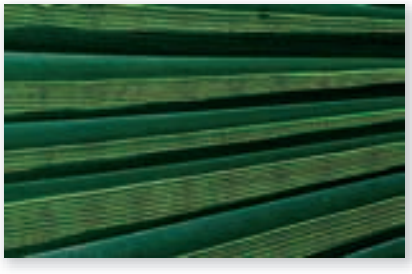
إضافة إلى ذلك، فإن زوجًا من الأذينات يمكن وجوده عند قاعدة العنق، وهذه الأذينات يمكن أن تكون شبيهة بالورقة، أو على هيئة شويكات متحورة (كما في الجراد الأسود *Robinia pseudo-aracia*) أو غدد كما في شجرة الخوخ ذات الأوراق الأرجوانية *Prunus cerasifera*، وتختلف كثيرًا في حجمها من المجهرية إلى ما يوازي نصف حجم نصل الورقة.

تفتقر الأعشاب وذات الفلقة الواحدة عادة للعنق، وتميل هذه الأوراق لتغليف الساق في اتجاه القاعدة. وتتكون العروق (مصطلح يستعمل لوصف الحزم الوعائية في الأوراق) من كل من الخشب واللحاء، وتتوزع في كل نصل الورقة. إن العروق الرئيسة متوازية في معظم ذوات الفلقة، في حين أن عروق ذوات الفلقتين تكوِّن شبكة منظمة دقيقة على الأغلب (الشكل 36-30).

يكون نصل الورقة على أشكال عدة؛ تتباين من البيضوي إلى المفصص بعمق، بحيث تظهر بوصفها وريقات منفصلة. ففي **الأوراق البسيطة Simple Leaves** (الشكل 36-31أ) كتلك التي في البنفسج، أو شجرة البتولا يكون النصل غير مقسم، إلا أن الأوراق البسيطة يمكن أن تكون مسننة، ومبعجة، أو مفصصة



أ.



ب.

الشكل 36 – 30

أوراق ذات الفلقتين الحقيقية وذات الفلقة الواحدة. أ. لأوراق ذات الفلقتين الحقيقية، مثل البنفسج الإفريقي من سريلانكا عروق شبكية. ب. لأوراق ذات الفلقة الواحدة مثل البلّميط (ضرب من النخل) عروق متوازية. ورقة ذات الفلقتين عوملت بالكيماويات؛ لجعلها شفافة، ثم صبغت بصبغة حمراء لتوضيح العروق بشكل تام.

أ. ب. جـ.

الشكل 36-31

الأوراق البسيطة والمركبة. أ. ورقة بسيطة، حافتها مفصصة بشكل كبير، مأخوذة من شجرة بلوط *Quercus robur*. ب. ورقة مركبة ريشية مأخوذة من نبات السدر الجبلي *Sorbus sp*. الورقة المركبة ترتبط مع برعم جانبي واحد موجود، حيث يتصل عنق الورقة مع الساق. جـ. أوراق مركبة راحية لمتسلق فرجينيا *Parthenocissus quinquefolia*.

بأحجام مختلفة، كما في شجر البلوط والقيقب.

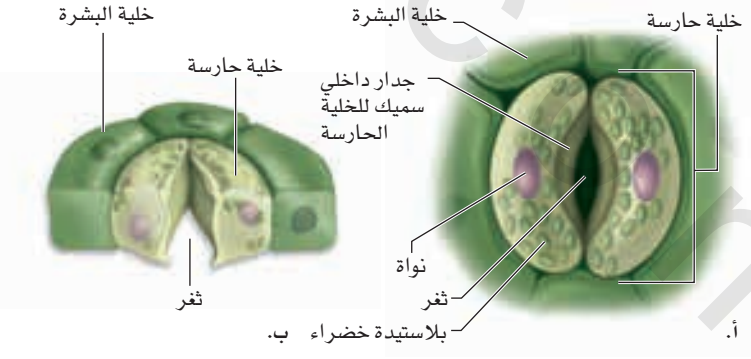
وفي **الأوراق المركبة Compound Leaves** (شكل36-31ب، جـ) كما في السدر، أو البيلسان الصندوقي، والجوز، فإن النصل مقسّم إلى وريقات، وتبقى العلاقة بين تطور الورقة المركبة والبسيطة سؤالًا مفتوحًا. لقد تمت مناقشة تفسيرين: الأول أن الورقة المركبة هي ورقة بسيطة عالية التفصص، أما الثاني فهو أن الورقة المركبة تستخدم برنامجًا تطوريًّا للسيقان، وكل وريقة كانت في مرحلة ما ورقة. ولمعالجة هذا السؤال، يستعمل الباحثون طفرات منفردة معروفًا عنها القدرة على تحويل الأوراق المركبة إلى أوراق بسيطة.

فإذا تم ترتيب الوريقات في أزواج على طول محور مركزي عام، فإن الورقة تبدو مركبة ريشية (الشكل 36 - 31 ب). أما إذا خرجت الوريقات من نقطة مشتركة عند نهاية النصل في العنق، فتكون الورقة مركبة راحية (شكل36-31جـ). وتوجد الأوراق الراحية المركبة في كستناء الحصان *Aesculus spp.* وفي متسلق فيرجينيا *Parthenocissus quinquefolia*. ويمكن أن يحمل نصل الورقة نفسها ترتيبات لعروقها مشابهة لترتيب النصل، وتسمى عندها معرّقة راحية أو ريشية.

تنظيم التراكيب الداخلية للورقة التبادل الغازي والتبخر

تغطي مجمل سطح الورقة بشرة شفافة، ولا تحوي معظم هذه الخلايا أي بلاستيدات خضراء. كما تم وصفه سابقًا، فإن للبشرة كيوتيكلًا شمعيًّا، ويمكن وجود أنواع مختلفة من الغدد والشعيرات. كذلك تحوي البشرة السفلى (وأحيانًا البشرة العليا) في معظم الأوراق كثيرًا من الشقوق أو الثغور الشبيهة بالفم، والمحاطة بالخلايا الحارسة (الشكل 36-32).

يسمى النسيج بين البشرتين العليا والسفلى **النسيج المتوسط Mesophyll**.



الشكل 36-32

ثغر. أ. منظر سطحي ب. منظر في مقطع عرضي.

وينتشر في هذا النسيج المتوسط كثير من العروق ذات الأحجام المختلفة. تحتوي معظم أوراق ذوات الفلقتين الحقيقية نوعين مميزين من النسيج المتوسط. بالقرب من البشرة العليا، نجد صفًّا واحدًا إلى صفوف عدة (اثنين في العادة) من الخلايا الكلورنشيمية (برانشيما بها بلاستيدات)، ذات شكل أسطواني متراصة بشدة، التي تكون النسيج المتوسط العمادي (الشكل 36-33). وتحوي بعض النباتات، مثل الأوكاليبتوس، أوراقًا تتدلى إلى الأسفل بدلًا من امتدادها أفقيًّا، ولها نسيج متوسط عمادي على جانبي الورقة؛ فليس هناك سطح علوي، في الواقع.

تقريبًا، نجد أن كل أوراق ذوات الفلقتين لها خلايا نسيج متوسط إسفنجي بين النسيج الوسطي العمادي والبشرة السفلى، وبوجود كثير من الفراغات البينية في كل النسيج. وتقوم الثغور والفراغات بين الخلوية المتصلة بعملية التبادل الغازي ومرور بخار الماء من الخلايا.

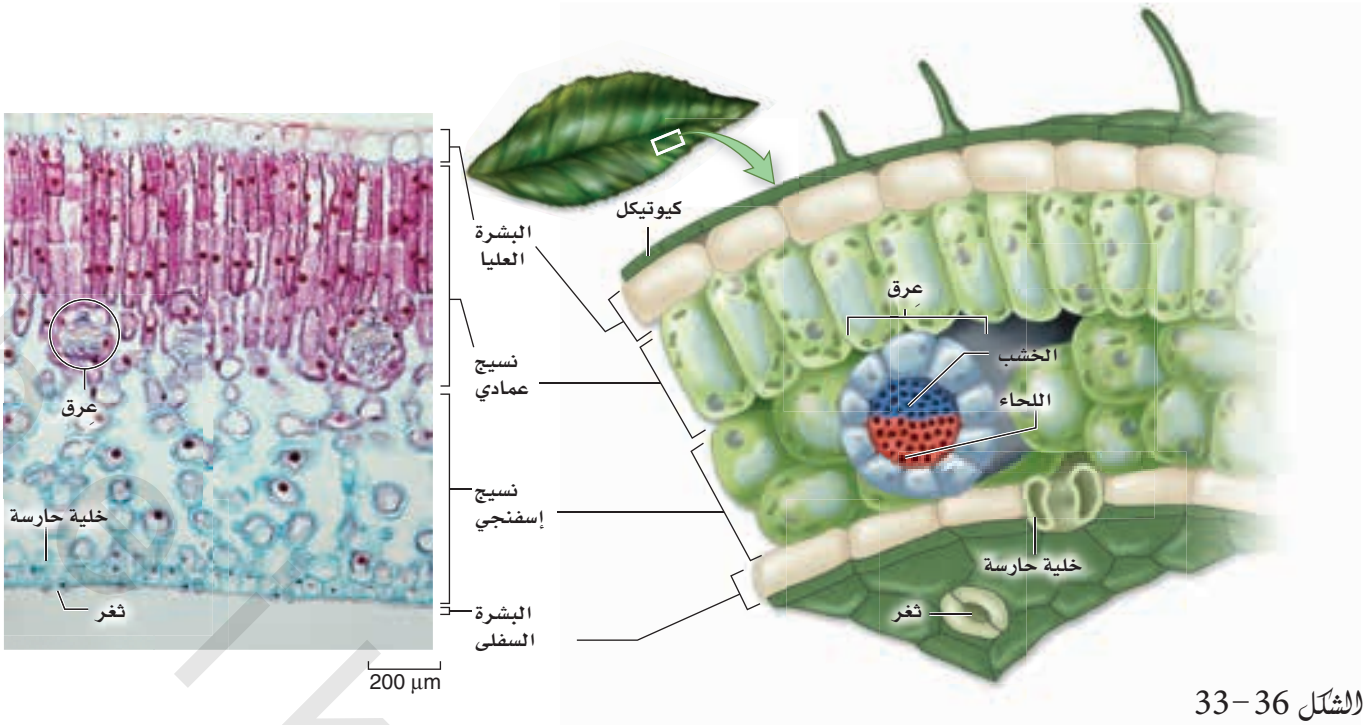
أما النسيج الوسطي في ذوات الفلقة الواحدة، فيكون غير متطور إلى نسيج وسطي عمادي وإسفنجي غالبًا. وهنا نجد القليل من التمييز بين البشرتين العليا والسفلى. بدلًا من ذلك، نجد أن الخلايا المحيطة بالنسيج الوعائي مميزة، وهي مركز تثبيت الكربون. وهذا الفرق التشريحي يتفق مع عملية بناء ضوئي معدَّلة كثيرًا، وهو البناء الضوئي رباعي الكربون، الذي يعمل على تعظيم كمية ثاني أكسيد الكربون إلى حدّها الأعلى، نسبةً إلى الأكسجين لتقليل فقدان الطاقة في أثناء التنفس الضوئي (انظر الفصل الـ 8). يرتبط تشريح الورقة مباشرة بدورها المتأرجح، للموازنة بين فقدان الماء والتبادل الغازي، ونقل منتجات عملية البناء الضوئي لمختلف أجزاء النبات.

الأوراق المتحورة أجزاء متعددة الاستعمالات

استعمرت النباتات كثيرًا من أنواع البيئات من الصحاري إلى البحيرات إلى الغابات المطيرة، وقد ظهرت تحورات الأعضاء النباتية؛ كي يتكيف كل نبات مع بيئته الخاصة. والأوراق بشكل خاص، طوّرت تكيفات مذهلة، وسنبحث فيما يأتي بعض هذه التحورات:

الأوراق الزهرية (القنابات). تحمل نباتات مثل البونسيته، والقرانيا أزهارًا صغيرة خضراء مصفرة نسبيًّا. إلا أن كلا النباتين يُنتج أوراقًا متحورة كبيرة تسمى القنابة *Bract* تكون غالبًا حمراء في البونسيته وبيضاء في القرانيا. تحيط هذه القنابات الزهرة الحقيقية، وتقوم بعمل البتلات الزُّخرفية نفسه. وفي نباتات أخرى، نجد أن هذه القنابات صغيرة جدًا وغير واضحة.

الأشواك المحورية. تتحور أوراق كثير من نباتات الصبار والباربري، ونباتات أخرى على شكل أشواك *Spines* (انظر الشكل 36-28و). ففي الصباريات يؤدي صغر مساحة الأوراق إلى تقليل فقدان الماء، وتعمل الأشواك الحادة على ردع المفترسات. ويجب عدم الخلط بين هذه الأشواك الصغيرة والأشواك *Thorns* الموجودة في نبات جراد العسل *Gleditsia triacanthos*، التي هي سيقان متحورة، أو الإبر الثاقبة الموجودة في توت العليق، وهي



الشكل 36–33

الورقة في مقطع عرضي. مقطع عبر الورقة، يبين ترتيب النسيج المتوسط العمادي، والإسفنجي، والحزمة الوعائية، أو العرق والبشرة مع أزواج خلايا حارسة تحيط بجانبي الثغر.

ببساطة نتوءات من البشرة أو القشرة الواقعة تحتها.

الأوراق التكاثرية. ينتج كثير من النباتات، وبالذات نبات الكلانشو، أوراقًا صغيرة، إلا أنها ممتدة على طول أطرافها. عند فصل كل واحد من هذه النباتات الصغيرة عن الورقة يتمكن هذا النبات من النمو والاستقلال ليصل إلى حجم نبتة كاملة. وتنتج نبتة الخنشار المتحرك *Asplenium rhizophyllum* نباتات صغيرة جديدة في أعلى سعفاتها. ومع أن كثيرًا من الأنواع قادرة على إعادة بناء نبات بالكامل من أنسجة أوراقها، إلا أن هذا التجديد يوجد في أنواع قليلة فقط.

أوراق النافذة. ينتج كثير من الأنواع النباتية التي تنمو في المناطق الجافة أوراقًا عصارية مخروطية، وذات قمم شفافة. تصبح هذه الأوراق مطمورة غالبًا في الرمل الذي تذروه الرياح، إلا أن أطرافها الشفافة ذات البشرة والجُليد السميكين تسمح بمرور الضوء للفراغات الداخلية. وتوفر هذه الخاصّيّة إتمام عملية البناء الضوئي تحت سطح الأرض.

أوراق الظل. تميل الأوراق المتكونة في الظل التي تتعرض للقليل من ضوء الشمس لأن تكون مساحتها السطحية كبيرة، وأقل سمكًا، وذات نسيج متوسط أقل من الأوراق على الشجرة نفسها التي تتعرض لضوء مباشر أكثر. ويلاحظ أن هذه المرونة في التكيف مذهلة، حيث يمكن أن تؤدي المؤشرات البيئية دورًا رئيسًا في التطور.

الأوراق آكلة الحشرات. من المعروف أن هناك ما يقارب 200 نوع من النباتات الزهرية، لها القدرة على امتلاك أوراقٍ صائدة للحشرات، وبعضها يهضم الأجزاء الطرية منها. وتنمو النباتات ذات الأوراق الصائدة للحشرات غالبًا في المستنقعات التي تفتقر للعناصر التي يحتاج إليها النبات، أو أنها تحوي القليل من هذه العناصر، يضعف هذا الأمر قدرة النبات على استكمال عملياته الأيضية اللازمة للنمو والتكاثر. لذا، فهو يستكمل احتياجاته من خلال عمليات امتصاص المواد الغذائية الإضافية القادمة من المملكة الحيوانية.

نباتات الدورق (مثل سراسينيا *Sarracenia* ودارلنجتونيا *Darlingtonia* ونيبنثس *Nepenthes*) ذات أوراق مخروطية، يتجمع فيها ماء المطر. يكون الجزء الداخلي من هذه الأوراق أملس جدًا وقويًّا، ولكن توجد على جوانب هذه الأوراق شعيرات صلبة متجهة للأسفل. وعند سقوط حشرة ما داخل هذه الأوراق ستجد صعوبة في الخروج والنجاة، ومن ثم تسقط داخلها، تمتصّ الورقة المواد الغذائية الناتجة عن تحليل الحشرة عن طريق أنزيمات النبات نفسه، وبفعل البكتيريا أيضًا. ولبعض النباتات، كما في نبات ندى الشمس *Drosera* غدد تفرز مادة مخاطية لزجة تعمل على اصطياد الحشرات التي تُهضم فيما بعد عن طريق الأنزيمات.

إن مصيدة حشرات فينوس *Dionaea muscipula* تنتج أوراقًا تبدو منفصلة عند العرق الوسطي، بحيث إذا استثيرت شعيرات صغيرة على نصل الورقة عن طريق حشرة متحركة، فإن نصفي الورقة ينطبقان على الحشرة، وتقوم الأنزيمات بتحليل الأجزاء الطرية إلى مواد غذائية يمكن امتصاصها عبر سطح الورقة.

يُعَدُّ النيتروجين أكثر العناصر المطلوبة، ومن المدهش أن مصيدة حشرات فينوس لا يمكنها العيش في بيئة غنية بالنيتروجين. وربما يعزى هذا إلى مادّة كيميائية معقدة تكونت في أثناء عملية التطور أدت إلى قدرتها على اصطياد الحشرات وهضمها.

للأوراق أشكال عدة؛ لتعظيم القدرة على البناء الضوئي، وفي بعض الحالات لتوفير الحماية، أو للحصول على بعض المواد الغذائية. ولا بد من توازن دقيق في الأوراق بين التبادل الغازي لعملية البناء الضوئي وفقدان الماء من الثغور. في هذا الفصل، ركّزنا على تركيب جسم النبات شاملًا الشكل الخارجي بمجمله، والتركيب النسيجي. في الفصول اللاحقة سوف نقدم وظائف النبات بالتفصيل، حيث نبدأ في تطور النبات الخضري في الفصل المقبل.

36-1 تنظيم جسم النبات: نظرة عامة (شكل 36-1)

تمتلك النباتات الوعائية الحديثة كثيرًا من التراكيب المتخصصة التي هي تكيفات للحياة في بيئة اليابسة.

- تتكون النباتات الوعائية من نظامي الجذر والساق.
  - يقع النظام الجذري تحت سطح الأرض، وهو يثبت النبات، ويحصل له على الماء والمواد الغذائية.
  - يقع نظام الساق فوق سطح الأرض، ويتكون من سيقان للدعامة، وأوراق قادرة على البناء الضوئي، وأزهار للتكاثر.
- تحوي الجذور والسيقان والأوراق ثلاثة أنسجة أساسية، هي: الأدمة، والنسيج الأساسي، والنسيج الوعائي (سيتم بحثه في الجزء المقبل).
- يحوي المرستيم خلايا جذعية تعمل مثل الخلايا الجذعية الحيوانية، حيث تبقى إحدى الخلايا مرستيمية عند انقسامها، وتتمايز الأخرى إلى نسيج معين.
  - المرستيم القمي يوجد في أطراف الساق وبالقرب من أطراف الجذر، ويعطي ثلاثة أنسجة مرستيمية ابتدائية: الأدمة الابتدائية، والكمبيوم الابتدائي، والمرستيم الأساسي.
  - توجد المرستيمات الجانبية في النباتات القادرة على النمو الثانوي، وتعطي الكمبيوم الوعائي والكمبيوم الفليني، ما يؤدي لزيادة سمك الساق.

36-2 الأنسجة النباتية

تحتوي النباتات على ثلاثة أنظمة أساسية من الأنسجة، هي: الأدمة، والنسيج الأساسي، والنسيج الوعائي.

- يتكون نسيج الأدمة عادة من طبقة واحدة من الخلايا، ويكوّن البشرة الواقية المغطاة بالكيوتيكل (الجُليد) الدهني لمقاومة فقد الماء. وتشمل الخلايا المتخصصة في البشرة مايأتي:
  - الخلايا الحارسة المحيطة بالثغور، وتنظم مرور الماء والغازات.
  - الشعيرات، وهي نموات من بشرة الساق تشبه الشعرة وتحافظ على برودة الأوراق وتقلل التبخر، وبعضها غدي، ويفرز مادة تمنع التغذي على النباتات.
  - الشعيرات الجذرية، وهي امتدادات للبشرة الجذرية، وتؤدي لزيادة المساحة السطحية، وفعالية الامتصاص.
- تقوم الأنسجة الأساسية بوظائف متعددة مثل الدعم، والخزن، والبناء الضوئي.
- تتكون الأنسجة الوعائية من الخشب، واللحاء، وكلاهما ينقل المواد للنبات.
  - الخلايا الخشبية ميتة، وهي الناقل الرئيس للماء والمعادن في النبات.
  - خلايا اللحاء حية، وهي النسيج الناقل الأساس للغذاء في النباتات الوعائية (الشكل 36-13).

36-3 الجذور: تراكيب للتثبيت والامتصاص

تشكل الجذور التكيف الرئيس للحياة على البيئة اليابسة، وتقوم بتثبيت النبات وامتصاص المواد الغذائية والماء (الشكل 36-14).

- تحوي الجذور النامية أربع مناطق، هي: قلنسوة الجذر، ومنطقة انقسام الخلايا، ومنطقة الاستطالة، ومنطقة النضج.
- ينتج المرستيم الأساسي داخل البشرة الخلايا البرنشيمية لخزن الغذاء، ويكوّن البشرة الداخلية المشبعة بالسوبرين، أو بشريط كاسبر.
- كل الأنسجة الواقعة داخل البشرة الداخلية تدعى الأسطوانة الوعائية.
- يوجد بين البشرة الداخلية واللحاء أسطوانة من الخلايا المسماة الحلقة المحيطية، التي تكوّن الجذور الجانبية في ذوات الفلقة الواحدة أو الكمبيوم الوعائي والكمبيوم الفليني في ذوات الفلقتين الحقيقية.
- غالبًا، تمتلك نباتات ذات الفلقتين جذرًا وسطيًّا وتديًّا، يمتد عميقًا في التربة، في حين أن ذوات الفلقة الواحدة لها نظام جذري ليفي ضحل.
- غالبًا، تتكون الجذور العرضية من الساق، وليس من الجذر، وتساعد على تثبيت النبات.
- الجذور عالية التحور تكون للدعم والتثبيت، أو للحصول على الأكسجين، أو لخزن الماء والغذاء، أو للتطفل على نبات عائل.

36-4 السيقان: دعامات للأعضاء فوق سطح الأرض

تمتد السيقان في الهواء فوق سطح الأرض، وتدعّم الكتلة النباتية ضد الجاذبية.

- يُنتج المرستيم القمي للساق أنسجة الساق، وبادئات الأوراق، وبادئات البراعم التي تتطور مكونة الأوراق، والسيقان، والأزهار.
- ترتبط الأوراق بالسيقان عند العقد، وتسمى المسافات بين العقد السلاميات.
- الإبط هو المنطقة بين عنق الورقة والساق، ويتكون البرعم الإبطي في إبط ذوات الفلقتين.
- تحتوي ذوات الفلقة وذوات الفلقتين العشبية بلاستيدات خضراء وثغورًا، ويمكن أن توجد شعيرات، ولكنها لا تنتج الفلين.
- تحتوي السيقان الخشبية براعم جانبية على طولها، أما الأشجار متساقطة الأوراق، فتتكون لها أذينات عند فقدان الأوراق في الخريف.
- تتناثر الحزم الوعائية لذوات الفلقة الواحدة عشوائيًّا خلال النسيج الأساسي، في حين أنها في ذوات الفلقتين تترتب في حلقة، حيث يتكون الكمبيوم الوعائي بين الخشب الداخلي واللحاء الخارجي، ما يمكن من النمو الثانوي.
- يشير النخاع إلى الخلايا البرنشيمية الواقعة في مركز الساق.
- تحوي الأدمة المحيطية الكمبيوم الفليني، والفلين المشبع بمادة السوبرين الطاردة للماء.
- ينتج الكمبيوم الفليني المسامات العدسية وفيها خلايا لا تحوي السوبرين، وتسمح بتبادل الغازات.
- السيقان المتحورة تشمل: الأبصال، والكورمات، والرايزومات، والسيقان الزاحفة والهوائية، والدرنات، والمحاليق، والسيقان الورقية. تتكاثر هذه السيقان خضريًّا، وتخزن المواد الغذائية.

36-5 الأوراق: أعضاء البناء الضوئي

تشكل الأوراق المواقع الأساسية للبناء الضوئي، وتتضمن كثيرًا من التكيفات المختلفة في الشكل الخارجي (الشكل 36-33).

- هناك نوعان أساسيان من الأوراق: صغيرة وكبيرة.
- العروق والحزم الوعائية متوازية في ذوات الفلقة، وتشكل شبكة في ذات الفلقتين.
- تحوي أوراق معظم ذوات الفلقتين نصلًا مسطحًا وعنقًا رفيعًا، في حين أن ذوات الفلقة عادة لا تحوي عنقًا، بل تغلف الساق.
- يمكن أن يكون نصل الورقة بسيطًا غير مقسم، أو يكون مقسمًا إلى وريقات مرتبة في أنماط مختلفة.
- يشمل نسيج الورقة البشرة، وخلايا حارسة تحوي الكلوروفيل، والنسيج الوعائي وطبقتين من الخلايا الكلورنشيمية (النسيج المتوسط العمادي والإسفنجي) وتقعان بين البشرتين: العليا والسفلى.
- تكيفت الأوراق بصورة مدهشة للقيام بكثير من الوظائف: القنابات الزهرية، والأشواك، والوحدات التكاثرية، والوقائية، وصائدة الحشرات.

original.com

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. قبل خمس عشرة سنة علّق والداك أرجوحة بساق منخفضة على شجرة كبيرة في ساحة منزلك. عندما تذهب للجلوس فيها اليوم، فإنك تحس بالارتفاع نفسه عن الأرض تمامًا كما كانت عندما جلست عليها أول مرة منذ خمس عشرة سنة. السبب في أن الأرجوحة ليست أعلى مما كانت عليه على الرغم من نمو الشجرة يعود إلى:
   أ. أن جذع الشجرة يبين فقط النمو الثانوي.
   ب. أن جذع الشجرة جزء من نظام النمو الابتدائي للنبات، ولا تحدث أي استطالة في ذلك الجزء من الشجرة.
   جـ. أن الشجرة تفتقر للمرستيم القمي، وبذلك لا تنمو طولًا.
   د. أنك تهذي؛ لأنه من المستحيل أن تبقى الأرجوحة في مكانها، ولا ترتفع عن الأرض مع نمو الشجرة.
2. من ميزات النباتات النمو غير المحدود، وهذا النمو غير المحدود ممكن؛ لأن:
   أ. المنطقة المرستيمية للنمو الابتدائي تنتشر عبر كل جسم النبات.
   ب. كل أنواع الخلايا في النبات تعطي أنسجة مرستيمية على الأغلب.
   جـ. الخلايا المرستيمية تحل محل بعضها بصورة مستمرة.
   د. كل الخلايا في النبات تستمر في الانقسام بصورة لانهائية.
3. لو أتيح لك وضع الحلقة المحيطية لجذر نبات في مكان طبقة البشرة، فإن أثر ذلك في نمو الجذر هو:
   أ. لن يحدث نمو ثانوي في المنطقة المكتملة النضج من الجذر.
   ب. سيقوم المرستيم القمي للجذر بإنتاج نسيج وعائي بدلًا من نسيج البشرة.
   جـ. لا شيء يتغير؛ لأن الحلقة المحيطية توجد عادة بالقرب من طبقة البشرة في الجذر.
   د. سوف تنمو جذور جانبية من المنطقة الخارجية للجذر، وتفشل في الارتباط مع النسيج الوعائي.
4. الفرق الوحيد بين نظامي الجذور والسيقان في النباتات الوعائية هو:
   أ. لا يتمكن النظام الجذري من النمو الثانوي.
   ب. ينمو النظام الجذري نموًّا ثانويًّا، إلا أنه لا يكوّن القلف.
   جـ. تحوي الأنظمة الجذرية مناطق مهمة لاستطالة الخلايا، في حين أن السيقان لا تحوي ذلك.
   د. يمكن للأنظمة الجذرية خزن احتياطات الغذاء، في حين أن السيقان لا تقوم بذلك.
5. عند تقشير البطاطا للعشاء، فإنك تزيل معظم:
   أ. نسيج البشرة. ب. النسيج الوعائي.
   جـ. النسيج الأساسي. د. أ + ب.
6. يمكنك تحديد عمر شجرة البلوط من خلال عدِّ الحلقات السنوية لـ _____ والمكونة عن طريق _____
   أ. الخشب الابتدائي/المرستيم القمي.
   ب. اللحاء الثانوي / الكمبيوم الوعائي.
   جـ. نسيج البشرة / الكمبيوم الوعائي.
   د. الخشب الثانوي / الكمبيوم الوعائي.
7. يمكن الآن تنمية كثير من الخضروات بالزراعة المائية، حيث توجد جذور النبات مبدئيًّا في وسط مائي. واحد من التراكيب الجذرية الآتية لم يعد ذا فائدة في الزراعة المائية:
   أ. البشرة. ب. الخشب.
   جـ. قلنسوة الجذر. د. الشعيرات.
8. تتشابه الشعيرات الجذرية والجذور الجانبية في الصفات كلها ما عدا:
   أ. كليهما يزيد المساحة السطحية الامتصاصية للجذر.
   ب. كليهما معمر عادة.
   جـ. كليهما متعدد الخلايا.
   د. ب و جـ.
9. واحد مما يأتي غير صحيح فيما يتعلق بسيقان النباتات الوعائية:
   أ. تتكون السيقان من قطع متكررة تحوي العقد والسلاميات.
   ب. يحدث النمو الابتدائي فقط في المرستيم القمي للسيقان.
   جـ. يمكن أن تترتب الأنسجة الوعائية خارج الساق أو تنتشر خلاله.
   د. يمكن للسيقان أن تحوي ثغورًا.
10. تتكون أعضاء النبات من خلال:
   أ. انقسام الخلية في النسيج الجاميتي.
   ب. انقسام الخلية في النسيج المرستيمي.
   جـ. هجرة الخلية إلى الموقع المناسب من النسيج.
   د. ترتيب المادة الوراثية في الخلايا المولدة، بحيث يتم تنشيط الجينات المتخصصة في ذلك العضو.
11. واحد من أنواع الخلايا النباتية الآتية في غير موقعه من حيث الوظيفة:
   أ. الخشب ونقل المواد الغذائية المعدنية.
   ب. اللحاء، حيث يعمل بوصفه جزءًا من القلف.
   جـ. الشعيرات تقلل التبخر.
   د. الكولنشيما تقوم بعملية البناء الضوئي.
12. عند النظر لأنواع الخلايا في شجرة بلوط، حيث نبدأ من وسط الشجرة متجهين إلى الخارج، التسلسل الصحيح هو:
   أ. النخاع، الخشب الثانوي، الخشب الابتدائي، الكمبيوم الوعائي، اللحاء الابتدائي، اللحاء الثانوي، كمبيوم الفلين، الفلين.
   ب. النخاع، الخشب الابتدائي، الخشب الثانوي، الكمبيوم الوعائي، اللحاء الثانوي، اللحاء الابتدائي، الكمبيوم الفليني، الفلين.
   جـ. النخاع، الخشب الابتدائي، الخشب الثانوي، الكمبيوم الوعائي، اللحاء الثانوي، اللحاء الابتدائي، الفلين، الكمبيوم الفليني.
   د. النخاع، اللحاء الابتدائي، اللحاء الثانوي، الكمبيوم الوعائي، الخشب الثانوي، الخشب الابتدائي، الكمبيوم الفليني، الفلين.
13. قمتَ بشراء منزل مطل بشكل رائع على الجبال، ولكن جارك قام بغرس مجموعة من الأشجار تحجب عنك هذا المنظر. وفي محاولة لإزالة الأشجار دون أن تكون مسؤولًا عن العمل، بدأت بتدريب عدد من حيوانات النيص للدخول إلى الساحة في الليل للقيام بعملية سرية، ولكي تكون عملية قتل الأشجار فعالة جدًا، فعليك بتدريب هذه الحيوانات للقيام بالإزالة الكلية لـ:
   أ. الكمبيوم الوعائي. ب. الكمبيوم الفليني.
   جـ. الفلين. د. اللحاء الابتدائي.

أسئلة تحدٍّ

1. تقوم النباتات بكثير من التحورات للتعامل مع التحديات البيئية، عرّف الجذر والساق والورقة المحورة المحببة لديك، وابنِ قضية للدفاع عن أيها أحسن مثالًا لعضو نبات متحور.
2. لقد عرفت طفرة من نبات الذرة التي لا تتمكن من تمايز الخلايا الوعائية، كيف سيؤثر هذا في قيام النبات بوظائفه؟
3. إن الزيادة السكانية على كوكبنا تؤثر في قدرتنا على إنتاج الغذاء اللازم لهؤلاء، ولو كان بإمكانك هندسة نبات يتضمن مجموعة من المحاصيل، فما الصفات التي يمكن أن تدخلها إليه؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

الفصل 37

التّشكّل الخضري في النباتات

Vegetative Plant Development

مقدّمة

كيف تتطوّر البيضة المخصّبة إلى نبات كامل النضج؟ لأن الخلايا النباتية غير قادرة على الحركة، فإنّ توقيت كلّ انقسام خلوي واتجاهه يجب أنْ يُنَظَّمَ بعناية فائقة. تحتاج الخلايا إلى معلومات حول موقعها نسبة إلى الخلايا الأخرى. وبذلك فإنّ تخصصَ الخلايا عمليةٌ منظمةٌ. يكون الجنين المتّكون غضًّا، ولذلك تطورت مجموعة من التراكيب الواقية منذ أن بدأت حياة النباتات على اليابسة.

فعليًّا، يتكوّن جزء واحد من النّبات، عندما يظهر على سطح التربة، وتتشكّل الأجزاء الجديدة خلال مدة حياة النّبات.

موجز المفاهيم

37-1 تكوين الجنين

- *تتقسم خليّة واحدة لتكون خطة جسم النّبات ثلاثي الأبعاد.*
- *تنتج خطة جسم النّبات خلال عملية التّكوين الجنينيّ.*
- *تتشكّل المغذيات المخزونة خلال عملية التّكوين الجنينيّ.*

37-2 البذور

- *تحمي البذور الجنين.*
- *التكيفات الخاصة بالبذور تحسّن فرص الحياة.*

37-3 الثّمار

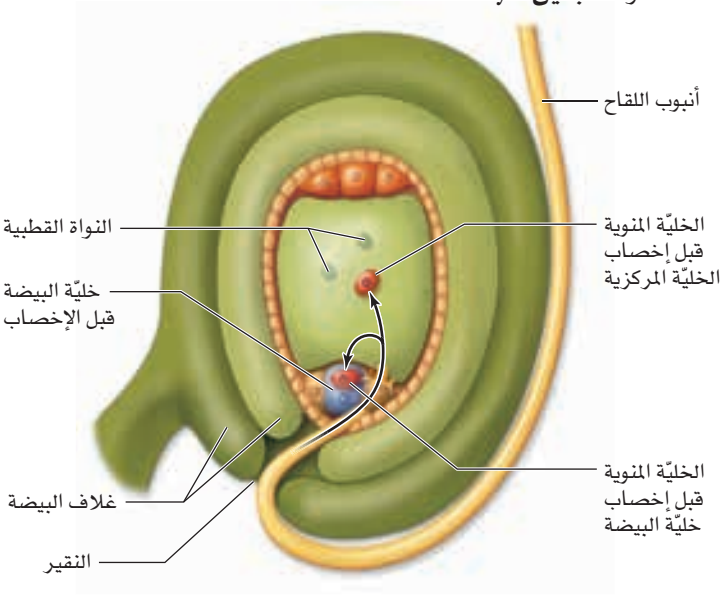
- *يبدي شكل الثّمرة التكيفات البيئيّة.*
- *تُمكن الثّمار النباتات الزّهريّة من الوجود في مناطق شاسعة.*

37-4 الإنبات

- *تحفّز إشارات وظروف خارجية عملية الإنبات.*
- *يدعم الغذاء المخزون حياة البادرة النامية.*
- *تأخذ النباتات الحديثة موقعها في البيئة، وتبدأ بعملية البناء الضّوئي.*

1-37 تكوين الجنين

يبدأ تطوّر الجنين بعد أنْ يتمّ إخصاب خليّة البيضة. وكما تم وصفه باختصار في (الفصل الـ 30)، يدخل أنبوب اللقاح خلال نموه إلى الكيس الْجنينيّ عبر واحدة من الخلايا المساعدة، حيث تخرج منه خليتان منويتان (الشكل 37-1). تخصب واحدة من الخلايا المنوية الخليّة المركزية بأنويتها القطبية، وتنقسم لتنتج تركيبًا غذائيًّا للجنين يُسمّى **الإندوسبرم Endosperm**. أما الخليّة المنوية الثانية فتخصب البيضة، وينتج **الزّيجوت Zygote** حيث ينقسم بعد ذلك مكونًا **الجنين Embryo**.



الشكل 37-1

الإخصاب يحفز التّكوين الْجنينيّ. تخصب خليّة البيضة داخل الكيس الْجنينيّ من إحدى الخلايا المنوية التي تخرج من أنبوب اللقاح، وتُخَصِّبُ الخليّةُ المنويةُ الثانيةُ الخليّةَ المركزيةَ لتكوين الإندوسبرم. يبين الشكل الخليّة المنوية قبل الإخصاب بقليل.

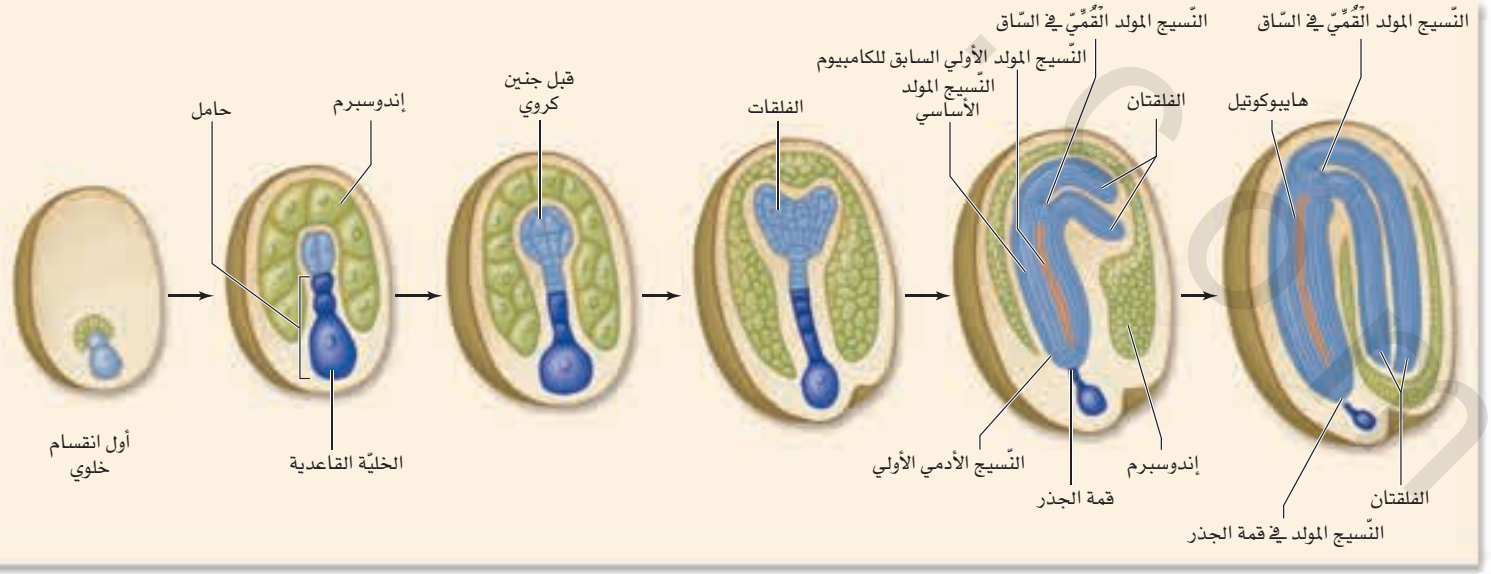
تنقسم خليّة واحدة لتكوّن خطة جسم النّبات ثلاثي الأبعاد

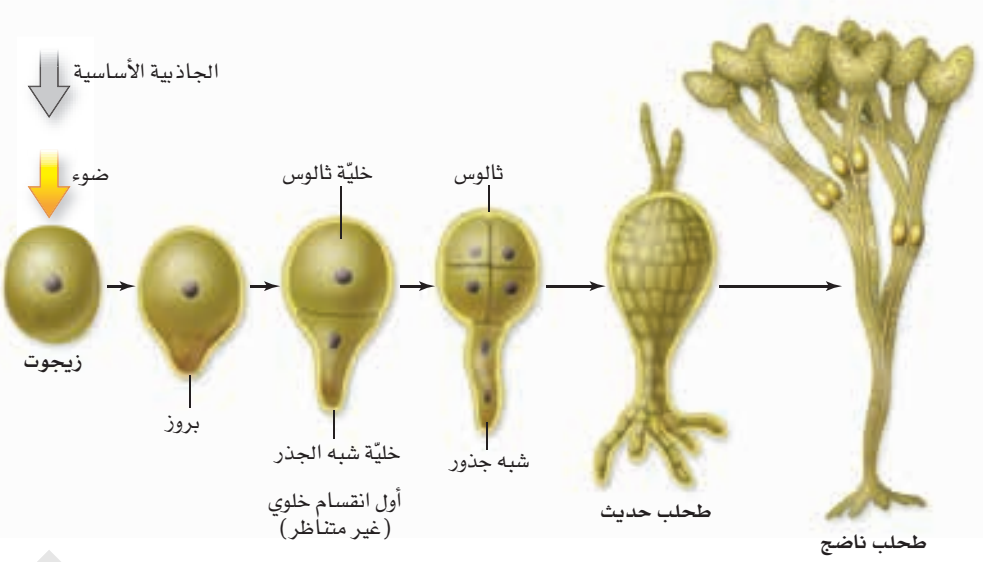
يكون الانقسام الأول للزيجوت (البويضة المخصبة) في النباتات الزّهريّة غير متناظر، ويُنتج خلايا ذات مصيرين مختلفين (الشكل 37-2). واحدةٌ من الخلايا الناتجة عن الانقسام صغيرةٌ، وذات سيتوبلازم كثيف. هذه الخليّة التي مصيرها موجه لتكوين الجنين تبدأ بالانقسام بشكل متكرر، وفي مستويات مختلفة مكوِّنة كرة من الخلايا. الخليّةُ الثانيةُ الناتجة عن الانقسام كبيرةُ الحجم، تدخل انقسامات متلاحقة مكوِّنة تركيبًا طويلًا يُسمّى **الحامل** (المعلِّق) **Suspensor** الذي يوصل الجنين بالنّسيج المغذي للبذرة. ويوفر الحامل كذلك مسارًا لانتقال الغذاء إلى الجنين خلال تكوينه. ويتكوّن محور الجذر والمجموع الخضري في هذا الوقت. تكون الخلايا المجاورة للحامل مهيأة لتكوين الجذر، في حين تشكّل الخلايا الموجودةُ في الطرف الآخر من المحور المجموعَ الخضريَّ في النهاية.

البحث في الآليات التي تشكّل عدم تناظر في الانقسامات خلال تكوين الجنين النباتي عملية صعبة؛ لأن الزّيجوت يكون منغرسًا في الطّور الجاميتي الأنثوي، ومحاطًا بأنسجة الطّور البوغي (البويضة وأنسجة الخباء أو الكربلة) (الفصل الـ 30). ولفهم بيولوجية الخليّة خلال الانقسام الأول غير المتناظر للزيجوت، درس علماء الأحياء الطحلب البني المسمى فيوكس *Fucus*. ويجب الحذر عند مطابقة النتائج التي يتمّ الحصول عليها من الطحالب البنية، مع تلك التي تحصل في النباتات الزّهريّة خلال الانقسام غير المتناظر؛ لأنّ الأسلافَ المشتركةَ الأخيرةَ للطحالب البنية والنباتات الزّهريّة مخلوقاتٌ وحيدةُ الخليّةِ. ومَعَ هذا، فإنّ الانقسامات غير المتناظرة تعود إلى مراحل قديمة جدًا في شجرة الحياة وحتى في البكتيريا.

تطوّر الزّيجوت في الفيوكس

تخرج البيضة في الطحلب البني فيوكس *Fucus* قبل الإخصاب. لذا، لا توجد أنسجة إضافية تحيط بالزّيجوت، ما يسهل ملاحظة تطوره. يؤسس البروز الذي يظهر على أحد أطراف الزّيجوت للمحور العمودي. عندما يحصل الانقسام الخلوي،





الشكل 37-3

الانقسام غير المتناظر في زيجوت الفيوكس. إنّ التّوزيع غير المتناظر للمواد في الزّيجوت يؤدي إلى ظهور بروز في الموقع الذي سيحصل فيه الانقسام الأول. يؤدي هذا الانقسام إلى تكوين خليّة صغيرة تنقسم، وتكون أشباه الجذور، في حين تكوّن الخليّةُ الكبيرةُ بعد انقسامها الثالوسَ أو الجسمَ الأساسيَّ للطحلب. يحدد موقع دخول الخليّة المنوية المكان الذي ستتشكّل فيه الخليّة الصغيرة المكونة لأشباه الجذور، ولكن يمكن لكلّ من الضّوء والجاذبية تعديل هذا المكان للتأكد من أنّ أشباه الجذور ستخرج نحو الأسفل لتثبت الطحلب البنيّ. تُحدِثُ تيارات كهربائية يدفعها الكالسيوم فرقًا في تركيز الجزيئات المشحونة التي تؤدي إلى إضعاف جدران الخليّة في الموقع الذي ستخرج منه أشباه الجذور. ويتمّ «خزن» مصير هاتين الخليّتين الناتجتين في ذاكرة مكونات الجدار الخلوي.

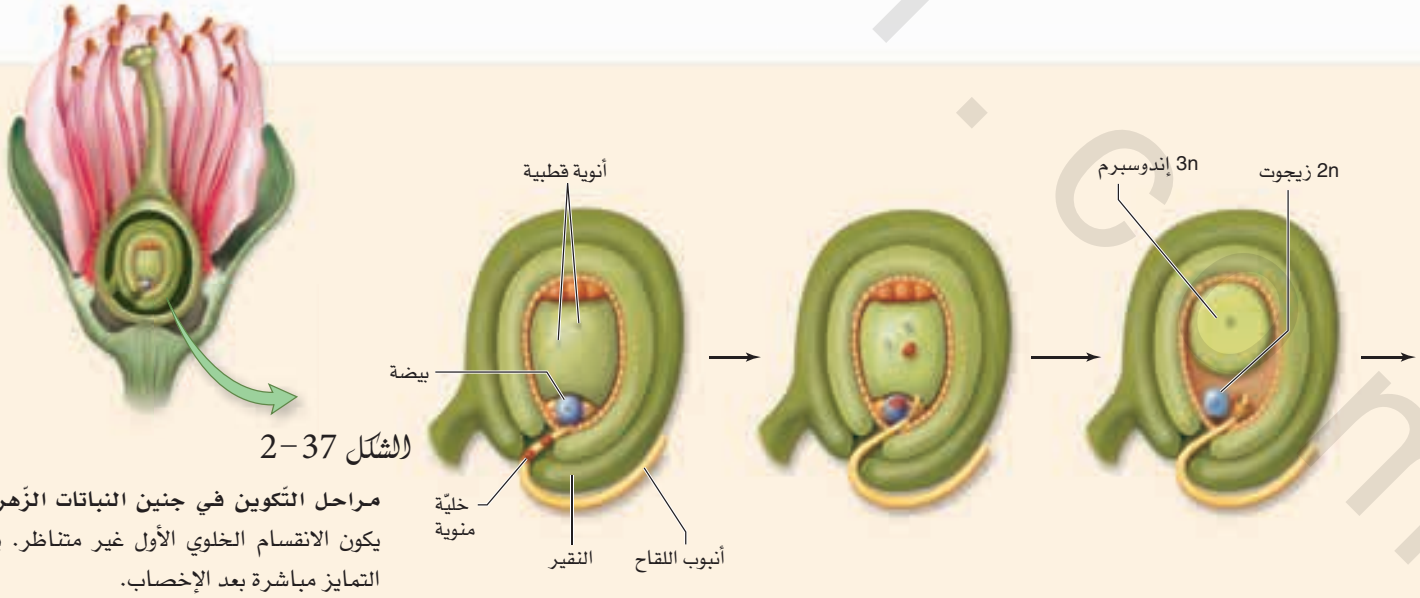
يصبح هذا البروز الخليّة الابنة الأصغر حجمًا. تتطوّر هذه الخليّة الصغيرة لتكوّن الزّوائد الْجذريّة التي تثبت الطحلب، في حين تشكّل الخليّةُ الكبيرة الجزءَ الأساسيّ في جسم الثالوس البوغي (الشكل 37-3).

يبدأ تكوّن هذا المحور في نقطة دخول الخليّة المنوية. ولكن يمكن تعديل هذا الموقع من خلال مؤثرات بيئية، وبشكل خاص الضّوء والجاذبية التي تضمن توجيه الزّوائد الْجذريّة (أشباه الجذور) نحو الأسفل والثالوس إلى الأعلى. إنّ تشكّل تدرجات تركيز داخلية مختلفة تؤدي إلى تحديد موقع تكوين أشباه الجذور استجابة للمؤثّرات الْبيئيّة.

تعتمد القدرة على «تذكر» مكان تكون أشباه الجذور على وجود جدار الخليّة. ففي بعض التجارب التي تمّت فيها إزالة أنزيمية لجدران خلايا فيوكس *Fucus* التي كان من المفروض أن تصبح إما أشباه جذور أو جسم النّبات، قامت هذه الخلايا بتكوين أيٍّ من هذه الأجزاء. يحتوي جدار الخلايا على أصناف مختلفة من السّكريّات والبروتينات المرتبطة بالتركيب الليفي للجدار. وقد أصبحت دراسة هوية المؤثرات التطورية في جدران الخلايا مجالًا مهمًّا في الأبحاث العلمية.

دراسة الطّفرات المتعلقة بالتّكوين الْجنينيّ

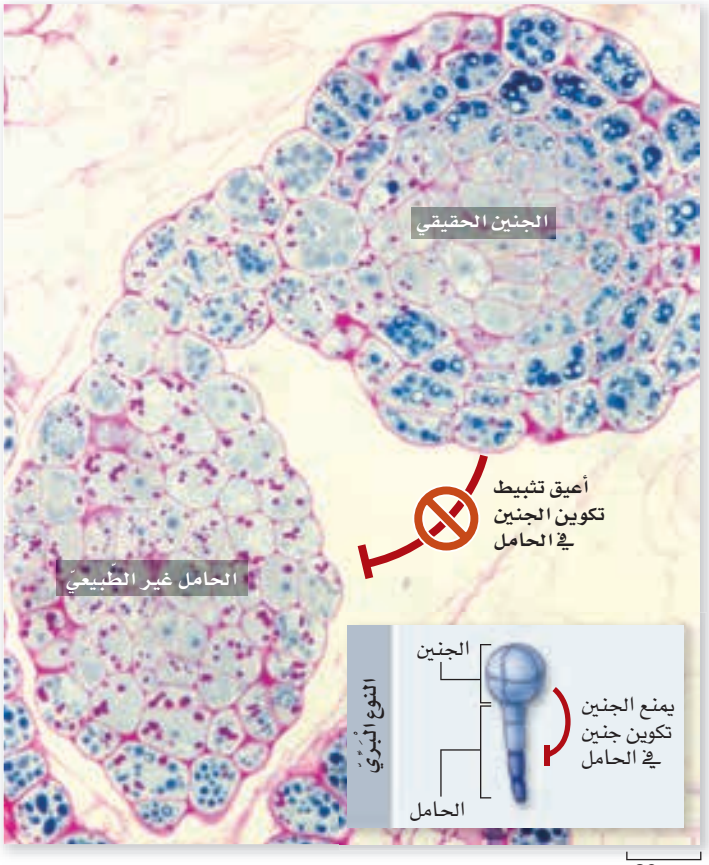
مكنت الأساليب الْوراثيّة من دراسة التطور غير المتناظر في النباتات الزّهريّة. فلقد أوضحت دراسةُ الطّفراتِ الأخطاءَ التي يمكن أنْ تحصل خلال التّكوين الْجنينيّ، التي تمكّن عادة من التّوصّل إلى آليات التّكوين الْجنينيّ الطّبيعيّ. فمثلًا الطّفرة في الحامل لنبات رشاد الجدران *Arabidopsis* تُحدِثُ خللًا في التّكوين الْجنينيّ، وحصول تكوين شبه جنيني في الحامل (الشكل 37-4). لقد أدى



الشكل 37-2

مراحل التّكوين في جنين النباتات الزّهريّة. يكون الانقسام الخلوي الأول غير متناظر. يبدأ التمايز مباشرة بعد الإخصاب.

obeikandi.com



الشكل 37-4

يمنع الجنين تكوين جنين آخر من الحامل. هذه الطّفرة في الحامل (*sus*) في نباتات رشاد الجدران *Arabidopsis* تُحْدِثُ خللًا خلال تكوين الجنين. إجهاض تكوين الجنين يؤدي إلى تكوين شبه جنين من الحامل. هناك حاجة إلى *SUS* لمنع تكوين الجنين من خلايا الحامل.

تحليل هذا النوع من الطّفرات إلى استنتاج أنّ وجود الجنين الطبيعي يمنع الحامل من تكوين جنين آخر.

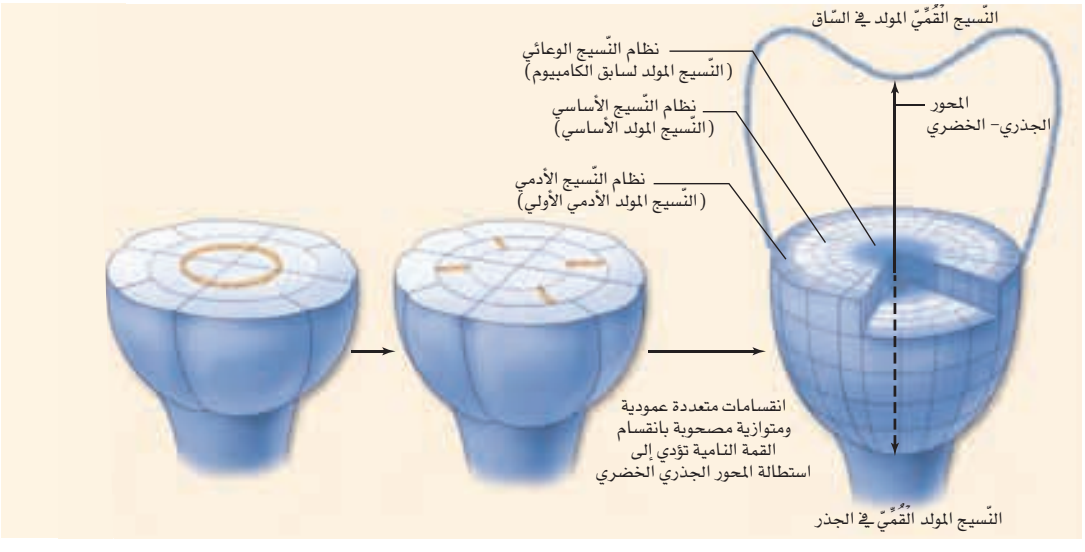
تنتج خطة جسم النبات خلال عملية التّكوين الْجنينيّ

يتكوّن الشكل والمظهر ثلاثي الأبعاد في النباتات من خلال تنظيم مستويات وأنماط الانقسام الخلوي. ولقد بينا قبل قليل كيف يظهر المحور العمودي (الجذري-الخضرى) خلال المراحل الأولى، وهذا ينطبق أيضًا على ظهور المحور القطري (المحور الداخلي - الخارجي) (الشكل 37-5). ومع أنّ الانقسام الأول يؤدى إلى تكوين صفّ واحد من الخلايا، إلا أنّ هذه الخلايا تبدأ بالانقسام في اتجاهات مختلفة منتجة جسمًا كرويًّا مصمتًا من الخلايا بأبعاد ثلاثية. ويزداد المحور الجذري- الخضري في الطول كلما انقسمت الخلايا مع تكوين جدران خلوية موازية للسطح.

ولتكوين المحور القطري؛ تتبادل الخلايا الانقسامات المتزامنة منتجة جدرانًا خلوية موازية ثم عمودية على سطح الجنين (الشكل 37-5). ويجب أنْ تنقسم الخلايا في اتجاهين في المستوى القطري لتحافظ على المحيط في بداية التّكوين. ويبدو مستوى الجسم المتكون كما هو موضح في (الشكل 37-6). ينتج النّسيج المولد الْقُمِّيّ المكون من الخلايا ذات الانقسام المتسارع والموجودة في قمم الجذور والسيقان المحور الجذري- الخضري في المرحلة الكروية والأنسجة الأساسية الثلاث: الأدمي *Dermal* والأساسي *Ground* والوعائي *Vascular*. (انظر الفصل الـ 36) وتترتب هذه الأنسجة قطريًّا حول المحور الجذري- الخضري.

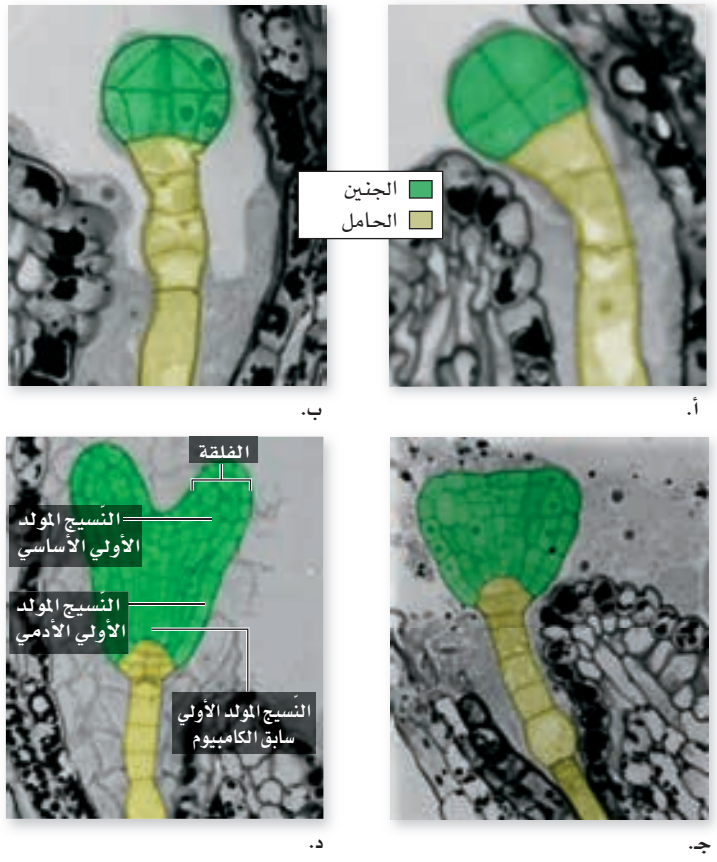
تكوين السّاق والجذور

كلّ من الأنسجة المولدة للجذر والسّاق عبارة عن نسيج مولد قمّيّ، ولكن التحكّم بهما يتمّ بشكل منفصل. ويدعم هذا الاستنتاج دراسة طفرة في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* غير المحتوي على النّسيج المولد للساق *Shootmeristemless (stm)* ويفشل في تكوين مجموع خضري حيّ، ولكنه ينتج مجموعًا جذريًّا (الشكل 37-7). لذا، فإنّ *STM* ضروريٌّ لتكوين النّسيج المولد للساق، ولا دور له في تشكيل النّسيج المولد للجذور.



الشكل 37-5

تَشَكُّلُ محورين خلال التّكوين الْجنينيّ. يكونُ المحورُ الجذريّ - الخضريّ عموديًّا. ويُكوّن المحور القطري مستويين موازيين لسطح التربة. تصبح نهاياتُ المحور الجذري - الخضري الأنسجةَ المولدةَ للجذور والقمة النامية. تتكون ثلاثة أنظمة نسيجية حول المحور الجذري - الخضري العمودي. يُشكّل الجنين حلقات متحدة المركز من الخلايا حول المحور الجذري - الخضري من خلال تنظيم مستوى الانقسام في الخليّة. تتبادل الخلايا في مراحل التّكوين الْجنينيّ المبكرة بين انقسامات منسقة تنتج جدرانًا خلوية جديدة موازية لسطح الجنين، وانقسامات خلوية تنتج جدرانًا خلوية عمودية على سطح الجنين. يوضح الخطّ البرتقاليّ الجدران الجديدة المتشكلة. ويبين الشكل مستوى واحدًا من الخلايا الموازية للسطح. تضيف عملية الانقسام الخلوي مجموعة من الخلايا أسفل هذا المستوى وفوقه كلما ازداد طول المحور الجذري - الخضري.

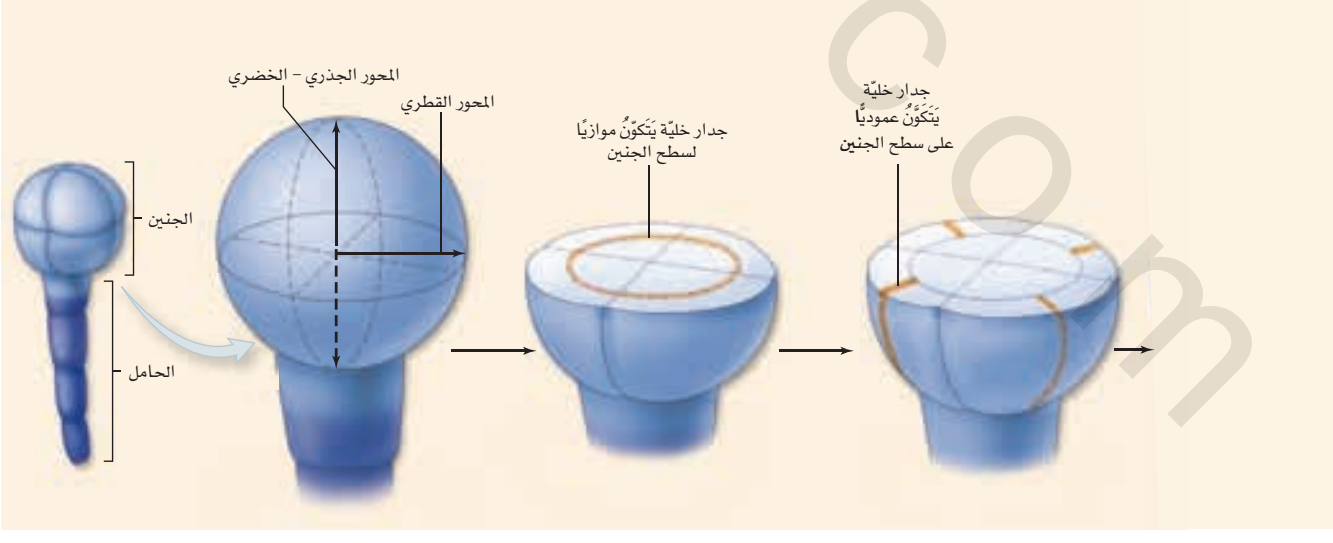


الشكل 37–6

المراحل الأولى في تكوين نبات رشاد الجدران *Arabidopsis thaliana*. أ . تنتج مراحل الانقسام الأولى الجنين والحامل. ب. تُنْتَجُ المرحلةُ الكرويةُ من انقسامات في المحور الجذريّ– الخضريّ والمحور القطريّ. يحدث تمايز الخلايا مع تكوين النّسيج القمي المولد للجذور والسّاق، خلال هذه المرحلة جـ، د. مرحلة شكل القلب: تبدو الفلقات (أوراق البذرة) الآن واضحة، وتستمر أنظمة الأنسجة الثلاث في التمايز.

الشكل 37–7

الطّفرات عديمة النَسيج المولد للساق ضرورية لتكوين السّاق. هناك جينات خاصة بالمجموع الخضري تحدد تكوين النّسيج المولد الْقُمِّيّ في السّاق، ولكنها ليست ضرورية لتكوين الجذور. الطّفرة *stm* لنبات رشاد الجدران *Arabidopsis* (موضح في الأعلى) له نسيج مولد للجذر، ولكنه يفشل في تكوين النّسيج المولد للساق بين الفلقتين. النوع الْبَرِّيّ *STM* مبين أسفل الطّفرة *stm* للمقارنة.



obeikandi.com

تحدد جينات *STM* إنتاج عامل استنساخ ضمن جينات تسمى الصّندوق الذّاتيّ Homeobox وبذا تشترك في الأساس التطوري للجينات *Hox* المهمة في تكوين خطة الجسم في الحيوانات (انظر الفصلين الـ 19 و 25). ولكن، وبالمقارنة مع الحيوانات، فإنّ الجينات المشابهة لـ *Hox* لها دور محدود في تنظيم مستوى جسم النّبات. هناك عائلات أخرى من الجينات المنتجة لعوامل الاستنساخ تمّ التعرف إليها التي لها دور أساسي في تحديد الأنماط في النباتات.

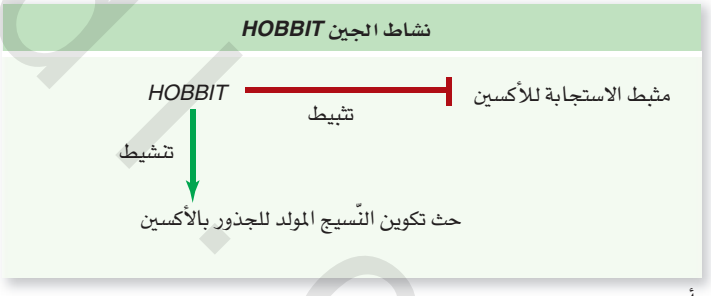
وبعكس *STM*، فإنّ *HOBBIT* ضروريٌّ لتكوين النّسيج المولّد للجذر، وليس للساق في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* (الشكل 37-7). الانقسام الخلوي في جنين النّبات hobbit يحدث في الاتجاه الخطأ، وبذلك لا يَتَكَوَّنُ نسيجٌ مولدٌ للجذر. يتراكم في النباتات نوع طفرة *hobbit* مثبط بيوكيميائي يمنع نشاط الجينات التي يحفزها الأكسين (أحد الهرمونات النباتية). وبالاعتماد على شكل النباتات

الشكل 37-8

التنظيم الْجينيّ لتكوين المجموع الجذري الْجينيّ في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*. أ . HOBBIT ينشط تكوين الجذور المستحث عن طريق الأكسين، ويمنع تثبيط الاستجابة للأكسين. ب. لا يستطيع MONOPTEROS العمل كأحد عوامل الاستنساخ عند ارتباطه بالمثبط. يقوم الأكسين بإزاحة المثبط من Monopteros وبذلك تنشط الجينات المسؤولة عن تكوين الجذور. الآلية المتعلقة بإزالة المثبط من Monopteros والمرتبط بالأكسين هي آلية معقدة وللتفاصيل (انظر الشكل 41-23). جـ. البادرة، من النوع الْبَرِّيّ، تعتمد على الجينات التي تنشطها الأكسينات لتكوين الجذور الطبيعية خلال التّكوين الْجينيّ. د . بادرات النوع *hobbit* لديها جُذامة (عقب أبتر) بدلًا من الجذور لأن الانقسامات غير الطبيعية تمنع تكوين النّسيج المولد للجذور. هـ. بادرات النوع *Monopteros* لديها مثبت سفلي، ولا جذور لها.

استقصاء

بالرجوع إلى (هـ)، اشرح سبب عدم قدرة هذه الطّفرة على إنتاج جذور خلال التّكوين الْجينيّ.

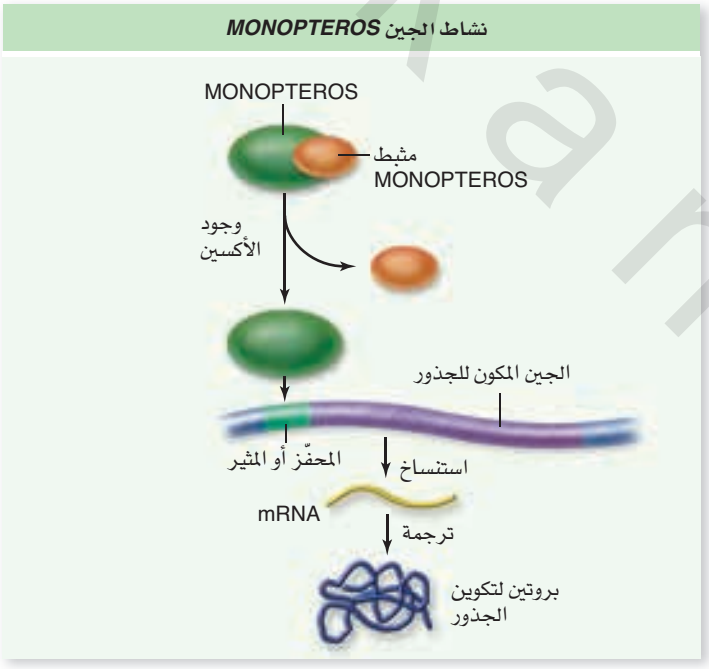


أ.

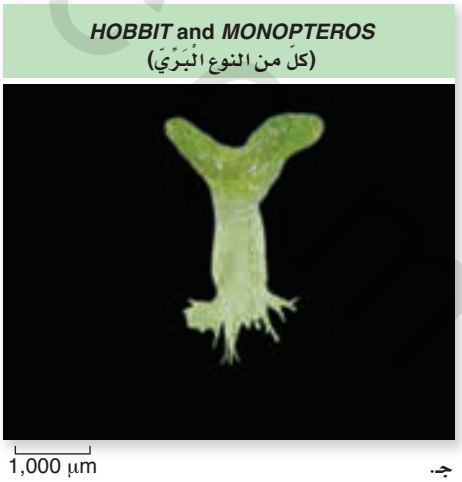
الطافرة، فإنّ دور *HOBBIT* يبدو مانعًا لتكوين المثبط للجينات التي تحفزها الأكسينات، أو بشكل أبسط بروتينات *HOBBIT* تمكن الأكسين من تحفيز، أو التعبير عن جين، أو مجموعة من الجينات الضرورية لحصول الانقسام الخلوي الصحيح لتكوين النّسيج المولد للجذور (الأكسيناتُ صنفٌ من سبعة أصناف من الهرمونات التي تنظم الوظيفة والتّكوين الْجينيّ في النباتات، وسوف نوضح هذه المجموعة من الهرمونات النباتية في الفصل الـ 41). إنّ واحدة من الطرق التي يحثّ فيها الأكسين تعبير الجينات هي من خلال تنشيط عوامل الاستنساخ. يحدد الجين إنتاج عامل استنساخ مرتبط بالأكسين (انظر الشكل 37-8). وكما هو الحال في *HOBBIT* فإنه ضروري لتكوين الجذور فقط، وليس لتكوين المجموع الخضري في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* وعند تنشيطه، يرتبط بروتين *MP* بالمحفز لجين آخر مؤديًا إلى استنساخ أحد الجينات، أو مجموعة من الجينات الضرورية لتكوين النّسيج المولد للجذور.

استقصاء

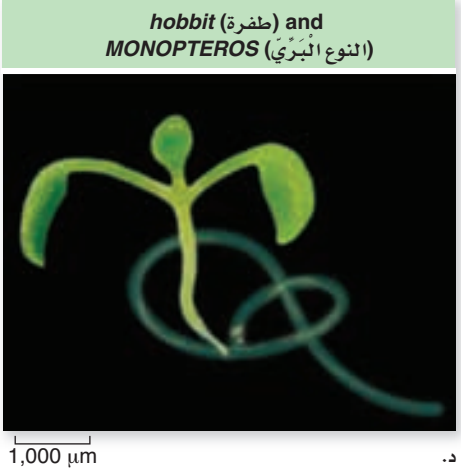
توقع مظهر النّبات الذي يوجد به طفرة في الجين MP التي تنتج بروتين MP غير القادر على الارتباط بالمثبط.



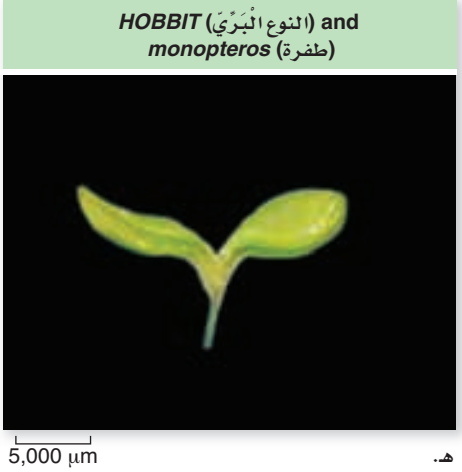
ب.



جـ.



د.



هـ.

تكوين أنظمة الأنسجة الثلاث

تتمايز ثلاثة أنسجة أساسية تسمى الأنسجة المولدة الأولية *Primary meristems* خلال المدة التي يكون الجنين فيها بشكل كرة من الخلايا (تسمى المرحلة الكروية؛ انظر الشكل 37-6). النّسيج **الأدمي الأولي Protoderm** يتكوّن من الخلايا الخارجية لجنين النّبات، ويتشكل منه النّسيج الأدمي *Dermal tissue* (انظر الفصل الـ 36). تنقسم هذه الخلايا دائمًا بشكل تكون فيه الصفيحة الخلوية عمودية على مستوى سطح الجسم. يحمي النّسيجُ الأدمي النّباتَ من الجفاف، ويكوّن هذا النّسيجُ الثقوبَ التي تُسَهِّلُ عملية تبادل الغازات، وتقلل من خسارة الماء. أما النّسيج **المولد الأساسي Ground Meristem** فيكوّن معظم الأجزاء الداخلية للنبات، وتقوم الخلايا الناتجة عن النّسيج الأساسي *Ground tissue* بوظيفة خزن الماء والغذاء. وأخيرًا النّسيج الأولي سابق **الكامبيوم Procambium** ويوجد هذا النّسيج في لبّ الجنين، وتكوّن خلاياه النّسيجَ الوعائيَّ للنبات *Vascular tissue* التي تنقل الماء والغذاء.

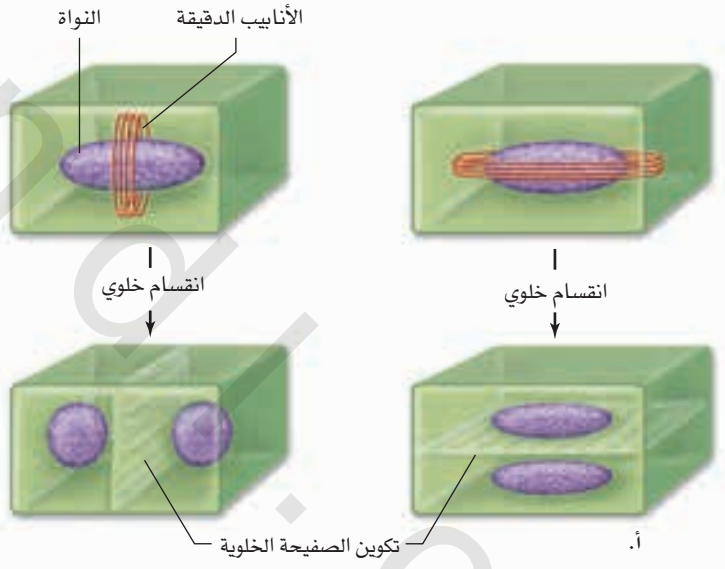
خلال دراستك للتطور الْجنينيّ، ستلاحظ أنّ كثيرًا من أنماط التمايز المتشابهة يمكن مشاهدتها في الأنسجة المولدة القمية خلال الإنبات. وقد تمّ وصفها في الفصل الـ 36. ويكون مصير الخلايا محدودًا بشكل أكبر بعد انتهاء التّكوين الْجنينيّ، مع أنّ عددًا من الجينات الخاصة بالجنين لا يتمّ التعبير عنها. فمثلًا، جين *LEAFY COTYLEDON* في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* ينشط بداية التّكوين الْجنينيّ ونهايته، وقد يكون مسؤولًا عن المحافظة على البيئة الجنينية، ويمكن تنشيط هذا الجين في مراحل التّكوين المتأخرة باستخدام تقنية إعادة خلط DNA التي وُصِفَتْ في الفصل الـ 16. وعندما ينشط هذا الجين، يبدأ الجنين بتكوين الأوراق.

التّشكّل

تعطى المرحلة الكروية الجنين قلبي الشكل. في بعض النباتات الزّهريّة، يكون للجنين بروزان (كما في ذوات الفلقتين الحقيقية مثل رشاد الجدران *A. thaliana* كما في الشكل 37-6 ج، د) وتركيبٌ كرويٌّ ذو بروز على جانب واحد في مجموعة أخرى (ذوات الفلقة الواحدة) ويُسمّى هذا البروزُ **الفلقات Cotyledons** (الورقة الأولية) التي تنتجها الخلايا الجنينية، وليس النّسيج المولد القُمِّيّ للساق الذي يبدأ التّشكّل في المرحلة الكروية. تحصل **عملية التّشكّل Morphogenesis** (تكوين الشكل) من تغيرات في مستوى الانقسام الخلوي ومعدّله (انظر الشكل 37-5).

ولأنّ الخلايا النباتية غير متحركة، فإنّ شكل النّبات يعتمد بشكل أساسي على مستوى انقسام الخلايا. ويتحكم فيه التغير في شكل الخلايا بعد تمددها نتيجة لدخول الماء فيها بالخاصية الأسموزية (الشكل 37-9). إنّ موقع الصفيحة الخلوية يحدد اتجاه الانقسام، ولكلّ من الأنابيب الدقيقة والآكتين دورٌ في تحديد موقع الصحيفة الخلوية. للهرمونات النباتية وعوامل أخرى تأثيرٌ في ترتيب حزم الأنابيب الدقيقة على السطح الداخلي للغشاء البلازمي؛ إذ تقوم هذه الأنابيب الدقيقة بتوجيه ترسب السليولوز في أثناء تكوين جدار الخليّة حول الخلايا الحديثة وخارجها (انظر الشكل 36-2) حيث تقوّى أربعة من الجوانب الستة للجدار بالسليولوز بشكل أكبر، وتصبح الخليّة قادرة على النمو والزيادة في الحجم في اتجاه الجانبين الأقل دعمًا وتقوية (الشكل 37-9 ب).

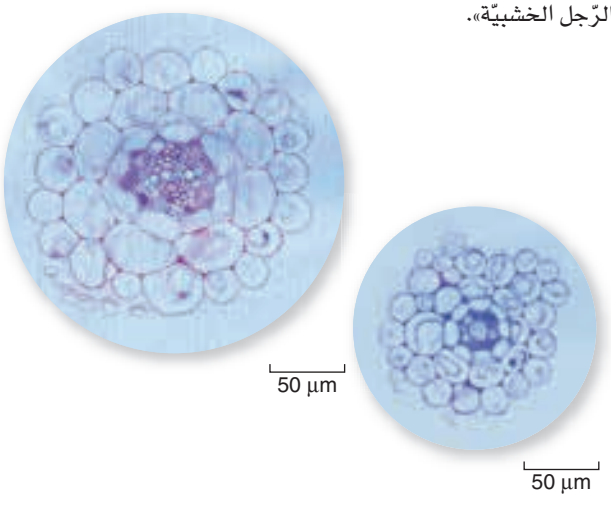
لقد تمّ الحصول على معلومات حول عملية التّشكّل على مستوى الخليّة من خلال نباتات طافرة قادرة على الانقسام، ولكن دون القدرة على التحكم في اتجاه أو مستوى التمدد في الخليّة. إنّ عدم تكوين النّسيج المولد للجذور في الطّفرة *hobbit* هو أحد الأمثلة على هذا. عندما يبدأ النّسيج الأولي سابق الكامبيوم في التمايز إلى الجذور ينظم الجين *WOODEN LEG*، (*WOL* الشكل 37-10)انقسامًا حرجًا موازيًا لسطح الجذر. ودون هذا الانقسام، فإنّ أسطوانة الخلايا المتكونة التي يُفْتَرَضُ أنْ تكون اللحاء تكون مفقودة، ويتكوّن الخشب فقط، ما يعطي الجذر اسم «الرّجل الخشبيّة».



الشكل 37-9

الانقسام والتمدد الخلوي

أ. يُحَدِّدُ ترتيب الأنابيب الدقيقة مستوى تكوين الصفيحة الخلوية، وكذلك جدار الخليّة الحديث. ب. لا تحتوي جوانب الخليّة النباتية جميعها كميات متساوية من التقوية السليولوزية. عند امتصاص الماء، تتمدد الخليّة في الاتجاه الذي يحتوي على أقل مستوى من تقوية الجدار.



الشكل 37-10

الجين WOODEN LEG ضروريّ لتكوين اللّحاء. يحتوي النّبات نوع طفرة *wol* (على اليمين) كمية أقل من النّسيج الوعائي من النّبات الْبَرِّيّ لرشاد الجدران *Arabidopsis* (على اليسار) الذي يتكوّن من الخشب فقط.

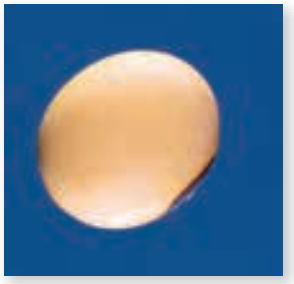
في بداية مراحل التّكوين الْجنينيّ، يمكن لمعظم الخلايا أن تشكّل أنواعًا كثيرة من الخلايا والأعضاء بما فيها الأوراق. عند استمرار عملية التّكوين، تتركز الخلايا ذات القدرات المتعددة في مناطق الخلايا المولدة. تتشكّل أنواع عدة من الأنسجة المولدة في الوقت الذي تكتمل فيه عملية التّكوين الْجنينيّ، وتدخل البذرة مرحلة السكون. بعد الإنبات، يستمر النّسيج المولد الْقُمِّيّ بإضافة الخلايا للجذور النامية وقمم المجموع الخضرى. مثلًا، تنقسم الخلايا المولدة القمية في نبات الذرة كلّ 12 ساعة، منتجة ½ مليون خليّة كلّ يوم في نبات الذرة النامي. ويمكن للأنسجة المولدة الجانبية أنْ تؤدي إلى زيادة سُمك بعض النباتات، ولكن الأنسجة المولدة بين العقدية في سيقان الأعشاب تؤدي إلى زيادة في الطول.

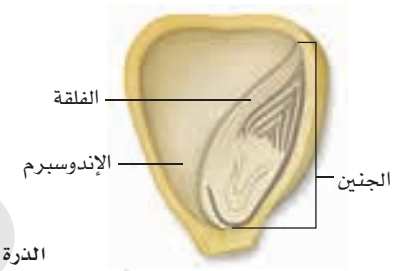
تتشكّل المغذيات المخزونة خلال عملية التّكوين الْجنينيّ

تحدث ثلاث خطوات رئيسة خلال التّكوين الْجنينيّ في النباتات الزّهريّة: الخطوة الأولى هي تكوين مصدر غذائي يوفر للجنين مصدرًا للطاقة خلال الإنبات، إلى أنْ يمتلك القدرة على القيام بالبناء الضّوئي. في النباتات الزّهريّة، يُنتج الإخصاب المزدوج الإندوسبرم للتغذية، وفي النباتات معراة البذور يكون الطّور الجاميتي الأنثوي مصدرًا للغذاء (انظر الفصل الـ 30). الخطوة الرئيسة الثانية هي تمايز أنسجة البويضة (من الطّور البوغي الأم) ليكوّن غلافًا صلبًا يوفر الحماية للجنين. تدخل البذرة عندئذ مرحلة السكون معلنة بذلك انتهاء عملية التّكوين الْجنينيّ. أما الخطوة الثالثة المهمة في النباتات الزّهريّة فهي تَحَوُّلُ جدار الخباء أو الكربلة إلى ثمرة، التي كثيرًا ما تصاحب التّكوين الْجنينيّ. وسوف يتمّ التطرق إلى كلّ من عمليات تكوين البذرة والإنبات إضافة إلى تكوين الثّمار في نهاية هذا الفصل، في حين سنركز في هذا الجزء على الغذاء المخزون.

يتمّ بناء النشا والدهون والبروتينات خلال مراحل التّكوين الْجنينيّ. توجد بروتينات التخزين في البذرة بكميات كبيرة؛ لأنّ الجينات المسؤولة عن تكوينها كانت الأولى التي قام علماء البيولوجيا الجزئية باستنساخها. إنّ توفير مصادر غذائية هو أحد التطورات التي ترفع من قدرة الجنين على البقاء والعيش.

ينقل الطّورُ البوغي في النباتات الزّهريّة الغذاءَ عبر الحامل. (في النباتات معراة البذرة، يقوم الحامل فقط بدفع الجنين إلى موقع قريب من الطّور الجاميتي الكبير الأنثوي الذي يُعَدُّ المصدر الغذائي) يحدث هذا بالتزامن مع تكوين الإندوسبرم الذي يوجد في النباتات الزّهريّة فقط (لوحظ وجود الإخصاب المزدوج في نوع من النباتات معراة البذور هو *Ephedra*). ويكون تكوين الإندوسبرم موسعًا أو ضَيِّقًا.





الشكل 37-11

الإندوسبرم في بذور الذّرة والفول. تحتوي بذور الذرة على إندوسبرم يبقى عند نضج البذرة إلا أن الإندوسبرم يختفي في بذور الفول، وتقوم فلقات الجنين بوظائف تخزين الغذاء.

في نبات جوز الهند، يكون الإندوسبرم (الحليب) سائلًا، وفي الذرة صلبًا، وفي الذرة البيضاء يتمدد بالحرارة ليكون جزءًا أبيض قابلًا للأكل. في الفول والبازيلاء، يستخدم الإندوسبرم خلال تكوين الجنين، ويتمّ خزن الغذاء في الفلقات الطّريّة والسّميكة (الشكل 37-11). ولأن آلية البناء الضّوئي مُصَمّمة للاستجابة للضّوء فإنّ من الضروري قيام البذرة بخزن المواد الغذائية؛ لمساعدتها على الإنبات والنمو، إلى الوقت الذي يصبح فيه النّبات البوغي النامي قادرًا على القيام بعملية البناء الضّوئي. تستخدم البذور المغمورة في التربة بأعماق كبيرة غذاءها المخزون كلّه في عملية التّنفّس قبل الوصول إلى السّطح والضّوء القادم من الشّمس.

يتشكل المجموع الجذري - الخضري والمحور القطري خلال عملية التّكوين الْجنينيّ. الجنين الناضج له خطة جسم بسيطة، وله القدرة على بناء المجموع الجذري والخضري من الأنسجة المولدة القمية بعد الإنبات. إضافة إلى ذلك يخزّن الإندوسبرم أو الفلقات الغذاء.

2-37 البذور

تحصل أحداث ذات أهمية كبيرة خلال المراحل الأولى لتكوين الجنين في النباتات الزّهريّة:

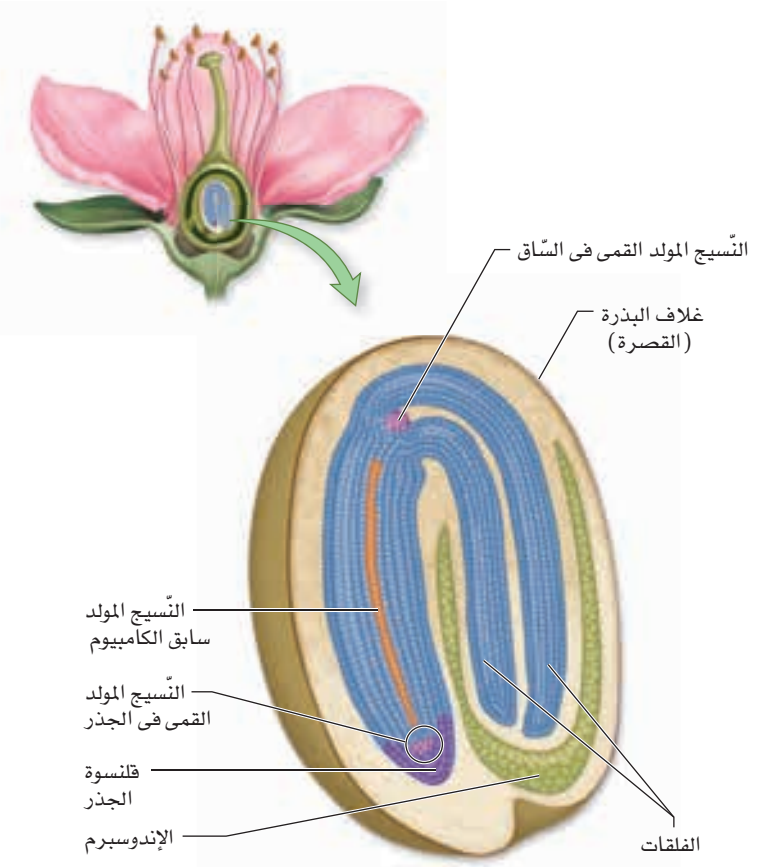
توقف التّكوين الْجنينيّ: في كثير من النباتات، تتوقف مراحل التّكوين الْجنينيّ مباشرة بعد تمايز الأنسجة المولدة والفلقات. الغلاف الخارجي - طبقات الخلايا الخارجية للبويضة - تشكّل **غلاف البذرة أو القصرة Seed Coat** غير المنفذ نسبيًّا الذي يحيط بالبذرة ذات الجنين الساكن والغذاء المخزون (الشكل 37-12).

تحمي البذورُ الجنينَ

تُعَدّ البذرةُ وسيلةً لانتشار الجنين إلى مناطق بعيدة. ونظرًا لكونها محاطة بطبقات واقية، فإنّ البذرة تمكّن الجنين النباتي من العيش في بيئات يمكن أنْ تميت النّبات الناضج.

وتُعدّ البذرة تطورًا مهمًّا لأربعة أسباب على الأقل، هي:

1. تحافظ البذرة على مرحلة السّكون خلال الظروف غير الملائمة، وتؤجل تكوّن النّبات ونموّه إلى المدة التي تتوافر فيها ظروف أفضل. وإذا كانت الظروف متوسطة، فإن النباتات تستطيع أنْ تجازف في السّماح لبعض البذور بالإنبات والإبقاء على بعضها الآخر في مراحل السّكون.
2. توفّر البذرةُ الحمايةَ القصوى للنبات الصّغير في مرحلة تكوينه الأكثر حساسية.
3. تحتوي البذور على الغذاء المخزون الذي يُمَكِّنُ النّبات اليانع من النّموّ والتّشكّل قبل أنْ يبدأ نشاط عملية البناء الضّوئي.
4. وربما قد يكون الأكثر أهمية هو أن البذور تطورت لتلائم الانتشار، وبذلك تُسَهِّلُ هجرة الطّرز الجينية النباتية إلى مواطن جديدة.



الشكل 37-12

تكوين البذرة. غُلِّفُ البويضة الناضجة هذه في النّبات الزهري تكوِّنُ غلافَ البذرة. لاحظ نمو الفلقتين بشكل منحنٍ لتلائم الحجم المحدد للبذرة بصورة جيدة. في بعض الأجنة، يكون النّسيج الْقُمِّيّ المولد للمجموع الخضري قد بدأ تكوين بعض بادئات الأوراق.

استقصاء

هل هذا جنين لذات الفلقة أم لذات الفلقتين؟

أ.

ب.

الشكل 37-13

تساعد الحرائق على تحرر البذور في بعض أنواع الصنوبر. تستطيع الحرائق القضاء على نبات الصنوبر البالغ، ولكنها تشجع نموّ الجيل اللاّحق. أ. مخاريط نبات الصّنوبر محكمة الإغلاق، ولا تستطيع البذورُ التي تحميها الحراشف الانفصال والتّحرّر. ب. تؤدي الحرارة العالية إلى تحرّر البذور.

حال تشكّل غلاف البذرة، تتوقف معظم الأنشطة الحيوية في الجنين. وتحتوي البذرة الناضجة على ما يقارب 5-20% ماء. في هذه الظروف، تكون البذرة والنّبات الصغير داخلها على درجة عالية من الاستقرار. والسببُ في توقف نمّوها بشكل أساسي هو الجفافُ المتزايد والحادُّ في الجنين، والانخفاضُ المصاحبُ في الأنشطة الحيويّة. لا يمكن للإنبات أنْ يحدث إلاّ بعد وصول الماء والأكسجين إلى الجنين؛ في هذه الأثناء، يمكن أنْ يتشقق غلاف البذرة بالخدش، أو بالتجميد والتذويب المتعاقِبَيْن. والمعروف أنّ البذور في بعض النباتات تبقى حية مئات السنين، وفي بعض الحالات النادرة، آلاف السنوات.

التكيفات الخاصة بالبذور تحسن فرص الحياة

كثيرًا ما تساعد تحورات خاصة في ضمان إنبات البذور فقط تحت ظروف ملائمة. ففى بعض الأحيان، توجد البذور داخل مخاريط صلبة لا تنفتح إلا إذا تعرضت لحرارة النيران (الشكل 37-13). تؤدي هذه الخاصيّة إلى إنبات البذور في مناطق مفتوحة دمرت الحرائق نباتاتها، وأصبحت المواد الغذائية متوافرة بكميات كبيرة، بعد أن خرجت البذور من النباتات التي حُرِقَتْ.

تنبت بذور نباتات أخرى فقط عند غسل أحد المثبطات الكيميائية من غلاف البذرة وإزالته، وبذلك تضمن إنباتها فقط عند توافر كميات كافية من الماء. إضافة إلى أن بذورًا أخرى لا تنبت إلا بعد مرورها في أمعاء الطيور أو الثدييات أو بعد تقيئها، حيث يضعف غلاف البذرة، ويُضمن انتشار البذور. وفى بعض الحالات، يمكن أنْ تنبت بذور النباتات المنقرضة في بعض المناطق تحت ظروف بيئية أفضل، وبذلك تعود النّبات إلى تلك المنطقة.

تُمكّن البذورُ الأجنةَ من البقاء ساكنة مددًا طويلة من الزمن، بحيث تكون محفوظة من الظروف البيئيّة الصعبة. وتزداد القدرة على انتشار الجنين بسبب البذور.

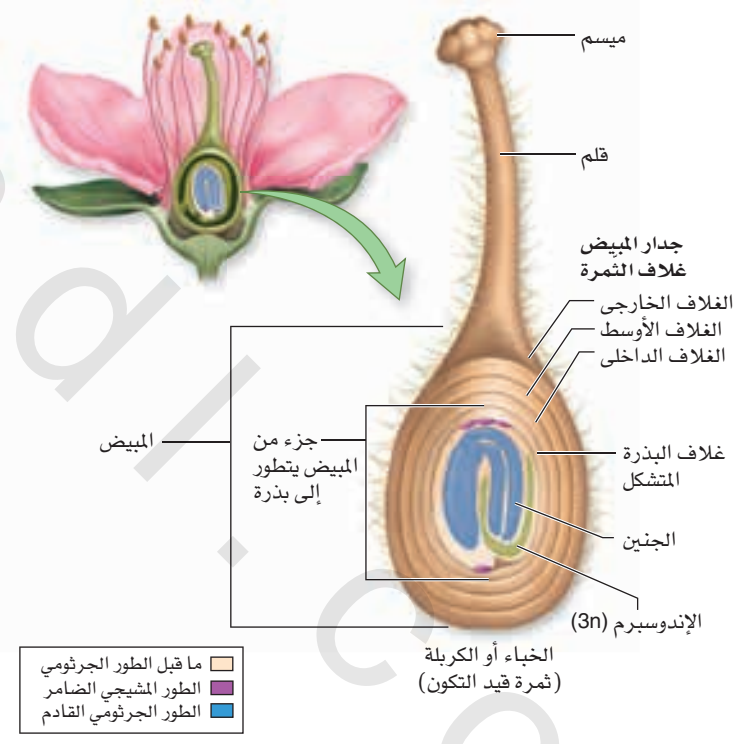
3-37 الثّمار

يعتمد بقاء أجنة النباتات الزّهريّة على قيد الحياة على تكوين الثّمرة، وتكوين البذرة أيضًا.

ببساطة، تعرف **الثّمار Fruits** بأنها مبايض (خباء أو كرابل) ناضجة. يبدأ مبيض الزهرة بالتحول إلى ثمرة خلال تكوين البذرة (الشكل 37-14). وفي بعض الحالات، يُسَبِّبُ وقوعُ حبوب اللقاح على الميسم بدءَ عمليات تكوين الثّمرة، ولكن على الأغلب، يتمّ تناسق فى تكوين كلّ من الثّمرة، وغلاف البذرة، والجنين، والإندوسبرم بعد حصول عملية التّلقيح. ويمكن أحيانًا أن تتكون الثّمار دون تكوين البذور. ففي نبات الموز، على سبيل المثال، يحصل إجهاض للبذرة، ولكنها تنتج مبايض ناضجة صالحة للأكل. ولذلك، فإنّ الموز يتكاثر لاجنسيًّا؛ لأنه لا يُكَوِّنُ أجنَّةً.

يبدي شكل الثّمرة التكيفات البيئية

تتكون الثّمرة بطرق متعددة، وتظهر فيها أشكال عدة من التحورات الملائمة للانتشار. إن وجود ثلاث طبقات في غلاف المبيض الذي يُسمّى غلاف الثّمرة *Pericarp*، يمكن أن يؤدي إلى تكوين أشكال نهائية محددة مسؤولة عن التنوع في الثّمار؛ طريّ وجافّ وصلب. يوضح (الشكل 37-15) بعض الفروق بين أنواع من الثّمار.



الشكل 37-14

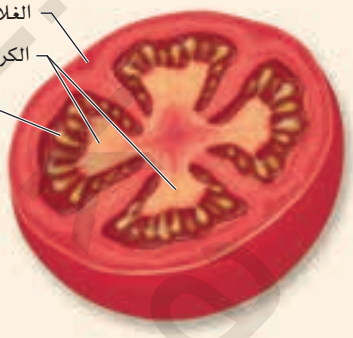
تكوين الثّمرة. غلاف الخباء أو الكربلة (المبيض) يتكوّن من ثلاث طبقات: الخارجية، والوسطى، والداخلية. وتدخل في تكوين الثّمرة في الأصناف النباتية المختلفة طبقةٌ واحدةٌ، أو هذه الطبقات جميعها.

استقصاء

يبين الشكل ثلاثة أجيال. اكتب مستوى العدد الكروموسومي للأنسجة في هذه الأجيال.

الثّمرة العنبية الحقيقية

أجزاء غلاف الثّمرة جميعها طرية، مع أنه قد توجد طبقة جلدية رقيقة. تحتوى الثّمرة العنبية على عدد مضاعف من البذور فى واحد أو أكثر من المبايض. تحتوى زهرة البندورة على أربع كرابل مندمجة، وتحتوى كل كربلة على عدد من البويضات التى تتحول إلى بذور.



ثمرة بقولية

تنفتح على طول حافتي الكربلة مع وجود بذور مرتبطة بالحواف. الفول والبازيلاء، بعكس الثّمار الطرية، الطبقات الثلاث للمبيض لا تتغلظ بشكل كثيف. غلاف الثّمرة جاف بشكل تام عند النضج.

الشكل 37-15

أمثلة على بعض أنواع الثّمار. يبين الشكل الخصائص المميزة لكلّ نوع من أنواع الثّمار أسفل الصورة. الثّمار الجافة: تمثل البقوليات والسمارا ثمارًا جافة. تفتح البقوليات، وتخرج منها البذور، ولكن هذا لا يحصل في ثمار السمارا. الثّمار الطرية، الحسلة البسيطة، العنبية الحقيقية: تنشأ من زهرة واحدة ومبيض واحد مكون من واحد أو أكثر من الكرابل. الثّمارُ المتجمعةُ والثّمارُ المتضاعفةُ ثمارٌ مركبةٌ طريةٌ تنشأ من أزهار تحتوي على أكثر من مبيض، أو من مجموعة من الأزهار.

الثّمار البسيطة الطرية الحسلية

تحتوي على بذرة واحدة داخل جزء صلب: مثل الخوخ، والكرز. كلّ طبقة فى غلاف الثّمرة مختلفة فى التركيب والوظيفة، ويكوّن الغلافُ الداخليُّ الجزءَ الصّلب.

الثّمار المتجمعة

تتكون من مجموعة من المبايض لزهرة واحدة. مثل الفراولة، والتوت الأسود. بخلاف البندورة، لا تكون المبايض ملتحمة، ولا تغطى بغلاف متصل.

السمارة (ثمرة مجنحة)

غير متفتحة، لها أجنحة تتكون من الأنسجة الخارجية مثل ثمار القيقب.

الثّمار المضاعفة

تكون كلّ زهرة ثمرة حول ساق واحدة. تلتحم الثمار كما يحصل فى الأناناس.

أ.

ب.

جـ.

د.

الشكل 37-16

الثّمار التي تنشرها الحيوانات. أ. الثّمار العنبية الحمراء اللامعة لنبات صريمة الجَدّي *Lonicera hispidula* شديدة الجذب للطيور. عندما تأكلها الطيور، قد تحملها إلى مسافات بعيدة، أما بداخلها أو ملتصقة بأرجلها أو أجزاء أخرى من الجسم، لأن لبّ الثّمار يحتوي موادّ لزجة. ب. سوف تعرف أنك اقتربت من ثمار نبات *Cenchrus incertus*، فأشواكها تمكنها من الالتصاق مع جسم أيّ من الحيوانات التي قد تمر بالقرب منها. جـ. يمتلك نبات الهندباء الكاذب *Pyrrhopappus carolinianus* مظلة تجعلها قابلة للانتشار عن طريق الرّياح. د . تنبت ثمرة نبات نخل جوز الهند *Cocos nucifera* على الشواطئ الرّمليّة. تُعَدُّ ثمرة جوز الهند من أهم الثّمار للإنسان في المناطق الاستوائية، وقد انتشرت وتوطنت في كثير من الجزر من خلال جرفها مع أمواج الماء.

من ناحية التّكوين الْجنينيّ، تُعَدُّ الثّمارُ أعضاء مثيرةً للاهتمام؛ لأنها تحتوي على ثلاثة أطوار جنينية في عبوة واحدة. فغلاف البذرة والثّمرة تعود للطور البوغي السابق. وما يتبقى من الطّور الجاميتي الذي ينتج البيضة يوجد في البذرة المتشكلة، ويمثل الجنين الطّور البوغي اللاّحق.

تُمكن الثّمار النباتات الزّهريّة من الوجود في مناطق شاسعة

إضافة إلى الطرق المختلفة التي تتكون فيها الثّمار، فإنها تمتلك وسائل متخصصة للانتشار. الثّمار الطرية غالبًا ما تكون ذات ألوان كالأسود، والأزرق، والأحمر اللامع، وتنتشر هذه الثّمار في العادة عن طريق الطيور أو الفقريات الأخرى (الشكل 37-16أ). وتمامًا كما في الأزهار الحمراء، فإنّ الثّمار الحمراء تشير إلى وجود كميات كبيرة من الغذاء. وعندما تأكل الطيور أو الحيوانات الأخرى هذه الثّمار، فإنها تحمل بذورها من منطقة إلى أخرى، وبذلك تنقل النباتات من بيئة إلى أخرى. عادة، تحتاج مثل هذه البذور إلى وجود غلاف صلب مقاوم لأحماض المعدة والأنزيمات الهاضمة.

الثّمارُ ذات الأشواك والخطافات كما في نبات البَر الشوكي Burrs (الشكل 37-16ب) ممثلةٌ لأصناف كثيرة من النباتات الموجودة في الغابات الشمالية ذات الأوراق المتساقطة. مثل هذه الثّمار غالبًا ما تنتشر عن طريق الثدييات كالإنسان عندما تلتصق بالفرو أو الملابس. يقوم السنجاب وغيره من الثدييات المشابهة بنشر الثّمار وطمرها مثل البلوط والمكسرات الأخرى، وينبت بعضُها عند توافر الظروف الملائمة، مثل المدة التي تعقب ذوبان الثلج في الرّبيع.

الثّمار الأخرى مثل القيقب والدردار والمُران، لها أجنحة تساعدها على الانتشار عن طريق الرياح. أما السّحلبيّات فلها بذور صغيرة جدًا كجزيئات الغبار يمكن لها أن تنتشر عن طريق الرياح. ويُعَدُّ نبات الهندباء مثالًا آخر لنباتات تنتشر ثمارها عن طريق الرياح (الشكل 37-16جـ)، وتنتشر نباتات أخرى مثل عشبة الحليب، والصفصاف، وخشب القطن بالطريقة نفسها. وهناك تحورات تمكن من الانتشار عن طريق الماء منها وجود فراغات هوائية محاطة بأغشية غير منفذة، تمنع نفاذ الماء. ينتشر جوز الهند وغيره من النباتات التي توجد على الشواطئ بصورة منتظمة بطفوها على سطح الماء (الشكل 37-16د). ويعد هذا النوع من الانتشار مهمًّا في وجود النباتات وتوطنها في الجزر البعيدة، مثل جزر هاواي.

لقد تمّ التوصل حسابيًّا إلى أن بذور 175 نوعًا من النباتات الزّهريّة قد وصل إلى جزيرة هاواي، وقد كان ثلث هذا العدد تقريبًا من أمريكا الشمالية. ومن ثمّ تمّ تطورها إلى نحو 970 نوعًا من الأنواع النباتية الموجودة هناك اليوم. بعض هذه البذور انتقل عن طريق الرّياح، وبعضها الآخر نُقِلَ عن طريق ريش الطيور وأمعائها، إضافة إلى أنواع أخرى وصل طافيًا عبر مياه المحيط الهادي. ويُعَدّ الانتشار مهمًّا حتى لنباتات الأراضي الأمريكية وهاواي، وهذه الأهمية تخص النباتات ذات البيئة المتقطعة، مثل أعالي الجبال، والمناطق المغمورة بالماء أو الصخور ذات الاتجاه الشمالي.

الثّمارُ ابتكارٌ في النباتات الزّهريّة؛ تتكون من جدار الخباء أو الكربلة لحماية البذور والمساهمة بشكل كبير في انتشار الأجنة.

4-37 الإنبات

عندما تكون الظروفُ مناسبةً يخرجُ الجنينُ من حالة الجفاف التي كان فيها، ويبدأ باستغلال الغذاء المخزون لينمو. تتضمن عملية **الإنبات Germination** عدة مراحل. ويميزها عادة **خروج الجذير Radicle** (الجذر الأولي) عبر غلاف البذرة.

تُحَفِّزُ إشارات وظروف خارجية عملية الإنبات

تبدأ عملية الإنبات عندما تمتص البذرةُ الماءَ، وتستأنف فيها عمليات الأيض. تستطيع البذرة امتصاص كميات كبيرة من الماء. ويؤدي الضغط الأسموزي المتولد داخل البذرة، والذي يكون كبيرًا، إلى تحطيم غلافها. فى هذه الأثناء، يُعَدُّ توافر الأكسجين ضروريا للجنين النامي. فالنباتات كالحيوانات تمامًا؛ تحتاج إلى الأكسجين للقيام بعملية التنفس الخلوي. إلا أن عددا قليلًا من النباتات لها بذور قادرة على الإنبات بنجاح تحت مستوى سطح الماء، فنبات الأرُزِ مثلا طوّرَ قدرة على تحمل الظروف اللاهوائية.

ومع أن البذور الساكنة قد تمتص كمية كافية من الماء، وتقوم بعملية التنفس، وتصنع البروتينات و RNA، ويبدو أنها تقوم بأيض طبيعى، إلا أنها لا تستطيع الإنبات دون وجود إشارات إضافية من البيئة. هذه الإشارات قد تكون ضوءا بطول موجة معينة، وبشدة مناسبة، أو مجموعة من الأيام ذات الحرارة المنخفضة، أو ببساطة مرور فترة أيام ذات حرارة ملائمة للإنبات.

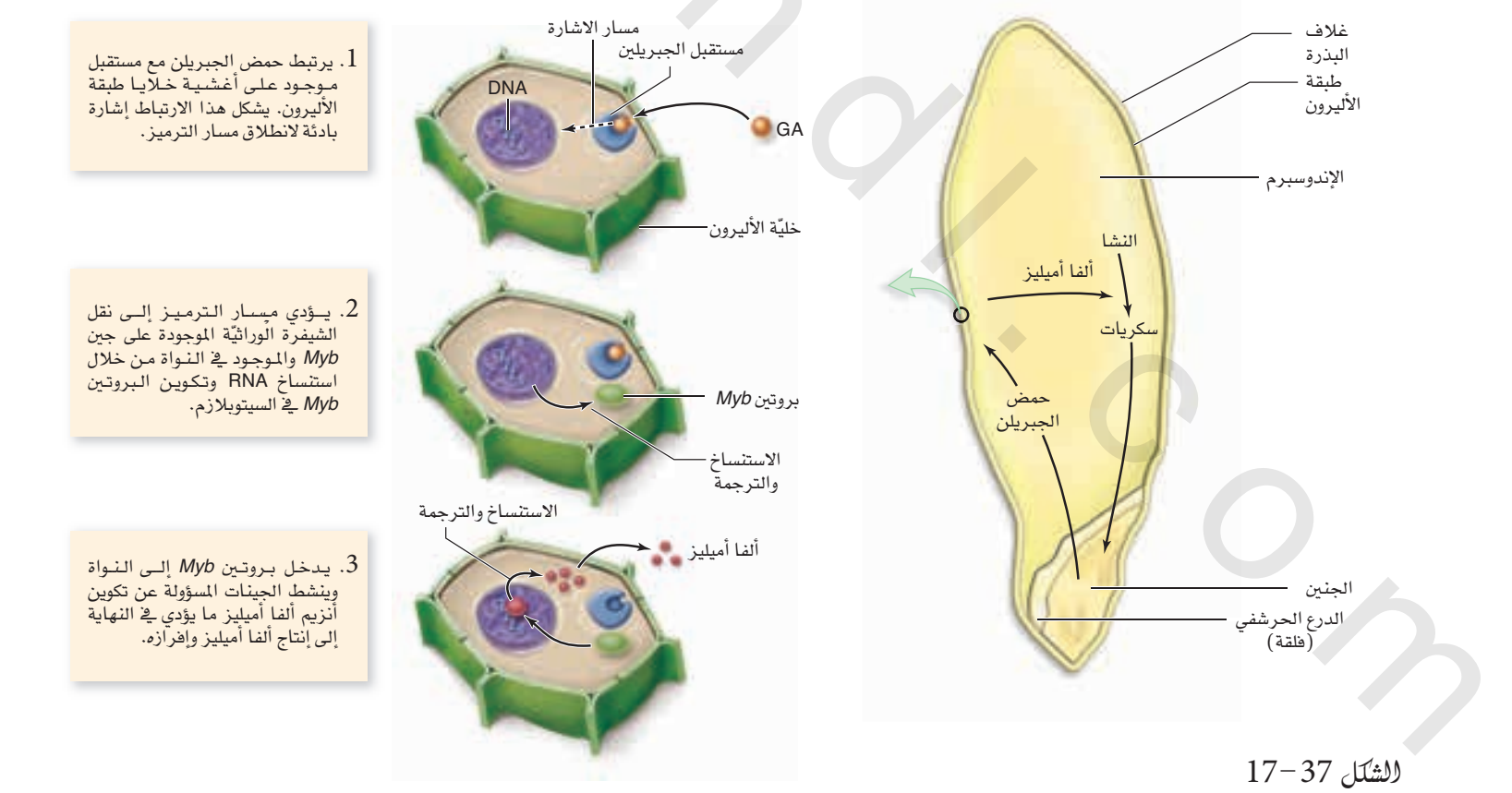
لا تنبت بذور عدة نباتات إلا إذا تمّ **ارتباعها Stratified**؛ أي بقاؤها لفترة زمنية معينة تحت درجات حرارة منخفضة. تمنع هذه الظاهرة نموَّ بذور النباتات التي توجد في المناطق ذات الفصول الباردة من الإنبات، حتى انتهاء فترة الشتاء، وبذلك تحمي النباتات اليانعة من ظروف البرودة القاسية.

تحدث عملية الإنبات تحت درجات حرارة تمتد من 5° إلى 30° س مع أن بعض الأصناف النباتية والبيئات لها مدى حراري أقل لحصول الإنبات. لا تنبت بعض أنواع البذور حتى تحت أفضل الظروف، وفى بعض الأنواع تبقى نسبة كبيرة من البذور ساكنة مدة غير محدودة من الزمن موفرة بذلك مستودعًا جينيًّا له أهمية تطورية كبيرة للمجموعات النباتية القادمة. وتسمى البذور، غير النابتة فى التربة في منطقة معينة **بنكَ البذورِ Seed bank**.

يدعم الغذاء المخزون حياة البادرة النامية

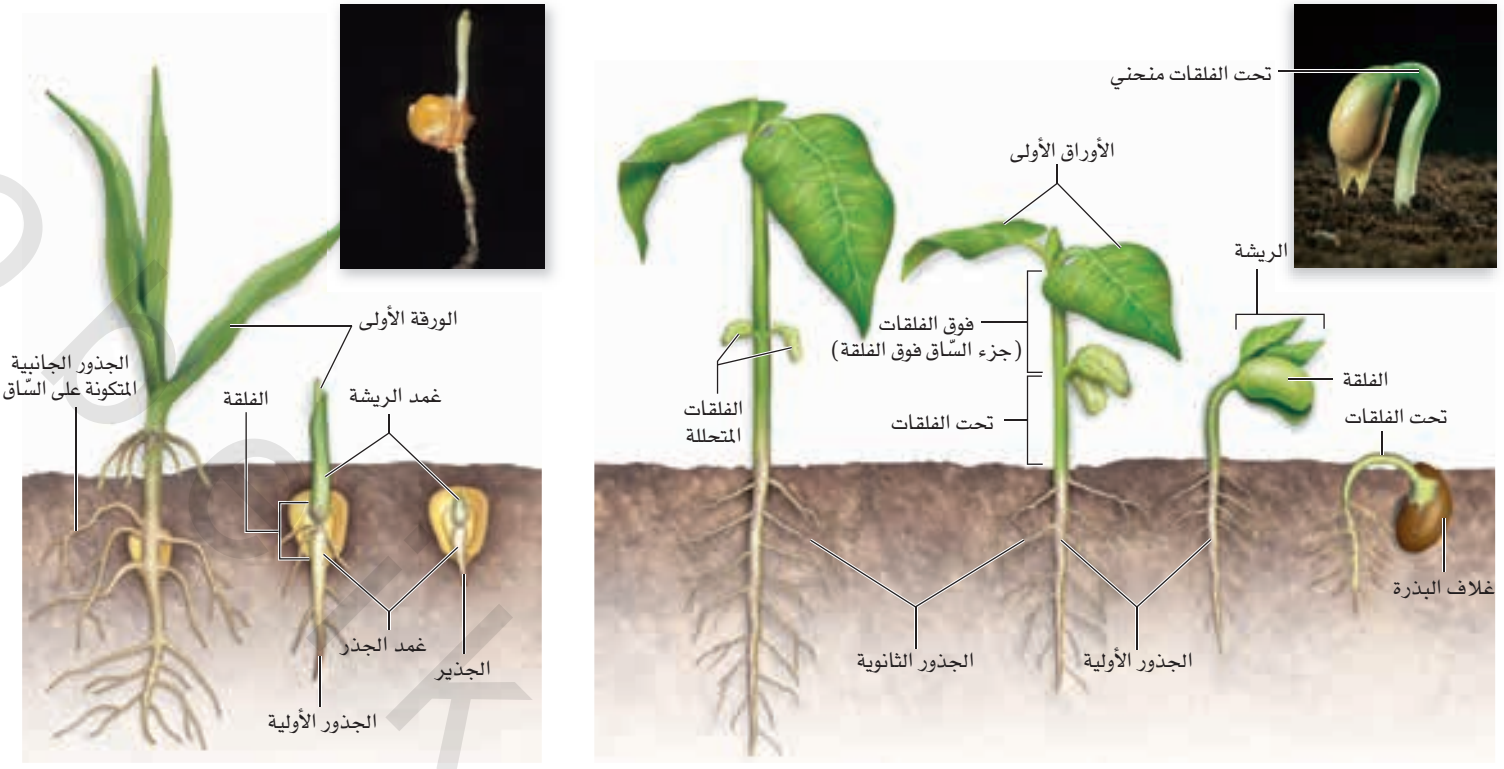
يحصل الإنبات عندما تصبح الظروف الداخلية والخارجية جميعها ملائمة. تحتاج عملية الإنبات وبداية تكون النبات إلى استهلاك الطاقة المخزونة في حبيبات النشا الموجودة داخل البلاستيدات **المخزنة للنشا** (بلاستيدات غير ملونة تخزّن النشا) **Amyloplasts**، وفي أجسام بروتينية. تُعَدُّ الزيوت والدهون غذاء مخزونًا في بعض أنواع البذور. خلال عملية الإنبات، يتمّ تبسيط هذه المواد وتحليلها لإنتاج كلّ من الجليسرول والأحماض الدهنية التي تستخدم لإنتاج الطاقة عبر عملية التنفس الخلوي، ويمكن تحويلها إلى سكر الجلوكوز. واعتمادًا على نوع النّبات، فإنّ أيًّا من هذه الأشكال من الغذاء المخزون يمكن أنْ يُخَزنَ في الجنين أو في الإندوسبرم.

في بذور الحبوب، تتحور الفلقة الأحادية إلى تركيب كبير يُسمّى **الدرعَ الحرشفيَّ Scutellum** (الشكل 37-17). يُستخدم الغذاء المخزون بكميات كبيرة في



الشكل 37-17

التنظيم الهرموني لنمو البادرات



الشكل 37-18 الإنبات.

المراحل المبينة هي: أ. نبات ثنائي الفلقة – الفاصوليا *Phaseolus vulgaris* و ب. نبات أحادي الفلقة – الذرة *Zea mays*. لاحظ أنّ انحناءَ تركيب يدعى تحت الفلقات (الجزء الموجودة أسفل الفلقات) يحمي القمة النامية الغضة في ساق نبات الفاصوليا خلال خروجها من التربة. تتمّ حماية جذير الذرة من خلال طبقة واقية تسمى غمدَ الجذر، إضافة إلى قلنسوة الجذر الموجودة في كلّ من الفاصوليا والذرة. يوفّرُ غلافٌ مكوّنٌ من مجموعة من الخلايا، ويدعى غمدَ الريشة بدلًا من تحت الفلقات الحمايةَ لقمة السّاق النابتة في الذّرة.

هذا التركيب في بداية عملية الإنبات. ويوفر الدرع الحرشفي لاحقًا خلال تكوين البادرة تركيبًا ناقلًا للغذاء من الإندوسبرم إلى أجزاء الجنين المختلفة.

يُعَدُّ استهلاك النشا المخزون خلال إنبات البذور من أفضل الأمثلة على كيفية عمل الهرمونات خلال التّكوين الْجنينيّ للنبات (الشكل 37-17). يقوم الجنين بإنتاج حمض الجبريلين – وهو هرمون يشكل إشارة للخلايا المشكلة للطبقة الخارجية من الإندوسبرم والمسماة **طبقة الأليرون Aleurone** لتبدأ بإنتاج الأنزيم ألفا أميليز. هذا الأنزيم مسؤول عن تحلل النشا الموجود في الإندوسبرم بشكل يدعى أميلوز إلى سكريات بسيطة تمر عبر الدرع الحرشفي إلى الجنين.

يستطيع حمض الأبسيسيك، وهو هرمون آخر مهم في إحداث السكون في البذور، أن يمنع تحلل النشا. وتنخفض مستويات هذا الحمض عندما تبدأ البذرة امتصاص الماء (عمل الهرمونات النباتية تمّ تغطيته في الفصل الـ 41).

تأخذ النباتات الحديثة موقعها في البيئة، وتبدأ بعملية البناء الضّوئي

خلال اندفاع الطّور البوغي عبر غلاف البذرة، توجه نفسها استجابة للبيئة، بحيث تنمو جذورها نحو الأسفل، وساقها نحو الأعلى. تتكون النموات الحديثة عن طريق أنسجة مولدة حساسة يتمّ حمايتها من أخطار البيئة إلى أنْ يصبح المجموع الخضري قادرًا على القيام بعملية البناء الضّوئي، ويبدأ تشكّل المراحل بعد الجنينية ونموّها. يوضح (الشكل 37-18) عملية الإنبات، وما يتبعها من عمليات تكوين جنيني لجسم النّبات في ثنائية الفلقات وأحادية الفلقة. تتمّ حماية السيقان والجذور المتكونة في النباتات والجذور المتكونة في النباتات أحادية الفلقة عن طريق طبقات نسيجية إضافية تُدعى غمد الرّيشة *Coleoptile* التي تحيط بالسويقة، وغمد الجذر *Coleorhiza* الذي يحيط بالجذير. إستراتيجيات أخرى تتمثل في وجود جزء منحنٍ من السّاق المتكون ليحمي السّاق خلال اندفاعها نحو سطح التربة، وبذلك فإنّ الأنسجة ذات الجدران القوية تساعد الاندفاع خلال التربة.

إنّ طريقة خروج الجذير والسويقة من البذرة خلال عمليات الإنبات تختلف من نبات إلى آخر؛ ففي معظم النباتات، يخرج الجذير قبل السويقة، ويقوم بتثبيت النّبات المتكون (البادرة) في التربة (انظر الشكل 37-18). في نباتات مثل البازيلاء والذرة، تبقى الفلقات تحت سطح التربة، وفي نباتات أخرى، مثل الفاصوليا، والفجل والأبصال، ترتفع الفلقات فوق سطح التربة. وفي هذه الحالة، قد تصبح الفلقات خضراء تساعد على عملية البناء الضّوئي، وتغذية النّبات المتكون، وقد تجفّ، وتتساقط بسرعة في حالات أخرى. وتعدّ المدة الزمنية من بداية عملية الإنبات إلى تكوين النّبات الحديث حرجةً لبقاء النّبات؛ لأنّ النّبات الحديث يتّصف بحساسية كبيرة للأمراض والجفاف.

تشترك عوامل داخلية وخارجية في تنظيم انطلاق عملية الإنبات، حيث يتبع ذلك انتقال الغذاء إلى الجنين لتغذيته إلى أن يتكوّن المجموع الخضري، وتتمكن النباتات من القيام بعملية البناء الضّوئي.

مراجعة المفاهيم

37-1 تكوين الجنين

تبدأ عمليات التّكوين الْجنينيّ في النباتات الزّهريّة عندما يتمّ إخصاب خليّة البويضة وانقسام الزّيجوت الناتج. الإخصاب الثنائي ينتج مصدرًا للغذاء – الإندوسبرم. (الشكل 37-1).

- الانقسام الأول في الزّيجوت غير متناظر، وينتج خليتين: إحداهما صغيرة والأخرى كبيرة، حيث تستمر كلاهما في الانقسام.
- تؤدي انقسامات الخليّة الكبيرة إلى تكوين الحامل الطويل الذي ينقل الغذاء إلى الجنين المتكون (الشكل 37-2).
- الانقسامات الأولى في الخليّة الصغيرة تؤدي إلى تكوين تركيب كروي يشكّل محور الجنين (الشكل 37-5).
- يعتمد محور الجذر – المجموع الخضري على موقع الخلايا نسبة إلى الحامل. فالخلايا القريبة من الحامل تصبح النّسيج الْقُمِّيّ النامي للجذر، في حين تكوِّن الخلايا في الطرف الآخر النّسيجَ الْقُمِّيّ النامي للسويقة، ويتمّ تنظيم تكوين هذه الأنسجة بشكل منفصل.
- يتكوّن المحور القطري من الخلايا التي تنقسم لاحقًا بشكل موازٍ وعمودي على سطح الجنين.
- تتشكّل ثلاثة أنواع من الأنسجة بشكل قطري حول محور الجذر – المجموع الخضري، هي: النّسيج المولد للحزم الوعائية، والنّسيج المولد الأساسي، والنّسيج المولد الأدمي.
- يكوّن النّسيجُ الداخليُّ المولِّدُ للحزم الوعائيّة النّسيجَ الوعائيَّ لينقلَ الماء والغذاء.
- يكوّن النّسيجُ المولِّدُ الأساسيُّ معظمَ الأنسجة الجنينية التي تخزِّنُ الماء والغذاء.
- يكوّن النّسيجُ المولِّدُ الأدميُّ نسيجَ البشرة الذي يحمي النّبات من الجفاف، والثّغور التي تُنَظِّمُ تبادل الغازات، وتقلل من خسارة الماء.
- يتشكل الجنين النباتي نتيجة للاختلاف في مستوى ومعدل الانقسامات الخلوية وَتشَكُّل الخلايا.
- يتجدد شكل النّبات من خلال المستوى الذي تنقسم فيه خلاياه.
- تكوّن المرحلةُ الكرويةُ بروزاتٍ تسمى الفلقات، ويكون عددُها واحدةً (أحادية الفلقة) أو اثنتين (ثنائية الفلقة).
- يتشكل النّسيج المولد الْقُمِّيّ بنهاية عملية التّكوين الْجنينيّ، وتصبح البذور ساكنة.
- خلال التّكوين الْجنينيّ، تقوم النباتات الزّهريّة بثلاث خطوات مهمة وحرجة: أ- خزن الغذاء في الفلقات أو الإندوسبرم. ب- تمايز خلايا البويضة وأنسجتها لتكوين غلاف البذرة. جـ- تميز أنسجة الخباء أو الكربلة (المبيض) لتكوين الثّمار.

37-2 البذور (الشكل 37-12)

يحمي غلافُ البذرةِ غير المنفذ الجنينَ الساكنَ، ويمنعُ حصول الإنبات حتى يحين الوقت الذي تصبح فيه الظروف الْبيئيّة ملائمة.

- تُعدّ البذور تكيفية من خلال أربعة طرق، هي:
  1. تبقى ساكنة خلال الظروف غير الملائمة.
  2. تحمي النّبات المتكون عندما يكون شديد الحساسية.
  3. توفر الغذاء للجنين، حتى يحين الوقت الذي يصبح فيه قادرًا على إنتاج غذائه بنفسه.
  4. تسهل الانتشار.
- يتطلب الإنبات أن يصبح غلاف البذرة منفذًا لتمكين الماء والأكسجين من الوصول إلى الجنين.
- تضمن تحورات خاصة أن يتمّ الإنبات فقط عندما تصبح الظروف ملائمة. يمكن أن يصبح غلاف البذرة ضعيفًا من خلال الحرائق، أو عند مرور البذرة في الجهاز الهضمي لبعض الحيوانات، أو التجميد والتذويب المتتابعين.
- يحصل الإنبات في بعض النباتات فقط عند توافر كميات كافية من الماء لغسل بعض المواد الكيميائية المانعة لعملية الإنبات في غلاف البذرة.

37-3 الثّمار (الشكل 37-14)

يعتمد بقاء أجنة النباتات الزّهريّة على نضج البذور داخل الثّمار المتكونة.

- الثّمارُ مبايض ناضجة، ويتوافق تكوينها مع تطوّر كلّ من الجنين والإندوسبرم وغلاف البذرة.
- يعتمد نوع الثّمار على مصير غلاف الثّمرة (جدار الكربلة). فالثّمار قد تكون طرية أو صلبة، وقد تكون بسيطة (أحادية الكربلة)، أو متجمعة (مجموعة كرابل)، أو مضاعفة (أكثر من زهرة).
- الثّمار فريدة؛ لأنها تحتوي على أنسجة مثل غلاف البذرة المتشكل من الطّور البوغي السابق وبقايا الطّور الجاميتي المكون للبيضة والجنين، الذي يشكل الطّور البوغي القادم.
- تمتلك الثّمار آليات عدة تمكنها من الانتشار. فقد تؤكل وتنتقل عن طريق الحيوانات، وقد تُدْفَنُ في أماكن مختلفة عن طريق الحيوانات الآكلة للأعشاب. ويمكن أنْ تلتصق على بعض الحيوانات عن طريق الأشواك أو الخطافات، وبذلك تنتقل إلى مسافات طويلة. ويمكن أن تحملها الرّياح، أو تنتقل طافية على سطح الماء.

37-4 الإنبات

تحفز ظروف داخلية وخارجية عملية الإنبات التي يحددها ظهور الجذير أو الجذر الأولي عبر غلاف البذرة، حيث يقوم بتثبيت النّبات المتكون في التربة.

- تبدأ عملية الإنبات بعد امتصاص البذرة للماء والأكسجين اللازم للأنشطة الحيوية المختلفة.
- في كثير من الأحيان، تحتاج عملية الإنبات إلى إشارات بيئية مثل ضوء بطول موجات محددة، ودرجات حرارة ملائمة للإنبات، أو ارتباع (فترة من درجات الحرارة المنخفضة).
- تحتاج عملية الإنبات إلى مصدر للطاقة، مثل النشا المُخَزَّن في البلاستيدات المخزنة، أو البروتينات والدّهون والزّيوت.
- تبدأ عمليات أيض النشا من خلال نشاط هرمون حمض الجبريلين الذي يعطي الإشارة للطبقة الخارجية من الإندوسبرم، أي طبقة الأليرون لإنتاج أنزيم ألفا أميليز. ويمكن أنْ يُثَبَّطَ أيضُ النشا عن طريق حمض الأبسيسيك.
- تُحمى الجذور والسيقان المتكونة عن طريق أنسجة إضافية في النباتات أحادية الفلقة. وفي ثنائية الفلقة الحقيقية، يُمكن حمايتها عن طريق الجزء المنحنى من السّاق الذي يخرج أولًا قبل القمة النامية (الشكل 37-18).
- يمكن للفلقات الوجود تحت مستوى سطح التربة أو فوقه، ويمكن أنْ تصبح قادرة على القيام بعملية البناء الضّوئي. أو ببساطة، يمكن أن تجف، وتتساقط عند انتهاء محتوياتها من الغذاء المخزون.
- عندما يصبح المجموع الخضري قادرًا على القيام بعملية البناء الضّوئي، يدخل النّباتُ الغضُّ فترة التّكوين والنمو بعد الْجنينيّ.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. الطّفرة التي تفقد وظيفة الجين المشكل للحامل في نبات رشاد الجدران تؤدي إلى تكوين جنينين في الذرة. بعض دراسة التعبير عن هذا الجين في الأجنة البرية المبكرة تجد كمياتٍ كبيرةً من mRNA المستنسخ من جين الحامل في خلايا الحامل قيد التطور. الوظيفة المحتملة لبروتين الحامل هي:
   أ. حثّ تكوين النّسيج الْجنينيّ.
   ب. حثّ تكوين نسيج الحامل.
   جـ. تثبيط التّكوين الْجنينيّ للحامل.
   د. تثبيط تكوين الحامل في الجنين.
2. يمكن للتكوين الْجنينيّ النباتي أن يتغير إذا عُكس عمل الجينات *SHOOTMERISTEMLESS (STM)*، و*MONOPTEROUS (MP)* بالصورة:
   أ. المحور الْجنينيّ – الحامل سوف يُعكس.
   ب. المحور الْجنينيّ – الحامل سوف يتضاعف.
   جـ. المحور الْجنينيّ – المجموع الخضري سوف ينعكس.
   د. المحور الْجنينيّ – المجموع الخضري سوف يتضاعف.
3. الفرق الأكثر وضوحًا وخصوصًا بين التكوينين الجنينيين: النباتي والحيواني هو:
   أ. تتكون النباتات من بيضة غير مخصبة، في حين تتكون الحيوانات من بيضة مخصبة.
   ب. بينما تحافظ الخلايا النباتية على موقعها بشكل نسبي بعد انقسامها، تتشكّل الحيوانات بطريقة تتضمن حركة الخلايا في الجنين.
   جـ. أجنة النباتات تحتوي على مصدر غذائي، في حين أنّ على الأجنة الحيوانية الحصول على الغذاء منذ بداية تكوينها.
   د. تنتج الأجنة النباتية غذاءها من خلال عملية البناء الضّوئي.
4. الشيء الذي لا يظهر واضحًا عند النظر إلى الجنين النباتي هو:
   أ. القول: إنّ النّبات أحادي أو ثنائي الفلقات.
   ب. التنبؤ بالموقع الذي ستكون فيه السّاق.
   جـ. التنبؤ بالموقع الذي سيكون فيه الجذر.
   د. معرفة الوقت الذي ستنبت فيه البذرة.
5. الشيء غير الصحيح بالنسبة إلى بذور النباتات الزّهريّة بعد نضجها هو:
   أ. يوجد الغذاء المخزون في الفلقات أو في الإندوسبرم.
   ب. كلّ من القمة النامية المولدة للساق والجذر موجودة.
   جـ. تكون الأنسجة الناضجة متصلة مع الحامل.
   د. بقاء الجنين متصلا مع الحامل.
6. أطول مدة يمكن أن تبقى فيها البذرة ساكنة هي:
   أ. أيام. ب. أسابيع.
   جـ. أشهر. د. سنوات.
7. الثّمار أعضاء معقدة مختصة في نشر البذور. النّسيج الذي لا يشارك في تكوين الثّمرة الناضجة هو النسيج:
   أ. البوغي من الطّور السابق. ب. الجاميتي من الطّور السابق.
   جـ. البوغي من الطّور اللاحق. د. الجاميتي من الطّور اللاحق.
8. إذا أردت التأكد من أنّ البذرة ستفشل في الإنبات، فإنّ الطريقة الأكثر نجاحًا في هذا المجال هي:
   أ. منع تشرب الماء وامتصاصه. ب. منع الجفاف.
   جـ. منع الإخصاب. د. منع الانتشار.
9. يؤثر فقدان الجين المسؤول عن تكوين أنزيم ألفا أميليز في إنبات البذور في أنه:
   أ. سوف يمنع تشرب البذور للماء.
   ب. سوف يصاب الجنين بالمجاعة.
   جـ. لن يتشقق غلاف البذرة.
   د. سوف تنبت البذور قبل أوانها أو بشكل ناقص.
10. العبارة الخطأ في عملية التّكوين الْجنينيّ هي:
   أ. تؤدي الهرمونات دورًا بسيطًا في عملية التّكوين الْجنينيّ التامة.
   ب. كثير من خطوات التّكوين الْجنينيّ تحددها الجينات.
   جـ. تتطوّر بادئات الجذور والسيقان خلال التّكوين الْجنينيّ.
   د. لا شيء مما ذكر.
11. العامل الذي يُعَدّ ضروريًّا لعملية الإنبات هو:
   أ. الأكسجين. ب. ثاني أكسيد الكربون.
   جـ. الضّوء. د. أ + ب.
12. الفلقات:
   أ. تنشأ من القمة النامية للساق.
   ب. تبقى نشطة مدة طويلة خلال حياة النّبات.
   جـ. توجد على شكل أزواج في ثنائية الفلقة وواحدة في أحادية الفلقة.
   د. لا شيء مما ذكر.
13. إذا كان النّبات لا يحتوي على جين *WOODEN LEG* فإنه:
   أ. لن يكون قادرًا على نقل الماء إلى الأوراق.
   ب. سيكون خاليًا من اللحاء والخشب.
   جـ. سيكون غير قادر على نقل الغذاء العضوي المتكون خلال عملية البناء الضّوئي.
   د. كلّ ما ذكر.
14. إذا كانت البذرة النابتة لا تحتوي على حامل، فمن المحتمل أنها:
   أ. لن تتطور لعدم نقل الغذاء من الإندوسبرم إلى الجنين.
   ب. سوف تقوم بعملية البناء الضّوئي حالًا.
   جـ. سوف تنمو بسرعة لتصعد فوق سطح التربة.
   د. سوف تتكون بشكل صحيح.

أسئلة تحدٍّ

1. إذا كنتَ تقومُ بكتابة سيناريو فيلم خيال علمي عن أفضل طريقة حياة لحيوان ونبات يمكن أنْ تُستخدمَ لعمل نوع خارق من المخلوقات. اشرح أسس التّكوين النباتي التي ستدخلها في تكوين هذا النوع.
2. وُجِدَتْ أقدمُ البذور التي يمكن أن تنبت بنجاح في منطقة Yukon في المنطقة القطبية الكندية عام 1950. استخدام طريقة تحديد العمر بالكربون المشع يثبت أن عمر البذور نحو 10,000 سنة. اشرح الطرق أو الآليات التي استخدمَتْها هذه البذور لتبقى ساكنة هذه المدة الطويلة من الزمن.
3. كيف يمكن أن تكون نجاحات التكاثر في النباتات الزّهريّة قد تغيرت فيما لو تكونت البذور دون ثمار؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

Open Learning

الفصل 38

النقل في النباتات

Transport in Plants

موجز المفاهيم

38-1 آليات النقل

- *تؤدي تغيرات موضعيّة إلى نقل المواد مسافات طويلة.*
- *تنظم القدرة المائية حركة الماء خلال النبات.*
- *تحفّز القنوات المائية الخاصية الأسموزية.*
- *التدرج في القدرة المائية من الجذور إلى الساق والأوراق يُمكّن النقل.*

38-2 امتصاص الماء والمعادن

- *توجد ثلاثة ممرات للنقل خلال الخلايا.*
- *النقل عبر البشرة الداخلية انتقائي (اختياري).*

38-3 النقل في الخشب

- *الضغط الجذري موجود حتى عند غياب النتح.*
- *الأوعية والقصيبات تهيئ للنقل الكُتَلي (الحجمي).*

38-4 معدل النتح

- *تفتح الثغور، وتغلق لتوازن احتياجات النبات من الماء وثاني أكسيد الكربون.*
- *يؤدي الضغط المائي في الخلايا الحارسة إلى فتح الثغور وإغلاقها.*
- *تؤثر العوامل البيئية في معدلات النتح.*

38-5 الاستجابة للإجهاد المائي

- *تتضمن تكيفات النبات للجفاف إستراتيجيات للحد من فقدان الماء.*
- *تتضمن استجابة النبات للغمر المائي بعض التغيرات الهرمونية قصيرة الأمد، وتكيفات طويلة الأمد.*
- *يتضمن تكيف النبات للملوحة الزائدة طرقًا للإزالة.*

38-6 النقل في اللحاء

- *تُنقل المواد العضوية في النبات إلى الأعلى وإلى الأسفل.*
- *الفرق في الضغط المائي يدفع عملية النقل في اللحاء.*

مقدّمة

تعاني النباتات التي تعيش على سطح اليابسة تحديين مهمين: الحفاظ على توازن غذائي ومائي، وتوفير دعم تركيبي كافٍ لإبقاء النباتات تنمو بشكل قائم. ينقل النسيج الوعائي الماء والمعادن والمركبات العضوية مسافات كبيرة. وفي حين يسمح النمو الثانوي في النسيج الوعائي للأشجار أن تصل إلى ارتفاعات كبيرة، فإن التوازن المائي وحده يحافظ على النباتات العشبية بشكل قائم. تخيل الخلية النباتية كالبالون المائي الذي يضغط على الجوانب الداخلية لصندوق طري الجوانب مع بالونات أخرى/ خلايا صندوقية مرتبة فوق بعضها. إذا حصل في سلسلة البالونات تسريب مائي، فإن قوام هذا التركيب سوف يتلاشى وتنهار الصناديق. إن كيفية نقل الماء، والمعادن، والجزيئات العضوية بين الجذور والسيقان لنباتات صغيرة وطويلة ستشكل موضوع هذا الفصل.

openkoni.com

1-38 آليات النقل

كيف يتم نقل الماء من الجذور إلى أعلى جزء في نبات بطول 10 طوابق؟ طوال حياة الإنسان كان الكثير يفكرون في سؤال كهذا. لا تحتوي النباتات على نسيج عضلي أو جهاز دوري كالحيوانات ليقوم بضخ السوائل لأجزائها كافة. وعلى كل حال، فإن الماء يتحرك عبر جدران الخلايا النباتية إلى بروتوبلازم الخلايا عبر وصلات خلوية تسمى البلاسودسماتا، والأغشية الخلوية، وعناصر ناقلة متصلة تغطي أجزاء النبات جميعها (الشكل 38-1). يدخل الماء أولًا إلى الجذور، ومن ثم ينتقل إلى الأوعية الخشبية، أو النسيج الوعائي الداخلي العميق في النبات. يصعد الماء في هذه الأوعية نتيجة لمجموعة من العوامل، وبعض هذا الماء يخرج من خلال الثغور في الأوراق (الشكل 38 - 2).

تؤدي تغيرات موضعية إلى نقل المواد مسافات طويلة

تنتقل جزيئات الماء والأملاح المذابة أطول المسافات في الأوعية الخشبية. فمثلًا، عند دخول الماء الأوعية الخشبية لنبات الخشب الأحمر، فإنه يمكن أن يُنقل إلى الأعلى مسافة تصل إلى 100م. بعض الدفع القادم من ضغط الماء الداخل إلى الجذور يشارك في هذا النقل، ولكن معظم القوة هي قوة السحب الناتجة عن عملية **النتح Transpiration** أو تبخر الماء من طبقات رقيقة في الثغور. تتكون قوى السحب هذه لأن جزيئات الماء متماسكة مع بعضها (قوى التماسك)، وملتصقة مع جدران الأوعية الخشبية (قوى الالتصاق). والنتيجة تكوين عمود ثابت من الماء يصل إلى ارتفاعات طويلة.

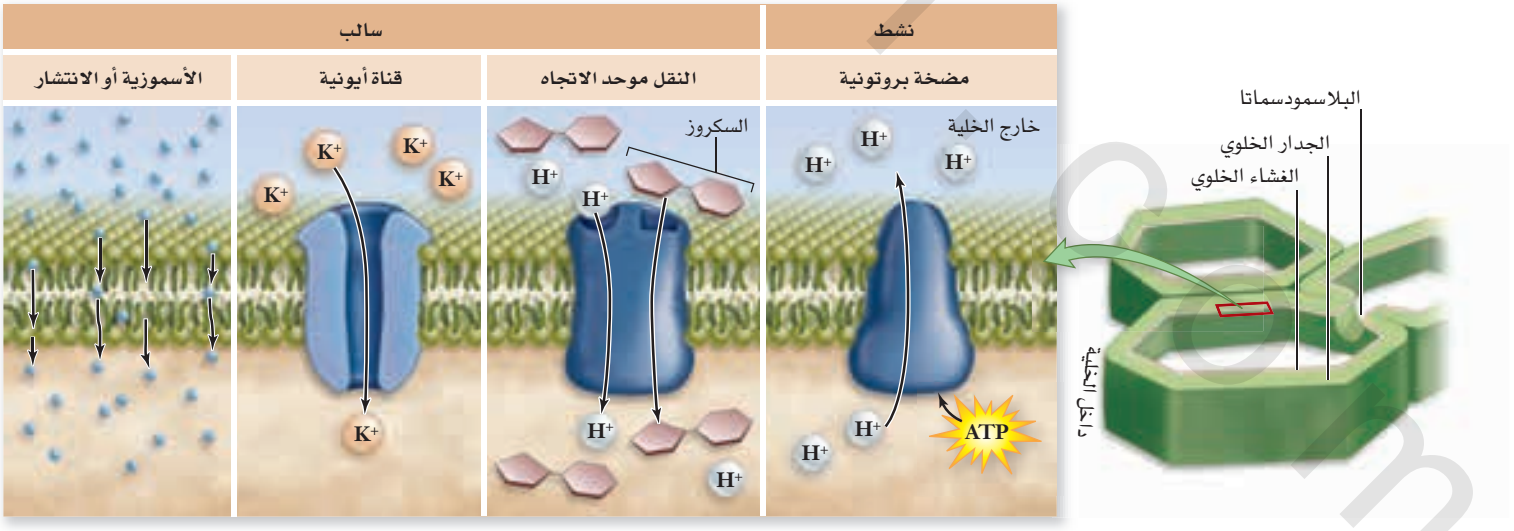
إن انتقال الماء على مستوى الخلية يقوم بدور مهم في النقل الكتلي (النقل بكميات كبيرة) للماء في النبات، ولكن إلى مسافات أقصر. ومع أن الماء يمكن أن ينتشر عبر الأغشية، فإن الأيونات المشحونة والمواد العضوية بما فيها السكروز، تحتاج إلى نواقل بروتينية لإدخالها عبر الأغشية. تكوِّن بعض البروتينات الموجودة في الأغشية قنوات تسمح للمواد بالانتشار من خلالها. تحتاج بعض النواقل البروتينية الأخرى إلى الطاقة لنقل المعادن والمغذيات الأخرى من تراكيز منخفضة إلى تراكيز أعلى. غالبًا، توفّر مضخاتُ البروتونات المعتمدة على ATP الطاقة للنقل النشط، حيث يؤدي نشاطها إلى تكوين فرق في تركيز البروتونات عبر الغشاء. التركيز غير المتساوي للأملاح (مثلًا الأيونات والجزيئات العضوية) تؤثر بدورها في حركة الماء عبر الأغشية. وباستخدام المعلومات حول تركيز الأملاح داخل الخلية وخارجها يمكن التنبؤ في اتجاه حركة الماء.

تنظم القدرة المائية حركة الماء خلال النبات

يشرح علماء النبات القوى التي تعمل على الماء داخل النبات بمصطلح القدرة. القدرة تمثل الطاقة الحرة (القدرة على عمل شيء؛ انظر الفصل الـ 6). **القدرة المائية Water potential** تختصر بالحرف اللاتيني psi (Ψ_w) وتستخدم للتعرف إلى الاتجاه الذي سيتحرك فيه الماء. من المهم تذكّر أن الماء يتحرك من الخلية أو المحلول الذي له قدرة مائية أعلى إلى الخلية أو المحلول الذي له قدرة مائية أقل. تقاس قيم القدرة المائية بوحدات ضغط تسمى **ميجاباسكال Megapascal (MPa)**. إذا فتحت حنفية المطبخ أو الحمام بشكل تام، فإن ضغط الماء يكون بين 0.2 و 0.3 ميجاباسكال.

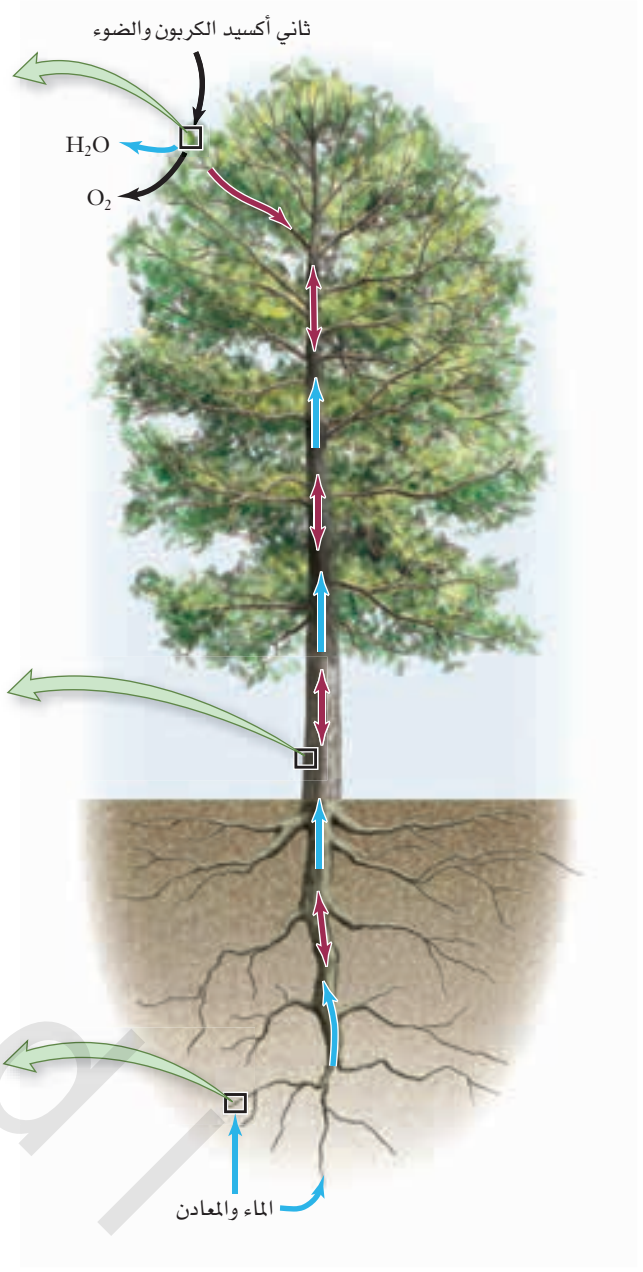
حركة الماء بالخاصية الأسموزية

إذا وضعت خلية نباتية في الماء، فإن تركيز الأملاح داخلها أعلى من المحلول الخارجي، وبذلك يتحرك الماء إلى الخلية عن طريق **الخاصية الأسموزية Osmosis** وهذا أمر تتذكره من خلال مناقشة الأغشية في الفصل الـ 5. تتمدد الخلية، وتضغط على الجدار الخلوي، وتحدث ما يسمى الامتلاء *Turgid* ويؤدى ذلك إلى ازدياد ضغط الامتلاء داخل الخلية. وعلى العكس من ذلك، إذا وضعت الخلية في محلول ذي تركيز مرتفع من السكروز، فإن الماء يخرج من الخلية، ويقل ضغط الامتلاء، ويبتعد الغشاء عن جدار الخلية كلما صغر حجم الخلية. تسمى هذه العملية **البلزمة Plasmolysis**. وإذا فقدت الخلية كميات مائية كبيرة، فإنها ستموت. إن تغيرًا بسيطًا في حجم الخلية يؤدي إلى تغير كبير في ضغط الامتلاء، وعندما يساوي ضغط الامتلاء صفرًا، فإن معظم النباتات تصاب بالذبول.



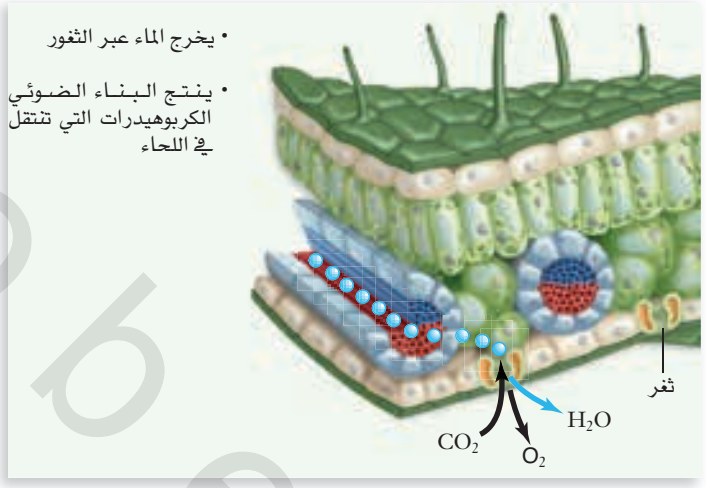
الشكل 38-1

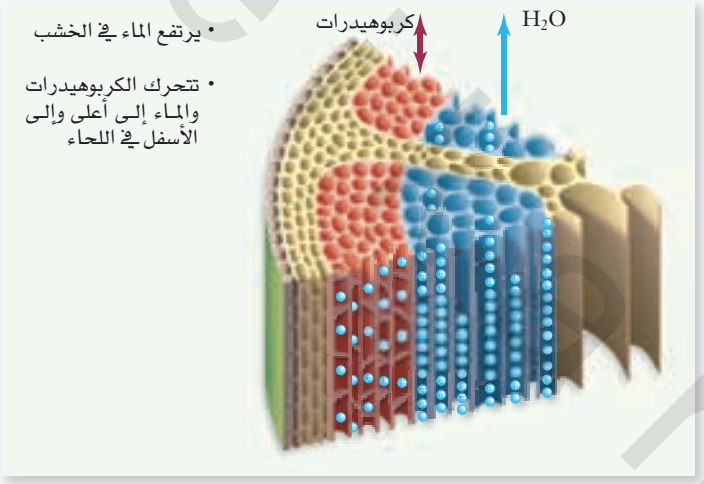
النقل بين الخلايا. يمكن للماء والمعادن والجزيئات العضوية أن تنتشر عبر الأغشية، إما بشكل نشط، أو غير نشط، عن طريق نواقل موجودة على الأغشية، أو تتحرك عبر البلاسودسماتا.

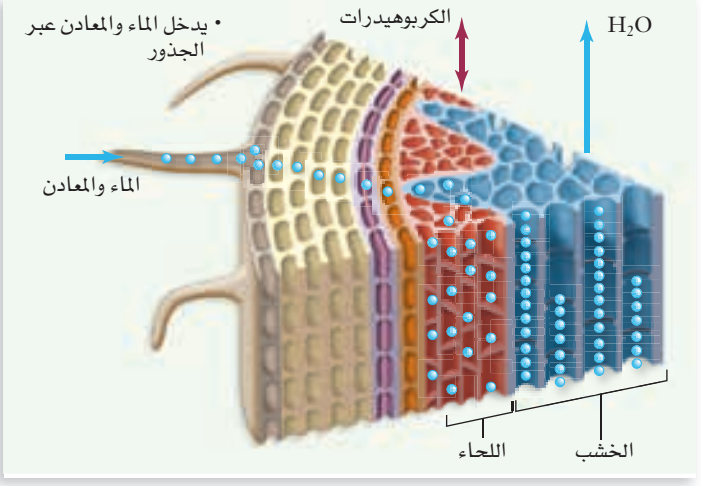


الشكل 38–2

حركة الماء والمعادن عبر النبات. يبين هذا الشكل مسار حركة الماء والمعادن عند دخولها النبات، ومرورها خلاله، وخروجها منه.





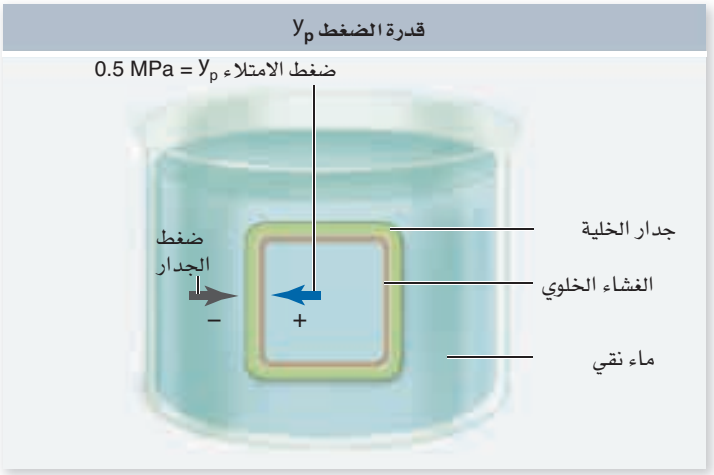


حساب القدرة المائية

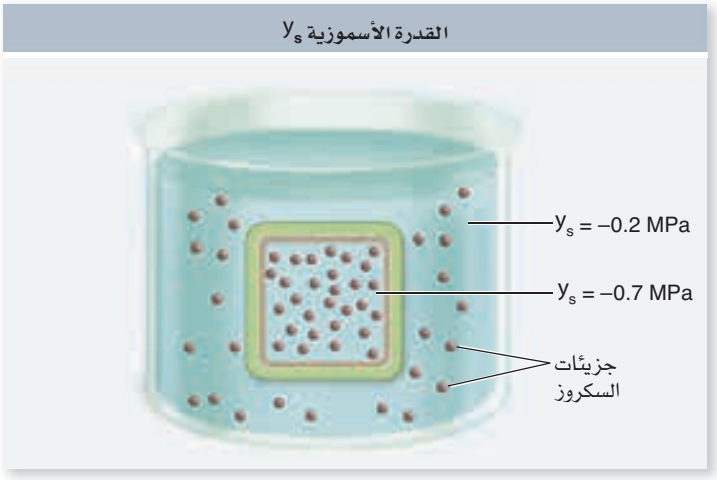
إن التغير في الضغط المائي الداخلي للخلايا يمكن معرفته بدقة من خلال احتساب القدرة المائية للخلية والمحلول المحيط بها. هناك مكونان يشكلان القدرة المائية، هما: (1) القوى الفيزيائية مثل الجدار الخلوي للخلية النباتية، وقوى الجاذبية الأرضية. (2) تركيز الأملاح في كل محلول.

وبمصطلحات القوى الفيزيائية، فإن مقدار قوى الجاذبية الأرضية صغير جدًا، وغالبًا ما يُهمل في الحسابات، إلا إذا تم التعامل مع نباتات طويلة. ويشار إلى ضغط الامتلاء الداخلي الناتج عن الضغط على جدار الخلية **بقدرة الضغط Pressure Potential** (Ψ_p). وكلما زاد ضغط الامتلاء، فإن Ψ_p تزداد. إن دورقًا يحتوي على الماء وكمية من السكروز المذاب غير محاط بغشاء خلوي أو جدار. المحاليل هنا ليس لها ضغط امتلاء، ومن ثم، فإن Ψ_p له = صفرًا **MPa**. (الشكل 38–3 أ).

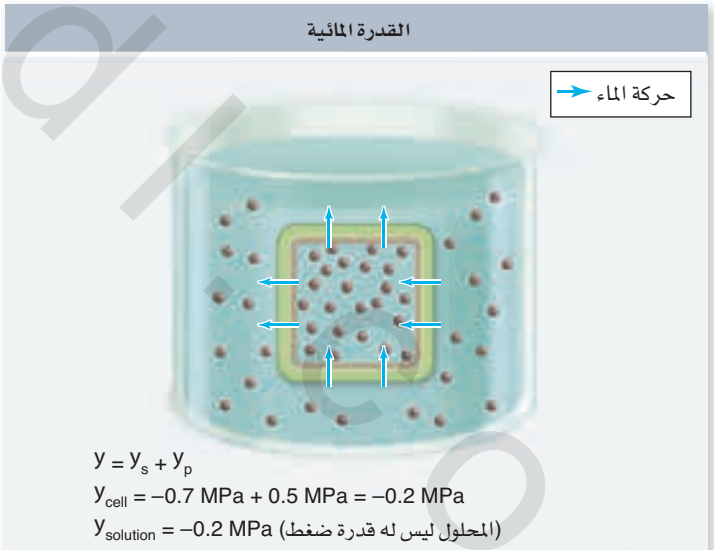
تنشأ القدرة المائية أيضًا نتيجة للتوزيع غير المتساوي للأملاح على طرفي الغشاء، التي تؤدي إلى حصول الخاصية الأسموزية. إن الضغط على طرف الغشاء الذي



أ.



ب.



جـ.

الشكل 38–3

حساب قيمة القدرة المائية. أ. يضغط جدار الخلية في اتجاه معاكس لضغط الماء الداخلي للخلية. ب. باستخدام قيم القدرة الأسموزية المعطاة، تنبّأ في اتجاه حركة الماء اعتمادًا على قيم القدرة الأسموزية فقط. جـ. القدرة المائية الكلية = مجموع Ψ_S و Ψ_p. يتحرك الماء إلى داخل الخلية؛ لأن Ψ_w للمحلول يقل عن Ψ_w للخلية.

يحتوي على تركيز ملحي أكبر يمنع حصول الخاصية الأسموزية، وأقل قيمة للضغط تكفي لإيقاف هذه الخاصية تكون متناسبة مع **القدرة الأسموزية للمذاب Solute potential** (Ψs) (الشكل 38–3 ب). الماء النقي له قدرة أسموزية تساوي صفرًا، وكلما زاد تركيز الأملاح في المحلول، فإنها تؤدي إلى خفض القدرة الأسموزية Ψs (أصغر من صفر MPa). المحلول المحتوي على كمية أكبر من الأملاح له قدرة أسموزية أكثر سالبية، والماء يتحرك من المحلول الذي له قدرة أسموزية ذات قيمة سالبة قليلة إلى المحلول الذي له قيمة قدرة أسموزية Ψs أكثر سالبية. في (الشكل 38–3 جـ)، الخلية لها قدرة أسموزية Ψs أكثر سالبية من المحلول المحيط بها؛ وبذلك يتحرك الماء إلى داخل الخلية.

قيمة القدرة المائية الكلية للخلية النباتية هي مجموع قيم قدرة الضغط والقدرة الأسموزية؛ إنها تمثل القيمة الكلية لطاقة القدرة المائية في الخلية.

$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_s$$

عندما توضع الخلية في ماء نقي له قدرة مائية تساوي صفرًا – إلا إذا كان تحت ضغط – فإن الماء سوف يدخل الخلية؛ لأن القدرة المائية للخلية أكثر سالبية (الشكل 38–3 جـ). وعند وضع الخلية في محلول له قدرة مائية تساوي القدرة المائية للخلية، فإن الماء سيكون قادرًا على التحرك في الاتجاه الذي يؤدي إلى التوازن – كل من الخلية والمحلول لهما القدرة المائية نفسها Ψ_w (الشكل 38–4). ويمكن للقدرة الأسموزية Ψ_s وقدرة الضغط Ψ_p للمحلول والخلية أن يختلفا، ولكن المجموع (Ψ_w) يجب أن يكون متساويًا.

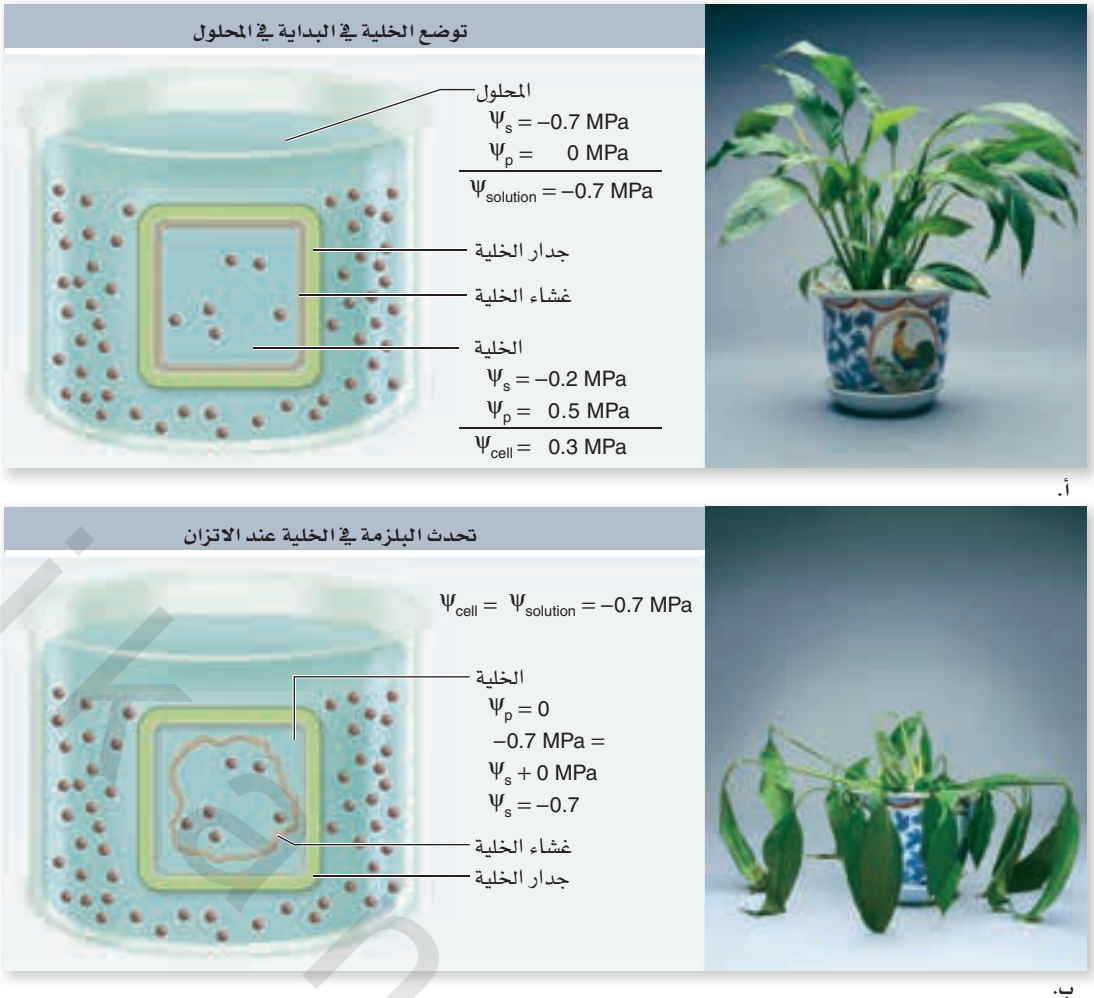
تحفز القنوات المائية الخاصية الأسموزية

مدة طويلة، اعتقد العلماء أن الماء يتحرك بالخاصية الأسموزية عبر طبقتي الدهون المفسفرة الموجودة في الغشاء البلازمي، ولكن وجد أن الماء يتحرك بسرعة تزيد على ما يتوقع أن يحصل من خلال الأسموزية فقط. أصبح معروفًا الآن، أن قنوات بروتينية خاصة بمرور الماء توجد في الأغشية تسارع الحركة الأسموزية للماء، وتدعى هذه القنوات الثقوب، أو **القنوات المائية Aquaporins** التي عرفتها في الفصل الـ 5 (الشكل 38–5). توجد هذه القنوات المختصة بنقل الماء في الخلايا النباتية والحيوانية على حد سواء، وفي النباتات توجد في الأغشية البلازمية وأغشية الفجوة المركزية، وتسمح للحركة الكُتَلِّية للماء عبر الغشاء.

هناك ما لا يقل عن 30 نوعًا من الجينات المسؤولة عن بناء البروتينات المشابهة لتلك الموجودة في القنوات المائية في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*. تؤدي هذه القنوات إلى تسارع النقل الأسموزي للماء، ولكنها لا تغير اتجاه حركة الماء، ولها دور مهم في الحفاظ على التوازن المائي في الخلية، ونقل الماء إلى الأوعية الخشبية.

التّدرّج في القدرة المائية من الجذور إلى الساق والأوراق يُمكّن النقل.

تنظم القدرة المائية حركة الماء خلال أجزاء النبات جميعها، وخلال الأغشية الخلوية. وتُعدّ الجذور نقطة الدخول. يتحرك الماء من التربة إلى جسم النبات فقط إذا كانت القدرة المائية للتربة أعلى من القدرة المائية للجذور. تقلل إضافة الأسمدة الكيميائية بكميات كبيرة أو ظروف الجفاف القدرة المائية للتربة، وتحدد حركة الماء إلى النبات. يتحرك الماء في النبات مع اتجاه الفرق في القدرة المائية من التربة (حيث تكون القدرة المائية قريبة من الصفر، عندما تكون التربة رطبة) إلى المناطق المتتالية ذات القدرة المائية الأكثر سالبيةً في الجذور والسيقان والأوراق والهواء (الشكل 38–6، على صفحة 762). إن تبخر الماء في الورقة يحدث ضغطًا سالبًا أو قوى سحب (وهو مماثل للقدرة المائية السالبة) في الأوعية الخشبية التي تعمل على سحب الماء من الجذور إلى المناطق العلوية من النبات من خلال الساق. إن القدرة المائية المنخفضة جدًا في الأوراق لا يمكن تعليلها من



الشكل 38–4

القدرة المائية في وضع الاتزان.

أ . هذه الخلية لها في البداية قدرة مائية Ψ_w أعلى من المحلول المحيط بها.

ب. عند الاتزان الأسموزي، تكون القدرة المائية Ψ_w للخلية والمحلول متساويين. ونفترض أن الخلية موجودة في حجم كبير من محلول ذي تركيز ثابت. القدرة المائية النهائية Ψ_w للخلية يجب أن تكون مساوية للقدرة المائية للمحلول في البداية Ψ_w. عندما تتعرض الخلية إلى البلزمة، فإن Ψ_p = صفرًا. وكلما فقدت الخلية الماء، يزداد تركيز محلول الخلية.

استقصاء

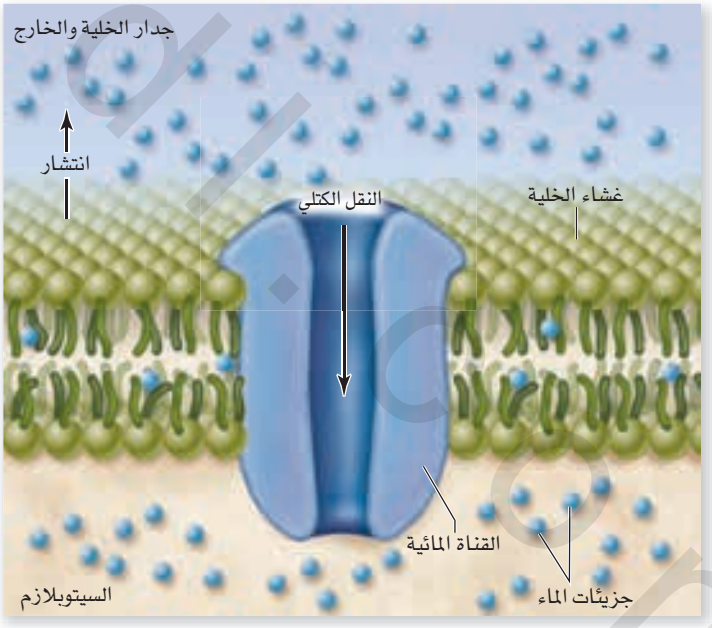
ما قيمة كلّ من: القدرة المائية Ψ_w، والقدرة الأسموزية Ψ_s، وقدرة الضغط Ψ_p للخلية في (أ) عند الاتزان إذا ما وُضعت في محلول له قدرة أسموزية Ψ_s تساوي -0.5؟

خلال عملية التبخر فقط. عند انتشار الماء من الأوعية الخشبية الدقيقة الموجودة في العروق المتفرعة للورقة، فإنها تشكل طبقة رقيقة على سطوح جدران خلايا النسيج المتوسط (الميزوفيل). وإذا كان السطح المشترك بين الماء والهواء مسطحًا، فإن القدرة المائية تكون أعلى مما لو كان السطح مموجًا.

القوة الدافعة للنتح هي الفرق في ضغط بخار الماء داخل الورقة، حيث الرطوبة النسبية تساوي 100% إلى أقل بكثير من 100% خارج الثغور. تعوض جزيئات الماء التي تخرج من الأوعية الخشبية عن جزيئات الماء التي تبخرت، وكلما زاد معدل التبخر، فإن الانتشار لا يستطيع أن يعوض عن جزيئات الماء جميعها. لذا، فإن الطبقة المائية الرقيقة تندفع إلى الخلف نحو جدار الخلية، وتصبح متموجة بدلًا من كونها ناعمةً. يؤدي هذا التغير إلى خفض قيم القدرة المائية، ومن ثم تزداد قوى السحب على عمود الماء في الأوعية الخشبية، وبذلك تزداد بشكل متزامن معدلات النتح. وليس من المستبعد أن يصل تغير القدرة المائية إلى 50 ضعفًا.

تشكل القدرة المائية أساسًا لفهم انتقال الماء إلى مسافات قريبة وبعيدة. وسوف نبين فيما تبقى من هذا الفصل كيفية النقل داخل الأنسجة والأعضاء النباتية المختلفة وبينها، بالتفصيل.

يتحرك الماء نحو القدرة المائية الأقل التي يحددها كل من تركيز الأملاح والضغط الفيزيائي. توفر القنوات المائية مسارًا يسارع معدلات انتقال الماء عبر الأغشية دون التأثير في اتجاه الحركة. يدفع الفرق في القدرة المائية الذي توفره عملية النتح حركة الماء في الأوعية الخشبية.



الشكل 38–5

القنوات المائية. القنوات المائية مختصة لنقل الماء الموجود في الغشاء البلازمي، تزيد معدلات الأسموزية؛ لأنها تسمح بالانتقال الكتلي عبر الغشاء، ولكنها لا تغير اتجاه حركة الماء.

Pearson Education

الشكل 38-6

القدرة المائية في الجذور والتربة أعلى منها في الأوراق العلوية. الماء المتبخر من الأوراق عبر الثغور يؤدي إلى حركة إضافية للماء إلى الأعلى في الأوعية الخشبية، وإلى دخول الماء إلى النبات عبر الجذور. تتناقص القدرة المائية بشكل كبير في الأوراق نتيجة لعملية النتح.

2-38 امتصاص الماء والمعادن

يتم امتصاص معظم الماء فى النبات من خلال **الشعيرات الجذرية** التي توفر بمجموعها مساحة سطحية كبيرة (الشكل 38-7). وكما تعلمت في الفصل الـ 36، فإن الشعيرات الجذرية هي زوائد لخلايا البشرة في الجذور، توجد مباشرة خلف القمم النامية، وغالبًا ما تكون الشعيرات الجذرية ممتلئة بالماء؛ لأن قدرتها المائية أقل من القدرة المائية للتربة المحيطة بها.

ولأن تركيز الأيونات المعدنية في محلول التربة أقل بكثير من تركيزها في النبات، فإن دخول المعادن وتراكمها في خلايا الجذور يحتاج إلى استهلاك الطاقة (يوفرها ATP). يحتوي الغشاء البلازمي لخلايا الشعيرات الجذرية مجموعة متنوعة من القنوات البروتينية الناقلة التي تقوم من خلالها مضخات البروتون بنقل أيونات محددة حتى بعكس اتجاه تركيزها (ارجع إلى الشكل 38-1). بعد دخولها الجذور، تُنقل الأيونات، التي تعدّ مغذيات نباتية، عبر الأوعية الخشبية إلى مختلف أجزاء النبات. إن هذه المعادن المنقولة بشكل نشط مسؤولة عن المستوى العالي للقدرة الأسموزية في خلايا الشعيرات الجذرية، وعن امتلائها بالماء.

يمكن لمساحة السطح الماص للماء والأملاح المعدنية أن تزداد في بعض النباتات لتداخلها مع أنواع من الفطريات الجذرية غير الممرضة. تؤدي هذه الفطريات إلى زيادة الشبكة الماصة إلى مدى يبعد عن الشعيرات الجذرية، وهي ذات فائدة ملاحظة في امتصاص الفوسفور من التربة. لقد تم التطرق إلى الفطريات الجذرية بالتفصيل في (الفصل الـ 31). بعد امتصاص الماء والأملاح المعدنية من خلال الشعيرات الجذرية، يتم نقلها عبر طبقات الخلايا الموجودة في الجذور إلى أن تصل إلى الأنسجة الوعائية، حيث يعبر الماء والأملاح المعدنية الأوعية الخشبية، ويتم نقلها إلى أجزاء النبات المختلفة.

الشكل 38-7

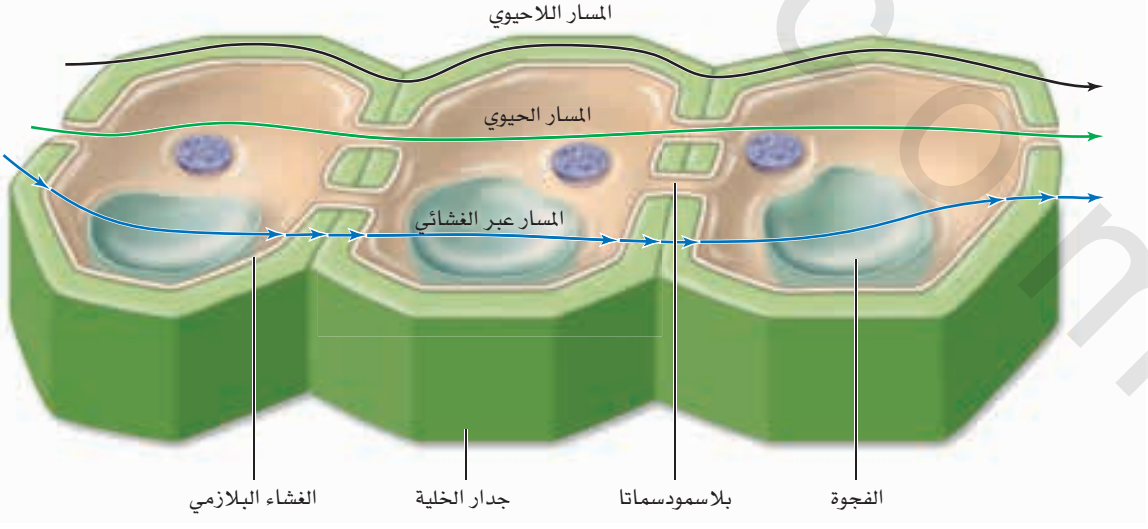
تزيد الشعيرات الجذرية مساحة السطح من أجل امتصاص المعادن والماء.

توجد ثلاثة ممرات للنقل خلال الخلايا

يمكن للماء والمعادن أن تسلك ثلاثة مسارات للوصول إلى النسيج الوعائي للجذر (الشكل 38-8)، هي: **المسار اللاحيوي Apoplast Route** الذي يتضمن الحركة من خلال جدران الخلايا والفراغات بينها، ويتجنب الانتقال عبر الأغشية. و**المسار الحيوي Symplast Route** الذي يشكل طريقًا متصلًا عبر ستيوبلازم الخلايا مرورًا بالبلاسمودسماتا. عندما تدخل الجزيئات الخلية يمكنها الانتقال إلى خلايا أخرى عبر قنوات سيتوبلازمية تسمى البلاسمودسماتا دون الحاجة إلى عبور الغشاء الخلوي. و**المسار عبر الغشائي Transmembrane Route** الذي يتضمن حركة عبر الأغشية بين الخلايا، وعبر أغشية الفجوة المركزية داخل الخلية، هذا المسار، يوفّر أعلى مستوى من التحكم لدخول المواد وخروجها. ولا تعمل هذه المسارات الثلاثة بشكل منفرد، حيث يمكن للجزيئات أن تنتقل من مسار إلى آخر في أي وقت حتى تصل إلى البشرة الداخلية للجذور.

النقل عبر البشرة الداخلية انتقائي (اختياري)

في نهاية المطاف، تصل الجزيئات في رحلتها داخل خلايا الجذر إلى البشرة الداخلية. وفي هذه الطبقة، يكون الانتقال عبر جدران الخلايا غير ممكن لوجود ما يسمى أشرطة كاسبر. وكما وُصف في الفصل الـ 36، فإن الخلايا في حلقة البشرة الداخلية جميعها لها جدران متصلة مغطاة بطبقة شمعية عازلة للماء



الشكل 38-8

مسارات النقل بين الخلايا

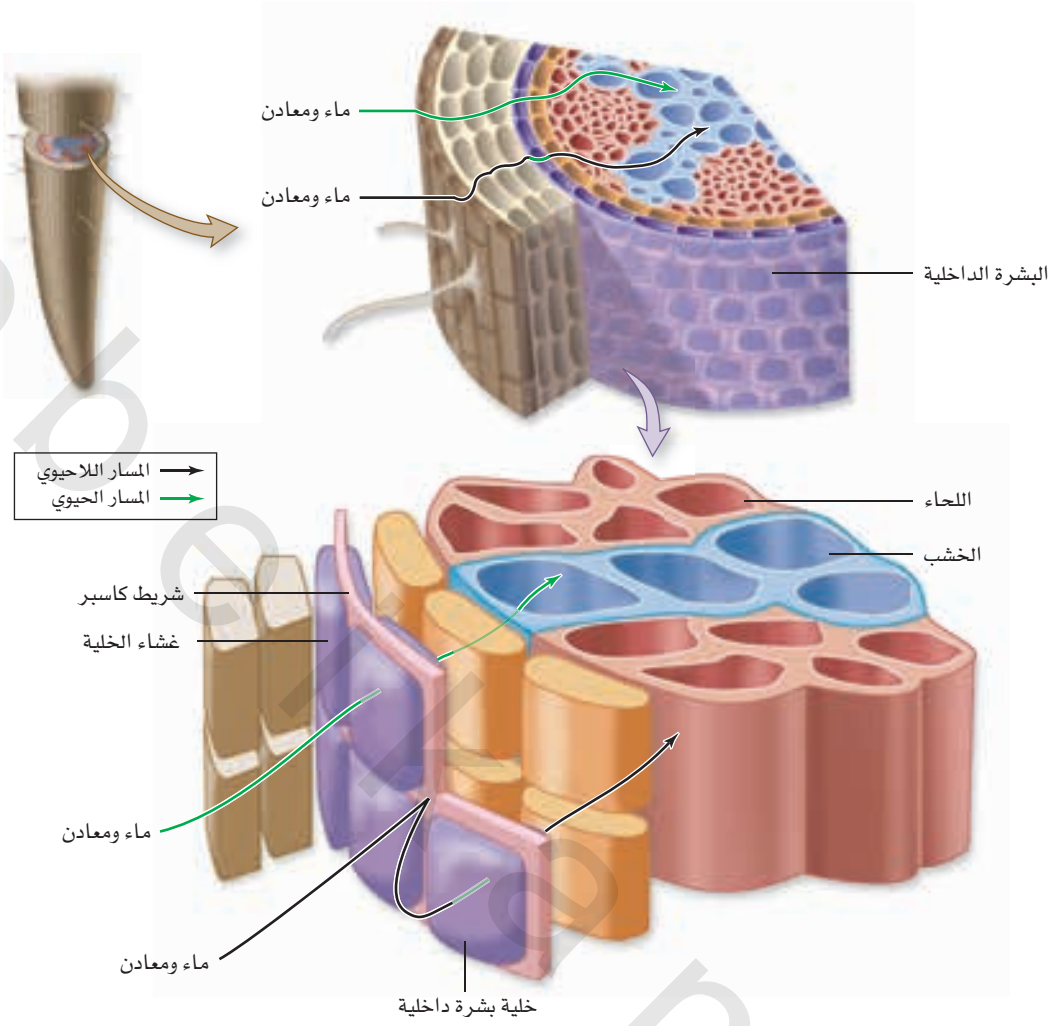
استقصاء

أي المسارات ستكون حركة الماء فيه هي الأسرع؟ هل سيكون هذا المسار هو الأنسب لنقل المغذيات إلى النبات دائمًا؟

الشكل 38-9

مسارات انتقال المعادن في الجذور.

يتم امتصاص المعادن من خلال سطوح الجذور، وبشكل أساسي من خلال الشعيرات الجذرية. خلال عبورها القشرة، تسلك المعادن مسار الجدران الخلوية والفراغات بين الخلايا، أو تنقل بشكل مباشر عبر الأغشية الخلوية وسيتوبلازم الخلايا من خلية إلى أخرى عبر البلاسمودسماتا. عند وصولها إلى شريط كاسبر، عليها أن تعبر الخلايا من خلال الأغشية البلازمية للوصول إلى الأوعية الخشبية.



تدعى **سيوبرين Suberin** (الشكل 38-9). ولهذا، فإن على الجزيئات أن تمر عبر الغشاء البلازمي، وعبر سيتوبلازم خلايا البشرة الداخلية لتصل إلى الأوعية الخشبية. تنظم البشرة الداخلية، بتركيبها الفريد، إضافة إلى القشرة والبشرة، حركة الماء والمغذيات نحو الأوعية الخشبية حتى يتم تنظيم القدرة المائية، وتساعد على منع تسرب الماء خارج الجذور.

تدخل المعادن مع الماء، الجذر الذي توسعت مساحته السطحية كثيرًا بوجود الشعيرات الجذرية والفطريات الجذرية. يستطيع الماء والمعادن الانتقال بين جدران الخلايا خلال البلاسمودسماتا، أو عبر أغشية الخلايا. تجبر أشرطة كاسبر الماء أن ينتقل عبر أغشية خلايا البشرة الداخلية من أجل سيطرة أدق على تدفق الماء.

3-38 النقل في الخشب

يدخل المحلول المائي الذي يمر عبر أغشية خلايا البشرة الداخلية النسيج الوعائي للنبات، ثم إلى الأوعية الخشبية والقصيبات. يتم ضخ الأيونات بشكل نشط إلى داخل الجذر، أو قد تتحرك عبر الانتشار الميَسَّر. يقلل وجود هذه الأيونات القدرة المائية، ويؤدي إلى زيادة في الضغط المائي الداخلي نتيجة لدخول الماء بالخاصية الأسموزية.

الضغط الجذري موجود حتى عند غياب النتح

غالبًا، يحصل **الضغط الجذري Root pressure** في الليل بسبب استمرار تراكم الأيونات في الجذور، في الوقت الذي يكون فيه النتح عبر الأوراق قليلًا أو غير موجود. يؤدي هذا التراكم إلى زيادة تركيز الأيونات بشكل كبير في الخلايا ما يؤدي إلى دخول المزيد من الماء إلى خلايا الشعيرات الجذرية عن طريق الخاصية الأسموزية. إن نقل الأيونات يؤدي أيضًا إلى انخفاض Ψs للجذور، والنتيجة هي دخول الماء إلى النبات، ومن ثم إلى الأجزاء العلوية من خلال الأوعية الخشبية على الرغم من غياب النتح.

في ظروف معينة، يكون الضغط الجذري كبيرًا؛ لأن الماء يخرج من الجزء المقطوع من الساق ساعات عدة وحتى بضعة أيام. وعندما يكون الضغط الجذري كبيرًا، قد يدفع الماء إلى الأعلى نحو الأوراق، حيث يُفقد على شكل قطرات من السائل عبر عملية تسمى **الإدماع Guttation**. لا يستطيع الإدماع دفع الماء إلى مسافات عالية أو بسرعة كبيرة، وهو لا يتم عبر الثغور، ولكن من خلال مجموعة خاصة من الخلايا قريبة من نهايات العروق الصغيرة التي تقوم بهذه العملية فقط. ويُحدث الإدماع ما يسميه العامة الندى على الأوراق.

لا يستطيع الضغط الجذري فقط أن يفسر عملية النقل في الأوعية الخشبية، بل يوفر النتح القوة الأساسية التي تنقل الماء والأيونات من الجذور إلى الأوراق.

الأوعية والقصيبات تهيئ للنقل الكُتَلي (الحجمي)

للماء خاصية فطرية تتمثل في **مقاومة الشد Tensile strength** التي تنتج عن قوى التماسك بين جزيئات الماء، أي قدرتها على تكوين روابط هيدروجينية بين بعضها (انظر الفصل الـ 2). وهذان العاملان يشكلان أساس نظرية التماسك والشد للنقل الكتلي للماء في الأوعية الخشبية.

تتناسب مقاومة الشد في عمود من الماء عكسيًّا مع قطر العمود؛ بمعنى أنه إذا كان القطر صغيرًا تكون مقاومة الشد كبيرة. ولأن الأوعية الخشبية والقصيبات لها قطر صغير، فإن قوى التماسك بين جزيئات الماء بداخلها كبيرة. وتلتصق جزيئات الماء أيضًا مع جوانب الأوعية الخشبية، ما يؤدي إلى ثبات أكبر لعمود الماء.

ومع أن الأعمدة الضيقة المائية لها مقاومة شد أكبر، فإن من المستغرب أن الأوعية الخشبية التامة التي لها قطر أكبر من القصيبات توجد في كثير من النباتات. إن الاختلاف في قطر الأوعية والقصيبات له تأثير في حجم الماء الذي يمكن أن يمر عبر العمود يفوق تأثيره على مقاومة شدّ عمود الماء. إن حجم الماء الذى يمكن أن يمر من نقطة معينة في عمود الماء / ثانية يتناسب مع القوة الرابعة r^4 لنصف قطر العمود. فاذا تضاعف نصف قطر العمود، فإن هذا سيؤدى إلى زيادة بواقع 16 مرة في حجم السائل الذي يمر من خلال هذا العمود. وعند تساوي مساحة مقطع عرضى في الأوعية الخشبية، فإن النبات الذي له أوعية خشبية كبيرة في القطر يمكنه نَقْل كمية أكبر من الماء إلى المناطق العلوية ما يمكن أن ينقله نبات ذو قصيبات أضيق.

استقصاء

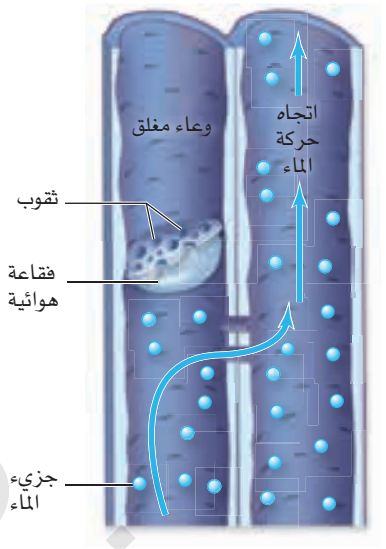
إذا أدى نوع من الطفرات إلى زيادة نصف قطر الأوعية الخشبية ثلاثة أضعاف ما كانت عليه أصلًا، فكيف سيكون تأثير هذه الطفرة في حركة الماء في النبات؟

تأثير الفجوات (التجَوُّف)

تعتمد مقاومة شد الماء على تواصل عمود الماء؛ ويؤدي دخول الفقاقيع الهوائية إلى عمود الماء إلى فقدانه قوى التماسك، وذلك عندما يُكسر أحد الأوعية الخشبية، أو يُقطع.

الفقاعة المملوءة بالهواء يمكن أن تتمدد، وتؤدي إلى إغلاق الأوعية الخشبية والقصيبات، وهذا الوضع يسمى **التجوف Cavitation** أو الانسداد. يوقف تكوين الفجوات نقل الماء، ويمكن أن يؤدي إلى جفاف النبات وموت بعض أجزائه أو موت النبات كله (الشكل 38-10).

يمكن أن يمنع التكيف في التركيب الداخلي حصول الفجوات بما في ذلك وجود مسارات بديلة لحركة الماء إذا توقفت الحركة في أحد المسارات. تتصل الأوعية الخشبية والقصيبات مع بعضها من خلال واحد أو أكثر من الثقوب في جدرانها، وغالبًا ما تكون الفقاقيع المتكونة أكبر حجمًا من الثقوب، وبذلك فإنها لا تمر من خلالها، ولا تؤدي إلى إيقاف عمل أوعية أخرى. يمكن أن يؤدي الانجماد أو تحطم



الشكل 38-10

التجَوُّف. يمكن لفقاعة هوائية أن تؤدي إلى انقطاع مقاومة الشد في عمود الماء. تكون الفقاقيع أكبر حجمًا من ثقوب الأوعية الخشبية، ولذلك فإنها يمكن أن تمنع الانتقال إلى الأوعية الخشبية المجاورة. الاتصال المتعدد بين الأوعية الخشبية والقصيبات يوفر مسارًا بديلًا، وبذلك يقلل من الخلل الذي قد يحصل نتيجة للتجوف.

الخلايا إلى تكوين فقاقيع هوائية صغيرة في الأوعية الخشبية. إن هذا التقطع في عمود الماء، يمكن أن يحدث عند تغير الطقس والحرارة في المواسم المختلفة. ووجود الفجوات هو أحد الأسباب التي تجعل الأوعية الخشبية القديمة غير قادرة على نقل الماء.

نقل المعادن

تُعدّ الأوعية الخشبية والقصيبات ضرورية للنقل الكتلي للمعادن. في نهاية المطاف، توزع المعادن التي تم إدخالها بشكل نشط إلى الجذور من خلال أوعيتها الخشبية إلى مناطق النشاط المرتفع في النباتات. أحيانًا، يوجد الفوسفور، والبوتاسيوم، والنيتروجين، والحديد بكميات كبيرة في الأوعية الخشبية، في أوقات معينة (فصل معين). وفي كثير من النباتات، يحافظ هذا النمط من التركيز الأيوني على هذه المعادن الأساسية، حيث يمكن أن تنقل من الأجزاء الناضجة التي قد تتساقط كالأوراق إلى مناطق النمو الكثيف، مثل مناطق الأنسجة المولدة.

ويجب العلم أن المعادن التي تنقل عبر الأوعية الخشبية يجب أن تنقل إلى الأعلى مع الماء. ولا تستطيع المعادن جميعها العودة إلى الأوعية الخشبية إذا ما خرجت منها. فالكالسيوم، وهو أحد العناصر الضرورية، لا يمكن أن ينتقل إلى أي مكان إذا ما تم ترسبه في موقع معين في النبات، ولكن يمكن لبعض المغذيات أن تنتقل في اللحاء.

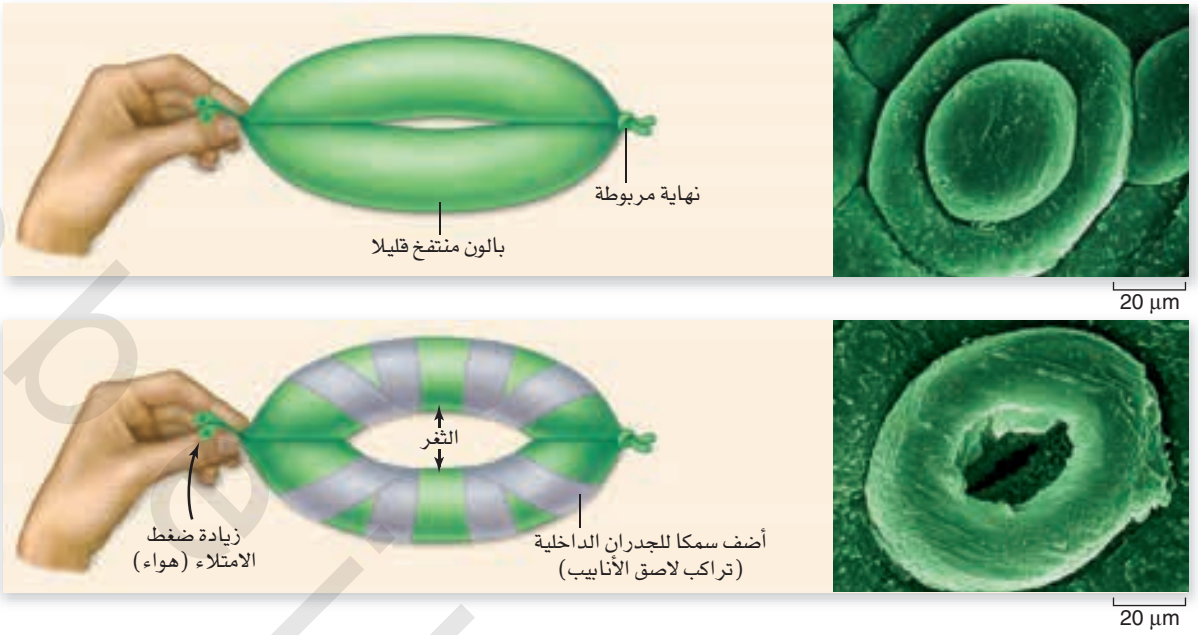
تتصل الأوعية الخشبية والقصيبات معًا لتكون أنابيب مجوفة تمتد من الجذور إلى المجموع الخضري. توجد جزيئات الماء مجتمعة على شكل عمود متصل داخل الأوعية الخشبية، وتتحرك نحو الأعلى بسرعة عالية في الأوعية الخشبية ذات القطر الأوسع. يُحدِث تقطع عمود الماء عن طريق فقاقيع هوائية تجاويف تمنع أي نقل إضافي في هذا النظام المتصل من الأوعية الخشبية.

4-38 معدل النتح

يتم فقدان ما يزيد على 90% من الماء الذي تمتصه الجذور إلى الجو. تتحرك جزيئات الماء من أطراف العروق إلى خلايا الميزوفيل، ومن سطح هذه الخلايا يتبخر إلى جيوب هوائية في الورقة. وكما تم توضيحه في الفصل الـ 36، فإن الفراغات الموجودة بين الخلايا تكون على اتصال مباشر مع الهواء الخارجي المحيط بالورقة عن طريق الثغور.

تفتح الثغور وتغلق لتوازن احتياجات النبات من الماء وثاني أكسيد الكربون

يُعدّ الماء ضروريًّا لأنشطة النبات المختلفة، ولكن النبات يفقده بشكل مستمر إلى الجو الخارجي. في الوقت نفسه، تحتاج عملية البناء الضوئي إلى ثاني أكسيد الكربون الذي يدخل إلى الخلايا الكلورنشيمية المحتوية على البلاستيدات



الشكل 38-11

يؤدي السمك غير المتماثل لجدران الخلايا الحارسة إلى فتح الثغور عندما تتمدد الخلايا الحارسة.

الخضراء من الجو الخارجي. لذا، فإن النباتات تعاني احتياجات متضاربة: الحاجة إلى تقليل خسارة الماء إلى الجو الخارجي والحاجة إلى إدخال ثاني أكسيد الكربون. وعليه، تطورت تراكيب خاصة مثل الثغور والكيوتيكل استجابة لحاجة واحدة أو للحاجتين معًا.

يعتمد معدل النتح على الظروف الجوية مثل نسبة الرطوبة والوقت في اليوم. وكما تم ذكره سابقًا، فإن النتح يقل في الليل عندما يكون الفرق في ضغط بخار الماء بين الورقة والجو الخارجي قليلًا. في النهار، يزيد الضوء درجة حرارة الورقة، في حين تبرد عملية النتح الأوراق من خلال التبخر.

وعلى الأمد القصير، يمكن لإغلاق الثغور أن ينظم خسارة الماء من النبات. وهذا يحصل في عدد من النباتات عند تعرضها لإجهاد مائي. ولكن من المفترض أن تفتح الثغور جزءًا من الوقت على الأقل لإدخال ثاني أكسيد الكربون. عند دخول ثاني أكسيد الكربون إلى الفراغات بين الخلوية يذوب في الماء قبل دخوله الخلايا، وبشكل أساسي في الماء الموجود على جدران الخلايا المحيطة بالفراغات بين الخلوية الموجودة إلى الداخل من الثغور. ويُبقي التدفق المتواصل للماء من الجذور إلى الأوراق جدران هذه الخلايا رطبة.

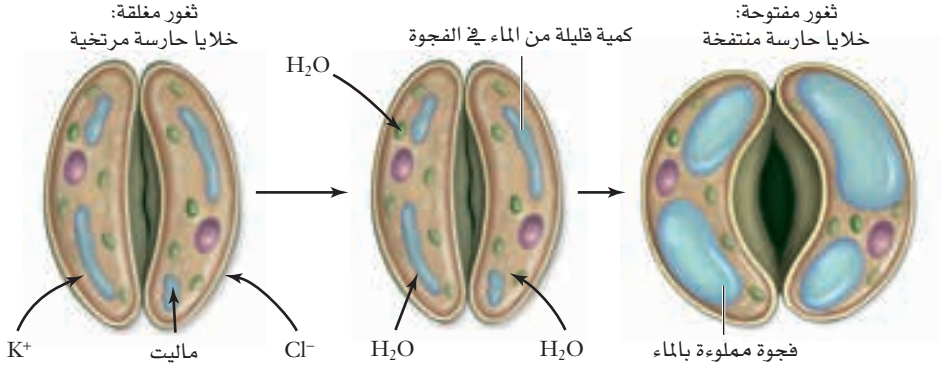
يؤدي الضغط المائي في الخلايا الحارسة إلى فتح الثغور وإغلاقها

لا تتميز الخليتان الحارستان اللتان تشبهان السجق في شكلهما والموجودتان على طرفي الثغر عن خلايا البشرة الأخرى فقط في الشكل، ولكنهما تعدان النوع الوحيد من خلايا البشرة الذي يحتوي على بلاستيدات خضراء إضافة إلى تركيب جدار مميز، إذ يكون سميكًا في المنطقة الداخلية، ورقيقًا في المناطق الأخرى، ما يؤدي إلى الانتفاخ والتقوس عند امتلائه بالماء.

ويمكن أن تصنع نموذجًا لهذا التركيب إذا أخذت بالونين من النوع الطويل، وربطت النهاية المغلقة لكل منهما معًا، ونفختهما قليلًا مع الإمساك بالأطراف الأخرى المفتوحة معًا باليد، فإنك ستلاحظ وجود فراغ صغير بين البالونين. ألصق الآن حول البالونين لاصق الأنابيب كما هو مبين في (الشكل 38-11) (دون أن تسمح للهواء بالخروج منهما) وانفخهما بشكل إضافي، وأمسك الطرفين مرة أخرى، ستلاحظ أنك تُمسك "بخليتين حارستين" لهما شكل الدونت، وبينهما ثغر في المنتصف. تعتمد الخلايا الحارسة الحقيقية في فتحها وإغلاقها على دخول الماء وخروجه بدلًا من الهواء.

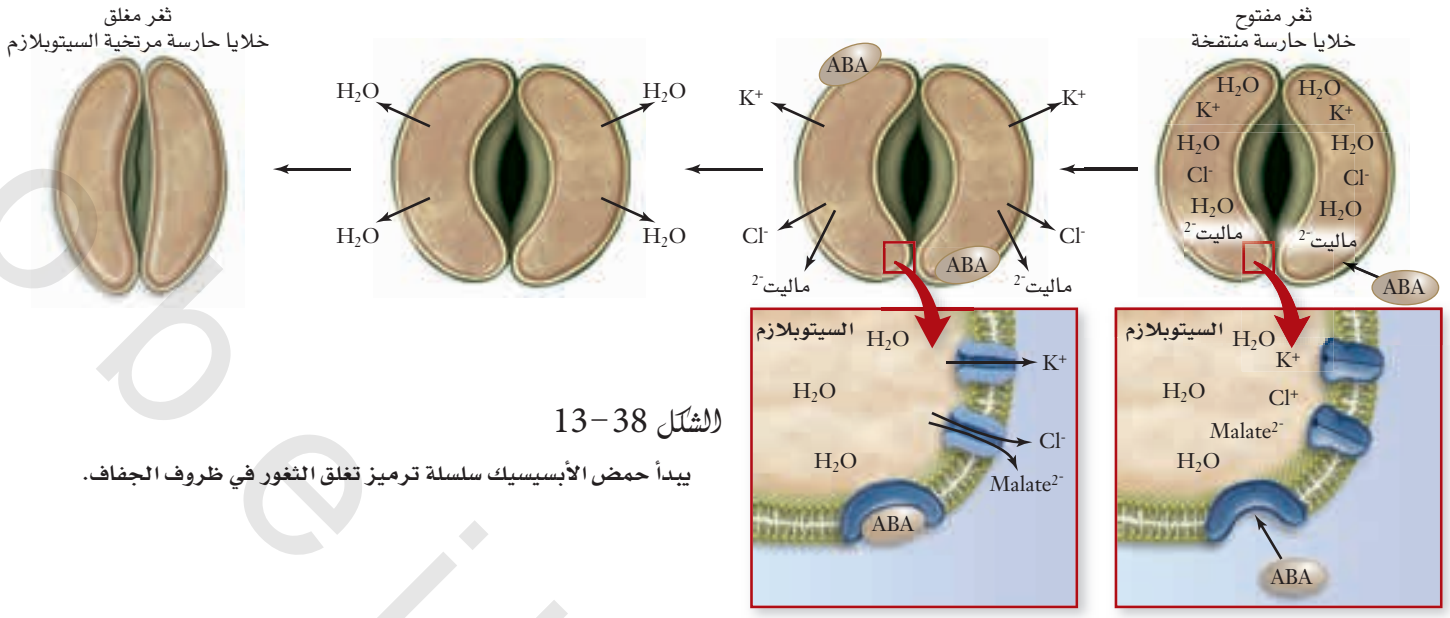
تتم الزيادة في الضغط الداخلي للخلايا الحارسة نتيجة لامتصاص أيونات البوتاسيوم والكلور والماليت. إن وجود هذه المواد بتراكيز عالية يؤدي إلى انخفاض القدرة المائية للخلايا الحارسة. وبذلك، فإن الماء يدخلها بالخاصية الأسموزية، فيتراكم فيها الماء وتنتفخ، وينفتح الثغر (الشكل 38-12). يتم الحصول على الطاقة اللازمة لحركة الأيونات عبر أغشية الخلايا الحارسة من مضخة البروتونات التي ينشطها ATP كما هو مبين في (الشكل 38-1).

تمتلئ الخلايا الحارسة في الكثير من النباتات بالماء بشكل منتظم في الصباح الباكر، عند حصول عملية البناء الضوئي، وتخسر الماء في المساء بغض النظر عن توافر الماء. خلال ساعات النهار، يتراكم السكروز في الخلايا الحارسة القادرة على القيام بعملية البناء الضوئي. لكن عملية ضخ السكروز خارج الخلايا الحارسة النشطة التي تتم في المساء تؤدي إلى فقد الماء من هذه الخلايا، وإلى إغلاق الثغور.



الشكل 38-12

كيف يفتح الثغر. عندما تُضَخُّ الأيونات إلى الخلايا الحارسة من الخلايا المجاورة، يزداد الضغط الداخلي في الخلايا الحارسة نتيجة لدخول الماء عن طريق الخاصية الأسموزية. تؤدي الزيادة في الضغط الداخلي إلى انتفاخ الخلايا الحارسة. ولأنّ جدرانها المحاذية للسطح الداخلي أسمك، فإن ذلك يؤدي إلى تقوس الخلايا الحارسة نحو الخارج، ما يؤدي إلى فتح الثغر.



الشكل 38-13

يبدأ حمض الأبسيسيك سلسلة ترميز تغلق الثغور في ظروف الجفاف.

تؤثر العوامل البيئية في معدلات النتح

تزداد معدلات النتح بالحرارة وسرعة الرياح؛ لأنها تؤدي إلى تبخر الماء بسرعة أكبر. وكلما ازدادت نسبة الرطوبة في الجو، فإن الفرقَ في القدرة المائية بين الورقة والجوّ يقلُّ. ولكن حتى في ظروف رطوبة جوية نسبية تساوي 95 %، فإن الفرق في ضغط البخار يكون كافيًا لاستمرار حدوث النتح. وعند المستويات الكارثية، حيث يصاب النبات بالذبول لعدم توافر كمية مناسبة من الماء يقل الضغط المائي الداخلي في الخلايا الحارسة إلى حد كبير قد يؤدي إلى إغلاق الثغور.

بينت الدلائل العملية وجود مسارات عدة تنظم فتح الثغور وإغلاقها. يؤدي **حمض الأبسيسيك (ABA) Abscisic acid** وهو أحد الهرمونات النباتية، موضح في الفصل الـ 42، دورًا أساسيًّا في السماح للبوتاسيوم بالخروج من الخلايا الحارسة بسرعة ما يؤدي إلى إغلاق الثغور استجابة لظروف الجفاف. يرتبط ABA مع مستقبل موجود في الغشاء البلازمي للخلايا الحارسة ما يؤدي إلى حصول سلسلة من التغيرات تفتح قنوات K^+ و Cl^- وأيونات الماليت. نتيجة لذلك، فإن خروج الماء يؤدي إلى انخفاض الضغط المائي الداخلي للخلايا الحارسة وإغلاقها (الشكل 38-13).

يؤثر تركيز CO_2، والضوء، والحرارة في فتح الثغور. فعندما يكون تركيز CO_2 في الخلايا الحارسة عاليًا، فإن هذا يدفع كثيرًا من النباتات إلى تضييق الثغور. في هذه الظروف، لا يحتاج النبات إلى كميات إضافية من CO_2، وبذلك فإنه يحافظ على الماء عند إغلاقه للثغور.

ينظم الضوء الأزرق فتح الثغور. يساعد هذا على زيادة الضغط المائي داخل الخلايا الحارسة ليفتح الثغور عندما تؤدي شدة الضوء لزيادة تبخر الماء لتبريد حرارة النبات. يحفز الضوء انتقال K^+ في اتجاه معاكس للفرق في التركيز. ينشِّط الضوء الأزرق بشكل محدد نقل H^+ ما يحدث تدرجًا في تركيز H^+ يدفع لفتح قنوات خاصة لدخول K^+.

ويمكن للثغور أن تغلق عند ارتفاع الحرارة إلى فوق المدى 30°س - 34°س وتكون العلاقات المائية غير مناسبة. وحتى يتمكن النبات من الاستمرار في تبادل الغازات، تفتح الثغور في الظلام عند انخفاض درجات الحرارة. تستطيع بعض النباتات الحصول على CO_2 في الليل بشكل معدَّل ليتم استخدامه في عملية البناء الضوئي في ساعات النهار. في الفصل الـ 9، عرفت ما يدعى أيض حمض الكراسوليسين **Crassulacean Acid Metabolism (CAM)** الذي يحدث في النباتات العصارية كنباتات الصبار. يحصل في هذه العملية النبات على CO_2 في الليل، ويخزنه بشكل مواد عضوية، حيث تتم إزالة CO_2 منها خلال النهار ليتم تثبيته، في حين تكون الثغور مغلقة. وعليه، فإن نباتات عائلة السيدوم CAM قادرة على المحافظة على الماء في البيئات الجافة.

تختلف معدلات النتح لتوازن الاحتياجات المتنافسة بين الحفاظ على الماء، وتبادل الغازات عند الثغور. تقلل مسارات البناء الضوئي البديلة من خسارة الماء عبر عملية النتح.

5-38 الاستجابة للإجهاد المائي

لأن النباتات لا تستطيع الانتقال عند تغير كميات الماء والأملاح المتوافرة لها بصورة بسيطة، فقد طورت تكيفات عدة للسماح لها بتحمل التغيرات البيئية بما فيها الجفاف والغمر، وتغير مستويات الملوحة.

تتضمن تكيفات النبات للجفاف إستراتيجيات للحدّ من فقدان الماء

لقد تطورت مجموعة من الآليات التي تنظم معدلات خسارة الماء في النبات. يوفر تنظيم إغلاق الثغور وفتحها استجابة سريعة. في حين توفر تحورات في شكل النبات حلولًا طويلة الأمد خلال فترات الجفاف. فمثلًا، يحدث السكون في أثناء الفترات الجافة من العام؛ وتتضمن آلية أخرى إسقاط الأوراق للحد من عملية النتح. يكثر وجود النباتات متساقطة الأوراق في المناطق التي تتعرض إلى فترات جفاف حادة في أوقات معينة من السنة. وبشكل عام، تحتفظ النباتات الحولية بالماء عندما تكون الظروف غير ملائمة بدخول فترة سكون على شكل بذور.

تفقد الأوراق السميكة والصلبة وذات العدد القليل نسبيًّا من الثغور –وغالبًا ذات الثغور الموجودة على السطح السفلي للورقة – ببطء أكبر مقارنة بالأوراق الكبيرة والطرية ذات الأعداد الكبيرة من الثغور. والأوراق المغطاة بكتل من الشعيرات

التي تشبه الصوف تعكس كمية كبيرة من إضاءة الشمس، وبذلك تقلل من الحمل الحراري للورقة، وتقلل الحاجة إلى تبخر الماء للتبريد.

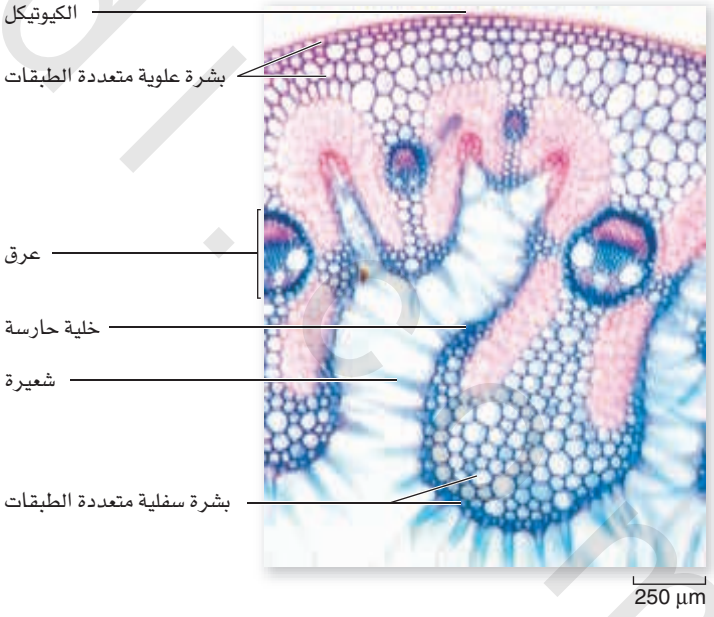
تمتلك النباتات التي تعيش في المناطق الجافة أو شبه الجافة ثغورًا تكون غائرة في تجاويف على سطح الورقة (الشكل 38-14). داخل هذه التجاويف يتغير التوتر السطحي للماء، وبذلك تنخفض معدلات فقدان الماء.

تتضمن استجابة النبات للغمر المائي بعض التغيرات الهرمونية قصيرة الأمد وتكيفات طويلة الأمد

تتعرض النباتات لكميات كبيرة من الماء، وفي هذه الحالة، فإنها "تغرق" في الماء. يؤدي الغمر إلى نقص شديد في كميات الأكسجين في التربة، ويمنع نقل المعادن والسكريات في الجذور، وبذلك فإن الجذور تنمو بشكل غير طبيعي. وتتغير المستويات الهرمونية في النباتات المغمورة، فيزداد تركيز هرمون الإيثيلين الذي له دور في منع استطالة الجذور، بينما تقل كميات الجبريلين والسيتوكينين، وهي الهرمونات التي تحفز على تكوين جذور حديثة (انظر الفصل الـ 42). يؤدي هذا الخلل في مستوى الهرمونات إلى أنماط نمو غير طبيعية.

يُعَدُّ نقص الأكسجين من أهم المشكلات؛ لأنه يؤدي إلى انخفاض حاد في معدلات التنفس الخلوي. يحتوي الماء الراكد على كميات من الأكسجين أقل بكثير مما تحويه المياه المتحركة. وبشكل عام، فإن الغمر بالماء الراكد أكثر ضررًا للنباتات. إن ضرر الغمر الذي يحدث عندما يكون النبات ساكنًا أقل بكثير من ضرر الغمر عندما يكون النبات في حالة نمو نشط.

قد تؤدي التغيرات الفيزيائية التي تحدث في الجذور نتيجة لقلة الأكسجين إلى توقف حركة الماء في النبات. فعندما تكون الجذور مغمورة بالماء، فإن المعضلة هي أن أوراق هذا النبات قد تصاب بالجفاف، وهو أمر يبدو متناقضًا مع توافر الماء بكثرة. تستجيب بعض النباتات لظروف الغمر بتكوين عُديسات كبيرة (تسهل عملية تبادل الغازات) وجذور خاصة تصل إلى فوق مستوى الماء للقيام بتبادل الغازات.



الشكل 38-14

التراكيب الداخلية لحماية الأوراق من الجفاف. الثغور الغائرة، ووجود الشعيرات بكثافة عالية، ووجود طبقات متعددة من خلايا البشرة تقلل خسارة الماء من هذه الورقة الموضحة في المقطع العرضي.د.

وعندما تستطيع بعض النباتات البقاء إذا تعرضت إلى الغمر أحيانًا، فإن هناك نباتات أخرى متكيفة للعيش في الماء العذب. إحدى الطرق التي تتكيف بها النباتات للعيش في المياه هي تكوين نسيج خاص يسمى **النسيج الهوائي Aerenchyma**، وهو نسيج برانشيمي ذو خلايا غير متراصة، وذو فراغات هوائية كبيرة (الشكل 38-15). تمتلك زنابق الماء وكثير من النباتات المائية نسيجًا هوائيًّا كبيرًا. ويمكن أن ينقل الأكسجين من الأجزاء النباتية الموجودة فوق سطح الماء إلى المناطق السفلى من خلال مرورها عبر النسيج الهوائي، ويسمح هذا الأكسجين بحصول الأكسدة التنفسية حتى في الأجزاء المغمورة من النبات.

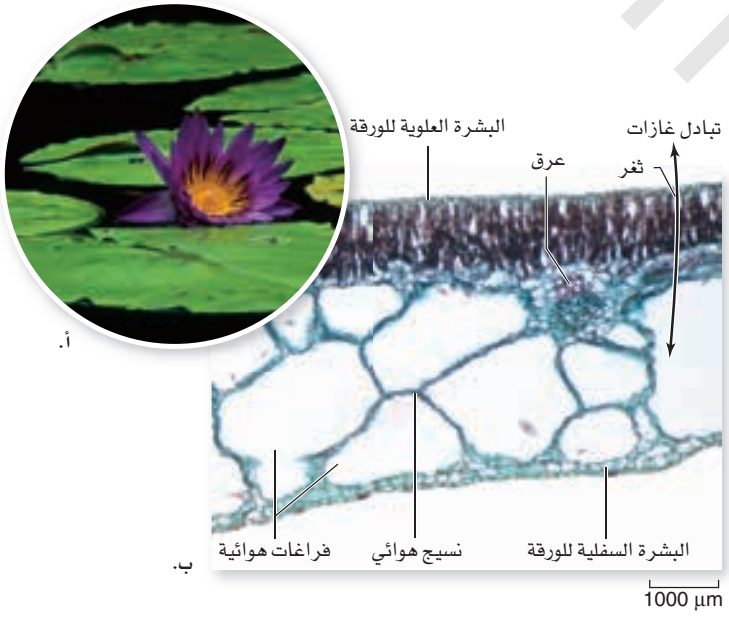
تكون بعض النباتات عادة نسيجًا هوائيًّا، في حين يكوّن بعضها الآخر الذي يتعرض إلى فترات من الغمر النسيجَ الهوائي عندما تستدعي الحاجة إلى ذلك. ففي نبات الذرة، تؤدي الزيادة في مستويات الإيثلين نتيجة للغمر إلى حث تكوين النسيج الهوائي.

يتضمن تكيف النبات للملوحة الزائدة طرقًا للإزالة

تكيف السلف الطحلبي للنباتات على الحياة في المياه العذبة بعد أن كان يعيش في المياه المالحة قبل انتقاله إلى اليابسة. يتضمن هذا التكيف تغيرًا كبيرًا في تنظيم التوازن الملحي.

النمو في المياه المالحة

لا تحتاج نباتات كالمانجروف التي تنمو عادة في المناطق المغمورة بالمياه المالحة إلى تزويد أجزائها المغمورة بالأكسجين فقط، ولكنها تحتاج أيضًا إلى سيطرة على التوازن الملحي فيها. يجب أن تستبعد الأملاح، أو أن تفرز بشكل نشط أو تخفف بعد دخولها. يمتلك المانجروف الأسود *Avicennia Germinans* جذورًا طويلة أسفنجية مملوءة بالهواء، تنمو فوق الطين. تسمى هذه الجذورُ الجذورَ التنفسية (انظر الفصل الـ 36) وهي تحتوي على عديسات كبيرة في الأجزاء الموجودة فوق مستوى الماء يدخل من خلالها الأكسجين، حيث ينتقل إلى الأجزاء المغمورة من الجذور (الشكل 38-16). إضافة إلى ذلك، فإن



الشكل 38-15

النسيج الهوائي. يسهل هذا النسيج تبادل الغازات في النباتات المائية. أ. تطفو زنابق الماء على سطح الماء، فتجمع الأكسجين، وتنقله إلى الأجزاء المغمورة من النبات.

ب. الفراغات الهوائية الكبيرة في أوراق زنبق الماء توفر لها القدرة على الطفو. النسيج البرانشيمي الخاص الذي يشكل هذه الفراغات المفتوحة يدعى النسيج الهوائي. يتم تبادل الغازات من خلال الثغور الموجودة فقط على السطح العلوي للورقة.

الشكل 38-16

كيف تحصل الأجزاء المغمورة من نبات المانجروف على الأكسجين. ينمو المانجروف الأسود (*Avicennia Germinans*) في مناطق غالبًا ما تكون مغمورة وجزء كبير من النبات عادة ما يكون مغمورًا بالماء. ولكن التحورات في الجذور التنفسية توفر الأكسجين للأجزاء المغمورة من النبات؛ لأن هذه الجذور تمتلك عددًا من العديسات الكبيرة. ينتشر الأكسجين إلى الجذور من خلال هذه العديسات، حيث ينتقل إلى النسيج الهوائي الكثيف، ومن ثم إلى باقي أجزاء النبات.

امتلاك المانجروف أوراقًا عصارية تحتوي على كميات كبيرة من الماء تؤدي إلى تخفيف تركيز الأملاح التي تدخلها. كثير من النباتات التي تعيش في هذه الظروف إما أن تفرز كميات كبيرة من الأملاح، أو توقف امتصاص الأملاح على مستوى الجذور.

النمو في التربة المالحة

كثيرًا ما تنتج الزيادة في ملوحة التربة من تراكم الأملاح من عملية الري. حاليًا تحتوي 23% من الأراضي الزراعية في العالم على مستويات عالية من الأملاح، ويقلّل ذلك من إنتاجية المحاصيل. القدرة المائية المنخفضة للتربة المالحة تؤدي إلى إجهاد مائي للمحاصيل. يمكن للنباتات المحبة للملوحة أن تتحمل التراكيز العالية للأملاح، وآليات التحمل الملحي فيها لا تزال قيد الدراسة بهدف الحصول على نباتات مهجنة ذات قدرة على تحمل الأملاح. تنتج بعض هذه النباتات كميات كبيرة من المركبات العضوية داخل جذورها لتغير الفرق في القدرة المائية بين الجذور والتربة، حتى تتم عملية امتصاص الماء.

يقلل الماء الراكد من تركيز الأكسجين المتوافر للجذور. الجذور التنفسية هي أحد الابتكارات التي ترفع من تركيز الأكسجين في الجذور. تغير التراكيز الملحية العالية الفرق في القدرة المائية للنبات، وتمنع النتح، وقد تؤدي إلى موت النبات. تمتلك بعض النباتات الإمكانات التي تزيد من كفاءة امتصاص الماء عن طريق الجذور الموجودة في الماء المالح.

6-38 النقل في اللحاء

توزع معظم السكريات التي يتم تصنيعها في الأوراق والأجزاء الأخرى الخضراء في النبات عن طريق اللحاء إلى مختلف أجزاء النبات. تسمى هذه العملية **الانتقال Translocation**، وهي توفر الوحدات البنائية السكرية للجذور ومناطق النمو الأخرى في النبات. يتم تحويل السكريات المخزونة في أعضاء مثل الدرنات، التي عادة ما تكون على شكل نشا إلى سكريات قابلة للنقل مثل السكروز، وهي تنتقل في اللحاء. في هذا الجزء، سنناقش طرق نقل السائل المغذي الغني بالسكريات والمسمى **العصارة Sap** إلى أجزاء النبات المختلفة.

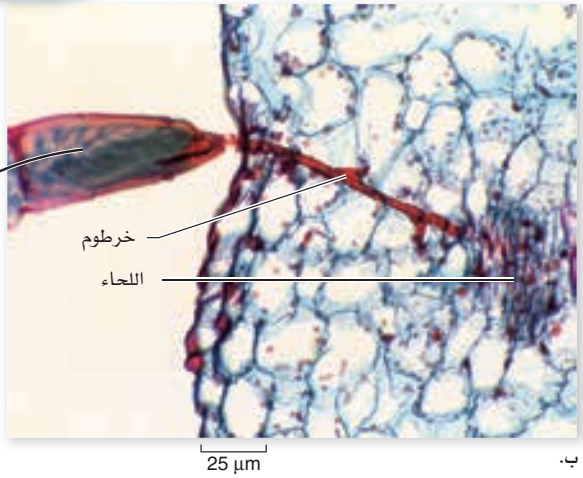
تنقل المواد العضوية في النبات إلى الأعلى وإلى الأسفل

لقد تم تحديد المسار الذي تنتقل فيه السكريات والمواد الأخرى في النبات بدقة من خلال استخدام المواد المشعة، على الرغم من أن اللحاء نسيج ضعيف، وأن الانتقال خلاله يمكن أن يتأثر بشكل سلبي بسهولة. يمكن إضافة ثاني أكسيد الكربون المشع $^{14}CO_2$ إلى سكر الجلوكوز خلال عملية البناء الضوئي. تستخدم جزيئات الجلوكوز لبناء السكروز الذي ينتقل في اللحاء. هذه الدراسات، بينت أن السكروز ينتقل نحو الأعلى ونحو الأسفل في اللحاء. كانت مجموعة حشرات المنّ التي تستطيع امتصاص عصارة النبات من الأدوات المهمة التي استخدمت لفهم عملية الانتقال في اللحاء. تدفع حشرة المنّ بخرطومها داخل خلايا اللحاء في الأوراق والسيقان للحصول على السكر الموجود فيها. عندما يتم قطع خرطوم المنّ عندما يتغذى على عصارة النبات، فإن العصارة في اللحاء تستمر في الخروج من خلال هذا التركيب، حيث يمكن تجميعها بشكل نقي لتحليلها (الشكل 38-17)

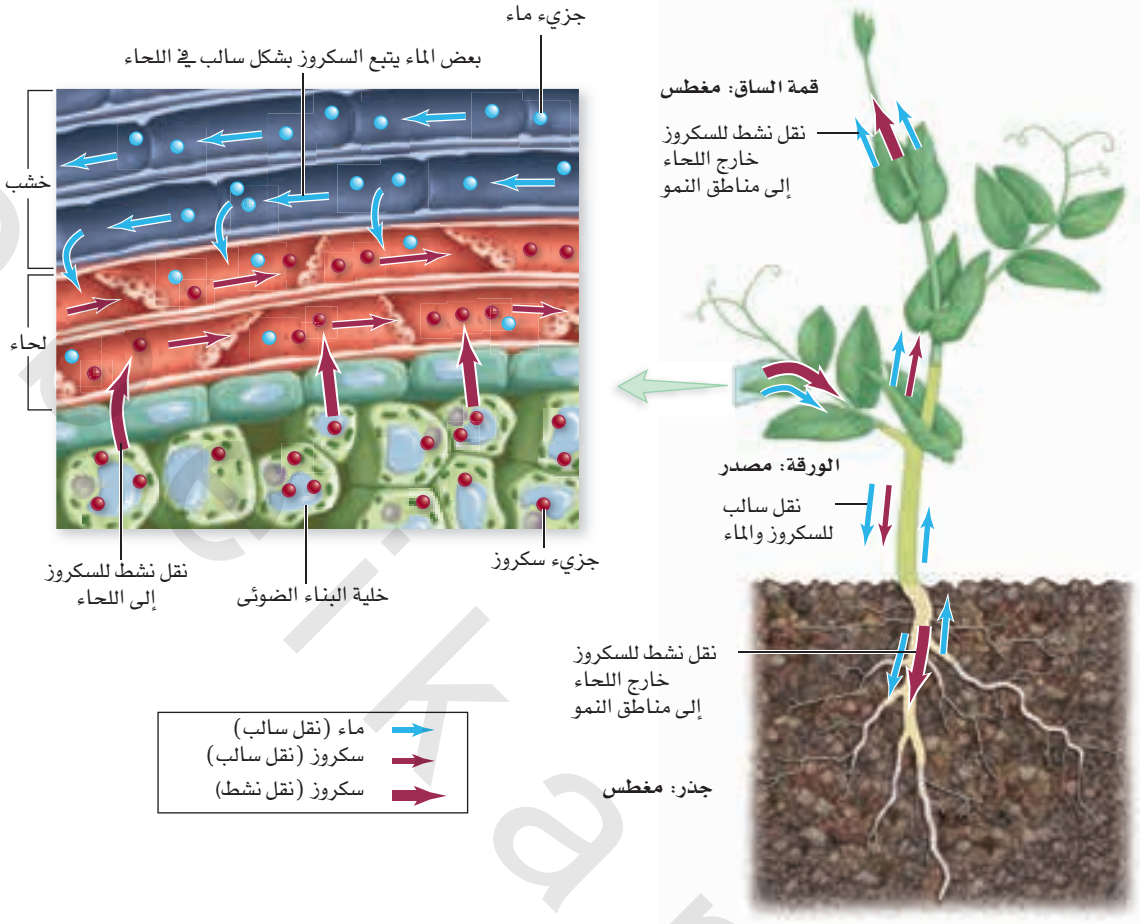
الشكل 38-17

الحصول على الغذاء من اللحاء. أ. حشرة المنّ ومن ضمنها تلك الموضحة على طرف ورقة نبات تتغذى على المحتوى الغذائي الغني للحاء.
ب. تدعى أجزاء الفم الثاقبة في هذه الحشرة الخرطوم. عند فصل الخرطوم عن الحشرة خلال قيام الحشرة بامتصاص العصارة وبقاء الخرطوم في النبات، يستمر السائل الموجود في اللحاء في الخروج، حيث يمكن تجميعه وتحليله.

أ.



ب.



الشكل 38-18

شكل التدفق الكُتَلي. في هذا الشكل، تمثل النقط الحمراء جزيئات السكروز، وتمثل النقط الزرقاء جزيئات الماء. بعد انتقالها من خلايا الميزوفيل في الورقة أو أي جزء آخر من النبات إلى الخلايا الناقلة في اللحاء، تُنقل جزيئات السكروز إلى الأجزاء الأخرى في النبات عن طريق التدفق الكتلي، وتفرغ في المناطق التي تحتاج إليها.

عند تبخير السائل الموجود في اللحاء، وجد أنه يحتوي بين 10% إلى 25% مادة جافة التي جميعها تقريبًا هي مادة السكروز. وباستخدام حشرة المنّ للحصول على عينات من المواد ذات العلامة الإشعاعية، أوضح علماء النبات أن المواد في اللحاء تتحرك بسرعة كبيرة تصل إلى 50-100 سم / ساعة.

يقوم اللحاء أيضًا بنقل الهرمونات النباتية، وكما سيتم توضيحه في (الفصل الـ 42)، فإن الإشارات البيئية يمكن أن تؤدي إلى نقل سريع للهرمونات في النبات. وقد وضحت الدلائل الحديثة أن mRNA يستطيع الانتقال في اللحاء ما وفر آلية لم تكن معروفة من قبل حول عمليات الاتصال بين الخلايا المتباعدة.

الفرق في الضغط المائي يدفع عملية النقل في اللحاء

تُعدّ **نظرية التدفق بالضغط Pressure-Flow Theory** أوسع النماذج قبولًا بوصفها آلية تشرح انتقال محلول الكربوهيدرات عبر اللحاء. تتدفق الكربوهيدرات المذابة من المصدر *Source* وتتحرر في منطقة المغطس *Sink* حيث يتم استهلاكها. تشمل مصادر السكريات الأنسجة التي تقوم بعملية البناء الضوئي كخلايا الميزوفيل في الأوراق والأنسجة المخزنة للغذاء كخلايا القشرة في الجذور التي يمكن أن تكون إما مصدرًا، أو مغطسًا. توجد الأجزاء المستهلكة أيضًا في القمم النامية للجذور والسيقان، وفي الثمار النامية. وكما أن المصدر والمغطس يمكن أن يتبدلا مع الزمن بحسب الحاجة، فإن اتجاه النقل في اللحاء يمكن أن يتغير أيضًا.

في العملية التي تسمى **تحميل اللحاء Phloem Loading**، تدخل الكربوهيدرات وبشكل أساسي السكروز، الأنابيب الغربالية في العروق الدقيقة الموجودة في المصدّر. ينتقل بعض السكروز من خلايا الميزوفيل إلى الخلايا المرافقة والخلايا الغربالية عبر المسار الحيوي (انظر الشكل 38-8). يصل معظم السكروز إلى الخلايا الغربالية من خلال النقل في المسار اللاحيوي، ومن ثم ينتقل عبر الأغشية من خلال ناقل السكروز والبروتونات موحد الاتجاه (انظر الفصل الـ 5). هذه الخطوة المستهلكة للطاقة يدفعها مضخات بروتونية (انظر الشكل 38-1). توفر الخلايا المرافقة والخلايا البرانشيمية القريبة من الأنابيب الغربالية الطاقة بشكل ATP لدفع هذا النقل. وبخلاف الأوعية الخشبية والقصيبات، يجب أن تبقى الخلايا الغربالية حية حتى تشارك في النقل النشط.

يحدث التدفق الكتلي في الأنابيب الغربالية دون الحاجة إلى طاقة إضافية. ولوجود فرق في القدرة المائية بين الأنابيب الغربالية والأوعية الخشبية القريبة، فإن الماء ينتقل إلى الأنابيب الغربالية بالخاصية الأسموزية. وعليه، فإن الضغط المائي الداخلي يزداد في الأنابيب الغربالية. وهذا الضغط يدفع حركة السائل في اللحاء المنتشر في أجزاء النبات المختلفة. في المغطس، يتم إخراج السكروز والهرمونات بشكل نشط من الأنابيب الغربالية، فيتبعها الماء بالخاصية الأسموزية. ينخفض الضغط المائي الداخلي في منطقة الامتصاص، حيث يؤدي إلى التدفق الكتلي من منطقة الضغط المرتفع في مواقع المصدر إلى الضغط المنخفض في مواقع الامتصاص أو المغطس (الشكل 38-18). يعود معظم الماء في مواقع الامتصاص لينتشر نحو الأوعية الخشبية، حيث يعاد تدويره أو يُفْقد من خلال عملية النتح.

لا يحتاج انتقال السكروز والكربوهيدرات الأخرى داخل الأنابيب الغربالية إلى طاقة، ولكن الضغط اللازم لدفع هذه الحركة ينشأ من خلال عمليات تحميل هذه المواد التي تستهلك الطاقة في الأنابيب الغربالية وتفريغها.

تنقل السكريات والهرمونات عبر اللحاء من منطقة المصدر إلى منطقة المغطس من خلال آلية التدفق بالضغط. النقل النشط ضروري لتحميل المواد في مناطق المصدر. يغير التحميل في اللحاء القدرة المائية ما يقود إلى دخول الماء الذي يحمل المواد نحو منطقة المغطس. بخلاف النقل في الأوعية الخشنة يتم الانتقال في اللحاء باتجاهين.

مراجعة المفاهيم

38-1 آليات النقل (الشكل 38-2)

يتضمن انتقال الماء في النبات أشكالًا عدة لا تحتاج إلى نظام ضخ.

- لفهم كيفية انتقال الماء في النبات، يحتاج المرء إلى أن يعتمد على خصائص الماء، والخاصية الأسموزية، وأحداث على مستوى الخلية.
- مع أن الماء يمكن أن يدفع عن طريق الجذور، إلا أن القوى الأساسية هي قوى سحب للماء ناتجة عن عملية النتح. يشترك في نقل الماء الخاصية الأسموزية، وقوى التماسك والالتصاق.
- يمكن التعرف إلى اتجاه حركة الماء من خلال قيم القدرة المائية. يتحرك الماء إلى الخلية أو المحلول الذي يمتلك قدرة مائية منخفضة تمثل تراكيز أسموزية عالية (الشكل 38-3 و 38-4).
- في النباتات، القدرة المائية تساوي مجموع قدرة الضغط أو ضغط الماء الداخلي على جدار الخلية والقدرة الأسموزية للخلية (قدرة محلولها) والبيئة المحيطة.
- عند وضع الخلايا النباتية في محلول مرتفع القدرة المائية تمتلئ الخلايا بالماء، ويزداد ضغطها الداخلي، وعند وضع الخلايا في محلول قدرته المائية منخفضة، فإن الخلايا تتكمش، وقد تحدث لها عملية البلزمة.
- تسرع القنوات أو الثقوب المائية انتقال الماء بالخاصية الأسموزية، لكن لا تغير اتجاه حركة الماء (الشكل 38-5).
- في الخلاصة، ينتقل الماء إلى النبات إذا كانت القدرة المائية للتربة أكبر من القدرة المائية للجذور. فقدان الماء على حالة بخار من الأوراق تتيح قدرة مائية سالبة تسحب الماء إلى المناطق العلوية من النبات عبر الأوعية الخشبية.

38-2 امتصاص الماء والمعادن

تؤدي الشعيرات الجذرية والفطريات الجذرية إلى زيادة مساحة السطح الماص للماء والمعادن.

- تنقل المعادن بشكل نشط من التربة إلى الجذور، فتؤدي إلى زيادة القدرة الأسموزية الداخلية وجذب الماء.
- عند دخول الماء والمعادن إلى الجذور، فإنها يمكن أن تسلك ثلاثة مسارات للوصول إلى الأنسجة الوعائية في هذه الجذور. (الشكل 38-8)
- المسار اللاحيوي يتضمن حركة على سطوح جدران الخلية والفراغات بين الخلايا.
- المسار الحيوي مسار سيتوبلازمي متصل بين الخلايا عن طريق البلاسمودسماتا.
- المسار عبر الأغشية يسمح بالتحكم في طبيعة المواد التي تدخل الخلية، أو تخرج منها.
- عند حركة الماء والمعادن نحو النسيج الناقل، يقوم شريط كاسبر بإجبار الماء والمعادن على الانتقال عبر أغشية خلايا البشرة الداخلية للتحكم بشكل دقيق في حركة المغذيات وتدفق الماء.

38-3 النقل في الخشب

يدخل المحلول المائي الذي يمر عبر الأغشية فى خلايا البشرة الداخلية إلى خلايا الخشب.

- يتشكل الضغط الجذري نتيجة النقل النشط للأيونات إلى خلايا الجذر ودخول الماء فيها بالخاصية الأسموزية، وله دور محدود في حركة الماء في النبات.
- الإدماع، أو تكوين الندى، هو فقدان للماء من خلال الأوراق عند ارتفاع مستويات الضغط الجذري.
- تعتمد مقاومة الشد في الماء على قوى التماسك والالتصاق الخاصة بالماء.
- تعتمد كمية الماء التي يمكن أن تنقل عبر الأوعية الخشبية على نصف قطر الوعاء الناقل. كلما كان قطر عمود الماء في الأوعية الناقلة صغيرًا، كانت مقاومة الشد المائي أكبر ما يؤدي إلى حركة لكميات أكبر من الماء. ولكن، كلما ازداد نصف قطر عمود الماء، كانت كمية الماء المنقولة مسافة معينة أكبر.
- يحدث التجوف إذا تقطع عمود الماء عن طريق فقاقيع هوائية، ويصبح عمود الماء غير متصل ما يؤدي إلى جفاف النبات وموته.
- يتم توزيع المعادن إلى أنسجة النمو النشط خلال حركة الماء العلوية في الأوعية الخشبية.

38-4 معدل النتح

مع أن معدلات النتح يمكن أن تكون معتدلة، إلا أن ما يزيد على 90% من الماء الذي يمتصه النبات يفقد من خلال التبخر.

- تحدث الخسارة الأساسية للماء عن طريق الثغور، عندما تُفتح للحصول على ثاني أكسيد الكربون وإطلاق الأكسجين (الشكل 38-12).
- يؤدي الضغط المائي الداخلي للخلايا الحارسة إلى فتح الثغور وإغلاقها. عندما تمتص الخلايا الحارسة الأملاح المعدنية تنخفض قدرتها المائية، وتدخل الماء بالخاصية الأسموزية. تُفتح الثغور عندما تمتلئ الخلايا الحارسة بالماء. في الليل، يتم إخراج السكروز خارج الخلايا الحارسة، فتتكمش الخلايا، وتغلق الثغور.
- يزداد معدل النتح مع الزيادة في درجة الحرارة وسرعة الرياح. ويقل معدله مع الزيادة في درجة الرطوبة النسبية.
- تغلق الثغور عند درجة الحرارة العالية، أو عندما يزداد تركيز CO_2، وتفتح عندما ينشط الضوء الأزرق دخول K^+ إلى داخل الخلايا الحارسة.
- تقلل مسارات البناء الضوئي البديلة، مثل CAM معدل النتح.

38-5 الاستجابة للإجهاد المائي

تكونت في النباتات أساليب للتكيف مع التغير في كميات الماء المتوافرة.

- يتضمن التكيف في النباتات لخفض فقدان الماء إغلاق الثغور، وخفض أعدادها، ووجود الثغور غائرة في الورقة، وفقدان الأوراق، والسكون، وتغطية الأوراق بطبقة شمعية وشعيرات وبرية.
- تكيفت النباتات للغمر المائي الذي يحرم الجذور من الأكسجين. تكوين العديسات والجذور العرضية من بين أنواع التكيف.
- تكوِّن النباتات المائية نسيجًا هوائيًّا لضمان نقل الأكسجين إلى أجزاء النبات الموجودة تحت سطح الماء (الشكل 38-15).
- النباتات التي تعيش في مياه مالحة لها جذور تنفسية لتبادل الغازات، وفرز الأملاح إلى الخارج.
- تزيد النباتات المحبة للملوحة من امتصاصها للماء من التربة المالحة بخفض القدرة المائية لجذورها باستخدام جزيئات عضوية.

38-6 النقل في اللحاء

تنقل معظم السكريات المتكونة خلال عملية البناء الضوئي، والهرمونات النباتية في اللحاء.

- تنقل المواد العضوية إلى الأعلى وإلى الأسفل في اللحاء.
- يتم معظم انتقال السكريات من المصدر إلى المغطس بسبب التغير في القدرة المائية لمحتويات اللحاء. في منطقة المصدر، يؤدي النقل النشط للسكريات إلى انخفاض القدرة المائية في اللحاء. انتقال الماء إلى اللحاء يرفع الضغط الداخلي، ويدفع محتويات اللحاء للتحرك نحو المنطقة الماصة (المغطس) حيث يتم خروج السكر من اللحاء إلى الخلايا الماصة بعملية نقل نشطة. يعود الماء لينتشر نحو الأوعية الخشبية القريبة ليتم استخدامه مرة أخرى (الشكل 38-18).

obeikandi.com

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. العبارة غير الدقيقة هي:
   أ. ينقل الماء إلى المناطق ذات القدرة المائية المنخفضة.
   ب. تنقل الأوعية الخشبية المواد إلى الأعلى، في حين ينقل اللحاء المواد نحو الأسفل في النباتات.
   جـ. يتحرك الماء في الأوعية الخشبية بشكل أساسي نتيجة لخاصيتي التماسك والالتصاق الخاصتين بالماء.
   د. انتقال الماء عبر الأغشية يكون غالبًا نتيجة للفرق في تركيز الأملاح.
2. يحتاج انتقال الماء من التربة عبر النبات نحو الجو الخارجي إلى قدرة مائية:
   أ. تتناقص من التربة إلى الجو الخارجي.
   ب. متزايدة من التربة إلى الجو الخارجي.
   جـ. متساوية في التربة والنبات والجو الخارجي.
   د. لا شيء مما ذكر.
3. إذا استطعت أن تسيطر على آلية فتح الثغور وأبقيتها مغلقة، فإن النبات:
   أ. سوف ينخفض بناء السكريات فيه.
   ب. سوف ينخفض انتقال الماء.
   جـ. كل من أ و ب سوف يحصل إذا بقيت الثغور مغلقة.
   د. لا شيء مما ذكر.
4. إذا وضعت خلية لها قدرة أسموزية = -4 MPa وقدرة ضغط = 0.2MPa في وعاء يحتوي على ماء نقي تحت ضغط = 0.5 MPa فسوف:
   أ. يتحرك الماء إلى خارج الخلية. ب. يتحرك الماء إلى داخل الخلية.
   جـ. تتحطم الخلية. د. تنفجر الخلية.
5. إذا استطعت إزالة القنوات المائية من غشاء الخلية، فسوف:
   أ. تتوقف حركة الماء عبر الأغشية.
   ب. لا تستطيع النباتات التحكم في اتجاه حركة الماء عبر الأغشية.
   جـ. ينخفض معدل انتقال الماء عبر الغشاء.
   د. تفقد الخلية امتلاءها، وتصبح مترهلة.
6. يتحرك جزيء من الماء في نبات. العملية التي لن توفر قوة دافعة لحركته على مستوى الخلية أو إلى مسافات بعيدة داخل النبات هي:
   أ. الخاصية الأسموزية.
   ب. الانتشار.
   جـ. النتح.
   د. كل ما ذكر قوى دافعة لحركة الماء.
7. العبارة غير الصحيحة حول نقل الماء والمعادن بين الخلايا في الجذور هي:
   أ. المسار اللاحيوي ينقل الماء والمعادن عبر جدران الخلايا والفراغات بين الخلايا.
   ب. المسار الحيوي ينقل المواد، الماء والمعادن عبر البلاسمودسماتا.
   جـ. المسار عبر الأغشية يستخدم النقل عبر الأغشية بين الخلايا.
   د. لا شيء مما ذكر.
8. إذا أزيل شريط كاسبر:
   أ. فلن يتمكن الماء والمعادن من الوصول إلى الأوعية الخشبية.
   ب. فستكون هناك انتقائية أقل للمواد التي يمكن أن تدخل الأوعية الخشبية.
   جـ. فسيفقد الماء والمعادن من الأوعية الخشبية، وتعود إلى التربة.
   د. فستتوقف حركة الماء والمعادن عبر جدران خلايا البشرة الداخلية.
9. تعتمد حركة الماء في الأوعية الخشبية على:
   أ. قدرة جزيئات الماء على تكوين روابط هيدروجينية.
   ب. النقل النشط.
   جـ. تبخر الماء من سطح الورقة.
   د. (أ و جـ).
10. عندما تغلق الثغور في الليل:
   أ. لن تكون هناك قدرة مائية في الأوعية الخشبية.
   ب. لن يستطيع الماء الخروج من الورقة.
   جـ. تتوقف الجذور عن امتصاص الماء من التربة.
   د. لا شيء مما ذكر.
11. إذا أردت أن تجبر الثغور على أن تفتح، فإن الشيء الذي يمكن أن يؤدي إلى ذلك هو:
   أ. معاملة النبات بحمض الأبسيسيك (ABA).
   ب. تحفيز حركة الماء إلى الخلايا الحارسة.
   جـ. تحفيز حركة الماء خارج الخلايا الحارسة.
   د. العمل على تجفيف خلايا البشرة المحيطة بالثغور، ومن ثم ابتعاد الخلايا الحارسة عن بعضها.
12. نفخ الماء للارتفاع في أنبوبة المشروبات تتشابه مع:
   أ. الإدماع.
   ب. الانتشار.
   جـ. النقل الكتلي في الأوعية الخشبية.
   د. الخاصية الأسموزية.
13. يدخل السكروز إلى خلايا الأنابيب الغربالية في اللحاء عن طريق:
   أ. الخاصية الأسموزية.
   ب. القدرة المائية.
   جـ. النقل النشط.
   د. عملية تنظم بالأكسينات.
14. العبارة التي تصف نظرية التدفق الكتلي بدقة هي:
   أ. تنقل السكريات من المصدر إلى المغطس.
   ب. تدخل السكريات إلى اللحاء بعملية نقل سالبة، في حين تخرج من اللحاء، من خلال عملية نقل نشطة.
   جـ. تزيد الكربوهيدرات في اللحاء بالقرب من الأوراق كثافة محتويات اللحاء وبذلك تدفع حركتها إلى الأسفل نحو الجذور.
   د. (أ و ب).

أسئلة تحدٍّ

1. الجذور متكيفة جدًا لامتصاص الماء من البيئة. ومع هذا، فإن النباتات التي تنمو في المناطق الرطبة جدًا لها جذور متخصصة في الحصول على الأكسجين. اشرح هذه التكيفات التركيبية في الجذور. ولماذا تُعدّ مهمة لبقاء النبات؟
2. يُعدّ التجوف في الأوعية الخشبية من أكثر التحديات لعمل الأوعية الخشبية في النباتات. تستطيع النباتات التعامل مع هذا الوضع؛ لأن الماء يمكن أن يحول مساره عند المنطقة التي أغلقت. بعض النباتات قادرة على إزالة الفقاقيع الهوائية من خلال تكوين ضغط إيجابي كافٍ لجعل هذه الفقاقيع تذوب في الماء. كيف يمكن أن يقوم النبات بهذا؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 39

التّغذية النّباتيّة والتّربة

Plant Nutrition and Soils

مقدّمة

يحتاج بناء النبات إلى كمية كبيرة من الطّاقة. في هذا الفصل، سنتعرّف إلى المواد التي يحتاج إليها النبات إضافة إلى الطّاقة الشّمسيّة حتى يعيش. تحتاج النّباتات، كالحيوانات، إلى عدد من المُغذِّيات حتى تبقى بصحة جيدة. إذ يمكن أنْ يبطئَ عدمُ وجود أحد العناصر الأساسية نموَّ النّباتات، ويمكن أنْ يجعل النبات أكثر عرضة للأمراض، وقد يميتها. تحصل النّباتات على المُغذِّيات بشكل أساسي من عملية البناء الضّوئيّ ومن التّربة. وإضافة إلى تزويد النّباتات بالمغذيات، فإن التّربة تحتوي على بعض أنواع البكتيريا والأعفان التي تساعد النّباتات في الحصول على غذائها بشكل مناسب. ويؤدِّي الحصولُ على كميات كافية من النيتروجين بشكل خاص إلى مشكلةٍ؛ لأنّ النّباتات لا تستطيع تحويل النيتروجين الجوي إلى أحماض أمينية. بعض النّباتات يمكنها اصطياد الحيوانات وإفراز عصارات هاضمة لتوفير النيتروجين للامتصاص.

موجز المفاهيم

39-1 التّربة: الوسط الذي تعتمد عليه النّباتات

- *تتكوّن التّربة من معادن، ومواد عضوية، وماء، وهواء ومخلوقات حيّة.*
- *يعتمد توافر الماء والمعادن على خصائص التّربة.*
- *يمكن أن تؤدي زراعة النّباتات إلى خسارة التّربة ونقص المعادن.*
- *يؤثّر كلّ من pH والملوحة في توافر المعادن.*

39-2 المُغذِّيات النّباتيّة

- *تحتاج النّباتات إلى 9 مغذيات كبيرة و7 مغذيات صغيرة.*
- *الأمن الغذائيّ مرتبط بإنتاجية المحاصيل ومستوى المُغذِّيات.*

39-3 إستراتيجيات التّغذية الخاصة

- *يمكن أن توفّر البكتيريا التي تعيش بارتباط مع الجذور النيتروجين.*
- *الفطريّات الجذريّة تساعد عددًا كبيرًا من نباتات اليابسة.*
- *تصطاد النّباتاتُ الآكلةُ للحيواناتِ وتهضمها لاستخلاص مغذِّيات إضافية.*
- *تستغل النباتات المتطفلة موارد نباتات أخرى.*

39-4 توازن الكربون – النيتروجين والتّغيّر الكوني

- *يمكن أنْ تغيّر زيادة مستويات ثاني أكسيد الكربون عملية البناء الضّوئيّ ومستويات الكربون في النبات.*
- *يمكن أنْ تؤثر زيادة درجة الحرارة في عملية التّنفّس، ومستويات الكربون في النبات.*

39-5 إزالة الملوِّثات عن طريق النّباتات

- *يمكن إزالة ثلاثي كلور الإيثيلين عن طريق نبات الحَوْر.*
- *يمكن إزالة كميات محدودة من مادة ثلاثي نيتروتولوين.*
- *يمكن إزالة المعادن الثقيلة بنجاح وبتكلفة منخفضة.*

openkan.com

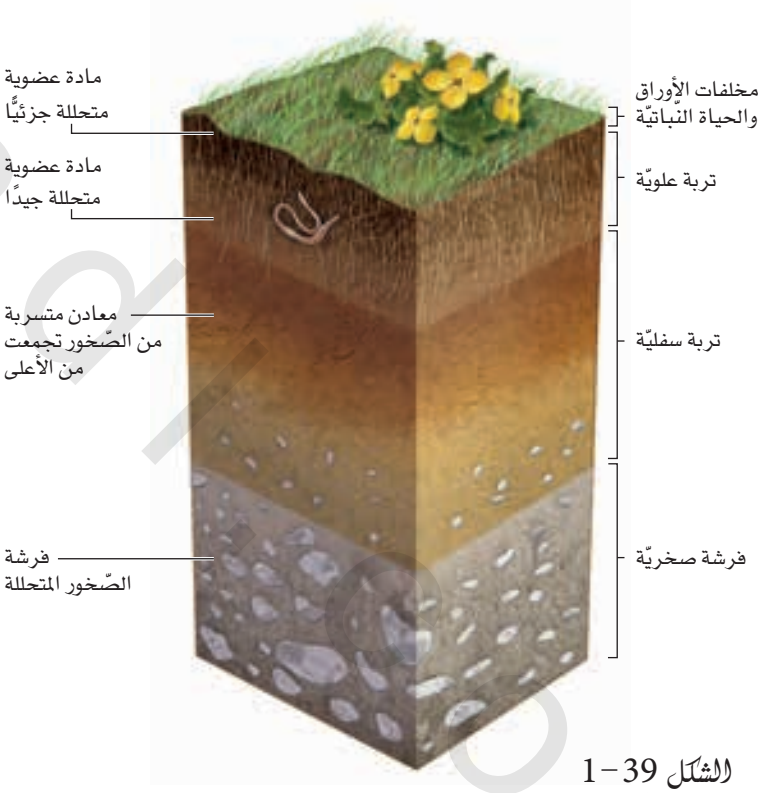
1-39 التّربة: الوسط الذي تعتمد عليه النّباتات

كثيرٌ من الأنشطة تدعم حياة النّباتات بخفاء في التّربة. التّربة **Soil** هي الجزء الخارجي من القشرة الأرضية المتحللة. تتكون التّربة من مكونات مختلطة تشمل كلًّا من الرمل، والصخور بأحجام مختلفة، والطّين، والطّمي، والدّبال، وأنواع مختلفة من المعادن والمواد الْعضويَّة. وتوجد بين هذه المكونات ثقوبٌ وفراغات تحتوي على الماء والهواء.

تتكوّن التّربة من معادن، ومواد عضويَّة، وماء، وهواء ومخلوقات حيّة

يختلف الجزء المعدني من التّربة باختلاف تركيب الصّخور. وتحتوي التّربة على قرابة 92 عنصرًا طبيعيًّا (الفصل الـ 2). معظم هذه العناصر موجود بشكل لاعضوي، تسمى عناصر معدنية *Minerals*. وتتكون معظم الصخور من أنواع مختلفة من العناصر المعدنية.

تحتوي التّربة كذلك على أعداد كبيرة من المخلوقات الدقيقة التي تحلل المواد، وتؤدي إلى دوران المخلفات الْعضويَّة. فمثلًا، يرتبط نحو 5 أطنان من الكربون بالمخلوقات الموجودة في هكتار من التّربة المزروعة بالقمح في إنجلترا. وتساوي هذه الكمية وزن 100 طن من الضأن.



الشكل 39-1

معظم الجذور تنمو في التّربة العلويّة. تغطي بقايا الأوراق والحيوانات الطبقةَ العلويّةَ للتربة المسماة التّربة العلوية. تحتوي التّربة العلويّة على مواد عضوية مثل الجذور، والحيوانات الصغيرة، والدّبال، والجزيئات المعدنية بأحجام مختلفة. تقع التّربة السفليّة أسفل التّربة العلوية، وتحتوي على جزيئات معدنية كبيرة، وكمية قليلة من المواد الْعضويَّة. تحت هذه الطبقة، توجد طبقات فرشة الصّخور، وهي التي تشكّل المادة الخام التي يتشكّل منها التراب عن طريق عملية طويلة من تفكّك الصخور وتحللها.

توجد معظم الجذور في الطبقة العلوية من **التّربة Topsoil** (الشكل 39-1)، التي هي خليط من الجزيئات المعدنية ذات الأحجام المختلفة (قطر معظمها أقل من 2 مم)، والمخلوقات الحية، **والدّبال Humus** الذي يتكوّن من مادة عضوية متحللة. تتميز التّربة العلوية بالكميات النسبية لمحتوياتها من الرّمل، والطّمي، والطّين. إن تركيب التّربة هو الذي يحدد مستوى ارتباط الماء والمعادن بجزيئات التّربة. فالرّمل يربط أقل مستوى من هذه الجزيئات، ولكن الطّين يربط الماء والمعادن بقوة كبيرة.

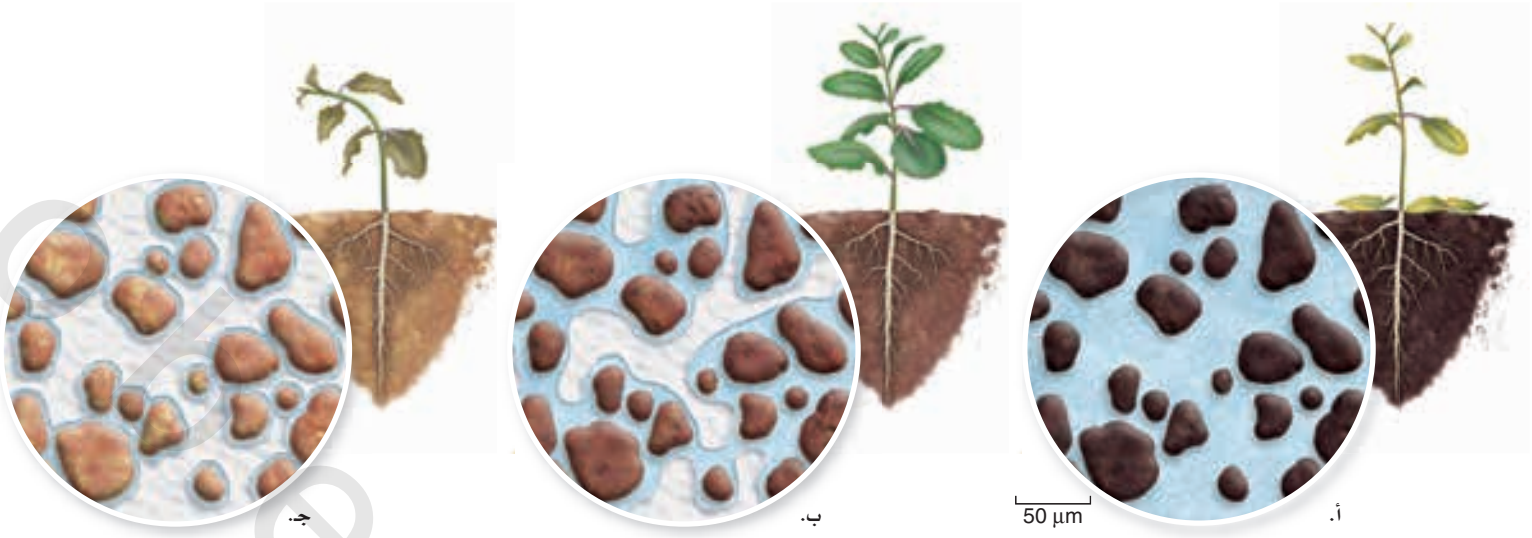
يعتمد توافر الماء والمعادن على خصائص التّربة

إن المعادن المذابة في الماء فقط، والموجودة في الفراغات، أو الثقوب الموجودة بين جزيئات التّربة، هي المتوافرة للامتصاص عبر الجذور. يحتوي سطح المعادن وجزيئات التّربة الْعضويَّة على شحناتٍ سالبة. الأيونات ذات الشّحنة السّالبة تبقى في المحلول، مكوّنة فرقًا في الشّحنة بين محلول التّربة وخلايا الجذور. وعليه، فإنّ الأيونات ذات الشّحنة الموجبة يكون لديها القابلية للخروج من الخلايا. تنقل مضخاتُ البروتون البروتوناتِ خارج الجذور لتكون فرقًا في القدرة الكهربائيّة للغشاء (−160 مليفولت). ويؤدي الفرق الكبير في كهروكيميائية الغشاء إلى دخول أيونات البوتاسيوم، وغيرها من الأيونات عبر قنوات. بعض الأيونات، وخاصة الأيونات ذات الشّحنة السّالبة تستخدم عملية النقل المترافق (الشكل 39-2). تؤثر القدرةُ الكهربائيّة للغشاء التي تحافظ عليها الجذور، والفرقُ في القدرة المائية داخل الجذور وخارجها على النّقل في الجذر (تم وصف القدرة المائيّة في الفصل الـ 38)

تشكل الثقوب نحو نصف حجم التّربة الكلّي، وقد تكون مملوءة بالماء أو الهواء، وذلك بحسب الوضع المائي. (الشكل 39-3). بعض الماء الموجود في التّربة لا يكون متوافرًا للنبات. وجزء من الماء الذي يصل إلى التّربة يمرّ من خلالها بسرعة نظرًا لقوى الجاذبيّة الأرضيّة. إن الماء الذي يصرف في الترب الرملية يشكّل كمية كبيرة. الجزء الآخر من الماء في التّربة يوجد في الثقوب الصغيرة التي غالبًا لا يقل قطرها عن 50 ميكرومترًا. يُشكل هذا الماء الجزء المتوافر للنبات. عندما

الشكل 39-2

دور شحنات التّربة في النقل. النقل النشط ضروري لحركة الأيونات ذات الشّحنة الموجبة إلى الشّعيرات الْجذريّة.



الشكل 39–3

يملأ الماء والهواء الفراغات بين جزيئات التّربة. أ. لا تستطيع الجذور التّنفّس دون وجود بعض الفراغات في التّربة من أجل التهوية. ب. التوازنُ بين الماء والهواء في التّربة ضروريٌّ لنموّ الجذور. جـ. تؤدي كمية قليلة من الماء إلى خفض القدرة المائية للتربة، وتمنع النّتح في النّباتات.

يتناقص هذا الماء من خلال التبخر أو الامتصاص عن طريق الجذور، يصاب النبات بالذبول، ويموت لاحقًا، إلا إذا أُضيف الماء إلى التّربة. وكلما نضبت كمية الماء في المنطقة القريبة من الجذور؛ فإنّ القدرة المائية تقل، وهذا يساعد على حركة الماء نحو الجذور؛ لأنّ الماء في المنطقة البعيدة له قدرة مائية أكبر.

تركيبُ الأتربة متنوعٌ، وكلّ نوع من التّربة يوفر مجموعة من الْمغذِّيات النّباتيّة قد تكون كثيرة أو قليلة. إضافة إلى أنّ درجة الأحماضة والملوحة التي وُصفت سابقًا يمكن أنْ تؤثّر في توافر الماء والْمغذِّيات.

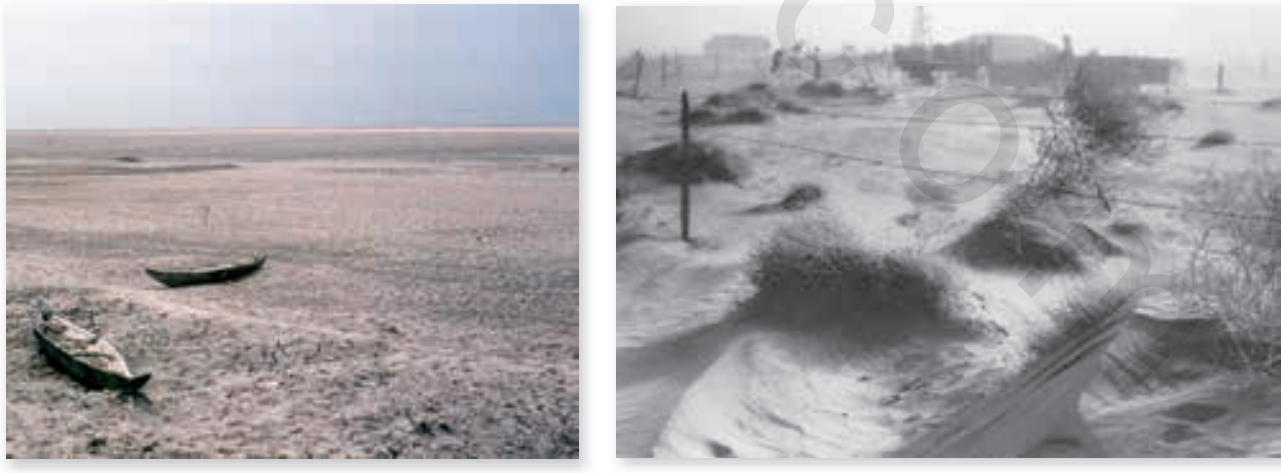
يمكن أن تؤدي زراعة النباتات إلى خسارة التّربة ونقص المعادن

عند فقدان التّربة العلوية بسبب التّعرية، أو نتيجة لهندسة التّربة، فإنّ قدرة الحمل المائي والعلاقات الغذائية في التّربة تتأثر بشكل سلبي. لقد تم فقدان 50 مليار طن تقريبًا من التّربة العلوية من الحقول في الولايات المتحدة خلال سنة واحدة.

عند تغيّر الغطاء النباتي للتربة من خلال الحراثة والحصاد، فإنّ تعرية التّربة بالماء والرياح تزداد، وفي بعض الأحيان، بشكل كبير كما حصل في ثلاثينيات القرن الماضي في السهول الكبرى الشرقيّة الجنوبيّة للولايات المتحدة، حيث أصبحت هذه المنطقة تعرف بصحن الغبار. فقد أدى اجتماع الطّرق السيئة في الزّراعة، وعدد من سنوات الجفاف إلى زيادة في حساسية التّربة للتعرية بالرّياح (الشكل 39 - 4أ).

تركز أساليب الزّراعة الحديثة على الحدِّ من خسارة التّربة من خلال اتِّباع الدّورة الزّراعيّة، وتنوع المحاصيل في الحقل، والحراثة المحافظة، وعدم حراثة محاصيل الخريف. تتضمن الحراثة المحافظة أقل درجة من الحراثة، بل عدم الحراثة أحيانًا؛ لمنع تعرية التربة.

إن الزيادة في استخدام الأسمدة في الزّراعة وفي الحدائق قد تؤدي إلى تلوّث كبير في المياه، وهذا مرتبط بنتائج سلبية مثل النّموّ الكثيف للطحالب في البحيرات (الفصلان الـ 56 و 57). إنّ المحافظة على مستوى الْمغذِّيات في التّربة ومنع انتقالها إلى البحيرات والجداول والأنهار يمكن أن يؤدي إلى زيادة في نموّ المحاصيل، ويقلل من تدمير الأنظمة البيئية.



الشكل 39–4

تلف التّربة. أ. أدى الجفاف وأساليب الزّراعة السيئة إلى التّعري عن طريق الهواء في حقول السهول الكبيرة في جنوب شرق الولايات المتحدة في ثلاثينيات القرن الماضي. ب. صرف المناطق المالحة في العراق أدّى إلى تكوين صحارى مالحة.

إحدى المقاربات، وهي الزّراعة الخاصة في الموقع، تستخدم مستويات متنوعة من الأسمدة، يتم حسابها باستخدام الحاسوب، ونظام تحديد الموقع العالمي (GPS). يعتمد التطبيق متباين المعدل على معلومات تستند إلى تحليل عينات من التّربة حول مستوى المعادن في التّربة المحلية. من الطرق الأخرى، إدارة التّغذية المتكاملة التي ترفع مستوى إضافة الْمغذِّيات باستخدام السماد الأخضر (مثل نبات الفصّة الذي يُطْمَرُ في التّربة) وروث الحيوانات والأسمدة اللاعضوية. السّماد الأخضر وروث الحيوانات يمتازان بتحرر الْمغذِّيات بشكل بطيء حال تبسيطها بالمخلوقات المحللة، وبذلك يتم استخدام الْمغذِّيات قبل غسلها بعيدًا. ويمكن استخدام طرق المحافظة هذه كلّها مجتمعة.

يؤثّر كلّ من pH والملوحة في توافر المعادن

أيُّ شيء يؤدي إلى تغيير الفرق في الضغط المائي، أو تغيّر توازن التركيز الأيوني بين الجذور والتّربة، يمكن أنْ يؤثّر في قدرة النبات على امتصاص الماء والمعادن. التّربة الحمضية (لها درجة أحماضة منخفضة) والتّربة المالحة (تركيز أملاح مرتفع) تشكل بيئات شديدة التّحدّي.

التّربة الحمضيّة

تؤثّر درجة حموضة التّربة في تحرّر المعادن من الصخور المفتتة. فمثلًا، يتحرّر الألمنيوم في درجة الأحماضة المنخفضة من الصّخور، وهذا العنصر سامّ لعدد من النّباتات. إضافة إلى ذلك، فإنّ الألمنيوم يرتبط مع معادن أخرى، ويجعلها غير مفيدة للنباتات.

تنمو معظم النّباتات بأفضل درجة على درجة الأحماضة المتعادلة. ولكن 26% من أراضي العالم الزراعية حمضية. في أمريكا الاستوائية، 68% من الأراضي حمضية. إنّ سمِّيَّة الألمنيوم قد تؤدي إلى انخفاض إنتاج محصول الذرة بمقدار أربعة أضعاف في الحقول الكولومبيّة.

أدت محاولات تهجين النّباتات في كولومبيا إلى إنتاج نباتات تقاوم سميّة الألمنيوم، فازدادت إنتاجية المحاصيل بنسبة 33%. وفي تجارب حقلية، كانت الزيادة مرتفعة، ووصلت إلى 70% مقارنة بالنّباتات التي لا تستطيع مقاومة سميّة الألمنيوم. إن قدرة النّباتات على امتصاص المعادن السامة يمكن أنْ تستخدم لتنظيف التّربة الملوثة. وسنتناول هذا الموضوع في نهاية هذا الفصل.

الملوحة

يُغَيِّرُ تراكمُ الأملاح والأيونات خاصة Na^+ و Cl^- في التّربة القدرةَ المائيةَ، ما يؤدي إلى خسارة النبات للماء. ما يقارب 23% من الأراضي الزراعية في العالم لها مستويات ملوحة عالية تقلل من نموّ النّباتات. تنتشر التّربة المالحة في المناطق الجافة، حيث يتم زيادة تركيز الأملاح في أثناء الرّي الذي يؤدي إلى تراكم هذه الأملاح في التّربة.

أحد الأمثلة الواضحة على ملوحة التّربة هو مهد الحضارات المسماة حضارة ما بين النهرين، التي سميت يومًا ما الهلال الخصيب لكثرة نباتاتها، هي الآن في الغالب صحراء. حصل التّصحّر على مدى قصير من الزّمن في جنوب العراق، حيث قام صدام حسين بتجفيف معظم الـ 20,000 كم^2 من المنطقة المغمورة- الأهوار، وذلك بتحويل مسار المياه، فتحولت المناطق المغمورة (الأهوار) إلى صحراء مالحة. ومع سقوط صدام حسين، تم تحطيم السدود، وأعيد الماء إلى منطقة الأهوار. عودة منطقة الأهوار إلى ما كانت عليه ليس مضمونًا، ولكن المنطقة التي دخلتها المياه وقلت نسبة الملوحة فيها يمكن أنْ تعود إلى ما كانت عليه.

تعتمد النّباتات على الْمغذِّيات الموجودة في التّربة لحياتها. إن تركيب التّربة، ودرجة الأحماضة، والماء، والملوحة تحدد مدى توافر هذه الْمغذِّيات للنبات.

2-39 المغذيات النباتية

المصدر الأساسي لتغذية النبات هو تثبيت ثاني أكسيد الكربون الهوائي، وتحويله إلى سكريّات بسيطة باستخدام طاقة الشّمس. يدخل ثاني أكسيد الكربون عبر الثغور. الأكسجين، وهو أحد نواتج عملية البناء الضّوئيّ الثانوية، وواحد من مكونات الهواء يُنقل عبر الثغور. يتم استخدام الأكسجين في التّنفّس الخلوي ليدفع عمليات النّموّ والحفاظ على حياة النّباتات.

لا يكفي ثاني أكسيد الكربون والطّاقة الضوئية لبناء جميع الجزيئات التي يحتاج إليها النبات جميعها، فإضافة إلى ذلك، تحتاج النّباتات إلى عددٍ من الْمغذِّيات اللاعضوية. بعض هذه الْمغذِّيات هي **الْمغذِّيات الكبيرة Macronutrients** التي يحتاج إليها النبات بكميات كبيرة، والأخرى هي **الْمغذِّيات الصغيرة Micronutrients** التي يحتاج إليها النبات بكميات قليلة جدًا. (الجدول 39-1).

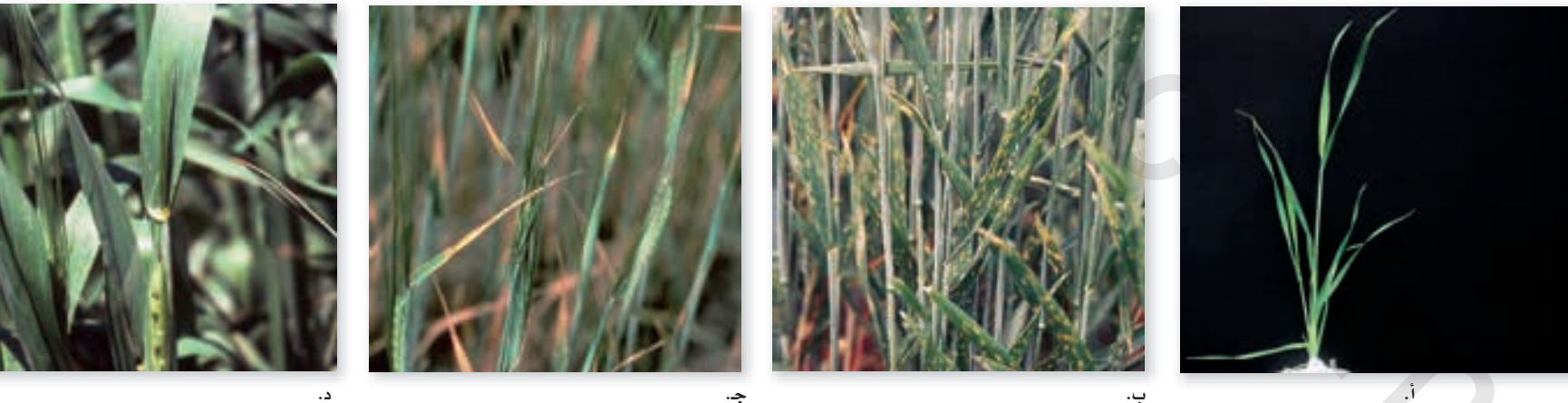
تحتاج النّباتات إلى 9 مغذيات كبيرة و7 مغذيات صغيرة

الْمغذِّيات الكبيرة التسعة، هي: الكربون، والأكسجين، والهيدروجين، وهي ثلاثة عناصر توجد في المواد الْعضويَّة جميعها، إضافة إلى النيتروجين (ضروري لتكوين الأحماض الأمينية) والبوتاسيوم، والكالسيوم، والماغنسيوم (مركز جزيء الكلوروفيل) والفوسفور والكبريت. كلّ من هذه الْمغذِّيات يكوّن نحو 1% من وزن النبات الجاف أو قد يزيد كثيرًا على 1%، كما هو في حالة الكربون.

أما الْمغذِّيات الصغيرة السبعة فهي: الكلور، والحديد، والمنجنيز، والزنك، والبورون، والنحاس، والمولبيدينم – تشكل من أقل من 1 إلى مئات عدة من الجزء في المليون في معظم النّباتات. النقص في أيّ من هذه العناصر يمكن أنْ يكون له أثر حاد في نموّ النّباتات (الشكل 39-5). تم اكتشاف الْمغذِّيات الكبيرة في القرن الماضي، ولكن العناصر الصغيرة تم اكتشافها حديثًا، حيث تطورت الطرق التي أدت إلى تعريفها، والعمل على اكتشافها بهذه الكميات الصغيرة جدًا.

ويمكن تحديد احتياجات النبات الغذائية بزراعة النّباتات في وسط سائل محدد التركيب، بحيث تكون الجذور مغمورة في الماء ذي التهوية العالية، والمحتوي على الْمغذِّيات. ولغرض الدراسة، يحتوي المحلول على العناصر الأساسية جميعها وبتركيز مناسب، ما عدا العنصر المراد دراسته. تترك النّباتات في هذا المحلول لتنمو، ويتم متابعة الأعراض التي قد تظهر على النّباتات، والتي قد تبين الحاجة إلى العنصر غير الموجود في المحلول (الشكل 39-6).

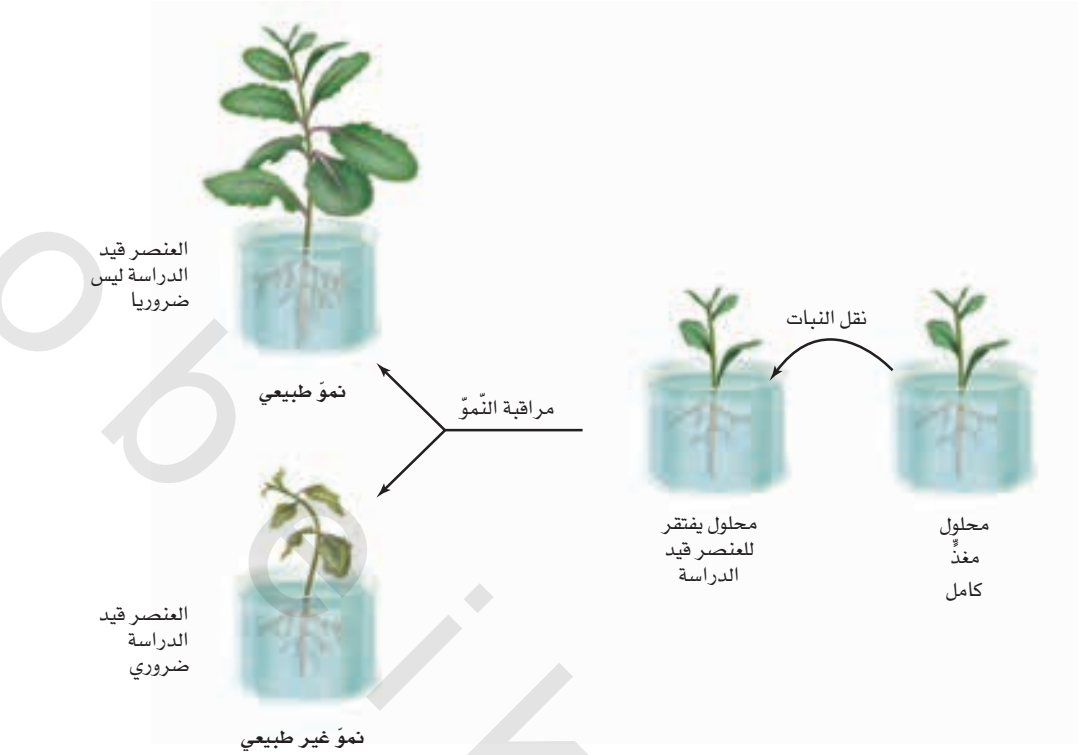
الجدول 39-1 المغذيات الأساسية للنباتات			
العنصر	**الشكل الرئيس الذي يتم امتصاصه**	**النسبة التقريبية في الوزن الجاف**	**مثال على الوظائف المهمة**
المُغذِّيات الكبيرة			
الكربون	ثاني أكسيد الكربون	44	مكوِّن أساسي للمواد العُضويَّة
الأكسجين	O_2, H_2O	44	مكوِّن أساسي للمواد العُضويَّة
الهيدروجين	H_2O	6	مكوِّن أساسي للمواد العُضويَّة
النيتروجين	NO_3^-, NH_4^+	4 – 1	مكوِّن للأحماض الأمينية، والبروتينات والنيوكليوتايدات والأحماض النّوويّة، والكلوروفيل
البوتاسيوم	K^+	6 – 0.5	بناء البروتين وعمل الثغور
الكالسيوم	Ca^{2+}	3.5 – 0.2	مكوِّن للجدار الخلوي، يحافظ على تركيب الغشاء الخلوي، منشِّط لبعض الأنزيمات
الماغنسيوم	Mg^{2+}	0.8 – 0.1	الغشاء الخلوي، منشِّط لبعض الأنزيمات مكوِّن للكلوروفيل، منشِّط لبعض الأنزيمات.
الفوسفور	$H_2PO_4^-$, HPO_4^-	0.8 – 0.1	مكوِّن ADP وATP، أحماض نووية، الدهون المفسفرة وبعض مرافقات الأنزيمات.
الكبريت	SO_4^{2-}	1 – 0.05	مكوّن لبعض الأحماض الأمينية، والبروتين ومرافق الأنزيم أ
المُغذِّيات الصغيرة (التركيز / جزيء في المليون)			
الكلور	Cl^-	10.000 – 100	الأسموزية والتوازن الأيوني
الحديد	Fe^{2+}, Fe^{3+}	300 – 25	تكوين الكلوروفيل، السيتوكروم وأنزيم النيتروجينيز
المنجنيز	MN^{2+}	800 – 15	منشّط لبعض الأنزيمات
الزنك	ZN^{2+}	100 – 15	منشّط لبعض الأنزيمات، له دور في تكوين الكلوروفيل
البورون	BO_3^-, $B_4O_7^-$, or $H_2BO_3^-$	75 – 5	له دور في نقل السّكّريّات، وبناء الأحماض النّوويّة
النحاس	Cu^2 or Cu^+	30 – 4	منشّط، أو مكون لبعض الأنزيمات
الموليدنم	MoO_4^-	5 – 0.1	تثبيت النيتروجين واختزال النيترات



أ. ب. جـ. د.

الشكل 39-5

نقص المعادن في النّباتات. أ. أوراق لنباتات القمح الطبيعية. ب. نقص الكلور في النّباتات مع تَبَرْقُش الأوراق (أوراق فيها بعض المناطق الميتة). جـ. نباتات تعاني نقص النحاس، مع قمم أوراق جافة ومعوجّة. د. نباتات فيها نقص للزنك، مع تقزم النّموّ واصفرار (فقدان الكلوروفيل) في بعض المناطق على الأوراق. النتائج الزراعية لمثل هذا النقص واضحة، ويمكن لمُشاهِدٍ مُدَرَّبٍ أنْ يقرّر نقص العنصر الذي يؤثّر في النبات بمجرد فحصه.



الشكل 39–6

التّعرّف إلى حاجة النّباتات الغذائية. يُزرع النبات أولًا في محلول كامل المُغذِّيات. يُنقل النبات بعد ذلك إلى محلول ينقصه أحد العناصر تحت الدراسة الذي يُعتقد أنه أساسي. يُتابعُ نموّ النّباتات وملاحظة أيّ أعراض غير طبيعية، مثل زوال لون الأوراق، أو النّموّ المتقزم. إذا كان نموّ النّباتات طبيعيًّا، فيستنتج أنَّ العنصر الناقص ليس ضروريًّا، أما إذا كان نموّ النبات غير طبيعي فيكون العنصر الناقص ضروريًّا لنمو النبات.

ولتوضيح كم من الصِّغَرِ تكون الحاجة إلى المُغذِّيات الصغيرة، فإنَّ الجرعةَ المثالية للموليبدينم التي تضاف إلى التّربة التي ينقصها هذا العنصر بشكل حاد في أستراليا تبلغ 34 جم (نحو قبضة اليد) لكلّ هكتار (مربع بطول ضلع = 100 م) مرة كلّ عشر سنوات. تنمو معظم النّباتات بشكل مناسب في الزراعات الهيدروبونية (أي في المحاليل المائية) إذا تمت تهوية الجذور بشكل جيد. ومع أن الطريقة مكلفة، إلا أنها تُستخدم بعض الأحيان لأغراض اقتصادية (الشكل 39–7). لقد جعلت الكيمياء التحليلية إمكانية تحليل العينات النّباتيّة أكثر سهولة على مستوى الجزيئات المختلفة.

الأمن الغذائيّ مرتبط بإنتاجية المحاصيل ومستوى المُغذِّيات

يُعَدُّ مستوى المُغذِّيات وإنتاج المحاصيل من الاهتمامات الكبيرة للإنسان. **الأمن الغذائيّ Food security** والابتعاد عن المجاعة هو مسعى عالمي. فزيادة القيمة الغذائية للمحاصيل الزراعية خاصة في الدول النامية يمكن أن يكون له فوائد جمّة على صحة الإنسان.

إن تحصين الغذاء وتدعيمه يشكل أحد مسارات الأبحاث الفعالة التي تركز على الطّرق التي يمكن من خلالها زيادة امتصاص المعادن وخزنها في الجذور والسيقان للاستهلاك البشري لاحقًا. فيمكن زيادة امتصاص الفوسفات، مثلًا، إذا كان ذوبانه في التّربة عاليًا. تم تعديل بعض النّباتات وراثيًّا لتقوم بإفراز حمض الستريك (الليمون) وهو حمض عضوي يذيب الفوسفات. وفائدة إضافية، فإنّ حمض الستريك يرتبط بالألمنيوم، وهو عنصر سام للنباتات والحيوانات، فيمنع النبات من امتصاصها.

أما المُغذِّيات الأخرى، مثل: الحديد، والمنجنيز، والزنك، فالغشاء الخلوي للخلايا يحتوي على نواقل تحدد امتصاصها. وقد تم استنسال الجينات التي تكوّن هذه النواقل في مخلوقات أخرى، وتم نقلها إلى بعض نباتات المحاصيل.

ولهذا، يمكن في النهاية أن تكون حبوب الإفطار مركزة بالمعادن الإضافية في أثناء نموّ الحبوب في الحقل، وذلك بالمقارنة مع ما يتم عند معالجتها في المصانع، حيث تُضاف المعادن في المصنع.

تحتاج النّباتات إلى مغذيات كبيرة وصغيرة، وهذه تتراكم غالبًا في الجذور عن طريق النقل النشط. يمكن أن يرفع التغيير الجيني في النّباتات - لزيادة قدرتها على امتصاص المُغذِّيات - من قيمة النبات الغذائية للاستهلاك البشري.

الشكل 39–7

الزّراعة المائية (الهيدروبونية). توفِّر التّربة المُغذِّيات والدعامة، ولكن يمكن لهاتين الوظيفتين أنْ تُستَبْدَلا في المزارع المائية. هنا تم وضع نباتات البندورة في الهواء، وتدور جذورها في حمام من المحلول المغذي.

3-39 إستراتيجيات التّغذية الخاصة

يمكن أن توفّر البكتيريا التي تعيش بارتباط مع الجذور النيتروجين

تحتاج النّباتات إلى الأمونيا (NH_3) أو النيترات لبناء الأحماض الأمينية. لكن معظم النيتروجين الهوائي على شكل غاز (N_2)، ولا تمتلك النّباتات المسارات الكيميائية (بما فيها أنزيم النيتروجينيز) الضرورية لتحويله إلى أمونيا. ولكن بعض البكتيريا لها القدرة على ذلك. وقد تطورت علاقة تعايشية بين بعض النّباتات وهذه البكتيريا. تعيش بعض البكتيريا بجوار الجذور، وبعضها الآخر تسكن داخل أنسجة خاصة يكوّنها النبات. لهذا؛ تسمى **العقد الْجذريّة Nodules** (الشكل 39-8).

تستطيع البقوليّات وبعض أصناف النّباتات الأخرى أنْ تكوّن عقدًا جذرية. يكلف إسكان هذه البكتيريا النبات الطّاقة، ولكنها ذات فائدة كبيرة، خاصة عندما تكون التّربة قليلة النيتروجين. للحفاظ على الطّاقة، لا تستجيب الشعيرات الْجذريّة في البقوليات للمؤثّرات البكتيرية عندما يكون النيتروجين متوافرًا في التّربة بمستويات عالية.

تُعدُّ عملية تثبيت النيتروجين الجوي من أكثر العمليات المستهلكة للطاقة، التي تحدث في أيّ خلية. أين تكمن الصعوبة في إضافة H_2 إلى N_2؟ الإجابة عن ذلك تكمن في قوة الروابط الثلاث في N_2.

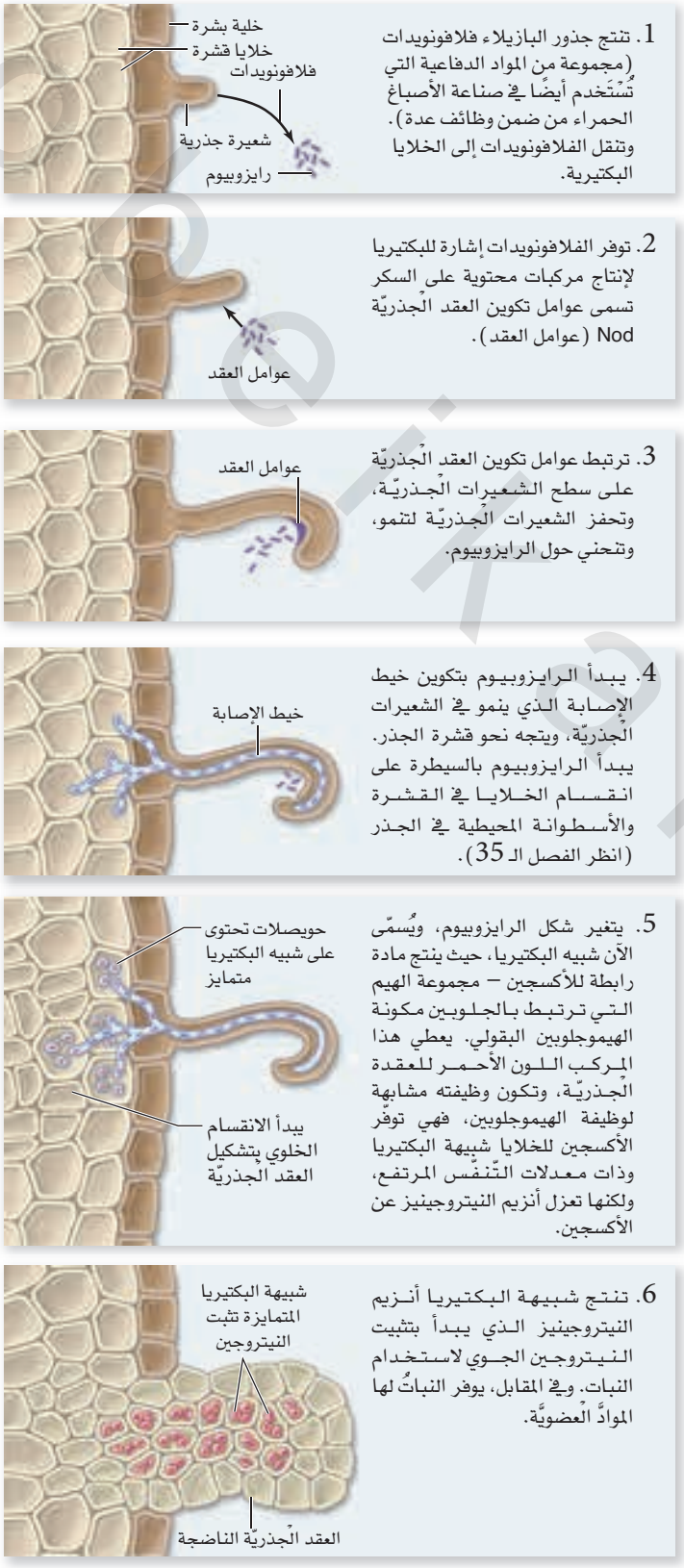
يحتاج أنزيم النيتروجينيز إلى 16 ATP لبناء جزيئين من NH_3. إن تصنيع NH_3 دون هذا الأنزيم يحتاج إلى أجهزة خاصة على حرارة $450^\circ - 500^\circ$ س و500 ضغط جوي، وهو أعلى بكثير مما يستطيع النبات تحمله للبقاء.

تحتاج بكتيريا الرايزوبيوم *Rhizobium* إلى الأكسجين والسّكّريّات لتوفير الطّاقة العالية اللازمة لحياتها بوصفها مثبتات للنيتروجين. يتم توفير السّكّريّات عبر الأنسجة الوعائية للنبات؛ ويتم تصنيع مادة الهيموجلوبين البقولية التي تشبه الهيموجلوبين الحيواني في النبات لتنظيم توفير الأكسجين للبكتيريا. تموت البكتيريا بسبب عدم توافر الأكسجين؛ ولكن أنزيم النيتروجينيز الموجود في هذه البكتيريا يجب أنْ يكون بعيدًا عن الأكسجين؛ لأنه يوقف نشاطه. يرتبط الهيموجلوبين البقولي بالأكسجين، وينظم مستوياته داخل العقد الْجذريّة ليوفر بيئة ملائمة لعمل أنزيم النيتروجينيز والتّنفّس الخلوي.

لكن كيف تلتقي بكتيريا الرايزوبيوم المثبتة للنيتروجين مع النبات البقولي (الشكل 39-9)؟ يتم انتقال إشارات كثيفة بين البكتيريا والنبات البقولي ليس فقط

الشكل 39-8

العقد الْجذريّة المثبتة للنيتروجين. شعيرة جذرية لنبات الفصّة تستضيف الرايزوبيوم، أي البكتيريا التي تثبت النيتروجين مقابل السّكّريّات.



1. تنتج جذور البازيلاء فلافونويدات (مجموعة من المواد الدفاعية التي تُستَخدم أيضًا في صناعة الأصباغ الحمراء من ضمن وظائف عدة). وتنقل الفلافونويدات إلى الخلايا البكتيرية.

2. توفر الفلافونويدات إشارة للبكتيريا لإنتاج مركبات محتوية على السكر تسمى عوامل تكوين العقد الْجذريّة Nod (عوامل العقد).

3. ترتبط عوامل تكوين العقد الْجذريّة على سطح الشعيرات الْجذريّة، وتحفز الشعيرات الْجذريّة لتنمو، وتنحني حول الرايزوبيوم.

4. يبدأ الرايزوبيوم بتكوين خيط الإصابة الذي ينمو في الشعيرات الْجذريّة، ويتجه نحو قشرة الجذر. يبدأ الرايزوبيوم بالسيطرة على انقسام الخلايا في القشرة والأسطوانة المحيطية في الجذر (انظر الفصل الـ 35).

5. يتغير شكل الرايزوبيوم، ويُسمّى الآن شبيه البكتيريا، حيث ينتج مادة رابطة للأكسجين – مجموعة الهيم التي ترتبط بالجلوبين مكونة الهيموجلوبين البقولي. يعطي هذا المركب اللون الأحمر للعقدة الْجذريّة، وتكون وظيفته مشابهة لوظيفة الهيموجلوبين، فهي توفّر الأكسجين للخلايا شبيهة البكتيريا وذات معدلات التّنفّس المرتفع، ولكنها تعزل أنزيم النيتروجينيز عن الأكسجين.

6. تنتج شبيهة البكتيريا أنزيم النيتروجينيز الذي يبدأ بتثبيت النيتروجين الجوي لاستخدام النبات. وفي المقابل، يوفر النباتُ لها الموادَّ العضويَّة.

الشكل 39-9

تكوين العقد الْجذريّة للرايزوبيوم.

الشكل 39-10

التكيفات الغذائية. أ. نبات عشبة الإبريق الآسيوي، *Nepenthes*. تدخل الحشرات هذا النبات، حيث يتمّ اصطيادها وهضمها. تجمع معقد من الحيوانات اللافقارية والطلائعيات يقطن هذا الدورق. ب. مصيدة الذباب فينوس. *Dionaea*. إذا لمست الحشرة شعيرتين من الشعيرات الموجودة على الورقة المتحورة، فإنَّ المصيدةَ تُغْلَق خلال مدة قصيرة من الزمن. يقوم النبات بإفراز الأنزيمات الهاضمة التي تطلق المواد النيتروجينية من الحشرة، حيث يقوم النبات بامتصاصها. جـ. نبات ندى الشّمس *Drosera*. تصطاد الحشرات عن طريق إفرازات لاصقة، وتقوم باستخدام الأنزيمات الهاضمة للحصول على الْمغذِّيات من جسم الحشرات. د. دولاب الماء *Aldrovanda*. هذا النبات القريب جدًا من مصيدة الذباب فينوس، ينطبق ليغلق، ويمسك بالحيوانات المائية الصغيرة، ويقوم بهضمها. أصول هذا النبات المائي كانت نباتات تعيش على اليابسة.

للتعارف ومعرفة وجود الآخر، بل لمعرفة ما إذا كانت البكتيريا هي النوع المناسب والخاص بالنبات البقولي. ترتكز هذه العلاقة التعايشية المتطورة جدًا على التوافق الدقيق بين الأصناف. كلٌّ من فول الصويا والبازيلاء الخضراء نباتات بقولية. ولكن، كلٌّ منها يتعامل مع نوع خاص من بكتيريا الرايزوبيوم لتكوين العلاقة التعايشية.

الْفطريّات الْجذريّة تساعد عددًا كبيرًا من نباتات اليابسة

لا يشكّل النيتروجين العنصر الوحيد الذي يصعب على النبات الحصول عليه دون مساعدة، ومع أنّ العلاقة التعايشية مع البكتيريا المثبتة للنيتروجين قليلة الحدوث، فإنّ العلاقة التعايشية مع أعفان الْفطريّات الْجذريّة توجد في 90% من النّباتات الوعائية تقريبًا. لقد تَمَّ وصف هذه الأعفان بالتفصيل في الفصل الـ 31. وفيما يخصّ التّغذية النّباتيّة، فإنّ الْفطريّات الْجذريّة تؤدي دورًا مهمًّا في زيادة امتصاص الفوسفات ونقله إلى النبات، إضافة إلى تسهيل امتصاص بعض الْمغذِّيات الصّغيرة الأخرى. تقوم الْفطريّات الْجذريّة بوظيفة مهمة هي زيادة مساحة السّطح الماص للمغذيات بشكل كبير.

ويبدو أنّ الأعفان قد ساعدت النّباتات الأولية عديمة الجذور على العيش على اليابسة. وتشير الدلائل الآن إلى أنّ مسار الترميز الذي أدى إلى تكوين العلاقة التعايشية بين النّباتات وبعض أنواع الْفطريّات الْجذريّة تمّ استغلاله لتكوين العلاقة التعايشية بين الرايزوبيوم والنّباتات البقولية التي تكونت لاحقًا.

تصطاد النّباتاتُ الآكلة للحيوانات الحيواناتِ وتهضمها لاستخلاص مغذيات إضافية

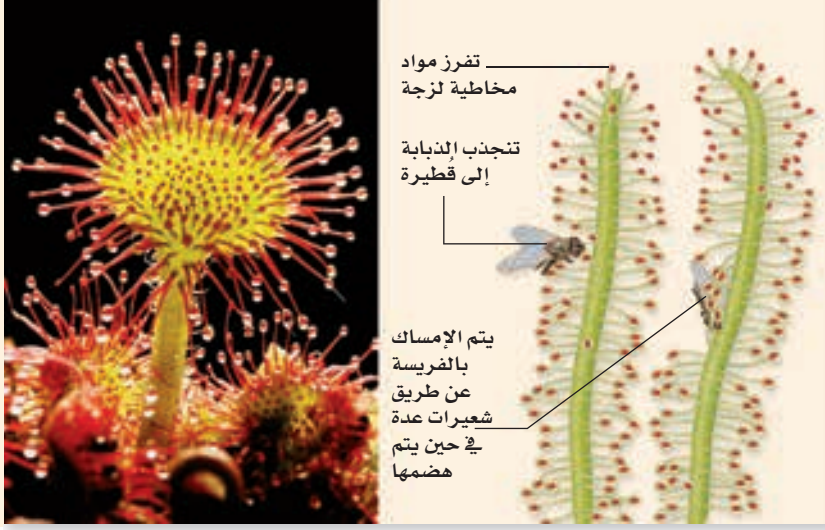
تستطيع بعض النّباتات الحصول على النيتروجين مباشرة من مخلوقات أخرى، كما يحصل في الحيوانات. تعيش معظم النّباتات آكلة الحيوانات في التّربة الحمضية الفقيرة بالنيتروجين العضوي. تتمكن النّباتات من خلال اصطياد الحيوانات الصغيرة وهضمها، وخاصة الحشرات، من الحصول على مورد نيتروجيني يمكنها من النّموّ في البيئات غير الملائمة. تمتلك النّباتات آكلة الحيوانات أوراقًا متحورة تلائم الإمساك بالفريسة. عادة، تهضم هذه النّباتات الفريسة عن طريق أنزيمات تفرزها غدد خاصة.

يجذب نبات الإبريق (أنواع *Nepenthes*) الحشرات عن طريق الألوان البراقة لتراكيب تشبه الزهرة ضمن تركيب الورقة المجوف الذي يشبه الجرّة، عن طريق رائحة خاصة، إضافة إلى إفرازات غنية بالسكريات (الشكل 39-10 أ). عند دخول الحشرة إلى الجرّة، تنزلق إلى الداخل، حيث تصل إلى تجويف الورقة المملوء بالماء والأنزيمات الهاضمة. توفر هذه الطريقة البسيطة لنبات الإبريق مصدرًا ثابتًا للنيتروجين.

نبات مصيدة الذباب فينوس (*Dionaea muscipula*) الذي يعيش في مستنقعات شواطئ كارولينا الشمالية والجنوبية، له ثلاث شعيرات حساسة على كلّ حافة من حواف الورقة، وعند لمسها، فإنها تدفع نصفي الورقة إلى الإطباق بسرعة 100 مليثانية تقريبًا (الشكل 39-10ب). لقد أدهشت السرعة التي تغلق فيها المصيدة العلماء منذ عهد داروين. يمكن أنْ يكون السبب في هذه الحركة التّغيّر في الضغط المائي الداخلي؛ أما السرعة فتعود للشكل الهندسي المنحني للورقة، الذي يمكن أن ينطبق بين شكل محدب ومقعر.

عندما تطبق مصيدة الذباب فينوس على الفريسة داخل الورقة، تفرز الأنزيمات من سطح الورقة لتهضم الفريسة، وتستخدم مصيدة الذباب آلية نموّ خاصة للإغلاق، وليس فقط بمجرد حدوث انخفاض في الضغط المائي الداخلي. ولهذا السبب، فإنها تستطيع أن تفتح وتغلق مرات محدودة فقط. في أنواع نباتات *Drosera*، وهي مجموعة أخرى من النّباتات آكلة الحيوانات، تفرز شعيرات غُدية مادة لزجة مخاطية تمسك بالحيوانات الصغيرة، وتفرز أنزيمات هاضمة، وهي لا تغلق بشكل سريع (الشكل 39-10جـ). مصيدة الذباب فينوس وندى الشّمس يتشاطران سلفًا مشتركًا يفتقر إلى آلية الإطباق الخاصة بمجموعة النّباتات التي تصيد الحشرات (الشكل 39-11).

دولاب الماء الذي يعيش في البيئة المائية (*Aldrovanda vesicular*) هو أحد أقرب الأقرباء لمصايد الذباب. هذا النبات عديم الجذور، ويستخدم شعيرات محركة، وآلية إطباق تشبه مصيدة الذباب فينوس لإمساك الحيوانات الصغيرة وهضمها (الشكل 39 - 10 د). لقد بينت الدراسات النشوئية الجزيئية أنّ مصايد الذباب فينوس هي أنواع شقيقة لندى الشّمس، وتُكوّن سلالة أخوية. ويظهر



جـ.

د.

أنّ آلية الإطباق قد تطورت مرة واحدة فقط من أسلاف ندى الشّمس. ولهذا، فإنّ الأصل المشترك لنبات دولاب الماء كان نباتًا يعيش على اليابسة، ثُمَّ انتقل للعيش على الماء.

نباتات مثل حشيشة المثانة *Utricularia* هي نباتات مائية، ولكن يبدو أنّ لها أصلًا مختلفًا عن دولاب الماء، وآلية مختلفة في اصطياد المخلوقات. يتمّ دفع الحيوانات الصغيرة إلى الأوراق المشابهة للمثانة عن طريق حركة سريعة لغطاء يشبه الزنبرك، وبعدها تقوم الأوراق بهضم هذه الحيوانات.

تستغل النّباتات المتطفلة موارد نباتات أخرى

تتكون النّباتات المتطفلة من مجموعات تقوم بالبناء الضّوئيّ، وأخرى لا تقوم بها. هناك ما مجموعه 3000 نوع من النّباتات التي تحصل على مصدر غذائها من نباتات أخرى. تشمل تحورات هذه النّباتات تراكيب تدخل في الأنسجة الوعائية للنبات العائل، بحيث يتم سحب المُغذِّيات نحو النبات المتطفل. أحد الأمثلة هو نبات (*Cuscuta*. spp) الذي يبدو مثل خيط ثنائي بني اللون ملتف حول عائلهِ. ولا يحتوي هذا النبات على الكلوروفيل، ويعتمد كليًّا في احتياجاته الغذائية على العائل.

يدخل نبات المزمار الهندي *Hypopitys uniflora* في الشجرة العائل من خلال خيوط العفن المكونة للفطريات الْجذريّة في العائل (الشكل 39-12). ويتكوّن الجزء الموجود فوق سطح الأرض من النبات من سيقان مزهرة.

يمكّن ابتكارُ الإستراتيجيات الغذائية بعضَ النّباتات من تجميع النيتروجين من البكتيريا والفوسفات من الأعفان. بعض الإستراتيجيات الغريبة تشمل اصطياد الحيوانات وهضمها. في حين تُدخل نباتات أخرى أجزاءها في مصدر الغذاء لنباتات عائل.

الشكل 39-11

العلاقات النشوئية بين النّباتات آكلة الحيوانات. تم اكتساب آلية الإطباق من خلال أصول نباتية مشتركة لمصيدة الذباب فينوس، والنبات المائي دولاب الماء. نبات الإبريق ليس له علاقة بهذه المجموعة.

الشكل 39-12

المزمار الهندي *Hypopitys uniflora*. يفتقر هذا النبات إلى الكلوروفيل، ويعتمد كليًّا على انتقال الغذاء من خلال دخول الْفطريّات الْجذريّة والجذور المرتبطة مع النّباتات الأخرى. يوجد المزمار الهندي بشكل كبير في غابات المناطق الشّماليّة الشّرقيّة للولايات المتحدة.

4-39 توازن الكربون – النيتروجين والتّغيّر الكونيّ

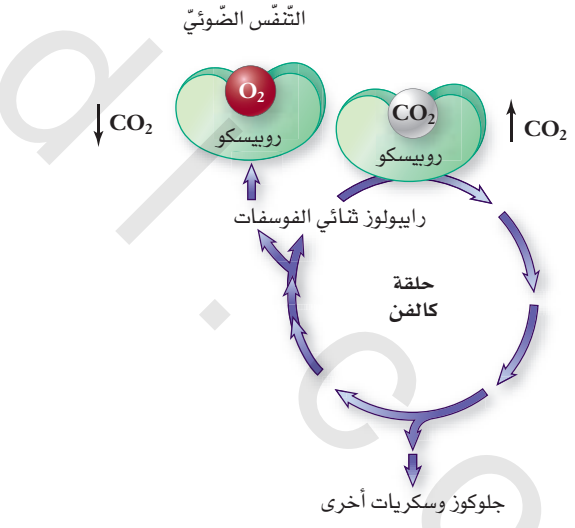
توصلت الهيئة الدولية للتّغير المُناخي (IPCC) التي أسستها الأمم المتحدة، ومنظمة المناخ العالمية إلى أنّ مستويات ثاني أكسيد الكربون قد وصلت إلى أعلى مستوى لها في 20 مليون سنة على الأقل. فقط في الـ 250 سنة الأخيرة، زادت كمية ثاني أكسيد الكربون في الجوّ بنسبة 31%، وهذا يتناسب مع الزيادة في أنشطة الإنسان بما فيها حرق الوقود الحجري.

إنّ التأثيرَ بعيد المدى لزيادة ثاني أكسيد الكربون معقدٌ، وليس مفهومًا تمامًا، ولكنه مرتبط بازدياد درجة الحرارة. توقعت هيئة (IPCC) أنّ درجة الحرارة السّطحية في العالم سوف تستمر في الارتفاع ما بين 1.4° – 5.8°س بحلول عام 2100، فوق مستوياته عام 1990. ويوضح الفصل الـ 57 الارتباط بين الزيادة في تركيز ثاني أكسيد الكربون والانحباس الحراري العالمي. نبين هنا كيف تؤثّر زيادة ثاني أكسيد الكربون في التّوازن الغذائيّ في النّباتات، وبالتحديد توازن الكربون والنيتروجين.

تُعَدُّ نسبة الكربون إلى النيتروجين في النّباتات مهمة لصحة النبات، وصحة النّباتات آكلة الحيوانات. ويمكن أنْ يغير تباين هذه النسبة التفاعل بين الحشرات والنّباتات، ويمكن كذلك أنْ يكون له تأثير مهم في تغذية الإنسان.

يمكن أن تغير زيادة مستويات ثاني أكسيد الكربون عملية البناء الضّوئيّ ومستويات الكربون في النّبات

سنبحث أولًا العلاقة بين البناء الضّوئيّ ومستويات ثاني أكسيد الكربون في الجو. السؤالان اللذان يتمّ طرحهما في هذا الجزء هما: (1) هل تؤدي الزيادة في ثاني أكسيد الكربون إلى زيادة معدل البناء الضّوئيّ؟ (2) هل تؤدي الزيادة في ثاني أكسيد الكربون إلى تغيّر نسبة الكربوهيدرات والبروتينات في النّباتات؟



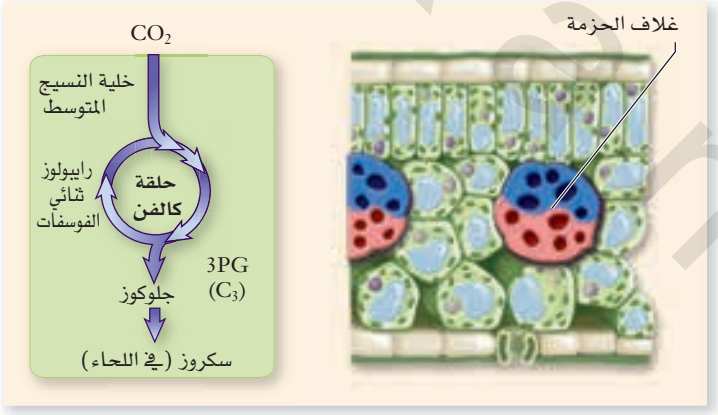
الشكل 39–13

التّنفّس الضّوئيّ. كلٌّ من ثاني أكسيد الكربون والأكسجين يتنافسان على الموقع النشط للأنزيم نفسه الذي يسهل التفاعل الأول في دورة كالفن. إذا ارتبط ثاني أكسيد الكربون، يتمّ إنتاج سكر ثلاثي الكربون يمكن أنْ يُستخدم لبناء الجلوكوز والسّكروز. أما إذا ارتبط الأكسجين فيحدث التّنفّس الضّوئيّ، وتستهلك الطّاقة لتحليل سكر خماسي الكربون دون إنتاج أيّ شيء مفيد. وكلما ازدادت نسبة ثاني أكسيد الكربون إلى الأكسجين، فإنّ تفاعلات دورة كالفن تنتج السّكّريّات بكميات أكبر.

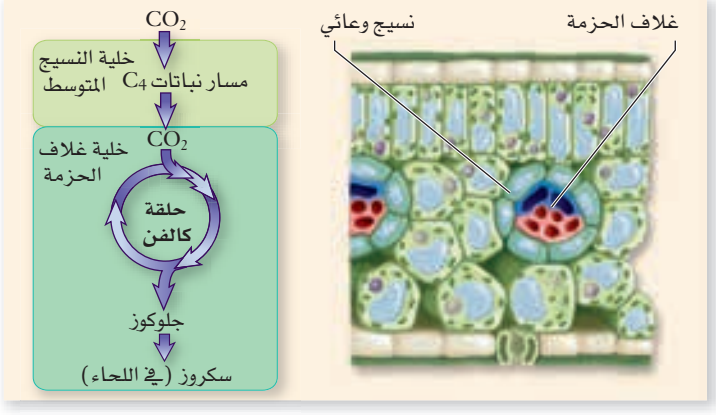
معدل البناء الضّوئيّ

تثبت **دورة كالفن Calvin cycle** ثاني أكسيد الكربون الموجود في الهواء إلى سكر (الفصل الـ 8). الخطوة الأولى في دورة كالفن يسيرها أكثر البروتينات انتشارًا على سطح الأرض، وهو الأنزيم روبيسكو (نازع كاربوكسيل ومؤكسد رايبولوز 1، 5 ثنائي الفوسفات، الذي أشرنا إليهِ في الفصل الـ 8). يمكن أنْ يربط الموقع النشط في هذا الأنزيم كلًّا من ثاني أكسيد الكربون والأكسجين، ويحفز إضافة أيّ من هذه الجزيئات إلى المركب خماسي الكربون رايبولوز 1، 5، ثنائي الفوسفات (الشكل 39–13). يستخدم ثاني أكسيد الكربون لإنتاج سكر ثلاثي الكربون يمكن استخدامه لتصنيع سكري الجلوكوز والسكروز. في المقابل، يستخدم الأكسجين في عملية التّنفّس الضّوئيّ الذي لا يؤدي إلى خزن الطّاقة أو الغذاء. ولهذا، فإنّ عمليةَ التّنفّس الضّوئيّ غيرُ مفيدة.

قد تذكر أنّ نباتات C_4 طورت تركيبًا داخليًّا ومسارًا كيميائيًّا فريدًا لخفض عملية التّنفّس الضّوئيّ (الشكل 39–14). لا يدخل ثاني أكسيد الكربون في تفاعلات دورة كالفن إلا بعد نقله عن طريق تفاعلات أخرى إلى الخلايا المحيطة بالحزمة الوعائية. في هذه الخلايا، يتزايد تركيز ثاني أكسيد الكربون نسبة إلى تركيز الأكسجين، وبذلك فإنّ ثاني أكسيد الكربون لا يكون له منافس قوي للارتباط مع الموقع النشط لأنزيم روبيسكو.



أ. مسار نباتات C_3



ب. مسار نباتات C_4

الشكل 39–14

تقلل نباتات C_4 من التّنفّس الضّوئيّ بتقييد حصول دورة كالفن في الخلايا المحيطة بالنسيج الوعائي فقط، حيث يكون مستوى الأكسجين منخفضًا.

أ. يحصل البناء الضّوئيّ في نباتات C_3 في خلايا النسيج المتوسط. ب. يستخدم البناء الضّوئيّ في نباتات C_4 تفاعلات إضافية لتحويل مسار الكربون إلى أعماق الورقة.

تصبح دورة كالفن في نباتات C_4 أكثر فعالية كلما زادت كميات ثاني أكسيد الكربون. لذا، من المنطق الافتراض أنّ الزيادة في تركيز ثاني أكسيد الكربون العالمية سوف تؤدي إلى زيادة في عملية البناء الضّوئيّ، ونموّ النّباتات. وبافتراض أنّ توافر المُغذِّيات في التّربة يبقى بمستويات ثابتة، فإنّ النّباتات التي تنمو بشكل سريع سوف تحتوي على كميات قليلة من المركبات النتروجينية، مثل البروتينات، ومستويات منخفضة من المعادن التي تمّ الحصول عليها من التّربة، وبذلك فإنّ نسبة الكربون إلى النيتروجين سوف تزداد.

الطريقةُ المُثلى لمعرفة كيف يؤثّر تركيز ثاني أكسيد الكربون في التّغذية النّباتيّة هي زراعةُ النّباتات في بيئة يكون فيها تركيز ثاني أكسيد الكربون تحت السّيطرة. التجارب باستخدام نباتات مزروعة في أوعية داخل حاضنات نموّ هي إحدى الطرق، ولكن يمكن الحصول على كمية أكبر من المعلومات من خلال زراعة النّباتات في المناطق الطبيعية التي يتم زيادة تركيز ثاني أكسيد الكربون فيها. فمثلًا، تحتوي غابة ديوك للتجارب على حلقات من الأبراج التي تطلق ثاني أكسيد الكربون نحو مركز الدورة (الشكل 39-15). تمتد هذه الحلقات 30 متر في قطرها، وتمكن إجراء الدراسة على مستوى النظام البيئي. مثل هذه الإمكانيات تمكن دراسات على المدى البعيد لفهم تأثير التّغيّر في الظروف الجوية على الأنظمة البيئية.

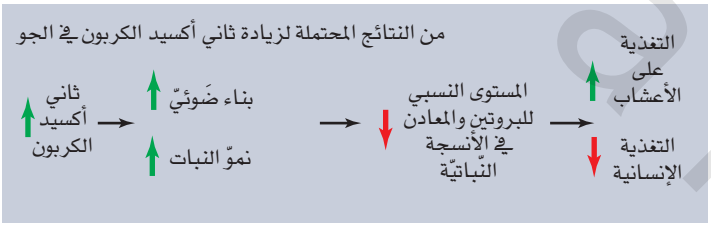
تؤدي هذه الدراسات إلى نتائج معقدة. فمثلًا، ازدادت مستويات البناء الضوئي بنسبة 40% في البطاطا التي زرعت في أوروبا بهذا الأسلوب، عند مضاعفة تركيز ثاني أكسيد الكربون. أما النّباتات المزروعة في أوعية، فغالبًا ما يزداد فيها معدل البناء الضّوئيّ في البداية، ولكنه ينخفض بعد ذلك مع الزمن، مرتبطًا بانخفاض مستويات إنتاج أنزيم روبيسكو. تأثرت الأنواع المختلفة من النّباتات في نظام البلوط- العشب في فلوريدا، بشكل مختلف عند زيادة نسبة ثاني أكسيد الكربون. ولكن خلال مدة ثلاث سنوات في غابة ديوك للأبحاث أنتجت النّباتات كمية أكبر من المادة الصلبة في الأجواء المغلفة بثاني أكسيد الكربون نسبة إلى النّباتات غير المغلفة به، إذا كانت التّربة تحتوي على كميات كافية من النيتروجين تناسب الزيادة في النّموّ. وبشكل عام، فإنّ الزيادة في ثاني أكسيد الكربون تؤدي إلى زيادة في المادة الصلبة، وأيضًا إلى زيادة في نسبة الكربون إلى النيتروجين.

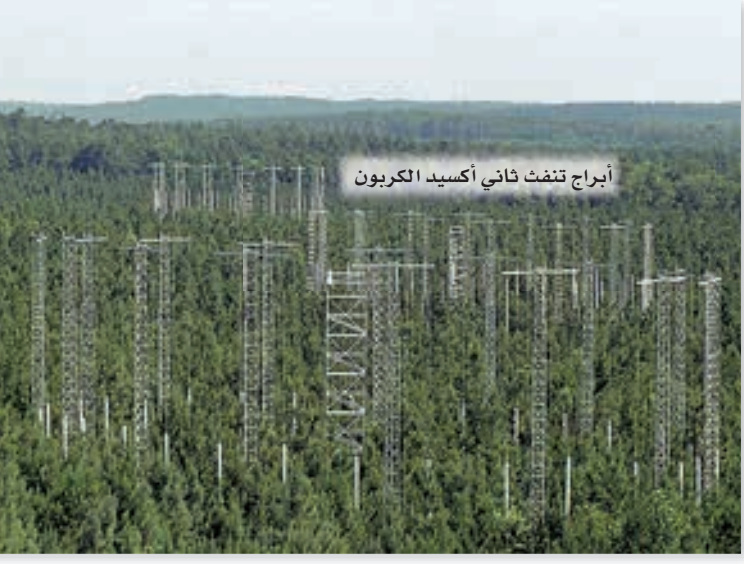
نسبة البروتينات والسّكريّات

تعلمت في بداية هذا الفصل أنّ توافر النيتروجين يحدد نموّ النّباتات، فكلما زاد تركيز ثاني أكسيد الكربون، فإنّ كميات أقل من النيتروجين ومغذيات كبيرة أخرى توجد في الأوراق. في هذه الحالة، على الحيوانات آكلة الأعشاب أنْ تأكل كمية أكبر من المادة الصلبة لتحصل على كميات مناسبة من الغذاء، وخاصة البروتينات. يلقى هذا الوضع اهتمامًا خاصًّا في الزّراعة، حيث يمكن أنْ يؤثّر في صحّة الإنسان. وعند الإصابة بالحشرات يمكن أن يكون أكثر تدميرًا إذا استهلك كلّ آكل للأعشاب مواد صلبة بكميات أكبر. ويمكن أن يؤدي هذا إلى نقص في البروتين في غذاء الإنسان، نظرًا لقلة النيتروجين في المحاصيل. ولكن من الصعب تعميم هذا الوضع على النّباتات جميعها.

إن الانخفاض النسبي في كمية النيتروجين في بعض النّباتات هو أكبر مما يُتوقع من الزيادة في تثبيت ثاني أكسيد الكربون وحده. إن الانخفاض الإضافي في إدماج النيتروجين في البروتينات فُسِّرَ بانخفاض عملية التّنفّس الضّوئيّ في النّباتات التي تستخدم بوصفها مصدرًا أساسيًّا للنيتروجين، ولكن ليس في النّباتات التي تستهلك الأمونيا. يمكن إذن أنْ تكون عملية التّنفّس الضّوئيّ المبددة للطاقة ضرورية لإضافة النيتروجين إلى البروتينات في بعض النّباتات.

يوضح هذا المثال كيف تعتمد التفاعلات الكيميائية على بعضها في تنظيم مستويات الكربون والنيتروجين. ومع أنّ التّغيّرَ العالميَّ مشكلةٌ على مستوى النظام البيئي، فإنّ التوقعات في تأثيره على المدى البعيد يرتكز على فهم الفسيولوجية المعقدة للتغذية النّباتيّة.





أ. ب.

الشكل 39-15

زيادة مستوى ثاني أكسيد الكربون تجريبيًّا. توفر حلقات ثاني أكسيد الكربون في غابة ديوك التجريبية، مقارنة على مستوى النظام البيئي للنباتات المزروعة على مستويات طبيعية أو مرتفعة من ثاني أكسيد الكربون. أ. كلّ حلقة 30 متر في القطر. ب. أبراج محيطة بالحلقات تنفث ثاني أكسيد الكربون إلى الداخل في ظروف تحكم دقيقة.

يمكن أنْ تؤثّر زيادة درجة الحرارة في عملية التّنفّس ومستويات الكربون في النّبات

يمكن أنْ يُستهلك ما يزيد على نصف السّكّريّات التي تنتجها النّباتات في عملية البناء الضّوئيّ يوميًّا في عملية التّنفّس في اليوم نفسه. إنّ كمية السّكّريّات المتوافرة للتنفس يمكن أنْ تتأثر بمستوى ثاني أكسيد الكربون في الجو، وبالبناء الضّوئيّ كما تم توضيحه. إضافة إلى هذا، فإنّ الارتفاع المتوقع في درجة الحرارة خلال القرن المقبل يمكن أنْ يؤثّر في معدل التّنفّس بطرق أخرى. وقد يؤثّر تغيّر معدلات التّنفّس في التّوازن الغذائيّ العام ونموّ النّباتات.

استقصاء

لماذا يتأثر التّنفّس في النباتات بالتغير في درجات الحرارة للأمدين القريب والبعيد؟

لقد عرف علماء الأحياء منذ مدة طويلة أنّ معدلات التّنفّس حساسة لدرجة الحرارة في مجموعات كبيرة من النّباتات. لماذا يتغير معدل التّنفّس مع التّغيّر في درجة الحرارة؟ واحد من العوامل المهمة هو أثر درجة الحرارة في نشاط الأنزيمات (الفصل الـ 3). هذا التأثير له دور مهم خاصة في ظروف درجة الحرارة المنخفضة والمرتفعة التي تؤدي إلى فقدان طبيعة البروتينات.

إن الاستجابات المتعددة لتغيّر درجة الحرارة في معدل التّنفّس قد يكون تأثيرها على المدى القصير أكثر من تأثيرها على المدى البعيد. وهناك تزايد في الأدلة التي تبين أنّ معدلات التّنفّس تتكيف مع الزيادة في درجة الحرارة مع الزمن، وخاصة في الأوراق والجذور المتكونة بعد التّغيّر في درجة الحرارة. فخلال مدة طويلة وتحت ظروف درجة حرارة عالية، يمكن أن ينتهي النبات بمعدلات تنفس مساوية لما كان عليه المعدل تحت درجات الحرارة المنخفضة.

التّوازن بين الكربون والنيتروجين يؤثر في نموّ النّباتات وآكلات الأعشاب. يتوقع من التّغيّر في المناخ العالمي أن تتغير نسبة الكربون والنيتروجين من خلال زيادة مستوى ثاني أكسيد الكربون وارتفاع درجات الحرارة، وكلاهما سيؤثر في معدلات كلٍّ من التّنفّس والبناء الضّوئيّ.

5-39 إزالة الملوِّثات عن طريق النّباتات

تفتقر بعض القنوات والنواقل الموجودة في أغشية خلايا الجذر إلى النوعية المطلقة، ويمكن أن تمتص المعادن الثقيلة مثل الألمنيوم وغيره من المواد السامة. ومع أنّ امتصاص المواد السّامة في معظم الحالات يقتل النّموّ أو يحدّ منه إلا أن بعض النّباتات لديها القدرة على تجميع أو تحرير هذه المواد إلى الجو. هذه النّباتات قادرة على **المعالجة النّباتيّة للملوثات Phytoremediation** حيث تستخدم لتجميعها وتحليلها (الشكل 39-16).

يمكن إزالة ملوّثات البيئة المائية والتّربة بطرق عدة. فيمكن أنْ تقوم النّباتات بإفراز مواد من جذورها تحلل الملوِّثات. وبشكل أكبر، فإنّ المواد الكيميائية الضارة يمكن أنْ تدخل الجذور، وبشكل تفضيلي يتم نقلها إلى المجموع الخضري، حيث يسهل إزالتها من الموقع. يمكن ببساطة خزن مواد أخرى في النبات، ويتم لاحقًا تجميع هذه النّباتات وتجفيفها، حيث يتم التخلص منها في موقع تخزين خاص.

فمثلًا، بعد كارثة المفاعل النووي في شرنوبل – شمال أوكرانيا، قامت نباتات دوار الشّمس بإزالة السيزيوم المشع بكفاءة من البحيرات المجاورة، حيث وضعت النّباتات طافية على سطح الماء، وتم تثبيتها عن طريق الإسفنج، حيث جمعت وجففت لاحقًا. ولأن نسبة الماء في نسيج النّباتات العشبية يصل إلى 85%، فإنّ تجفيف النبات المزيل للملوثات يمكن أن يقلل كمية السموم مثل السيزيوم المشع، ويحصرها في مساحة صغيرة. في هذا الجزء، سنوضح بعض طرق إزالة الملوِّثات من التّربة.

يمكن إزالة ثلاثي كلور الإيثلين عن طريق نبات الحَوْر

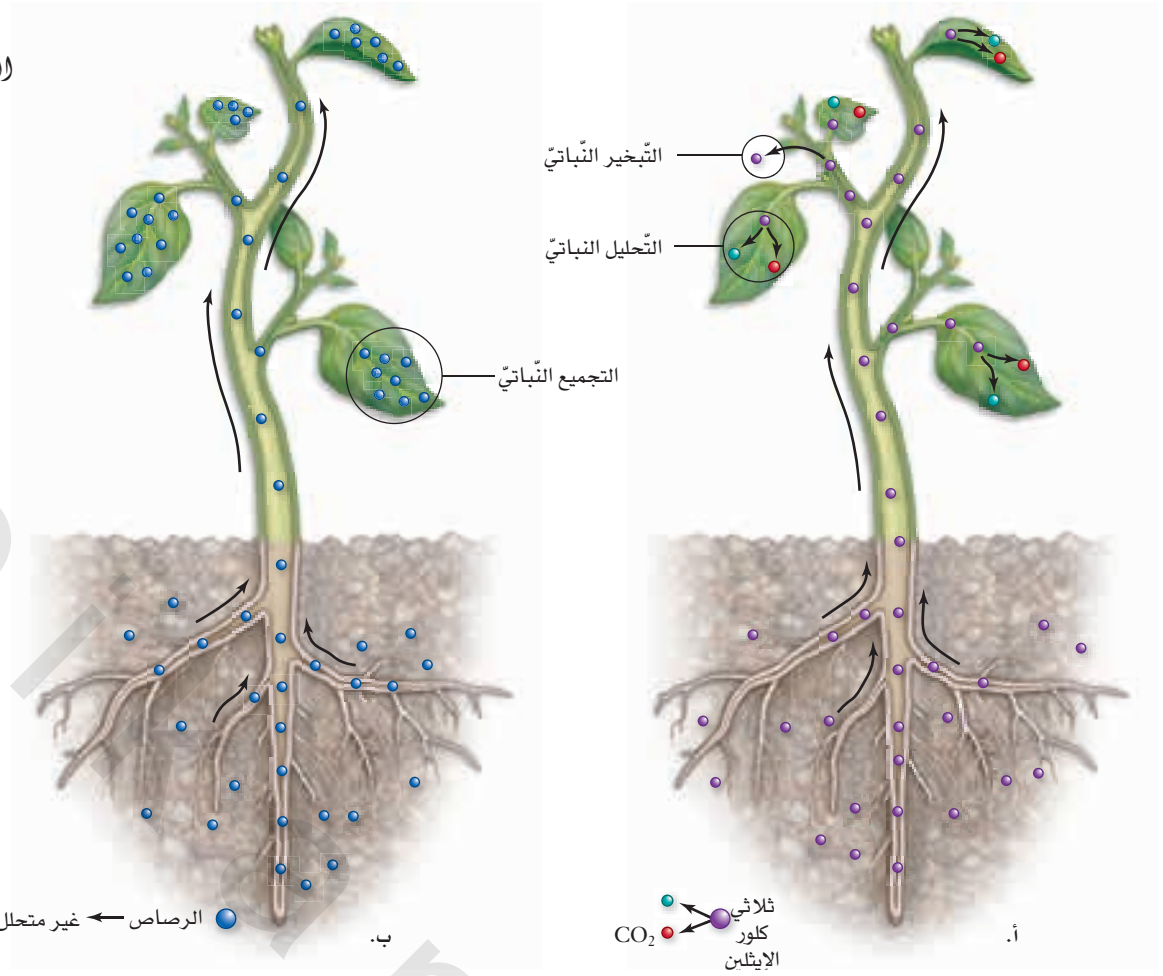
يُعَدُّ ثلاثي كلور الإيثلين مذيبًا متطايرًا يستخدم كثيرًا لإزالة البقع في صناعة التنظيف الجاف، وفي إزالة الشحوم عن الآلات والمحركات، وبوصفه مكوِّنًا في الدهانات ومساحيق التجميل، وحتى في المخدّر الطّبيّ الإنساني والحيواني. ولسوء الحظّ تم التأكد من أنّ ثلاثيَّ كلور الإيثلين مادةٌ مسرطنةٌ، وأنّ التعرض للكلور قد يؤدي إلى تلف الكبد. عام 1980، رصدت دائرة المحافظة على البيئة مبالغ كبيرة لتنظيف المناطق الملوثة في الولايات المتحدة. وقد كانت 40% من المناطق المشمولة بالدّعم ملوثة بمادة ثلاثي كلور الإيثلين. كيف يمكن تنظيف 1900 هكتار من التّربة في المحطة الجوية لقوات البحرية– كاليفورنيا تحتوي على ثلاثي كلور الإيثلين تم استخدامه سابقًا لتنظيف الطائرات المقاتلة؟ المكبَّات يمكن أنْ تعزل، ولكن لا تزيل هذه المادة المتطايرة. ويمكن أنْ يؤدي حرقها إلى إزالتها من الموقع، ولكنه قد يطلق مواد ضارة إلى الجو. ولذلك، فإنّ واحدةً من الطرق التي يمكن استغلالها هي استخدامُ النّباتات لإزالة ثلاثي كلور الإيثلين من التّربة.

يمكن للنباتات امتصاص المواد السامة من التّربة، وبذلك يتم إزالة المادة السامة وتركيزها في مكان آخر. من الطرق الأكثر نجاحًا هو أنْ يقوم النبات بتحليل هذه المواد إلى مواد غير سامة. توفِّرُ نباتات الحَوْر مثل هذا الحل لإزالة ثلاثي كلور الإيثلين من المواقع الملوثة (الشكل 39-17). يستطيع هذا النبات امتصاص ثلاثي كلور الإيثلين بشكل طبيعي من التّربة، ويحلله إلى ثاني أكسيد الكربون وكلور.

نباتات أخرى تستطيع تحطيم ثلاثي كلور الإيثلين أيضًا، ولكن نبات الحَوْر يفوقها؛ لكونه أكبر حجمًا وفيه معدلات نتح عالية. فنبات حَوْر عمره 5 سنوات يستطيع أنْ ينقل ما بين 100 – 200 لتر من الماء من الجذور إلى الأوراق في اليوم الواحد. والنبات الذي ينتج أقل لن يستطيع إزالة كمية مساوية من ثلاثي كلور الإيثلين في اليوم الواحد.

ومع أنّ إزالة ثلاثي كلور الإيثلين باستخدام نبات الحَوْر قد يبدو الحل الأمثل، إلاّ أنّ هناك بعض المحددات، حيث يتحلل ثلاثي كلور الإيثلين جميعه بسرعة، ولأن معدلات النتح كبيرة في هذا النبات، فإنّ بعض ثلاثي كلور الإيثلين يدخل إلى الجو عن طريق الأوراق. فعندما يصل إلى الأوراق يكون نصف عمر ثلاثي كلور الإيثلين 9 ساعات (يتم تحلل 50% منه إلى جزيئات صغيرة خلال 9ساعات)، وبذلك يبدو واضحًا أن هناك ضرورة لتحديد مستوى أخطار هذه العملية قبل البدء بزراعة نباتات الحَوْر في كلّ موقع ملوث بثلاثي كلور الإيثلين.

الشكل 39-16



إزالة الملوِّثات باستخدام النّباتات. يمكن للنباتات استخدام الآلية نفسها لإزالة كلّ من المُغذِّيات والسموم من التّربة. أ. يمكن امتصاص ثلاثي كلور الإيثلين من خلال النّباتات وتحليله إلى ثاني أكسيد الكربون وكلور قبل أن يتم إخراجه إلى الجو الخارجي. هذه العملية تُسَمّى التحطيمَ عن طريق النّباتات. بعض ثلاثي كلور الإيثلين يتحرك بسرعة عبر الخشب، ولا يمكن تحطيمه قبل إزالته من خلال الثغور بشكل غازي من خلال عملية تُدعى التّبخّرَ من خلال النبات. ب. يمكن أنْ تمتص النّباتات سمومًا أخرى مثل المعادن الثقيلة كالرّصاص، ولكن لا تحطّمها. هذا النوع من التجميع النباتي يكون ذا فعالية كبيرة في إزالة السموم إذا ما تم خزنها في المجموع الخضري، حيث تُقطف، وتُزال المادة.

يتم تحطيم ثلاثي كلور الإيثلين المتبقي في النبات بشكل سريع، ويمكن استخدام الخشب بعد إزالة هذه الملوِّثات. ولقد اقتُرح إزالة ما تبقى من ثلاثي كلور الإيثلين في الخشب عند معاملته لصناعة الورق. حديثًا، تمَّ الحصول على أصناف الحَوْر المعدّلة وراثيًّا، التي تمتلك القدرة على تحطيم ثلاثي كلور الإيثلين بمستوى يساوي 4 أضعاف ما يقوم به النبات غير المعدّل وراثيًّا.

وكما في أيّ خطة لتنظيف البيئة، فمن الضروري جدًا أنْ تقدّرَ الكميات التي يمكن إزالتها في الموقع عن طريق النّباتات، والحصول على هذه التقديرات يمكن أنْ يشكّل تحديًا. فالأخطار المحتملة يجب أنْ توزن مقابل الأخطار التي قد تسببها المادة الملوثة، خاصة عندما يكون التعديل الوراثي له دور.

الشكل 39-17

إزالة ثلاثي كلور الإيثلين عن طريق النّباتات. يفحص سلاح الجوّ الأمريكيّ تقانات تنظيف الملوِّثات باستخدام النّباتات لإزالة ثلاثي كلور الإيثلين في قاعدة سابقة لسلاح الجو في فورت ورث – تكساس.

يمكن إزالة كميات محدودة من مادة ثلاثي نيتروتولوين

إضافة إلى المواد المتطايرة مثل ثلاثي كلور الإيثلين، يمكن أنْ تكون إزالة الملوِّثات عن طريق النّباتات ملائمة للملوثات البيئية الأخرى بما فيها مادة ثلاثي نيتروتولوين (TNT) والمعادن الثقيلة.

نيتروتولوين مادة صلبة صفراء، استخدمت بشكل واسع في صناعة القنابل وغيرها من العتاد الحربي حتى عام 1980، ويوجد بقايا من هذه المادة الملوثة للبيئة حول المصانع التي كانت تنتجها. في بعض المناطق، هناك كميات كبيرة من نيتروتولوين يمكن تفجيرها. ولهذا، فإنّ حرقها ليس مناسبًا لإزالتها من معظم المواقع. إضافة إلى أنّ نيتروتولوين يمكن أنْ يتسرب إلى المياه الجوفية، وهذا موضع قلق؛ لأنّ نيتروتولوين مادة تسبب السّرطان، وترتبط بكثير من أمراض الكبد. يبقى نيتروتولوين في الغالب على سطح التّربة أو قريبًا منه، ويمكن أنْ يغسل بسهولة. يمكن أنْ يقوم نبات الفاصوليا (*Phaseolus vulgaris*) ونبات الحَوْر، ونبات ريشة الببغاء المائي (*Myriophyllum spicatum*) بامتصاص مستويات بسيطة من نيتروتولوين وتحطيمها، ولكن عندما تكون مستويات نيتروتولوين مرتفعة، فإنه يصبح سامًّا للنباتات.

يمكن إزالة المعادن الثقيلة بنجاح وبتكلفة منخفضة

تبقى المعادن الثقيلة مثل الزّرنيخ والكادميوم والرّصاص في التّربة مدة طويلة، وهي سامّة للحيوانات، حتى بكميات قليلة. معظم النّباتات حساسة لهذه المعادن الثقيلة السّامة، ولكن بعض الأصناف التي تعيش في مواقع قرب المناجم طوّرت إستراتيجيات لفصل بعض أنواع العناصر المعدنية عن باقي جسم النبات (الشكل 39 - 16ب)

لقد تم تعريف 40 نوعًا نباتيًّا لها القدرة على تجميع المعادن الثقيلة وتراكمها من التّربة. فمثلًا، نبات قريب لنباتات البروكلي والخردل يسمى *Brassica juncea* له فعالية خاصة في تجميع الرصاص في الساق والمجموع الخضري. ولكن لسوء الحظ، فهذا النبات صغير الحجم، وبطيء النّموّ، ويصبح بعد مدة مشبعًا بالرّصاص.

كيف يمكن للرّصاص والكادميوم أن يُنقلا من التّربة إلى أوراق النبات. هناك بعض المعلومات التي تبين أن أغشية خلايا الجذر قد تحتوي على نواقل لهذه المعادن تقوم بنقلها إلى الخشب من التّربة. حمض الستريك الذي ذُكرَ سابقًا يمكن أن يؤدي إلى تسارع في معدل نقل المعادن إلى الخشب. يتم حجز المعادن في فجوات خلايا الورقة والشعيرات الموجودة على الأوراق، وهي خلايا بشرة متحورة يمكن أنْ تخزّن كلًّا من الرصاص والكادميوم.

النّباتات ذات القدرة العالية على التراكم والتجميع لا تُعَدُّ حلًّا للتربة الملوثة بالمعادن، وذلك لوجود خطر في أنْ تقوم الحيوانات بالرّعي على النّباتات في المناطق الملوثة، التي تراكم بها كلٌّ من الرّصاص والكادميوم. وإنّ حصاد هذه النّباتات وجمعها وتجفيفها ليس أمرًا سهلًا. ومع هذا، فإنّ استخدام النّباتات للتّخلّص من هذه الملوِّثات لا يزال يشكل تكنولوجيا واعدة. وتشير تقديرات كلفة إزالة الملوِّثات باستخدام النّباتات إلى أنها أقل كلفة بـ 50 – 80% من حفر هذه التّربة ونقلها إلى مكان آخر.

إن إزالة الملوِّثات باستخدام النّباتات يمكن أنْ يوفّر حلًّا للتلوث الذي حصل عام 1998 من جراء حادثة مناجم أزنالوكولار في إسبانيا، حيث تحطم السد المحتوى على الطّين الناتج عن عمليات التعدين. ونتيجة لذلك، خرج منه 5 ملايين م^3 من الطين المكون من الزرنيخ، والكادميوم، والرّصاص والزّنك، وانتشر في قرابة ما يزيد على 4300 هكتار من الأراضي المجاورة (الشكل 39-18). تم إزالة معظم الطّين فيزيائيًّا، وطمر في أحد المناجم المفتوحة، وتجرى الآن محاولات لاستخدام النّباتات لإزالة ما تبقى من ملوثات في تلك الأراضي.

منذ أنْ حصل ذلك التّلوّث، بدأت ثلاثة أنواع من النّباتات لها القدرة على تجميع بعض المعادن وتراكمها بالنموّ في المنطقة. هذه النّباتات كبيرة نسبيًّا ويمكنها تجميع كميات كبيرة من هذه المعادن.

أ.

ب.

جـ.

الشكل 39–18

تسرب نفايات منجم أزنالوكولار. أ. عندما تحطم سد البحيرة التي تتجمع فيها نفايات المنجم، انطلقت 5 ملايين متر مكعب من الرواسب الطينية السوداء المحتوية على المعادن الثقيلة إلى متنزه وطني وإلى نهر جواديامار. ب. أزيلت كميات كبيرة من الرواسب فيزيائيًّا. جـ. يبدو أن المعالجة النباتية للنفايات تشكل حلًّا واعدًا لما تبقى من المعادن الثقيلة.

تمتاز هذه النّباتات عن غيرها بأنها من الأنواع التي تعيش في تلك المنطقة والتي تُعَدُّ موطنها الأصلي. وبذلك تقلل من الأخطار المرتبطة بإدخال نبات جديد قادر على الانتشار وإزالة هذا التلوث.

تستطيع النّباتات امتصاص المواد السامة العُضويَّة والمعادن، وفي كثير من الأحيان باستخدام الآليات نفسها التي تمتص بها المُغذِّيات. إذا تمّ تحطيم هذه الملوِّثات السّامة إلى مركبات غير سامة، فمن الممكن إزالة الملوِّثات من المناطق الملوثة باستخدام النّباتات.

مراجعة المفاهيم

39-1 التّربة: الوسط الذي تعتمد عليه النّباتات

تمكّن التّربةُ النّباتات من الحياة، والتّربةُ خليطٌ من المعادن، والْمغذّيات الْعضويَّة، والماء، والهواء والمخلوقات الحية الدقيقة (الشكل 39-1).

- الجزء المعدني من التّربة يختلف بحسب تركيب الصخور الموجودة أسفل منه.
- التّربةُ العلويّةُ خليطٌ من جزيئات لاعضوية ذات أحجام مختلفة، ومخلوقات حية، ودبال.
- يحدد تركيب التّربة كيفيّة ارتباط الماء والْمغذّيات فيها.
- المعادن التي تحمل شحنة سالبة وجزيئات التّربة الْعضويَّة المحيطة بالجذور سوف تزيل الأيونات الموجبة من الجذور. لهذا، فإنّ عملية النقل النشط للأيونات الموجبة ضرورية لامتصاصها من خلال الجذور.
- يتكون ما يقارب من نصف حجم التّربة من فراغات مملوءة بالماء والهواء.
- تؤدي زراعة النّباتات إلى فقدان التّربة العلوية للمغذيات، ويؤدي استخدام الأسمدة، ومبيدات الحشرات ومبيدات الأعشاب في إنتاج المحاصيل إلى تلوث المياه.
- تفرز الترب الحمضية معادن سامة للنباتات.
- تغيّر الترب المالحة القدرة المائية، وتؤدي إلى فقدان الماء من النبات.

39-2 المغذيات النباتية

تشمل مغذيات النبات ثاني أكسيد الكربون، والأكسجين، والماء، ومعادن عدة يحتاج إليها النبات بكميات مختلفة (جدول 39-1).

- تحتاج النّباتات إلى تسعة مغذيات كبيرة تستخدمها النّباتات بكميات كبيرة تشمل: الكربون، والأكسجين، والهيدروجين، والنيتروجين، والبوتاسيوم، والكالسيوم، والماغنسيوم، والفوسفات، والكبريت.
- تحتاج النّباتات إلى سبعة مغذيات صغيرة، وتستخدمها بكميات قليلة جدًا تشمل: الكلور، والحديد، والمنجنيز، والزّنك، والبورون، والنحاس، والموليبدينم.
- تضيف بعض المراجع النيكل إلى المغذيات الصغيرة لتصبح ثمانية.
- زيادة مستوى الْمغذّيات في الغذاء من خلال الهندسة الوراثية والتعديل الجيني سوف يوفر فوائد صحية وأمنًا غذائيًّا.

39-3 إستراتيجيات التّغذية الخاصة

عندما تكون الْمغذّيات غير متوافرة بسهولة، تطوّر النّباتاتُ علاقات تعايشيةً مَعَ بعض المخلوقات الأخرى، وقد تأكل الحيوانات، أو تصبح متطفّلة.

- للحصول على النيتروجين الضروري لبناء البروتينات، تكوّن بعضُ النّباتات علاقةً تعايشيةً مع بكتيريا الرايزوبيوم، التي توفر الأمونيا والنيترات مقابل السّكّريّات (الشكل 39-9).
- الْفطريّات الْجذريّة التعايشية تزيد من مساحة سطح الجذور في معظم النّباتات، وبذلك تسهّل امتصاص الفوسفات والْمغذّيات الصغيرة.
- بعض النّباتات التي تعيش في التّربة الحمضية الفقيرة بالنيتروجين تحصل على مغذياتها بافتراس الحيوانات الصغيرة وهضمها (الشكل 39-10).
- النّباتات المتطفلة كثيرة، منها ما هو دون كلوروفيل، ويمتصّ الْمغذّيات من النبات العائل.

39-4 توازن الكربون- النيتروجين والتّغيّر الكونيّ

الزيادة في تركيز ثاني أكسيد الكربون والاحتباس الحراري يمكن أنْ يؤثّر في النّباتات وصحة الحيوانات آكلة النّباتات إضافة إلى التوازن الغذائيّ في النبات (الشكل 39-14).

- كلّما زاد تركيز ثاني أكسيد الكربون، تزداد معدلات البناء الضّوئيّ، ونموّ النبات. ولكن النّباتات تحتوي على كميات أقل من النيتروجين والمعادن في وحدة الوزن مؤدية إلى خفض المستوى المغذي لآكلة النّباتات.
- عندما تنخفض القيمة الغذائية، يجب استهلاك كميات أكبر من النّباتات للحصول على الكمية نفسها من الْمغذّيات، وهذا يؤدي إلى زيادة في خسارة النّباتات عن طريق المخلوقات الآكلة للنباتات.
- تكون معدلاتُ التّنفّس الضّوئيّ في النّباتات التي تستخدم NO_3^- بوصفه مصدرًا للنيتروجين منخفضةً نسبة إلى تلك التي تستخدم الأمونيا، وهذا يؤدي إلى خسارة إضافية في النوعية الغذائية؛ لأنّ كميات الكربوهيدرات المتكونة تفوق كميات البروتين.
- كلما زادت درجة الحرارة المحيطة، يزداد معدل التّنفّس مؤديًا إلى تغيّر إضافي في التوازن الغذائيّ للنبات.

39-5 إزالة الملوّثات عن طريق النّباتات

يمكن استخدام النّباتات في إزالة الملوّثات من التّربة (الشكل 39-16).

- يمكن للنباتات أنْ تحلّل ملوثات التّربة إلى مواد غير سامة بعضها قد يتم إطلاقه في الجو.
- يمكن أنْ تقوم النّباتات بتجميع الملوّثات وتراكمها في مجموعها الخضري، حيث يمكن بعدها إزالة هذه الأجزاء وحصادها. الحيوانات التي تأكل هذه النّباتات قد تتعرض إلى تركيز عالٍ من المواد السامة.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. يؤثّر في توافر الْمغذِّيات للنباتات:
   أ. درجة أحماضة التّربة. ب. درجة ملوحة التّربة.
   جـ. تركيب التّربة. د. كلّ مما ذكر.
2. إذا أردت إجراء تجربة لمعرفة تأثير تراكيز مختلفة من الْمغذِّيات الكبيرة في نموّ النبات في بيت زجاجي صغير في منزلك، فأيّ من الْمغذِّيات الكبيرة سوف يكون الأصعب في تنظيم تركيزه:
   أ. الكربون. ب. النيتروجين.
   جـ. البوتاسيوم. د. الفوسفات.
3. إذا أجريت تجربة لتحديد الاحتياجات الغذائية لنبات تمَّ اكتشافه حديثًا، ووجدت أنّ النبات يموت لسبب ما عندما لا يوجد بورون في الوسط الذي ينمو فيه النبات، ولكن النبات يعيش بشكل جيد إذا أضيف البورون إلى الوسط بكمية قليلة تساوي 5 أجزاء في المليون. فإن هذه النتيجة تشير إلى أنّ البورون عنصرٌ:
   أ. كبير أساسيّ (ضروريّ). ب. صغير غير أساسيّ.
   جـ. صغير أساسيّ. د. كبير غير أساسيّ.
4. أيّ من الآتي يمكن أنْ تقوم به لزيادة امتصاص العناصر المغذية في النّباتات:
   أ. خفض ذوبان العناصر.
   ب. إضافة عناصر أيونية ذات شحنة موجبة.
   جـ. حراثة التّربة بشكل متكرر.
   د. تعديل النبات وراثيًّا لزيادة عدد النواقل الموجودة على غشاء خلايا الجذور.
5. أيّ من الآتي تقلل من توافر النيتروجين لنبات البازيلاء:
   أ. عدم قدرة النبات على إنتاج الفلافونويدات.
   ب. تكوين عوامل العقد Nod.
   جـ. وجود الأكسجين في التّربة.
   د. إنتاج الهيموجلوبين البقولي.
6. الأنواع المختلفة من الأتربة تحتوي على فراغات مختلفة بين جزيئاتها. أيّ من العبارات الآتية صحيحة:
   أ. بعض الفراغات الموجودة في التّربة يجب أنْ تحتوي على الهواء؛ حتى يستطيع النّبات الْعَيْشَ.
   ب. كمية الماء التي يمكن أنْ تحملها التّربة تساوي كمية الماء التي يمتصّها النّبات.
   جـ. مع أنّ التّربة الرملية تحتوي على فراغات كثيرة بين جزيئاتها، إلا أنها تفقد الماء بسرعة، بسبب انسياب الماء نحو الأعماق بفعل قوى الجاذبية الأرضية.
   د. كلّ ما ذكر.
7. بعض النّباتات مثل مصيدة الذباب فينوس، لها القدرة على هضم الحشرات. تفيد هذه الخاصية النبات؛ لأنه:
   أ. يحصل على الطّاقة من الحشرات المهضومة، ومن ثم تقوم بعملية البناء الضّوئيّ بمستويات قليلة.
   ب. يعيش في وسط فقير الْمغذِّيات، وبذلك يتمكن من الحصول على بعض الْمغذِّيات الكبيرة المهمة مثل النيتروجين.
   جـ. حساس للحشرات آكلة النّباتات، وبذلك يحمي نفسه من هذه الحشرات.
   د. يحصل على الكربون من الحشرات، وبذلك يمكنه زيادة معدل البناء الضّوئيّ.
8. هناك خوف من زيادة تركيز ثاني أكسيد الكربون في الجو لعلاقته بالانحباس الحراري العالمي. ولكن زيادة كميات ثاني أكسيد الكربون الجوي يفترض أنْ تكون نظريًّا مساعدة لنمو النبات. أيّ من الآتي سيشكل أثرًا سلبيًّا في النّباتات نتيجة لزيادة مستويات ثاني أكسيد الكربون:
   أ. زيادة نسبة البروتين إلى الكربون في النّباتات.
   ب. الرعي الجائر (استهلاك النّباتات من قبل الحيوانات آكلة الأعشاب).
   جـ. زيادة التّنفّس الضّوئيّ.
   د. كلّ مما ذكر.
9. إذا طُلب إليك أن تبين كيف يمكن إزالة ثلاثي كلور الإيثلين من منطقة ملوثة دون استخدام الحرق، أو أي طرق كيماوية، فكيف تقوم بهذا؟
   أ. زراعة نبات الحَوْر ليزيل الملوث من التّربة.
   ب. زراعة نبات الفاصوليا ليحلّ النيتروجين المثبت مكان ثلاثي كلور الإيثلين.
   جـ. زراعة *Brassica* لتجميع ثلاثي كلور الإيثلين في أنسجة النبات.
   د. زراعة نبات المزمار الهندي؛ لأنه لا يتأثر بشكل سلبي من وجود ثلاثي كلور الإيثلين في التّربة.
10. أيّ من الآتي هو أكثر أنواع التحورات الغذائية في النّباتات:
    أ. تكوين علاقة تعايشية مع البكتيريا المثبتة للنيتروجين.
    ب. التّحول إلى آكل للحيوانات.
    جـ. التّحول إلى التطفل.
    د. تكوين علاقة تعايشية مع الْفطريّات الْجذريّة.
11. يجب على النّباتات امتصاص الأيونات الموجبة بشكل نشط من التّربة؛ لأنّ:
    أ. الأيونات الموجبة في الجذور مسؤولة عن امتصاص الماء من التّربة.
    ب. محلول التّربة يحتوي بشكل أساسي على أيونات سالبة، وبذلك فإنّ الجذور تخسر الأيونات الموجبة بشكل مستمر.
    جـ. الأيونات السّالبة داخل الجذور يجب أن تعادل عن طريق الأيونات الموجبة.
    د. لا شيء مما ذكر.
12. التّربة المالحة ضارة لنمو النّباتات؛ لأنّ:
    أ. الأملاح في التّربة تمنع الامتصاص النشط للمعادن من خلال النبات.
    ب. وجود الأملاح في التّربة يمنع النبات من امتصاص الماء عن طريق الخاصية الأسموزية.
    جـ. الأملاح سامة للنباتات.
    د. لا شيء مما ذكر.
13. معظم النّباتات لها نموّ محدد؛ لأنّ النيتروجين بشكل عام موجود بشكل محدد في البيئة، مع أنّ النّباتات محاطة بأجواء غنية بالنيتروجين. لماذا لا تستطيع النّباتات الاستفادة من هذا المصدر النيتروجيني؟
    أ. غاز النيتروجين مرتبط بروابط قوية جدًا لا تستطيع النّباتات تحطيمها.
    ب. غاز النيتروجين لا يذوب في الماء.
    جـ. لا يمكن تحطيم النيتروجين عن طريق أيّ من المخلوقات الحية.
    د. كلّ ما ذكر.

أسئلة تحدٍّ

1. إذا كنت ستأكل طنًّا (1000 كيلوجرام) من البطاطا. كم من المعادن الآتية ستكون قد أكلت تقريبًا:
   أ. نحاس، ما بين 0.4 – 3 جم.
   ب. زنك، ما بين 1.5 – 10 جم.
   جـ. بوتاسيوم، ما بين 0.5 – 6%.
   د. حديد، ما بين 2.5 – 30 جم.
2. استخدم ما تعرفه حول إزالة الملوِّثات عن طريق النّباتات لرسم إستراتيجية للبحث عن الذهب، دون القيام بعمليات حفر للتربة أو إتلاف لها.
3. أنت تعرف أنّ هناك زيادة في تركيز ثاني أكسيد الكربون في الجو. كيف تتوقع أنْ تتغيّر المجموعة العشبيّة من نباتات C_3 و C_4 مع الزّمن؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 40

استجابات النبات الدِّفاعية

Plant Defense Responses

سوجز المفاهيم

40-1 الدِّفاعات الفيزيائية

- *يُوفِّر نسيج البشرة خط الدِّفاع الأول.*
- *يُمكن للغُزاة اختراق دفاعات البشرة.*
- *يُمكن للبكتيريا والفطريات أن تكون مُفيدةً للنباتات أيضًا.*

40-2 دفاعات سامة

- *تُحافظ النباتات على مخازن كيميائية.*
- *يُمكن لنباتات أن تُسمِّم نباتات أخرى.*
- *الإنسان مُعرَّض لسموم النبات.*
- *قد يكون لنواتج الأيض الثانوية قيمة طبية.*

40-3 الحيوانات التي تحمي النباتات

40-4 استجابات جهازية ضد الغزاة

- *استجابات الجُرح تحمي النباتات من آكلات الأعشاب.*
- *استجابات الدِّفاع قد تكون نوعية ضد العامل المُمرض.*

مقدّمة

يتعرض النبات للهجوم المُتواصل من قِبَل الفيروسات، والبكتيريا، والفطريات، والحيوانات، وحتى النَّباتات الأخرى. وقد تطورت شبكة رائعة من آليات الدِّفاع لمنع هذا الغزو أو الحدّ منه. وقد خضعت كثير من العلاقات بين النبات-والآفة للتَّطور المُترافق، فيفوز النبات أحيانًا، وتفوز الآفة في أحيان أُخرى بوجود تكيفات هجومية جديدة. خط الدِّفاع الأول عند النبات هو جُدران خلوية سميكة مُغطاة بطبقة شمعية قوية. اللحاء، والأشواك، وحتى الشُّعيرات يُمكنها أن تمنع الحشرات الجائعة. وعندما يفشل خط الدِّفاع الأول هذا، فإنَّ مُستودعًا كيميائيًّا من المواد السامة ينتظرها. وكثير من هذه الجُزيئات ليس لها أي تأثير في النبات. وبعضها يتمُّ تعديله من قبل ميكروبات في أمعاء آكلات الأعشاب إلى مُركبات سامة. إنَّ الإبقاء على مُستودع المواد السامة يستهلك طاقة. لذا، فإنَّ أدوات بديلة للدِّفاع تستعمل استجابات مُحفِّزة للحماية من هجمات مُستقبلية أو لمنعها.

obeikan.com

1-40 الدفاعات الفيزيائية

لا يوجد ملاجئ أعاصير للأشجار. تُمثِّل الأعاصير والظروف البيئية المُتغيرة تهديدًا لحياة النباتات. من النَّاحية التَّركيبية، يُمكن للأشجار على الأغلب أن تتحمل الرِّياح الشديدة ووزن الثلج والجليد، ولكن هناك حدودًا، إذ يُمكن للرِّياح بعدها أن تقتلع شجرة، أو أن تكسر الجذع الرَّئيس لنبات صغير. تمنح البراعم الإبطية فُرصة ثانية عندما تنمو، وتُعوِّض الجذع المفقود (الشكل 40-1).

وعلى الرَّغم من أنَّ العوامل غير الحية مثل الطقس تُمثِّل تهديدًا حقيقيًّا للنبات، فإنَّ تهديدًا أكبر يُواجهه يوميًا من: الفيروسات، والبكتيريا، والفطريات، والحيوانات، والنباتات الأخرى. يُمكن لهذه الأعداء أن تستغل مصادر الغذاء في النباتات، أو أن تستعمل آليات مُضاعفة DNA لمُضاعفة نفسها. يقتل بعض الغُزاة خلايا النبات فورًا، مُسبِّبة التَّنقر (نسيج بني، وميت). وربما تستغل حشرات مُعينة لحاء النبات؛ بحثًا عن الكربوهيدرات، ولكنها تترك وراءها فيروسًا أو بكتيريا متنقلة.

الشكل 40-1

المجاميع الخضرية الاحتياطية. تُعطي المجاميع الخضرية الإبطية النباتات فُرصة ثانية، عندما ينكسر المجموع الخضري الطَّرفي، كما في حالة هذه الشَّجرة التي ضربتها عاصفة.

الشكل 40-2

حشرة نبات الفصة. هذا النَّوع المُعتدي مُشكلة زراعية؛ لأنَّه دخل دون وجود مُفترسات طبيعية له، وهو يتغذَّى على نبات الفصة.

يقل تهديد هذه المُهاجمات، عندما يكون لها مُفترسات طبيعية. أحد أعظم المشكلات مع أنواع من المُهاجمات غير المُستوطنة، مثل حشرة نبات الفصة (الشكل 40-2)، هو غياب المُفترسات الطبيعية في البيئة الجديدة.

يُوفِّر نسيج البشرة خط الدِّفاع الأول

أول خط دفاع تملكه النباتات جميعها هو نظام نسيج البشرة (انظر الفصل الـ 36). تُفرز خلايا البشرة الشمع في النباتات جميعها، وهو خليط من دهون غير قطبية، وطبقات من مادة دهنية تحمي سطوح النبات المكشوفة من فقدان الماء والهجوم. أجزاء النبات فوق الأرض أيضًا مُغطاة **بالكيوتين Cutin**، وهو جزيء كبير مُكوَّن من أحماض دهنية طويلة السلسلة مُرتبطة مع بعضها. **والسوبرين Suberin**، وهو نُسخة أخرى من سلاسل أحماض دهنية مُترابطة موجود في جُدران خلايا أعضاء النبات تحت الأرضية؛ يُشكِّل السوبرين أشرطة كاسبر غير المُنفِّذة للماء في الجذور. تجمُّعات السيليكا، والشُّعيرات، واللحاء، وحتى الأشواك يُمكن أيضًا أن تحمي داخل النبات الغني بالغذاء.

يُمكن للغُزاة اختراق دفاعات البشرة

لسوء الحظ، يُمكن لهذه الدِّفاعات الخارجية أن تُخترق بطرق عدة. الجروح الميكانيكية تترك ممرًّا مفتوحًا يُمكن للميكروبات النَّفاذ من خلاله. وتستخدم الدِّيدان الأسطوانية المُتطفلة أجزاء فمها الحادة للدُّخول عبر الجدران الخلوية للنبات. يُنشِّط عملها هذا الخلايا النباتية على الانقسام، مُكوِّنة نموًا ورميًا، أو في الأنواع التي تلتصق بخلية نباتية واحدة، تجعل الخلية تتضخم، وتنقل الكربوهيدرات من النبات إلى الدُّودة الأسطوانية الجائعة (الشكل 40-3).

في بعض الأحيان، يُمكن أن يزيد مجرد وجود بكتيريا على سطح الورقة من أخطار الصَّقيع. تعمل البكتيريا بوصفها مواقع للتَّكاثف؛ حيث تُدمر بلورات الثلج المُتكوِّنة الأوراق بشدة.

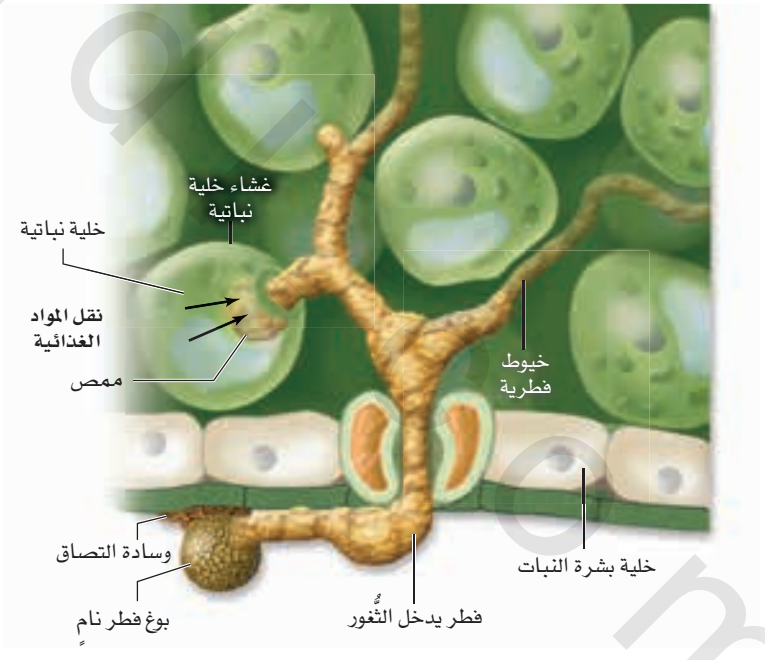
أ.

ب.

الشكل 40-3

الدِّيدان الأسطوانية تُهاجم جذور محصول نباتي. أ. تخترق الدُّودة بشرة الجذر. **ب.** تُشكِّل الدِّيدان الأسطوانية التي تعيش في عقد الجذور أورامًا على الجذور.

إنَّ من إستراتيجية الفطريات، البحث عن البُقعة الضعيفة في نظام البشرة، أي فتحات الثُّغور، للدُّخول إلى النبات. فقد تطوَّرت بعض الفطريات بشكل مُترافق مع نبات ذي فلقة واحدةٍ يملك ثغورًا مُتباعدة بشكل متساوٍ. هذه الفطريات على ما يبدو قادرة على قياس المسافة لتحديد فُتحات الثُّغور المُتباعدة بشكل متساوٍ قبل أن تغزو النبات. ويُبيِّن الشكل 40-4 مراحل غزو الفطريات، التي يُمكن أن تشمل الآتي:



الشكل 40-4

تدخل الفطريات خلسة من خلال الثُّغور. تخترق خيوط فطرية جدران الخلية، ولكن ليس الأغشية البلازمية. إن التَّقارب الشَّديد بين خيوط الفطريات والغشاء الخلوي للخلية النباتية يسمح بنقل المواد الغذائية من النبات إلى الفطر.

1. تهبط الأبواغ المحمولة عن طريق الهواء على الأوراق. يبرُز أنبوب نمو من البوغ. ويعد التَّعرف إلى المُضيف ضروريًّا لحدوث العدوى.
2. ينمو البوغ ويُشكِّل وسادة التصاق، سامحةً له بالاتصاق بالورقة.
3. تنمو الخيوط الفطرية خلال جدران الخلية، وتضغط على الغشاء الخلوي.
4. تتمايز الخيوط الفطرية إلى تراكيب مُتخصِّصة تدعى الممصّات. تتَّسع، وتُحاط بالغشاء الخلوي، وتبدأ بنقل المواد الغذائية.

يُمكن للبكتيريا والفطريات أن تكون مُفيدة للنبات أيضًا

تبادُل المنفعة والتَّطفل وجهان لعملة التَّطور. في الفصلين الـ(31 و39)، رأيت كيف أنَّ الفطريات الجذرية تستعمل آلية شبيهة بالتي ذُكرت سابقًا لتبادُل المنفعة بين النبات والفطر. في حالة العلاقة بين البقوليات والبكتيريا المُثبِّتة للنيتروجين، تبحث بكتيريا *Rhizobium* عن شعيرات جذرية، فتغزوها كما تغزو أنسجة أخرى، وتُكوِّن عُقدة جذرية. يُمكن لبكتيريا تربة أخرى أن تُشجِّع نمو النبات، وهذه تُدعى البكتيريا الجذرية المُشجِّعة لنمو النبات (PGPR). ويُشير تعبير رايزوبكتيريا *Rhizobacteria* إلى البكتيريا التي تعيش حول النظام الجذري، وتستفيد عادة من مُخرجات الجذور. في المُقابل، تُوفِّر هذه البكتيريا مواد تدعم نمو النبات. الأنواع *Azosporillum*، على سبيل المثال، تُوفِّر الجبرلينات، أو هرمونات النُّمو، لنباتات الأرز عندما تعيش بالقرب من النظام الجذري. يُمكن للبكتيريا الجذرية المُشجِّعة لنمو النبات (PGPR) أيضًا أن تحُد من نمو بكتيريا التُّربة المُمرضة.

جهاز أنسجة البشرة هو أول خط دفاع. السوبرين والكيوتين اللذان تُفرزهما أنسجة البشرة يمنعان الاعتداء، ويُقلِّلان فقدان الماء، ولكن الغُزاة طوَّروا إستراتيجيات لتجاوز هذه الحواجز. ليست كل البكتيريا والفطريات ضارة؛ فبعضها يُزوِّد النبات بمُركبات تُساعد على النُّمو.

كثير من النباتات مُمتلئة بالسُّموم التي تقتل آكلات الأعشاب أو، على الأقل، تجعلها مريضة جدًا. أحد الأمثلة هو إنتاج السيانيد، (HCN). أكثر من 3000 نوع من النباتات تُنتج مُركبات مُحتوية على السيانيد، تُدعى سكريات سيانيدية *Cyanogenic glycosides*، تتكسَّر إلى سيانيد عندما تُبتلع. يُوقف السيانيد سلسلة نقل الإلكترونات، مُثبِّطًا التَّنفس الخلوي.

نبات الكاسافا (جنس *Manihot*)، مصدر غذاء رئيس للكثير من الأفارقة، غنيّ بالسكريات السيانيدية (خاصة، سموم مانيهوت) في الطَّبقات الخارجية للجذر الذي يُؤكل. وما لم تُقشَّر هذه الطبقات الخارجية، فإنَّ التَّأثير التَّراكمي لأكل الكاسافا يُمكن أن يكون قاتلًا.

إضافة إلى السُّموم التي تقتل، يُمكن للنَّبات أن ينتج سمومًا أخرى تجعل آكل الأعشاب المُفترض مريضًا، أو تُنفِّره بالنَّكهات أو الرَّوائح القوية.

تُحافظ النباتات على مخازن كيميائية

كيف نشأت مسارات البناء الحيوي التي تُنتج هذه السُّموم؟ تُشير أدلة مُتزايدة إلى أنَّ مسارات الأيض اللازمة للإبقاء على الحياة في النبات قد سلكت مسارات جانبية تطورية، أدَّت إلى إنتاج مخزون احتياطي من مواد كيميائية تُدعى مُركبات **أيضية ثانوية Secondary metabolites**. يؤثِّر كثير من هذه المُركبات في آكلات الأعشاب، كما تُؤثِّر في الإنسان (جدول 40-1).

يُمكن لمواد قلوية، تشمل الكافيين، والنيكوتين، والكوكائين، والمورفين، أن تُؤثِّر في عمليات خلوية عدة؛ إن لم يتمكَّن النبات من قتل مُهاجميه، فإنَّه يُسبِّب فرط تهيُّج لهم بالكافيين أو تهدئهم بالمورفين. على سبيل المثال، تستطيع دودة التبغ (*Manduca sexta*) أن تُجهز على حقل من نبات التبغ (الشكل 40-5)؛ وعلى الرغم من ذلك، يبدو أنَّ نبات التَّبغ البري يحتوي على مُستويات عالية من النيكوتين الذي يُميت هذه الدودة.

ترتبط مُركبات التانين مع البروتينات وتُعطِّلها. على سبيل المثال، بعضها يعمل عن طريق تثبيط أنزيمات تهضم البروتينات، ما يُقلِّل القيمة الغذائية لنسيج النبات. الحشرة التي تمرض بسبب تناول جُرعة عالية من مُركبات التانين يُحتمل أن تربط بين النَّكهة والمرض، وأن تتجنَّب هذا النَّوع من النبات بوصفه غذاء في المرة المقبلة. أما الجرعات القليلة، المُساوية للكمية التي يحصل عليها الإنسان من أكل تفاح أو توت بري، فمن غير المُحتمل أن تُسبِّب مشكلات هضمية كبيرة. الحيوانات، ومن ضمنها الإنسان، يُمكنها أن تتجنَّب الآثار التَّراكمية السَّامة لمُركبات الأيض الثانوية بأكل وجبات مُتنوعة.

الزُّيوت النباتية، خاصة تلك الموجودة في النباتات من العائلة الزَّعترية، وتشمل النعنع، والميرمية، ونعنع الماء، ونباتات أخرى عدة، تطرد الحشرات برائحتها القوية. وبتراكيز عالية، يُمكن أن يكون بعض هذه الزُّيوت ساميًّا أيضًا إن ابتُلع.

لماذا لا تقتل السُّموم النبات؟ إحدى الإستراتيجيات هي أن يقوم النبات بحجز السُّم في تركيب مُحاط بغشاء، بحيث لا يتَّصل مع عمليات الأيض في الخلية. الحل الثاني هو إنتاج مادة ليست سامة إلا بعد أن تتعرَّض لعمليات الأيض، غالبًا من قبل كائنات دقيقة، في أمعاء الحيوان. تُعدّ السُّكريات السيانيدية مثالًا جيدًا على الحالة الثانية. يُفرز النبات السيانيد مُرتبطًا بسكر لا يُؤثِّر في سلاسل نقل الإلكترونات. ولكن حالما يبتلع الحيوان السُّكر السيانيدي، فإنَّ المُركب ينكسر أنزيميًّا، مُطلقًا السيانيد السَّام.

أدَّى التطور المُشترك إلى دفاعات ضد بعض سموم النبات. يُمكن للفراشة الاستوائية *Heliconius sara*، أن تحتجز السُّكريات السيانيدية التي تبتلعها من مصدر غذائها الوحيد، كرمة المحبة. يسمح مسار كيميائي أكثر إثارة للفراشة أن تكسر السُّكريات السيانيدية بشكل آمن، وأن تستعمل النيتروجين المُنطلق في أيض البروتين الخاص بها.

يُمكن لنباتات أن تُسمِّم نباتات أخرى

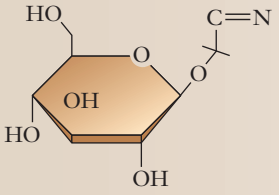
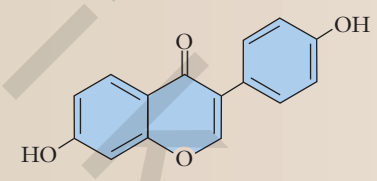
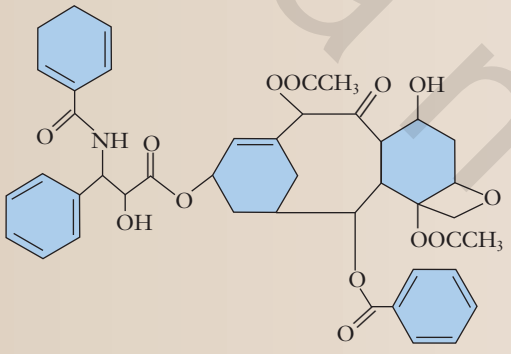
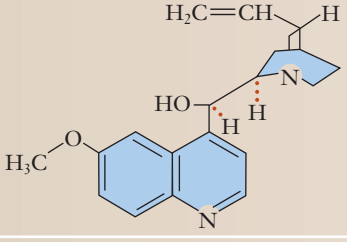
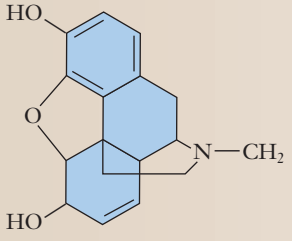
تحمي بعض السُّموم الكيميائية النباتات من نباتات أخرى. يحدث **الإمراض المقابل Allelopathy** عندما تقوم إشارة كيميائية أفرزتها جذور نبات ما بمنع نمو بذور مُجاورة أو تثبيط نمو نبات مُجاور. تُقلِّل هذه الإستراتيجية التَّظليل والمُنافسة على الغذاء، وتزيد من مقدرة استخدام ضوء الشمس المُتوهج للبناء الضوئي. يعمل الإمراض المقابل مع النباتات من النَّوع نفسه والنباتات من أنواع مُختلفة. تُعدّ أشجار الجوز الأسود (*Juglans nigra*) مثالًا جيدًا. ينمو القليل جدًا من الخُضرة تحت شجرة الجوز الأسود بسبب الإمراض المقابل (الشكل 40-6).

الشكل 40-5

يُمكن لآكلات الأعشاب أن تقتل النباتات. تستهلك ديدان التِّبغ المقرنة، *Manduca sexta*، كميات ضخمة من نسيج ورق التبغ، وأوراق البندورة كذلك.

الشكل 40-6

شجرة الجوز الأسود هي شجرة الإمراض المقابل. تموت الشُّجيرات عندما تلامس جذورها إفرازات جذور شجرة الجوز الأسود.

الجدول 40-1 المُركبات الأيضية الثانوية			
المُركَّب	المصدر	التَّركيب	التَّأثير
سم مانيهوت (مانيهوتوكسين) (سكر سيانيدي)	كاسافا *Manihot esculenta* 		يتم أيضه لإطلاق سيانيد قاتل.
جنيسيتن (إستروجين نباتي)	فول الصويا *Glycine max* 		مُشابه للإستروجين.
تاكسول (تيربين)	الطقسوس الأطلسي *Taxus brevifolia* 		عقار ضدّ السَّرطان.
كوينين (قلويد)	قلف الكينا *Cinchona officinalis* 		عقار مُضاد للملاريا.
مورفين (قلويد)	الأفيون (الخشخاش) *Papaver* 		مزيل ألم مُخدِّر.

الإنسان معرّض لسموم النبات

لا يتسمَّم البشر من النباتات بسبب الإهمال فقط، وإنَّما عبر معظم التَّاريخ البشري، تسمَّم البشر عمدًا من قبل بشر آخرين استعملوا المُنتجات النباتية. فسقراط، وهو فيلسوف يوناني شهير عاش قبل 2400 سنة، حُكم عليه بالإعدام في أثينا، وقد مات بعد أن شرب مُستخلص نبات الشوكران المُحتوي على مُركب قلوي يشلّ نهايات الأعصاب المُحرِّكة.

مركب الرَّايسين، وهو مُركب قلوي يوجد في بذور الخروع (*Ricinus communis*)، قاتل أكثر بست مرات من السيانيد، وأكثر بمرتين من سُمّ الكوبرا. يُمكن لبذرة واحدة من هذا النبات، الذي لا يزال ينمو في حدائق الأزهار، أن تقتل فتى إن ابتلعها. تتحقق الوفاة لأنَّ الرَّايسين يعمل بوصفه بروتينًا يرتبط بالرَّايبوسوم، فيُوقف التَّرجمة (الشكل 40-7).

يوجد الرَّايسين في الإندوسبيرم داخل البذرة بصورة ثنائي الوحدة غير المُتجانس المكوّن من رايسين أ ورايسين ب، المُرتبطين برابطة واحدة ثُنائية الكبريت. ثنائي الوحدة هذا غير المُتجانس (سابق رايسين) غير سام، ولكن عندما تنكسر الرَّابطة ثنائية الكبريت في الإنسان أو الحيوان، يستهدف رايسين أ التَّرتيب GAGA للوحدة البنائية 28S في rRNA للرَّايبوسوم (تذكَّر أنَّ الرَّايبوسومات مُكوَّنة من RNA رايبوسومي وبروتين). يُمكن لجزيء واحد من الرَّايسين أن يُعطِّل 1500 رايبوسوم في الدَّقيقة، مُثبِّطًا عملية ترجمة البروتين.

عام 1978، كان اللاجئ السِّياسي البلغاري والمُنشق جورج ماركوف يقترب من ركوب الحافلة في لندن في طريقه للعمل في إذاعة BBC عندما شعر بوخزة ألم شديدة في فخذه. وقد تناول رجل بجانبه مظلة من على الأرض، وغادر بسرعة. لقد تمَّ حقن ماركوف عن طريق آلية في طرف المظلة فيها كرة مُعدنية بحجم دبوس الشَّعر تحتوي على 0.2 ملجم رايسين. تُوفي بعدها بأربعة أيام. بعد انهيار الاتحاد السوفيتي، كشف ضابط في استخبارات الاتحاد السوفيتي KGB خطط عملية القتل لمصلحة الحزب الشُّيوعي البلغاري الحاكم.

استقصاء

فسّر كيف أدّى الرَّايسين إلى موت ماركوف.

قد يكون لنواتج الأيض الثانوية قيمة طبية

إن الجهود البحثية الرئيسة حول نواتج الأيض الثانوية في النبات هي في تقدُّم مُستمر بسبب فوائدها المُحتملة، وكذلك خطرها على صحة البشر (راجع الجدول 40-1).

فول الصويا والإستروجينات النباتية

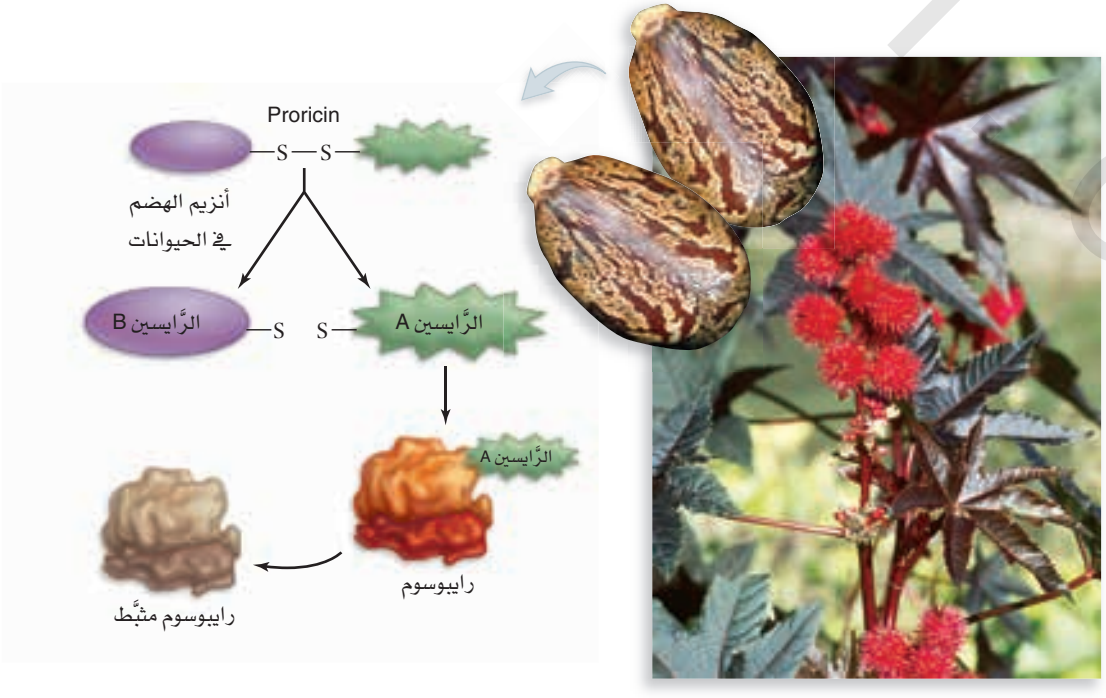
أحد الأمثلة هو وجود **الإستروجينات النباتية Phytoestrogens**، وهي مُركبات شبيهة جدًا بهرمون الإستروجين البشري، موجودة في مُنتجات فول الصويا. يوجد في نباتات فول الصويا، مُركب جينيستين أحد الإستروجينات النباتية.

تُثير الدراسات المُقارنة بين الشُّعوب الآسيوية التي تستهلك كميات كبيرة من أغذية الصويا والشُّعوب التي تتناول كميات قليلة منها أسئلة كثيرة وبعض النَّتائج المُتعارضة. فعلى سبيل المثال، ربما يكون سبب المُعدَّلات المُنخفضة لسرطان البروستاتا هو تنظيم مُستقبلات الأندروجين والإستروجين عن طريق الإستروجين النباتي. لقد تمَّ تسويق نبات الصويا بوصفه طريقة للتَّقليل من أعراض سن اليأس بسبب تناقص مُستويات الإستروجين في النِّساء كبيرات السِّن.

في البشر، يُمكن للإستروجين النباتي الغذائي أن يعبر المشيمة، ويُمكن أن يوجد في السائل الرهلي في الثُّلث الثاني من الحمل. لقد أثيرت أسئلة عن تأثير الإستروجينات النباتية على الأجنة المُتطوِّرة وحتى على الأطفال الذين يستهلكون حليب الصويا بسبب حساسيتهم لحليب البقر. وحيث إن الإشارات الهرمونية مُعقدة جدًا، فيلزم الكثير من الأبحاث لكي نفهم بشكل كامل كيف أو حتى إن كانت الإستروجينات النباتية تُؤثِّر في فسيولوجيا الإنسان وتكوينه الجنيني.

التاكسول وسرطان الثدي

التاكسول Taxol، مُركب أيضي ثانوي موجود في شجر الطقسوس الأطلسي (*Taxus brevifolia*)، مُقاوم فعّال للسَّرطان، خاصة سرطان الثدي. أثار اكتشاف القيمة الدَّوائية للتاكسول تحدِّيًا بيئيًّا. إذ واجه بقاء شجيرات الطقسوس الأطلسي تهديدًا، حيث إنَّ الشُّجيرات دُمِّرت من أجل استخلاص التاكسول. لحسن الحظ، أصبح بالإمكان تصنيع التاكسول في المُختبر.



الشكل 40-7

يُثبِّط الرَّايسين عملية التَّرجمة. عندما تتحرَّر وحدة رايسين أ من سابق رايسين، فإنَّه يرتبط مع rRNA في الرَّايبوسومات ويوقف ترجمة mRNA إلى بروتين.

ليس التاكسول الحالة الوحيدة لاكتشاف الأدوية في النباتات. وربما تُؤدي القيمة الدوائية الكامنة لكثير من النباتات إلى زيادة جهود المُحافظة على النباتات التي من المُتوقع أن تُؤدي للمُساهمة في صحة البشر. وعلى الرَّغم من نموِّ صناعة الأدوية النباتية، إلا أنَّها بالتَّأكيد ليست مجالًا جديدًا. فحتى وقت قريب، كانت النباتات مصدر معظم الأدوية المستخدمة من قبل الإنسان.

الكوينين والملاريا

في القرن السابع عشر، كان الأنكا في البيرو يُعالجون الملاريا عن طريق شراب مصنوع من لُحاء أشجار الكينا. تُسبِّب الملاريا أربعة أنواع من طفيليات الملاريا البشرية من الجنس بلازموديوم، التي تحملها أنثى بعوض الأنوفيلس. يُعدّ النَّوع *Plasmodium falciparum* أكثر الأنواع الأربعة فتكًا. تشمل الأعراض ارتفاعًا شديدًا في درجة الحرارة واستفراغًا. يتغذَّى الطُّفيل على خلايا الدَّم الحمراء، ويُمكنه أن يُسبِّب الموت من فقر الدم أو من منع وصول الدَّم إلى الدِّماغ.

بحلول عام 1820، تمَّ التَّعرُّف إلى المادة الفعّالة في قلف شجر الكينا *Cinchona*، وهي **الكوينين Quinine**، (انظر الجدول 40-1). في القرن التاسع عشر، استعمل جنود بريطانيون في الهند «ماءً مُنشِّطًا» يحتوي على الكوينين لمُكافحة الملاريا. لقد غطوا على طعم الكوينين المُر بشراب الجن الكحولي، مُخترعين أول شراب جن مُنشِّط. وعام 1944، قام روبرت وودورد، ووليام دورنج بتصنيع الكوينين. يُوجد اليوم كثير من الأدوية المُصنعة التي تُعالج الملاريا.

لقد حيّر العلماء مدة طويلة كيف يعمل الكوينين والنُّسخ المصنعة من عائلة هذا الدَّواء بالضَّبط. قد يُؤثِّر الكوينين في تضاعف DNA، وكذلك، عندما يكسر *P. flaciparum* الهيموجلوبين من خلايا الدَّم الحمراء داخل حويصلاته الحالَّة، فإنَّ شكلًا وسطيًّا سامًّا من الهيم ينطلق. قد يُعيق الكوينين تبلمر جُزيئات الهيم هذه لاحقًا، ما يُؤدي إلى تراكم جزيئات هيم سامة تُسمِّم الطُّفيل.

لسوء الحظ، ما زالت الملاريا حتى هذه الأيام تُشكِّل خطرًا رئيسًا على حياة الإنسان، مُسبِّبةً أكثر من مليون وفاة كل عام. يحدث 90% من هذه الوفيات في إفريقيا، وهناك ما يُقارب 300 مليون مُصاب بالملاريا. اكتسبت سُلالات *P. falciparum* مُقاومة للأدوية المُصنَّعة، والكوينين هو مرة أخرى العلاج المطلوب لبعض الحالات.

استعملت العلاجات العشبية قرونًا في مُعظم الحضارات. إن الاهتمام الجديد في العلاج المُعتمد على النبات أدَّى إلى صناعة نامية وغير مُنظَّمة. وعلى الرَّغم من أنَّ العلاج العشبي يبدو واعدًا، إلا أننا في حاجة للانتباه إلى أنَّ النبات يحتوي الكثير من مُركبات الأيض الثانوية، وكثير منها وُجد ليُسبِّب الأذى لآكلات الأعشاب، ومن ضمنها الإنسان.

أدت مسارات أيضية مُعدّلة إلى إنتاج سموم تحمي النباتات من آكلات الأعشاب. كذلك تمتلك مُركبات الأيض الثانوية مُستقبلًا دوائيًا هائلًا.

3-40 الحيوانات التي تحمي النباتات

لم تطور الأنواع وصفاتها فقط عبر الزمن، ولكن تطورت العلاقات بين الأنواع كذلك. فعلى سبيل المثال، تطوُّر المُركبات الكيميائية التي تطرد آكلات الأعشاب ربما رافقه على الأغلب تكيُّف مع الوقت لجسم آكل الأعشاب لتحمُّل هذه المُركبات. يُدعى النَّمط من التَّطور التَّطورَ المُترافق. في الفصل الـ (56)، سنُغطِّي تفاصيل التَّفاعلات بين الأنواع في المُجتمع. وسوف ندرس هنا حالتين لعلاقات بين الأنواع الحيوانية والأنواع النباتية يستفيد منها كلاهما، بتفاعل يُدعى تبادُل المنفعة **Mutualism**.

أشجار البُطم (الأكاسيا) والنمل

يوفِّر كثير من أنواع النَّمل جيوشًا صغيرة لحماية بعض أنواع شجر البُطم من آكلات الأعشاب الأخرى. ربما يقطن هذا النَّمل اللاسع بيتًا في شوكة مُتضخِّمة للشَّجرة؛ وقد تُهاجم حشرات أخرى (الشكل 40-8)، وفي بعض الأحيان ثدييات صغيرة ونباتات متسلقة نامية على سطح الشَّجرة. بعض أنواع شجر البُطم تُزوِّد نملها بسكر في أوعية رحيقية موجودة بعيدًا عن الأزهار، وحتى أجسام غذائية دهنية على أطراف الأوراق.

تكمن المُشكلة الوحيدة في طرد النَّمل للحشرات الأخرى بعيدًا في أنَّ أشجار البُطم تعتمد على النَّحل لتلقيح أزهارها. ما الذي يمنع النَّمل من التجمُّع ولسع النَّحلة التي تتوقف لكي تقوم بالتَّلقيح؟ يُشير الدليل إلى أنَّ الأزهار عندما تتفتَّح على أشجار البُطم، فإنَّها تُنتج نوعًا من المُركبات الكيميائية الطَّاردة للنَّمل، ولكن ليس للنَّحل. وهذا المُركب الكيميائي لم يتم تعرفه بعد.

الدَّبابير المُتطفِّلة، ويرقات الفراش، والأوراق

يمتلئ نسيج الورقة بيرقات الفراش قبل أن تتحوَّل إلى حشرة عث أو فراشة. في بعض الحالات، تكفي مُثبِّطات أنزيم هاضم للبروتين في الأوراق لطرد اليرقات

الشكل 40-8

نمل يُهاجم جندبا لحماية شجرة بُطم «خاصة به». خلال التَّطور المترافق، احتمى النَّمل بأشجار البُطم، وهاجم أي آكلات أعشاب أخرى.

الشكل 40-9

تُوفِّر الدَّبابير المُتطفِّلة حماية من آكلات الأعشاب.

الجائعة جدًا. ولكن بعض النَّباتات طوَّرت إستراتيجية أخرى: عندما تقوم اليرقة بالمضغ، تُؤدي استجابة الجُرح في النبات إلى إطلاق مُركب مُتطاير. يتطاير هذا المُركب في الهواء، وإن حدث وإنْ كانت أنثى دبور طفيلي تطير في الجوار، فإنَّها تنجذب مُباشرة إلى المصدر. سُمِّيت الدَّبابير المُتطفلة بهذا الاسم؛ لأنَّها تتطفَّل على اليرقات. يضع الدَّبور بيوضه المُلقَّحة في جسم اليرقة التي تتغذَّى على ورقة النَّبات. وتفقس هذه البيوض لتعطي يرقات، فتقتل هذه اليرقات المُنبثقة يرقة الفراشة، وتأكلها (الشكل 40-9).

أدَّى التطوُّر المُترافق المُعقَّد بين النباتات والحيوانات إلى ارتباطات تحمي النبات من الحيوانات الأخرى.

4-40 استجابات جهازية ضد الغُزاة

حتى الآن، ركَّزنا بشكل أساسي، على استجابات النبات الثابتة للتَّهديدات. مُعظم المواد الكيميائية الطاردة مثل السُّموم يتمُّ المُحافظة عليها بمُستويات ثابتة. إضافة إلى هذا، فإن التَّراكيب الشَّكلية مثل الأشواك أو الشُّعيرات التي تُساعد على الدِّفاع عن النباتات هي جزء من البرنامج التَّطوري الطَّبيعي. ولأنَّ هذه الدِّفاعات تبقى سواء أكان آكل الأعشاب أو المُهاجم موجودًا أم غائبًا، فإنَّ لها تأثيرًا سلبيًّا في استهلاك الطَّاقة. في المقابل، يُمكن الحفاظ على المصادر إن كانت الاستجابة للأزمة قابلة للتَّحفيز- أي، إن كان بالإمكان إطلاق الاستجابات الدِّفاعية فقط عند تمييز تهديد معيّن. في هذا الجزء، سنكتشف هذه الآليات الدِّفاعية القابلة للتَّحفيز.

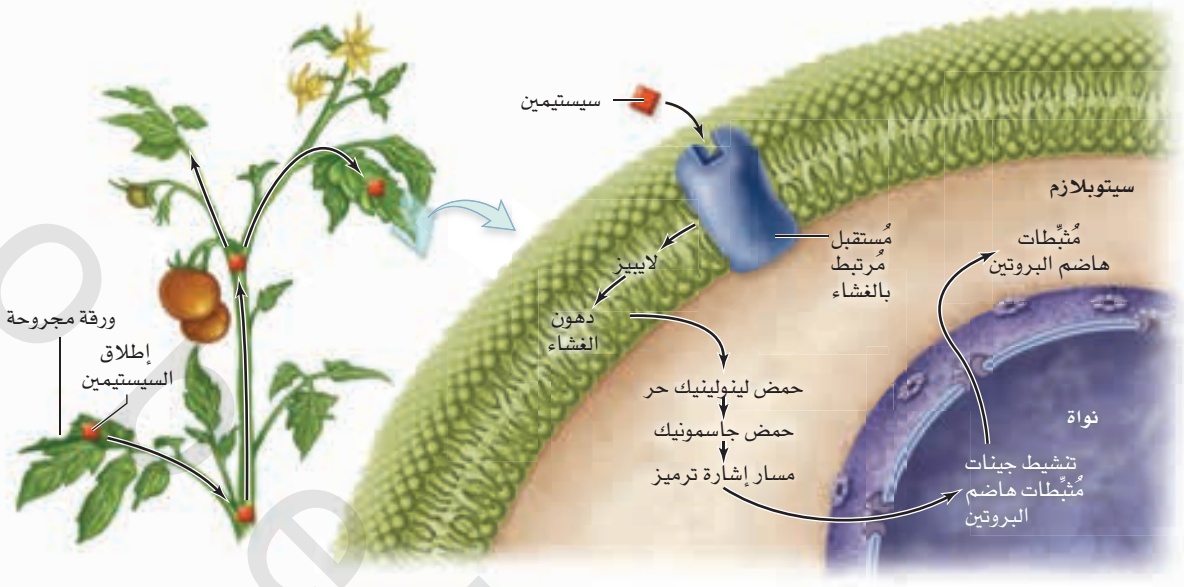
استجابات الجُرح تحمي النباتات من آكلات الأعشاب

كما تعلَّمت قبل قليل في مثال الدَّبابير الطُّفيلية، ربما تحصل **استجابة الجُرح Wound response** عندما تُمضغ الورقة أو تُصاب. أحد النَّواتج المُنشِّطة هي تكوين مُثبِّطات أنزيم هاضم للبروتين. لا توجد هذه المواد الكيميائية السامة في المخزون الدِّفاعي، ولكن بدلًا من ذلك، فإنها تنتُج استجابة للجُرح.

ترتبط مُثبِّطات هاضم البروتين مع أنزيمات هاضمة في أمعاء آكل الأعشاب. تنتُج مُثبِّطات هاضم البروتين في جميع أنحاء النبات، وليس فقط في منطقة الجُرح. كيف تصل الإشارة إلى الخلايا البعيدة في النبات لتُعطي مُثبِّطات هاضم البروتين؟ في نباتات البندورة، تسلسُل الأحداث الآتي هو المسؤول عن الاستجابة الجهازية (الشكل 40-10):

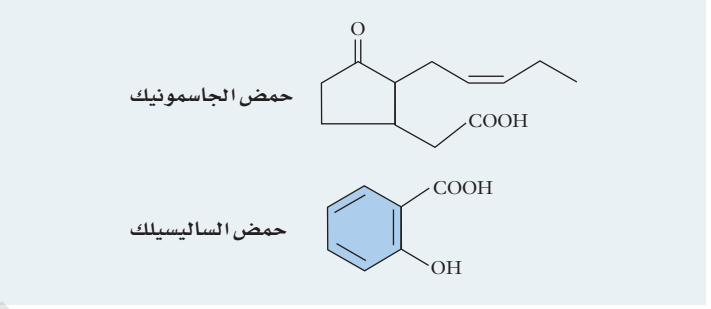
1. تُنتج الأوراق المجروحة ببتيدًا طوله 18 حمضًا أمينيًّا يُدعى **سيستيمين (الجهازي) Systemin** من بروتين خام أكبر حجمًا.
2. يتحرَّك سيستيمين خلال الفراغ بين جدران خلايا النَّسيج المجروح، ثُمَّ إلى داخل اللِّحاء القريب. ينتقل ببتيد الإشارة الصغير هذا خلال النَّبات في اللِّحاء.
3. ترتبط خلايا تحمل مُستقبل سيستيمين مع الببتيد، وهذا يُؤدي إلى إنتاج **حمض الجاسمونيك Jasmonic acid**.
4. يُحفِّز حمض الجاسمونيك التَّعبير الجيني، الذي يؤدي إلى إنتاج مُثبِّط هاضم البروتين.

وعلى الرَّغم من أنَّنا نعرف الكثير عن مسار الإشارة الذي يعمل فيه حمض الجاسمونيك، فإن هناك جزيئات أخرى تشترك في استجابة الجُرح. ويعد **حمض الساليسيلك Salicylic acid**، الذي يوجد في لِحاء نباتات مثل الصفصاف الأبيض (*Salix alba*) أحد الأمثلة. وعلى ما يبدو، فإن قِطَع الجدار الخلوي أيضًا إشارات مُهمة في تشجيع الاستجابة التَّحفيزية، كما سنُبيِّن بعد قليل.



الشكل 40-10

استجابة الجُرح في البندورة. يُؤدي جرح ورقة بندورة إلى إنتاج حمض الجاسمونيك في أجزاء أخرى من النباتات. يبدأ حمض الجاسمونيك مسارات إشارة تُشغِّل جينات مطلوبة لتصنيع مُثبِّط هاضم البروتين.



يُثير التَّلف الميكانيكي غير المرتبط بهجوم آكل الأعشاب استجابات الجُرح أيضًا، ويُمثِّل هذا تحدِّيًا في تصميم التجارب النباتية التي تتطلَّب قَطْعًا، أو بطريقة ما، إتلافًا ميكانيكيًّا للنَّسيج. الضوابط التجريبية، التي يجب قطعها أو مُعاملتها بالطريقة نفسها كما في التجربة المعالجة، لكن دون مُعالجتها حقًّا، مُهمة بشكل خاص للتَّأكد من أنَّ التَّغيُّرات المُشاهدة ليست فقط بسبب استجابات الجُرح.

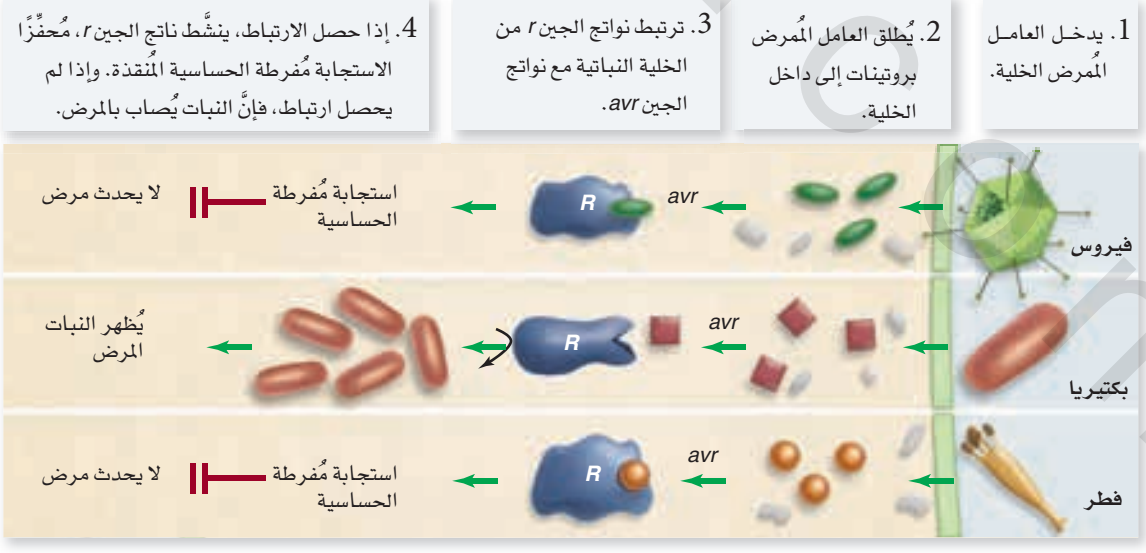
استجابات الدفاع قد تكون نوعية ضد العامل المُمرض

لا تعتمد استجابات الجُرح على نوع آكل الأعشاب أو أي عامل مُسبِّب للتَّلف، ولكن استجابات أخرى يُمكن أن يُحفِّزها مُسبِّب مرض مُعين يحمل أليلًا مُحدَّدًا في محتواه الجيني.

تمييز مُسبِّب المرض

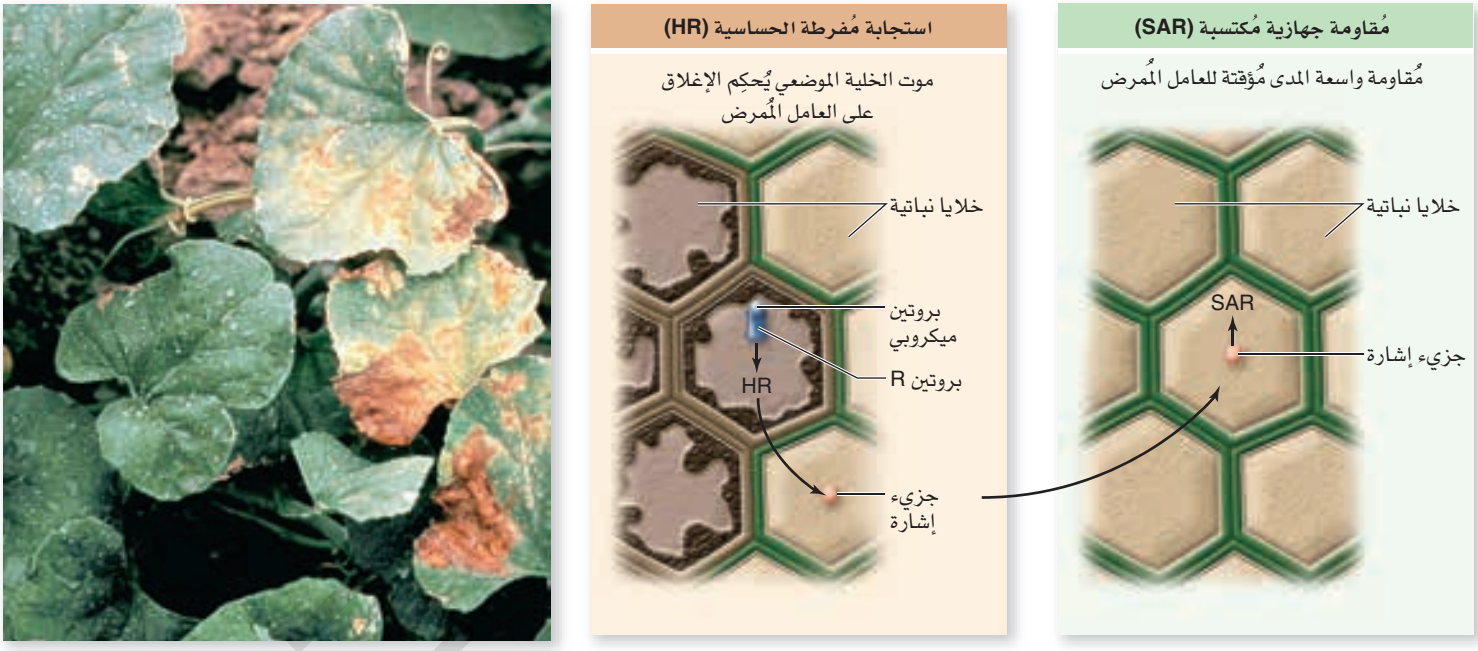
قبل نصف قرن، اقترح عالم الوراثة هـ. هـ. فلور Flor، وجود جين مُقاومة نباتي (R)، يتفاعل مُنتَجه مع مُنتَج جين غير نشط (avr) يحمله العامل المُمرض. غير نشط *Avirulent* تعني أنَّه لا يُسبِّب المرض. **العامل المُمرض غير النشط Avirulent pathogen** هو الذي يستخدم مصادر المُضيف لتكاثره ولاستخداماته الخاصة دون أن يُسبِّب له تلفًا شديدًا أو موتًا. يتفاعل الناتج البروتيني للجين *avr* الخاص بالعامل المُمرض مع البروتين الناتج عن الجين R الخاص بالنبات ليشير إلى وجود العامل الممرض. بهذه الطَّريقة، يُمكن للنَّبات أن يُجهِّز دفاعاته، مُؤكِّدًا بقاء العامل المُمرض غير مُمرض. وبخلاف ذلك، تظهر أعراض المرض إن لم يتم التَّعرف إلى بروتين العامل المُمرض (*avr*) من قِبَل النَّبات.

يُدعى اقتراح فلور فرضية **جين بجين Gene- for- gene hypothesis** (الشكل 40-11)، ولقد تمَّ استنساخ كثير من جينات *avr* و R في أنواع مُختلفة تمرضها ميكروبات وفطريات، وحتى حشرات في إحدى الحالات. وكان الدَّافع



الشكل 40-11

فرضية جين بجين. اقترح فلور أنَّ العوامل المُمرضة تمتلك جين عدم الإمراض (*avr*) الذي يُميِّز مُنتج جين المُقاومة في النبات (R). إذا كان الفيروس، أو البكتيريا، أو الفطر، أو الحشرة تملك ناتج جين *avr* الذي يُوافق ناتج الجين R، فإنَّ استجابة دفاعية ستحدث.



الشكل 40-12

استجابات النبات الدِّفاعية. في استجابات جين بجين، تتحفَّز سلسلة من الأحداث، فتُؤدي إلى موت الخلية الموضعي (*HR*) وإلى إنتاج إشارة مُتنقِّلة تُوفِّر مُقاومة طويلة الأمد في بقية النبات (*SAR*).

لهذا البحث بشكل جُزئي هو الفائدة الزِّراعية من التَّعرُّف إلى الجينات التي يُمكن إضافتها عن طريق تكنولوجيا الجينات إلى المحاصيل النباتية لحمايتها من الغُزاة.

إذن، يبدو واضحًا أنَّ النباتات وكثيرًا من مُسبِّبات المرض لها «توصلوا» إلى هذه التَّسوية، التي يتمُّ فيها الكشف والتَّعرُّف إلى مُهاجم غير مُمرض. في المُقابل، تجاوزت مُسبِّبات المرض المُمرضة دفاعات النبات وقتلته— ما أدى في الأغلب إلى موت مُسبِّب المرض أيضًا.

الدفاعات النوعية والاستجابات مُفرطة الحساسية

يُعرف الكثير اليوم عن مسارات تحويل الإشارة التي تأتي بعد التَّعرُّف إلى العامل المُمرض عن طريق مُنتج الجين *R*. تقود هذه المسارات إلى تحفيز **الاستجابة مُفرطة الحساسية Hypersensitive response (HR)**، التي تُؤدي إلى الموت السَّريع للخلايا حول مصدر الغزو، وأيضًا على المدى البعيد، المُقاومة على مُستوى النبات ككل (الشكلان 40-11 و40-12). إن استجابة جين بجين لا تحدث دومًا، ولكن النبات ما زال يمتلك استجابات دفاعية ضد مُسبِّبات الأمراض بشكل عام، وللجُرح الميكانيكي كذلك. أيضًا، ربما تعمل كربوهيدرات قِطع الجدار الخلوي بوصفها جُزيئات تعرُّف وترميز.

عندما يُهاجم النبات، ويحدث تعرُّف جين بجين، فإنَّ الاستجابة مُفرطة الحساسية تُؤدي إلى موت سريع للخلايا حول موقع الهجوم. هذا يُغلق النَّسيج المجروح لمنع العامل المُمرض أو الآفة من الانتقال إلى باقي النبات. يتمُّ إنتاج فوق أكسيد الهيدروجين وأكسيد النيتريك اللَّذين قد يعملان بوصفهما إشارة لسلسلة من الأحداث الكيميائية الحيوية التي تُؤدي إلى الموت الموضعي لخلايا المُضيف. ربما يكون لهذه المُركبات الكيميائية أيضًا تأثيرات سلبية في العامل المُمرض، على الرَّغم من أنَّ آليات الحماية قد تطوَّرت بشكل مُترافق في بعض مُسبِّبات المرض.

تنتُج عوامل أخرى مُضادة للميكروبات تَشمل مركبات **فايتوأليكسينات Phytoalexins**، وهي مُركبات دفاعية كيميائية مُضادة للميكروبات. وإن أنواعًا مُختلفة من الجينات المُرتبطة بالإمراض يتمُّ التَّعبير عنها أيضًا، ويتم استخدام بروتيناتها إمّا بوصفها عوامل مُضادة للميكروبات، أو إشارات لأحداث أخرى تحمي النبات.

في حالة المُهاجمات المُمرضة التي لا تُميِّز الجين *R*، فإنَّ تغيُّرات موضعية في جدران الخلية تمنع جزئيًّا على الأقل العامل أو الآفة من التَّحرُّك أكثر داخل النبات. في هذه الحالة، لا تقع الاستجابة مُفرطة الحساسية، ولا تموت خلايا النبات الموضعية.

الحماية طويلة المدى

إضافة إلى الاستجابة مُفرطة الحساسية أو الاستجابات الموضعية الأخرى، فإنَّ النباتات قادرة على الاستجابة الجهازية للعامل المُمرض أو هجوم الآفة، بعملية تُدعى **المُقاومة المكتسبة جهازيًّا Systemic acquired resistance (SAR)** (انظر الشكل 40-12). تُؤدي مسارات عدَّة إلى مُقاومة واسعة المدى تبقى أيامًا عدة.

الإشارة طويلة المدى التي تُحفِّز المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا هي على الأغلب حمض الساليسيلك، بدلًا من سيستيمين، وهو الإشارة طويلة المسافة في استجابات الجُروح. على المُستوى الخلوي، يشترك حمض الجاسمونيك (وقد ذُكر سابقًا في الحديث عن مسارات استجابة الجُروح) في إشارات المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا. تسمح المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا للنبات أن يستجيب بسرعة أكبر إن تمَّت مُهاجمته ثانيةً. هذه الاستجابة، على كل حال، ليست كاستجابة الجهاز المناعي في البشر أو الثدييات، حيث توجد في الجسم أجسام مضادة (بروتينات) تتعرَّف إلى مولِّدات ضدّ مُحدَّدة (بروتينات غريبة). لا تُعدّ المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا مُتخصِّصة ولا طويلة الأمد.

يُحفِّز الجرح إطلاق جزيء ببتيد ترميز صغير يُدعى سيستيمين ينتقل خلال جسم النبات لتحفيز إنتاج مُثبطات أنزيم هاضم للبروتين. يُمكن للنباتات أن تُدافع عن نفسها ضد مُهاجم مُحدَّد بطرق تُذكرنا بالجهاز المناعي للحيوانات. عندما يتمُّ تمييز المُهاجم بآلية جين بجين يتمُّ تحفيز الاستجابة مُفرطة الحساسية. يتبع ذلك المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا التي تُزوِّد النبات بحماية عرضية من هجمات مُستقبلية.

مراجعة المفاهيم

40-1 الدِّفاعات الفيزيائية

يُمكن أن تكون التَّهديدات الحيوية مُحدِّدة للنباتات أكثر من العوامل اللاحيوية؛ لأنَّها تصل إلى مصادر الغذاء في النبات، أو تستغل DNA الخلية النَّباتية في التَّضاعف، أو تقتل النبات برمته.

- تُغطى أنسجة البشرة بالدهون، مثل كيوتين وسوبرين، اللذين يحميان النبات من فقدان الماء ومن الهجوم.
- تجمُّعات السيليكا وبروزات شكلية مثل الشُّعيرات، واللحاء، والأشواك تحمي بعض النباتات من التَّلف.
- على الرَّغم من آليات الدِّفاع يُمكن للتَّلف أن يقع عن طريق الثَّقب، أو المضغ، أو الدُّخول من خلال الثُّغور. يُمكن للبكتيريا أن تتسبَّب التَّلف؛ لأنَّها تُوفِّر مواقع لتكاثف الجليد.
- تُشكِّل الفطريات الجذرية وبكتيريا الجذور علاقات مُفيدة مع النباتات، وتُزوِّدها بالمواد الغذائية.

40-2 دفاعات سامة

تُنتج النباتات سمومًا تطرد المُفترسات، أو تجعلها مرضى، وقد يصل الأمر إلى قتلها (جدول 40-1، الشكل 40-7).

- يُمكن للنباتات أن تُنتج مُركبات أيضية ثانوية مثل المُركبات القلويدية، والتانينات، والزُّيوت؛ لحماية نفسها من المُفترسات.
- تحمي النباتات نفسها بحجز السُّموم داخل حويصلات من خلال إنتاج مركبات أيضية ليست سامة إلى أن يتمَّ ابتلاعها من قِبَل المُفترس.
- تُفرز نباتات الإمراض المقابل مُركبات كيميائية لتثبيط نمو البذور، أو لتثبيط نمو نباتات مُجاورة لتقليل التَّنافس على المصادر.
- المُركبات الأيضية الثانوية النباتية مثل الإستروجينات النباتية، وتاكسول، والكوينين لها قيمة دوائية للإنسان.

40-3 الحيوانات التي تحمي النباتات

التَّطور المُترافق المُعقَّد بين النباتات والحيوانات أدى إلى ارتباطات فيها منفعة مُشتركة.

- النَّمل وشجر البُطم طورا ارتباطًا يقوم به النَّمل بحماية الشَّجر فيزيائيًّا من مُهاجِمات أخرى، ويُوفِّر البُطم للنَّمل الغذاء والمأوى.
- خلال أكل اليرقات للأعشاب تُطلق بعض النباتات مُركبات كيميائية طيّارة تجذب دبابير طفيلية، تضع بيوضها في اليرقات، وتقتلها (الشكل 40-9).

40-4 استجابات جهازية ضد الغُزاة

يتمُّ حفظ مصادر الطَّاقة إذا أنتج النبات آلياتِ دفاع عند الحاجة إليها فقط.

- استجابات الجروح تفاعلات عامة لا تعتمد على العامل الذي يُسبِّب التَّلف. خلال هذه الاستجابات، تنتشر إشارة خلال النبات، مُحفِّزةً إنتاج مُثبِّطات أنزيم هاضم للبروتين ترتبط مع أنزيمات هاضمة في المُفترس (الشكل 40-10).
- يستخدم إنتاج مُثبطات هاضم البروتين مسارات إشارة تستعمل السيستيمين، وحمض الجاسمونيك، وحمض السليسليك.
- في كثير من النباتات، ربما يتمُّ التَّعرف إلى مركب، يُنتجه جين عامل ممرض غير نشط، من قِبَل بروتين جين R لنبات؛ يُسمَّى هذا فرضية جين بجين حتى إن كان التَّعرُّف إلى البروتينات التي تصنعها الجينات هو المُهم (الشكل 40-11).
- تعرُّفُ العامل المُمرض عن طريق مُنتَج الجين R يُحفِّز الاستجابة مُفرطة الحساسية (HR) التي تُؤدي إلى موت سريع للخلية في موقع الهجوم، وبهذا يتمُّ منع غزو أكثر للعامل المُمرض وحماية النبات.
- يُمكن للنباتات أن تنتج أيضًا عوامل مُضادة للميكروبات، مثل مركبات فايتوأليكسين.
- النباتات قادرة على الحماية طويلة الأمد من العوامل المُمرضة؛ وهذا يُسمَّى المُقاومة المُكتسبة جهازيًّا (SAR).

obeikandl.com

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. إذا كنت عاملًا مُمرضًا للنبات، فإن أول عقبة أمام اختراق نبات مُضيف يجب عليك تجاوزها هي:
   أ. السُّموم الكيميائية على سطح النبات.
   ب. الحواجز الفيزيائية خارج النبات.
   ج. الحراسة الحيوانية للنبات.
   د. بروتينات مناعية في نسيج النبات.
2. يُمكن لخلايا البشرة في النبات أن تُفرز:
   أ. سوبرينًا. ب. شمعًا.
   ج. كيوتينًا. د. كل ما ذكر.
3. تتعرَّف عوامل مُمرضة فطرية إلى بعض النباتات على أساس ثقوب الثُّغور. الذي يُوفر للنباتات مُقاومة من العدوى الفطرية هو:
   أ. إزالة الثُّغور جميعها من النَّبات.
   ب. تغيير المسافات بين ثقوب الثُّغور من هذه النباتات.
   ج. تقوية الجدار الخلوي في الخلايا الحارسة لثقوب الثُّغور.
   د. زيادة أعداد الشُّعيرات على سطح هذه النباتات.
4. أبلغك زميلك احتمال إصابة النباتات جميعها في حديقتك بنوع من الفطريات أو البكتيريا. في ذلك الوقت، كانت النباتات تبدو بصحة مُمتازة بالنِّسبة إليك. أكثر الأعمال حكمة يُمكنك عمله هو:
   أ. إزالة نباتاتك جميعها بسبب احتمالية موتها.
   ب. رش نباتاتك بمواد كيميائية لإزالة كل البكتيريا والفطريات.
   ج. إزالة نباتاتك، وتبديل التربة جميعها.
   د. عدم فعل شيء؛ لأنَّ كثيرًا من هذه البكتيريا والفطريات مُفيد.
5. أكل جذر كاسافا غير مقشور يُمكن على الأغلب أن:
   أ. يُؤدي إلى عسر هضم؛ لأنَّ قشور نبات الكاسافا صعبة الهضم.
   ب. يجعلك تمرض؛ لأنَّ التُّربة على السَّطح ربما تحتوي على ميكروبات ضارة.
   ج. يجعلك تمرض؛ لأنَّ القشور تحتوي على سكريات سيانيدية يُمكنها أن تُنتج السيانيد في الجهاز الهضمي.
   د. تُؤذي أسنانك بسبب الحجارة الصغيرة التي توجد على سطح الجذر.
6. قـرَّرت أن تغرس حديقتك بشجـرة الجوز الأسـود الجميل في أحـد الأطراف، وشجـرة البلـوط الأبيض فـي الطَّرف الثاني. وقـد خاب أملك، علـى كل حال، عند عدم نمو بذور نباتات أخرى حول شجرة الجوز. سبب ذلك:
   أ. حجب شجرة الجوز الكثير من الضوء، منع نمو البذور.
   ب. تستهلك شجرة الجوز المواد الغذائية جميعها من التُّربة؛ لهذا تموت النباتات الصغيرة جوعًا.
   ج. تُنتج شجرة الجوز سمومًا كيميائية تمنع نمو البذور.
   د. جذور شجرة الجوز تستهلك الماء جميعه في التربة ما يمنع نمو البذور.
7. النباتيون الذين يتناولون في غذائهم كميات كبيرة من الصويا هم أقل احتمالًا للإصابة بسرطان البروستات؛ لأنَّ:
   أ. الصويا تحتوي على دواء التاكسول المُضاد للسَّرطان.
   ب. أكل اللحوم يزيد من احتمال الإصابة بسرطان البروستات، لذلك يُقلِّل تجنُّبه تمامًا في الغذاء فرصة الإصابة بالمرض.
   ج. بروتين الصويا يمنع تراكم مولِّد الضِّد النوعي الخاص بالبروستات (PSA) المُرتبط بسرطان البروستات.
   د. الصويا تحتوي على إستروجين نباتي ربما يُقلِّل من مُستقبلات الإستروجين والأندروجين في الذُّكور الذين يأكلون غذاءً غنيًّا بالصويا.
8. الماء المُنشِّط، المحتوي على الكوينين، طُوِّر أساسًا:
   أ. بوصفه شرابًا مُمتعًا. ب. لمُحاربة الملاريا.
   ج. لتقليل أخطار السَّرطان. د. بوصفه مُهدِّئًا ضعيفًا.
9. طوَّرت بعض النباتات علاقة تبادلية المنفعة مع الدَّبابير الطُّفيلية. هذه العلاقة التَّبادلية المنفعة لم تكن لتحدث لو:
   أ. توقف النبات عن إنتاج الرَّحيق للدَّبور.
   ب. توقف الدَّبور عن العيش على النبات.
   ج. توقف النبات عن إنتاج مُركبات مُتطايرة تجذب الدَّبور.
   د. جذب النبات الكثير من اليرقات.
10. أوراق البندورة ليست جيدة للأكل، السبب هو:
   أ. عندما يتحطَّم نسيجها، فإنَّها تُطلق رائحة كريهة تجعل البشر يمرضون.
   ب. لا تحتوي على أي مواد غذائية مُفيدة للحيوانات.
   ج. تحتوي سمومًا كيميائية تجعل الحيوانات مريضة.
   د. تُنتج مُثبِّطات هاضم البروتين التي توقف أنزيمات الهضم في الحيوانات عندما يتحطم نسيجها.
11. نبات ينقصه جينات R، من المُحتمل أن:
   أ. يكون غير قادر على البناء الضوئي.
   ب. يكون مُعرَّضًا للإصابة بعامل مُمرض.
   ج. يكون مُعرَّضًا للافتراس من قِبَل آكل أعشاب.
   د. يشل حركة الحيوانات التي تأكله.
12. إن كان عامل مُمرض يحمل الجين *avr* لم يتم التَّعرف إليه من قِبَل نبات، فإنَّ النبات على الأغلب سوف:
   أ. يُصاب بالمرض.
   ب. يُزيل العامل المُمرض؛ لأنَّه لم يتعرف إليه.
   ج. يُنتج مُثبِّطات هاضمًا البروتين.
   د. يُنتج جين R مُختلفًا.
13. جهازا المناعة للنبات وللحيوان يُمكنهما:
   أ. تكوين ذاكرة عن عوامل مُمرضة سابقة؛ لكي تتعامل أحسن مع عدوى لاحقة.
   ب. بدء التعبير عن البروتينات للمُساعدة على مُكافحة العدوى.
   ج. قتل خلاياها الخاصة بها لمنع انتشار العدوى.
   د. كل ما ذكر.
14. في الاستجابة مُفرطة الحساسية، يُمكن للنبات أن:
   أ. يقتل خلاياه الخاصة به في موقع العدوى.
   ب. يطلق فوق أكسيد الهيدروجين وحمض النتريك.
   ج. يطلق مُضادات ميكروبات كيميائية.
   د. كل ما ذكر.

أسئلة تحدٍّ

1. اعتمـد العـلاج بالأعشـاب مدة طويلـة علـى مُستخلصات نباتية لعـلاج أمراض الإنسـان. اذكر ثلاثـة أمثلة على علاجات نباتيـة استُغلت فـي الصِّناعات الدوائية في العصر الحديث.
2. ارسم الأحداث التي تُرافق إصابة النبات بعدوى من عامل مُمرض فطري. ضمِّن تلك الإستراتيجيات التي يستعملها كلٌّ من العامل المُمرض والنَّبات المُضيف.
3. إذا أردت أن تجد دواء نباتيًّا جديدًا لمُكافحة السَّرطان، فكيف تبدأ خطواتك للتَّعرُّف إلى المُركبات الجديدة؟
4. يُعدّ أكل النبات من قبل العواشب، والإصابة بالآفات ومُسبِّبات المرض ضارًّا بالنِّسبة إلى النباتات. كثير من النباتات طوَّرت مواد سامة، أو مواد أيضية ثانوية، لإيذاء أو لردع هذه الأنشطة. لماذا لا تقوم كل النباتات بهذا؟ ولماذا لا تقوم النباتات بتكوين ترسانة كاملة للدِّفاعات؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

الفصل 41

أجهزة الإحساس في النباتات

Sensory System in Plants

مقدّمة

ترصد المخلوقات كلها بيئاتها وتتفاعل معها. وهذا ينطبق تحديدًا على النباتات. يتأثر بقاء النّبات ونموه بشكل حرج بالعوامل اللاحيوية التي تشمل الماء، والرِّياح، والضَّوء. إنّ تأثير البيئة المحلية على نموّ النّبات مسؤول أيضًا عن الكثير من التَّنوع في شكل النّبات البالغ داخل النَّوع الواحد. في هذا الفصل، سنستقصي كيف يرصد النّبات مثل هذه العوامل، ويُحوِّل هذه الإشارات لإطلاق استجابة فسيولوجية، أو استجابة نموٍّ، أو استجابة تطوّريّة. وعلى الرَّغم من أن الاستجابة يُمكن مُشاهدتها بشكل واضح على النّبات، فإن آلية الاستجابة تحدث على مُستوى الخليّة. يتمُّ إدراك الإشارة عندما تتفاعل مع جزيء مُستقل، مُسبِّبةً تغيُّرًا في الشَّكل ومُعدِّلةً مقدرة المُستقبِل على الارتباط مع جُزيئات إشارة. تؤدي الهرمونات دورًا مُهمًّا في نظام الإشارة الدَّاخلي الذي يُسبِّب الاستجابات البيئية، وهي مُرتبطة بطُرق عدّة مع البيئة.

موجز المفاهيم

41-1 الاستجابات للضَّوء

- *تُحفِّز الفايتوكرومات تحويل الإشارة.*
- *كثير من استجابات النّموّ مُرتبطة بعمل الفايتوكروم.*
- *يُسهِّل P_{fr} التعبير عن جينات الاستجابة للضَّوء.*
- *يُؤثِّر الضَّوء في النّموّ الاتجاهي.*
- *السَّاعات (الإيقاعات) اليومية غير مُعتمدة على الضَّوء، ولكنه يُنظمها.*

41-2 الاستجابات للجاذبية

- *تصطف النباتات مع مجال الجاذبية: نظرة عامة.*
- *تنحني السِّيقان بعيدًا عن مركز الجاذبية.*
- *تنحني الجذور نحو مركز الجاذبية.*

41-3 الاستجابات للمُنبهات الميكانيكية

- *يُمكن أن يُحفِّز اللَّمس استجابات نموّ غير مُنعكسة.*
- *الاستجابة المُنعكسة للَّمس والمُنبهات الأخرى تتضمَّن ضغط الامتلاء.*

41-4 الاستجابات للماء ولدرجة الحرارة

- *سكون النّبات استجابة لكلٍّ من الماء، ودرجة الحرارة، والضوء.*
- *يُمكن للنباتات أن تتحمَّل درجات الحرارة القصوى.*

41-5 الهرمونات وأجهزة الإحساس

- *الهرمونات التي تُوجِّه النّموّ تتوافق مع البيئة.*
- *يسمح الأوكسين باستطالة خطة جسم النّبات وتنظيمها.*
- *تُحفِّز هرمونات السايتوكاينين الانقسام الخلوي والتَّمايز.*
- *تُشجِّع هرمونات الجبريلين نموّ النّبات والاستفادة من المواد الغذائية.*
- *تُشبه هرمونات براسينوستيرويد (ستيرويدات اللفت) الهرمونات الحيوانية من ناحية تركيبية.*
- *تعمل هرمونات أوليغوساكارين (قليلة التسكّر) بوصفها جُزيئات إشارة دفاع.*
- *يُحفِّز الإيثيلين نضج الثِّمار، ويُساعد دفاعات النّبات.*
- *يُثبِّط حمض الأبسيسيك (حمض الفصل) النّموّ، ويُشجِّع السُّكون.*

1-41 الاستجابات للضَّوء

تناولنا في الفصل الـ 8 تفاصيل البناء الضَّوئيّ، وهي العملية التي يُحوِّل النّبات عن طريقها الطَّاقة الضَّوئية إلى طاقة روابط كيميائية. وصفنا الصَّبغات، وهي جُزيئات قادرة على امتصاص الطَّاقة الضَّوئية؛ وتعلَّمنا أنَّ جزيئات الكلوروفيل هي الصَّبغات الأولية في البناء الضَّوئيّ. تحتوي النباتات كذلك على صبغات أخرى، إحدى وظائف هذه الصَّبغات الأخرى هي اكتشاف الضَّوء، وتسهيل استجابة النّبات له عن طريق تمرير المعلومات.

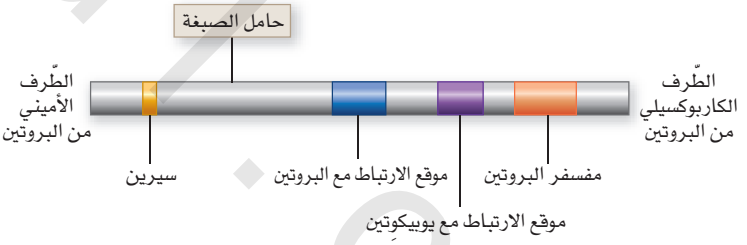
كثير من العوامل البيئية، ومن ضمنها الضَّوء، يُمكن أن تُحفِّز إنبات البذور، والإزهار، وكثير من الأحداث التَّطورية المُهمة في حياة النّبات. عملية **التَّشكُّل الضَّوئيّ Photomorphogenesis** هي تعبير يُستعمل للتَّطور الجنيني اللا اتجاهي، المُحفَّز ضوئيًّا. ويُمكن أن تتسبَّب في تغيُّرات مُعقَّدة في الشَّكل، تشمل الإزهار.

وبخلاف عملية التَّشكُّل الضَّوئيّ، فإنّ **التَّأودات الضوئية Phototropisms** هي استجابات نموّ اتجاهية نحو الضَّوء. التَّشكُّل الضَّوئيّ والتَّأوّد الضَّوئيّ كلاهما يُعوِّضان عن عجز النّبات عن الابتعاد عن الظُّروف البيئية غير المناسبة.

تُحفِّز الفايتوكرومات تحويل الإشارة

يتكوَّن **البروتين فايتوكروم Phytochrome (P)** (كلمة فايتوكروم تعني حرفيًّا صبغة النّبات) من جزأين: جزء صغير حسَّاس للضَّوء، يُدعى حامل الصبغة *Chromophore*، وجزء كبير يُدعى البروتين الكلي *Apoprotein* (الشكل 41-1). يُحفِّز البروتين الكلي مسار تحويل الإشارة مُؤديًا إلى استجابة بيولوجية مُحدَّدة.

يُوجد الفايتوكروم في مجموعات النباتات جميعها، وفي بعض أجناس الطَّحالب الخضراء، ولكن ليس في الطَّلائعيات الأخرى، أو البكتيريا، أو الفطريات. وربما نشأت أنظمة الفايتوكروم بين الطَّحالب الخضراء، وكانت موجودة في السلف المُشترك للنباتات.

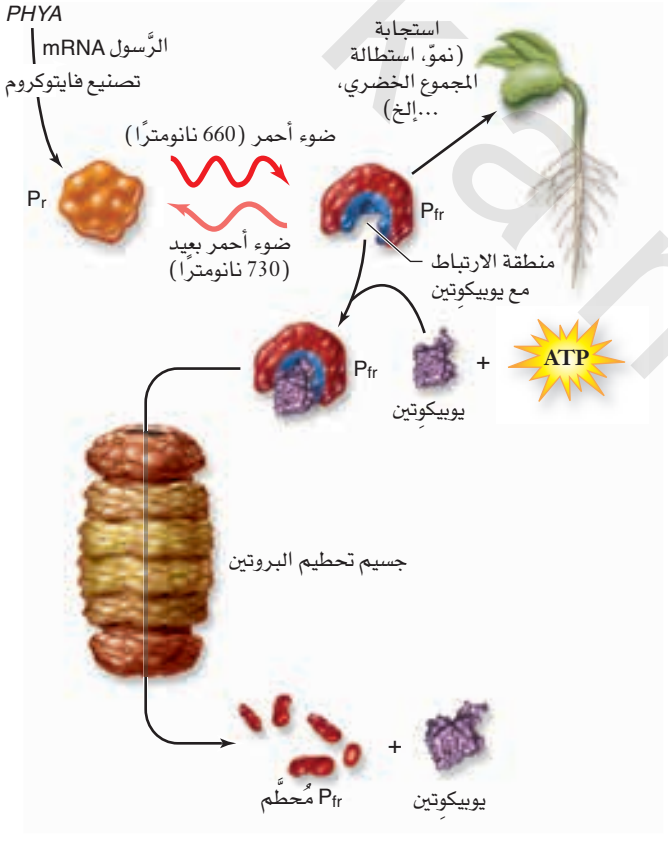


الشكل 41-1

الفايتوكروم. تمتلك الأجزاء المُختلفة لجزيء الفايتوكروم وظائف مُختلفة في تنظيم الضَّوء للنُّمو والتَّطور. يتغيَّر شكل الفايتوكروم عندما تستجيب منطقة حامل الصبغة لكميات نسبية من الضَّوء الأحمر والضَّوء الأحمر البعيد. يُؤثِّر تغيّر الشَّكل في قُدرة الفايتوكروم على الارتباط مع بروتينات أخرى تُشارك في عملية الإشارة. تسمح مناطق الارتباط مع يوبيكوتين بالتَّحطيم، وتسمح منطقة مفسفر البروتين بمزيد من إشارات الترميز عن طريق الفسفرة.

يوجد جزيء الفايتوكروم على شكلين يتحوَّل كلّ منهما إلى الآخر: الشَّكل الأول، $\mathbf{P_r}$، يمتص الضَّوء الأحمر على طول موجي مقداره 660 نانومترًا؛ والشَّكل الثاني، $\mathbf{P_{fr}}$، يمتص الضَّوء الأحمر البعيد على طول موجي مقداره 730 نانومترًا. الشَّكل P_r غير نشط بيولوجيًّا؛ ويتحوَّل إلى الشَّكل P_{fr}، النَّشط، عندما توجد فوتونات الضَّوء الأحمر. يتحوَّل الشَّكل P_{fr} مرة أخرى إلى الشَّكل P_r عندما تتوافر فوتونات الضَّوء الأحمر البعيد. بعبارة أخرى، تحدث التَّفاعلات البيولوجية التي تتأثر بالفايتوكروم عندما يوجد الجزيء P_{fr}. وعندما يحل الجزيء P_r مكان معظم الجزيء P_{fr}، فإن التَّفاعل لن يتم (الشكل 41-2).

يمتص الكلوروفيل الضَّوء الأحمر أيضًا، ولكنه ليس مُستقبلًا مثل الفايتوكروم. فبخلاف المُستقبلات التي تُحوِّل المعلومات، فإنّ الكلوروفيل يحوّل الطَّاقة.



الشكل 41-2

كيف يعمل الفايتوكروم. PHYA واحدٌ من خمسة جينات للفايتوكروم في رشاد الجدران. عندما يتعرَّض للضَّوء الأحمر، يتحوَّل P_r إلى P_{fr}، النَّشط الذي يُشجِّع الاستجابة في النّبات. يتحوَّل P_{fr} إلى P_r عندما يتعرَّض للضَّوء الأحمر البعيد. يتمُّ التَّحكُّم بكمية P_{fr} عن طريق تحطيم البروتين. يضع بروتين يوبيكوتين علامة على P_{fr} لتحطيمه في جسيم تحطيم البروتين.

Original Arabic

يتمُّ تنظيم كمية P_{fr} أيضًا عن طريق التَّكسير. يوبيكوتين هو بروتين يضع علامة لـ P_{fr} لكي يتمَّ نقله إلى **جسيم تحطيم البروتين Proteasome**، وهو مُمزق للبروتينات يتكوَّن من 28 بروتينًا. يمتلك جسيمُ محطم البروتين قناةً في الوسط، وعندما تعبر البروتينات، يتمُّ قصها إلى أحماض أمينية تُستعمل لبناء بروتينات أخرى. يتمُّ التَّحكُّم بعملية وضع العلامة، وإعادة تدوير جزيء P_{fr} بدقة من أجل المُحافظة على كميات ثابتة من الفايتوكروم في الخليّة.

وعلى الرَّغم من أنَّنا غالبًا نُشير هنا إلى الفايتوكروم بوصفه جزيئًا واحدًا، إلا أنَّ جزيئات فايتوكروم عدة تمَّ التّعرّف إليها، ويبدو أنَّ لها وظائف مُحدَّدة. في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*، تمَّ التّعرّف إلى خمسة أشكال من الفايتوكروم، من PHYA إلى PHYE، وكلها لها أدوار مُتداخلة، ولكنها مُتميِّزة في التَّحكُّم الضَّوئيّ بالنُّمو والتّطور.

كثير من استجابات النّموّ مُرتبطة بعمل الفايتوكروم

يشترك الفايتوكروم في كثير من استجابات النّموّ عند النباتات، بما في ذلك إنبات البذور، واستطالة المجموع الخضري، ورصد المسافات بين النباتات.

إنبات البذور

يُثبِّط الضَّوء الأحمر البعيد إنبات البذور، ويُحفِّزه الضَّوء الأحمر في كثير من النباتات. ولأنَّ الكلوروفيل يمتص الضَّوء الأحمر بشدَّة، ولكنه لا يمتص الضَّوء الأحمر البعيد، فإنَّ الضَّوء الرَّاشح عبر الأوراق الخضراء لقمم الأشجار فوق بذرة يحتوي كمية مُنخفضة من هذا الضَّوء. يُثبِّط الضَّوء الأحمر البعيد إنبات البذور بتحويل P_{fr} إلى الشَّكل غير النَّشط بيولوجيًّا P_r.

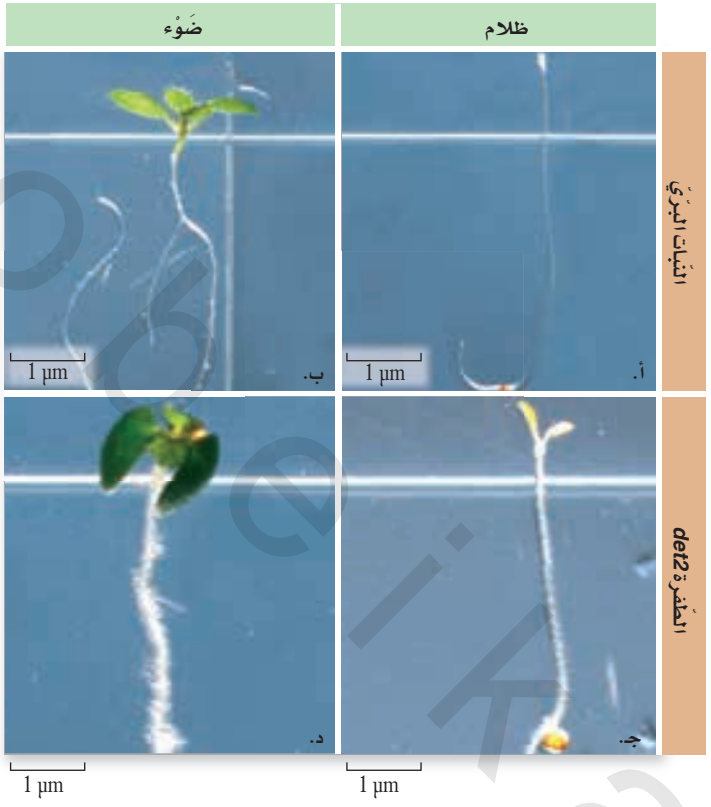
لهذا، فإنَّ البذورَ التي على الأرض تحت النباتات مُتساقطة الأوراق، والتي تفقد أوراقها في الشِّتاء، أكثرُ قابلية للإنبات في الرَّبيع بعد تحلُّل الأوراق، وتعرُّض البذور لأشعة الشَّمس المُباشرة، ولكمية أكبر من الضَّوء الأحمر. هذا التكيف يزيد بشكل كبير فُرص نشوء النّبات الصغير قبل أن تنمو أوراق النباتات الأطول، وتُكوِّن ظلًّا على النباتات الصَّغيرة، ويقل ضَوء الشَّمس المُتوافر للبناء الضَّوئيّ.

استطالة المجموع الخضري

إن سبب استطالة المجموع الخضري في النباتات الصّغيرة المحجوب عنها الضَّوء (تلك النباتات النَّحيلة الشَّاحبة بسبب تركها في الظَّلام) هو نقص الضَّوء الأحمر. يُصبح شكل هذه النباتات عاديًا عند تعرُّضها للَّون الأحمر، حيث تزداد كمية P_{fr}.

الاستطالةُ في **العتمة Etiolation** إستراتيجيةٌ لحفظ الطّاقة لمُساعدة النّبات على النّموّ في الظَّلام والوصول إلى الضَّوء قبل أن يموت. لا تُصبح النباتات خضراء اللَّون حتى يُصبح الضَّوء مُتوافرًا، فتقوم بتحويل الطَّاقة لاستطالة منطقة السلاميات بين العقد. هذه الإستراتيجية مُفيدة للنباتات الصغيرة عندما تنمو تحت الأرض، أو تحت غطاء من الأوراق.

نباتات رشاد الجدران التي بها طفرة عدم النّموّ في العتمة (*det2*) عندها استجابة ضعيفة للنُّمو في الظَّلام؛ إذ لا ينمو المجموع الخضري في القمة (الشكل 41-3). نباتات الطَّفرة *det2* تفقد أنزيمًا ضروريًّا للبناء الحيوي لهرمون براسينوسيتروويد (يترجم حرفيًّا ستيروويد اللفت لاستخلاصه أولًا من حبوب اللقاح في اللفت)، ما جعل العلماء يظنون أنَّ جزيئات براسينوستيروويد تؤدي دورًا في استجابات النّبات نحو الضَّوء من خلال الفايتوكروم. (سنُناقش جزيئات براسينوستيروويد والهرمونات الأخرى لاحقًا في هذا الفصل).



الشكل 41-3

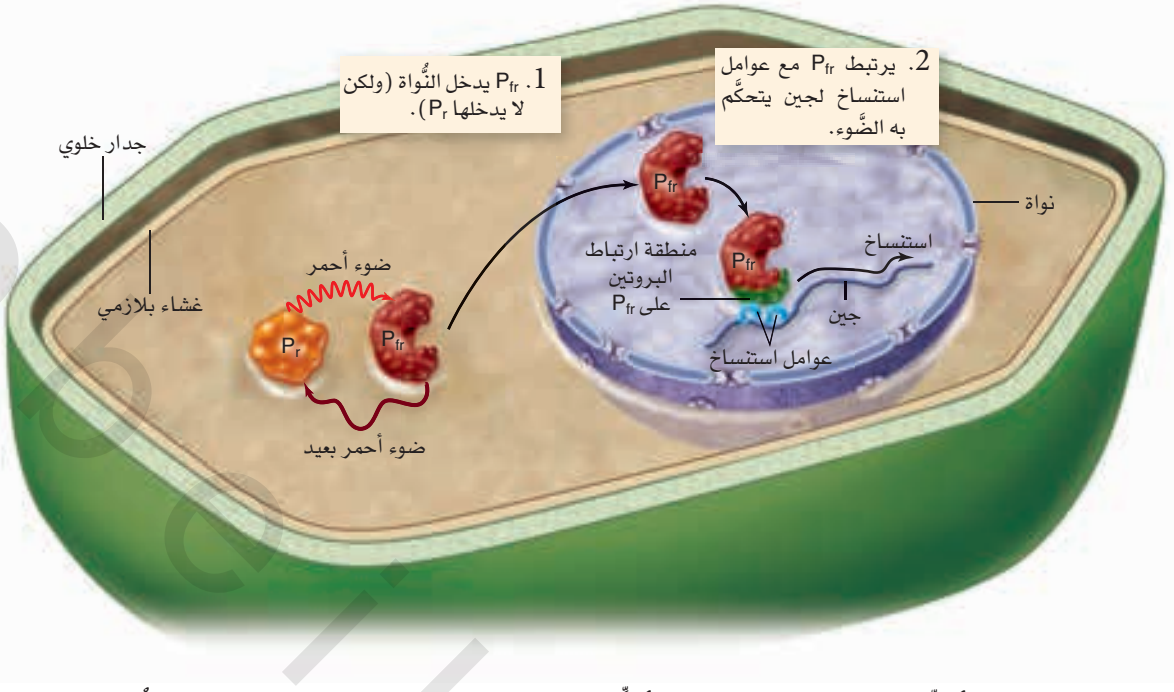
يتمُّ التَّحكم في النّموّ في الظلام عن طريق الضَّوء والجين *DET2* في نبات رشاد الجدران. *DET2* ضروريّ لنمو النباتات في الظَّلام.

رصد المسافات بين النباتات

يُستعمل كلٌّ من الضَّوء الأحمر والأحمر البعيد كذلك لتحديد المسافات بين النباتات. مرة أخرى، تزيد ظلال الأوراق من كمية الضَّوء الأحمر البعيد بالنِّسبة له. تقيس النباتات بطريقة ما كمية الضَّوء الأحمر البعيد المُرتد عائدًا إليها من الأشجار المُجاورة. وكلما تقاربت النباتات، زادت كمية الضَّوء الأحمر البعيد بالنِّسبة إلى الضَّوء الأحمر الذي تُحس به، وزاد احتمال نموها طولًا، وهي إستراتيجية تُنافس فيها الأشجار الأخرى على ضَوْءِ الشَّمس. إن تمَّ تعطيل إحساسها بالضَّوء الأحمر البعيد عن طريق وضع طوق مانع للضَّوء حول السَّاق، فإنَّ استجابة الاستطالة ستتوقف.

يُسهِّل P_{fr} التعبير عن جينات الاستجابة للضَّوء

أكثر من 2500 جين، وتساوي 10% من المجموع الجيني لنبات رشاد الجدران، تشترك في الاستجابة البيولوجية التي تبدأ بالتغيُّر الشَّكلي الفراغي لأحد جزيئات الفايتوكروم استجابة للضَّوء الأحمر. تشترك جزيئات الفايتوكروم في الكثير من مسارات الإشارة التي تُؤدي إلى التَّعبير الجيني. تتضمَّن بعض المسارات مفسفر البروتين أو بروتينات G (تم وصفه في الفصل الـ 8).

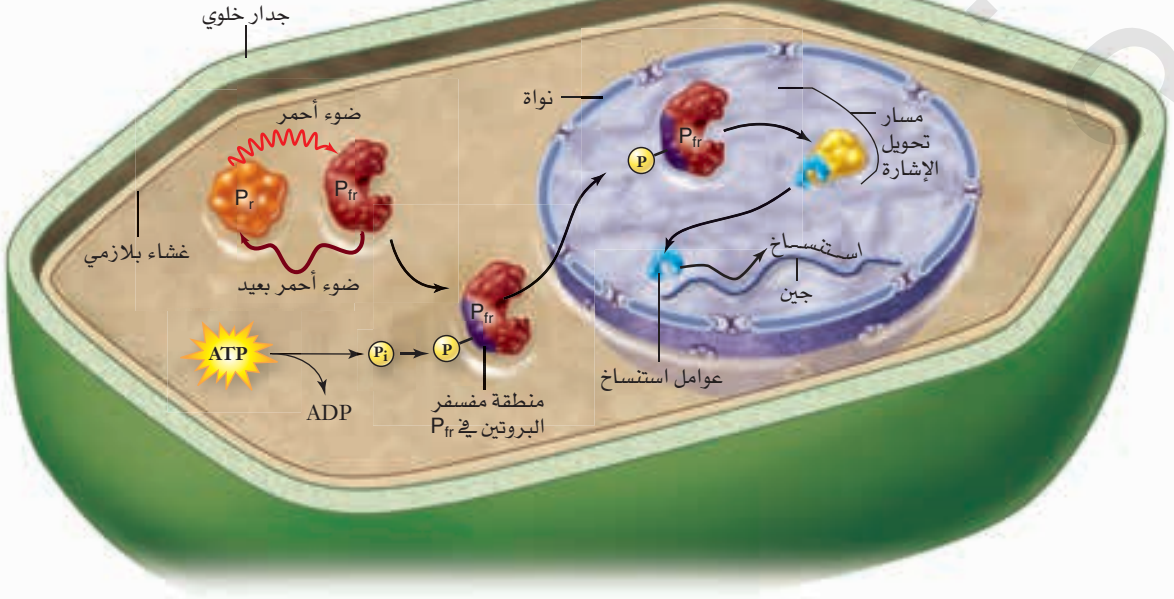


الشكل 41-4
يدخل P_{fr} النواة ويتحكَّم في التَّعبير الجيني.

يوجد الفايتوكروم في السيتوبلازم، ولكنه يدخل النواة ليُسهِّل عملية استنساخ جينات الاستجابة للضَّوء. عند تحول الجزيء P_r إلى الجزيء P_{fr}، يُمكنه أن ينتقل إلى النواة. عندما يُصبح داخل النواة، يرتبط الجزيء P_{fr} مع بروتينات أخرى ليشكِّل مُعقَّد استنساخ، يُؤدي إلى التعبير عن الجينات التي يتحكَّم بها الضَّوء (الشكل 41-4). يُعَدُّ موقعُ الارتباط مع البروتين على الفايتوكروم (انظر الشكل 41-1) ضروريًّا للتَّفاعل مع البروتينات التي تعمل بوصفها عوامل استنساخ.

يعمل الفايتوكروم أيضًا عبر مسارات إشارة مفسفر البروتين (بروتين كاينيز). عندما يتحوَّل الفايتوكروم إلى الشَّكل P_{fr}، فإنَّ منطقة مفسفر البروتين الخاصة به ربما تقوم بفسفرة الحمض الأميني سيرين، وتربطه مع النِّهاية الأمينية (N) للفايتوكروم نفسه (فسفرة ذاتية)، أو ربما تُفسفر سيرين بروتينًا آخر مُشتركًا في إشارة الضَّوء (الشكل 41-5). تُحفِّز الفسفرة سلسلة من تفاعلات الإشارة التي يُمكنها أن تُنشِّط عوامل استنساخ تُؤدي إلى استنساخ جينات يتحكَّم فيها الضَّوء.

على الرَّغم من أنَّ الفايتوكروم يشترك في مسارات إشارة مُتعدِّدة، فإنَّه لا ينشط مُباشرة تلك الـ 10% من المجموع الجيني لنبات رشاد الجدران. بدلًا من ذلك، يُنشِّط الفايتوكروم التعبير عن جينات تنظيمية رئيسة تُدير التفاعلات المُعقَّدة التي تُؤدي إلى تغيُّر شكلي ضوئي وتأودات ضوئية. التَّعبير الجيني هو الخطوة الأولى فقط، مع أداء الهرمونات أدوارًا مُهمة أيضًا.



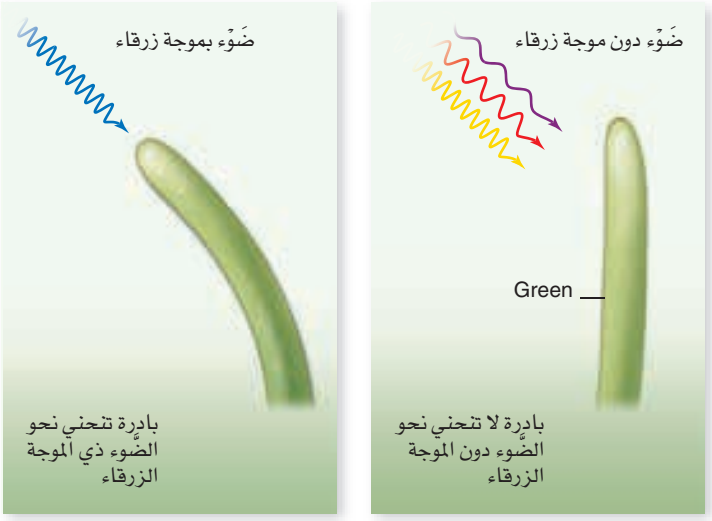
الشكل 41-5
منطقة كاينيز لـ P_{fr} تُفسفر P_{fr}، مُباشرة أو غير مُباشرة ما يُؤدي إلى تعبير جيني يتحكَّم فيه الضَّوء. في هذا المثال، تُؤدي الإشارة إلى إطلاق عامل استنساخ من مُعقَّد بروتيني.

استقصاء

إذا أُعطيت بذرة لنبات بطفرة في موقع مفسفر بروتين الفايتوكروم، هل تتوقع أن تُشاهد أي استجابات تعتمد على الضَّوء الأحمر عند نموّ البذرة؟ فسِّر إجابتك.

يُؤثر الضَّوء في النّموّ الاتجاهي

التَّأودات الضَّوئيّة *Phototropisms*، وهي استجابات نموّ اتجاهية، تُسهم في تباين شكل النّبات الكلي الذي نراه داخل النَّوع، مثل نموّ المجاميع الخضرية في اتجاه الضَّوء. التَّأودات – بالتَّحديد – مُثيرة للاهتمام؛ لأنَّها تتحدَّانا لكي نربط الإشارات البيئية مع الإحساس الخلوي بالإشارة، والتَّحويل إلى مسارات كيميائية حيوية، وفي النِّهاية استجابة نموّ مختلفة.



الشكل 41-6

التّأوّد الضَّوئيّ. تنمو بادرات الشعير نحو الضَّوء ذي الموجة الزرقاء. تُشير الألوان إلى لون الضَّوء السَّاقط على البادرات. وتُشير الأسهم إلى اتجاه الضَّوء.

التّأوّد الضَّوئيّ الإيجابي في السِّيقان

استجابات التّأوّد الضَّوئيّ تشمل انحناء السِّيقان النَّامية وأجزاء النّبات الأخرى نحو مصادر الضَّوء ذي الطُّول الموجي الأزرق (مدى 460 نانومترًا) (الشكل 41-6). بشكل عام، السِّيقان موجبة التّأوّد الضَّوئيّ، إذ تنمو نحو مصدر الضَّوء، ولكن مُعظم الجذور لا تستجيب للضَّوء، أو بحالات استثنائية، تُظهر استجابة ضَوْئِيَّة سالبة ضعيفة.

إن تفاعلات التّأوّد الضَّوئي للسِّيقان ذات قيمة تكيُّفية بشكل واضح، فهي تمنح النباتات تعرُّضًا أكبر للضَّوء المُتوافر. وإنها مُهمة أيضًا في تحديد نموّ أعضاء النّبات، ومن ثم، مظهر النّبات. قد تُظهر الأوراق المُنفردة أيضًا استجابات تأود ضَوْئِيٍّ؛ موقع الأوراق مُهم لفاعلية البناء الضَّوئيّ عند النّبات. ربما يكون الهرمون النباتي الأوكسين *Auxins*، المذكور في جزء لاحق، مُشتركًا في مُعظم استجابات النّموّ الضَّوئية للنباتات إن لم يكن في كلّها.

مُستقبلات الضَّوء الأزرق

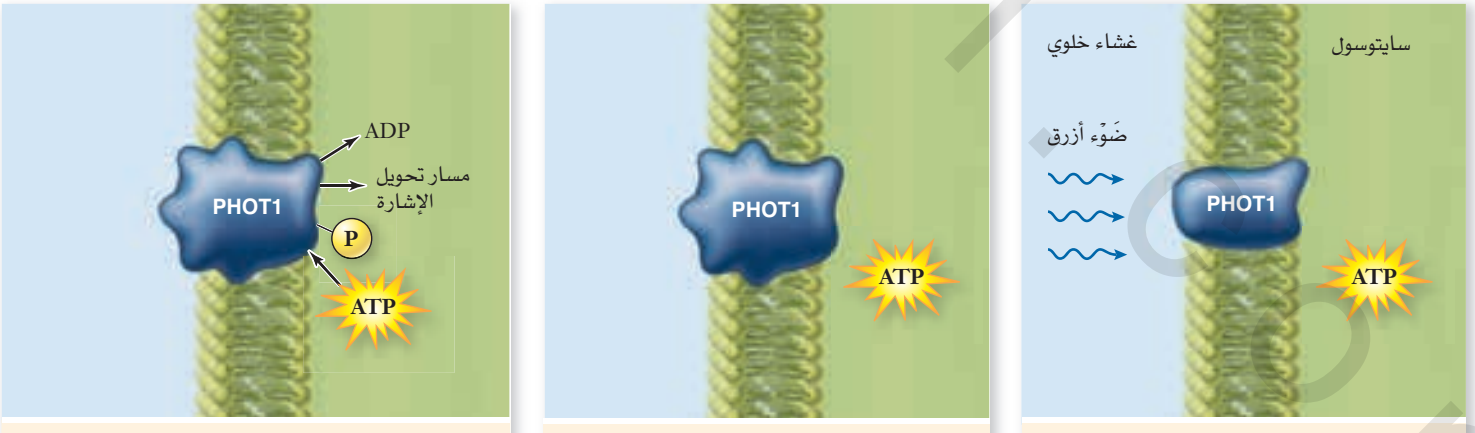
قاد التّعرّف الحديث إلى مُستقبلات اللَّون الأزرق في النباتات إلى اكتشافات مُثيرة عن كيفية ربط الإشارة الضّوئية في النِّهاية مع استجابة تأود ضوئي. تمَّ التّعرّف إلى مُستقبل ضوء أزرق يُدعى **فوتوتروبين 1 phototropin (PHOT1)** من خلال دراسة نبات ذي طفرة غياب التأود الضوئي.

يملك بروتين PHOT1 منطقتين حسَّاستين للضَّوء، تُغيِّران شكليهما استجابة للَّون الأزرق. يُنشِّط هذا التَّغيُّر منطقة أخرى على البروتين هي عبارة عن أنزيم مفسفِر (كاينيز). كلٌّ من PHOT1 ومُستقبلٍ شبيهٍ آخر، هو PHOT2، هما مُستقبلا مفسفِر خاصان بالنباتات. جزء من PHOT1 هو مفسفِر يقوم بالفسفرة الذَّاتية (الشكل 41-7). في الوقت الحالي، نفهم فقط الخطوات الأولى في عملية تحوُّل الإشارة هذه. وسوف يكون من المُثير إماطة اللِّثام عن قصة مسار تحويل الإشارة، ما سيُفسر كيفية نموّ النباتات نحو الضَّوء.

السَّاعات (الإيقاعات) اليومية غير مُعتمدة على الضَّوء، ولكنّه ينظمها

على الرَّغم من وجود إيقاعات أقصر، وكذلك أطول بكثير، فإنَّ **الإيقاعات اليومية Circadian rhythms** "حول اليوم" شائعة ومُنتشرة بشكل مُحدَّد بين المخلوقات حقيقية النّوى. إنَّها تربط دورة النَّهار واللَّيل على الأرض، على الرَّغم من أنَّها لا تحدث كل 24 ساعة تمامًا من حيث المدة الزَّمنية.

أول من عرَّف الإيقاعات اليومية هو عالِمُ الفلك الفرنسي، جين دي ميران، عام 1729، الذي درس نبات "السّت المستحيَّة" الحسَّاس (*Mimosa pudica*)، الذي يُغلق أوراقه في اللَّيل. عندما وضع دي ميران النباتات في ظلام تام، استمرت في "نومها" و"استيقاظها" كما لو كانت مُعرَّضة لليل ونهار. هذه واحدة من أربع خصائص من الإيقاع اليومي- إنَّه يجب أن يستمر في الحدوث في ظل غياب المُدخلات والأدلة الخارجية. ليس من الضرورة أن تتعرَّض النباتات ذات الإيقاع اليومي، حقيقة، لنمط من ضوء النَّهار أو العتمة لكي تحدث دورتها.



1. ضَوْء بطول موجي أزرق يضرب غشاء خلية نباتية يحتوي على phototropin 1 (PHOT1).

2. يمتص PHOT1 اللَّون الأزرق، فيحدث تغيُّر في شكله.

3. يُؤدي هذا التَّغيُّر في الشَّكل إلى الفسفرة الذَّاتية، مُحفِّزًا مسار تحويل الإشارة.

الشكل 41-7

مُستقبل الضَّوء الأزرق. يُنشِّط اللَّونُ الأزرق المنطقةَ الحسَّاسةَ للضَّوء لـ PHOT1، التي تحفِّز بدورها منطقة مفسفر PHOT1 لكي تتفسفر ذاتيًّا. هذه فقط الخطوة الأولى لمسار تحويل الإشارة الذي يُؤدي إلى التّأوّد الضَّوئيّ.

إضافة إلى ذلك، يجب أن تكون مدة الإيقاع اليومي الزَّمنية 24 ساعة تقريبًا، وأنَّ الدورة يُمكن أن تُنظم أو أن يعاد ضبطها. على الرَّغم من أن النباتات التي تبقى في الظَّلام ستستمر في الدَّورة اليومية، فإنَّ مدة الدَّورة ربما تنزاح عن فترة النَّهار واللَّيل الحقيقية، فتُصبح غير مُتزامنة. في البيئة العادية، تنزاح الدَّورة إلى الدَّورة اليومية من خلال عمل الفايتوكروم ومُستقبلات الضَّوء الأزرق.

في حقيقيات النّوى الأخرى، ومن ضمنها الإنسان، هناك تناغمات يومية، ولربما جرَّبتَ اختلاف التَّوقيت عند سفرك بالطائرة قاطعًا مناطق عدَّة ذات توقيتات زمنية مختلفة. التَّعافي من اختلاف التَّوقيت يتطلب أن تنزاح إلى منطقة التَّوقيت الجديدة.

الميزة الأخرى للدَّورة اليومية، هي أنَّ الساعة يُمكنها أن تُعوِّض عن الفروق في درجات الحرارة، ولذلك تبقى الفترة ثابتة. هذه الميزة فريدة، بالاعتماد على ما نعرفه عن التَّفاعلات الكيميائية الحيوية؛ لأنَّ مُعظم مُعدَّلات التَّفاعلات تختلف بشكل واضح بالاعتماد على درجة الحرارة. توجد السَّاعات اليومية في كثير من المخلوقات، ويبدو أنها نشأت بشكل مُستقل مرات عدَّة.

تحدث تغيُّرات الإيقاع اليومي المُنعكسة في حركات الورقة بشكل نموذجي عن طريق تغيير ضغط الامتلاء؛ وسنصف هذه التَّغيُّرات في جزء لاحق.

على الرَّغم من أنَّ النباتات لا تستطيع التَّحرُّك بعيدًا عن الظُّروف المُثلى أو نحوها، فإنَّ بإمكانها أن تنمو وتتطوَّر استجابة للإشارات البيئية. يُغيِّر الضَّوء الأحمر شكل الفايتوكروم، ويُمكنه أن يُحفِّز عملية التَّشكُّل الضَّوئيّ. التَّأوّدات الضَّوئية هي استجابة نموّ وحيدة الاتجاه نحو مصدر ضوء، هو غالبًا الأزرق. السَّاعات (الإيقاعات) اليومية هي ساعات ضبط داخلية تُحافظ على حركات النّبات والاستجابات الأخرى مُتزامنة مع البيئة.

2-41 الاستجابات للجاذبية

عند إمالة نبات وتركه في مكانه، فإنَّ المجموع الخضري ينحني وينمو إلى الأعلى. يحدث الشَّيء نفسه عندما تدفع عاصفة نباتًا نحو أرض الحقل. هذه أمثلة على عملية **التّأوّد الأرضي Gravitropism**، أيّ استجابة النّبات لمجال الجاذبية الأرضية (الشكل 41-8؛ شاهد أيضًا مدخل الفصل). ولأنَّ النباتات تنمو أيضًا استجابة للضَّوء، فإنَّ فصل تأثيرات التّأوّد الضَّوئيّ ضروري في دراسة التّأوّد الأرضي.

الشكل 41-8

استجابة النّبات للجاذبية. هذا النّبات وُضع أفقيًا وسُمِح له بالنُّمو لسبعة أيام. لاحظ الاستجابة الأرضية السَّلبية للمجموع الخضري.

استقصاء

أين تتوقع وجود التركيز الأعلى للأوكسين؟

تصطف النباتات مع مجال الجاذبية: نظرة عامة

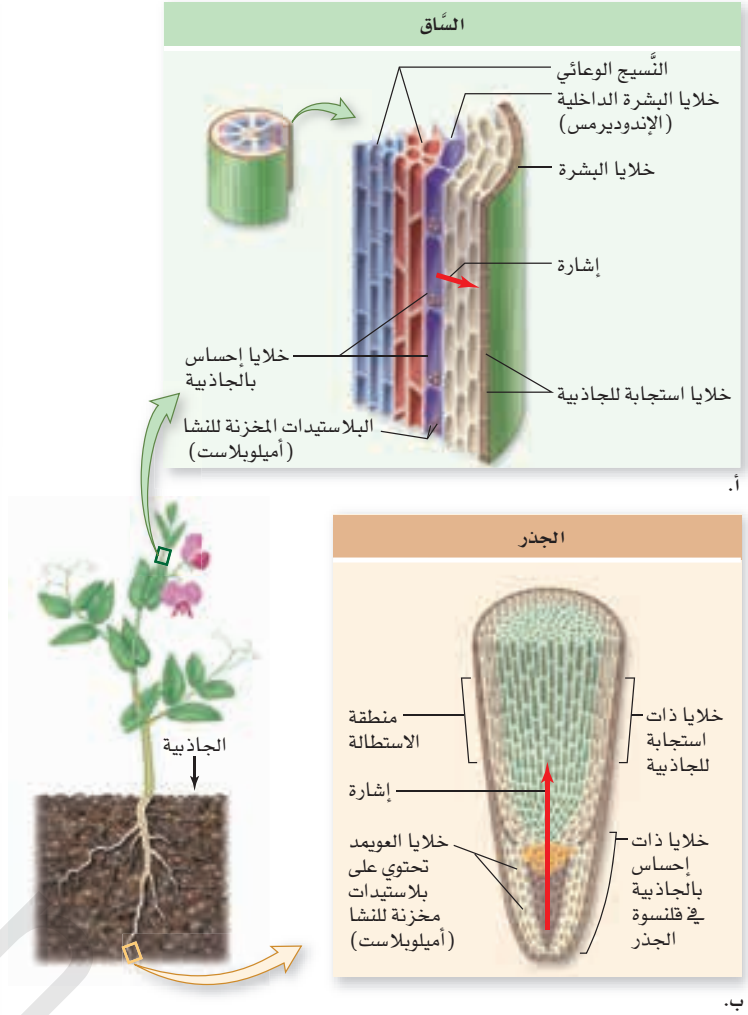
تُوجد استجابات التّأوّد الأرضي عند النّبات، عندما ينمو الجذر إلى الأسفل والمجموع الخضري نحو الأعلى. لماذا يمتلك المجموع الخضري استجابة تأود أرضي سلبية (ينمو بعيدًا عن مركز الجاذبية)، في حين يمتلك الجذر استجابة تأود أرضيّ إيجابية؟ يؤدي الأوكسين دورًا رئيسًا في استجابة التّأوّد الأرضي، ولكن يُمكن ألّا يكون الوحيد الذي ينقل معلومات الجاذبية الأرضية في النّبات.

سرَّعت القدرةُ على إجراء تجارب على مكوك الفضاء في بيئة خالية من الجاذبية الأرضية البحثَ في هذا المجال. وأضافت دراسة نباتات ذات طفرة في التّأوّد الأرضي أيضًا مزيدًا من المعلومات عن موضوع التّأوّد الأرضي. اقترح الباحثون أربع خطوات عامة تُؤدي إلى استجابة التّأوّد الأرضي، هي:

1. ترصد الخليّة الجاذبية الأرضية.
2. تُحوّل إشارة ميكانيكية إلى إشارة فسيولوجية في الخليّة التي أحسَّت بالجاذبية.
3. تُحوّل الإشارة الفسيولوجية في داخل الخليّة وفي خارجها إلى خلايا أخرى.
4. يحدث نموّ خلوي مُتمايز، مُؤثِّرًا في الخلايا في الجوانب "العُليا" و"السُّفلى" في الجذر، أو المجموع الخضري.

في الوقت الحالي، هناك جدل بين العلماء على خطوات الإحساس بالجاذبية. يتمُّ الإحساس بالجاذبية في المجموع الخضري على طول السَّاق في خلايا الإندوديرم التي تُحيط بالنَّسيج الوعائي (الشكل 41-9 أ)، وتحدث الإشارة في اتجاه خلايا البشرة الخارجية. أما في الجذور، فإن القلنسوةَ موقع الإحساس بالجاذبية، يجب أن تُحفِّز الإشارة استطالة خلوية مُتمايزة، وانقسامًا خلويًّا في منطقة الاستطالة (الشكل 41-9 ب).

في كلٍّ من المجاميع الخضرية والجذور، تغطس **بلاستيدات النَّشا Amyloplasts**، نحو مركز مجال الجاذبية الأرضية، وبذلك فهي ربما تكون مُشتركة في الإحساس بالجاذبية. تتفاعل بلاستيدات النَّشا مع الهيكل الخلوي. يؤدي الأوكسين دورًا واضحًا في نقل الإشارة بين الخلايا الحسَّاسة للجاذبية وتلك التي تحتوي على بلاستيدات نشا، والمكان الذي يحدث به النّموّ، لكن الرَّابط بين بلاستيدات النَّشا والأوكسين غير مفهوم بشكل كامل.



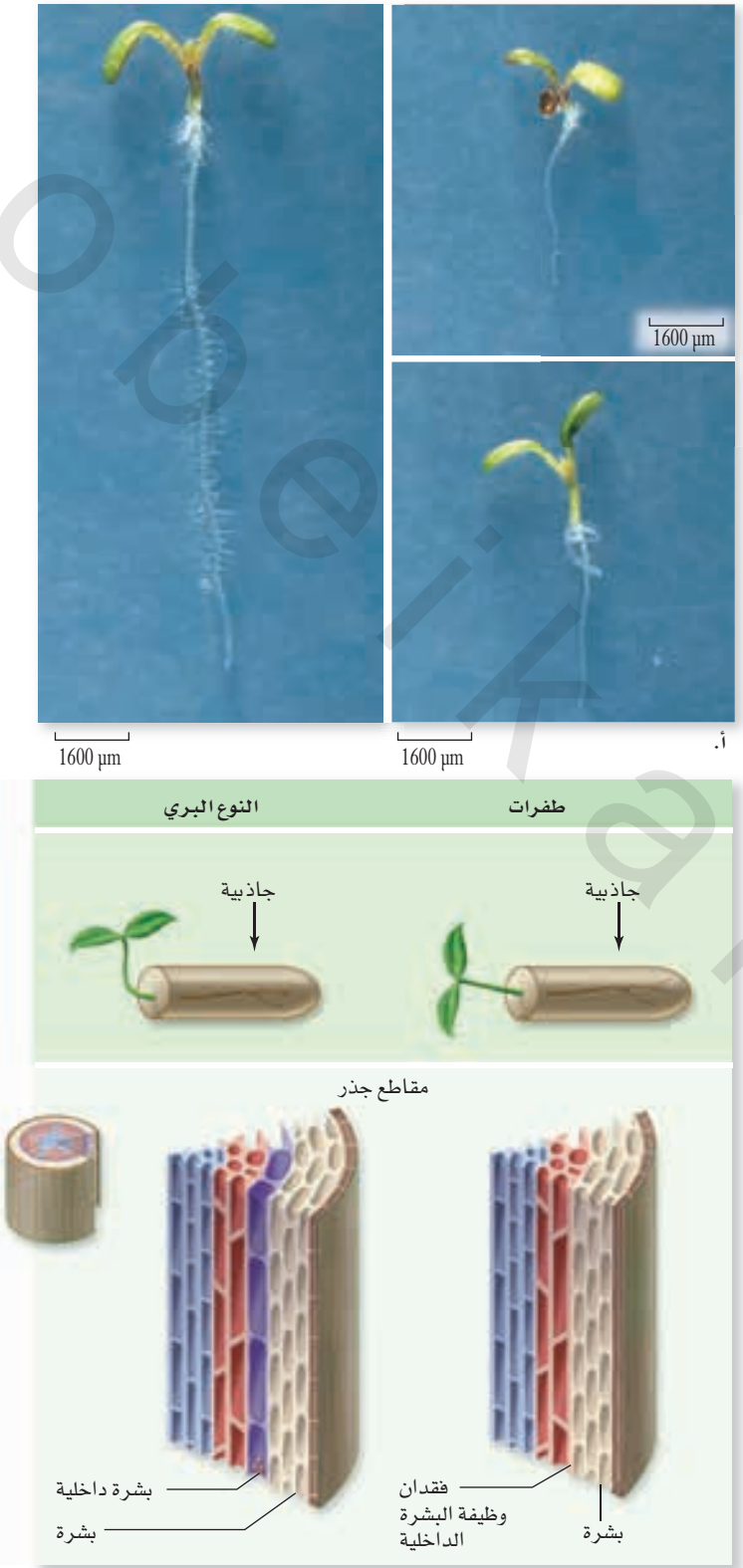
الشكل 41-9

مواقع الإحساس بالجاذبية والاستجابة لها في الجذور والمجاميع الخُضرية.

تنحني السِّيقان بعيدًا عن مركز الجاذبية

يجعل ازدياد تركيز الأوكسين على الجانب السُّفلي في السِّيقان الخلايا في تلك النَّاحية تنمو أكثر من الخلايا على الجانب العلوي. النَّتيجة هي انحناء السّاق إلى الأعلى بعكس قوة الجاذبية- بعبارة أخرى، استجابة جذب أرضي سالبة *Negative gravitropic response*. مثل هذه الفروق في تركيز الهرمون لم تُسجّل بصورة أفضل في الجذور. ومع ذلك، فسرعة نمو الجوانب العُليا للجذور المُتجهة أفقيًّا أسرع من نموّ الجوانب السُّفلى، مُسبِّبة نموّ الجذر في النِّهاية إلى الأسفل؛ تُسمى هذه الظاهرة استجابة جذب أرضي مُوجبة *Positive gravitropic response*.

تم تعريف نباتي رشاد الجدران؛ يحمل أحدهما طفرة الفزَّاعة، *Scarecrow (scr)* والآخر طفرة الجذر القصير *Short root (shr)*، حيث لكلّ منهما طراز شكلي شاذّ للجذر، ولكن الطفرتين تؤثران أيضًا في التّأوّد الأرضي للمجموع الخضري (الشكل 41-10). الجينان كلاهما ضروريان للتَّطور الطَّبيعي للبشرة الداخلية (الإندوديرم) (انظر الشكل 36-16). دون بشرة داخلية فعالة بشكل تام، تفقد السِّيقان الاستجابة الطَّبيعية للجاذبية. تحمل خلايا البشرة الداخلية هذه بلاستيدات نشا في السِّيقان، وفي النباتات ذات الطَّفرة، تفشل البشرة الداخلية للسَّاق في التَّمايز وإنتاج بلاستيدات نشا حسَّاسة للجاذبية.



الشكل 41-10

بلاستيدات النَّشا في إندوديرم السَّاق مطلوبة للتَّأود الأرضي. أ. طفرات *scr* و *shr* في رشاد الجدران تمتلك تطوّرَ جذر غير طبيعي؛ لأنَّها لا تمتلك طبقة إندوديرم (بشرة داخلية) مُتمايزة بشكل تام. ب. يمتد خلل البشرة الداخلية في السَّاق، مانعًا الاستجابة مُوجبة التّأوّد الأرضي التي تحدث في الأنواع البرية.

تنحني الجذور نحو مركز الجاذبية

في الجذور، تقع الخلايا الحسَّاسة للجاذبية في القلنسوة، والخلايا التي تقوم بالنّموّ غير المُتماثل هي في الحقيقة موجودة في منطقة الاستطالة البعيدة، وهي الأقرب إلى القلنسوة. كيف تنتقل هذه المعلومات عبر هذه المسافة هو سؤال مُثير للاهتمام. ربما يؤدي الأوكسين دورًا، ولكن عند تثبيط نقل الأوكسين، وُجِدَ أنه لاتزال تحدث استجابة جذب أرضي في منطقة الاستطالة البعيدة. لقد افتُرِضَ وجودُ نوع من الإشارة الكهربائية التي تتضمن استقطابًا غشائيًّا، وقد فُحصت هذه الفرضيةُ على متن مكوك الفضاء. إلى الآن، لم يتم الحُكم على الآلية الصَّحيحة.

يؤكد العدد المُتزايد من طفرات الأوكسين في الجذور أنَّ للأوكسين دورًا في التّأوّد الأرضي، على الرغم من أنَّه ربما ليس إشارة طويلة المدى بين قلنسوة الجذر ومنطقة الاستطالة. فالطَّفرات التي تُؤثِّر في دخول الأوكسين وخروجه يُمكن أن تلغي استجابة الجذب الأرضي عن طريق تغيير اتجاه نقل هذا الهرمون.

وقد تُفاجأ عندما تعلم أنَّ جذور بعض النباتات في الغابات المطرية الاستوائية، ربما تنمو فوق سيقان النباتات المُجاورة، بدلًا من نموّها الطَّبيعي كغيرها من الجذور. ويبدو أن مياه المطر تُذيب المواد الغذائية، أولًا، في أثناء مرورها عبر أوراق الجُزء العلوي من الغابة، وثانيًا، عند جريانها عبر جذوع الأشجار. يُعتمد على هذا الماء بوصفه مصدرًا مصدر للمواد الغذائية أكثر من تربة الغابة المطرية الفقيرة بالمواد الغذائية، حيث تنغرس النباتات. إنَّ تفسير هذه الظاهرة بالاعتماد على الفرضية الحالية يُعدّ تحدِّيًا. لقد اقترح الباحثون أنَّ الجذور أكثر حساسية للأوكسين من المجاميع الخضرية، وأنَّ الأوكسين في الحقيقة ربما يُثبِّط النّموّ على الجهة السُّفلية من الجذور، مُسبِّبًا استجابة جذب أرضي مُوجبة. وربما تنخفض في هذه النباتات الاستوائية، حساسية الجذور للأوكسين.

عادة، يجعل التّأوّد الأرضي، أو استجابة النباتات للجاذبية الأرضية، المجاميع الخضرية تنمو إلى الأعلى (تأود أرضي سلبي) في حين تنمو الجذور إلى الأسفل (تأود إيجابي).

3-41 الاستجابة للمُنبهات الميكانيكية

تستجيب النباتات للَّمس والمُنبهات الميكانيكية الأخرى بطرق عدَّة، بناءً على نوع النباتات والمُنبه. في بعض الحالات، تُغيِّر النباتات شكلها بصورة دائمة استجابةً لضغوط ميكانيكية، بعملية تُدعى **التَّشكُّل اللَّمسي Thigmomorphogenesis**. يُمكن رؤية هذا التَّغيُّر في الاتجاه الذي تنمو فيه الأشجار، حيث تهبُّ الرِّياح من جهة واحدة. استجابات أخرى تكون مُنعكسة وتحدث في مدة قصيرة، كما عند سقوط أوراق نبات الميموزا (السّت المستحيّة) استجابة للَّمس. هذه الاستجابة ليست تأودًا، ولكنها حركات امتلاء تحدث بسبب تغيُّرات في ضغط الماء الدَّاخلي.

يُمكن أن يُحفِّز اللَّمس استجابات نموّ غير مُنعكسة

التّأوّد اللّمسيّ Thigmotropism هو نموّ اتجاهي لنبات أو جزء منه استجابة لمُلامسته لجسم، كجسم حيوان، أو نبات آخر، أو حتى الرِّيح (الشكل 41-11). **الاستجابات اللَّمسية Thigmonastic responses** شبيهة بالتّأوّد اللَّمسي، ما عدا أنَّ اتجاه الاستجابة يبقى كما هو بغض النَّظر عن اتجاه المُنبه.

النباتات الطويلة النَّحيلة أكثر احتمالًا لأن تنكسر عند هبوب الرِّياح أو في عاصفة مطرية من النباتات القصيرة عريضة السلاميات. الإشارات البيئية مثل الرِّياح دائمة الهبوب، أو احتكاك نبات مع آخر كافية لتحفيز تغيُّر شكلي يؤدي إلى منطقة سلاميات أسمك وأقصر. وفي بعض الأحيان، يُعَدُّ تكرار لمس نبات بأصبع كافٍ ليُسبِّب تغيُّرات في نموّ النّبات.

المحاليقُ *Tendrils* سيقانٌ مُتحورةٌ تستعملها بعض الأنواع لتُثبِّت نفسها في البيئة. عندما يُلامس المحلاق جسمًا، فإنَّ خلايا بشرة مُتخصِّصة تحس بالتَّلامس، وتبدأ بالنّموّ غير المُتساوي، مُسبِّبة التفاف المحلاق حول الجسم، أحيانًا خلال 3 إلى 10 دقائق فقط. ويبدو أن هرموني الأوكسين والإيثيلين، يشتركان في حركات المحلاق هذه، ويُمكن لهما أن يُحفِّزا الالتفاف حتى دون وجود مُؤثِّر التَّلامس. بشكل مُثير للاهتمام، تلتف محاليق بعض النباتات نحو موقع المُنبه (نموّ تأوّد لَمْسِيّ)، في حين قد تلتف محاليق أنواع أخرى في اتجاه عقارب الساعة دائمًا، بغض النَّظر عن جهة المحلاق التي تتلامس مع الجسم. في بعض النباتات الأخرى، مثل ياسمين البر، واللّبلاب، والهالوك، تلتف أعناق الأوراق، أو سيقان غير مُتحورة حول سيقان أخرى أو أجسام صلبة.

من أكثر استجابات اللَّمس مأساوية إطباق صائد الذُّباب فينوس. كما ناقشنا في الفصل الـ 39، تغلق الأوراق المُتحورة لصائد الذُّباب استجابة لمُؤثِّر لَمْس، مُلتقطة الحشرات، أو مصادر البروتين المُحتملة الأخرى. يُمكن لصائد الذُّباب أن يُغلق

الشكل 41-11

التّأوّد اللَّمسي. الاستجابة اللَّمسية لهذين السَّاقين المُزدوجتين تجعلهما تلتفان حول جسم تلامسا معه.

خلال 0.5 ثانية. تُسبِّب خلايا البشرة أو خلايا الطبقة المُتوسطة المُتضخمة لصائد الذُّباب إغلاق المصيدة. سرعة إغلاق المصيدة يُحفِّزها شكل الورقة، التي تنقلب بين الشّكلين المُقعَّر والمُحدَّب.

ما هو مُثير في هذه الاستجابة بالتَّحديد هو أنَّ الخلايا الخارجية تنمو فعلًا. فقد تُصبح جدران الخلايا طرية استجابة لإشارة كهربائية تتحرَّك من خلال الورقة عند لمس شعرات التَّحفيز، ويدفع ضغط امتلاء الماء ضد الجدران الطرية إلى تضخم الخليّة. تختلف آلية النّموّ هذه عن حركات الامتلاء الأخرى (سنُناقش هذا بعد قليل) لأنَّ الماء الموجود داخل الخليّة حاليًا، لم ينتقل إليها استجابة للإشارة الكهربائية.

إن تمَّ إمساك فريسة قابلة للهضم، فإنَّ المصيدة ستفتح بعد 24 ساعة من خلال نموّ الخلايا الدَّاخلية للمصيدة. ويُمكن لاستجابة النّموّ هذه أن تُحفَّز فقط أربع مرات تقريبًا قبل أن تموت الورقة، ربما بسبب الحاجة الكبيرة للطَّاقة، ولأنَّ ورقة صائدة الذُّباب المُنفردة تنفذ منها الطَّاقة.

لقد ثبت أنَّ رشاد الجدران نبات قيِّم بوصفه نموذجًا لدراسة استجابات النّبات للَّمس. تمَّ التّعرّف إلى جين يتمُّ التعبير عنه بمُستويات أكبر بـِ 100 ضعف بعد 10 إلى 20 دقيقة من اللَّمس. الجين مسؤول عن بروتين شبيه بالكالموديولين الذي يرتبط بأيونات الكالسيوم، المسؤولة عن عدد من العمليات الفسيولوجية في النّبات. بمعرفتك لقيمة الوراثة الجُزيئية في تفصيل المسارات الواصلة بين الإشارة البيئية واستجابة النّموّ، يُوفِّر جين اللَّمس هذا خطوة أولى واعدة في فهم كيفية استجابة النباتات للَّمس.

الاستجابة المُنعكسة للَّمس والمُنبهات الأخرى تتضمَّن ضغط الامتلاء

بخلاف التَّأودات، تعتمد بعض حركات النباتات التي يُحفِّزها اللَّمس لا على استجابات نموّ، ولكنها تنشأ بدلًا من ذلك عن طريق تغيُّرات متعلقة بضغط الامتلاء لخلايا مُحدَّدة. ضغط الامتلاء، كما سبق ذكره في الفصل الـ 38، هو ضغط داخل الخليّة الحية ناتج عن انتشار الماء إلى داخلها. إذا غادر الماء خلايا مُمتلئة، فإنَّ الخلايا قد ترتخي، مُسبِّبًا حركة النّبات؛ وعلى العكس، دخول الماء إلى خلية مُرتخية ربما يُسبِّب أيضًا الحركة، حيث تُصبح الخليّة مُمتلئة مرة أخرى.

تمتلك كثير من النباتات، ومن ضمنها العائلة البقولية، حركات أوراق استجابة للَّمس، أو لمُنبهات أخرى. بعد التَّعرُّض للمُنبه، تكون التَّغيُّرات في توجُّه الورقة مُرتبطة أكثر مع تغيُّرات سريعة في ضغط الامتلاء في **الوسائد Pulvini**، وهي انتفاخات مُتعدِّدة الخلايا ذات جانبين توجد في قاعدة الورقة أو الوريقة. عند تعرُّض أوراق ذات وسائد، مثل تلك التي في نبات الميموزا الحسَّاس (*Mimosa pudica*)، للتَّنبيه من قبل الرّيح، أو الحرارة، أو اللمس، أو في بعض الأحيان، الضَّوء الشديد، تتولَّد إشارة كهربائية، ومن ثَمَّ تتحوَّل إلى إشارة كيميائية، مع هجرة أيونات البوتاسيوم يتبعها الماء من خلايا في نصف الوسادة إلى الفراغ بين خلايا النِّصف الآخر من الوسادة.

فقدان ضغط الامتلاء في نصف الوسادة يجعل الورقة "تنثني". حركات الأوراق والوريقات في النّبات الحسَّاس تكون سريعة بشكل خاص؛ إذ يحدث الانثناء خلال ثانية أو ثانيتين بعد لمس الأوراق (الشكل 41-12). بعد مدة تتراوح من 15 إلى 30 دقيقة من انثناء الأوراق والوريقات، ينتشر الماء عائدًا إلى الخلايا التي غادرها نفسها، وتعود الورقة إلى وضعها الأصلي.

بعض حركات الامتلاء يُحفِّزها الضَّوء. على سبيل المثال، أوراق بعض النباتات قد

الشكل 41-12

النّبات الحسَّاس ميموزا (السّت المستحيَّة) (*Mimosa pudica*). أ. أنصال أوراق الميموزا مقسَّمة إلى وُريقات عدَّة؛ عند قاعدة كلّ وريقة يُوجد تركيب مُنتفخ يُدعى الوسادة. ب. التَّغيُّر في ضغط الامتلاء يجعل الوريقات تنطوي استجابة للمُؤثِّر. عندما تُلمس الأوراق (الورقتان المركزيتان)، تتحرَّك الأيونات إلى الجهة الخارجية من الوسادة، فيتبعها الماء بالخاصية الأسموزية، ويُؤدي التَّناقص في ضغط الامتلاء الدَّاخلي إلى الانطواء.

obeikandl.com

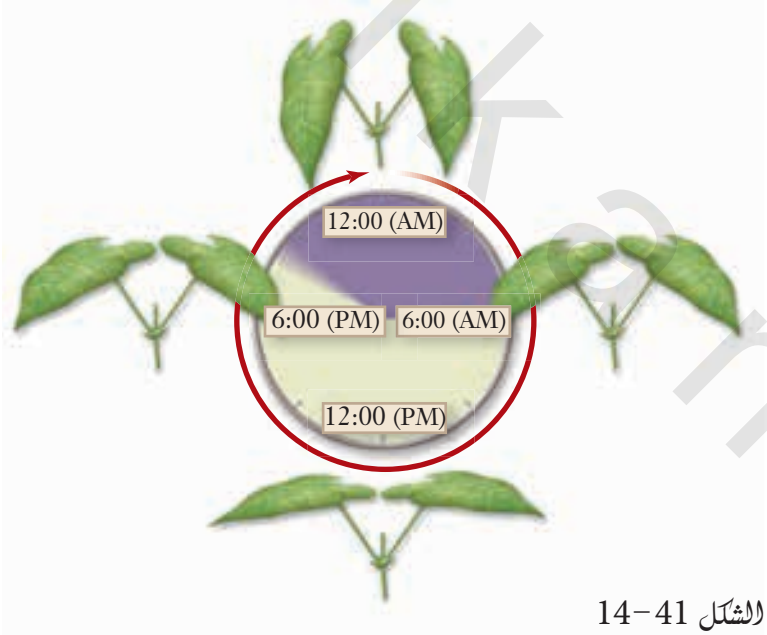
الشكل 41-13

تتبُّع الشَّمس. أزهـار دوار الشَّمس هذه تتبع حركة الشَّمس كلّ يوم.

تتبَّع الشَّمس، وتترتب أنصالها بزوايا قائمة معها؛ أما كيف يتمُّ التَّحكُّم في اتجاهها، على كلّ حال، فمازال غير مفهوم بشكل جيد. يُمكن لهذه الأوراق أن تتحرَّك بسرعة كبيرة (تصل إلى نحو 15 درجة في الساعة). هذه الحركة تزيد من فعالية البناء الضَّوئيّ، وهي شبيهة بالألواح الشَّمسية المُصمَّمة لتتبُّع الشَّمس (الشكل 41-13).

بعض أشهر التَّغيُّرات المُنعكسة التي سببها ضغط الامتلاء هي الإيقاعات اليومية المُشاهدة في الأوراق والأزهـار التي تتفتح خلال النَّهار، وتُغلق خلال الليل، أو العكس. على سبيل المثال، أزهار نباتات الساعة الرَّابعة تفتح في الرَّابعة عصرًا، وبتلات أزهـار الرَّبيع المسائية تتفتح في اللَّيل. كما ذكرنا سابقًا، تُغلق أوراق النّبات الحسَّاس في اللَّيل. أوراق الفاصولياء تكون أفقية خلال النَّهار عندما تكون وسائدها مُمتلئة، ولكنها تُصبح عمودية تقريبًا في اللَّيل عندما تفقد وسائدها الامتلاء (الشكل 41-14). حركات النَّوم هذه تُقلِّل فقدان الماء عن طريق النَّتح خلال اللَّيل، ولكنها تزيد من مساحة سطح البناء الضَّوئيّ خلال النَّهار.

التَّأوّد اللَّمسي والحركاتُ النَّاتجة عن اللَّمس استجابات نموّ للنبات عند اللَّمس. حركات الامتلاء للنباتات مُنعكسة، وتتضمَّن تغيُّرات في ضغط الامتلاء لخلايا مُحدَّدة.



الشكل 41-14

حركات النَّوم في أوراق الفاصولياء. في نبات الفاصولياء، تكون أنصال الورقة أفقية في النَّهار وعمودية خلال اللَّيل.

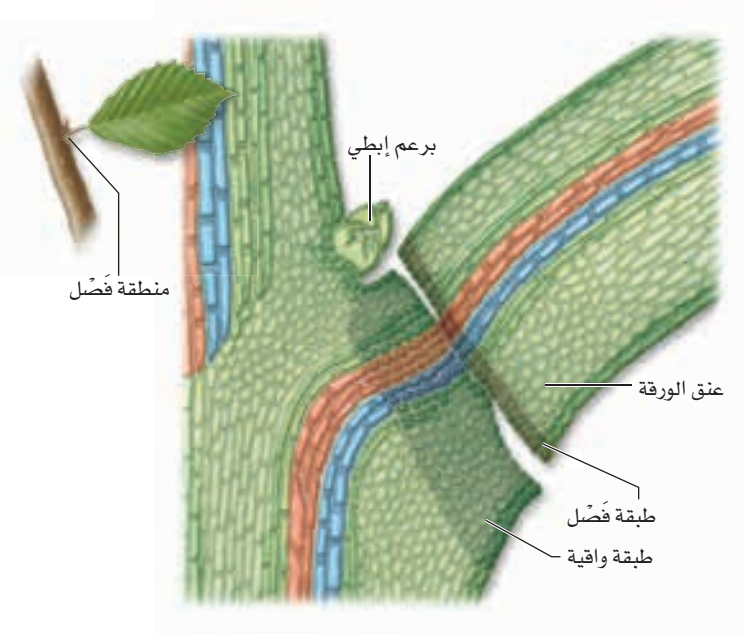
4-41 الاستجابات للماء ولدرجة الحرارة

في بعض الأحيان، لا يعد تحوير اتجاه نموّ النّبات كافيًا لحماية النّبات من الظُّروف القاسية. فالقُدرة على إيقاف النّموّ والدُّخول في مرحلة سكون عندما تكون الظُّروف غير مُناسبة، مثل التَّغيُّرات الموسمية في درجات حرارة الجو، توفّر ميزة بقاء. أوضح مثال لذلك هو سكون البذور، ولكن هناك طرقًا أخرى لتحمُّل الأوقات السيئة أيضًا.

طوَّرت النباتات أيضًا تكيفات لتذبذبات درجات الحرارة قصيرة المدى، مثل تلك التي تحدث في أثناء موجة حارة أو برد مُفاجئ. تشمل هذه الإستراتيجيات تغيُّرات في تركيب الغشاء وإنتاج بروتينات الصَّدمة الحرارية.

سكون النبات استجابة لكلٍّ من الماء، ودرجة الحراة، والضَّوء

في المناطق المُعتدلة، نربط السُّكون مع الشِّتاء بشكل عام، حيث درجات الحرارة تحت الصِّفر، وما يُرافق ذلك من عدم توافر الماء ما يجعل نموّ النّبات مُستحيلًا. خلال هذا الموسم، تبقى براعم الشُّجيرات والأشجار مُتساقطة الأوراق في حالة سكون، وتبقى القمم النَّامية المرستيمية محمية بشكل جيد داخل حراشف مطوية. تقضي الأعشاب المُعمِّرة الشتاء تحت الأرض، على شكل سيقان قصيرة،



الشكل 41-15

فَصْل الورقة. تُسبِّب تغيُّرات هرمونية في منطقة الفَصْل في الورقة فَصْل الأوراق. تتمايز طبقتان من الخلايا في منطقة الفَصْل إلى طبقة واقية وطبقة الفَصْل. حالما ينكسر البكتين في طبقة الفَصْل، يُمكن للرِّياح والمطر أن يفصلا الورقة عن السَّاق بسهولة.

أو جذور مليئة بالغذاء المخزون. يقضي كثير من أنواع النباتات الأخرى، مثل أغلب النباتات الحولية، الشِّتاء على شكل بذور. يبدأ السُّكون على الأغلب بتساقط الأوراق، التي ربما شاهدتها تحدث في الأشجار مُتساقطة الأوراق في الخريف.

فَصْل الأعضاء

تبدأ الأوراق بالتَّساقط حالما يدخل النّبات حالة السُّكون. تُسمّى عملية تساقُط الأوراق أو **البتلات الفَصْل Abscission**.

يُمكن أن يكون الفَصْل مُفيدًا حتى قبل بدء عملية السُّكون. فعلى سبيل المثال، الأوراق الظَّليلة التي لم تعد مُنتجة بالبناء الضَّوئيّ يُمكن أن تسقُط. والبتلات، وهي أوراق مُتحورة، يُمكنها أن تسقط حال حصول التَّلقيح. أزهار السّحلبيّات تبقى غضّة مددًا زمنية طويلة، حتى في محل بيع الأزهار؛ على كلّ حال، حالما يحصل التَّلقيح، يتمُّ تحفيز تغيُّر هرموني يُؤدي إلى سقوط البتلات. هذه الإستراتيجية تبدو معقولة في عمليات حساب الطَّاقة؛ لأنَّ البتلات أصبحت غير ضرورية في جذب المُلقِّحات. لهذا، إحدى إيجابيات فَصْل الأعضاء هي التخلص من نقاط استهلاك المواد الغذائية، حفاظًا على المصادر.

على مُستوى أكبر، تُكوِّن النباتات مُتساقطة الأوراق في المناطق المُعتدلة أوراقًا جديدة في الرَّبيع، وتخسرها في الخريف. في المناطق الاستوائية، يرتبط تكوين الأوراق المُتتابع وسقوطها في بعض الأنواع بالمواسم الرَّطبة والجافة. تُغيِّر النباتات دائمة الخضرة، مثل مُعظم الصُّنوبريات، أوراقها، بشكل كامل عادةً كلّ سنتين إلى سبع سنوات، فتفقد بشكل دوري بعض الأوراق، ولكن ليس كلّها.

يتطلَّب الفَصْل تغيُّرات في منطقة الفَصْل *Abscision zone* عند قاعدة عنق الورقة (الشكل 41-15). تُنتج الأوراق اليافعة هرمونات (خاصةً السايتوكاينين) تُثبِّط تطور طبقات الخلايا المُتخصِّصة في هذه المنطقة. تحدث تغيُّرات هرمونية كلما زاد عمر الورقة، وتتمايز طبقتان من الخلايا؛ طبقة واقية *Protective layer*، وهي قد تكون خلايا عدَّة عرضًا، وتتكوَّن على قاعدة عنق الورقة من جهة السَّاق. تتشرَّب هذه الخلايا بالسوبرين، وهو كما تَذْكُرُ مادة شمعية غير مُنفذة للماء. في حين تتكوَّن طبقة الفصل *Separation layer* على قاعدة عنق الورقة من جهة نصل الورقة؛ تنقسم خلايا طبقة الفصل أحيانًا، وتنتفخ، وتُصبح هُلامية.

عند هبوط درجة الحرارة، أو عندما تنخفض شدَّة الضَّوء ومدّته، أو عند وقوع تغيُّرات بيئة أخرى، تقوم أنزيمات بتحطيم البكتين الموجود في الصفائح الوسطى لخلايا طبقة الفصل. ويُمكن بعد ذلك للرِّيح أو للمطر أن يفصل الورقة عن السَّاق بسهولة. وما يبقى هو عبارة عن ندبة ورقية مُغلقة محمية من غزو البكتيريا أو مُسبِّبات المرض الأخرى.

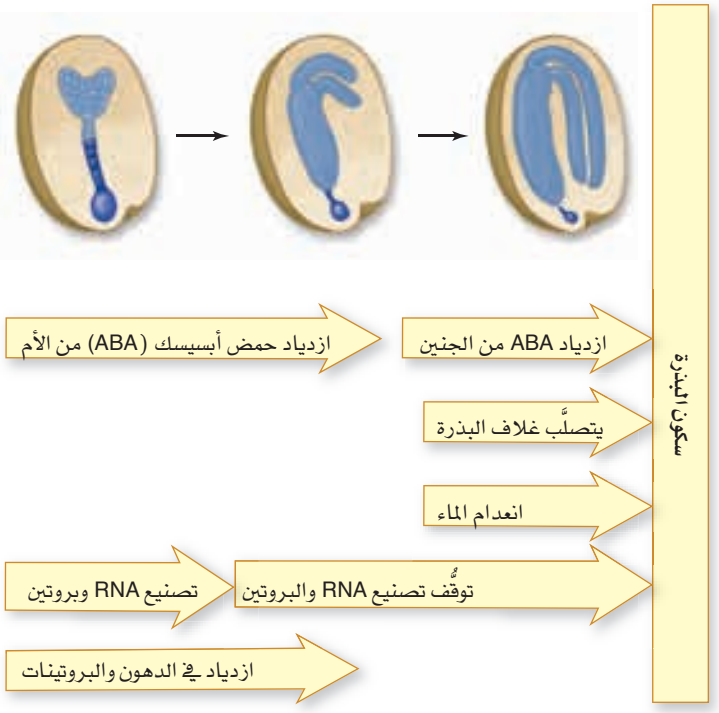
في أثناء تكوُّن منطقة الفَصْل، تتحطم صبغات الكلوروفيل الخضراء الموجودة في الورقة، كاشفةً الألوان الصفراء والبرتقالية للصَّبغات الأخرى، مثل الكاروتينويدات، التي غطَّتها سابقًا الألوان الخضراء الكثيفة. في الوقت نفسه، قد تتراكم أيضًا صبغات حمراء أو زرقاء تذوب في الماء تُدعى أنثوسيانين *Anthocyanins* وبيتا سيانين *Beta-cyanins* في فجوات خلايا الورقة- وتُسهم كلُّها في تنوُّع ألوان الأوراق في الخريف (الشكل 41-16).

سكون البذور

إن الإبداع التَّطوري المُدهش للنباتات البذرية هو البذرة السَّاكنة التي تسمح لأجنة النّبات أن تنتظر حتى تُصبح ظروف الإنبات مُثلى. يُمكن للبذور في بعض الأحيان أن تتحمَّل انتظارًا يصل إلى مئات السِّنين (الشكل 41-17). في الظُّروف الفصلية الجافة، يحدث سكون البذرة خلال الفصل الجاف، وهو عادةً الصَّيف. إن سقوط المطر يُحفِّز الإنبات عندما تُصبح ظروف البقاء مُناسبة أكثر.

الشكل 41-16

تغيُّرات في ألوان الأوراق خلال الفَصْل



الشكل 41–17

سكون البذرة. تراكُم الغذاء الاحتياطي، وتكوين غلاف البذرة، وانعدام الماء، كلُّها خطوات ضرورية تُؤدي إلى السُّكون. هرمون حمض الأبسيسيك (ABA) من كل من نسيج الجنين والأم ضروريّ للسُّكون.

توجد النباتات الحولية غالبًا في مناطق جفاف فصلي. البذور مُناسبة للسَّماح للنباتات الحولية باجتياز الفصل الجاف، عندما لا يكون هناك ماء كافٍ. وعندما يهطل المطر، يُمكن لهذه البذور أن تنبُت، ويُمكن للنبات أن ينمو بسرعة، مُتكيفًا مع الفترات القصيرة نسبيًّا التي يتوافر فيها الماء.

غطَّى الفصل الـ 37 بعض الآليات التي يتطلبها كسر سكون البذرة والسَّماح للإنبات تحت الظُّروف المُناسبة. تشمل هذه الآليات غسل الماء للمواد التي تُثبِّط الإنبات أو الكسر الميكانيكي لِغُلُف البذور بسبب الانتفاخ الأسموزي، وهي طريقة مُناسبة بالتَّحديد لتشجيع النّموّ في المناطق الجافة فصليًّا.

قد تبقى البذور ساكنة مددًا زمنية طويلة بشكل مُدهش. تمتلك كثير من البقوليات بذورًا صلبة، وهي بذلك غير مُنفِّذة للماء والأكسجين. هذه البذور غالبًا ما تستمر عقودًا أو حتى أطول دون رعاية خاصة؛ ستُنبت البذور في النِّهاية عندما تتكسَّر غُلُفها، ويتوافر الماء. هناك بذور عمرها آلاف السَّنوات نبتت بنجاح!

يُمكن أن تُطلق درجات الحرارة المُناسبة، وطول اليوم، وكميات الماء البراعم، والسِّيقان والجذور تحت الأرضية، والبذور من حالة سكون. وتختلف المُتطلبات بين الأنواع. فعلى سبيل المثال، تنبُت بعض بذور الأعشاب الضَّارة في الفترات الأبرد من السَّنة، ولا تنبُت في الفترات الأدفأ. ويُمكن أن يكون لاختلافات طول النَّهار تأثير قوي في السُّكون. مثلًا، يكون سكون الشَّجرة في المناطق المُعتدلة شائعًا عندما يكون النهار قصيرًا، ولكن لا يكون شائعًا في الأشجار الاستوائية التي تنمو قريبًا من خط الاستواء، حيث يكون طول النَّهار ثابتًا تقريبًا بغض النَّظر عن الفصل.

يُمكن للنباتات أن تتحمَّل درجات الحرارة القُصوى

تتغيَّر درجات الحرارة بسرعة في بعض الأحيان، ويكون السُّكون غير مُمكن. كيف تتحمَّل النباتات درجات الحرارة القُصوى؟ يساعد عددٌ من التكيفات، ومن ضمنها إستراتيجيات الاستجابة السريعة، النباتاتِ على تجاوز البرودة المُفاجئة أو الحرِّ الشَّديد المُفاجئ.

البرودة المُفاجئة

معرفتنا لتركيب الدّهون بأغشية النّبات يُمكن أن تُنَبِّئَنا فيما إذا كان النّبات سيكون حسَّاسًا أو مُقاومًا للبرودة المُفاجئة. تتصلَّب الدّهون المُشبعة على درجات حرارة عالية؛ لأنَّها تتراص قريبًا مع بعضها بشكل أكبر (الفصل الـ 5)، لذلك كلما زادت الدهون غير المُشبعة في الغشاء، أصبح أكثر مُقاومة للبرودة المُفاجئة. لقد أثبتت نباتات رشاد الجدران المُعدَّلة وراثيًّا، بحيث تحتوي نسبة أعلى من الأحماض الدُّهنية المُشبعة أنَّها أكثر حساسية للبرودة المُفاجئة.

عندما تحدث البرودة المُفاجئة، يُحوِّل الأنزيمُ مزيل الإشباع الرَّوابطَ الأحاديَة في الدّهون المُشبعة إلى روابط مُزدوجة. تُقلِّل هذه العملية درجة الحرارة التي يُصبح عندها الغشاء صلبًا، ولا يعمل بشكل مُناسب.

إنَّ الأغشية غير المشبعة بشكل كبير غير كافية لحماية النباتات من درجات الحرارة المُتجمدة. عند التَّجمُّد، تتشكَّل بلورات الثلج، وتموت الخلايا من انعدام الماء، لا يوجد ماء سائل كافٍ لعمليات الأيض. لكن بعض النباتات، على كل حال، تملك القُدرة على الوصول لحالة **التَّبريد الشديد Supercooling** وتَحَمُّلِ درجات حرارة مُنخفضة قد تصل إلى -40°س تقريبًا. يحدث التَّبريد الشديد عندما يكون تكوين بلورات الثَّلج محدودًا، وتوجد البلورات في الفراغات خارج الخلوية، حيث لا يُمكن لها أن تُحطِّم عُضيّات الخليّة. إضافة إلى ذلك، يجب على خلايا هذه النباتات أن تكون قادرة على تحمُّل انعدام الماء التَّدريجيّ.

يُمكن تفسير اكتساب تَّحمُّل البرودة أو التَّجمُّد عند انخفاض درجة الحرارة بزيادة تركيز المواد الغذائية. إضافة إلى ذلك، تمنع البروتيناتُ المُضادة للتَّجمُّد بلوراتِ الثَّلج من التَّكوُّن. يُمكن لبلورات الثَّلج أيضًا أن تتكوَّن (تتكاثف) حول بكتيريا توجد طبيعيًّا على سطح الورقة. وقد تمَّ تعديل بعض أنواع البكتيريا بالهندسة الوراثية، بحيث لا تُكاثف بلورات الثلج حولها. يُمكن أن يُوفِّر رشُّ الأوراق بهذه البكتيريا المُعدَّلة مُقاومة للصَّقيع في بعض المحاصيل.

درجات الحرارة العالية

يُمكن لدرجات الحرارة العالية أن تكون مُؤذية؛ لأنَّ البروتينات تتحطَّم، وتفقد وظيفتها عند ارتفاع الحرارة. فإذا ارتفعت درجة الحرارة 5° إلى 10° س، فإنه يتمُّ إنتاج **بروتينات الصَّدمة الحرارية Heat shock proteins (HSPs)**. يُمكن لهذه البروتينات أن تُثبِّت بروتينات أخرى، وبذلك فهي تبقى مثبَّتة، ولا تتلف على درجات حرارة عالية. في بعض الحالات، يُمكن لبروتينات الصَّدمة الحرارية المُحفَّزة عن طريق زيادة درجة الحرارة أيضًا أن تحمي النباتات من ضغوط أخرى، بما في ذلك البرودة المُفاجئة.

يُمكن للنباتات أن تتحمَّل درجات الحرارة المُميتة إن تعرَّضت تدريجيًّا لدرجة حرارة مُتزايدة. تمتلك هذه النباتات تحمُّلًا حراريًّا مُكتسبًا *Acquired thermotolerance*. يتمُّ تعلُّم المزيد عن التكيف لدرجات الحرارة عن طريق عزل طفرات عاجزة عن اكتساب التَّحمُّل الحراري، من ضمنها طفرات تحمل الاسم المُناسب، أو طفرات *hot* في نبات رشاد الجدران. أحد جينات *HOT* مسؤول عن تصنيع جزيء بروتينات الصَّدمة الحرارية. من خلال التّعرّف إلى جينات *HOT* الأخرى تبيَّن أنَّ التَّحمُّل الحراري يتطلَّب أكثر من تصنيع جزيئات بروتينات الصَّدمة الحرارية؛ بعض جينات *HOT* تُثبِّت الأغشية، وهي ضرورية لأنشطة البروتينات.

قد تُصبح النباتات النَّاضجة ساكنة في الفصول الجافة أو الباردة غير المُناسبة للنُّمو. تفقد النباتات السَّاكنة عادة أوراقها، وتُنتج براعم شتوية مُقاومة للجفاف. قد يتمُّ تجاوز الفترات الطَّويلة غير المُناسبة من خلال إنتاج البذور السَّاكنة. يعتمد التكيف للبرودة والتَّجمُّد على مُستويات عالية من الأحماض الدُّهنية غير المُشبعة، والتَّبريد الشَّديد، وتصنيع بروتينات مُضادة للتَّجمُّد. تُثبِّت بروتينات الصَّدمة الحرارية البروتينات على درجات حرارة عالية.

5-41 الهرمونات وأجهزة الإحساس

تعتمد الاستجابات الحسِّية التي تُغيِّر الشَّكل على شبكات فسيولوجية مُعقَّدة. كثير من مسارات الإشارات الدَّاخلية تتطلَّب هرمونات نباتية، سندرسها في هذا الجزء. تشترك الهرمونات في الاستجابة للبيئة، وكذلك في التَّنظيم الدَّاخلي للنُّمو (انظر الفصل الـ 36).

الهرمونات التي تُوجِّه النّموّ تتوافق مع البيئة

الهرموناتُ موادُّ كيميائية، تنتُج بكميات صغيرة جدًا عادة في جزء من المخلوق، ومن ثم تنتقل إلى جزء آخر، حيث تحدث استجابات فسيولوجية أو تطوّريّة. كيف تتصرَّف الهرمونات في ظرف معين يتأثر بالهرمون، وبالنَّسيج الذي يستقبل الرِّسالة؟

تنتُج الهرمونات في الحيوانات في مواقع مُعينة، في الأغلب في أعضاء مثل الغُدد الصّماء. في النباتات، لا تنتُج الهرمونات في أنسجة مُتخصِّصة، وإنَّما في أنسجة تقوم أيضًا بوظائف، عادةً أكثر وضوحًا. لقد تمَّ التّعرّف إلى سبعة أنواع من الهرمونات النباتية، هي: الأوكسين، والسيتوكاينين، والجبرلينات، والبراسينوستيرويدات (ستيرويدات اللفت)، وأوليغوسكارينات (قليلة النّسكّر)، والإيثلين، وحمض الأبسيسيك (حمض الفَصْل) (الجدول 41-1، صفحة 814). تُركِّز الأبحاث الحالية على التَّصنيع الحيوي للهرمونات وعلى التّعرّف إلى خصائص مُستقبلات الهرمونات التي تشترك في مسارات تحويل الإشارة. الكثير من الأساس الجُزيئي لعمل الهرمونات مازال مجهولًا.

لأنَّ الهرمونات تشترك في الكثير من النَّواحي الوظيفية والتَّطورية في النّبات، فقد اخترنا توحيد الأمثلة على أنشطة الهرمونات بنواحٍ مُحدَّدة من بيولوجيا النّبات خلال النَّص. هدفُنا في هذا الجزء إعطاءُ نظرة مُختصرة عن هذه الهرمونات.

يسمح الأوكسين باستطالة خطة جسم النّبات وتنظيمها

قبل أكثر من قرن، أصبحت مادةٌ عضوية تُدعى **الأوكسين Auxin** أوَّلَ هرمون نباتي يتمُّ اكتشافه. يزيد الأوكسين مرونة جدران الخلايا واستطالة السِّيقان. يُمكن للخلايا أن تكبر استجابةً إلى التَّغيُّر في ضغط الامتلاء، ولكن يجب أن تكون ليِّنة بشكل كافٍ؛ لكي يحدث مثل هذا التَّمدد. يؤدي الأوكسين دورًا في تليين جدار الخليّة. إنَّ اكتشافَ الأوكسين ودورَه في نموّ النّبات مثالٌ رائعٌ على عمق التَّفكير في التَّصميم التَّجريبي. ويتمُّ ذكره هنا لهذا السَّبب.

اكتشاف الأوكسين

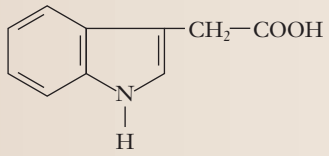
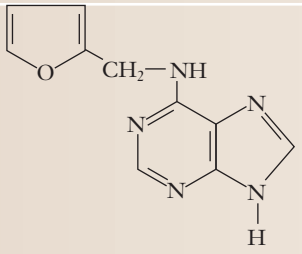
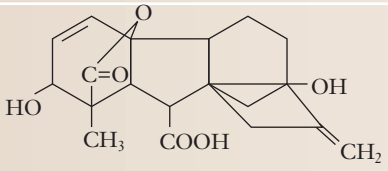
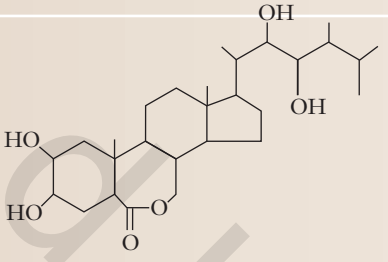
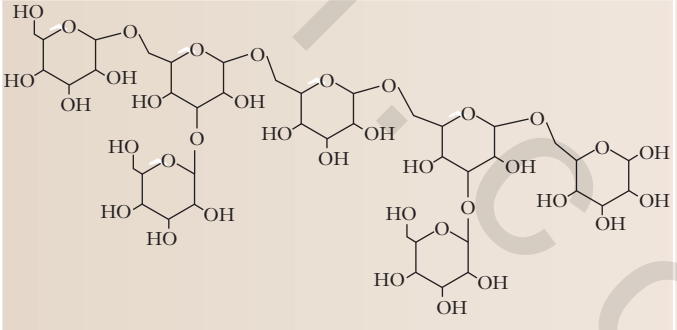
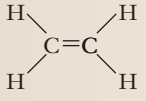
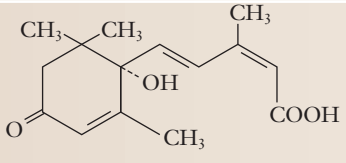
في الماضي، أصبح عالِمُ التّطور المشهور تشارلز داروين مشغولًا بدراسة النباتات. عام 1881، نشر هو وابنه فرانسيس كتابًا اسمه قوة حركة النباتات *The Power of Movement of Plants*. في هذا الكتاب، ذكر داروين وابنه تجاربهما المنهجية حول استجابة النباتات النَّامية إلى الضَّوء، الاستجابات التي تُعرف الآن باسم التّأوّد الضَّوئيّ. لقد استخدما بادرة نبات شوفان وبادرة نبات حشيش الكناري في تجاربهما، ووضعا الكثير من المُلاحظات في هذا المجال.

عرف داروين وابنه أنَّه إذا أتى الضَّوء بشكل مبدئي من جهة واحدة، فإنَّ النباتات الصّغيرة تنحني مُتجهة نحوه. وإن غطّيا قمة المجموع الخضري بأنبوب زجاجي رقيق، فإنَّ المجموع الخضري سينحني كما لو أنَّه غير مُغطًّى. ولكن، إذا استعملا غطاء معدنيًّا يمنع الضَّوء من الوصول إلى قمة النباتات، فإنَّ المجموع الخضري لن ينحني (الشكل 41-8). ووجدا أنَّ استعمال طوق مُعتم يمنع الضَّوء

الشكل 41-18

تجربة داروين. أ. تنحني نبتة عشبية شابة نحو الضَّوء. ب. لم يتمّ الانحناء عند قمة نبتة ذات غطاء مانع للضَّوء. جـ. وقع الانحناء عند قمة نبتة ذات غطاء شفاف. د. عند وضع طوق مُعتم تحت القمة النامية، حدثت الاستجابة نفسها للضَّوء. من هذه التَّجارب، استنتج داروين وابنه، أنَّه استجابة للضَّوء، انتقل "مُؤثِّر" يسبَّب الانحناء من قمة النبتة إلى المنطقة السُّفلى، حيث يحدث الانحناء عادة.

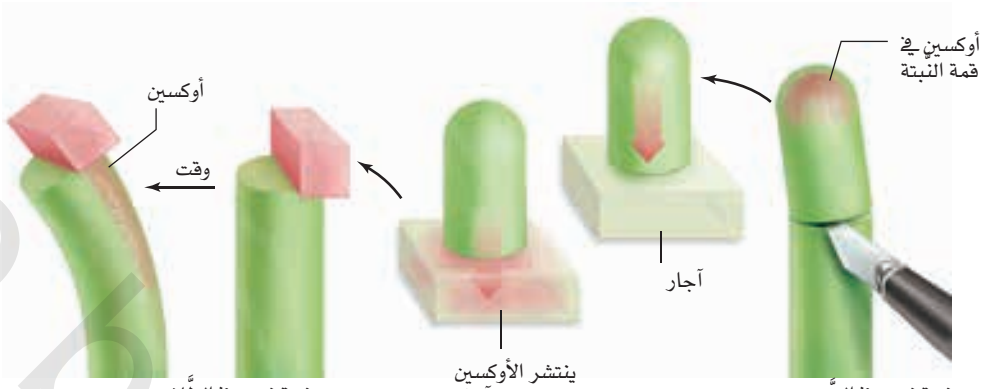
الجدول 1-41 وظائف هرمونات النّبات الرَّئيسة

الهرمون		الوظائف الرَّئيسة	أين ينتُج أو يوجد في النّبات
الأوكسين		تحفيز استطالة السَّاق ونموّها؛ تكوين الجذور العرضية، تثبيط فَصْل الأوراق، تحفيز الانقسام الخلوي (مع السايتوكاينينات)، تشجيع إنتاج الإيثيلين، تشجيع سكون البراعم الجانبية	مرستيم القمم النَّامية، ومواضع أخرى غير ناضجة في النباتات
السايتوكاينينات		تحفيز انقسام الخليّة، ولكن فقط مع وجود الأوكسين، تشجيع تكوين البلاستيدات الخضراء، تأخير هرم الورقة، تشجيع تكون البراعم	مرستيم القمم النَّامية للجذور، الثِّمار غير النَّاضجة
الجبريلينات		تشجيع استطالة الجذور، تحفيز إنتاج الأنزيم في البذور النامية	قمم الجذور والمجاميع الخضرية، الأوراق الشَّابة، البذور
البراسينوستيرويدات (ستيرويدات اللفت)		وظائف مُتداخلة مع الأوكسينات والجبريلينات	حبوب اللقاح، البذور والمجاميع الخضرية والأوراق غير النَّاضجة
الأوليغوساكارينات (قليلة التّسكّر)		دفاعات ضد مُسبِّبات الأمراض، ربما التّطور التَّكاثري	جدار الخليّة
الإيثيلين		التَّحكم في فَصْل الأوراق، والأزهار، والثِّمار، تشجيع إنضاج الثِّمار	مرستيم الجذور والمجاميع الخضرية، عُقد الأوراق، الأزهار الهرمة؛ الثِّمار النَّاضجة
حمض الأبسيسيك (حمض الفصْل)		تثبيط نموّ البراعم، التَّحكُّم في إغلاق الثُّغور، بعض التَّحكم بسكون البذور، تثبيط تأثيرات الهرمونات الأخرى	الأوراق، الثِّمار، قلنسوات الجذور، البذور

obeikandl.com

الشكل 41-19

تجربة فريتز ڤينت. استنتج ڤينت أنَّ مادة سمَّاها الأوكسين شجَّعت استطالة الخلايا، وأنَّها تراكمت في الجانب البعيد عن الضَّوء لبادرة الشوفان.



1. أزال ڤينت قمم بادرات الشوفان، ووضعها على الآجار، وهو مادة هُلامية خاملة.

2. ثُمَّ وُضعت قطع الآجار بعد ذلك على جوانب نباتات الشوفان منزوعة القمم، وليس على المركز.

3. انحنت النباتات بعيدًا عن الجهة التي وُضعت عليها قطع الآجار.

من الوصول إلى السَّاق في منطقةٍ تحت القمة، لم يمنع المنطقة فوق الطَّوق من الانحناء.

لتفسير مثل هذه الاكتشافات؛ وضع داروين وابنه فرضية مفادها أنَّه: عندما تعرَّضت المجاميع الخضرية إلى ضوء من جهة واحدة، انحنت نحو الضَّوء استجابةً "لمؤثر" انتقل من مصدره في القمة مُتجهًا إلى الأسفل.

أكثر من 30 سنة، بقيت تجارب داروين وابنه مصدر المعلومات الوحيد عن هذه الظاهرة المُثيرة. بعد ذلك، أوضح عالما فسيولوجيا النبات، الدِّنماركي بيتر بويسين- جنسن، والهنغاري أرباد بال، كلٌّ وحده، أنَّ المادةَ التي تجعل المجموع الخضري ينحني هي مادةٌ كيميائية. لقد أظهرا أنَّه إن قُطعت قمة النبتة العشبية النامية، ثُمَّ أعيدت مرة أخرى، بوجود قطعة صغيرة من الآجار تفصلها عن بقية النبتة، فإنَّ النبتة تبقى قادرة على الانحناء كما لو لم يحدث تغيُّر. من الواضح أنَّ شيئًا يعبر من قمة النبتة من خلال الآجار إلى المنطقة، حيث يحدث الانحناء.

استنادًا إلى هذه المُلاحظات التي تمت في ظروف الإضاءة المنتظمة أو الظَّلام المُنتظم، اقترح بال أنَّ المادة المجهولة تتحرَّك باستمرار من قمم النباتات العشبية نحو الأسفل، وتُشجِّع النّموّ في الجهات جميعها. مثل نمط الإضاءة هذا لا يُمكنه، بالطبع، أن يُسبِّب انحناء المجموع الخضري.

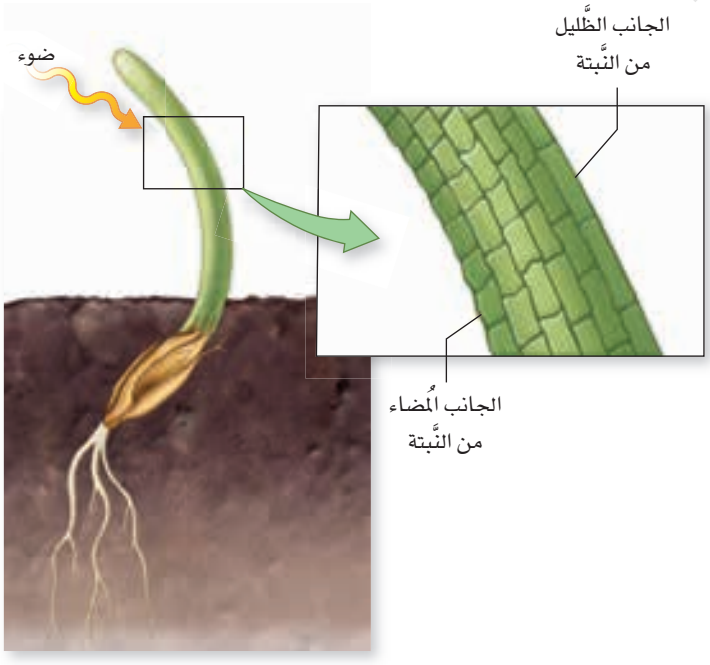
استقصاء

اقترح آلية تُفسِّر فيها كيف يُمكن للنباتات الانحناء في الضَّوء مُستعملًا ما اكتشفه بال.

بعد ذلك عام 1926، نقل عالِمُ فسيولوجيا النّبات الألماني فريتز ڤينت تجارب بال خطوة إلى الأمام؛ قطع ڤينت قمم نبات حنطة عُرِّض بشكل طبيعي للضَّوء، ووضع هذه القمم على قطع من الآجار. ثم أخذ بعد ذلك نباتات شوفان كانت قد نمت في الظَّلام وقطع قممها بالطّريقة نفسها. أخيرًا، قطع ڤينت قطعًا صغيرة من الآجار الذي وضع عليه قمم النباتات التي نمت بوجود الضَّوء، ووضعها على طرف، وليس في مركز مقطع النباتات التي زُرعت في الظَّلام وتمَّ قطعُ قممها (الشكل 41-19). وعلى الرَّغم من أنَّ هذه النباتات ذاتها لم تتعرَّض للضَّوء، إلا أنَّها انحنت بعيدًا عن الجهة التي وُضعت عليها قطع الآجار.

وضع ڤينت قطعًا من الآجار الصَّافي على السِّيقان مقطوعة القمم بوصفها مجموعة ضابطة، ولاحظ وجود تأثير أو انحناء بسيط جدًا للسِّيقان نحو الجهة، حيث وُضعت قطع الآجار. أخيرًا، قطع ڤينت شرائح من الأجزاء السُّفلية للنبتات المزروعة في الضَّوء، ثمّ وضعها على قمم النباتات مقطوعة القمم التي سبق أن زُرعت في الظَّلام، ومرة أخرى لم يُلاحظ أيّ تأثير.

استطاع ڤينت، نتيجةً لتجاربه، أن يُظهر أنَّ المادة التي انتشرت خلال الآجار من قمم نباتات الشوفان المزروعة في الضَّوء يُمكنها أن تجعل النباتات تنحني مع أنَّها كانت مُستقيمة. وأظهر أنَّ هذه الرِّسالة الكيميائية جعلت نموّ الخلايا على جانب النّبات الذي انتشرت إليه هذه المادة أكثر من نموّ الخلايا، التي على الجانب الآخر (الشكل 41-20). بعبارة أخرى، شجَّعت هذه المادة الكيميائية استطالة الخلايا، ولم تُثبِّطها. وقد سمّى هذه المادة التي اكتشفها الأوكسين *Auxin*.



الشكل 41-20

يجعل الأوكسين الخلايا على الجانب المُعتم تستطيل. تمتلك الخلايا النباتية التي في الظِّل الأوكسين، وتنمو أسرع من الخلايا التي على الجهة المُضاءة، ما يجعل النّبات ينحني نحو الضَّوء. هناك تجارب أخرى أظهرت بدقة لماذا يوجد أوكسين أكثر في الجانب الظَّليل من النّبات.

Open Knowledge .com

لقد وفَّرت تجارب قُيِّنت الأساس لفهم الاستجابات التي حصل عليها داروين وابنه قبل 45 سنة من ذلك التاريخ تقريبًا. انحنت نباتات الشوفان بسبب اختلاف تركيز الأوكسين على جانبي المجموع الخضري. فالجانب غير المُعرَّض للضَّوء من المجموع الخضري امتلك كمية أكثر من الأوكسين، ولذلك استطال أكثر من الجانب المُعرَّض للضَّوء، جاعلًا النّبات ينحني نحو الضَّوء.

تأثير الأوكسين

يجعل الأوكسين النّباتَ يتكيّف مع بيئته بطريقة مُثلى عن طريق تشجيع النّموّ والاستطالة. تُؤثِّر الإشارات البيئية في توزيع الأوكسين في النّبات. كيف يُمكن للبيئة- بالتَّحديد، الضَّوء- أن تُحدث مثل هذا الأثر؟ نظريًّا، ربما يُحطِّم الضَّوء الأوكسين، أو يُقلِّل حساسية الخلايا له، أو قد يجعل جزيئات الأوكسين تهرب بعيدًا عن الجانب المُضاء ونحو الجانب المُظلَّل من المجموع الخضري. وقد ثبت أنَّ الاحتمال الأخير هو الصحيح.

في تجربة بسيطة، ولكن فعَّالة، أدخل وينسلو برجز صفيحة رقيقة من المايكا الشَّفافة عموديًّا بين نصفي مجموع خضري: أحدهما مُعرَّض للضَّوء وآخر بعيد عنه (الشكل 41-21). لقد اكتشف أنَّ الضَّوء من جانب واحد لا يجعل المجموع الخضري ينحني بوجود مثل هذا الحاجز. عندما فحص برجز النّبات المُعرَّض للإضاءة، وجد كميات مُتساوية من الأوكسين في الجانب المُعرَّض للإضاءة والجانب المُعتم من الحاجز. وعليه، استنتج برجز أنَّ الاستجابة الطَّبيعية لنبات مُعرَّض للضَّوء من جهة واحدة تتضمَّن هجرة الأوكسين من الجهة المُضاءة إلى الجهة غير المُضاءة، وأنَّ حاجز المايكا يمنع الاستجابة عن طريق منع هجرة الأوكسين.

إن تأثيرات الأوكسين كثيرة ومُتنوعة. يُشجِّع الأوكسين نشاط الكامبيوم الوعائي والأنسجة الوعائية. كذلك، يوجد الأوكسين بكميات كبيرة في حبوب اللُّقاح، ويؤدي دورًا مُهمًّا في نضج الثِّمار. تستخدم جزيئات الأوكسين الصِّناعي تجاريًّا للهدف نفسه. لن تتكوَّن الثِّمار بشكل طبيعي إن لم يحصل إخصاب ولن توجد البذور، ولكنها غالبا ما تتكوَّن إذا أُضيف الأوكسين. ربما يُحفِّز التلقيح إطلاق الأوكسين في بعض الأنواع، مُؤديًا إلى تكوين الثَّمرة حتى قبل حصول الإخصاب.

كيف يعمل الأوكسين

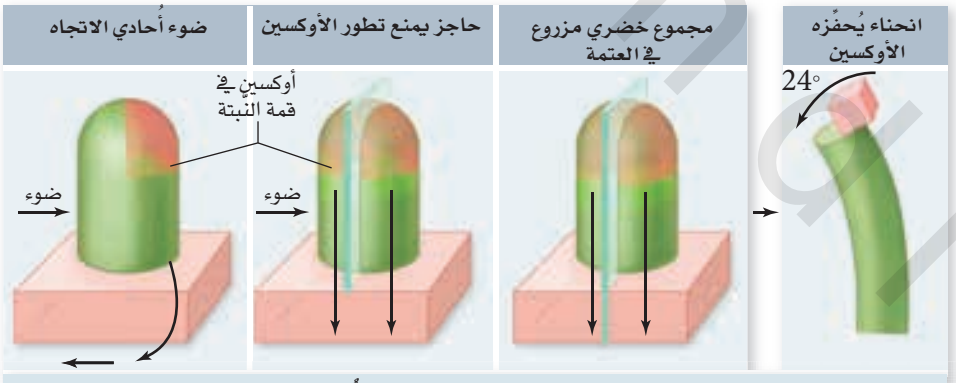
على الرَّغم من هذا التَّاريخ البحثي الطَّويل، فإنّ الأساس الجُزيئي لعمل الأوكسين لا يزال مجهولًا. تشبه التَّراكيب الكيميائية لأشهر أوكسين، وهو **إندول حمض الخليك (IAA) Indole acetic acid**، تركيب الحمض الأميني تربتوفان، الذي ربما يُصنع منه في النباتات (الشكل 41-22). وعلى الرَّغم من وجود أنواع أخرى من الأوكسين، إلا أنَّ IAA هو أكثر أوكسين طبيعي انتشارًا.

تمَّ التّعرّف إلى البروتين الرابط لأوكسين (ABP1) قبل عقدين. يوجد البروتين الرابط لأوكسين في السيتوبلازم، ولكن دوره في استجابة الأوكسين ما زال غير واضح. فالطفّرات التي ينقصها البروتين الرابط لأوكسين لا تستمر بعد مرحلة التَّكوين الجنيني؛ لأنَّ استطالة الخليّة تمَّ تثبيطها، ولا تنتظم خطة بناء الجسم الأساسية التي ذكرناها في الفصل الـ 37. ولكن، خلايا الطفّرة *abp1* تنقسم، ما يدُّل على أنَّ جُزءًا من مسار الأوكسين ما زال يعمل.

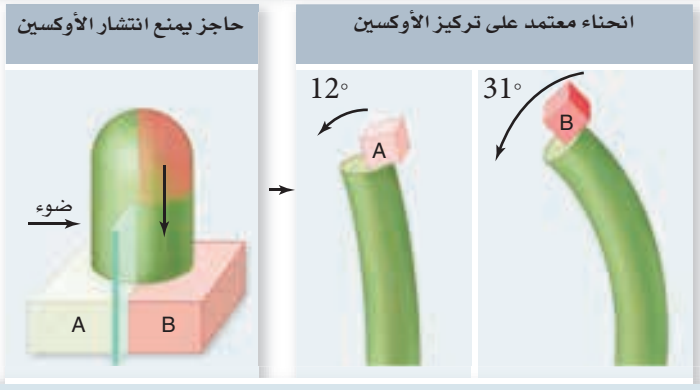
حديثًا جدًا، تمَّ التّعرّف إلى عائلتين من البروتينات التي تُشجِّع تغيُّرات سريعة في التَّعبير الجيني، ومُعتمدة على الأوكسين، هما: عوامل استجابة الأوكسين (ARFs) وبروتينات Aux/IAA. يُمكن لعملية الاستنساخ أن تُحفَّز أو تُثبَّط عن طريق عوامل استجابة الأوكسين التي يُعرف عنها أنها ترتبط بـ DNA. أما بروتينات Aux/ IAA فتعمل أبكر قليلًا في مسار استجابة الأوكسين، حيث ظهر أنَّها ترتبط مع بروتينات تعمل على التعبير عن جينات عوامل استجابة الأوكسين وتُثبيطها.

الشكل 41-21

التّأوّد الضَّوئيّ والأوكسين: تجارب وينسلو برجز. يُسبِّب الضَّوء الاتجاهي تراكم الأوكسين في الجانب المُعتم من قمة المجموع الخُضري، حيث يجري نحو أسفل السَّاق. إدخال حواجز في القمة أظهر أنَّ الضَّوء يُؤثِّر في إزاحة الأوكسين عند مُستويات إنتاج مُختلفة للأوكسين على الجوانب المُضاءة والمُعتمة.

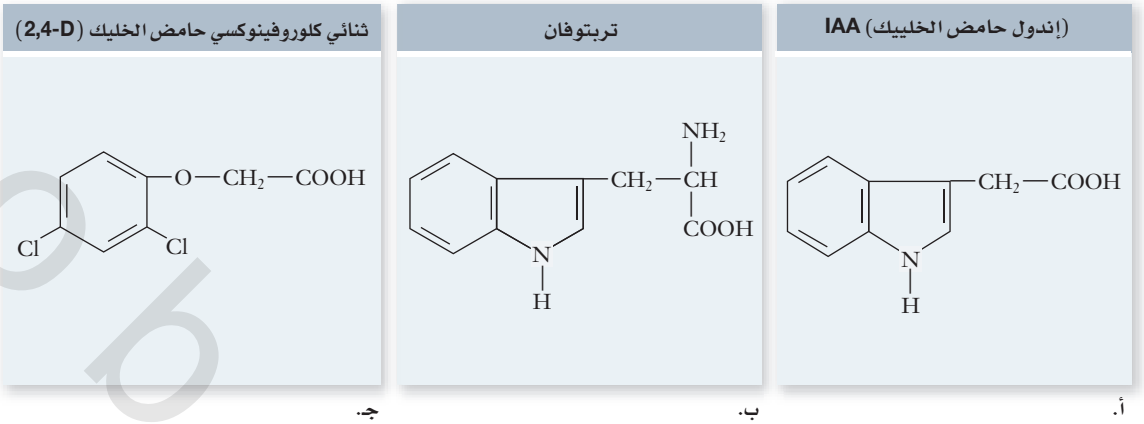


يتمُّ إنتاج الكمية نفسها من الأوكسين من قمة مجموع خضري مُعرَّض لضوء أُحادي الاتجاه، حتى عندما يقسم حاجز قمة المجموع الخضري، وقمة مجموع خضري نامٍ في الظَّلام. سبَّبت قِطَع الآجار الثلاث كلها الكمية نفسها من الانحناء لمجموع خضري منزوع القمة.



يُؤدي فصل قاعدة المجموع الخضري وقطعة الآجار إلى قطعتي آجار بتراكيز مُختلفة من الأوكسين تُنتج درجات مُختلفة من الانحناء في مجاميع خضرية منزوعة القمم.

الشكل 41-22



الأوكسينات. أ. إندول حمض الخليك، هو الأوكسين الأساسي الطَّبيعي. ب. تربتوفان، حمض أميني ربما يستعمله النّبات في تصنيع إندول حمض الخليك. جـ. ثنائي كلورفينوكسي حمض الخليك (2،4-د)، هو أوكسين مخلَّق، ويُستعمل بكثرة مبيدًا عشبيًّا

تُحفِّز جينات *ARF* عندما تتكسَّر بروتينات Aux/IAA بالتعليم عن طريق يوبيكوتين وبتحطيم البروتينات في جسيم تحطيم البروتين. لا يعد ارتباط الأوكسين مع بروتين ARF كافيًا لتحفيز التَّعبير الجيني استجابة إلى إشارات الأوكسين بسبب تثبيط Aux/ IAA لنشاط ARF. كيف يرصد النّبات بعد ذلك الأوكسين، ويكسر بروتينات Aux/ IAA؟

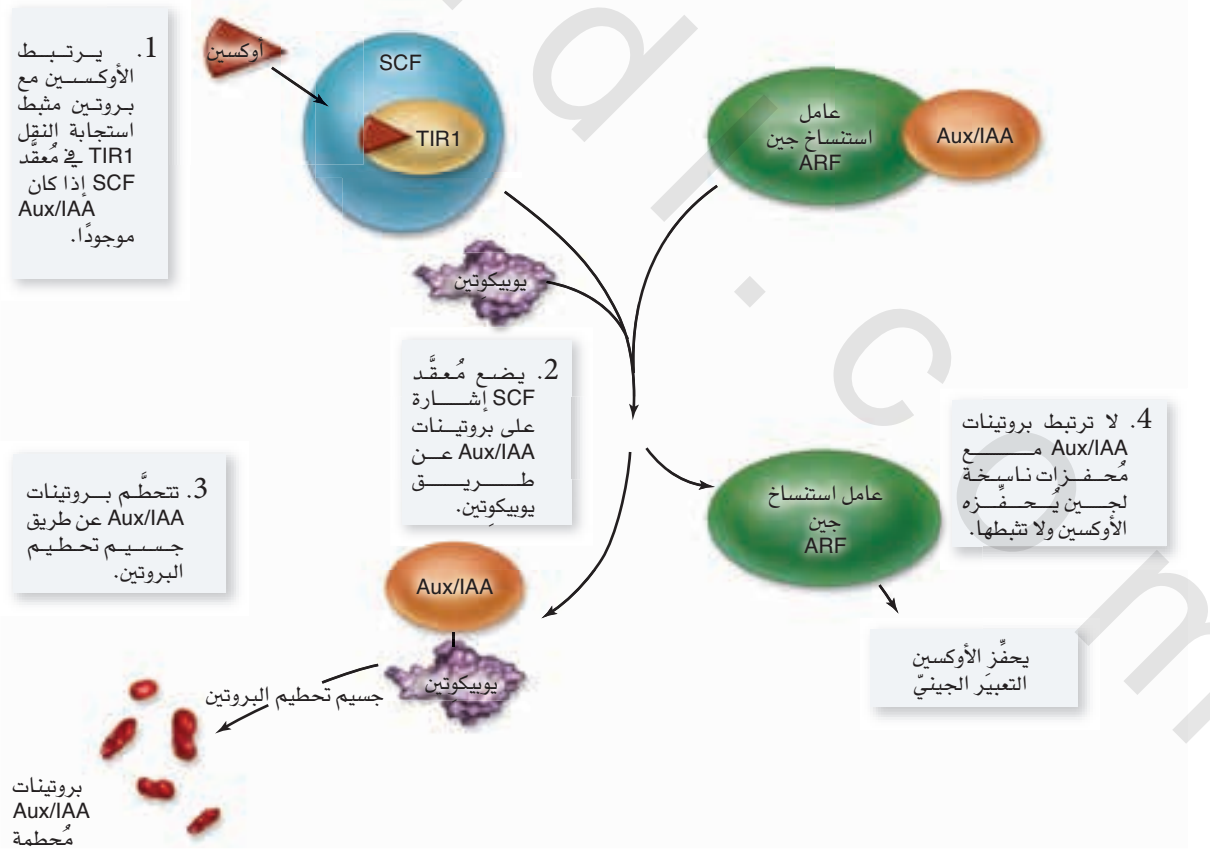
إنَّ التّعرّف إلى مستقبل الأوكسين المُحيّر سنة 2005 أعطى دليلًا على كيفية إحساس النبات واستجابته للأوكسين. يرتبط الأوكسين مُباشرة مع بروتين يُدعى بروتين استجابة مُثبِّط النقل 1 (TIR1). بروتين استجابة مُثبِّط النقل TIR1 هو مُستقبل الأوكسين المُحيّر. إنَّه جزء من مُعقَّد بروتيني يُدعى SCF موجود في حقيقيات النّوى. SCF هو اختصار لتحت وحدات عديد الببتيد الثلاث الموجودة في المُعقَّد. يرتبط الأوكسين مع بروتين استجابة مُثبِّط النقل TIR1 في مُعقَّد SCF إن وُجدت بروتينات Aux/ IAA. وما إن يرتبط الأوكسين، يُكسِّر مُعقَّد SCF بروتينات Aux/ IAA من خلال مسار يوبيكوتين.

تحدث خمس خطوات من رصد الأوكسين إلى التعبير عن الجين الذي يُحفِّزه الأوكسين (الشكل 41-23)، هي:

1. يرتبط الأوكسين مع بروتين استجابة مُثبِّط النقل TIR1 في مُعقَّد SCF في حال وجود بروتينات Aux/ IAA.
2. يقوم مُعقَّد SCF بربط إشارة يوبيكوتين على بروتينات Aux/ IAA.
3. تتكسَّر بروتينات Aux/ IAA في جسيم تحطيم البروتين.
4. لا تبقى بروتينات Aux/ IAA مرتبطة، وتُثبَّط مُحفِّزات الاستنساخ لجينات عوامل استجابة الأوكسين *ARF*.
5. يُؤدي استنساخ جينات *ARF* إلى استجابة الأوكسين.

بخلاف الهرمونات الحيوانية، لا تذهب الإشارة المُحدَّدة إلى خلايا مُحدَّدة، مُطلقةً استجابة مُتوقعة. فعلى الأغلب، هناك كثير من مواقع الإحساس بالأوكسين. الأوكسين أيضًا فريدٌ من بين الهرمونات النباتية في أنَّه ينتقل نحو قاعدة النّبات. وقد تمَّ التّعرّف إلى عائلتين من الجينات في نبات رشاد الجدران تشتركان في نقل

الشكل 41-23



تنظيم الأوكسين للتَّعبير الجيني. يُنشِّط الأوكسين مسار يوبيكوتين الذي يُحرِّر عوامل استنساخ الجين *ARF* (جين عوامل استجابة الأوكسين) من التَّثبيط عن طريق بروتينات *Aux/IAA*. النَّتيجة التعبير الجيني الذي يُحفِّزه الأوكسين.

الأوكسين. على سبيل المثال، إحدى عائلات البروتينات (عائلة *PIN*) تشترك في نقل الأوكسين من الأعلى إلى الأسفل، في حين ينظّم بروتينان آخران في القمة النّامية للجذر استجابة النّموّ نحو الجاذبية الأرضية، المذكورة سابقًا.

أحد تأثيرات الأوكسين هو زيادة ليونة الجدار الخلوي النباتي، ولكن هذا التّأثير صالح فقط في الجدران الخلوية الفتية الخالية من الجدار الخلوي الثانوي، التي ربما تتضمَّن أو لا تتضمَّن تغيُّرًا سريعًا في التّعبير الجيني. تُوفِّر **فرضية النّموّ الحمضي Acid growth hypothesis** نموذجًا يربط بين الأوكسين وتوسُّع الجدار الخلوي (الشكل 41-24). بحسب هذه الفرضية، يجعل الأوكسين الخلايا المُستجيبة تنقل أيونات الهيدروجين من السيتوبلازم إلى فراغات الجدار الخلوي. هذا يُقلِّل من درجة الحموضة، ما يُنشِّط أنزيمات يُمكنها أن تُكسِّر الرَّوابط بين ألياف الجدار الخلوي.

دعمت كثير من التَّجارب مثل هذه الفرضية. فالمحاليل المُنظِّمة التي تمنع حموضة الجدار الخلوي تمنع توسُّع الخليّة. وكذلك، فإن كثيرًا من المُركبات الأخرى التي تُطلق أيونات الهيدروجين يُمكنها أيضًا أن تُسبِّب توسُّع الخليّة. وأخيرًا، تمَّ مُلاحظة تحرُّك أيونات الهيدروجين استجابةً للمُعالجة بالأوكسين. ويُعتقد أن إغلاق صائدة الذُّباب فينوس تتضمَّن استجابة نموّ حمضي يسمح للخلايا بأن تنمو خلال 0.5 ثانية فقط، وتُغلق المصيدة.

الأوكسينات المخلقة

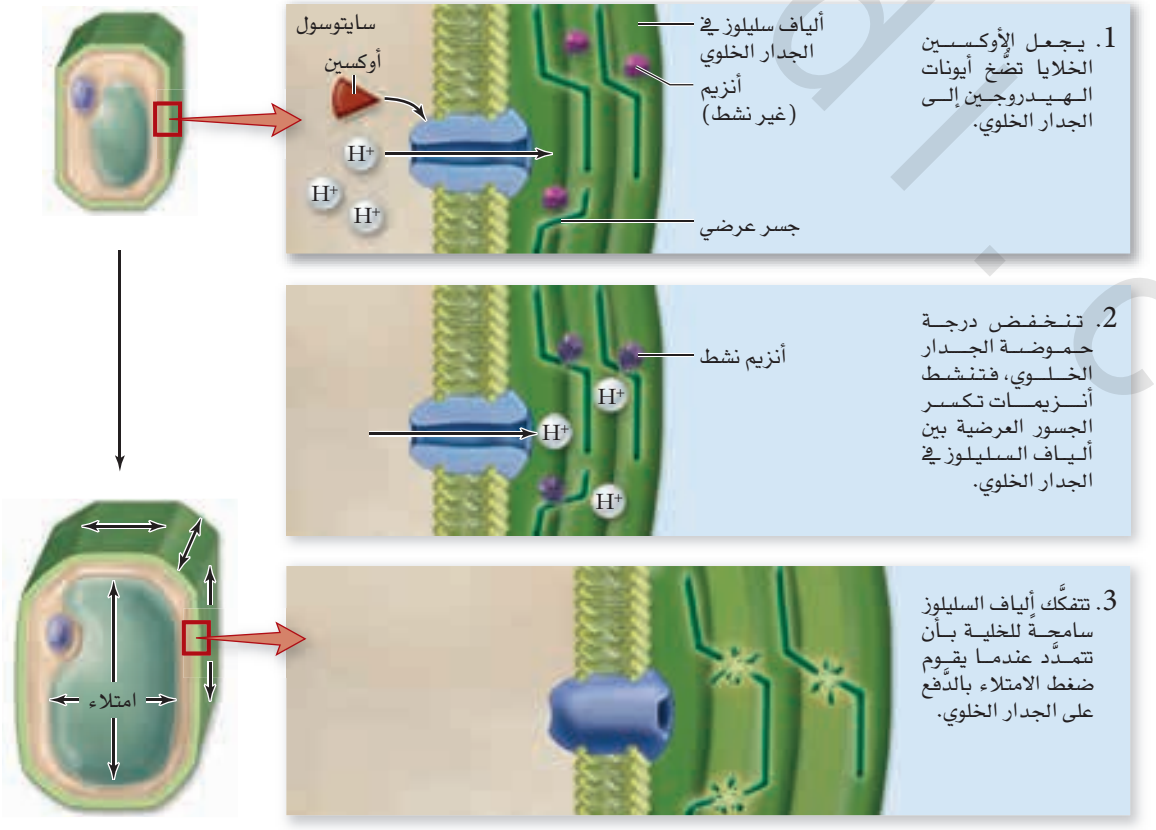
الأوكسينات المخلقة، مثل **نفثالين حمض الأسيتيك Naphthalene aacetic acid (NAA)** و**أندول حمض بيوتاريك Indole butyric acid (IBA)**، لها استخدامات عدة في الزِّراعة والمُستنبتات. يعتمد واحد من أهم استخداماتها على منعها لعملية الفَصْل. تُستعمل الأوكسينات المخلقة لمنع سقوط ثمار التُّفاح قبل نضجها، والإبقاء على ثمار التّوت والفراولة على نباتاتها ريثما تحضَّر للشَّحن خلال الشِّتاء. استُعملت الأوكسينات المخلقة في تشجيع الإزهار والإثمار في الأناناس، وفي تحفيز تكوين الجذور والتَّشتيل.

تُستخدم الأوكسينات المخلقة بشكل روتيني لمُكافحة الأعشاب الضَّارة، عند استخدامها مبيدًا من خلال إضافتها بكميات عالية أعلى من الوجود الطَّبيعي لـ IAA في النباتات. أحد الأوكسينات المخلقة المُستخدمة بوصفها مُبيدًا حشريًّا هو 2،4 **ثنائي الكلور فينوكسي حمض الخليك 2,4-Dichlorophenoxy acetic acid**، المعروف عادةً بـ 2,4-D (انظر الشكل 41-25 جـ). إنَّه يقتل الأعشاب الضَّارة في المُروج عن طريق الإزالة الاختيارية لذوات الفلقتين عريضة الأوراق. تتوقَّف سيقان الأعشاب ذات الفلقتين عن النّموّ المحوري بشكل تام.

مُبيد الأعشاب 5،4،2 – ثُلاثي الكلور فينوكسي حمض الخليك، والمعروف بـ 2,4,5-T، قريب من 2,4-D. استُخدم 2,4,5-T بكثرة بوصفه مُبيدًا عامًّا لقتل الأعشاب الضَّارة والنباتات الخشبية. لقد أصبح مشهورًا خلال الحرب الفيتنامية بوصفه مُكوّنًا لمُركب يُعرِّي أشجار الغابات من أوراقها يُدعى العامل البرتقالي. عند تصنيع 2,4,5-T، فإنه يتلوث لا محالة بكميات قليلة من مادة الدِّيوكسين. يُسبِّب الدِّيوكسين، بكميات قليلة جدًا –أقل من أجزاء عدَّة من البليون– أمراض: الكبد، والرئتين، وسرطان الدَّم، والإجهاضات، والتشوهات الخلقية، حتى إنَّه يُسبِّب موت حيوانات التَّجارب. هذا المُركب الكيميائي محظور في الولايات المُتَّحدة مُنذ عام 1979.

تُحفِّز هرمونات السايتوكاينين الانقسام الخلوي والتَّمايز

تُشكِّل هرمونات **السايتوكاينين Cytokinins** مجموعة أخرى من هرمونات النّموّ الطَّبيعة في النباتات. لقد أوضحت دراسات من قِبَل النمساوي جوتليب هابرلاندت سنة 1913 وجود مُركَّب غير معروف في مُختلف أنسجة النباتات العشبية. ويحوّل عند إضافته إلى درنات البطاطا المُقطّعة، الخلايا البرنشيمية



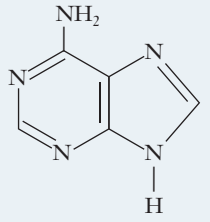
الشكل 41-24

فرضية النّموّ الحمضي. يُحفِّز الأوكسين إطلاق أيونات الهيدروجين من خلايا هدف، التي تُغيِّر درجة حموضة الجدار الخلوي. يُنشِّط هذا أنزيمات تُكسِّر الرَّوابط في الجدار الخلوي، سامحة للجدار بالتَّمدُّد.

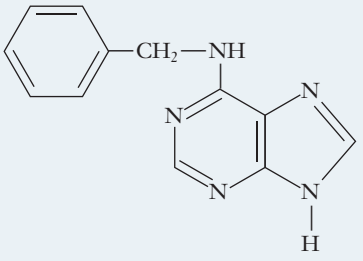
الشكل 41-25

بعض السايتوكاينينات. جُزيئان من أشهر السايتوكاينينات المُستعملة صناعيًّا هما: كاينيتين و 6-بنزيلأمينوبيورين. لاحظ تشابههما مع البيورين أدينين.

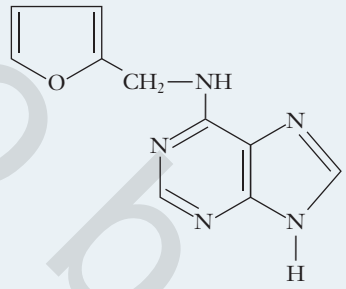
أدينين



6 - بنزيلأمينوبيورين (BAP)



كاينتين



إلى خلايا مرستيمية، ويُحفِّز النَّمايز في الكامبيوم الفليني. وفي بحث آخر، وُجد أنَّ حليب ثمرة جوز الهند يحتوي على هرمونات السايتوكاينين، وأنَّه استعمل في تحفيز تمايُز الأعضاء في كُتل نسيج نباتي ينمو في مزرعة أنسجة. وركَّزت دراسات لاحقة على دور يؤديه السايتوكاينين في تمايُز الأنسجة من الندبة.

السايتوكاينين هرمون نباتي، يحفّز انقسام الخلايا وتمايزها بمُساعدة الأوكسين. تنتُج مُعظم هرمونات السايتوكاينين في الخلايا المرستيمية لقمة الجذر، وتنتقل خلال النّبات. الثِّمار النَّامية هي أيضًا مواقع لتصنيع سايتوكاينين. في الحزازيات، تُسبِّب هرمونات السايتوكاينين تكوُّن البراعم الخضرية على النّبات الجاميتي. وفي النباتات جميعها، يبدو أنَّ هرمونات السايتوكاينين تُنظِّم أنماط النّموّ بمساعدة هرمونات أخرى.

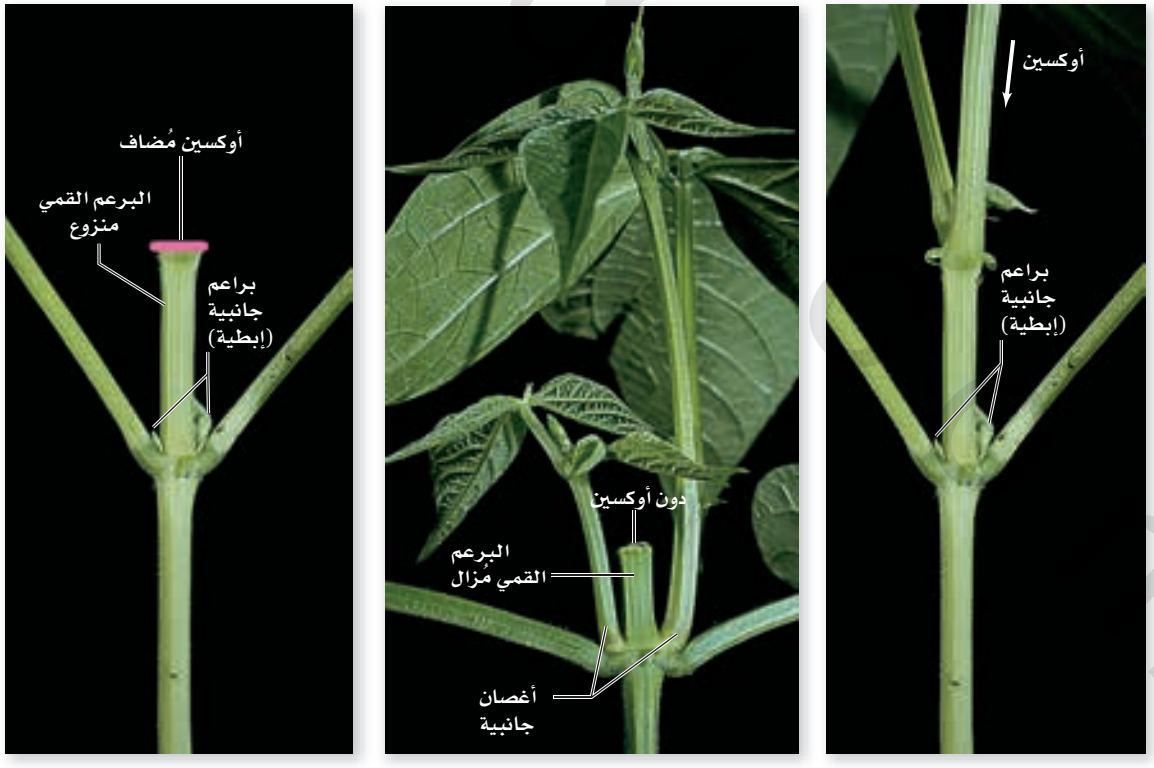
هرمونات السايتوكاينين هي بيورينات، يبدو أنَّها مُشتقة من أدينين، أو على الأقل تملك سلاسل جانبية تُشبه الأدنين (الشكل 41-25). تملك جُزيئات أخرى مُتنوعة كيميائيًّا، وغير معروفة بوجودها في الطَّبيعة، تأثيرًا شبيهًا بذلك الذي لهرمونات السيتوكاينين. تُشجِّع هرمونات السايتوكاينين نموّ البراعم الجانبية لتكوُّن الفروع (الشكل 41-26). وبشكل مضاد، تثبّط هرمونات السايتوكاينين تكوين الجذور الجانبية، في حين تُشجِّع الأوكسينات تكوينها.

وبسبب هذه العلاقات، يُحدِّد الاتزان بين هرمونات السايتوكاينين والأوكسينات شكل النّبات، مع كثير من العوامل الأخرى. إضافة إلى ذلك، إنَّ إضافة هرمونات السايتوكاينين للأوراق الساقطة من النّبات يُؤخر اصفرارها. لذلك، فهي تعمل بوصفها هرمونات مُضادة للشَّيخوخة.

درس عمل هرمونات السايتوكاينين، مثل غيرها من الهرمونات الأخرى، بدلالة تأثيرها في نموّ وتمايز كتل من أنسجة تنمو في وسط غذائي مُعرَّف. يُمكن لأنسجة النّبات أن تُشكِّل المجاميع الخضرية، أو الجذور، أو كتلة غير مُتمايزة، بالاعتماد على الكميات النِّسبية للأوكسين والسايتوكاينين (الشكل 41-27).

الشكل 41-26

تُنشِّط السايتوكاينينات نموّ البراعم الجانبية. أ. عندما يكون مرستيم القمة سليمًا، يثبّط الأوكسين الناتج عن البرعم القمي نموَّ البراعم الجانبية. ب. عندما يُنزع البرعم القمي، تُصبح السايتوكاينينات قادرة على تحفيز نموّ البراعم الجانبية إلى أغصان. جـ. عندما يُنزع البرعم القمي، ويُضاف الأوكسين إلى سطح القطع، يتمُّ تثبيط النّموّ الخارجي للبراعم.



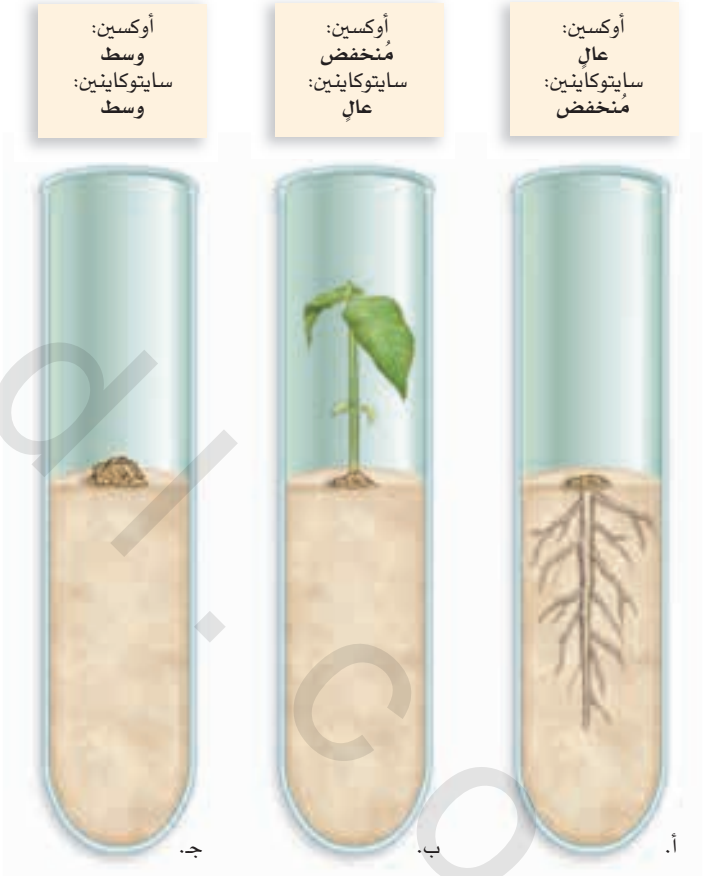
أ. ب. جـ.

في تجارب نموّ الخليّة المُبكِّر في مزارع الاستنبات، كان حليب ثمار جوز الهند عاملًا مُهمًّا. لقد اكتشف الباحثون أخيرًا، أنَّ حليب ثمرة جوز الهند لا يحتوي على أحماض أمينية ومُركبات نيتروجينية مُختزلة أخرى ضرورية للنُّمو فحسب، وإنما يحتوي أيضًا على هرمونات سايتوكاينين. تُشجِّع هرمونات السايتوكاينين بشكل واضح بناء أو تنشيط البروتينات اللازمة بشكل خاص لعملية **انقسام السيتوبلازم Cytokinesis**.

استُخدمت هرمونات السايتوكاينين ضد النباتات من قِبَل مُسبِّبات المرض. بكتيريا أورام النّبات *Agrobacterium*، على سبيل المثال، تُدخل جينات، إلى المحتوى الجيني للنبات، تزيد من إنتاج السايتوكاينين، وكذلك الأوكسين. هذا يُسبِّب انقسامًا خلويًّا كثيفًا، وتكوين ورم يُدعى التَّضخم التَّاجي *Crown gall* (الشكل 41-28). كيف انتهت جينات تصنيع الهرمونات داخل بكتيريا هو سؤال تطوريّ محيِّر. لا يعمل التّطور المُترافق لمصلحة النّبات دائمًا.

تُشجِّع هرمونات الجبريلين نموّ النّبات والاستفادة من المواد الغذائية

سُمِّيت **هرمونات الجبريلين Gibberellins** بهذا الاسم نسبة إلى فطر جبريلا *Gibberella fujikuroi*، الذي يجعل نباتات الأرز، التي يتطفَّل عليها،



الشكل 41-27

الكميات النِّسبية للسايتوكاينينات والأوكسين تُؤثِّر في إعادة تكوين الأعضاء في وسط زراعة مخبري. في نبات التبغ. أ. النِّسب العالية من الأوكسين إلى السايتوكاينين تُفضِّل تكوين الجذور. ب. النِّسب العالية من السايتوكاينين إلى الأوكسين تُفضِّل تكوين المجموع الخضري. جـ. التَّراكيز الوسطية تُؤدي إلى تكوين خلايا غير مُتمايزة. هذه الاستجاباتُ التَّطوّريةُ لنسب السايتوكاينين إلى الأوكسين في أوساط زراعة مخبرية مُتخصِّصةٌ بحسب النَّوع النباتي.

الشكل 41-28

ورم التَّضخم التَّاجي. في بعض الأحيان يُمكن للسايتوكاينينات أن تُستعمل ضد النّبات من قبل مُسبِّب مرض. في هذه الحالة، أدخلت بكتيريا *Agrobacterium tumefaciens* قطعة من DNA الخاص بها، وفيها جينات مسؤولة عن أنزيمات ضرورية في تصنيع السايتوكاينين والأوكسين. يُمكن للمُستويات المُتزايدة من هذين الهرمونين في النّبات أن تُسبِّب انقسامًا خلويًّا هائلاً يُؤدي إلى تكوين ورم.

تنمو بالطُّول بشكل غير طبيعي. عالِمُ أمراض النّبات الياباني كوروساوا Eiichi kurosawa درس مرض البادرات "الحمقاء" سنة 1920. زرع فطر جبريلا بمزارع، وحصل على مادة، تُنتج مرض البادرات الحمقاء إذا وُضعت على نباتات الأرز. عُزلت هذه المادة، وتمَّ التّعرّف إلى صيغتها الجُزيئية من قِبَل علماء كيمياء يابانيين سنة 1939. وأكَّد علماء كيمياء بريطانيون هذه الصِّيغة عام 1954.

وعلى الرَّغم من أنَّ هذه المواد اعتبرت في البداية من باب الفضول، إلاّ أنَّها تحوَّلت منذ ذلك الحين إلى مجموعة كبيرة من أكثر من 100 هرمون نباتي موجودة بشكل طبيعي. كلها حمضية، وتُختصر على الأغلب GA (من كلمة حمض الجبريلين Gibberellic acid)، بأرقام صغيرة مُختلفة (GA_1، GA_2، GA_3، وهكذا) للتَّمييز بينها.

هرمونات الجبرلين، التي تُصنع في قمم السيقان والجذور، لها تأثير استطالة السَّاق. يزداد تأثير الاستطالة إن كان الأوكسين موجودًا. إن إضافة هرمونات الجبرلين إلى أنواع من النّبات القزم يجعلها تستعيد النّموّ والتّطور الطَّبيعي في كثير من النباتات (الشكل 41-29). بعض النباتات الطّفرة القزمة لا تُنتج كميات كافية من الجبريلين، ومن ثم فهي تستجيب لإضافة الجبريلين. وهناك نباتات أخرى فقدت قدرتها على الاستجابة للجبريلين.

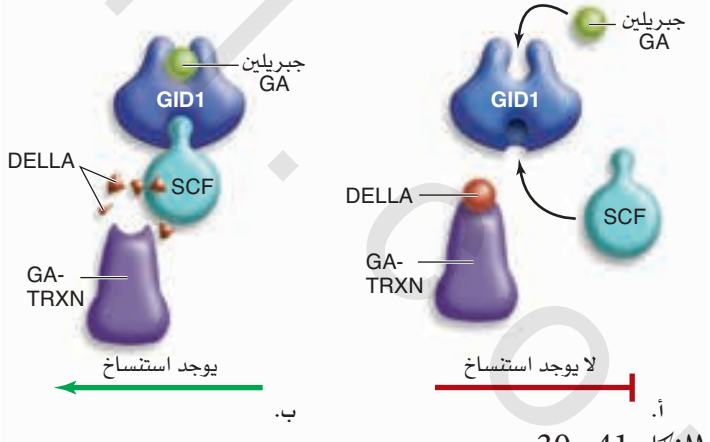
العدد الكبير من أنواع الجبريلين كلُّه جزء من مسار تصنيع حيوي مُعقَّد تمَّ الكشف عنه باستخدام طفرات من نبات الذُّرة، ينقصها إنتاج الجبريلين. في حين تُعَدُّ بعض هذه الجبريلينات أشكالًا وسيطة في إنتاج GA_1. أظهرت أبحاث جديدة أنَّ بعض الأشكال ربما تمتلك وظائف حيوية مُحدَّدة.

في الفصل الـ(37)، لاحظنا دور الجبريلينات في تحفيز إنتاج ألفا- أميليز والأنزيمات الحالَّة الأخرى المطلوبة لاستهلاك مصادر الغذاء في أثناء الإنبات وتأسيس بادرات الحبوب. كيف يتمُّ تنظيم الجينات المسؤولة عن هذه الأنزيمات؟ يُستخدم الجبريلين بوصفه إشارة من الجنين تُشغِّل استنساخ جين أو أكثر مسؤول عن الأنزيمات

الشكل 41-29

تأثيرات الجبريلينات. هذا عضو سريع الإنتاج من العائلة الخردلية (*Brassica rapa*) سوف ينطلق، ويُزهر بسبب ازدياد مُستويات الجبريلين. طفرات مثل طفرة *Rosette* (اليسار) لا تستطيع إنتاج الجبريلينات. ويُمكن إنقاذها عن طريق إضافة الجبريلينات إلى قمة المجموع الخضري (يمين). طفرات أخرى تمَّ التّعرّف إليها لا تحس بالجبريلينات، وهي لن تستجيب لإضافة الجبريلين.

الحالَّة في طبقة الأليرون. لقد تمَّ التّعرّف إلى مُستقبل الجبريلين. عندما يرتبط الجبريلين مع مُستقبله، فإنَّه يُحرِّر عوامل استنساخ مُعتمدة على الجبريلين من الكابح. عوامل الاستنساخ هذه، يُمكنها الآن أن تُؤثِّر مُباشرة في التَّعبير الجيني (الشكل 41-30). يبدو أنَّ تصنيع DNA لا يحدث خلال المراحل المُبكرة من إنبات البذرة، ولكنه يُصبح مُهمًّا عندما ينمو الجُذير خلال غُلُف البذور.



الشكل 41-30

تُنشِّط الجبريلينات عوامل استنساخ مُعتمدة على الجبريلين (GA- TRXN). أ. لا يُمكن لـ GA- TRXN أن يرتبط مع مُحفِّز عندما يرتبط الأول مع بروتينات DELlA. ب. يُنشِّط الجبريلين مُعقَّد بروتين يُحطِّم بروتينات DELlA، مُحرِّرًا GA- TRXN لكي يرتبط مع المحفِّز، فيُحفِّز الاستنساخ الجيني.

تُؤثِّر الجبريلينات أيضًا في عدد آخر من أشكال نموّ النّبات وتطوره. في بعض الحالات، تُسرِّع الجبريلينات من إنبات البذرة، على ما يبدو عن طريق تعويضها لتأثير البرودة أو مُتطلبات الإضاءة. تُستخدم الجبريلينات تجاريًّا في زيادة المسافة بين أزهار العنب عن طريق زيادة طول السّلاميات، وبهذا تحصل الثِّمار على مساحة أكبر لتنمو. وتكون النتيجة قطوف عنب أكبر تحتوي على ثمار مفردة أكبر (الشكل 41-31).

وعلى الرَّغم من أنَّ الجبريلينات تعمل في الدَّاخل بوصفها هرمونات، إلا أنَّها تعمل أيضًا بوصفها فرمونات في السَّرخسيات. في السَّرخسيات، تنطلق مُركبات تُشبه الجبريلين من نبات جاميتي، ويُمكنها أن تُحفِّز تطور التَّراكيب التَّناسلية الذَّكرية في نبات جاميتي مُجاور.

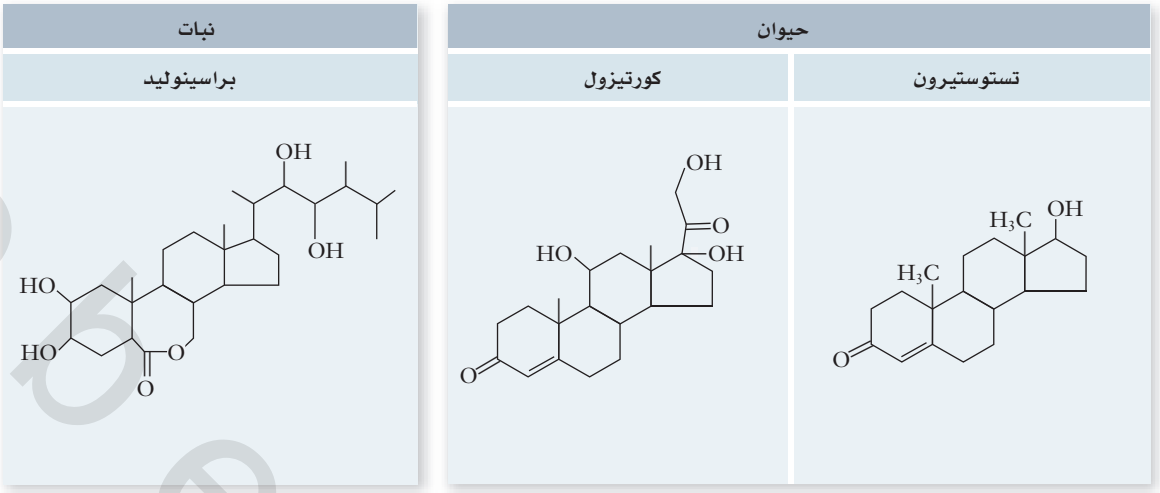
تُشبه هرمونات براسينوستيرويد (ستيرويدات اللفت) الهرمونات الحيوانية من ناحية تركيبية

على الرَّغم من أنَّ علماء النّبات عرفوا **هرمونات براسينوسيتروويد Brassinosteroids** منذ 30 سنة، إلا أنَّها صُنِّفت حديثًا فقط بوصفها هرمونات نباتية. اكتُشفت في البداية في حبوب لُقاح أنواع *Brassica*، ومن هنا أخذت اسمها. إن غيابها التَّاريخي عن جدل الهرمونات قد يكون جُزئيًّا بسبب تداخل عملها مع هرمونات نباتية أخرى، خاصةً الأوكسينات والجبريلينات. لقد تمَّ وصف التَّأثير التراكمي لهذه المجموعات الثلاث.

أدَّى استعمال الوراثة الجُزيئية في دراسة البراسينوستيرويدات إلى تقدُّم هائل في فهمنا لكيفية عملها وتصنيعها، وكذلك إلى حدٍّ ما، إلى كيفية عملها في مسارات تحويل الإشارة. ما هو مُثير حول البراسينوستيرويدات هو تشابهها مع الهرمونات السيترويدية الحيوانية (الشكل 41-32). أحد الجينات المسؤولة عن أنزيم في مسار البناء الحيوي لبراسينوستيروويد يُشبه إلى حدٍّ كبير أنزيمًا

الشكل 41-31

إضافة الجبريلينات يزيد من الفراغ بين حبات العنب. العنب الكبير (يمين) يتشكَّل لأنَّ حيزًا أكبر يوجد بين حبات العنب.



الشكل 41-32

براسينوستيرويدات (ستيرويدات اللفت). يملك براسينوليد وبراسينوستيرويدات أخرى تشابهًا تركيبيًّا مع الهرمونات الستيرويدية الحيوانية. الكورتيزول، وتستوستيرون، وإستراديول (لا يظهر) هي هرمونات حيوانية ستيرويدية.

يُستعمل في تصنيع هرمون التستوستيرون وستيرويدات شبيهة. تمَّ التّعرّف أيضًا إلى البراسينوستيرويدات في الطَّحالب، ويبدو أنها شائعة بين النباتات. من المُعتقد أن أصلها التطوري يعود إلى ما قبل انفصال الحيوانات والنباتات على السّلّم التّطوريّ.

تملك براسينوستيرويدات تأثيرات فسيولوجية واسعة؛ استطالة، وانقسامًا خلويًّا، وانحناء السِّيقان، وتكوين الأنسجة الوعائية، وتأخير الهرم، واستقطاب الغشاء، والتّطور التَّكاثري. يُمكن للإشارات البيئية أن تُحفِّز وظائف براسينوستيرويد. تمَّ التّعرّف إلى طفرات تُعطِّل الاستجابة لبراسينوستيرويد، ولكن ما زالت مسارات تحويل الإشارة مُبهمة. من وجهة نظر تطوّريّة، سوف يكون من المُمتع مُقارنة هذه المسارات مع مسارات تحويل الإشارة للستيرويد الحيواني.

تعمل هرمونات أوليغوساكارين (قليلة التّسكّر) بوصفها جُزيئات إشارة دفاع

لا تتكوَّن جدران الخليّة النباتية من سيليلوز فقط، بل من كثير من الكربوهيدرات المُعقَّدة المُسماة قليلة التّسكّر *Oligosaccharides* أيضًا. تُشير بعض الأدلة إلى أنَّ مُكونات الجدار الخلوي هذه (عند تحطيمها من قِبَل مُسبِّبات مرض) تعمل بوصفها جُزيئات إشارة إضافة إلى كونها مُكونات بناء للجدار. تُسمى قليلة التّسكّر التي لها وظيفة تُشبه الهرمونات **أوليغوساكارينات Oligosaccharins**.

يُمكن أن تنطلق الأوليغوساكارينات من جدران الخليّة عن طريق أنزيمات تُنتجها مُسبِّبات المرض. يُعتقد أنَّ هذه الكربوهيدرات هي استجابات إشارة دفاع، مثل الاستجابة المُفرطة التي نُوقشت في الفصل الـ(40).

وجد أنَّ الأوليغوساكارينات الأخرى تُنبِّط استطالة سيقان البازيلاء المُحفَّزة من قِبَل الأوكسين. هذه الجُزيئات نشيطة على تركيز أقل بعشرة أو بمئة ضعف من تلك التي للهرمونات النباتية التقليدية؛ لقد لاحظت كيف أنَّ نسبة الأوكسين والسايتوكاينين يُمكنها أن تُؤثِّر في تكوين الأعضاء في المزرعة النباتية (انظر الشكل 41-27).

تُؤثِّر الأوليغوساكارينات في الطِّراز الشَّكلي لنسيج نبات التِّبغ المُتجدِّد أيضًا، فتثبط تكوين الجذور، وتحفز إنتاج الأزهار في الأنسجة المُؤهلة لإعطاء الأزهار. كيف تتوافق نتائج المزرعة مع الأنظمة الحية، لا يزال سؤالًا مفتوحًا.

يُحفِّز الإيثيلين نضج الثِّمار ويُساعد دفاعات النّبات

كان الهيدروكربون الغازي **إيثيليين** ($H_2C{=}CH_2$) **Ethylene** قبل مدة طويلة من تقدير دوره بوصفه هرمونًا نباتيًّا، معروفًا بتعريته للنباتات عندما كان يسيل من مصابيح الغاز في الشوارع. الإيثيلين، ناتج طبيعي لأيض النّبات الذي يُمكنه بكميات قليلة أن يتفاعل مع هرمونات النباتات الأخرى.

عندما يُنقل الأوكسين من القمة المرستيمية للسَّاق نحو الأسفل، فإنَّه يُحفِّز إنتاج الإيثيلين في الأنسجة حول البراعم الجانبية، وبهذا فهو يُعيق نموها. يُثبط الإيثيلين أيضًا استطالة السَّاق والجذور، ربما بالطريقة نفسها. تمَّ التّعرّف إلى مُستقبل الإيثيلين ودراسته، ويبدو أنَّه نشأ مُبكرًا في تطور المخلوقات التي تقوم بالبناء الضَّوئيّ، مُشتركًا في الخصائص مع البروتينات المُتحسِّسة للبيئة المعروفة في البكتيريا.

يؤدي الإيثيلين دورًا رئيسًا في نموّ الثَّمرة. في البداية، يُحفِّز الأوكسينُ، الذي ينتُج بكميات عالية في الأزهار المُلقحة والثِّمار المُتطورة، إنتاجَ الإيثيلين الذي يُعيق بدوره نضجَ الثَّمرة، إذ تتحطَّم السُّكريات المُعقَّدة إلى سكريات بسيطة، وتتكسَّر جُزيئات الكلوروفيل؛ وتُصبح جدران الخلايا ليِّنة، وتنتُج المُركبات المُتطايرة المُرتبطة بالطَّعم والرَّائحة في الثِّمار النَّاضجة.

إحدى أولى المُلاحظات التي أدَّت إلى تَعَرُّف الإيثيلين بوصفه هرمونًا نباتيًّا هي نضوج ثمار الموز غير النَّاضجة عن طريق الغازات الخارجة من البُرتقال. مثل هذه العلاقات أدَّت إلى استعمالات تجارية كُبرى للإيثيلين. على سبيل المثال، تُقطف البندورة غالبًا خضراء، وتنضَّج صناعيًّا بعد ذلك بإضافة إيثيلين. يُستخدم الإيثيلين بشكل واسع في إسراع إنضاج اللَّيمون والبرتقال أيضًا. ويمتلك ثاني أكسيد الكربون أثرًا مُعاكسًا بتثبيط النُّضج؛ إذ تُشحن الثِّمار غالبًا في وسط مليء بثاني أكسيد الكربون.

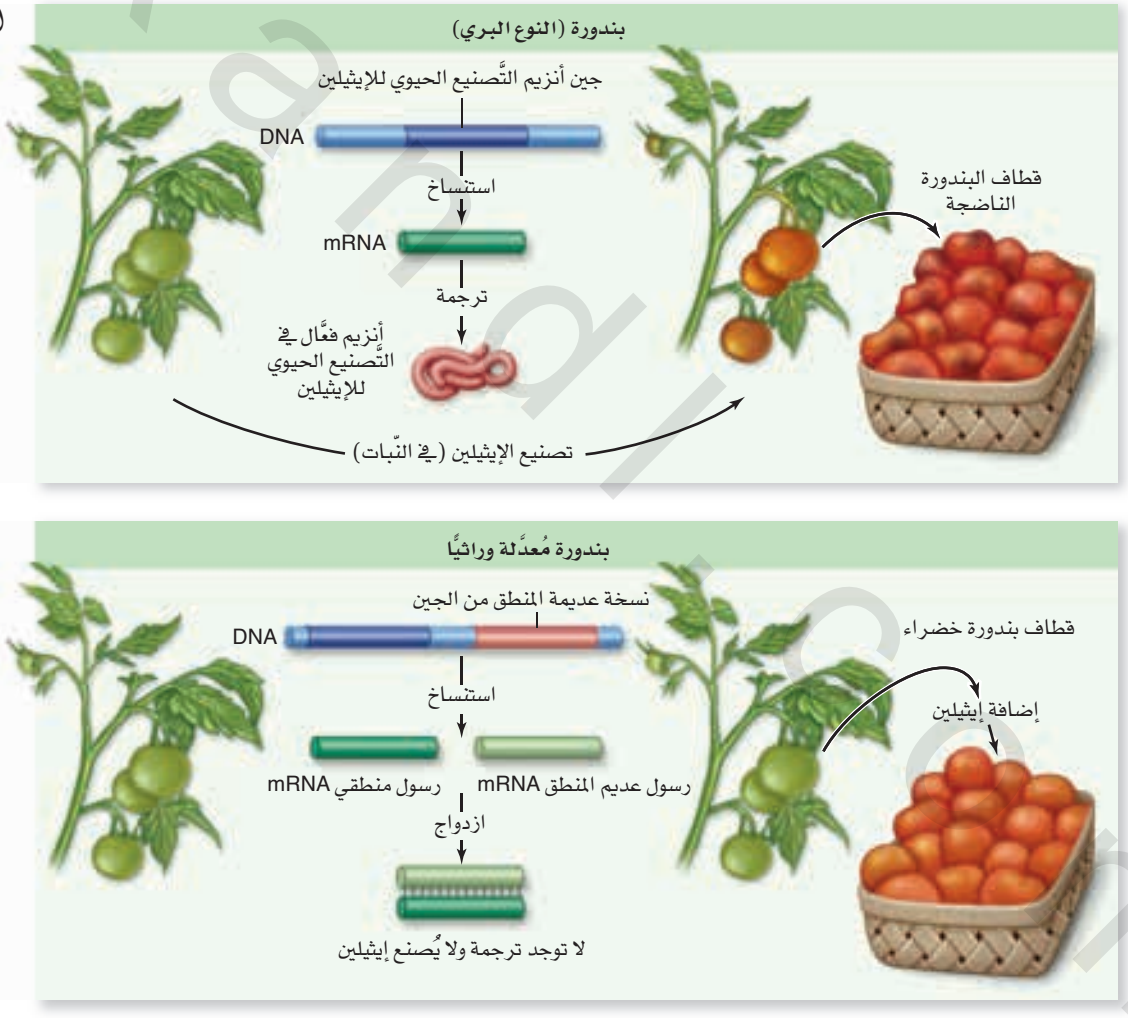
إضافة إلى ذلك، تمَّ تطوير حلٍّ باستخدام التكنولوجيا الحيوية، حيث تمَّ استنتسال أحد الجينات الضَّرورية للتَّصنيع الحيوي للإيثيلين، وتمَّ إدخال النسخة غير المنطقية لهذا الجين في المجموع الجيني للبندورة (الشكل 41-33). النسخةُ غير المنطقية للجين عبارة عن ترتيب للقواعد النيتروجينية مُكمل للنسخة المنطقية للجين. في هذا النّبات المُعدَّل وراثيًّا، كلتا النسختين غير المنطقية والمنطقية لجين تصنيع الإيثيلين يتمُّ استنساخهما. بعد ذلك، يقوم mRNA الرسول للنسخة غير المنطقية وللمنطقية بالازدواج معًا. يمنع هذا الازدواج التَّرجمة، التي تتطلَّب شريط RNA مُفردًا؛ وبسبب هذا، لا يتكوَّن الإيثيلين، ولا تنضج ثمار البندورة المُعدَّلة وراثيًّا. بهذه الطَّريقة، يُمكن شحن البندورة دون نضج وتعفُّن. إن التَّعرُّض للإيثيلين بعد ذلك يُحفِّزها على النُّضوج.

أظهرت دراسات أنَّ الإيثيلين يؤدي دورًا بيئيًّا مُهمًّا. يزداد إنتاج الإيثيلين بسرعة عند تعرض النّبات إلى الأوزون والمُركبات السَّامة الأخرى، ودرجات الحرارة القُصوى، والجفاف، ومُهاجمة مُسبِّبات المرض أو آكلات الأعشاب، وضغوط أخرى. يستطيع الإنتاج المُتزايد من الإيثيلين الذي يحدث، أن يُسرِّع من فقدان الأوراق والثِّمار التي تلفت من جراء هذه الضُّغوط. إن بعض التَّلف المُترافق مع التَّعرُّض للأوزون سببه الإيثيلين الذي تُنتجه النباتات.

ربما يكون إنتاجُ الإيثيلين من قِبَل النباتات التي تتعرَّض لهجوم من آكلات الأعشاب أو تُصاب بعدوى بمُسبِّبات المرض إشارةً لتنشيط آليات الدِّفاع في النباتات، وربما يشمل إنتاج جُزيئات سامة للآفات الزِّراعية.

يُثبِّط حمض الأبسيسيك (حمض الفَصْل) النّموّ ويُشجِّع السُّكون

يبدو أنَّ **حمض الأبسيسيك Abscisic acid** يصنَّع أساسًا في الأوراق النَّاضجة، والثِّمار، وقمم الجذور. اكتسب الهرمون اسمه من كونه إذا أُضيف فإنَّه



الشكل 41-33

التَّحكُّم الوراثي لنضج الثِّمار. نسخة عديمة المنطق لجين التَّصنيع الحيوي للإيثيلين تمنع تكوين الإيثيلين ونضوج ثمرة مُعدَّلة وراثيًّا. الشَّريطُ عديمُ المنطق مُكملٌ لشريط جين تصنيع الإيثيلين. بعد عملية الاستنساخ، يرتبط mRNA رسول عديم المنطق مع mRNA الرسول المنطقي، ولا يُمكن لـ mRNA مزدوج الأشرطة أن يُترجم إلى بروتين فعّال. لا ينتُج إيثيلين، ولا تنضج الثَّمرة. تكون الثَّمرة صلبة ولا تنضج، ويُمكن شحنها وإنضاجها بعد ذلك بتعريضها للإيثيلين. وهكذا، فيما تصل ثمار البندورة عادة تالفة إلى البقالات، يُمكن للبندورة المُعدَّلة وراثيًّا أن تبقى طازجة مدة أطول.

openkandi.com

يُسبِّب فَصْل الثِّمار في نبات القُطن، هناك دليل ضعيف على أنَّه يؤدي دورًا مُهمًّا في هذه العملية. هرمون الإيثيلين في الحقيقة هو الهرمون الذي يُشجِّع الهرم والفَصْل.

قد يُحفِّز حمض الأبسيسيك تكوين براعم الشِّتاء- البراعم السَّاكنة التي تستمر خلال الشِّتاء. يتبع ذلك تحويل بادئات الأوراق إلى حراشف برعمية (الشكل 41-34 أ). مثل الإيثيلين، يُثبِّط حمض الأبسيسيك نموّ البراعم الجانبية السَّاكنة. ويبدو أنَّ حمض الأبسيسيك، بتثبيطه نموّ البراعم واستطالتها، يُمكن أن يُعاكس بعض آثار الجبريلينات؛ ويُحفِّز الهرم بمُعاكسته تأثير الأوكسين.

يؤدي حمض الأبسيسيك دورًا في سكون البذور، ويُضاد عمل الجبريلينات خلال الإنبات. ترتفع مُستويات حمض الأبسيسيك في البذرة خلال تكوين الجنين (الشكل 41-17). عند نموّ أجنة الذُّرة في البذور على الكوز، يكون حمض الأبسيسيك ضروريًّا لتشجيع السُّكون ومنع النّموّ المُبكِّر، أي كأن تصبح النباتات ولودة (الشكل 41-34 ب). وإنَّه مُهمّ في التَّحكُّم بفتح الثُّغور وإغلاقها (الشكل 41-34 جـ).

بوجوده في النباتات جميعها، يبدو جليًّا أنَّ حمض الأبسيسيك يعمل مُنظمًا للنُّمو، مُبكرًا منذ نشوء المملكة النباتية. هناك القليل نسبيًّا ما هو معروف عن الطَّبيعة الدَّقيقة لتأثيراته الفسيولوجية والكيميائية الحيوية، ولكن هذه التَّأثيرات سريعة جدًا - تقع غالبًا خلال دقيقة أو دقيقتين - وبذلك، فهي على الأقل يجب أن تكون غير معتمدة جزئيًّا على التَّعبير الجيني.

لقد تمَّ التّعرّف إلى ترتيب النيوكليويتدات في جينات رشاد الجدران جميعها، ما جعل التّعرّف إلى الجينات التي تستجيب لهرمون حمض الأبسيسيك سهلًا. تزداد مُستويات حمض الأبسيسيك بشكل كبير في النّبات عند تعرُّضه للضَّغط، خاصة الجفاف. ستظهر لحمض الأبسيسيك تطبيقات تجارية مُهمة مثل غيره من الهرمونات النباتية، عندما يتمُّ فهم طريقة عمله.

الأنواع الرَّئيسة السَّبعة للهرمونات النباتية هي: الأوكسين، والسايتوكاينين، والجبريلين، وبراسينوستيرويد، وأوليغوساكارين، والإيثيلين، وحمض الأبسيسيك. تتداخل هذه الهرمونات مع أجهزة الإحساس ومع بعضها للتَّحكُّم في النموّ والتّطور استجابةً للبيئة.

الشكل 41-34

آثار حمض الأبسيسيك (حمض الفصْل).

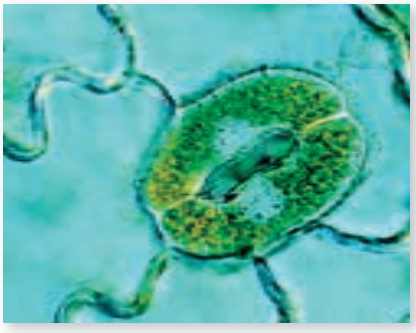
أ. يؤدي حمض الأبسيسيك دورًا في تكوين هذه البراعم الشَّتوية لنبات الزيزفون الأمريكي. هذه البراعم ستبقى ساكنة في الشِّتاء، وستحمي حراشف البُرعم -أوراق مُحوَّرة- البرعم من الجفاف.

ب. إضافة إلى سكون البرعم، حمض الأبسيسيك ضروري للسُّكون في البندورة. هذه الطفرة "الولودة" في ذُرة ينقصها حمض الأبسيسيك، والأجنة تبدأ بالإنبات على الكوز النَّامي.

جـ. يُؤثِّر حمض الأبسيسيك في إغلاق الثُّغور عن طريق التَّأثير في حركة أيونات البوتاسيوم خارجة من الخلايا الحارسة.

أ.

ب.



جـ.

20 µm

Openkol.com

41-1 الاستجابات للضَّوء

الصّبغات، عدا تلك المُستخدمة في التَّمثيل الضَّوئيّ، ترصد الضَّوء وتحفّز استجابات تَشَكل ضوئي لااتجاهية وتأود ضوئي اتجاهي (الشكل 41-2).

- الفايتوكروم، صبغة فيها بروتين، يتكون من حامل الصبغة، يستقبل الضَّوء والبروتين الكلي الذي يُحفِّز مسار تحويل الإشارة.
- يتكون الفايتوكروم من شكلين يتحوَّل كلٌّ منهما إلى الآخر، هما: الشكل P_r غير النَّشط يستجيب للضَّوء الأحمر، وشكل نشط P_{fr} يستجيب للضَّوء الأحمر البعيد.
- يتدخل P_{fr} في إنبات البذور، واستطالة المجموع الخضري، ورصد المسافة بين النباتات.
  - إنبات البذور يُثبِّطه الضَّوء الأحمر البعيد، ويُحفِّزه الضَّوء الأحمر.
  - تحدث الاستطالة في القمة عندما تستطيل منطقة السلاميات؛ لأنَّ الضَّوء الأحمر غير مُتوافر.
  - تتسلّم النباتات المُكتظة الضَّوء الأحمر البعيد من النباتات المُجاورة، وهذا يزيد ارتفاع النبات بحثًا عن ضوء الشَّمس.
- يُمكن لـ P_{fr} أن يدخل النُّواة، وأن يرتبط مع البروتينات الأخرى، ما يُؤدي إلى التعبير عن الجينات التي يتحكَّم فيها الضَّوء (الشكل 41-4).
- يُمكن لـ P_{fr} أيضًا أن يعمل من خلال مسار الإشارة الذي يستخدم مفسفر البروتين، وذلك بفسفرة حمض أميني يحفّز بدوره سلسلة من عوامل الاستنساخ (الشكل 41-5).
- يتم التَّحكم في كمية P_{fr} عن طريق تحطيم البروتين داخل جسيم تحطيم البروتين.
- التَّأوداتُ الضوئيّةُ استجاباتُ نموٍّ أحادية الاتجاه للسِّيقان نحو الضَّوء ذي اللَّون الأزرق.
- الإيقاعات اليومية مُستقلة عن الضَّوء، ولكنها تُنظم الدَّورة اليومية من خلال عمل الفايتوكروم ومُستقبلات الضَّوء الأزرق.

41-2 الاستجابات للجاذبية

التَّأوّدُ الأرضيُّ هو استجابةُ النّبات لمجال الجاذبية الأرضية.

- يُعتقد أنَّ سبب التَّأوّد الأرضي هو الدَّور المُشترك لكل من بلاستيدات النَّشا التي تغطس نحو مركز الجاذبية في الخلايا النباتية وهرمون الأوكسين (الأشكال 41-9 و 41-10).
- تُظهر المجاميع الخضرية تأودًا أرضيًّا سلبيًّا؛ لأنَّ الأوكسين يتراكم في الجهة السُّفلية من السَّاق، مُسبِّبًا استطالة خلوية غير مُتناظرة وانحناء السّاق إلى الأعلى.
- تمتلك الجذور تأودًا أرضيًّا موجبًا؛ لأنَّ الخلايا عند الجهة السُّفلى في قمة الجذر المُتَّجه أفقيًّا تكون أقل استطالة من الخلايا التي عند الجهة العُليا من الجذر.

41-3 الاستجابات للمُنبهات الميكانيكية

استجابات النّبات للَّمس وللمُنبه الميكانيكي يُمكن أن تكون دائمة أو منعكسة (قابلة للرجوع).

- استجابات النّبات للَّمس هي نموّ اتجاهي دائم للنبات استجابة لمُنبه فيزيائي، وتؤدي إلى عملية التَّشكل اللَّمسي.
- الاستجابة اللَّمسية مُستقلة عن اتجاه المُنبهات، وتنتُج عادةً عن تغيُّرات في ضغط الامتلاء. في بعض النباتات، يتبع الاستجابات اللَّمسية تغيُّرات في النّموّ.
- الاستجابة المُحفَّزة باللَّمس تنتُج عن تغيُّرات في ضغط الامتلاء الناجم عن إشارة كهربائية يتبعها فقدان K^+ من الخلايا إلى الوسائد.
- يُمكن للضَّوء أن يُحفِّز تغيُّرات في ضغط الامتلاء، ما يؤدي إلى تتبُّع الورقة للشَّمس، وتفتُّح الأزهار، وحركات النَّوم في الأوراق.

41-4 الاستجابات للماء ولدرجة الحرارة

عندما يُؤثِّر توافر الماء ودرجة الحرارة في النباتات، يُمكن للاستجابات أن تكون قصيرة الأمد أو طويلة الأمد.

- يُؤدي السُّكون إلى توقُّف النّموّ عندما تُصبح الظُّروف البيئية صعبة.
- يحدث فَصْل الأوراق في الأشجار مُتساقطة الأوراق حالما تدخل فترات درجات الحرارة المُنخفضة ويكون توافر الماء محدودًا.
- يسمح تكوُّن البذور للأجنة أن تعيش فترات زمنية طويلة حتى تُصبح الظُّروف البيئية مُناسبة (الشكل 41-17).
- تستجيب النباتات لدرجات الحرارة المُنخفضة عن طريق زيادة عدد الدهون غير المُشبعة في الغشاء البلازمي، أو عن طريق تقليل تكوُّن بلورات الثَّلج في الفراغات خارج الخليّة، أو بإنتاج بروتينات مُضادة للتَّجمد.
- تُنتج النباتات بروتينات الصَّدمة الحرارية عند تعرُّضها لدرجات حرارة عالية.
- يُمكن للنباتات أن تتحمَّل درجات الحرارة المُميتة بطريقة ما عن طريق تطوير تحمُّل حرارة مكتسبة عندما تزداد درجات الحرارة بالتَّدريج.

41-5 الهرمونات وأجهزة الإحساس

الهرمونات التي تحفّز نموّ النباتات تتوافق مع التَّغيُّرات في البيئة.

- الهرمونات مواد كيميائية تتكوَّن في جزء مُعيَّن من النّبات، وتنتقل إلى جزء آخر، حيث تُسبِّب استجابات فسيولوجية أو تطوّريّة.
- ينتُج الأوكسين في القمم المرستيمية والأجزاء غير النَّاضجة للنبات، ويؤثر في استنساخ DNA عن طريق الارتباط بالبروتينات. تُشجِّع الأوكسينات استطالة السَّاق، وتكوين الجذور العرضية، وتمنع فَصْل الأوراق، وتشجِّع انقسام الخليّة، وإنتاج الإيثيلين وسكون البراعم الجانبية. استُعملت الأوكسينات المخلقة في الزِّراعة والبستنة للتَّحكم في تطور النّبات والثِّمار وكذلك بوصفه مُبيد أعشاب.
- السايتوكاينينات هي بيورينات تنتُج في القمم المرستيمية للجذر والثِّمار غير النَّاضجة. إنَّها تُحفِّز تكوين أو تنشيط بروتينات ضرورية للانقسام المُتساوي عندما تكون الأوكسينات موجودة، وتُشجِّع نموّ البلاستيدات الخضراء، وتُؤخِّر هرم الورقة، وتُحفِّز تكوين البراعم (الشكل 41-27).
- تنتُج الجبريلينات من قمم الجذور والمجموع الخضري، والأوراق الفتية، والبذور. إنها تُشجِّع استطالة السَّاق، وتُشجِّع إنتاج الأنزيمات في البذور النامية. تعمل الجبريلينات في السَّرخسيّات بوصفها فرمونات.
- البراسينوستيرويدات (ستيرويدات اللفت) هي ستيرويدات تنتج في حبوب اللُّقاح، والبذور غير النَّاضجة، والمجاميع الخضرية، والأوراق، ولها وظائف مُتداخلة مع الأوكسينات والجبريلينات وتُؤثر في تطور الأنسجة الوعائية واستقطاب الغشاء.
- تُطلق الأوليغوساكارينات (قليلة التّسكّر) من الجُدران الخلوية عن طريق أنزيمات تُفرزها مُسببات المرض، وتُشجِّع استجابات دفاع ضد مُسبب المرض. ويُمكن لها أن تُثبِّط الاستطالة التي يُحفِّزها الأوكسين، وتُؤثِّر في الطِّراز الشَّكلي في النَّسيج المُتجدِّد لنبات التَّبغ، وتمنع تكوين الجذور، وتُحفِّز إنتاج الأزهار.
- ينتُج الإيثيلين من الجذور، والقمم المرستيمية للمجموع الخضري، والأزهار الهرمة، والثِّمار النَّاضجة. إنَّه يتحكم في فَصْل الأوراق، والأزهار، والثِّمار؛ ويُشجِّع نضج الثِّمار؛ ويُثبِّط استطالة السَّاق والجذور؛ وربما يُشجِّع الاستجابة إلى هجمات مُسبِّبات الأمراض وآكلات الأعشاب.
- ينتُج حمض الأبسيسيك (حمض الفصل) من الأوراق الخضراء النَّاضجة، والثِّمار، وقمم الجذور، والبذور. إنَّه يُثبِّط نموّ البراعم، ويُشجِّع سكون البذور، ويتحكَّم في إغلاق الثُّغور، ويُثبِّط تأثير الهرمونات الأخرى.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

1. إذا عرِّضت بذورًا لسلسلة من الضَّوء الأحمر والضَّوء الأحمر البعيد، أيّ من الأضواء الآتية سيُؤدي إلى إنبات البذور:
   أ. الأحمر؛ الأحمر البعيد.
   ب. الأحمر البعيد؛ الأحمر.
   ج. الأحمر؛ الأحمر البعيد؛ الأحمر؛ الأحمر البعيد؛ الأحمر؛ الأحمر البعيد؛ الأحمر؛ الأحمر البعيد.
   د. لا شيء مما ذكر.
2. المثال الصحيح لكل من التَّشكُّل الضَّوئيّ والتّأوّد الضَّوئيّ هو:
   أ. التّأوّد الضَّوئيّ نموّ نحو الضَّوء الأزرق، والتَّشكل الضَّوئيّ نموّ نحو الضَّوء الأحمر.
   ب. التّأوّد الضَّوئيّ نموّ نحو الضَّوء الأزرق، والتَّشكل الضَّوئيّ إنبات يُحفِّزه الضَّوء الأحمر.
   ج. التّأوّد الضَّوئيّ نموّ نحو الضَّوء الأحمر، والتَّشكل إنبات يُحفِّزه الضَّوء الأزرق.
   د. التّأوّد الضَّوئيّ حركة نحو الضَّوء الأزرق لا تتضمَّن نموًّا؛ التَّشكل الضَّوئيّ حركة نحو الضَّوء الأحمر الذي لا يتضمَّن نموًّا.
3. إذا أردت زراعة بذور نبات رشاد الجدران يمتلك طفرة لا تنمو في العتمة (*det2*) وأبقيتها في صندوق معتم، فإن الذي سيحصل هو:
   أ. ستنبُت البذور بشكل طبيعي، ولكن النبات لن يكون طويلًا والتوائيًّا في أثناء بحثه عن مصدر الضَّوء.
   ب. ستفشل البذور بالإنبات بسبب عدم وجود الضَّوء.
   ج. سوف تنبت الجذور، والنّبات سيكون طويلًا والتوائيًّا في حال بحثه عن مصدر الضَّوء.
   د. ستنبُت البذور، وسيموت النّبات مُباشرة؛ لأنَّه لا يستطيع أن يُكوِّن السُّكريات في العتمة.
4. واحدة من الجمل الآتية غير صحيحة بالنِّسبة إلى الفايتوكروم:
   أ. P_r يتحوَّل إلى P_{fr} عندما يتعرَّض إلى اللَّون الأحمر.
   ب. P_{fr} هو الشَّكل النَّشط حيويًّا للفايتوكروم.
   ج. يُحفِّز الفايتوكروم كثيرًا من الاستجابات عن طريق التَّحكم في التَّعبير الجيني.
   د. يتحكم الفايتوكروم في مُعظم إنبات البذور في النباتات.
5. عادةً ما نعتقد خطأ أن النباتات لا تتحرك في بيئتها. كثير من النباتات مثل، أوراق الفول، تُظهر حركات يومية لرفع قدرتها على امتصاص الطَّاقة الضَّوئية. هذه الحركات اليومية سببها:
   أ. تغيُّرات في امتلاء خلايا محددة.
   ب. نموّ خلايا محددة.
   ج. انقباض العضلات في الأوراق.
   د. تغيُّر درجة الحرارة في البيئة.
6. عندما درس تشارلز وفرانسيس داروين التّأوّد الضَّوئيّ في النباتات، اكتشفا أنَّ:
   أ. الأوكسين مسؤول عن النّموّ المُعتمد على الضَّوء.
   ب. رصد الضَّوء تمَّ عن طريق قمة المجموع الخضري للنبات.
   ج. رصد الضَّوء تمَّ عن طريق المنطقة أسفل قمة المجموع الخضري للنبات.
   د. الضَّوء الأحمر فقط يحفِّز التّأوّد الضَّوئيّ.
7. يُشجِّع الأوكسين نموّ النّبات نحو مصدر الضَّوء عن طريق:
   أ. زيادة سرعة انقسام الخلايا على الجهة الظَّليلة من السَّاق.
   ب. تقصير الخلايا على الجهة المُعرَّضة للضَّوء من النّبات.
   ج. استطالة الخلايا على الجهة الظَّليلة من السَّاق.
   د. تقليل سرعة انقسام الخلايا على الجهة المُضاءة من السَّاق.
8. واحدة من الجمل الآتية غير صحيحة عن الأوكسين:
   أ. يتحرَّك عادةً إلى الأسفل في النّبات.
   ب. لا نعرف كيف يشترك الأوكسين في إشارات ترميز الخليّة.
   ج. عادةً ما يُنشِّط أحماض الجدار الخلوي.
   د. أشهر أشكاله هو إندول حمض الأسيتيك.
9. واتتك فكرة ذكية لتوسيع ميزانية بقالتك بشراء كميات كبيرة من الفواكه الخضراء، ومن ثَمَّ خزنها في حقيبة نفختها مثل البالون. كلما احتجت إلى فاكهة، تُخرجها من الحقيبة، وسوف تنضج كالمُعجزة. سبب ذلك هو:
   أ. الحقيبة ستمنع الضَّوء من الوصول إلى الفاكهة، لذلك لن تنضج.
   ب. ستبقي الحقيبة الفاكهة باردة، لذلك لن تنضج.
   ج. المُستويات العالية من CO_2 في الحقيبة ستمنع النُّضج.
   د. المُستويات العالية من O_2 في الحقيبة ستمنع النُّضج.
10. إذا زرعت خطأً نبات طفرة من فصيلة الشَّعير لا يستطيع تكوين هرمون حمض الأبسيسيك، فإن الذي سيحدث هو:
   أ. ستستطيل المجاميع الخضرية بشكل كبير، وستسقط؛ لأنَّها لن تدعم بعضها.
   ب. لن تستطيل المجاميع الخضرية بشكل طبيعي، وسوف تحصل على نبات قصير.
   ج. ستنمو البذور قبل أوانها.
   د. ستسقط الأوراق عن النّبات.
11. مثلما يُعاكس الأوكسين والسايتوكاينين بعضهما، الهرمون الذي يُعاكس هرمون الجبريلين، هو:
   أ. إيثيلين.
   ب. براسينوستيرويد.
   ج. حمض الأبسيسيك.
   د. أوليغوساكارين.
12. تُستعمل الجبريلينات لزيادة إنتاجية العنب؛ لأنَّها:
   أ. تجعل الثِّمار أكبر عن طريق تحفيز انقسام الخليّة داخل الثَّمرة.
   ب. تزيد من طول السّلاميّات لكي تصبح للثِّمار مساحة أكبر لتنمو.
   ج. تزيد من عدد الأزهار المُنتَجة، وبهذا تزيد أعداد الثِّمار.
   د. لا شيء مما ذُكر.
13. أيّ من الآتية ربما لا يُشاهد في نبات ينمو داخل مكوك فضاء في الفضاء:
   أ. التّأوّد الأرضي. ب. التّأوّد الضَّوئيّ.
   ج. الإيقاعات اليومية. د. التَّشكُّل الضَّوئيّ.

أسئلة تحدٍّ

1. ناقش التَّشابهات والفُروق بين التّأوّد اللَّمسي والحركة الامتلائية.
2. قارن بين الآليات التي تستخدمها الحيوانات والنباتات لتحمُّل البيئات الصعبة بالتَّفكير في استجابة حيوانية مُشابهة لكل مما يأتي:
   أ. السُّكون. ب. التَّشكُّل اللَّمسي.
   ج. الفَصْل. د. التّأوّد الأرضي.
3. العُقدُ الشَّجريةُ التي تُسبِّبها غالبًا نموات ورمية على جذع الأشجار وفروعها، مُقدرةٌ وثمينةٌ جدًا من قِبَل عمال الأخشاب بسبب نمطها الحُبيبي الجميل. إن أردت أن تُؤسِّس "مزرعة للعُقد الشَّجرية"، كيف يُمكنك أن تفعل هذا؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

الفصل 42

التّكاثر في النّباتات
Plant Reproduction

مقدّمة

النجاح التّطوريّ المدهش للنباتات الزّهريّة يمكن ربطه مع طرق تكاثرها الجديدة. في هذا الفصل، سنستعرض طرق التّكاثر في النّباتات مغطاة البذور، وكيف أسهمت صفاتها الفريدة– أزهار وثمار– في نجاحها. هذه، بشكل جزئي، قصة التّطور المترافق للنباتات والحيوانات التي تؤكد تنوعًا وراثيًّا أكبر عن طريق توزيع جاميتات النّباتات بشكل واسع. في بيئة مستقرة، على كلّ حال، هناك إيجابيات للإبقاء على هذا الوضع وراثيًّا؛ فالتكاثر اللاجنسيّ، مثلًا، هو طريقة تنتج أفرادًا من السلالة نفسها. الانحراف غير الطبيعيّ نحو التّكاثر الجنسيّ في بعض النّباتات الزّهريّة يتبعه شيخوخة وموت النبات الأصل.

موجز المفاهيم

42-1 التكوين الجنيني التكاثري

- *الانتقال إلى المقدرة الإزهارية يدعى تحول المرحلة.*
- *بيّنت الطفرات كيفية التحكم في تحوّل المرحلة.*

42-2 إنتاج الأزهار

- *تعتمد المسارات المعتمدة على الضّوء على طول الفترة الضّوئيّة.*
- *يرتبط المسار المعتمد على درجة الحرارة بالبرودة.*
- *يحتاج المسار المعتمد على الجبريلين إلى مستويات متزايدة من الهرمون.*
- *المسار الذاتي غير معتمد على الأدلة البيئية.*
- *تُنشط جينات هوية المرستيم الزهري جينات هوية الأعضاء الزّهريّة.*

42-3 تركيب الأزهار وتطوّرها

- *نشأت الأزهار في مغطاة البذور.*
- *تنتج الجاميتات في النبات الجاميتي للأزهار.*

42-4 التّلقيح والإخصاب

- *كانت النّباتات البذرية الأولى تلقّح عن طريق الرّيح.*
- *نشأت الأزهار والملقّحات الحيوانية بشكل متزامن.*
- *استمرت بعض النّباتات الزّهريّة في استعمال الرياح للتلقيح.*
- *يُفضل التّلقيح الذاتي في الظّروف المستقرة.*
- *شجعت إستراتيجيات تطورية عدة التلقيح الخارجي.*
- *تتعرض مغطاة البذور لإخصاب مزدوج.*

42-5 التّكاثر اللاجنسيّ

- *يتضمن التّكاثر اللاإخصابي تطور أجنة ثنائية العدد الكروموسومي.*
- *في التّكاثر الخضري، تنشأ نباتات جديدة من أنسجة لاتكاثرية.*
- *يمكن استنسال نباتات من خلايا معزولة في المختبر.*

42-6 فترات حياة النبات

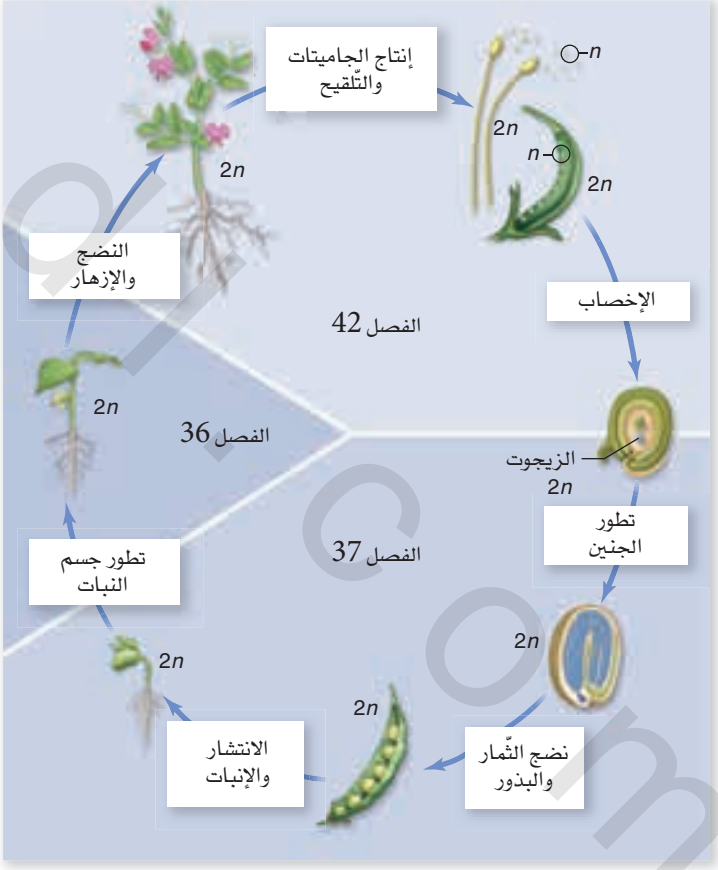
- *تعيش النّباتات المعمّرة سنوات عدة.*
- *تنمو النّباتات الحولية، وتتكاثر، وتموت في سنة واحدة.*
- *تتبع النّباتات ثنائية الحول دورة حياة مدتها سنتان.*

1-42 التكوين الجنيني التكاثري

في الفصل الـ(30)، لاحظنا أن مغطاة البذور تمثل ابتكارًا تطوريًّا بإنتاجها للأزهار والثّمار. وفي الفصل الـ (36)، وضحنا التكوين الجنيني في الشكل، أو **التشكل Morphogenesis**، الذي تخضع له البذرة النامية لكي تصبح نباتًا خضريًّا. في هذا الجزء، سوف نصف التّغيّرات الإضافية التي تحدث في النبات الخضري لإنتاج التراكيب المحكمة التفصيل المرتبطة بالإزهار (الشكل 42-1).

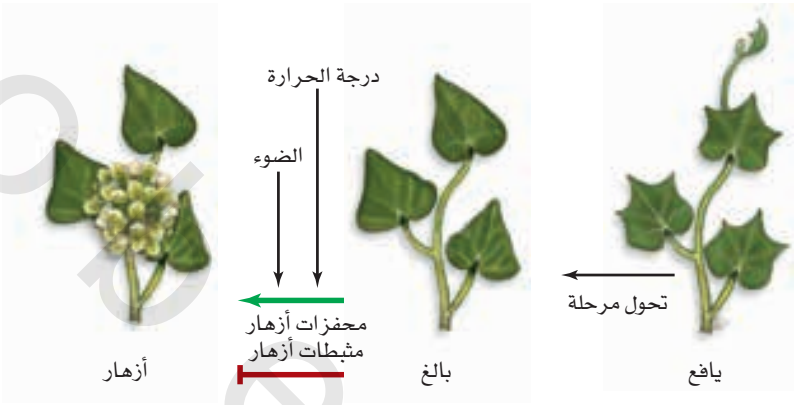
تدخل النّباتات عبر تغيرات جنينية تؤدي إلى البلوغ التكاثري تمامًا مثل الكثير من الحيوانات. هذا التّغيّر في التكوين الجنيني من مرحلة اليافع إلى مرحلة البالغ نراه في عملية تحوّل أبي ذنيبة إلى ضفدع بالغ، أو من يرقة إلى فراشة يمكنها بعد ذلك أنْ تتكاثر. تخضع النّباتات لتحول مشابه يؤدي إلى إنتاج الزّهرة. على عكس الضفدع اليافع الذي يفقد ذيله، تستمر النّباتات بإضافة تراكيب إلى تراكيب موجودة مع أنسجتها المرستيمية.

تحدد عمليات منظمة بدقة زمان ومكان تكوّن الأزهار. إضافة إلى هذا، يجب أن تمتلك النّباتاتُ غالبًا القدرةَ على الردّ على الإشارات الداخلية والخارجية التي تنظم الإزهار. وعندما تصبح النّباتات مؤهّلة للتكاثر، يحدد خليط من العوامل – من ضمنها الضّوء، ودرجة الحرارة وإشارات داخلية مثبطة ومحفزة – متى تُنتَج الزّهرة (الشكل 42-2). تشغّل هذه الإشارات جينات تتحكم في تكوين الأعضاء الزّهريّة – السبلات والبتلات، والأسدية، والكرابل. وحالما تمتلك الخلايا



الشكل 42-1

دورة حياة نبات مزهر (مغطاة البذور)



الشكل 42-2

العوامل المشتركة في تنشيط الإزهار. هذا النموذج يوضح الأحداث البيئية والداخلية التي تجعل مرستيم المجموع الخضري يبدأ بالإزهار. خلال تحول المرحلة، يكتسب النبات القابلية للاستجابة لإشارات الإزهار.

تعليمات لكي تصبح عضوًا زهريًّا محددًا، فإنّ هناك سلسلة تفاعلات تطورية تؤدي إلى التركيب ثلاثي الأبعاد لأجزاء الزّهرة. وسنذكر تفاصيل هذه العملية في الأجزاء المقبلة.

الانتقال إلى المقدرة الإزهارية يُدعى تَحَوُّلَ المرحلة

عند الإنبات، لا تتمكن معظم النّباتات من إنتاج الزّهرة، حتى لو كانت المؤشرات البيئية جميعها في حالتها المثلى. تسمح التّغيّرات التّطوريّة الداخلية للنباتات بالحصول على المقدرة على الاستجابة للإشارات الخارجية أو الداخلية (أو كلتيهما) التي تحفّز تكوين الزّهرة. يدعى هذا الانتقال **تَحَوُّلَ المرحلة Phase Change**.

يمكن لتحول المرحلة أن يكون واضحًا شكليًّا أو دقيقًا جدًا. ألقِ نظرة على شجرة بلوط أحمر أو أبيض في الشتاء: ستبقى الأوراق معلقة على الفروع السفلية حتى الربيع، فتسقطها البراعم الجديدة، في حين تكون الأوراق على الفروع العلوية قد سقطت مبكرًا (شكل42-3أ). حُفزت الفروع السفلية من مرستيم يافع. وكونها لم تستجب للإشارات البيئية، وتُسقط أوراقها، فإنّ هذا يشير إلى أنها فروع يافعة، ولم تقم بتحول المرحلة. وعلى الرغم من أن الفروع السفلية أقدم، فإن حالتها اليافعة أُسست عندما تحفزت، وأنها سوف لن تتغير.

يمتلك نبات اللبلاب أيضًا مرحلتي يافع وبالغ مميزتين في أثناء النّموّ (شكل 42-3ب). يحفِّز نسيج الساق الذي ينتجه مرستيم يافع تكوين الجذور العرضية التي تستطيع التسلق على الجدران. إذا نظرت إلى أبنية قديمة من القرميد مغطاة باللبلاب، ستلاحظ أن الفروع العلوية تتساقط؛ لأنها انتقلت إلى مرحلة النّموّ، وفقدت القدرة على إنتاج جذور عرضية.

من المهم ملاحظة أنه على الرّغم من أنّ النبات قد وصل مرحلة البلوغ من التّطور، فإنه ربما ينتج تراكيب تكاثرية أو لا ينتجها. وقد تكون هناك عوامل أُخرى ضرورية لتحفيز الإزهار.

الشكل 42-3

أ.

ب.

تحول المرحلة. أ. الفروع السفلية لشجرة البلوط هذه تمثل مرحلة اليافع في التّطور؛ تُبقي (تحافظ) على أوراقها في الشتاء. الأوراق السفلية غير قادرة على تكوين طبقة فصل لتنفصل عن الشجرة في الخريف. مثل هذه التّغيّرات الواضحة هي علامات لتحول المرحلة، ولكن الاختبار الحقيقي هو ما إذا كان النبات قادرًا على الإزهار أم لا. ب. لبلاب يافع (يسار) يكوِّن جذورًا عرضية، ويمتلك ترتيبًا ورقيًّا متبادلًا. لبلاب ناضج (يمين) يفتقد الجذور العرضية، ويملك ترتيب أوراق حلزونيًّا، ويمكن أن يكوّن الأزهار.

بيّنت الطفرات كيفية التحكم في تحوّل المرحلة

بشكل عام، إن عملية الرجوع من مرحلة البالغ إلى مرحلة اليافع لنبات ما أسهل من تحول المرحلة تجريبيًّا (في المختبر). فمعالجة النبات بهرمون الجبريلين والتقليم الجائر يمكن أن يحدث هذا الرجوع. في الحالة الأخيرة، يحدث نموّ خضري جديد، كما يحدث عندما تُقَلَّمُ شجيرات معينة، ومن ثم تُورق مرة أُخرى في أثناء النّموّ الجديد.

طفرة الزّهرة الجنينية (*emf*) لنبات رشاد الجدران *Arabidopsis* تزهر على الفور تقريبًا (الشكل 42-4)، وهذا يتوافق مع فرضية أن الأليل البري يثبط الإزهار. عندما ينضج النبات البري، يقل تعبير الجين *EMF*. هذا الاكتشاف يشير إلى أن الإزهار هو الحالة الطبيعية (السائدة)، وأن آليات نشأت لتؤخر الإزهار. هذا التأخير على ما يبدو يسمح للنبات بخزن طاقة أكثر لتخصيصها للتكاثر.

يأتي مثال على تحفيز الانتقال من اليافع إلى البالغ من التعبير الزائد لجين ضروري للإزهار موجود في كثير من الأنواع. هذا الجين، (*LFY*) *LEAFY*، تم استنساخه في رشاد الجدران، وتم تغيير مُحَفِّزه (مثيره) إلى محفِّز فيروسي ما أدى إلى استنساخ عالٍ وثابت لجين *LFY*. ثم تم إدخال جين *LFY* مع المحفز الفيروسي إلى خلايا الحور الرجراج المزروعة التي تستعمل لإعادة توليد النبات. عندما تم التعبير عن جين *LFY* بشكل زائد في الحَوْر، حدث الإزهار في أسابيع بدلًا من سنوات (الشكل 42-5).

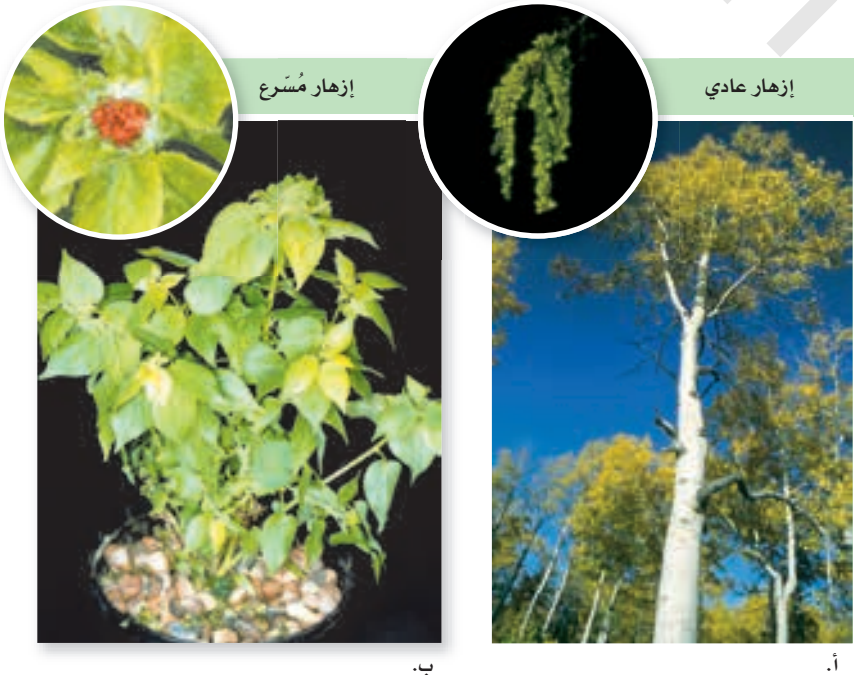
يحتاج تحوّل المرحلة إلى كلّ من إشارة تحفيزية كافية، ومقدرة على التقاط الإشارة. تكتسب بعض النّباتات مقدرة في المجموع الخضري لالتقاط الإشارة على درجة معينة من الشدة. في حين تكتسب نباتات أُخرى المقدرة على إنتاج إشارة تحفيزية، أو تقليل إشارة، أو إشارات تثبيطية.

كما ذكرنا سابقًا، ينشأ تحول المرحلة في نبات بالغ، ولكن ليس بالضرورة نبات مزهر. المقدرة على التّكاثر متميزة عن التّطور الجنيني التكاثري الحقيقي. ويعتمد إنتاج الأزهار على عوامل عدة، سنذكرها لاحقًا.

يتضمن التّطور التكاثري في النّباتات تحول المرحلة من الشكل اليافع إلى الشكل البالغ. يؤدي هذا التّغيّر إلى نباتٍ مؤهل لإنتاج الأزهار.

الشكل 42-4

زهرة جنينية (*EMF*) تمنع الإزهار المبكر. نباتات بها طفرة ينقصها بروتين *EMF* وتزهر حالما تنبت. تمتلك الأزهار كرابل مشوهة، وكذلك تراكيب زهرية ناقصة بالقرب من الجذور.



أ.

ب.

الشكل 42-5

التعبير الزائد لجين الإزهار يمكن أن يسّرع من تحوّل المرحلة. أ. في العادة، تنمو شجرة الحَوْر سنوات عدة قبل أن تنتج أزهارًا (انظر الصورة الصغيرة). ب. يُسبب التعبير الزائد عن جين الإزهار لنبات رشاد الجدران، *LEAFY*، الإزهار السريع في الحَور المعدّل وراثيًّا (انظر الصورة الصغيرة).

2-42 إنتاج الأزهار

تم التّعرّف إلى أربعة مسارات للإزهار متحكم فيها وراثيًّا، هي: (1) المسار المعتمد على الضَّوء. (2) المسار المعتمد على درجة الحرارة. (3) المسار المعتمد على الجبريلين . (4) المسار الذاتي.

يمكن أن تعتمد النّباتات بشكل أساسي على مسار واحدٍ، ولكن المسارات الأربعة كلها يمكن وجودها.

يمكن للبيئة أن تُشجع الإزهار أو تثبطه، وفي بعض الأحيان، يمكنها أن تكون محايدة. فمثلًا، زيادة فترة الإضاءة يمكنها أن تشير إلى أن نهارات الصيف الطويلة قد وصلت بمناخ معتدل وظروف مناسبة للتكاثر. في حالات أُخرى، تعتمد النّباتات على الضَّوء لتراكم كميات كافية من السكروز لتزويد التّكاثر بالطاقة، لكنها تزهر دون اعتماد على طول النّهار.

يمكن لدرجة الحرارة أيضًا أن تُستخدم بوصفها إشارة. **الارتباع Vernalization** هو الحاجة إلى فترة تبريد مفاجئ للبذور والمجاميع الخضرية لكي يَحْدُث الإزهارُ، هذه العملية تؤثِّر في المسار المعتمد على درجة الحرارة. ومن الواضح أن النجاح التكاثري لن يكون محتملًا وسط عاصفة ثلجية.

على افتراض أن التحكم في التكاثر نشأ أولًا في بيئات استوائية أكثر ثباتًا، فإنّ الكثير من السيطرة المعتمدة على طول النّهار وعلى درجة الحرارة نشأت عندما استعمرت النّباتات مُناخات أكثر اعتدالًا.

إن تعقيد مسارات الإزهار بُحث من الناحية الفسيولوجية تمامًا كما في تغير المرحلة، ويوفر تحليل طفرات إزهارية استكشافًا لآليات مسارات الإزهار. إنَّ كثرة مسارات الإزهار تضمن تَكَوُّنَ جيلٍ آخر.

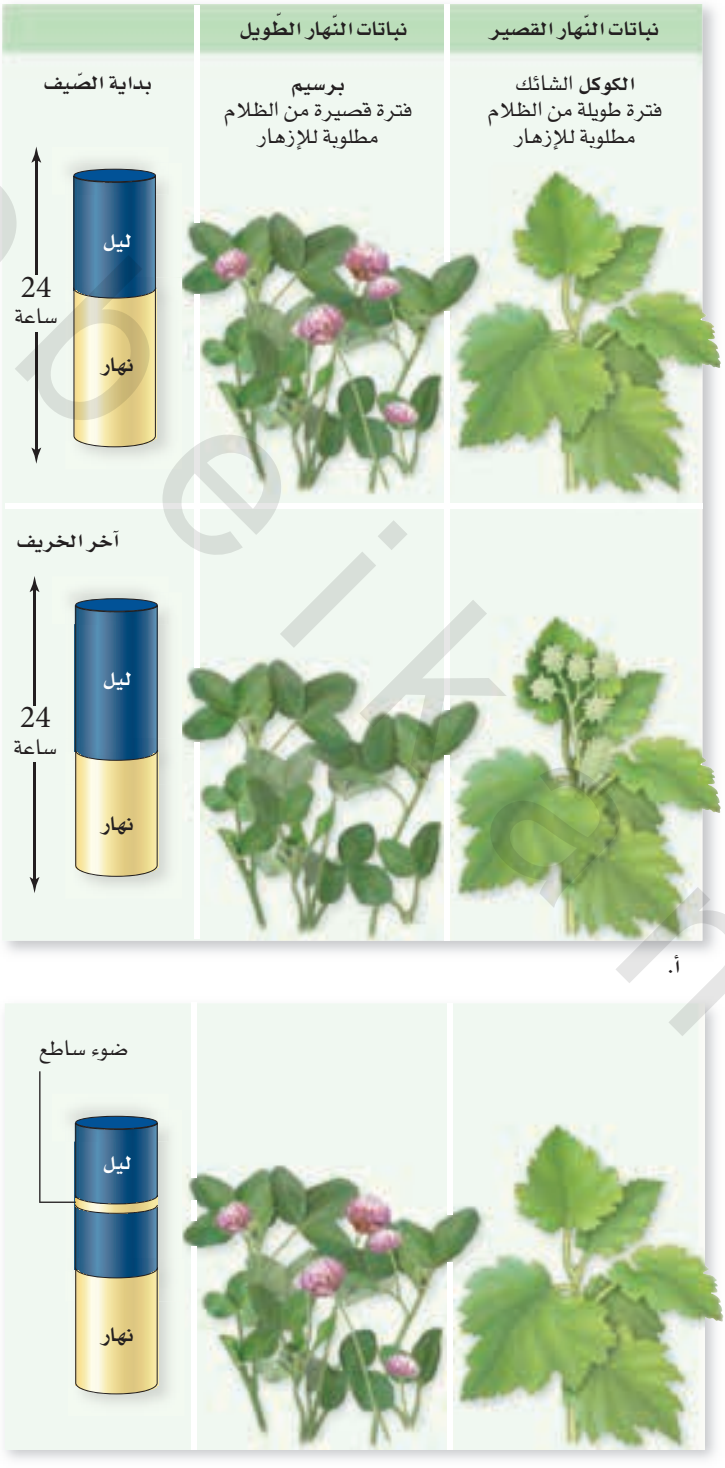
تعتمد المسارات المعتمدة على الضَّوء على طول الفترة الضّوئيّة

يحتاج الإزهار إلى الكثير من الطاقة المتراكمة عن طريق البناء الضّوئيّ. لهذا، تحتاج النّباتات جميعها إلى الضوء من أجل الإزهار، ولكن هذا منفصل عن مسار الإزهار المعتمد على **طول الفترة الضّوئيّة Photoperiodic**. ترتبط نواحي النّموّ والتّطور في معظم النّباتات بالتغيرات بنسبة الضَّوء إلى الظلام في الدورة اليومية ومدتها 24 ساعة (طول النّهار).

في الفصل السابق، تعلمت أن كثيرًا من النّباتات تمتلك إيقاعات يومية تؤثّر في حركات الأوراق والتراكيب الأُخرى. على كلّ حال، تكون الدورة اليومية التي مدتها 24 ساعة منفصلة عن التّغيّرات في طول الفترة الضّوئيّة الذي يؤثِّر في الإزهار. توفر هذه الحساسية لطول الفترة الضّوئيّة آلية للمخلوقات الحية للاستجابة إلى التغيرات الفصلية في نسبة النّهار إلى الليل. يتغير طول النّهار مع الفصول، فكلما كانت المنطقة أبعد عن خط الاستواء، زاد التّنوّع في طول النّهار.

نباتات النّهارين: القصير والطّويل

تقع استجابات النبات الإزهارية لطول النّهار في مجاميع أساسية عدة. في **نباتات النّهار القصير Short-Day Plants**، يتحفز الإزهار عندما يصبح ضوء النّهار أقصر من الطول الحرج (الشكل 42-6). أما في **نباتات النّهار الطّويل Long-Day Plants**، فيبدأ الإزهار عندما يصبح ضوء النّهار أطول. يبدأ الإزهار في نباتات أخرى، مثل نبات شب الليل، والورد، ونباتات أُخرى مستوطنة في المناطق المدارية، عند النضج بغض النظر عن طول النّهار، طالما حصل النبات على الكمية الكافية من الضَّوء للنمو الطبيعي. يشار إلى هذه النّباتات



الشكل 42-6

كيف يستجيب الإزهار إلى طول النّهار. أ. البرسيم (اللوحات الوسطى عموديًّا)، نبات طويل النّهار ينشطه الليل القصير على الإزهار في الربيع. الكوكل الشائك (اللوحات إلى اليمين)، نبات قصير النّهار، من خلال توزعه الطبيعي في شمال الكرة الأرضية، ينشطه الليل الطّويل على الإزهار في الخريف. ب. إن قطع الليل الطّويل في آخر الخريف عن طريق ضوء ساطع، يسبب عدم إزهار الكوكل الشائك، لكن نبات البرسيم سيبقى يزهر. وعلى الرّغم من أن المصطلحات تشير إلى طول النّهار، في كلّ حالة، إلا أن فترة الظلام المتواصلة هي التي تحدد متى سيحدث الإزهار.

نباتات اليوم المتعادل Day-neutral plants. هناك نباتات أُخرى، مثل اللبلاب، تملك فترتي تناوب ضوئي حرجتين؛ لن تزهر إذا كانت النهارات طويلة جدًا، ولن تزهر إذا كانت النهارات قصيرة جدًا.

على الرّغم من أن النّباتات تدعى نباتات النّهار الطويل ونباتات النّهار القصير، فإن كمية الظلام حقيقة هي التي تحدد فيما إذا كان النبات سيزهر أم لا. في **الأنواع طويلة النّهار أو قصيرة النّهار الإجبارية Obligate long – day or short–day species**، هناك فصل واضح بين الليالي القصيرة والطويلة، على التوالي. يحصل الإزهار في نباتات النّهار الطويل الإجبارية عندما يكون طول الليل أقل من الكمية القصوى للظلمة المطلوبة (طول النّهار الحرج) لتلك الأنواع. لنباتات النّهار القصير الإجبارية، يجب أن تتجاوز كمية الظلام طول الليل الحرج لتلك الأنواع.

يحدث الإزهار في نباتات النّهار القصير والطويل الأُخرى، سريعًا أو بطيئًا بالاعتماد على طول النّهار. هذه النّباتات التي تعتمد على مسارات إزهار أُخرى أيضًا، تدعى **نباتات طويلة النّهار وقصيرة النّهار الاختيارية Facultative long– day or short–day plants** لأن حاجتها إلى التناوب الضّوئيّ غير مطلقة، ونبات بازيلاء الحديقة مثال على نبات طويل النّهار اختياري.

إيجابيات التّحكّم في طول الفترة الضّوئيّة للإزهار

يسمح استعمال الضّوء للنباتات بالإزهار عندما تكون الظروف البيئية اللاحيوية مثلى، والملقحات متوافرة، والتنافس على المصادر مع النّباتات الأُخرى قليلٌ. فمثلًا، تزهر نباتات الرّبيع العشبية المدعوّة *Ephemerals* في الغابات قبل ظهور أوراق قمم الأشجار التي تحجب الضّوء اللازم للبناء الضّوئيّ. مثال آخر هو نبات الغابات الشمالية الشرقية المدعو (*Epigaea repens*)، يعرف أيضًا باسم زهرة أيار بسبب الوقت من العام الذي يزهر فيه.

على خطوط العرض الوسطى، تزهر معظم نباتات النّهار الطويل في الرّبيع وبدايات الصّيف؛ تشتمل الأمثلة على هذه النّباتات: البرسيم، والسوسن، والخس والسبانخ، والخطمي. تزهر نباتات النّهار القصير في العادة في أواخر الصيف والخريف؛ تشمل هذه النّباتات الأقحوانة، وعصا الذهب، والبونسيتة، والصويا، والكثير من الأعشاب، مثل عشبة الرجيد. يستخدم مربو النبات التجاري هذه الاستجابات لطول النّهار لإزهار النّباتات عند أوقات محددة. فمثلًا، يتم تعديل طول الفترة الضّوئيّة في البيت الزجاجي حتى تزهر نباتات البونسيتة في الوقت نفسه مع عطلة الشتاء (الشكل 42-7). وربما يحدد التوزيع الجغرافي لنباتات معينة استجابات إزهارها لطول النّهار.

آلية الإشارة الضّوئيّة

يتم الإحساس بطول الفترة الضّوئيّة من قبل أشكال عدة مختلفة من الفايتوكروم، وأيضًا من قبل جزيء حساس للضوء الأزرق (كربتوكروم). وقد تم مناقشة جزيء حساس للضوء الأزرق (فوتوتروبين) من نوع آخر في الفصل (41). يؤثّر الفوتوتروبين في التّشكّل العضويّ الضّوئيّ، ويؤثّر الكربتوكروم في استجابات طول الفترة الضّوئيّة.

يحفّز التّغيّر في الشكل في جزيء الفايتوكروم أو كربتوكروم الحساس للضوء سلسلة من الأحداث تؤدي إلى إنتاج الزّهرة. وهناك رابط بين الضّوء والإيقاع اليومي تنظمه ساعة داخلية تسهل الإزهار أو تثبّطه. على المستوى الجزيئي، تمتلئ الفجوات في المعلومات بين إشارة الضّوء وإنتاج الأزهار بسرعة، وتَمَّ الكشف عن آليات التحكم، فَوُجِدَ أنها معقدة جدًا.

التنظيم بطول الفترة الضّوئيّة لاستنساخ جين CO

نبات رشاد الجدران، الذي كما تعلم يُستعمل بشكل شائع في دراسات النبات،

الشكل 42-7

يمكن تعديل وقت الإزهار. التحكم في طول الفترة الضّوئيّة في البيوت الزجاجية يضمن أن زهرة البوينسيتيا قصيرة النّهار تُزهر في وقت إجازة الشتاء. حتى بعد تحفيز الإزهار، كثير من الأحداث التّطوريّة يجب أن تحدث لكي تُنتج أزهارًا خاصة محددة للنوع.

نبات طويل النّهار اختياري، ويزهر استجابة للضوء الأحمر البعيد والضّوء الأزرق. ينظم الفايتوكروم والسايتوكروم، وهما مستقبلات الضّوء الأحمر والأزرق، على التوالي، الإزهار عن طريق جين CONSTANS (CO). يتم المحافظة على مستويات دقيقة من بروتين *CO* بالتزامن مع الساعة اليومية، وينظم الفايتوكروم استنساخ *CO*. تكون مستويات mRNA الناتجة عن الجين *CO* قليلة في الليل، وتزداد مع دخول النّهار. إضافة إلى هذا، يتم تعديل مستويات بروتين *CO* من خلال عمل الكربتوكروم.

استقصاء

إذا كانت مستويات mRNA لجين CO تتبع نمطًا إيقاعيًا يوميًا، كيف يمكنك تحديد ما إذا كانت مستويات البروتين تنظمها آلية أُخرى غير الاستنساخ؟ ولماذا يكون مستوى إضافي آخر من التحكم ضروريًا؟

لقد أصبحت أهمية التنظيم بعد الاستنساخ واضحةً عبر دراسات على نباتات رشاد الجدران المعدّلة وراثيًا. تحتوي هذه النّباتات جين *CO* ملتحمًا مع مُحفِّز فيروسي يعمل بشكل دائم، وينتج مستويات عالية من mRNA الخاص بجين *CO* بغض النظر فيما إذا كان الوقت نهارًا أم ليلًا. لهذا، فإنّ عملية تنظيم استنساخ الجين *CO* عن طريق فايتوكروم A تم إلغاؤها عند التحام الجين مع المحفز الفيروسي. ومن العجيب أن مستويات بروتين *CO* ما زالت تتبع نمطًا يوميًا.

وعلى الرّغم من أن بروتين CO يُنتج نهارًا وليلًا، فإنّ مستويات CO أقل في الليل بسبب التكسير الهادف للبروتين. يضع اليوبكويتين علامة على بروتين CO، ويتم تكسيره عن طريق جسيمات هاضمة للبروتين كما ذكرنا في الفصل الـ(41) عن تَكَسُّر الفايتوكروم. يعمل الضّوء الأزرق من خلال الكربتوكروم على استقرار CO خلال النّهار، ويحميه من عمل اليوبكويتين، ومن ثم من التكسير.

التعبير عن الجين LFY و CO

CO عاملُ استنساخ يُنشّط جينات أُخرى، ويؤدي إلى التعبير عن جين *LFY*. وناقشنا في تحول المرحلة سابقًا في هذا الجزء، يُعَدُّ جين *LFY* أحد الجينات المهمة التي "تخبر" المرستيم أن يتحول إلى الإزهار. سوف نرى أن مسارات أُخرى أيضًا تدور حول هذا الجين. ستناقش الجينات التي يتحكم فيها *LFY* لاحقًا في هذا الفصل.

هرمون الفلوريجين – هرمون الإزهار المحيّر

تدل كمية وافرة من الأدلة على وجود مواد تُشجع الإزهار ومواد تُثبطه. فقد أوضحت تجارب التّطعيم أن هذه المواد يمكن أن تتحرك من الأوراق إلى المجاميع الخضراء. إن تعقيد تداخلاتها، وكذلك حقيقة أن رسائل كيميائية متعددة تشترك بشكل واضح، جعلت هذا البحث العلمي والتجاري المثير للاهتمام صعبًا جدًا. مثل البحث التاريخي عن "الكأس المقدسة"، يبقى وجود هرمون إزهار أمرًا نظريًّا مئة في المئة حتى بعد 50 عامًا من البحث العلمي.

أحد الاحتمالات المثيرة هو أن بروتين CO إشارةُ إزهار تنتقل بالتّطعيم، أو يؤثّر في مثل هذه الإشارة. لقد وُجِدَ أن CO في اللحاء، وأنه يتحرك خلال جسم النبات. عندما طُعِّمت مجاميع خضرية ذات طفرة لجين co مُتَنَحٍّ إلى أصول تكوّن CO، حدث الإزهار. ولأن CO موجود في اللحاء، فإن من المحتمل أن هذا هو البروتين الذي يتحرك في النبات الْمُطَعَّم لكي يسبب الإزهار. الاحتمال نفسه قائم بالدرجة ذاتها، على كلّ حال، وهو أن CO قد يؤثّر بشكل مباشر أو غير مباشر في عامل منفصل ينتقل بالتطعيم، وهو ضروري للإزهار.

من الواضح أن المعلومات عن طول النّهار التي يتم تجميعها عن طريق الأصباغ والأنظمة الضّوئيّة في الأوراق تنتقل إلى قمم المجاميع الخضرية. فإذا افترضنا وجود كثير من المسارات للإزهار، فإنّ إشارات متعددة ربما تُسَهِّلُ الاتصال بين الأوراق والمجاميع الخضرية. ونحن نعلم أيضًا أن الجذور يمكنها أن تكون مصدرًا مثبطًا للإزهار، مؤثرةً بذلك في نموّ المجموع الخضري.

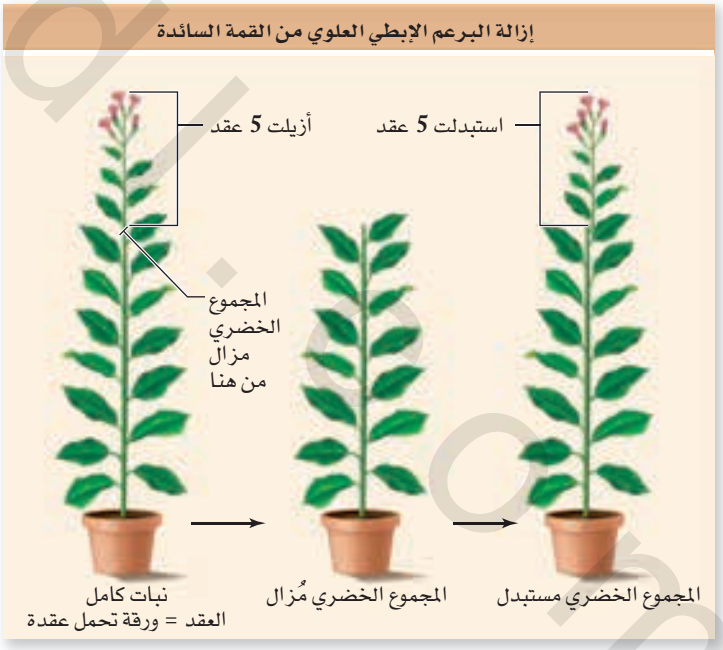
يرتبط المسار المعتمد على درجة الحرارة بالبرودة

يمكن لدرجة الحرارة المنخفضة أن تُسرع أو تسمح للإزهار في كثير من الأنواع. وكما هو الحال مع الضَّوء، يؤكد هذا الرابط البيئي أن النّباتات تزهر في أوقات أكثر مثالية.

تحتاج بعض النّباتات إلى فترة برد مفاجئ قبل الإزهار تدعى فترة الارتباع. تم اكتشاف هذه الظاهرة سنة 1930 على يد العالِم الأوكراني ت. د. لايسينكو عندما كان يحاول حلّ مشكلة تَعَفُّنِ قمح الشتاء في الحقول. لأن قمح الشتاء لا يزهر دون فترة تبريد مفاجئ، قام لايسينكو بتبريد البذور وزرعها في الرّبيع. نبتت البذور بنجاح، ونمت، وأنتجت حنطةً.

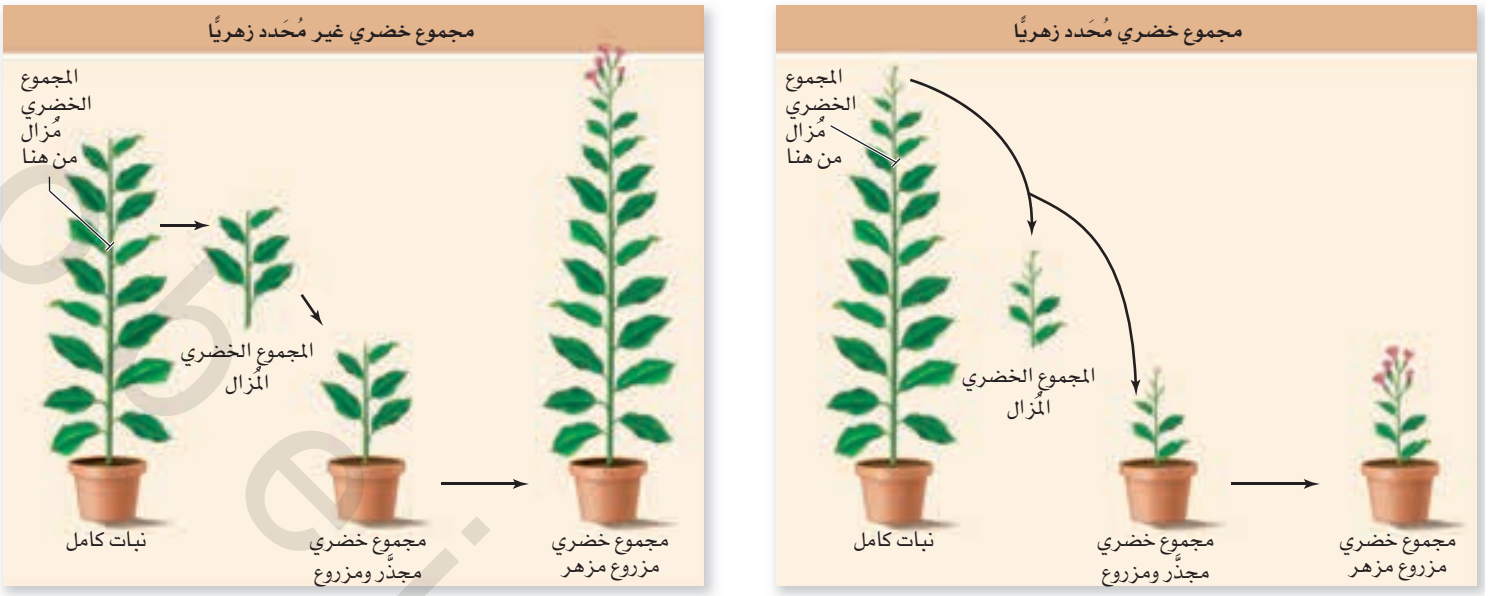
على الرّغم من أن هذا الاكتشاف مهم علميًّا، فقد أعلن لايسينكو بشكل خاطئ أنه حوّل نوعًا، هو قمح الشتاء، إلى نوع آخر؛ قمح الربيع، ببساطة عن طريق تعديل البيئة. دعمت الفلسفة الشيوعية في ذلك الوقت وجهة النظر هذه التي تشير إلى أن الشعب يمكنه تعديل الطبيعة بسهولة لزيادة الإنتاج. لسوء الحظ، نتجت مشكلات عدة كبيرة، من ضمنها إساءة معاملة علماء وراثة محترمين في الاتحاد السوفيتي السابق. إضافة إلى هذا، كان علمُ الوراثة ونظريةُ داروين في التّطور مشكوكًا فيهما في الاتحاد السوفيتي حتى منتصف 1960.

التبريد المفاجئ ضروري لبعض البذور أو النّباتات في مراحل متأخرة من التكوين الجنيني. لقد أشارت دراسة طفرات في نباتي رشاد الجدران والبازيلاء إلى أن التّبريد المفاجئ هو مسار إزهار منفصل.



الشكل 42–8

يمكن للنباتات أن "تعد". عندما تتحرر البراعم الإبطية من سيادة القمة النامية عن طريق إزالة المجموع الخضري الرئيس، في نباتات تبغ مزهرة متعادلة النّهار، فإنها تستبدل العدد نفسه من العقد التي كان ينتجها المجموع الخضري الأساسي.



الشكل 42-9

يمكن للنباتات أن "تتذكر". عند نقطة معينة خلال عملية الإزهار، تصبح المجاميع الخضرية ملتزمة بالإزهار. هذا يسمى التحديد الزهري. أ. "تتذكر" المجاميع الخضرية المحددة زهريًا مواقعها عند زراعتها في أوانٍ زراعية. أي إنها تنتج عدد العقد نفسه الذي يمكن أن تعطيه لو زرعت على النبات، ومن ثم تزهر. ب. المجاميع التي لم تُحدد زهريًا بعد لا تستطيع تذكر كم عدد العقد التي تركتها، لذلك تبدأ بالعد من جديد. أي، إنها تنمو كنبتة صغيرة ثم تزهر.

يحتاج المسار المعتمد على الجبريلين إلى مستويات متزايدة من الهرمون

يتأخر الإزهار في نبات رشاد الجدران وبعض الأنواع الأُخرى بسب انخفاض مستويات الجبريلين. لذلك اقتُرح مسار الجبريلين للتشجيع على الإزهار، ولكن لغاية اليوم، لم يتمّ التّعرّف إلا على الأنزيمات الضرورية للتصنيع الحيوي للجبريلينات.

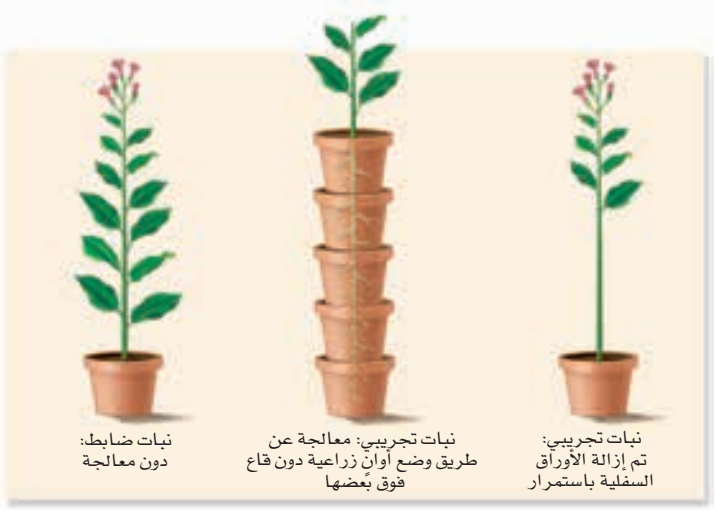
من المعلوم أن الجبريلينات تشجع التعبير عن الجين *LFY*. يرتبط الجبريلين في الحقيقة مع مُحفِّز جين *LFY*، لذلك فإنّ تأثيره في الإزهار يكون مباشرًا.

المسار الذاتي غير معتمد على الأدلة البيئية

لا يعتمد المسار الذاتي للإزهار على أدلة خارجية باستثناء التغذية الأساسية. يفترض أن هذا هو أول مسار تطور. تعتمد نباتات النّهار المتعادل غالبًا على المسار الذاتي بشكل أساسي، وهو الذي يسمح للنباتات "بالعد" و"التذكر".

مثلًا، سوف يُنْتِجُ حقلٌ من نباتات التبغ متعادل النّهار عددًا منتظمًا من البراعم قبل الإزهار. إذا نُزِعت المجاميع الخضرية لهذه النّباتات عند مواضع مختلفة، فإنّ البراعم الإبطية ستنمو معطيةً عددًا من البراعم مساويًا لما في الجزء المنزوع من المجموع الخضري (الشكل 42-8). ستتذكر البراعم الإبطية العلوية في نبات التبغ المزهر مكانها عند تجذيرها أو تطعيمها. تصبح قمة المجموع الخضري الطرفية ملتزمة أو محددة للإزهار قبل أربع عُقدٍ تقريبًا من بدء الإزهار الفعلي (الشكل 42-9). في بعض الأنواع الأخرى، هذا الالتزام أقل استقرارًا، أو يحدث لاحقًا.

كيف "تعرف" المجاميع الخضرية مكانها، وعند نقطة معينة "تتذكر" هذه المعلومة؟ لقد أصبح من الواضح أن إشارات تثبيطية ترسل من الجذور. فعندما وضعت أوانٍ زراعية دون قيعان بشكل متصل فوق نبات تبغ نامٍ، ثم مُلئت بالتراب، فإن الإزهار قد تأخّر بسبب تكوين الجذور العرضية (الشكل 42 - 10). أظهرت تجارب ضابطة بنباتٍ منزوع الأوراق أن إضافة الجذور، وليس فقدان الأوراق، يؤخر الإزهار. ينظم الاتزان بين إشارات مشجعة ومثبطة للإزهار متى يحدث الإزهار في المسار الذاتي، وكذلك في المسارات الأُخرى.



الشكل 42-10

يمكن للجذور أن تُثبط الإزهار. الجذور العرضية تكونت عندما وضعت أوانٍ زراعية دون قاع فوق بعضها (بشكل متواصل) على نبات تبغ نام، ما يؤخر الإزهار. إن التأخر في الإزهار سببه الجذور، وليس بسبب فقدان الأوراق. هذا تم توضيحه عن طريق إزالة الأوراق عن نباتات في الوقت نفسه، وكذلك في الموقع نفسه، كما في أوراق نباتات تجريبية دفنت عند إضافة أوانٍ زراعية.

تم دراسة تقرير الإزهار على مستوى العضو أو النبات الكامل عن طريق تغيير البيئة والتأكد ما إذا تغير مصير التكوين الجنيني أم لم يتغير. في نبات رشاد الجدران، ارتبط تحديد الإزهار بزيادة التعبير عن جين *LFY*، وأنه حصل في الوقت نفسه الذي حدث فيه تعبير عن جين ثانٍ يدعى جين *APETALA1 (API)*. على ما يبدو، إن التقاء مسارات الإزهار الأربعة معًا مع زيادة مستويات جين *LFY* تسبب وقوع هذا الحدث المُحدد في أنواع ذات اتزانات مختلفة بين المسارات (الشكل 42-11).

استقصاء

لماذا يُعَدُّ امتلاكُ النبات أربعةَ مسارات مختلفة تؤثر في التعبير عن الجين LFY جميعها؟

تُنشط جينات هوية المرستيم الزهري

جينات هوية الأعضاء الزّهريّة

يُعَدّ نباتات رشاد الجدران وشب الليل نماذج مهمة في التّعرّف إلى جينات الإزهار وفي فهم تفاعلاتها. تؤدي المسارات الأربعة للإزهار التي ناقشناها سابقًا في هذا الجزء إلى أن يصبح مرستيمٌ بالغٌ مرستيمًا زهريًّا عن طريق **تنشيط جينات هوية المرستيم الزهري Floral meristem identity genes** أو كبح تثبيطه (انظر الشكل 42-11). لدينا جينان مهمان من جينات هوية المرستيم الزهري هما *LFY* و *AP1*. يكوّن هذان الجينان المرستيم الزهري من المرستيم العادي. ثم يشغلان **جينات هوية الأعضاء الزّهريّة Floral organ identity genes**. تحدد الجينات الأخيرة هوية المحيطات الزّهريّة الأربعة متحدة المركز، بالتوجه نحو الداخل في المرستيم الزهري، منتجة؛ السبلة، والبتلة، والأسدية، والخباء أو الكرابل.

نموذج *ABC*

لتفسير كيف يمكن لثلاث مجموعات من جينات هوية الأعضاء الزّهريّة أن تحدد أربعة أنواع من الأعضاء المختلفة، تم اقتراح نموذج ABC (الشكل 42-12). يقترح نموذج *ABC* أن هناك ثلاث مجموعات من جينات هوية الأعضاء (*A، B، C*) تحدد الأعضاء الزّهريّة في المحيطات الزّهريّة الأربعة. تمكن الباحثون، عن طريق دراسة الطفرات، من تحديد الآتي:

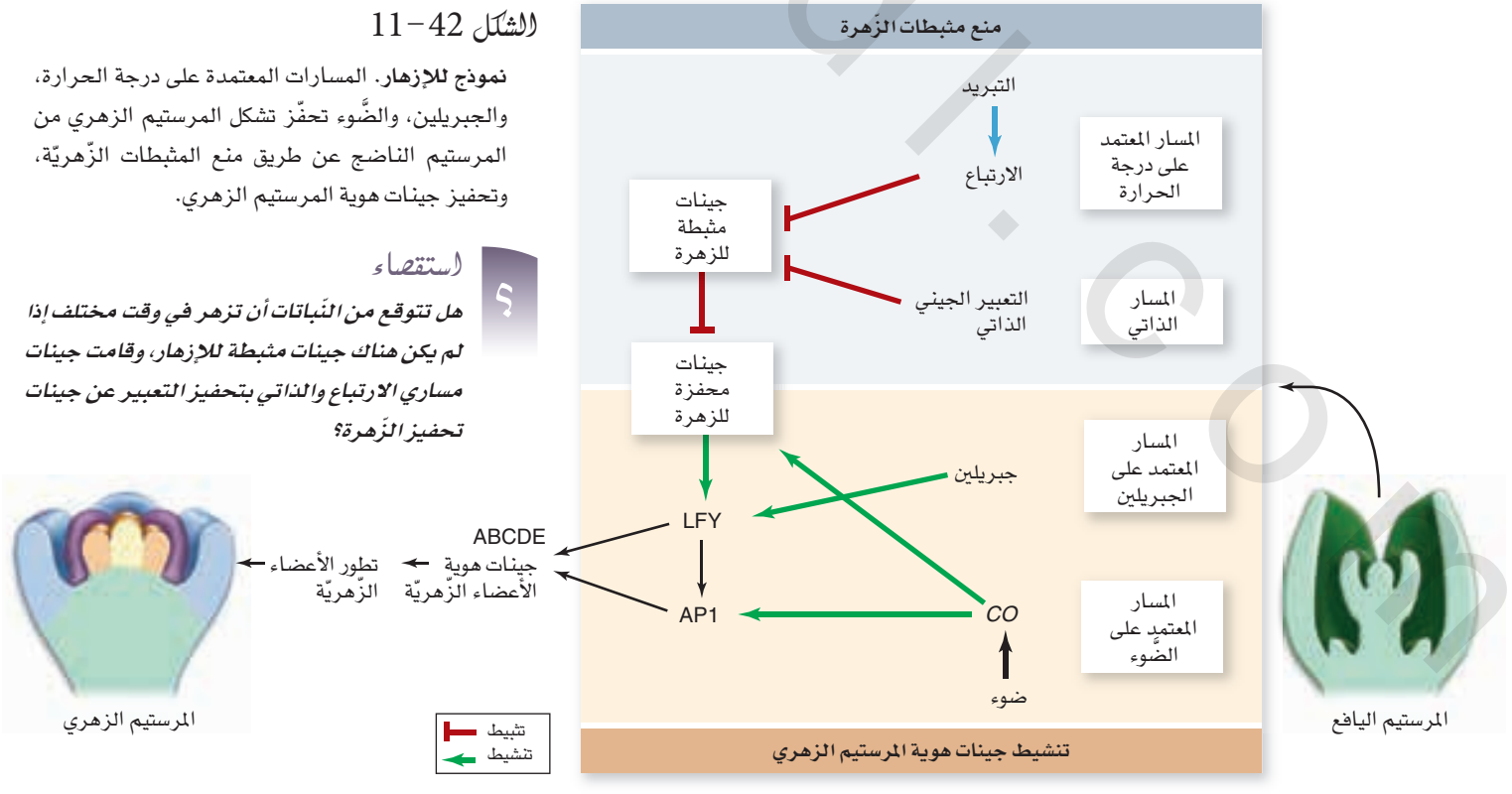
1. جينات النوع A تحدد السبلات.
2. جينات النوعين A و B معًا يحددان البتلات.
3. جينات النوعين B و C معًا يحددان الأسدية.
4. جينات النوع C وحدها تحدد الكرابل.

ينبع جمال النموذج ABC من كونه خاضعًا للفحص عن طريق صُنع طفرات ذات مجاميع مختلفة من جينات هوية الأعضاء الزّهريّة. كلّ نوع من الجينات يتم التعبير عنه في محيطين زهريين، معطيًا أربعة مجاميع مختلفة لمنتجات الجين. وعندما يكون أحد الأنواع غائبًا، يحدث خلل في الأعضاء الزّهريّة في المواقع المتوقعة.

تعديلات على النموذج *ABC*

على الرّغم من قوة النموذج ABC إلاّ أنه لم يفسر بشكل كامل مواصفات هوية المرستيم الزهري. تم التّعرّف إلى جينات من النوع D الضرورية لتكوين الكرابل، ولكن حتى هذا الاكتشاف لم يفسر لماذا تنتج النّباتات التي ينقصها جينات C، B، A أربعة محيطات من السبلات، وليس أربعة محيطات من الأوراق. يعتقد أن الأجزاء الزّهريّة نشأت من الأوراق؛ لهذا، فإذا أزيلت جينات هوية الأعضاء الزّهريّة، فإننا نتوقع محيطات الأوراق. وليس السبلات.

إن الإجابة عن هذه الأحجية هي في الجينات المكتشفة حديثًا من النوع *E*، *SEPALATA1 (SEP1)* إلى *SEPALATA4 (SEP4)*. النبات ثلاثي الطفرة *sep1، sep2، sep3* والطفرة *sep4* كلاهما يُنتجان أربعة محيطات من الأوراق.

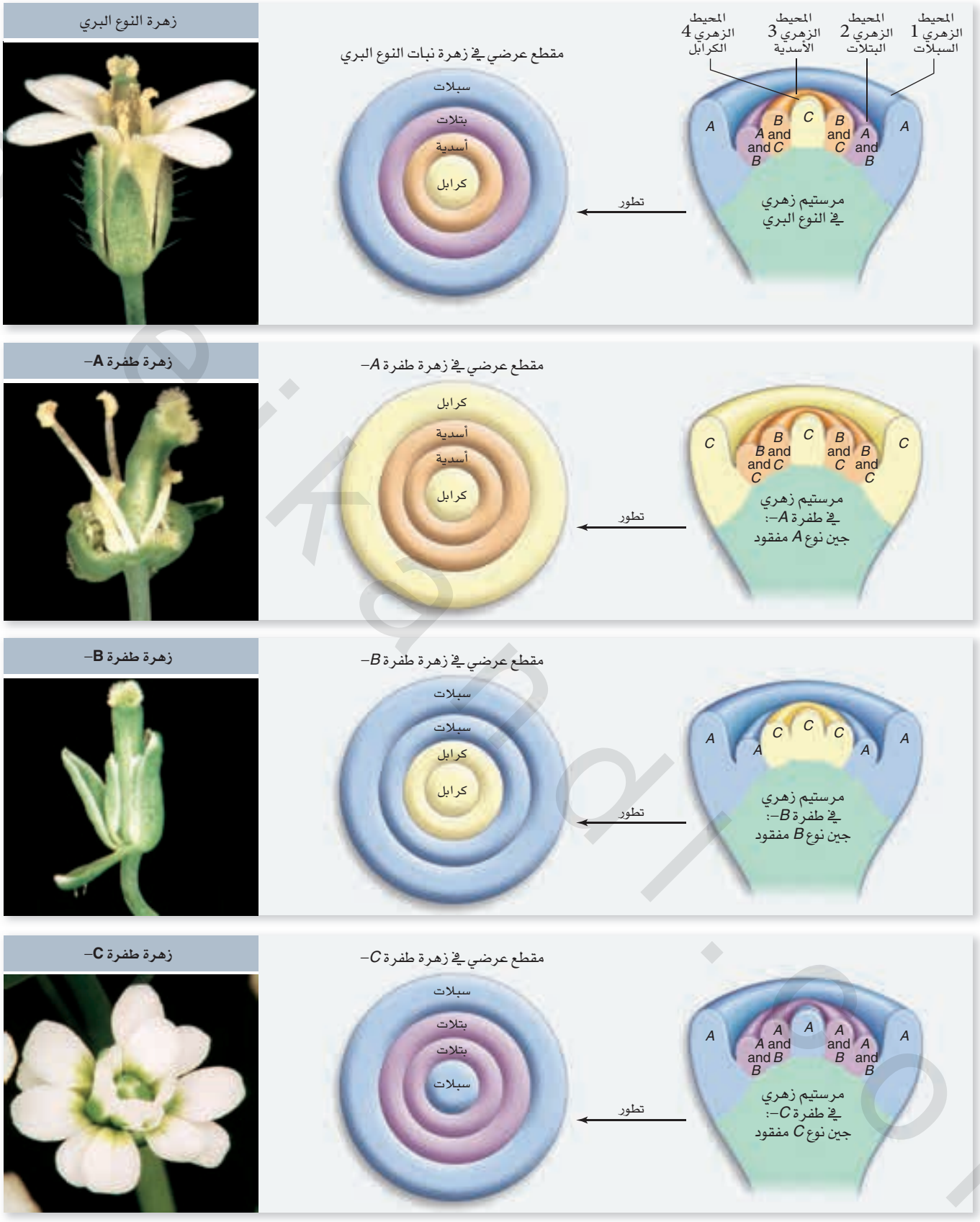


الشكل 42-11

نموذج للإزهار. المسارات المعتمدة على درجة الحرارة، والجبريلين، والضّوء تحفّز تشكل المرستيم الزهري من المرستيم الناضج عن طريق منع المثبطات الزّهريّة، وتحفيز جينات هوية المرستيم الزهري.

استقصاء

هل تتوقع من النّباتات أن تزهر في وقت مختلف إذا لم يكن هناك جينات مثبطة للإزهار، وقامت جينات مساري الارتباع والذاتي بتحفيز التعبير عن جينات تحفيز الزّهرة؟



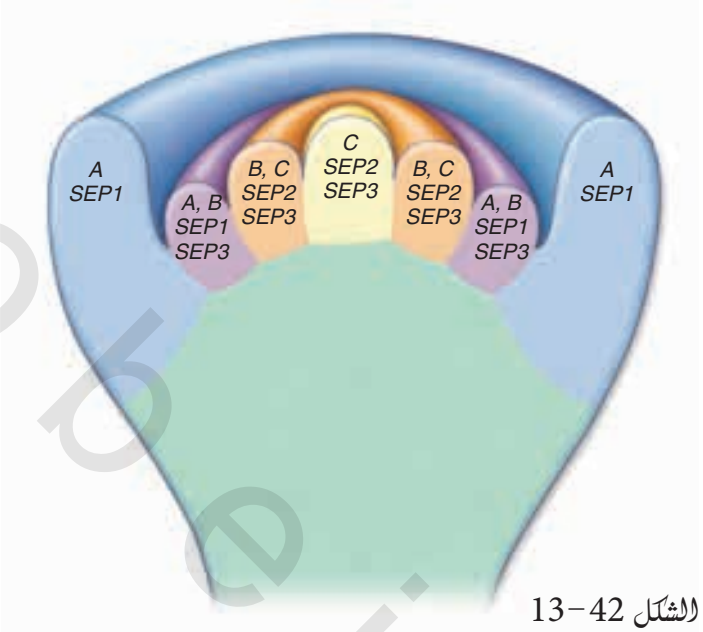
الشكل 42–12

نموذج **ABC** لتحديد (تخصيص) أعضاء الزّهرة. الأحرف التي تُشير إلى المحيطات الزّهريّة تدل على أي مجموعة جينات نشطة. عندما تُفقد وظيفة *A (A-)* يمتد *C* إلى المحيطات الأولى والثانية. عندما تُفقد وظيفة *B (B-)*، يمتلك المحيطان الخارجيان كلاهما وظيفة *A*، ويمتلك المحيطان الداخليان وظيفة *C*، لا أحد من المحيطات يمتلك وظيفة جينية مزدوجة. عندما تُفقد وظيفة *C (C-)*، يمتد *A* إلى المحيطين الداخليين. هذا الخلط الجديد لأنماط التعبير الجيني يُحدّد أي التراكيب الزّهريّة تتكون في كلّ محيط.

يمكن لبروتينات جينات SEP أن تتفاعل مع بروتينات الأنواع A، B، C ومن المحتمل أن تؤثر في استنساخ جينات ضرورية لتكوين أعضاء زهرية. اكتشاف جينات SEP أدى إلى نموذج جديد لهوية الأعضاء الزّهريّة، الذي يشمل جينات النوع E (الشكل 42-13).

من المهم الإشارة إلى أنّ الجينات *ABCDE* هي في الحقيقة بداية صنع الزّهرة فقط. جينات هوية الأعضاء هذه هي عوامل استنساخ تُشغل الكثير من الجينات الإضافية التي تشكّل الزّهرة ثلاثية الأبعاد. "تصبغ" جينات أُخرى البتلات– أي، مسارات كيميائية حيوية معقدة تؤدي إلى تراكم الأنثوسيانين في فجوات خلايا البتلة. يمكن أن تكون هذه الأصباغ برتقالية، أو حمراء أو زهرية، علما بأن اللون الحقيقي يتأثر بدرجة الحموضة كذلك.

تم التّعرّف إلى أربعة مسارات تؤدي إلى الإزهار: المسار المعتمد على الضَّوء، والمسار المعتمد على درجة الحرارة، والمسار المعتمد على الجبريلين، والمسار الذاتي. جينات هوية المرستيم الزهري تُشغل جينات هوية الأعضاء الزّهريّة التي تحدد أين ستتكون السبلات، والبتلات، والأسدية، والكرابل. يتبع هذا تطور الأعضاء، الذي يتطلب مسارات معقدة عدة مسؤولة عن التّنوّع الزهري بين الأنواع.



الشكل 42-13

جينات النوع E ضرورية لتحديد هوية الأعضاء الزّهريّة. عندما تحدث طفرة لثلاثة جينات مجتمعة للجين *SEP*، يتم إنتاج أربعة محيطات ورقية.

3-42 تركيب الأزهار وتطوّرها

تقارن العملية المعقدة والرائعة التي تعطي تركيبًا تكاثريًّا يدعى الزّهرة في العادة مع عملية التحول في الحيوانات. إنها في الحقيقة عملية تحول، ولكن الانتقال الماهر من الانقسام المتساوي إلى الانقسام المنصف داخل خلية أمهات الأبواغ الأنثوية الذي يؤدي إلى تكوين نبات جاميتي أحادي العدد الكروموسومي منتج للجاميتات قد يكون أكثر أهمية وحرجًا. ينطبق القول نفسه على تكوين حبوب اللقاح في المتك داخل الأسدية.

لا تأوي الزّهرة الأجيال أحادية العدد الكروموسومي فقط، ولكنها تعمل على زيادة احتمال اتحاد جاميتات ذكرية وأنثوية من نباتات مختلفة معًا أيضًا (أو في بعض الأحيان من النبتة نفسها).

نشأت الأزهار في مغطاة البذور

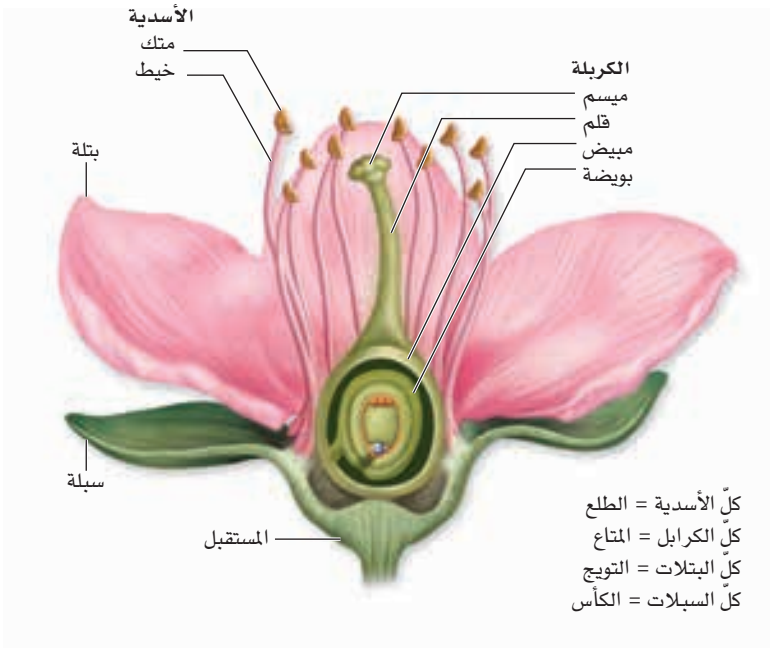
ركّزنا في الفصل الـ (30) على نشوء مغطاة البذور. يُفَسَّرُ التّنوّع في مغطاة البذور جزئيًّا بنشوء تنوع عظيم من الطّرز الشّكليّة للأزهار، التي ربما عززت فعالية التّلقيح. وكما ذكرنا سابقًا، يُعتقد أنه ربما تكون الأعضاء الزّهريّة قد نشأت من الأوراق. في بعض مغطاة البذور البدائية، اتبعت هذه الأعضاء النمط التّطوريّ الحلزوني الموجود على الأغلب في الأوراق. التوجه كان نحو أربعة محيطات زهرية متميزة. تملك **الزّهرة الكاملة Complete flower** أربعة محيطات زهرية (الكأس، والتويج، والطلع، والمتاع)، في حين لا تمتلك **الزّهرة غير الكاملة Incomplete flower** واحدًا أو أكثر من هذه المحيطات الزّهريّة (الشكل 42-14).

تركيب (شكل) الزّهرة

يشكل **الكأس Calyx** المحيط الزهري الخارجي، في كلّ من الأزهار الكاملة وغير الكاملة، حيث يتكون من زوائد مفلطحة، تدعى **السبلات Sepals**، التي تحمي الزّهرة في البرعم. يشكل مجموع البتلات **التويج Corolla** الذي يمكن أن يكون ملتحمًا. تعمل كثير من البتلات على جذب الملقحات. على الرّغم من أن هذين المحيطين الزهريين الخارجيين لا يشتركان بشكل مباشر في تكوين الجاميتات أو الإخصاب، فإنهما يُحَسِّنان فرص نجاح التّكاثر.

التّراكيب الذكريّة

يشمل تعبير **الطلع Androecium الأسدية Stamens** (التراكيب الذكرية) جميعها للزهرة. الأسدية تراكيب متخصصة تحمل أكياس اللقاح في مغطاة



الشكل 42-14

تركيب زهرة كاملة لمغطاة البذور. تمتلك كثير من الأزهار كرابل عدة قد تلتحم معًا.

البذور. وتحمل تراكيب مشابهة أكياس اللقاح في مخاريط اللقاح في معراة البذور. تمتلك معظم مغطاة البذور على وجه الأرض أسدية ذات **خيوط Filaments** رفيعة؛ وأربعة أكياس بوغية واضحة في القمة في الجزء المنتفخ، تسمى **المتك Anther**. بعض مغطاة البذور البدائية تمتلك أسدية مفلطحة تشبه الورقة، وتُنتج الأكياس البوغية في السطح السفلي أو العلوي.

التّراكيب الأنثويّة

المتاع Gynoecium هو التعبير الذي يشمل كامل التراكيب الأنثوية في الزّهرة. في معظم الأزهار، يتكون المتاع، وهو خاص بمغطاة البذور، من خباء أو **كربلة Carpel** واحدة أو اثنتين أو أكثر ملتحمة مع بعضها. يُقال عن الكرابل المفردة أو الملتحمة عادة: المدقة البسيطة أو المركبة، على التوالي. معظم الأزهار التي نعرفها – مثلًا، أزهار البندورة والبرتقال – تملك مدقة مركبة. أزهار أُخرى، أقل تخصصًا – مثلًا، الحوذان والفنجان الصخري – ربما تمتلك مدقات عدة بسيطة منفصلة أو الكثير منها، ويتكون كلّ منها من كربلة مفردة.

تتكون **البويضات Ovules** (التي تتطور إلى بذور) في الجزء السفلي المنتفخ من المدقة، ويُدعى **المبيض Ovary**، الذي يستدق في الأعلى إلى تركيب نحيل يشبه العنق يدعى **القلم Style**، وله جزء مستقبل لحبوب اللقاح على القمة يُدعى **الميسم Stigma**. في بعض الأحيان، ينقسم الميسم، حيث يشير عدد الفروع إلى عدد الكرابل المكونة لهذه المدقة.

الكرابلُ –بشكل أساسي– أوراقٌ زهريّةٌ مطويّةٌ محتوية على بويضات على طول الحواف. من المحتمل أن أول الكرابل كانت أنصال أوراق انطوت بشكل طولي؛ وحواف الأوراق، التي تملك شعيرات، لم تلتحم حقيقة حتى تطورت الثّمار، ولكن الشعيرات تشابكت، وأصبحت مستقبلة لحبوب اللقاح. في مسار التّطور، أشارت الأدلة إلى أن الشعيرات تجمعت داخل الميسم؛ وتكون القلم؛ وأنتج اندماج حواف الكرابل في النهاية المدقة. في كثير من النّباتات المزهرة، أصبحت الكرابل معدّلة بشكل كبير وغير مميزة بصريًّا من بعضها إلا إذا فتحت المدقة.

اتجاهات تَخَصُّص الأزهار

قاد اتجاهان تطوريان أساسيان إلى التّنوّع الواسع في النّباتات المزهرة الحديثة، هما: (1) تجمعت الأجزاء الزّهريّة المنفصلة معًا أو التحمت. (2) فُقدت الأجزاء الزّهريّة أو اختزلت (الشكل 42-15).

في مغطاة البذور الأكثر تطورًا، اختزلَ عددُ الأجزاء في كلّ محيط زهري من متعددة الأجزاء إلى قليلة الأجزاء. حلّ محيط زهري واحد في كلّ مستوى محل الأنماط الحلزونية لاتصال الأجزاء الزّهريّة كلها في مغطاة البذور البدائية في المسار التّطوريّ. أصبح المحور المركزي في كثير من الأزهار أقصر، وأصبحت

الشكل 42-15

نزعات في التخصص الزهري. الخبيزة البرية *Geranium maculatum*، نبات ذو فلقتين حقيقي. اختزلت البتلات في هذا النبات إلى خمْس في كلّ زهرة، أما الأسدية فاختزلت إلى عشْر، مقارنة مع مغطاة البذور البدائية.

الشكل 42-16

التماثل الثنائي الجانبي في السحلبيات. في حين تكون الأزهار القاعدية لحد ما من ناحية تطورية شعاعية التماثل، فإنّ أزهار كثير من المجموعات المشتقة، مثل عائلة السحلبيات، تمتلك تماثلًا ثنائيًّا جانبيًّا.

المحيطات الزّهريّة أقرب إلى بعضها. في بعض الخطوط التّطوريّة، التحمت أعضاء محيط زهري واحد أو أكثر مع بعضها، مكونةً أنبوبًا في بعض الأحيان. في الأنواع الأُخرى من النّباتات المزهرة، قد تلتحم محيطات زهرية مختلفة مع بعضها.

يمكن أيضًا أن تغيب محيطات زهرية كاملة من الزّهرة، التي قد لا يوجد فيها سبلات، أو بتلات، أو أسدية، أو كرابل، أو مجاميع مختلفة من هذه التراكيب. ترتبط التحويرات غالبًا مع آليات التّلقيح، وفي نباتات مثل الحشائش، حلّت الريح محل الحيوانات في نقل حبوب اللقاح.

اتجاهات في التماثل الزهري

أثرت اتجاهات أُخرى في تطور الزّهرة على تماثلها. إن الزهور البدائية مثل تلك التي يملكها نبات الحوذان **شعاعية التماثل Radially symmetrical**؛ ذلك يعني، أنه يمكن للشخص أن يرسم خطًّا يمر بالمركز، ويحصل على نصفين متساويين تقريبًا. أزهار كثير من المجموعات المتطورة هي **ثنائية التماثل جانبيًّا Bilaterally symmetrical**، أي يمكن تقسيمها إلى جزأين متساويين حول مستوى واحد فقط. أمثلة هذه الأزهار هي أزهار شبّ اللّيل، والسّحلبيّات (الشكل 42-16). الأزهار ثنائية التماثل الجانبي شائعة أيضًا بين نبات البنفسج والبازيلاء. في هاتين المجموعتين، يكون التماثل مرتبطًا مع أنظمة تلقيح عالية الدقة والتقدم.

نشأ التماثل الثنائي الجانبي بشكل مستقل مرات عدة في نباتات شبّ اللّيل، ينظم

أ.

ب.

الشكل 42-17

التنظيم الجيني لعدم التماثل في الأزهار. أ. أزهار شب الليل تمتلك تماثلًا ثنائيًّا جانبيًّا. ب. ينظم الجين *CYCLOIDIA* التماثل في الزّهرة، وطفرة *Cycloidia* لنبات شب الليل تمتلك أزهارًا ذات تماثل شعاعي.

جين *CYCLODIA* التماثل الزهري، وفي غيابه تصبح الأزهار أكثر شعاعية (الشكل 42-17). هنا يكون التعديل التجريبي لجين واحد كافيًا لتغيير الشكل. يبقى السؤال فيما إذا كان الجين نفسه أو جينات مشابهة وظيفيًّا نشأت بالتوازي وبشكل طبيعي في أنواع أخرى سؤالًا مفتوحًا.

تأثير الإنسان في شكل الزّهرة

على الرّغم من أن معظم التّنوّع الزهري سببه الانتخاب الطبيعي المرتبط بالتلقيح، فإنّ من المهم تمييز أثر التزاوج (الانتخاب الاصطناعي) في شكل الزّهرة. اختار الإنسان صفات عملية أو جمالية يمكن أن يكون لها أهمية تكيفية قليلة للأنواع في البريّة. فمثلًا، تم تكثير الذرة لسد الجوع البشري. يضمن التدخل البشري النجاح التكاثري لكلّ جيل؛ لكن، في الظروف الطبيعية، لن يكون للذرة الحديثة الحماية نفسها من آكلات الأعشاب كأسلافها، وستكون آلية انتشار الثّمار مختلفة تمامًا.

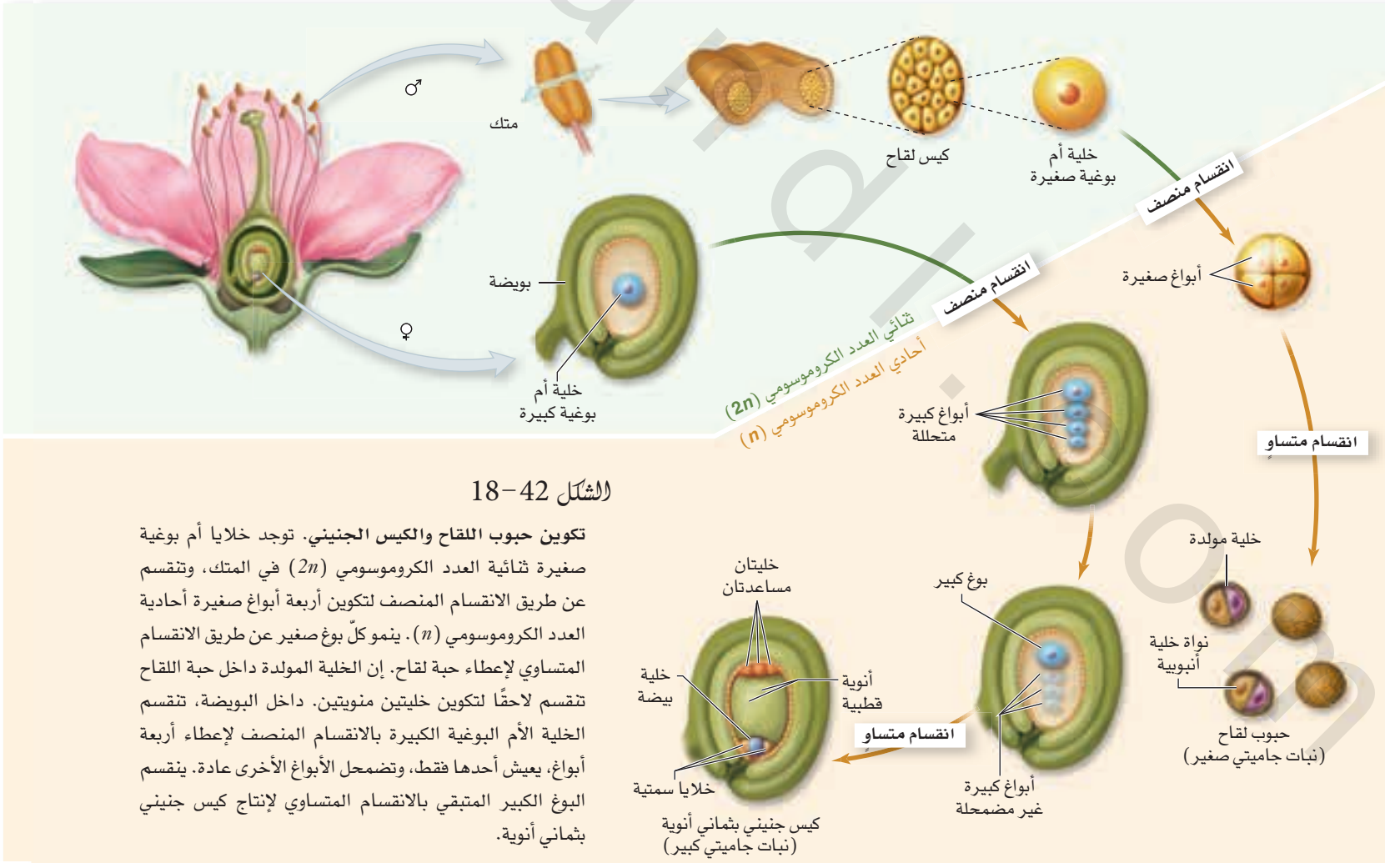
تنتج الجاميتات في النبات الجاميتي للأزهار

يعتمد النجاح التكاثري على اتحاد الجاميتات (بيضة وحيوان منوي) الموجودة في الأكياس الجنينية وحبيبات اللقاح من الأزهار. وكما تعلمت في الفصل الـ(30)، تتميز دورات حياة النبات بتبادل الأجيال *Alternation of generation*، التي يعطي فيها جيل نبات بوغي ثنائي العدد الكروموسومي جيل نبات جاميتي أحادي العدد الكروموسومي. في مغطاة البذور، جيل النبات الجاميتي صغيرٌ جدًا، وهو منغرس كليًّا داخل أنسجة النبات البوغي الأب. النّباتات الجاميتية الذكرية، أو النّباتات الجاميتية الصغيرة، هي **حبيباتُ اللقاح Pollen grains**. النّباتات الجاميتية الأنثوية، أو النّباتات الجاميتية الكبيرة، هي **الكيس الجنيني Embryo sac**. تتكون حبوب اللقاح والكيس الجنيني في تركيبين منفصلين متخصصين في زهرة مغطاة البذور.

تمتلك مغطاة البذور تراكيب منفصلة لإنتاج الجاميتات الذكرية والأنثوية مثل الحيوانات (الشكل 42-18)، ولكن أعضاء التّكاثر في مغطاة البذور تختلف عن تلك التي في الحيوانات في أمرين: أولًا، التراكيب الأنثوية والذكرية في العادة موجودة معًا في الزّهرة نفسها. ثانيًا، تراكيب التّكاثر في مغطاة البذور ليست أجزاء دائمة في الكائن البالغ. تتطور الأزهار وأعضاء التّكاثر في مغطاة البذور فصليًّا، في أوقات السنة المناسبة للتلقيح. في بعض الحالات، تنتج التراكيب التكاثرية مرة واحدة فقط، ثم يموت النبات الأب. وكما تعلمت في بداية هذا الفصل، لا يبدأ خط الخلايا المولدة في مغطاة البذور مبكرًا، ولكن يتكون متأخرًا جدًا خلال تحول المرحلة.

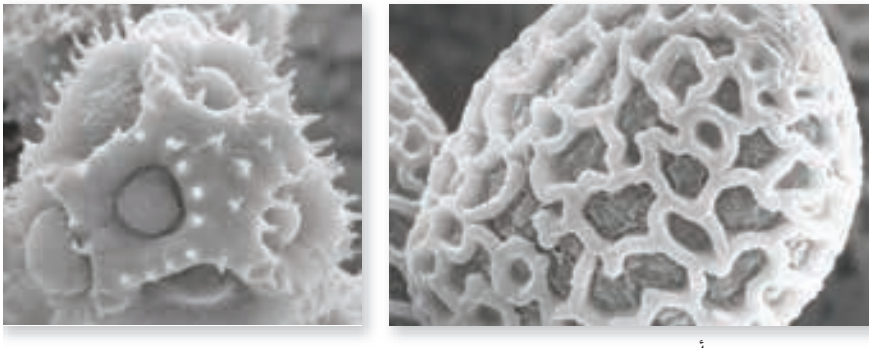
تكوين حبوب اللقاح

تحتوي المتوك على أربعة أكياس بوغية صغيرة، تُنتج خلايا أمهات الأبواغ ($2n$)، التي تنتج الأبواغ الصغيرة (n) بانقسام منصف. عندما تمرّ الأبواغ الصغيرة في عملية الانقسام المتساوي وتمايز الجدار، تصبح حبوب لقاح، ويكون الكيسان البوغيان على كلّ جانب أكياس حبوب لقاح. في داخل كلّ حبة لقاح خلية مولّدة؛ هذه الخلية ستنقسم لاحقًا لإعطاء خليتين منويتين.



الشكل 42-18

تكوين حبوب اللقاح والكيس الجنيني. توجد خلايا أم بوغية صغيرة ثنائية العدد الكروموسومي ($2n$) في المتك، وتنقسم عن طريق الانقسام المنصف لتكوين أربعة أبواغ صغيرة أحادية العدد الكروموسومي (n). ينمو كلّ بوغ صغير عن طريق الانقسام المتساوي لإعطاء حبة لقاح. إن الخلية المولدة داخل حبة اللقاح تنقسم لاحقًا لتكوين خليتين منويتين. داخل البويضة، تنقسم الخلية الأم البوغية الكبيرة بالانقسام المنصف لإعطاء أربعة أبواغ، يعيش أحدها فقط، وتضمحل الأبواغ الأخرى عادة. ينقسم البوغ الكبير المتبقي بالانقسام المتساوي لإنتاج كيس جنيني بثماني أنوية.



أ. ب.

الشكل 42-19

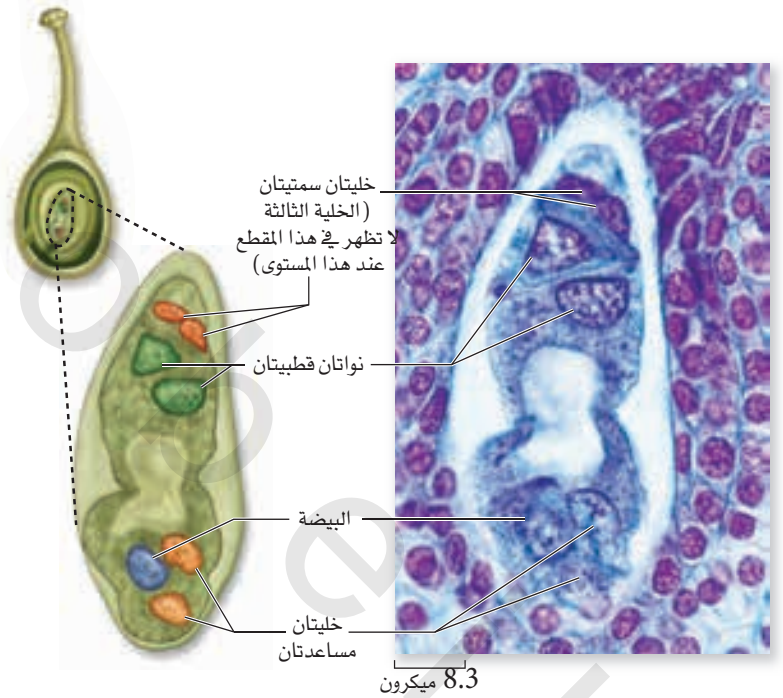
حبوب لقاح. أ. في نبات الزنبق الأبيض، *Lilium candidum*، يبرز أنبوب اللقاح من حبة اللقاح من خلال شق أو أخدود يقع على جهة واحدة من حبة اللقاح. ب. في نبات من عائلة دوار الشمس، *Hyoseris longiloba*، توجد ثلاثة ثقوب مختبئة بين نقوش حبة اللقاح، ينشأ أنبوب اللقاح خارجًا من أي واحد منها.

تتخصص أشكال حبوب اللقاح لأزهار كلّ نوع. وكما سنناقش هذا الموضوع بتفاصيل أكثر لاحقًا في هذا الجزء، يتطلب الإخصاب أن تُبرز حبة اللقاح أنبوبًا يخترق القلم حتى يصل المبيض. تمتلك معظم حبوب اللقاح أخدودًا أو ثقبًا يبرز من خلاله أنبوب اللقاح هذا، في حين تمتلك بعض الحبوب ثلاثة أخاديد (الشكل 42-19).

تكوين الكيس الجنيني

تتطور البيوض في بويضات زهرة مغطاة البذور. توجد داخل كلّ بويضة خلية أمهات الأبواغ الكبيرة. تمامًا كما في إنتاج حبوب اللقاح، تتعرض خلية أمهات الأبواغ الكبيرة للانقسام المنصف لإعطاء أربعة أبواغ كبيرة أحادية العدد الكروموسومي. في معظم النّباتات، مع هذا، تعيش واحدة فقط من هذه الأبواغ الكبيرة؛ وتُمتص البقية من قبل البويضة. يتضخم البوغ الكبير الوحيد المتبقي، ويدخل انقسامات متساوية متكررة لإعطاء ثماني أنوية أحادية العدد الكروموسومي محاطة بكيس جنيني مكون من سبع خلايا.

تترتب الأنوية الثمانية داخل الكيس الجنيني في أماكن محددة. تكون إحدى الأنوية موجودة بالقرب من فتحة الكيس الجنيني في خلية البيضة. نواتان أخريان توجدان معًا في خلية مفردة في وسط الكيس الجنيني؛ هاتان تدعيان النواتين القطبيتين *Polar nuclei*. وتوجد نواتان إضافيتان في خليتين منفصلتين تدعيان



الشكل 42-20

كيس جنيني ناضج لنبات الزنبق. تتكون ثماني أنوية عن طريق الانقسام المتساوي لبوغ أنثوي كبير أحادي العدد الكروموسومي. إحداها توجد في البيضة، واثنتان هما النواتان القطبيتان، كما توجد اثنتان في خليتين مساعدتين، وثلاثة موجودة في الخلايا السمتية. الصورة المأخوذة بالمجهر ملونة بشكل كاذب.

الخلايا المساعدة تحيطان بخلية البيضة؛ تقيم الأنوية الثلاث الأُخرى داخل خلايا تدعى الخلايا السمتية، وهي موجودة عند نهاية الكيس، مقابل خلية البيضة (الشكل 42-20).

الخطوات الأولى في اتحاد خليتي الحيوان المنوي في حبة اللقاح مع البيضة والأنوية القطبية هي إنبات حبة اللقاح على ميسم الكربلة، ونموها نحو الكيس الجيني.

أسهمت الأزهار في النجاح التّطوريّ لمغطاة البذور. تتكون الزّهرة من أربعة محيطات زهرية، هي: الكأس، والتويج، والطلع (أعضاء التّكاثر الذكرية)، والمتاع (أعضاء التّكاثر الأنثوية). يتكون النبات الجاميتي الذكري من حبوب لقاح، وهو يحتوي على خليتين منويتين؛ ويتكون النبات الجاميتي الأنثوي من الكيس الجنيني، ويحتوي ثماني أنوية أحادية العدد الكروموسومي، نواة واحدة منهن هي نواة خلية البيضة.

4-42 التّلقيح والإخصاب

التّلقيح Pollination عمليّة يتم عن طريقها وضع حبوب اللقاح على الميسم. قد تُحمل حبوب اللقاح إلى الزّهرة عن طريق الرِّيح، أو الحيوانات، أو ربما تنشأ داخل زهرة النبات نفسها. عندما تتكون حبوب اللقاح، ويلقّح متك الزّهرة ميسم الزّهرة نفسها، تُدعى العملية التّلقيح الذاتي *Self-pollination*. عندما تتكون حبوب اللقاح في زهرة، ويلقّح متكُ هذه الزّهرة ميسمَ زهرة مختلفة، تدعى العملية التلقيح الخلطي *Cross-pollination*، أو التّلقيح الخارجي *Outcrossing*.

كما تعلمت سابقًا، لا يتضمن التّلقيح في مغطاة البذور اتصالًا مباشرًا بين حبوب اللقاح والبويضة. عند وصول حبوب اللقاح الميسم، تنبت، وينمو أنبوب اللقاح إلى الأسفل، ناقلًا الأنوية المنوية إلى الكيس الجنيني. بعد وقوع الإخصاب المزدوج، يبدأ تطور الجنين والأندوسبيرم. تنضج البذرة داخل الثمرة المتكونة؛ وفي النهاية، يحفِّز إنبات البذرة دورة حياة جديدة.

يعتمد التّلقيح الناجح في كثير من مغطاة البذور على الجذب المنتظم **للملقِّحات Pollinators**، مثل الحشرات، والطّيور، والحيوانات الأُخرى، التي تنقل حبوب اللقاح بين النّباتات من النوع نفسه. عندما تنشر الحيوانات حبوب اللقاح، فإنها

تؤدي الوظيفة نفسها للنباتات المزهرة التي تفعلها لنفسها عند بحثها النشط عن حيواناتٍ أُخرى للتزاوج.

قد تكون العلاقة بين النبات والملقح معقدة جدًا. يمكن للطفرات في أي من الرفيقين أن تمنع التّكاثر. إذا توافرت زهرات نبات ما في الوقت "الخطأ"، فقد يكون الملقِّحُ غير متوافر في هذا الوقت. وإذا تغيّر شكل الزّهرة أو المُلَقِّحُ، فقد تكون النتيجة تكّون حاجز فيزيائي يمنع التّلقيح. وبشكل واضح، تطورت أشكال الأزهـار بشكل متزامن مع الملقِّحات، والنتيجة تنوع شكلي معقد جدًا، يتجاوز التحفيز البسيط، وتطور أربعة محيطات زهرية مختلفة للأعضاء.

كانت النّباتات البذرية الأولى تُلقَّحُ عن طريق الرِّيح

لُقِّحَت النّباتات البذرية الأولى بشكل سلبي، بفعل الرِّيح. كما في المخروطيات الحالية، تنطلق كميات عظيمة من حبوب اللقاح، وتُنتشر بالهواء، فتصل بشكل عرضي إلى بويضات النوع نفسه.

نباتات أفراد النوع الذي يُلَقَّحُ عن طريق الرِّيح يجب أن تنمو نسبيًّا بجانب بعضها حتى ينجح مثل هذا النظام. وإلاّ، ستكون فرصة وصول حبوب اللقاح إلى هدفها المناسب قليلة جدًا. الغالبية العظمى من حبوب اللقاح التي تنشُرها الرِّيح تنتقل إلى أقل من 100م. هذه المسافة تُعَدُّ قصيرة مقارنةً بالمسافات الطويلة التي تقطعها حبوب اللقاح المحمولة على حشرات معينة، أو طيور، أو حيوانات أُخرى.

نشأت الأزهار والملقحات الحيوانية بشكل متزامن

إن انتشار حبوب اللقاح من نبات إلى آخر عن طريق ملقحات تزور أزهار مغطاة البذور قد أدت دورًا مهمًّا في النجاح التّطوريّ للمجموعة. من الواضح الآن أن أقدم مغطاة البذور، وربما أسلافها أيضًا، كانت تُلقحها الحشرات، وكان النشوء المترافق لكلّ من الحشرات والنّباتات مهمًّا لكلتا المجموعتين لأكثر من 100 مليون عام. مثل هذا التفاعل كان مهمًّا أيضًا في زيادة التخصص في الأزهار. وكما أصبحت الأزهار متخصصة بشكل أكبر، كذلك أصبحت علاقاتها مع مجموعات محددة من الحشرات والحيوانات الأُخرى.

النّحل

من بين مغطاة البذور التي تُلَقِّحُها الحشرات، المجموعة الأكثر عددًا هي المجموعة التي يلقّحها النّحل (الشكل 42-2). يحدد النّحل، مثل معظم الحشرات، مصادر غذائه في البداية عن طريق الرائحة، ومن ثم يوجه نفسه إلى الزّهرة أو مجموعة الأزهار عن طريق شكلها، أو لونها، أو ملمسها.

إن لون الأزهار التي يزورها النّحل يكون أزرق أو أصفر غالبًا. كثير منها لها أشرطة أو خيوط من نقاط تشير إلى مكان وجود الرّحيق، الذي غالبًا ما يوجد في حلق الأزهار المتخصصة. يجمع بعض النّحل الرحيق الذي يُستخدم بوصفه مصدر غذاء للنحل البالغ وأحيانًا لليرقات. يزور تقريبًا معظم الـ 20,000 نوع من النّحل الأزهار للحصول على حبوب اللقاح الذي يُستخدم لتوفير الغذاء في الخلايا التي تُكمِلُ يرقات النّحل بها تطورها.

ما عدا بضع مئات من الأنواع الاجتماعية وشبه الاجتماعية، وتقريبًا 1000 نوع من النّحل المتطفل على أعشاش نحل آخر، يعيش المجموع الأكبر من النّحل- على الأقل 18,000 نوع – منفردًا. يتميز النّحل المنفرد في المناطق المعتدلة بإنتاجه جيلًا واحدًا في السّنة الواحدة. وغالبًا ما تكون أفراده نشيطة كبالغين مدة قصيرة تصل إلى أسابيع عدة في السّنة الواحدة.

يستعمل النّحل المنفرد أزهار نوع محدد من النّباتات بشكل حصري تقريبًا بوصفه مصدر غذاء ليرقاته. إنّ العلاقة الثابتة بشكل كبير بين هذا النّحل وهذه الأزهار

الشكل 42-21

التّلقيح عن طريق النّحل الطنان. حالما تعبُر هذه النحلة الطنانة، من أنواع *Bombus*، إلى داخل الزّهرة ثنائية التماثل الجانبي والمتقدمة لفرد من العائلة الشفوية (النعناع)، يلامس الميسم ظهر النحلة، فيلتقط حبوب اللقاح التي اكتسبتها النحلة من زيارة سابقة لزهرة ما.

ربما تؤدي إلى حدوث تحويرات، مع الوقت، في كلّ من الأزهـار والنّحل. فمثلًا، يتوافق الوقت من النّهار الذي تتفتح فيه الأزهار مع الوقت الذي يظهر فيه النّحل؛ وربما تستطيل أجزاء الفم في النّحل بما يتوافق مع الأزهار الأنبوبية؛ أو ربما تتكيف أدوات جمع حبوب اللقاح في النّحل مع متوك النّباتات التي تزورها عادة. وعندما تنشأ مثل هذه العلاقات، فإنها توفر آلية فعّالة لتلقيح الأزهار، ومصدرًا لغذاء ثابت للنحل الذي "تخصص" به.

الحشرات الأُخرى عدا النّحل

من بين الحشرات التي تزور الأزهار غير النّحل، هناك مجموعات قليلة مشهورة بشكل خاص. أزهـار مثل القبس، التي تزورها الفراشات بشكل منتظم، تمتلك "رصيف هبوط" مستوى تهبط عليه الفراشات. وتمتلك أيضًا أنابيب زهرية طويلة ونحيلة مملوءة بالرحيق يمكن الوصول إليه عن طريق الخرطوم الطويل الحلزوني الذي يميز غشائية الأجنحة، أو الرتبة التي تشمل الفراشات والعثّ.

أزهـار مثل أزهـار الداتورا (*Datura stramonium*)، وزهرة الربيع المسائية (*Oenothera biennis*) وأخريات تزورها بشكل منتظم حشرات العث، وتكون غالبًا بيضاء، أو صفراء أو أي لون آخر شاحب؛ وتميل أن تكون معطرة بشكل كبير، ما يجعل الأزهار سهلة الاكتشاف ليلًا (الشكل 42-22).

الطّيور

هناك مجموعات عدة مثيرة من النّباتات تزورها الطّيور بشكل منتظم وتلقحها، وخاصة الطّيور الطّنانة في أمريكا الشمالية والجنوبية، وطيور الشّمس في إفريقيا (الشكل 42-23). مثل هذه النّباتات يجب أن تنتج كميات كبيرة من الرحيق؛ لأن الطّيور لن تستمر في زيارة الأزهار إن لم تجد طعامًا كافيًا للإبقاء على حياتها. لكن الأزهـار التي تنتج كميات كبيرة من الرحيق ليس لها فوائد عندما تزورها الحشرات؛ لأن الحشرة الواحدة ستحصل على حاجتها من الطاقة من زهرة

الشكل 42–22

حشرات العث بوصفها ملقحات.

واحدة، ولن تلقّح الزّهرة خلطيًّا. كيف تقوم زهرات "متخصصة" بالطّيور الطّنانة وطيور الشّمس من موازنة مثل هذه القوى الانتخابية؟

تتضمن الإجابة تطور لون الزّهرة. إن الضَّوء فوق البنفسجي واضح جدًا للحشرات. الكاروتينويدات، أو الصبغات الصفراء، أو البرتقالية التي وصفناها في الفصل الـ 8 في سياق حديثنا عن البناء الضوئي، مسؤولة عن ألوان كثير من الأزهار، ومن ضمنها أزهار دوار الشّمس والخردل. تعكس الكاروتينويدات الطيفين؛ الأصفر، وفوق البنفسجي، والخليط الناتج هو لون مميز يُدعى "أرجواني النّحل". مثل هذه الأزهار الصفراء التي يمكن تمييزها بطرق عدة مختلفة عادة ما تكون غير مرئية بالنسبة إلينا، ولكنها واضحة للنحل والحشرات الأُخرى (الشكل 42-24). يمكن أن تكون طرق التمييز على شكل عين ثور أو مهبط طائرات.

على العكس، لا يظهر أن اللون الأحمر مميَّز لمعظم الحشرات، ولكنه واضح جدًا للطيور. وبالنسبة إلى معظم الحشرات، تبدو الأزهار الحمراء لنبات البونيسيتيا كألوان باقي أوراق النبات. ولهذا السبب، حتى إن أنتجت الأزهار كميات وافرة من الرحيق، وجذبت الطّيور الطنانة، فإنّ الحشرات تميل إلى تجاهلها. لذا، يشير اللون الأحمر للطيور، إلى وجود كمية وافرة من الرحيق، وكذلك يجعل هذا الرحيق غير واضح قدر الإمكان للحشرات. ونرى اللون الأحمر مرة أُخرى في الثّمار التي تنتشر عن طريق الطّيور (راجع الفصل الـ 37).

ملقّحات أُخرى من الحيوانات

ربما تساعد حيوانات أُخرى من ضمنها الخفاش، والقوارض الصغيرة، على التّلقيح. هذه الإشارات هنا أيضًا متخصصة في النوع. فمثلًا، يلقّحُ نباتُ صبّار الساجوارو (*Carnegeia Gigantea*) الذي يعيش في صحراء السونورا عن طريق خفافيش تتغذى على الرحيق ليلًا، إضافة إلى الطّيور والحشرات.

الشكل 42–23

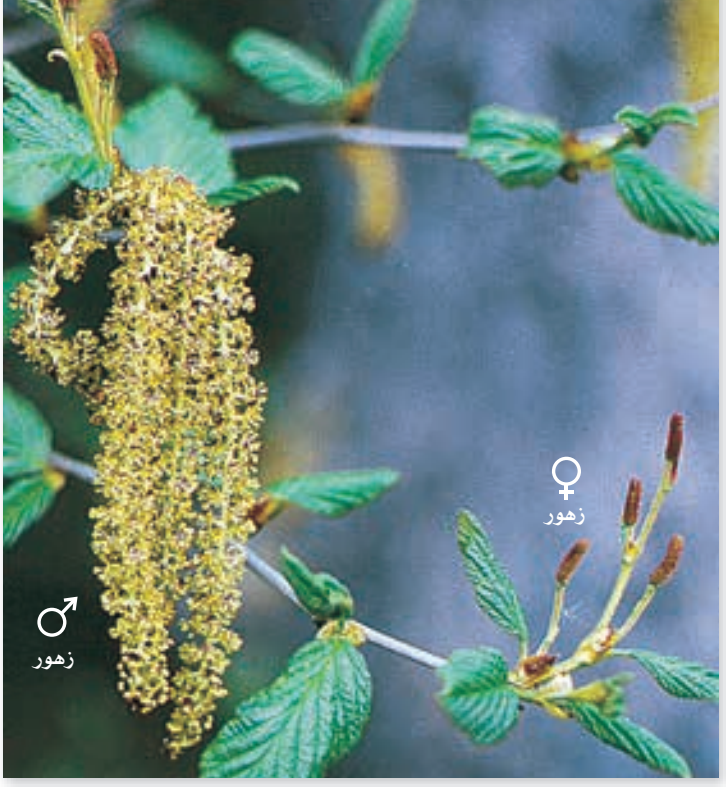
الطائر الطنان والأزهار. الطائر الطنان من النوع الناسك، طويل الذيل، يستخلص الرحيق من أزهار *Heliconia Imbricata* في غابات كوستاريكا. لاحظ حبوب اللقاح على منقار الطائر. تحصل العصافير الطنانة على الرحيق غالبًا من أزهار طويلة منحنية تقريبًا مطابقة لشكل مناقيرها من حيث الشكل والطول.

أ.

ب.

الشكل 42–24

كيف ترى النحلة الزّهرة. أ. الزّهرة الصفراء لزهرة الربيع البيروفية *Lundwigia Peruviana* مصورة بالضوء العادي. **ب.** عن طريق مرشح يمرر اختياريًّا الضَّوء فوق البنفسجي. المقاطع الخارجية للبتلات تعكس اللونين الأصفر وفوق البنفسجي، يدعى خليط اللونين "أرجواني النّحل"؛ الأجزاء الداخلية للبتلات تعكس الأصفر فقط، ولذلك تظهر سوداء في الصورة التي تُظهر انعكاسات اللون فوق البنفسجي. بالنسبة إلى نحلة، تظهر الزّهرة كأن لها وسطًا واضحًا كعين الثور.



الشكل 42–25

الأزهار الذّكريّة والأنثويّة لنبات البتولا، من النوع Betula. نبات البتولا أحادي المسكن؛ أزهاره المذكرة تتدلى إلى الأسفل على شكل ذؤابات صفراء طويلة، في حين تنضج الأزهار المؤنثة على شكل تجمعات صغيرة بُنية مخروطية الشكل.

ربما تساعد هذه الحشرات أيضًا على نشر البذور والثّمار التي تنتج من التّلقيح. تنجذب القرود للونين البرتقالي والأصفر، وبهذا فإنها يمكن أن تكون فعّالة في نشر الثّمار من هذا اللون في بيئاتها.

استمرت بعض النّباتات الزّهريّة في استعمال الرياح للتلقيح

تلقّح مجموعات عدة من مغطاة البذور عن طريق الرياح، وهي خاصية تتصف بها النّباتات البذرية البدائية. من ضمن هذه المجموعات: البلوط، والبتولا، والقطن، والحشائش، والبردى، والقُرَّيص. أزهار هذه النّباتات صغيرة، خضراء، وليس لها رائحة؛ وتكون تويجاتها مختزلة أو غائبة (الشكلان 42-25 و 42-26). مثل هذه الأزهار مرتبة معًا على شكل أعداد كبيرة جدًا، وربما تتدلى للأسفل على شكل ذؤابات تتأرجح عند هبوب الرياح، وتتساقط حبوب لقاحها بحريّة.

تملك كثير من النّباتات التي تُلقحها الرياح أزهارًا تحوي أسدية وكرابل منفصلة بين الأفراد أو منفصلة بشكل فيزيائي على الفرد الواحد. إن الذّرة مثال جيد، حيث توجد ذؤابات منتجة لحبوب اللقاح على قمة النبات، ومجاميع خضرية إبطية بأزهار أنثوية في الأسفل. إنَّ انفصال الأزهار المنتجة لحبوب اللقاح والحاملة للبويضات هو إستراتيجية تشجع إلى حدٍّ كبير على الإخصاب الخارجي؛ لأن حبوب اللقاح من إحدى الزهرات يجب أن تهبط على زهرة أُخرى لكي يكون للإخصاب فرصة الحدوث. بعض النّباتات التي تلقحها الرياح، خاصة الأشجار والشجيرات، تزهر في الرّبيع، قبل تكوّن أوراقها التي قد تعيق عملية التّلقيح بالرياح. لا تعتمد الأنواع التي تلقّح بالرياح على وجود المُلَقِّح كي تبقى الأنواع، التي ربما تُعَدّ إيجابية بقاء أُخرى.

يُفضّل التّلقيح الذاتي في الظّروف المستقرّة

لغاية الآن، ذكرنا أمثلة على التّلقيح الذي يميل إلى التّلقيح الخارجي، وهو ذو فائدة عالية للنباتات وحقيقية النّوى بشكل عام. مع هذا، يحدث التّلقيح الذاتي أيضًا بين مغطاة البذور، وبالتحديد في المناطق المعتدلة. تمتلك معظم النّباتات التي تلقَّحُ ذاتيًّا أزهارًا صغيرة غير واضحة، تطلق حبوب لقاح مباشرة على المياسم، وأحيانًا قبل أن يتفتح البرعم.

ربما تسأل بشكل منطقي: لماذا عاشت كثير من أنواع النّباتات التي تقوم بالتلقيح الذاتي إذا كان التزاوج الخارجي مهمًّا وراثيًّا للنباتات كما هو مهم للحيوانات. يقترح علماء الأحياء سببين أساسين للوجود الكبير للنباتات مغطاة البذور ذاتية التّلقيح:

1. يُعَدُّ التّلقيح الذاتي إيجابية في ظروف معينة؛ لأن النّباتات ذاتية التّلقيح لا تحتاج إلى أن يزورها حيوانات لإنتاج البذور. ولهذا، فإنّ النّباتات ذاتية التّلقيح تصرف طاقة أقل في إنتاج جاذبات الملقحات، ويمكنها أن تنمو في أماكن لا توجد فيها الحشرات أو الحيوانات الأُخرى التي ربما تزورها، كما في القطبين أو على الارتفاعات العالية.
2. بالمصطلحات الوراثية، يُنتج التّلقيح الذاتي أجيالًا أكثر انسجامًا من تلك التي ينتجها التّلقيح الخارجي. تذكر أنه بسبب حدوث الانقسام المنصف هنا، فإنّ العبور لا يزال ممكن الحدوث، كما ذكرنا في الفصل الـ(11) ولهذا لن يكون النسل مطابقًا للآباء. وعلى الرّغم من ذلك، ربما يحتوي مثل هذا النسل على نسب عالية من الأفراد المتكيفين بشكل جيد في مواطن محددة.

الشكل 42–26

أزهار تلقحها الرياح. تتدلى المتوك الكبيرة الصفراء، من خيوط رفيعة، تتأرجح مطلقة حبوب اللقاح إلى الرياح. لاحقًا، ستصبح هذه الأزهار أنثوية، بمياسم طويلة ريشية – مناسبة للإمساك بحبوب اللقاح التي تنثرها هذه الرياح – ملتصقة بها. لهذا السبب؛ فإن كثيرًا من الحشائش، مثل تلك التي في الصورة، تُعدُّ ثنائية التزاوج.

يميل التّلقيح الذاتي في الأنواع التي تلقّح عادة خارجيًّا إلى إنتاج أعداد كبيرة من أفراد ضعيفي التكيّف؛ لأنه يقرب الأليلات المتنحية الضارة من بعضها، ولكن يمكن أن يكون هذا الانسجام إيجابيًّا جدًا في بيئات محددة. في هذه البيئات، قد يكون من الإيجابي أن يستمر النبات في التّكاثر الذاتي بشكل متواصل.

شجعت إستراتيجيات تطورية عدة التّلقيح الخارجيّ

التّلقيح الخارجيّ، كما ذكرنا وركزنا عليه، مهم جدًا للتكيّف والتّطوّر في كلّ المخلوقات حقيقة النّوى، مع وجود استثناءات قليلة. غالبًا، تحتوي الأزهار على كلّ من الأسدية والمدقات، التي تزيد من احتمال التّلقيح الذاتي. إحدى الإستراتيجيات التي تشجع التّلقيح الخارجي، لذلك، هي فصل الأسدية عن المدقات. وتتضمن إستراتيجية أُخرى عدم التوافق الذاتي التي تمنع التّلقيح الذاتي.

فصل التراكيب الذكرية عن التراكيب الأنثوية في المكان والزمان

ربما توجد في كثير من الأنواع –مثلًا، الصفصاف وبعض أشجار التوت – أزهار بأسدية وأزهار بمدقات على نباتين منفصلين. مثل هذه النّباتات، التي تنتج فقط حبوب لقاح أو بويضات، تدعى **ثنائية المسكن Dioecious**. من الواضح أن هذه النّباتات لا تقوم بالتلقيح الذاتي، ويجب أن تعتمد بشكل حصري على التّلقيح الخارجي. في أنـواع أُخرى من النّباتات، مثل البلّوط، والخوخ، والذّرة، واليقطين يمكن أن تتكون كلّ من الأزهار الذكرية والأنثوية المنفصلة على النبات نفسه. مثل هذه النّباتات تُدعى **أحاديةَ المسكن Monoecious** (انظر الشكل 42-25).

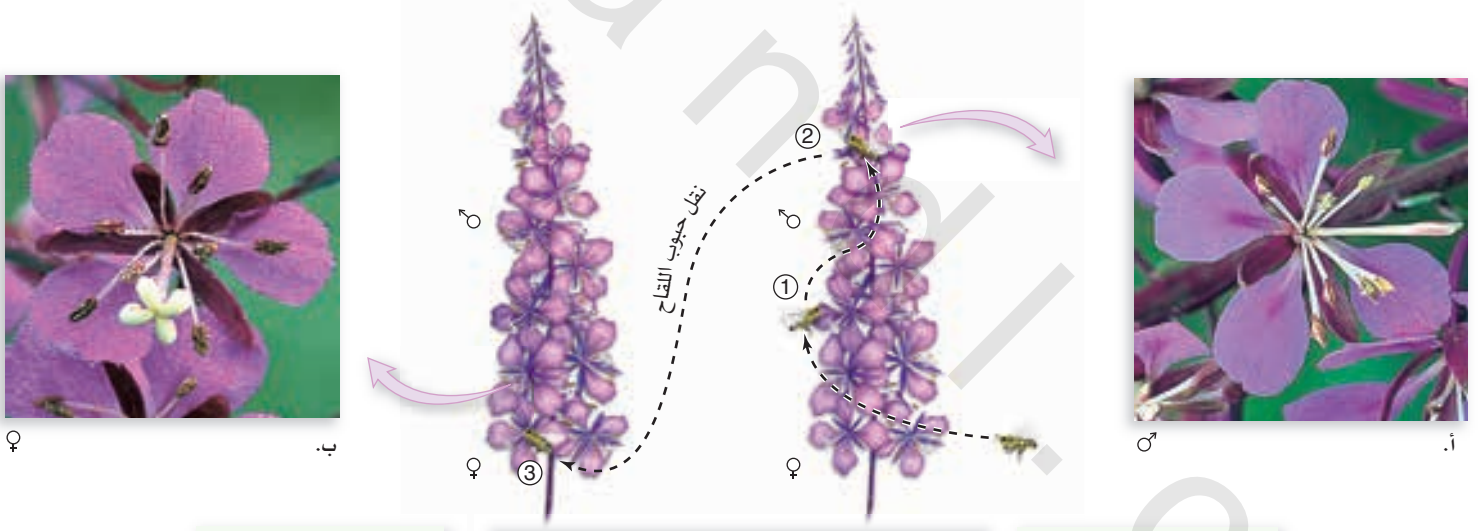
في النّباتات أحادية المسكن، يشجع انفصال الأزهار الذّكرية والأنثوية، التي يمكن أن تتفتح في وقتين مختلفين، على احتمال التّلقيح الخارجي بشكل كبير.

حتى لو كانت كلّ من الأسدية والمدقات الناضجة، وكما هي الحالة عادةً، موجودة في زهرة واحدة تابعة لنبات معين، فربما تصل هذه الأعضاء للنضج في زمانين مختلفين. تُدعى النّباتات التي يحدث فيها هذا **ثنائيةَ التّزاوج Dichogamous**. إن نضجت الأسدية أولًا، مطلقةً حبوب اللقاح قبل أن تصبح المياسم جاهزة لاستقبال حبوب اللقاح، فإنّ الزّهرة تصبح ذكرية بشكل نشط في هذا الوقت. وعندما تنتهي الأسدية من إطلاق حبوب اللقاح، ربما تصبح المياسم جاهزة، وعندها تصبح الزّهرة أنثوية بشكل أساسي (الشكلان 42-26 و 42-27). إن هذا الفصل في الزمن له التأثير نفسه، كما لو كانت الأفراد ثنائية المسكن؛ بهذا يزداد معدل التّلقيح الخارجي بشكل كبير.

بُنيت كثير من الأزهـار، بحيث لا تتلامس الأسدية والمياسم مع بعضها. بهذا الترتيب، يصبح الميل الطبيعي لحبوب اللقاح هو الانتقال إلى مياسم أزهار أُخرى، لا إلى مياسم الزّهرة نفسها، وهذا يشجع على التّلقيح الخارجي.

عدم التّوافق الذّاتيّ

حتى عندما تنضج مياسم وأسدية زهرة لنبات معين في الوقت نفسه، فإنّ **عدم التوافق الذاتي Self-incompatibility** الوراثي، الذي ينتشر بكثرة بين النّباتات المزهرة، يزيد من التّلقيح الخارجي. ينشأ عدم التوافق الذاتي عندما تُميز حبوب اللقاح والميسم كلٌّ منهما الآخر على أنهما مرتبطان وراثيًّا، ويتوقف بذلك نموّ أنبوب اللقاح (الشكل 42-28).



1. يبدأ النّحل من الأسفل، فتصادف الأزهـار الأنثوية الأقدم.

2. يتحرك النّحل إلـى أعلى الساق، فيصادف الأزهـار الذكرية الأحدث المحتوية على حبوب اللقاح، حالما ينتهي من الأزهار التي يزورها، يطير نحو ساق جديدة.

3. يبدأ النّحل من الأسفل، جالبًا حبـوب اللقاح إلـى الأزهار الأنثوية الأقدم.

الشكل 42-27

ثنائية التزاوج، كما هي موضحة في أزهار عشبة النار ***Epilobium angustifolium***. منذ عام 1790، كان هذا النبات، الذي يتزاوج خارجيًّا، من أوائل النّباتات التي تمتلك طريقة معروفة للتلقيح. أولًا، تُطلق المتوك حبوب اللقاح، ثم يستطيل القلم فوق الأسدية، في حين تنطوي الأربعة فصوص للميسم، فتصبح مستقبلة. بعد ذلك، تصبح الأزهار أنثوية بعد يومين. تتفتح الأزهار بشكل تدريجي فوق الساق، بحيث تُزار السفلى أولًا، مشجعةً التزاوج الخارجي. وبينما هي تعمل في أعلى الساق، يصادف النّحل إطلاق حبوب اللقاح، إذ يزهر الطور الذكري، ويصبح مغطى بحبوب اللقاح التي تحملها النحلة بعد ذلك للأزهار السفلى، أي الأزهار الأنثوية التابعة لنبات آخر. تظهر هنا أزهار في طور (أ) الذكورة (ب) الأنوثة.

يتحكم في عدم التوافق الذاتي الموقع S. يُنظِّم الكثير من الأليلات التي تحتل الموقع S الاستجابات بين حبوب اللقاح والميسم. لقد ميّز الباحثون نوعين من عدم التوافق الذاتي: الأول، عدم التوافق الذاتي للنبات الجاميتي الذي يعتمد على الجين S الأحادي الموقع لحبوب اللقاح وعلى الجين S ثنائي الموقع للميسم. إن توافق أي من الأليلات S في الميسم مع الأليل S لحبوب اللقاح، يسبب توقف تكوين أنبوب اللقاح قبل أن يصل إلى الكيس الجنيني. تمتلك أزهار البتونيا عدم توافق ذاتي للنبات الجاميتي.

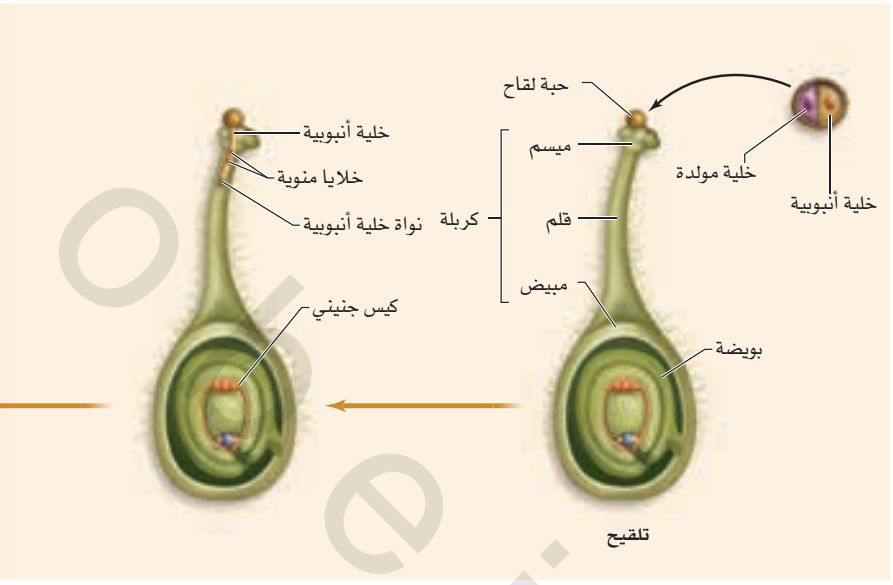
والثاني، عدم التوافق الذاتي للنبات البوغي، كما يحدث في البروكلي. فيه، كلا الأليلين S للأب الذي يُنتج حبوب اللقاح، وليس فقط الأليل S لحبوب اللقاح نفسها، مهم. يسببُ توافقُ أليلات الميسم مع أي من أليلات الأب الذي ينتج حبوب اللقاح عدمَ نموِّ حبوب اللقاح أحادية العدد الكروموسومي.

لقد تم تَعلم الكثير عن الأسس الجزيئية والكيميائية الحيوية لآليات التّعرّف ومسارات تحويل الإشارة التي توقف النّموّ الناجح لأنبوب اللقاح. ربما تكون آليات تمييز حبوب اللقاح قد نشأت في سلف مشترك من معراة البذور. تتفق الأحافير ذات أنابيب اللقاح من العصر الكاربوني مع فرضية أنها تمتلك أنظمة تعرف على حبوب اللقاح متطورة جدًا.

تتعرض مغطاة البذور لإخصاب مزدوج

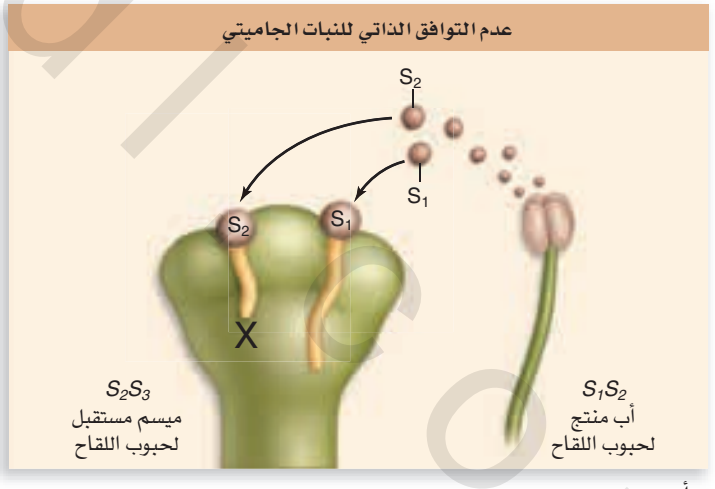
إن الإخصابَ في مغطاة البذور معقدٌ، وهو عملية غير عادية نوعًا ما، يتم فيها استخدام خليتين منويتين في عملية فريدة تدعى **الإخصاب المزدوج Double fertilization**. يؤدي الإخصاب المزدوج إلى تطورين مهمين، هما: (1) إخصاب البيضة (2) تكوين مادة غذائية تدعى **الأندوسبيرم Endosperm** التي تغذي الجنين.

عندما يتم نشر حبوب اللقاح عن طريق الرياح، أو عن طريق الحيوانات، أو عن طريق التّلقيح الذاتي، فإنها تلتصق بالمادة اللاصقة السّكّرية التي تغطي الميسم، وتبدأ في النمو مكونة **أنبوب لقاح Pollen tube** يخترق القلم (الشكل 42-29). ينمو

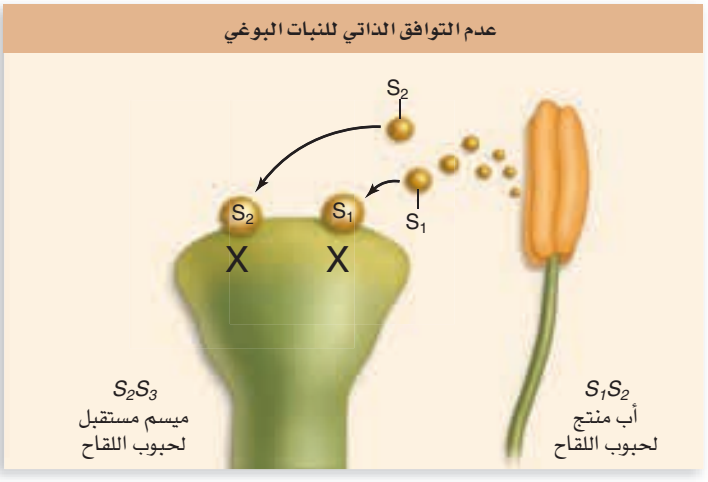


الشكل 42-29

تكوين أنبوب اللقاح والإخصاب المزدوج. عندما تهبط حبوب اللقاح على ميسم زهرة ما، تنمو خلية أنبوب اللقاح نحو كيس الجنين مكونة أنبوب اللقاح. بينما ينمو أنبوب اللقاح، تنقسم الخلية المولدة لتكوين خليتين منويتين. عندما يصل أنبوب اللقاح الكيس الجنيني، يدخل إحدى الخليتين المساعدتين، ويطلق الخلايا المنوية. في عملية تُدعى الإخصاب المزدوج، تلتحم نواة خلية منوية مع خلية البيضة لتكوين زيجوت ثنائي العدد الكروموسومي ($2n$)، وتلتحم نواة خلية منوية أُخرى مع النواتين القطبيتين لإعطاء نواة الإندوسبيرم ثلاثية العدد الكروموسومي ($3n$).



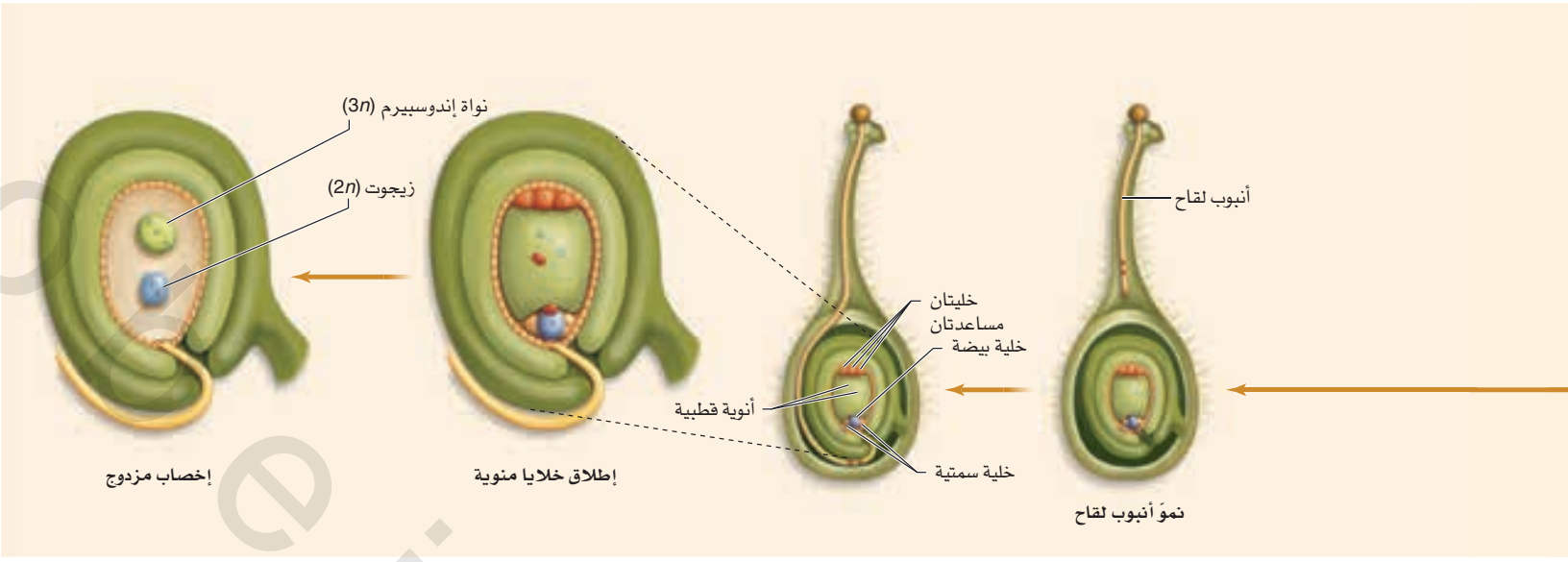
أ.



ب.

الشكل 42-28

يمكن التحكم في التلقيح الذاتي وراثيًا، لذا يمكن تعطيله. أ. يتحدد عدم التوافق الذاتي للنبات الجاميتي عن طريق الطراز الجيني لحبوب اللقاح أحادية العدد الكروموسومي. ب. يُميز عدم التوافق الذاتي للنبات البوغي الطراز الجيني لأب حبوب اللقاح ثنائي العدد الكروموسومي/ وليس فقط الطراز الجيني لحبوب اللقاح. تحتوي حبوب اللقاح على بروتينات ينتجها الأب S_1S_2. في الحالتين، يعتمد التمييز على الموقع S، الذي له أليلات عدة. تشير الأرقام الصغيرة إلى الطراز الجيني للأليل S. في عدم التوافق الذاتي للنبات الجاميتي، يأتي المنع بعد نموّ أنبوب اللقاح. في عدم التوافق الذاتي للنبات البوغي، يفشل أنبوب اللقاح في النمو.



أنبوب اللقاح، الذي تغذيه مادة سكّرية، حتى يصل إلى البيضة في المبيض. في الوقت نفسه، تنقسم الخلية المولّدة داخل خلية أنبوب حبة اللقاح لتكوين خليتين منويتين.

يصل أنبوب اللقاح في النهاية إلى كيس الجنين في البويضة. عند الدخول إلى كيس الجنين، تضمحل إحدى الأنوية المجاورة لخلية البيضة، ويدخل أنبوبُ اللقاح الخليةَ. ينفجر طرف أنبوب اللقاح مطلقًا الخليتين المنويتين. تخصِّب إحدى الخليتين المنويتين خليةَ البيضة، مكونةً الزيجوت. تلتحم الخلية المنوية الأُخرى مع النواتين القطبيتين الموجودتين في مركز كيس الجنين، مكونةً نواة إندوسبيرم بدائية ثلاثية العدد الكروموسومي ($3n$). تنمو نواة الإندوسبيرم البدائية في النهاية لإعطاء الإندوسبيرم.

عند انتهاء الإخصاب، ينمو الجنين حالما تبدأ خلاياه في الانقسام لعدد من المرات. في الوقت نفسه، تحيط أنسجةٌ واقيةٌ الجنينَ، فتتكون البذرة. تُحاط البذرة بدورها بتركيب آخر يُدعى الثمرة. نشأت هذه التراكيب النموذجية الخاصة بمغطاة البذور استجابة للحاجة إلى بذور لكي يتم نشرها لمسافات طويلة للتأكيد على التّنوّع الوراثيّ.

أسهمت الأزهار بقدرتها على جذب الملقحات في النجاح التّطوريّ لمغطاة البذور. وفي حين يُعَدُّ التّلقيحُ بالرياح والتّلقيحُ الذاتي إيجابيًّا في بعض الظروف، فإنّ التّلقيح الخارجي يشجّع التّنوّع الوراثيّ، وهو المادة الخام للتطور. يُنتج الإخصاب المزدوج زيجوتًا ثنائي العدد الكروموسومي ونسيجًا غذائيًّا ثلاثي العدد الكروموسومي، يُدعى الإندوسبيرم.

5-42 التّكاثر اللّاجنسيّ

يقلّل التّلقيحُ الذاتيُّ التّنوّعَ الوراثيَّ، لكن التزاوج اللاجنسي يؤدي إلى إنتاج أفراد متماثلين وراثيًّا؛ لأن الانقسام المتساوي هو الانقسام الوحيد الذي يحدث. في غياب الانقسام المنصف، تبقى الأفراد ذات التكيف العالي لبيئة ثابتة نوعًا ما للسبب نفسه الذي يُفضل به التّلقيح الذاتي. وسيقلّل تغيّرُ الظروف بشكل مأساوي التّنوّعَ الوراثيَّ الذي يعمل عليه الانتخاب الطبيعي، وبهذا قد يصبح بقاء الأنواع أقل احتمالًا.

يُستعمل التّكاثر اللاجنسي في الزراعة والبستنة لتكثير نبات معين مُفضل له صفات يمكن لها أن تتغير في أثناء التّكاثر الجنسي، أو حتى عن طريق التّلقيح الذاتي. تُكثّر معظم الورد والبطاطا، مثلًا، خضريًّا (لاجنسيًّا).

يَتَضَمَّنُ التّكاثرُ اللاإخصابي تطوّرَ أجنّة ثنائية العدد الكروموسوميّ

في نباتات معينة، تشمل بعض الحمضيات، وحشائش محددة (مثل عش كنتاكي الأزرق) والهندباء البرية، يمكن إنتاج الأجنة التي في البذور لاجنسيًّا من النبات الأب. هذا النوع من التّكاثر اللاجنسي يُعرف بالتكاثر **اللاإخصابي Apomixis**. تعطي البذور المنتَجة بهذه الطريقة أفرادًا هي نسخة طبق الأصل عن الآباء من الناحية الوراثية.

وعلى الرّغم من أن هذه النّباتات تتكاثر عن طريق استنساخ الخلايا ثنائية العدد الكروموسومي في البويضة، فإنها أيضًا تكتسب إيجابية انتشار البذور، وهو تكيف

مرتبط عادة بالتكاثر الجنسي. إن التّكاثر اللاجنسي شائع أكثر في الظروف القاسية أو البيئات ذات الحد الأدنى، حيث هناك فرصة ضئيلة للتنوع. فمثلًا، توجد نسبة كبيرة من النّباتات اللاجنسية في القطبين أكثر من المناطق المعتدلة.

في التّكاثر الخضري، تنشأ نباتات جديدة من أنسجة لا تكاثرية

في شكل شائع من التّكاثر اللاجنسي يُدعى **التّكاثرَ الخضريَّ Vegetative reproduction**، تستنسخ أفراد نباتية جديدة ببساطة من أجزاء نبات بالغ (الشكل 42-30). إن أشكال التّكاثر الخضري في النّباتات متنوعة ومتعددة.

السيقان الجارية Runners أو **السيقان الهوائية Stolons**. تتكاثر بعض النّباتات عن طريق السيقان الجارية (تسمى أيضًا السيقان الهوائية) وهي سيقان طويلة، نحيلة يمكن أن تنمو على سطح التربة. في نبات الفراولة مثلًا، تتكون الأوراق، والأزهار، والجذور على عقد الساق الهوائية، بحيث يكون بين كلّ عقدتين عقدة فارغة. وراء كلّ عقدة ثانية تمامًا، يلتف طرف كلّ ساق هوائية للأعلى، ويصبح سميكًا. هذا الجزء السميك ينتج أولًا جذورًا عرضية، ومن ثم مجموعة خضرية جديدة تكمل الساق الجارية.

الرايزومات Rhizomes. سيقان أفقية تحت التربة، وهي تراكيب تكاثرية مهمة، بالتحديد في الحشائش والبردي. تغزو الرايزومات أماكن قريبة من النبات الأب، ويمكن للعقدة الواحدة أن تعطي مجموعًا خضريًّا مزهرًا. تنشأ الخاصية الضارة لكثير من الأعشاب من نمط النّموّ هذا، وتتكاثر كثير من نباتات الحديقة، مثل السّوسن، عن طريق الرايزومات بشكل كامل تقريبًا. الكورمات والأبصال هي سيقان عمودية تحت الأرض. الدرنات أيضًا سيقان متخصصة للتخزين والتّكاثر. تُعَدُّ الدرنات جزء التخزين الطرفي للرايزومات. ويتم تكاثر البطاطا (النوع *Solanum*) اصطناعيًّا عن طريق قِطع الدرنات، كلّ قطعة من هذه القطع "بعين" واحدة أو أكثر. تعطي "العيون" أو "قطع بذور" البطاطا نباتًا جديدًا.

الجذيرات (الممصات) Suckers. جذور بعض النّباتات مثل الكرز، والتّفاح، والعُلّيق، والتّوت الأسود، تنتج جذيرات (ممصات) أو طلائع تعطي نباتاتٍ جديدة. أنواع تجارية من الموز لا تنتج بذورًا، ويتم تكثيرها عن طريق جذيرات تنشأ من براعم على سيقان تحت الأرض. عندما ينكسر جذر الهندباء، كما هو الحال عند محاولة سحبه من الأرض، كلّ قطعة من الجذر سوف تعطي نباتًا جديدًا.

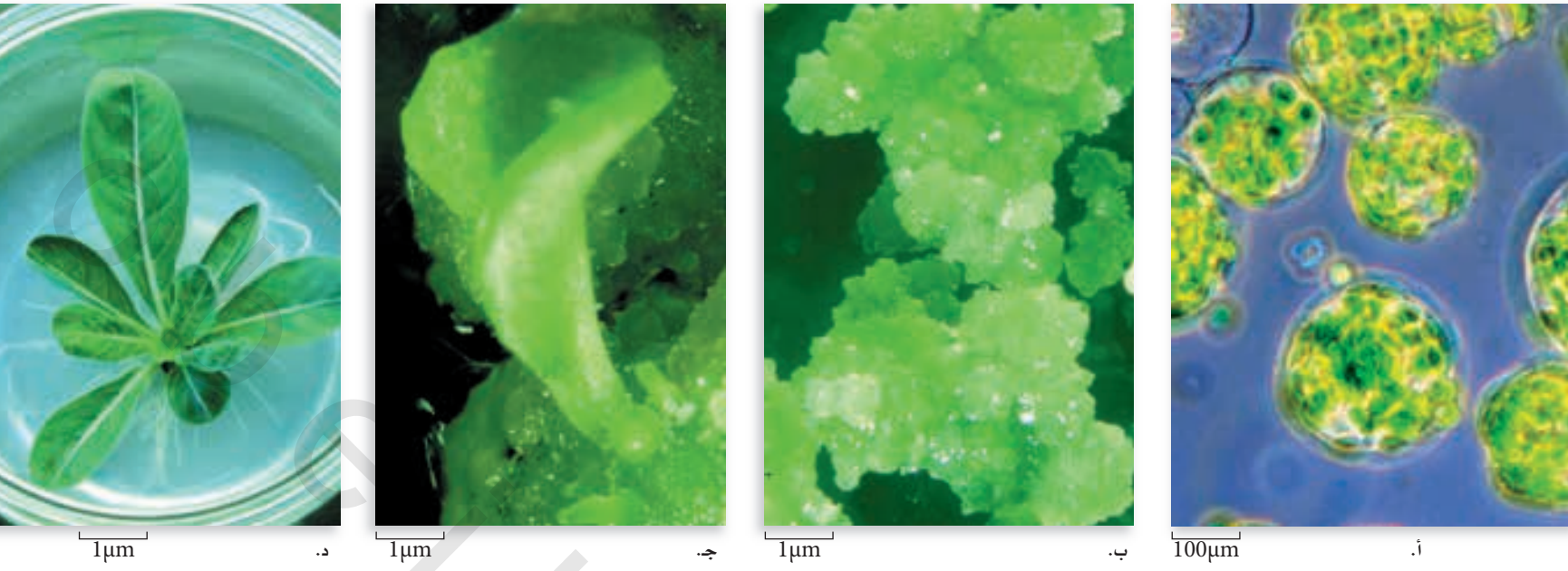
نبتات صغيرة عرضية Adventitious plantlet. في القليل من أنواع النّباتات، يمكن للأوراق التّكاثر. مثال واحد هو نبات المنزل *Kalanchoe daigremontiana* (راجع الشكل 42-30)، وهو مشهور عند كثير من الناس تحت اسم "نبات الأمومة" أو "أم الآلاف". تعود الأسماء الشائعة لهذا النبات لأن النسيج المرستيمي موجود في أثلام على طول الأوراق. يعطي هذا النسيج الكثير من النّباتات الصغيرة. ويتم تكثير نبات الأمومة عادة عن طريق هذه النّباتات الصغيرة، التي تسقط على التربة، وتعطي جذورًا عند نضجها.

يمكن استنسال نباتات من خلايا معزولة في المختبر

يمكن استنساخ نباتات كاملة عن طريق إعادة توليد خلايا نباتية أو أنسجة في وسط غذائي محتوٍ على هرمونات النّموّ. هذا هو شكل آخر من التّكاثر اللاجنسي. يمكن لورقة مزروعة، أو ساق، أو جذر مزروع أن يدخل في عملية تكوين الأعضاء في الوسط الغذائي، وتكوين جذور ومجاميع خضرية. في بعض الأحيان، يمكن لخلايا

الشكل 42-30

التّكاثر الخضري. تنشأ نباتات صغيرة من أثلام على طول الأوراق لنبات المنزل *Kalanchoe daigremontiana*. النّباتات الصغيرة يمكنها أن تسقط، وتنمو إلى نباتات جديدة، وهي طريقة غير مألوفة من التّكاثر الخضري.



الشكل 42-31

تجديد البروتوبلاست. الخطوات المختلفة لاستعادة نبات كامل من بروتوبلاست نباتي لنبات زهرة الربيع المسائية. **أ.** بروتوبلاست نباتي مفصول. **ب.** إعادة توليد الجدار الخلوي وبدء عملية الانقسام الخلوي. **جـ.** إنتاج أجنة خلايا جسمية من ندبة. **د.** استعادة نبتة صغيرة من جنين الخلية الجسمية في المزرعة. بعد ذلك، يمكن تجذير النبات في التربة.

فردية أن تعطي نباتًا كاملًا في الوسط الغذائي.

يمكن أن تعزل الخلايا الفردية من أنسجة عن طريق أنزيمات تعمل على تكسير الجدران الخلوية، تاركة خلفها البروتوبلاست، وهو خلية نباتية محاطة بغشاء بلازمي فقط. تملك الخلايا النباتية مرونة تطورية أكبر من معظم خلايا الحيوانات الفقرية، وكثير من أنواع الخلايا، ولكن ليس كلها. في النّباتات، تحتفظ بالقدرة على توليد أعضاء، أو توليد مخلوق كامل في إناء الزراعة (الوسط الغذائي). خذ في الحسبان العدد المحدود للخلايا الجذعية البالغة في الفقريات، والتحديات المرتبطة بالاستنساخ التي ناقشناها في الفصل الـ (19).

عندما تتمّ زراعة خلايا نباتية منفردة، يعاد توليد الجدار. يتبع ذلك الانقسام الخلوي لتكوين الندبة *Callu*، وهي كتلة خلايا غير متمايزة (الشكل 42-31). عند تكوين الندبة، يمكن إنتاج نبات كامل في الوسط الغذائي. يمكن أن يمر تطور النبات الكامل من خلال المراحل الجنينية، أو يمكن أن يبدأ بتكوين المجموع الخضري أو الجذر.

لزراعة الأنسجة كثير من التطبيقات الزراعية، وتطبيقات في البستنة أيضًا. يمكن تكثير نباتات العليق وقصب السكر الخاليين من الفيروسات عن طريق النسيج المرستيمي، الذي يكون غالبًا خاليًا من الفيروسات، حتى في النّباتات المصابة. وكما في الأشكال الأُخرى من التّكاثر اللاجنسي، يمكن تكثير نباتات متطابقة وراثيًّا هنا.

تَستنسخ النّباتات التي تتكاثر لاجنسيًّا أفرادًا جديدة من أجزاء من الجذر، أو الساق، أو الأوراق، أو البويضة المأخوذة من الفرد البالغ. تكون الأجيال التي تنتج لاجنسيًّا مطابقة وراثيًّا للأب.

6-42 فترات حياة النبات

تعيش النّباتات فترات زمنية متفاوتة عند استقرارها بناء على النوع. قد ترتبط أو قد لا ترتبط فترة الحياة مع إستراتيجية النبات التكاثرية. تعيش النّباتات الخشبية، التي تمتلك نموًا ثانويًّا مكثفًا، دائمًا تقريبًا، فترة زمنية أطول من النّباتات العشبية التي تمتلك أو لا تمتلك نموًّا ثانويًّا. يمكن أن يعيش نبات الصنوبر ذو المخروط الصلب، مثلًا، أكثر من 4000 عام.

ترسل بعض النّباتات العشبية سيقانًا جديدة فوق سطح الأرض كلّ عام، مكونة أياها من تراكيب خشبية تحت الأرض. نباتات أُخرى تنبت، وتنمو، وتزهر مرة واحدة قبل أن تموت. النّباتات الأقصر عمرًا، نادرًا ما تكون خشبية جدًا بسبب عدم وجود وقت كافٍ لتراكم الأنسجة الثانوية. وبناء على طول دورات حياتها، قد تكون النّباتات العشبية حولية، أو ثنائية الحول، أو مُعَمِّرَة، في حين تكون النّباتات الخشبية بشكل عام مُعَمِّرَة (الشكل 42-32).

يكون تحديد فترة الحياة أصعب للمخلوقات المتكاثرة بالاستنساخ. تكوّن أشجار الحَوْر *Populus tremuloides* سلالاتٍ ضخمةً من جراء التّكاثر اللاجنسي لجذورها. وبشكل عام، يمكن أن تشكل سلالات الحَوْر "المخلوق" الأكبر على الأرض. ربما تغطي النّباتات الأُخرى التي تتكاثر لاجنسيًّا مناطق أقل، ولكنها تعيش آلاف السنوات. تم التّعرّف إلى عمر شجيرات الكريوسوت *Larrea tridentata* الموجودة في صحراء موجافي، فوجد أنه قد يصل إلى 1200 عام!

تعيش النّباتات المعمّرة سنوات عدة

تستمر النّباتات المعمّرة Perennial plants في النمو عامًا بعد آخر، وقد تكون عشبية (مثل كثير من الأزهار البرية في البراري، والأراضي الرطبة والأراضي الخشبية)، أو خشبية (مثل الأشجار والشجيرات). أغلبيةُ أنواعِ النّباتاتِ الوعائيةِ مُعَمِّرةٌ. وبشكل عام، يمكن للنباتات المعمّرة أنْ تزهر، وتنتج بذورًا وثمرة لعدد غير محدد من فصول النّموّ.

نادرًا ما تمتلك المعمرات العشبية أي نموّ ثانوي في سيقانها؛ وتموت السيقان كلّ عام بعد فترة من النّموّ السريع نسبيًّا وتراكم الغذاء. يخزن الطعام بوصفه مادة في جذور النّباتات أو في سيقان تحت الأرض، التي تصبح كبيرة بشكل واضح مقارنة مع نظيراتها فوق سطح الأرض.

تزهر الأشجار والشجيرات بشكل متكرر، ولكن هناك حالات شاذة. يعيش نبات البامبو فصولًا عدة بوصفه نباتًا لا تكاثريًّا. ولكنه يهرم ويموت بعد الإزهار. الشيء نفسه ينطبق على الأقل على نوع واحد من الشجر الاستوائي (*Tachigali versicolor*)، الذي يصل إلى ارتفاعات شاهقة قبل أن يزهر، ويهرم. وعند الأخذ في الحسبان الطاقة الهائلة التي تُصْرَف على نموّ الشجرة، فإنّ آلية التّكاثر لهذا النبات مثيرة جدًا للاستغراب.

الأشجار والشجيرات ربما تكون متساقطة الأوراق *Deciduous*، إذ قد تتساقط الأوراق جميعها مرة واحدة في وقت معين من السنة، ويبقى النبات عاريًا فترة، أو دائم الخضرة *Evergreen*، حيث تتساقط الأوراق على طول العام، ولا تظهر النّباتات عارية بشكل كامل أبدًا. في المناطق المعتدلة الشمالية، تعدّ المخروطيات من النّباتات دائمة الخضرة المشهورة، ولكن في المناطق الاستوائية وشبه الاستوائية معظم مغطاة البذور دائمة الخضرة، ما عدا عند وجود جفاف فصلي شديد. في هذه المناطق، يفقد كثير من مغطاة البذور متساقطة الأوراق، أوراقها خلال الجفاف لتحافظ على الماء.

تنمو النّباتات الحولية، وتتكاثر، وتموت في سنة واحدة

تنمو **النّباتات الحولية Annual plants**، وتزهر، وتكوّن بذورًا خلال فصل نموّ واحدٍ، وتموت عند انتهاء العملية. كثير من نباتات المحاصيل حولية، مثل الذّرة، والْقمح، ونبات الصّويا. بشكل عام تنمو النّباتات الحولية بسرعة تحت الظروف المناسبة وبشكل يتناسب مع وجود الماء أو الغذاء. تكوّنُ الأنسجةُ المرستيمية الجانبية لبعض النّباتات الحولية، مثل دوار الشمس والرجيد الضخم، بعضَ الأنسجة الثانوية للدعم، إلا أن معظم النّباتات الحولية عشبية بشكل كامل.

تموت النّباتات الحولية بعد إزهارها مرة واحدة؛ وتستعمل الأزهار أو الأجنة المتكونة إشارات هرمونية لإعادة توزيع المواد الغذائية. لذا، فإنّ النبات الأب يموت جوعًا حقًّا. يمكن توضيح هذا بمقارنة جماعة من نباتات الفاصولياء التي تم التقاط حباتها بشكل مستمر مع جماعة بقيت حبات الفاصولياء على النبات. تستمر جماعة النبات التي انتزعت عنها حبات الفاصولياء في النمو، وتنتج فاصولياء أطول من تلك التي لم تنزع عنها حبات الفاصولياء. تُدعى العمليةُ التي تؤدي إلى موت النبات **الْهَرَمَ Senescence**.

تتبع النّباتات ثنائية الحول دورة حياة مدتها سنتان

النّباتات ثنائية الحول Biennual plants، هي أقل شيوعًا من النّباتات الحولية، وتمتلك دورات حياة مدتها سنتان لتكتمل. خلال السنة الأولى، تُخَزِّنُ النّباتات ذات الحولين نواتج البناء الضوئي في أعضاء خزن تحت الأرض. خلال السنة الثانية من النّموّ، تتكون سيقان مزهرة باستخدام الطاقة المخزّنة في أجزاء تحت الأرض من النبات. نباتات محاصيل معينة، مثل الجزر، والملفوف، واللفت، هي نباتات ثنائية الحول، ولكن هذه النّباتات تُحصد في العادة للطعام خلال السنة الأولى، قبل أن تزهر، فهي تزرع من أجل أوراقها أو جذورها، وليس من أجل ثمارها أو بذورها.

تشمل ثنائية الحول البرية أزهار الربيع المسائية، وخمار الملكة آن *Daucus carota*، وآذان الدب *Verbascum thapsis*. وفي الحقيقة، تبلغ الكثير من النّباتات ثنائية الحول ثلاث سنوات أو أكثر من العمر، ومن ثَمَّ تُزهر، لكن النّباتات ثنائية الحول جميعها تزهر مرة واحدة فقط قبل أن تموت.

تملك النّباتات إستراتيجات عدة للتعامل مع متطلبات الطاقة الشديدة للتكاثر. تزهر النّباتات المعمرة بشكل متكرر، وتعيش سنوات عدة. تكمل النّباتات الحولية دورة نموها كاملة خلال سنة واحدة. في حين تزهر النّباتات ذات الحولين مرة واحدة، عادة بعد فصلين من النّموّ.

أ.

ب.

الشكل 42-32

النّباتات الحَولِيّة والْمُعَمِّرَة. تعيش النّباتات فترات عمرية مختلفة. أ. النّباتات الحولية الصحراوية تُكمل دورة حياتها الكاملة في أسابيع عدة، مزهرة مرة واحدة. ب. بعض الأشجار، مثل شجرة الخشب الأحمر العملاقة (*Sequoiadendron giganteum*)، التي توجد في أخاديد مبعثرة على طول المنحدرات الغربية لسيرا نيفادا في كاليفورنيا، تعيش 2000 سنة أو أكثر، وتزهر سنة بعد أُخرى.

42-1 التكوين الجنيني التكاثري (الشكل 42-1)

تدخل النّباتات في مراحل تكوين جنينية تؤدي إلى النضج التكاثري عن طريق إضافة تراكيب إلى تراكيب موجودة داخل النسيج المرستيمي.

- تتميز دورات حياة النبات بتبادل الأجيال، حيث يعطي النباتُ البوغي ثنائي العدد الكروموسومي النباتَ الجاميتي أحادي العدد الكروموسومي.
- قبل أن يحدث تكوين الزّهرة، يجب أن تمر النّباتات في تحوّل المرحلة لتحضير النبات للاستجابة للإشارات الخارجية والداخلية.
- حالما تنضج النّباتات، تتكون الأزهار بمجموعة من العوامل، هي: الضّوء، ودرجة الحرارة، وإشارات محفزة ومثبطة.

42-2 إنتاج الأزهار

يمكن أن يتطلب إنتاج الأزهار واحدًا أو أكثر من أربعة مسارات مُتَحَكَّمٌ فيها وراثيًّا، هي: المسار المعتمد على الضّوء، والمسار المعتمد على درجة الحرارة، ومسار الجبريلين، والمسار الذاتي.

- المسار المعتمد على الضّوء، أو على طول تناوب الضوء والظلام، حساس لكمية الظلمة التي يحصل عليها النبات كلّ 24 ساعة.
- يمكن أن يُنظم الإزهار باتزان بين إشارات محفزة للإزهار، وإشارات مثبطة للإزهار بغض النظر عن المسار.
- يتطلب المسار المعتمد على درجة الحرارة فترة تبريد قبل الإزهار.
- يحتاج المسار المعتمد على الجبريلين إلى زيادة في هذا الهرمون لكي يحدث الإزهار.
- المسار الذاتي خاص بالنباتات ذات اليوم المعتدل، ويعتمد على التغذية، ولا يعتمد على التلميحات (الإشارات أو الأدلة) البيئية. "تُعدّ" هذه النّباتات العُقَد و"تتذكر" مواقع العقد عن طريق اتزان بين إشارات محفزة للإزهار، وإشارات مثبطة للإزهار.
- تجعل مسارات الإزهار الأربعة المرستيم البالغ ليصبح مرستيمًا زهريًّا عن طريق تنشيط جينات هوية المرستيم الزهري.
- تُنَشِّط جيناتُ هوية المرستيم الزهري جينات هوية الأعضاء الزّهريّة مستعملةً نموذج الجينات **A B C D E** (الشكل 42-11).

42-3 تركيب الأزهار وتطوّرها (الأشكال 42-14، 42-18)

تحوي الأزهار على جيل النبات الجاميتي أحادي العدد الكروموسومي، وتعمل على زيادة فرص التقاء الجاميتات الذكرية والأنثوية من نباتات مختلفة في العادة.

- يُعتقد أن الأعضاء الزّهريّة قد نشأت من الأوراق.
- تمتلك الأزهار الكاملة أربعة محيطات زهرية، هي: الكأس، والتويج، والطلع، والمتاع، في حين تفتقد الأزهار غير الكاملة محيطًا زهريًّا واحدًا أو أكثر.
- يرتبط تحوير أو فقدان جزء زهري في الأغلب بآليات التّلقيح.
- قد تمتلك مغطاة البذور تماثلًا شعاعيًّا أو تماثلًا ثنائيًّا جانبيًّا.
- حبوب اللقاح هي النّباتات الجاميتية الذكرية، أو النّباتات الجاميتية الصغيرة.
  - تتكون حبوب اللقاح في المتك عن طريق الانقسام المنصف.
  - تنقسم الأبواغ الدقيقة لاحقًا عن طريق الانقسام المتساوي لتكون أربع حبوب لقاح، تتعرض للمزيد من الانقسامات المتساوية.
  - تتكون كلّ حبة لقاح من خلية مولدة تنقسم لإعطاء خليتين منويتين، وخلية بها نواة أنبوب اللقاح.
  - تمتلك حبوب اللقاح شقوقًا أو ثقوبًا يبرز منها أنبوب اللقاح.
- النبات الجاميتي الأنثوي أو النبات الجاميتي الكبير هو الكيس الجنيني.
  - تتطور البيوض في البويضات من خلايا أم بوغية كبيرة.
  - تتعرض الخلايا الأم البوغية الكبيرة للانقسام المنصف لتكوين أربعة أبواغ كبيرة أحادية العدد الكروموسومي. عادة، تضمحل ثلاثة من هذه الأبواغ الكبيرة.
  - يتعرض البوغ الكبير المتبقي إلى ثلاثة انقسامات متساوية لإعطاء ثماني أنوية محاطة بكيس جنين مكون من سبع خلايا.
  - تصبح إحدى الخلايا البيضة، وتكون مطوقة بخليتين أحاديتي العدد الكروموسومي تدعيان الخلايا المساعدة.
  - توجد ثلاث خلايا سمتية أحادية العدد الكروموسومي مقابل البيضة.
  - تشكل نواتان قطبيتان موجودتان في إحدى الخلايا السبع في النهاية الإندوسيرم بعد الإخصاب.

42-4 التّلقيح والإخصاب (الشكل 42-29)

التّلقيحُ عمليةٌ يتم فيها التقاء حبوب اللقاح مع ميسم الزّهرة.

- تتلقح الأزهار عن طريق الرياح، أو الحيوانات، أو داخل الزّهرة نفسها.
- يحدث التّلقيح الذاتي عندما تسقط حبوب لقاح من متك على ميسم الزّهرة نفسها.
- يحدث التّلقيح الخلطي، أو التزاوج الخارجي، عندما تسقط حبوب لقاح من زهرة ما على ميسم زهرة نبات آخر.
- تطورت المُلَقِّحات الحيوانية والأزهار بشكل متزامن، ما أدى إلى علاقات متخصصة.
- تمتلك الكثير من النّباتات التي تلقحها الرياح أزهارًا تحتوي أسدية وكرابل على نباتات منفصلة، أو تكون منفصلة فيزيائيًّا على النبات الواحد.
- يُعَدُّ التّلقيح الذاتي إيجابيًّا في البيئات المستقرة، خاصة حيث تكون الملقحات نادرة؛ لأن هذه النّباتات لا تصرف طاقة في جذب الملقحات، وأنسالها أكثر تشابهًا، وربما أفضل تكيفًا مع البيئة.
- يُحابى التّلقيح الخلطي في النّباتات التي تنفصل فيها التراكيب الذكرية والأنثوية في المكان والزمان.
- يمنع عدم التوافق الذاتي التّلقيح الذاتي، ويشجع التّلقيح الخلطي عن طريق منع نموّ أنبوب اللقاح من نباتات قريبة وراثيًّا.
- تتعرض مغطاة البذور إلى الإخصاب المزدوج: إخصاب البيضة لإعطاء زيجوت ثنائي العدد الكروموسومي وتكوين الإندوسبيرم ثلاثي العدد الكروموسومي الذي سيغذي الجنين.

42-5 التّكاثر اللاجنسي

يؤدي التّكاثر اللاجنسي إلى أفراد متطابقين وراثيًّا؛ لأن الأنسال تكونت بالانقسام المتساوي.

- يحدث التّكاثر اللاإخصابي في النّباتات التي تُنتج لاجنسيًّا أجنة ثنائية العدد الكروموسومي توجد في بذور يمكن أن تنتشر.
- يحدث التّكاثر الخضري عند استنساخ أفراد من أجزاء نبات بالغ. تشمل الأمثلة السيقان الهوائية، والرايزومات، والجذيرات (الممصات)، والنبتات الصغيرة العرضية.
- يمكن استنساخ نباتات من إعادة توليد خلايا نباتية، أو أنسجة تنمو على وسط غذائي يحتوي مواد غذائية وهرمونات.

42-6 فترات حياة النبات

تعيش النّباتات فترات من الزمن شديدة التباين. النّباتات الخشبية غالبًا ما تعيش أطول من الأنواع العشبية، والسلالات اللاجنسية قد تعيش آلاف السنوات.

- النّباتات المعمرة قادرة على الإزهار وإنتاج بذور وثمار لفصول نموّ متباينة العدد. ويمكن أن تكون خشبية أو عشبية.
- تنمو النّباتات الحولية، وتزهر، وتنتج بذورًا وثمارًا، وتموت خلال فصل نموّ واحد. النّباتاتُ الحوليةُ نباتاتٌ عشبيةٌ.
- تُكمل النّباتات ذات الحولين دورة حياتها في سنتين: تخزن الطاقة في السّنة الأولى، وتزهر في السّنة الثانية.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. بناء على الاكتشافات المتحصل عليها من طفرات الزّهرة الجنينية لنبات رشاد الجدران *(Arabadopsis)* واستعمال النبات للتعبير عن الجين *LEAFY*، ظهر أن:
   أ. إشارات خارجية تتحكم في الإزهار بصورة عامة.
   ب. الجينات التي يتم التعبير عنها لاحقًا ترسل في إشارات للإزهار.
   جـ. التعبير الجيني المبكر في التكوين الجنيني للنبات يثبّط الإزهار.
   د. (ب) و (جـ).
2. يأخذ زميلك في الغرفة مادة علم الأحياء هذا الفصل، ويعتقد أنه يفهم نباتات النّهارين: الطّويل والقصير . قام بشراء نبات واحد من كلّ نوع، وقرر أن يلاحظ الفرق بعينه هو أولًا عن طريق محاولة جعل النبات قصير النّهار يزهر. وضع كلا النباتين تحت الظروف نفسها، وعرّض كلًّا منهما لنظام تكون مدة فترة النّهار به 10 ساعات، متوقعًا أن تزهر نباتات النّهار القصير، ولا تزهر نباتات النّهار الطّويل. قمت أنت بخداع زميلك، وعكست النتائج. بالتحديد، العمل الذي قمت به هو:
   أ. زدت الوقت الذي يتعرض له كلّ نبات للضوء.
   ب. قصرت الوقت الذي يتعرض له كلّ نبات للضوء.
   جـ. عرضت النّباتات بسرعة للضوء خلال منتصف النّهار.
   د. لا شيء مما ذكر.
3. واحدٌ مما يأتي لا يخدم بوصفه إشارة لبدء الإزهار:
   أ. الدورة اليومية. ب. طول الفترة الضّوئيّة.
   جـ. مستويات الجبريلين. د. درجة الحرارة.
4. واحدٌ مما يأتي يمنع الإزهار في نبات مثل التبغ (*Nicotiana tobacum*) الذي يزهر بالمسار الذاتي:
   أ. إزالة الأوراق السفلية.
   ب. إزالة القمة المرستمية.
   جـ. التكوّن المستمر المتجه إلى الأعلى للجذور المستعرضة على السيقان.
   د. لا شيء مما ذكر؛ لأن المسار الذاتي يحدد وقتًا مسبقًا لحصول الأزهار.
5. الكربتوكروم مسؤول عن:
   أ. الاستجابات التي يتحكم فيها اللون الأزرق.
   ب. التأود (الانحناء) الضوئي.
   جـ. الاستجابات لطول الفترة الضّوئيّة.
   د. (أ) و (جـ).
6. في ولاية أيوا، هناك شركة تدعى فريق الذرة، تعمل لتتأكد أن حقلًا من الذرة تتزاوج أفراده خارجيًّا لكي تحافظ على هجين قوي. إنهم يقومون بهذا عن طريق إزالة الأزهار المذكرة (أي، الأعضاء المنتجة لحبوب اللقاح) من نباتات الذرة. في محاولة منك لتعطيل عمل الشركة، فإنك ستنتج نباتات ذرة عن طريق الهندسة الوراثية، بحيث:
   أ. تحتوي الجين Z لمنع نموّ حبوب اللقاح على سطح الميسم.
   ب. تحتوي الجين S لمنع نموّ أنبوب اللقاح خلال التّلقيح الذاتي.
   جـ. تقوم بالتعبير عن الجينات الذاتية من النوع B خلال تكوين الأزهار.
   د. تقوم بالتعبير عن الجينات الذاتية من النوع A خلال تكوين الأزهار.
7. تمتلك النّباتات أحادية المسكن مثل الذرة أزهارًا ذكرية أو أزهارًا أنثوية. بمعرفتك للآليات الجزيئية لتطور الأزهار، واحدٌ مما يأتي يمكن أن يفسر تكوين أزهار أحادية الجنس:
   أ. التعبير عن جينات النوع B في المحيط الزهري للكربلة المحتملة سيولد أزهارًا ذكرية.
   ب. فقدان الجينات من النوع A في محيط البتلة المحتملة سيسمح لجينات النوعين: C وB بإنتاج الأسدية بدلًا من البتلات في ذلك المحيط الزهري.
   جـ. تحديد التعبير عن الجين من النوع B لمحيط البتلة المحتملة سينتج أزهارًا بكرابل.
   د. كلّ ما ذكر صحيح.
8. طُلب إليك جمع خلايا منوية لبرنامج جديد لتكثير النّباتات يتضمن الإخصاب في أنابيب. واحدٌ من الأنسجة الآتية يمكن أن يصلح مصدرًا جيدًا للخلايا المنوية:
   أ. المتك. ب. المبايض.
   جـ. الميسم. د. الأبواغ.
9. إذا أردت أن تنتج نبات تبغ قويًّا لزيادة عدد الأوراق لكلّ دونم في مزرعة تبغ، فإن الإستراتيجية المناسبة هي:
   أ. تثبيط نموّ الجذور الكثيرة في النبات.
   ب. تقليل التعبير عن الجين *LEAFY* في القمة المرستيمية للمجموع الخضري.
   جـ. حصد الأوراق السفلية كلما نما النبات، لتأخير عملية الإزهار.
   د. إزالة الأزهار لكي ينتج النبات سلاميات خضرية أكثر من المعتاد.
10. أحد أكثر الفروق بروزًا بين تكوين الجاميتات في معظم الحيوانات وتكوين الجاميتات في النّباتات هو أن:
    أ. النّباتات تنتج جاميتات في نسيج جسمي، في حين تنتج الحيوانات جاميتات في نسيج جرثومي.
    ب. النّباتات تنتج جاميتات بالانقسام المتساوي، في حين تنتج الحيوانات جاميتات بالانقسام المنصف.
    جـ. النّباتات تنتج جاميتًا واحدًا، في حين تنتج الحيوانات جاميتات عدة.
    د. النّباتات تنتج جاميتات ثنائية العدد الكروموسومي، في حين تنتج الحيوانات جاميتات أحادية العدد الكروموسومي.
11. إن أردت اكتشاف زهرة صغيرة بيضاء وشديدة العبير، فأكثر مُلَقِّحٍ لها سيكون:
    أ. النّحل. ب. الطّيور.
    جـ. الإنسان. د. العثّ.
12. في واحد من الظروف الآتية يمكن لحبوب لقاح من نبات S_2S_5 أن تلقّح بنجاح زهرة S_1S_5:
    أ. استخدام حبوب لقاح من زهرة مؤنثة لإخصاب زهرة مذكرة سيكون ناجحًا.
    ب. إذا استخدمت النّباتات عدم التوافق الذاتي في النبات الجاميتي، نصف حبوب اللقاح سيكون ناجحًا.
    جـ. إذا استخدمت النّباتات عدم التوافق الذاتي في النبات البوغي، نصف حبوب اللقاح سيكون ناجحًا.
    د. لا يمكن لحبوب لقاح من نبات S_2S_5 أن تلقّح زهرة S_1S_5.

أسئلة تحدٍّ

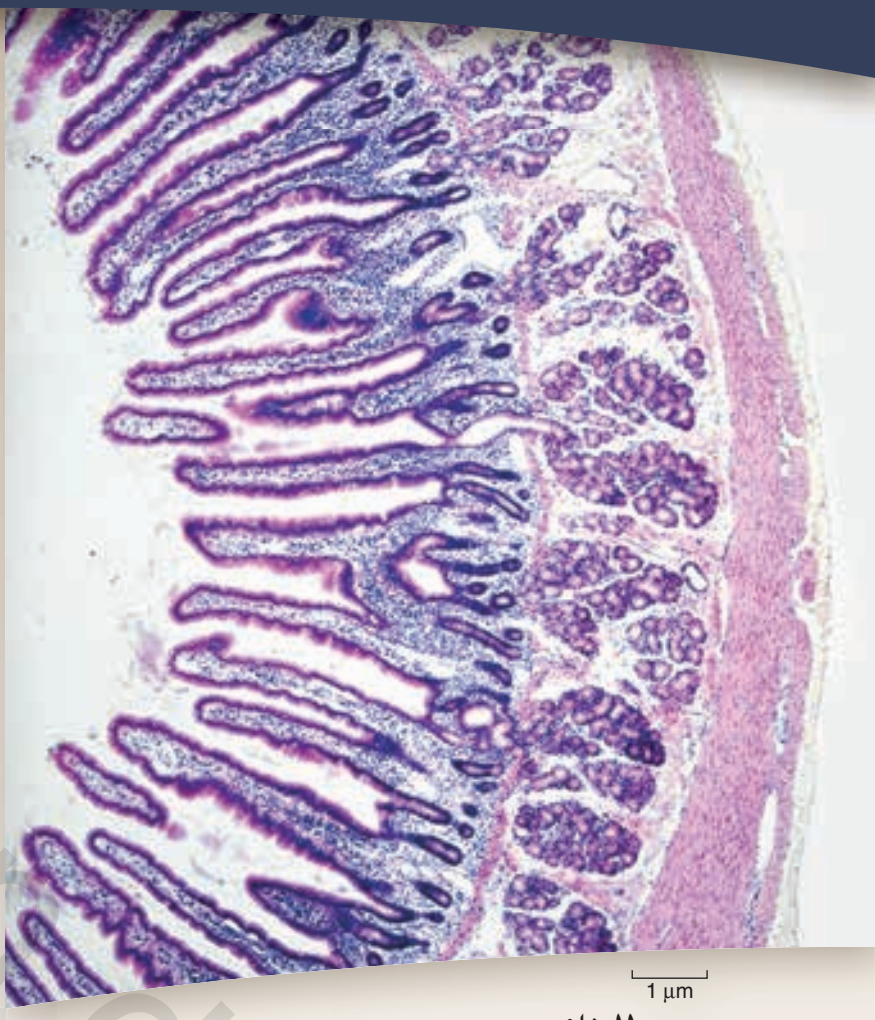
1. في العادة، لدينا انطباع أن النّباتات لا تستطيع التحرك في البيئة. هذا، على كلّ حال، بعيد عن الحقيقة. ناقش الطرق المتنوعة التي يتحرك بها النبات خلال البيئة.
2. أشر إلى مساوئ التّلقيح عن طريق الرياح وحسناته مقابل التّلقيح عن طريق الحيوانات.
3. قارن بين المزايا والمضار البيئية للنباتات التي تتكاثر جنسيًّا، مع تلك التي تتكاثر عن طريق التّكاثر اللاإخصابي، وكذلك مع التي تتكاثر خضريًّا.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

الفصل 43

جسم الحيوان ومبادئ التنظيم

The Animal Body and Principles of Regulation



موجز المفاهيم

43-1 تنظيم جسم الفقريات

- *الأنسجة مجموعات من الخلايا من نوع واحد ووظيفة واحدة.*
- *الأعضاء والأجهزة العضوية تنجز وظائف متخصصة.*
- *خطة الجسم العامة للفقريات تتكون من أنبوب داخل أنبوب مع دعم داخلي.*
- *للفقريات تجويف جسم ظهري وآخر بطني.*

43-2 النسيج الطلائي

- *يشكل النسيج الطلائي حاجزًا.*
- *تعكس أنواع النسيج الطلائي وظائفه.*

43-3 الأنسجة الضامة

- *قد يكون النسيج الضام الأصيل مفككًا أو كثيفًا.*
- *للنسيج الضام الخاص ميزات فريدة.*
- *الأنسجة الضامة جميعها تجمعها صفات متشابهة.*

43-4 النسيج العضلي

- *توجد العضلات الملساء في معظم الأعضاء.*
- *العضلات الهيكلية تحرك الجسم.*
- *العضلات القلبية تكوّن القلب.*

مقدمة

عندما يفكر الناس في الحيوانات، فإنهم قد يفكرون في قططهم وكلابهم الأليفة، أو الحيوانات في حديقة الحيوان، أو مزرعة أو حوض زينة، أو الحيوانات البرية. وعندما يفكرون في تنوع الحيوانات، قد يتخيلون الفروق بين أسد أو نمر مفترسين من جهة، وغزال أو وَعِل آكلين للعشب من جهة أخرى، أو بين قرش شره، ودلفين مداعِب. وعلى الرغم من الفروق بين هذه الحيوانات، فإنها جميعًا تنتمي للفقريات. تشترك الفقريات جميعها في خطة الجسم الأساسية نفسها، حيث الأنسجة والأعضاء المتشابهة تعمل بالطريقة نفسها. والصورة المأخوذة باستخدام المجهر الإلكتروني المبينة إلى الجانب تبين جزءًا من (الاثنا عشر)، وهو جزء من الجهاز الهضمي، مكون من أنواع عدة من الأنسجة. في هذا الفصل، سنبدأ بدراسة مفصلة لبيولوجيا الفقريات، ولتركيب أجسامها ووظيفتها المثيرة للاهتمام. وسننهي الفصل باكتشاف المبادئ المتعلقة بالتنظيم والسيطرة على أجهزتها الوظيفية المتعددة.

43-5 النسيج العصبي

- *تمتد العصبونات أحيانًا مسافات طويلة.*
- *تقدم خلايا الدبق العصبي الدعم للعصبونات.*
- *للجهاز العصبي قسمان ينسقان الأنشطة المختلفة.*

43-6 نظرة شاملة على الأجهزة العضوية للفقريات

- *التواصل والتكامل ينقلان الإحساس بالبيئة، فيستجيب لها.*
- *الدعم الهيكلي والحركة حيويان للحيوانات جميعها.*
- *التنظيم وإدامة كيمياء الجسم يضمنان استمرار الحياة.*
- *يستطيع الجسم أن يدافع عن نفسه ضد من يهاجمه أو يغزوه.*
- *التكاثر والتكوين الجنيني يضمنان استمرار النوع.*

43-7 الاتزان الداخلي

- *تحافظ آليات التغذية الراجعة السلبية على القيم ضمن مداها الطبيعي.*
- *أعضاء الاستجابة المتعارضة تعمل في اتجاهات متعارضة.*
- *تسرع آليات التغذية الراجعة الإيجابية حدوث التغير.*

1-43 تنظيم جسم الفقريات

هناك أربعة مستويات في التنظيم في جسم الفقريات، هي: (1) الخلايا (2) الأنسجة (3) الأعضاء (4) الأجهزة العضوية.

كأجسام الحيوانات جميعها، تتكون أجسام الفقريات من أنواع مختلفة من الخلايا. واعتمادًا على المجموعة التصنيفية، فإن جسم الحيوان الفقري البالغ يسهم في تكوينه بين 50 ومئات عدة من أنواع الخلايا المختلفة، فجسم الإنسان يضم 210 أنواع مختلفة من الخلايا.

الأنسجة مجموعات من الخلايا من نوع واحد ووظيفة واحدة

تنتظم مجموعات الخلايا المتشابهة في التركيب والوظيفة في **أنسجة Tissues**، فالخلايا في الجنين تتمايز مبكرًا في أثناء التكوين الجنيني إلى ثلاثة أنسجة جنينية أساسية تدعى **الطبقات الجرثومية Germ layers**. وابتداء من الداخل نحو الخارج، فإن هذه الطبقات هي: **أندودرم Endoderm**، **وميزودرم Mesoderm**، **وإكتودرم Ectoderm**. تتمايز كل طبقة جرثومية بدورها إلى عشرات من أنواع مختلفة من الخلايا والأنسجة التي تميز جسم الحيوان الفقري.

هناك أربعة أنواع أساسية من الأنسجة في جسم الحيوان الفقري البالغ تدعى **أنسجة أساسية Primary tissues**، هي: **الطلائي Epithelial والضام Connective**، **والعضلي Muscle**، **والعصبي Nerve** وسنناقش كل نوع في جزء خاص من هذا الفصل.

الأعضاء والأجهزة العضوية تنجز وظائف متخصصة

الأعضاء Organs هي تراكيب في الجسم مكونة من أنواع عدة من الأنسجة التي تشكل وحدة تركيبية ووظيفية (الشكل 43-1). أحد الأمثلة هو القلب الذي يحتوي أنسجة عضلية قلبية وضامة وطلائية. وإن النسيج العصبي يربط الدماغ والحبل الشوكي بالقلب، ويساعد على تنظيم نبضه.

والجهاز العضوي Organ system مجموعة من الأعضاء تتعاون لإنجاز الأنشطة الأساسية للجسم. فمثلًا، يتكون الجهاز الدوري من قلب وأوعية دموية (شرايين وشعيرات دموية وأوردة) (انظر الفصل الـ 49). تتعاون هذه الأعضاء في نقل الدم، وتساعد على توزيع المواد داخل الجسم. ويحتوي جسم الحيوان الفقري 11 جهازًا عضويًّا رئيسًا.

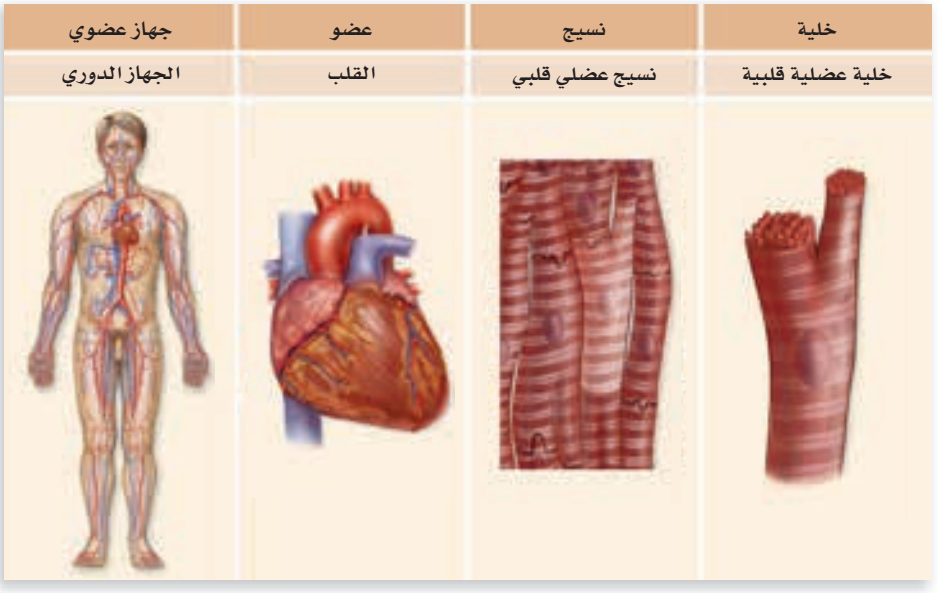
خطة الجسم العامة للفقريات تتكوّن من أنبوب داخل أنبوب مع دعم داخلي

لأجسام الفقريات جميعها الهندسة العامة نفسها، فخطة الجسم بشكل أساسي أنبوب معلق داخل أنبوب آخر. الأنبوب الداخلي هو القناة الهضمية، وهي أنبوب طويل يمتد من الفم حتى الشرج. ويدعم الهيكل الداخلي، المكون من عظام متمفصلة وغضاريف تنمو بنمو الجسم، الأنبوب الخارجي الذي يشكل الجسم الرئيس للحيوان الفقري. والطبقة الخارجية لجسم الحيوان الفقري هي الجلد بأجزائه وتراكيبه المساعدة المتعددة كالشعر، والريش، والحراشف، والغدد العرقية.

للفقريات تجويف جسم ظهري وآخر بطني

يوجد داخل جسم الحيوان الفقري الرئيس تجويفان واضحان: **تجويف الجسم الظهري Dorsal body cavity** يتشكل داخل الجمجمة، وداخل عمود من العظام هي الفقرات. تحيط الجمجمة بالدماغ، كما توجد داخل الفقرات المتراصة قناة تحتوي الحبل الشوكي. **وتجويف الجسم البطني Ventral body cavity**، وهو أوسع بكثير، فيمتد في المنطقة التي يحيط بها القفص الصدري في الأمام، والعمود الفقري في الخلف، إلى المنطقة الواقعة ضمن عضلات الجسم البطنية (العضلات البطنية) والحزام الحوضي. وفي الثدييات، تَقْسِم طبقة عضلية هي الحجاب الحاجز تجويف الجسم البطني إلى **التجويف الصدري Thoracic cavity** الأمامي، الذي يحتوي القلب والرئتين، **والتجويف البطني الحوضي Abdomino- pelvic cavity**، الذي يحتوي أعضاء عدة هي: المعدة، والأمعاء، والكبد، والكلى، والمثانة البولية (الشكل 43-2أ).

عند مناقشتنا لخطة جسم الحيوان في الفصل الـ(32)، تذكر أن السيلوم هو تجويف جسمي مملوء بالسائل، ويتشكل بالكامل داخل طبقة الميزودرم الجنينية لبعض الحيوانات (بما في ذلك الفقريات).

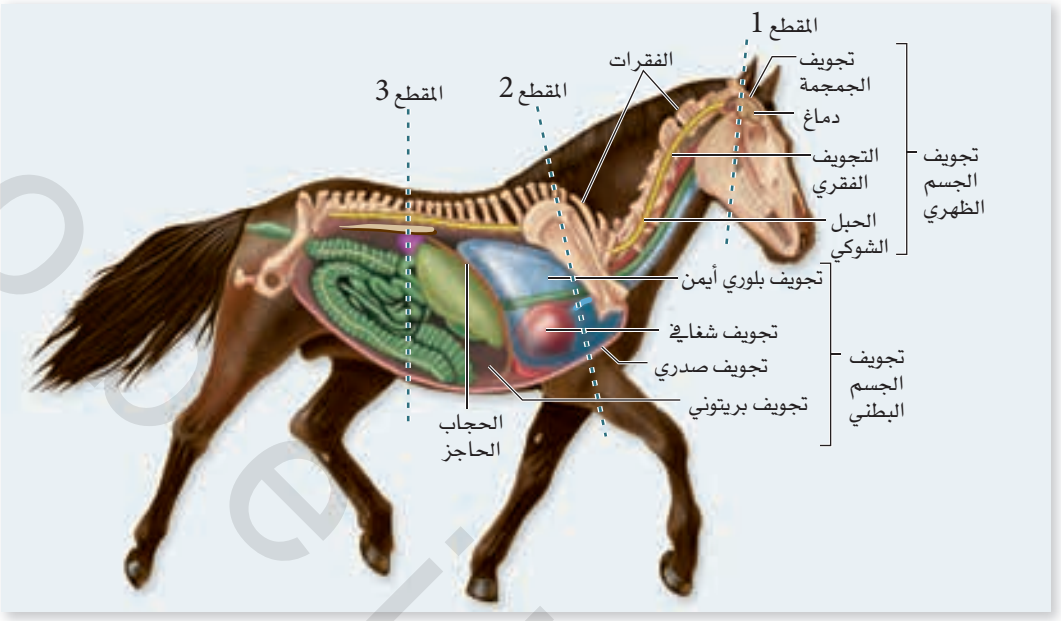


الشكل 43-1

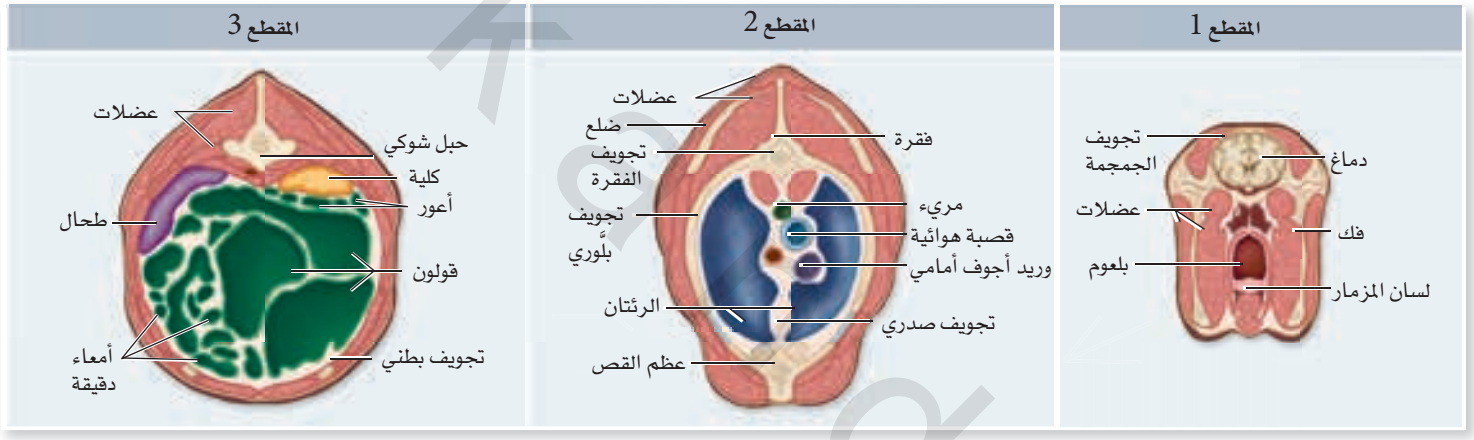
مستويات التنظيم في الجسم. تعمل أنواع الخلايا المتشابهة معًا لتشكل أنسجة. الأنسجة تعمل معًا لتكون أعضاء، والجهاز العضوي يتكون من أعضاء عدة تعمل معًا لإنجاز وظيفة في الجسم. الجهاز الدوري في الجسم مثال على جهاز عضوي، فهو يتكون من القلب، والأوعية الدموية، والدم. إن القلب مكون بشكل أساسي من عضلات قلبية لها بطانة من نسيج طلائي. والعضلة القلبية مكونة من خلايا عضلية قلبية.

الشكل 43-2

هندسة جسم الفقريات أ. الفقريات كلها لها تجويف جسم ظهري وآخر بطني. التجويف الظهري يقسم إلى قحفي (جمجمي) (يحتوي على الدماغ) وفقري (يحتوي الحبل الشوكي). في الثدييات، يقسم الحجاب الحاجز العضلي التجويف البطني إلى تجويف صدري وآخر بطن حوضي. ب. مقاطع عرضية خلال مناطق الجسم تبين العلاقة بين تجاويف الجسم والأعضاء الرئيسة والسيلوم (الشغافي والبللوري والبريتوني).



أ.



ب.

والسيلوم لا يزال موجودًا في البالغ، ولكنه تقلص، وثُني، وقُسِّم تقسيمًا إضافيًّا. تمتد طبقة الميزودرم التي تبطن السيلوم من جدار الجسم، لتغلف وتعلق أعضاء عدة ضمن تجويف الجسم البطني (الشكل 43-2ب). أما في التجويف البطني الحوضي، فالحيز السيلومي هو **التجويف البريتوني Peritoneal cavity**.

في التجويف الصدري، يغزو القلب والرئتان تجويف السيلوم، ويقلصان حجمه كثيرًا، حيث إن الحيز الضيق الواقع ضمن الطبقات الميزودرمية ينحصر في **التجويف الشغافي Pericardial cavity** الواقع حول القلب، وفي حيزين صغيرين حول الرئتين هما: **التجويفان البلَّوريان Pleural cavities** (الشكل 43-2ب).

تنتظم خلايا الجسم في أنسجة تنتظم بدورها في أعضاء وأجهزة عضوية. تحتوي أجسام الإنسان والثدييات الأخرى تجويفًا ظهريًّا وآخر بطنيًّا. تجويف الجسم البطني مقسَّم عن طريق الحجاب الحاجز إلى تجويف صدري، وآخر بطن حوضي. وينقسم تجويف السيلوم في البالغ إلى تجويف بريتوني وشغافي، وتجويفين بلوريين.

43-2 النسيج الطلائي Epithelial Tissue

يغطي **الغشاء الطلائي أو الطلائية Epithelium** كل سطح من جسم الفقريات. تُشتق الأغشية الطلائية من أي من الطبقات الجرثومية الثلاث. فالبشرة تشتق مثلًا من الإكتودرم لتشكل الجزء الخارجي من الجلد، أمّا النسيج الطلائي الذي يبطن القناة الهضمية فيُشتق من الإندودرم، في حين يشتق النسيج الطلائي المبطن للأوعية الدموية من الميزودرم. وتتحول بعض الطلائية في أثناء التكوين الجنيني إلى غدد تتخصص في الإفراز.

يشكل النسيج الطلائي حاجزًا

لأن الطبقات الطلائية تغطي سطوح الجسم كلها، يتعين على أي مادة تدخل الجسم أو تغادره أن تمر خلال هذه الطلائية. لهذا، فإن الأغشية الطلائية تشكل حاجزًا، يمكن أن يعيق مرور بعض المواد، في حين ييسر مرور مواد أخرى. وتشكل عدم النفاذية النسبية للأغشية المخاطية (طبقة البشرة) في فقريات اليابسة حماية أساسية من الجفاف، ومن مسببات المرض المحمولة بالهواء. في المقابل، فإن البطانة الطلائية للقناة الهضمية يجب أن تسمح بمرور انتقائي لنواتج الهضم، في الوقت نفسه الذي تشكل به حاجزًا ضد المواد السامة. ويجب أن تسمح طلائية الرئة بانتشار سريعٍ للغازات من الدم وإليه.

إن إحدى صفات الطلائية المميزة هي أن خلاياها ترتبط مع بعضها بإحكام تاركة القليل من الفراغات بينها. وتنتشر المواد الغذائية والأكسجين إلى الخلايا الطلائية من الأوعية الدموية التي تزود الأنسجة الضامة الواقعة تحت الطلائية. وهذا يضع قيودًا على سمك الأغشية الطلائية، فسمك معظمها طبقة واحدة، أو عدد قليل من طبقات الخلايا.

تَجَدُّد الطلائية

تمتلك الطلائية قدرة مدهشة على التجديد؛ إذ تستبدل بشكل دائم خلاياها على مدى عمر الحيوان. فالكبد على سبيل المثال، وهو غدة تتشكل من نسيج طلائي، تستطيع التجدد حتى بعد إزالة جراحية لأجزاء كبيرة منها. والبشرة تتجدد مرة كل أسبوعين، وطلائية المعدة تستبدل تمامًا مرة كل يومين إلى ثلاثة أيام. إن هذه القدرة على التجدد مفيدة في الأنسجة السطحية؛ لأنها تُجدد هذا السطح بشكل مستمر، وتسمح باستبدال سريع للطبقة الواقية فيما لو حدث ضرر أو تهتك.

تركيب الأنسجة الطلائية

تتعلق الأنسجة الطلائية بالأنسجة الضامة الواقعة تحتها عن طريق غشاء ليفي. يدعى الجانب المحمي من الطلائية السطح القاعدي، أمّا الجانب الحر فيدعى السطح القمي. إن هذا الاختلاف يمنح النسيج الطلائي قطبية فطرية تعد مهمة في وظيفة هذا النسيج. فمثلًا، تُرصِّع البروتينات السطح القاعدي لبعض النسيج الطلائي في أنيبيبات الكلية، وهذه البروتينات تنقل أيونات الصوديوم نقلًا نشطًا إلى الحيز بين الخلايا، فتُوجد بذلك فرقًا يساعد على إعادة الماء إلى الدم (انظر الفصل الـ 50).

تعكس أنواع النسيج الطلائي وظائفه

النوعان الأساسيان من النسيج الطلائي هما: أ. البسيط (طبقة واحدة من الخلايا) ب. الطبقي (طبقات عدة من الخلايا). يقسم كل من هذين النوعين إلى: حرشفي، ومكعب، وعمادي، اعتمادًا على شكل الخلايا (الجدول 43-1). **فالخلايا الحرشفية Squamous cells** مسطحة، في حين يشبه عرضُ **الخلايا المكعبة Cuboidal cells** طولَها، أما **الخلايا العمادية Columnar cells** فطولها أكبر من عرضها.

الطلائية البسيطة *Simple Epithelium*

كما ذكرنا أعلاه، فالأغشية **الطلائية البسيطة Simple epithelial membranes** سمكها طبقة واحدة من الخلايا، فالطلائية الحرشفية البسيطة، تتكون من خلايا طلائية حرشفية ذات شكل مسطح عند النظر إليها في مقطع عرضي. من أمثلة تلك الأغشية، الأغشية التي تبطن الرئة والشعيرات الدموية، حيث تسمح الطبيعة الرقيقة الهشة لهذه الأغشية بحركة سريعة للجزيئات عبرها (كانتشار الغازات).

تبطِّن طلائيةٌ مكعبة بسيطة أنيبيبات الكلية وغددًا كثيرة، وفي حالة الغدد تكون الخلايا متخصصة في الإفراز. أما الطلائية العمادية البسيطة فتبطن المجاري التنفسية، ومعظم القناة الهضمية، إضافة إلى أماكن أخرى. وينتشر بين الخلايا الطلائية العمادية للأغشية المخاطية كثيرٌ من **الخلايا الكأسية Goblet cells** المتخصصة في إفراز المخاط. تمتلك الخلايا الطلائية العمادية للمجاري التنفسية أهدابًا على سطحها القمي (السطح المواجه للتجويف)، تحرك المخاط ودقائق الغبار في اتجاه الحنجرة. وفي الأمعاء الدقيقة، يشكل السطح القمي للخلايا الطلائية العمادية زوائد إصبعية دقيقة تدعى الخملات الدقيقة التي تزيد من المساحة السطحية المخصصة لامتصاص الغذاء.

يعد الحجم المتسع للخلايا المكعبة والعمادية مهمًّا؛ لاحتواء المَعِدّات المضافة والمطلوبة لإنتاج الإفرازات الغدية، أو للامتصاص النشط للمواد أو لكليهما. في الغدد **خارجية الإفراز Exocrine glands** تبقى الصلة بين الغدة والغشاء المخاطي على هيئة قناة، تنقل إنتاج الغدة إلى سطح الغشاء المخاطي، ومن ثم إلى البيئة الخارجية (أو إلى حجرة داخلية تفتح إلى الخارج كالقناة الهضمية). من أمثلة الغدد خارجية الإفراز الغددُ العرقيةُ والدهنيةُ، إضافة إلى الغدد اللعابية. أما **الغدد الصماء Endocrine glands** فهي غدد لاقنوية، إذ فقدت اتصالها مع الطلائية التي اشتقت منها في أثناء التكوين الجنيني. لهذا، فإن إفرازاتها (الهرمونات) لا تنقل عبر قناة إلى الغشاء الطلائي، بل تدخل، بدلًا من ذلك، إلى شعيرات الدم، وتدور خلال الجسم. وسوف تغطى الغدد الصماء بتفصيل أوسع (في الفصل الـ46).

الطلائية الطبقية *Stratified Epithelium*

يبلغ سمك **الأغشية الطلائية الطبقية Stratified epithelial membranes** طبقتين إلى طبقات عدة من الخلايا، وقد سميت بناء على سمات طبقة الخلايا القمية لها. ففي البشرة مثلًا، توجد طلائية حرشفية طبقية، وسنناقش خصائصها في الفصل الـ(51). وفي فقريات اليابسة، تتميز البشرة كذلك بوجود طلائية متقرنة؛ لأن الطبقة العليا لها تتكون من خلايا حرشفية ميتة ومملوءة ببروتين مقاوم للماء يدعى كيراتين *Keratin*.

يزداد تموضع الكيراتين في الجلد استجابة للكشط المستمر، ما ينتج الجُسْأة أو **الكالوس** Callus. وتبدو خاصية الكيراتين في مقاومة الماء واضحة عند مقارنة جلد الوجه مع الجزء الأحمر من الشفاه الذي يمكن أن يجفّ بسهولة ويتقشر، فالشفاه مغطاة بطلائية حرشفية طبقية لا تحتوي على كيراتين.

تضم الأنسجة الطلائية أغشية تغطي كامل سطوح الجسم، وتشكل الغدد. بشرةُ الجلد غشاءٌ طلائيٌّ متخصص في الحماية، في حين تتخصص الأغشية التي تبطن سطوح الأعضاء المجوفة في النقل والإفراز. تصنف الأنسجة الطلائية إلى: بسيطة (طبقة واحدة من الخلايا) و طبقية (طبقتان أو أكثر من الخلايا).

الجدول 43-1 الأنسجة الطلائية

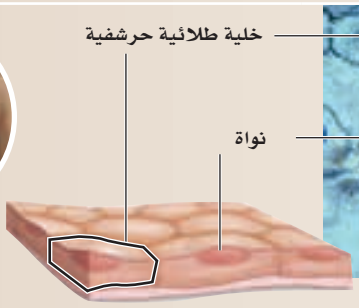
الطلائية البسيطة

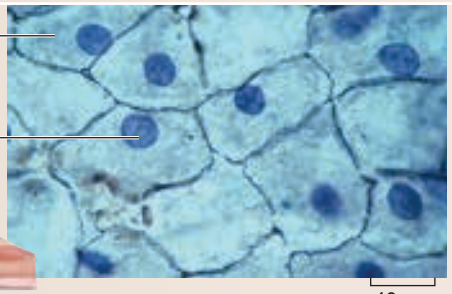
الحرشفي

الموقع النموذجي: بطانة الرئة، جدران الشعيرات الدموية وبطانة الأوعية الدموية.

الوظيفة: الخلايا رقيقة، تشكل طبقة رقيقة يمكن أن يتم عبرها الانتشار بسهولة.

أنواع الخلايا المميزة: خلايا طلائية.



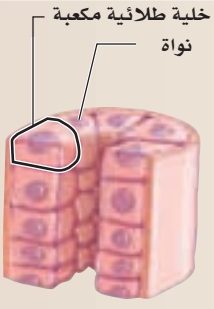


المكعب

الموقع النموذجي: بطانة بعض الغدد، وأنيبيبات الكلية، وأغطية المبيض.

الوظيفة: الخلايا غنية بقنوات ناقلة محددة، تعمل على الإفراز، والامتصاص.

أنواع الخلايا المميزة: خلايا غدية.

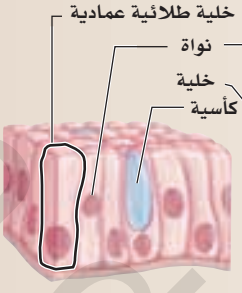


العمادي

الموقع النموذجي: البطانة السطحية للمعدة والأمعاء، وأجزاء من القناة التنفسية.

الوظيفة: طبقة من الخلايا الأكثر سمكًا، تقدم الحماية، ولها وظيفة في الإفراز والامتصاص.

أنواع الخلايا المميزة: خلايا طلائية.

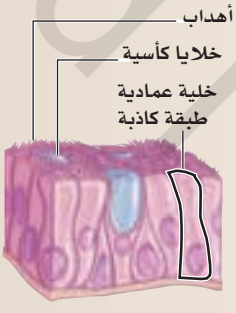


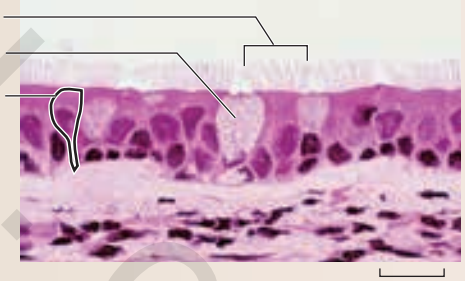
العمادي الطبقي الكاذب

الموقع النموذجي: بطانة أجزاء من القناة التنفسية.

الوظيفة: إفراز المخاط، ذات أهداب كثيفة تساعد على تحريك المخاط، تقدم الحماية.

أنواع الخلايا المميزة: خلايا غدية، خلايا طلائية مهدبة.





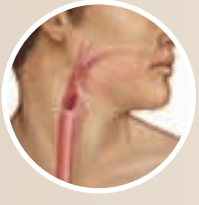
الطلائية الطبقية

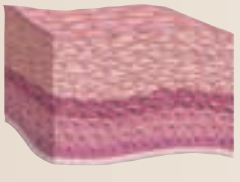
الحرشفي

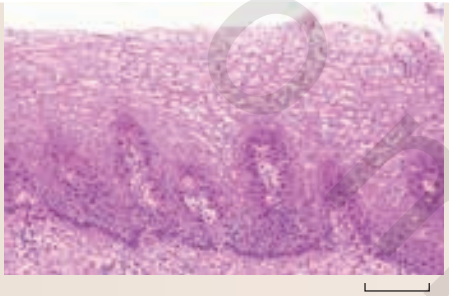
الموقع النموذجي: الطبقة الخارجية للجلد، بطانة الفم.

الوظيفة: طبقة قاسية من الخلايا، تقدم الحماية.

أنواع الخلايا المميزة: خلايا طلائية.







obeikandl.com

3-43 الأنسجة الضامة

تشتق الأنسجة الضامة من ميزودرم الجنين، وتوجد في أشكال عدة مختلفة (الجدول 43-2)، تصنف هذه الأشكال في مجموعتين رئيستين؛ **النسيج الضام الأصيل Connective tissue proper** الذي يقسم بدوره إلى نسيج ضام مفكك وآخر كثيف، **والنسيج الضام الخاص Special connective tissue** الذي يضم الغضروف، والعظم، والدم.

ويبدو للوهلة الأولى أن من غير المنطقي أن تُضَم مثل هذه الأنسجة المختلفة في المجموعة نفسها، لكن الأنسجة الضامة جميعها تشترك في صفات تركيبية مشتركة، فجميعها لها مادة خارج خلوية (بينية) وفيرة؛ لأن خلاياها متباعدة عن بعضها. تدعى المادة خارج الخلوية **المادة البينية Matrix** للنسيج.

تحتوي المادة البينية في العظم بلّورات تجعل العظم صلبًا، وفي الدم المادة البينية هي البلازما، أو ذلك الجزء السائل من الدم. أما المادة البينية نفسها، فتتكون من ألياف بروتينية **ومادة أساسية Ground substance**، وهي المادة السائلة بين الخلايا والألياف، التي تحتوي تشكيلة واسعة من البروتينات والسكريات المتعددة.

قد يكون النسيج الضام الأصيل مفككًا أو كثيفًا

في أثناء التكوين الجنيني للنسيج الضام المفكك والكثيف، تُنْتِج خلايا تدعى **مولدة الألياف Fibroblast** ثم تُفرِز المادةَ البينية. يحتوي النسيج الضام المفكك خلايا أخرى إضافة إلى ذلك، وهذه تشمل الخلايا الصارية والخلايا الأكولة، وكلاهما خلايا في الجهاز المناعي.

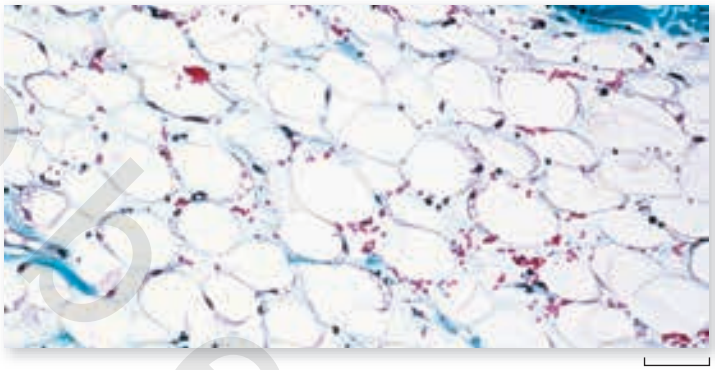
النسيج الضام المفكك

يتكون **النسيج الضام المفكك Loose connective tissue** من خلايا مبعثرة ضمن المادة البينية التي تحتوي كميات كبيرة من المادة الأساسية. تُعزز هذه المادة الجيلاتينية أن تتبعثر بها بتباعدٍ أليافٌ بروتينية مثل الكولاجين الذي يدعم النسيج بتشكيله شبكة كولاجينية (الشكل 43-3)، ومثل الإستين الذي يكون النسيج المطاطي، وألياف رِتِيكيُولن التي تساعد على دعم الشبكة الكولاجينية. يتكوّن الجيلاتين المُنَكَّه في بعض أنواع الحلوى بشكل أساسي من المادة البينية المستخلصة من النسيج الضام المفكك للحيوانات.

يوجد في النسيج الضام المفكك كذلك **خلايا دهنية Adipose Cells** مهمة في خزن المواد الغذائية. ففي أماكن معينة في الجسم كتحت الجلد، أو نخاع العظم،

الشكل 43-3

ألياف الكولاجين. هذه الألياف مكونة من خيوط كولاجين مفردة عدة، ويمكن أن تكون قوية جدًا عند الشد، كما تظهر هنا تحت المجهر الإلكتروني.



الشكل 43-4

النسيج الدهني. تخزن الدهون في كريات صغيرة في النسيج الدهني الذي هو نوع من النسيج الضام المفكك. يكبر حجم الكريات (القطيرات) أو يصغر، عندما يكسب الشخص وزنًا أو يخسره. ولا يستطيع المرء تقليل عدد الخلايا الدهنية عندما يفقد وزنًا.

وحول الكلى، يمكن لهذه الخلايا أن تجتمع في مجموعات كبيرة مشكلة **نسيجًا دهنيًا Adipose tissue** (الشكل 43-4).

تحتوي كل خلية دهنية قطيرة من ثلاثيات الجليسرول ضمن حويصلة خازنة. وعندما يحتاج الجسم إلى الطاقة تُحلِّل الخلايا الدهنية مخزونها من ثلاثيات الجليسرول، وتحرر أحماضًا دهنية إلى الدم، لكي تؤكسدها خلايا العضلات، والكبد، والأعضاء الأخرى. لا تستطيع الخلايا الدهنية الانقسام؛ فعدد الخلايا الدهنية في البالغ ثابتة في العادة. عندما يكتسب الفرد وزنًا يزداد حجم الخلايا، وعندما يفقد وزنًا تتكمش.

النسيج الضام الكثيف *Dense connective tissue*

يحتوي النسيج الضام الكثيف ذو المادة الأساسية الأقل ألياف كولاجين شديدة التراص، ما يجعله أقوى من النسيج الضام المفكك، وهو يتكون من نوعين: المنتظم، وغير المنتظم. تترتب ألياف كولاجين للنسيج الضام الكثيف المنتظم بشكل متوازٍ كخيوط حبل. هذا هو تركيب الأوتار التي تربط العضلات بالعظام، والأربطة التي تربط العظام ببعضها.

في المقابل، فإن ألياف الكولاجين في النسيج الضام الكثيف غير المنتظم لها اتجاهات مختلفة. هذا النوع من النسيج الضام يشكل الأغطية القاسية التي تغلف الأعضاء، مثل محفظة الكلية والغدد الكظرية، وتغلف العضلات، والأعصاب، والعظام.

للنسيج الضام الخاص ميزات فريدة

الأنسجة الضامة الخاصة كالغضروف، والعظم، والدم، لها خلايا فريدة، ومادة بينية تسمح لها بإنجاز وظائفها المتخصصة.

الغضروف *Cartilage*

الغضروفُ نسيجٌ ضام متخصص. تتشكل المادة الأساسية فيه من نوع متميز من البروتين السكري الذي يدعى غضروفين *Chondroitin*، ومن ألياف كولاجين تمتد على طول خطوط الشد في ترتيب طولي متوازٍ. تكون النتيجة نسيجًا قاسيًا

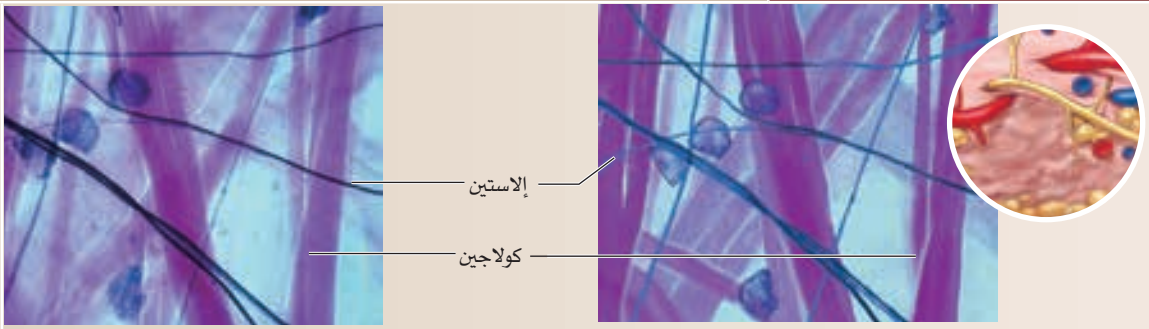
الجدول 43-2 الأنسجة الضامة

النسيج الضام المفكك

الموقع النموذجي: تحت الجلد، بين الأعضاء.

الوظيفة: يقدم الدعم، والعزل، وخزن الغذاء، وتغذية الطلائية.

أنواع الخلايا المميزة: مولدة الأليياف، الخلايا الأكولة، الخلايا الصارية، الخلايا الدهنية.

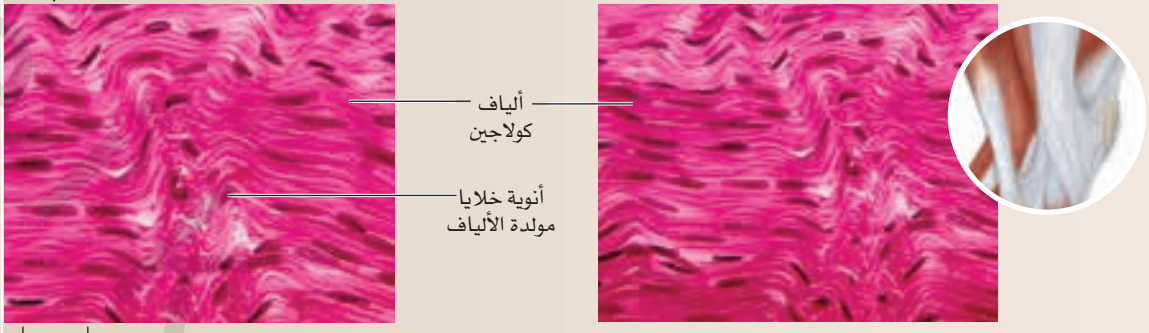


النسيج الضام الكثيف

الموقع النموذجي: الأوتار، الغمد حول العضلات، الكلية، الكبد، أدمة الجلد.

الوظيفة: يشكل روابط قوية ومرنة.

أنواع الخلايا المميزة: مولدة الأليياف.



الغضروف

الموقع النموذجي: أقراص العمود الفقري، الركبة والمفاصل الأخرى، الأذن والأنف، حلقات القصبة الهوائية.

الوظيفة: يقدم دعمًا مرنًا، ماصٌّ للصدمات، يقلل الاحتكاك عند السطوح التي تحمل الوزن.

أنواع الخلايا المميزة: الخلايا الغضروفية.

العظم

الموقع النموذجي: معظم الهيكل العظمي.

الوظيفة: حماية الأعضاء الداخلية، يقدم دعمًا صلبًا لتعلق العضلات.

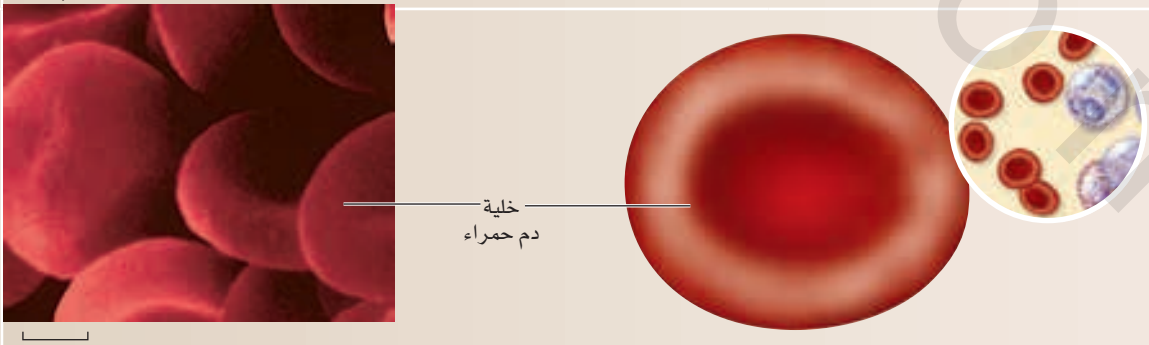
أنواع الخلايا المميزة: الخلايا العظمية.

الدم

الموقع النموذجي: الجهاز الدوري.

الوظيفة: يعمل بوصفه طريقًا سريعًا لخلايا الجهاز المناعي، وسيلة أساسية للتواصل بين الأعضاء.

أنواع الخلايا المميزة: خلايا الدم، الحمراء والبيضاء.



ومرنًا غير قابل للشد، وهو أكثر صلابة من النسيج الضام المفكك أو الكثيف بكثير، وله قدرة كبيرة على مقاومة الشد (انظر الجدول 43-2).

يشكل الغضروف كامل الجهاز الهيكلي في عديمة الفكوك والأسماك الغضروفية الحديثة. في معظم الفقريات البالغة، ينحصر وجود الغضروف في سطوح مفاصل العظام، ما يشكل مفاصل حرة الحركة، وفي أماكن أخرى. ففي الإنسان مثلًا، تتكون مقدمة الأنف، والأذن الخارجية، والأقراص بين الفقرات في العمود الفقري والحنجرة، وتراكيب أخرى قليلة من الغضروف (انظر الفصل الـ 34).

توجد **الخلايا الغضروفية Chondrocytes** ضمن حيز يدعى الفجوة **Lacuna** ضمن المادة الأساسية للغضروف. تبقى هذه الخلايا حية على الرغم من عدم وجود أوعية دموية تتخلل المادة البينية للغضروف، إذ إنها تأخذ الأكسجين والمواد الغذائية، في الانتشار عبر المادة الأساسية للغضروف من الأوعية الدموية المحيطة. ويمكن أن يتم هذا الانتشار فقط؛ لأن المادة البينية للغضروف غنية بالماء وغير متكلسة، كما هو حال العظم.

العظم *Bone*

تبقى **الخلايا العظمية Osteocytes** حية، حتى إن تصلبت المادة البينية للعظم، بترسب بلّورات فوسفات الكالسيوم بها. فالأوعية الدموية تمتد خلال قنوات مركزية داخل العظم؛ لتزوده بالمواد الغذائية، ولتجمع منه الفضلات. تمد الخلايا العظمية زوائد ستيوبلازمية نحو الخلايا العظمية المجاورة عن طريق قنوات دقيقة تدعى قُنيّات *Canaliculi*، وتتواصل الخلايا العظمية مع الأوعية الدموية في القناة المركزية من خلال هذه الشبكة السيتوبلازمية. وسنصف العظم والعضلات بتفصيل أكبر في الفصل الـ 47.

في أثناء مسيرة التكوين الجنيني، يصنع في البداية قالب من الغضروف لعظام الزعانف، والأذرع والأرجل، والزوائد الأخرى للفقريات، ثم يحدث تكلس بعد ذلك في مواقع محددة، فلا تتمكن الخلايا الغضروفية من الحصول على الأكسجين والمواد الغذائية بالانتشار خلال المادة البينية. وهكذا يحل العظم الحي محل الغضروف الميت والمتحلل.

الدم *Blood*

يصنف الدم على أنه نسيج ضام؛ لأنه يحتوي مادة بينية وفيرة هي سائل البلازما. خلايا الدم هي خلايا الدم الحمراء *Erythrocytes* وخلايا الدم البيضاء *Leukocytes*، ويحتوي الدم صفائح دموية *Platelets* هي أجزاء من نوع من خلايا نخاع العظم، وسوف نناقش الدم بالتفصيل في الفصل الـ(49).

الأنسجة الضامة جميعها تجمعها صفات متشابهة

على الرغم من أن وصف أنواع النسيج الضام تشير إلى وظائف مختلفة عدة لهذه الأنسجة، فإن هناك صفات متشابهة تجمعها. فكما ذكرنا، نشأت الأنسجة الضامة جميعها من ميزودرم الجنين، وإن لجميعها مادة بينية وافرة، على الرغم من أن هذه المادة البينية تختلف من نوع إلى آخر من الأنسجة الضامة. ويستقر ضمن المادة البينية لكل نوع من النسيج أنواع متباينة من الخلايا، كل منها ذات وظيفة متخصصة.

تتميز الأنسجة الضامة بوجود مواد خارج خلوية وفيرة تشكل المادة البينية الموجودة بين خلاياها المتباعدة. يصنف النسيج الضام الأصيل على أنه مفكك أو كثيف. النسيج الضام الخاص له مادة بينية فريدة توجد بين الخلايا. المادة البينية للغضروف مكونة من مواد عضوية، في حين تنتشر بلّورات الكالسيوم في العظم. المادة البينية للدم هي سائل البلازما.

4-43 النسيج العضلي

تشكل العضلات مكائن جسم الحيوان الفقري. إن الوفرة النسبية، وتنظيم خيوط ميوسين وآكتين ضمن الخلايا العضلية هي الصفات التي تجعل منها خلايا فريدة. فعلى الرغم من أن هذه الخيوط تشكل شبكة دقيقة في خلايا حقيقية النوى جميعها، وتسهم في حركة المواد داخل الخلايا، فإنها أكثر وفرة وأفضل تنظيمًا في الخلايا العضلية ما يجعلها متخصصة في الانقباض.

تمتلك الفقريات ثلاثة أنواع من العضلات: الملساء، والهيكلية، والقلبية (الجدول 43-3). تدعى العضلات الهيكلية والقلبية عضلات مخططة *Striated* لأن خلاياها تُبدي تخطيطًا عرضيًّا عند النظر إليها في قطاع طولي تحت المجهر. يكون انقباض كل عضلة هيكلية تحت السيطرة الإرادية، في حين يكون انقباض العضلات القلبية والملساء غير إرادي عادة.

توجد العضلات الملساء في معظم الأعضاء

العضلات الملساء Smooth muscle هي الشكل الذي تطور أولًا من أشكال العضلات، وهي موجودة في معظم المملكة الحيوانية.

ففي اللافقاريات، توجد العضلات الملساء في أعضاء البيئة الداخلية أو الأحشاء *Viscera*. ولهذا، فإنها تدعى أيضًا عضلات حشوية *Visceral muscles*. ينتظم النسيج العضلي الأملس في طبقات من خلايا متطاولة ومغزلية الشكل، تحتوي كل منها نواة واحدة. في بعض الأنسجة، تنقبض الخلايا فقط عندما ينبهها عصب، ومن ثم فإن الخلايا في الطبقة تنقبض جميعها بوصفها وحدة واحدة.

في الفقريات، تبطن العضلات من هذا النوع جدران كثير من الأوعية الدموية، كما تكون قزحية العين التي تنقبض عند التعرض للضوء الساطع. في أنسجة عضلية ملساء أخرى كتلك الموجودة في جدار القناة الهضمية، تُنشئ الخلايا العضلية نفسها سيالات كهربائية بصورة تلقائية، ما يؤدي إلى انقباض مستمر وبطيء للنسيج، فالأعصاب هنا تنظم النشاط، ولا تسببه.

العضلات الهيكلية تحرك الجسم

تتعلق **العضلات الهيكلية Skeletal Muscle** عادة بالعظام عن طريق الأوتار. ولهذا، فإن انقباضها يسبب حركة العظام عند المفاصل. تتكون العضلة الهيكلية من خلايا عضلية عدة وطويلة جدًا، تدعى **الألياف العضلية Muscle fibers**، وهي ذات أنوية عدة. تستقر الألياف داخل العضلة موازية لبعضها، وترتبط بالأوتار عند نهايتي العضلة. وينقبض كل ليف عضلي مخطط عند تنبيهه عن طريق عصبون حركي.

يتحكم الجهاز العصبي في القوة الإجمالية لانقباض العضلة الهيكلية، بسيطرته على عدد العصبونات الحركية التي تصدر إشارات عصبية، ومن ثم في عدد الألياف العضلية التي تم تنبيهها لكي تنقبض. ينقبض كل ليف عضلي عن طريق تراكيب أصغر تدعى **لييفات Myofibrils**، تحتوي على تنظيم من خيوط آكتين وميوسين بالغ الترتيب. هذه الخيوط المرتبة تعطي الليف العضلي مظهره المخطط. تنتج الألياف العضلية الهيكلية في أثناء التكوين الجنيني عن اتحاد خلايا طرف عدة

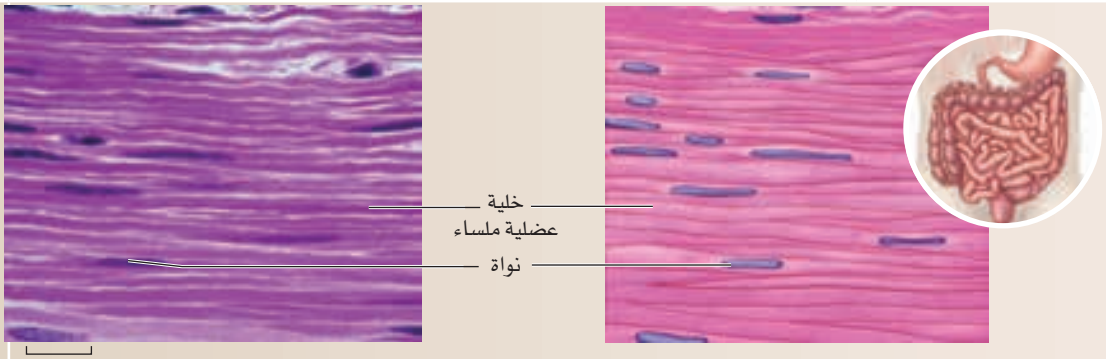
الجدول 43-3 الأنسجة العضلية

العضلات الملساء

الموقع النموذجي: جدران الأوعية الدموية، المعدة والأمعاء.

الوظيفة: تُحدث الانقباضات غير الإرادية الإيقاعية التي يسيطر عليها الجهاز العصبي المركزي.

أنواع الخلايا المميزة: الخلايا العضلية الملساء.

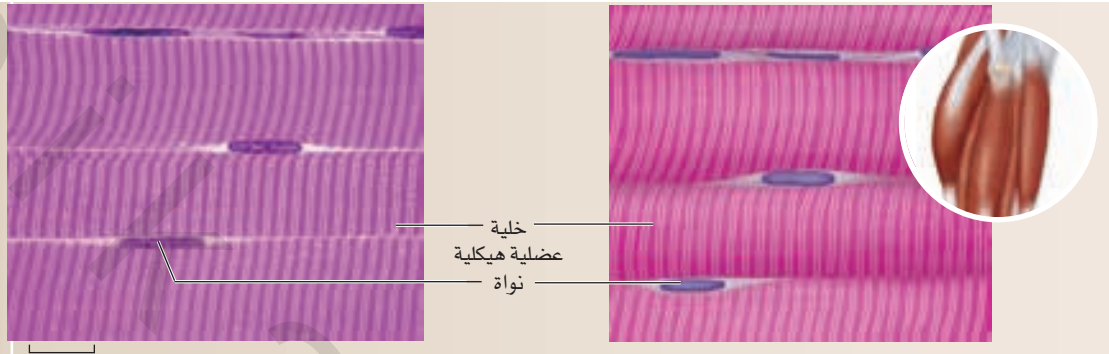


العضلات الهيكلية

الموقع النموذجي: العضلات الإرادية.

الوظيفة: تُحدث حركات المشي، والرفع، والحديث، والحركات الإرادية الأخرى جميعها.

أنواع الخلايا المميزة: الخلايا العضلية الهيكلية.



العضلات القلبية

الموقع النموذجي: جدار القلب.

الوظيفة: خلايا شديدة الترابط، تسمح بالانتشار السريع للإشارات التي تبدأ الانقباض.

أنواع الخلايا المميزة: الخلايا العضلية القلبية.

لطرف. يشرح هذا التكوين الجنيني لماذا يحتوي الليف العضلي الناضج أنوية عدة. وسنشرح تركيب العضلات الهيكلية ووظيفتها بتفصيل أكبر في الفصل الـ(47).

العضلات القلبية تُكوِّن القلب

تتكون قلوب الفقريات من خلايا عضلية مخططة مرتبة بشكل شديد الاختلاف عن ألياف العضلات الهيكلية، فبدلًا من خلايا متطاولة متعددة الأنوية تمتد على طول العضلة، نجد أن **العضلات القلبية Cardiac muscle** تتكون من خلايا أصغر ومترابطة فيما بينها، وكل منها لها نواة واحدة. يظهر ترابط الخلايا المتجاورة تحت المجهر على هيئة خطوط داكنة تدعى **الأقراص المقحمة** (البينية) **Intercalated disks**. هذه الخطوط في الواقع، هي مناطق فيها مفاصل فجوية تربط الخلايا المتجاورة. وكما لاحظنا في الفصل الـ(7)، فإن المفاصل الفجوية هي فتحات تسمح بحركة المواد الصغيرة والأيونات من خلية إلى أخرى. تمكن الوصلات البينية هذه الخلايا العضلية القلبية من تشكيل وحدة وظيفية واحدة.

تستطيع بعض الخلايا العضلية القلبية المتخصصة أن تولد سيالات كهربائية بصورة تلقائية، لكن الجهاز العصبي عادة ما يقوم بتنظيم معدل هذا النشاط التلقائي. تنتشر السيالات التي تولدها الخلايا المتخصصة عبر المفاصل الفجوية من خلية إلى أخرى، ما يجعل انقباض القلب متناسقًا. وسنصف هذه العملية بصورة أوسع في الفصل الـ (49).

أنواع النسيج العضلي ثلاثة؛ أملس، وهيكلي، وقلبي. تنجز العضلات الملساء وظائف حشوية متباينة. أمّا العضلات الهيكلية فتمكّن جسم الفقريات من الحركة. في حين تشكل العضلات القلبية مضخة عضلية هي القلب.

5-43 النسيج العصبي Nerve Tissue

يشكل النسيج العصبي النوع الرابع الرئيس من أنسجة الفقريات، وتشمل خلاياه **العصبونات Neurons** والخلايا الداعمة لها، أو خلايا الدبق العصبي *Neuroglia*، والعصبونات متخصصة في إنتاج الأحداث الكهروكيميائية (السيالات) ونقلها.

تمتد العصبونات أحيانًا مسافات طويلة

تتكون معظم **العصبونات Neurons** من ثلاثة أجزاء، هي: جسم الخلية، والزوائد الشجرية والمحور. يحتوي جسم خلية العصبون على نواة، أما الزوائد الشجرية فهي امتدادات رفيعة بالغة التشعب، تستقبل المنبهات القادمة، وتوصل السيالات الكهربائية إلى جسم الخلية. والمحور امتداد للسيتوبلازم، ينقل السيالات بعيدًا عن جسم الخلية. يمكن أن يكون المحور والزوائد الشجرية طويلة جدًا، فأجسام العصبونات التي تسيطر على العضلات في قدمك تقع في الحبل الشوكي، في حين قد تمتد محاورها مسافة متر أو أكثر إلى قدمك.

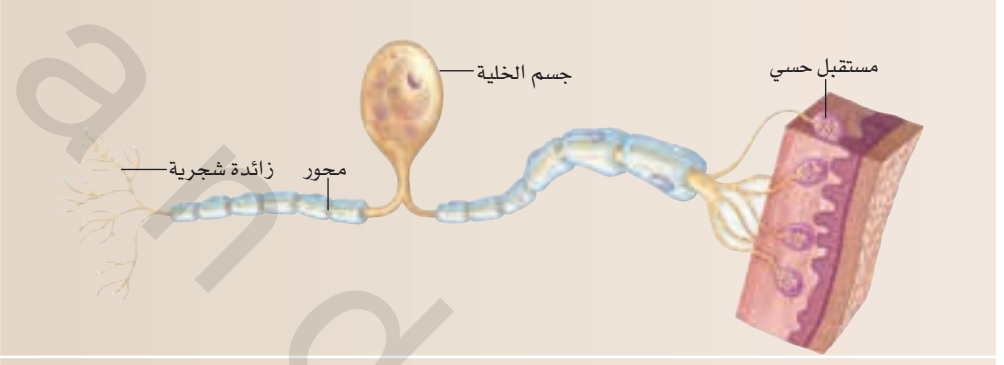
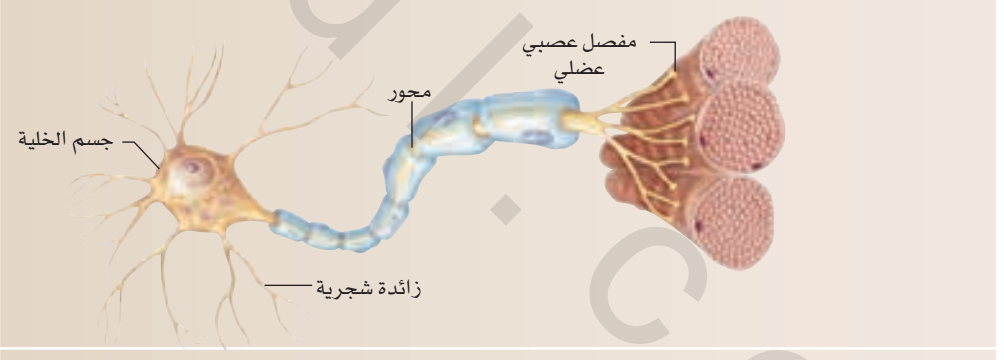
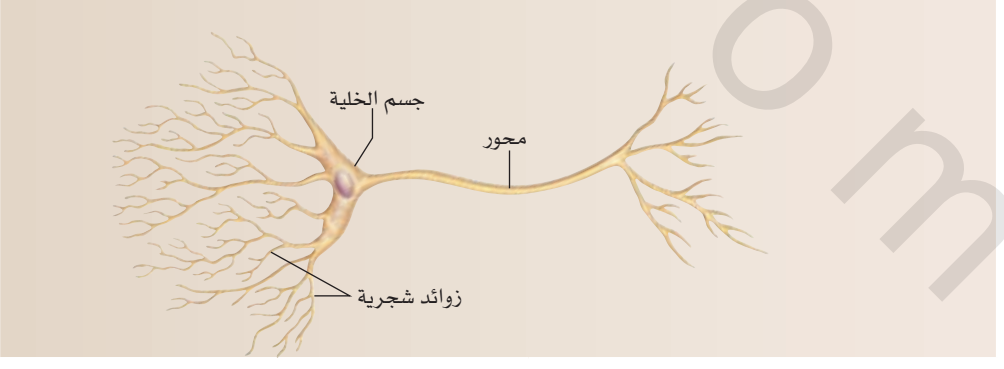
تقدم خلايا الدبق العصبي الدعم للعصبونات

لا تنقل خلايا **الدبق العصبي Neuroglia** سيالات كهربائية، بل تدعم العصبونات وتعزلها، وتخلصها مما بها ومما حولها من المواد الغريبة. في كثير من العصبونات، ترتبط خلايا الدبق مع المحاور، وتشكل طبقة عازلة هي غمد الميلين *Myelin sheath*، الذي ينتج عن الالتفاف المتعاقب لغشاء خلية الدبق حول المحور. وتعمل ثغرات صغيرة في غمد الميلين، تدعى عقد رانفييه *Nodes of Ranvier* بوصفها مواقع لزيادة سرعة السيال (انظر الفصل الـ 44).

للجهاز العصبي قسمان ينسقان الأنشطة المختلفة

ينقسم الجهاز العصبي إلى: أ. **جهاز عصبي مركزي Central nervous system**، يضم الدماغ والحبل الشوكي. ب. **جهاز عصبي طرفي Peripheral nervous system** يضم الأعصاب *Nerves* والعقد العصبية *Ganglia*. تتكون الأعصاب من محاور في الجهاز الطرفي تجتمع معًا على هيئة

الجدول 43-4 النسيج العصبي

العصبونات الحسية الموقع النموذجي: العيون، الآذان، سطح الجلد. الوظيفة: تستقبل المعلومات عن حالة الجسم وبيئته الخارجية، ترسل سيالات من المستقبلات الحسية إلى الجهاز العصبي المركزي. أنواع الخلايا المميزة: العصي والمخاريط، مستقبلات الشد في العضلات.	
العصبونات الحركية الموقع النموذجي: الدماغ، والحبل الشوكي. الوظيفة: تنبه العضلات والغدد، تنقل السيالات خارج الجهاز العصبي المركزي نحو العضلات والغدد. أنواع الخلايا المميزة: العصبونات الحركية.	
العصبونات البينية الموقع النموذجي: الدماغ، والحبل الشوكي. الوظيفة: تكامل المعلومات، نقل السيالات بين العصبونات داخل الجهاز العصبي المركزي. أنواع الخلايا المميزة: العصبونات البينية.	

obeikandl.com

حزم، بطريقة تشبه كثيرًا الأسلاك المجتمعة معًا في حزم لتشكل كابلًا. أما العقد العصبية، فهي تجمعات لأجسام الخلايا العصبية. عادة، يتمثل دور الجهاز العصبي المركزي في تكامل المعلومات الداخلة وتفسيرها، كتلك المعلومات الواردة من أعضاء الإحساس، أما الجهاز الطرفي، فيوصل الإشارات بين الجهاز المركزي وبقية الجسم، كالعضلات، أو الغدد الصماء.

يتكون النسيج العصبي من عصبونات، وخلايا دبق عصبي. تخصصت العصبونات في استقبال الإشارات الكهربائية ونقلها، أما خلايا الدبق فهي لا تنقل سيالات كهربائية، لكن لها وظائف دعم مختلفة، وتشمل عزل المحور لزيادة سرعة نقل السيالات الكهربائية. توجد العصبونات وخلايا الدبق في كلٍّ من الجهازين العصبيين؛ المركزي الطرفي.

6-43 نظرة عامة على الأجهزة العضوية للفقريات

في الفصول التي ستعقب هذا الفصل، سنفحص عن قرب الأجهزة العضوية الرئيسة للفقريات (الشكل 43-5). وفي كل فصل، سوف نرى العلاقة الوثيقة بين التركيب والوظيفة. وسوف نقارب موضوع الأجهزة العضوية بوضعها في المجموعات الوظيفية الآتية:

- التواصل والتكامل.
- الدعم والحركة.
- التنظيم والإدامة.
- الدفاع.
- التكاثر والتكوين الجنيني.

التواصل والتكامل ينقلان الإحساس بالبيئة، فيستجيب لها

يوجد في الجسم ثلاثة أجهزة عضوية لرصد المنبهات الخارجية والداخلية، وتنسيق استجابات الجسم. **فالجهاز العصبي Nervous system** الذي يتكون من الدماغ والحبل الشوكي والأعصاب وأعضاء الإحساس، يسبر المنبهات الخارجية كالضوء، والصوت، واللمس. تُجمع هذه المعلومات، ويجري تكاملها، ثم تُصنع الاستجابة المناسبة لها. **أما جهاز الإحساس Sensory system**، وهو جزء من الجهاز العصبي، فيشمل أعضاء وأنسجة تتحرى المنبهات كالرؤية والسمع، والرائحة وغيرها.

في حين يعمل جهاز **الغدد الصماء Endocrine system** بصورة موازية للجهازين السابقين، إذ يُصدر إشارات كيميائية تنظم شبكة العمليات الكيميائية التي تتم في الأجهزة العضوية كلها بصورة دقيقة.

الدعم الهيكلي والحركة حيويان للحيوانات جميعها

يتألف **الجهاز العضلي الهيكلي Musculoskeletal system** من مجموعتين من الأجهزة العضوية المترابطة. فالعضلات مسؤولة بصورة واضحة عن الحركة، لكنها تصبح عديمة الفائدة، إن لم تجد شيئًا تسحب ضده. الجهاز الهيكلي هو هيكل صلب تسحب العضلات نحوه. الفقريات لها هياكل داخلية، لكن حيوانات أخرى عدة لها هياكل خارجية (كالحشرات) أو هياكل هيدروستاتيكية (كدودة الأرض). هذان الجهازان العضويان يمكنان الحيوانات من إظهار تشكيلة واسعة من الحركات المضبوطة بدقة.

التنظيم وإدامة كيمياء الجسم يضمنان استمرار الحياة

تسهم الأجهزة العضوية المنضوية تحت لواء التنظيم والإدامة في: الاستحواذ على الغذاء، والتخلص من الفضلات، وتوزيع المواد، وإدامة البيئة الداخلية. فالفصل الخاص **بالجهاز الهضمي Digestive system** يصف كيف تؤكل، وتمتص المواد الغذائية، وتتخلص من الفضلات الصلبة. القلب والأوعية الدموية في **الجهاز الدوري Circulatory system** يضخان الدم ويوزعانه، حيث تُحمل المواد الغذائية والمواد الأخرى خلال الجسم كله. والجسم يكتسب الأكسجين، ويطرد ثاني أكسيد الكربون عن طريق **الجهاز التنفسي Respiratory system**.

وأخيرًا، فإن الفقريات تنظم درجة حرارة أجسامها، وتركز سوائل أجسامها بشكل محكم. وسوف نستكشف هذه العملية في فصل يتناول الحرارة والتنظيم الأسموزي، وهذا الأخير يُنجِز معظمه **الجهاز البولي Urinary system**.

يستطيع الجسم أن يدافع عن نفسه ضد من يهاجمه أو من يغزوه

كل حيوان يواجه هجومًا للبكتيريا، والفيروسات، والفطريات، والطلائعيات، وحتى لحيوانات أخرى. الخط الأول لدفاع الجسم هو **الجهاز الغطائي** (الجلدي) **Integumentary system** أو الجلد السليم. العوامل المسببة للمرض التي تخترق خط الدفاع الأول، تواجه مجموعة من استجابات **الجهاز المناعي Immune system** الوقائية، التي تشمل إنتاج الأجسام المضادة والخلايا المتخصصة التي تقاوم المخلوقات المهاجمة.

التكاثر والتكوين الجنيني يضمنان استمرار النوع

الاستمرار البيولوجي للفقريات هو اختصاص **جهاز التكاثر Reproductive system**. يتألف جهاز التكاثر في الذكر والأنثى من أعضاء تتطور بها الجاميتات الذكرية والأنثوية، إضافة إلى الغدد والأنابيب التي تحضن الجاميتات وترعاها، وتسمح لجاميتات الجنسين المتكاملين من تلامس أحدهما مع الآخر. إن الجهاز التكاثري الأنثوي في كثير من الفقريات له أنظمة تحضن الجنين قيد التطور أيضًا.

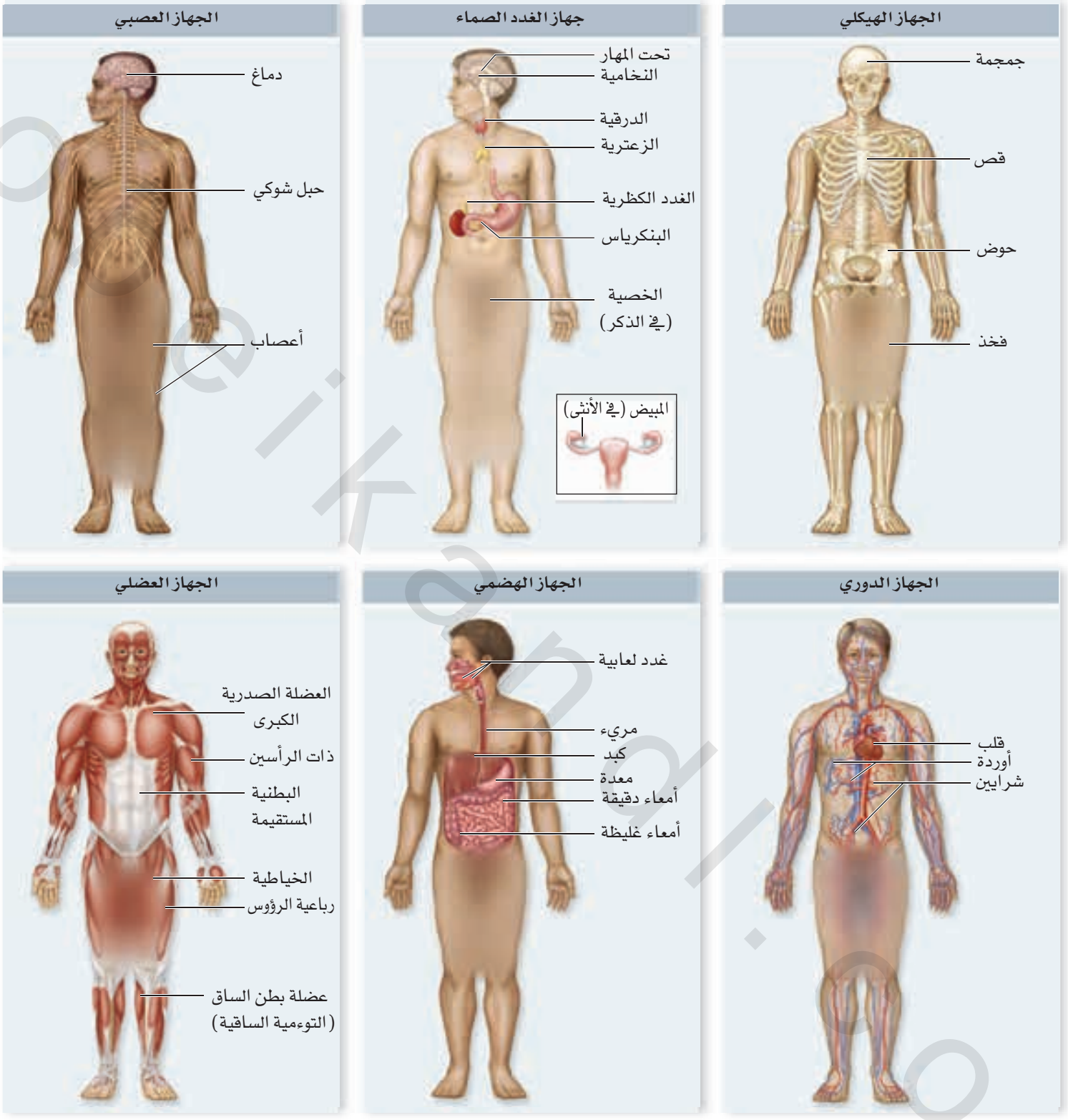
بعد أن تتحد الجاميتات لتشكل الزيجوت *Zygote*، يجب أن تتم عملية معقدة من انقسام الخلايا والتكوين الجنيني لكي تتغير هذه الخلية التي ابتدأت خليةً ثنائية العدد الكروموسي إلى بالغٍ متعدد الخلايا وقادر على التكاثر بنفسه. سنستقصي هذه العملية في فصل التكوين الجنيني للحيوان، حيث سنختم به هذه الوحدة.

صنفت الأجهزة العضوية لأجسام الفقريات وظيفيًا بناء على أدوارها في التواصل والتكامل، أو في الدعم والحركة، أو في التنظيم والإدامة، أو في الدفاع، وأخيرًا في التكاثر والتطور.

الشكل 43–5

الأجهزة العضوية للفقريات. يبين الشكل الأجهزة العضوية الرئيسة (عددها 11) المكونة لجسم الإنسان، بما في ذلك أجهزة التكاثر الذكرية والأنثوية.

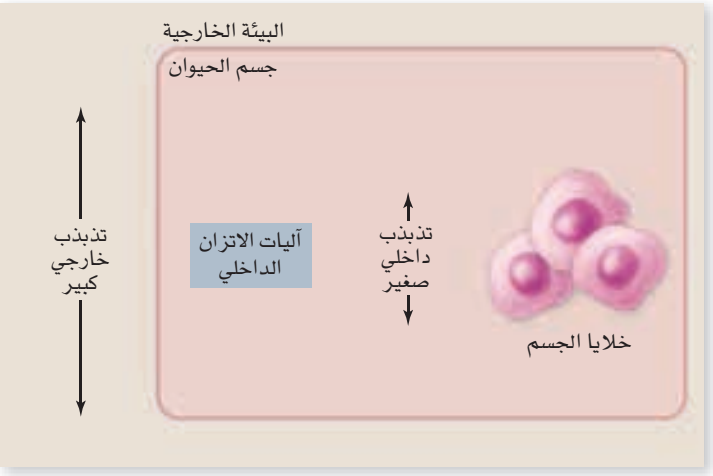
Openkandil.com



obeikandl.com

7-43 الاتزان الداخلي Homeostasis

مع تطور الحيوانات، ازدادت تخصصات تراكيب الجسم. كل خلية هي آلة معقدة معايرة بدقة لإنجاز دور دقيق ضمن الجسم. هذا التخصص في وظيفة الخلية ممكن فقط، عندما تبقى الظروف خارج الخلية ثابتة، أو عندما تتغير ضمن مدى ضيق. فدرجة الحرارة ودرجة الحموضة وتركيز الجلوكوز والأكسجين، وعوامل أخرى عدة، يجب أن تبقى ثابتة نسبيًّا؛ لكي تؤدي الخلايا وظائفها بكفاءة، ولكي تتفاعل مع بعضها بشكل صحيح. يدعى هذا الثباتُ الديناميكي للبيئة الداخلية **الاتزانَ الداخلي Homeostasis**. وقد استخدم مصطلح ديناميكي *Dynamic* هنا؛ لأن الظروف حول الخلية لا يمكن أن تكون ثابتة، إذ إنها تتذبذب بشكل مستمر ضمن مدى ضيق. الاتزان الداخلي ضروري للحياة. إن معظم الآليات التنظيمية في جسم الحيوان الفقري تتضمن المحافظة على هذا الاتزان الداخلي (الشكل 43-6).



الشكل 43-6

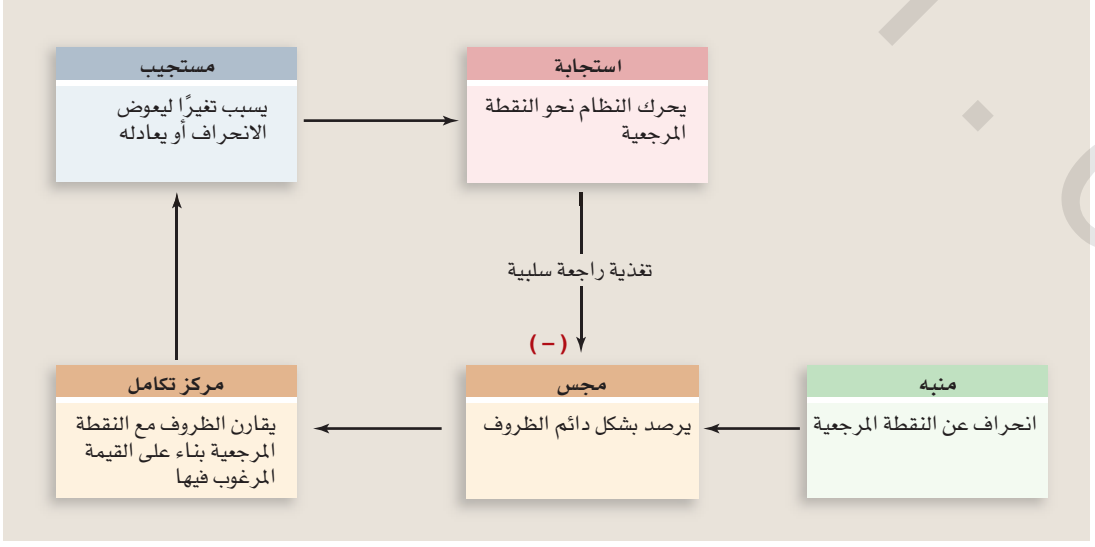
تساعد آليات الاتزان الداخلي على بقاء الظروف الداخلية ثابتة. حتى وإن تغيرت الظروف خارج جسم الحيوان بشكل واسع، فإن داخل الجسم يبقى ثابتًا نسبيًّا، بسبب وجود الكثير من أنظمة السيطرة المعايرة بدقة.

تحافظ آليات التغذية الراجعة السلبية على القيم ضمن مداها الطبيعي

يستخدم جسم الحيوان الفقري نوعًا من أنظمة السيطرة يدعى **التغذية الراجعة السلبية Negative feedback** من أجل الحفاظ على الثبات الداخلي. في التغذية الراجعة السلبية، يتم سبر الظروف داخل الجسم وخارجه عن طريق مجسات متخصصة، قد تكون خلايا أو أغشية مستقبلة. فإذا ابتعدت الظروف كثيرًا عن النقطة المرجعية، فإن تفاعلات كيميائية تتم من أجل إعادة الظروف ثانية إلى النقطة المرجعية.

النقطة المرجعية Set point مشابهة لمثبت درجة الحرارة الذي يتحكم في جهاز تدفئة. فعندما تنخفض درجة الحرارة، يتم رصد التغير عن طريق مسبار درجة الحرارة داخل جهاز التدفئة – **المسبار Sensor**. أما مؤشر درجة الحرارة الذي ثُبتت عليه النقطة المرجعية لجهاز التدفئة فيدعى **المقارن Comparator**. عندما تنخفض درجة حرارة المسبار تحت النقطة المرجعية، يغلق المقارن الدائرة الكهربائية، حيث ينتج تدفق التيار الكهربائي خلال جهاز التدفئة مزيدًا من الحرارة. وبشكل معاكس أيضًا، عند ارتفاع درجة حرارة الغرفة، يؤدي التغير إلى فتح الدائرة الكهربائية، فلا ينتج المزيد من الحرارة. ويلخص (الشكل 43-7) دورة التغذية الراجعة السلبية.

بطريقة مماثلة، فإن جسم الإنسان له نقاط مرجعية لدرجة الحرارة، وتركيز جلوكوز الدم، وتركيز الأيونات، ودرجة الشد في الأوتار وغيرها. فمركز التكامل



الشكل 43-7

مخطط عام لدورة التغذية الراجعة السلبية. تحافظ التغذية السالبة على حالة الاتزان الداخلي أو الثبات الديناميكي للبيئة الداخلية. تُرصد الظروف المتغيرة عن طريق مجسات، تغذي بمعلوماتها مركز التكامل الذي يقارن الظروف مع النقطة المرجعية. يؤدي الانحراف عن النقطة المرجعية إلى استجابة تعيد الظروف الداخلية ثانية إلى النقطة المرجعية. التغذية السلبية في اتجاه المجس تنهي الاستجابة أخيرًا.

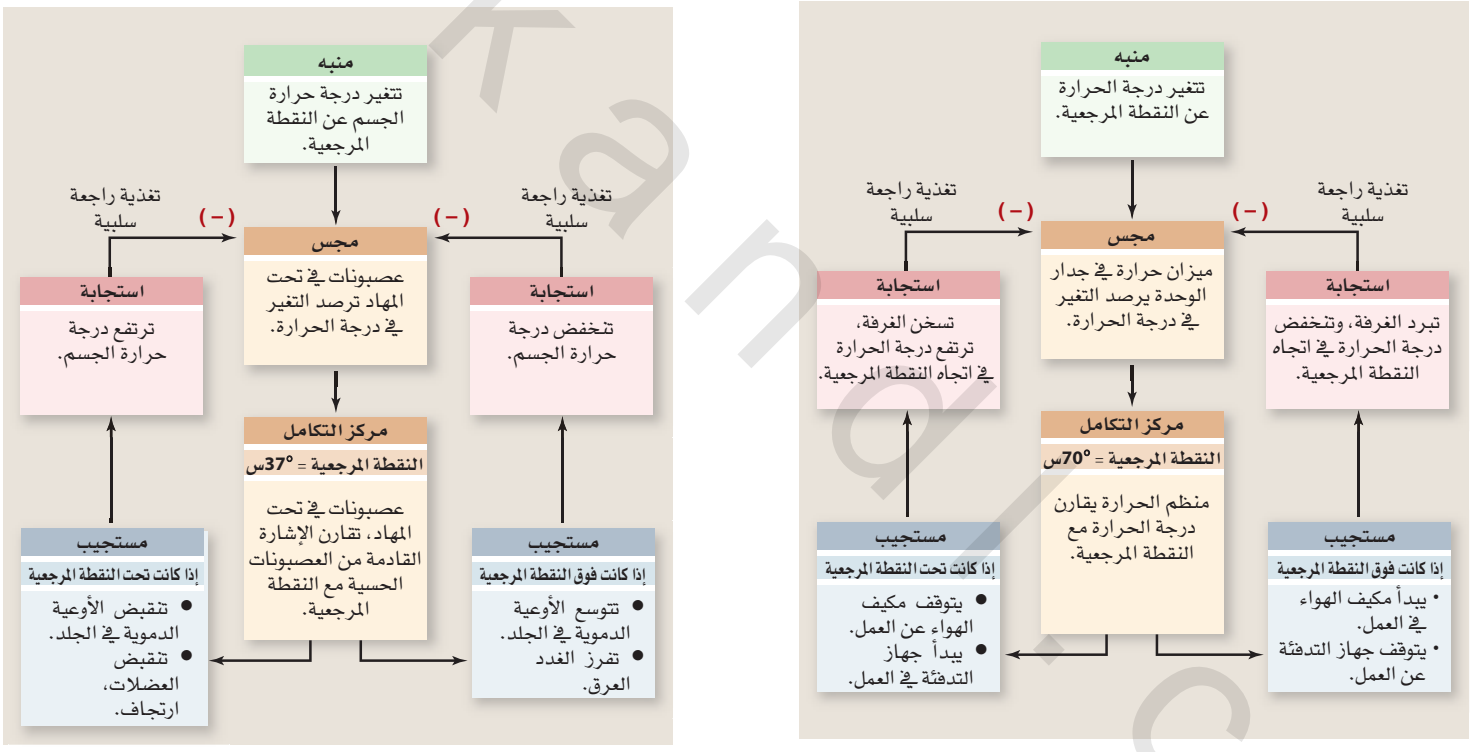
هو غالبًا منطقة معينة من الدماغ أو الحبل الشوكي، ولكن في حالات أخرى قد تكون خلايا غدة صماء. وعندما يحدث انحراف في ظرف ما، تصل رسالة لزيادة أو إنقاص نشاط عضو هدف معين، يدعى **المستجيب Effector**. الأعضاء المستجيبة هي عادة عضلة أو غدة، ونشاطها يمكن أن يؤدي إلى تغير في قيمة الظرف الذي نتحدث عنه في اتجاه قيمة النقطة المرجعية.

الثدييات والطيور حيوانات داخلية الحرارة *Endothermic*. هذه الحيوانات قادرة على الحفاظ على درجة حرارة جسم ثابتة نسبيًّا، بغض النظر عن درجة حرارة البيئة الخارجية. فعندما تزيد درجة حرارة الدم في الإنسان على 37° س، تتحرى عصبونات في جزء الدماغ المسمى **تحت المهاد Hypothalamus** التغير في درجة الحرارة. وتستجيب تحت المهاد بالعمل من خلال سيطرة عصبونات حركية، بأن تسمح بتبدد الحرارة عن طريق العرق وتوسع الأوعية الدموية في الجلد وآليات أخرى. تؤدي هذه الاستجابات إلى معادلة الارتفاع في درجة حرارة الجسم.

أعضاء الاستجابة المتعارضة تعمل في اتجاهات متعارضة

تعمل آليات التغذية الراجعة السلبية التي تديم الاتزان الداخلي غالبًا، بحيث يعارض بعضها بعضًا لإحداث درجة أدق من السيطرة. فمعظم العوامل في البيئة الداخلية تتم السيطرة عليها عن طريق أعضاء مستجيبة عدة، التي غالبًا ما يكون لها أفعال متعارضة. توصف السيطرة عن طريق هذه المستجيبات المتعارضة أحيانًا، بأنها "دفع وسحب" بحيث إن النشاط الزائد لأحد هذه المستجيبات يصاحبه نشاط منخفض للمستجيب المعاكس. إن هذا يؤمن درجة أدق من السيطرة، أكثر مما يمكن أن يتحقق لو حُفِّز مستجيب واحد، ثم تم إيقافه.

ولو عدنا لمثال تنظيم درجة حرارة الغرفة السابق، فإن درجة حرارتها يمكن تثبيتها ببساطة بإشعال جهاز التدفئة ثم بإطفائه، أو بإدارة مكيف الهواء ثم إقفاله. لكن استقرار درجة الحرارة بصورة أفضل ممكن إذا كان جهاز التحكم في درجة الحرارة يسيطر على كل من جهاز التدفئة ومكيف الهواء معًا. في هذه الحالة، سيعمل جهاز التدفئة عندما يكون مكيف الهواء متوقفًا عن العمل، والعكس صحيح تمامًا (الشكل 43-8 أ).



أ.

ب.

الشكل 43-8

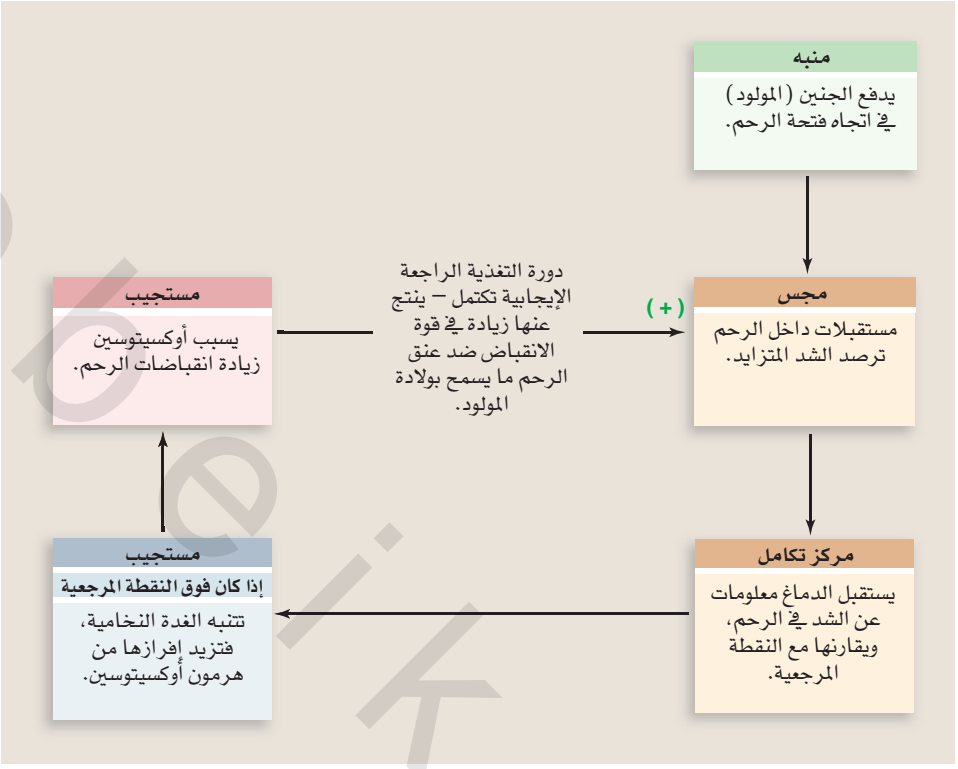
يحافظ على درجة حرارة الجسم والغرفة ثابتة عن طريق التغذية الراجعة السلبية والمستجيبات المتعارضة.

أ. إذا رصد منظم الحرارة انخفاضًا في درجة الحرارة (مقارنة بالنقطة المرجعية)، فإن جهاز التدفئة يبدأ في العمل، وينطفئ مكيف الهواء. وإذا كانت درجة الحرارة مرتفعة، فإن مكيف الهواء يبدأ في العمل، وينطفئ جهاز التدفئة.

ب. ترصد تحت المهاد في الدماغ الزيادة أو النقص في درجة الحرارة. يقوم المقارن (تحت المهاد) بمعالجة المعلومات، وتنشيط المستجيبات، كالأوعية الدموية السطحية والغدد العرقية، والعضلات الهيكلية. تسبب التغذية السلبية انخفاضًا في الفرق في درجة الحرارة مقارنة مع النقطة المرجعية. نتيجة لذلك، ينخفض تنبيه المقارِن للأعضاء المستجيبة.

obeikandl.com

الشكل 43-9



التغذية الراجعة الإيجابية في أثناء الولادة. هذا واحد من أمثلة قليلة في جسم الفقريات للتغذية الراجعة الإيجابية.

تعمل مستجيبات متعارضة بطريقة مشابهة للتحكم في درجة حرارة الجسم. فعندما تنخفض درجة حرارة الجسم، تنسق تحت المهاد مجموعة مختلفة من الاستجابات، مثل انقباض الأوعية الدموية في الجلد، وبدء عملية الارتجاف، وهي انقباضات عضلية تساعد على توليد الحرارة. هذه الاستجابات ترفع درجة حرارة الجسم، وتصحح التحدي الأساسي للاتزان الداخلي (الشكل 43-8 ب).

تسرع آليات التغذية الراجعة الإيجابية حدوث التغير

أحيانًا يستخدم الجسم آليات **التغذية الراجعة الإيجابية Positive feedback**، التي تدفع أو تؤكد التغير بصورة أكبر، وفي اتجاه التغير نفسه. ففي دورة التغذية الراجعة الإيجابية، يدفع المستجيب قيمة المتغير المسيطر عليه بعيدًا عن النقطة المرجعية. نتيجة لذلك، فإن الأنظمة التي تحدث بها التغذية الإيجابية تتميز بعدم الاستقرار، وتشبه في هذا الخصوص الشرارة التي تشعل فتيل الانفجار. إنها لا تساعد في الحفاظ على الاتزان الداخلي.

ومع ذلك، فإن مثل هذه الأنظمة تشكل مكونات مهمة لبعض الآليات الفيزيولوجية (الوظيفية). فمثلًا، تحدث التغذية الراجعة الإيجابية في أثناء تجلط الدم؛ إذ يؤدي تنشيط عامل تجلط معين إلى تنشيط عامل آخر في سلسلة تقود بسرعة إلى تكوين الجلطة الدموية. وتؤدي التغذية الإيجابية دورًا في انقباضات الرحم في أثناء الولادة (الشكل 43-9). في هذه الحالة، ينبه شد الرحم عن طريق الجنين حدوث انقباضات في الرحم تسبب مزيدًا من شد الرحم، وتستمر هذه الدورة حتى يطرح الرحم الجنين إلى خارجه.

تعمل معظم أنظمة التغذية الراجعة الإيجابية في الجسم بوصفها جزءًا من آليات أكبر، إنها تحافظ على الاتزان الداخلي. ففي الأمثلة التي أوردناها توًّا، يوقف تكوين الجلطة الدموية النزيف، ولهذا يميل حجم الدم للبقاء ثابتًا، وإن طرد الرحم للجنين يؤدي في النهاية إلى انخفاض انقباضات الرحم وتوقف الدورة.

يمكن النظر إلى الاتزان الداخلي على أنه ثبات ديناميكي للبيئة الداخلية للمخلوق. تصحح آليات التغذية الراجعة السلبية ابتعاد قيم المتغيرات الداخلية المختلفة عن النقطة المرجعية، وبهذه الطريقة تبقى ظروف الجسم ضمن المدى الطبيعي. تُعدّ المستجيبات التي تعمل بشكل متعارض مع بعضها أكثر كفاءة من المستجيبات التي تعمل بصورة فردية. إن آليات التغذية الراجعة الإيجابية التي تعزز التغيرات، وتؤكدها أقل شيوعًا، وتنجز وظائف متخصصة في الجسم.

مراجعة المفاهيم

43-1 تنظيم جسم الفقريات

توجد أربعة مستويات لتنظيم جسم الفقريات، هي: الخلايا، والأنسجة، والأعضاء، والأجهزة العضوية (الشكل 43-1).

- الأنسجة مجموعات من خلايا متشابهة في التركيب والوظيفة.
- أنسجة البالغ مشتقة من ثلاثة أنسجة جنينية، هي: إندودرم، وميزودرم، وإكتودرم.
- الأنسجة الأساسية للحيوان الفقري البالغ، هي: الطلائي، والضام، والعضلي، والعصبي.
- الأجهزةُ العضويةُ مجموعاتٌ من الأعضاء تتعاون معًا لإنجاز الأنشطة الرئيسة للجسم.
- خطةُ الجسم العامة للفقريات جهازٌ هضميٌّ، أو أنبوب محاط بهيكل، وجلد، وأعضاء إضافية (الشكل 43-2).
- للفقريات تجويف جسم ظهري يتشكل داخل الجمجمة والفقرات، وتجويف جسم بطني محاط بالقفص الصدري، وبالعضلات البطنية السفلى.
- يقسم تجويف الجسم البطني عن طريق الحجاب الحاجز إلى جزأين، هما: التجويف الصدري الذي يحتوي القلب والرئتين، والتجويف الحوضي الذي يحتوي معظم الأعضاء الأخرى.
- الأعضاء تراكيب جسمية مكونة من أنواع مختلفة من الأنسجة، وتشكل وحدة وظيفية وتركيبية.
- الحيز السيلومي لتجويف البطن الحوضي يدعى التجويف البريتوني، في حين يدعى الحيز حول القلب التجويفَ الشغافي، أما الحيز حول الرئتين فيدعى الحيز البلّوري.

43-2 النسيج الطلائي

الأغشية الطلائية أو الطلائية تغطي كل سطح في جسم الفقريات.

- الخلايا الطلائية ترتبط ببعضها بإحكام مشكلة حاجزًا، يعيق أو ييسر مرور المواد بشكل انتقائي.
- الطلائية التي تتعلق بالأنسجة الضامة الواقعة تحتها لها قطبية فطرية تؤثر في وظيفة النسيج، وهي تتجدد بسرعة.
- تنقسم الطلائية إلى مجموعتين رئيستين، هما: بسيطة وطبقية (سمكها طبقات عدة) وهاتان المجموعتان، تقسم كل منها إلى حرشفية، ومكعبة، وعمادية بناء على شكل الخلايا (الجدول 43-1).
- الطلائية البسيطة سمكها خلية واحدة، تنظم عبور المواد خلالها. قد تكون إفرازية أو منغمدة للداخل، لتشكل الغدد خارجية الإفراز ذات القنوات، أو غددًا لا قنوية صماء.
- الطلائية الطبقية سمكها خليتان أو أكثر، وتسمى وَفق طبقة الخلايا القمية لها.

43-3 الأنسجة الضامة

تشتق الأنسجة الضامة من ميزودرم الجنين، وهي تحتوي مادة بينية خارج الخلايا، تتألف من ألياف بروتينية ومادة أساسية.

- تقسم الأنسجة الضامة إلى أنسجة ضامة أصيلة، وأنسجة ضامة متخصصة.
- النسيج الضام الأصيل يقسم إلى مفكك وكثيف، والمادة البينية تنتجها وتفرزها خلايا مولدة الألياف.
- النسيج الضام المفكك، كالنسيج الدهني، مكون من كمية كبيرة من المادة الأساسية، ومن ألياف كولاجين مبعثرة بها، وألياف إلاستين، ورِتِيكيُولن.
- النسيج الضام الكثيف به مادة أساسية أقل، وبه ألياف كولاجين متراصة بإحكام، ومرتبة على هيئة خيوط متوازية ومنتظمة، أو ألياف غير منتظمة تتجه داخله بشكل عشوائي.
- الأنسجة الضامة المتخصصة لها خلايا فريدة، ومادة بينية تسمح لها بإنجاز وظائف متخصصة. وهي تشمل الغضروف المرن، والعظم الصلب، والدم (الجدول 43-2).

43-4 النسيج العضلي

العضلات تنجز الشغل، ولها تنظيم متميز لخيوط آكتين وميوسين.

- تمتلك الفقريات ثلاثة أنواع من العضلات: ملساء، وهيكلية، وقلبية (الجدول 43-3).
- توجد العضلات الملساء غير الإرادية في الأحشاء، وهي مكونة من خلايا طويلة ومغزلية الشكل، ولكل منها نواة، ونشاطها تنظمه الأعصاب.
- العضلات الهيكلية الإرادية، أو العضلات المخططة تتعلق عادة عن طريق أوتار إلى العظام، وخلاياها لها أنوية عدة، وتحتوي لييفات انقباضية.
- يسيطر الجهاز العصبي على القوة الإجمالية للانقباض بالتحكم في عدد الألياف العضلية التي يتم تنبيهها لتنقبض.
- تتكون العضلات القلبية من خلايا عضلية مخططة ترتبط ببعضها عن طريق مفاصل فجوية، تسمح للخلايا العضلية القلبية بتشكيل وحدة وظيفية واحدة.
- هناك خلايا عضلية قلبية متخصصة، تستطيع توليد سيالات كهربائية تلقائيًّا، لكن الجهاز العصبي ينظم معدل إنتاج هذه السيالات.

43-5 النسيج العصبي

الأنسجة العصبية متخصصة في إنتاج السيالات الكهروكيميائية ونقلها (الجدول 43-4).

- النسيج العصبي مكون من عصبونات، ومن خلايا داعمة لها تدعى خلايا الدبق العصبي.
- يتكون العصبون من ثلاثة أجزاء، هي: جسم للخلية به نواة، وزوائد شجرية تستقبل المعلومات القادمة نحو جسم الخلية، ومحور ينقل السيالات بعيدًا عن جسم الخلية.
- خلايا الدبق العصبي تدعم العصبونات وتعزلها، كما تنظم بيئة العصبون. في بعض الخلايا، تشكل خلايا الدبق الغمد الميليني الذي يسرع توصيل السيالات.
- للجهاز العصبي قسمان رئيسان: جهاز عصبي مركزي يضم الدماغ والحبل الشوكي، وجهاز عصبي طرفي يضم الأعصاب والعقد العصبية.

43-6 نظرة شاملة على الأجهزة العضوية للفقريات

تتكون الأجهزة العضوية من مجموعات من الأعضاء تنجز وظائف فريدة (الجدول 43-5).

- هناك ثلاثة أجهزة عضوية ذات علاقة بتواصل المعلومات وتكاملها، هي: العصبي والحسي، وجهاز الغدد الصماء.
- الجهاز العضلي الهيكلي مكون من جهازين عضويين مترابطين، ولهما علاقة بالدعم والحركة.
- توجد أربعة أجهزة لها علاقة بالتنظيم، وبإدامة كيمياء الجسم، هي: الهضمي، والدوري، والتنفسي، والبولي.
- يدافع الجسم عن نفسه عن طريق الجهاز الغطائي (الجلد) والجهاز المناعي.
- جهاز التكاثر يضمن استمرار النوع.

43-7 الاتزان الداخلي

يشير مصطلح الاتزان الداخلي إلى الثبات الديناميكي للبيئة الداخلية، وهو ضروري للحياة.

- يتطلب تنظيم مؤشر ثابت نسبيًّا تغذية راجعة سلبية لإعادة الظروف إلى النقطة المرجعية.
- تشمل دورات التغذية السلبية، التي تنظم الاتزان الداخلي، وجود مجس يرصد الظروف الداخلية والخارجية، ومركز تكامل يقارن الظروف مع النقطة المرجعية ومستجيب أو أكثر، يحدث تغيرًا يعوض عن الإزاحة التي حدثت في النقطة المرجعية.
- توجد آليات التغذية السلبية غالبًا على هيئة أزواج متعارضة، يعاكس عمل كل منها عمل الآخر لتقليل مقدار الانحراف عن النقطة المرجعية.
- آليات التغذية الإيجابية تزيد من الانحراف عن النقطة المرجعية، وهي عادة غير ضارة.

Openkanal.com

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. على الرغم من تباين الأنسجة الضامة في التركيب والموقع، فإنها تتشاطر في مغزى موحد، هو ربطها بين أنواع الأنسجة الأخرى. وعلى الرغم من أن الآتية جميعها تنطبق عليها هذه الخاصية، فإن واحدًا من أنواع الأنسجة الآتية ليس نسيجًا ضامًّا، هو:
   أ. الدم. ب. العضلات.
   ج. النسيج الدهني. د. الغضروف.
2. تشترك أعضاء الجسم في أنّ جميعها:
   أ. يحتوي أنواع الخلايا نفسها.
   ب. مكون من أنواع عدة من الخلايا.
   ج. مشتق من الإكتودرم.
   د. يمكن اعتباره جزءًا من الجهاز الدوري.
3. التجويف الذي يحتوي على المعدة هو:
   أ. البريتوني . ب. الشغافي.
   ج. البلّوري. د. الصدري.
4. تقوم الأنسجة الطلائية بكل ما يأتي باستثناء:
   أ. تشكيل الحواجز أو الحدود.
   ب. امتصاص المواد الغذائية في الجهاز الهضمي.
   ج. نقل المعلومات في الجهاز العصبي المركزي.
   د. السماح بتبادل الغازات في الرئة.
5. تتشكل الغدد الصماء والغدد خارجية الإفراز من النسيج:
   أ. الطلائي. ب. الضام.
   ج. العصبي. د. العضلي.
6. الأنسجة الضامة تضم مجموعة متباينة من الخلايا. ومع ذلك، فإنها تشترك جميعها في:
   أ. الشكل المكعب. ب. القدرة على إنتاج الهرمونات.
   ج. القدرة على الانقباض. د. وجود المادة البينية خارج الخلايا.
7. التهاب المفاصل الروماتيزمي هو أحد أمراض المناعة الذاتية الذي يهاجم بطانة المفاصل في الجسم. الخلايا التي تبطن هذه المفاصل، والتي يسبب تدميرها أعراض الالتهاب هي:
   أ. خلايا العظم. ب. خلايا الدم الحمراء.
   ج. خلايا الغضروف. د. الصفائح الدموية.
8. تختلف الخلايا العضلية عن خلايا الثدييات "النموذجية" في:
   أ. تحتوي أنوية عدة. ب. بها ميتوكوندريا.
   ج. ليس لها غشاء بلازمي. د. ليست مشتقة من نسيج جنيني.
9. من الأمثلة على مواقع العضلات الملساء:
   أ. بطانة الأوعية الدموية. ب. قزحية العين.
   ج. جدار القناة الهضمية. د. كل ذكر.
10. افترض أن فيروسًا غريبًا وصل إلى الأرض، يدمر الجهاز العصبي بمهاجمته تراكيب العصبونات. التركيب الذي سيكون منيعًا ضد هذا الهجوم هو:
    أ. المحور. ب. الزوائد الشجرية.
    ج. خلايا الدبق العصبي. د. كل هذه التراكيب عُرضة لهجوم الفيروس.
11. وظيفة خلايا الدبق العصبي هي:
    أ. نقل الرسائل بين الجهازين العصبي الطرفي والمركزي.
    ب. دعم العصبونات وحمايتها.
    ج. تنبيه انقباض العضلات.
    د. خزن الذاكرة.
12. الأجهزة ذات العلاقة بتواصل المعلومات وتكاملها تشمل كلًّا مما يأتي باستثناء:
    أ. الجهاز العصبي. ب. جهاز المناعة.
    ج. جهاز الغدد الصماء. د. الجهاز الحسي.
13. هناك طريقة أخرى لوصف وظائف الأجهزة؛ الهضمي والتنفسي والدوري، وهي أنها أجهزة:
    أ. للدفاع. ب. للتواصل وتكامل المعلومات.
    ج. للدعم والحركة. د. للتنظيم والإدامة.
14. الاتزان الداخلي:
    أ. عملية ديناميكية.
    ب. يصف الحفاظ على البيئة الداخلية للجسم.
    ج. ضروري للحياة.
    د. كل ما ذكر.
15. الوصف الصادق للتغذية الراجعة الإيجابية هو:
    أ. إذا ازدادت درجة حرارة غرفتك، فإن جهاز التدفئة يزيد من إنتاجه للهواء الساخن.
    ب. إذا شربت الكثير من الماء، فإنك ستنتج الكثير من البول.
    ج. إذا ارتفعت أسعار وقود السيارات، فإن السائقين سيقللون من طول رحلاتهم.
    د. إذا شعرت بالبرد، فإن جسمك يبدأ بالارتعاش.

أسئلة تحدٍّ

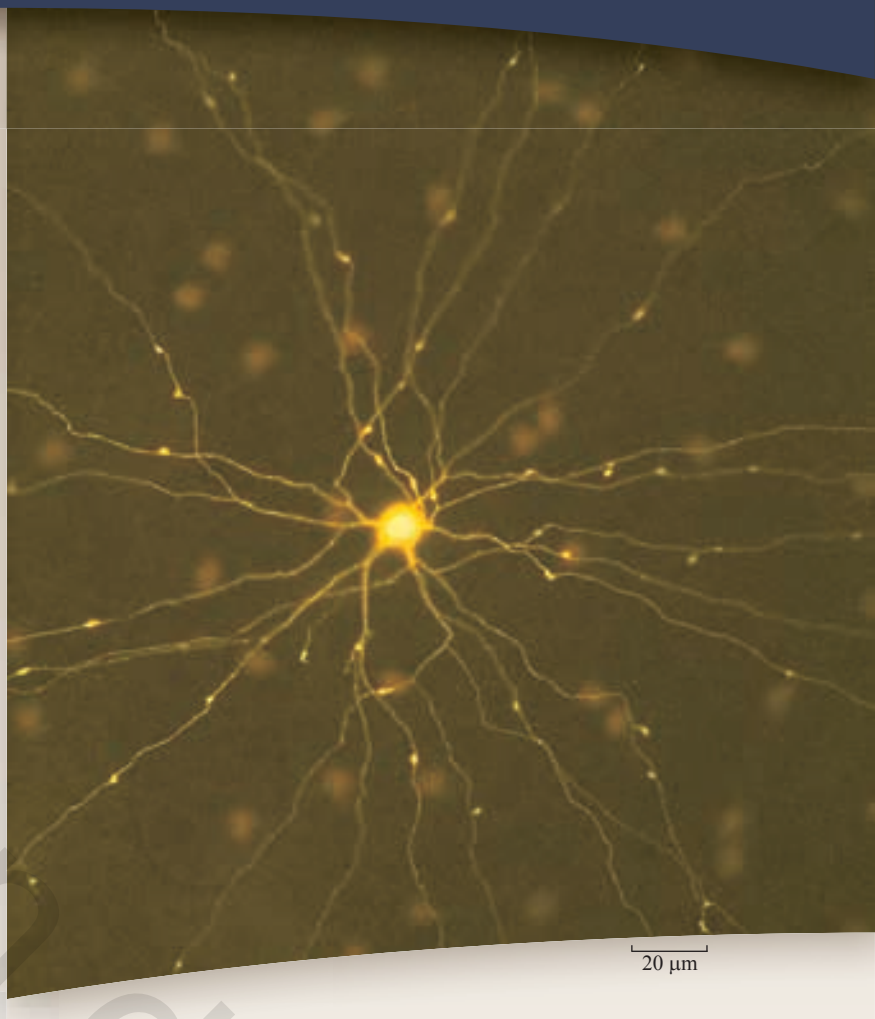
1. افترض أنك اكتشفت مرضًا جديدًا يؤثر في امتصاص المواد الغذائية في القناة الهضمية، ويسبب مشكلات في الجلد. هل يمكن أن يؤثر مرض واحد في هذين النسيجين ؟ كيف يمكن أن يحدث ذلك؟
2. أي الأجهزة العضوية له علاقة بالتنظيم وبالإدامة؟ لماذا تعتقد أن الأجهزة مرتبطة مع بعضها بهذه الطريقة؟
3. لقد شعرنا جميعًا يومًا ما بعضة الجوع. هل الجوع منبه للتغذية الراجعة الإيجابية أم السلبية؟ صف خطوات الاستجابة لهذا المنبه.
4. لماذا يوصف الاتزان الداخلي بأنه عملية ديناميكية؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS

الفصل 44

الجهاز العصبي

The Nervous System



مقدّمة

تستخدم الحيوانات جميعها باستثناء الإسفنج شبكة من الخلايا العصبية لتجمع المعلومات عن ظروف الجسم والبيئة الداخلية، ولمعالجة هذه المعلومات وتكاملها، ولتصدر أوامر لعضلات الجسم وغدده. وكما رأينا في الفصل 43، فإن الاتزان الداخلي للجسم يتم عن طريق دورات التغذية الراجعة السلبية التي تحافظ على الظروف ضمن مدى ضيق. إن آليات التغذية السلبية لا تتضمن رصد المنبهات المناسبة فقط، بل نقل هذه المعلومات من أجل بدء الاستجابة. والجهازُ العصبيُّ المكون من عصبونات كالتي تظهر في الصورة المجاورة نظامٌ سريع للاتصال، ونقل المعلومات. وهو جزء من أنظمة التغذية الراجعة الكثيرة في الجسم.

موجز المفاهيم

44-1 تنظيم الجهاز العصبي

- *الجهاز العصبي المركزي هو "مركز السيطرة".*
- *الجهاز العصبي الطرفي يجمع المعلومات، وينجز الاستجابات.*
- *تركيب العصبونات يدعم وظيفتها.*
- *الخلايا الداعمة تشمل خلايا شوان وخلايا الدبق قليلة الزوائد.*

44-2 آليات انتقال السيال العصبي عبر الغشاء البلازمي

- *يوجد فرق جهد كهربائي عبر الغشاء البلازمي.*
- *الجهود المتدرجة تغيرات صغيرة تعزز أو تلغي بعضها بعضًا.*
- *يحدث جهد الفعل عندما تصل إزالة الاستقطاب حد العتبة.*
- *تسري جهود الفعل على طول محور العصبون.*
- *طريقتان لزيادة سرعة السيال العصبي.*

44-3 التشابك العصبي: حيث تتواصل العصبونات مع خلايا أخرى

- *نوعا التشابك العصبي: كهربائي وكيميائي.*
- *كثير من المركبات الكيميائية المختلفة تعمل نواقل عصبية.*
- *على العصبون بعد التشابكي أن ينسق ويكامل المعلومات الصادرة من تشابكات عصبية عدة.*
- *تؤدي النواقل العصبية دورًا في الإدمان على العقاقير.*

44-4 الجهاز العصبي المركزي: الدماغ والحبل الشوكي

- *عندما أصبحت الحيوانات أكثر تعقيدًا أصبحت أجهزتها العصبية كذلك.*
- دماغ الفقريات له ثلاثة أقسام رئيسة.
- *الدماغ الأمامي للإنسان يظهر قدرة استثنائية على معالجة المعلومات.*
- *يمكن السيطرة على الوظائف المعقدة لدماغ الإنسان في مناطق محددة منه.*
- *ينقل الحبل الشوكي الرسائل، ويسيطر على بعض الاستجابات مباشرة.*

44-5 الجهاز العصبي الطرفي: العصبونات الحسية والحركية

- *يتكون الجهاز العصبي الطرفي من جزأين: بدني وذاتي.*
- *يسيطر الجهاز العصبي البدني على الحركات.*
- *الجهاز العصبي الذاتي يسيطر على الوظائف اللاإرادية من خلال جزأيه.*
- *تتوسط بروتينات G استجابات الخلايا للإشارات الذاتية.*

1-44 تنظيم الجهاز العصبي

على الحيوان أن يكون قادرًا على الاستجابة للمنبهات البيئية. فالذبابة تهرب لمجرد اقتراب مطرقة صفع الذباب منها، وقرون استشعار القريدس تتحرى عن الغذاء، فيتحرك القريدس في اتجاهه. ولكي تُنجز هذه الوظائف، فإن على الحيوانات امتلاك **مستقبلات حسّية Sensory receptors** ترصد المنبهات، **وأعضاء مستجيبة حركية Motor effetors** تستطيع الاستجابة بها. في معظم قبائل اللافقريات، وكل طوائف الفقريات ترتبط المستقبلات الحسية بالأعضاء المستجيبة الحركية عن طريق الجهاز العصبي.

الجهاز العصبي المركزي هو "مركز السيطرة"

كما وصفنا في الفصل الـ 43، يتكون الجهاز العصبي من عصبونات وخلايا داعمة. ويبين (الشكل 44-1)أنواع العصبونات الثلاثة. ففي الفقريات، تحمل **العصبونات الحسية Sensory neurons** (أو العصبونات الواردة) سيالات من المستقبلات الحسية إلى الجهاز العصبي المركزي المكون من الدماغ والحبل الشوكي. في حين تحمل **العصبونات الحركية Motor neurons** (أو العصبونات الصادرة) سيّالات من الجهاز المركزي إلى الأعضاء المستجيبة -العضلات والغدد. هناك نوع ثالث من العصبونات موجود في الجهاز العصبي لمعظم اللافقريات وللفقريات جميعها: **العصبونات البينية Interneurons** (أو العصبونات الرابطة). توجد العصبونات البينية في الدماغ والحبل الشوكي للفقريات، حيث تساعد على إنجاز أفعال انعكاسية أكثر تعقيدًا، ووظائف ارتباطية متقدمة كالتعلم والتذكّر.

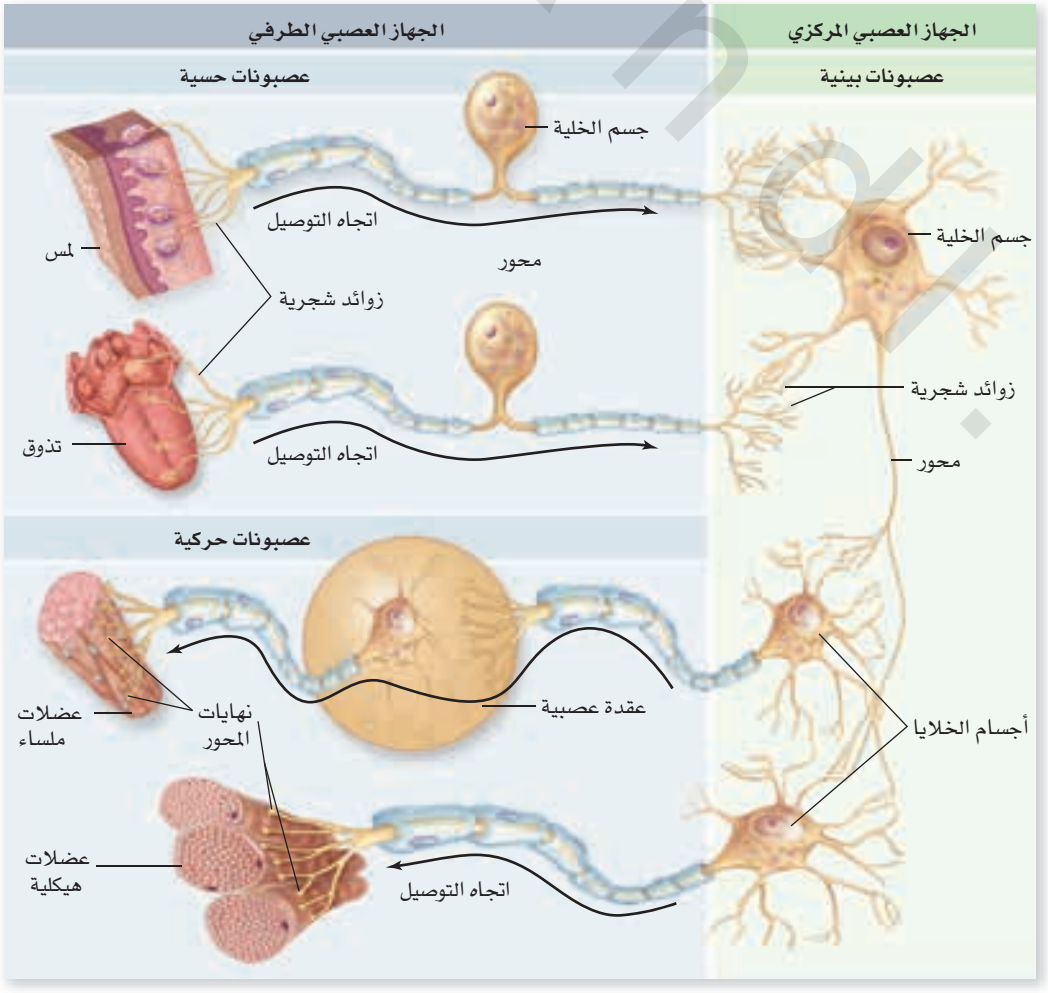
الجهاز العصبي الطرفي يجمع المعلومات وينجز الاستجابات

تشكل العصبونات الحسية والحركية معًا الجهاز العصبي في الفقريات. تشكل العصبونات الحركية التي تنبه العضلات الهيكلية للانقباض؛ **الجهاز العصبي البدني** (الجسمي) **Somatic nervous system**، أما تلك العصبونات التي تنظم نشاط العضلات الملساء والقلبية، والغدد، فتكون **الجهاز العصبي الذاتي Autonomic nervous system**.

يمكن تقسيم الجهاز الذاتي إلى قسمين أيضًا هما: **الودي Sympathetic**، **ونظير الودي Parasympathetic**. هذان القسمان يوازنان بعضهما في تنظيم كثير من الأجهزة العضوية. ويبين (الشكل 44-2) العلاقات بين أجزاء الجهاز العصبي المختلفة في الفقريات.

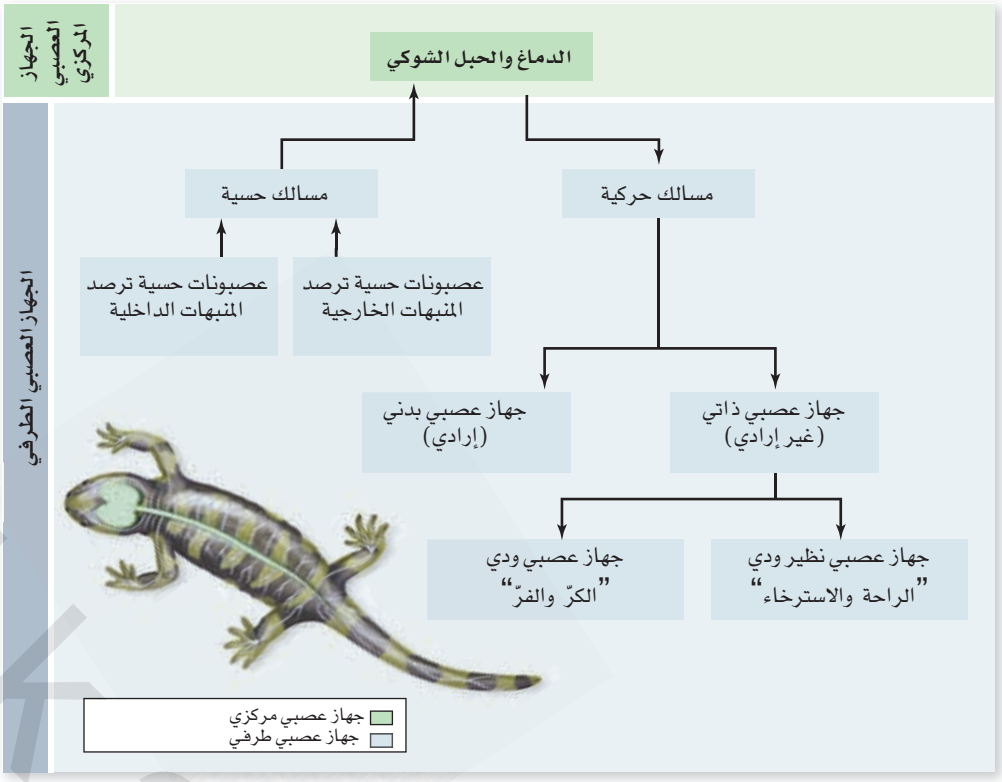
تركيب العصبونات يدعم وظيفتها

معظم العصبونات لها الهندسة الوظيفية نفسها على الرغم من مظهرها المتباين (الشكل 44-3). **فجسم الخلية Cell body** هو منطقة متوسعة من السيتوبلازم تحتوي النواة. ويمتد من جسم الخلية واحد أو أكثر من امتدادات سيتوبلازمية تدعى **الزوائد الشجرية Dendrites**. تمتلك العصبونات الحركية والبينية (الرابطة) عددًا كبيرًا من الزوائد الشجرية بالغة التفرع، فتمكن



الشكل 44-1

ثلاثة أنوع من العصبونات. يشكل الدماغُ والحبلُ الشوكي الجهازَ العصبيَّ المركزيَّ في الفقريات، في حين تشكل العصبوناتُ الحسيةُ والحركيةُ الجهازَ العصبيَّ الطرفيَّ. تنقل العصبوناتُ الحسية في الجهاز الطرفي المعلوماتِ حول البيئة إلى الجهاز المركزي. وتقدم العصبوناتُ البينية وصلاتٍ بين العصبونات الحسية والحركية. أما العصبونات الحركية للجهاز الطرفي فتنقلُ السيالات أو الأوامر إلى العضلات والغدد (المستجيبات).



الشكل 44-2

أقسام الجهاز العصبي في الفقريات. الأقسام الرئيسة هي الجهاز العصبي المركزي والطرفي. يشكل الدماغ والحبل الشوكي الجهاز المركزي، أما الجهاز الطرفي فيتكون من كل شيء خارج الجهاز المركزي، وهو يقسم إلى مسالك حسية وأخرى حركية. ترصد المسالك الحسية المنبهات الخارجية والداخلية. تقسم المسالك الحركية إلى جهاز عصبي بدني يحفز العضلات الإرادية (كتلك التي تتحكم في حركة الهيكل العظمي) وجهاز عصبي ذاتي يحفز العضلات اللاإرادية (كالعضلات الملساء التي تسيطر على حركة الغذاء في القناة الهضمية). الجهازان العصبيان الودي ونظير الودي هما جزء الجهاز الذاتي، وهما يسببان أفعالًا متعاكسة.

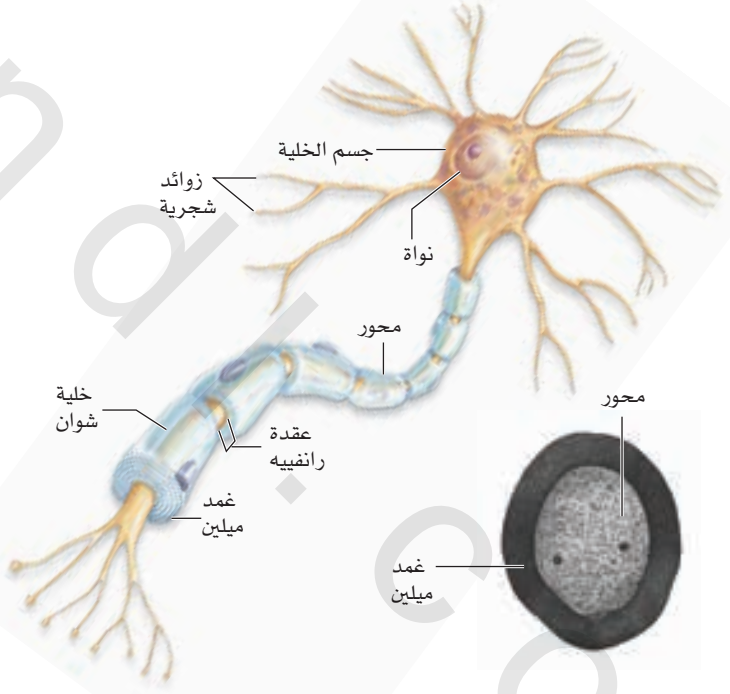
بذلك الخلية من استقبال المعلومات من مصادر مختلفة وعدة في الوقت نفسه. بعض العصبونات لها امتدادات تنبعث من الزوائد الشجرية تدعى أشواكًا شجرية *Dendritic spines* تزيد من المساحة السطحية المتوافرة لاستقبال المنبهات.

يقوم سطح الخلية بتكامل المعلومات الواردة إليه من الزوائد الشجرية، فإذا كان تهيج الغشاء من هذه المعلومات كافيًا، فإن الخلية ستطلق سيالات تنتقل بعيدًا عن جسم الخلية على طول **المحور Axon**. كل عصبون له محور واحد يغادر جسم الخلية، على الرغم من أن المحور قد يتفرع لتنبيه عدد من الخلايا. المحور قد يكون طويلًا، فالمحاور التي تسيطر على العضلات في قدم المرء يمكن أن يتجاوز طولها مترًا، والمحاور التي تمتد بين جمجمة الزرافة وحوضها يصل طولها ثلاثة أمتار.

الخلايا الداعمة تشمل خلايا شوان وخلايا الدبق قليلة الزوائد

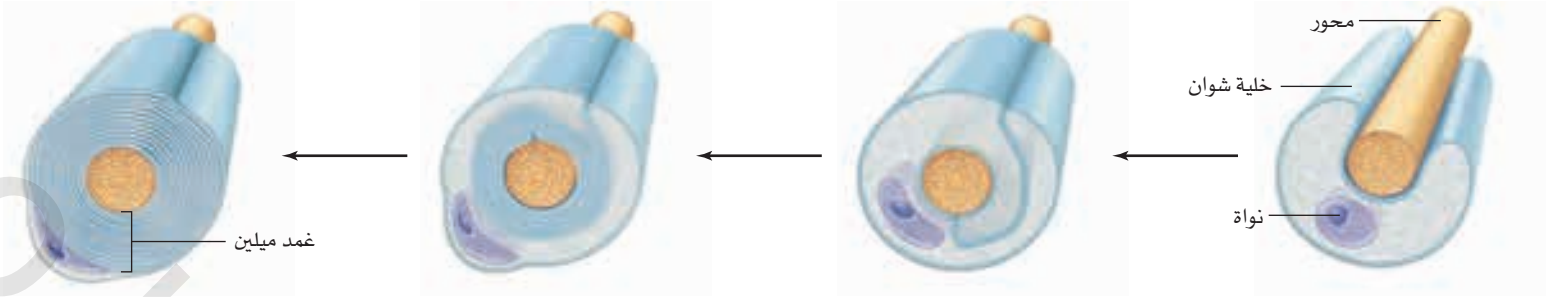
تُدعَّم العصبونات تركيبًا ووظيفيًّا عن طريق خلايا داعمة يطلق عليها اسم **خلايا الدبق العصبي Neuroglia**. هذه الخلايا التي يبلغ حجمها عشر حجم العصبونات، ويبلغ عددها عشر مرات قدر عدد العصبونات تخدم وظائف متعددة بما في ذلك تزويد العصبونات بالمواد الغذائية، وإزالة الفضلات الضارة من العصبونات، وهَدْي المحاور في أثناء هجرتها، والقيام بوظائف مناعية.

يوجد نوعان مهمان من خلايا الدبق في الفقريات هما **خلايا شوان Schwann cells** وخلايا الدبق قليلة الزوائد **Oligodendrocytes** وكلاهما يكون **الغمد الميليني Myelin sheath** الذي يحيط بمحاور كثير من العصبونات. تشكل خلايا شوان غمد الميلين في الجهاز العصبي الطرفي، في حين تشكل خلايا الدبق قليلة الزوائد غمد الميلين في الجهاز المركزي. تقوم هذه الخلايا بلف نفسها، في أثناء التكوين الجنيني مرات عدة حول كل محور لتشكل غمد الميلين، الذي يشكل غطاءً عازلًا يتكون من طبقات متعددة من الأغشية المتراصة (الشكل 44-4).



الشكل 44-3

تركيب عصبون نموذجي في الفقريات. يمتد من جسم الخلية كثير من الزوائد الشجرية التي تستقبل المعلومات، وتنقلها إلى جسم الخلية. ويوجد محور واحد ينقل السيالات بعيدًا عن جسم الخلية. كثير من المحاور مغلفة بغمد ميلين، حيث تعزل طبقات متعددة من الأغشية المحور. يتقطع الغمد بفجوات صغيرة، تدعى عقد رانفييه، على فترات منتظمة. تشكل خلايا شوان الغمد في الجهاز الطرفي (كما هو مبين لهذا العصبون) في حين تشكل امتدادات من خلايا الدبق قليلة الزوائد غمد ميلين في الجهاز المركزي.



الشكل 44-4

تكوين غمد ميلين حول محور طرفي. يتشكل غمد الميلين بالتفاف متعاقب لأغشية خلية شوان حول المحور.

تدعى المحاور التي تمتلك غمد ميلين محاور مغمدة (ذات أغماد)، في حين تدعى المحاور التي لا تمتلك الغمد (غيرَ مغمدة). تشكل المحاور المغمدة في الجهاز المركزي **المادةَ البيضاء White matter** أمّا الزوائد الشجرية وأجسام الخلايا غير المغمدة فتشكل **المادةَ الرمادية Gray matter**. تجتمع المحاور المغمدة في الجهاز الطرفي في حزم، وتجتمع الأسلاك في كابل، لتشكل **الأعصاب Nerves**.

تقطع ثغرات صغيرة تدعى **عقد رانفييه Nodes of ranvier** (انظر الشكل 44-3) غمد الميلين على فترات مقدارها 1 2- ميكرومتر. وسنناقش دور غمد الميلين في توصيل السيال في الجزء الآتي.

تشكل العصبونات وخلايا الدبق العصبي الجهاز العصبي المركزي والطرفي في الفقريات. تؤدي العصبونات الحسية والحركية والبينية أدوارًا مختلفة في الجهاز العصبي. معظم العصبونات لها مكونات وظيفية متشابهة، هي: الزوائد الشجرية، وجسم الخلية، والمحور. تساعد خلايا الدبق العصبونات على أداء وظائفها، على الأقل بتكوين غمد الميلين.

2-44 آلية انتقال السيال العصبي عبر الغشاء البلازمي

تعتمد وظيفة العصبون على النفاذية القابلة للتغير للأيونات. فعند التنبيه، تنتشر تغيرات كهربائية في الغشاء البلازمي، وتسري في جزء من الخلية إلى آخر. وتهيئ هندسة العصبون الآليات التي تُنتج، وتنشر هذه التغيرات في الجهد الكهربائي للأغشية.

تعتمد الآليات الفريدة للعصبونات بشكل أساسي على وجود بروتينات ناقلة متخصصة في الأغشية وعلى كيفية تنشيط هذه البروتينات. وسنفحص أولًا بعض الخصائص الكهربائية الأساسية المشتركة في الأغشية البلازمية لمعظم الخلايا الحيوانية، ثم لنرَ كيف تعمل هذه الخصائص في العصبونات.

يوجد فرق جهد كهربائي عبر الغشاء البلازمي

لقد تعلمت في البداية شيئًا عن فرق جهد غشاء الخلية في الفصل الـ 5؛ حيث ناقشنا آنذاك نقل الأيونات عبر غشاء الخلية. فرق جهد الغشاء شبيه بفرق الجهد الكهربائي الذي يوجد بين قطبي بطارية مصباح يد أو بطارية سيارة. فأحد القطبين موجب والثاني سالب. يوجد فرق جهد كهربائي، بصورة مماثلة، عبر كل غشاء خلية حية. وجانب الغشاء المعرض للسيتوبلازم يشكل القطب السالب، في حين يشكل الجانب المعرض للسائل خارج الخلايا القطب الموجب.

يحافظ العصبون على **فرق جهد الراحة Resting potential** عندما لا يكون منبهًا. وحيث إن الخلية صغيرة، فإن فرق جهد غشائها يكون صغيرًا أيضًا، إذ يتراوح فرق جهد الراحة لغشاء عصبونات الفقريات بين 40 - إلى 90- مليفولت، أو 0.04 إلى 0.09 من الفولت. وفي الأمثلة التي سنضربها، وفي الأشكال المستخدمة في هذا الفصل، سوف نستخدم قيمة معدل فرق جهد الراحة على أنه 70- مليفولت. والإشارة السالبة تشير هنا إلى أن داخل الخلية يكون سالبًا بالنسبة إلى خارجها.

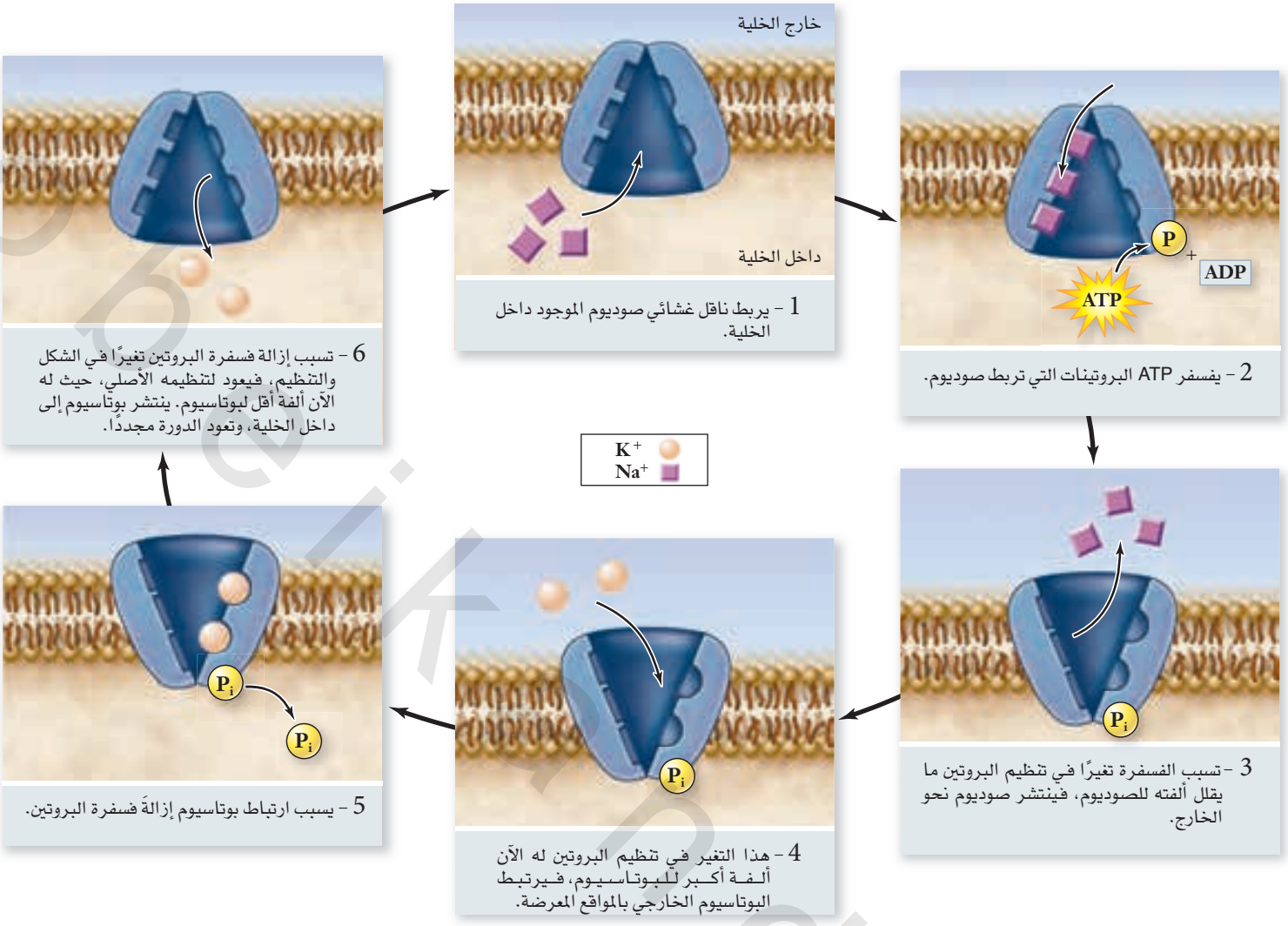
المساهمون في فرق جهد الغشاء

يكون داخل الخلية أغنى بالشحنات السالبة من خارجها بسبب عاملين:

1. **مضخة الصوديوم - بوتاسيوم**، التي وصفت في الفصل الـ (5)، تقوم بإحضار أيوني بوتاسوم إلى داخل الخلية مقابل كل ثلاثة أيونات Na^+ تضخها للخارج (الشكل 44 - 5). يساعد هذا في إقامة فرق تركيز ثم المحافظة عليه، حيث يسبب ارتفاعًا في تركيز K^+ وانخفاضًا في تركيز Na^+ داخل الخلية، ويسبب تركيزًا مرتفعًا للصوديوم ومنخفضًا للبوتاسيوم خارج الخلية.
2. **قنوات التسريب الأيونية** الموجودة في غشاء الخلية للبوتاسيوم أكثر عددًا منها للصوديوم. قنوات تسريب الأيونات هي بروتينات غشائية تشكل ثقوبًا خلال الغشاء، وتسمح بتدفق أيونات معينة (مثل K^+ و Na^+) داخل الخلية وخارجها. ونظرًا لأن هناك قنوات أيونية أكثر لأيون K^+ فإن انتشار هذا الأيون خارج الخلية هو أسهل من انتشار Na^+ إلى داخلها.

هناك قوتان تعملان على الأيونات من أجل إقامة فرق جهد الراحة:

1. فرق الجهد الكهربائي الذي ينتج بسبب التوزيع غير المتساوي للشحنات.
2. الفرق في تركيز الأيونات الذي ينتج بسبب التراكيز غير المتساوية للجزيئات بين جانبي الغشاء.



الشكل 44–5

مضخة صوديوم –بوتاسيوم. تنقل هذه المضخة ثلاثة أيونات صوديوم لخارج الخلية، وفي الوقت نفسه تنقل أيوني بوتاسيوم إلى داخلها. يتطلب هذا الناقل النشط فسفرة وطاقة من ATP.

فرق جهد الراحة: التوازن بين الفرقين

ينشأ فرق جهد الراحة بسبب فعل مضخة صوديوم –بوتاسيوم والنفاذية التفاضلية للغشاء لصوديوم وبوتاسيوم الناتجة بسبب القنوات التسربية. فالمضخة تنقل ثلاثة أيونات Na^+ إلى الخارج مقابل أيوني K^+ نحو الداخل، ما يؤدي إلى اضطراب قليل في توازن الأيونات الموجبة خارج الخلية. هذا الأمر له تأثير ضئيل فقط، لكن فرق التركيز الذي تسببه المضخة سيكون بالغ الأهمية؛ فتركيز K^+ سيكون أعلى بكثير داخل الخلية منه خارجها ما يقود إلى تسرب K^+ خلال قنوات K^+ التسربية المفتوحة. وحيث إن الغشاء غير منفذ للأيونات السالبة التي يمكن أن تعاكس وتوازن هذا التسرب (الفوسفات العضوية والأحماض الأمينية والبروتينات بشكل أساسي)، فإن ذلك سيقود إلى بناء شحنة موجبة خارج الغشاء وشحنة سالبة داخله. إن فرق الجهد الكهربائي هذا سيشكل قوة تجذب أيونات K^+ ثانية داخل الخلية. يقود التوازن بين قوة الانتشار والقوة الكهربائية إلى **فرق جهد الاتزان Equilibrium potential** (الجدول 44–1). وبأخذ الشغل الذي تنجزه كل نوع من القوى في الحسبان، فإننا نستطيع اشتقاق تعبير كمي لفرق جهد

الجدول 44-1 المكونات الأيونية للسيتوبلازم وللسائل خارج الخلايا

الأيون	التركيز في السائل خارج الخلايا (مليمول)	التركيز في السيتوبلازم (مليمول)	النسبة (خارج الخلايا: السيتوبلازم)	فرق جهد التوازن (مليفولت)
Na^+	150	15	10 :1	+ 60
K^+	5	150	1 :30	- 90
Cl^-	110	7	1 :15	- 70

التوازن يدعى معادلة نيرنست. فبافتراض وجود أيون واحد موجب وشحنته تساوي 1+ فإن معادلة نيرنست تصبح:

$$E_K = 58\ mV \log([K^+]_{out}/[K^+]_{in})$$

وسيكون فرق جهد التوازن حسابيًّا للبوتاسيوم هو 90- مليفولت (انظر الجدول 44-1)، قريبًا من القيمة المقيسة، وهي 70- مليفولت. وستكون القيمة المحسوبة لصوديوم هي 60+ مليفولت، وهي من الواضح بعيدة جدًا عن القيمة المقيسة لجهد الراحة، ولكن تسرب كميات قليلة من Na^+ إلى الخلية سيكون مسؤولًا عن انخفاض جهد الراحة للغشاء إلى 70- مليفولت، وهي القيمة الملاحظة. يمكن قياس جهد الراحة لغشاء عصبون ورؤيته وتصويره باستخدام جهاز فولتميتر، وزوج من الأقطاب يوضع أحدها خارج الخلية والآخر داخلها (الشكل 44-6).

إن تفرد العصبونات عند مقارنتها بمعظم أنواع الخلايا لا يكمن في إنتاجها لفرق جهد الراحة والحفاظ عليه، بل في الاضطراب المفاجئ والمؤقت لفرق جهد الراحة الذي يحدث استجابة للمنبهات. يمكن ملاحظة نوعين من التغيرات عند التنبيه، هما: الجهود المتدرجة، وجهود الفعل.

الجهود المتدرجة تغيرات صغيرة تعزز أو تلغي بعضها بعضًا

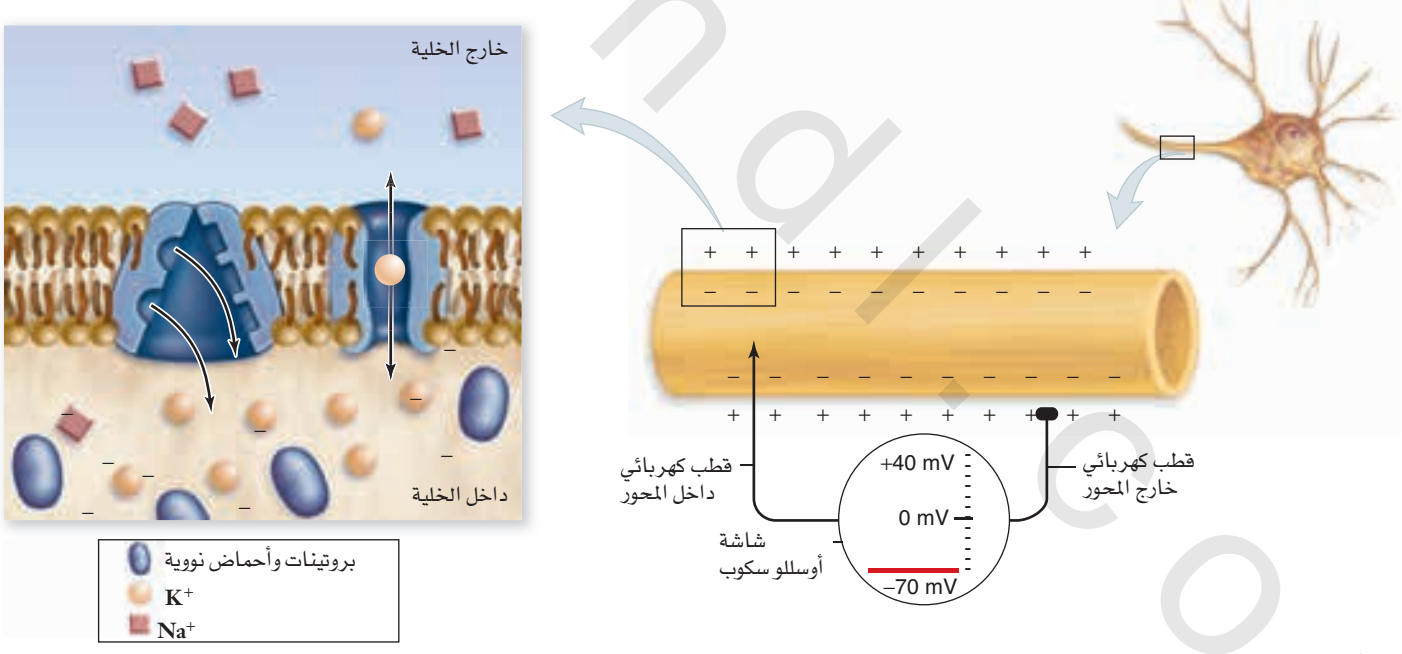
الجهود المتدرجة Graded potentials تغيرات صغيرة آنية في فرق جهد الغشاء وسببها تنشيط طائفة من بروتينات القنوات تدعى **قنوات أيونية مُبوبة Gated ion channels** وكما قدمنا في الفصل الـ(9) ، فإن القنوات المبوبة تتصرف كالباب الذي يمكن فتحه وغلقه، وليس كالقنوات التسربية التي تكون مفتوحة باستمرار. إن تركيب القنوات الأيونية المبوبة مشابه لما لو أن لها شكلين متبادلين، بحيث يمكن أن تكون مفتوحة، فتسمح بمرور الأيونات، أو أن تكون مغلقة، فلا تسمح بمرورها. كل قناة مبوبة هي انتقائية؛ لأنها تسمح بعبور نوع واحد فقط من الأيونات عندما تكون مفتوحة، وتكون معظم القنوات المبوبة مغلقة في الخلية الطبيعية في أثناء الراحة.

القنوات المبوبة كيميائيًّا

في معظم العصبونات، تستجيب القنوات الأيونية المبوبة في الزوائد الشجرية لارتباط جزيئات الترميز بها (الشكل 44-7، انظر أيضًا الشكل 44-9أ). يشار إلى هذه القنوات إنها مبوبة كيميائيًّا أو مبوبة بالرابط. والرابط هو مجموعة كيميائية يمكن أن تتعلق بجزيء أكبر لتنظيم وظيفته، أو المساهمة بها. وعندما ترتبط الروابط مؤقتًا ببروتينات الغشاء المستقبلة أو بالقنوات، فإنها تحدث تغيرًا في شكل البروتين، وهكذا تفتح القناة الأيونية. تعمل الهرمونات والنواقل العصبية كروابط؛ إذ تستحث فتح قنوات مبوبة بالرابط، وتسبب تغيرات في نفاذية الغشاء البلازمي ما يؤدي إلى تغيرات في فرق جهد الغشاء.

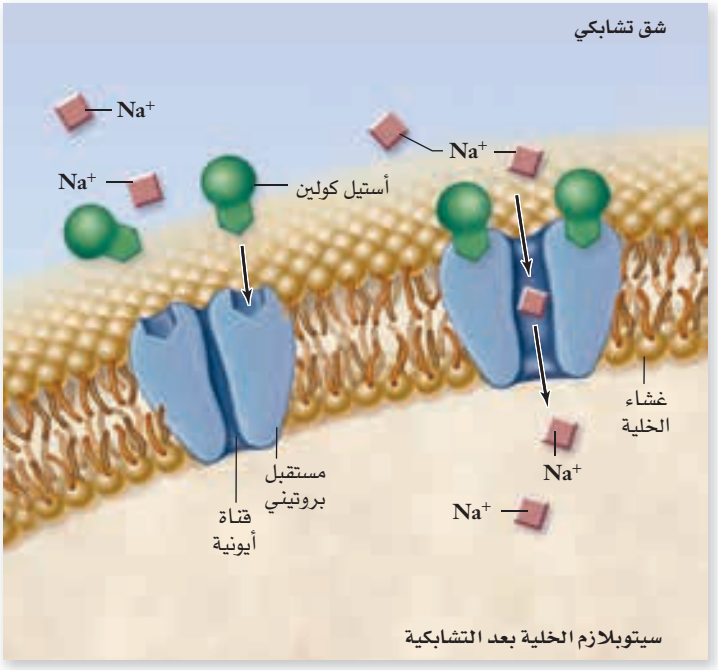
إزالة الاستقطاب وزيادته

يمكن قياس التغيرات في النفاذية على هيئة إزالة استقطاب في فرق جهد الغشاء أو زيادته. تجعل **إزالة الاستقطاب Depolarization** فرق جهد الغشاء أقل سلبية (أكبر إيجابية) أمّا **زيادة الاستقطاب Hyperpolarization** فتجعل فرق جهد الغشاء أكثر سلبية. فمثلًا، سيكون تغير فرق الجهد من 70- مليفولت إلى 65- مليفولت إزالة استقطاب، في حين يكون التغير من 70- مليفولت إلى 75- مليفولت زيادةً في الاستقطاب.



الشكل 44-6

تأسيس فرق جهد الراحة للغشاء وإدامته. يستخدم جهاز فولتميتر له قطب موضوع داخل غشاء المحور وقطب آخر خارج الغشاء. يكون فرق الجهد الكهربائي داخل الغشاء 70- مليفولت بالنسبة إلى خارجه. تغادر أيونات بوتاسيوم الخلية عن طريق قنوات تسربية بسبب الانتشار مع فرق التركيز. ولا تستطيع البروتينات والأحماض النووية المشحونة بشحنة سالبة داخل الخلية مغادرتها، بل إنها تجلب أيونات موجبة مثل K^+ من خارج الخلية. يُنتج هذا التوازن بين القوة الكهربائية وقوة الانتشار فرق جهد الراحة. وتحافظ مضخة صوديوم -بوتاسيوم على الاتزان بمعاكسة أثر تسرب أيونات صوديوم إلى الخلية، وتسهم في فرق جهد الراحة بإزالة 3 أيونات صوديوم مقابل كل أيوني بوتاسيوم ينقلان للداخل.



الشكل 44-7

قناة أيونية مبوّبة كيميائيًا. مستقبل أستيل كولين هو قناة مبوبة كيميائيًّا، تستطيع ربط الناقل أستيل كولين. يسبب ارتباط أستيل كولين فتح القناة لتسمح لأيونات الصوديوم بالتدفق إلى داخل الخلية بالانتشار.

تُنتج هذه التغيرات الصغيرة في فرق جهد الغشاء جهودًا متدرجة؛ لأن حجمها يعتمد إما على قوة المنبه، أو على كمية الرابط المتوافرة للارتباط بالمستقبلات. تتضاءل فروق الجهد هذه في مقدارها عندما تنتشر بعيدًا عن نقطة نشوئها. يمكن أن تضاف جهود إزالة الاستقطاب أو زيادته إلى بعضها لتضخم من أثر بعضها أو لتقلله، تمامًا كما يحدث عندما تجتمع موجتان معًا بتطابق لتكوّنا موجة أكبر، أو عندما تلغي إحداهما الأخرى عندما تلتقي قمة إحداهما مع قعر الأخرى. تدعى قابلية الجهود المتدرجة على الاتحاد **التجميع Summation** (الشكل 44-8). وسنعود لهذا الموضوع في الجزء الآتي بعد أن نناقش طبيعة جهد الفعل.

يحدث جهد الفعل عندما تصل إزالة الاستقطاب حد العتبة

عندما تصل إزالة الاستقطاب حدًّا معينًا (55- مليفولت في بعض محاور الثدييات) ينتج سيال عصبي أو **جهد فعل Action potential** في المنطقة التي ينشأ فيها المحور من جسم الخلية. يدعى مستوى إزالة الاستقطاب الذي تحتاج إليه الخلية لإنتاج جهد الفعل **فرق جهد العتبة Threshold potential**. تُقرِّب إزالة الاستقطاب العصبون نحو جهد العتبة، في حين تُبعد زيادة الاستقطاب العصبون عن جهد العتبة.

ينتج جهد الفعل بفعل طائفة أخرى من القنوات الأيونية؛ **القنوات الأيونية المبوبة بفرق الجهد Voltage-gated ion channels**. تفتح هذه القنوات وتغلق استجابة لتغيرات في فرق جهد الغشاء، حيث ينشئ تدفق الأيونات التي تتحكم بها هذه القنوات جهد الفعل.

توجد القنوات المبوبة بفرق الجهد في العصبونات، وفي الخلايا العضلية. وهناك قناتان مختلفتان تُستخدمان لإيجاد جهد الفعل في العصبونات، هما: **قنوات الصوديوم المبوبة بفرق الجهد voltage-gated Na^+ channels وقنوات البوتاسيوم المبوبة بفرق الجهد voltage-gated K^+ channels**.

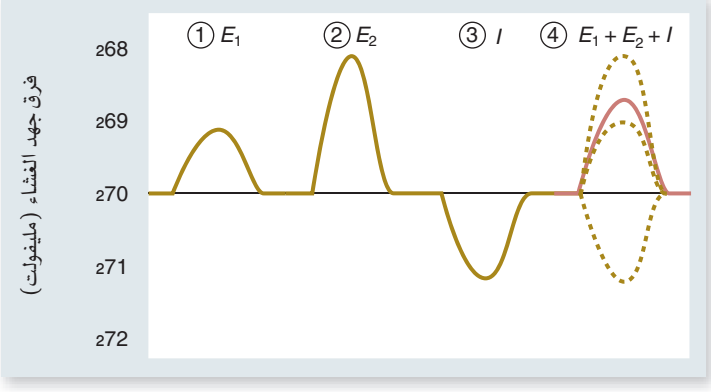
قنوات الصوديوم والبوتاسيوم المبوبة بفرق الجهد

إن سلوك قنوات الصوديوم المبوبة بفرق الجهد أكثر تعقيدًا من سلوك قنوات البوتاسيوم، ولهذا سنناقشها أولًا. للقناة بوابتان: بوابة تنشيط وبوابة تعطيل. عندما تكون الخلية في حالة راحة، تكون قناة التنشيط مغلقة، وقناة التعطيل مفتوحة. وعندما يصل فرق الجهد حد العتبة، تفتح قناة التنشيط بسرعة مؤدية إلى دخول الصوديوم إلى الخلية بسبب فرق التركيز والفرق الكهربائي. بعد مدة وجيزة جدًا، تغلق قناة التعطيل، فيتوقف تدفق أيونات Na^+ وتصبح القناة في حالة تعطيل مؤقت. تعاد القناة إلى حالة الراحة بإغلاق قناة التنشيط وفتح قناة التعطيل ثانية. ويكون نتيجة هذا السلوك تدفق لحظي مؤقت لأيونات Na^+ ما يسبب إزالة استقطاب الغشاء استجابة لفرق جهد العتبة.

أما قنوات البوتاسيوم فلها قناة تنشيط واحدة تكون مغلقة في أثناء الراحة. تفتح هذه القناة ببطء استجابة لفرق جهد العتبة. وحيث إن تركيز K^+ داخل الخلية هو عالٍ جدًا، وجهد الغشاء الآن أصبح بعيدًا عن جهد الاتزان، فإن ذلك يؤدي إلى خروج K^+ من الخلية. يعاكس تأثير الشحنة الموجبة الخارجة من الخلية أثر قنوات Na^+ ويسبب إعادة استقطاب الغشاء.

تَتَبع التغيرات في جهد الفعل

دعنا الآن نضع الأمور جميعها معًا، ونرى كيف يقود تدفق الأيونات المتغير إلى جهد الفعل. لجهد الفعل ثلاثة أطوار: الارتفاع، والهبوط، والتجاوز (الشكل 44-9).



الشكل 44-8

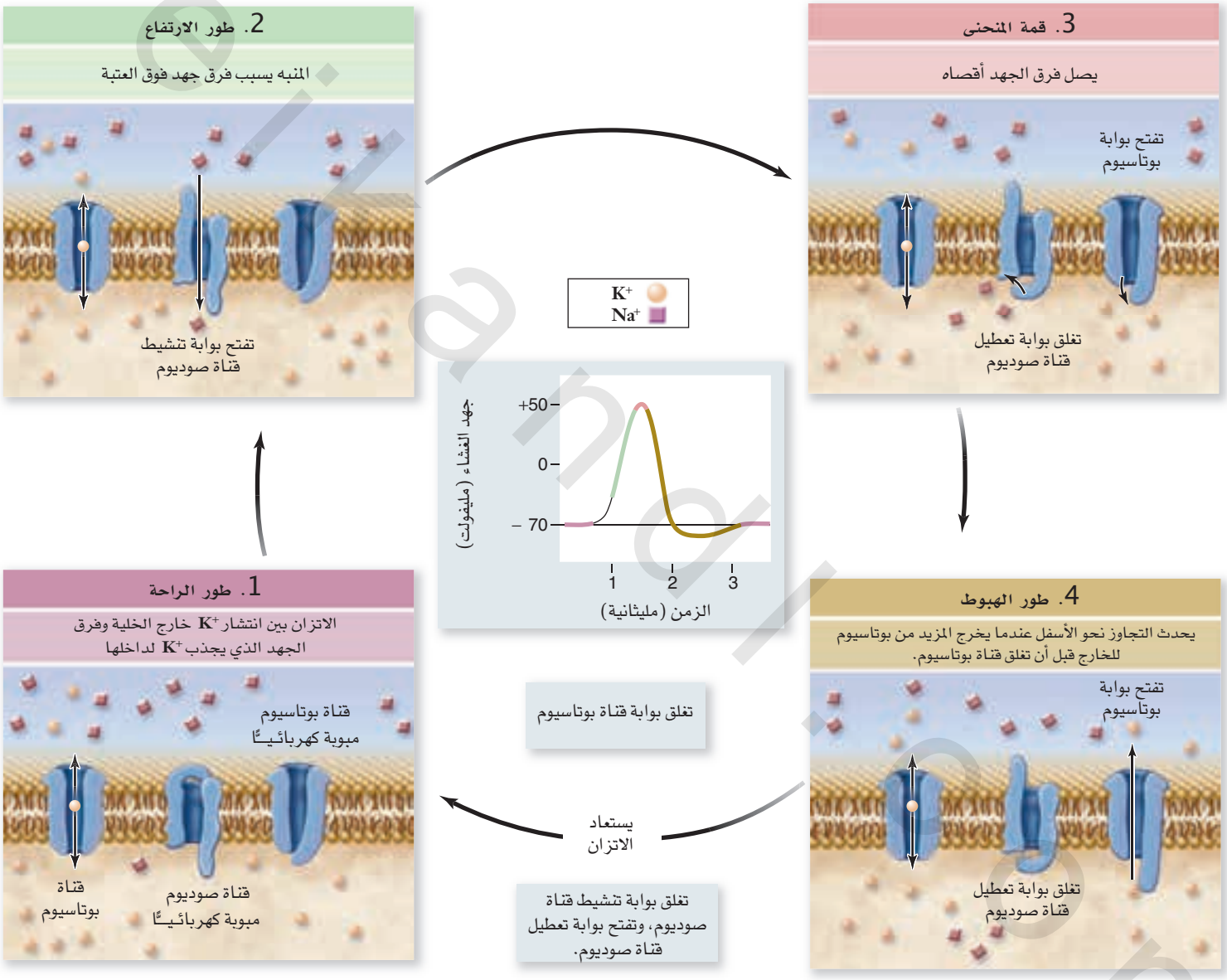
الجهود المتدرجة. تجميع لتغيرات تحت عتبوية في فرق الجهد تنتج عن فتح قنوات أيونية مختلفة مبوبة كيميائيًّا (1) منبه مهيج ضعيف (E_1) يسبب إزالة استقطاب أصغر من (2) منبه مهيج أقوى (3). (E_2) منبه مثبط (I) ينتج زيادة استقطاب. (4) إذا وقعت المنبهات الثلاثة قريبة من بعضها زمنيًّا، فإن التغير الناتج في القطبية سيكون المجموع الجبري للتغيرات الثلاثة.

عندما يصل جهد غشاء الخلية حد العتبة، فإن فتح قنوات Na^+ بسرعة يؤدي إلى تدفق Na^+ إلى الخلية ما يرفع جهد غشاء الخلية نحو جهد الاتزان للصوديوم (60+ مليفولت). وهذا يظهر على هيئة طور ارتفاع عند النظر إلى جهاز أوسللوسكوب. لكن جهد الغشاء لن يصل أبدًا إلى 60+ مليفولت؛ لأن بوابة التعطيل لقناة الصوديوم ستغلق بسرعة ما ينهي طور الارتفاع. في الوقت نفسه، يؤدي فتح قناة K^+ لتدفق K^+ خارج الخلية ما يسبب إعادة استقطاب الغشاء وظهور طور الهبوط. تبقى قنوات K^+ مفتوحة مدة أطول مما هو ضروري لإعادة فرق جهد الراحة ما يحدث بعض من التجاوز. ويستغرق تسلسل هذه الأحداث كاملة لجهد فعل واحد نحو 1 مليثانية.

طبيعة جهود الفعل

تكون جهود الفعل دائمًا منفصلة، وتوصف بأنها أحداث "كل أو عدم" وأن لها المقدار نفسه.

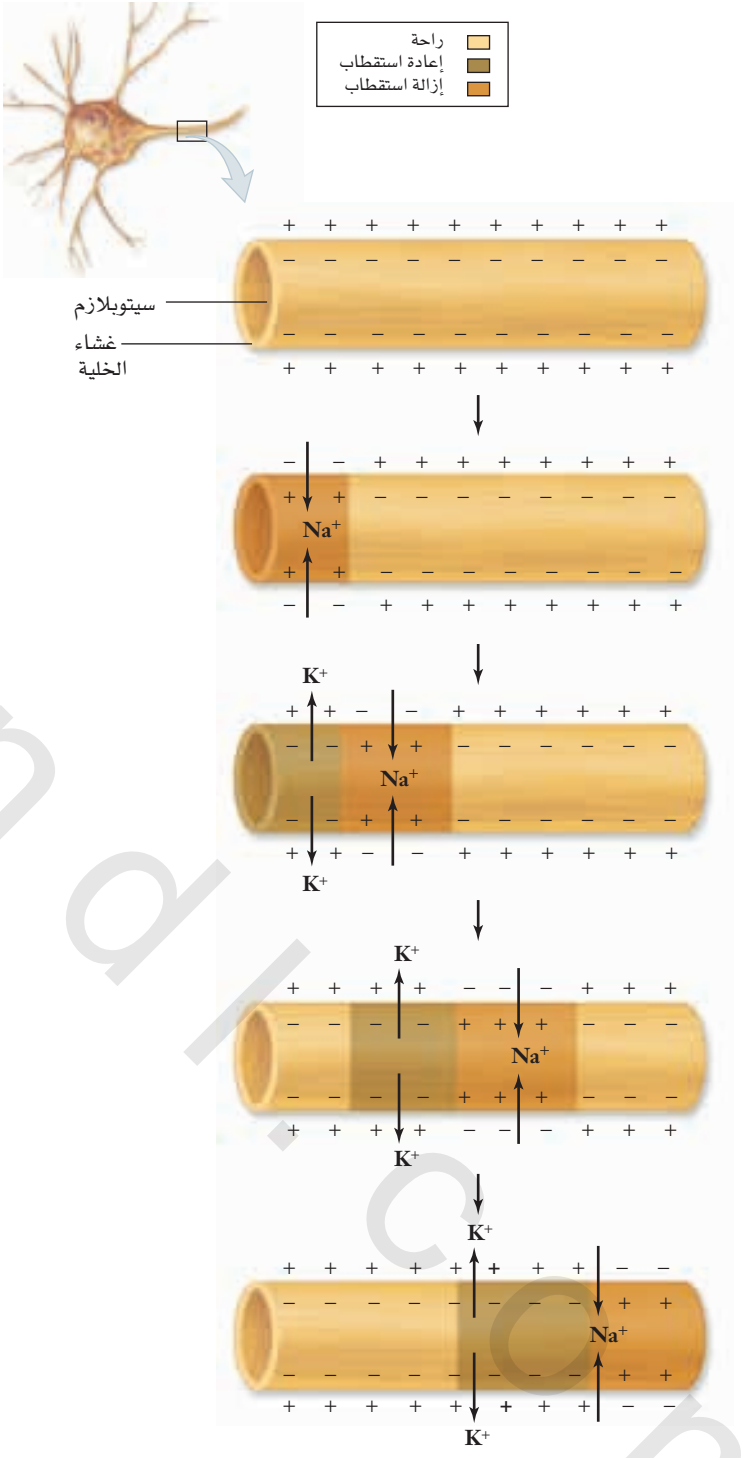
يحدث جهد الفعل عندما تصل الخلية حد فرق جهد العتبة، وليس عندما يكون الغشاء أقل من ذلك الجهد. ولا تضاف جهود الفعل لبعضها، أو يتدخل أحدها في الآخر، كما يحدث في الجهود المتدرجة. وبعدما "تنطلق" قنوات Na^+ (أي تفتح) فإنها تبقى في حالة معطلة مدة إضافية مقدارها مليثانية واحدة إلى أن يعاد فتح بوابة التعطيل، ما يمنع حدوث أي تجميع لجهود الفعل. ويستخدم الجهاز العصبي تكرار جهود الفعل، وليس مقدارها للحصول على معلومات عن شدة المنبه.



الشكل 44–9

جهد الفعل. (1) عند فرق جهد الراحة تكون القنوات الأيونية المبوبة بفرق الجهد مغلقة، ولكن هناك بعض التسرب لأيون K^+. استجابة للمنبه، تبدأ الخلية إزالة استقطاب، وعندما تصل إلى مستوى العتبة ينتج جهد الفعل. (2) تحدث إزالة استقطاب سريعة (الجزء الصاعد من المنحنى) لأن بوابات تنشيط قنوات الصوديوم تفتح سامحة للصوديوم بالانتشار داخل المحور. (3) عند قمة المنحنى، تغلق بوابة تعطيل قناة صوديوم، وتفتح قنوات بوتاسيوم المبوبة بفرق الجهد التي كانت مغلقة سابقًا. (4) عندما تفتح قنوات K^+ تحدث إعادة استقطاب بسبب انتشار K^+ خارج المحور. يحدث بعض التجاوز نحو الأسفل قبل أن يعود الغشاء إلى جهد الراحة الأصلي.

ينتج جهد الفعل بكامله بسبب الانتشار السلبي للأيونات. ومع ذلك، فإنه مع نهاية كل جهد فعل سيحتوي السيتوبلازم على كمية أكثر من Na^+، وكمية أقل من K^+ مما كان عليه في أثناء الراحة. وعلى الرغم من أن عددًا قليلًا نسبيًّا من الأيونات ينتقل مع كل جهد فعل، فإن هذا العدد القليل سيكون له تأثير مهم في النهاية. لهذا، فإن



الشكل 44-10

سريان جهد الفعل في محور غير مغمد. عندما تُنتج منطقة جهد فعل، ويحدث بها انعكاس في القطبية، فإنها تعمل بوصفها منبه إزالة استقطاب للمنطقة اللاحقة في المحور. بهذه الطريقة، يتجدد جهد الفعل عند كل منطقة صغيرة في غشاء المحور غير المغمد.

النشاط المستمر لمضخة صوديوم- بوتاسيوم يعوض عن هذه التغيرات. لذا، على الرغم من أن النقل النشط ليس مطلوبًا لإحداث جهود الفعل، فإنه مطلوب للحفاظ على فروق تركيز الأيونات.

تسري جهود الفعل على طول محور العصبون

إن حركة جهد الفعل على طول المحور لا تتم بتدفق الأيونات من قاعدة المحور حتى نهايته. فبدلًا من ذلك، ينشأ جهد الفعل عند قاعدة المحور، ثم يعاد تكوينه في القطعة المجاورة من الغشاء، وهكذا على طول المحور.

يعكس كل جهد فعل في طور ارتفاعه انعكاسًا في قطبية الغشاء. فالشحنات الموجبة الناتجة عن تدفق Na^+ للداخل تستطيع إزالة استقطاب المنطقة المجاورة من الغشاء إلى حد العتبة، ولهذا تتمكن المنطقة المجاورة من إنتاج جهد فعل خاص بها (الشكل 44-10). في أثناء ذلك، تعيد المنطقة السابقة من الغشاء الاستقطاب ثانية إلى فرق جهد الراحة. وعليه، فإن الإشارة لا تسير في اتجاه الخلف؛ لأن قنوات Na^+ التي كانت قد "أطلقت" توًّا لا تزال في حالة تعطيل، وتكون جامحة (مقاومة) للتنبيه.

إن سريان جهد الفعل يشبه حركة الجمهور في مدرج كبير، وهم يصنعون "موجة" فالأشخاص يبقون في أماكنهم المحددة عندما يقفون (إزالة استقطاب)، ويرفعون أيديهم (قمة جهد الفعل) ثم يجلسون ثانية (إعادة استقطاب) ثم تنتقل الموجة مع محيط المدرج، ولكن الأشخاص يبقون في أماكنهم.

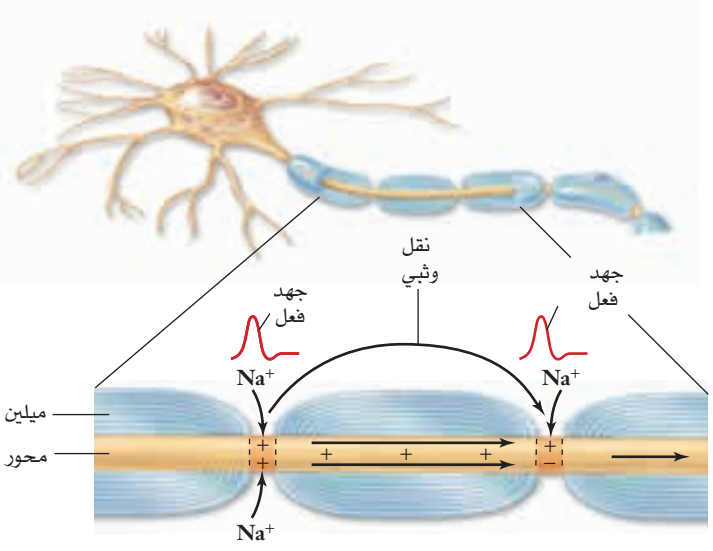
طريقتان لزيادة سرعة السيال العصبي

تنتقل جهود الفعل دون تناقص في مقدارها (ارتفاعها) بحيث إن آخر جهد فعل عند نهاية المحور سيكون له الحجم نفسه بوصفه أول جهد فعل. وقد طورت الحيوانات طريقتين لزيادة سرعة السيال العصبي. تكون سرعة نقل السيال العصبي أكبر عندما يكون قطر المحور كبيرًا، أو عندما يكون المحور مغمدًا (ذا غمد) (الجدول 44-2).

تؤدي زيادة قطر المحور إلى زيادة سرعة السيالات العصبية بسبب خاصية المقاومة الكهربائية. فالمقاومة الكهربائية تتناسب عكسيًّا مع مساحة المقطع العرضي التي تعتمد على قطر المحور. لذا، فإن المحاور ذات القطر الأكبر لها مقاومة أقل لتدفق التيار. فالشحنات الموجبة التي تحملها أيونات Na^+ تتدفق مسافة أبعد في محور ذي قطر أكبر مما يقود إلى فرق جهد أعلى من العتبة في منطقة أبعد عن نقطة تدفق Na^+ الأصلية.

الجدول 44-2 سرعات التوصيل في بعض المحاور

	قطر المحور (ميكرومتر)	الميلين	سرعة التوصيل (م/ثانية)
محاور الحبَّار العملاقة	500	لا	25
محاور حركية كبيرة لعضلات رِجل الإنسان	20	نعم	120
محاور من مستقبلات الضغط بجلد الإنسان	10	نعم	50
محاور من مستقبلات الحرارة من جلد الإنسان	5	نعم	20
محاور حركية لأعضاء الإنسان الداخلية	1	لا	2



الشكل 44-11

النقل الوثبي في محور ميليني. تنتج جهود الفعل عند عقد رانفييه في المحور المغمد فقط. إذ تسبب كل عقدة إزالة استقطاب العقدة المجاورة لها، بحيث يمكن لجهد الفعل القفز من عقدة إلى أخرى. نتيجة لهذا، فإن النقل الوثبي في المحاور المغمدة يكون أسرع من النقل في المحاور غير المغمدة.

توجد محاور ذات قطر كبير في اللافقريات بشكل رئيس. ففي الحبَّار مثلًا، يُسيطر محور عملاق على استجابة الهرب. ينقل هذا المحور الضخم السيالات العصبية أسرع من بقية محاور الحبّار الأصغر ما يسمح باستجابة هرب سريعة. وقد استخدم كل من هودجكن وهكسلي المحاور العملاقة للحبّار في دراساتهما الرائدة في بث السيال العصبي.

تنقل المحاور المغمدة السيالات بسرعة أكبر من المحاور غير المغمدة؛ لأن جهود الفعل في المحاور المغمدة تنتج فقط عند عقد رانفييه. فجهد الفعل الواحد ينبّه إزالة استقطاب لجهد فعل لاحق، ولكن إزالة الاستقطاب عند عقدة معينة تنتشر بسرعة تحت غمد الميلين لكي تسبب فتح قنوات مبوبة بفرق الجهد عند العقدة المجاورة لها. وهكذا يبدو أن السيال يقفز من عقدة إلى أخرى (الشكل 44-11) في عملية تدعى **النقل الوثبي Saltatory conduction**.

ولكي نفهم كيف يسرِّع النقل الوثبي توصيل السيال، دعنا نَعُدْ قليلًا إلى مثال المدرج والجمهور لوصف انتقال جهد الفعل؛ تنتقل الموجة عبر مقاعد مدرج مزدحم عندما يرى المشجعون الناس في المقاطع المجاورة لهم يقفون، ما يدفعهم للوقوف أيضًا. ونظرًا لأن الموجة تقفز عن الأماكن الخالية فإنها تدور حول المدرج بسرعة أكبر لو كان هناك المزيد من الأماكن المجاورة المكتظة، تمامًا كما يفعل جهد الفعل عندما يقفز عن المناطق غير الموصلة المغطاة بالميلين الواقعة بين العقد المعراة.

ينتج التوزيع غير المتساوي للشحنات عبر غشاء الخلية فرق جهد الراحة. ويكون داخل الغشاء مشحونًا بشحنة سالبة مقارنًا بخارجه (جهد فعل الراحة هو 70- مليفولت تقريبًا). الجهود المتدرجة الناتجة عن فتح قنوات أيونية مبوبة بالرابط يمكن أن تزيل استقطاب الغشاء أو تزيد استقطابه، وهذه الجهود يمكن دمجها (تجميع). يحدث جهد الفعل عندما تتجاوز إزالة الاستقطاب قيمة العتبة. جهود الفعل هي أحداث (كل أو عدم)، وهي لا تخضع للتجميع. تسري جهود الفعل على طول المحور، إذ ينبّه جهد فعل معين إزالة استقطاب لجهد الفعل اللاحق. يمكن زيادة سرعة السيالات العصبية بزيادة قطر المحور وبوجود الميلين عليه.

3-44 التشابك العصبي: حيث تتواصل العصبونات مع خلايا أخرى

يصل جهد الفعل بعد مروره على طول المحور، أخيرًا إلى نهاية المحور وإلى تفرعاته جميعها. هذه الفروع قد تشكل مفاصل مع الزوائد الشجرية لعصبونات أخرى، أو لخلايا عضلية، أو لخلايا غدية. تسمى هذه المفاصل بين الخلوية **تشابكات عصبية Synapses**. فالعصبون الذي يبث محوره جهود فعل إلى التشابك العصبي يدعى قبل تشابكي *Presynaptic* والعصبون الذي يتسلّم الإشارة على الجانب الآخر من التشابك بعد تشابكي *Postsynaptic*.

نوعا التشابك العصبي: كهربائي وكيميائي

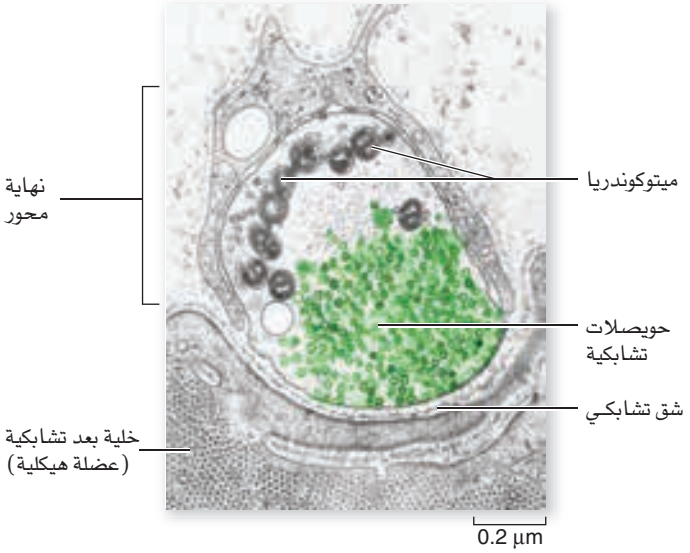
يوجد نوعان أساسيان من التشابكات في الجهاز العصبي للحيوانات: كهربائي وكيميائي. **التشابكات الكهربائية Electrical synapses** تتضمن وصلات سيتوبلازمية مباشرة تشكلها مفاصل فجوية بين العصبونات قبل التشابكية وبعد التشابكية (الفصل الـ 9، انظر الشكل 9-17). فالتغيرات في جهد الغشاء بما في ذلك جهود الفعل تمر مباشرة وبسرعة من خلية إلى أخرى خلال المفاصل الفجوية. التشابكات الكهربائية شائعة في الجهاز العصبي للافقريات، ولكنها نادرة بعض الشيء في الفقريات.

الأغلبية العظمى لتشابكات الفقريات هي **تشابكات كيميائية Chemical synapses**. عندما يُنظر إلى التشابك العصبي تحت المجهر الضوئي يبدو، وكأن الخلية قبل التشابكية والخلية بعد التشابكية تتلامسان، ولكن عندما ينظر إليه عن طريق المجهر الإلكتروني، فإن معظمها يمتلك **شقًّا تشابكيًّا Synaptic cleft** وهو حيز ضيق يفصل الخليتين (الشكل 44-12).

تكون نهاية المحور قبل التشابكي منتفخة، وتحتوي كثيرًا من **حويصلات تشابكية Synaptic vesicles**، تكون كل منها مملوءة **بناقل عصبي Neurotransmitter**. وعندما يصل جهد الفعل إلى نهاية المحور، فإنه ينبه فتح قنوات كالسيوم مبوبة بفرق الجهد ما يسبب انتشارًا سريعًا نحو الداخل لأيونات Ca^{2+}. يطلق هذا التدفق لكالسيوم سلسلة معقدة من الأحداث تقود إلى التحام الحويصلات مع الغشاء البلازمي، وإلى تحرر الناقل العصبي بعملية إخراج خلوي (الفصل الـ 5، انظر الشكل 44-13).

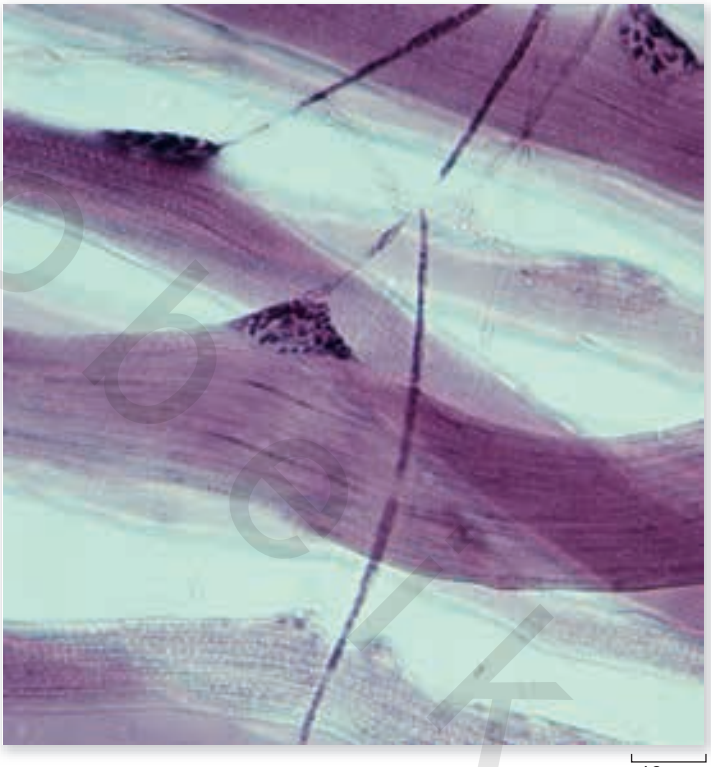
وكلما كان تكرار جهود الفعل في المحور قبل التشابكي أعلى، كان عدد الحويصلات التي تحرر محتواها من النواقل العصبية أكبر. ينتشر الناقل العصبي إلى الجانب الآخر من الشق التشابكي، ويرتبط **بمستقبلات بروتينية Receptor proteins** مبوبة كيميائيًّا، أي عن طريق الرابط، موجودة على غشاء الخلية بعد التشابكية. ينتج نشاط هذه المستقبلات جهودًا متدرجة في غشاء الخلية بعد التشابكية.

تشكل النواقل العصبية إشارات كيميائية في وسط نظام كهربائي، وبذا تتطلب سيطرة محكمة على مدة عملها. فالنواقل يجب أن تزال بسرعة من الشق التشابكي؛ لكي تُفسح المجال لنقل إشارة جديدة. وهذا يتم بآليات مختلفة، بما في ذلك



الشكل 44-12

الشق التشابكي. تبين صورة مأخوذة باستخدام المجهر الإلكتروني التشابك العصبي العضلي، وقد جرى تلوين الحويصلات التشابكية باللون الأخضر.



الشكل 44-14

المفاصل العصبية العضلية. تبين هذه الصورة المأخوذة بالمجهر الضوئي محاور تتفرع لتصنع تشابكات عدة مع ألياف عضلية مفردة متعددة.

الهضم الأنزيمي في الشق التشابكي، وإعادة تناول جزيئات الناقل من قبل العصبونات وأخذها عن طريق خلايا الدبق العصبي.

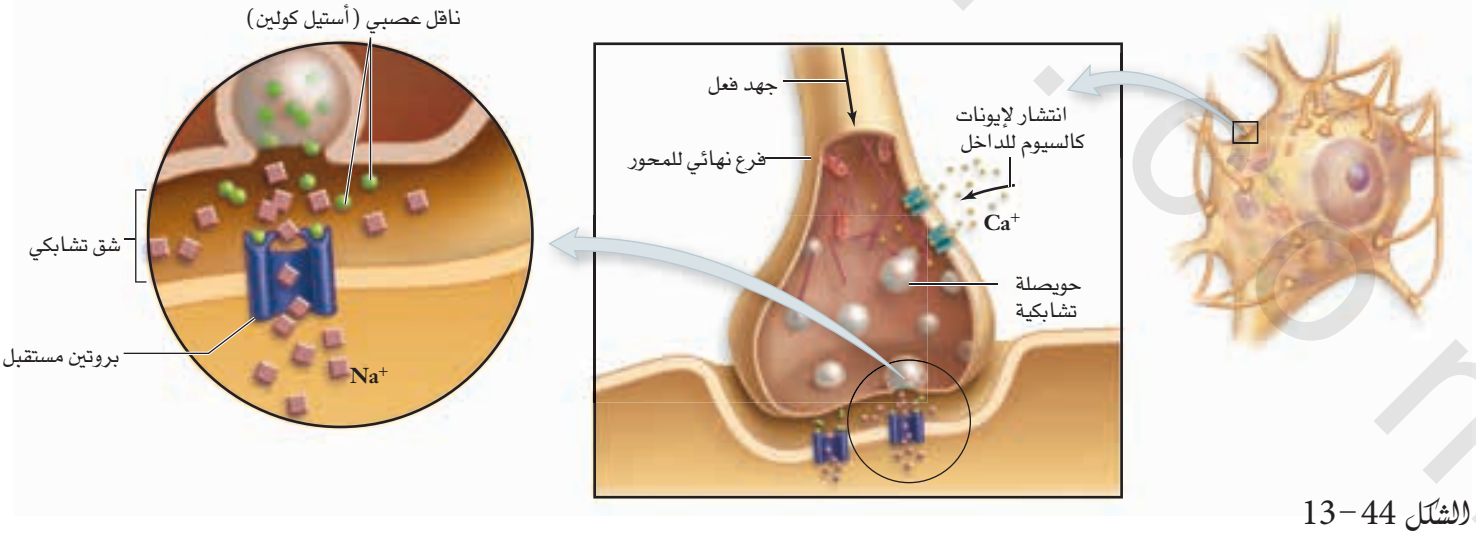
وقد أمكن تحديد هوية أنواع عدة مختلفة من النواقل العصبية التي تعمل بطرق مختلفة. وسنناقش في الجزء الآتي عمل قليل من النواقل الكيميائية المهمة.

كثير من المركبات الكيميائية المختلفة تعمل نواقل عصبية

ليست هناك صفة كيميائية واحدة تُعرف بها النواقل العصبية، على الرغم من أننا نستطيع تجميع بعض الأنواع بناءً على تماثلها الكيميائي. فبعضها، مثل أستيل كولين، له استخدام واسع في الجهاز العصبي خاصة، حيث ترتبط الأعصاب بالعضلات، أما بعض النواقل الأخرى فتوجد في أنواع محددة من المفاصل فقط، كما في الجهاز العصبي المركزي.

أستيل كولين *Acetylcholine*

أستيل كولين هو الناقل العصبي الذي يعبر التشابك بين عصبون حركي وليف عضلي. هذا التشابك يدعى **المفصل العصبي العضلي Neuromuscular junction** (الأشكال 44-13، 44-14). يرتبط أستيل كولين بمستقبلاته



الشكل 44-13

تحرر الناقل العصبي. تُسبب جهود الفعل الواصلة إلى نهاية المحور انتشار أيونات كالسيوم للداخل، ما يسبب التحام الحويصلات التشابكية مع الغشاء البلازمي، وتحرر النواقل العصبية التي بها (أستيل كولين في هذه الحالة). تنتشر جزيئات الناقل العصبي عبر الشق التشابكي، وترتبط بمستقبلات مبوبة بالرابط إلى الغشاء بعد التشابكي.

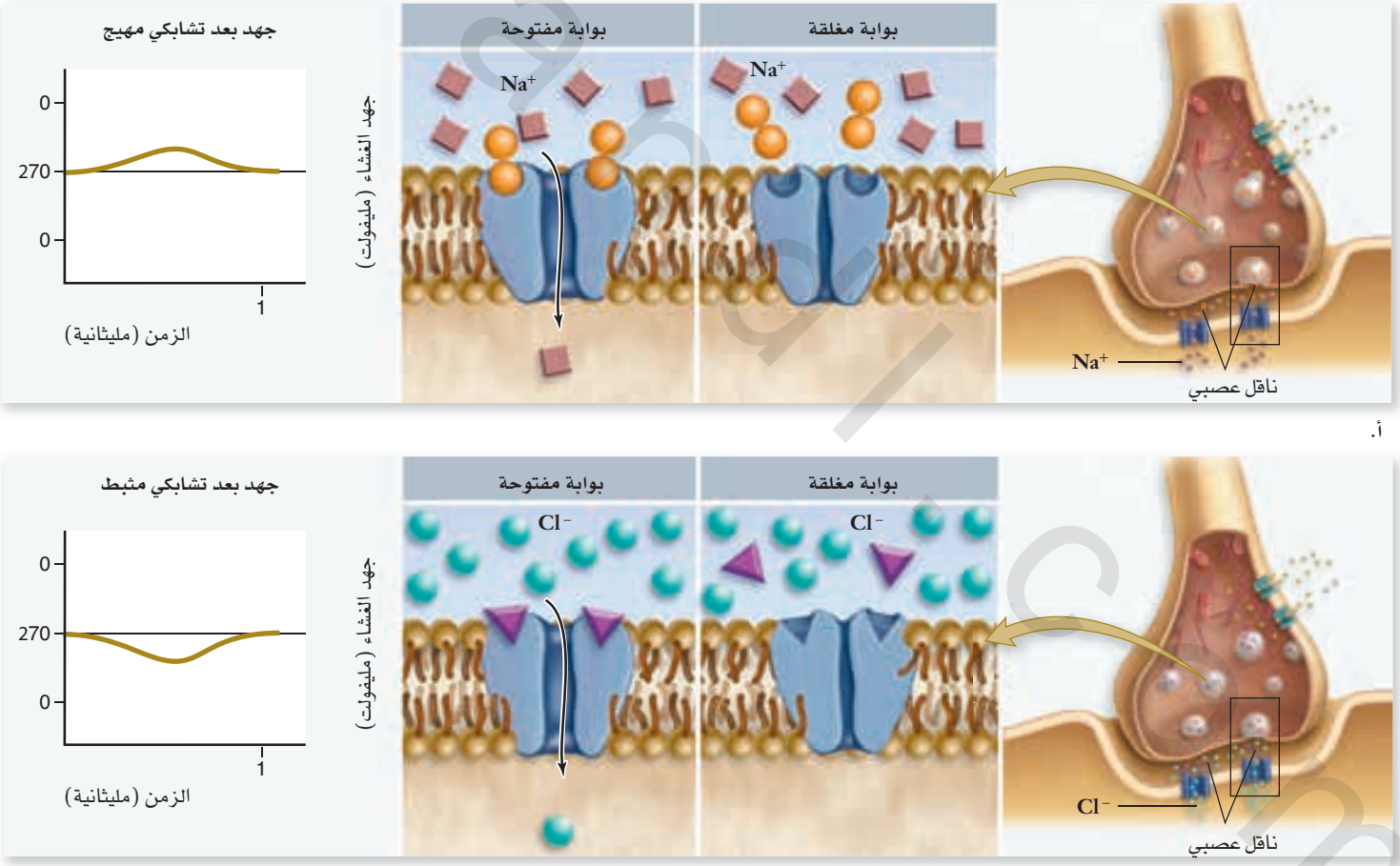
البروتينية على الغشاء بعد التشابكي، ويدفع قنوات أيونية مبوبة بالرابط، تقع ضمن هذه البروتينات، لأن تفتح (انظر الشكل 44-7). نتيجة لذلك، فإن ذلك الموقع على الغشاء بعد التشابكي ينتج إزالة استقطاب (الشكل 44-15أ) تدعى **جهدَ بَعْدَ تشابكي مهيجًا Excitatory post-synaptic potential**. عندما يكون هذا الجهد المهيج كبيرًا بما فيه الكفاية، فإنه يمكن أن يفتح قنوات صوديوم وبوتاسيوم المبوبة بفرق الجهد والمسؤولة عن إنشاء جهد الفعل. وحيث إن الخلية بعد التشابكية في هذه الحالة هي ليف عضلي هيكلي، فإن جهد الفعل الذي تنتجه ينبه انقباض العضلة خلال آليات سنناقشها في الفصل الـ (47).

ولكي تنبسط العضلة، فإن أستيل كولين يجب أن يُزال من الشق التشابكي. ويتم ذلك عن طريق أنزيم في الغشاء بعد التشابكي يُدعى أستيل كولين إستريز. يشق هذا الأنزيم، وهو من أسرع الأنزيمات المعروفة، مادة أستيل كولين إلى أجزاء غير فعالة. وتشكل غازات الأعصاب ومبيد الحشرات الزراعي باراثيون مثبطات قوية للأنزيم. ففي الإنسان، تستطيع هذه المواد أن تسبب شللًا تشنجيًّا وموتًا إذا أصاب الشلل العضلات التنفسية. وعلى الرغم من أن أستيل كولين يعمل ناقلًا عصبيًّا بين العصبونات الحركية وخلايا العضلات الهيكلية، فإن كثيرًا من العصبونات تستخدم أستيل كولين ناقلًا عند تشابكاتها مع الزوائد الشجرية، أو أجسام العصبونات الأخرى.

الأحماض الأمينية

يُعدّ **جلوتاميت Glutamate** الناقل العصبي المهيج الرئيس في الجهاز العصبي المركزي للفقريات. تعمل النواقل المهيجة على إنتاج جهود فعل عن طريق جهود بعد تشابكية مهيجة. بعض العصبونات في أدمغة المرضى الذين يعانون مرض هنتنجتون يحدث بها تغيرات تجعلهم فائقي الحساسية لجلوتاميت، ما يؤدي إلى تهتك عصبي.

حمضا **جلايسين Glycine وجابا GABA** (اختصارًا لحمض جاما أمينوبيوتيريك) هما ناقلان عصبيان مثبطان. يسبب هذان الناقلان فتح قنوات مبوبة بالرابط لأيون الكلور الذي له فرق تركيز يحبذ انتشاره إلى داخل العصبون. وحيث إن Cl^- مشحون بشحنة سالبة، فإن عبوره يجعل داخل الغشاء أكثر سلبية مما هو عليه في أثناء الراحة من 70- مليفولت إلى 85- مليفولت مثلاً (انظر الشكل 44-15ب). تدعى زيادة الاستقطاب هذه جهدًا بعد تشابكي تثبيطي، وهي مهمة جدًا للسيطرة على حركات الجسم، وعلى وظائف أخرى للدماغ، ويحدث عقار ديازيبام (الفاليوم) أثره المهدئ وغيره من الآثار بتحسينه لارتباط جابا بمستقبلاته ما يزيد من فعالية جابا عند التشابك.



الشكل 44-15

يمكن أن يكون للنواقل العصبية المختلفة تأثيرات مختلفة. أ. يسبب الناقل العصبي المهيج إزالة استقطاب، أو جهدَ بَعْدَ تشابكي مهيجًا. ب. يسبب الناقل العصبي المثبط زيادة استقطاب، أو جهدَ بَعْدَ تشابكي مثبطًا.

الأمينات الحيوية *Biogenic amines*

تضم الأمينات الحيوية هرمون إبينفرين (أدرنالين) والناقل العصبي دوبامين ونورإبينفرين وسيروتونين. يُشتق إبينفرين ونورإبينفرين ودوبامين من الحمض الأميني تيروسين، وتقع معًا في تحت مجموعة تدعى كاتيكولأمينات، أما سيروتونين فهو أمين حيوي مُشتق من حمض أميني مختلف هو تربتوفان.

يتحرر **إبينفرين Epinephrine** إلى الدم بوصفه هرمونًا. أما **نورإبينفرين Norepinephrine** فهو يتحرر عند التشابكات العصبية في الجهاز العصبي الودّي (سنناقشه لاحقًا بالتفصيل). إن آثار هذه النواقل العصبية على المستقبلات الهدف مسؤولة عن استجابتي "الكرّ أو الفرّ" اللتين تشملان نبضًا أسرع وأقوى للقلب، وارتفاعًا في تركيز جلوكوز الدم وتحويلًا لتدفق الدم نحو العضلات والقلب.

أما **دوبامين Dopamine** فهو ناقل مهم جدًا، وتستخدمه بعض مناطق الدِّماغ للسيطرة على حركات الجسم وعلى وظائف أخرى. إن تهتّك عصبونات معينة محررة لدوبامين يسبب الارتجافات العضلية التي تحدث في أثناء الراحة في مرضى الرّعاش. إن المرضى الذين يعانون الرّعاش يعالجون بمادة L-dopa (اسمها الكامل ثنائي هيدروكسي فينل ألانين) وهي المادة المنتجة لدوبامين. إضافة إلى ذلك، فإن الدراسات تشير إلى أن النشاط الزائد للعصبونات المحررة لدوبامين في مناطق أخرى من الدماغ مرتبط بحالة انفصام الشخصية. ولهذا، فإن الأدوية التي توقف إنتاج دوبامين، أو تمنع أثره مثل مادة كلوربرومازين (ثورازين) المضادة لدوبامين تساعد أحيانًا مرضى الانفصام.

يتدخل **الناقل سيروتونين Serotonin** في تنظيم النوم، وإن له دورًا في بعض الحالات العاطفية. إن النشاط غير الكافي للعصبونات المحررة لسيروتونين قد يكون أحد أسباب الاكتئاب السريري. فالعلاج المضاد للاكتئاب المسمى فلوكسيتين (بروزاك) يمنع إزالة سيروتونين من الشق التشابكي، وتدعى هذه الأدوية مثبطات إعادة تناول سيروتونين الانتقائية.

نواقل عصبية أخرى

تحرر المحاور متعددات ببتيد مختلفة عند التشابك تدعى **الببتيدات العصبية Neuropeptides**. هذه الببتيدات قد يكون لها وظيفة ناقل عصبي نموذجي أو قد يكون لها دور مُهذب وأطول أمدًا على العصبونات بعد التشابكية، وفي الحالة الأخيرة، فإنها تدعى **محورات عصبية Neuromodulators**. عادة، يحرر المحور نوعًا واحدًا من النواقل، لكن كثيرًا منها يمكن أن يحرر ناقلًا عصبيًّا ومحورًا عصبيًّا معًا.

تشكل مادة **Substance P** ببتيدًا عصبيًّا مهمًّا يتحرر عند التشابكات في الجهاز المركزي من قبل العصبونات الحسية التي تنشطها المنبهات المؤلمة. لكن إدراك الألم يمكن أن يختلف اعتمادًا على الظروف. فلاعب كرة القدم المصاب قد لا يشعر بشدة إصابته مثلًا إلا بعد خروجه من الملعب.

تعتمد شدة إدراك الألم جزئيًّا على تأثيرات ببتيدات أخرى تدعى **إنكيفالينات وإندورفينات. الإنكيفالينات Enkephalins** التي تتحرر من محاور هابطة من الدماغ على الحبل الشوكي تثبط مرور معلومات الألم نحو الدماغ. كذلك، فإن **الإندورفينات Endorphins** التي تتحرر من عصبونات في جذع الدماغ تمنع الشعور بالألم.

إن الأفيون ومشتقاته من المورفين والهيروين لها تأثير مخفف للألم؛ لأن لها من الشبه من حيث التركيب الكيميائي ما يجعلها ترتبط بشكل طبيعي بمستقبلات إنكيفالين وإندورفين. لهذا السبب، فإن إنكيفالينات وإندورفينات يشار إليها بأنها أفيونات منتجة داخليًّا (داخل الجسم).

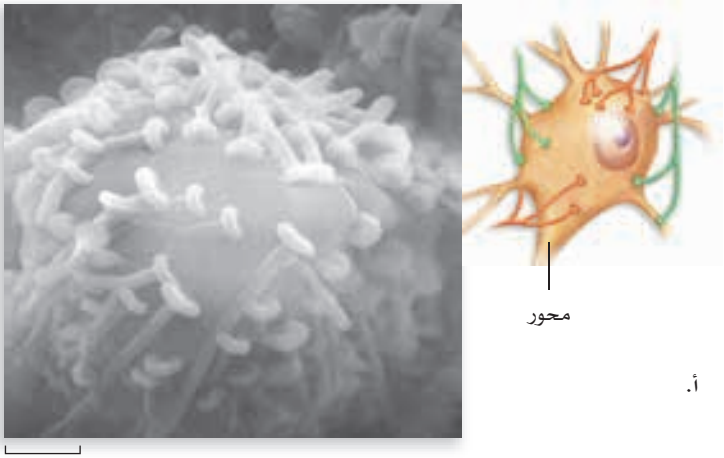
إن مادة **أكسيد النتريك Nitric oxide** هي أول غاز معروف يعمل بوصفه جزيئًا تنظيميًّا في الجسم. ولأن أكسيد النتريك غازٌ، فإنه ينتشر عبر الأغشية؛ لذا لا يمكن خزنه في حويصلات، وهو ينتج بحسب الحاجة من الحمض الأميني آرجنين. ينتشر أكسيد النتريك خارجًا من المحاور قبل التشابكية إلى الخلايا المجاورة بالمرور ببساطة عبر الأجزاء الدهنية من الأغشية البلازمية.

يتحرر أكسيد النتريك في الجهاز العصبي الطرفي من بعض العصبونات التي تغذي: القناة الهضمية، والقضيب، والممرات التنفسية، والأوعية الدموية الدماغية. هذه العصبونات الذاتية تسبب انبساطًا في العضلات الملساء لأعضائها الهدف. يمكن أن يُنتج هذا الانبساط امتلاء النسيج الإسفنجي للقضيب بالدم ما يسبب الانتصاب. ويحرر الدماغ أكسيد النتريك بوصفه ناقلًا عصبيًّا، حيث يبدو أنه يسهم في عمليات التعلم والتذكر.

على العصبون بعد التشابكي أن ينسق ويكامل المعلومات الصادرة من تشابكات عصبية متعددة

تؤثر الأنواع المختلفة من المعلومات الواردة من عدد من العصبونات قبل التشابكية في العصبونات بعد التشابكية في الدّماغ والحبل الشوكي للفقريات. فالعصبون الحركي الواحد في الحبل الشوكي، مثلًا، قد يكون لديه أكثر من 50.000 تشابك عصبي من محاور قبل تشابكية.

يتسلّم كل عصبون بعد تشابكي تشابكات مهيجة وأخرى مثبطة (الشكل 44-16). الجهود بعد التشابكية المهيجة (إزالة استقطاب) والمثبطة (زيادة استقطاب) من هذه العصبونات تتفاعل مع بعضها عندما تصل إلى جسم خلية العصبون. فالجهود المهيجة الصغيرة قد تضاف إلى بعضها لتقرب جهد الغشاء من العتبة، بينما تُطرح الجهود المثبطة من الأثر المزيل للاستقطاب للجهود المهيجة، مبعدة



أ.

ب.

الشكل 44-16

تكامل الجهود بعد التشابكية المهيجة والمثبطة يتم عند جسم الخلية العصبية. أ. التشابكات التي تصنعها بعض المحاور مهيجة (أخضر)، والمحاور التي تصنعها محاور أخرى مثبطة (أحمر). التأثير الجمعي لهذه الإشارات الواردة يقرر ما إذا كان غشاء محور الخلية بعد التشابكية قد جرت إزالة استقطابه بدرجة كافية لإنتاج جهد الفعل أم لا. ب. صورة مأخوذة باستخدام المجهر الإلكتروني لجسم عصبون، وعليه تشابكات هائلة.

بذلك جهد الغشاء عن الوصول إلى جهد العتبة. تدعى هذه العملية **التكامل التشابكي Synaptic integration**. وبسبب خاصية الكل أو العدم لجهد الفعل، فإن العصبون بعد التشابكي سيعمل بوصفه مفتاحًا كهربائيًّا؛ إما أن يدار، أو أن يبقى مغلقًا. ويجري التعبير عن المعلومات على هيئة نمط من النشاط عبر الزمن، لكن عندما يتسلّم كل عصبون إشارة إما أن يُطلق جهودَ فعل أو لا يطلق أبدًا.

إن الأحداث هي التي تقرر ما إذا كان العصبون سيطلق جهود فعل بالغة التعقيد، وقد تشمل كثيرًا من العصبونات بعد التشابكية. وهناك طريقتان يمكن لغشاء الخلية أن يصل بهما إلى فرق جهد العتبة: أن تُنتِج زوائد شجرية عدة مختلفة جهودًا بعد تشابكية مهيجة يؤدي تجميعها إلى الوصول إلى فرق جهد العتبة، أو أن تُطلقَ زائدةٌ شجريةٌ واحدةٌ عددًا متكررًا من جهود مهيجة يؤدي تجميعها إلى الوصول إلى جهد العتبة. تُدعى العمليةُ الأولى **التجميعَ المكانيَّ Spatial summation** والثانية **التجميعَ الزمانيَّ Temporal summation**.

في التجميع المكاني، تضاف الجهود بعد التشابكية المتدرجة التي تنتجها الزوائد بسبب تنبيهها بعصبونات قبل تشابكية مختلفة، التي نتجت في الوقت نفسه، إلى بعضها لتنتج فرق جهد فوق مستوى العتبة. لا يُشترط أن تكون كل هذه الإشارات القادمة بصورة جهود متدرجة مهيجة، بل يكفي أن يكون فرق الجهد الناتج عن تجميع الجهود المهيجة والجهود المثبطة أعلى من فرق جهد العتبة. وعندما يصبح الغشاء عند قاعدة المحور مُزال الاستقطاب لدرجة أعلى من العتبة، فإنه يُنتج جهد فعل، ويرسلُ سيالًا عصبيًّا على طول المحور.

أمّا في التجميع الزماني، فيمكن أن تُنتج زائدة شجرية واحدة إزالة استقطاب كافية لإنتاج جهد فعل إذا ما أنتجت جهودًا مهيجة متقاربة في الزمن لكي تجتمع معًا، وتصل إلى درجة أعلى من العتبة. إن الجهد بعد التشابكي المهيج النموذجي قد يستمر إلى 15 مليثانية تقريبًا. ولهذا، فلكي يحدث تجميع زماني يجب أن يصل السيال اللاحق في زمن أقل من هذا الزمن. فإذا أُنتجت أعداد كافية من الجهود بعد التشابكية المهيجة لترفع جهد الغشاء عند قاعدة المحور إلى ما فوق العتبة فإن السّيال سيسري.

إن التمييز بين هاتين الطريقتين من التجميع يشبه ملء حفرة في الأرض بالتراب يمكن استخدام معاول عدة تضيف التراب في الحفرة في الوقت نفسه لملئها، أو أن يُستخدم معول واحد يضيف التراب بسرعة أعلى لملء الحفرة، وعندما تمتلئ الحفرة سيطلق العصبون جهد الفعل.

تؤدي النواقل العصبية دورًا في الإدمان على العقاقير

عندما تتعرض خلايا معينة من الجهاز العصبي، بشكل ثابت، لمنبه ينتج إشارة كيميائية مدة طويلة، فإن الخلايا تفقد قدرتها على الاستجابة لذلك المنبه، وهي عملية تدعى **التعوّد Habituation**. ولعلك تألف هذا النوع من فقد الحساسية؛ فعندما تجلس على كرسي مثلًا يتضاءل وعيك بوجود الكرسي بعد مدة من الزمن.

تكون بعض الخلايا العصبية معرضة بشكل خاص أكثر من غيرها لفقد الحساسية هذا. فإذا تعرضت البروتينات المستقبلة ضمن التشابكات العصبية لمستويات من جزيئات الناقل العصبي ولمدد طويلة، فإن الخلايا بعد التشابكية غالبًا ما تستجيب بإنقاص عدد المستقبلات البروتينية في غشائها. هذه التغذية الراجعة وظيفة طبيعية في العصبونات جميعها، وهي واحدة من آليات عدة تطورت لجعل الخلية أكثر فعالية. في هذه الحالة، تعدل الخلية عدد المستقبلات بإنقاصها بسبب توافر الكثير من الناقل العصبي المنبه.

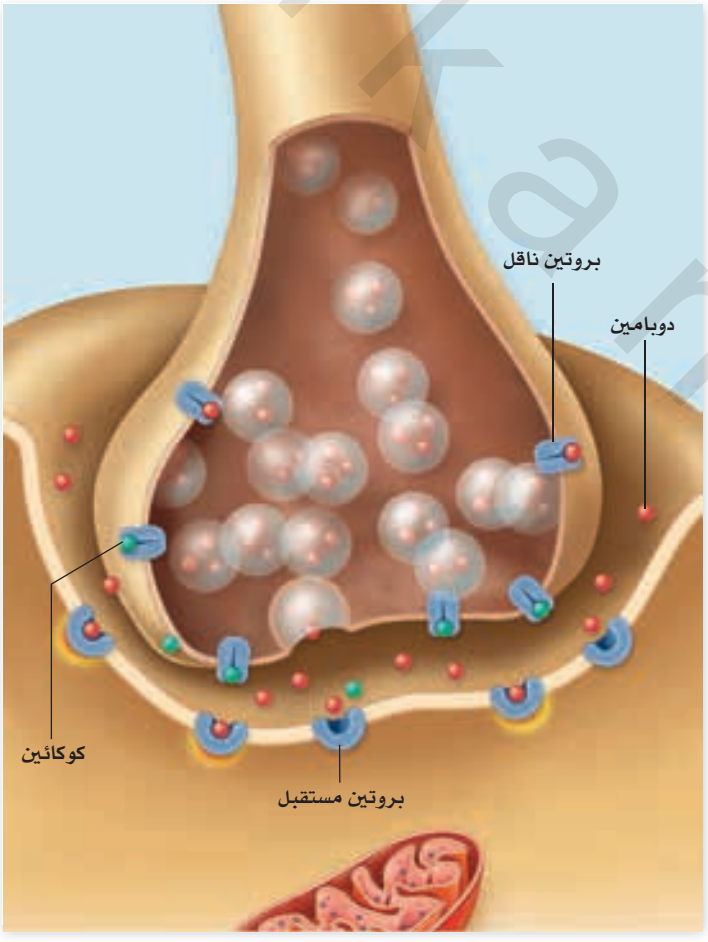
وفي حالة تأثيرات النواقل العصبية الاصطناعية التي تنتجها الأدوية، فإن استخدام الدواء مدة طويلة يعني الحاجة إلى المزيد من الدواء للحصول على التأثير نفسه.

الكوكائين *Cocaine*

يسبب عقار كوكائين تراكم كميات كبيرة بصورة غير طبيعية، من الناقل العصبي عند التشابك مدة طويلة. فهو يؤثر في عصبونات موجودة في "دوائر النشوة" في الدماغ (في الجهاز الطرفي الحَلَقي، سيوصف لاحقًا).

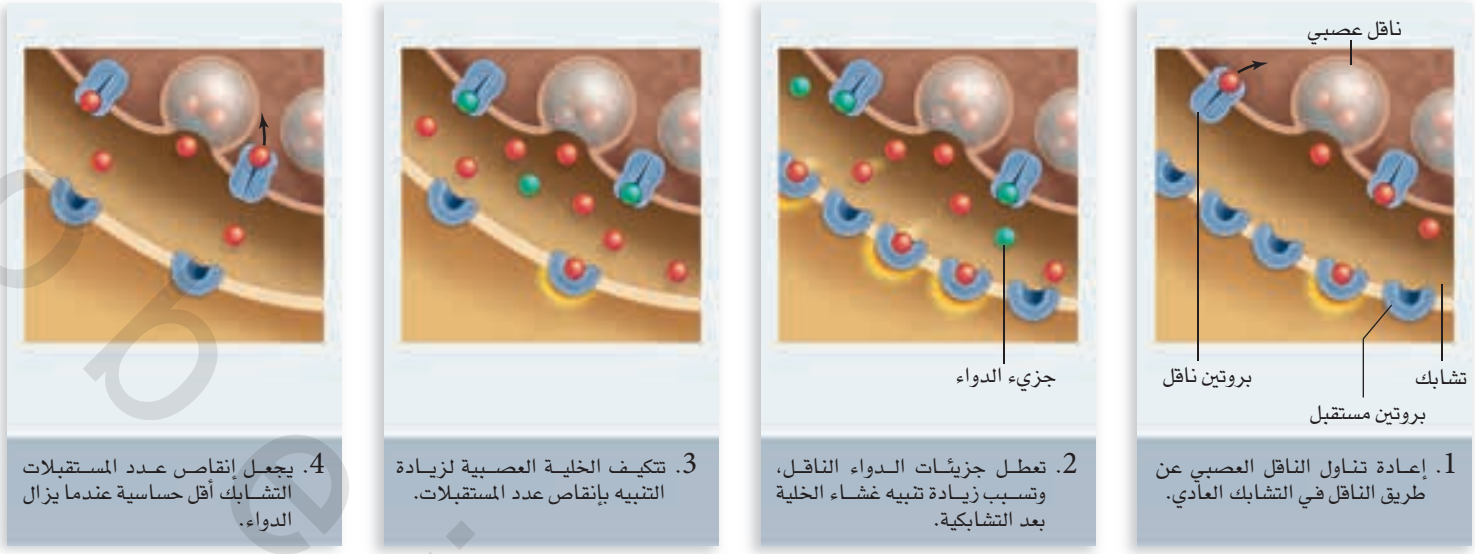
تستخدم هذه الدوائر الناقل العصبي دوبامين. يرتبط كوكائين ببروتينات ناقلة موجودة على الأغشية قبل التشابكية تزيل دوبامين من الشق التشابكي في الأحوال الطبيعية. لهذا، فإن دوبامين يبقى في الشق التشابكي مسببًا إطلاق العصبونات بشكل متكرر. وتضيف الإشارات الجديدة مزيدًا من دوبامين، ما يسبب تحفيز دوائر النشوة بشكل متكرر (الشكل 44-17).

عند التعرض المطوّل لدوبامين، تقلل عصبونات الجهاز الطرفي (الحلقي) من عدد مستقبلات دوبامين (الشكل 44-18). وهكذا يصبح من يستخدم كوكائين



الشكل 44-17

كيف يغير كوكائين الأحداث عند التشابك العصبي. عندما يرتبط كوكائين بالبروتين الناقل لدوبامين، فإنه يمنع إعادة تناول دوبامين. لهذا، فإن الناقل العصبي سيبقى مدة أطول عند التشابك، ويستمر في تنبيه الخلية بعد التشابكية. وهكذا يعمل كوكائين على تعميق الشعور بالنشوة.



الشكل 44-18

إدمان العقاقير. (1) تؤثر بعض الأدوية في العصبون بتغييرها إعادة تناول الناقل العصبي الطبيعية. (2) إذا عطّل جزيء العقار إعادة تناول الناقل العصبي، فإن الزيادة الناتجة تسبب تنبيه العصبون. (3) يتكيف الجهاز المركزي لزيادة الإطلاق بإنتاجه مستقبلات أقل في الغشاء بعد التشابكي. (4) عند إزالة الدواء، تتعافى إعادة التناول الطبيعية للناقل، وينشئ عدد المستقبلات الأقل مسلكًا عصبيًّا أقل حساسية. من ناحية وظيفية، فإن الطريقة الوحيدة كي يحافظ المرء على الوظائف الطبيعية هي تناول العقار بصورة مستمرة. أما إذا أُزيل العقار بشكل دائم ونهائي، فإن الجهاز العصبي سيتكيف أخيرًا، ويستعيد العدد الأصلي من المستقبلات.

مدمنًا، فحيث أصبح عدد مستقبلات دوبامين المتوافرة الآن قليلًا، فإن مستخدم كوكائين يحتاج الآن إلى المزيد من العقار للحفاظ على مستوى طبيعي من نشاط الجهاز الطرفي (الحلقي).

وعندما يتوقف المدمن عن استخدام كوكائين، فإنه غالبًا ما يعاني حالة إحباط مدمِّرة يصبح معها الشعور بالنشوة مستحيلًا. وتشكل الكيمياء العصبية لمدمن الكوكائين دافعًا قويًّا لكي يسعى إلى الراحة والنجدة بطلب المزيد من العقار. إن كسر هذه الحلقة صعب جدًا، إذ تبلغ نسبة النجاح 50% من الحالات فقط.

النيكوتين *Nicotine*

ليس للنيكوتين ألفة للبروتينات على الغشاء قبل التشابكي، كما للكوكائين، بدلًا من ذلك، فهو يرتبط مباشرة بمستقبلات نوعية على العصبون بعد التشابكي في الدّماغ. وحيث إن نيكوتين لا يكون موجودًا عادة في الدماغ، فلماذا نجد له مستقبلات هناك؟

وجد الباحثون أن مستقبلات نيكوتين هي طائفة من المستقبلات التي ترتبط طبيعيًّا الناقل العصبي أستيل كولين. يتكون النيكوتين في نباتات التبغ بوصفه ناتجًا ثانويًّا، وهو يؤثر في الجهاز المركزي للحشرات المتغذية على النبات، وهكذا يساعد على حماية النبات. وتُعدّ قدرة نيكوتين على الارتباط ببعض مستقبلات أستيل كولين في الإنسان مصادفة من المصادفات. فعندما يقارن علماء الأعصاب الخلايا العصبية لأدمغة المدخنين مع التي لغير المدخنين، فإنهم يجدون تغيرات في عدد مستقبلات نيكوتين، وفي مستويات RNA المستخدم في صنع هذه المستقبلات. يتكيف الدماغ للتعرض المطول والمزمن للنيكوتين باستجابة سلبية (كمن يخفف من صوت مذياع مرتفع) بطريقتين، هما: (1) بصناعة عدد أقل من المستقبلات التي يرتبط بها نيكوتين، (2) بتغيير نمط تنشيط هذه المستقبلات، أي حساسيتها تجاه التنبيه عن طريق الناقل العصبي.

بعد الاستعمال المطول، يغيِّر نيكوتين من تحرر كثير من النواقل العصبية، بما في ذلك أستيل كولين ودوبامين وسيروتونين. ويشمل التعديل كذلك حساسية المستقبلات في العصبونات بعد التشابكية وعددها. إن إزالة نيكوتين من هذا النظام المعدل (كالتوقف عن التدخين مثلًا) يسبب أعراض انسحاب فيزيائية ونفسية حادة، بما في ذلك رغبة عارمة نحو العقار. تتلاشى أعراض الانسحاب مع الزمن طالما تم تجنب النيكوتين تمامًا. فالجهاز العصبي يعيد التكيف لغياب العقار، ويستعيد وظائفه الطبيعية.

بعد أن لخصنا فسيولوجيا وكيمياء العصبونات والتشابكات، سنتجه الآن لدراسة تركيب الجهاز العصبي للفقريات ابتداءً من الجهاز العصبي المركزي، ثم الجهاز العصبي الطرفي.

التشابكات الكهربائية شائعة في اللافقريات، والكيميائية سائدة في الفقريات. تنقل التشابكات الكهربائية الإشارات عبر مفاصل فجوية. تحرر التشابكات الكيميائية نواقل عصبية تنتشر عبر شق تشابكي ضيق. تم اكتشاف كثير من النواقل العصبية ومعرفتها، مثل أستيل كولين، وإبينفرين، وجلايسين وجابا، والأمينات الحيوية. يجري تكامل لتأثيرات كثير من التشابكات والنواقل العصبية المختلفة من خلال عملية تجميع إزالة الاستقطاب وزيادته.

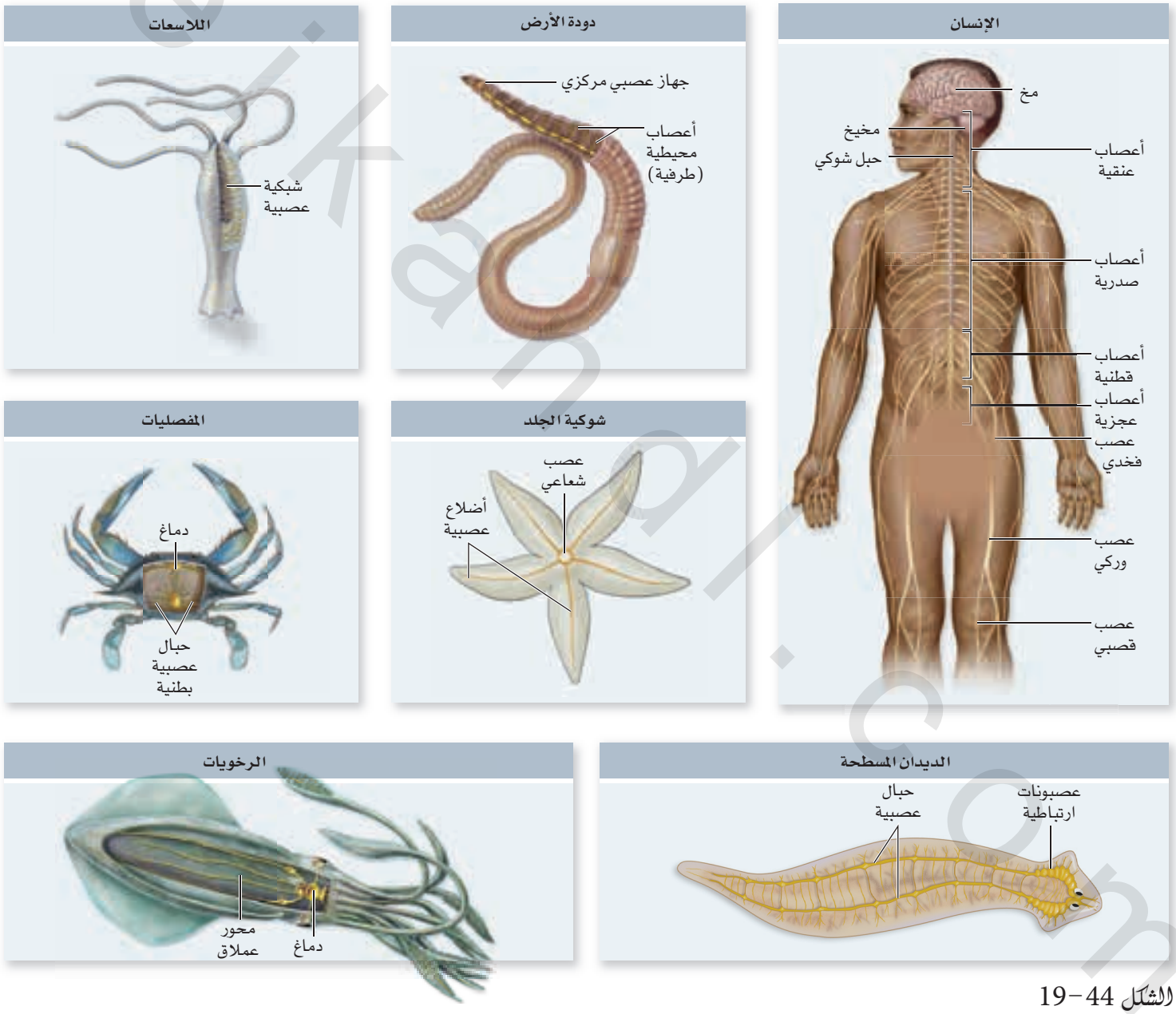
4-44 الجهاز العصبي المركزي: الدّماغ والحبل الشوكي

جهاز الفقريات العصبي المعقد له تاريخ تطوري طويل. في هذا الجزء سنصف التراكيب التي تكوّن الجهاز المركزي، أي الدماغ والحبل الشوكي. لكن من المفيد في البداية أن نراجع نشأة الجهاز العصبي للفقريات وتطوره.

عندما أصبحت الحيوانات أكثر تعقيدًا أصبحت أجهزتها العصبية كذلك

تُعدّ الإسفنجيات القبيلة الرئيسة الوحيدة من بين اللافقريات اللاسيلومية (الفصل الـ 33) التي تفتقر إلى الأعصاب. أبسط الأجهزة العصبية موجود في اللاسعات (الشكل 44-19)، حيث العصبونات بها جميعها متشابهة، وترتبط ببعضها على هيئة شبكة تدعى **شبكة عصبية Nerve net**. ليس هناك نشاط ترابطي، ولا سيطرة على أفعال معقدة، والقليل من التنسيق.

أبسط الحيوانات التي تُظهر نشاطًا ترابطيًّا في جهازها العصبي هي الديدان المسطحة حرة السباحة، أو قبيلة الديدان المسطحة، إذ يمتد على طول أجسام هذه الديدان المسطحة حبلان عصبيان يمتد منهما أعصاب طرفية نحو الخارج في اتجاه عضلات الجسم. يلتقي الحبلان العصبيان في مقدمة الجسم، فيشكلان كتلة متضخمة من النسيج العصبي تحتوي عصبونات بينية وتشابكات عصبية تربط العصبونات بعضها ببعض. هذا "الدماغ" يُعدّ جهازًا عصبيًّا مركزيًّا أثريًّا، لكنه يسمح بسيطرة عصبية على استجابات العضلات أكثر تعقيدًا مما هو ممكن في اللاسعات.



الشكل 44-19

تنوع الأجهزة العصبية. تتراوح الأجهزة العصبية في الحيوانات من شبكات عصبية بسيطة، إلى حبال عصبية مزدوجة، وأدمغة بدائية، وحتى أدمغة معقدة، وأجهزة حسية. يرتبط التماثل الجانبي الثنائي مع تركيز النسيج العصبي، والتراكيب الحسية في مقدمة الحبل العصبي. تدعى هذه العملية التطورية ظهور الرأس.

يمكن النظر إلى التغيرات التطورية اللاحقة في الجهاز العصبي كلها على أنها سلسلة من إضافة التفاصيل على الخصائص الموجودة في الديدان المسطحة. فمثلًا تُظهر دودة الأرض، وهي من اللافقريات السيلومية (الفصل الـ 34)، جهازًا مركزيًّا يرتبط عن طريق أعصاب طرفية بجميع أجزاء الجسم، وفي المفصليات، يتمركز التنسيق المركزي للاستجابات المعقدة بشكل متزايد في النهاية الأمامية للحبل العصبي. فمع تطور هذه المنطقة، أصبحت تحتوي أعدادًا متزايدة من العصبونات البينية، وتطورت مسالك عصبية تشكل الطرق الرئيسة لنقل المعلومات ضمن الدماغ.

دماغ الفقريات له ثلاثة أقسام رئيسة

يكشف شكلُ صندوق الدماغ الداخلي لمتحجرات عديمة الفكوك، وهي أسماك عاشت منذ 500 مليون سنة (الفصل الـ 35)، الكثيرَ عن المراحل التطورية المبكرة لدماغ الفقريات. فعلى الرغم من صغرها، فإن هذه الأدمغة تمتلك الأقسام الثلاثة التي تميز أدمغة الفقريات المعاصرة جميعها، هي:

(1) **الدماغ الخلفي Hind brain** أو الدماغ الملتوي (الملتف).

(2) **الدماغ الأوسط Midbrain** أو الدماغ المتوسط.

(3) **الدماغ الأمامي Froebrain** أو الدماغ القريب (الشكل 44-20 والجدول 44- 3).

الدماغ الخلفي في الأسماك

يشكل الدماغ الخلفي المكون الرئيس لهذه الأدمغة المبكرة، كما هو الحال عليه في الأسماك اليوم. يمكن اعتبار الدماغ الخلفي، المكوّن من **المخيخ Cerebellum والقنطرة Pons والنخاع المستطيل Medulla oblongata**، امتدادًا للحبل الشوكي منقطعًا بشكل أساسي للقيام بوظيفة تنسيق الأفعال الانعكاسية الحركية. تمتد مسالك تحتوي أعدادًا كبيرة من المحاور صاعدةً وهابطةً في الحبل الشوكي نحو الدماغ الخلفي، كما تمتد الكوابل. يقوم الدماغ الخلفي بدوره بتكامل الإشارات الحسية المتعددة القادمة من العضلات، ثم يُنسق أنماط الاستجابات الحركية.

الشكل 44-20

يمكن رؤية التنظيم الأساسي لدماغ الفقريات في أدمغة الأسماك البدائية. الدماغ مقسم إلى ثلاث مناطق، توجد بنسب متباينة في الفقريات جميعها. الدماغ الخلفي، وهو الجزء الأكبر في دماغ الأسماك. والدماغ الأوسط الذي ينحصر دوره في معالجة المعلومات البصرية عند الأسماك. والدماغ الأمامي مختصّ بشكل أساسي بالشم (حاسة الشم)، في الأسماك. في فقريات اليابسة، يؤدي الدماغ الأمامي دورًا أكثر فعالية في معالجة المعلومات العصبية، مما هو عليه في الأسماك.

الجدول 44-3 أجزاء الجهاز العصبي المركزي

الأجزاء الرئيسة وأقسامها	الوظيفة
الحبل الشوكي	الأفعال الانعكاسية الشوكية؛ محطة للمعلومات الحسية والحركية.
الدماغ	
الدماغ الخلفي	
النخاع المستطيل	أنوية حسية؛ الجهاز المنشط للتكوين الشبكي؛ وظائف ذاتية.
القنطرة	الجهاز المنشط للتكوين الشبكي؛ وظائف ذاتية.
المخيخ	تنسيق الحركات؛ التوازن.
الدماغ المتوسط	الأفعال الانعكاسية ذات العلاقة بالعين والأذن.
الدماغ الأمامي	
الدماغ البيني	
المهاد	محطة للمسالك الناقلة للمعلومات الحسية الصاعدة والحركية الهابطة؛ وظائف ذاتية.
تحت المهاد	وظائف ذاتية؛ السيطرة العصبية على الغدد الصماء.
الدماغ الطرفي (المخ)	
العقد القاعدية	السيطرة الحركية.
الجسم الصلب (الثفني)	يربط نصفي المخ، ومحطة للمعلومات بينهما.
الجهاز الطرفي (قرن آمون)	الذاكرة؛ العواطف.
قشرة المخ	وظائف تعرفية عليا؛ يكامل المعلومات الحسية ويفسرها؛ ينظم الأوامر الحركية.

يتم معظم هذا التنسيق في امتداد صغير من الدماغ الخلفي يدعى المخيخ. يؤدي المخيخ في الفقريات الأكثر تقدمًا دورًا متزايد الأهمية بوصفه مركزًا لتنسيق الحركات، وهو أكبر حجمًا بصورة نسبية، مما في الأسماك. يعالج المخيخ في الفقريات كلها البيانات الواردة عن وضع الجسم الراهن، وعن حركة كل طرف، ودرجة انبساط العضلات ذات العلاقة أو انقباضها، ووضع الجسم العام نسبة إلى العالم الخارجي.

الدماغان: الأوسط والأمامي في الأسماك

يتخصص بقية الدماغ في الأسماك باستقبال المعلومات الحسية ومعالجتها. فالدماغ الأوسط مكون بشكل رئيس من **السقف البصري Optic tectum** الذي يستقبل المعلومات البصرية، ويعالجها، في حين يختص الدماغ الأمامي بمعالجة المعلومات الشميَّة.

يستمر دماغ الأسماك في النمو خلال حياتها، وهذا النمو المستمر يشكل تضاربًا حادًّا مع أدمغة طوائف الفقريات الأخرى التي يكتمل تطورها عادة في مراحل الطفولة المبكرة. دماغ الإنسان مثلًا، يستمر في التطور خلال الطفولة المبكرة، ولكن لا ينتج إلا القليل من العصبونات بعد توقف التطور. أحد الاستثناءات لذلك هو قرن آمون الذي يسيطر على أي الخبرات تُخزّن في ذاكرة طويلة الأمد وأيها تُنسى. تشكل درجة إنتاج عصبونات جديدة في دماغ البالغ موضوعًا جدليًّا وبها مساحة واسعة للبحث النشط في الوقت الحاضر.

الدماغ الأمامي السائد في الفقريات الحديثة

بدءًا من البرمائيات ومرورًا بالزواحف بشكل خاصّ، تتركز معالجة المعلومات الحسية بشكل متزايد في الدماغ الأمامي. يشكل هذا النمط الميل التطوري الذي ساد في أثناء التطور اللاحق لأدمغة الفقريات (الشكل 44-21).

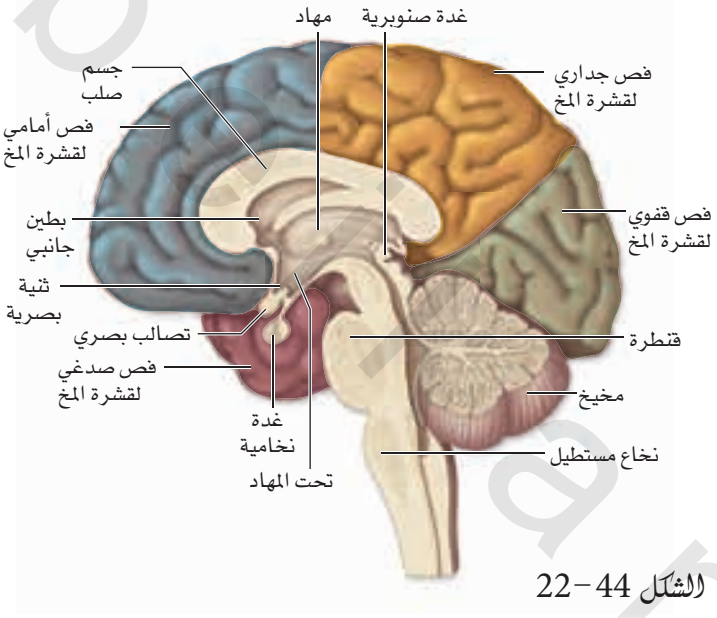
يتكون الدماغ الأمامي للزواحف والبرمائيات والطيور والثدييات من عنصرين لهما وظائف متميزة. **فالدماغ البيني Diencephalon** يتكون من المهاد وتحت المهاد. **المهاد Thalamus** هو مركز تكامل، ومحطة بين المعلومات الحسية القادمة والمخ، في حين يسهم **تحت المهاد Hypothalamus** في الدوافع الأساسية والعواطف، ويسيطر على إفرازات الغدة النخامية. يقع **الدماغ الطرفي Telencephalon** في مقدمة الدماغ الأمامي، وهو منقطع بشكل رئيس لأداء الوظائف الارتباطية. يدعى الدماغ الطرفي في الثدييات **المخ Cerebrum**. يضم الدماغ الطرفي تراكيب، سنناقشها لاحقًا عند وصف دماغ الإنسان.

توسع المخ

عندما فُحصت العلاقة بين كتلتي الدماغ والجسم في الفقريات، وُجِدَ فرقٌ ملحوظ بين الأسماك والزواحف من جانب، والطيور والثدييات من جانب آخر. فالثدييات تمتلك أدمغة ضخمة بشكل خاص نسبة إلى كتلة أجسامها، وهذا صحيح بشكل خاص في الدلافين والإنسان.

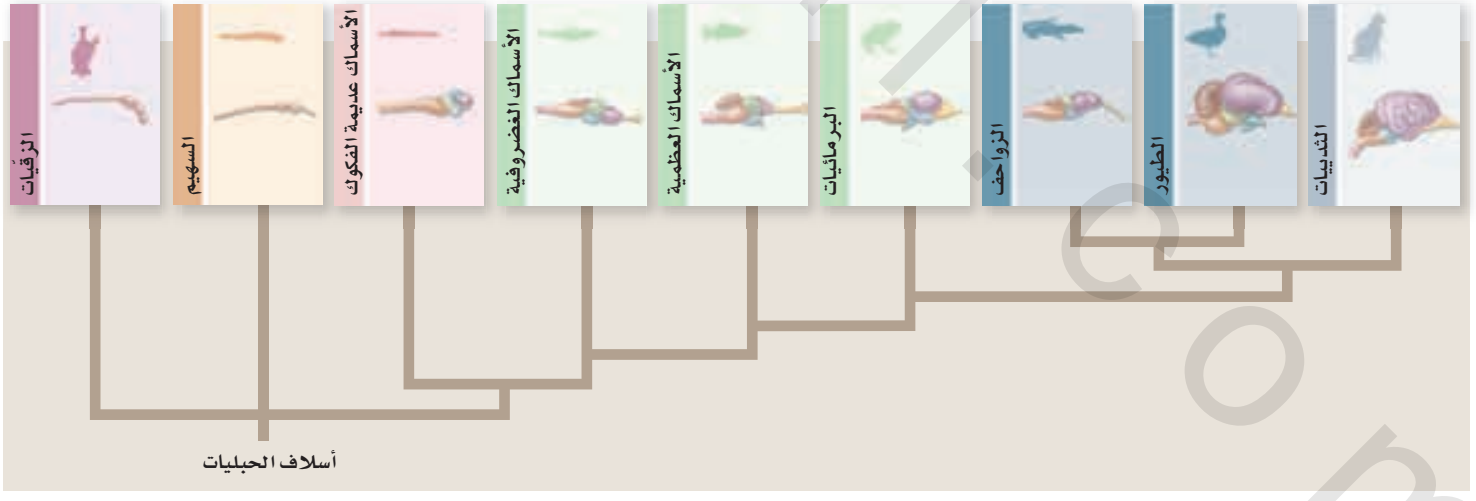
تعكس الزيادة في حجم دماغ الثدييات إلى حد كبير التضخم الكبير في المخ الذي يشكل الجزء السائد في دماغ الثدييات. يشكل المخ مركزًا لإيجاد العلاقات، والارتباط، والتعلم في دماغ الثدييات. فهو يستقبل المعلومات الحسية من المهاد، ويصدر الأوامر الحركية إلى الحبل الشوكي عبر مسالك هابطة من المحاور.

في الفقريات، يتكون الجهاز المركزي من الدماغ والحبل الشوكي (انظر الجدول 44-3). هذان التركيبان مسؤولان عن معظم عمليات معالجة المعلومات ضمن الجهاز العصبي، ويتألفان بشكل أساسي من عصبونات بينية، وخلايا دبق عصبية. تحمل المسالك الصاعدة المعلومات الحسية إلى الدماغ، في حين تحمل المسالك الهابطة سيالات من الدماغ إلى العصبونات الحركية والبينية في الحبل الشوكي



الشكل 44-22

مقطع خلال دماغ الإنسان. في هذا المقطع السهمي الذي يبين أحد نصفي كرة المخ، يظهر بوضوح الجسم الصلب الذي هو مسلك للألياف، يربط نصفي كرة المخ معًا.



الشكل 44-21

تطور دماغ الفقريات. تغير الحجم النسبي لمناطق الدماغ المختلفة بتطور الفقريات. ففي القرش والأسماك الأخرى كان الدماغ الخلفي سائد الحجم، في حين يعمل بقية الدماغ بشكل أساسي في معالجة المعلومات الحسية. وفي البرمائيات والزواحف، يكون الدماغ الأمامي أكبر حجمًا، ويحتوي مخًّا أضخم منقطعًا لأداء الوظائف الارتباطية. في الطيور التي تطورت من الزواحف، يبدو المخ أكثر بروزًا. أما في الثدييات، فإن المخ يغطي السقف البصري، وهو الجزء الأكبر من الدماغ. وتكون سيادة المخ أكبر ما يمكن في الإنسان، بحيث يغلف المخ معظم الأجزاء المتبقية من الدماغ.

للسيطرة على عضلات الجسم.

الدماغ الأمامي للإنسان يظهر قدرة استثنائية على معالجة المعلومات

يبدو مخ الإنسان كبيرًا لدرجة أنه يغلِّف كامل الدماغ. وهو مشقوق إلى **نصفي كرة مخ Cerebral hemispheres**؛ أيمن وأيسر، يرتبطان عن طريق مسلك يدعى **الجسم الصلب Corpus callosum** (الشكل 44 - 22). يُقسم كل نصف كرة مخي إلى فص؛ أمامي، وجداري، وصدغي، وقفوي.

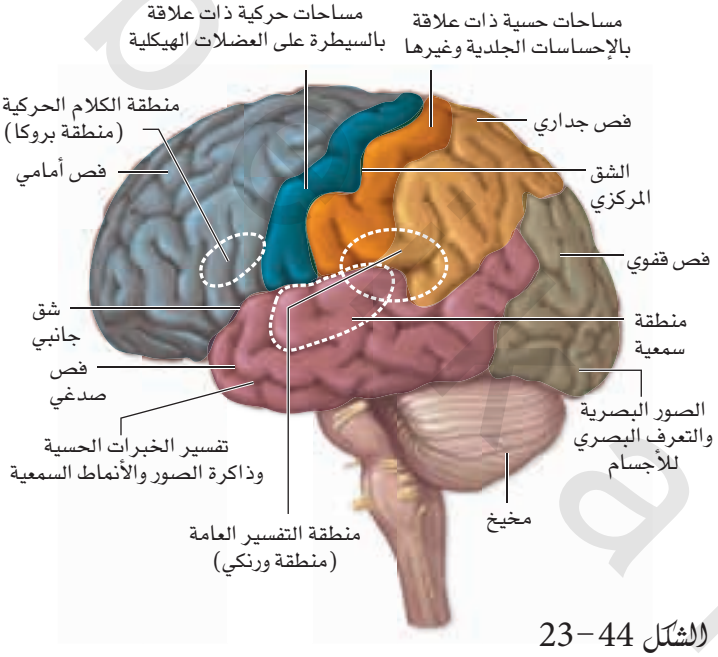
يستقبل كل نصف كرة مخ المعلومات الواردة بشكل أساسي من جانب الجسم المقابل، ويسيطر بشكل أساسي أيضًا على ذلك الجانب من الجسم. وعليه، فإن لمس اليد اليمنى يُنقل بشكل أساسي إلى نصف الكرة الأيسر، الذي قد يحدث حركة لليد اليمنى استجابة لهذا اللمس. إن تدمير أحد نصفي كرة المخ بسبب السكتة الدماغية غالبًا ما يؤدي إلى فقد الإحساس، وإلى الشلل في الجانب المقابل من الجسم.

قشرة الدماغ *The cerebral cortex*

يحدث معظم النشاط العصبي في المخ ضمن طبقة من المادة الرمادية سمكها بضعة مليمترات موجودة على السطح الخارجي. تدعى هذه الطبقة قشرة المخ، وهي ممتلئة بالعصبونات بكثافة. تحتوي القشرة في الإنسان أكثر من 10 بلايين خلية عصبية تشكل ما قيمته 10% من كل العصبونات في الدماغ. سطح قشرة الدماغ شديد الالتواءات (التلافيف)، وهذا الأمر صحيح بشكل خاص في دماغ الإنسان، حيث تزيد هذه التلافيف المساحة السطحية للقشرة بمقدار ثلاث مرات.

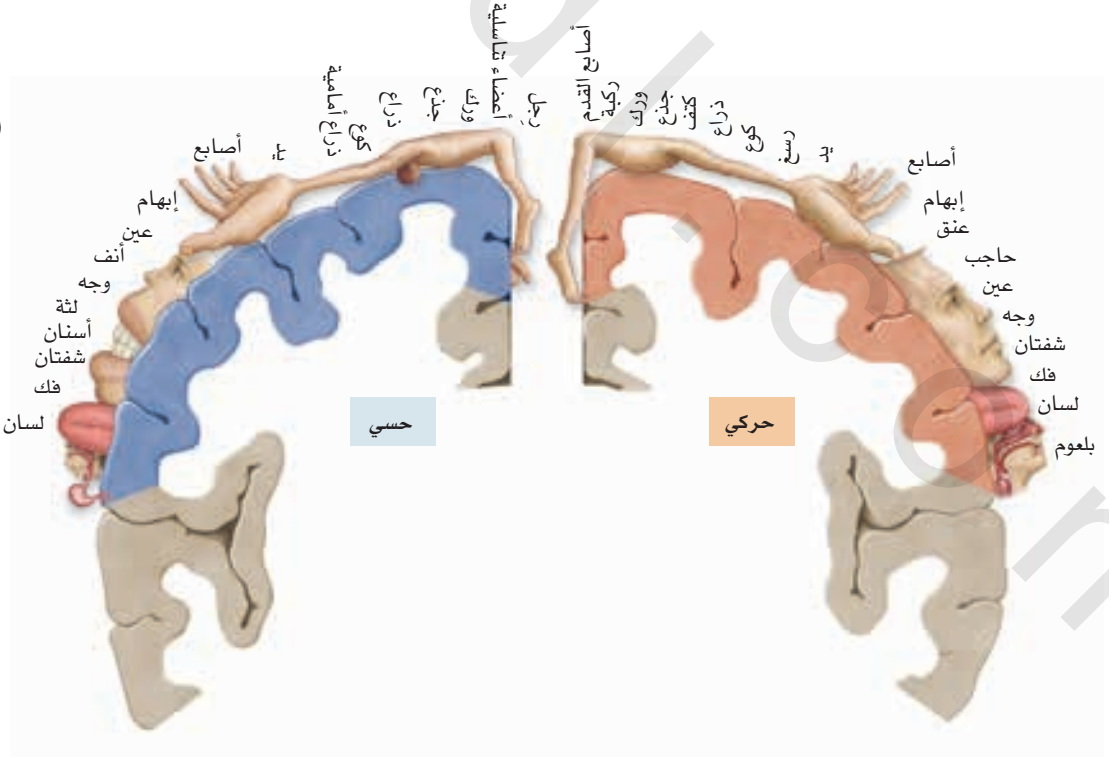
تقع أنشطة القشرة المخية في واحد من ثلاث مجموعات عامة: حركية، وحسية وارتباطية. ترتبط كل واحدة من هذه المناطق مع وظيفة محددة (الشكل 44 - 23). **فالقشرة الحركية الأساسية Primary motor cortex** تقع على طول التلفيف (الالتواء) الموجود على الحد الخلفي للفص الأمامي، أي مباشرة أمام الشق المركزي. وكل نقطة على سطح القشرة الحركية ترتبط مع حركة جزء مختلف من الجسم (الشكل 44 - 24، الأيمن).

على الحافة الأمامية للفص الجداري، وخلف الشق المركزي مباشرة تقع **القشرة الحسية البدنية الأساسية Primary somatosensory cortex** تتستلم كل نقطة من هذه المنطقة معلومات حسية واردة من مناطق معينة في الجلد والعضلات (الشكل 44 - 24، الأيسر). تتخصص مساحات واسعة من القشرة الحركية الأساسية والقشرة الحسية البدنية الأساسية بالأصابع والشفاه



الشكل 44-23

المخ. يبين هذا الرسم التخطيطي فصوص الدماغ، ويشير إلى بعض المناطق المتخصصة المعروفة.



الشكل 44-24

القشرة الحسية البدنية الأساسية (يسار) **والقشرة الحركية الأساسية** (يمين). ترتبط كل واحدة من مناطق القشرة المخية بمنطقة مختلفة من الجسم، كما تشير بذلك خريطة الجسم. فمناطق الجسم مرسومة بنسب تعكس كمية القشرة المسخرة للإحساس، أو للسيطرة الحركية. فمثلًا، الأيدي لها مساحات واسعة للسيطرة الحسية والحركية، أما البلعوم فله مساحة واسعة للسيطرة الحركية، ومساحة أقل للإحساس.

واللسان بسبب الحاجة الماسة للبراعة في استخدام الأصابع، وفي الكلام.

تقع القشرة السمعية في الفص الصدغي، وتعالج مناطق مختلفة من هذه القشرة الأصوات ذات الترددات المختلفة. في حين تقع القشرة البصرية في الفص القفوي، حيث تعالج مناطقها المختلفة المعلومات القادمة من مناطق مختلفة من الشبكية، التي تقابل نقاطًا محددة في حقل الرؤية للعينين.

يشار إلى المناطق التي لا تشغلها القشرة الحسية والحركية الأساسية بأنها **قشرة ارتباطية Association cortex**. تُعدّ هذه القشرة موقع الأنشطة العقلية العليا، وهي تصل مداها الأعظم في الرئيسيات، وخاصة الإنسان، حيث تشكل 95% تقريبًا من سطح قشرة الدماغ.

العُقَد القاعدية *Basal ganglia*

تنطمر عميقًا ضمن المادة البيضاء للدماغ تجمعات عدة من أجسام الخلايا العصبية وزوائدها ما يعطي جزءًا من المادة الرمادية. تتسلّم تجمعات أجسام العصبونات هذه، التي تعرف بالعقد القاعدية، معلومات حسية من مسالك عصبية صاعدة، وأوامر حركية قادمة من قشرة المخ ومن المخيخ.

يُرسَل ما تنتجه العقد من سيالات عبر الحبل الشوكي، حيث يسهم هناك في السيطرة على حركات الجسم. ويمكن أن يُحدث تدمير مناطق محددة من العقد القاعدية ارتجافات العضلات في أثناء الراحة التي تميز مرضى الرعاش.

المهاد وتحت المهاد *Thalamus and Hypothalamus*

المهاد هو الموقع الأساسي لتكامل المعلومات الحسية في الدماغ. فالمعلومات البصرية والسمعية والحسية البدنية ترسل إلى المهاد، حيث تتشابك المسالك الحسية مع عصبونات ارتباطية. بعد ذلك، ترسل المعلومات الحسية عبر المهاد إلى الفص القفوي والصدغي والجداري لقشرة المخ على التوالي. ويتم نقل كلٍّ من هذه الأنواع من المعلومات الحسية عن طريق تجمعات محددة من أجسام العصبونات ضمن المهاد.

تُكامِل تحت المهاد الأنشطة الحشوية؛ فهي تساعد على تنظيم درجة حرارة الجسم والجوع، والشبع، والعطش، وعبر الجهاز الطرفي (الحَلَقي) الحالات العاطفية المختلفة. تسيطر تحت المهاد أيضًا على الغدة النخامية التي تنظم بدورها كثيرًا من الغدد الصماء في الجسم. وبسبب تداخل اتصالاتها مع قشرة المخ ومع مراكز السيطرة في جذع الدماغ (تعبير يشير إلى الدماغ الأوسط، والقنطرة، والنخاع المستطيل معًا)، فإن تحت المهاد يساعد على تنسيق الاستجابات العصبية والهرمونية لكثير من المنبهات الداخلية وللعواطف.

يشكل **قرن آمون Hippocampus والأجسام اللوزية Amygdala**، إضافة إلى تحت المهاد المكونات الرئيسة **للجهاز الطرفي Limbic system** – وهو مجموعة قديمة تطوريًّا، من التراكيب التي تقع عميقًا ضمن الدماغ ومسؤولة عن الاستجابات العاطفية، كما وصفنا سابقًا. ويُعتقد أن قرن آمون مهم في تخزين الذكريات واسترجاعها.

يمكن السيطرة على الوظائف المعقدة لدماغ الإنسان في مناطق محددة منه

على الرغم من أن دراسة وظائف الدماغ صعبة، لكنها طالما أثارت اهتمام الباحثين. فالتمييز بين النوم والاستيقاظ، واستخدام اللغة واكتسابها، والتعرف المكاني، والذاكرة كلها مساحة خصبة للبحث النشط. وعلى الرغم من أنه لا يزال بعيدًا عن الفهم إلا أن تعميمًا واحدًا قد برز، وهو وجود مناطق محددة للوظائف المختلفة.

النوم والاستيقاظ *Sleep and Arousal*

يحتوي جذع الدماغ على مجموعة مبعثرة من العصبونات يشار إليها بالتكوين الشبكي. يسيطر أحد أقسام هذا التكوين الذي يدعى **النظام المحفز للتكوين الشبكي Reticular-activating system** على حالة الوعي والتيقظ. تغذي كل المسالك الحسية هذا النظام ما يسمح برصد المعلومات القادمة إلى الدماغ، ويشخص المنبهات المهمة منها. وعندما يُنبّهُ هذا النظام المحفز للتكوين للتيقظ، فإنه يزيد معدل النشاط في أجزاء متعددة من الدماغ. يتم تثبيط المسالك العصبية الواردة من التكوين الشبكي إلى قشرة الدماغ، وإلى أجزاء أخرى من الدماغ عن طريق المواد المخدرة والمنومة.

يسيطر النظام المحفز للتكوين على حالتي النوم والاستيقاظ. من السهل أن ينام المرء في غرفة مظلمة بدلًا من النوم في غرفة مضاءة؛ لأن هناك عددًا أقل من المنبهات البصرية تنبه النظام المحفز للتكوين. إضافة إلى ذلك، فإن نشاط هذا النظام يقلله الناقل سيروتونين الذي ناقشناه سابقًا. يسبب سيروتونين انخفاض مستوى نشاط الدماغ ما يجلب النعاس والنوم.

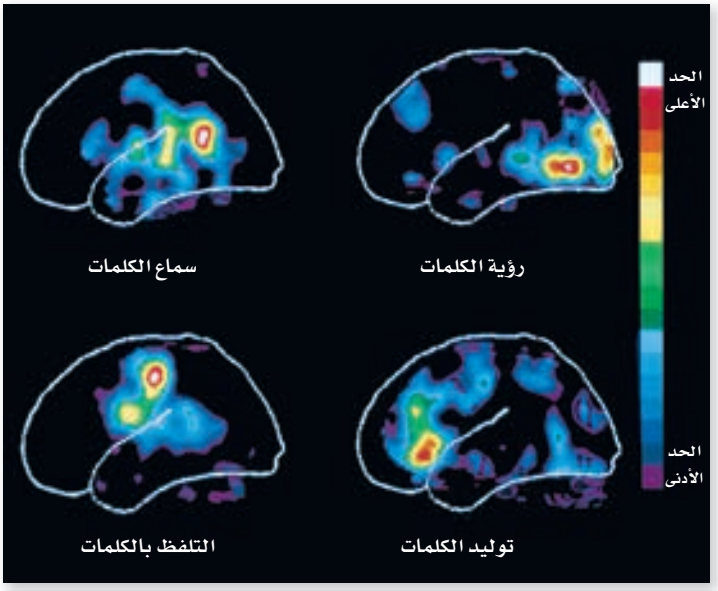
يمكن رصد حالة الدماغ عن طريق التخطيط الكهربائي للدماغ (EEG) وهو تخطيط للنشاط الكهربائي للدماغ. فالشخص المستيقظ الذي يكون في حالة استرخاء وعيونه مغلقة يظهر نمطًا مكونًا من موجات كبيرة بطيئة تدعى أمواج ألفا. وتصبح هذه الأمواج في شخص يقظ وعيونه مفتوحة أسرع (تدعى أمواج بيتا) وتكون أقل تناسقًا بسبب استقبال معلومات حسية. تحدث أمواج بيتا وأمواج دلتا في أثناء النوم، وهي أمواج بطيئة جدًا. وعندما يكون المرء في حالة النوم المصحوب بحركات سريعة للعيون REM sleep (يتميز بحركة سريعة للعيون، بينما تكون الجفون مغمضة)، يكون تخطيط الدماغ شبيهًا بذلك الذي لشخص مستيقظ في حالة استرخاء.

اللغة *Language*

على الرغم من أن نصفي كرة المخ يبدوان متشابهين تركيبيًّا، إلا أنهما مسؤولان عن وظائف متباينة. وتُعدّ اللغة المثال الذي تم استقصاؤه بصورة مفصلة لهذه الجانبية في وظائف الدماغ.

يشكل نصف الكرة الأيسر النصف "السائد" للغة في 90% من الأشخاص الذين يستخدمون اليد اليمنى، ونحو ثلثين من الذين يستخدمون اليد اليسرى. (تعني كلمة سائد هنا نصف كرة المخ الذي يتم به معظم المعالجة العصبية المرتبطة باللغة). تسيطر مناطق مختلفة في الدماغ على اللغة في نصف كرة المخ السائد (الشكل 44 - 25). فمنطقة (وَرْنِكي) الواقعة في الفص الجداري بين القشرتين السمعية والبصرية الأساسيتين مهمة لاستيعاب اللغة، وصياغة الأفكار على شكل كلام (انظر الشكل 44 - 23). ومنطقة (بروكا) الموجودة قرب ذلك الجزء من القشرة الحركية الذي يسيطر على الوجه مسؤولة عن توليد الصادر الحركي المطلوب للتواصل باللغة (لإخراج الكلام).

يمكن أن يسبب إتلاف هاتين المنطقتين من الدماغ اضطرابًا في اللغة يدعى الحَبْسَة *Aphasia*. فمثلًا إذا أتلفت منطقة ورنكي فإن كلام الشخص يكون سريعًا



الشكل 44-25

تسيطر مناطق الدماغ المختلفة على أنشطة اللغة المختلفة. يبين هذا التوضيح كيف يستجيب الدماغ في الإنسان عندما يُطلب إليه الاستماع لكلام منطوق، أو لقراءة الكلمات نفسها بصمت، أو لإعادة نطقها بصوت مسموع، أو للتلفظ بكلمة شبيهة بالأولى. المناطق ذات الألوان الأبيض، والأحمر، والأصفر تبين الدرجة الأعلى من النشاط. قارن هذا مع (الشكل 44 - 24) لترى كيف يمكن رسم خرائط لمناطق الدماغ المختلفة.

وزلقًا، لكنه يفتقر إلى المعنى، فالكلمات تُلقى بسرعة مع بعضها مشكلةً "سلطة كلمات".

التمييز المكاني *Spatial recognition*

في حين يكون نصف كرة المخ السائد للغة بارعًا في التعليل التسلسلي الذي نحتاج إليه لصياغة جملة، فإن نصف كرة المخ غير السائد (الأيمن في معظم الناس) يكون بارعًا في التعليل المكاني، وهو ذلك النوع من التعليل الذي نحتاج إليه لتجميع مكونات أحجية أو لرسم صورة - إنه أيضًا ذلك النصف من المخ الذي له علاقة بالمقدرة الموسيقية بشكل أساسي - الشخص الذي تم تدمير منطقة بروكا الخاصة بالكلام له في نصف الكرة الأيسر قد لا يكون قادرًا على الكلام، ولكنه يحتفظ بالقدرة على الغناء.

إن تدمير نصف كرة المخ غير السائد قد يقود إلى عدم قدرة على تقدير المعلومات المكانية، وقد تتعطل أنشطته الموسيقية كالغناء. وبصورة أكثر تحديدًا يؤدي تدمير القشرة الصدغية السفلى في نصف الكرة نفسه إلى عدم القدرة على تذكر الوجوه، وهو ما يعرف بعدم معرفة المرئيات. فالقراءة والكتابة والاستيعاب الشفوي يبقى طبيعيًّا، والمرضى بهذه الحالة يستطيعون تمييز معارفهم من خلال أصواتهم. كذلك، فإن نصف الكرة غير السائد مهم لدمج الذكريات من الخبرات غير اللفظية.

الذاكرة والتعلم *Memory and Learning*

يبقى أساس الذاكرة والتعلم أحد أعظم أسرار الدماغ. فالذاكرة يبدو أنها مبعثرة عبر الدماغ، إذ لم يتم تشخيص مواقع محددة في القشرة على أنها ذات علاقة بذكريات محددة؛ لأن تدميرًا واسعًا نسبيًّا للقشرة لم يلغِ الذكريات بشكل انتقائي. وعلى الرغم من أن الذاكرة تتعطل إذا ما أزيلت أجزاء من الدماغ، تحديدًا الفصان الصدغيان، إلا أنها لم تُفقد تمامًا. فكثير من الذكريات تبقى على الرغم من التدمير، ويمكن أن تتعافى القدرة على الوصول لهذه الذكريات مع الزمن.

يبدو أنه يوجد فرق أساسي بين الذاكرتين: قصير الأمد وطويلة الأمد. فالذاكرة قصيرة الأمد مؤقتة، وتستمر إلى زمن قليل فقط. هذه الذكريات يمكن مسحها بسرعة باستخدام الصدمة الكهربائية، في حين تبقى الذكريات طويلة الأمد المخزونة سابقًا دون أن تُمسّ. تقترح هذه النتيجة أن الذكريات قصيرة الأمد تُخزّنُ على هيئة تهيج عصبي مؤقّت. أما الذاكرة طويلة الأمد، في المقابل، فيبدو أنها تتضمن تغيرات تركيبية في وصلات عصبية محددة في الدماغ.

هناك جزءان في الفص الصدغي: قرن آمون، والأجسام اللوزية، لهما علاقة بالذاكرة قصيرة الأمد، وباندماجها في ذاكرة طويلة الأمد. فتدمير هذه التراكيب يعيق القدرة على تحويل الأحداث الحديثة إلى ذكريات طويلة الأمد. والتشابكات العصبية التي تستخدم بشكل مكثف مدة قصيرة تبدي بثًّا تشابكيًّا أكثر فعالية عند الاستخدام اللاحق. تُدعى هذه الظاهرة **التضخيم طويل الأمد Long-term potentiation (LTP)**. قد تحرر العصبونات قبل التشابكية خلال هذا التضخيم كميات متزايدة من الناقل العصبي مع كل جهد فعل، وقد يُصبح العصبون بعد التشابكي حساسًا بشكل متزايد للناقل. ويُعتقد أن هذه التغيرات في البث التشابكي قد تكون مسؤولة عن بعض جوانب خَزْن الذاكرة.

مرض الزهايمر: اضمحلال عصبونات الدماغ

في الماضي، كان يعرف القليل عن **مرض الزهايمر Alzheimer disease** الذي هو حالة تصبح فيها الذاكرة وعمليات التفكير في الدماغ معطلة وظيفيًّا. يختلف العلماء حول الطبيعة البيولوجية للمرض وأسبابه. فقد وُضعت فرضيتان: إحداهما تقترح أن العصبونات في الدماغ تُقتل من الخارج نحو الداخل، والأخرى تقترح أن العصبونات تُقتل من الداخل إلى الخارج.

في الفرضية الأولى تقتل بروتينات خارجية تدعى ببتيدات بيتا أميلُويد الخلايا العصبية، فحدوث خطأ في معالجة البروتين ينتج شكلًا غير طبيعي للببتيد ما يشكل تجمعات أو بقعًا تبدأ بملء الدماغ، حيث تدمر الخلايا العصبية ثم تقتلها. ولكن وُجد أن هذه البقع لأميلويد موجودة في خزعات أخذت من أناس لا يظهر لديهم مرض الزهايمر.

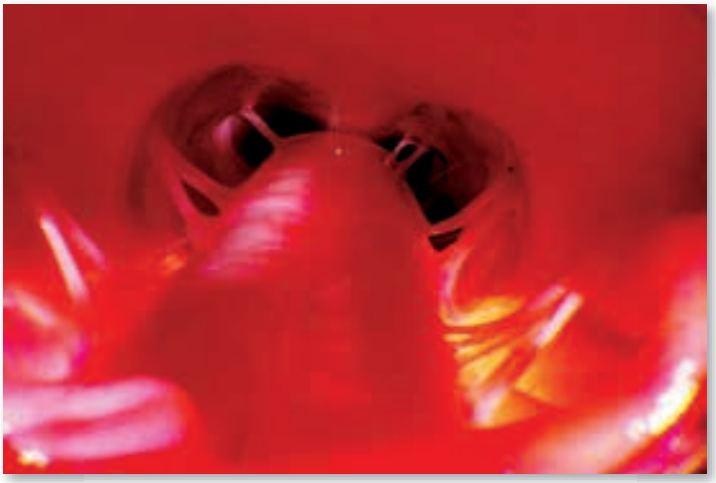
في المقابل، تؤكد الفرضية الثانية أن الخلايا العصبية يقتلها شكل غير طبيعي من بروتين داخلي. عادة، يحافظ البروتين الذي يدعى تاو (τ) على أنيبيبات دقيقة ناقلة للبروتين. تتجمع بروتينات تاو المغلوطة على هيئة قطع حلزونية تشكل كتلًا متشابكة تتدخل في الوظيفة الطبيعية للخلايا العصبية. يستمر العلماء الآن في دراسة ما إذا كانت الكتل المتشابكة أو البقع هي أسباب أم نتائج لمرض الزهايمر. وقد أدى التقدم العلمي إلى تشخيص جينات تزيد من احتمال تطور مرض الزهايمر، وجينات أخرى إن أصابتها الطفرة يمكن أن تسبب المرض. معظم مرضى الزهايمر ليس لديهم هذه الجينات الطافرة، ولكن الذين لديهم هذه الجينات تظهر لديهم أعراض مرض الزهايمر مبكرًا في أثناء الحياة.

ينقل الحبل الشوكي الرسائل ويسيطر على بعض الاستجابات مباشرة

الحبل الشوكي هو كابل من العصبونات يمتد من الدماغ نحو الأسفل عبر العمود

الفقري (شكل 44- 26). وهو مغلف ومحمي بالعمود الفقري، وطبقات من الأغشية تُدعى السّحايا التي تغلف الدّماغ أيضًا.

توجد داخل الحبل الشوكي منطقتان، هما: المنطقة الداخلية هي المادة الرمادية، وتتكون بشكل أساسي من أجسام العصبونات البينية، والعصبونات الحركية، وخلايا الدبق العصبي. أما المنطقة الخارجية، فهي المادة البيضاء التي تحتوي كوابل من المحاور الحسية في الأعمدة الظهرية، ومحاور حركية في الأعمدة البطنية. هذه المسالك العصبية تحتوي كذلك على الزوائد الشجرية لخلايا عصبية أخرى. وتنتقل الرسائل من الجسم والدماغ صاعدةً وهابطةً عبر الحبل الشوكي الذي يمثل الطريق السريع لنقل المعلومات في الجسم.



الشكل 44-26

نظرة من الأعلى للحبل الشوكي للإنسان. يمكن مشاهدة أزواج من الأعصاب الشوكية تمتد من الحبل الشوكي. يتم عبر هذه الأعصاب وكذلك عبر الأعصاب القحفية التي تنشأ من الدماغ اتصال الجهاز العصبي المركزي مع بقية الجسم.

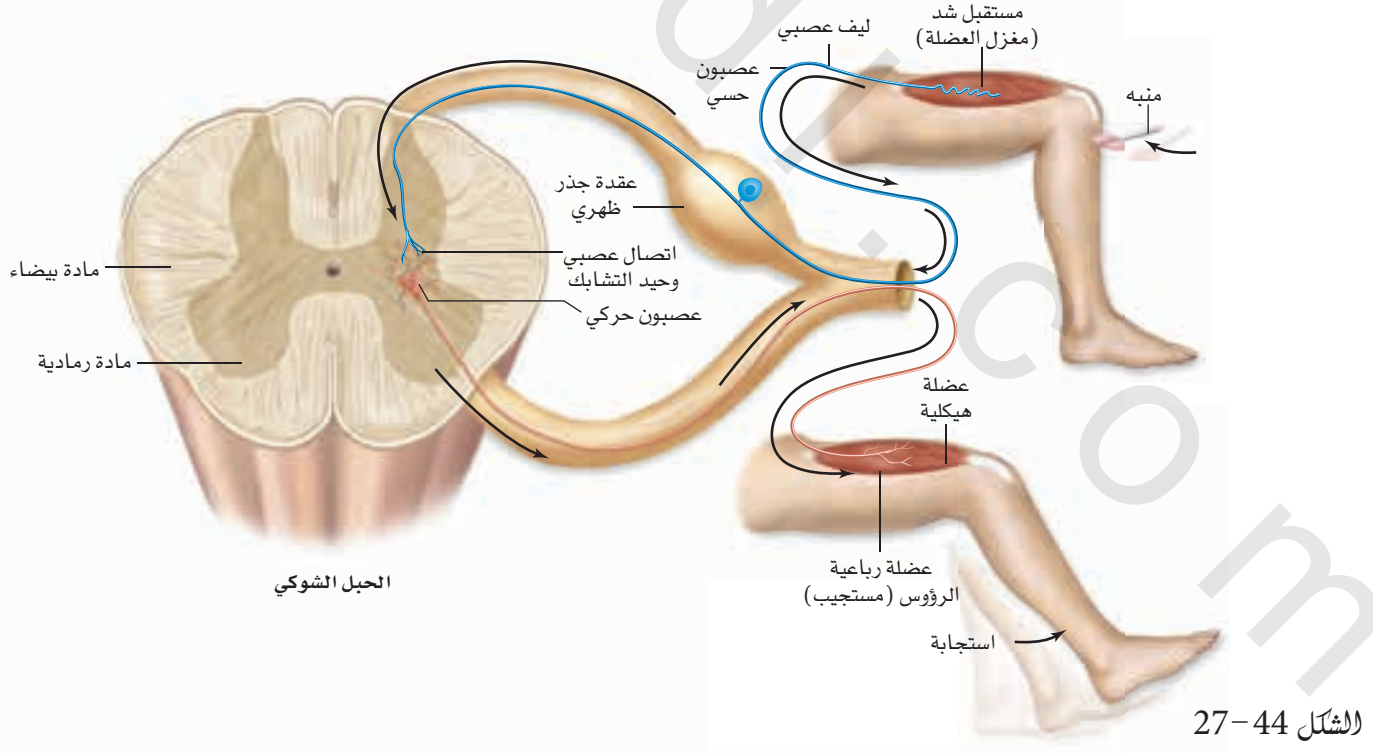
يقوم الحبل الشوكي، إضافة إلى وظيفته التوصيلية للرسائل، **بالأفعال الانعكاسية Reflexes** وهي الحركات المفاجئة، وغير الإرادية للعضلات. فالفعل الانعكاسي (المُنْعَكَس) ينتج عن استجابة حركية سريعة لمنبه ما؛ لأن عصبونًا حسيًّا يمرر معلوماته إلى عصبون حركي في الحبل الشوكي دون حاجة إلى معالجة على مستوى أعلى. أحد أكثر الأفعال الانعكاسية المعروفة في الجسم هو رَمْش العين، وهو فعل انعكاسي لحماية العين. فإذا ما اقتربت حشرة أو سحابة من الغبار من عينك، فإن الجفن يرمش قبل أن تدرك ما الذي حدث. فالفعل الانعكاسي يحدث قبل أن يعلم الدماغ أن العين في خطر.

تكون الأفعال الانعكاسية سريعة جدًا؛ لأنها تمرر المعلومات إلى عدد قليل من العصبونات فقط. فقليل من الأفعال الانعكاسية، كرَجَّة الركبة مثلًا (شكل 44 - 27)، هي أفعال انعكاسية وحيدة التشابك. في هذه الحالات، يصنع العصبون الحسي اتصالًا تشابكيًّا مباشرة مع عصبون حركي في الحبل الشوكي يغادر محوره مباشرة نحو العضلة.

ومع ذلك، فإن معظم الأفعال الانعكاسية في الفقريات تتضمن وجود عصبون بيني بين العصبونين الحسي والحركي (الشكل 44 - 28). فسحب اليد بعيدًا عن موقد ساخن أو رمش العين استجابة لنفثه من الهواء يتضمن توصيل المعلومات من العصبون الحسي خلال واحدة أو أكثر من العصبونات البينية إلى العصبون الحركي. ثم يقوم العصبون الحركي بعد ذلك بتنبيه العضلة المناسبة للانقباض. لاحظ أيضًا أن العصبون الحسي قد يصنع اتصالًا مع عصبونات بينية أخرى لإرسال الإشارة إلى الدماغ. وعلى الرغم من أنك سحبت يدك بعيدًا عن الموقد الساخن، فإنك لا تزال تشعر بالألم.

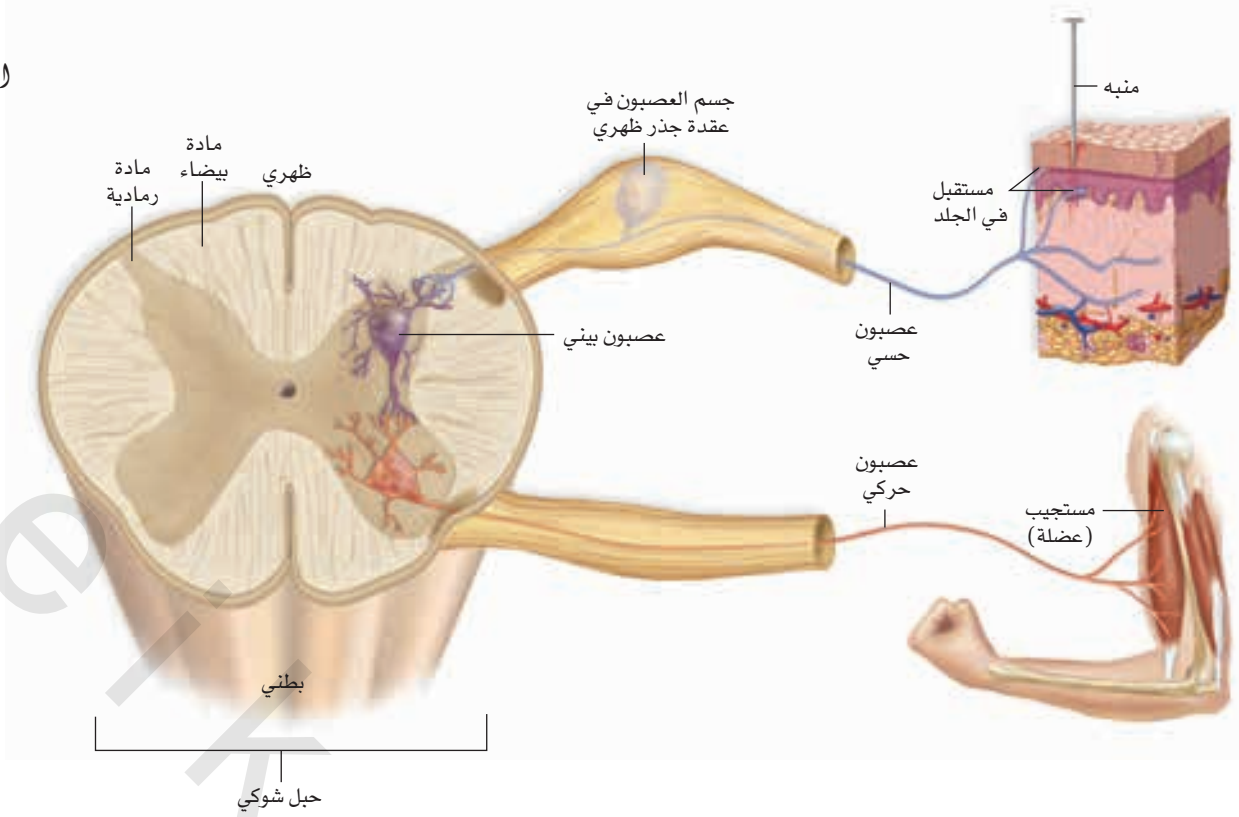
تجديد الحبل الشوكي

حاول العلماء في الماضي إصلاح الحبل الشوكي المقطوع بوضع أعصاب أخذت من أجزاء من الجسم لسد الفجوة، ولكي تعمل بوصفها مرشدًا للحبل الشوكي كي يتجدد. لكن معظم هذه التجارب باءت بالفشل. فعلى الرغم من أن المحاور تتجدد خلال العصب المزروع، لكنها تفشل في اختراق نسيج الحبل الشوكي حال خروجها من



الشكل 44-27

الفعل الانعكاسي لرَجّة الركبة. يُعدّ هذا أبسط الأفعال المنعكسة؛ إذ يتضمن عصبونًا حسيًّا وآخر حركيًّا فقط.



الشكل 44-28

فعل منعكس شوكي جلدي. هذا الفعل المنعكس أكثر تعقيدًا من رجّة الركبة؛ لأنه يتضمن عصبونات بينية إضافة إلى العصبونات الحسية والحركية. تربط العصبونات البينية العصبونات الحسية والحركية لتجعل العضلات تتقبض كما هو واضح. بعض العصبونات البينية تثبط العصبونات الحركية، فتسمح للعضلة المضادة بالانبساط.

القطعة المزروعة. كذلك، فإن عاملًا يثبط نمو الأعصاب موجود في الحبل الشوكي.

بعد اكتشاف أن عامل نمو الخلايا مولدة الألياف ينبه نمو الأعصاب، حاول علماء البيولوجيا العصبية، بالعمل على الجرذان، "إلصاق" الأعصاب من القطعة المزروعة إلى الحبل الشوكي باستخدام فايبرن الممزوج مع عامل نمو الخلايا مولدة الألياف. بعد ثلاثة أشهر، بدأت الجرذان التي حظيت بهذا الجسر العصبي بتحريك الجزء الخلفي من أجسامها. وقد أثبتت التجارب باستخدام الصبغة أن أعصاب الحبل الشوكي أعادت النمو في كلٍّ من طرفي الفجوة.

تشجع كثير من العلماء حول إمكان استخدام معالجة مماثلة في طب الإنسان. لكن معظم إصابات الحبل الشوكي في الإنسان لا تتضمن قطعًا كاملًا للحبل الشوكي، فالأعصاب تُهرسُ هرسًا غالبًا ولا تُقطع، ما يعني حدوث تدمير مختلف للنسيج. كذلك، فإنه حتى إن تمكنت الجرذان التي حظيت بالجسر العصبي من استعادة بعض القدرة على الحركة، إلا أن التجارب أشارت إلى أنها كانت بالكاد تقف أو تسير.

يتألف دماغ الفقريات من ثلاث مناطق أساسية، هي: الدماغ الأمامي، والأوسط، والخلفي. في الفقريات الأكثر تطورًا من الأسماك، تتمركز معالجة المعلومات بشكل متزايد في الدماغ الأمامي. يتكون المخ من نصفي كرة مخ. يتكون كل نصف كرة مخ من مادة رمادية تشكل القشرة المخية تقع فوق مادة بيضاء، وجزر من المادة الرمادية (أنوية) تدعى العقد القاعدية. هذه المناطق ذات علاقة بتكامل المعلومات الحسية، وبالسيطرة على حركات الجسم، وبالوظائف الارتباطية كالتعلم والتذكر. يوصل الحبل الشوكي الرسائل من الدماغ وإليه، كما يعالج بعض المعلومات مباشرة.

5-44 الجهاز العصبي الطرفي: العصبونات الحسية والحركية

يتألف الجهاز الطرفي من الأعصاب، وهي مجموعات من المحاور، كالكوابل (شكل44-29)، ومن **العقد العصبية Ganglia** وهي تجمعات لأجسام العصبونات الواقعة خارج الجهاز العصبي المركزي. وللمراجعة، فإن وظيفة الجهاز الطرفي هي تسلّم المعلومات من البيئة، ونقلها إلى الجهاز المركزي، ثم نقل الاستجابات إلى الأعضاء المستجيبة كالعضلات.

يتكون الجهاز العصبي الطرفي من جزأين: بدني وذاتي

تنفصل الأعصاب الشوكية الخارجة من الحبل الشوكي إلى مكوّن حسّي وآخر حركي. تدخل محاور العصبونات الحسية السطح الظهري للحبل الشوكي، وتشكل **الجذر الظهري Dorsal root** للعصب الشوكي، في حين تغادر محاور

الشكل 44-29

الأعصاب في الجهاز العصبي الطرفي. تبين الصورة المأخوذة بالمجهر الإلكتروني مقطعًا عرضيًّا في عصب الضفدع. العصب هو حزمة من المحاور ترتبط مع بعضها بنسيج ضام. كثير من المحاور واضحة، وكلّ منها يشبه الكعكة المثقوبة في وسطها.

الجدول 44-4	مقارنة بين الجهازين العصبيين: البدني والذاتي	
الخاصية	الجهاز البدني (الجسمي)	الجهاز الذاتي
المستجيبات	العضلات الهيكلية	العضلة القلبية
		العضلات الملساء في القناة الهضمية والأوعية الدموية والمسالك التنفسية
		الغدد خارجية الإفراز
أثره في الأعصاب الحركية	تهيج	تهيج أو تثبيط
التغذية العصبية للمستجيبات	دائمًا مفردة	مزدوجة بصورة نموذجية
عدد المستجيبات المتتالية في المسار نحو المستجيب	واحد	اثنان
الناقل العصبي	أستيل كولين	أستيل كولين ونورإبينفرين

العصبونات الحركية من السطح السفلي للحبل الشوكي وتشكل **الجذر البطني Ventral root** للعصب الشوكي. تتجمع أجسام العصبونات الحسية معًا في **عقد الجذر الظهري Dorsal root ganglia**. أما أجسام العصبونات الحركية البدنية فتقع ضمن الحبل الشوكي. لذا، فهي ليست موجودة في عقد عصبية.

وكما ذُكر سابقًا، فإن العصبونات الحركية البدنية تنبه العضلات الهيكلية للانقباض، والعصبونات الحركية الذاتية تغذي الأعضاء المستجيبة غير الإرادية، العضلات الملساء والقلبية والغدد. ويقدم لنا الجدول 44-4 مقارنة بين الجهازين العصبيين البدني والذاتي، وسوف نناقش كل قسم على حدة.

يسيطر الجهاز العصبي البدني على الحركات

تُنبه العصبوناتُ الحركية البدنية العضلاتِ الهيكلية في الجسم لتنقبض استجابة لأوامر واعية، أو وصفها جزءًا من الأفعال الانعكاسية التي لا تتطلب سيطرة واعية. تتحقق السيطرة الإرادية على العضلات الهيكلية بتنشيط مسالك من المحاور الهابطة من المخ إلى المستوى المناسب من الحبل الشوكي. تنبه بعض المحاور الهابطة عصبونات الحبل الشوكي الحركية مباشرة، أما بعضها الآخر فينبه عصبونات بينية، تنبه بدورها العصبونات الحركية في الحبل الشوكي.

عندما تُنَبّه عضلة معينة لكي تنقبض، يجب أن تُثَبَّط العضلة المضادة لها. فلكي تثني الذراع مثلًا، يجب تنبيه العضلات الثانية، وتثبيط العضلات الباسطة المضادة (الفصل الـ 47). تحدث المحاور الحركية الهابطة هذا التثبيط الضروري بأن تسبب زيادة استقطاب (جهد بعد تشابكي مثبط) للعصبونات الحركية الشوكية التي تغذي العضلات المضادة.

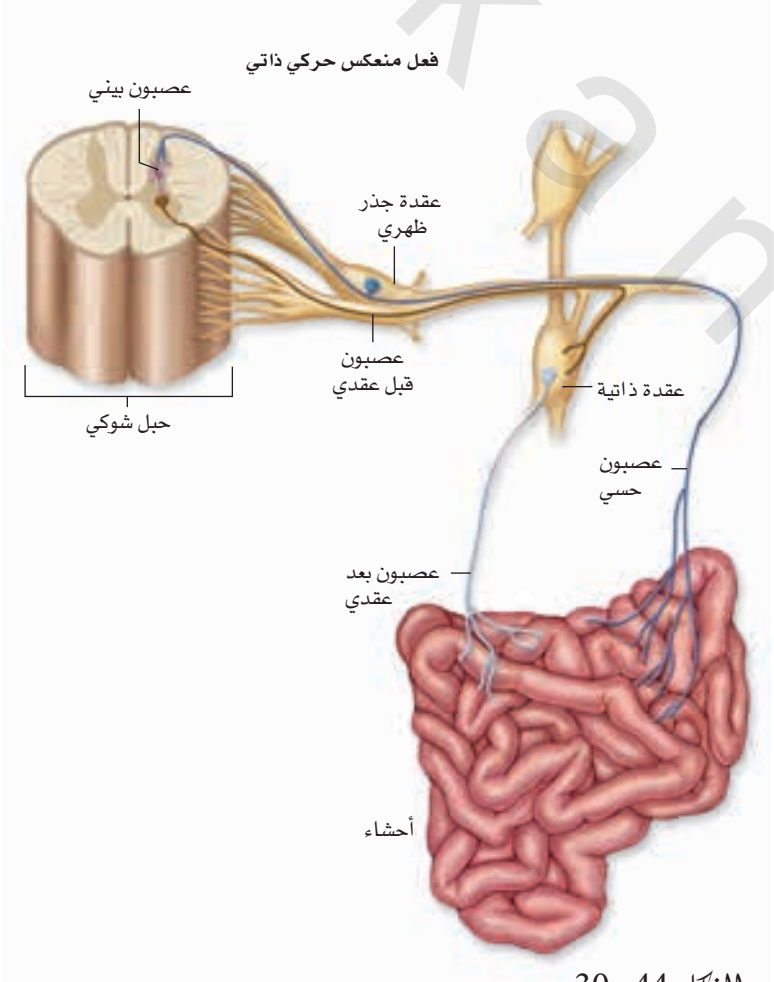
الجهاز العصبي الذاتي يسيطر على الوظائف اللاإرادية من خلال قسميه

يتكون الجهاز العصبي الذاتي من قسم ودِّي، وآخر نظير ودِّي، إضافة إلى النخاع المستطيل العائد للدماغ الخلفي، الذي ينسق نشاط هذا الجهاز. وعلى الرّغم من أن القسم الودي ونظير الودي يختلفان، إلا أنهما يتشاطران صفات عدة. ففي كليهما، يتضمن المسلك الحركي الصادر عصبونين: الأول يقع جسم خليته في الجهاز المركزي، ويرسل محوره إلى عقدة ذاتية، ويدعى عصبون قبل عقدي، وهذه العصبونات تحرر الناقل أستيل كولين عند تشابكاتها.

في حين يقع جسم خلية العصبون الثاني في العقدة الذاتية، ويرسل محورَه ليصنع تشابكًا مع العضلات الملساء والقلبية والخلايا الغدية (الشكل 44 - 30). يدعى العصبون الثاني عصبونًا بعد عقدي، وهو يحرر الناقل العصبي أستيل كولين في القسم نظير الودي، والناقل نورإبينفرين في القسم الودي.

القسم الودِّي *The sympathetic division*

تنشأ العصبونات قبل العقدية في القسم الودي من المناطق الصدرية والقطنية للحبل الشوكي (الشكل 44 - 31، الأيسر). تتشابك معظم محاور هذه العصبونات في سلسلتين متوازيتين من العقد العصبية تقعان خارج الحبل الشوكي مباشرة. تدعى هذه التراكيب عادة سلسلةَ العقد الودية. تحتوي السلسلة الودّية من العقد أجسام العصبونات بعد العقدية، أما محاور هذه العصبونات فهي التي تغذي الأعضاء الحشوية المختلفة.



الشكل 44-30

مسلك عصبي ذاتي. هناك عصبونان حركيان في المسار الصادر: الأول، العصبون قبل العقدي، يخرج من الجهاز المركزي، ويصنع تشابكًا في العقدة الذاتية. أما الثاني، العصبون بعد العقدي، فيخرج من العقدة الذاتية، وينظم المستجيبات الحشوية (العضلات الملساء أو القلبية أو الغدد).

يوجد بعض الاستثناءات لهذا النمط. إذ تمر محاور بعض العصبونات الودية قبل العقدية خلال السلسلة الودية من العقد دون أن تصنع تشابكات، وبدلًا من ذلك، فإنها تمتد لتنتهي في نخاع الغدة الكظرية (الفصل الـ 46). يُفرز نخاع الكظرية، استجابة لجهود الفعل الواصلة إليه عبر هذه المحاور هرمون إبينفرين (أدرينالين). في الوقت نفسه، يُفرَز الناقل العصبي نورإبينفرين عند تشابكات العصبونات بعد العقدية. وكما وصفنا سابقًا، فإن هذين الناقلين العصبيين يُعدّان الجسم للعمل، بزيادة الأيض وتدفق الدم.

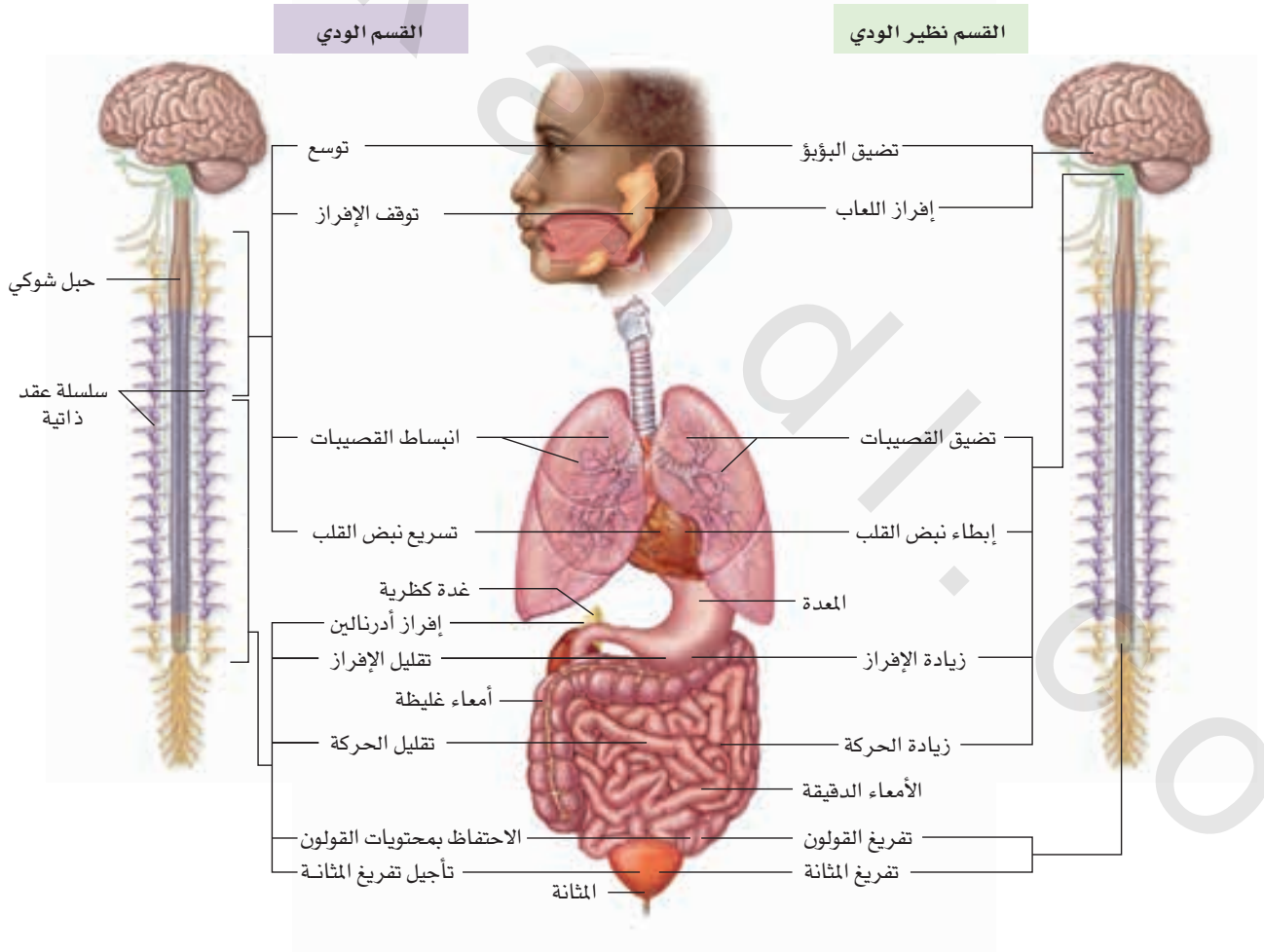
القسم نظير الودّي *The Parasympathetic division*

يُعاكس القسم نظير الودي الودي أعمال القسم الودي. تنشأ العصبونات قبل العقدية في القسم نظير الودي من الدماغ، ومن المنطقة العجزية للحبل الشوكي (انظر الشكل 44 -31، الأيمن). وبسبب هذه النشأة، لن تتكون سلاسل عقد نظير الودية مناظرة لسلاسل العقد الودية. فبدلًا من ذلك، تنتهي المحاور قبل العقدية، التي يسير كثير منها في العصب الحائر (العصب القحفي العاشر)، في عقد واقعة قرب، أو حتى ضمن الأعضاء الداخلية المستجيبة.

تُنظِّم العصبونات بعد العقدية الأعضاء الداخلية بتحرير أستيل كولين عند تشابكاتها. تشمل تأثيرات القسم نظير الودي إبطاء القلب، وزيادة إفرازات القناة الهضمية وأنشطتها. وهكذا. الجدول 44-5 يقارن بين أفعال القسمين الودي ونظير الودي.

تتوسط بروتينات G استجابات الخلايا للإشارات الذاتية

قد تتساءل كيف يؤدي تحرر أستيل كولين إلى إبطاء القلب –وهو أثر تثبيطي – في حين له آثار تهيجية في أماكن أخرى. والجواب على ذلك بسيط، فالخلايا ذات العلاقة في كل حالة لها مستقبلات أستيل كولين مختلفة ما ينتج آثارًا متباينة. ففي المفصل العصبي العضلي، كانت مستقبلات أستيل كولين قنوات صوديوم مبوّبة بالناقل، وهذه عندما تفتح تسمح بتدفق Na^+ ما يسبب إزالة استقطاب الغشاء. أما في حالة القلب، فيحدث التأثير المثبط على خلايا صانع الخطو؛ لأن مستقبلات أستيل كولين تسبب فتح قنوات بوتاسيوم K^+ ما يقود إلى انتشار K^+ خارجًا وإلى زيادة استقطاب الغشاء. هذا المستقبل هو عضو في طائفة من المستقبلات تدعى مستقبلات مزدوجة مع بروتين G.



الشكل 44-31

القسمان الودي ونظير الودي للجهاز العصبي الذاتي. تخرج العصبونات قبل العقدية للقسم الودي من المناطق الصدرية القطنية، أما في النظير الودي، فتخرج من الدماغ والمنطقة العجزية للحبل الشوكي. تقع عقد القسم الودي بالقرب من الحبل الشوكي، في حين تقع عقد القسم نظير الودي بالقرب من الأعضاء التي تغذيها. تغذى معظم الأعضاء الداخلية من قبل كلا القسمين.

الجدول 44-5	التغذية العصبية للجهاز الذاتي للأنسجة الهدف	
النسيج الهدف	التنبيه الودي	التنبيه نظير الودي
بؤبؤ العين	توسُّع	تضيُّق
الغدد		
اللعابية	انقباض الأوعية، قليل من الإفراز	توسّع الأوعية، إفراز غزير
المعدية	تثبيط الإفراز	تنبيه النشاط المعدي
الكبد	تنبيه إفراز جلوكوز	تثبيط إفراز جلوكوز
العرقية	تعرّق	لا شيء
القناة الهضمية		
العضلات العاصرة	زيادة التوتر	إنقاص التوتر
الجدار	إنقاص التوتر	زيادة الحركة
كيس الصفراء	انبساط	انقباض
المثانة البولية		
العضلات	انبساط	انقباض
العضلة العاصرة	انقباض	انبساط
عضلات القلب	زيادة معدل الانقباض وقوته	انخفاض معدل الانقباض
الرئتان	توسع القصيبات	تضيق القصيبات
الأوعية الدموية		
في العضلات	توسّع	لا شيء
في الجلد	تضيّق	لا شيء
في الأحشاء	تضيّق	توسّع

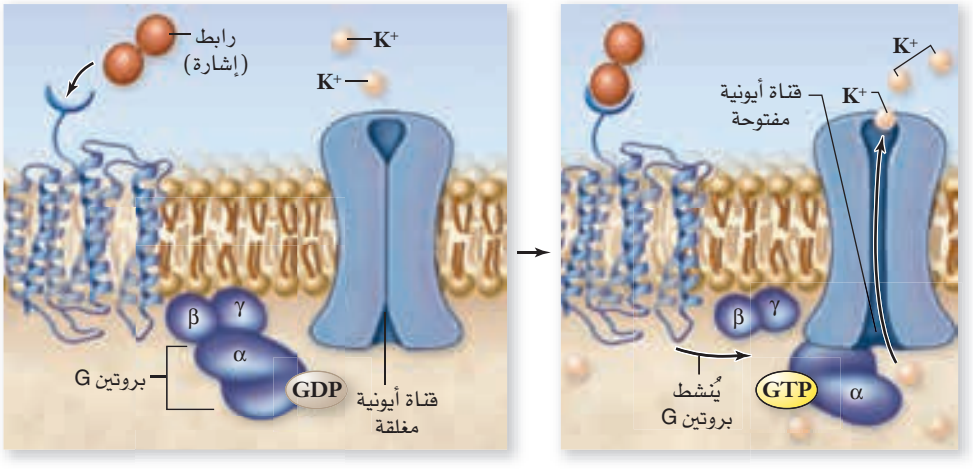
لقد تعلمت في (الفصل الـ 9) أن المستقبلات المزدوجة مع بروتين G تتكون من مستقبل في الغشاء وبروتين مستجيب يزدوجان معًا بفعل بروتين G. ينشط المستقبل عند ارتباط رابط به، والرابط في هذه الحالة هو أستيل كولين، فيحفِّز المستقبل بروتين G الذي يحفز بدوره بروتينًا مستجيبًا، وهو في هذه الحالة قناة K^+ (شكل 44- 32).

يمكن أن يقود هذا النوع من الأنظمة إلى تهيج في أعضاء أخرى إذا ما عمل بروتين G على بروتينات مستجيبة أخرى. فمثلًا، يمكن أن تسبب الأعصاب نظير الودية التي تغذي المعدة زيادة إفرازات المعدة وانقباضاتها.

يتوسط عمل المستقبلات المزدوجة مع بروتين G كذلك تأثيرات الأعصاب الودية. إذ يتطلب التنبيه عن طريق نورإبينفرين المفرَز من النهايات العصبية الودية، وإبينفرين المفرَز من نخاع الكظرية بروتينات G لتنشيط الخلايا الهدف. وسوف نصف هذه التداخلات بالمزيد من التفصيل عند دراسة عمل الهرمونات في (الفصل الـ 46).

يحتوي العصب الشوكي عصبونات حسية وأخرى حركية. يسيطر الجهاز العصبي البدني (الجسمي) على الأفعال الانعكاسية والحركات الإرادية. في حين يسيطر الجهاز العصبي الذاتي على الوظائف اللاإرادية. القسم الودي للجهاز الذاتي ونخاع الغدة الكظرية معًا يحفزان الجسم لاستجابتي الكرّ أو الفرّ، في حين يشجع القسم نظير الودي بشكل عام الاسترخاء والهضم.

عندما يغذي القسمان عضوًا مستجيبًا، يكون لهما عادة آثار متضادة. تؤدي بروتينات G دورًا وسيطًا في استجابات الجهاز العصبي الطرفي.



الشكل 44-32

تأثيرات أستيل كولين نظير الودية تتطلب عمل بروتين G. يسبب ارتباط أستيل كولين إلى مستقبله تفكك بروتين G، فتحرر بعض مكوناته، وتتحرك ضمن الغشاء لترتبط ببروتينات أخرى تشكل قنوات أيونية. يبين الشكل أثر أستيل كولين في القلب حيث تسبب مكونات بروتين G فتح قنوات K^+. يقود هذا إلى انتشار بوتاسيوم إلى الخارج، وإلى زيادة استقطاب مما يبطئ من نبض القلب.

مراجعة المفاهيم

44-1 تنظيم الجهاز العصبي

لكي يستجيب المخلوق للمنبهات يجب على الجهاز العصبي ربط المستقبلات الحسية بالمستجيبات الحركية (الشكل 44-1).

- يتألف الجهاز العصبي المركزي من الدماغ والحبل الشوكي.
- يتألف الجهاز العصبي الطرفي من عصبونات حسية تنقل السيالات إلى الجهاز المركزي، وعصبونات حركية لنقل السيالات من الجهاز المركزي (الشكل 44-2).
- يتكون الجهاز العصبي الذاتي من قسمين متضادين، هما: الودي، ونظير الودي.
- العصبون له جسم وزوائد شجرية تستقبل المعلومات، ومحور طويل ينقل السيالات من الخلية.
- تُنتج خلايا شوان وخلايا الدبق قليلة الزوائد أغمادًا ميلينة تحيط بالمحاور وتعزلها (الشكل 44-3).

44-2 آلية بث السيال العصبي عبر الغشاء البلازمي

يعتمد بث السيال العصبي على نفاذية الأعصاب للأيونات خلال قنوات أيونية مبوبة.

- تعتمد وظيفة العصب على فرق جهد الغشاء الذي ينتج بسبب الفرق في تركيز الأيونات عبر غشاء الخلية.
- تنقل مضخة صوديوم -بوتاسيوم Na^+ خارج الخلية، وتنقل K^+ إلى داخل الخلية.
- يؤدي تسرب أيونات بوتاسيوم إلى تحريك الشحنات الموجبة خارج الخلية، ما يجعل الداخل سالبًا بالنسبة إلى الخارج.
- ينتج فرق جهد الراحة من التوازن بين انتشار K^+ للخارج والشحنة السالبة التي تجذب K^+ إلى داخل الخلية (شكل 44-6).
- تُبدي العصبونات جهودًا متدرجة بسبب تنشيط قنوات أيونية مبوبة بالرابط (الشكل 44-7).
- التجميع هو القدرة على دمج الجهود المتدرجة.
- ينتج جهد الفعل عندما تصل إزالة الاستقطاب حد العتبة، وجهد الفعل هو (كل أو عدم).
- يتكون جهد الفعل من طور: ارتفاع، وهبوط، وتجاوز (الشكل 44-9).
- يُعبر عن شدة المنبه بتكرار جهود الفعل.
- يسبب تدفق Na^+ إلى الداخل الناتج عن جهد الفعل إزالة استقطاب في المنطقة المجاورة، فتنتج جهد فعل خاص بها (شكل 44-10).
- تزداد سرعة سريان السيال العصبي بزيادة قطر المحور وبالعزل عن طريق غمد الميلين، الذي يسبب النقل الوثبي (الشكل 44-11).

44-3 التشابك العصبي: حيث تتواصل العصبونات مع الخلايا الأخرى

ينتهي جهد الفعل عند نهاية المحور، وعلى المعلومات أن تعبر التشابك العصبي، وهو الفجوة بين العصبون والخلايا الأخرى.

- التشابكات الكهربائية لها مفاصل فجوية بين الخلايا قبل وبعد التشابكية في حين تستخدم التشابكات الكيميائية النواقل العصبية.
- وصول السيال العصبي يفتح قنوات كالسيوم مبوبة بفرق الجهد، ما يسبب تحرر الناقل العصبي (الشكل 44-13).
- تنتشر النواقل العصبية عبر الشق التشابكي، وترتبط بمستقبلات مبوبة بالرابط، ما يغير جهد الغشاء.
- تشمل أنواع النواقل الأحماض الأمينية، والأمينات الحيوية، والببتيدات العصبية، وغازًا هو أكسيد النتريك.
- الجهود بعد التشابكية المهيجة تزيل استقطاب الغشاء، والجهود المثبطة تزيد استقطاب الغشاء (الشكل 44-15).
- يتم إيقاف فعل النواقل العصبية بالتحليل الأنزيمي، أو بإعادة تناولها من قبل الخلية قبل التشابكية.
- يمكن تجميع الجهود المتدرجة مكانيًّا أو زمانيًّا لإنتاج جهد فعل.

44-4 الجهاز العصبي المركزي: الدماغ والحبل الشوكي

قاد تطور الجهاز العصبي إلى قدرة على نشاط ارتباطي -السيطرة على الأفعال المعقدة.

- تطور الجهاز العصبي من شبكة عصبية، مكونة من أعصاب مترابطة، إلى حبال عصبية ذات وصلات عصبية، وإلى تطور للمراكز العصبية (شكل 44-19).
- لدماغ الفقريات ثلاثة أقسام: خلفي، وأوسط، وأمامي (الشكل 44-20).
- ينسق الدماغ الخلفي الأفعال الانعكاسية الحركية.
- يستقبل الدماغ الأوسط المعلومات البصرية ويعالجها.
- يستجيب الدماغ الأمامي للشم، ويقسم إلى الدماغين: البيني والطرفي.
- يتألف الدماغ البيني من المهاد، الذي يكامل وينقل المعلومات الحسية، وتحت المهاد الذي يسيطر على إفرازات الغدة النخامية.
- الدماغ الطرفي في الثدييات يدعى المخ، وهو مركز لإيجاد العلاقات والترابط والتعلم (الجدول 44-3).
- يقسم الدماغ في الإنسان إلى نصف كرة أيمن وأيسر يرتبطان عن طريق الجسم الصلب (الشكل 44-22).
- يقسم كل نصف كرة مخ إلى فص: أمامي، وجداري، وصدغي، وقفوي (الشكل 44-23).
- يستقبل كل نصف كرة مخ معلومات حسية واردة من الجانب المقابل للجسم، ويسيطر على أنشطة ذلك الجانب نفسه.
- يحتوي المخ قشرتين: حركية أساسية، وأخرى حسية بدنية أساسية (الشكل 44-24).
- تتسلّم العقد القاعدية معلومات حسية واردة من مسالك عصبية صاعدة، وتصدر أوامر حركية عبر الحبل الشوكي.
- يتكون الجهاز الطرفي من تحت المهاد، وقرن آمون، والأجسام اللوزية. وهو مسؤول عن الحالات العاطفية.
- يمكن السيطرة على الأعمال المعقدة للدماغ في مناطق معينة منه.
- قد تخزن الذاكرة قصيرة الأمد على هيئة تهيج عصبي آني، في حين تتضمن الذاكرة طويلة الأمد تغيرات تركيبية في الوصلات العصبية.
- الأفعال الانعكاسية هي حركات غير إرادية مفاجئة للعضلات (الشكل 44-27 والشكل 44-28).

44-5 الجهاز العصبي الطرفي: العصبونات الحسية والحركية

الجهازُ العصبي الطرفي مجموعةٌ من المحاور، وتجمعات من أجسام الخلايا العصبية تدعى العقد العصبية موجودة خارج الجهاز المركزي.

- تدخل المحاور الحسية السطح الظهري للحبل الشوكي، فتشكل الجذر الظهري للعصب الشوكي.
- تغادر المحاور الحركية السطح البطني للحبل الشوكي، وتشكل الجذر البطني للأعصاب الشوكية.
- تجتمع أجسام العصبونات الحسية خارج الحبل الشوكي، وتشكل عقد الجذر الظهري.
- أجسام العصبونات الحركية تقع في الحبل الشوكي نفسه.
- تنبه العصبونات الحركية البدنية العضلات الهيكلية استجابة لأوامر واعية وأفعال انعكاسية لا إرادية.
- الوظائف اللاإرادية يسيطر عليها الجهاز العصبي الذاتي.
- تنشأ العصبونات قبل العقدية الودية من المناطق الصدرية والقطنية للحبل الشوكي، وتتشابك في عقد ذاتية خارج الحبل الشوكي (الشكل 44-30).
- تنشأ العصبونات قبل التشابكية نظير الودية من الدماغ، ومن المنطقة العجزية للحبل الشوكي، وتنتهي في عقد تقع قريبة أو داخل الأعضاء الداخلية الهدف (الشكل 44-13 والجدول 44-5).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. الوصف الأفضل للحالة الكهربائية لعصبون وقت الراحة هو:
   أ. داخل العصبون مشحون بشحنة سالبة أكثر من خارجه.
   ب. خارج العصبون مشحون بشحنة سالبة أكثر من داخله.
   جـ. لداخل العصبون وخارجه الشحنة الكهربائية نفسها.
   د. تتسرب أيونات بوتاسيوم إلى العصبون وقت الراحة.
2. واحد مما يأتي لا يمكن السيطرة عليه بالأفكار الواعية:
   أ. العصبونات الحركية. ب. الجهاز العصبي البدني.
   جـ. الجهاز العصبي الذاتي. د. العضلات الهيكلية.
3. استجابتا الكرِّ أو الفرِّ يُسيطر عليهما عن طريق:
   أ. القسم الودي للجهاز العصبي.
   ب. القسم نظير الودي للجهاز العصبي.
   جـ. تحرر أستيل كولين من العصبونات بعد العقدية.
   د. الجهاز العصبي البدني.
4. تصور أنك تُجري تجربة على حركة الأيونات عبر الأغشية العصبية. الذي يؤدي دورًا في تقرير تركيز التوازن للأيونات عبر هذه الأغشية هو:
   أ. فروق تركيز الأيونات.
   ب. الفروق في درجة الحموضة للأيونات.
   جـ. الفروق الكهربائية للأيونات.
   د. أ + جـ.
5. مضخة صوديوم –بوتاسيوم:
   أ. ليست مطلوبة لإطلاق جهد الفعل.
   ب. مهمة لإدامة جهد الراحة على المدى الطويل.
   جـ. مهمة فقط عند التشابك العصبي.
   د. تستخدم لتحفيز الجهود المتدرجة.
6. تثبط مادة بوتوكس، وهي مشتقة من سموم البكتيريا الوشيقية المسببة للتسمم الغذائي، تحرر أستيل كولين من المفصل العصبي العضلي. يمكن لهذه المعالجة الغريبة أن تنتج آثارها التجميلية المرغوبة في:
   أ. تثبيط الفرع نظير الودي للجهاز الذاتي.
   ب. تثبيط الفرع الودي للجهاز الذاتي.
   جـ. إحداث شلل في عضلات الوجه ما يقلل تجاعيد الوجه.
   د. إحداث انقباض في عضلات الوجه، حيث يُشد الجلد بقوة، وتختفي التجاعيد.
7. فيما يأتي قائمة بمكونات التشابك الكيميائي. في واحدة مما يأتي قد يؤدي حدوث الطفرة إلى أثر في استقبال الرسائل فقط، لا على تحرر الناقل أو على الاستجابة:
   أ. بروتينات الغشاء في الخلية بعد التشابكية.
   ب. بروتينات في الخلية قبل التشابكية.
   جـ. بروتينات سيتوبلازمية في الخلية بعد التشابكية.
   د. أ + ب.
8. النواقل العصبية المثبطة:
   أ. تزيد استقطاب الأغشية بعد التشابكية.
   ب. تزيد استقطاب الأغشية قبل التشابكية.
   جـ. تزيل استقطاب الأغشية بعد التشابكية.
   د. تزيل استقطاب الأغشية قبل التشابكية.
9. افترض أنك وخزت أصبعك بدبوس حاد، وأن المنطقة المتأثرة صغيرة جدًا، بحيث أُطلق مستقبل واحد للألم، لكن المستقبل ينطلق بشكل متكرر وبمعدل سريع (مؤلم). يعد هذا مثالًا على:
   أ. تجميع زماني. ب. تجميع مكاني.
   جـ. تعوُّد. د. إعادة استقطاب.
10. هب أنك تُشرِّح جرذًا نفق بهدوء في أثناء نومه بعد تقدمه في العمر. التركيب الذي لا تتوقع وجوده في دماغ الجرذ هو:
   أ. الدماغ الأمامي. ب. الدماغ الأوسط.
   جـ. الدماغ الخلفي. د. الحبال العصبية البطنية.
11. المادة البيضاء_____ والمادة الرمادية_____
   أ. مكونة من محاور، مكونة من أجسام الخلايا وزوائدها الشجرية.
   ب. مغمدة، غير مغمدة.
   جـ. موجودة في الجهاز المركزي، أيضًا موجودة في الجهاز المركزي.
   د. كل ما ذكر صحيح.
12. الفعل الانعكاسي الوظيفي يتطلب:
   أ. عصبونًا حسيًّا، وعصبونًا حركيًّا فقط.
   ب. عصبونًا حسيًّا، ومهادًا، وعصبونًا حركيًّا.
   جـ. قشرة مخية، وعصبونًا حركيًّا.
   د. قشرة مخية، ومهادًا فقط.
13. بينما تجلس بهدوء لتقرأ هذه الجملة، يكون جزء الجهاز العصبي الأكثر نشاطًا هو:
   أ . العصبي البدني. ب. العصبي الودي.
   جـ. العصبي نظير الودي. د . لا شيء مما ذكر.
14. المستقبلات المزدوجة مع بروتين G ذات علاقة بالجهاز العصبي من حيث إنها:
   أ. تسيطر على تحرر النواقل العصبية.
   ب. تسيطر على فتح قنوات Na^+ وإغلاقها في أثناء جهد الفعل.
   جـ. تسيطر على فتح قنوات K^+ وإغلاقها في أثناء جهد الفعل.
   د. تعمل بوصفها مستقبلات للنواقل العصبية على الخلايا بعد التشابكية
15. في أثناء جهد الفعل فإن طور:
   أ. الارتفاع سببه تدفق Na^+ للداخل. ب. الهبوط سببه تدفق K^+ للداخل.
   جـ. الهبوط سببه خروج K^+ للخارج. د. أ + جـ.

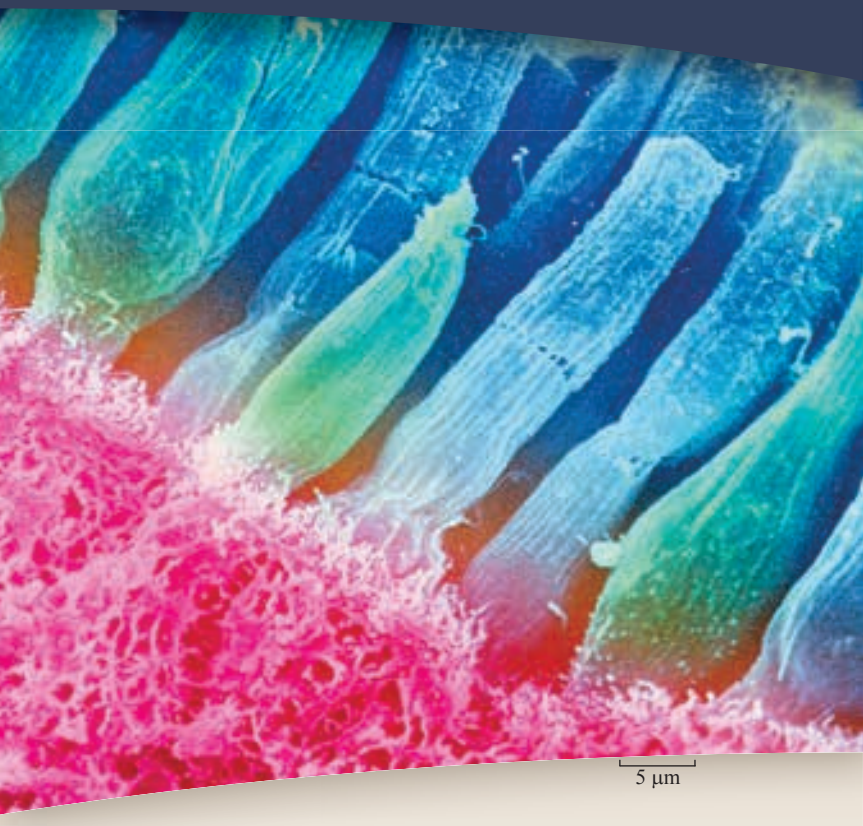
أسئلة تحدٍّ

1. تغلق مادة رباعي إيثيل الأمونيوم قنوات K^+ المبوبة بفرق الجهد. ما أثر هذه المادة المتوقع في جهود الفعل التي ينتجها عصبون؟ وإذا كان ممكنًا إضافتها بشكل انتقائي لعصبون قبل تشابكي يحرر ناقلًا عصبيًّا مهيجًا، كيف ستغير المادة الأثر التشابكي لذلك الناقل العصبي في الخلية بعد التشابكية؟
2. صِف الحالة التي تكون عليها قنوات Na^+ و K^+ في كل من الأطوار الآتية: الارتفاع، والهبوط، والتجاوز.
3. صِف الخطوات المطلوبة لإنتاج جهد بعد تشابكي مهيج. كيف يمكن أن تختلف هذه الخطوات عند تشابك مثبط ؟
4. لاحظت أن صديقك الذي يحب الكافيين بدأ يشكو أخيرًا أنه مضطر إلى شرب المشروبات المحتوية على الكافيين أكثر مما اعتاد عليه. ولكونك طالبًا مُجدًّا في الأحياء، أخبرته بأنّ ذلك أمر متوقع. كيف تفسر ذلك؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

الفصل 45

الأجهزة الحسّيّة
Sensory Systems



مقدّمة

تصل الإشارات الواردة من العصبونات الحسّيّة جميعها إلى الجهاز العصبي المركزي بالشّكل نفسه، أيّ على شكل جهود فعل. وتتسلَّم العصبونات الحسّيّة الإشارات الواردة من تشكيلة مختلفة الأنواع من الخلايا المستقبلة الحسّيّة كالْعِصِيّ والمخاريط الموجودة في عيون الْفقريّات الموضحة في صورة المجهر الإلكتروني المبينة جانبًا. تقود عصبونات حسية مختلفة إلى مناطق مختلفة من الدّماغ، ولهذا فهي مرتبطة بإحساسات مختلفة. تعتمد شدة الإحساس على تكرار جهود الفعل التي تنقلها العصبونات الحسّيّة. ويميز الدّماغ غروب الشّمس، من سيمفونية موسيقية، من ألم يتلاشى، فقط بدلالة هوية العصبون الحسّيّ الذي ينقل جهود الفعل ومن تكرار هذه السّيّالات. وهكذا، فإذا نُبه العصب السمعي بصورة اصطناعية، فإنّ الدّماغ يدرك هذا التنبيه على أنه صوت. ولكن إذا نبّه العصب البصري اصطناعيًّا بالطريقة وبالدرجة نفسها، فإنّ الدّماغ يدرك ذلك على أنه ومضة من ضَوء.

في هذا الفصل، سنتناول الأجهزة الحسّيّة في الْفقريّات بشكل أساسي. ونقارن بعض هذه الأجهزة مع نظيراتها في اللافقريات أيضًا.

موجز المفاهيم

45-1 نظرة عامة على المستقبلات الحسّيّة

- *ترصد المستقبلات الحسّيّة الْمنبِّهات الْخارجيّة والدّاخليّة.*
- *يمكن تصنيف المستقبلات في ثلاث مجموعات.*
- *تُنقل المعلومات الحسّيّة في عملية ذات خطوات أربع.*
- *يتضمن تحويل الإشارة الحسّيّة قنوات أيونية مبوبة.*

45-2 المستقبلات الآلية: اللّمس والضّغط

- *تحذر مستقبلات الألم الجسم من أذى وقع، أو على وشك الوقوع.*
- *ترصد مستقبلات مختلفة اللّمس بناء على شدته.*
- *ترصد المستقبلات الخاصة طول العضلة ودرجة توترها.*
- *مستقبلات الضّغط ترصد ضغط الدم.*

45-3 السّمع والاهتزاز ورصد وضع الجسم

- *يرصد الخط الجانبي في الأسماك الاهتزازات منخفضة التردد.*
- *تركيب الأذن متخصص في رصد الاهتزاز.*
- *يحدث تحويل الإشارة السمعية في القوقعة.*
- *بعض الْفقريّات لديها القدرة على الملاحة عن طريق الصّوت.*
- *وضع الجسم وحركته ترصدها أجهزة مرتبطة بأجهزة السّمع.*

45-4 المستقبلات الكيميائية: الذّوق والشّم ودرجة الحموضة (درجة الأسّ الهيدروجيني)

- *يرصد التّذوّق الغذاء المحتمل ويحلله.*
- *يستطيع الشّم أن يتعرف عددًا كبيرًا من الجزيئات المعقدة.*
- *ترصد المستقبلات الكيميائية الدّاخليّة درجة الحموضة (pH) وخصائص أخرى.*

45-5 الرؤية

- *ترصد الرؤية الضّوء وتغيراته من على بعد.*
- *مستقبلات الضّوء في الْفقريّات هي خلايا الْعِصِيّ وخلايا المخاريط.*
- *تُعالج المعلومات البصرية في القشرة المخية.*

45-6 تنوع الخبرات الحسّيّة

- *بعض الأفاعي لها مستقبلات قادرة على رصد الأشعة تحت الحمراء.*
- *بعض الْفقريّات تستطيع الإحساس بالتيارات الكهربائية.*
- *ترصد بعض المخلوقات الحقول الْمغناطيسيّة.*

1-45 نظرة عامة على المستقبلات الحسّيّة

عند التفكير في المستقبلات الحسّيّة، يتبادر إلى الذهن حواس البصر، والسّمع، والتّذوّق، والشّم، واللّمس – أو الحواس التي تزودنا بمعلومات عن بيئتنا. المعلومات الْخارجيّة هي بالتأكيد مهمة للبقاء، ولنجاح الحيوانات – لكن المستقبلات الحسّيّة تزودنا أيضًا بمعلومات عن البيئة الدّاخليّة، مثل درجة شدّ العضلات، ووضع الجسم وضغط الدم. وسنلقي نظرة عامة، في هذا الجزء على أنواع المستقبلات وكيفية عملها.

الجدول 1-45 تحويل الإشارات الحسّيّة في الْفقريّات

المنبه	المستقبل	الموقع	التركيب	عملية تحويل الإشارة
الاستقبال الحسّيّ الداخلي				
درجة الحرارة	مستقبلات حرارة ومستقبلات برودة.	الجلد، تحت المهاد	نهايات عصبية حرة	التّغيّر في درجة الحرارة يفتح أو يغلق قنوات أيونية في الغشاء.
اللّمس	حويصلات ميسنر، مستقبلات جراب الشعر، خلايا ميركلّ، حويصلات روفيني.	طلائية الجلد	نهايات عصبية مع محفظة مطاطة	التّغيّر السريع أو الممتد في الضّغط يُغير شكل الغشاء.
الاهتزاز	حويصلات باسيني	عميقة ضمن الجلد	نهايات عصبية مع محفظة مطاطة	التّغيّر الحاد في الضّغط يغير شكل الغشاء.
الألم	مستقبلات الألم	في كلّ الجسم	نهايات عصبية حرة	المواد الكيميائية أو التّغيّرات في الضّغط أو في درجة الحرارة تفتح أو تغلق قنوات أيونية في الغشاء.
شدّ العضلات	مستقبلات الشدّ	ضمن العضلات	نهايات عصبية حلزونية ملتفة حول مغزل العضلة	شدّ المغزل يؤدي إلى تغير في شكل الغشاء.
ضغط الدم	مستقبلات الضّغط	الأفرع الشريانية	نهايات عصبية فوق طبقة رقيقة من جدار الشريان	يؤدي شدّ جدار الشريان إلى تغير شكل الغشاء.
الاستقبال الْحسّيّ الخارجي				
الجاذبية	حويصلات التّوازن	الحجرات الْخارجيّة للأذن الدّاخليّة	حصى الأذن وخلايا شعرية	يُغير حصى الأذن من شكل الخلايا الشعرية.
الحركة	الكؤيس	القنوات نصف الهلالية في الأذن الدّاخليّة	مجموعة من الخلايا الشعرية	حركة السائل تغير في شكل الخلايا الشعرية.
	عضو الخط الجانبي	ضمن تجاويف على سطح جسم السمكة	مجموعة من الخلايا الشعرية	حركة السائل تغير في شكل الخلايا الشعرية.
التّذوّق	خلايا براعم التّذوّق	الفم، جلد الأسماك	مستقبلات كيميائية: خلايا طلائية ذات خملات دقيقة	ترتبط المواد الكيميائية بمستقبلات في الغشاء.
الشّم	عصبونات شمية	الممرات الأنفية	مستقبلات كيميائية: عصبونات مهدبة	ترتبط المواد الكيميائية بمستقبلات في الغشاء.
السمع	عضو كورتي	قوقعة الأذن الداخلية	خلايا الشعر بين الغشاء القاعدي والغشاء السقفي	تحرك أمواج الصوت في السائل الشعر وتسبب انثناء الأغشية.
البصر	خلايا الْعِصِيّ والمخاريط	شبكية العين	تشكيلة من الصبغات الحساسة للضوء	يحفِّز الضّوء عملية تؤدي إلى غلق قنوات أيونية.
الحرارة	عضو النقرة	وجه الأفعى	مستقبلات درجة الحرارة في حجرتين	مستقبلات تقارن درجة حرارة السطح مع الحجرتين الداخليتين.
الكهرباء	حويصلات لورنزيني	ضمن جلد الأسماك	حويصلات مغلقة ذات توزيع غير متناظر للأيونات	تغير الحقول الكهربائية توزيع الأيونات على الأغشية.
الْمغناطيسيّة	غير معروفة	غير معروف	غير معروف	يحفِّز الانحراف في المجال المغناطيسي سيالات عصبية.

obeikandl.com

ترصد المستقبلات الحسّيّة المُنبِّهات الخارجيّة والدّاخليّة

المستقبلات الخارجيّة Exteroceptors هي المستقبلات التي تحس بالمُنبِّهات التي تنشأ في البيئة الخارجيّة. نشأت حواس الفقريّات الخارجيّة جميعها تقريبًا في الماء قبل أنْ تغزو الفقريّات اليابسة. نتيجة لذلك، فإنّ كثيرًا من حواس فقريات اليابسة تدرك وتؤكد المُنبِّهات التي تنتقل جيدًا في الماء، وذلك باستخدامها لمستقبلات احتفظت بها عند الانتقال من المحيط إلى اليابسة. فالسّمع في الفقريّات مثلًا، يحوّل المُنبِّهات المحمولة بالهواء إلى منبهات محمولة بالماء باستعمالها مستقبلات شبيهة بتلك التي نشأت أصلًا في الماء.

هناك القليل فقط من الأنظمة الحسّيّة للفقريات التي تعمل جيدًا في الماء، كالأعضاء الكهربائية في الأسماك، لا تستطيع العمل في الهواء، ولا توجد بين فقريات اليابسة. في المقابل، فإنّ بعض الفقريّات التي تقطن اليابسة لها أنظمة حسية لا تستطيع العمل في البيئة المائية، كرصد الأشعة تحت الحمراء مثلًا.

ترصد **المستقبلات الدّاخليّة Interoceptors** المُنبِّهات التي تنشأ من داخل الجسم. ترصد المستقبلات الدّاخليّة هذه المُنبِّهات ذات العلاقة بطول العضلات، ودرجة توترها، ووضع أطراف الجسم، والألم، وكيمياء الدم، وحجم الدم وضغطه، ودرجة حرارة الجسم. كثير من هذه المستقبلات أبسط من تلك التي ترصد البيئة الخارجيّة، ويُعتقد أنها أكثر شبهًا بالمستقبلات الحسّيّة البدائية. فيما تبقى من هذا الفصل، سوف نناقش الأنواع المختلفة من المستقبلات الخارجيّة والدّاخليّة بناءً على نوع المنبه الذي تخصّص كلّ منها في رصده (الجدول 45-1).

يمكن تصنيف المستقبلات في ثلاث مجموعات

تختلف المستقبلات الحسّيّة بالنسبة إلى طبيعة المنبه البيئي الذي يحفِّز نهاياتها الشجرية بأفضل صورة. وبشكل عام، يمكننا تمييز ثلاث مجموعات من المستقبلات:

1. **المستقبلات الآلية Mechanoreceptors** التي تنبهها القوى الآلية مثل الضّغط. وهذه تشمل مستقبلات اللّمس، والسّمع، والتّوازن.
2. **المستقبلات الكيميائية Chemoreceptors** التي ترصد المواد الكيميائية أو التغيرات الكيميائية، فحواس الشّم والتّذوّق تعتمد على هذا النوع من المستقبلات.
3. **المستقبلات التي ترصد الطاقة Energy - detecting receptors** وتستجيب للطاقة الكهرومغناطيسية وللحرارة. فمستقبلات الضّوء في العين ترصد طاقة الضّوء، وكذلك مستقبلات الحرارة التي توجد في بعض الزّواحف.

أبسط المستقبلات الحسّيّة هي نهايات عصبية حرة تستجيب لانثناء أو لشد غشاء العصبون الحِسّيّ نتيجة للتغيرات في درجة الحرارة، أو في المواد الكيميائية، كالأكسجين في السائل خارج الخلايا. هناك مستقبلات حسية أخرى أكثر تعقيدًا تتضمن ارتباطًا بين العصبونات الحسّيّة وخلايا طلائية متخصصة.

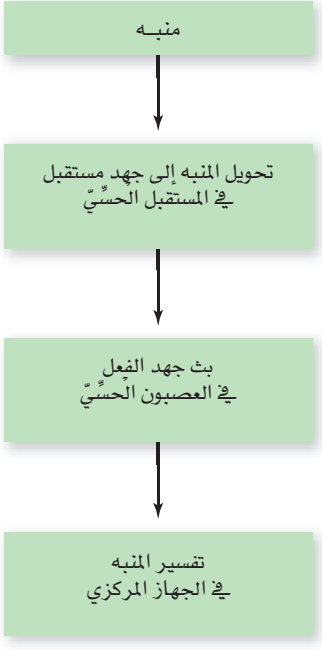
تُنْقَلُ المعلوماتُ الحسّيّة في عملية ذات خطوات أربع

تنقل المعلومات الحسّيّة التي تلتقطها العصبونات الحسّيّة إلى الجهاز العصبي المركزي، حيث يتم إدراك السّيّالات في عملية تتضمن أربع خطوات (الشكل 45 - 1):

1. التنبيه. يقع المنبه الفيزيائي على عصبون حسّيّ، أو على مستقبل حسّيّ يرتبط معه، ولكنه منفصل عنه.
2. التّحويل. تتحول طاقة المنبه إلى جهود متدرجة في الزوائد الشجرية للعصبون الحِسّيّ.
3. البثّ. تتطور جهود فعل في محور العصبون الحِسّيّ، ثم تنقل إلى الجهاز المركزي عبر مسلك عصبي وارد.
4. التّفسير. ينشئ الدّماغ إدراكًا حسيًّا من الأحداث الكهروكيميائية التي تنتج عن التنبيه الوارد. ونحن ندرك الحواس الخمس بأدمغتنا، وليس بأعضاء الإحساس.

يتضمن التّحويل الإشارة الحسّيّة قنوات أيونية مبوبة

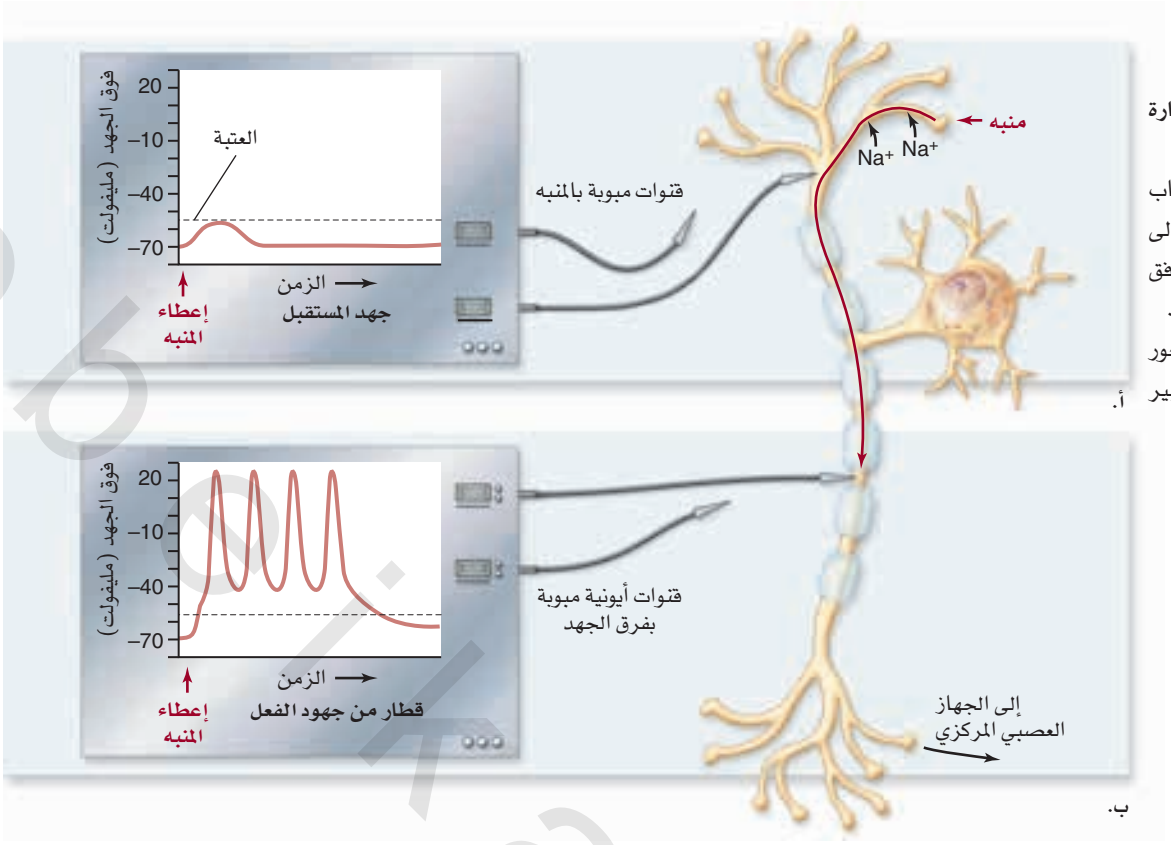
تستجيب الخلايا الحسّيّة للمنبهات؛ لأنها تمتلك **قنوات أيونية مبوبة بالمنبه Stimulus-gated ion channels** في أغشيتها. فالمُنبِّهات الحسّيّة تجعل هذه القنوات الأيونية تفتح أو تغلق بناء على النظام الحِسّيّ ذي العلاقة. في معظم الحالات، يُنتج المنبه الحِسّيّ إزالة استقطاب في خليّة المستقبل مناظرة للجهد بعد التشابكي المهيج (وُصِف في الفصل الـ 44) الذي ينتج في الخليّة بعد التشابكية استجابة لناقل عصبي. تدعى إزالة الاستقطاب التي تحدث في المستقبل الحِسّيّ



الشكل 45-1

الطريق الذي تسلكه المعلومات الحسّيّة. تُحول المُنبِّهات الحسّيّة إلى جهد المستقبل الذي يستطيع أن يطلق جهود فعل من العصبون الحِسّيّ تنتقل إلى الدّماغ، حيث تُفسر.

Obeikandl.com



الشكل 45-2

الأحداث في أثناء تحويل الإشارة الحسّيّة.

أ. تؤدي إزالة استقطاب النهايات العصبية الحرة إلى جهد مستقبل ينتشر بتدفق موضعي للتيار نحو المحور.

ب. تنتج جهود الفعل في المحور استجابة لجهد مستقبل كبير بما فيه الكفاية.

عند **التنبيه جهد المستقبل Receptor potential** (الشكل 45-2أ).

جهدُ المستقبل متدرِّجٌ، مثله مثل الجهد بعد التشابكي المهيج؛ فكلما كان المنبه الْحسِّيّ أكبر كانت درجة إزالة الاستقطاب أكبر. كذلك يتضاءل حجم جهد المستقبل بالابتعاد عن مصدر التنبيه، وهذا يمنع الْمنبِّهات الصغيرة ليست ذات العلاقة من الوصول إلى جسم الخليّة الحسّيّة. وإذا كان جهد المستقبل أو تجميع جهود المستقبل كبيرًا بدرجة كافية لإنتاج إزالة استقطاب تصل حد العتبة، فإنّ جهد فعل ينتج ويسري على طول محور العصبون الْحسِّيّ إلى الجهاز المركزي (الشكل 45-2ب).

وكلما كان المنبه الْحسِّيّ أقوى، كانت درجة إزالة استقطاب جهد المستقبل أكبر، وكان تكرار جهود الفعل الناتجة أعلى (تذكر أنَّ تكرارَ جهود الفعل، وليس تجميعها مسؤولٌ عن نقل معلومات عن شدة المنبه).

وبشكل عام، توجد علاقة لوغاريتمية بين شدة المنبه وتكرار جهد الفعل، فمثلا يُنتج منبه حسي معين أقوى بعشر مرات من منبه حسي آخر جهود فعل تكرارها ضعف تلك التي ينتجها المنبه الأضعف. تسمح هذه العلاقة للجهاز العصبي المركزي بتفسير قوة المنبه الْحسِّيّ بناء على تكرار الإشارات القادمة.

تنقل المستقبلات الحسّيّة المعلومات عن البيئة (المستقبلات الْخارجيّة) وعن حالة الجسم الداخلية (المستقبلات الدّاخليّة). يمكن تقسيم نوعي المستقبلات إلى مستقبلات آلية، وكيميائية، ومستقبلات ترصد الطاقة. تكرار جهود الفعل الصادرة من المستقبلات الحسّيّة يُعلم الجهاز المركزي عن شدة المنبه.

2-45 المستقبلات الآلية: اللّمس والضّغط

على الرّغم من أن المستقبلات الموجودة في الجلد، وتدعى **مستقبلات جلدية Cutaneous receptors** تُصنّف على أنها مستقبلات داخلية، إلا أنها تستجيب لمنبهات على الحدود بين البيئتين الْخارجيّة والدّاخليّة. تخدم هذه المستقبلات بوصفها أمثلة جيدة على تخصص المستقبل في التركيب والوظيفة، حيث تستجيب للحرارة، والبرودة، والألم، واللّمس، والضّغط. وسنناقش هنا الألم واللّمس والضّغط التي ترصدها المستقبلات الجلدية الآلية. أما الحرارة والبرودة فستُناقَشُ في جزء لاحق.

تحذّر مستقبلاتُ الألم الجسمَ من أذى وقع، أو على وشك الوقوع

يُدرَك المنبه الذي يسبب أو على وشك التسبب في أذى للأنسجة على أنه ألم. وتُدعى المستقبلاتُ التي تنقل سيالات تُدرك على أنها ألم **مستقبلات الألم Nociceptors** حيث سميت هكذا لأنها حساسة للمواد المؤذية والمؤلمة إضافة إلى تهتك الأنسجة. وعلى الرّغم من وجود مستقبلات ألم نوعية، فإنّ كثيرًا من المستقبلات الحسّيّة تستطيع أن تنتج إدراكًا للألم في الدّماغ إذا ما نُبِّهَتْ بقوة كبيرة.

تتكون معظم مستقبلات الألم من نهايات عصبية حرة تنتشر في الجسم، وبشكل خاص قرب السطوح، حيث يكون احتمال وقوع الأذى كبيرًا. قد تستجيب مستقبلات ألم مختلفة لدرجات الحرارة المتطرفة، وللتنبيه الآلي الشديد جدًا مثل اصطدام قوي، ولمواد كيميائية محددة في السائل خارج الخلوي، بما في ذلك بعض المواد التي تحررها الخلايا المصابة. تختلف عتبة هذه الخلايا الحسّيّة؛ فبعض مستقبلات الألم حساسة فقط لتهتك الأنسجة الفعلي، في حين يستجيب بعضها الآخر قبل حدوث تلف الأنسجة.

القنوات الأيونية الآنية لجهد المستقبل

يمكن أن يعزى بعض أنواع تلف الأنسجة إلى درجات الحرارة المتطرفة، وفي هذه الحالة، أصبحت التفاصيل الجزيئية لكيفية إحداث الْمنبِّهات المؤذية لإحساس الألم واضحة لدينا، إذ يمكن تنبيه طائفة من بروتينات القنوات الأيونية الموجودة في مستقبلات الألم، تُدعى قنواتٍ أيونية آنية لجهد المستقبل، بدرجة الحرارة ما ينتج تدفقًا للأيونات الموجبة نحو الداخل، صوديوم وكالسيوم بشكل أساسي. يُسَبِّبُ تيارُ إزالة الاستقطاب هذا إطلاقَ جهود فعل من العصبون الْحسِّيّ، ما يؤدي إلى تحرر الناقل العصبي جلوتاميت، وإلى حدوث جهد بعد تشابكي تهيجي في العصبونات في الحبل الشوكي، ويسبب استجابة الألم في النهاية.

وجدت قنوات أيونية آنية لجهد المستقبل تستجيب للحرارة والبرودة، ووجدت فروق في حساسية هذه القنوات الآنية لدرجة التّغيّر في الحرارة، فبعضها يستجيب فقط لتغيرات في الحرارة تتلف الأنسجة، والآخر يستجيب لتغيرات طفيفة. وهكذا، فإننا نستطيع الاستجابة للإحساس بالحرارة والبرودة، إضافة إلى شعورنا بالألم الذي قد يصاحب الحرارة والبرودة المتطرفتين.

أولى القنوات الآنية لجهد المستقبل التي عُرفت تستجيب لمادة كابسيسن الموجودة في الفلفل الحار، وتستجيب للحرارة. ويفسر هذا سبب إحساسنا بالحرارة عندما نتناول الفلفل الحار إضافة إلى شعورنا بالألم. تستجيب كذلك قنوات آنية حساسة للبرودة لمادة المنثول، ما يفسر إحساس البرودة الذي نشعر به عند تناول هذه المادة (أقراص النعناع). يستطيع تنبيه القنوات الآنية لجهد المستقبل أنْ يُقَلِّلَ استجابة الجسم للألم بإضعاف حساسية العصبون الْحسِّيّ. تُفسر استجابة قتل الألم هذه سبب وجود مادة المنثول في شراب تخفيف السّعال (الكحة).

ترصد مستقبلاتُ الحرارة التغيراتِ في الحرارة

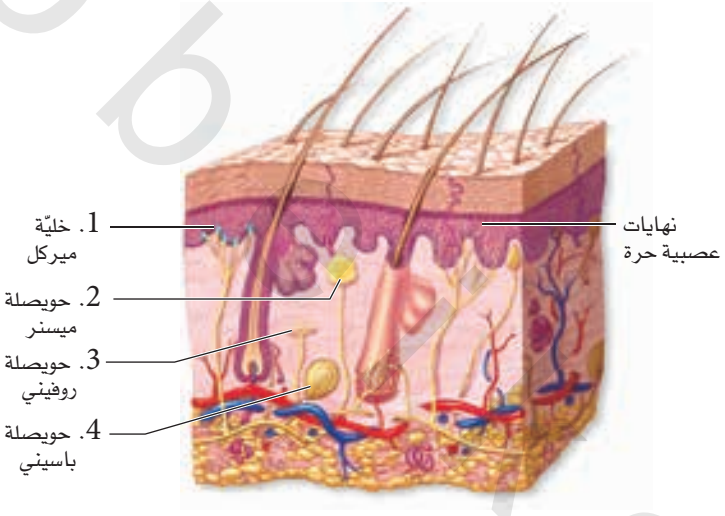
يحتوي الجلد على مجموعتين من **مستقبلات الحرارة Thermoreceptors** التي هي نهايات شجرية معراة للعصبونات الحسّيّة التي تكون حساسة للتغيرات في درجة الحرارة (مستقبلات الألم شبيهة بها في أنها تتكون من نهايات عصبية حرة). تحتوي مستقبلات الحرارة على قنوات أيونية آنية لجهد المستقبل تستجيب للحرارة والبرودة.

تُنبّه مستقبلات البرودة بانخفاض درجة الحرارة، وتثبط بالتسخين، في حين تُنبّه مستقبلات الدفء بارتفاع درجة الحرارة، وتُثبّط بالتبريد. تقع مستقبلات البرودة تحت البشرة مباشرة، وهي أكثر عددًا من مستقبلات الدِّفء بثلاث إلى أربع مرات. تقع مستقبلات الدِّفء بشكل نموذجي في الأدمة الأعمق.

توجد مستقبلات الحرارة كذلك ضمن تحت المهاد في الدّماغ، حيث ترصد درجة حرارة الدم الواصل إليها، ولهذا فهي تزود الجهاز المركزي بمعلومات عن درجة حرارة داخل (لبّ) الجسم، وتغير المعلومات القادمة من مستقبلات الحرارة في تحت المهاد من أيض الجسم، وتنبه استجابات تزيد أو تقلل من درجة حرارة لبّ الجسم بحسب الحاجة.

ترصد مستقبلات مختلفة اللّمس بناءً على شدته

توجد أنواع عدة من المستقبلات الآلية في الجلد، بعضها في الأدمة، والآخر في الأنسجة تحت الجلدية الواقعة تحتها (الشكل 45-3). تحتوي هذه المستقبلات على خلايا حسية بها قنوات أيونية تفتح استجابة لحدوث تشوه (إزاحة) آلي في الغشاء. وترصد المستقبلات أشكالًا مختلفة من الاتصال الفيزيائي المعروف **بحاسة اللّمس Touch**.



1. خليّة ميركل

مستقبلات مستمرة تقع بالقرب من سطح الجلد، وهي حساسة لضغط اللّمس ولطول مدة بقائه.

2. حويصلة ميسنر

مستقبلات حساسة للمس الخفيف، وتتركز في الجلد الحاف (ليس فيه شعر).

3. حويصلة روفيني

مستقبلات مستمرة تقع قرب سطح الجسم، وهي حساسة لضغط اللّمس ولطول مدة بقائه.

4. حويصلة باسيني

مستقبلات حساسة للضغط تقع عميقًا تحت الجلد، في الأنسجة تحت الجلدية.

الشكل 45-3

المستقبلات الحسّيّة في جلد الإنسان. المستقبلات الجلدية قد تكون نهايات عصبية حرة، أو زوائد شجرية حسية ترتبط مع تراكيب داعمة أخرى.

تتركز مستقبلات متخصصة مورفولوجيًّا تستجيب للمس الرقيق في مناطق كأطراف الأصابع والوجه. وهي تُستخدم لتحديد موقع المُنبِّهات الجلدية بدقة بالغة. يمكن أن تكون هذه المستقبلات آنية (تُحفز بشكل متقطّع) أو مستمرة (تحفز بشكل مستمر). أما المستقبلات الآنية، فتشمل مستقبلات جراب الشعرة، وحويصلات ميسنر التي توجد على سطوح لا تحتوي شعرًا كالأصابع، وراحة اليد، وحلمة الثّدي.

تتألف المستقبلات المستمرة من حويصلات روفيني في البشرة، ونهايات قبة اللّمس (أقراص ميركل) الواقعة قرب سطح الجلد. ترصد هذه المستقبلات طول مدة اللّمس، والدرجة التي يسلط بها. تقع مستقبلات آنية حساسة للضغط تدعى حويصلات باسيني عميقًا في الأنسجة تحت الجلدية. تتألف كلّ من هذه المستقبلات من نهاية محور وارد محاطة بمحفظة من طبقات متبادلة من خلايا نسيج ضام وسائل خارج خلوي. وعندما يُسَلَّطُ ضغطٌ مستمرٌّ على الحويصلة، فإنّ المحفظة المطاطية تمتصّ معظم الضّغط، فيتوقف المحور عن إنتاج سيالات. وهكذا ترصد حويصلات باسيني بداية الضّغط وانتهاءه فقط، كما قد يحدث بشكل متكرر عندما يُوضعُ جسمٌ متذبذبٌ على الجلد.

ترصد المستقبلاتُ الخاصة طولَ العضلة ودرجة توتُّرَها

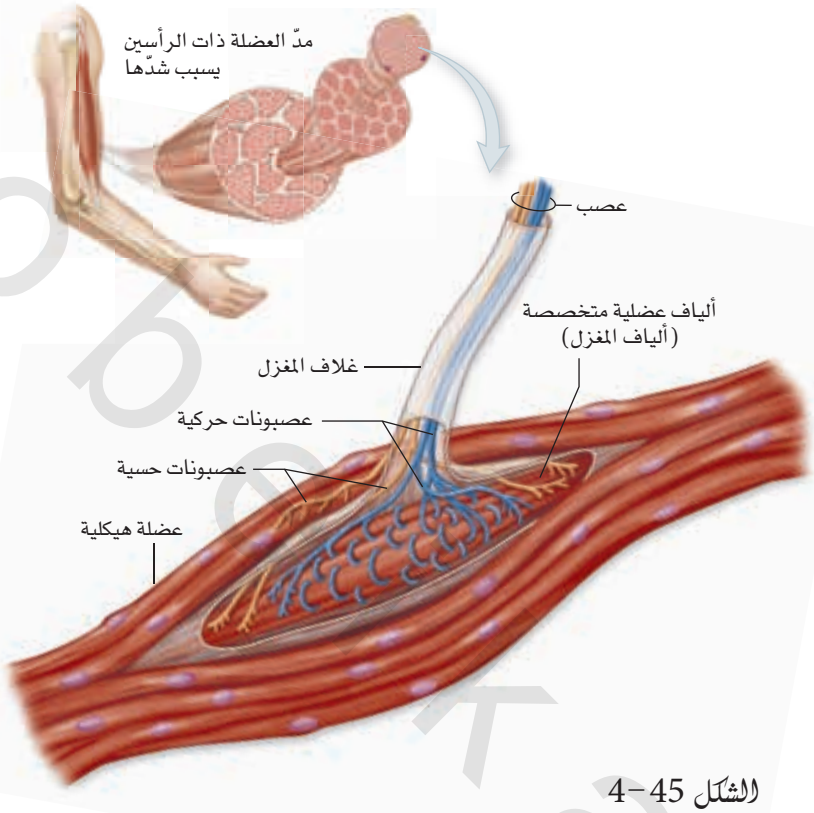
ينغرس **مغزل العضلة Muscle spindle** داخل العضلات الهيكلية للفقريات جميعها باستثناء الأسماك العظمية، وهو مستقبل شدّ حسي يمتد موازيًا لبقية ألياف العضلة (الشكل 45–4). يتألف كلّ مغزل من ألياف عضلية عدة رفيعة مغلقة معًا، ويغذيها عصبون حسّيٌّ يحفز عندما تشد العضلة، والمغزل بالضرورة.

يُدعى مغزلُ العضلة والمستقبلات الأخرى في الأوتار **والمفاصل المستقبلاتِ الخاصةَ Proprioceptors**. تقدّم هذه المستقبلات الحسّيّة معلومات عن الوضع النسبي، وعن حركة أجزاء جسم الحيوان. ينقل العصبون الْحسِّيّ جهود فعل إلى الحبل الشوكي، حيث يتشابك مع عصبون حركي جسمي يغذي العضلة نفسها. يشكل هذا المسلك **الفعل الانعكاسي لشد العضلة Muscle stretch reflex** وهو يشمل الفعل الانعكاسي لرجّة الركبة الذي وصفناه في (الفصل الـ 44). فعندما تُشَدُّ العضلةُ مدة قصيرة بضرب رباط صابونة الرِّجْلِ بمطرقة مطاطية فإنّ جهاز مغزل العضلة يُشَدُّ. ينغمر جهاز المغزل داخل العضلة، وهو يشد كما تُشد ألياف العضلة خارج المغزل. وتكون النتيجة حدوث جهد فعل يحفِّز العصبون الحركي الجسمي، ويجعل الرِّجْلَ تنتفض.

عندما تنقبض العضلة تسلط توترًا على الأوتار المتصلة بها. ويرصد **عضو جولجي في الوتر Golgi tendon organ**، وهو نوع آخر من المستقبلات الخاصة، هذا التوتر. فإذا أصبح التوتر عاليًا، فإنها تبدأ فعلًا انعكاسيًّا يثبط العصبون الحركي الذي يغذي العضلة. هذا السّلوك يضمن عدم انقباض العضلة بقوة كبيرة تؤدي إلى تلف الأوتار المرتبطة بها.

مستقبلاتُ الضّغط ترصد ضغطَ الدّم

يُرصَد ضغط الدم في موقعين رئيسين في الجسم: أحدهما في الجيب السباتي، وهو توسع للشريان السباتي الداخلي الأيمن والأيسر الذي يزود الدّماغ بالدم. أما الموقع الآخر فهو في القوس الأبهري، وهو ذلك الجزء من الأبهر القريب من نقطة خروجه من القلب. تحتوي جدرانُ الأوعية الدموية في كلا الموقعين شبكةً بالغة التفرع من عصبونات حسية واردة تدعى **مستقبلات الضّغط Baroreceptors** وهي ترصد توترَ أو درجةَ شدّ جدران الأوعية.



الشكل 45–4

كيف يعمل مغزل العضلة. مغزلُ العضلة مستقبلُ شَدٍّ مغمور داخل العضلة الهيكلية. يُطيل شدّ العضلة ألياف المغزل، وينبه النهايات الشجرية الحسّيّة الملتفة حوله. يدفع هذا العصبون الْحسِّيّ لإرسال سيالات إلى الجهاز العصبي المركزي، حيث تتشابك مع عصبونات بينية، وفي بعض الأحيان مع عصبونات حركية.

عندما ينخفض ضغط الدم، ينقص تكرار السّيّالات التي تنتجها مستقبلات الضّغط. يستجيب الجهاز المركزي لهذا الانخفاض في الإشارات الواردة بأنّ يحفِّز القسم الودي للجهاز العصبي الودي، مسببًا زيادة في معدل نبض القلب، وتضيقًا في الأوعية الدموية. يؤدي كلا الأثرين إلى رفع ضغط الدم ما يدعم الاتزان الداخلي. وتؤدي زيادة ضغط الدم إلى زيادة السّيّالات في مستقبلات الضّغط التي تقلل نشاط القسم الودي، وتنبه بصورة معاكسة نشاطَ القسم نظير الودي ما يقلل معدل نبض القلب، ويخفض ضغط الدم.

التشويه (الانحراف) الآلي للغشاء البلازمي للمستقبلات الآلية ينتج سيالات عصبية. تستجيب مستقبلات جلدية مختلفة للمس والضّغط والألم. بعض هذه المستقبلات هي نهايات عصبية معراة، وأخرى لها تراكيب داعمة. تُنبه القنوات الأيونية الآنية لجهد المستقبل عن طريق الحرارة والبرودة، فيزال استقطاب العصبون الْحسِّيّ. توجد هذه القنوات أيضًا في مستقبلات الحرارة في الجلد وفي مواقع أخرى. ترصد مستقبلات الحرارة هذه التغيرات في طاقة الحرارة، وتُنتج استجابات لاستعادة الاتزان الداخلي. ترصد المستقبلات الخاصة طول العضلة، فتمنع زيادة شدها. ومستقبلات الضّغط ترصد ضغط الدم ضمن الشرايين.

3-45 السّمع، والاهتزاز، ورصد وضع الجسم

يتـمّ رصد أمواج الصّـوت **أو السّمع Hearing** بصورة أفضـل في الماء منه في الهـواء؛ لأنّ المـاء ينقل أمواج الضّغـط بصورة أكثر كفاءة. وعلـى الرّغم من هذا القصور، فإنّ السّمع يُستخدمُ بشكل واسع من قِبَلِ حيوانات اليابسة لرصد بيئاتها، وللتواصـل مع أفـراد النـوع وتحرّي مصـادر الخطـر المحتملة. تنتقـل الْمنبِّهات الصوتيـة مسافـة أبعد وبسرعـة أكبر مـن الْمنبِّهـات الكيميائية. لكـن الْمنبِّهات السّمعيّة وحدها لا تقدم الكثير من المعلومات عن المسافات.

ينتج الصّوت من اهتزاز أو أمواج تنتقل خلال وسط ما كالماء أو الهواء. ويصبح رصد أمواج الصّوت ممكنًا من خلال عمل مستقبلات آلية متخصصة كانت قد تطورت أصلًا في المخلوقات المائية. وإن الخلايا ذات العلاقة برصد الصّوت ترتبط تطوريًّا بأنظمة الإحساس بالجاذبية التي سنناقشها في نهاية هذا الجزء.

يرصدُ نظام الخطّ الجانبيّ في الأسماك الاهتزازاتِ منخفضةَ التّردّد

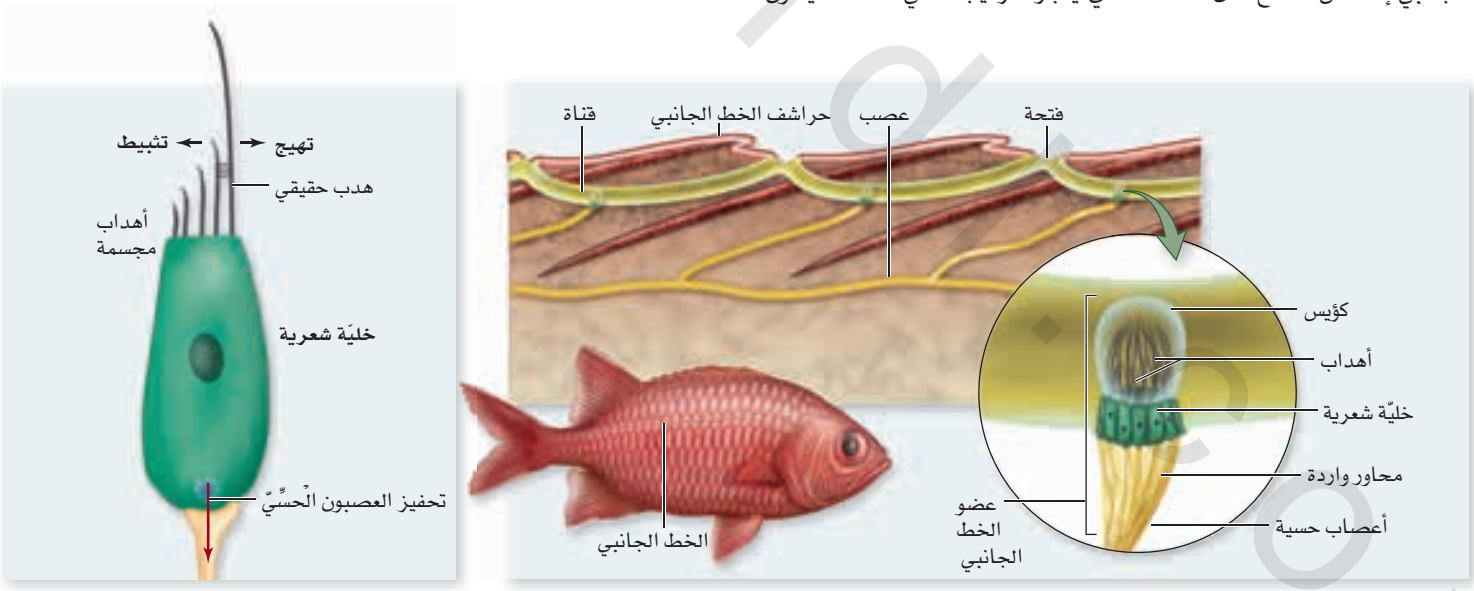
يقدم **نظام الخط الجانبي Lateral line system** في الأسماك، إضافة إلى السّمع، نوعًا من «اللّمس البعيد» فيمكنها من الإحساس بالأجسام التي تعكس أمواج الضّغط والاهتزازات منخفضة التردد. يمكّن هذا السمكةَ من رصد فريستها، ومن السباحة بتناغم مع بقية «قطيعها» مثلًا. ويمكّن سمكة الكهوف العمياء من الإحساس ببيئتها برصد التغيرات في نمط تدفق الماء الذي يمرّ على مستقبلات الخط الجانبي.

يوجد نظام الخط الجانبي في يرقات البرمائيات، ولكنه يُفْقَدُ في أثناء التّحوّل، وهو لا يوجد في أيّ من فقريات اليابسة. يكمل الإحساس الذي يقدمه نظام الخط الجانبي إحساس السّمع لدى السمكة الذي يُنجزه تركيبٌ حسيٌّ مختلف. يتكون نظام الخط الجانبي من خلايا شعرية ضمن قناة طولية موجودة في جلد السمكة، وتمتد على طول كلّ جانب من جانبي الجسم وضمن مجموعة قنوات في الرأس (الشكل 45-5أ). تمتد الزوائد السطحية للخلايا الشعرية إلى داخل غشاء جيلاتيني يُدعى الكؤيس *Cupula*. وتغذى الخلايا الشعرية بعصبونات حسية تنقل سيالات إلى الدّماغ.

الخلايا الشعرية لها زوائد عدة تشبه كلّ منها الشعرة، ولها تقريبًا الطول نفسه، تُدعى **الأهدابَ الصلبة المجسمة Sterocilia**، وإنّ لها زائدة واحدة أطول تُدعى **الهدبَ الحقيقيّ Kinocilium** (الشكل 45-5ب). الأهداب الصلبة المجسمة هي في الحقيقة خملات دقيقة تحتوي ألياف أكتين، أما الهدب الأطول فهو هدب حقيقي، ويحتوي أنيبيبات دقيقة. تنتقل الاهتزازات خلال بيئة السمكة، فتنتج حركةً في الكؤيس ما يسبب انثناء الزوائد. فعندما تنثني الزوائد في اتجاه الهدب الحقيقي، فإنّ الخليّة الحسّيّة تنبه، وتنتج جهدَ مستقبلٍ. نتيجة لذلك، فإنّ تكرار جهود الفعل الناتجة عن العصبون الْحسّيّ تزداد. في المقابل، إذا انثنت الأهداب المجسمة في الاتجاه المعاكس، فإنّ نشاط العصبون الْحسّيّ يتمّ تثبيطه.

تركيب الأذن متخصص في رصد الاهتزازات

يسمح تركيب الأذن بتحويل أمواج الصّوت إلى سيالات عصبية اعتمادًا على خلايا حسية آلية كتلك الموجودة في نظام الخط الجانبي. وسوف نناقش أولًا تركيب الأذن في الأسماك، الذي له علاقة بنظام الخط الجانبي الذي يرصد أمواج الضّغط في الماء. ثم سنناقش كيف يسمح تركيب أذن فقريات اليابسة برصد أمواج الضّغط في الهواء.

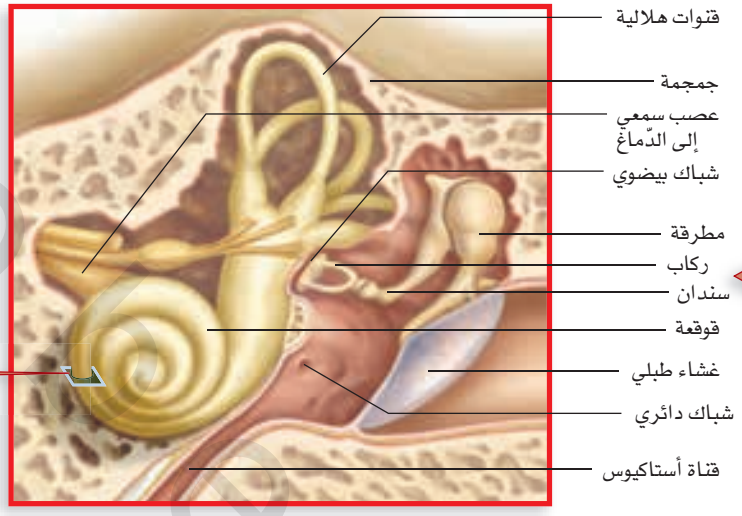


أ. ب.

الشكل 45-5

نظام الخط الجانبي. أ. يتكون هذا النظام من قنوات تمتد على طول جسم السمكة وتحت سطح جلدها. يوجد ضمن هذه القنوات تراكيب حسية تحتوي خلايا شعرية لها أهداب تبرز في الكؤيس الجيلاتيني. تنتقل أمواج الضّغط خلال الماء إلى داخل القنوات، فتسبب انثناءً في الأهداب، وإزالة استقطاب العصبونات الحسّيّة المرتبطة مع الخلايا الشعرية. ب. الخلايا الشعريةُ مستقبلاتٌ آليةٌ ذات أهداب تشبه الشعرة تندفع خلال غشاء جيلاتيني. تمتلك الخلايا الشعرية لنظام الخط الجانبي (والتيه الغشائي في أذن الْفقريّات الدّاخليّة) عددًا من أهداب أصغر تدعى الأهداب المجسمة، وهدبًا واحدًا أكبر يدعى الهدب الحقيقي. عندما تنثني الأهداب في اتجاه الهدب الحقيقي، تفرز الخليّة الشعرية ناقلًا كيميائيًّا يزيل استقطاب العصبون الْحسّيّ المرتبط بها. أما انثناء الأهداب في الاتجاه المعاكس فيعطي تأثيرًا مثبطًا.

أ.



ب.

الشكل 45-6

تركيب أذن الإنسان ووظيفتها. تركيب أذن الإنسان مبين في تكبيرات متلاحقة لتوضيح الأجزاء الوظيفية (أ-د). تمر أمواج الصّوت خلال قناة الأذن، فتنتج اهتزازًا في غشاء الطبلة ما يسبب حركة في عظيمات الأذن الوسطى (المطرقة والسندان والركاب) ضد غشاء داخلي (الشباك البيضوي). ينشئ هذا الاهتزاز أمواج ضغط في السائل الموجود في القنوات الدهليزية والطبلية بالقوقعة. تسبب أمواج الضّغط هذه انثناء أهداب الخلايا الشعرية ما يُنتج إشارات في العصبونات الحسّيّة.

تراكيب السّمع في الأسماك

تنتقل أمواج الصّوت خلال جسم السمكة بالسهولة نفسها التي تنتقل بها خلال الماء المحيط؛ وذلك لأنّ جسم السمكة مُكَوَّنٌ من الماء بشكل أساسي. ولكي يتم رصد الصّوت، فإننا نحتاج إلى جسم ذي كثافة مختلفة. في كثير من الأسماك، يقوم بهذه الوظيفة تركيب يدعى **حصى الأذن Otoliths** مُكَوَّنٌ من بلّورات كربونات الكالسيوم. يوجد حصى الأذن في عضو حصى الأذن في **التيه Labyrinth** الغشائي الذي هو نظام من حجرات وأنابيب مملوءة بالسائل، ويوجد في فقريات أخرى. عندما يهتز حصى الأذن فوق الخلايا الشعرية الموجودة في عضو حصى الأذن، تنتج جهود فعل. وتدعى **الخلايا الشعرية Hair cells** بهذا الاسم؛ لأن أهدابًا مجسمة تبرز من سطحها.

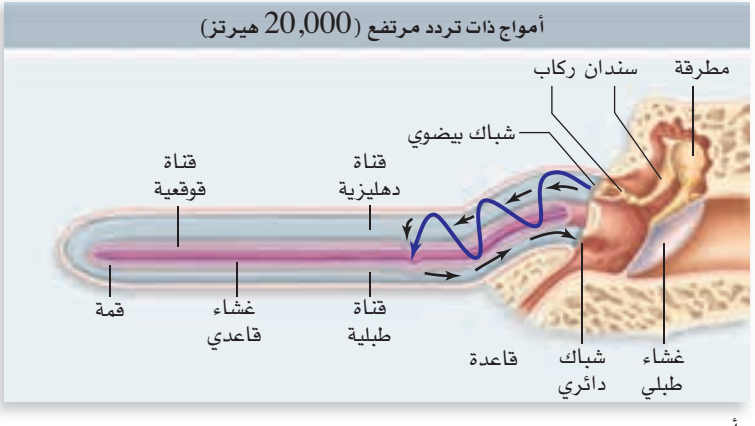
في أسماك القط، والمَنْوَه، والماصة، يقوم بهذه الوظيفة مثانة السباحة المملوءة بالهواء التي تهتز مع أمواج الصّوت. ثم تقوم سلسلة من عظام صغيرة تدعى عظيمات وبَر **Weberian ossicles** بنقل الاهتزازات إلى الخلايا الشعرية للتيه في بعض هذه الأسماك.

تراكيب السّمع في فقريات اليابسة

يمكن توجيه الاهتزازات في الهواء، في أذن فقريات اليابسة، خلال قناة الأذن نحو طبلة الأذن أو غشاء الطبلة. تشكل هذه التراكيب جزءًا من **الأذن الْخارجيّة Outer ear**. تسبب اهتزازات غشاء الطبلة حركة لثلاث عظام صغيرة (عظيمات) هي: **المطرقة Malleus والسّندان Incus والرّكاب Stapes**، وكلها موجودة في تجويف عظمي يُدعى **الأذن الوسطى Middle ear** (الشكل 45-6أ، ب). تناظر عظيمات الأذن الوسطى عظيمات وبَر في الأسماك.

تتصل الأذن الوسطى بالحنجرة عن طريق **أنبوب أستاكيوس Eustachian tube** الذي يدعى أيضًا أنبوب السّمع، وهو يساوي ضغط الهواء بين الأذن الوسطى والبيئة الْخارجيّة. ويمثل صوت حركة الهواء الذي نشعر به عند إقلاع الطائرة، أو عند القيادة صعودًا إلى قمة جبل مرتفع مساواة للضغط على جانبي طبلة الأذن.

يهتز الركاب فوق غشاء مرن هو الشباك البيضوي *Oval window* الذي يعود إلى **الأذن الدّاخليّة Inner ear**. وحيث إنّ الشباك البيضوي أصغر قطرًا من غشاء

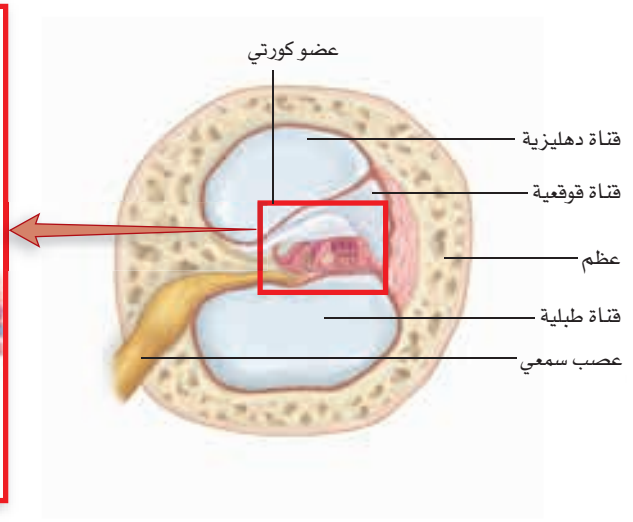


أ.

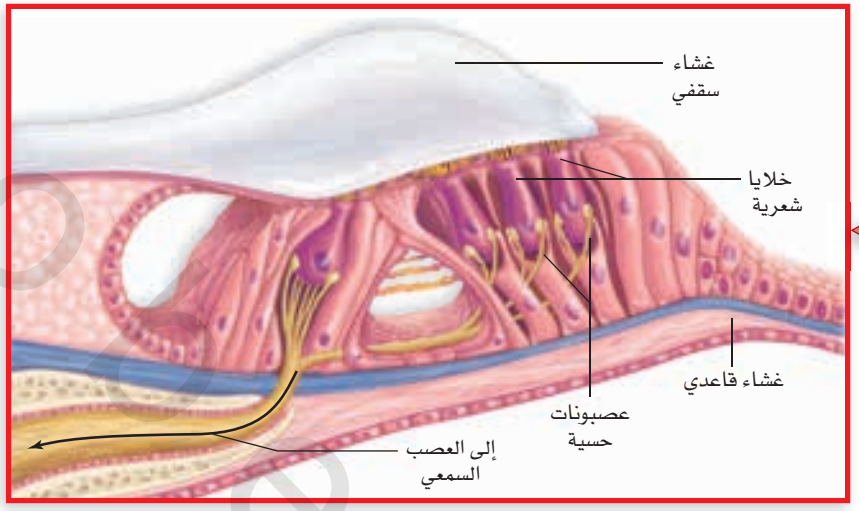
الشكل 45-7

تحديد موقع التردد في القوقعة. القوقعة مبينة هنا، وقد فُردت لفاتها، بحيث يُرى طول الغشاء القاعدي. تهتز الألياف ضمن الغشاء القاعدي استجابة للترددات المختلفة للصوت المرتبطة بحدة الصّوت. وهكذا، فإنّ المناطق المختلفة للغشاء القاعدي تبدي أقصى اهتزاز استجابة لترددات الصّوت المختلفة.

أ. لاحظ أن الأصوات ذات التردد (والحدة) المرتفع تسبب اهتزاز الغشاء القاعدي قريبًا من قاعدته، ولكن الترددات المتوسطة (ب) والترددات المنخفضة (ج) تسبب اهتزازًا أقرب إلى القمة.



جـ.



د.

الطبلة، فإنّ اهتزاز الركاب فوقه الذي ينتج قوة أكبر على وحدة المساحة، ينتقل إلى الأذن الدّاخليّة. تتألف الأذن الدّاخليّة من **قوقعة Cochlea** وهي تركيب يحتوي جزءًا من التيه الغشائي يدعى قناة القوقعة *Cochlear duct*. تقع قناة القوقعة في مركز القوقعة، والمساحة الواقعة فوق قناة القوقعة هي قناة الدهليز *Vestibular duct* أما المنطقة الواقعة تحتها فتدعى قناة الطبلة *Tympanic duct* (الشكل 45-6 جـ). تمتلئ الحجرات الثلاث بالسائل، ويفتح الشباك البيضوي في قناة الدهليز العليا، ولهذا فعندما يسبب الركاب تذبذب الشباك البيضوي، فإنه يُنتج أمواج ضغط في السائل. تنتقل أمواج الضّغط لتصل إلى قناة الطبلة، فتدفع غشاء مرنًا آخر هو الشباك الدائري *Round window* الذي يبثّ الضّغط ثانية في تجويف الأذن الوسطى.

يحدث تحويل الإشارة السمعية في القوقعة

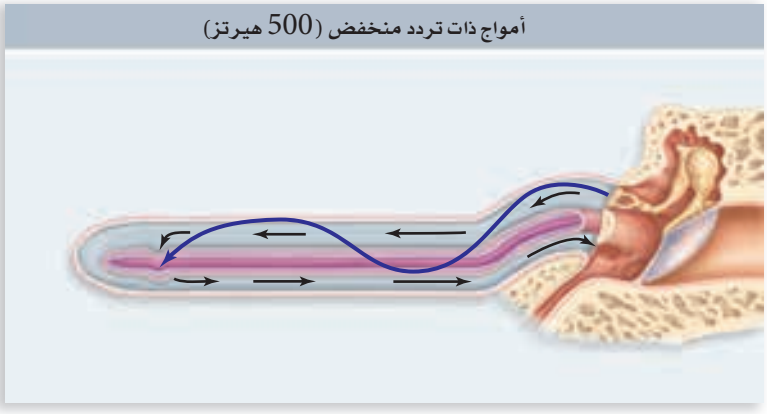
بينما تُبثّ أمواج الضّغط عبر القوقعة نحو الشباك الدائري، فإنها تسبب اهتزازًا في قناة القوقعة. تتشكل قاعدة قناة الطبلة من غشاء مرن جدًا يدعى الغشاءَ القاعديّ *Basilar membrane* الذي يهتز الآن استجابة لأمواج الضّغط هذه. يحتوي سطح الغشاء القاعدي على خلايا شعرية حسية. وتندفع الأهداب الصلبة المجسمة للخلايا الشعرية هذه في غشاء جيلاتيني عالق فوقها يُدعى الغشاءَ السقفي *Tectorial membrane*. يعرف هذا الجهاز الْحسِّيّ المكون من الغشاء القاعدي، والخلايا الشعرية، وما يرتبط بها من عصبونات حسية، والغشاء السقفي معًا **بعضو كورتي Organ of Corti** (الشكل 45-6د).

عندما يهتز الغشاء القاعدي، فإنّ أهداب الخلايا الشعرية تنثني استجابة لحركة الغشاء القاعدي بالنسبة إلى الغشاء السقفي. يسبب انثناءُ هذه الأهداب المجسمة في اتجاه ما إزالةَ استقطاب في الخلايا الشعرية، في حين يسبب انثناؤها في الاتجاه المعاكس إعادة استقطاب، وربما زيادة استقطاب الغشاء. تحفز الخلايا الشعرية بدورها إنتاج جهود فعل في العصبونات الحسّيّة التي تنقل نشاطها إلى الدّماغ، فيفسره على أنه أصوات.

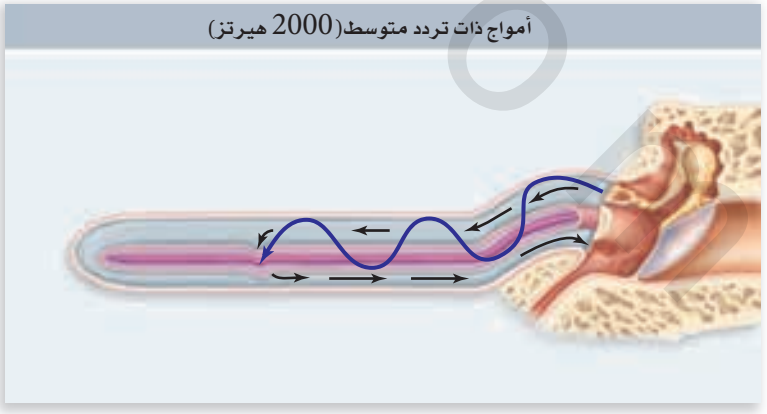
تحديد موقع تردد الأصوات في القوقعة

يتكون الغشاء القاعدي في القوقعة من ألياف مطاطية بدرجات متفاوتة من الطول والصلابة، فيشبه بذلك أوتار أداة موسيقية، تنغمر في مادة جيلاتينية. تكون الألياف عند قاعدة القوقعة (قرب الشباك البيضوي) قصيرةً وصلبةً، لكنها تكون عند الطرف البعيد للقوقعة (قمة القوقعة) أطول بخمس مرات، وأكثر مرونة بمئة مرة. لهذا، فإنّ تردد الرنين للغشاء القاعدي سيكون أعلى عند القاعدة مما هو عليه عند القمة، فالقاعدة تستجيب لأصوات ذات حدة أو تردد أعلى. أمّا القمة، فإنها تستجيب لأصوات منخفضة التردد.

عندما تدخل موجة من طاقة الصّوت إلى القوقعة من الشباك البيضوي، فإنها تبدأ حركة علوية وسفلية تنتقل على طول الغشاء القاعدي. تنقل هذه الموجة معظم طاقتها إلى الغشاء القاعدي في المنطقة التي يكون ترددها قريبًا من تردد أمواج الصّوت، ما ينتج أكبر إزاحة للغشاء القاعدي عند تلك النقطة (الشكل 45-7). نتيجة لذلك، فإنّ إزالة استقطاب الخليّة الشعرية هناك ستكون أعلى ما يمكن،



جـ.



ب.

وستُنبه المحاور الحسّيّة من تلك المنطقة أكثر من أيّ منطقة أخرى. وعندما تصل جهود الفعل هذه إلى الدّماغ، فإنها تُفَسَّرُ على أنها أصوات ذات تردد معين، أو ذات حدة معينة.

مدى السّمع في فقريات اليابسة

تحدد مرونة الغشاء القاعدي مدى تردد السّمع في الإنسان ليقع بين 20 و 20,000 موجة في الثانية (هيرتز) في الأطفال. وتتناقص قدرتنا على سماع الأصوات عالية التردد تدريجيًّا في وسط العمر. وتستطيع فقريات أخرى أنْ ترصد أصواتًا ذات تردد أقل من 20 هيرتز، وأعلى بكثير من 20,000 هيرتز. فالكلاب مثلًا، تستطيع رصد أصوات ترددها 40,000 هيرتز، ما يمكنها من سماع صوت صفارة الكلاب ذات التردد العالي، التي تبدو صامتة لأذن الإنسان، حيث لا يسمعها.

تُغذى الخلايا الشعرية أيضًا بمحاور صادرة إليها من الدّماغ، والسّيّالات القادمة في هذه المحاور تجعل الخلايا الشعرية أقل حساسية. تمكن هذه السيطرة المركزية لحساسية المستقبلات من زيادة قدرة الفرد على التركيز على إشارة صوتية معينة (صوت واحد مثلًا) في وسط خلفية صاخبة يتم طمسها بشكل فعال عن طريق محاور صادرة.

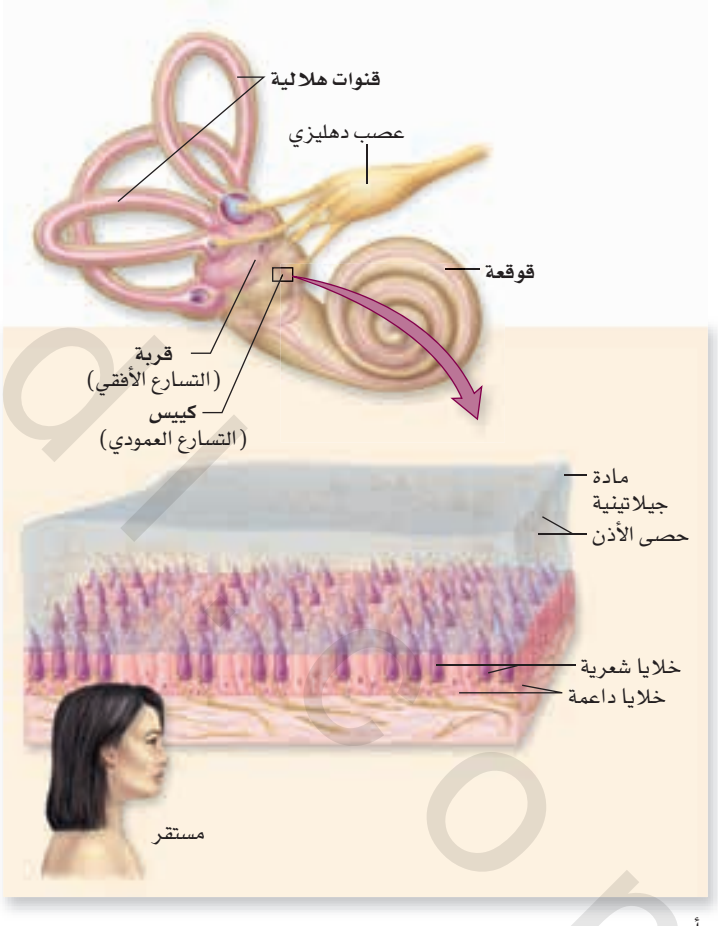
بعض الْفقريّات لديها القدرة على الملاحة عن طريق الصّوت

نظرًا لأنّ لفقريات اليابسة أذنين تقعان على جانبي الرأس، فإنّ المعلومات التي يقدمها السّمع يمكن أنْ تستخدم في تحديد اتجاه مصدر الصّوت بدرجة من الدقة. تختلف مصادر الصّوت في قوتها، وإنّ الأصوات تضعف وتنعكس بدرجات مختلفة بحسب الأجسام التي تعترضها في البيئة. لذا، فإنّ مجسات السّمع لا تشكل مقياسًا للمسافة يُعْتَمَدُ عليه.

تمكنت بعض مجموعات من الثدييات التي تعيش، وتحصل على غذائها في بيئة مظلمة من الإحاطة بنواحي القصور التي يشكلها الظلام. فالخفاش الذي يطير في غرفة مظلمة تمامًا يستطيع بسهولة أن يتجنب الاصطدام بالأشياء التي توضع في طريقة، حتى إن كانت سلكًا قطره أقل من مليمتر واحد. وتستخدم الزَّبَّابة شكلًا مماثلًا من «الرؤية دون ضوء» تحت الأرض، كما تفعل ذلك الحيتان والدلافين تحت الماء. هذه الثدييات جميعها قادرة على إدراك وجود الأشياء، وبُعدها باستخدام الصّوت.

ترسل هذه الثدييات أصواتًا، ومن ثم تقرر الزمن الذي تحتاج إليه هذه الأصوات لكي تصل إلى عائق ما، ثم تعود إلى الحيوان. وتُدعى هذه العمليةُ **تحديدَ الموقع بالصدى Echolocation**. فالخفاش يصدر طقطقة تستمر 2-3 مليثانية، ويكررها بضع مئات من المرات في الثانية الواحدة. تتحقق صورة ثلاثية الأبعاد بالغة التعقيد باستخدام هذا النظام الصّوتيّ السّمعيّ.

إنّ القدرة على الرؤية في الظلام فتحت أمام الخفاش موئلًا بيئيًّا كان مقتصرًا بشكل أساسي على الطّيور؛ لأن على الطّيور أن تعتمد على الرؤية. ليس هناك طيور ليلية المعيشة حقًّا، حتى البوم فهو يعتمد على الرؤية لكي يصطاد، وهو لا يستطيع الطيران في الليالي حالكة الظلمة.



أ.

ب.

الشكل 45-8

تركيب القربة والكييس ووظيفتهما. أ. المواقع النسبية للقربة والكييس ضمن التيه الغشائي للأذن الدّاخليّة للإنسان. يبين التكبير المادة الجيلاتينية التي تحتوي حصى الأذن، وتغطي الخلايا الشعرية. ب. عندما ينحني رأسك إلى الأمام، فإنّ الجاذبية تغير من شكل المادة الجيلاتينية وفي اتجاه الحركة. يجعل هذا الأهداب المجسمة في الخلايا الشعرية تنثني منبهة بذلك العصبونات الحسّيّة.

ولأنّ الخفاش قادر على النشاط والفعالية في الظلام الدامس، فإنه واحد من أكثر رتب الثدييات تعددًا وانتشارًا. إنّ اختراع الإنسان لنظام السونار (الملاحة وتحديد المدى عن طريق الصّوت) يعتمد على مبادئ تحديد الموقع بصدى الصّوت للملاحة تحت الماء وفي إيجاد مواقع الأجسام.

وضع الجسم وحركته ترصدها أجهزة مرتبطة بأجهزة السمع

سمحت الإستراتيجية التطورية المتمثلة في استخدام بلّورات كربونات كالسيوم داخليًّا بوصفها طريقة لرصد الاهتزازات، بتطور أعضاء الإحساس التي ترصد وضع الجسم في الفراغ وحركاته مثل التسارع.

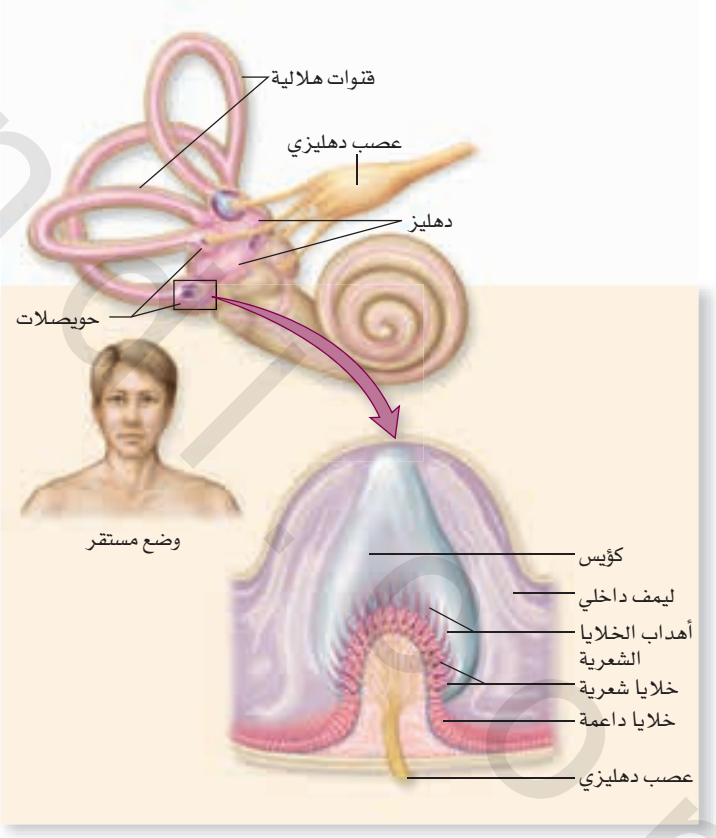
يمكن لمعظم اللافقريات توجيه نفسها بالنسبة إلى الجاذبية عن طريق تركيب يدعى **كيس التّوازن Statocyst**. يتكون كيس التّوازن بشكل عام من خلايا شعرية مدببة تنغمر أهدابها في غشاء جيلاتيني يحتوي بلّورات من كربونات الكالسيوم. هذه الحصى؛ **حصى التّوازن Statoliths**، تزيد كتلة الغشاء الجيلاتيني، بحيث يستطيع ثني الأهداب عندما يغير الحيوان وضعه. فإذا مال الحيوان نحو اليمين مثلًا، فإنّ الغشاء والحصى تثني الأهداب نحو اليمين، ويحفِّز بذلك العصبونات الحسّيّة ذات العلاقة.

يوجد تركيب مماثل في التيه الغشائي للأذن الدّاخليّة للفقريات. يحاط هذا التيه بعظم وبالليمف الخارجي الذي يشبه في تركيبه تركيب سائل الأنسجة. وعلى الرّغم من تعقيده، فإنّ التركيب بكامله في الإنسان صغير، ويصل إلى حجم حبة البازيلاء فقط.

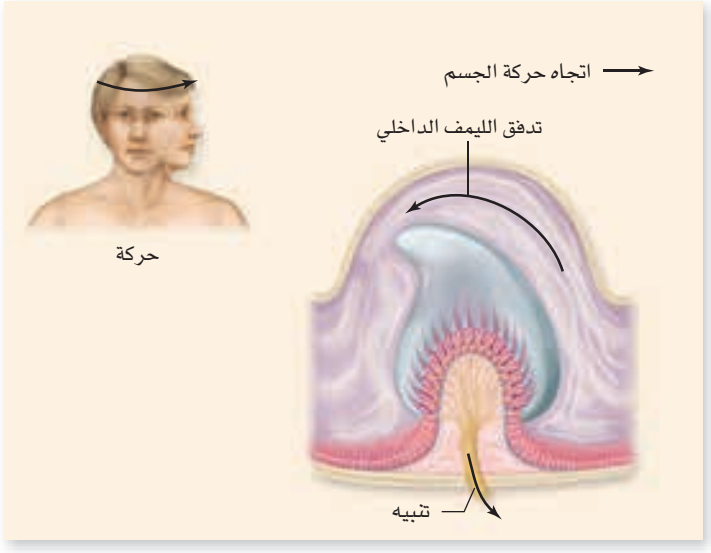
تركيب التيه والقنوات نصف الهلالية

تتكون مستقبلات الجاذبية في الفقريّات من حجرتين في التيه الغشائي تدعيان **القربة Utricle والكييس Saccule** (الشكل 45-8). في هذين التركيبين، خلايا شعرية ذات أهداب صلبة مجسمة وهدب حقيقي طويل شبيه بتلك الموجودة في نظام الخط الجانبي في الأسماك. وتنغمر الزوائد التي تشبه الشّعر ضمن غشاء جيلاتيني، هو غشاء الحصى الذي يحتوي بلّورات كربونات الكالسيوم. وحيث إنّ عضو حصى الأذن موجّه بشكل مختلف في القربة عنه في الكييس، فإنّ القربة أكثر حساسية للتسارع الأفقي (كما في سيارة متحركة) والكييس أكثر حساسية للتسارع العمودي (كما في مصعد كهربائي). في كلتا الحالتين يسبب التسارع انثناء الأهداب المجسمة، فينتج بالضرورة جهود فعل في العصبونات الحسّيّة ذات العلاقة.

يتصل التيه الغشائي في القربة والكييس مع ثلاث قنوات **نصف هلالية Semicircular canals** موجهة في مستويات مختلفة، بحيث ترصد التسارع الزاوي (الذي يحدث بزاوية معينة) في أيّ اتجاه (الشكل 45-9). يوجد في نهايات القنوات حجرات منتفخة تدعى حويصلات تبرز بها أهداب مجموعة أخرى من الخلايا الشعرية. تنغمر قمم الأهداب ضمن مادة جيلاتينية تشبه الشراع تدعى الكؤيس (يشبه الكؤيس في الخط الجانبي للأسماك) وتبرز في سائل الليمف الداخلي لكلّ قناة نصف هلالية.



أ.



ب.

الشكل 45-9

تركيب القنوات الهلالية. مواقع القنوات الهلالية بالنسبة إلى بقية الأذن الدّاخليّة. أ. تكبير لمقطع في إحدى الحويصلات، مبينا كيف تنغرز أهداب الخلايا الشعرية في الكؤيس. ب. التسارع الزاوي في مستوى القنوات الهلالية يسبب انثناء الكؤيس، فتنبه بذلك الخلايا الشعرية.

عمل الجهاز الدهليزي

عندما يدور الرأس، يندفع السائل داخل القنوات نصف الهلالية ضد الكؤيس، ويسبب انثناء في الأهداب. يسبب الانثناء إزالة استقطاب أو إعادة استقطاب للخلايا الشعرية بناءً على الاتجاه الذي تنثني به الأهداب. ويشبه هذا إلى حد كبير الطريقة التي يعمل بها نظام الخط الجانبي في الأسماك. فإذا انحنت الأهداب المجسمة في اتجاه الهدب الحقيقي، ينتج جهد مستقبل ينبه إنتاج جهود فعل في العصبونات الحسّيّة المتصلة. تُدعى القربةُ، والكييسُ، والقنواتُ الهلالية معًا **الجهازَ الدّهليزيّ Vestibular system**. يزودنا كلٌّ من الكييس والقربة بإحساس للتسارع الخطي. أمّا القنوات الهلالية، فتزودنا بإحساس للتسارع الزاوي. ويستخدم الدّماغ المعلومات القادمة من الجهاز الدهليزي عن وضع الجسم في الفراغ للمحافظة على التّوازن والاتزان.

تهتز عظيمات الأذن الوسطى استجابة لأمواج الصّوت ، فتُحدِث اهتزازًا في السائل داخل الأذن الدّاخليّة. يسبب هذا الاهتزاز انثناء الخلايا الشعرية ما يحوّل طاقة الصّوت إلى جهود فعل. الغشاء القاعدي أكثر استجابة للترددات المرتفعة عند قاعدته، وللترددات المنخفضة عند قمته، فيسمح بذلك بتمييز الأصوات ذات الترددات المختلفة. تستخدم بعضُ الثدييات كالخفاش الصّوت لمعرفة موقعها وموقع الأجسام الأخرى بطريقة تحديد الموقع بصدى الصّوت. ترصد الخلايا الشعرية في عضو الخط الجانبي في الأسماك حركات الماء. تعطي الخلايا الشعرية في الجهاز الدهليزي لفقريات اليابسة إحساسًا بالتسارع وبالتّوازن.

4-45 المستقبلات الكيميائية: الذّوق، والشّم، ودرجة الحموضة (درجة الرقم الهيدروجيني)

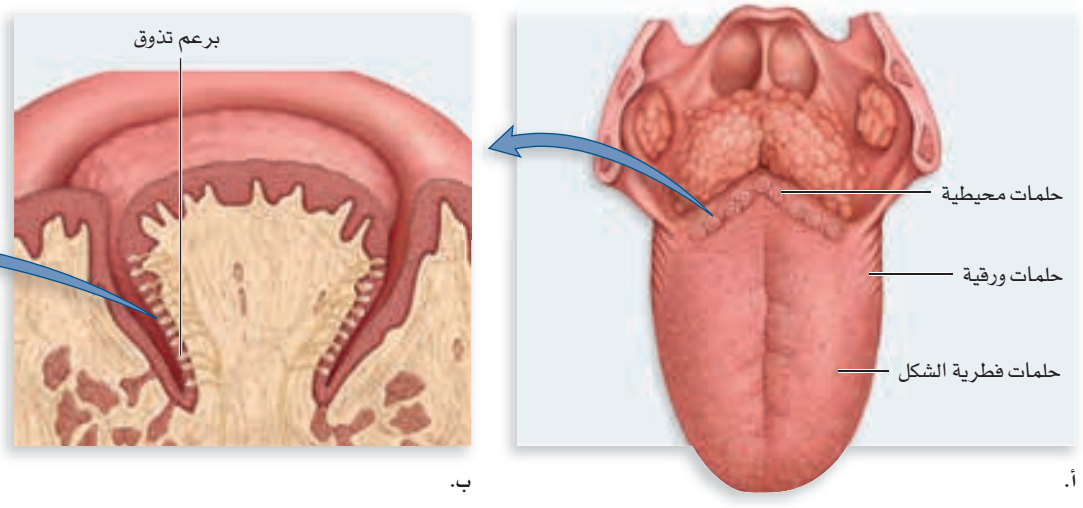
تحتوي بعضُ الخلايا الحسّيّة، التي تدعى المستقبلات الكيميائية، بروتيناتٍ غشائيةً تستطيع الارتباط بمواد كيميائية معينة، أو برابط في السائل خارج الخلايا. واستجابة لهذا التفاعل الكيميائي، فإنّ استقطاب غشاء العصبون الْحسّيّ يُزالُ، ويُنتج جهود فعل. تُستخدم المستقبلات الكيميائية في الإحساس بالتّذوّق وبالشّم، وإنها مهمة في رصد التركيب الكيميائي للدم وللسائل الدماغي الشوكي.

يرصدُ التّذوّق الغذاءَ المحتملَ ويحلّلُه

إنّ إدراكَ التّذوّق، مثله مثل إدراك اللون؛ مزيجٌ من عوامل فيزيائية ونفسية. ويقسم هذا بصورة عامة إلى خمس مجموعات: الحلو، والحامض، والمالح، والمرّ، والشهيّ *Umami* (إدراك طعم جلوتاميت، وأحماض أمينية أخرى). تتوسط براعم التّذوّق – وهي مجموعات من خلايا طلائية حساسة كيميائيًّا، وتتصل مع عصبونات حسية – حاسةَ الذّوق في الْفقريّات. في الأسماك تكون براعم التّذوّق مبعثرة فوق سطح الجسم، وهي أكثر المستقبلات الكيميائية المعروفة في الْفقريّات حساسية، فهي حساسة بشكل خاص للأحماض الأمينية، إذ إنها تستطيع أنْ تميز في سمكة القط مثلًا بين حمضين أمينيين مختلفين بتركيز أقل من 100 جزء في البليون (1 جرام، في 10,000 لتر من الماء) ! إن القدرة على تذوق الماء المحيط مهمة جدًا للأسماك التي تعيش على القعر، حيث يمكنها الإحساس بوجود الغذاء في بيئة ضبابية غالبًا.

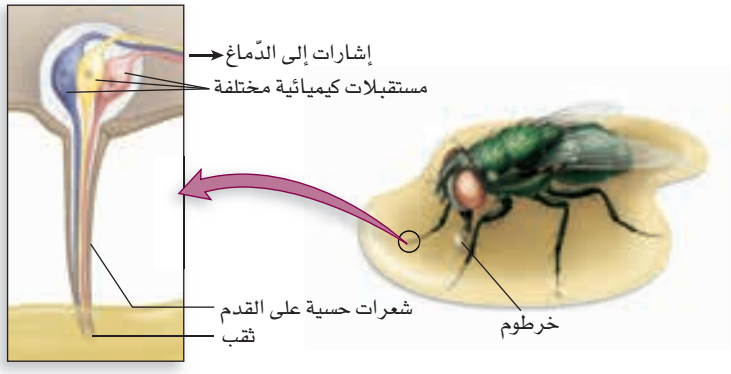
تقع براعم التّذوّق لفقريات اليابسة جميعها في طلائية اللسان والتجويف الفمي ضمن مناطق مرتفعة تدعى حلمات *Papillae* (الشكل 45 - 10). وبراعم التّذوّق هي تراكيب شكلها كالبصل، وتضم 50-100 خليّة تذوق، وكلّ خليّة لها نتوءات إصبعية تدعى خملات دقيقة تبرز من خلال فتحة عند قمة برعم التّذوّق تدعى ثقب التّذوّق *Taste pore* (الشكل 45-10 ج). تذوب المواد الكيميائية من الغذاء في اللعاب، وتصبح في تلامس مع خلايا التّذوّق عن طريق ثقب التّذوّق.

تعمل المواد الكيميائية التي تنتج طعمًا مالحًا وطعمًا حامضيًّا، ضمن براعم التّذوّق، مباشرة عبر قنوات أيونية. والنمط التذوقي المالح النموذجي يُعزى إلى أيونات Na^+ التي تنتشر عبر قنوات صوديوم إلى داخل الخلايا في الخلايا المستقبلة في براعم التّذوّق. يزيل دخول الصوديوم هذا استقطاب الغشاء، فيسبب تحرر الناقل العصبي من الخليّة المستقبلة ما يحفّز العصبون الْحسّيّ الذي يرسل سيالًا إلى الدّماغ. وتعمل الخلايا التي ترصد التّذوّق الحامضي بطريقة مماثلة فيما عدا أنها ترصد تركيز أيون هيدروجين (H^+). يرتبط التّذوّق الحامضي بزيادة تركيز البروتونات التي تستطيع أن تزيل استقطاب الغشاء عندما تنتشر خلال قنوات أيونية.



الشكل 45-10

التّذوّق. أ. يمتلك لسان الإنسان نتوءات تدعى حلمات تحمل براعم التّذوّق. تتموضع أنواع مختلفة من براعم التّذوّق على مناطق من اللسان. ب. تنغمر مجموعات من براعم التّذوّق ضمن الحلمة الواحدة. جـ. براعمُ التّذوّق المفردة مجموعاتٌ من المستقبلات الكيميائية ذات شكل بصلي، وتفتح نحو الفم عن طريق ثقب. د. صورة بالمجهر الضوئي لبراعم التّذوّق في إحدى الحلمات.

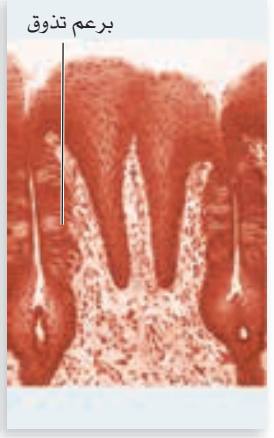


الشكل 45-11

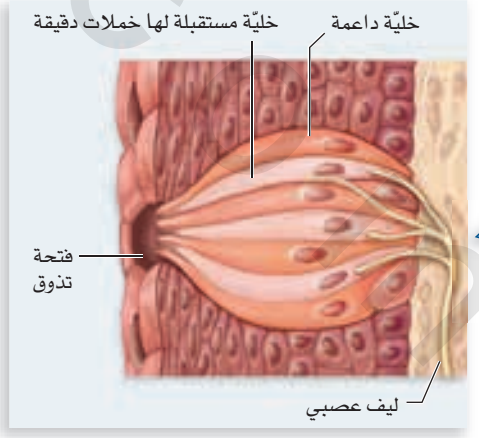
تتذوق كثير من الحشرات بأقدامها. في الذبابة السرؤ المبينة هنا، تمتد المستقبلات الكيميائية في الشعرات الحسّيّة على القدم. ترصد المستقبلات الكيميائية المختلفة الأنواع المختلفة من جزيئات الغذاء. وعندما تحط الذبابة على مادة غذائية، فإنها تستطيع تذوق جزيئات الغذاء المختلفة، ثم تمد خرطومها من أجل التغذية.

تكون آليةُ رصد التّذوّق الحلو، والمر، والشهي غيرَ مباشرة. في هذه الحالة تستطيع المواد التي تقع ضمن هذه المجموعات الارتباط بمستقبل مرتبط ببروتين G (الفصل الـ 9) يكون نوعيًّا لكلّ مجموعة. إنّ طبيعة هذه المستقبلات وتوزيعها تشكل مساحة واسعة للاستقصاء النشط، لكن البيانات الحديثة تشير إلى أنّ الخلايا المستقبلة المفردة في براعم التّذوّق تترجم نوعًا واحدًا فقط من المستقبل. يقود هذا إلى خلايا لها مستقبلات للحلو، أو للمر، أو للشهي. عندئذ، فإنّ تنشيط أيّ من هذه المستقبلات المرتبطة ببروتين G سيلتقي عند مسلك ترميز واحد يقود إلى تحرر ناقل عصبي من الخلايا المستقبلة لتنشيط عصبون حسي، وإرسال سيال إلى الدّماغ. هناك ستتفاعل هذه السّيّالات مع عصبونات حسية أخرى تحمل معلومات ذات علاقة بالرائحة (سنصفها لاحقًا). في هذا النموذج، فإنّ الأذواق المختلفة تُشفَّر إلى الدّماغ بناء على أيّ خليّة حسية جرى تحفيزها.

كثير من المفصليات لها مستقبلات كيميائية للتذوق كما للفقريات. فالذبابة مثلًا، وبسبب طريقة بحثها عن الطعام، لها مستقبلات تذوق في شعيرات حسية واقعة على أقدامها. تحتوي الشعيرات الحسّيّة تشكيلة من المستقبلات الكيميائية القادرة على تذوق السكر والملح، وغيرها بتكامل الْمنبِّهات من هذه المستقبلات الكيميائية (الشكل 45-11). فإذا ما وَطِئَتْ الذبابة على غذاء محتمل، فإنّ خرطومها (جهاز التغذية الأنبوبي) يمتد للتغذية.



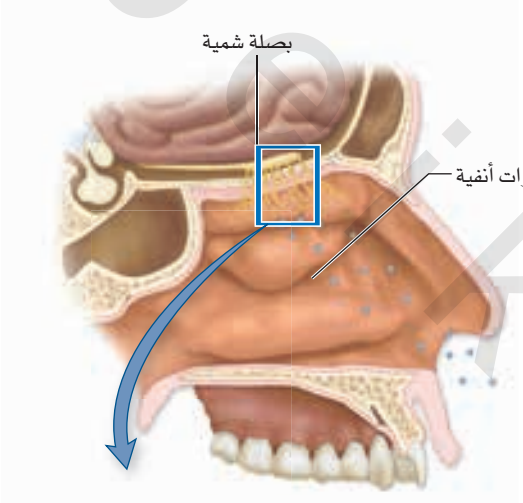
د.

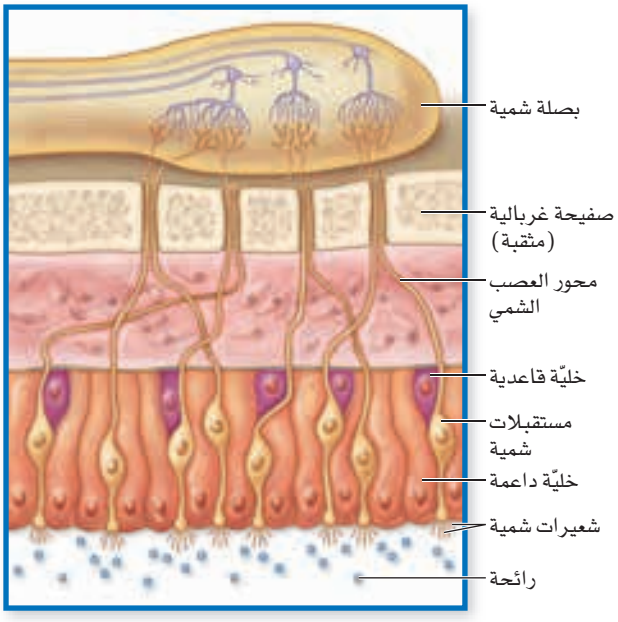


جـ.

يستطيع الشّم أن يتعرف عددًا كبيرًا من الجزيئات المعقدة

تضم **حاسة الشّم Smell (olfaction)** في فقريات اليابسة مستقبلات كيميائية واقعة في الجزء العلوي من الممرات الأنفية (الشكل 45-12). تبرز هذه المستقبلات، التي تنتهي زوائدها الشجرية بذؤابة من الأهداب، في مخاطية الأنف، وتنتهي محاورها مباشرة في القشرة المخية. تستعمل فقريات اليابسة حاسة الشّم بالطريقة نفسها التي تستخدم بها الأسماك حاسة التّذوّق، أيّ لفحص عينات من البيئة الكيميائية حولها.





الشكل 45-12

الشّم. يرصد الإنسان الروائح عن طريق عصبونات شمية (خلايا مستقبلة) تقع في بطانة الممرات الأنفية. تنقل محاور هذه العصبونات سيالات مباشرة إلى الدّماغ عبر العصب الشمي. تجدد الخلايا القاعدية عصبونات شمية جديدة لتحل محل الخلايا الميتة أو المتهتكة. تعيش العصبونات الشمية نحو شهر واحد بصورة نموذجية.

وحيث إنّ فقريات اليابسة محاطة بالهواء، فإنّ حاسة الشّم لديها أصبحت متخصصة في رصد الدقائق المحمولة بالهواء، لكن هذه الدقائق يجب أنْ تذوب أولًا في السائل خارج الخلايا قبل أنْ تحفز مستقبلات الشّم. يمكن أنْ تكون حاسة الشّم حادة في كثير من الثدييات لدرجة أن جزيئًا واحدًا من المادة الكيميائية هو كلّ ما تحتاج إليه لتحفيز المستقبل.

وعلى الرّغم من أنّ الإنسان يستطيع رصد أربعة أنماط من التّذوّق، فإنه يستطيع أنْ يميز آلافًا من الروائح المختلفة. وتشير البحوث الحديثة إلى وجود نحو 1000 جين مختلف قد يشفّر كلّ منها بروتينًا مستقبلًا مختلفًا للشم. أما مجموعة العصبونات الشّمية المحدودة التي تستجيب لرائحة معينة، فإنها قد تعمل «كبصمة إصبع» يستخدمها الدّماغ للتعرف إلى المادة.

ترصد المستقبلات الكيميائية الدّاخليّة درجة الحموضة (pH) وخصائص أخرى

ترصد المستقبلاتُ الحسّيّة ضمن الجسم تشكيلةً من الخصائص الكيميائية للدم أو للسوائل المشتقة منه، بما في ذلك السائل الدماغي الشوكي. من هذه المستقبلات، **المستقبلات الكيميائية الْخارجيّة** (المحيطية) **Peripheral chemoreceptors** الموجودة في الأجسام الأبهرية والسباتية التي تكون حساسة بشكل أساسي لدرجة حموضة البلازما، **والمستقبلات الكيميائية المركزية Central chemoreceptors** الموجودة في النخاع المستطيل في الدّماغ التي هي حساسة لدرجة حموضة السائل الدماغي الشوكي. عندما يكون معدل التنفس منخفضًا يزداد تركيز ثاني أكسيد الكربون في البلازما منتجًا المزيد من حمض الكربونيك ومسببًا انخفاضًا في درجة حموضة الدم. يستطيع ثاني أكسيد الكربون أنْ يدخل السائل الدماغي الشوكي، ويخفض درجة الحموضة، وبذا ينبه المستقبلات المركزية. يؤثّر هذا التنبيه بشكل غير مباشر في مركز السيطرة التنفسي الموجود في جذع الدّماغ، ما يسبب زيادة معدل التنفس. تستطيع الأجسام الأبهرية أيضًا أنْ تستجيب لانخفاض تركيز أكسجين الدم، لكن هذا التأثير لا يكون عادة مهمًّا ما لم يصعد الفرد إلى ارتفاعات شاهقة، حيث يكون الضّغط الجزئي للأكسجين منخفضًا.

المستقبلات التي ترصد المواد الكيميائية التي تأتي من خارج الجسم مسؤولة عن حاستي التّذوّق والشّم. تساعد المستقبلات الكيميائية الدّاخليّة على رصد المواد الكيميائية، وبشكل خاص توازن الأحماض داخل الجسم، وهي مطلوبة لتنظيم التنفس.

5-45 الرؤيـة

إنّ القدرة على إدراك الأجسام من على بُعد مهمة لمعظم الحيوانات. فالمفترس يحدد موقع الفريسة، والفريسة تتجنب المفترس اعتمادًا على طرق الإحساس عن بعد الثلاث: السّمع والشّم والإبصار. يستطيع الإبصار، من بين هذه الطرق، أنْ يعمل عن بعد كبير، فبالعين المجردة يستطيع الإنسان رؤية النجوم من على بُعد آلاف السنوات الضوئية، ويكفي فوتون واحد لتنبيه خليّة في الشبكية لتعطي جهد فعل.

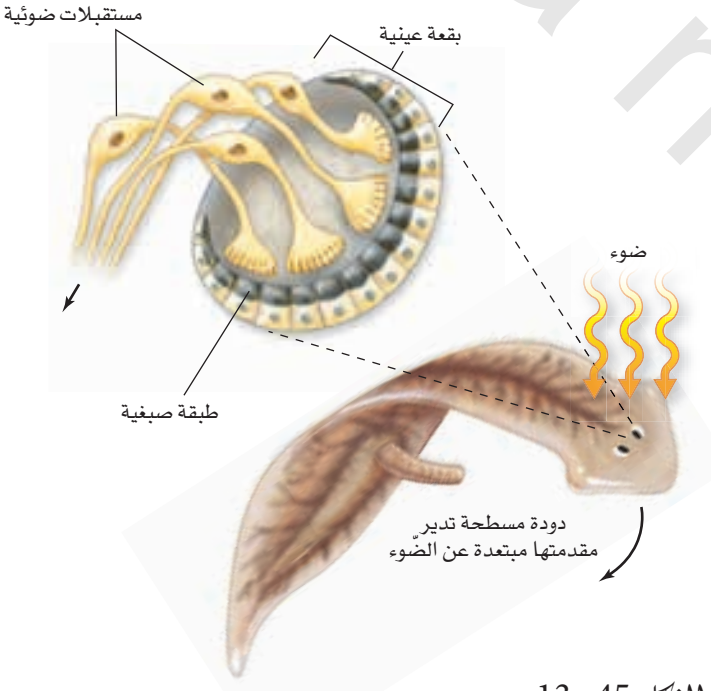
ترصد الرؤية الضّوء وتغيراته من على بُعد

تبدأ **الرؤية Vision** باقتناص طاقة الضّوء عن طريق **مستقبلات ضوئية Photoreceptors**. وحيث إنّ الضّوء ينتقل في خطوط مستقيمة، ويصل إلى مسافات على الأرض آنيًا تقريبًا، فإنّ المعلومات البصرية يمكن أنْ تُستخدم لتحديد اتجاه جسم ما وبُعْدِه. ولا يوجد منبه آخر يقدم لنا معلومات أكثر تفصيلًا.

عيون اللافقريات

تمتلك كثير من اللافقريات أنظمة رؤية بسيطة، حيث تتجمع المستقبلات الضوئية في بقعة عينية. البقع العينية البسيطة يمكن أنْ تصبح حساسة لاتجاه مصدر الضّوء بإضافة طبقة من الصبغة تظلل أحد جانبي العين.

فالديدان المسطحة لها طبقة ذات صبغة، وتعمل كستارة على الجوانب الدّاخليّة والخلفية من كلتا البقعتين العينيتين لها، ما يسمح بتنبيه الخلايا المستقبلة للضوء القادم من أمام الحيوان (الشكل 45-13). والدودة المسطحة تستدير، وتسبح في الاتجاه الذي تكون فيه مستقبلات الضّوء أقل تنبيهًا. وعلى الرّغم من أنّ البقعة العينية تدرك اتجاه الضّوء، لكنها لا تستطيع أنْ تُكوِّنَ صورة بصرية.



الشكل 45-13

البقع العينية البسيطة في الديدان المسطحة. ترصد البقع العينية اتجاه الضّوء؛ لأن الطبقة الصبغية على أحد جانبي البقعة العينية تحجب الضّوء القادم من خلف الحيوان. ولهذا فإنّ الضّوء يرصد بدقة أكثر إذا ما جاء من أمام الحيوان، تستجيب الدودة المسطحة بالاستدارة بعيدًا عن مصدر الضّوء.

الشكل 45-14

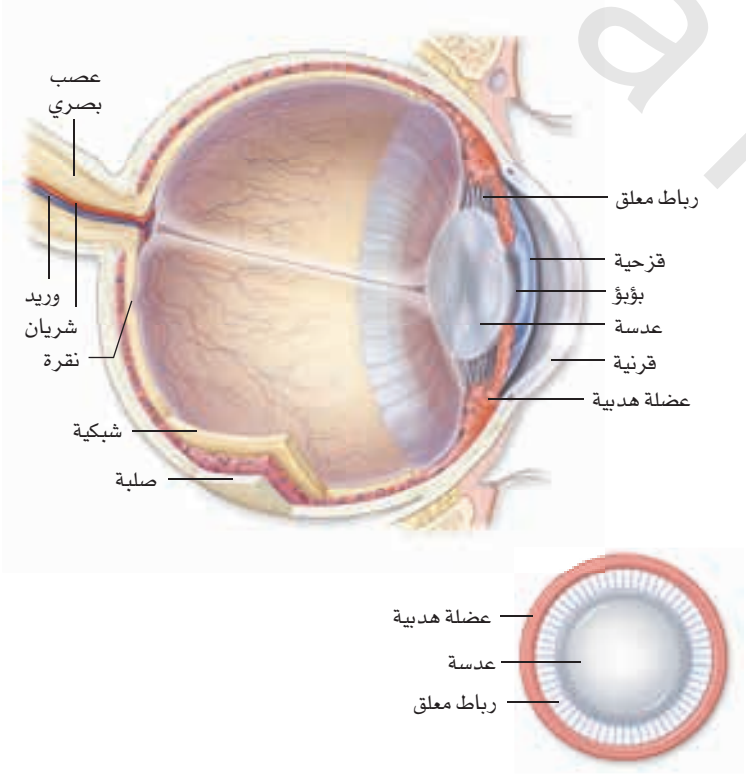
العيون في ثلاث قبائل من الحيوانات. على الرّغم من أنها تتشابه ظاهريًّا، إلاّ أنّ هذه العيون تختلف كثيرًا في تركيبها، وهي غير متماثلة. لقد تطور كلّ منها بشكل منفصل على الرّغم من التعقيد التركيبي الظاهري، وقد تمّ هذا التّطوّر من تراكيب أبسط.

أفراد القبائل الأربع: الحلقيّات، والرّخويّات، والمفصليّات، والحبليّات طورت عيونًا قادرة على تكوين صور بصرية. وعلى الرّغم من التشابه المدهش في التركيب، فإنه يُعتقد أنّ العيون التي تُكَوِّنُ صورًا في هذه القبائل تطورت بشكل مستقل، وهذا مثال على التطور الالتقائي (الشكل 45-14). ومن المثير للاهتمام أنْ نجد المستقبلات الضوئية لهذه العيون المكونة للصور جميعًا تستخدم الجزيء نفسه القادر على اقتناص الضّوء ما يقترح أنه لا يوجد الكثير من الجزيئات البديلة لتؤدي هذا الدور.

تركيب عين الْفقريّات

تُعدّ عين الإنسان مثالًا نموذجيًّا لعيون الْفقريّات (الشكل 45-15). فبياض العين هو الصلبة **Sclera** المكونة من نسيج ضام صلب. يدخل الضّوء إلى العين من خلال القرنية **Cornea** الشفافة التي تبدأ بتجميع الضّوء. يحدث تجميع الضّوء بسبب انكساره عندما ينتقل إلى وسط مختلف الكثافة. الجزء الملون من العين هو **القزحية Iris**، ويؤدي انقباض عضلات القزحية في الضّوء الساطع إلى تقليل حجم فتحتها، أيّ البؤبؤ. يمر الضّوء خلال البؤبؤ إلى **العدسة Lens** وهي تركيب شفاف يكمل عملية تجميع الضّوء وتركيزه في بؤرة على الشبكية الواقعة عند مؤخرة العين. ترتبط العدسة عن طريق رباط معلق *Suspensory ligament* إلى العضلات الهدبية.

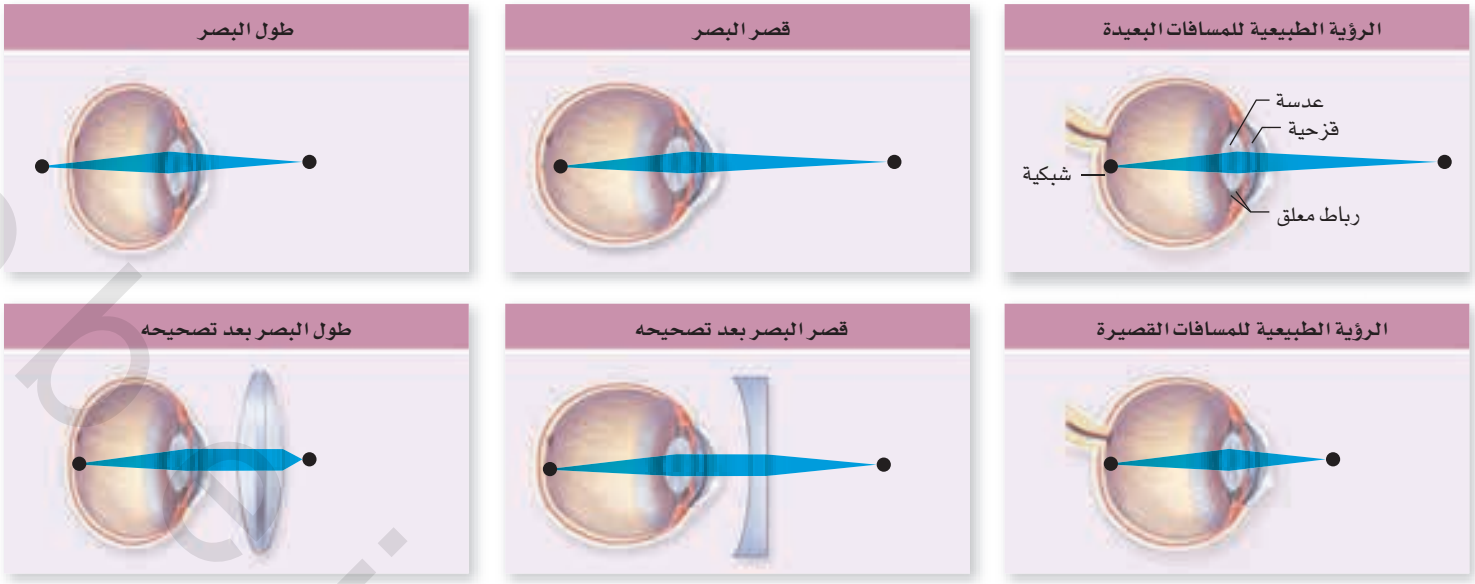
يتأثّر شكل العدسة بكمية التّوتّر في الرّباط المعلّق الذي يحيط بالعدسة، ويعلقها بالعضلة الهدبية الدائرية. عندما تتقلص العضلة الهدبية، فإنها ترخي الرباط المعلق، وتصبح العدسة أكثر استدارة وتكورًا، وتكسر الضّوء بقوة أكبر، وهذا التّكَوُّر مطلوب لرؤية الأشياء القريبة. ولرؤية الأشياء البعيدة، تنبسط العضلات الهدبية، وتبتعد عن العدسة، فتشد بذلك الرباط المعلق. وهكذا تصبح العدسة أكثر تفلطحًا وانبساطًا، فتكسر الضّوء بدرجة أقل. وعليه، تحافظ على الصورة مركزة على الشبكية. والأشخاص الذين هم قصيرو النظر، أو طويلو النظر، لا يستطيعون



الشكل 45-15

تركيب عين الإنسان. تُرَكِّزُ القرنيةُ الشفافةُ والعدسةُ الضّوء على الشبكية الموجودة في مؤخرة العين، وتحتوي المستقبلات الضّوئيّة (الْمِصِيّ والمخاريط). يتم تركيز منتصف الحقل البصري لكلّ عين في النقرة. يتم تركيز الضّوء وتبئيره عن طريق انقباض العضلة الهدبية وانبساطها، حيث تضبط، وتعدل درجة تكوّر العدسة.

openkandil.com



الشكل 45-16

التبئير في عين الإنسان. أ. في الأشخاص ذوي الرؤية الطبيعية، تبقى الصورة مركزة (مبؤرة) عند النظر إلى أجسام قريبة أو بعيدة بسبب التغيرات التي تحدث في درجة تَكَوُّرِ العدسة. فعندما يقف شخص ذو بصر طبيعي على بعد 20 قدمًا أو أكثر من جسم ما، فإنّ العدسة تكون في أقل درجة من التَّحَدُّبِ، وتُركز الصورة على الشبكية. ب. في الأشخاص قصيري النظر، يتم تركيز الصورة أمام الشبكية؛ ولهذا تظهر الصورة مشوشة. جـ. في الأشخاص طويلي النظر تكون الصورة مركزة خلف الشبكية؛ لأن المسافة بين العدسة والشبكية قصيرة جدًا. تقوم عدسات بضبط زاوية دخول الضّوء إلى العين، ما يركزه على الشبكية تمامًا.

تركيز (تبئير) الصورة على الشبكية (الشكل 45-16). ومن المثير للاهتمام أنّ عدسة البرمائيات أو الأسماك لا تغير شكلها، فهذه الحيوانات في المقابل تركز الصور، وتوضحها بتحريك العدسة إلى الأمام أو إلى الخلف تمامًا كما تفعل عند استخدام الكاميرا.

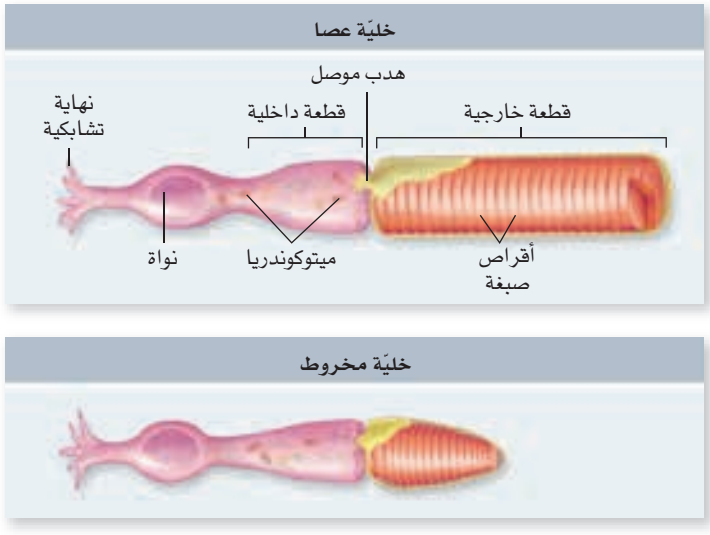
مستقبلات الضوء في الْفقريّات هي خلايا الْعِصيّ وخلايا المخاريط

تحتوي شبكية الْفقريّات نوعين من خلايا المستقبلات الضوئية هما: الْعِصيّ والمخاريط (الشكل 45 - 17). **والْعِصيّ Rods** التي استمدت اسمها من شكل قطعتها الْخارجيّة مسؤولة عن الرؤية البيضاء والسوداء عندما تكون الإضاءة منخفضة. في المقابل، فإنّ **المخاريط Cones** مسؤولة عن حدة الإبصار العالية وعن رؤية الألوان، ولها قطعة خارجية مخروطية الشكل. لدى الإنسان نحو 100 مليون من خلايا الْعِصيّ، ونحو 3 ملايين من المخاريط في كلّ شبكية. تتركز معظم المخاريط في المنطقة المركزية من الشبكية المسماة **الحفرة Fovea** حيث تشكل العيون الصور الأكثر وضوحًا للأجسام. وتخلو النقرة تقريبًا تمامًا من الْعِصيّ.

تركيب الْعِصيّ والمخاريط

للعصي والمخاريط التركيب الخلوي الأساسي نفسه. فهناك قطعة داخلية غنية بالميتوكوندريا، وتحتوي حويصلات عدة مملوءة بجزئيات الناقل العصبي. وهذه القطعة تتصل عن طريق عنق إلى قطعة خارجية مملوءة بمئات من أقراص مسطحة مكدسة واحدها فوق الآخر. وتقع الجزئيات القابضة للضوء أو الصبغات الضوئية على أغشية هذه الأقراص (انظر الشكل 45-17).

تُدعى الصبغة الضوئية في خلايا الْعِصيّ **رودوبسين Rhodopsin** وهي تتكون من بروتين أوبسين مرتبط به جزيء من *Cis- retinal* وهو ينتج من فيتامين أ (A). يشتق فيتامين أ من الكاروتين، وهو صبغة للتمثيل الضوئي في النباتات. تُدعى الصبغات الضوئية للمخاريط **فوتوبسين Photopsins** وهي شبيهة جدًا من ناحية تركيبة برودوبسين. يمتلك الإنسان ثلاثة أنواع من المخاريط، كلّ منها



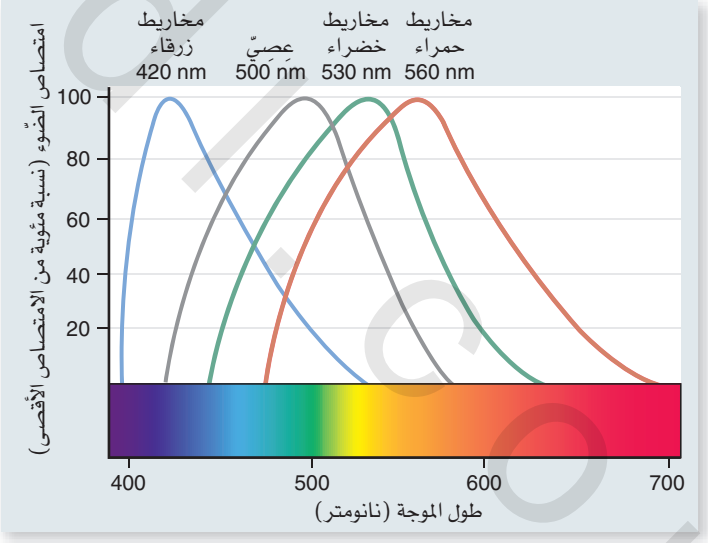
الشكل 45-17

الْعِصيّ والمخاريط. تكون القطعة الْخارجيّة المحتوية على الصبغة لكلّ من هذه الخلايا مفصولة عن بقية الخليّة بحاجز يخترقه ممر ضيق فقط يُدعى الهدبَ الموصل.

يمتلك صبغة فوتوبسين مكونة من رتنال مرتبط ببروتين له تعاقب مختلف قليلًا من الأحماض الأمينية. تغير هذه الاختلافات البسيطة الامتصاص الأقصى للصبغة، أيّ تلك المنطقة من الطيف الكهرومغناطيسي التي تمتصها الصبغة بأقصى درجة (الشكل 45 - 18). فالامتصاص الأقصى لرتنال في رودوبسين هو عند 500 نانومترٍ، وفي المقابل، فالامتصاص الأقصى لصبغات الأنواع الثلاثة من المخاريط هو: 420 نانومترًا (الممتص للأزرق)، 530 نانومترًا (الممتص للأخضر)، 560 نانومترًا (الممتص للأحمر). هذه الاختلافات في خصائص امتصاص الضّوء من قبل الصبغات الضوئية مسؤولة عن الحساسية المختلفة للألوان في الأنواع الثلاثة من المخاريط، التي يشار إليها غالبًا ببساطة بأنها مخاريط زرقاء، وخضراء، وحمراء.

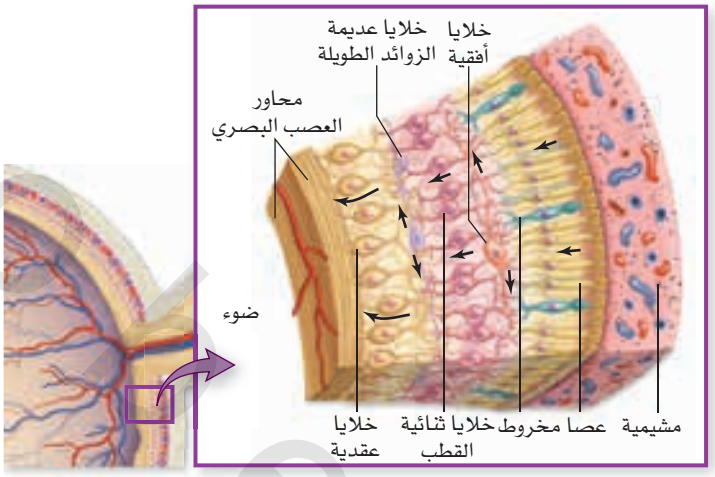
السطح الداخلي للعين، أيّ **الشبكية Retina**، مكون من ثلاث طبقات من الخلايا (الشكل 45-19): وتتألف الطبقة الأقرب إلى السطح الخارجي لكرة العين من الْعِصِيّ والمخاريط، وتحتوي الطبقة التي تليها **الخلايا ثنائية القطب Bipolar cells**، أما الطبقة الأقرب إلى تجويف العين فَمُكَوَّنَة من **خلايا عُقدية Ganglion cells**. لهذا، فإنّ الضّوء يجب أنْ يمرّ أولًا عبر الخلايا العقدية والخلايا ثنائية القطب، من أجل الوصول إلى المستقبلات الضوئية. تتشابك الْعِصِيّ والمخاريط مع الخلايا ثنائية القطب، وهذه بدورها تصنع تشابكًا عصبيًّا مع الخلايا العقدية التي تنقل السّيّالات إلى الدّماغ عبر العصب البصري. الخلايا العقدية هي العصبونات الوحيدة في الشبكية القادرة على إرسال جهود فعل إلى الدّماغ. ولهذا، فإنّ تَدَفُّقَ المعلومات الحسّيّة في الشبكية معاكسٌ لمسار الضّوء خلال الشبكية.

تحتوي الشبكية نوعين إضافيين من العصبونات هما: الخلايا الأفقية *Horizontal cells* والخلايا عديمة الزوائد الطويلة *Amacrine cells*. يمكن أنْ يؤدي تنبيه الخلايا الأفقية عن طريق المستقبلات الضوئية الموجودة عند مركز بقعة ضوء إلى تثبيط استجابة المستقبلات الضوئية الواقعة عند محيط هذا المركز. هذا التثبيط الجانبي يُحَسِّنُ من تضارب الصورة ودرجة وضوحها.



الشكل 45-18

رؤية الألوان. الامتصاص الأقصى لرتنال في صبغة رودوبسين في الْعِصِيّ هو 500 نانومترٍ. امتصاص المخاريط الزرقاء الأقصى للضوء 420 نانومترًا، أمّا امتصاص المخاريط الخضراء الأقصى للضوء فهو 530 نانومترًا، في حين امتصاص المخاريط الحمراء 560 نانومترًا. يدرك الدّماغ الألوان الأخرى جميعها من النشاط المشترك لهذه المخاريط الثلاثة.



الشكل 45-19

تركيب الشبكية. لاحظ أن الْعِصِيّ والمخاريط تقع في مؤخرة الشبكية، وليس في مقدمتها. يمر الضّوء خلال أربعة أنواع أخرى من الخلايا (العقدية، وعديمة الزوائد الطويلة، وثنائية القطب، والأفقية) في الشبكية قبل أن يصل إلى الْعِصِيّ والمخاريط. عندما تحفّز المستقبلات الضّوئيّة، فإنها تنبّه الخلايا ثنائية القطب التي تنبّه بدورها الخلايا العقدية. لهذا، فإنّ تدفقَ المعلومات الحسّيّة في الشبكية معاكسٌ لاتجاه مرور الضّوء.

تمتلك معظم الْفقريّات، خاصة تلك النهارية منها (التي تنشط خلال النهار) رؤية للألوان، كما هو حال كثير من الحشرات. ويستطيع نحل العسل أنْ يرى الضّوء في مدى قرب اللون فوق البنفسجي الذي لا يكون مرئيًّا لدى عين الإنسان. تتطلب رؤية الألوان وجود أكثر من صبغة ضوئية واحدة في خلايا المستقبلات الضوئية المختلفة، لكن ليس للحيوانات جميعها التي ترى الألوان نظام المخاريط الثلاثي المميز للإنسان ولرئيسيات أخرى. فالأسماك والسلاحف والطّيور مثلًا، لها أربعة أو خمسة أنواع من المخاريط، والمخاريط «الإضافية» هذه تمكنها من الرؤية قرب اللون فوق البنفسجي. وكثير من الثّدييّات كالسنجاب مثلًا، لها نوعان من المخاريط فقط.

تحويل الإشارة الحسّيّة في المستقبلات الضوئية

يتبع تحويل طاقة الضّوء إلى سيالات عصبية تسلسلًا يعاكس الطريقة العادية التي يتمّ بها رصد الْمنبّهات الحسّيّة. ففي الظلام تُحَرِّرُ خلايا المستقبلات الضوئية ناقلًا عصبيًّا مثبطًا يزيد استقطاب العصبونات ثنائية القطب. يمنع هذا العصبونات ثنائية القطب من تحرير ناقلها العصبي المهيج نحو الخلايا العقدية التي ترسل الإشارات إلى الدّماغ. أما بوجود الضّوء، فتتوقف خلايا المستقبلات الضوئية عن إطلاق الناقل العصبي المثبط، ما يؤدي بالنتيجة إلى تنبيه الخلايا ثنائية القطب. وتنبه الخلايا ثنائية القطب بدورها الخلايا العقدية، فتنقل جهود فعل إلى الدّماغ.

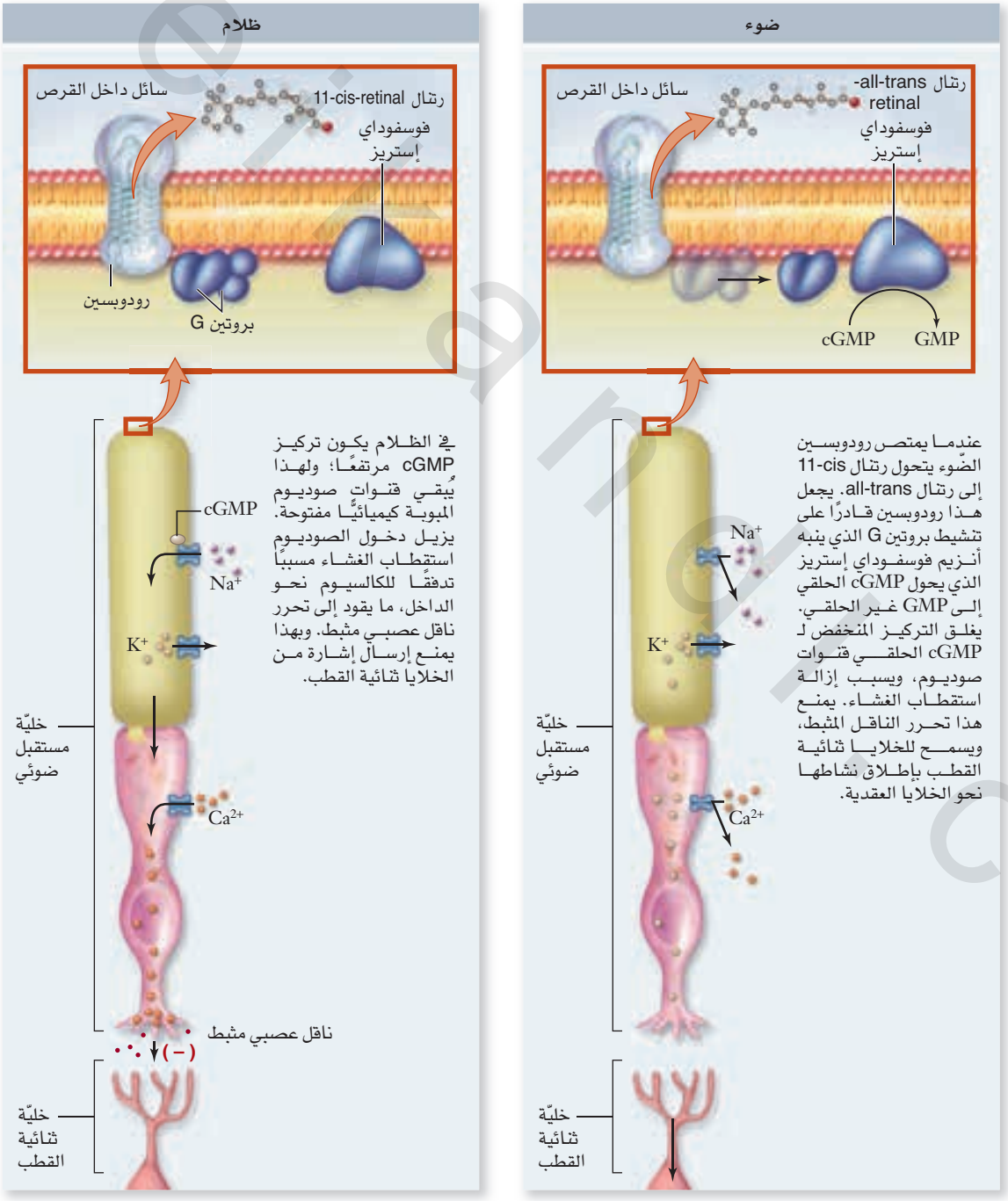
يعزى إنتاج المستقبلات الضوئية للناقل العصبي المثبط إلى وجود قنوات صوديوم مُبوبة بالرابط. ففي أثناء الظلام يكون كثير من هذه القنوات مفتوحًا ما يسمح بتدفق الصوديوم إلى الداخل. ويدعى تدفق الصوديوم هذا بغياب الضّوء، تيار الظلام، وهو يزيل استقطاب الخلايا ثنائية القطب. أما بوجود الضّوء، فتغلق قنوات صوديوم في المستقبلات الضوئية بسرعة، ما يقلل تيار الظلام، ويسبب زيادة استقطاب المستقبلات الضوئية. وفي هذه الحالة لا تُنتج الخلايا ناقلها العصبي المثبط. وبغياب التثبيط، يُزال استقطاب الخلايا ثنائية القطب ما يسبب تحريرها لناقلها العصبي المهيج نحو الخلايا العقدية.

يعتمد تنظيم تيار الظلام على الرابط الذي تستخدمه قنوات صوديوم في خلايا المستقبلات الضوئية، ألا وهو النيوكليوتايد **أحادي فوسفات جوانوسين الحلقي Cyclic guanosine monophosphate (cGMP)**. يكون تركيز cGMP في الظلام مرتفعًا، وتكون القنوات مفتوحة. يصبح النظام حساسًا للضوء بسبب طبيعة الصبغات الضوئية وتركيبها. فالصّبغات الضوئية في العين هي مستقبلات بروتينية مزدوجة مع بروتين G يتم تحفيزها عند امتصاص الضّوء. فعندما تمتص الصبغة الضوئية ضوءًا، يتحول رتنال إلى نظير آخر، وينفصل عن المستقبل البروتيني في عملية تسمى تفاعل التبييض (القصر). يتغير شكل المستقبل البروتيني نتيجة لهذا الانفصال، فيحفز بروتين G المزدوج معه. يُحفِّز بروتين G المُحفَّز بروتينًا مستجيبًا هو الأنزيم فوسفودي إستريز الذي يشق cGMP ويحوله إلى GMP غير حلقي. يسبب فقدان cGMP إغلاق قنوات صوديوم المبوبة بـ cGMP، ما يقلل تيار الظلام (الشكل 45-20). يرتبط كلّ أوبسين مع أكثر من 100 بروتين G منظم التي تطلق، عند تحفيزها، تحت وحدات تحفز مئات من جزيئات الأنزيم فوسفودي إستريز. ويستطيع كلّ جزيء من الأنزيم أنْ يُحَوِّلَ آلافًا من cGMP الحلقي إلى GMP غير حلقي، فيغلق بذلك قنوات الصوديوم بمعدل يصل إلى 1000 في الثانية، وعليه يثبط تيار الظلام.

يؤدي امتصاص فوتون واحد من الضّوء إلى منع دخول أكثر من مليون أيون صوديوم دون تغير في نفاذية الأغشية لبوتاسيوم، فالمستقبل الضوئي يصبح زائد الاستقطاب، ويتحرر منه ناقل مثبط أقل. وعندما تتحرر الخلايا ثنائية القطب من هذا التثبيط، فإنها تحفز الخلايا العقدية التي ترسل سيالات إلى الدّماغ (الشكل 45 - 21).

الشكل 45-20

تحويل الإشارة في عين الفقريات. بغياب الضّوء، يُبقي cGMP الحلقي قنوات صوديوم مفتوحة مما يسبب دخول صوديوم، ويقود إلى تحرر ناقل عصبي مثبط. عند امتصاص الضّوء من قِبَلِ رتنال في رودوبسين يتغير تركيبه. يجعل هذا رودوبسين يرتبط مع بروتين G ويحفزه لينبه أنزيم فوسفودي إستريز الذي يحول الشكل الحلقي cGMP إلى الشكل غير الحلقي GMP. يؤدي فقدان الشكل الحلقي cGMP إلى إغلاق قنوات صوديوم ويمنع تحرر الناقل العصبي المثبط الذي يجعل الخلايا ثنائية القطب تنبه الخلايا العقدية.



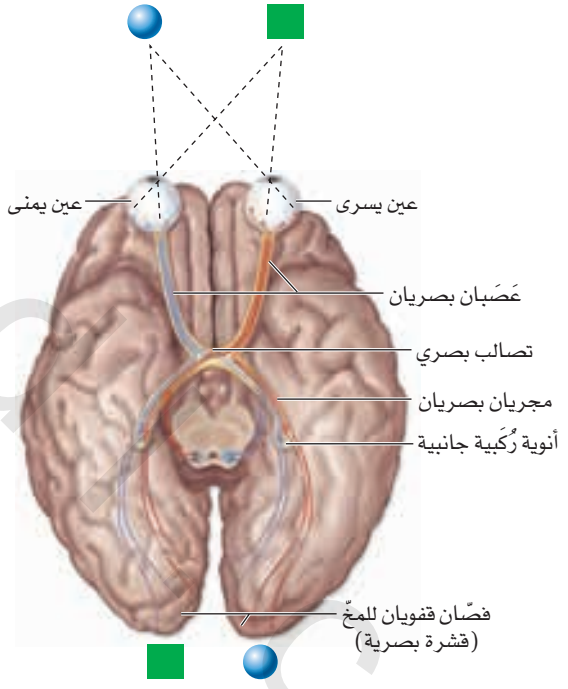
تُعالج المعلومات البصرية في القشرة المخية

تحط جهود الفعل المنقولة في محاور الخلايا العقدية في تراكيب تدعى **النواة الرُّكَبية الجانبية Lateral geniculate nucleus** في المهاد، ثمّ تنتقل بعد ذلك إلى الفصّ القفوي للقشرة المخية (انظر الشكل 45-21). هناك يفسر الدّماغ هذه المعلومات على أنها ضوء في منطقة محددة من حقل استقبال العين. إنّ نمط النشاط في الخلايا العقدية عبر الشبكية يشفّر خريطة مفصلة لكلّ نقطة في حقل الاستقبال، سامحًا بذلك للشبكية وللدماغ برؤية الأجسام في الْحَيِّز البصري المتاح.

يقدم تكرار السّيّالات في كلّ خليّة عُقدية معلومات عن شدة الضّوء عند كلّ نقطة. وفي الوقت نفسه، فإنّ النشاط النسبي للخلايا العقدية المرتبطة (عبر الخلايا ثنائية القطب) مع أنواع المخاريط الثلاثة يقدم معلومات عن اللون.

حِدّةُ الإبصار

تختلف العلاقة بين المستقبلات والخلايا ثنائية القطب والخلايا العقدية في الأجزاء المختلفة من الشبكية. ففي النقرة يتصل كلّ مخروط مع خليّة ثنائية القطب (بنسبة 1:1) وكلّ خليّة ثنائية القطب تتشابك بدورها مع خليّة عقدية واحدة. وتُعدّ العلاقة 1:1 هذه مسؤولة عن حدة الإبصار المرتفعة في النقرة.



الشكل 45-21

مسلك المعلومات البصرية. تحط جهود الفعل المنقولة بالأعصاب البصرية من الشبكية في النواتين الرُّكبتين الجانبيتين، ومن هناك تنقل إلى القشرة البصرية للفصين القفويين. لاحظ أنّ نصف الأعصاب البصرية (الألياف الدّاخليّة الناشئة من الجزء الداخلي للشبكة) تعبر إلى الجانب الآخر عند التصالب البصري، بحيث إنّ كلّ نصف كرة من المخ يستقبل معلومات من كلّ من العينين.

أما خارج النقرة، فإنّ كثيرًا من الْعِصبيّ تلتقي مع خليّة ثنائية القطب مفردة. ويسمح هذا الالتقاء بتجميع النشاط العصبي ما يجعل ذلك الجزء من الشبكية الواقع خارج النقرة أكثر حساسية للضوء الخافت من النقرة نفسها، ولكن على حساب حدة الإبصار وإدراك الألوان. لهذا، فإنّ الأجسام غير المضاءة جيدًا، مثل نجم خافت في الليل، يمكن أن تُرى بصورة أفضل ليس بالنظر إليها مباشرة، بل بالنظر قربها. ولقد قيل: إن محيط العين يعمل كراصد، في حين تعمل النقرة كمفتش.

يُعزى **عمى الألوان Color blindness** إلى فقد وراثي لنوع أو أكثر من أنواع المخاريط. فالأشخاص ذوو الرؤية الطبيعية للألوان هم ثلاثيو الألوان؛ لأن لديهم المخاريط الثلاثة كلها. أما من لديهم نوعان فقط فهم ثنائيو الألوان. فمثلًا؛ الأشخاص الذين لديهم عمى ألوان للونين الأحمر والأخضر قد يفقدون المخاريط الحمراء، ويكون لديهم صعوبة في تمييز الأحمر من الأخضر. يُوَرَّث عمى الألوان كصفة متنحية مرتبطة بالجنس (انظر الفصل الـ 13)، وهي غالبًا ما تظهر في الذكور.

الرؤية ثنائية العينين *Binocular Vision*

تمتلك الرّئيسيّات (بما فيها الإنسان) ومعظم المفترسات عينين تقعان على جانبي الوجه. وعندما توجه العينان على جسم واحد، فإنّ الصورة التي تراها كلّ عين تختلف قليلًا عن تلك التي تراها الأخرى. هذه الإزاحة البسيطة للصور (تأثير يدعى الزيغان) تمكننا من **الرؤية ثنائية العينين Binocular vision**، وهي القدرة على إدراك الصور ثلاثية الأبعاد والإحساس بالعمق. وقد عَظَّم توجه كلتا العينين نحو الأمام حقل التداخل الذي تحدث معه الرؤية المجسمة.

في المقابل، فإنّ الحيوانات الفرائس عادة ما تكون عيناها واقعتين على جانبي الرأس ما يمنع الرؤية ثنائية العينين، ولكنه يوسع حقل الاستقبال الإجمالي. ويبدو أنّ الانتخاب الطبيعي قد حابى رصد المفترس المحتمل على عمق الإدراك في كثير من أنواع الفرائس. فعينا ديك الشجر الأمريكي *Scolopax minor* مثلًا واقعتان في موقعين متقابلين تمامًا على الجمجمة، بحيث إن له حقل إبصار مقداره 360° دون أن يدير رأسه بتاتًا.

تمتلك معظم الطّيور عيونًا موضوعة على الجانبين. من أجل تَكَيُّفِها، فإنّ لها نقرتين في كلّ شبكية: النقرة الأولى، تقدم رؤية أمامية حادة كالنقرة الوحيدة الموجودة في الثدييات، أما النقرة الثانية، فتقدّم رؤية جانبية حادة.

طورت الحلقيات والرخويات والمفصليات والحبليات عيونًا تُكَوِّنُ الصورة، بصورة مستقلة. تسمح عين الْفقريّات للضوء بالمرور من خلال البؤبؤ، ثم تقوم بتركيزه عن طريق عدسة قابلة للضبط على الشبكية في مؤخرة العين. تحتوي الْعِصيّ والمخارط صبغة ضوئية هي ريتنال، التي تتفكك استجابة للضوء، وتحفّز بصورة غير مباشرة عصبونات ثنائية القطب، ثم عصبونات عقدية. تنقل الخلايا العقدية جهود فعل إلى المهاد الذي ينقل بدوره المعلومات البصرية إلى الفص القفوي للدماغ. تعطي النقرة في الشبكية حدة إبصار مرتفعة، في حين تعطي المنطقة خارج النقرة حساسية عالية للضوء الخافت. الرؤية ثنائية العينين بوجود حقلي إبصار متداخلين تعطي إدراكًا للعمق.

6-45 تَنَوُّعُ الخبرات الحسّيّة

الإبصار هو الحاسة الأساسية التي تستخدمها الْفقريّات جميعها التي تعيش في بيئة يملؤها الضّوء، لكن الضّوء المرئي ليس هو الجزء الوحيد من الطّيف الكهرومغناطيسيّ الذي تستخدمه الْفقريّات بالضرورة لِتَحَسُّسِ بيئاتها.

بعض الأفاعي لها مستقبلات قادرة على رصد الأشعة تحت الحمراء

الإشعاعات الكهرومغناطيسية ذات طول موجي أطول من الضّوء المرئي، تكون طاقتها منخفضة لدرجة أنه لا يمكن رصدها من قبل المستقبلات الضوئية. تشكل الإشعاعات من الجزء تحت الأحمر من الطيف ما نعدّه عادة أنه إشعاع حراري.

تشكل الحرارة منبهًا بيئيًّا رديئًا جدًا في الماء؛ حيث إنّ الماء يمتص الحرارة بيسر. في المقابل، فإنّ الهواء له سعة حرارية منخفضة، ولهذا يمكن أن تُشَكِّلَ الحرارة في الهواء منبهًا مفيدًا محتملًا. والْفقريّات الوحيدة المعروفة بقدرتها على رصد الأشعة تحت الحمراء هي الأفاعي التي تُسمّى أفاعي النقرة الخبيثة.

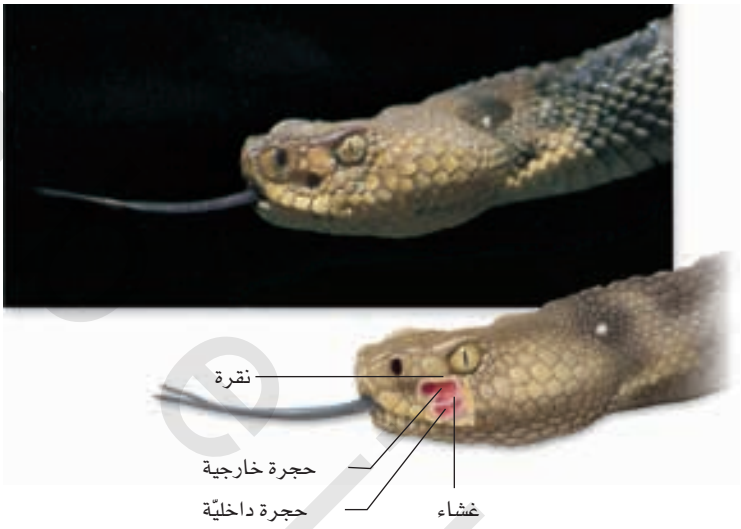
تمتلك أفاعي النقرة زوجًا من **أعضاء النقرة Pit organs**، التي ترصد الحرارة، وتقع على كلّ من جانبي الرأس بين العين وفتحة المنخر (الشكل 45-22). تحدد هذه المستقبلات الْخارجيّة موقع مصادر الحرارة في البيئة، وهي تمكِّن الأفعى المجلجلة من أن تحدد موقع فريستها، وتنقض عليها في الظلام، كما في جحر تحت الأرض، أو في كهف، أو في الليل.

يتكون كلّ عضو نقرة من حجرتين مفصولتين بغشاء. تسقط الأشعة تحت الحمراء على الغشاء، وترفع درجة حرارته، فتُنبه مستقبلات حرارية على هذا الغشاء. لا تُعْرَفُ طبيعة هذه المستقبلات، ويُحْتَمَلُ أنّها تتكون من عصبونات حساسة للحرارة تغذي كلتا الحجرتين. ويبدو أنّ وجود زوج من الأعضاء يقدم معلومات مجسمة تحدد الاتجاه بطريقة مماثلة للطريقة التي تعمل بها العيون. وفي الحقيقة، فإنّ المعلومات المنقولة من أعضاء النقرة في الأفاعي تُعالج في الدّماغ من قِبَلِ تراكيب مماثلة للمركز البصري في فقريات أخرى.

بعض الْفقريّات تستطيع الإحساس بالتيارات الكهربائية

على الرّغم من أنّ الهواء لا يوصل بيسر التيارات الكهربائية، فإن الماء موصِّل جيد. تولِّد الحيوانات المائية جميعها تيارات كهربائية من انقباضات عضلاتها. يستطيع عدد من المجموعات المختلفة من الأسماك رصد هذه التيارات الكهربائية. تستطيع السمكة المعروفة بالسمكة الكهربائية، إنتاج تفريغ كهربائي من أعضاء كهربائية متخصصة. تستطيع هذه السمكة أنْ تستخدم تفريغًا كهربائيًّا ضعيفًا لتحديد موقع فريستها وشريك تزاوجها، وأنْ تبني صورة ثلاثية الأبعاد للبيئة التي تعيش فيها، حتى إنْ كانت عكرة وضبابية.

تمتلك الأسماك مطاطية الخياشيم (القرش، والراي، والوَرْنَك) مستقبلات كهربائية تدعى **حويصلات لورنزيني Ampullae of Lorenzini**. تقع الخلايا المستقبلة في أكياس تفتح عن طريق قنوات مملوءة بالهلام في ثقوب على سطح جسم. يشكل الهلام موصلاً جيدًا. وهكذا، فإنّ شحنة سالبة عند فتحة القناة يمكن أنْ تزيل استقطاب المستقبل عند قاعدته ما يسبب تحرر ناقل عصبي وزيادة في نشاط العصبونات الحسّيّة. يسمح هذا لسمك القرش مثلًا أنْ يتحرى الانقباضات العضلية لفريسته. وعلى الرّغم من أنّ حويصلات لورينزيني قد فقدت في أثناء تطور الأسماك العظمية (معظم الأسماك العظمية) فإن الاستقبال الكهربائي عاد للظهور مجددًا في بعض مجموعات الأسماك العظمية التي طورت تراكيب حسية مناظرة. ونشأت المستقبلات الكهربائية مرة أخرى بشكل مستقل في منقار البط، وهو ثديّ يضع بيضًا. فالمستقبلات في منقاره تستطيع رصد التيارات الكهربائية التي تولدها العضلات المنقبضة للجمبري وللأسماك ما يمكن الحيوان من رصد فريسته، حتى خلال الليل وفي مياه عكرة.



الشكل 45-22

رؤية الحرارة. يفتح الانخفاض الواقع بين المنخر والعين في هذه الأفعى المجلجلة في عضو نقرة. في الجزء الذي يبدو فيه المقطع في الرسم السفلي، تستطيع أن ترى العضو المكون من حجرتين مفصولتين بغشاء. أفاعي النقرة السامة، لها القدرة الفريدة على الإحساس بالأشعة تحت الحمراء (الحرارة).

ترصد بعض المخلوقات الحقول الْمغناطيسيّة

يبدو أنّ الحنكليس، والقرش، والنّحل، وكثيرًا من الطّيور توجه نفسها ملاحيًّا على طول خطوط المجال المغناطيسي للأرض. حتى إنّ بعض البكتيريا تستخدم هذه القوى لتوجيه نفسها.

فالطّيور التي حُبست في أقفاص مغطاة، وليس لديها دليل بصري يوجهها، تنقر وتحاول أنْ تتحرك في الاتجاه الذي تتخذه عادة عند الهجرة في الوقت المناسب من السنة. لكنها لا تفعل ذلك عندما يعزل القفص عن الحقول الْمغناطيسيّة باستخدام الفولاذ. إضافة إلى ذلك، فإنه عندما يحرف المجال المغناطيسي للقفص بزاوية مقدارها $120°$ مع اتجاه عقارب الساعة باستخدام مغناطيس اصطناعي، فإنّ الطائر الذي كان يتجه بصورة طبيعية نحو الشمال سيتجه الآن نحو الشرق وجنوب الشرق.

ولا تزال طبيعة هذه المستقبلات الْمغناطيسيّة في هذه الْفقريّات موضوعًا للكثير من التكهن، والآليات تبقى عسيرة الفهم.

تستطيع أفاعي النقرة السامة تحديد موقع فريستها باستخدام الأشعة تحت الحمراء (الحرارة)، وتستطيع كثير من الْفقريّات المائية أن تحدد موضع فريستها، وتحدد معالم بيئتها عن طريق مستقبلات كهربائية. المستقبلات الْمغناطيسيّة قد تساعد على هجرة الطّيور.

مراجعة المفاهيم

45 - 1 نظرة شاملة على المستقبلات الحسّيّة

تزوّدنا المستقبلات الحسّيّة بمعلومات عن البيئة الدّاخليّة والْخارجيّة التي تُعَدُّ مهمة للبقاء والنجاح (الجدول 45-1).

- ترصد المستقبلات الْخارجيّة الْمنبِّهات القادمة من البيئة الْخارجيّة، في حين ترصد المستقبلات الدّاخليّة الْمنبِّهات من البيئة الدّاخليّة.
- هناك ثلاث مجموعات من المستقبلات: الآلية والكيميائية والمستقبلات التي ترصد الطاقة.
- تُنقل المعلومات الحسّيّة في خطوات أربع: التنبيه، وتحويل الإشارة، والبثّ، والتّفسير (الشكل 45-1).
- يتضمن تحويل الإشارة الحسّيّة قنوات أيونية مبوبة بالمنبه تُنتج جُهْدَ مُستقبلٍ متدرج.
- إذا كان جهد المستقبل أو مجموع الجهود الناتجة عن المستقبل فوق حد العتبة، فإنها تنتج جهد فعل (الشكل 45-2).
- توجد علاقة لوغاريتمية بين شدة المنبه وتكرار جهود الفعل.

45 - 2 المستقبلات الآلية: اللّمس والضّغط

تُنَبِّهُ المستقبلات الآلية بقوى آلية كالضغط.

- مستقبلاتُ الألم نهاياتٌ عصبيةٌ حرّة تقع في الجلد، وتستجيب للمنبهات المؤذية، وتدركها على أنها ألم.
- يمكن أنْ تؤثّر درجات الحرارة المتطرفة في القنوات الأيونية الآنية لجهد المستقبل، وتسبب إزالة استقطاب نتيجة لتدفق الصوديوم والكالسيوم إلى الداخل.
- المستقبلاتُ الحراريةُ هي نهاياتٌ شجريةٌ عارية للعصبونات الحسّيّة تحتوي أيضًا قنوات أيونية آنية لجهد المستقبل، وتستجيب للبرودة أو الحرارة.
- تنتج حاسة اللّمس من عمل مستقبلات مختلفة موجودة في الجلد، وتستجيب للإزاحة الميكانيكية للغشاء (الشكل 45-3).
- ترصد المستقبلاتُ الخاصة طولَ العضلة.
- ترصد مستقبلاتُ الضّغط، الواقعة في الجيب السباتي والقوس الأبهر، ضغطَ الدم.

45 - 3 السّمع والاهتزاز ورصد وضع الجسم

يعمل السّمع، وهو رصد الأصوات وأمواج الضّغط، بصورة أفضل في الماء، ويزودنا بمعلومات عن الاتجاه.

- تتحول أمواج الضّغط إلى سيالات عصبية بانثناء الخلايا الشعرية ما ينتج جهود فعل.
- يرصد نظام الخط الجانبي في الأسماك أمواج الضّغط والاهتزازات منخفضة التردد (الشكل 45-5).
- تستخدم أذن السمكة حصى أذنية، وهي بلّورة من كربونات الكالسيوم تهتز فوق خليّة شعرية لتحويل إشارة الصّوت.
- تجمع الأذن الْخارجيّة لفقريات اليابسة الاهتزازات في الهواء، وتوجهها نحو طبلة الأذن، أو غشاء الطبلة (الشكل 45-6).
- تنتقل أمواج الصّوت من الطبلة عبر المطرقة والسندان والركاب إلى الشباك البيضوي. وتحول أمواج الصّوت في القوقعة عن طريق عضو كورتي.
- يتألف الغشاء القاعدي في القوقعة من ألياف تستجيب لترددات مختلفة من الأصوات (الشكل 45-7).
- يسمح تحديد الموقع بالصدى لبعض الأنواع بالملاحة عن طريق الصّوت.
- يُحدد موضع الجسم عن طريق كيس الاتزان، وهو خلايا شعرية مهدبة مغمورة في مادة جيلاتينية تحتوي حصى التّوازن (الشكل 45- 8).
- تُرصد حركةُ الجسم عن طريق خلايا شعرية موجودة في الكيس والقربة، بحيث يمكن رصد التسارع الزاوي (الشكل 45-9).

45-4 المستقبلات الكيميائية: الذوق والشّم ودرجة الحموضة (درجة الأس الهيدروجيني)

تحتوي المستقبلات الكيميائية بروتينات غشائية ترتبط برابط محدد ما يقود إلى إزالة استقطاب، وإلى تكوين جهود فعل.

- إدراكُ التّذوّق مزيجٌ من العوامل الفيزيائية والنفسية.
- براعمُ التّذوّق تجمعاتٌ من خلايا طلائية حساسة كيميائيًّا، وتقع على الحلمات (الشكل 45-10).
- يمكن تقسيم أنماط الذّوق إلى: حلو، وحامض، ومالح، ومرّ، وشهي.
- تعمل المواد الكيميائية المالحة والحامضية مباشرة خلال قنوات أيونية. في حين، تعمل المواد الأخرى بشكل غير مباشر بالارتباط بمستقبلات مرتبطة ببروتين G.
- يتضمن الشّم مستقبلات كيميائية واقعة في الجزء العلوي للممرات الأنفية (الشكل 45-12).
- تنتهي الزوائد الشجرية للمستقبلات الكيميائية بخصلة من الأهداب تندفع مباشرة في مخاطية الأنف، وتذهب محاورها مباشرة إلى القشرة المخيّة.
- ترصد المستقبلات الكيميائية المحيطية الدّاخليّة في الأبهر التغيرات في درجة حموضة الدم، والمستقبلات الكيميائية المركزية في النخاع المستطيل حساسة لدرجة حموضة السائل الدماغي الشوكي.

45 - 5 الرؤية

تسمح المستقبلات التي ترصد الطاقة للحيوانات إدراك الأجسام من على مسافات بعيدة.

- يبدأ الإبصار باقتناص طاقة الضّوء.
- طَوَّرَتْ أربع قبائل: الْحلقيّات، والرّخويّات، والمفصليّات، والحبليّات باستقلال عن بعضها عيونًا تشكل صورًا (الشكل 45-14).
- يدخل الضّوء في عين الْفقريّات، خلال قرنية شفافة، وتتحكم القزحية في شدة الضّوء. وتركز العدسة الضّوء على شبكية موجودة في مؤخرة العين (الشكل 45-15).
- تسيطر العضلة الهدبية على شكل العدسة وتكيفها للرؤية القريبة والبعيدة.
- هناك نوعان من المستقبلات الضّوئيّة في الْفقريّات هما الْعِصِيّ، وترصد الأبيض والأسود، والمخاريط، وهي ضرورية لحدة الإبصار ولرؤية الألوان (الشكل 45-17).
- في الشبكية، تتشابك المستقبلات الضّوئيّة مع الخلايا ثنائية القطب التي تتشابك بدورها مع خلايا عقدية ترسل جهود فعل إلى الدّماغ (الشكل 45-19).
- في غياب الضّوء، يُبقي cGMP قنوات الصوديوم مفتوحة، ما يسبب دخول الصوديوم الذي يدعى تيار الظلام، والذي يسبب تحرر ناقل عصبي مثبط.
- يحفِّز الضّوء الذي تمتصه المستقبلات الضّوئيّة بروتين G الذي ينبه أنزيم فوسفوداي إستريز الذي يشق cGMP ويعطل عمله.
- يمنع فقدان cGMP دخول الصوديوم وتحرر الناقل العصبي المثبط تبعًا لذلك. هذا الأمر يسبب تحفيز الخلايا العقدية عن طريق الخلايا ثنائية القطب (الشكل 45-20).
- تُعالج المعلومات البصرية في الفص القفوي من القشرة المخية (الشكل 45-21).
- النقرة المسؤولة عن حدة الإبصار المرتفعة هي منطقة في الشبكية، حيث يتصل كلّ مخروط بخليّة واحدة من ثنائية القطب / والخلايا العقدية.
- في الضّوء الخافت، تنخفض حدة الإبصار بسبب التقاء عِصِيّ عدة عند خليّة ثنائية قطب واحدة، وخلايا عدة ثنائية قطب عند خليّة عقدية واحدة.
- للرئيسيات ومعظم المفترسات رؤية ثنائية العينين، تتداخل الصور من كلّ عين لإنتاج صورة ثلاثية الأبعاد.

45 - 6 تنوع الخبرات الحسّيّة

الضّوء المرئيّ ليس هو الجزء الوحيد من الطيف المغناطيسي الكهربائي الذي تستخدمه الْفقريّات لرصد بيئاتها.

- ترصد الأفاعي ذات النقرة الأشعةَ تحت الحمراء باستخدام أعضاء نقرة تتحرى الحرارة.
- الأسماك مطاطية الخياشيم ومنقار البط لها مستقبلات كهربائية ترصد التيارات الكهربائية.
- كثير من المخلوقات يبدو أنها تتوجه ملاحيًّا مع خطوط الحقل المغناطيسي، لكن آليات عملها تبقى غير مفهومة جيدًا.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أيّ من الآتي لا يُعَدّ طريقة تستقبل بها المستقبلات الحسّيّة معلومات من البيئة الدّاخليّة أو الْخارجيّة:
   أ. تغيرات في الضّغط.
   ب. تغيرات في الضّوء أو الحرارة.
   جـ. تغيرات في تركيز الجزيئات.
   د. كلّ هذه تستخدمها المستقبلات الحسّيّة.

2. الترتيب الصحيح لخطوات الإدراك هو:
   أ. التفسير، التنبيه، التحويل، البث.
   ب. التنبيه، التحويل، البث، التفسير.
   جـ. التفسير، التحويل، التنبيه، البث.
   د. التحويل، التفسير، التنبيه، البث.

3. وقف أحد أقاربك فجأة عندما كان في مناسبة اجتماعية، ثم أغمي عليه. لدى معاينة الطبيب له قال: إن لديه مشكلة في مستقبلات الضّغط. وظيفة هذه المستقبلات هي:
   أ. رَصْدُ التّغيّر في ضغط الدم.
   ب. رَصْدُ انقباض العضلات وحركة الأطراف.
   جـ. مستقبلات خارجية.
   د رَصْدُ التغيرات في كيمياء الدم.

4. المستقبلات الحسّيّة جميعها قادرة على تكوين سيالات عصبية بفتح أو غلق:
   أ. قنوات أيونية مبوبة بفرق الجهد.
   ب. مستقبلات خارجية.
   جـ. مستقبلات داخلية.
   د. قنوات أيونية مبوبة بالمنبه.

5. في حكاية «الأميرة النائمة» تستسلم الأميرة للنوم بعد وخز إصبعها. نوع المستقبلات التي تستجيب لهذا النوع من الْمنبِّهات المؤلمة مستقبلات:
   أ. آلية.
   ب. ألم.
   جـ. حرارة.
   د. لمس.

6. ترصد الأذن الأصوات عن طريق حركة:
   أ. الغشاء القاعدي.
   ب. الغشاء السقفي.
   جـ. قناة أوستاكيوس.
   د. السائل في القنوات الهلالية.

7. يعرف صديقك مدى خوفك من الأفاعي، فأخبرك بأنّ عليك أن تلف نفسك بمادة عازلة للحرارة عندما تذهب إلى الغابة. تدرك الآن بعد قراءتك لهذا الفصل أنه كان محقًّا إلى حد ما؛ لأن الأفاعي تستخدم:
   أ. مستقبلات ضوئية.
   ب. قوقعة.
   جـ. قنوات هلالية.
   د. أعضاء النقرة.

8. الخلايا الشعرية في الجهاز الدهليزي في فقريات اليابسة:
   أ. تقيس التغيرات في درجة الحرارة ضمن الجسم.
   ب. ترصد الصّوت في مدى منخفض من السّمع.
   جـ. تقدم إحساسًا بالتسارع والتّوازن.
   د. تقيس التغيرات في ضغط الدم.

9. عند التفكير في وجبة الغداء التي تناولتها، فإنّ القدرة على تذوق الطعام تعتمد على مستقبلات:
   أ. كيميائية خارجية.
   ب. كيميائية داخلية.
   جـ. شمية.
   د. ألم.

10. المشترك بين الأجهزة الحسّيّة للحلقيات والرخويات والمفصليات والحبليات هو:
    أ. تستخدم جميعها الْمنبِّهات نفسها من أجل التّذوّق.
    ب. تستخدم جميعها عصبونات لرصد الاهتزازات.
    جـ. لديها عيون تكون صورًا، وقد تطورت باستقلال عن بعضها.
    د. تستخدم مستقبلات كيميائية في الجلد لرصد الغذاء.

11. لو كنت تقضي شهر العسل في بورنيو، وعثرت على نوع من الثدييات لم يتم التّعرّف إليه سابقًا، ثم قمت بإخبار زوجتك التي كانت تستمع على مضض أن وضع العينين على الجهة نفسها من الرأس (أيّ على الوجه مثلًا) بحيث تتداخل حقول الرؤية هو:
    أ. موجود في الرئيسيات والمفترسات.
    ب. يدعى الرؤية ثنائية العينين.
    جـ. يسمح بإدراك العمق.
    د. كلّ ما ذكر.

12. استيقظتَ على يوم جميل، وبعد فتح جفونك، فإنّ التراكيب التي تسمح للضوء بالدخول إلى العين هي:
    أ. الشبكية.
    ب. النقرة.
    جـ. البؤبؤ.
    د. العدسة.

13. _____ هي الصبغة الضّوئيّة التي تحتويها الْعِصِيّ والمخاريط في العين.
    أ. كاروتين.
    ب. رتنال Cis-retinal.
    جـ. صبغة ضوئية.
    د. كلوروفيل.

14. واحد مما يأتي ليس طريقة تستخدمها الْفقريّات لجمع معلومات عن بيئتها:
    أ. الأشعة تحت الحمراء.
    ب. الحقول الْمغناطيسيّة.
    جـ. التيارات الكهربائية.
    د. كلّ هذه طرق تستخدم للاستقبال الْحسّيّ.

15. فص الدّماغ الذي يتعرف إلى المعلومات البصرية، ويفسرها هو الفصّ:
    أ. القفوي.
    ب الأمامي.
    جـ. الجداري.
    د. الصدغي.

أسئلة تحدٍّ

1. عندما تنخفض درجة الحموضة والقاعدية كثيرًا، تحدث حالة قد تكون مميتة تدعى الحموضة. من بين استجابات الجسم المتعددة لهذه الحالة، تغيير الجسم لمعدل تنفسه. كيف يحس الجسم بهذا التّغيّر؟ كيف يتغير معدل التنفس؟ كيف يرفع ذلك من درجة الحموضة؟

2. إن وظيفة عين الْفقريّات غير عادية عند مقارنتها بالعمليات الأخرى ضمن الجسم. فالاتجاه الذي تتدفق به المعلومات الحسّيّة مثلًا هو عكس الاتجاه الذي يسلكه الضّوء خلال الشبكية. فسر تتابع الأحداث المتعلقة بحركة الضّوء وبالمعلومات خلال تراكيب العين، واشرح لماذا يتحركان في اتجاهين متعاكسين.

3. كيف يمكن أن تستجيب أعضاء حصى الأذن في رائد الفضاء، عندما تكون الجاذبية صفرًا؟ هل سيستمر رائد الفضاء في تكوين انطباع غير موضوعي عن الحركة؟ هل تستطيع القنوات الهلالية رصد التسارع الزاوي بالكفاءة نفسها عند جاذبية مقدارها صفر؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

الفصل 46

جهاز الغدد الصماء

The Endocrine System

المفاهيم

46-1 تنظيم عمليات الجسم عن طريق الرسل الكيميائية

- *تعمل بعض النواقل العصبية أيضًا بوصفها هرمونات تدور في الدم.*
- *تنتج الغدد الصماء ثلاث طوائف كيميائية من الهرمونات.*
- *يمكن تصنيف الهرمونات إلى محبة للدهون وأخرى محبة للماء.*
- *تحدث المُنظِّمات نظيرة الصماء تأثيرات قوية ضمن الأنسجة.*

46-2 عمل الهرمونات المحبة للدهون مقارنة مع الهرمونات المحبة للماء

- *تنشط الهرمونات المحبة للدهون مستقبلات داخل خلوية.*
- *تنشط الهرمونات المحبة للماء مستقبلات على أغشية الخلايا الهدف.*

46-3 النخامية وتحت المهاد: مراكز السيطرة في الجسم

- *النخامية غدة صماء مركبة.*
- *تخزن النخامية الخلفية، وتفرز هرمونين عصبيين.*
- *تنتج النخامية الأمامية سبعة هرمونات.*
- *تُنظم الهرمونات العصبية لتحت المهاد النخامية الأمامية.*
- *تُنظم التغذية الراجعة من الغدد الصماء المحيطة هرمونات النخامية الأمامية.*
- *تعمل هرمونات النخامية الأمامية بصورة مباشرة أو غير مباشرة.*

46-4 الغدد الصماء المحيطية الرئيسة

- *تنظم الغدة الدرقية الأيض القاعدي والتكويني الجنيني.*
- *تُنظم هرمونات اتزان الكالسيوم الداخلي.*
- *تفرز الغدة الكظرية كاتيكولأمينات وهرمونات ستيرويدية.*
- *هرمونات البنكرياس منظمات رئيسة لأيض الكربوهيدرات.*

مقدّمة

السُّكري مرض يبدو فيه المرضى ذوو التغذية الجيدة، كأنهم يعانون مجاعة مميتة. لقد كان المرض معروفًا لدى أطباء الرومان والإغريق، الذين وصفوه بأنه «ذوبان للحم» مصحوب بإنتاج فائض من البول «مثل فتح قناة مائية». كان تشخيص السكري في طفل يُعدّ حكمًا نافذًا بالموت حتى عام 1922. في ذلك العام، استخلص كل من فردرك بانتج وتشارلز بَست جزيء الأنسولين من البنكرياس. وإن حقن أنسولين في تيار الدم، يعكس بشكل درامي أعراض هذا المرض. وقد شكَّل هذا تأكيدًا مثيرًا للإعجاب لمفهوم جديد: إن بعض الأعضاء الداخلية تُنتج مواد كيميائية مُنظِّمة قوية تتوزع في الجسم عن طريق الدم.

نعرف الآن أن الأنسجة والأعضاء في جسم الفقريات تتعاون لإدامة الاتزان الداخلي من خلال عمل آليات تنظيم عدة. لكن هناك جهازين منقطعين بشكل استثنائي لتنظيم عمل أعضاء الجسم، هما: الجهاز العصبي، وجهاز الغدد الصماء. كلا الجهازين يحرر جزيئات مُنظِّمة، تسيطر على أعضاء الجسم، بأن ترتبط بمستقبلات بروتينية موجودة على خلايا هذه الأعضاء، أو بداخل تلك الخلايا. في هذا الفصل، سندرس الجزيئات المُنظِّمة لجهاز الغدد الصماء، والخلايا، والأعضاء التي تنتجها، وكيف تعمل على تنظيم أنشطة الجسم.

46-5 هرمونات أخرى وآثارها

- *تنظم هرمونات الجنس الستيرويدية التطور التكاثري.*
- *ميلاتونين ضروري جدًا للدورات الإيقاعية.*
- *بعض الهرمونات لا تنتجها غدد صماء.*
- *هرمونات الحشرات تنظم الانسلاخ والتحول.*
- *قد تغير الخلايا السرطانية إنتاج الهرمونات، أو قد يكون لها استجابات هرمونية مختلفة.*

openkandil.com

1-46 تنظيم عمليات الجسم عن طريق الرسل الكيميائية

عندما ناقشنا في (الفصل الـ 9) التفاعل بين الخلايا، وصفنا آنذاك أربع عمليات للتفاهم بين الخلايا، وهي: الاتصال المباشر، والترميز التشابكي، والترميز بالهرمونات، والترميز نظير الودي. في هذا الفصل، سنهتم بطرق الترميز التي تخدم التفاهم، سنبدأ بمراجعة آليات الترميز الثلاث.

كما أشرنا في (الفصل الـ 44)، تفرز محاور العصبونات رسائل كيميائية، تدعى النواقل العصبية، نحو الشق التشابكي. تنتشر هذه المواد الكيميائية مسافة قصيرة فقط إلى الغشاء بعد التشابكي، حيث ترتبط بمستقبلات بروتينية، وتنبه الخلية بعد التشابكية. يؤثر البث التشابكي هذا بصورة عامة في الخلية بعد التشابكية التي تتسلّم الناقل العصبي فقط.

الهرمون Hormone، في المقابل، مادة كيميائية مُنظِّمة، تفرز في السائل خارج الخلايا، ويحملها الدم، ويستطيع لهذا أن يعمل على بعدٍ من مصدر إفرازه. تدعى الأعضاء المتخصصة في إفراز الهرمونات **غددًا صماء Endocrine glands**، لكن بعض الأعضاء كالكبد، والكلية يستطيع إفراز هرمونات إضافة إلى إنجازها لوظائف أخرى. وتدعى الأعضاء والأنسجة التي تنتج الهرمونات معًا جهاز **الغدد الصماء Endocrine system**.

يحمل الدم الهرمونات إلى كل خلية في الجسم، لكن الخلايا الهدف ذات المستقبلات الخاصة بهرمون معين هي التي تستجيب فقط. تعمل مستقبلات الهرمون البروتينية بطريقة مماثلة لمستقبلات النواقل العصبية. فالمستقبلات البروتينية ترتبط بشكل نوعي بالهرمون، وتنشط مسالك تحويل الإشارة التي تُنتج استجابة للهرمون. يُمكّن التفاعل شديد النوعية بين الهرمونات ومستقبلاتها، هذه الهرمونات من أن تكون نشطة وفعالة بتركيز ضئيل جدًا، إذ ليس من المستغرب أن تجد هرمونات تدور في الدم بتركيز منخفض يتراوح بين 10^{-8} - 10^{-10} جزيئي.

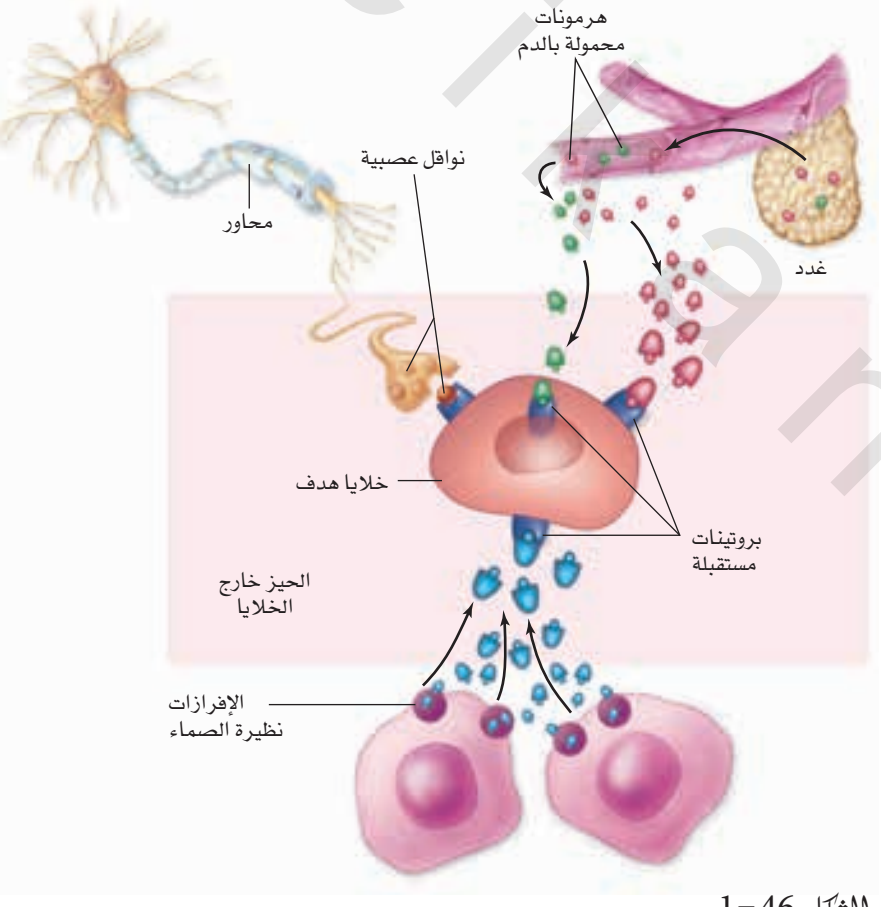
إضافة إلى الرسل الكيميائية التي تتحرر بوصفها نواقل عصبية وكهرمونات، تتحرر بعض الجزيئات الكيميائية، وتعمل ضمن الأعضاء بوصفها مُنظِّمات محلية. تدعى هذه المواد الكيميائية **المُنظِّمات نظيرة الصماء Paracrine regulators**. تعمل هذه بطريقة مشابهة لهرمونات الغدد الصماء، ولكنها لا تنتقل خلال الدم. بهذه الطريقة، فإن خلايا العضو الواحد يُنظم بعضها بعضًا. إن التواصل الكيميائي ليس مقصورًا على الخلايا ضمن المخلوق الواحد؛ **فالفيرمونات Pheromones** مواد كيميائية تتحرر في البيئة للتواصل بين أفراد النوع الواحد. تساعد هذه الرسائل على التواصل بين الحيوانات، وقد تغير سلوك المخلوق المستقبل أو فيزيولوجيته، ولكنها ليست ذات علاقة بتنظيم الأيض الاعتيادي ضمن الحيوان. ويمثل (الشكل 46-1) مقارنة بن أنواع الرسل الكيميائية المختلفة المستخدمة في التنظيم الداخلي.

تعمل بعض النواقل العصبية بوصفها هرمونات تدور في الدم

يمكّن نقل الدم للهرمونات الغدد الصماء من تنسيق نشاط أعداد كبيرة من الخلايا الهدف الموزعة في الجسم، فالمُنظِّم الكيميائي المسمى نورإبينفرين، مثلًا، الذي يتحرر بوصفه ناقلًا عصبيًّا من النهايات العصبية الودية، تفرزه أيضًا الغدد الكظرية في الدم. ويعمل نورإبينفرين بوصفه هرمونًا لتنسيق نشاط القلب، والكبد، والأوعية الدموية في أثناء الاستجابة للكرب. يمكن للعصبونات أن تفرز مواد كيميائية تدعى **الهرمونات العصبية Neurohormones**، ويحملها الدم.

فبعض المناطق المتخصصة في الدماغ لا تحتوي على عصبونات مفرزة للنواقل العصبية فحسب، بل إن مجموعات من العصبونات تنتج هرمونات عصبية. بهذه الطريقة، يمكن للعصبونات أن توصل الرسائل الكيميائية إلى ما وراء الجهاز العصبي نفسه.

يسيطر الجهاز العصبي على النشاط الإفرازي لكثير من الغدد الصماء. والموقع الرئيس الذي ينجز هذا التنظيم العصبي للغدد الصماء هو الدماغ. فكما سترى، تسيطر تحت المهاد على الإفرازات الهرمونية للغدة النخامية الأمامية، التي تنظم بدورها غددًا صماء أخرى.



الشكل 46-1

أنواع مختلفة من الرسل الكيميائية. تتأثر وظائف الأعضاء بالمُنظِّمات العصبية، والغدية الصماء، ونظيرة الصماء. يرتبط كل نوع من المُنظِّمات الكيميائية ببروتينات مستقبلة محددة على سطح خلايا الأعضاء الهدف أو في داخلها.

غير أن إفراز عدد من الهرمونات يمكن ألا يخضع للسيطرة العصبية. فإفراز أنسولين من البنكرياس أو ألدوستيرون من قشرة الأدرنالية، مثلًا، يحفزهما زيادة تركيز جلوكوز أو بوتاسيوم في الدم على التوالي.

تنتج الغدد الصماء ثلاث طوائف كيميائية من الهرمونات

يضم جهاز الغدد الصماء (الشكل 46-2) كل الأعضاء التي تفرز الهرمونات: الغدة الدرقية، والنخامية والكظريتين، وغير ذلك (الجدول 46-1). تفرز خلايا هذه الأعضاء هرمونات في السائل خارج الخلايا، حيث تنتقل إلى الشعيرات الدموية المحيطة. لهذا السبب، فإنه يشار إلى الهرمونات، بأنها إفرازات صماء، في حين تفرز خلايا غدد أخرى إفرازاتها، كاللعاب أو الحليب، في قنوات تنقلها إلى الخارج. تسمى الغدد الأخيرة **غددًا خارجية الإفراز Exocrine glands**، وتدعى إفرازاتها إفرازات خارجية.

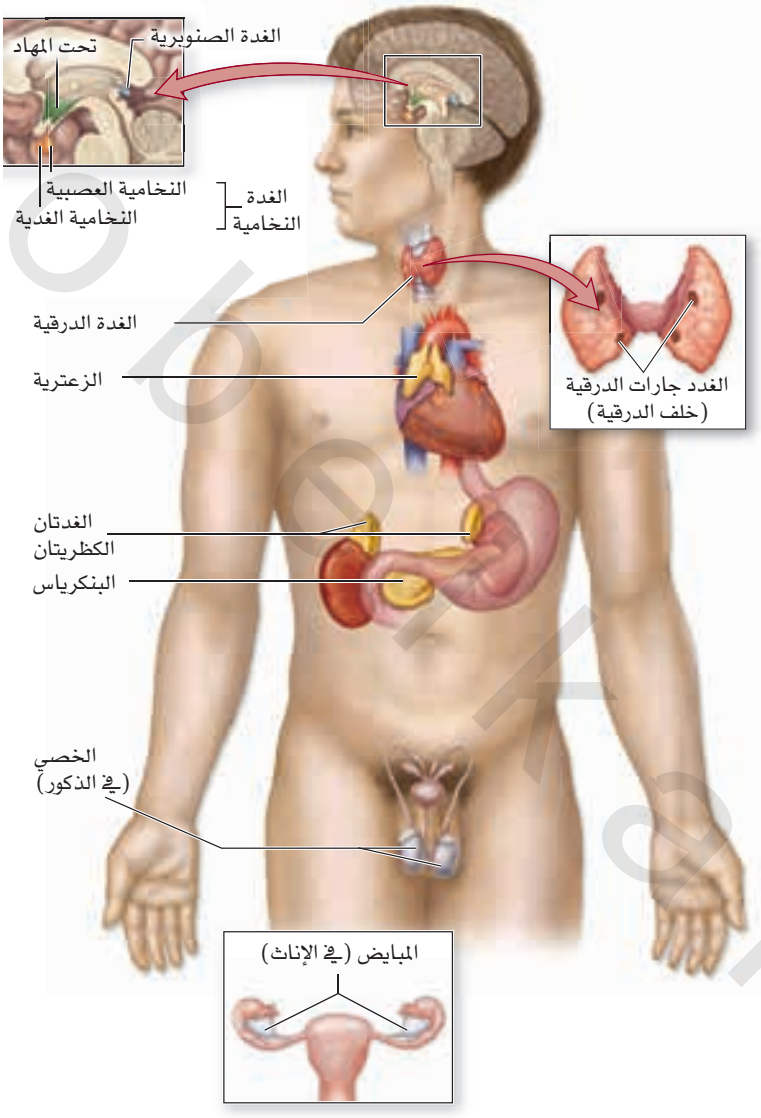
يجب أن تبدي الجزيئات التي تعمل بوصفها هرمونات صفتين رئيستين: أولاهما، أنها يجب أن تكون معقدة بدرجة كافية لتنقل معلومات مُنظِّمة إلى أهدافها. فالجزيئات البسيطة مثل ثاني أكسيد الكربون أو الأيونات مثل أيون الكالسيوم لا تعمل بوصفها هرمونات. وثانيهما، أن الهرمونات يجب أن تكون مستقرة بدرجة كافية؛ لكي تقاوم التحطيم قبل أن تصل إلى خلاياها الهدف. وهناك ثلاث طوائف كيميائية أساسية من الجزيئات تحقق هذين المتطلبين.

الببتيدات والبروتينات Peptides and proteins وكلتاهما يتكون من سلاسل من الأحماض الأمينية. من الأمثلة المهمة على الهرمونات الببتيدية الهرمون المانع لإدرار البول (9 أحماض أمينية) وأنسولين (51 حمضًا أمينيًّا) وهرمون النمو (191 حمضًا أمينيًّا). هذه الهرمونات مشفرة في DNA. وتنتجها الآلية الخلوية نفسها المسؤولة عن استنساخ الجزيئات الببتيدية الأخرى وترجمتها. **البروتينات السكرية Glycoproteins** هي الأكثر تعقيدًا، وهي مكونة من سلسلتين ببتيديتين يرتبط بهما كربوهيدرات. أمثلة هذه الأخيرة تشمل الهرمون منبه الدرقية، ومكون الجسم الأصفر.

مشتقات الأحماض الأمينية Amino acid derivatives؛ هرمونات يتم تصنيعها بتحوير أنزيمي لأحماض أمينية محددة؛ تشمل هذه المجموعة الأمينات المنتجة حيويًّا التي ناقشناها في (الفصل الـ 44). وهذه المجموعة تضم الهرمونات التي يُفرزها نخاع الكظرية (الجزء الداخلي للغدة الكظرية) والدرقية والصنوبرية. الهرمونات التي يفرزها نخاع الكظرية مشتقة من الحمض الأميني تايروسين. تدعى هذه **كاتيكولأمينات Catecholamines** وهي تضم إبينفرين (أدرنالين) ونورإبينفرين (نورأدرنالين). هناك هرمونات أخرى تشتق من تيروسين هي **هرمونات الدرقية Thyroid hormones**، التي تفرزها الغدة الدرقية. أما الغدة الصنوبرية فتفرز هرمونًا أمينيًّا مختلفًا هو **ميلاتونين Melatonin** وهو مشتق من حمض تربتوفان.

الستيرويدات Steroids دهونٌ تصنع بتحوير أنزيمي للكوليسترول. تشمل هذه المجموعة، تستوستيرون وإستراديول، وبروجستيرون، وألدوستيرون، وكورتيزول.

يمكن تقسيم الستيرويدات إلى **ستيرويدات الجنس Sex Steroids**، وتفرز من الخصية، والمبيض، والمشيمة، وقشرة الكظرية، **وستيرويدات قشرية corticosteroids** تفرز من قشرة الكظرية فقط (الجزء الخارجي من الغدة الكظرية).



الشكل 46-2

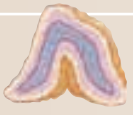
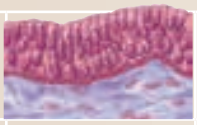
جهاز الغدد الصماء في الإنسان. تظهر هنا الغدد الصماء الرئيسة، لكن كثيرًا من الأعضاء الأخرى تفرز هرمونات إضافة إلى وظائفها الأساسية.

يمكن تصنيف الهرمونات إلى محبة للدهون وأخرى محبة للماء

تختلف الطريقة التي تُنقل بها الهرمونات، والتي تتفاعل بها مع أهدافها بناءً على طبيعتها الكيمائية، فالهرمونات قد تصنف إلى **محبة للدهون Lipophilic** (غير مستقطبة) وهي ذائبة بالدهون، أو **محبة للماء Hydrophilic** (مستقطبة) وهي ذائبة بالماء. تشمل الهرمونات المحبة للدهون الهرمونات الستيرويدية وهرمونات الدرقية، أما بقية الهرمونات الأخرى فجميعها محبة للماء.

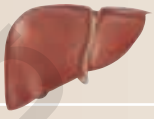
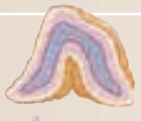
إن هذا التمييز مهم في فهم كيفية سيطرة هذه الهرمونات على خلاياها الهدف. الهرمونات المحبة للماء تذوب بيسر في الدم، ولكنها لا تستطيع أن تدخل الخلايا الهدف.

obeikandl.com

الجدول 46-1	الغدد الصماء الرئيسة للثدييات وهرموناتها*			
الغدة الصماء والهرمون	**النسيج الهدف**	**الصورة**	**التأثيرات الرئيسة**	**الطبيعة الكيميائية**
تحت المهاد				
الهرمونات المفرزة	النخامية الأمامية		تنشط إفراز هرمونات النخامية الأمامية.	ببتيدات
الهرمونات المثبطة	النخامية الأمامية		تثبط إفراز هرمونات النخامية الأمامية.	ببتيدات (باستثناء العامل المثبط لإفراز برولاكتين، وهو دوبامين)
النخامية الخلفية				
المانع لإدرار البول	الكلى		الحفاظ على الماء بتنبيه إعادة امتصاص الماء من البول.	ببتيد (9 أحماض أمينية)
أوكسيتوسين	الرحم		ينبه الانقباض.	ببتيد (9 أحماض أمينية)
	الغدد اللبنية		ينبه إدرار الحليب.	
النخامية الأمامية				
المنشط لقشرة الكظرية	قشرة الكظرية		ينبه إفراز هرمونات قشرة الكظرية، مثل كورتيزول.	ببتيد (39 حمضًا أمينيًّا)
المنبه للخلايا الصبغية	الجلد		ينبه تغير اللون في الزواحف والبرمائيات، وظائف أخرى في الثدييات.	ببتيد (شكلان، 13، 22 حمضًا أمينيًّا)
هرمون النمو	أعضاء عدة		ينبه النمو بالسماح بنمو العظم وبناء البروتين وتحطيم الدهون.	بروتين
برولاكتين	الغدد اللبنية		ينبه إنتاج الحليب.	بروتين
المنبه للغدة الدرقية	الغدة الدرقية		ينبه إفراز ثيروكسين.	بروتين سكري
المكون للجسم الأصفر	الغدد التناسلية		ينبه الإباضة وتكوين الجسم الأصفر في الإناث، وينبه إفراز تستوستيرون في الذكور.	بروتين سكري
المنشط للحويصلات	الغدد التناسلية		ينبه تكوين المني في الذكور، وتطور حويصلات المبيض في الإناث.	بروتين سكري
الغدة الدرقية				
هرمونات الدرقية (ثيروكسين وثلاثي يود الثايرونين)	معظم الخلايا		ينبه معدل الأيض، ضروري للنمو والتطور الطبيعيين.	مشتق من الأحماض الأمينية (فيه يود)
كالسيتونين	العظم		يثبط فقدان الكالسيوم من العظم.	ببتيد (32 حمضًا أمينيًّا)

* هذه هي الهرمونات التي تتحرر من الغدد الصماء. تفرز هرمونات أخرى من أعضاء لها وظائف غير صماء مثل الكبد والكلية والأمعاء.

openkandi.com

الجدول 46-1	تابع			
الغدة الصماء والهرمون	**النسيج الهدف**	**الصورة**	**التأثيرات الرئيسة**	**الطبيعة الكيميائية**
الغدد جارات الدرقية				
الجار درقي	العظم، الكلى، الجهاز الهضمي		يرفع مستوى الكالسيوم في الدم بتنبيه تحطيم العظم، ينبه إعادة امتصاص الكالسيوم في الكلى، ينشط فيتامين D.	ببتيد (34 حمضًا أمينيًّا)
نخاع الكظرية				
إبينفرين (أدرنالين) ونورإبينفرين (نورأدرنالين)	العضلات الملساء، العضلات القلبية، الأوعية الدموية		يبدأ استجابة الكرب، يرفع معدل نبض القلب، وضغط الدم ومعدل الأيض. يوسع الأوعية الدموية، ويحرك الدهون، ويرفع مستوى جلوكوز الدم.	مشتق من حمض أميني
قشرة الكظرية				
قشريات سكرية (كورتيزول)	كثير من الأعضاء		التكيف للكرب طويل الأمد، يرفع مستوى جلوكوز الدم، ويحرك الدهون.	ستيرويد
قشريات معدنية	أنيبيبات الكلية		يحافظ على توازن الصوديوم، وإخراج البوتاسيوم.	ستيرويد
البنكرياس				
أنسولين	الكبد، العضلات الهيكلية، النسيج الدهني		يخفض مستوى جلوكوز الدم، ينبه بناء جليكوجين والدهون والبروتينات.	ببتيد (51 حمضًا أمينيًّا).
جلوكاجون	الكبد، النسيج الدهني		يرفع مستوى جلوكوز الدم، ينبه تحطيم جليكوجين في الكبد.	ببتيد (29 حمضًا أمينيًّا)
المبيض				
إستراديول	عام		ينبه تطور الصفات الجنسية الثانوية في الأنثى.	ستيرويد
	جهاز التكاثر الأنثوي		ينبه نمو أعضاء الجنس عند البلوغ، وتحضير الرحم كل شهر للحمل.	
بروجستيرون	الرحم		يكمل تحضير الرحم للحمل.	ستيرويد
	الغدد اللبنية		ينبه تطورها.	
الخصية				
تستوستيرون	أعضاء عدة		ينبه تطور الصفات الجنسية الثانوية في الذكور، ويسبب اندفاع النمو عند البلوغ.	ستيرويد
	جهاز التناسل الذكري		ينبه تطور أعضاء الجنس، وينبه تكوين الحيوانات المنوية.	
الغدة الصنوبرية				
ميلاتونين	الغدد الجنسية، الدماغ، الخلايا الصبغية		يُنظم الإيقاع البيولوجي.	مشتق من حمض أميني

obeikandl.com

ولهذا، فإن عليها أن تُحفِّز مستقبلات، وهي خارج غشاء الخلية. في المقابل تنتقل الهرمونات المحبة للدهون في الدم، وهي متعلقة ببروتينات ناقلة (الشكل 46-3). وتمكنها ذائبيتها بالدهون من عبور أغشية الخلايا والارتباط بمستقبلات داخل الخلايا.

كلا النوعين من الجزيئات الهرمونية يتم تدميره في النهاية، أو يجري تعطيله بعد استعماله، وفي النهاية يتم إخراجه مع البول أو مع الصفراء. ومع ذلك، فإن الهرمونات المحبة للماء يتم تعطيلها بسرعة أكبر من الهرمونات المحبة للدهون. نتيجة لهذه الفروق الكيميائية، فإن الهرمونات المحبة للماء تميل إلى العمل خلال مدة قصيرة من الوقت (من دقائق إلى ساعات)، في حين تكون الهرمونات المحبة للدهون نشطة على مدد زمنية أطول (من أيام إلى أسابيع).

تُحدث المُنظِّمات نظيرة الصماء تأثيرات قوية ضمن الأنسجة

يحدث التنظيم الذي يستخدم الإفرازات نظيرة الصماء في معظم الأعضاء، وبين خلايا الجهاز المناعي. وتُعدّ **عوامل النمو Growth factors** وهي بروتينات تشجع نمو الخلايا وانقسامها في أعضاء محددة من بين أهم المُنظِّمات نظيرة الصماء. تؤدي عوامل النمو دورًا حرجًا في تنظيم الانقسام المتساوي (انظر الفصل الـ 10)، وهي تنتج في الأجنة لتنظيم التمايز الصحيح للخلايا. فعامل النمو البَشَري *Epidermal growth fact*، مثلًا، ينشط الانقسام المتساوي في الجلد والتكوين الجنيني لخلايا الأنسجة الضامة، في حين يحفز عامل نمو الأعصاب *Nerve growth factor* نمو العصبونات وبقائها. ويحفز عامل النمو شبيه أنسولين *Insulin-like growth factor* انقسام الخلايا في العظم قيد التطور، إضافة إلى بناء البروتين في أنسجة أخرى عدة. أما **المحركات الخلوية (سايتوكاين) Cytokines** (الموصوفة في الفصل الـ 51) فهي عوامل نمو متخصصة للسيطرة على انقسام الخلايا وتمايزها في الجهاز المناعي، في حين أن **المنشطات العصبية Neurotropins** عوامل نمو تنظيم الجهاز العصبي.

لقد تعززت أهمية وظيفة عوامل النمو، عندما لوحظ أن إتلاف الجينات التي تُشفِّر عوامل النمو أو مستقبلاتها، يمكن أن يقود إلى انقسام خلوي غير منتظم وإلى تطور الأورام.

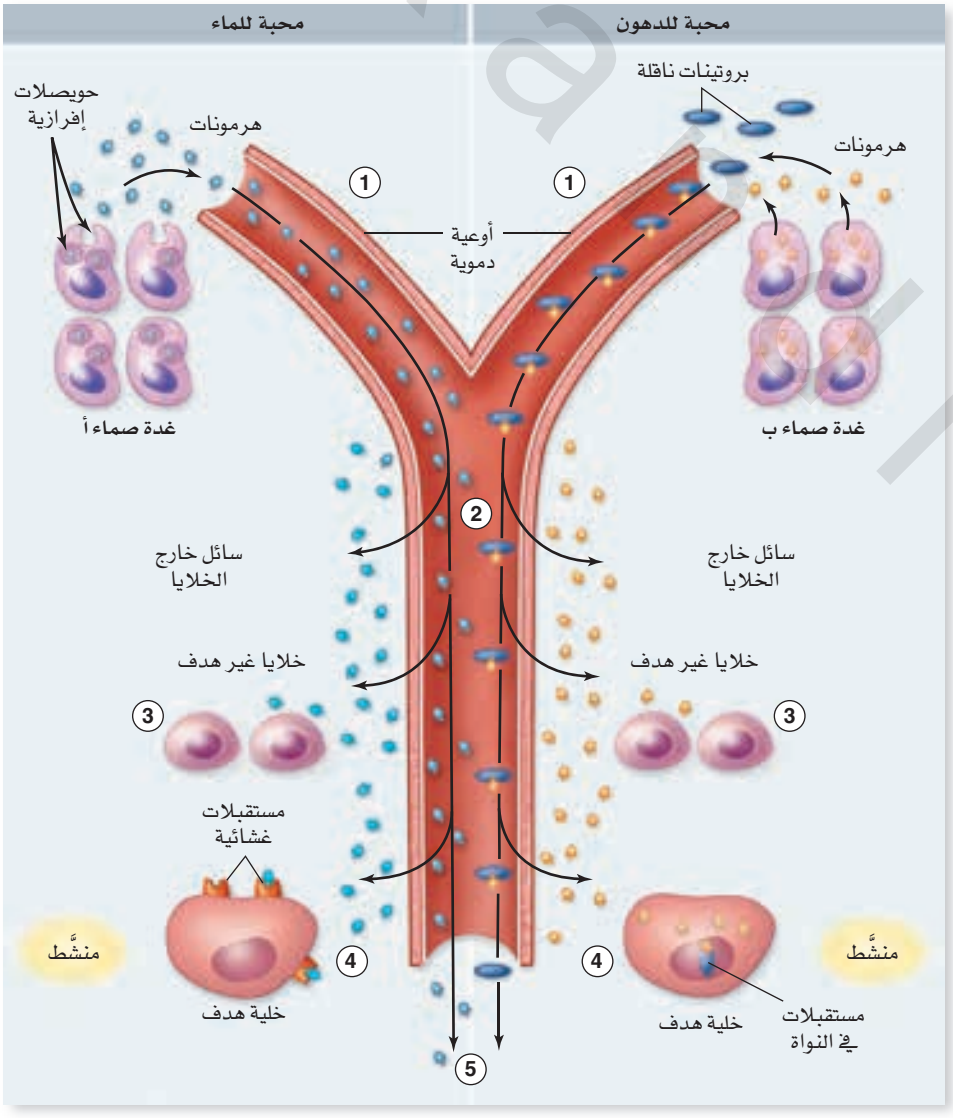
تنظيم الأوعية الدموية عن طريق المُنظِّمات نظيرة الصماء

يتم إنتاج غاز أكسيد النتريك NO الذي يعمل أيضًا بوصفه ناقلًا عصبيًّا (الفصل الـ 44) في الطلائية الداخلية للأوعية الدموية.

في هذا السياق، يمكن النظر إلى أكسيد النتريك على أنه من المُنظِّمات نظيرة الصماء؛ لأنه ينتشر إلى طبقة العضلات الملساء في الأوعية الدموية، ويشجع على انبساط الأوعية الدموية، ويتضمن أحد أدواره الرئيسة السيطرة على ضغط الدم بتوسيعه الشرايين الدموية. الطلائية الداخلية للأوعية الدموية هي مصدر

الشكل 46-3

حياة الهرمونات. تنتج الغدد الصماء هرمونات محبة للماء، وأخرى محبة للدهون، تنتقل إلى أهدافها عن طريق الدم. ترتبط الهرمونات المحبة للدهون ببروتينات ناقلة لجعلها ذائبة في الماء. تمتلك الخلايا الهدف مستقبلات غشائية للهرمونات المحبة للماء، ومستقبلات داخل الخلايا للهرمونات المحبة للدهون. في النهاية يتم تحطيم الهرمونات عن طريق الخلايا الهدف، أو يتم تخليص الدم منها عن طريق الكبد أو الكلية.



1. تفرز الهرمونات في السائل خارج الخلايا وتنتشر إلى تيار الدم.
2. تتوزع الهرمونات عن طريق الدم إلى الخلايا جميعها. تنتشر من الدم إلى السائل خارج الخلايا.
3. تفتقر الخلايا غير الهدف إلى المستقبلات، ولهذا لا يحدث تنبيه للخلايا.
4. تمتلك الخلايا الهدف مستقبلات، ولهذا فإنها تُنشَّط بالهرمونات.
5. تزال الهرمونات غير المستخدمة، التي تم إيقاف عملها، عن طريق الكبد والكلية.

خصب للمُنظِّمات نظيرة الصماء، فهي تنتج إندوثيلين *Endothelin* التي تسبب انقباض الأوعية الدموية، وبراديكاينين *Bradykinin* الذي يشجع توسعها. يُكمل عمل المُنظِّمات نظيرة الصماء عمل الأعصاب الذاتية في تنظيم الأوعية الدموية، ما يسمح للأوعية الدموية بالاستجابة للظروف المحلية مثل زيادة الضغط أو انخفاض الأكسجين.

البروستاغلاندنيات *Prostaglandins*

تشكل البروستاغلاندنيات مجموعة متباينة من المُنظِّمات نظيرة الصماء. البروستاغلاندين حمض دهني طوله 20 ذرة كربون، ويحتوي حلقة خماسية الكربون. هذا الجزيء مشتق من جزيء سابق له، يدعى حمض أراكيدونيك، يتحرر من الدهون المفسفرة لغشاء الخلية بتحفيز هرموني أو خلافه. تنتج البروستاغلاندنيات في كل عضو تقريبًا، وتسهم في تشكيلة من الوظائف التنظيمية. تكون بعض البروستاغلاندنيات نشطة، وتسمح بانقباض العضلات الملساء. ومن خلال هذه الوظيفة، فإنها تنظم وظائف التكاثر مثل نقل الجاميتات والمخاض، وربما الإباضة، وقد يكون إنتاج البروستاغلاندينات المفرط ذا علاقة بالمخاض المبكر (قبل الأوان)، والتهاب بطانة الرحم وعسر الطمث (تقلصات الدورة الشهرية المؤلمة). وهي تسهم أيضًا في تنظيم عمل الرئة والكلية من خلال آثارها في العضلات الملساء. في الأسماك، وجد أن البروستاغلاندنيات تعمل بوصفها هرمونات ومُنظِّمات نظيرة صماء. فالبروستاغلاندنيات التي تنتج في المبيض عند الإباضة يمكن أن تنتقل إلى الدماغ لتنسيق سلوك التفريخ المرافق. تُنتج البروستاغلاندنيات في مواقع تهتك الأنسجة، حيث تشجع بعض جوانب الالتهاب مثل الانتفاخ، والألم، والحمى. (لقد درس هذا التأثير للبروستاغلاندنيات جيدًا، حيث وجد أن الأدوية التي تثبط بناء البروستاغلاندنيات كالإسبرين، تساعد على تخفيف هذه الأعراض.

يُعدّ الإسبرين الأكثر استعمالًا بين **الأدوية المضادة للالتهاب غير الستيرويدية Nonsteroidal anti-inflammatory drugs**، وهي طائفة من الأدوية تشمل إندوميثاسين وأيبوبروفين. تعمل هذه الأدوية على تثبيط أنزيمين ذوي علاقة، هما المؤكسج الحلقي1، 2 (سايكلوأوكسجينيز Cyclooxygenase) وتعزى التأثيرات المضادة للالتهاب إلى تثبيط المؤكسج الحلقي 2 الذي يعد ضروريًّا لإنتاج بروستاغلاندنيات من حمض أراكيدونيك.

يخفض هذا من الالتهاب والألم المصاحب له الناتج عن فعل البروستاغلاندنيات. ولسوء الحظ، فإن تنشيط المؤكسج الحلقي 1 يعطي آثارًا جانبية غير مرغوبة تشمل نزيفًا في المعدة، وإطالة زمن تخثر الدم. طُوِّرت حديثًا مزيلات ألم تدعى مثبطات المؤكسج الحلقي 2، إذ إنها تثبط بشكل انتقائي المؤكسج الحلقي 2 وليس 1. وقد تكون مثبطات المؤكسج الحلقي 2 ذات فائدة عظيمة لمن يعانون آلام المفاصل ولغيرهم ممن هم مضطرون لتناول مزيلات الألم بشكل منتظم، إلا أن الخشية تتزايد من أنها قد تؤثر في نواح أخرى من وظيفة البروستاغلاندنيات في الجهاز الدوري. وقد سحبت بعض مثبطات المؤكسج الحلقي من الأسواق، عندما وجدت أخطار مرتفعة تتمثل في الجلطة القلبية والسكتة الدماغية. غير أن بعضها بقي قيد الاستعمال، وإن بعضها الآخر قد يعاد استخدامه بعد إقراره من قِبَل إدارة الأغذية والأدوية.

الجزيئات المُنظِّمة التي تتحرر من المحاور عند التشابك، هي نواقل عصبية، وتلك التي تحررها الغدد الصماء وتُحمل في الدم هي هرمونات. أما تلك التي تعمل ضمن الأعضاء التي تنتجها، فهي مُنظِّمات نظيرة صماء. يُعدّ أي عضو يفرز الهرمونات التي تحمل في الدم جزءًا من جهاز الغدد الصماء. الجزيئات الهرمونية التي تنتمي إلى ثلاث طوائف كيميائية تعمل لتنسيق نشاط خلايا هدف معينة في الجسم.

2-46 عمل الهرمونات المحبة للدهون مقارنة مع الهرمونات المحبة للماء

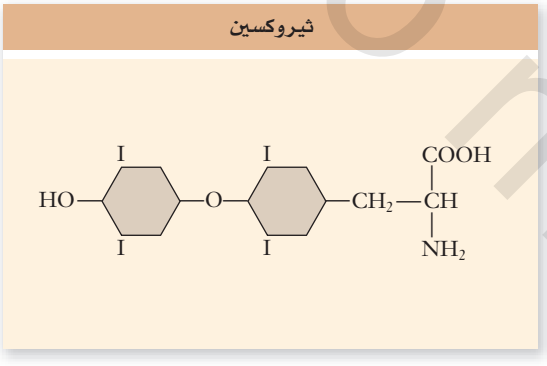
كما ذكرنا سابقًا، يمكن تقسيم الهرمونات، إلى محبة للدهون (الذائبة في الدهون) وأخرى محبة للماء (الذائبة في الماء). إن مستقبلات هاتين المجموعتين الواسعتين وتأثيراتهما تبديان فروقًا ملحوظة سنستقصيها في هذا الجزء.

تنشط الهرمونات المحبة للدهون مستقبلات داخل خلوية

تضم الهرمونات المحبة للدهون كل الهرمونات الستيرويدية والهرمونات الدرقية (الشكل 46-4)، إضافة إلى جزيئات مُنظِّمة محبة للدهون أخرى، مثل الرتينويدات أو فيتامين أ. يمكن أن تدخل الهرمونات المحبة للدهون الخلايا؛ لأن الجزء الدهني من غشاء الخلية لا يشكل عائقًا لمرورها. حالما تصبح الجزيئات المُنظِّمة المحبة للدهون داخل الخلايا، فإنها جميعًا لها آلية العمل نفسها.

الشكل 46-4

التركيب الكيميائي للهرمونات المحبة للدهون. الهرمونات الستيرويدية مشتقة من الكوليسترول. الهرمونان الستيرويديان المبينان هنا، كورتيزول وتستوستيرون، يختلفان قليلًا في التركيب الكيميائي، ومع ذلك، فإن لهما تأثيرات مختلفة جدًا في الجسم. يتكون هرمون الدرقية، ثيروكسين بازدواج بارتباط مزدوج بين اليود والحمض الأميني تيروسين



نقل الهرمونات وارتباطها بالمستقبل

تدور هذه الهرمونات في الدم مرتبطة ببروتينات ناقلة (انظر الشكل 46-3)، ما يطيل مدة بقائها في الدم. وعندما تصل الهرمونات إلى خلاياها الهدف، فإنها تنفصل عن البروتينات الناقلة، وتمر خلال الغشاء الخلوي للخلية (الشكل 46-5). يرتبط الهرمون بعدئذٍ بالمستقبلات البروتينية الموجودة داخل الخلية.

ترتبط بعض الهرمونات الستيرويدية بمستقبلاتها في السيتوبلازم، ومن ثم ينتقل معقد الهرمون – المستقبل إلى داخل النواة. تنتقل هرمونات ستيرويدية أخرى، وهرمونات الدرقية مباشرة إلى النواة، قبل أن تلتقي بمستقبلاتها البروتينية هناك. وسواء وُجِدَ الهرمون مستقبله في النواة أم انتقل مع مستقبله إلى داخلها من السيتوبلازم، فإن بقية القصة هي نفسها في الحالتين.

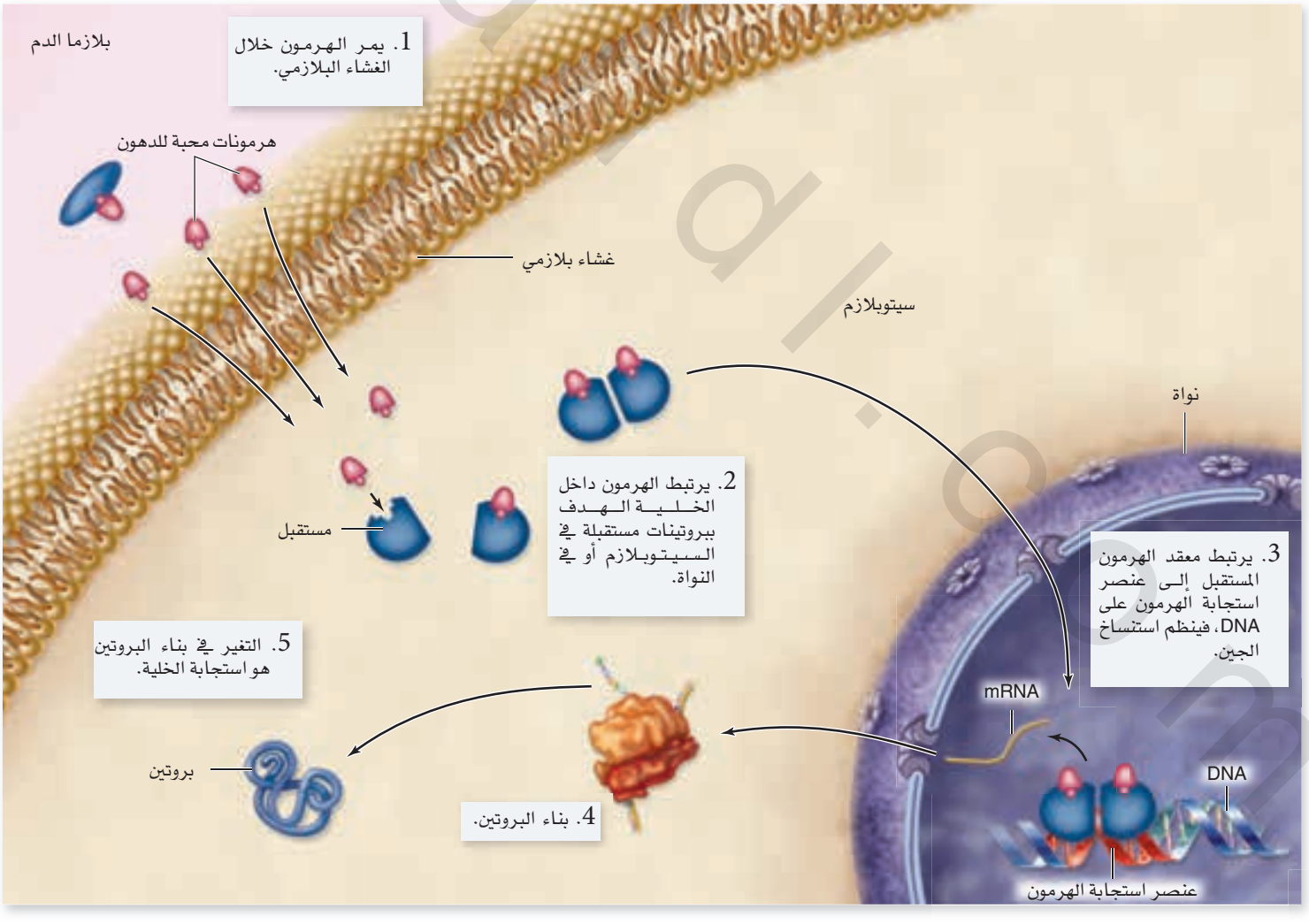
تحفيز الاستنساخ في النواة

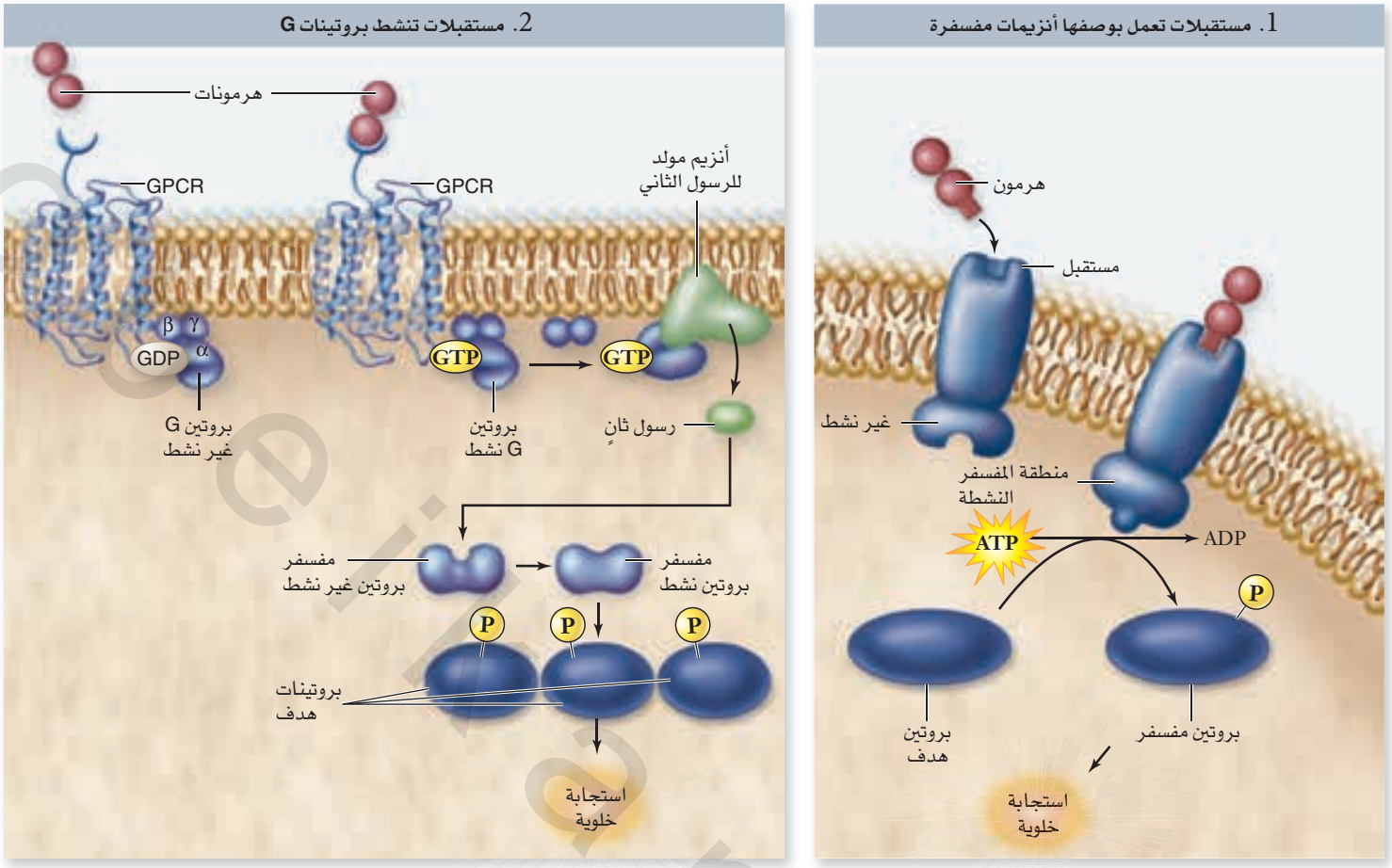
يصبح الآن مستقبل الهرمون الذي حُفز بارتباط الهرمون قادرًا على الارتباط بمنطقة محددة من DNA. إن مناطق DNA هذه، الواقعة عند مثير Promotor جينات معينة، تدعى **عناصر استجابة الهرمون Hormone response elements**. إن ارتباط معقد الهرمون – المستقبل له تأثيرات مباشرة في مستوى الاستنساخ عند ذلك الموقع؛ لأنه يحفِّز، وفي بعض الحالات يُثبط استنساخ الجينات. فالمستقبلات إذًا تعمل على أنها عوامل استنساخ محفزة بالهرمونات *Hormone-activated transcription factors* (انظر الفصلين الـ 9، 16).

تمتلك البروتينات، التي تنتج من تحفيز عوامل الاستنساخ هذه، غالبًا نشاطًا يغير من أيض الخلية الهدف بطريقة محددة؛ ويشكل هذا التغيير استجابة للتنبيه بالهرمون. فعندما يرتبط إستروجين بمستقبلات في خلايا الكبد في الدجاج مثلًا، فهو يحفز الخلية على إنتاج بروتين منتج المحّ Vitellogenin الذي ينتقل بعدئذٍ إلى المبيض لتشكيل محّ البيض. في المقابل، فإن هرمون الدرقية يرتبط بمستقبلاته في النخامية الأمامية في الإنسان، ويثبط التعبير عن الجين المنتج لمنشط الدرقية، وهي آلية تغذية راجعة سلبية (موصوفة لاحقًا).

الشكل 46-5

آلية عمل الهرمونات المحبة للدهون. تنتشر الهرمونات المحبة للدهون خلال الغشاء البلازمي للخلية، وترتبط ببروتينات مستقبلة داخل الخلية. بعدئذ يرتبط معقد الهرمون – المستقبل إلى مناطق محددة من DNA (عنصر استجابة الهرمون)، فينظم إنتاج RNA الرسول. تقع معظم مستقبلات هذه الهرمونات في النواة، فإذا كان الهرمون واحدًا ممن يرتبط بمستقبل في السيتوبلازم، عندئذ ينتقل معقد الهرمون – المستقبل بكامله إلى داخل النواة.





الشكل 46-6

أعمال الهرمونات المحبة للماء. لا تستطيع الهرمونات المحبة للماء دخول الخلايا، ولهذا فإن عليها أن تعمل من خارج الخلايا عبر تنشيط بروتينات مستقبلة عابرة للأغشية. (1) يمكن أن تعمل هذه المستقبلات بوصفها أنزيمات مفسفرة، فتنشط فسفرة بروتينات أخرى داخل الخلايا. (2) بخلاف ذلك، قد تعمل من خلال بروتينات G وسيطة، حيث ينشِّط الهرمون المرتبط بالمستقبل إنتاج رسولٍ ثانٍ. يحفز الرسول الثاني مفسفرات بروتين تفسفر، ومن ثم تنشط بروتينات أخرى. GPCR هو مستقبل مرتبط ببروتين G.

وحيث إن التحفيز، وعملية الاستنساخ تتطلبان تغيرات في التعبير عن الجينات، فإنه غالبًا ما يستدعي الأمر ساعات عدة، قبل أن تصبح الاستجابة للتنبيه بالهرمونات المحبة للدهون واضحة في الخلايا الهدف.

تنشط الهرمونات المحبة للماء مستقبلات على أغشية الخلايا الهدف

تشمل الهرمونات التي تكون كبيرة الحجم، أو مستقطبة جدًا، بحيث لا تعبر الغشاء البلازمي لخلايا الهدف البتيدات جميعها، والبروتينات، والهرمونات البروتينية السكرية، إضافة إلى الكاتيكولأمنيات. ترتبط هذه الهرمونات بمستقبلات بروتينية واقعة على السطح الخارجي للغشاء البلازمي. يجب أن يحفز هذا الارتباط الاستجابة الهرمونية داخل الخلية، بحيث تبدأ عملية تحويل الإشارة. تتحقق الاستجابة الخلوية في أغلب الأوقات، خلال تنشيطٍ معتمد على المستقبل لأنزيمات قوية داخل الخلية، تدعى مفسفرات البروتين (بروتين كاينيز). وكما وصفنا في (الفصل الـ 9) فإن مفسفرات البروتين هي أنزيمات مُنظِّمة حرجة تحفز، أو توقف تحفيز بروتينات داخل خلوية بعملية الفسفرة. تستطيع مستقبلات الهرمونات المحبة للماء أن تحدث تأثيرًا قويًّا في عدد واسع من الوظائف داخل الخلية، عن طريق تنظيم مفسفرات البروتين.

المستقبلات المفسفِرة *Receptor kinases*

عند عمل بعض الهرمونات، كالأنسولين، يعمل المستقبل نفسه بوصفه أنزيمًا مفسفَرًا (الشكل 46-6)، ويستطيع أن يفسفر بشكل مباشر بروتينات داخل الخلية تغير النشاط الخلوي. ففي حالة الأنسولين ينتج عن هذا النشاط وضع بروتينات ناقلة للجلوكوز في الغشاء الخلوي، ما يمكّن الجلوكوز من دخول الخلايا. تعمل هرمونات ببتيدية أخرى، كهرمون النمو، بآلية مماثلة على الرغم من أن المستقبل نفسه لا يكون أنزيمًا مفسفِرًا. بدلًا من ذلك، فإن المستقبل الذي ارتبط به الهرمون يستنفِر أنزيمات مفسفرة داخل الخلية ويحفِّزها، حيث تبدأ عندئذ الاستجابة الخلوية.

أنظمة الرسول الثاني *Second-messenger systems*

يعمل كثير من الهرمونات المحبة للماء كهرمون إبينفرين، من خلال أنظمة الرسول الثاني. يمكن أن يعمل عدد من الجزيئات المختلفة في الخلية بوصفه رسلًا أخرى، كما رأينا في (الفصل الـ 9). يحفِّز التفاعل بين الهرمون ومستقبله آليات في الغشاء الخلوي، تزيد من تركيز الرسول الثاني ضمن سيتوبلازم الخلية الهدف.

لقد بين إيرل سوذرلاند في مطلع الستينيات من القرن الماضي أن **أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي، Cyclic adenosine monophos phate (cAMP)**، يعمل بوصفه رسولًا ثانيًا عندما يرتبط إبينفرين مع مستقبلاته على الغشاء

البلازمي لخلايا الكبد. لقد كان نظام أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي أول هذه الأنظمة الذي يتم وصفه. ومنذ ذلك الوقت، فقد تم وصف نظام رسول ثانٍ آخر تنظمه الهرمونات، وهو يولد رسولين دهنيين هما: إينوسايتول ثلاثي الفوسفات **Inositol triphosphate** (IP_3) والجلسرول ثنائي الأحماض **Diacylglyerol** (**DAG**) وقد وُصف هذان النظامان في (الفصل الـ 9).

عمل بروتينات *G*

إن المستقبلات التي تحفِّز الرسول الثاني لا تصنع الرسول الثاني نفسه، بل إنها مرتبطة بأنزيم مولد للرسول الثاني، عن طريق بروتين في الغشاء يدعى بروتين *G* (أي إنها مستقبلات مزدوجة مع بروتين G، وتدعى اختصارًا GPCR؛ انظر الفصل الـ 9). يجعل ارتباط الهرمون بمستقبلات بروتين G يتنقل جيئة وذهابًا بين المستقبل والأنزيم المولد للرسول الثاني (انظر الشكل 46-6)، وعندما يحفِّز بروتين G الأنزيم، فإن النتيجة هي زيادة في جزيئات الرسول الثاني داخل الخلية.

في حالة إبينفرين، يحفِّز بروتين G الأنزيم محلق الأدنين، الذي يحفِّز تكوين الرسول الثاني cAMP من ATP. ينتشر بعدئذٍ الرسول الثاني الذي تكوَّن على السطح الداخلي للغشاء البلازمي ضمن السيتوبلازم، حيث يرتبط بمفسفر البروتين، ويحفزه.

تختلف هوية البروتينات التي تتم فسفرتها لاحقًا بمفسفر البروتين من نوع من الخلايا إلى النوع الآخر، ولكنها تشمل أنزيمات وبروتينات غشائية ناقلة وعوامل استنساخ. يساعد هذا التنوع الهرمونات على أن تنجز أعمالًا محددة في الأنسجة المختلفة. ففي خلايا الكبد، مثلًا، ينشط مفسفر البروتين المعتمد على cAMP أنزيمات تحول جليكوجين إلى جلوكوز. وفي المقابل، فإن الخلايا العضلية القلبية تعبر عن مجموعة مختلفة من البروتينات الخلوية، بحيث إن زيادة cAMP تحفز زيادة في معدل انقباض عضلة القلب وقوتها.

التحفيز والتثبيط *Activation versus inhibiton*

تعتمد الاستجابة الخلوية للهرمونات على نوع بروتين G الذي يحفزه مستقبل الهرمون. بعض المستقبلات مرتبطة ببروتين G الذي يحفز الأنزيم المنتج للرسول الثاني، في حين ترتبط مستقبلات أخرى ببروتين G، الذي يثبط أنزيمًا منتجًا للرسول الثاني. نتيجة لذلك، فإن بعض الهرمونات تنبه أنزيمات مفسفرة للبروتين في خلاياها الهدف، في حين يثبط بعضها الآخر الخلايا الهدف. فضلًا على ذلك، فإن الهرمون الواحد يستطيع أن يكون له أعمال محددة في نوعين مختلفين من الخلايا، إذا كانت مستقبلاته في هذين النوعين من الخلايا مرتبطة ببروتينات G مختلفة.

فمستقبلات إبينفرين في الكبد، مثلًا، تُنتج cAMP عن طريق أنزيم محلِّق أدنيل الذي ذكرناه آنفًا. ويحفز cAMP الذي تولده أنزيمات مفسفرة للبروتين تشجع إنتاج جلوكوز من جليكوجين. بالمقارنة، في العضلات الملساء ترتبط مستقبلات إبينفرين عن طريق بروتين G منبِّه مختلف إلى أنزيم مولد لإينوساتيول ثلاثي الفوسفات، هو محلل الدهون المفسفرة C. ونتيجة لذلك، فإن تنبيه إبينفرين للعضلات الملساء ينجم عنه تحرر كالسيوم داخل الخلايا، الذي ينظمه إينوساتيول ثلاثي الفوسفات، ما يسبب انقباض العضلات الملساء.

مدة دوام تأثيرات الهرمونات المحبة للماء

يكون ارتباط الهرمونات المحبة للماء بمستقبلاتها منعكسًا، وعادة ما يكون قصير الأمد؛ فالهرمونات سرعان ما تنفصل عن مستقبلاتها، أو يتم إيقاف عملها بسرعة، بفعل خلايا الهدف بعد إنجاز الارتباط. إضافة إلى ذلك، فإن الخلايا الهدف تحتوي أنزيمات محددة توقف عمل الرسول الثاني ومفسِرات البروتين بسرعة. نتيجة لذلك، فإن الهرمونات المحبة للماء قادرة على تحفيز استجابات آنية في الخلايا، ولها غالبًا مدة عمل قصيرة (من دقائق إلى ساعات).

وقد وجد الباحثون حديثًا أن بعض الهرمونات المحبة للدهون مثل بروجستيرون، وهو ستيرويد، هي أيضًا قادرة على تنشيط مستقبلات غشائية وأنظمة الرسول الثاني، ما يوضح أهمية هذا المسلك لنقل الإشارة في جهاز الغدد الصماء.

تعْبر الهرمونات المحبة للدهون خلال الأغشية البلازمية لخلاياها الهدف، وترتبط بمستقبلات بروتينية داخل الخلايا. يرتبط معقد الهرمون-المستقبل إلى مناطق معينة من DNA، ما يُنظِّم التعبير عن الجينات في الخلايا الهدف. أما الهرمونات المحبة للماء، فإنها لا تستطيع عبور الأغشية البلازمية، ولهذا فإنها ترتبط بمستقبلات غشائية تحفز أنزيمات مفسفرة للبروتين، إما مباشرة أو عن طريق أنظمة الرسول الثاني.

3-46 النخامية وتحت المهاد: مراكز السيطرة في الجسم

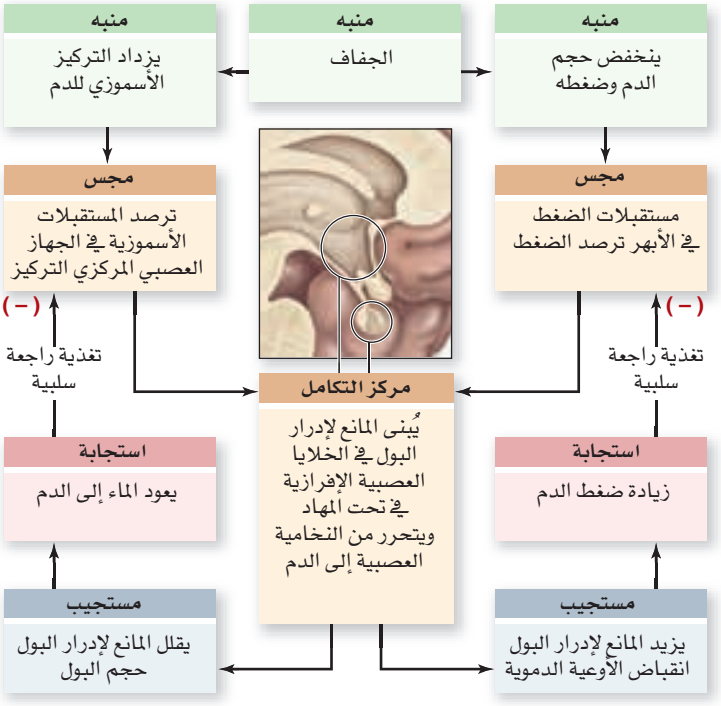
تتعلق **الغدة النخامية Pituitary gland**، التي تدعى أيضًا النمو السفلي **Hypophysis**، عن طريق ساق من تحت المهاد عند قاعدة الدماغ وخلف التصالب البصري. أما **تحت المهاد Hypothalamus** فهو جزء من الجهاز العصبي المركزي، وله دور في تنظيم عمليات الجسم. لقد وُصف كلا التركيبين في (الفصل الـ 44)، وسنناقش هنا بالتفصيل كيف يعملان معًا، لكي يحدثا الاتزان الداخلي والتغير في عمليات الجسم.

النخاميةُ غدةٌ صماء مركبة

يبين النظر بالمجهر الضوئي أن الغدة مكونة من جزأين، يبدو أحدهما غديًّا، ويدعى **النخامية الأمامية Anterior pituitary** أو **النخامية الغدية Adenohypophysis**. أما الجزء الآخر فيبدو ليفيًّا، ويدعى **النخامية الخلفية Posterior pituitarty** أو **النخامية العصبية Neurohypophysis**. هذان الجزءان من الغدة النخامية لهما أصلان جنينيان مختلفان، ويفرزان هرمونات مختلفة، ويسيطر عليهما بأنظمة سيطرة مختلفة. إن هاتين المنطقتين محافظتان في الحيوانات الفقرية جميعها، ما يشير إلى وظيفة قديمة ومهمة لكل منهما.

تخزن النخامية الخلفية وتفرز هرمونين عصبيين

تبدو النخامية الخلفية ليفية؛ لأنها تحتوي محاور، تنشأ من أجسام الخلايا العصبية في تحت المهاد، وتمتد على طول ساق النخامية على هيئة مسلك من الألياف. إن هذه العلاقة التشريحية تعكس الطريقة التي تكونت بها النخامية



الشكل 46-7

تأثيرات الهرمون المانع لإدرار البول. يزيد الجفاف من التركيز الأسموزي للدم، وينخفض ضغط الدم، ما ينبه النخامية العصبية لإفراز المانع لإدرار البول. يزيد المانع لإدرار البول من إعادة امتصاص الماء عن طريق الكلية، ويسبب انقباض الأوعية الدموية، ما يزيد ضغط الدم. يكمل انخفاض التركيز الأسموزي للدم وزيادة ضغطه حلقة التغذية الراجعة السلبية، ما يحافظ على الاتزان الداخلي.

الخلفية في أثناء التطور الجنيني، فعندما تُشكل أرضية البطن الثالث للدماغ تحت المهاد، ينمو جزء من هذا النسيج العصبي نحو الأسفل لينتج النخامية الخلفية. لهذا، فإن تحت المهاد والنخامية الخلفية تبقيان مرتبطتين عن طريق مسلك من المحاور العصبية.

الهرمون المانع لإدرار البول *Antidiuretic hormone*

أصبح دور النخامية الخلفية بوصفها غدة صماء واضحًا عام 1912، عندما كتب تقرير عن حالة طبية مميزة: أصيب رجل بطلقة في رأسه، وأصبحت لديه الحاجة للتبول كل 30 دقيقة أو ما يقاربها، وعلى مدة 24 ساعة في اليوم. لقد استقرت الرصاصة في النخامية الخلفية. وقد أثبت البحث اللاحق أن إزالة هذا الجزء من النخامية يُنتج الأعراض نفسها.

وفي مطلع الخمسينيات من القرن الماضي عزل الباحثون بيتيدًا من النخامية الأمامية، هو الهرمون المانع لإدرار البول. ينبه المانع لإدرار البول إعادة امتصاص الماء في الكلية (الشكل 46-7)، وبهذه الطريقة يمنع إدرار البول. وعندما يُفقد المانع لإدرار البول، كما كان الحال في ضحية العيار الناري، فإن الكلى لا تعيد امتصاص كمية الماء نفسها، وهكذا تنتج كميات زائدة من البول. لهذا، فإن تناول الكحول، الذي يثبط إفراز المانع لإدرار البول، يقود إلى تبول متكرر.

أوكسيتوسين *Oxytocin*

تفرز النخامية الخلفية أيضًا أوكسيتوسين، وهو هرمون عصبي ببتيدي آخر مؤلف مثل المانع لإدرار البول من 9 أحماض أمينية في الثدييات. يحفز أوكسيتوسين الفعل الانعكاسي لإدرار الحليب. ففي أثناء الرضاعة، ترسِل مستقبلات حسية في حلمة الثدي سيالات إلى تحت المهاد ما يحفز تحرر أوكسيتوسين. وإن أوكسيتوسين مطلوب لتحفيز انقباضات الرحم في المرأة عند الولادة.

يستمر إفراز أوكسيتوسين بعد الولادة في المرأة التي ترضع طفلها؛ ونتيجة لذلك فإن الرحم في أم مرضع يتقلص، ويعود إلى حجمه الطبيعي بعد الحمل بسرعة أكبر من الرحم لأم غير مرضع.

هناك هرمون عصبي من النخامية الخلفية ذو علاقة هو آرجنين فاسوتوسين *Arginine vasotocin*، وله آثار مماثلة في الأنواع الحيوانية غير الثديية. يحفز آرجنين فاسوتوسين، في الدجاج والسلاحف البحرية، انقباض قناة البيض عند وضع البيض.

لقد اكتشف حديثًا جدًا أن أوكسيتوسين مُنظِّم مهم لسلوك التكاثر، ففي الرجال والنساء يعتقد أن له علاقة بتشجيع رابطة الازدواج بين الجنسين (ما قاد إلى تسميته هرمون العناق)، إضافة إلى تنظيمه الاستجابات الجنسية، بما في ذلك التهيج والنشوة. وبالنسبة إلى هذه الآثار، فإن من المحتمل أنه يعمل بطريقة نظيرة صماء داخل الجهاز العصبي المركزي، أي كما تعمل النواقل العصبية.

إنتاج تحت المهاد للهرمونات العصبية

إن المانع لإدرار البول وأكسيتوسين ينتجان بالفعل من قبل أجسام العصبونات الواقعة في تحت المهاد. يُنقل هذان الهرمونان العصبيان عن طريق مسلك المحاور الذي يمتد من تحت المهاد إلى النخامية الخلفية، حيث يخزنان هناك. وبالاستجابة للتنبيه المناسب – زيادة التركيز الأسموزي لبلازما الدم في حالة المانع لإدرار البول، ومص الرضيع للثدي في حالة أوكسيتوسين – فإن الهرمونات العصبية تفرز من الغدة النخامية الخلفية إلى الدم.

وحيث إن هذا الفعل الانعكاسي يتضمن كلًّا من الجهاز العصبي، وجهاز الغدد الصماء، فإنه يقال: إن المانع لإدرار البول وأكسيتوسين يفرزان عن طريق **فعل انعكاسي عصبي غدي أصم Neuroendocrine reflex**.

تُنتج النخامية الأمامية سبعة هرمونات

لا تنشأ النخامية الأمامية، بخلاف النخامية الخلفية، من نمو من الدماغ، بل تتطور من كيس من نسيج طلائي ينفصل من سقف فم الجنين. وعلى الرغم من قربها من الدماغ، فإنها ليست جزءًا من الجهاز العصبي.

وحيث إنها تكونت من نسيج طلائي، فإن النخامية الأمامية غدة صماء مستقلة. وهي تنتج سبعة هرمونات ضرورية على الأقل، كثير منها ينظم نمو الأعضاء الهدف، إضافة إلى إنتاج وإفراز هرمونات أخرى من غدد صماء إضافية. لهذا، فإن الهرمونات السبعة للنخامية الأمامية تدعى مجتمعة الهرمونات المنشطة أو المنشطات. وعندما يكون العضوُ الهدف للهرمونات المنشطة غدةً صماء أخرى، فإن الغدة الأخرى ينبهها هرمون منشط لتفرز هرموناتها. يمكن تصنيف الهرمونات التي تنتجها وتفرزها أنوع الخلايا المختلفة في النخامية الأمامية في ثلاث عوائل متشابهة تركيبيًّا: الهرمونات الببتيدية، والهرمونات البروتينية، والهرمونات البروتينية السكرية.

الهرمونات الببتيدية *Peptide hormones*

تُشتق الهرمونات الببتيدية للنخامية الأمامية من بروتين سابق وحيد، ولهذا فإنها تتقاسم بعض تعاقب مشترك من الأحماض الأمينية، وكلها أقل من 40 حمضًا أمينيًّا في الحجم.

الهرمون المنشط لقشرة الكظرية أو منشط القشرة Adrenocorticosteroid hormone يحفز قشرة الكظرية لإنتاج هرمونات ستيرويدية قشرية تشمل كورتيزول (في الإنسان) وكورتيكوستيرون (في فقريات أخرى عدة). وهذه الهرمونات تنظم اتزان الجلوكوز، وهي مهمة في الاستجابة للكرب.

الهرمون المنبه للخلايا الصبغية Melanocyte stimulating hormone ينبه بناء وتوزيع صبغة ميلانين التي تجعل البشرة دكناء في بعض الأسماك والبرمائيات والزواحف، ويستطيع السيطرة على صبغة الشعر في الثدييات.

الهرمونات البروتينية *Protein hormones*

تُشكل كل من الهرمونات البروتينية سلسلة واحدة من نحو 200 حمض أميني، وهي تتشاطر تشابهًا مهمًّا في التركيب.

هرمون النمو Growth hormone (أو المنشط الجسمي *Somatotropin*) ينبه نمو العضلات والعظام (بصورة غير مباشرة) وأنسجة أخرى، وهو ضروري للتنظيم الصحيح للأيض.

برولاكتين Prolactin أفضل هرمون معروف لتنبيه الغدد الثديية لإنتاج الحليب في الثدييات. له آثار متباينة على أعضاء هدف أخرى عدة، تشمل تنظيم نقل الماء والأيونات عبر الطلائية، وتنبيه أعضاء مختلفة لتغذية الصغار، وتحفيز السلوك الأبوي.

الهرمونات البروتينية السكرية *Glycoprotein hormones*

تُعدّ هذه أضخم الجزيئات الهرمونية المعروفة وأكثرها تعقيدًا، وهي عادة ثنائية القطع، إذ تضم تحت وحدة (α) وتحت وحدة (β) وكل منهما نحو 100 حمض أميني حجمًا، ويرتبط بهما مخلفات سكرية برابطة تشاركية. تشترك الهرمونات الثلاث في تحت وحدة ألفا (α) واحدة، في حين تختلف تحت وحدة (β)، ما يمنح كل هرمون نوعية لهدف مختلف.

الهرمون المنبه للدرقية Thyroid – stimulating hormone (أو منشط الدرقية): ينبه الغدة الدرقية لإنتاج هرمون ثيروكسين، الذي ينظم بدوره التطور الجنيني والأيض.

الهرمون المكون للجسم الأصفر Luteinizing hormone: ينبه إنتاج إستروجين وبروجستيرون من المبايض، وهو ضروري للإباضة في الدورة التكاثرية للإناث (انظر الفصل الـ 52). في الذكور، ينبه المكون للجسم الأصفر الخصي لإنتاج تستوستيرون الضروري لإنتاج المني، والصفات الجنسية الثانوية الذكرية.

الهرمون المنبه للحويصلات Follicle – stimulating hormone مطلوب لتطور الحويصلات المبيضية في الإناث. ومطلوب في الذكور لتطور الحيوانات المنوية. يشار لمنبه الحويصلات ولمكون الجسم الأصفر معًا بأنهما منشطان للغدد الجنسية *Gonadotropins*؛ لإنهما يحفزان الغدد الجنسية لأداء وظائفها.

تنظم الهرمونات العصبية لتحت المهاد الغدة النخامية الأمامية

النخامية الأمامية ليست مشتقة من الدماغ، ولا تستقبل محاور من تحت المهاد خلافًا للنخامية الخلفية. ومع ذلك، فإن تحت المهاد يسيطر على إنتاج هرموناتها وعلى إفرازها. تحدث هذه السيطرة ذاتها هرمونيًّا، وليس عن طريق محاور عصبية.

تفرز العصبونات في تحت المهاد نوعين من الهرمونات العصبية: **الهرمونات المفرزة Releasing hormones والهرمونات المثبطة للإفراز Inhibiting hormones**، ينتشران في الشعيرات الدموية عند قاعدة تحت المهاد (الشكل 46-8). تصب هذه الشعيرات الدموية في أوردة صغيرة، تمتد ضمن ساق النخامية، وتتفرع ثانية إلى سرير شعيري في النخامية الأمامية. ويعرف هذا النظام غير العادي من الأوعية الدموية باسم **النظام تحت المهادي – النخامي البابي Hypothalamo-hypophyseal portal system**. إنه يدعى النظام البابي؛ لأن لديه سريرًا شعيريًّا ثانيًّا يقع تحت الأول؛ والمواقع الوحيدة الأخرى في الجسم التي لها نظام كهذا هي الكبد، حيث تتسلّم الشعيرات الدموية الدم القادم من القناة الهضمية، والكلى، حيث توجد الشعيرات الدموية في الكبَّة وحول الأنيبيبة موصولة على التوالي (انظر الفصل الـ 50). وحيث إن السرير الشعيري الثاني يتسلّم القليل من الأكسجين من أوعية كهذه، فإن الأوعية غالبًا ما تنقل شيئًا آخر ذا أهمية.

المُفرزات *Releasers*

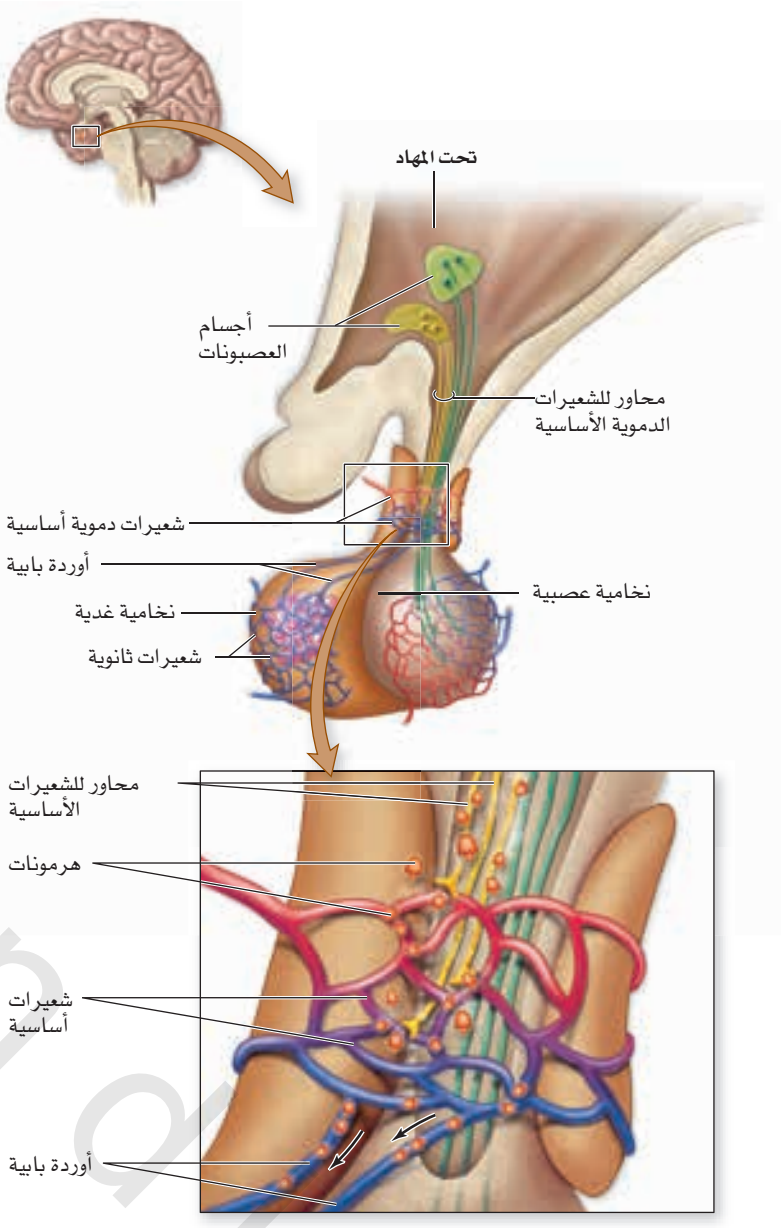
يُنظِّم كل هرمون عصبي يفرزه تحت المهاد نحو النظام البابي إفراز هرمون محدد من النخامية الأمامية. الهرمونات المُفرزة هي ببتيدات عصبية هرمونية تحفِّز إفراز هرمونات أخرى، وتحديدًا، يحفِّز الهرمون المفرز لمنشط الدرقية إفراز الهرمون المنبه للدرقية TRH ويحفز الهرمون المفرز لمنشط قشرة الكظرية CRH إفراز الهرمون المنبه لقشرة الكظرية، ويحفز الهرمون المفرز لمنشطات الغدد التناسلية GnRH إفراز كل من الهرمون المنبه للحويصلات، والهرمون المكون للجسم الأصفر. وقد اكتشف هرمون مفرز لهرمون النمو، وسمي الهرمون المفرز لهرمون النمو GHRH، وكذلك افترض وجود هرمون مفرز لهرمون البرولاكتين، ولكن لم يتم تحديد هويته بعد.

المثبطات *Inhibitors*

تفرز تحت المهاد أيضًا هرمونات عصبية، تثبط إفراز هرمونات محددة من النخامية الأمامية. وقد اكتشفت حتى الآن ثلاثة من هذه الهرمونات/ المثبت الجسمي *Somatostatin* (سوماتوستاتين) أو الهرمون المثبط لهرمون النمو GHIH، وهو مثبط إفراز هرمون النمو، والعامل المثبط لبرولاكتين PIF وهو يثبط إفراز برولاكتين، وقد تم تعريفه بأنه الناقل العصبي دوبامين، والهرمون المثبط للهرمون المنبه للخلايا الصبغية MIH، وهو يثبط إفراز الهرمون المنبه للخلايا الصبغية.

تنظِّم التغذية الراجعة من الغدد الصماء المحيطة هرمونات النخامية الأمامية

نظرًا لأن هرمونات تحت المهاد تسيطر على إفرازات النخامية الأمامية، ونظرًا لأن هرمونات النخامية الأمامية تسيطر بدورها على إفرازات غدد صماء أخرى،



الشكل 46-8

السيطرة الهرمونية على النخامية عن طريق تحت المهاد. تفرز عصبونات في تحت المهاد هرمونات تحملها الأوعية الدموية البابية مباشرة إلى النخامية الغدية، حيث إنها تنبه إفراز الهرمونات من النخامية الأمامية أو تثبطها.

فقد يبدو أن تحت المهاد هو المسؤول عن الإفرازات الهرمونية لكامل الجسم. إن هذا لا يعطي الصورة الكاملة للتنظيم الهرموني في الجسم لسببين:

الأول، أن عددًا من الغدد الصماء كنخاع الكظرية والبنكرياس، لا تُنظَّم بشكل مباشر بنظام السيطرة بتحت المهاد هذا. والثاني، أن تحت المهاد والنخامية الأمامية أنفسهما تحت سيطرة جزئية للهرمونات التي تحفزان إفرازها. وفي معظم الحالات، فإن هذه السيطرة الأخيرة هي تثبيطية (الشكل 46-9). إن هذا النوع من أنظمة السيطرة يدعى التغذية الراجعة السلبية، وهي تعمل للحفاظ على مستويات ثابتة نسبيًّا من هرمونات الخلايا الهدف.

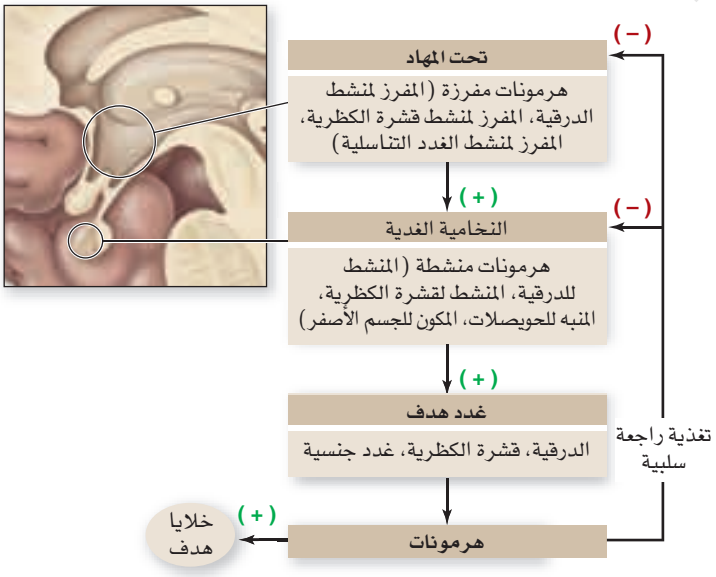
مثال على التغذية الراجعة السلبية: سيطرة الغدة الدرقية

لتوضيح مدى أهمية آلية التغذية الراجعة الخلفية، دعنا ننظر إلى السيطرة الهرمونية على الغدة الدرقية. يفرز تحت المهاد الهرمون المفرز لمنشط الدرقية في نظام تحت المهاد- النخامية البابي، الذي ينبه النخامية الأمامية لإفراز الهرمون المنبه للدرقية. يجعل الهرمون المنبه للدرقية الغدة الدرقية تفرز هرمون **ثيروكسين Thyroxine**. يؤثر ثيروكسين وهرمونات درقية أخرى في معدل الأيض، كما سنصف في الجزء الآتي.

يُعدّ تحت المهاد والنخامية الأمامية من بين الأعضاء الهدف الكثيرة لهرمون ثيروكسين، فهو يعمل على هذه الأعضاء لتثبيط إفراز الهرمون المفرز لمنشط الدرقية، والهرمون المنبه للدرقية منهما على التوالي. إن هذه التغذية الراجعة السلبية ضرورية للاتزان الداخلي؛ لأنها تحفظ مستوى ثيروكسين ثابتًا تقريبًا.

يحتوي هرمون ثيروكسين على عنصر اليود. ودون اليود، فإن الغدة الدرقية ليست قادرة على إنتاج ثيروكسين. فالأشخاص الذي يعيشون في مناطق فقيرة باليود (كالمروج الوسطى البعيدة عن السواحل) يفتقرون إلى كمية كافية من اليود لصناعة ثيروكسين. ولهذا، فإن تحت المهاد والنخامية الأمامية تستقبلان مقدارًا أقل من المعتاد من التغذية الراجعة السلبية. ينتج عن هذا التثبيط المتدني ارتفاع إفراز كل من الهرمون المفرز لمنشط الدرقية والهرمون المنبه للدرقية.

تنبه تراكيز مرتفعة من الهرمون المنبه للدرقية الغدة الدرقية، حيث تتضخم خلاياها في محاولة يائسة لصناعة المزيد من ثيروكسين، ولكنها لا تستطيع ذلك دون اليود. وتكون النتيجة تضخم الغدة الدرقية. وهي حالة تدعى الجويتر (الشكل



الشكل 46-9

التثبيط بالتغذية الراجعة السلبية. تُشكل الهرمونات المفرزة من بعض الغدد الصماء تغذية راجعة، تثبط إفراز هرمونات تحت المهاد المفرزة، والهرمونات المنشطة للنخامية الغدية.

الشكل 46–10

امرأة لديها جويتر. هذه الحالة سببها نقص اليود في الغذاء. نتيجة لذلك يقل إفراز ثيروكسين، ولهذا فسيكون هناك القليل من التثبيط بالتغذية الراجعة السلبية، للهرمون المنبه للدرقية. يُنبه إفراز الهرمون المنبه للدرقية بدوره الغدة الدرقية لتتضخم في محاولة منه لجعلها تنتج ثيروكسينًا إضافيًّا.

46-10). يمكن إنقاص حجم الجويتر بإضافة اليود إلى الغذاء، وفي معظم الأقطار يتم الحدّ من الجويتر من خلال إضافة اليود إلى ملح الطعام.

مثال على التغذية الراجعة الإيجابية: الإباضة

إن التغذية الراجعة الإيجابية في السيطرة على تحت المهاد والنخامية الأمامية عن طريق الغدد الهدف، غير شائعة؛ لأن التغذية الإيجابية تشكل ابتعادًا عن الاتزان الداخلي، فالتغذية الراجعة الإيجابية تُفاقم التغير، وتدفعه في اتجاه التغير نفسه. أحد الأمثلة هو السيطرة على **الإباضة Ovulation**، وهي التحرر الانفجاري للبيضة الناضجة (خلية البيضة) من المبيض.

بينما تقوم خلية البيضة بالنمو، تنتج خلايا الحويصلة المحيطة بها مستويات متزايدة من هرمون إستروجين الستيرويدي، ما يعطي ارتفاعًا مستمرًّا في تركيز إستروجين في الدم. عندما يصل مستوى إستروجين إلى قمة تركيزه، فإنه يعطي إشارة لتحت المهاد، مفادها أن خلية البيضة جاهزة للإباضة. لذا، فإن إستروجين يعطي تغذية راجعة إيجابية لتحت المهاد والنخامية، ما يعطي فيضًا من الهرمون المكون للجسم الأصفر المتحرر من النخامية الأمامية. يجعل هذا التدفق الكبير للهرمون المكون للجسم الأصفر خلايا الحوصلة تتمزق، وتحرر خلية البيضة نحو قناة البيض، حيث يمكن نظريًّا لها أن تُخصب. تتوقف عندئذٍ دورة التغذية الراجعة الإيجابية؛ لأن النسيج الذي يُنتج إستروجين، وهو حويصلات المبيض، تم تدميره بفعل فيض الهرمون المكون للجسم الأصفر، وسنناقش هذه العملية بتفصيل أكبر في الفصل الـ 52.

تعمل هرمونات النخامية الأمامية بصورة مباشرة أو غير مباشرة

في مطلع القرن العشرين، تطورت التقنيات التجريبية للإزالة الجراحية للغدة النخامية (عملية تدعى قَطْع النخامية *Hypophysectomy*). ففي الحيوانات التي قُطعت النخامية منها، يظهر عدد من أشكال القصور، بما في ذلك انخفاض النمو والتطور، وتدني الأيض وفشل التكاثر. وقد أعطت هذه التأثيرات القوية والمتباينة النخامية شهرة بأنها "الغدة السيدة". وبالفعل، يعود كثير من الآثار إلى كونها آثارًا مباشرة، تنتج من تنشيط هرمونات النخامية الأمامية لمستقبلات في أهداف غير غدية كالكبد، والعضلات، والعظام. لهذه الهرمونات تأثيرات غير مباشرة أيضًا، من خلال قدرتها على تنشيط غدد صماء أخرى كالدرقية والكظريتين والغدد التناسلية. ومن بين الهرمونات السبعة للنخامية الأمامية، يعمل هرمون النمو وبرولاكتين والمنبه للخلايا الصبغية بشكل رئيس من خلال آثار مباشرة، أما منشط قشرة الكظرية، ومنبه الدرقية، ومكون الجسم الأصفر، ومنبه الحويصلات، فلها غدد صماء، تعمل بوصفها هدفًا مستقلًّا لها.

آثار هرمون النمو

تتجلى أهمية النخامية الأمامية في حالة تدعى **العملقة Gigantism** تتصف بالنمو الزائد لكامل الجسم أو لأي من أجزائه. أطول إنسان جرى تسجيل حالته، وهو روبرت وادلو، كان يتصف بالعملقة (الشكل 46-11). ولد عام 1928، وبلغ طوله نحو 268 سنتمترًا ووزنه 220 كيلو جرامًا تقريبًا، وكان لا يزال ينمو قبل وفاته بسبب عدوى عند عمر 22 عامًا.

الشكل 46–11

عملاق آلتون. أخذت هذه الصورة لروبرت وادلو من آلتون، بالولايات المتحدة في عيد ميلاده الحادي والعشرين، وتبينه الصورة مع والديه وإخوته الأربعة. ولد بحجم طبيعي، ولكنه طور ورمًا في الغدة النخامية المفرزة لهرمون النمو عندما كان طفلًا، ولم يتوقف عن النمو خلال سني عمره الاثنتين والعشرين، حيث بلغ طوله نحو 268 سنتمترًا.

Open Knowledge

تعرف الآن أن العملقة تنتج بسبب فرط إفراز هرمون النمو في طفل ينمو. في المقابل، فإن نقص إفراز هرمون النمو في أثناء الطفولة ينتج عن **قزمية النخامية Pituitary dwarfism**، أو الفشل في تحقيق قامة طبيعية.

يحفز هرمون النمو بناء البروتين ونمو العضلات والأنسجة الضامة، ويشجع بصورة غير مباشرة استطالة العظام بتحفيزه لانقسام الخلايا في صفائح نمو الكراديس الغضروفية للعظام (الفصل الـ 47). لقد وجد الباحثون أن التنبيه لا يحدث بغياب بلازما الدم، ما يشير إلى أن هرمون النمو يجب أن يعمل بتناسق مع جزيء هرموني آخر، ليحدث آثاره في العظام. ونحن نعرف الآن أن هرمون النمو يحفِّز إنتاج عوامل نمو شبيهة بأنسولين، التي ينتجها الكبد والعظام استجابة للتنبيه عن طريق هرمون النمو. إن **عوامل النمو الشبيهة بأنسولين Insulin like growth factors** –، هي التي تحفز انقسام الخلايا في صفائح النمو الكردوسية، وهكذا تتم استطالة العظم.

وعلى الرغم من أن هرمون النمو يبدي آثاره الدرامية الأوضح في نمو الصغار، لكنه يعمل أيضًا في البالغين لتنظيم أيض البروتينات والدهون والكربوهيدرات. وقد تم تشخيص هرمون ببتيدي هو **غريلين Ghrelin** حديثًا الذي تفرزه المعدة بين الوجبات، ويعمل منبهًا قويًّا لإفراز هرمون النمو، ما يؤسس لعلاقة مهمة بين تناول الغذاء وإنتاج هرمون النمو.

ونظرًا لأن صفائح النمو الهيكلية في الإنسان تتحول من الغضروف إلى العظم عند البلوغ، فإن هرمون النمو لا يعود قادرًا على إحداث زيادة في طول البالغين. إن الإفراز المفرط لهرمون النمو في البالغين يُنتج نوعًا من العملقة يُدعى **تضخم النهايات Acromegaly** يتصف بتشوه الأنسجة الطرية والعظام، مثل بروز الفك، واستطالة الأصابع، وتثخن الجلد، وتراكيب الوجه. وقد أدت معرفتنا لتنظيم إفراز هرمون النمو إلى تطوير أدوية، يمكن أن تسيطر على إفرازه، مثلًا من خلال تحفيز المثبت الجسمي (سوماتوستاتين) أو من خلال محاكاة غريلين. لذا، فإن العملقة هي أقل شيوعًا بكثير هذه الأيام.

تنمو الحيوانات التي جرت هندستها وراثيًّا لكي تعبر عن نسخ إضافية من جين هرمون النمو إلى أحجام أضخم من الحجم الطبيعي (انظر الشكل 17-15)، ما يجعل التطبيقات الزراعية للتلاعب بهرمون النمو منطقة خصبة للاستقصاء. ومن بين آثاره الكثيرة، وجد أن هرمون النمو يزيد من إنتاج الحليب في الأبقار، ويشجع زيادة الوزن في الأبقار، وزيادة الطول في الأسماك، ولهذا فإن الآثار المحفزة للنمو لهرمون النمو يبدو أنه تم الحفاظ عليها في الفقريات.

هرمونات أخرى في النخامية الأمامية

يعمل هرمون البرولاكتين مثل هرمون النموّ على أعضاء ليست غددًا صماء. لكن أعماله، بالمقارنة مع هرمون النمو، تبدو شديدة التباين. فإضافة إلى تحفيز إنتاج الحليب في الثدييات، جرت الإشارة ضمنيًّا إلى برولاكتين، بأنه ينظم أنسجة مهمة في الطيور في التغذية، وحضانة الصغار مثل الحوصلة (التي تُنتج "حليب الحوصلة" وهو سائل مغذٍّ تتغذى عليه الصغار بعد أن تقذفه الأم نحو الفم) وبقعة الحضانة (منطقة وعائية في بطن الطيور تستخدم لتدفئة البيض في أثناء حضانته).

في البرمائيات، يشجع برولاكتين تحول السلمندرات من أشكال تعيش على اليابسة إلى بالغة تتكاثر في الماء.

ترتبط بهذه الأفعال التكاثرية قدرة برولاكتين على تحفيز السلوك المرتبط بذلك، مثل العناية الأبوية في الثدييات، وحضانة البيض في الطيور، والدافع للعودة للماء في البرمائيات.

لبرولاكتين أيضًا آثار مختلفة على توازن المواد الإلكتروليتية من خلال أعمال في كلية الثدييات، وخياشيم الأسماك، والغدد الملحية للطيور البحرية (سنصفها في الفصل الـ 50). يشير هذا التباين إلى أنه على الرغم من أن برولاكتين قد يكون له وظيفة قديمة في تنظيم حركة الماء، والأملاح عبر الأغشية، إلا أن أعماله قد تشعبت بظهور أنواع فقرية جديدة. ويدرس حقل الغدد **الصماء المقارن Comparative endocrinology** مسائل تتعلق بالهرمونات في الأنواع المختلفة بهدف فهم آليات تطور الهرمونات.

وبخلاف هرموني النمو وبرولاكتين، فإن هرمونات النخامية الغدية الأخرى، تعمل على عدد قليل نسبيًّا من الأهداف. فالهرمون المنبه للدرقية يحفز فقط الغدة الدرقية، ويحفز الهرمون المنشط لقشرة الكظرية قشرة الكظرية فقط (الجزء الخارجي من الغدتين الكظريتين)، وتعمل الهرمونات المنشطة للغدد التناسلية، أي المكونة للجسم الأصفر ومنبه الحويصلات، على الغدد التناسلية فقط (الخصي والمبايض). وعلى الرغم من أن المكون للجسم الأصفر ومنبه الحويصلات يعملان على الغدد التناسلية، إلا أن كلًّا منهما يستهدف خلايا مختلفة في الغدد التناسلية للإناث والذكور (انظر الفصل الـ 52). فهذه الهرمونات جميعها تتشاطر خاصية مشتركة هي تحفيز غدة صماء هدف.

هرمون النخامية الأخير، المنبه للخلايا الصبغية، ينظم نشاط الخلايا المحتوية على الصبغة التي تدعى **حوامل ميلانين Melanophores**، التي تحتوي **الصبغة السوداء ميلانين Melanin**. فعند الاستجابة للهرمون المنبه للخلايا الصبغية، تتوزع صبغة ميلانين خلال الخلايا، فيصبح لون الجلد أدكنَ في الزواحف والبرمائيات أو الأسماك. أما في الثدييات التي تفتقر إلى حوامل الصبغة، ولكن لها خلايا شبيهة تدعى **الخلايا الصبغية Melanocytes** فيستطيع الهرمون المنبه للخلايا الصبغية (والهرمون المنشط لقشرة الكظرية القريب من ناحية تركيبية) أن يجعل الشعر أدكنَ بزيادة تموضع ميلانين في ساق الشعرة المتطورة.

تحتوي النخامية الخلفية محاور تنشأ من عصبونات في تحت المهاد. تنتج هذه المحاور هرمونات عصبية تتحرر في الدورة الدموية في الفص العصبي. تسيطر هرمونات تحت المهاد على النخامية الأمامية بإنتاجها هرمونات مُفرزة وأخرى مثبطة للإفراز. عند الاستجابة، تفرز النخامية الأمامية سبعة هرمونات: أربعة منها تحفز غدد صماء هدف. يُسيطر على كل من تحت المهاد والنخامية الأمامية عن طريق هرمونات تنتج من الغدد الصماء التي حفزتها عن طريق التثبيط بالتغذية الراجعة السلبية.

4-46 الغدد الصماء المحيطية الرئيسة

على الرغم من أن النخامية تنتج تشكيلة مهمة من الهرمونات، إلا أن عددًا من الغدد الصماء توجد في مواقع أخرى. بعض هذه تسيطر عليه الهرمونات المنشطة التي تفرزها النخامية، لكن بعضها الآخر مستقل عن السيطرة النخامية. تتطور غدد صماء عدة من اشتقاقات من البلعوم الابتدائي، وهو القطعة الأمامية جدًا من القناة الهضمية (الفصل الـ 48). هذه الغدد التي تشمل الدرقية وجارات الدرقية تنتج هرمونات، تنظم عمليات ترتبط بتناول المواد الغذائية كالكربوهيدرات، والدهون، والبروتين، وأيض المعادن.

تنظم الغدة الدرقية الأيض القاعدي والتكوين الجنيني

تختلف **الغدة الدرقية Thyroid gland** في الشكل في الأنواع الفقرية المختلفة، ولكنها توجد دائمًا في منطقة العنق أمام القلب. يشبه شكلها في الإنسان ربطة العنق الفراشة، وتقع تحت تفاحة آدم في مقدمة العنق. تفرز الغدة الدرقية ثلاثة هرمونات: بشكل أساسي ثيروكسين، وكميات أقل من **ثلاثي يود الثايرونين Triiodothyronine** (ويدعيان معًا هرمونات الدرقية)، وكالسيتونين. وكما وصف سابقًا، فهرمونات الدرقية فريدة في أنها الجزيئات الوحيدة في الجسم المحتوية على اليود (يحتوي ثيروكسين أربع ذرات يود، ويحتوي ثلاثي يود الثايرونين ثلاثًا).

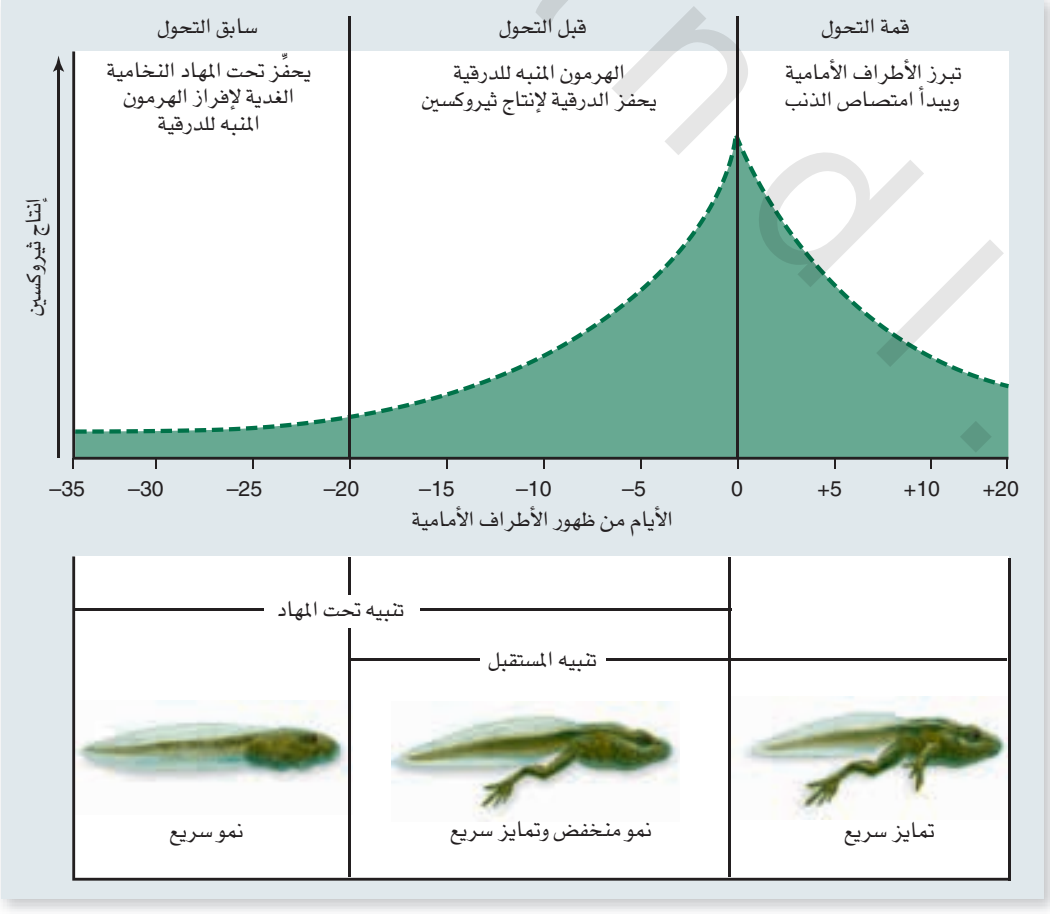
الاضطرابات المرتبطة بالدرقية

تعمل هرمونات الدرقية بالارتباط بمستقبلات نووية واقعة في معظم خلايا الجسم، فتؤثر في إنتاج عدد كبير من البروتينات الخلوية وتحفيزها. وقد أصبحت أهمية هرمونات الدرقية واضحة من دراسات على اضطرابات الدرقية في الإنسان. فالبالغ الذي لديه **نقص في إفراز الدرقية Hypothyroidism** له أيض متدنٍّ بسبب إنتاج القليل من ثيروكسين، بما في ذلك انخفاض القدرة على استخدام الكربوهيدرات والدهون. نتيجة لذلك، فإنه غالبًا ما يكون متعبًا، وزائد الوزن، ويشعر بالبرودة. إن نقص إفراز الدرقية يكون مثيرًا للقلق بشكل خاص في المواليد والأطفال؛ حيث يعيق النمو، وتطور الدماغ، والنضج التكاثري. ولحسن الحظ، وحيث إن هرمونات الدرقية جزيئات صغيرة وبسيطة، فإن الشخص الذي لديه نقص في إفراز الدرقية يستطيع تناول ثيروكسين أقراصًا عن طريق الفم.

في المقابل، فإن الأشخاص الذين لديهم **إفرط في إفراز الدرقية Hyperthyroidism** يظهرون الأعراض المعاكسة: فقد للوزن، وعصبية، وأيض عالٍ، وزيادة الحرارة بسبب زيادة إنتاج ثيروكسين. وهناك أدوية تمنع بناء الهرمونات في الغدة الدرقية، ويمكن في بعض الحالات إزالة أجزاء من الغدة الدرقية جراحيًّا.

أعمال هرمونات الدرقية

تنظم هرمونات الدرقية الأنزيمات التي تسيطر على أيض الكربوهيدرات والدهون في معظم الخلايا، فتسمح بالاستخدام الأمثل لمواد الوقود هذه للحفاظ على معدل الأيض القاعدي في الجسم. تعمل هرمونات الدرقية غالبًا بتعاون وبتناسق مع هرمونات أخرى، فتشجع نشاط هرمون النمو، وإبينفرين، وستيرويدات التكاثر. تعمل هرمونات الدرقية من خلال هذه الأعمال، لتضمن توافر الطاقة الخلوية المناسبة لدعم الأنشطة التي تتطلب الأيض.



الشكل 46-12

يحفز ثيروكسين التحول في البرمائيات. في المرحلة السابقة للتحول في أبي ذنيبة، يحفِّز تحت المهاد النخامية الأمامية لإفراز الهرمون المنبه للدرقية. ويحفِّز الهرمون المنبه للدرقية الغدة الدرقية لإفراز ثيروكسين. يرتبط ثيروكسين بمستقبلات ليبدأ تغيرات في التعبير عن الجينات الضرورية للتحول. وعندما يتقدم التحول يصل ثيروكسين إلى مستواه الأقصى، حيث تبدأ الأطراف الأمامية في التشكل والذنب في الاضمحلال.

obeikandl.com

في الإنسان، حيث يكون معدل الأيض مرتفعًا نسبيًّا كل الوقت، يكون تركيز هرمونات الدرقية في الدم مرتفعًا بشكل ثابت. في المقابل، في الزواحف، والثدييات، والأسماك التي تمر بدورات نشاط فصلية، يرتفع تركيز هرمونات الدرقية في أثناء فترات النشاط الأيضي (كالنمو، والتطور التكاثري، والهجرة، والتكاثر)، وينقص في أثناء فترات عدم النشاط في الأشهر الباردة.

بعض التأثيرات الدرامية المهمة لهرمونات الدرقية، تلاحظ في تنظيم النمو والتكويني الجنيني. ففي أثناء نمو الإنسان الجنيني مثلًا، تشجع هرمونات الدرقية نمو العصبونات، وتنبه نضج الجهاز العصبي المركزي. فالأطفال المولودون ولديهم نقص في إفراز الدرقية يكون نموهم معاقًا، ويعانون إعاقة عقلية حادة، وهي حالة تدعى الفدامة *Cretinism*، إن التشخيص المبكر عن طريق قياس مستوى هرمونات الدرقية، يسمح بمعالجة هذه الحالة بإعطاء هرمونات الدرقية.

تبدو أوضح أعراض لأهمية هرمونات الدرقية في التكويني الجنيني في البرمائيات. فهرمونات الدرقية توجه تحول أبي ذنيبة إلى ضفدع بالغ، وهي عملية تتطلب تحول يرقة مائية متغذية بالنباتات إلى صغير، يعيش على اليابسة، ويتغذى باللحوم (الشكل 46-12). فإذا أزيلت الغدة الدرقية من أبي ذنيبة فلن يتحول إلى ضفدع بالغ، وبالعكس إذا غُذي أبو ذنيبة غير ناضج قطعًا من الغدة الدرقية فإنه سيدخل في تحول قبل الأوان، ويصبح ضفدعًا صغير الحجم. يوضح هذا الأمر الأعمال القوية لهرمونات الدرقية التي تنجزها بتنظيم التعبير عن جينات متعددة.

تنظم عدة هرمونات اتزان الكالسيوم الداخلي

يُعدّ الكالسيوم مكونًا حيويًّا في جسم الفقريات؛ لأنه مكون تركيبي للعظام، ولدوره في العمليات التي تتوسطها الأيونات مثل انقباض العضلات، والغدد التي تنظم الكالسيوم تشمل الدرقية، وجارات الدرقية التي تُيسر آثار فيتامين D أعمالها.

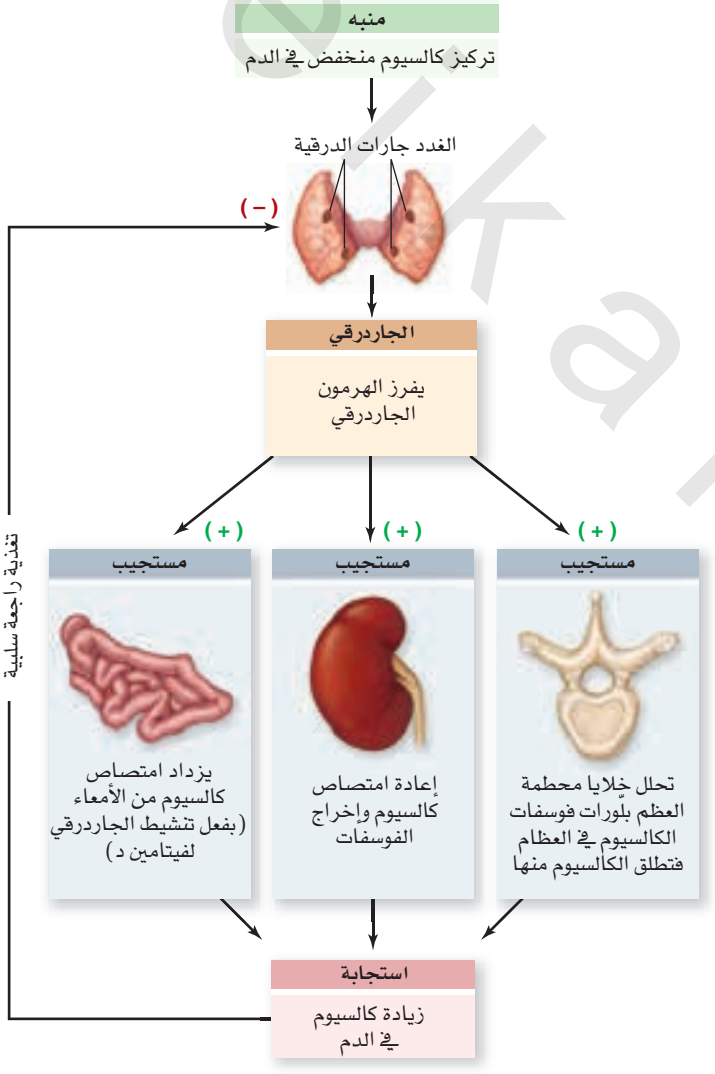
إفراز كالسيتونين من الدرقية

إضافة إلى هرمونات الدرقية، تفرز الدرقية أيضًا **كالسيتونين Calcitonin**، وهو هرمون ببتيدي يؤدي دورًا في الحفاظ على مستوى مناسب من الكالسيوم في الدم. فعندما يرتفع تركيز كالسيوم في الدم كثيرًا يحفز كالسيتونين تناول الكالسيوم في العظام، ولهذا فإنه يقلل مستواه في الدم. وعلى الرغم من أن كالسيتونين قد يكون مهمًّا في فيزيولوجيا بعض الفقريات، إلاّ أنه يبدو أقل أهمية في التنظيم اليومي لمستويات الكالسيوم في الإنسان البالغ. ومع ذلك، فإنه يؤدي دورًا مهمًّا في تشكيل العظام في الأطفال، حيث يكون النمو سريعًا.

الهرمون الجاردرقي *Parathyroid hormone*

الغدد جارات الدرقية هي 4 غدد صغيرة تتعلق بالدرقية، وبسبب صغر حجمها، فقد أهملها الباحثون تمامًا حتى القرن العشرين. وقد جاءت أولى الاقتراحات بأن لهذه الأعضاء وظيفة غدية صماء من تجارب على الكلاب: فإذا أزيلت الغدد جارات الدرقية، فإن تركيز الكالسيوم في دم الكلاب ينخفض إلى أقل من نصف القيمة الطبيعية. ويعود تركيز الكالسيوم إلى وضعه الطبيعي عند حقن مستخلص جارات الدرقية ثانية. ولكن إذا حقن الكثير من المستخلص، فإن تركيز الكالسيوم يرتفع كثيرًا فوق المعدل الطبيعي، في حين تبدأ بلّورات فوسفات الكالسيوم في العظام في الذوبان. لذا كان واضحًا أن جارات الدرقية تنتج هرمونًا يحفز تحرر الكالسيوم من العظام.

الهرمون الذي تنتجه جارات الدرقية هو ببتيد يدعى **الهرمون الجاردرقي Parathyroid hormone**. يُبنى الجاردرقي ويتم تحريره، استجابة لانخفاض مستوى الكالسيوم في الدم. هذا الانخفاض لا يسمح له بالاستمرار دون تصحيح؛ لأن هبوطًا واضحًا في مستوى الكالسيوم في الدم يسبب تشنجات عضلية حادة. إن معدلًا طبيعيًّا من الكالسيوم في الدم مهم لعمل العضلات بما في ذلك القلب، وإنه مهم لعمل الأجهزة العصبية والغدد الصماء بشكل صحيح. يحفز الجاردرقي خلايا محطمة العظم (خلايا في العظم) لتحلل بلّورات فوسفات الكالسيوم في المادة البينية للعظم، ويحرر كالسيوم الدم (الشكل 46-13). يحفز الجاردرقي كذلك الكلى لإعادة امتصاص كالسيوم البول، ويقود إلى تنشيط فيتامين د المطلوب لامتصاص كالسيوم الطعام في الأمعاء.



الشكل 46-13

تنظيم مستوى كالسيوم الدم عن طريق الهرمون الجاردرقي. عندما يكون الكالسيوم في الدم منخفضًا يُفرَز الجاردرقي من قبل الغدد جارات الدرقية. ينبه الجاردرقي إذابة العظم وإعادة امتصاص الكالسيوم عن طريق الكلية. يشجع الجاردرقي بصورة غير مباشرة امتصاص الأمعاء للكالسيوم عن طريق تنبيه إنتاج الشكل النشط من فيتامين د.

obeikandl.com

فيتامين د *Vitamin D*

يُنتَج فيتامين د في الجلد من مشتق من الكوليسترول، استجابة للضوء فوق البنفسجي، وهو يدعى فيتامينًا أساسيًّا؛ لأنه في المناطق المعتدلة من العالم يحتاج المرء إلى مصدر غذائي لمساندة الكميات التي تنتج في الجلد. (في المناطق الاستوائية، يحصل الناس عادة على كمية كافية من ضوء الشمس لإنتاج فيتامين د بشكل مناسب). إن فيتامين د الذي يصل إلى الدم من الجلد هو في الواقع شكل غير نشط من الهرمون، ولكي يصبح نشطًا، فإن الجزيء يجب أن يحصل على مجموعتي هيدروكسيل (—OH) تضاف إحدى هاتين عن طريق أنزيم في الكبد، في حين تضاف الأخرى عن طريق أنزيم في الكلية.

يُحفَّز الأنزيم المطلوب لهذه الخطوة الأخيرة عن طريق الهرمون الجار درقي، وبهذا يُنتج الشكل النشط من فيتامين د المعروف باسم 1.25- ثنائي هيدروكسي فيتامين د. يحفِّز هذا الهرمون امتصاص الأمعاء للكالسيوم، وبهذا يساعد على رفع مستويات كالسيوم الدم، بحيث يبقى العظم محتويًا كمية كافية من المعادن. لهذا، فإن وجبة فقيرة بفيتامين د قد تقود إلى تكوين رديء للعظام، وهي حالة تدعى الكساح. ولضمان الحصول على كميات مناسبة من هذا الهرمون الأساسي، فإن فيتامين د يضاف الآن إلى الحليب المنتج تجاريًّا في الولايات المتحدة وفي أقطار أخرى. وهذه بالتأكيد طريقة تشكل بديلًا أفضل من الطريقة السابقة التي كان يحقن بها فيتامين د على هيئة جرعة غير مستساغة من زيت كبد سمك القد.

تفرز الغدة الكظرية كاتيكولأمينات وهرمونات ستيرويدية

تقع **الغدتان الكظريتان Adrenal glands** فوق الكليتين (الشكل 46-14). تتكون كل غدة من جزء داخلي هو نخاع الكظرية، وطبقة خارجية هي قشرة الكظرية.

نخاع الكظرية *Adrenal medulla*

يستقبل نخاع الكظرية إشارات عصبية واردة من محاور للقسم الودي للجهاز العصبي الذاتي، ويفرز الكاتيكولأمينات **إبينفرين Epinephrine ونورإبينفرين Norepinephrine** استجابة للتنبيه من هذه المحاور. يطلق عمل هذه الهرمونات استجابة "إنذارًا بالخطر" شبيهة بتلك التي يطلقها القسم الودي، فيساعد على تحفيز الجسم لأقصى جهد ممكن. ومن بين تأثيرات هذه الهرمونات، زيادة نبض القلب، وزيادة ضغط الدم وانبساط القصبات الهوائية، ورفع مستوى جلوكوز الدم، وانخفاض تدفق الدم نحو الجلد والأعضاء الهضمية وزيادة تدفق الدم في القلب والعضلات. إن أفعال إبينفرين الذي يتحرر بوصفه هرمونًا تكمل وتساند تلك النواقل العصبية التي تتحرر من الجهاز العصبي الودي.

قشرة الكظرية *Adrenal cortex*

هرمونات قشرة الكظرية كلها ستيرويدات، ويشار إليها معًا على أنها **ستيرويدات قشرية Corticosteroids**. فكورتيزول (ويدعى أيضًا هيدروكورتيزون) والستيرويدات القريبة له تفرزها قشرة الكظرية، وتعمل على خلايا مختلفة في الجسم للحفاظ على اتزان جلوكوز. يشار إلى هذه الهرمونات في الثدييات، بأنها ستيرويدات قشرية سكرية، وينظَّم إفرازها بشكل أساسي عن طريق هرمون منشط قشرة الكظرية المفرز من النخامية الأمامية. تنبه الستيرويدات القشرية السكرية تحطيم بروتين العضلات إلى أحماض أمينية، حيث تحمل بالدم إلى الكبد. وتنبه الكبد لإنتاج أنزيمات مطلوبة لبناء جلوكوز جديد، بحيث تحول الأحماض الأمينية إلى جلوكوز. إن بناء الجلوكوز من البروتين هو مهم بشكل خاص في أثناء فترات الصوم الطويلة أو عند التمرين، حيث قد ينخفض مستوى جلوكوز الدم إلى مستويات متدنية خطيرة.

وبينما نجد أن الستيرويدات القشرية السكرية مهمة في التنظيم اليومي للجلوكوز والبروتينات، فإنها كما هي هرمونات نخاع الكظرية، تُفرَز بكميات كبيرة استجابة للكرْب. ولقد اقترح أنه في أثناء الكرْب، فإنها تحفز إنتاج جلوكوز على حساب بناء البروتينات والدهون.

إضافة إلى تنظيم أيض الجلوكوز، تحور الستيرويدات القشرية السكرية بعض جوانب الاستجابة المناعية. ولا تزال الأهمية الفيزيولوجية لهذا العمل غير واضحة تمامًا، وهي تظهر فقط تحت ظروف يحافَظ فيها على مستويات مرتفعة من الستيرويدات القشرية السكرية فترات طويلة من الوقت (أي الكرْب طويل الأمد). تعطى الستيرويدات القشرية السكرية طبيًّا لتثبيط جهاز المناعة في أشخاص ذوي اضطرابات مناعية مثل التهاب المفاصل الرماتيزمي، ولمنع جهاز المناعة من رفض الأعضاء المزروعة. وتُعدّ بعض مشتقات كورتيزول، مثل بردنيسولون، ذات استخدام طبي واسع بوصفها عوامل مضادة للالتهاب.

يصنّف ألدوستيرون، وهو الستيرويد القشري الرئيس الآخر، على أنه ستيرويد قشري معدني؛ لأنه يساعد على تنظيم توازن المعادن. يُحفَّز إفراز ألدوستيرون من قشرة الكظرية عن طريق أنجيوتنسين II، وهو ناتج لنظام رنين – أنجيوتنسين الموصوف في (الفصل الـ 50)، إضافة إلى التركيز المرتفع من بوتاسيوم (K^+). يُحفز أنجيوتنسين II إفراز ألدوستيرون عندما ينخفض ضغط الدم.

الفعل الأساسي لألدوستيرون هو تحفيز الكلى على إعادة امتصاص Na^+ من البول (ينخفض مستوى Na^+ في الدم إذا لم تتم إعادة امتصاصه من البول). إن الصوديوم هو المذاب خارج الخلوي الرئيس، وهو مطلوب للحفاظ على حجم الدم الطبيعي وضغطه، إضافة إلى توليد جهود الفعل في العصبونات والعضلات. ودون ألدوستيرون، سوف تفقد الكلى كميات زائدة من صوديوم الدم في البول.

إن إعادة امتصاص Na^+ التي يُحفزها ألدوستيرون تسبب كذلك إخراج الكلية للبوتاسيوم في البول. ولهذا، فإن ألدوستيرون يمنع تراكم K^+ في الدم، وهو أمر قد يقود إلى اضطراب وظيفة الإشارات الكهربائية في الأعصاب والعضلات. وبسبب هذه الوظائف الأساسية التي ينجزها ألدوستيرون، فإن إزالة الغدد الكظرية أو حدوث أمراض تمنع إفراز ألدوستيرون، تُعدّ قاتلة ما لم تتم المعالجة الهرمونية.

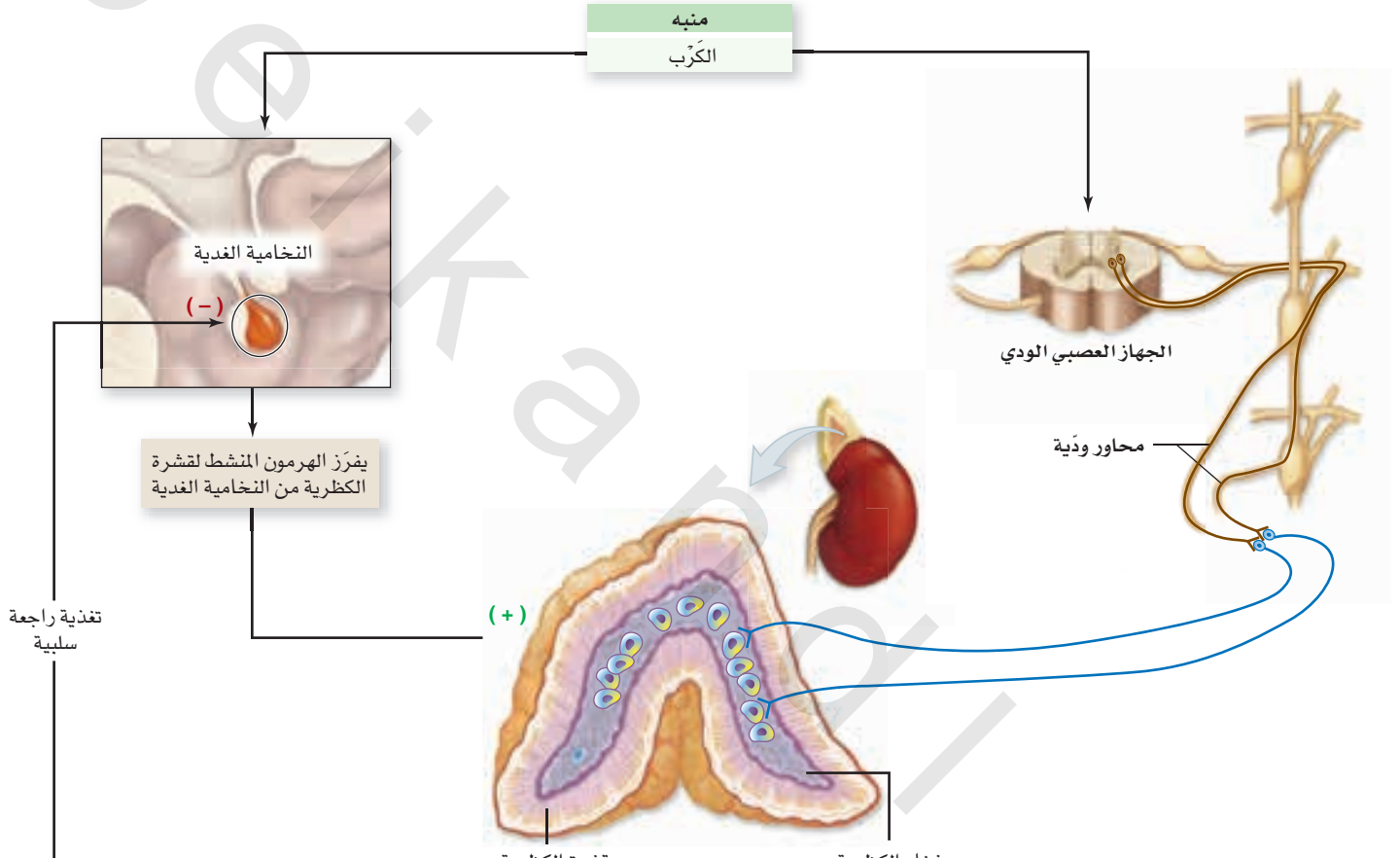
هرموناتُ البنكرياس مُنظِّماتُ رئيسة لأيض الكربوهيدرات

يقع البنكرياس مجاورًا للمعدة، وهو موصول بالاثني عشر العائد للأمعاء الدقيقة عن طريق قناة بنكرياسية. وهو يفرز أيونات البيكربونات، وتشكيلة من الأنزيمات الهاضمة في الأمعاء الدقيقة خلال هذه القناة (الفصل الـ 48). وقد اعتبر البنكرياس مدة طويلة غدة خارجية الإفراز بشكل مطلق.

الأنسولين *Insulin*

عام 1869، وصف طالب طب ألماني اسمه بول لانجرهانز تجمعات غير عادية من خلايا مبعثرة في البنكرياس؛ وقد سميت هذه التجمعات لاحقًا جُزيرات لانجرهانز. وقد لاحظ العاملون في المختبرات لاحقًا أن الإزالة الجراحية للبنكرياس تدفع إلى ظهور الجلوكوز في البول، وهي علامة مهمة على مرض السكري. لقد قاد هذا إلى اكتشاف أن البنكرياس، وجُزيرات لانجرهانز على وجه التحديد، تُنتج هرمونًا يمنع هذا المرض.

هذا الهرمون هو الأنسولين الذي تفرزه خلايا بيتا في هذه الجُزيرات. لم يتم عزل أنسولين إلا عام 1922 عندما نجح كل من بانتج وبَسْت في ذلك، حيث فشل الآخرون. ففي 11 يناير من عام 1922، حقنا مستخلصًا منقى من بنكرياس الأبقار في طفل مصاب بالسكري عمره 13 عامًا كان وزنه قد نقص حتى 30 كيلوجرامًا، ولم يكن متوقعًا له أن يعيش. بتلك الحقنة الوحيدة، انخفض معدل جلوكوز في دم الصبي بمقدار 25%، وعندما استخدم مستخلص أكثر قوة، انخفض المعدل إلى المستوى الطبيعي. وهكذا، فقد حقق الأطباء أول حالة للعلاج الناجح بأنسولين.



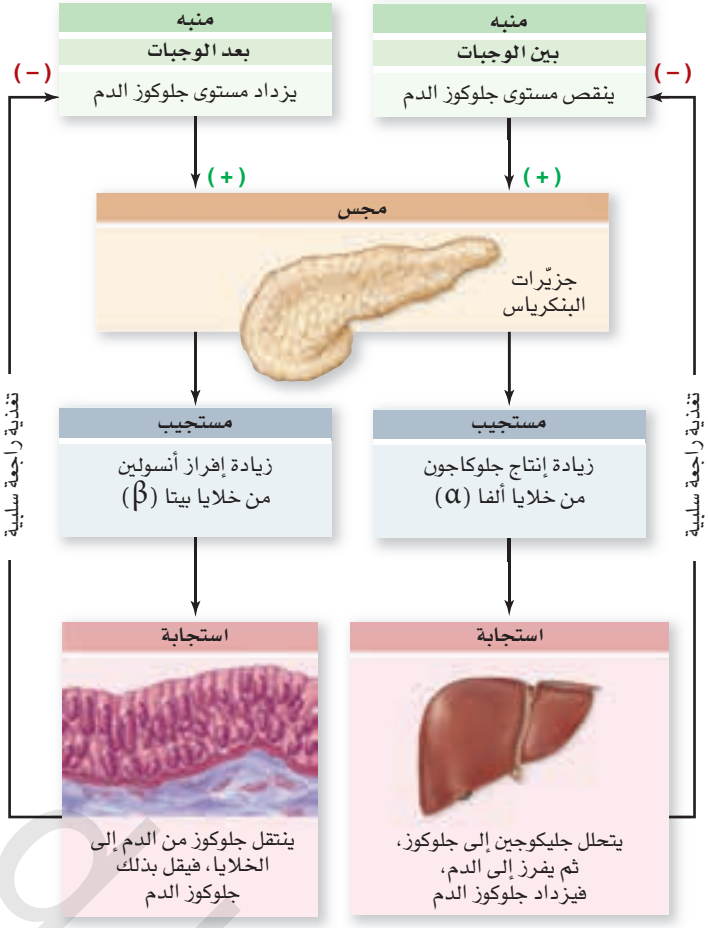
مستجيب	مستجيب
هرمونات الكاتيكولأمينات	الستيرويدات القشرية السكرية
• استجابة قصيرة الأمد للكرَب	• استجابة أطول أمدًا للكرَب
• تأثيرات في الجهاز الدوري وأيض الكربوهيدرات والدهون وفي الجهاز العصبي	• تأثيرات في أيض الدهون والكربوهيدرات وفي الجهاز المناعي وفي إصلاح الأنسجة التالفة

الشكل 46-14

الغدتان الكظريتان. يُنتِج نخاع الكظرية الكاتيكولأمينات إبينفرين ونورإبينفرين، ما يبدأ الاستجابة لِلكَرَب الآني. وتنتج قشرة الكظرية هرمونات ستيرويدية من ضمنها الستيروييد القشري السكري كورتيزول. عند الاستجابة للكرَب، يزيد إفراز كورتيزول من إنتاج جلوكوز، وينبه الاستجابة المناعية.

جلوكاجون *Glucagon*

تُنتج جزيرات لا نجرهانز هرمونًا آخر؛ فخلايا ألفا في الجزيرات تفرز جلوكاجون الذي يعمل بشكل مضاد لأنسولين (الشكل 46-15). فعندما يتناول المرء الكربوهيدرات، يرتفع تركيز الجلوكوز في الدم. يحفز جلوكوز الدم هذا مباشرة إفراز أنسولين من خلايا بيتا، ويثبط إفراز جلوكاجون من خلايا ألفا. يحفز أنسولين



الشكل 46-15

الأفعال المتضادة لأنسولين وجلوكاجون على جلوكوز الدم. ينبه أنسولين تناول الخلايا لجلوكوز الدم في العضلات الهيكلية، والخلايا الدهنية، والكبد بعد الوجبات. وينبه جلوكاجون تحلل جليكوجين الكبد بين الوجبات، بحيث تستطيع الكبد أن تفرز جلوكوز في الدم. تساعد التأثيرات المتضادة هذه في الحفاظ على اتزان تركيز جلوكوز الدم.

في الفصل الـ 52 بالتفصيل). يشكل إستروجين وبروجسترون ستيرويدات تناول الخلايا للجلوكوز في الكبد، والعضلات، والخلايا الدهنية. وإنه يحفز أيضًا خزن جلوكوز على هيئة جليكوجين في الكبد والعضلات، أو كدهن في الخلايا الدهنية. أما بين الوجبات، وعندما ينخفض تركيز جلوكوز الدم، فإن إفراز أنسولين ينخفض، ويزداد إفراز جلوكاجون. يشجع جلوكاجون تحلل جليكوجين المخزون في الكبد والدهن في النسيج الدهني. نتيجة لذلك، يتحرر جلوكوز والأحماض الدهنية في الدم، ويمكن للخلايا أن تتناولها، وتستخدمها بوصفها مصادر للطاقة.

معالجة السكري

على الرغم من أن كثيرًا من الهرمونات (هرمون النمو والستيرويدات القشرية السكرية وجلوكاجون مثلًا) تحبذ تحريك الجلوكوز خارج الخلايا، فإن الأنسولين هو الهرمون الوحيد الذي يشجع حركة الجلوكوز من الدم إلى الخلايا. لذا، فإن حدوث اضطراب في إشارة أنسولين الكيميائية يمكن أن يقود إلى عواقب خطيرة، فالأشخاص الذين لديهم النوع الأول، أو المعتمد على أنسولين، من السكري يفتقرون إلى خلايا بيتا المفرزة لأنسولين؛ لذا لا ينتجون الأنسولين. وتتكون معالجة هؤلاء المرضى من حُقن أنسولين (وحيث إن أنسولين هو هرمون ببتيدي، فإنه سوف يهضم، إذا تم تناوله عن طريق الفم، ولهذا يجب أن يحقن في الدم حقنًا).

في الماضي، لم يكن متوافرًا إلا الأنسولين المستخلص من بنكرياس الأبقار، أو الأبقار، أما الآن، فإن الأشخاص المعتمدين على أنسولين يستطيعون حقن أنفسهم بأنسولين الإنسان المنتج من قبل بكتيريا مهندسة وراثيًّا. ويحمل البحث النشط في الوقت الحاضر حول إمكانية زراعة جزيرات لانجرهانز أملًا كبيرًا في معالجة دائمة لهؤلاء المرضى.

إن معظم مرضى السكري مع ذلك هم من النوع الثاني، أو السكري غير المعتمد على أنسولين. هؤلاء عادة لديهم معدل طبيعي أو فوق الطبيعي من الأنسولين في دمائهم، لكن خلاياهم لها حساسية منخفضة لأنسولين. قد لا يتطلب هؤلاء الأشخاص حقن أنسولين، وهم يستطيعون السيطرة على السكري من خلال الحمية الغذائية والتمرين. ويعتقد أن أكثر من 90% من حالات السكري في الولايات المتحدة هي من النوع الثاني، ويوجد حول العالم على الأقل 171 مليون شخص يعانون السكري، هذا الرقم مرشح للزيادة. إن النوع الثاني من السكري شائع بصورة خاصة في الأقطار المتقدمة، ولقد اقترح أن هناك علاقة بين السكري من النوع الثاني والبدانة.

تنظم هرمونات من غدد صماء محيطية عمليات مختلفة. فهرمونات الدرقية والستيرويدات القشرية السكرية من الكظرية، وهرمونات البنكرياس تنظم أيض الكربوهيدرات، والدهون، والبروتين. أيض المعادن، بما في ذلك معدل كالسيوم وصوديوم وبوتاسيوم في الدم ينظمها كالسيتونين، والهرمون الجاردرقي، وفيتامين د والستيرويدات القشرية المعدنية. إبينفرين ونورإبينفرين من نخاع الكظرية، والستيرويدات القشرية السكرية تتحرر في أثناء الكرْب لتحريك المواد الغذائية لأجل البقاء.

5-46 هرمونات أخرى وآثارها

تُنظَّم تشكيلة كبيرة من عمليات الفقريات واللافقريات عن طريق هرمونات ورسل كيميائية أخرى. وفي هذا الجزء سنراجع تلك العمليات الأكثر أهمية.

تنظم هرمونات الجنس الستيرويدية التطور التكاثري

إن المبايض والخصي في الفقريات هي غدد صماء مهمة تنتج هرمونات جنس ستيرويدية، بما في ذلك إستروجين، وبروجستيرون، وتستوستيرون (سنصفها

الجنس الرئيسة في "الإناث"، في حين يشكل تستوستيرون، ومشتقاته المباشرة ستيرويدات الجنس الرئيسة في "الذكور" أو ما يدعى الأندروجينات. مع ذلك، يمكن أن يوجد كلا النوعين من الهرمونات في كلا الجنسين. يُعدّ إنتاج تستوستيرون في جنين الذكر مهمًّا لتطور أعضاء الجنس الذكرية في أثناء التكوين الجنيني.

وفي الثدييات، تكون ستيرويدات الجنس مسؤولة عن تطور الصفات الجنسية الثانوية عند البلوغ. تشمل هذه الصفات التي في الإناث، والشعر وزيادة كتلة

العضلات في الذكور. وبسبب هذا الأثر الأخير، فقد أساء بعض الرياضيين استعمال الأندروجينات لزيادة كتلة عضلاتهم. إن استخدام الستيرويدات لهذا الغرض تحاسب عليه جميع المُنظِّمات الرياضية الرئيسة، وقد يسبب اضطرابات في الكبد، إضافة إلى عدد من الأعراض الجانبية الخطيرة الأخرى.

في الإناث، تُعدّ ستيرويدات الجنس مهمة بشكل خاص لتنظيم الدورة الجنسية. فإستروجين وبروجستيرون اللذان تنتجهما المبايض مُنظِّمان حرجان للدورة الشهرية والدورة المبيضية. في أثناء الحمل يحافظ إنتاج بروجستيرون في المشيمة على بطانة الرحم، ما يحمي الجنين قيد التطور، ويغذيه.

ميلاتونين ضروري جدًا للدورات الإيقاعية

إحدى الغدد الصماء الرئيسة هي **الغدة الصنوبرية Pineal gland** الواقعة في سقف البطين الثالث للدماغ في معظم الفقريات (انظر الشكل 44-22). يقارب حجمها حبة البازيلاء، ويشبه شكلها مخروط الصنوبر الذي اقتبست منه اسمها.

تطورت الغدة الصنوبرية من عين وسطية حساسة للضوء (تدعى أحيانًا "العين الثالثة" على الرغم من أنها لا تشكل صورًا) موجودة أعلى الجمجمة في الفقريات الابتدائية. لا تزال هذه العين الصنوبرية موجودة في الأسماك الابتدائية (دائرية الفم) وبعض الزواحف الحديثة. في الفقريات الأخرى، دُفعت الغدة الصنوبرية عميقًا في الدماغ، وهي تعمل بوصفها غدة صماء بإفرازها هرمون ميلاتونين.

سمّي ميلاتونين هكذا لقدرته على إحداث شحوب في جلد الفقريات الدنيا بتقليله انتشار حبيبات ميلانين. ونحن نعرف الآن أنه يعمل بوصفه إشارة توقيت مهمة ينقلها الدم. يزداد تركيز ميلاتونين في الدم في أثناء الظلام، وينخفض في أثناء النهار. يُنظَّم إفراز ميلاتونين عن طريق نشاط النواة فوق التصالبية لتحت المهاد. تعمل النواة على أنها الساعة البيولوجية الرئيسة في الفقريات التي تنسق، وتضبط عمليات الجسم المختلفة للإيقاع اليومي – الإيقاع الذي يتكرر مرة كل 24 ساعة. فمن خلال التنظيم الذي تحدثه النواة فوق التصالبية ينشط إفراز ميلاتونين من الغدة الصنوبرية في الظلام.

تُنظِّم الدورة اليومية لتحرر ميلاتونين دورات النوم والاستيقاظ ودرجة حرارة الجسم. إن اضطراب هذه الدورات، كما قد يحدث عند الانتقال بالطائرة من الشرق إلى الغرب أو العكس (تلكؤ الطائرة النفاثة)، أو في أثناء مناوبات العمل الليلية، يمكن تخفيف آثاره بإعطاء ميلاتونين. يساعد ميلاتونين أيضًا على تنظيم الدورات التكاثرية في بعض أنواع الهرمونات التي تتميز بوجود فصول تكاثر محددة.

بعض الهرمونات لا تنتجها غدد صماء

تُفرز مجموعة من الهرمونات عن طريق أعضاء لا تُعدّ غددًا صماء بشكل حصري. فالغدة الزعترية هي موقع إنتاج خلايا T في كثير من الفقريات، ومكان نضج خلايا T في الثدييات. وتفرز عددًا من الهرمونات تعمل على تنظيم جهاز المناعة.

يفرز الأذين الأيمن في القلب الهرمون الأذيني المدر للصوديوم *Atrial natriuretic hormone* الذي ينبه الكلى لإخراج الملح والماء في البول. ويعمل هذا الهرمون بصورة معاكسة لألدوستيرون الذي يسبب الاحتفاظ بالملح والماء.

تُفرز الكلى هرمون إريثروبويتين *Erythropoietin*، وهو الهرمون الذي يحفز نخاع العظم على إنتاج خلايا الدم الحمراء. هناك أعضاء أخرى كالكبد، والمعدة، والأمعاء الدقيقة تفرز هرمونات، وقد أشرنا سابقًا إلى أن الجلد يفرز فيتامين د.

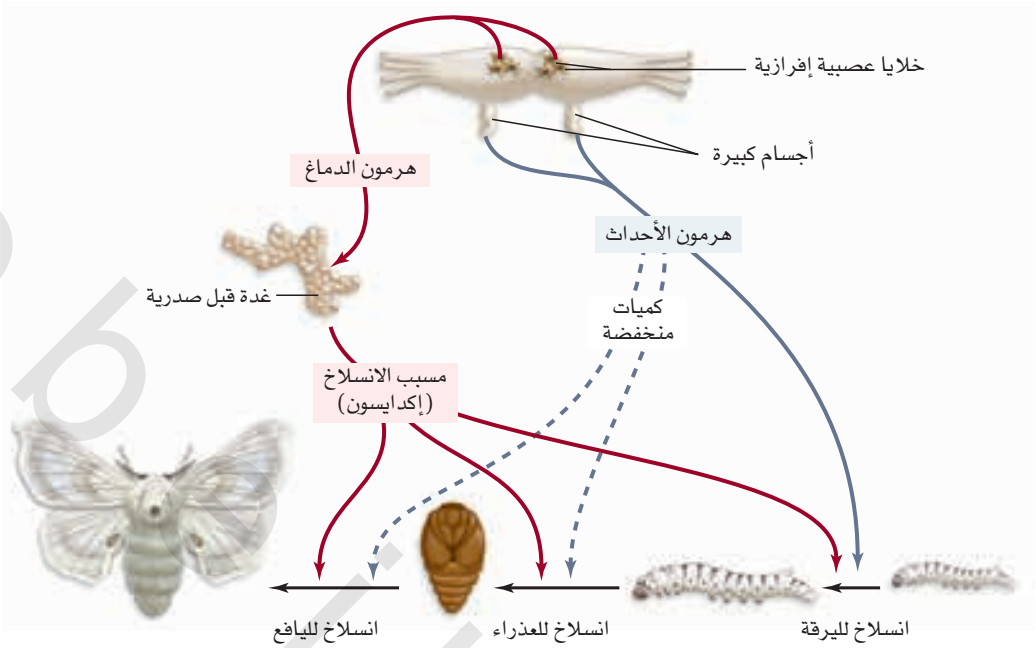
هرمونات الحشرات تنظم الانسلاخ والتحول

تُنتج معظم مجموعات اللافقريات هرمونات أيضًا، وهذه الهرمونات تسيطر على التكاثر، والنمو، وتغير اللون. أحد الآثار الدرامية للهرمونات في الحشرات شبيه بالدور الذي تؤديه هرمونات الدرقية في تحول البرمائيات، فبينما تنمو الحشرات في أثناء التطور بعد الجنيني، فإن هيكلها الخارجي المتصلب لا يتوسع.

وللتغلب على هذه المشكلة تمر الحشرات بسلسلة من **الانسلاخات Molts**، يتم فيها التخلص من الهيكل الخارجي القديم (الشكل 46-16)، ويفرز هيكلًا جديدًا أكثر اتساعًا. في بعض الحشرات تمر الحشرة الصغيرة العمر، أو اليرقة بتحول جذري إلى مرحلة البالغ خلال انسلاخ واحد، وتدعى هذه العملية **التحول البعدي Metamorphosis**

الشكل 46-16

الحشرة القشرية في أثناء الانسلاخ. تخرج هذه الحشرة البالغة من جُليدها القديم. الانسلاخ عملية تقع تحت السيطرة الهرمونية.



الشكل 46-17

السيطرة الهرمونية على التحول في عث دودة الحرير *Bombyx mori*. هرمون الانسلاخ، إكدايسون، هو المسيطر في أثناء حدوث الانسلاخ. ينبه هرمون الدماغ الغدة قبل الصدرية لإنتاج الهرمون المسبب للانسلاخ. يقرر هرمون الأحداث نتيجة أي انسلاخ. ينتج هرمون الأحداث من أجسام قرب الدماغ تدعى الأجسام الكبيرة. وتثبط تراكيز عالية من هرمون الأحداث تكوين العذراء. أما التراكيز المنخفضة فهي ضرورية لانسلاخ العذراء وتحولها إلى الشكل البالغ.

تؤثر الإفرازات الهرمونية في الانسلاخ والتحول البعدي في الحشرات. قبل الانسلاخ، تفرز خلايا عصبية إفرازية على سطح الدماغ ببتيدًا صغيرًا هو **الهرمون المنشط لما قبل الصدر Prothoracicotropic hormone**، الذي ينبه بدوره غدة في الصدر، تدعى الغدة قبل الصدرية، لأن تنتج **هرمون الانسلاخ Molting hormone** المسمى **إكدايسون** (مسبب الانسلاخ) **Ecdysone** (الشكل 46-17). تسبب المستويات المرتفعة من مسبب الانسلاخ تغيرات بيوكيميائية وسلوكية تؤدي إلى حدوث الانسلاخ.

يُنتج زوج آخر من الغدد الصماء قرب الدماغ، تدعى الأجسام الكبيرة *Corpora allata* هرمونًا يدعى **هرمون الأحداث Juvenile hormone**. تمنع مستويات عالية من هرمون الأحداث التحول إلى اليافع، وتسبب الانسلاخ من يرقة إلى يرقة أخرى. وعندما تصبح مستويات هرمون الأحداث منخفضة، فإن الانسلاخ يسبب التحول البعدي لليافع.

قد تغير الخلايا السرطانية إنتاج الهرمونات، أو قد يكون لها استجابات هرمونية مختلفة

تنظِّم الهرمونات والإفرازات نظيرة الصماء النمو وانقسام الخلايا بصورة فعالة. في الوضع الطبيعي، يبقى إنتاج الهرمونات تحت السيطرة الدقيقة، لكن اضطراب الوظيفة في أنظمة الترميز قد يحدث أحيانًا. يمكن أن يقود التنبيه الهرموني غير المُنظَّم إلى عواقب جسمية خطيرة.

يمكن أن تُنتج الأورام التي تتطور في الغدد الصماء، كما في النخامية الأمامية أو الدرقية، كمياتٍ زائدةً من الهرمونات، ما يسبب حالات كالعملقة، أو فرط إفراز الدرقية. ويمكن أن تتلف الطفرة التلقائية المستقبلات أو بروتينات الترميز داخل الخلايا، ما ينتج عنه تحفيز استجابات الخلايا الهدف حتى بغياب التحفيز الهرموني. فالطفرات في مستقبلات عوامل النمو، مثلًا، يمكن أن تنشط الانقسام الزائد للخلايا، ما ينجم عنه تكون الأورام. بعض الأورام التي تتطور في أنسجة مستجيبة للستيرويدات كالثدي والبروستاتا تبقى حساسة للتنبيه الهرموني. ويمكن أن يقلل منع إفراز الهرمون الستيرويدي من نمو الورم.

إن الآثار المهمة للهرمونات على التكوين الجنيني والتمايز موضحة في حالة ثنائي إثيل ستلبسترول. ثنائي إثيل ستلبسترول هو إستروجين مخلَّق أعطي للنساء الحوامل منذ 1940 وحتى 1970 لمنع الإجهاض، ولقد اكتشف لاحقًا أن الفتيات اللاتي تعرضن للهرمون عندما كنَّ أجنة طوّرن -لاحقًا في أثناء الحياة- شكلًا نادرًا من سرطان عنق الرحم باحتمال مرتفع. وهكذا، فإن التغيرات التطورية الجنينية التي تنتج من المعالجة الهرمونية قد تأخذ كثيرًا من السنوات لتصبح واضحة.

تنظم الهرمونات الستيرويدية من الغدد التناسلية التكاثر، ويساعد ميلاتونين الذي تفرزه الغدة الصنوبرية على تنظيم الإيقاع اليومي، وتساعد هرمونات الزعترية على تنظيم جهاز المناعة في الفقريات. التحول البعدي يُنظم عن طريق هرمونات الدرقية في البرمائيات، وعن طريق مسبب الانسلاخ، وهرمون الأحداث في الحشرات. في السرطان، قد يتغير إنتاج الهرمونات أو الحساسية لها.

مراجعة المفاهيم

46-1 تنظيم عمليات الجسم عن طريق الرسل الكيميائية

تستخدم المواد الكيميائية للتواصل بين الخلايا ضمن المخلوق الواحد أو بين الأفراد.

- الهرمونات جزيئات للترميز يحملها الدم.
- الفيرومونات مواد كيميائية تتحرر في البيئة للتواصل بين أفراد النوع الواحد.
- بعض النواقل العصبية تتوزع في الدم، وتعمل بوصفها هرمونات عصبية.
- إنتاج الهرمونات وتحررها غالبًا ما يُسيطر عليه بصورة مباشرة أو غير مباشرة من قبل الجهاز العصبي.
- يتكون جهاز الغدد الصماء من غدد صماء تفرز ثلاث طوائف من الهرمونات: ببتيدات وبروتينات، ومشتقات من الأحماض الأمينية وستيرويدات (الجدول 46-1).
- تفرز الغدد خارجية الإفراز مواد مباشرة إلى قنوات تنقلها خارج الجسم.
- الهرمونات قد تكون محبة للدهون (غير مستقطبة، ذائبة بالدهون) أو محبة للماء (مستقطبة، ذائبة بالماء).
- يتم تدمير الجزيئات الهرمونية أو تعطيل عملها بعد الاستخدام، وتخرج عن طريق الصفراء أو البول.
- يحدث تنظيم الهرمونات نظيرة الصماء في معظم الأعضاء، وبين خلايا الجهاز المناعي.
- البروستاغلاندينات مجموعةٌ متباينة من الأحماض الدهنية ذات علاقة بالاستجابة الالتهابية.
- بناءُ البروستاغلاندنيات هدفٌ لكثير من مسكنات الألم والأدوية غير الستيرويدية المضادة للالتهاب.

46-2 عمل الهرمونات المحبة للدهون مقارنة مع الهرمونات المحبة للماء

مستقبلات وأعمال الهرمونات المحبة للدهون والهرمونات المحبة للماء هي مختلفة بشكل واضح.

- الهرمونات المحبة للدهون مثل الستيرويدات وهرمونات الدرقية تمر خلال الأغشية البلازمية، وتحفز مستقبلات داخل الخلايا.
- الهرمونات المحبة للدهون في الدم تُنقل مرتبطة إلى بروتينات ناقلة (الشكل 46-3).
- اعتمادًا على النوع، قد ترتبط الهرمونات الستيرويدية مع بروتينات مستقبلة داخل الخلايا، ثم تنتقل إلى النواة، أو قد تنتشر مباشرة إلى النواة لترتبط بمستقبل داخل النواة (الشكل 46-5).
- تعمل مستقبلات الهرمونات الستيرويدية بالارتباط بمنطقة مثيرة لجينات معينة، تدعى عناصر استجابة الهرمون، لتنشيط الاستنساخ.
- تُنشط الهرمونات المحبة للماء مستقبلات تقع على السطح الخارجي لأغشية الخلية الهدف. يُنشئ هذا الارتباط مسار تحويل الإشارة الذي قد ينتج رسولًا ثانيًا (الشكل 46-6).
- مفسفِر تيروسين المستقبل يستطيع فسفرة بروتينات أخرى عند ارتباط الرابط به.
- يمكن أن ينشط مفسفِر تيروسين المستقبل نقل الإشارة، خلال مسلسل مفسفِر MAP الذي يتضمن تنشيطًا تسلسليًّا لأنزيمات مفسفِرة.
- عندما يرتبط هرمون بمستقبل مرتبط مع بروتين G، فإن بروتين G، يحفز أنزيمًا ينتج رسولًا ثانيًا مثل أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي.
- ارتباط الهرمونات المحبة للماء بمستقبلها يكون قصير الأمد، ما يوقف عمل الهرمونات.

46-3 النخامية وتحت المهاد: مراكز السيطرة في الجسم

مناطق السيطرة الرئيسة في الجسم هي الغدة النخامية المركبة، وتحت المهاد العائد للجهاز العصبي المركزي.

- الغدة النخامية، وتدعى أيضًا النمو السفلي، تتعلق من قاعدة تحت المهاد.
- النخامية الأمامية (النخامية الغدية) مكونة من أنسجة غدية. النخامية الخلفية (النخامية العصبية) تحرر هرمونات عصبية تنتج في تحت المهاد.
- تنتج النخامية الأمامية سبعة هرمونات تنبه نمو الأنسجة الهدف أو غددًا صماء أخرى (الجدول 46-1).
- الهرمونات العصبية لتحت المهاد تمر إلى النخامية الأمامية خلال نظام بابي، وتنظم النخامية الأمامية عن طريق هرمونات مفرِزة، وأخرى مثبِّطة للإفراز محددة (الشكل 46-8).
- يُنظَّم نشاط هرمونات النخامية الأمامية عن طريق التغذية الراجعة السلبية (الشكل 46-9).

46-4 الغدد الصماء المحيطية الرئيسة

الغدد الصماء المحيطية الرئيسة لا تشمل الغدة النخامية، وهي موجودة في مواقع أخرى.

- بعض الغدد الصماء يُسيطر عليها بالهرمونات النشطة للنخامية، في حين أن بعضها الآخر مستقل عن سيطرة تحت المهاد.
- تفرز الغدة الدرقية ثيروكسين وثلاثي يود الثايرونين لتنظيم الأيض القاعدي في الفقريات، ولإطلاق التحول البعدي في البرمائيات (الشكل 46-12).
- يُنظم كالسيوم الدم عن طريق كالسيتونين الذي يخفض مستوى كالسيوم الدم وعن طريق الهرمون الجاردرقي الذي يرفع مستوى كالسيوم الدم (الشكل 46-13).
- الكاتيكولأمينات مثل إبينفرين ونورإبينفرين من نخاع الكظرية تطلق استجابة الإنذار بالخطر (الشكل 46-14).
- تحافظ الستيرويدات القشرية السكرية على اتزان الجلوكوز، وتحور بعض جوانب الاستجابة المناعية.
- تنظم الستيرويدات القشرية المعدنية، مثل ألدوستيرون، توازن المعادن بتحفيز الكلى لإعادة امتصاص صوديوم، وإخراج بوتاسيوم.
- يفرز البنكرياس الأنسولين الذي يخفض مستوى جلوكوز الدم، وجلوكاجون الذي يرفع جلوكوز الدم (الشكل 46-15).

46-5 هرمونات أخرى وآثارها

تنظَّم مجموعة من عمليات الفقريات واللافقريات عن طريق هرمونات ورسل كيميائية أخرى.

- تنتج الغدد التناسلية ستيرويدات الجنس التي تنظم الصفات الجنسية الثانوية، من بين أشياء أخرى عدة.
- تنتج المبايض الإستروجين والبروجستيرون، وهما مسؤولان في الثدييات عن الصفات الجنسية الثانوية في الإناث، وعن تطور الحويصلات والرحم والشعور بالنشوة الجنسية.
- تنتج الغدة الصنوبرية الميلاتونين الذي يسيطر على توزيع حبيبات الصبغة، وينظم دورات النوم والاستيقاظ اليومية.
- تنتج الخصي التستوستيرون، وهو مسؤول في الذكور عن الصفات الجنسية الثانوية وإنتاج الحيوانات المنوية والنشوة الجنسية.
- تفرز الزعترية عددًا من الهرمونات تعمل على تنظيم الجهاز المناعي.
- يفرز الأذين الأيمن للقلب الهرمون الأذيني المدر للصوديوم الذي يعمل بشكل معاكس لألدوستيرون.
- تفرز الكلى الإريثروبويتين، وهو هرمون ينبه نخاع العظم لصناعة خلايا الدم الحمراء.
- تفرز أعضاء أخرى؛ كالكبد، والمعدة، والأمعاء الدقيقة هرمونات، ويفرز الجلد فيتامين د.
- في الحشرات، ينبه هرمون مسبب الانسلاخ عملية الانسلاخ، وتسيطر مستويات هرمون الأحداث على طبيعة الانسلاخ.
- قد تغير الأورام في الغدد الصماء من إنتاج الهرمونات.

obeikandl.com

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أفضل وصف للهرمونات هو:
   أ. غير مستقرة نسبيًّا، وتعمل فقط في المنطقة المجاورة للغدة التي تنتجها.
   ب. مواد كيميائية طويلة التأثير تفرز من الغدد.
   ج. جميعها ذائبة بالدهون.
   د. رسل كيميائية تفرز في البيئة.
2. لديك شك في أن أحد لاعبي فريقك يستخدم الستيرويدات البنائية لبناء عضلاته. وأنت تعرف أن الاستخدام المستمر لهذه الستيرويدات قد يسبب تغيرات واسعة في وظائف الخلايا. يعود السبب في ذلك جزئيًّا إلى أن مستقبلات الهرمونات الستيرويدية تقع:
   أ. في السيتوبلازم أو النواة.
   ب. ضمن الغشاء البلازمي.
   ج. ضمن الميتوكوندريا.
   د. في بلازما الدم.
3. الذي تفرزه قشرة الكظرية، وينبه إعادة امتصاص الصوديوم في الكلى هو:
   أ. إبينفرين.
   ب. ألدوستيرون.
   ج. جلوكوز.
   د. كورتيزول.
4. الهرمون العصبي:
   أ. يؤثر فقط في الجهاز العصبي المركزي.
   ب. ينتج من قبل الجهاز العصبي.
   ج. يحاكي تأثير نواقل عصبية محددة.
   د. ناقل عصبي يعمل بوصفه هرمونًا.
5. عندما يتناول شخص ما الكحول، فإنه يحتاج إلى التبول مرات عدة. تفسيرك للأمر أن الهرمون الذي ينشِّط الكحولُ إفرازَه، وينظم احتفاظ الكلية بالماء هو:
   أ. برولاكتين.
   ب. أوكسيتوسين.
   ج. ثيروكسين.
   د. فاسوبرسين (المانع لإدرار البول).
6. يُحفز الرسول الثاني استجابة لـ:
   أ. هرمونات ستيرويدية.
   ب. ثيروكسين.
   ج. هرمونات ببتيدية.
   د. كل ما سبق ذكره.
7. طلب منك في بحث علمي أن تصمم مبيدًا للآفات يعيق عمل جهاز الغدد الصماء في المفصليات، دون أن يؤذي الإنسان أو الثدييات الأخرى. المادة التي ستكون هدف الاستقصاء هي:
   أ. أنسولين.
   ب. فاسوبرسين.
   ج. هرمونات الأحداث.
   د. كورتيزول.
8. عند تناولك وجبة غذائية متوازنة وغنية بالكوليسترول أو الدهون، وبعد قراءتك لهذا الفصل، فإنك تستطيع أن تدعي أمام أصدقائك، بأنك ستصبح قادرًا على صناعة الكثير من الهرمونات:
   أ. الببتيدية.
   ب. الستيرويدية.
   ج. الببتيدية والستيرويدية.
   د. لا شيء مما ذكر.
9. واحد مما يأتي صحيح فيما يتعلق بالهرمونات المحبة للدهون:
   أ. ذائبة بحرية في الدم.
   ب. تتطلب بروتينات ناقلة في تيار الدم.
   ج. لا تستطيع الدخول إلى الخلايا الهدف.
   د. يجري تعطيل عملها بسرعة بعد ارتباطها بمستقبلاتها.
10. المشترك بين عوامل النمو ومحركات الخلايا والبروستاغلاندينات هو أن جميعها:
    أ. هرمونات ستيرويدية.
    ب. هرمونات تعتمد على الحمض الأميني فنيل ألانين.
    ج. هرمونات ببتيدية أو بروتينية.
    د. مواد نظيرة صماء أو مُنظِّمات محلية.
11. يصنف العضو بأنه جزء من غدة صماء إذا:
    أ. كان ينتج الكوليسترول.
    ب. كان قادرًا على تحويل أحماض أمينية إلى هرمونات.
    ج. كانت له مستقبلات داخل خلوية للهرمونات.
    د. كان قادرًا على إفراز هرمونات في الجهاز الدوري.
12. الذي يستطيع العبور خلال الغشاء البلازمي هو:
    أ. هرمونات الدرقية.
    ب. إستروجين.
    ج. إبينفرين.
    د. أ و ب معًا.
13. للهرمونات المتحررة من الغدة النخامية مصدران مختلفان. تلك التي تنتجها عصبونات في تحت المهاد، وتتحرر خلال _____ أما تلك التي تنتج ضمن النخامية فهي تتحرر خلال _____
    أ. المهاد، قرن أمون.
    ب. النخامية العصبية، النخامية الغدية.
    ج. النخامية اليمنى، النخامية اليسرى.
    د. القشرة، النخاع.
14. واحد مما يأتي ليس له علاقة بإنتاج هرمون النمو:
    أ. السيطرة على كالسيوم الدم.
    ب. القزمية النخامية.
    ج. زيادة إنتاج الحليب في الأبقار.
    د. تضخم النهايات.
15. إبينفرين ونورإبينفرين والستيرويدات القشرية السكرية:
    أ. كلها هرمونات محبة للماء.
    ب. كلها تتحرر من النخامية الأمامية.
    ج. تُستخدَم جميعها لتحريك المواد الغذائية في أثناء استجابة الكرب.
    د. كلها مواد سابقة لهرمونات الجنس.

أسئلة تحدٍّ

1. كيف يؤدي منع إنتاج الهرمونات إلى التقليل من النمو السرطاني الورمي؟
2. افترض أن عضوين مختلفين كالكبد والقلب حساسان لهرمون معين (مثل إبينفرين)، وأن الخلايا في كلا العضوين لها مستقبلات متماثلة للهرمون، وأن ارتباط الهرمون بالمستقبل ينتج الرسول الثاني نفسه داخل الخلايا في كلا العضوين، لكن الهرمون ينتج تأثيرات مختلفة في كلا العضوين. فسِّر كيف يمكن أن يحدث ذلك.
3. كثير من المؤشرات الفيزيولوجية، مثل تركيز الكالسيوم في الدم، أو مستوى جلوكوز الدم، يُسيطَر عليها عن طريق هرمونين لهما تأثيرات متعاكسة. ما فائدة تحقيق التنظيم بهذه الطريقة بدلًا من استخدام هرمون واحد يغير المؤشرات في اتجاه واحد فقط؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 47

الجهاز العضلي الهيكلي

The Musculoskeletal System

مقدّمة

إن القدرةَ على الحركة جزءٌ كبير من حياتنا اليومية، التي علينا تقبّلها بشكل بدهي. تكون الحركة ممكنة بتعاون الجهاز الهيكلي شبه الصلب، والمفاصل التي تعدّ مراكز للحركة، والجهاز العضلي الذي يسحب هذه العظام. تحدث الحركة الموضعية في الحيوانات بسبب قوة عضلية تنتج تغيرًا في شكل الجسم، ما يسلط قوة على المحيط الخارجي. فعند بداية الركض، تتحرك قوائم حصان السباق إلى الأمام وإلى الخلف، وعندما تلامس قوائمه الأرض تنتج قوة تدفع الجسم إلى الأمام بسرعة معقولة، وبالطريقة نفسها، يقلع الطائر في أثناء الطيران عندما تسلط أجنحته قوة على الهواء، والسمكة السابحة تدفع ضد الماء. في هذا الفصل، سنلقي نظرة على العضلات والجهاز الهيكلي، اللذين يسمحان للحيوانات بالحركة.

موجز المفاهيم

47-1 أنواع الأجهزة الهيكلية

- *يستخدم الهيكل الهيدروستاتيكي ضغط الماء داخل جدار الجسم.*
- *يتكون الهيكل الخارجي من غطاء خارجي صلب.*
- *يتكون الهيكل الداخلي من أعضاء داخلية صلبة.*

47-2 نظرة فاحصة على العظم

- *تقسم العظام إلى مجموعتين بحسب طريقة تكوينها الجنيني.*
- *يحتوي العظم على أوعية دموية وأعصاب.*
- *إمكانية إعادة بناء العظام تسمح لها بالاستجابة للاستعمال أو للإهمال.*

47-3 حركة المفاصل والعظام

- *تختلف المفاصل المتحركة في مدى الحركة بحسب نوعها.*
- *العضلات المخططة تسحب العظام لإحداث حركة المفصل.*

47-4 انقباض العضلات

- *تنقبض العضلة عند انزلاق الخيوط المتداخلة معًا.*
- *الانقباض يعتمد على إطلاق أيونات الكالسيوم تبعًا للإشارة العصبية (الإثارة).*
- *النوعان الرئيسان من الألياف العضلية: الومضة السريعة والومضة البطيئة.*
- *يتغير أيض العضلات تبعًا لنوع المجهود المطلوب منها.*
- *التدريب الحركي يزيد من السعة الهوائية والقوة العضلية.*

47-5 أنماط حركات الحيوان

- *الحيوانات المائية تظهر عددًا من التكيفات الحركية.*
- *الحركة على اليابسة عليها التعامل أولًا مع الجاذبية.*
- *تستخدم الحيوانات الطائرة الهواء للدعم.*

تسحب العضلات ضد شيء معين لإحداث تغير ينتج الحركة. يحتاج هذا بالضرورة إلى شكل من أشكال الدعم يقوم به الجهاز الهيكلي. يميز علماء الحيوان ثلاثة أنواع من الجهاز الهيكلي لدى الحيوانات، هي: الهيكل الهيدروستاتيكي، والهيكل الخارجي، والهيكل الداخلي.

يستخدم الهيكل الهيدروستاتيكي ضغط الماء داخل جدار الجسم

يوجد الهيكل الهيدروستاتيكي بشكل أساسي في أجسام اللافقريات الأرضية الرخوة كدودة الأرض، والبزاق، واللافقريات المائية الرخوة؛ كقنديل البحر، والحبار، والإخطبوط، وغيرها.

عمل الجهاز العضلي الهيكلي في دودة الأرض

يوجد في هذه الحيوانات تجويف مركزي مليء بالسائل، ومحاط بمجموعتين من العضلات في جدار الجسم: العضلات الدائرية الموجودة بشكل قطع متكررة على طول الجسم، والعضلات الطولية التي تعاكس في عملها تأثير العضلات الدائرية.

تعمل العضلات على السائل الموجود في التجويف المركزي الذي يمثل الهيكل الهيدروستاتيكي. عند بدء الحركة الموضعية (الشكل 47-1) تنقبض العضلات الدائرية الأمامية ضاغطة بذلك على السائل الداخلي، فتنتج بذلك قوة تجعل مقدمة الجسم رفيعة. وبذلك، فإن جدار الجسم يمتد إلى الأمام.

توجد في أسفل جسم الدودة تراكيب شوكية دقيقة، تدعى الأهلاب أو الأشواك **Chaetae**. فعندما تعمل العضلات الدائرية، تسحب الأشواك في تلك المنطقة في اتجاه الجسم، فتفقد الأشواك الاتصال بالأرض. وهذا يؤدي إلى انتشار نشاط العضلات الدائرية إلى الخلف قطعة قطعة، لتشكل موجه انقباض تتجه إلى الخلف.

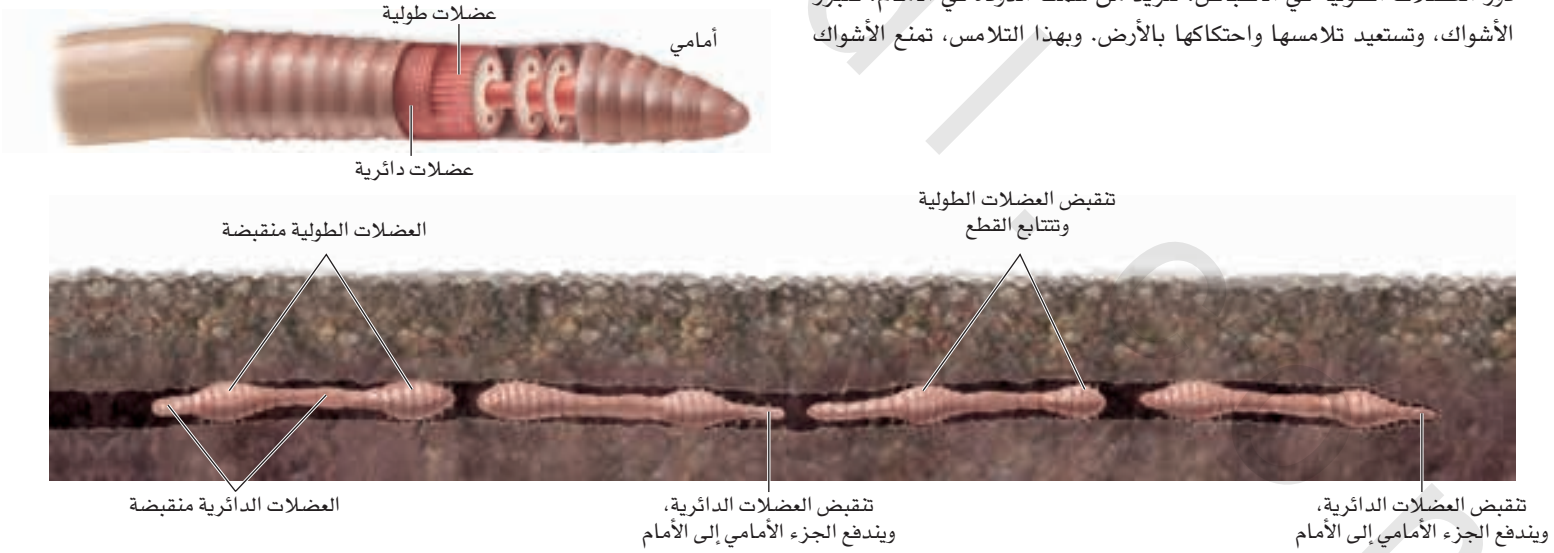
وعندما تستمر موجة الحركة تلك، ترتخي العضلات الدائرية في الأمام، ليبدأ دور العضلات الطولية في الانقباض، لتزيد من سمك الدودة في الأمام، فتبرز الأشواك، وتستعيد تلامسها واحتكاكها بالأرض. وبهذا التلامس، تمنع الأشواك ذلك الجزء من الدودة من الانزلاق إلى الخلف. وتستمر هذه الحركة الموضعية الناجمة عن أمواج من الانقباض للعضلات الدائرية، يتبعها انقباض العضلات الطولية، فتتحرك الدودة إلى الأمام.

عمل الجهاز العضلي الهيكلي في اللافقريات المائية

تستخدم بعض الحيوانات البحرية طريقة للحركة معتمدة على السائل، هذه لا تنطبق بشكل مثالي مع تعريف الحركة الموضعية باستخدام الهيكل الهيدروستاتيكي. وهنا يتم إطلاق (قذف) السائل الذي تم أخذه من المحيط، بطريقة يسميها بعضهم القذف أو النفث jetting. ومثال ذلك الحركة في قنديل البحر الذي يحتوي على جزأين: جرس فيه ألياف منقبضة، **وكتلة هلامية mesoglea** تملأ معظم تجويف جسم الحيوان (الشكل 47-2 أ). تُنتج الألياف المنقبضة نبضات منتظمة تؤدي إلى عصر الجرس. وتؤدي كل عملية انقباض إلى إخراج كمية من الماء الموجود داخل الجرس.

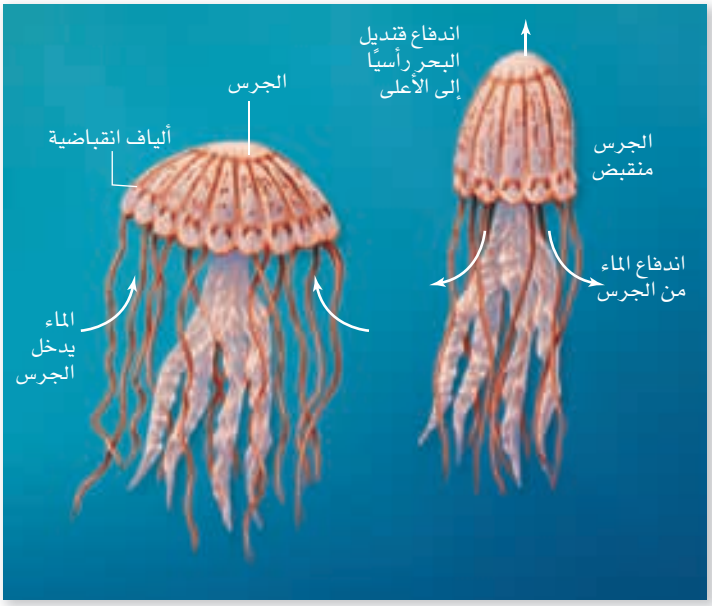
إن عملية نفث الماء ليست قوية، ولكنها كافية لإبقاء قنديل البحر طافيًا على سطح الماء بشكل أفقي متوازن، معتمدًا على درجة انحناء الجرس. إضافة إلى ذلك، فإن عملية الانقباض تضغط الطبقة الوسطى التي تعود لوضعها بسبب مرونتها، ما يعيد الجرس لشكله المفتوح بالكامل.

إن الحركة اللطيفة لقنديل البحر لا تُعدّ شيئًا مقارنة بحركة الحبار. يستخدم الحبار الحركة التموجية لزعانفه لأغراض السباحة. وكذلك يستخدم طريقة السباحة النفاثة القوية، كما في حالة قنديل البحر، ولكن باستخدام ماء البحر بدلًا من السائل داخل جسمه. يوجد في داخل عباءة الحبار تجويف مركزي كبير، يمكن ملؤه بالماء (الشكل 47-2 ب). ولا يدخل الماء إلى تجويف الجسم من خلال السيفون، ولكن من خلال فتحة صغيرة جانبية واقعة بين الرأس والعباءة.



الشكل 47-1

الحركة عند دودة الأرض. يُستخدم الهيكل الهيدروستاتيكي في دودة الأرض لتحريك السائل الموجود في تجويف الجسم المقسم إلى حلقات، ويؤدي هذا إلى تغيير شكل الحيوان. عندما تنقبض العضلات الدائرية في جدار جسم الدودة، يرتفع الضغط على السائل داخل تجويف الجسم. في الوقت نفسه، ترتخي العضلات الطولية، ويصبح الجسم مستطيلًا ورفيعًا. عندما تنقبض العضلات الطولية، ترتخي العضلات الدائرية، وتمتد الأشواك على السطح البطني للدودة لتثبت الجسم، وتمنع الانزلاق إلى الخلف. إن تتابع موجة انقباض العضلات الدائرية، ثم انقباض العضلات الطولية على طول الجسم، يؤدي إلى حركة الدودة إلى الأمام.



أ.

ب.

الشكل 47-2

السابحات النفاثة: قنديل البحر والحبار. أ. يسبح قنديل البحر من خلال انقباضات الجرس الذي يدفع الماء خارجًا إلى أسفل. ب. يستطيع الحبار ملء تجويف العباءة بماء البحر، ثم يدفعه بقوة إلى الخارج خلال السيفون، ليندفع الحيوان إلى الخلف.

تقوم العضلات التي تمر خلال العباءة بتقليل سمكها، ويؤدي ذلك إلى تمدد التجويف الداخلي. ويدخل الماء نتيجة لذلك، ولكنه يمنع من النفاذ إلى الخارج عن طريق الصمام الموجود في فتحة دخول الماء. بعد ذلك، تنقبض العضلات الدائرية في العباءة، فتدفع الماء بقوة إلى الخارج من خلال السيفون، ويندفع الحيوان بقوة إلى الخلف. تُعدّ الحركة النفاثة السريعة طريقة للهرب السريع، ويساعد على ذلك الانقباض السريع للعضلات الدائرية، ما يسمح للحبّار بالانطلاق بسرعة تعادل سرعة أسرع الأسماك البحرية.

يتكون الهيكل الخارجي من غطاء خارجي صلب

يحيط الهيكل الخارجي بالجسم كعلبة صلبة قاسية. تمتلك الحيوانات المفصلية كالقشريات والحشرات هيكلًا خارجيًّا مكونًا من مركب عديد التسكر يدعى الكايتين *chitin* (الشكل 47-3 أ). وكما تعلمت في فصول سابقة، فإن الكايتين موجود في جدر الخلايا عند الفطريات والأوليات، إضافة إلى الهيكل الخارجي عند الحيوانات المفصلية.

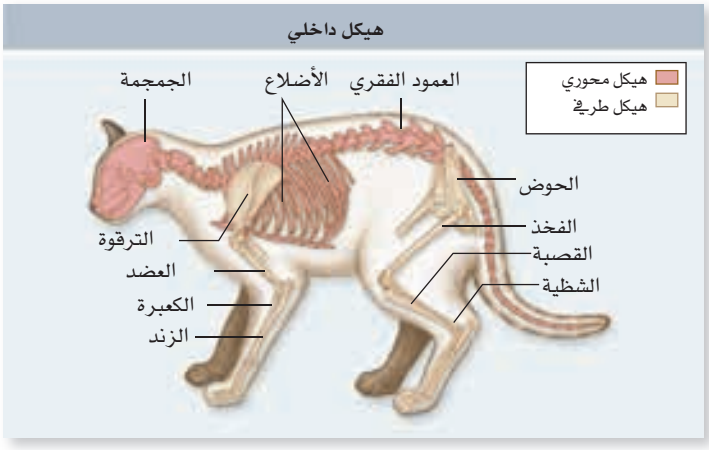
يقاوم الكايتين عملية الانثناء، ويعمل من ثم كقالب هيكلي للجسم، إضافة إلى وظيفته في حماية الأعضاء الداخلية، والتصاق العضلات الموجودة داخل صفائح الهيكل الخارجي به. وحتى يتمكن الحيوان من النمو، لا بد له من طرح الهيكل الخارجي دوريًّا (انظر فصل الـ 34). ويصبح الحيوان عرضة للافتراس، ريثما يتكون هيكله الخارجي من جديد (أكبر عادةً). وتختبئ السلطعونات وجراد البحر عادة في أثناء عملية طرح الهيكل الخارجي. وإذا لم تطفُ هذه الحيوانات عن طريق الماء، فإن الحيوانات الأكبر والأثقل تتكمش بسبب ثقلها خلال هذه العملية.

وللهيكل الخارجي سيئات أخرى: إن الهيكل الكايتيني ليس بقوة الهيكل العظمي الداخلي. وهذه الحقيقة أدت إلى تحديد حجم الحشرة، لكن هناك شكلًا أكثر أهمية من أشكال القصور. ويتمثل ذلك في الجهاز التنفسي للحشرة المكون من فتحات في جدار الجسم تقود إلى أنابيب صغيرة. وعندما يكبر حجم الحيوان أكثر من حد معين، ينعدم التناسق بين الحجم الداخلي لهذه الأنابيب وحجم الجسم، ويثقل هذا كاهل هذا النوع من الأجهزة التنفسية. وأخيرًا، وعندما تكون العضلات ملتصقة من الداخل بالهيكل الخارجي، فإنه لا يمكنها النمو في الحجم والقوة مع الاستخدام المتزايد، مقارنة بالعضلات المرتبطة بالهيكل الداخلي للحيوانات الأخرى.

يتكون الهيكل الداخلي من أعضاء داخلية صلبة

الهيكلُ الداخليُّ Endoskeleton الموجود في الفقريات وشوكيات الجلد صلبٌ، يمثل هيكلًا أو إطارًا للجسم، ويقدم سطوحًا لارتباط العضلات. يتكون الهيكل الداخلي لشوكيات الجلد مثل قنفذ البحر، ودولار الرمل، من هيكل مكون من مادة الكالسيت Calcite، وهي شكل من كربونات الكالسيوم المتبلورة.

أ.



ب.

الشكل 47-3

الجهاز الهيكلي الخارجي والداخلي. أ. تمتلك المفصليات غطاء خارجيًّا صلبًا وقويًّا، مكوّنًا من مادة الكايتين، ويمثل هيكلها الخارجي. ب. أما الفقريات كالقط، فعندها هيكل داخلي مكون من العظام والغضروف. بعض العظام الرئيسة معلمة بأسمائها.

ويختلف مركب الكالسيوم هذا عن ذلك الموجود في العظام الذي يعتمد على فوسفات الكالسيوم.

النسيج الهيكلي في الفقريات

يشتمل الهيكل الداخلي في الفقريات على نسيج ضام ليفي كثيف، إضافة إلى النسيج الضام الأكثر صلابة، أي الغضروف أو العظم (انظر الفصل الـ 43). الغضروف نسيج قوي به درجة من المرونة، وتظهر أهميته في وظيفته كحشوة لنهايات العظام، حيث تلتقي مع بعضها عند المفاصل. ومع أن هناك حيوانات كبيرة الحجم ونشيطة تمتلك هيكلًا غضروفيًّا بشكل كامل مثل قرش البحر، فإن العظم هو المكون الرئيس في الهيكل عند الفقريات؛ العظم أصلب من الغضروف، ولكنه أقل مرونة منه.

تركيب الهيكل عند الفقريات

يتكون الهيكل الداخلي للفقريات من شقين؛ محوري وطرفي (الشكل 47-3 ب). وكما يدل الاسم، فإن عظام الهيكل المحوري **Axial skeleton** تمثل محور الجسم ابتداءً من الجمجمة في مقدمة الجسم وانتهاءً بالذيل في المؤخرة. إضافة إلى الجمجمة، فإن الهيكل المحوري يشتمل على الفقرات والأضلاع وعظمة القص. وتدعم هذه العظام الجسم كهيكل رئيس، وتسمح بحركة الفكين وانحناء الجسم. كذلك تقدم حماية لأعضاء الجسم كالرأس، والرقبة، والجذع.

أما **الهيكل الطرفي Appendicular skeleton** فيشتمل على عظام الأطراف (في الأسماك عظام الزعانف) المرتبطة بالحزام الصدري (الأطراف الأمامية) والحزام الحوضي (الأطراف الخلفية). يرتبط الحزام الصدري عند الأسماك العظمية بالجمجمة. ويختفي هذا الاتصال بين الرأس والحزام الصدري عند الفقريات التي تعيش على اليابسة، حيث يلتحم الحزام الصدري بالأضلاع عن طريق عضلات ونسيج ضام ليفي. في بعض هذه الفقريات، يلاحظ أن الحزام الحوضي مرتبط بواحدة أو أكثر من الفقرات العجزية المختصة. وهذه الحالة غير موجودة عند الأسماك التي تفتقر إلى الفقرات العجزية في عمودها الفقري.

هناك ثلاثة أنواع من الهيكل الداخلي عند الحيوان، هي: الهيكل الهيدروستاتيكي، والهيكل الخارجي والهيكل الداخلي. يوجد الهيكل الهيدروستاتيكي عند الديدان واللافقريات البحرية. أما الهيكل الخارجي للحشرات فيتكوّن من الكايتين الذي يتم التخلص منه بشكل دوري عند نمو الحيوان. في حين يتكون الهيكل الداخلي في الفقريات من نسيج ضام ليفي كثيف، هو العظم أو الغضروف، وينتظم في شقين؛ محوري وطرفي.

2-47 نظرة فاحصة على العظم

العظم نسيج صلب ومرن تتميز به الحيوانات الفقرية. ظهر هذا النسيج الضام في البداية منذ أكثر من 520 مليون سنة خلت في مخلوقات شبيهة بالحنكليس، تدعى كونودونت Conodont (جذر السن). ومنذ ذلك الوقت، توجد العظام بأشكال متعددة في مجموعات حيوانية مختلفة، بما في ذلك الحنكليس الحقيقي، وهو تحت مجموعة نشأت بعد ذلك بملايين السنين.

تقسم العظام إلى مجموعتين بحسب طريقة تكوينها الجنيني

يمكن تقسيم العظام إلى مجموعات عدة، وبحسب طرق مختلفة. أكثر النظم استخدامًا هو الاعتماد على طريقة نمو العظم وتطوره الجنيني. هناك طريقتان أساسيتان، هما: التكوين داخل الغشائي *Intramembranous development*، وهي الطريقة الأبسط في النمو، والأخرى التكوين الغضروفي الداخلي *Endochondral development*، وهي الطريقة الأكثر تعقيدًا.

التكوين داخل الغشائي *Intramembranous development*

يتكون العظم هنا في طبقات داخل النسيج الضام، وتتكون عظام كثيرة بهذه الطريقة خاصة الجزء الخارجي من الجمجمة.

يبدأ تكوين العظام ونموها بالتكوين داخل الغشائي بشكل نموذجي في أدمة الجلد. وخلال تكون الجنين، تتكون الأدمة بشكل أساسي من **النسيج الميزنكيمي Mesenchyme** الذي يملأ فراغ الجسم، وهو نسيج ضام مفكك مكون من خلايا ميزنكيمية غير متمايزة، ومن غيرها من الخلايا المنبثقة عنها، إضافة إلى ألياف الكولاجين. بعض هذه الخلايا غير المتمايزة تكمل نموها لتصبح خلايا متخصصة تسمى **خلايا بانية العظم Osteoblasts** (الشكل 47-4). تصطف هذه الخلايا على طول خيوط الكولاجين، وتفرز أنزيم محلل الفوسفات القلوي، الذي يسبب تكوين أملاح فوسفات الكالسيوم على شكل بلّورات تسمى **هيدروكسي أباتيت Hydroxyapatite**، وهذه البلّورات تعمل على تغطية خيوط الكولاجين.

وتعطي بلورات هيدروكسي أباتيت العظم صلابته، في حين تأتي المرونة من ألياف الكولاجين، فيصبح العظم صلبًا، ولكنه هش بدرجة خطيرة. يحتوي العظم النموذجي حجمين متساويين من الكولاجين وهيدروكسي أباتيت، ويشكل الأخير نحو 65% من وزن العظم.

وخلال تكوين خلايا بانية العظم لبلّورات العظم، يصبح بعض هذه الخلايا محاطًا بالكامل بحشوة العظم، فتتحول الخلايا عندها إلى **خلايا العظم Osteocytes**. وقد يحصل تحول كبير في شكلها ووظيفتها، فهي توجد في فراغ ضيق يسمى **المحفظة Lacuna**، ويتفرع من كل محفظة **قُنيَّات صغيرة Canaliculi**، تعطي المحفظة شكلًا نجميًّا، وتوفر إمكانية اتصال كل خلية عظم بالخلية المجاورة لها (الشكل 47-4). بهذه الطريقة، يشترك كثير من الخلايا في العظم في الاتصال بين الخلوي.

عندما ينمو العظم داخل الغشائي يتغير شكله. ويمكن تمثيل ذلك بما يحصل عند تصنيع وعاء من الصلصال الصغير. فإذا أردنا زيادة حجمه، فلا يكفي إضافة الصلصال إليه من الخارج، بل لا بد من إزالة جزء من الصلصال من الداخل أيضًا. فنمو العظم يحتاج أيضًا إلى إعادة البناء والتشكيل، حيث تتم إضافة نسيج من جهة، وإزالة نسيج آخر من جهة أخرى. وإزالة النسيج أو تحليله هي وظيفة **خلايا هادمة العظم Osteoclasts**، التي تكونت من خلال اندماج خلايا وحيدة (نوع من أنواع خلايا الدم البيضاء) لتتشكل خلايا كبيرة متعددة الأنوية، وظيفتها تحطيم نسيج العظم.

الشكل 47-4

يرجع أصل هذه الخلايا إلى الخلايا الميزنكيمية الجنينية غير المتمايزة، التي تعطي أنواعًا متعددة من الخلايا ذات الوظائف المختلفة. فخلايا بانية الألياف تنتج الكولاجين، والخلايا بانية الغضروف تنتج الغضروف، وتتحول إلى خلايا الغضروف، أما الخلايا بانية العظم فهي خلايا تكوِّن العظم. وعندما تصبح الخلايا بانية العظم محصورة داخل نسيج العظم، فإنها تتحول إلى خلايا العظم. وهي تظهر في مقطع من العظم داخل نظام هافيرس، وبين أجزائه. تقع خلايا العظم داخل فراغ ضيق يسمى المحفظة. تخرج من المحفظة قنيّات صغيرة ترتبط بالمحافظ الأخرى، وهي تحتوي أذرع خلايا العظم. الخلايا هادمة العظم لا يرجع أصلها إلى الخلايا الجنينية كباقي الخلايا في نسيج العظم، بل تنتج من اندماج الخلايا الوحيدة، التي هي نوع من خلايا الدم البيضاء.

obeikandi.com

التكوين الغضروفي الداخلي *Endochondral development*

تتكون بهذه الطريقة العظام التي تكوِّن الشكل العام للجسم، وتوجد في مناطق عميقة داخل الجسم، مقارنة بالنوع السابق (داخل الغشائي). ومثال ذلك: الفقرات، والأضلاع، وعظام الكتف، وعظام الحوض، والعظام الطويلة كعظام الأطراف، والعظام الداخلية للجمجمة. يبدأ هذا العظم بنمو غضروفي صغير، يأخذ شكلًا بدائيًّا لشكل العظمة التي سوف تتكوّن.

يأتي تكوين العظم هنا بإضافته إلى خارج النموذج الغضروفي، في أثناء إحلال العظم محل الغضاريف الداخلية. يُنتج العظم المضاف إلى الخارج في هذا النموذج في غمد ليفي يغلف الغضروف. يكون الغمد قويًّا، ويتكون من ألياف الكولاجين، ويحتوي أيضًا على خلايا ميزنكيمية غير متمايزة. تظهر خلايا بانية العظم، وتنتظم على طول الألياف في الجزء الأعمق من الصفيحة. وعندها يتكون العظم بين الصفيحة والغضروف. تشبه هذه العملية ما يحدث في الأدمة خلال تكوين العظم داخل الغشائي.

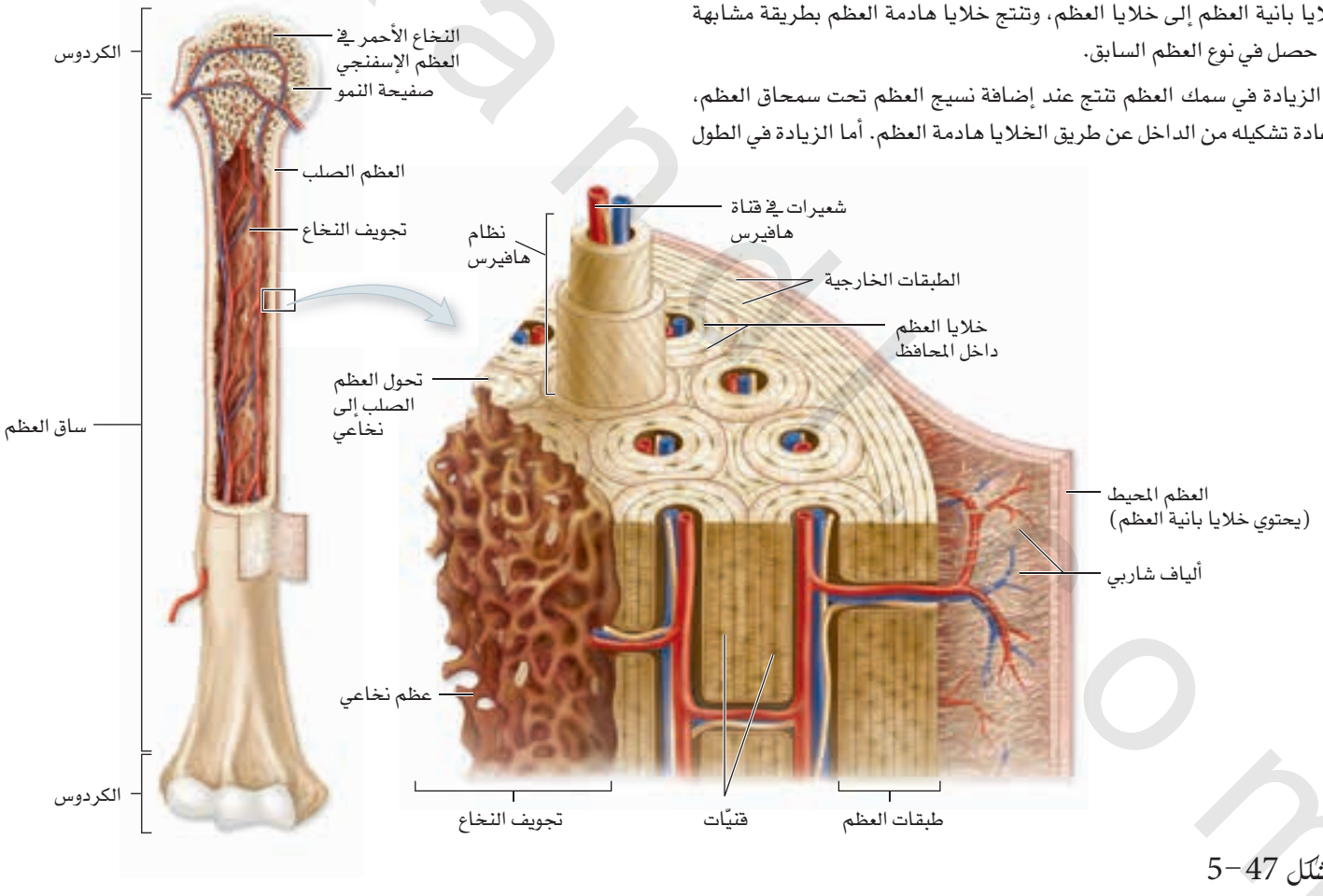
وبينما يتشكل العظم في الخارج، فإن الغضروف الداخلي يبدأ بالتكلس. ويبدو أن مصدر الكالسيوم هو خلايا الغضروف نفسها. وبحصول التكلس، فإن النسيج الغضروفي يتكسر إلى أجزاء صغيرة. وتبدأ الأوعية الدموية في الصفيحة الخارجية، التي أصبحت تسمى **سمحاق العظم Periosteum**، بشق طريقها بقوة من خلال الغلاف الخارجي للعظم المتكون، وتستقر داخل النموذج الغضروفي، لتساعد على التخلص من المواد المترسبة في الداخل. كذلك تتحول خلايا بانية العظم إلى خلايا العظم، وتنتج خلايا هادمة العظم بطريقة مشابهة لما حصل في نوع العظم السابق.

إن الزيادة في سمك العظم تنتج عند إضافة نسيج العظم تحت سمحاق العظم، وإعادة تشكيله من الداخل عن طريق الخلايا هادمة العظم. أما الزيادة في الطول هنا فهي أكثر تعقيدًا؛ خذ مثلًا زيادة طول عظمة الساعد في الثدييات، وهي من العظام الطويلة. تحتوي هذه العظمة على ساق **Shaft** رفيعة، ونهايات عريضة تسمى الكردوس **Epiphysis** (الشكل 47-5).

إن الغضروف المتبقي بعد استبدال العظم بالغضروف، يُعدّ ضروريًّا ليستكمل العظم نموه ووظيفته. فالغضروف المتبقي على سطوح الكردوس يشكل وسادة عند سطح نهايتي العظمة التي تلامس العظام الأخرى في المفصل.

تحتوي مناطق أخرى على غضاريف، تبقى ما دام العظم في مرحلة نمو فقط. وتمثل هذه صفيحة نمو الكردوس *Epiphyseal growth plate*، التي تفصل كردوس العظمة عن ساقها. ويمكن تلخيص ما يحدث في الصفيحة بما يأتي:

1. خلال نمو العظام الطويلة، يكبر الغضروف في منطقة صفيحة النمو بشكل طولي ليزيد من سمك الصفيحة.
2. هذا النمو يدفع الكردوس بعيدًا عن ساق العظمة، ما يزيد من طولها.
3. في الوقت نفسه، يحدث تكلس للغضاريف من جانب ساق العظم، وتحيط بذلك صفيحة النمو الغضروفي، وبذلك فإن عظم الساق يزداد في الحجم. وإذا كان نمو الغضروف في السمك أسرع من عملية التكلس، يبقى جزء من الغضروف دون تكلس، ويزيد العظم طولًا. بعد ذلك، يبطؤ نموّ الغضروف، وتغلب عليه عملية التكلس التي تعمّ أجزاء العظم كله.



الشكل 47-5

تركيب العظم. عظمة الساعد في الإنسان تم فتحها بشكل جزئي لرؤية التركيب الداخلي على اليسار. تم إزالة المقطع وتكبيره على اليمين للتمييز بين تركيب الجزء الخارجي الصلب للعظمة، والجزء الإسفنجي الداخلي للعظمة الواقع في مركزها، ويبطن تجويف اللب. يمكن رؤية تفاصيل الطبقات الأمامية إضافة إلى قناة هافيرس وخلايا العظم داخل المحافظ.

يتوقف نمو العظم عند الإنسان في مرحلة متأخرة من المراهقة. وينطبق هذا فقط على نمو العظمة الطولي، وليس النمو في السمك، فيمكن زيادة سمك الساق بإضافة عظم تحت نسيج السمحاق.

يحتوي العظم على أوعية دموية وأعصاب

تحتوي العظام في أثناء النمو على مصدر داخلي للدم في معظم الأحيان، وخاصة حالة التكوين الغضروفي الداخلي. لكن مصدر الدم هذا قد لا يبقى بعد اكتمال نمو العظمة. عند الثدييات، تحتفظ العظام التي تنمو بطريقة التكوين الغضروفي الداخلي بأوعية الدم الداخلية، وتسمى العظام في هذه الحالة **العظام الوعائية Vascular bones**. توجد العظام الوعائية أيضًا في كثير من الزواحف، والقليل من البرمائيات. تحتوي العظام الوعائية خلايا العظم وكثير منها وعائية، وتتميز بأنها تبقى نشيطة وفعالة (الشكل 47-5).

تتميز العظام في الأسماك والطيور بأنها **لاوعائية Avascular**، ولا تحتوي على خلايا عظم، وبذلك فهي عظام لاخلوية *Acellular bones*. هذه العظام اللاوعائية واللاخلوية خاملة وغير فعالة باستثناء منطقة السطح، حيث يوجد نسيج السمحاق والخلايا الميزنكيمية القادرة على إصلاح العظم وقت الحاجة بداخله.

الكثير من العظام، وخاصة ذات التكوين الغضروفي الداخلي الطويلة تحتوي تجويفًا مركزيًّا يسمى الفجوة النخاعية *Medullary cavity*. في كثير من الفقريات، تحتوي الفجوة النخاعية على نخاع العظم، وهو مركز تصنيع خلايا الدم الحمراء، وعندها تسمى **فجوة النخاع Marrow cavity**. لا تحتوي كل الفجوات النخاعية على نخاع العظم. فالطيور ذات العظام الخفيفة تحتوي فجوة داخلية كبيرة دون نخاع عظم، فهي تعتمد على الخلايا الجذعية الموجودة في أماكن أخرى من الجسم لإنتاج خلايا الدم الحمراء.

يختلف نسيج العظم المبطن للفجوة النخاعية عن العظام الملساء والصلبة الموجودة على السطح الخارجي. واعتمادًا على الكثافة والتركيب، تم تقسيم العظام إلى ثلاث مجموعات، هي: **العظام الصلبة** (المصمتة) **Compact bone**، **والعظام النخاعية Medullary bone** التي تبطن الفجوة الداخلية، **والعظام الإسفنجية Spongy bone** ذات التركيب الشبيه بخلايا العسل، وتشكل الجزء الأساسي من الكردوس محاطًا بغلاف من العظم الصلب.

العظام الصلبة والإسفنجية تسهمان في قوة العظم، أما العظام النخاعية فهي محاطة بنسيج رقيق يُسمى **السمحاق الداخلي Endosteum**، الذي لا يحتوي على الكولاجين، ولكن يمكن أن يحتوي على أجزاء أخرى مثل الخلايا الميزنكيمية.

تحتوي العظام الوعائية على تركيب داخلي منتظم يُسمى **نظام هافيرس Harversian system**. تحت الطبقة الخارجية الأساسية، تترتب عظام الغضروف الداخلي بشكل طبقات دائرية متحدة المركز، تُسمى طبقات هافيرس *Harversian lamellae*. تتمركز هذه الطبقات حول قنوات ضيقة تُسمى قنوات هافيرس *Harversian canals*، التي تجري موازية لطول العظمة. يمكن أن تحتوي قنوات هافيرس على ألياف عصبية، ولكنها تحتوي دومًا على أوعية دموية، تبقي على خلايا العظم حية على الرغم من أنها مدفونة داخل حشوة العظم.

تتكون هذه الأوعية الدموية من شرايين وأوردة صغيرة، وغالبًا شعيرات دموية، حيث ترتبط بأوعية أكبر تمتد داخليًّا من السمحاق الخارجي، والسمحاق الداخلي، وتسير في قنوات عمودية بالنسبة إلى قناة هافيرس.

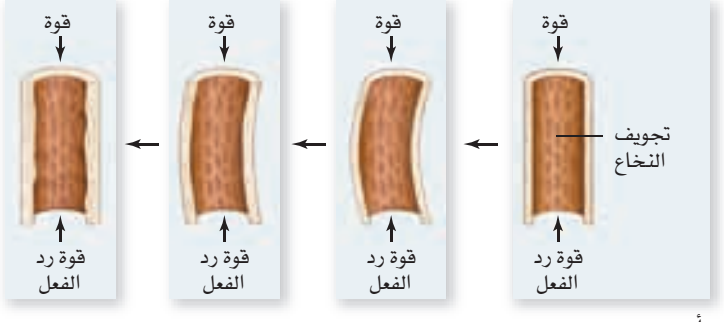
إمكانية إعادة بناء العظام تسمح لها بالاستجابة للاستعمال أو للإهمال

من السهل علينا، التفكير في أن العظام خاملة، خاصة ونحن لا نراها إلا وهي على هيئة هيكل عظمي لحيوان نافق. لكنها كأي جزء آخر من الجسم، كالعضلات والجلد، قابلة للتغير بحسب الضغوط البيئية، وإن العظم نسيج ديناميكي يستطيع التغير وَفق ما هو مطلوب منه.

فالتأثيرات الميكانيكية كالضغط على المفاصل، أو القوة الناتجة عن انقباض العضلات على أجزاء وخواص للعظم، وتأثيرات أخرى قد تشكل جميعها عوامل إعادة تشكيل ونمذجة، لا تغير شكل العظم فقط في أثناء التطور الجنيني، ولكن بعد الولادة أيضًا. واعتمادًا على اتجاه القوى المؤثرة في العظم ومقدارها، فإن سمك العظم قد يـزداد، وقد يتغير حجم خصائص السطوح التي ترتبط بها العضلات والأوتار والأربطة وشكلها كذلك. وقد تتغير التراكيب العظمية الصغيرة التي تشكل العظم الإسفنجي. إن النشاط الرياضي، أو استخدام العضلة المعدة للقيام بوظيفة معينة لا يؤثر في العضلة فقط، ولكنه أيضًا يزيد من كمية الأوعية الدموية والأنسجة الليفية الضامة، ويصبح الهيكل العظمي أغلظ وأصلب بزيادة سمك العظم وقوته.

إن ظاهـرة **إعـادة التشـكيل Remodeling** تحـدث في العظام جميعهـا، ولكنها تظهر بشكل أفضل في العظام الطويلة. إن القوى الصغيرة قد لا تؤثر في العظم، ولكن القوة الكبيرة المتكررة قد تسـهم في إعادة البناء (الشـكل 47-6). فالقوة الكبيرة قد تعمل على ثني العظم إلى درجة لا يمكن للعين مشاهدتها دائمًا. فهذه القوى تعمل على تحفيز تكوين العظم، وزيادة سمك العظم الصلب. ومع زيادة السمك، فإن مقدار انحناء العظم سوف يقل ليمنع الانحناء بشكل كامل، وهنا يتم إيقاف تكون العظم عند هذه النقطة. وهذا مثال آخر على التغذية الراجعة السلبية.

إن عملية إعادة بناء العظم ليست مفهومة بشكل كامل. ولكن يمكن تفسيرها من خلال تركيب بلّورات هيدروكسي أباتيت نفسها. وهناك أنواع كثيرة من البلّورات



الشكل 47-6

تظهر الصورة مقطعًا بيانيًّا من عظم طويل كعظمة الساق. هذا المقطع وقع تحت تأثير قوة أدت إلى قوة رد فعل من الأرض، حيث تقف الساق.

أ . تحت تأثير قوة ضغط ضعيفة، فإن العظمة لا تنثني.

ب. إذا زادت القوة، وكان العظم الصلب غير سميك بما فيه الكفاية، فإن العظم سوف ينثني (الانحناء في الصورة مبالغ فيه للتوضيح).

جـ. عند حدوث الضغط، فإن خلايا بانية العظم تحفَّز عند منطقة الثني لتقوم بإنتاج عظم إضافي. ومع إضافة عظم صلب جديد، يقلّ مقدار الانحناء.

د. عندما تضاف كمية كافية من العظم الصلب لمنع الانحناء، يتوقف إنتاج الخلايا بانية العظم، وتتوقف بذلك إضافة العظم الصلب.

يمكن أن تغير موقعها بسبب قوى خارجية، ويؤدي ذلك إلى فقدان شحنتها المحايدة، حيث تصبح مشحونة. تُسمى هذه الظاهرة **التأثير الكهربائي للضغط Piezoelectric effect**، حيث يمكن للمؤثر الميكانيكي التأثير في تركيب بلّورات الهيدروكسي أباتيت.

إن الشحنات الناتجة بالطريقة السابقة تعمل على تحفيز إنتاج خلايا بانية العظم، ومن ثم إنتاج عظم جديد في تلك المنطقة. وكما قلنا، فإننا لإعادة بناء العظم نحتاج إلى إزالته من مناطق أخرى، مستعينين بخلايا هادمة العظم، ولكن ما يحفزها غير معروف بصورة مؤكدة.

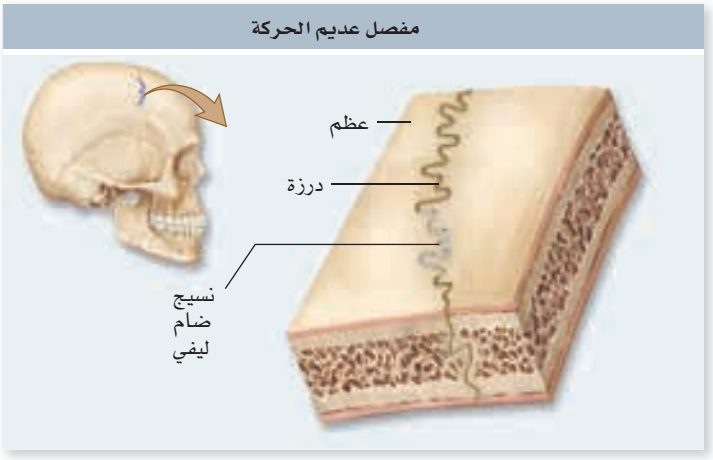
يمكن تقسيم العظم بحسب طريقة تكوينه الجنيني إلى عظم داخل غشائي، أو غضروفي داخلي. يتم إنتاج العظم عن طريق خلايا بانية العظم، التي ترتب نفسها في شرائط من الأنسجة الضامة، وتفرز بلّورات من فوسفات الكالسيوم تُسمى الهيدروكسي أباتيت. يتكون العظم المتخصص من تشكيلة من الكولاجين، وبلّورات هيدروكسي أباتيت. تحتوي الكثير من العظام دورة دموية داخلية، وخلايا حية ضمن مكوناتها. تتم عملية إعادة تشكيل للعظام استجابة لمؤثرات فيزيائية.

3-47 حركة المفاصل والعظام

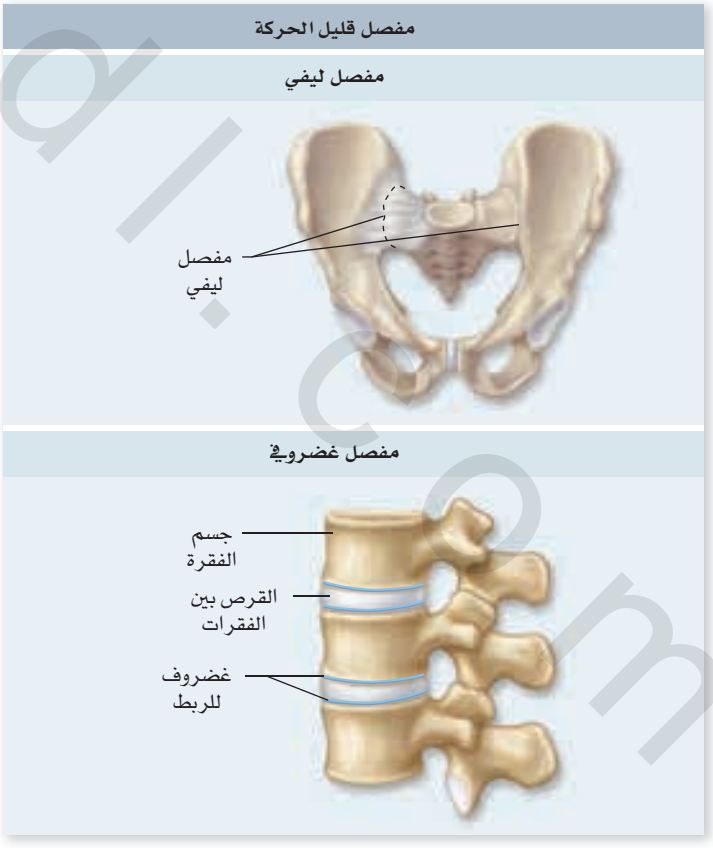
يتحرك الهيكل الداخلي بالقوة الناتجة عن الجهاز العضلي الهيكلي. ترتبط العضلات الهيكلية بالعظام بطرق عدة. فألياف العضلات ترتبط مباشرة بالسمحاق الخارجي في العظم أو النسيج الضام في العضلات الهيكلية لتشكل حبلًا ليفيًّا قويًّا يُسمى **الوتر Tendon** الذي يربط ألياف العضلة بسمحاق العظم. تحدث حركة الهيكل استجابة لانقباض العضلة عند **المفاصل Joints** أو أماكن الارتباط، حيث تلتقي عظمة بأخرى.

هناك ثلاثة أنواع رئيسة من المفاصل، هي:

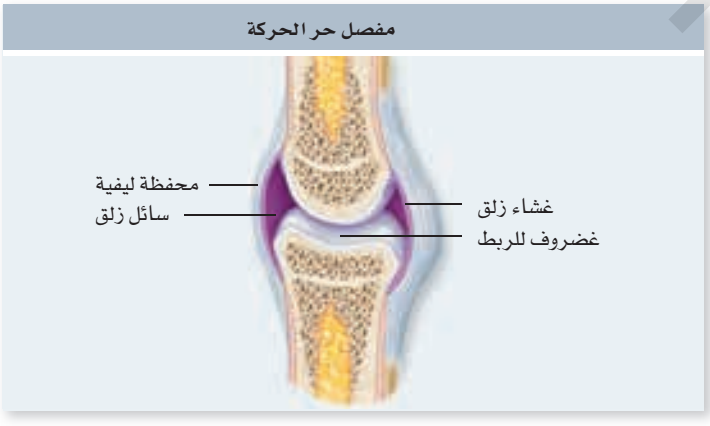
1. **المفاصل عديمة الحركة Immovable joints** التي تشمل الدرزات التي تربط عظام الجمجمة (الشكل 47-7 أ).
2. **المفاصل قليلة الحركة Slightly movable joints** التي تشمل نوعين اعتمادًا على المادة الرابطة بين العظمتين: الأولى تحتوي على نسيج



أ.



ب.



جـ.

الشكل 47-7

ثلاثة أنواع من المفاصل:

أ . الدرزات في الجمجمة مفاصل عديمة الحركة.

ب. مفاصل قليلة الحركة. وتشمل المفصل العجزي الحرقفي عند الثدييات، وهو مفصل ليفي (أعلى) والمفاصل الغضروفية بين الفقرات (أسفل).

جـ. المفاصل حرة الحركة، وهي المفاصل الزلقة كمفاصل الأصابع.

ضام ليفي كتلك التي في المفصل العجزي الحرقفي، حيث يلتقي الحوض بالعمود الفقري، والثانية تحتوي على غضاريف كما في الأقراص بين الفقرات في العمود الفقري، حيث تعمل كوسادة ملطفة للحركة (الشكل 47-7 ب).

3. **المفاصل حرة الحركة Free movable joints** وهي شائعة عند الفقريات، وتدعى المفاصل الزلقة *Synovial joints*؛ لأن العظام تلتقي مع بعضها عن طريق محفظة (غشاء) زلقة *Synovial capsule* مليئة بسائل زجاجي يساعد على الانزلاق. نهاية كل عظمة مغطاة بغضاريف، والجزء الخارجي للكبسولة الزلقة يتكون من ألياف سميكة قوية تُبقي العظام المتقابلة في موقعها. تتضمن المفاصل الزلقة مفاصل الأطراف، والفك، والأصابع (الشكل 47-7 جـ).

تختلف المفاصل المتحركة في مدى الحركة

بحسب نوعها

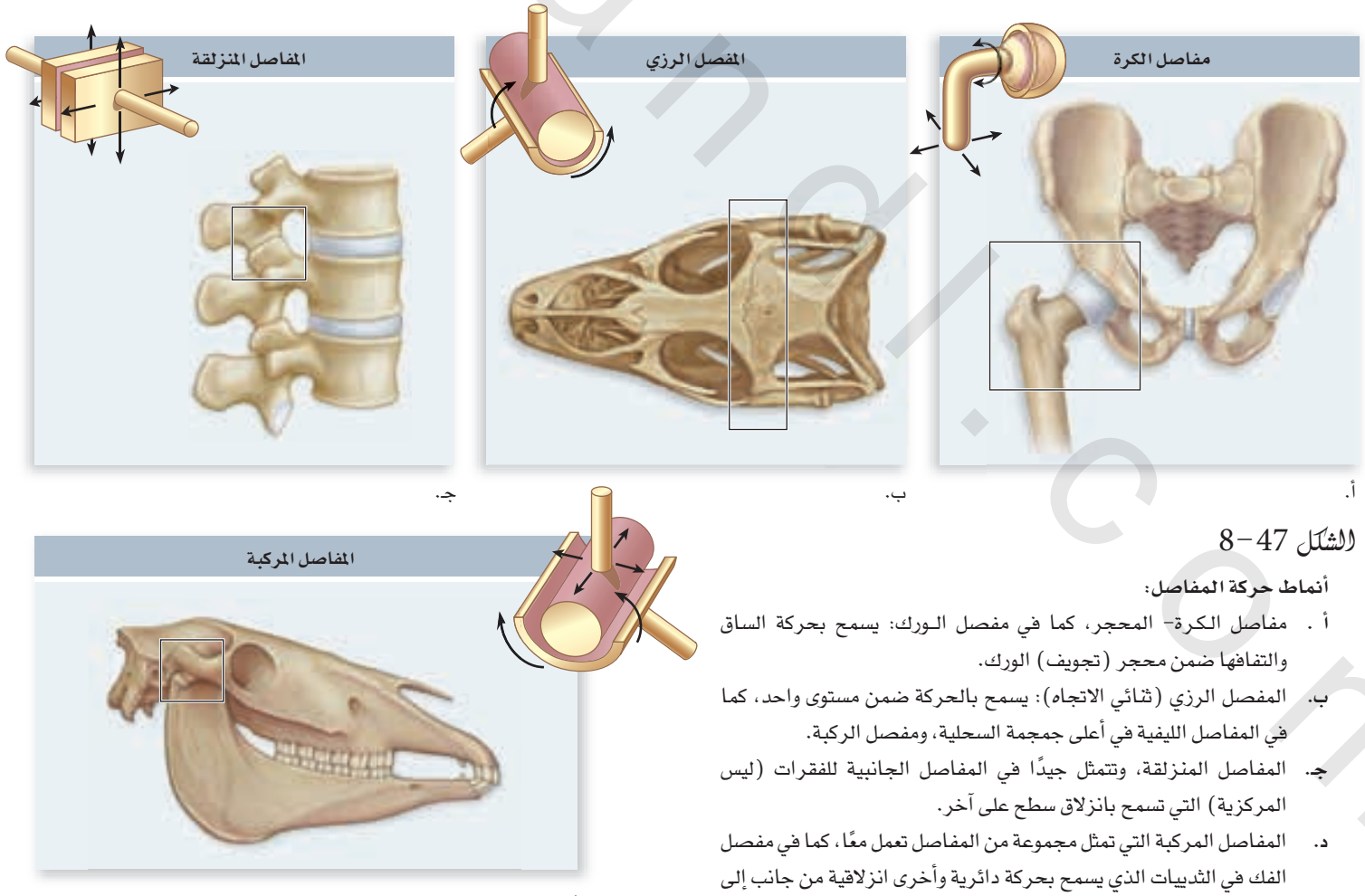
يحتوي كل مفصل في الهيكل على مدى مميز من الحركة، وأنماط الحركة الأربعة المعروفة، هي: الكرة والمحجر (الكرة والجيب)، والرَّزِّي (ثنائي الاتجاه)، والمنزلق، والمركب.

مفاصل الكرة–المحجر Ball-and-socket تشبه تلك الموجودة في مفصل الورك، حيث تشكل عظمة الساق العليا الكرة التي تلائم المحجر الموجود في عظمة الحوض. يشكل هذا المفصل حركة عامة في الاتجاهات جميعها إضافة إلى التفاف الكرة ودورانها (الشكل 47-8 أ).

أبسط أنواع المفاصل هي **المفاصل الرزية** (ثنائية الاتجاه) **Hinge** كمفصل الركبة، حيث تقتصر حركة عظم الساق السفلى على الدوران إلى الأمام أو الخلف، دونما حركة جانبية. والمفصل الليفي الذي يشبه الدرزات في أعلى جمجمة السحلية هو أيضًا مثال على هذه المفاصل (الشكل 47-8 ب).

المفاصل المنزلقة Gliding joints توجد في جمجمة بعض الفقريات اللاثديية، وأيضًا بين النتوءات الجانبية للفقرات في الثدييات (الشكل 47-8جـ). النتوءات الجانبية تكون على شكل أزواج، وتمتد من الأمام والخلف في كل فقرة. والنتوءات الأمامية تكون مائلة للأسفل قليلًا، وكل منها ينزلق على السطح الواقع تحتها للنتوءات الخلفية من الفقرة التي تليها. هذا المفصل الزلق والمنزلق يعطي ثباتًا للعمود الفقري، ويسمح في الوقت نفسه ببعض المرونة للحركة بين الفقرات.

المفاصل المركبة Combination Joint هي التي تمتلك صفات حركية موجودة في نوعين أو أكثر من المفاصل. وأفضل مثال على ذلك هو مفصل الفك في الثدييات، وهو مفصل زلق، ولكنه يختلف في نوع الحركة التي يسمح بها مقارنة مع باقي المفاصل الزلقة. فمفصل الفك في السحلية هو رَزِّي (ثنائي الاتجاه). أما الثدييات، فهي مختلفة؛ لأنها تقوم بطحن الطعام في الفم إلى أجزاء صغيرة، ثم تبتلعه خلافًا لباقي الفقريات التي تستطيع ابتلاع الضحية مرة واحدة، أو على شكل قطع كبيرة. ولكي تستطيع طحن الطعام وتقطيعه، فلا بد للفك السفلي من الحركة من جانب إلى آخر لحصول الاحتكاك والتلاقي بين الأسنان العلوية والسفلية بشكل جيد. ويمكن للفك السفلي أن ينزلق إلى الأمام والخلف لحد ما. في الوقت نفسه، يجب أن يمتلك مفصل الفك شكلًا قريبًا من شكل المفصل الرزي ليسمح للفم بالفتح والإغلاق. وعليه، فإن مفصل الفك مزيج لصفات المفصل الرزي وحركته، والمفصل المنزلق (الشكل 47-8 د).



أ. ب. جـ. د.

الشكل 47-8

أنماط حركة المفاصل:

أ. مفاصل الكرة- المحجر، كما في مفصل الورك: يسمح بحركة الساق والتفافها ضمن محجر (تجويف) الورك.

ب. المفصل الرزي (ثنائي الاتجاه): يسمح بالحركة ضمن مستوى واحد، كما في المفاصل الليفية في أعلى جمجمة السحلية، ومفصل الركبة.

جـ. المفاصل المنزلقة، وتتمثل جيدًا في المفاصل الجانبية للفقرات (ليس المركزية) التي تسمح بانزلاق سطح على آخر.

د. المفاصل المركبة التي تمثل مجموعة من المفاصل تعمل معًا، كما في مفصل الفك في الثدييات الذي يسمح بحركة دائرية وأخرى انزلاقية من جانب إلى آخر.

العضلات المخططة تسحب العظام لإحداث حركة المفصل

إن انقباض العضلات يؤدي إلى تحريك الهيكل العظمي. وبشكل عام، تتصل كل نهاية من نهايتي العضلة بعظمة مختلفة، أو بجزء آخر كالجلد. هناك طريقتان لارتباط العضلة: الأولى، ارتباط ألياف العضلة بالسمحاق الخارجي بشكل مباشر. والثانية، انتهاء العضلة بنسيج ضام كثيف على هيئة حبل يسمى الوتر الذي يرتبط بالسمحاق (الشكل 47-9 ب).

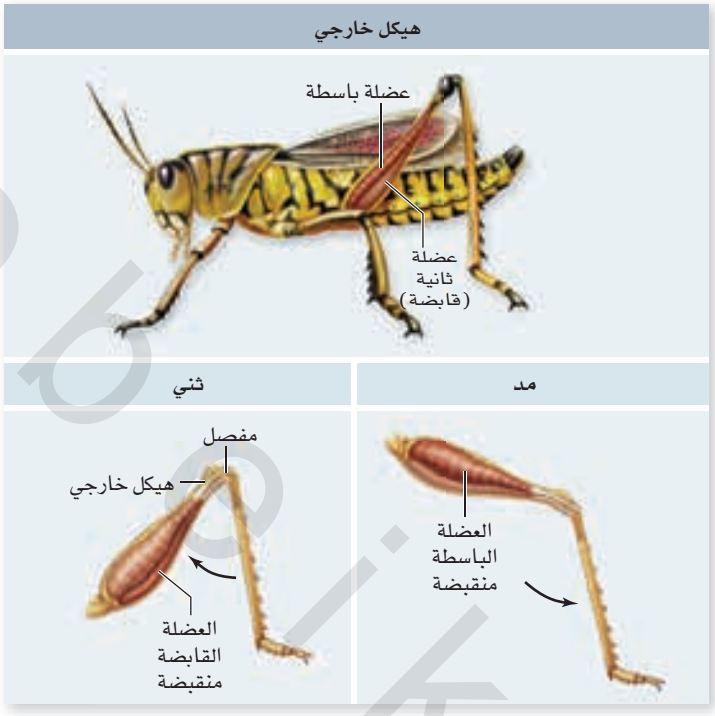
يطلق على مكان الارتباط الأول **للعضلة الأصل** (المثبِّت) **Origin** ويبقى في مكانه تقريبًا عند الحركة والانقباض. أما مكان ارتباط النهاية الأخرى للعضلة فيسمى **المُرتَكَز Insertion** ويرتبط بالعظمة التي تتحرك عند انقباض العضلة. فالعضلة ذات الرؤوس الأربعة في الساق تسبب حركة الساق السفلى إلى الأمام أو الخلف بالنسبة إلى الساق العلوية.

تترتب العضلات بشكل أساسي، بحيث إن أي حركة تنتجها عضلة معينة يمكن عكسها بعضلة أخرى. فالعضلات القابضة للساق (الشكل 47-9 ب) تحرك الساق السفلى إلى الخلف والأعلى، فيتم ثني الركبة. تسمى هذه المجموعة من العضلات **عضلات رائدة Agonist** وحركتها معاكسة لحركة العضلة ذات الرؤوس الأربعة التي يطلق عليها **العضلة المضادة Antagonist** والعكس صحيح، فيمكن تسمية العضلة ذات الرؤوس الأربعة بالرائدة. لذا، فإن العضلة القابضة للساق تكون المضادة. المهم هنا أن كل عضلتين أو مجموعتين من العضلات تعمل كعضلات متعاكسة، وعليه، فكل عضلة رائدة يقابلها عضلة مضادة.

عندما ترفع وزنًا معينًا بقبض العضلة ذات الرأسين في ذراعك، فإن القوة الناتجة عن العضلة هي أكبر من قوة الجاذبية على ذلك الوزن. في هذه الحالة يقلّ طول العضلة خلال عملية رفع الوزن. يسمى هذا النوع من الانقباض **انقباض متساوي التوتر** (تواتري) **Isotonic contraction** ؛ لأن القوة أو التوتر داخل العضلة تبقى ثابتة تقريبًا في أثناء عملية الانقباض.

أما إذا كان الوزن أكبر من أن تحمله العضلة، فإن العضلة تنقبض دون أن ينقص طولها؛ لأنها لا تستطيع رفع الوزن. ويدعى هذا الانقباض الانقباض **متساوي الطول (القياسي) Isometric contraction** لأن طول العضلة لا يتغير. هذا الانقباض ضروري للمحافظة على وضع الجسم وبقاء الأشياء في موقع ثابت. إن كلا النوعين من الانقباض التواتري والقياسي يحتاجان إلى طاقة. ومعظم حركاتنا تضمّ النوعين من الانقباض.

تمنح المفاصل الهيكل الصلب قدرة على الحركة، فتسمح بمجال معين من الحركة اعتمادًا على نوع المفصل. أنواع المفاصل هي: الكرة-المحجر، والرزية (ثنائية الاتجاه)، والزلقة، والمركبة. تتموضع العضلات عبر المفصل، ويعمل انقباضها على حركة الجسم. العضلات المتضادة لها أعمال متعاكسة.



الشكل 47-9

العضلات القابضة والباسطة في الساق. أ . العضلات المتضادة تتحكم في الحركة عند الحيوانات ذات الهيكل الخارجي، كعملية القفز عند الجندب. فعند انقباض عضلة الساق الصغرى (القصبة) تسحب الساق السفلى إلى أعلى. ومن ثم، فإن انقباض عضلة الساق الباسطة تقوم بجعل الساق مستقيمة بشكل كامل، وتدفع الحشرة من ثم في الهواء (إلى أعلى). **ب.** تعمل العضلات المتضادة بالمثل في الهيكل الداخلي. مثال ذلك عضلة باطن الركبة (المأبض) التي تتصل بالركبة من أسفل، وتتحكم في حركة الساق السفلية، تقوم بثني الساق إلى أسفل عند انقباضها. أما رباعية الرؤوس التي تتصل بالركبة من أعلى فتمدّ الساق السفلية إلى أعلى عند انقباضها.

4-47 انقباض العضلات:

يركز هذا الجزء على العضلات الهيكلية في الفقريات، فعضلات الفقريات تم دراستها وفهمها بشكل جيد في الحيوانات. تحتوي كل عضلة هيكلية على عدد من **الألياف العضلية Muscle fibers** كما هو موضح في (الفصل الـ 43). وتحتوي كل ليفة عضلية حزمة من **الليفيفات العضلية Myofibrils** يتراوح عددها بين 4-20 في كل ليفة عضلية. وتتكون كل لُيفية عضلية من **خيوط عضلية Myofilaments** رفيعة وغليظة (الشكل 10--47).

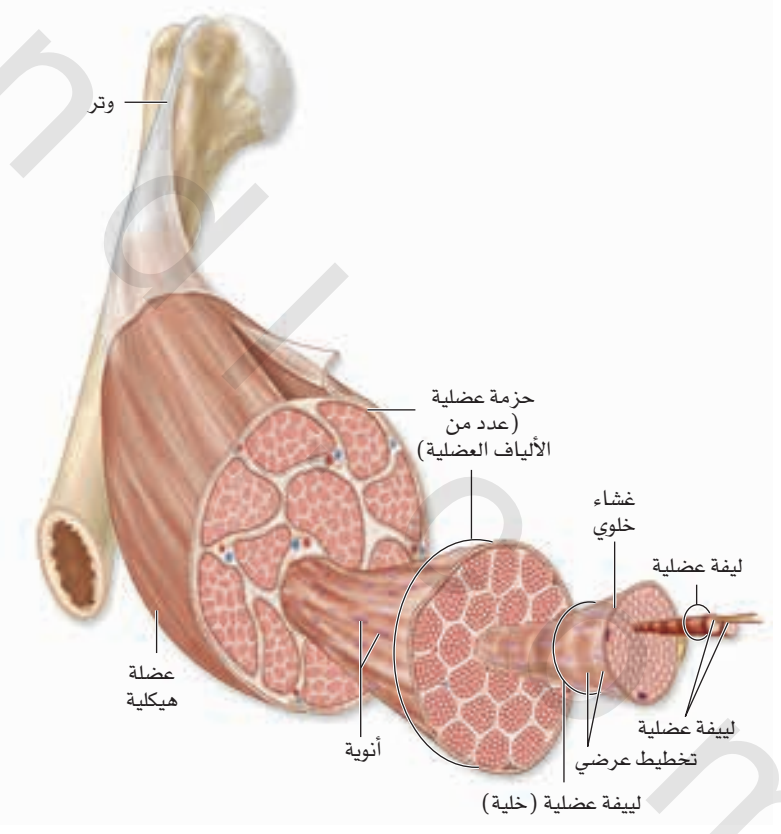
يمكن أن نرى تحت المجهر أن الليفات العضلية تحتوي على أشرطة Bands متكررة غامقة وفاتحة، وهذا يعطي المظهر المخطط للعضلات الهيكلية. تجتمع الخيوط العضلية الغليظة لتعطي الشريط الغامق، وتسمى شريط *A*، أما الخيوط الرفيعة فتوجد في الشريط الفاتح، أو شريط *I*.

يقسم كل شريط فاتح في الليف العضلي في المنتصف بقرص كثيف متعرج من البروتينات يسمى خط *Z (Z line)*، وقد سُمّي هكذا بسبب مظهره في المجهر الإلكتروني. ترتكز الخيوط الرفيعة إلى هذا القرص المتعرج. تظهر صورة المجهر الإلكتروني لليف العضلي (الشكل 47-11) تكرار التركيب من خط **Z** إلى آخر، هذا التركيب يُسمّى **قطعة عضلية Sarcomere** وهي أصغر وحدة وظيفية في العضلة.

تنقبض العضلة عند انزلاق الخيوط المتداخلة معًا

تبرز الخيوط الرفيعة، وتتداخل جزئيًّا مع الخيوط الغليظة في كل جانب من جانبي حزمة A، ولا تصل إلى منتصف العضلة المنبسطة (المرتخية). لذا، فإن منتصف حزمة A، يسمى حزمة *H (H Band)*، يكون أفتح من أطراف حزمة A لأن الأطراف تحتوي على الخيوط الرفيعة والغليظة، أما حزمة H فيحتوي خيوطًا غليظة فقط.

تنقبض العضلة، ويقصر طولها عندما ينقبض الليف العضلي ويقصر. وعند حدوث ذلك، فإن الخيوط العضلية لا تقصر، ولكن الخيوط الرفيعة والغليظة تنزلق بالنسبة إلى بعضها بعضًا (الشكل 47-1). تنزلق الخيوط الرفيعة بشكل أعمق في حزمة A وحتى في مرحلة نهائية تسبب قصر حزمة H حتى يختفي تمامًا. يعمل هذا على جعل حزمة I أضيق أيضًا، بسبب تقريب حزم A لبعضها. وهذه هي آلية الخيوط المنزلقة في انقباض العضلات.

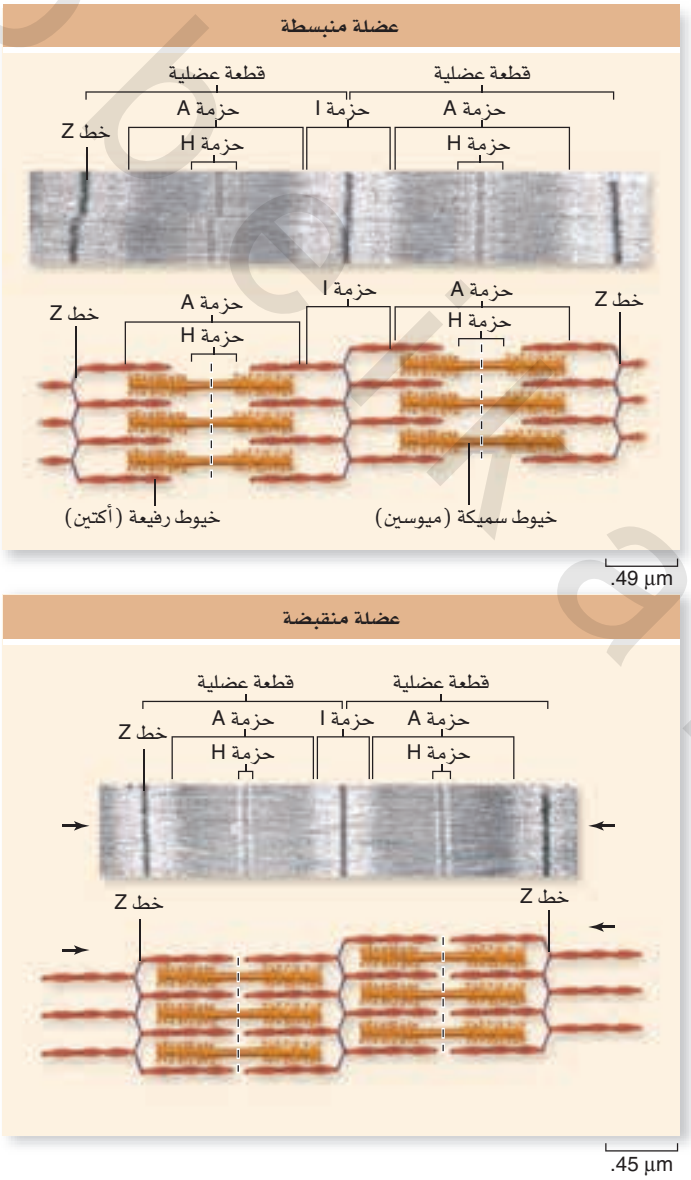


الشكل 47-10

تركيب العضلات الهيكلية في الفقاريات. تتكون كل عضلة من عدد من الحزم العضلية، وكل منها مكون من حزمة ألياف أو خلايا عضلية. وتحتوي كل خلية عددًا من الليفات التي يتكون كل منها من خيوط عضلية.

آلية الخيوط المنزلقة *The sliding filament hypothesis*

تظهر صور المجهر الإلكتروني **جسورًا عرضية Cross- bridges** تمتد من الخيوط الغليظة وحتى الرفيعة، ما يقترح آلية قد تسبب انزلاق الخيوط العضلية. إن فهم كيفية حدوث ذلك يؤكد أهمية دراسة الخيوط الغليظة والرفيعة على مستوى جزيئي. أظهرت الدراسات البيوكيمائية أن الخيوط الغليظة تتكون من جزيئات البروتين **ميوسين Myosin** المرتبطة مع بعضها. يتكون بروتين ميوسين من تحت



الشكل 47-11

تركيب القطعة العضلية في كلّ من العضلتين المنبسطة والمنقبضة. تظهر في الشكل قطعتان عضليتان، إضافة إلى الخيوط الرفيعة والسميكة. يمثل خط Z حدود القطعة العضلية، والحزمة A الخيوط السميكة. توجد الخيوط الرفيعة ضمن الحزمة I وتنتشر داخل الحزمة A متبادلة مع الخيوط السميكة. حزمة H هي الأفتح لونًا مقارنة بما حولها، وتتمركز في حزمة A وتحتوي فقط على الخيوط السميكة. العضلة العليا منبسطة (مرتخية). في العضلة السفلى المنقبضة، تتحرك خطوط Z لتقترب من بعضها، أما الحزمتان I و H فتصبحان أقصر. في حين أن حزمة A لا يتغير طولها؛ لأنها تحتوي الخيوط السميكة التي لا يتغير طولها.

أ.

ب.

الشكل 47-12

الخيوط السميكة تتكون من الميوسين.

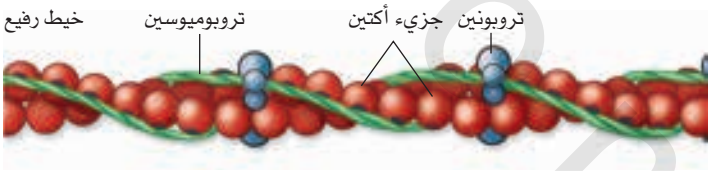
أ . يتكون كل جزيء ميوسين من سلسلتين من عديد البيتيد ملتفتين حول بعضهما. وفي نهاية كل سلسلة منطقة كروية تُسمّى الرأس.

ب. تتكون الخيوط السميكة من جزيئات ميوسين مندمجة معًا في حزم، وتبرز رؤوس الميوسين على مسافات منتظمة.

وحدتين تحتوي كل منهما رأسًا يمتد خارجًا من الخيط الرئيس الطويل الذي يلتف مع الآخر. يتكون الخيط الغليظ من نسخ من جزيئات الميوسين، بحيث إن الرؤوس تبرز في الحزمة الرئيسة على طول الخيط الغليظ (الشكل 47-12). ويشكل الرأس في بروتين الميوسين الجسر العرضي مع الخيوط الرفيعة، الذي يُرى تحت المجهر الإلكتروني.

يتكون كل خيط رفيع بشكل أساسي من كثير من **جزيئات البروتين Actin** الكروي مرتبة في خيطين ملتفين حول بعضهما بشكل لولبي مزدوج (الشكل 47-13). وإذا استطعنا رؤية القطعة العضلية على المستوى الجزيئي فسوف تكون كما تظهر في (الشكل 47-14).

يشكل الميوسين مثالًا على البروتينات المتحركة *Motor proteins* القادرة على تحويل الطاقة الكيميائية في جزيء ATP إلى طاقة حركية (انظر الفصل الـ 4). ويحدث هذا بتسلسل من الأحداث يُسمى **دورة الجسور العرضية Cross-bridge cycle** (الشكل 47-15). عندما تحطِّم رؤوس ميوسين ATP إلى



الشكل 47-13

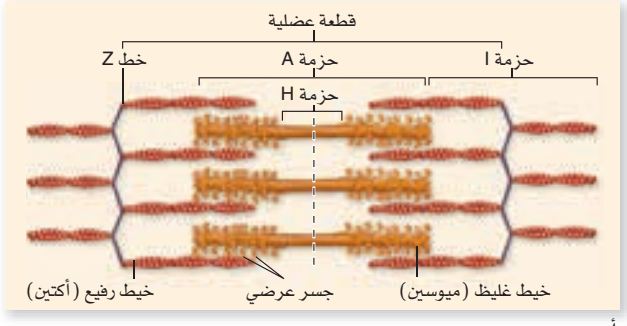
الخيوط الرفيعة تتكون من بروتين أكتين الكروي. يتشكل الخيط الرفيع من صفين من جزيئات أكتين ملتفين بشكل حلزوني. وترتبط بروتينات أخرى بخيط أكتين، وهذه هي تروبوميوسين وتروبونين التي تسهم في انقباض العضلة.

$ADP+P_i$ يتغيّر الشكل الفراغي لميوسين، ويصبح في الحالة النشطة استعدادًا لشوط القوة اللاحق. يبقى ADP و P_i مرتبطين برأس الميوسين، فيبقى هذا في الحالة النشطة. للمقارنة، يستخدم عادة مثال الزناد في المسدس لوصف هذه العملية. ففي وضع الاستعداد، ترتبط رؤوس ميوسين بأكتين مشكِّلة جسورًا عرضية. وعندما يرتبط رأس الميوسين بأكتين، ويشكلان جسرًا عرضيًّا يتحرر ADP وPi، ويحصل تغير في شكل الميوسين مرة أخرى، ما يدفع الخيوط الرفيعة في اتجاه منتصف القطعة العضلية، وهذا ما يطلق عليه شوط القوة *Power stroke* (الشكل 47-14 ب، 47-15). وفي نهاية مرحلة شوط القوة، يرتبط رأس الميوسين بجزيء ATP جديد، وهذا يفصله عن أكتين. وتستمر هذه الدورة مع استمرار حث العضلة على الانقباض. يمكن تمثيل هذه الأحداث بسحب حبل بصورة تتابعية؛ يدًا بعد الأخرى. فرؤوس ميوسين هي الأيدي وألياف أكتين هي الحبل.

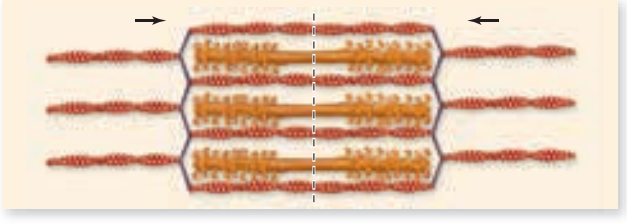
بعد موت الكائن الحي، تتوقف الخلايا عن إنتاج ATP. وبذلك، فإن الجسور العرضية لا يمكن أن تنفصل عن أكتين؛ لأن الانفصال يحتاج إلى ارتباط ATP مع رؤوس الميوسين من جديد. ويسبب هذا تصلبًا في العضلات، يتبعه الموت، ويسمى تصلب الوفاة أو التخشب الموتي *Rigor mortis*. في المقابل، فإن الخلية الحية يكون لديها رصيد من ATP يسمح لميوسين بالانفصال عن أكتين. والسؤال هنا هو: كيف تستطيع العضلة إيقاف تكوين الجسور العرضية للاسترخاء؟ وسوف يتم دراسة تنظيم عمليتي الانقباض والانبساط لاحقًا.

الانقباض يعتمد على إطلاق أيونات الكالسيوم تبعًا للإشارة العصبية (الإثارة)

عند ارتخاء العضلة، يكون رأس الميوسين في الحالة النشطة ومرتبطًا بـِ ADP و P_i، ولكنه لا يملك القدرة على الارتباط بأكتين. والسبب في ذلك أنه في



أ.



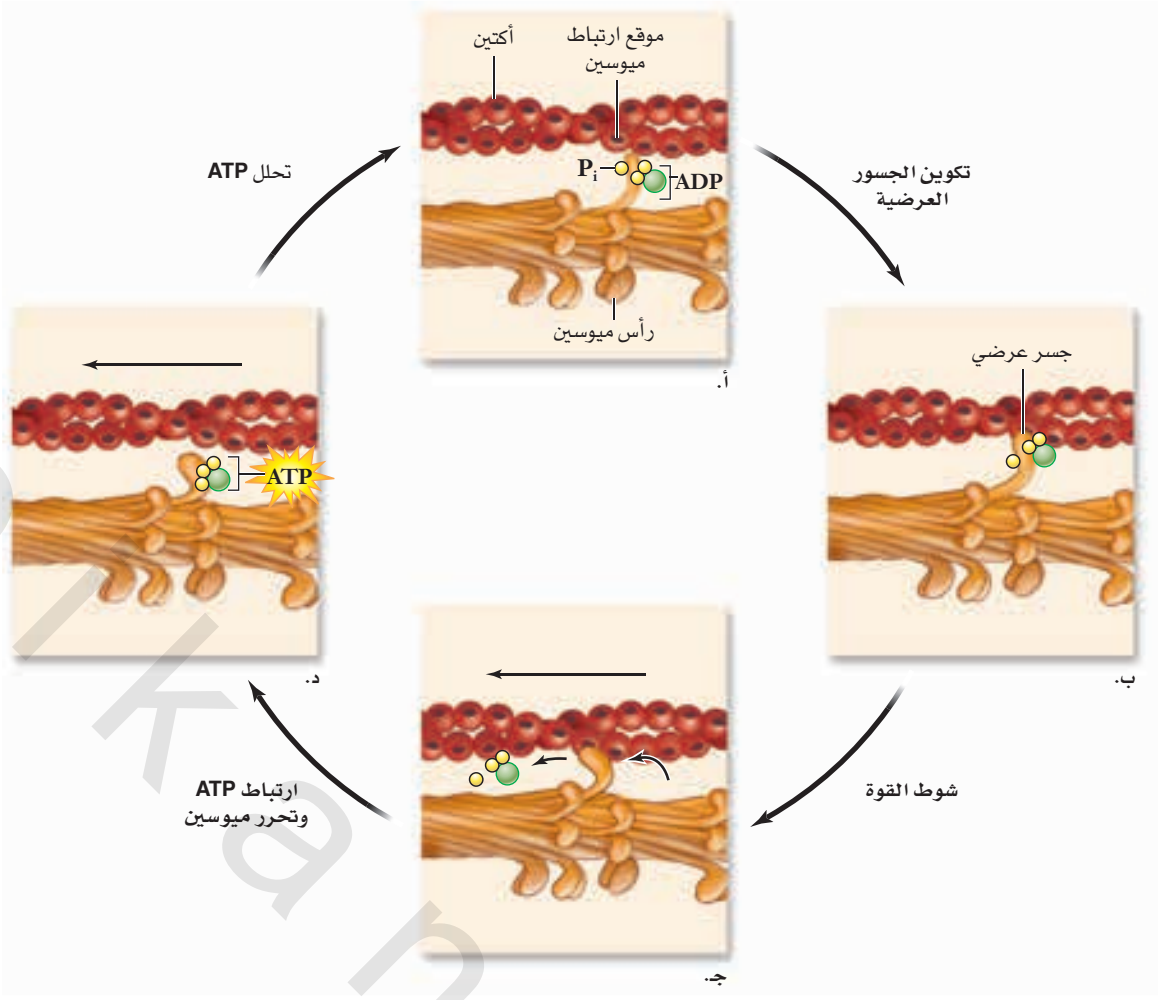
ب.

الشكل 47-14

تفاعل الخيوط الرفيعة مع السميكة في قطعة عضلية لعضلة هيكلية.

أ . تترتب رؤوس الميوسين عند نهايتي الخيط السميك في اتجاهين متعاكسين. وهذا يسمح بسحب الخيوط الرفيعة وخطوط Z عن طريق الجسور العرضية نحو منتصف القطعة العضلية.

ب. يسبب انزلاق الخيوط العضلية انقباض العضلة.



الشكل 47-15

دورة الجسر العرضي في انقباض العضلة.

أ. إن تحطم ATP عن طريق ميوسين يُنتج تغيرًا في شكل رأس ميوسين، ويحوله إلى الوضع النشط. ويبقى ADP وP_i ملتصقين برأس ميوسين الذي يستطيع الآن الارتباط بأكتين.

ب. يرتبط ميوسين بأكتين ليشكلا الجسر العرضي.

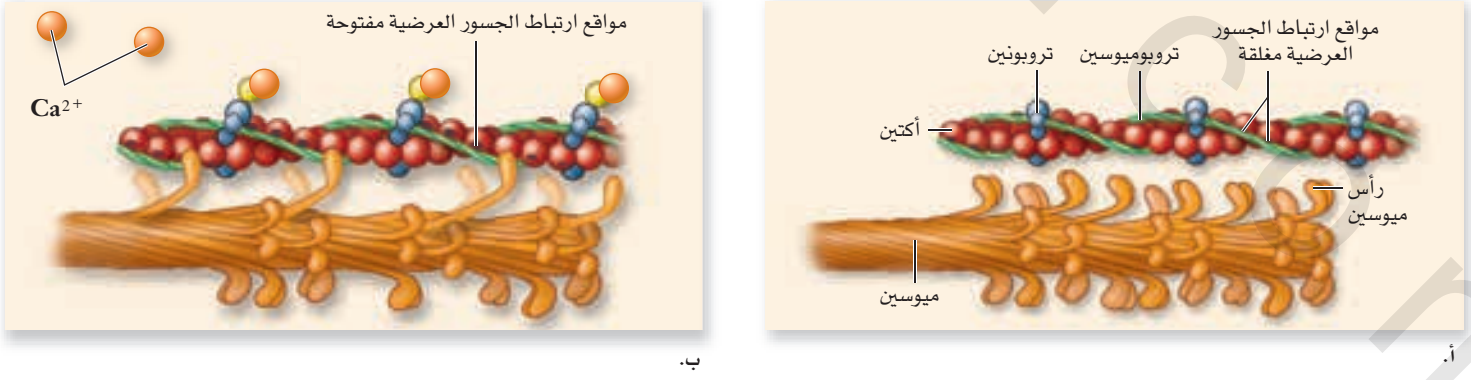
جـ. يعود ميوسين إلى شكله الأصلي خلال شوط القوة، ويطلق ADP و P_i.

د. يرتبط جزيء ATP برأس ميوسين، فيسبب انفكاك الجسر العرضي، يتبعه تحطم ATP ليعيد رأس ميوسين إلى الحالة النشطة لتبدأ الدورة من جديد.

حالة الانبساط يكون مكان الارتباط مغلقًا فيزيائيًّا عن طريق بروتين آخر يُسمّى **تروبوميوسين Tropomyosin** موجود في الخيوط الرفيعة، وبذلك لا يتكون الجسر المتداخل العرضي، ولا تنزلق الخيوط العضلية.

لحصول الانقباض، يجب إبعاد تروبوميوسين من الطريق؛ لكي يتمكن رأس الميوسين من أن يرتبط هذا باكتين في مكان الارتباط الذي أصبح مكشوفا الآن. إن عملية إبعاد تروبوميوسين تحتاج إلى بروتين آخر يسمى **تروبونين Troponin** وهو بروتين تنظيمي يربط تروبوميوسين وأكتين معًا. إن التفاعل التنظيمي بين تروبونين وتروبوميوسين تسيطر عليه أيونات الكالسيوم Ca^{2+} في سيتوبلازم الخلية العضلية.

عندما يكون تركيز Ca^{2+} في السيتوبلازم قليلًا، يثبط تروبوميوسين تكوين الجسر العرضي بين أكتين وميوسين (الشكل 47-16أ). وعندما يزداد تركيز Ca^{2+}، يرتبط Ca^{2+} بتروبونين مغيرًا بذلك شكل المعقد تروبونين- تروبوميوسين، ويزيحه قليلًا عن موضعه. يعرض هذا التغير في الشكل مناطق ارتباط ميوسين الموجودة على أكتين، ما يسمح هذا بتكوين الجسر العرضي، ومن ثم انقباض العضلة (الشكل 47-16 ب).

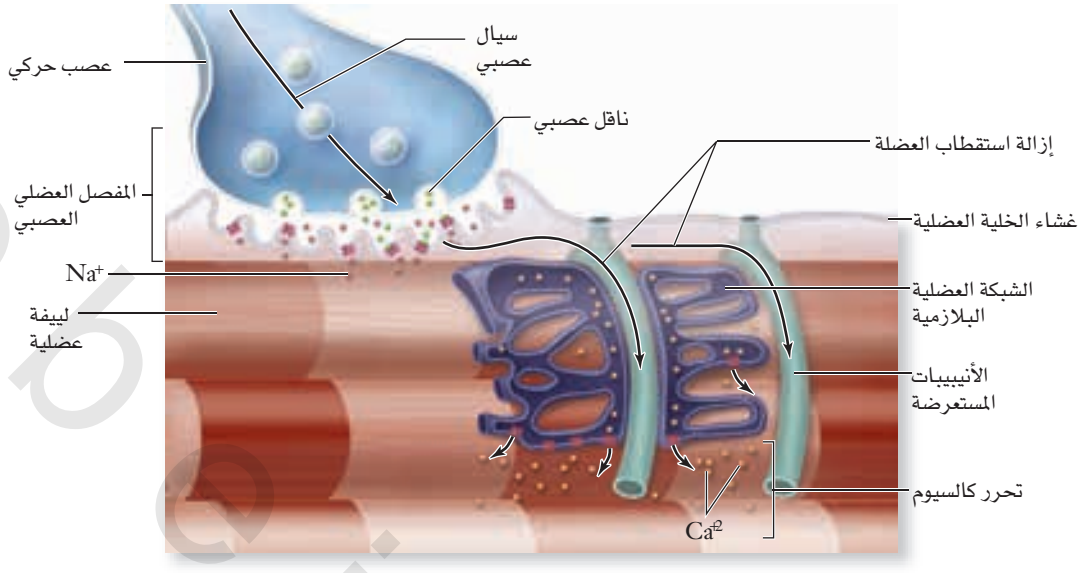


الشكل 47-16

كيفية سيطرة أيونات الكالسيوم على انقباض العضلات الهيكلية. أ. في حالة الراحة، تغلق الخيوط الطويلة للبروتين تروبوميوسين مكان ارتباط ميوسين على أكتين. بسبب عدم مقدرة ميوسين على الارتباط بأكتين لا يحصل الانقباض. ب. ارتباط كالسيوم بالبروتين تروبونين وتشكيل المعقد تروبونين-كالسيوم يقوم بإزاحة تروبوميوسين، ويظهر أماكن ارتباط ميوسين على خيط أكتين، وبذلك يسمح بتكوين الجسور العرضية، ومن ثم انقباض العضلة.

obeikandi.com

الشكل 47-17



العلاقة بين الليف العضلي، والأنيبيبات المستعرضة والشبكة العضلية البلازمية.

يطلق الناقل العصبي عند المفصل العضلي العصبي، فيرتبط بقنوات Na^+ ذات المستقبلات الكيميائية فيسبب إزالة استقطاب غشاء الخلية العصبية. وتنقل هذه الاستثارة على طول غشاء الخلية وإلى داخل الخلية عبر الأنيبيبات المستعرضة إلى داخل الشبكة العضلية البلازمية. وعندما ينتشر كالسيوم خلال السيتوبلازم إلى الليفات العضلية يحصل الانقباض.

تحتاج العضلات إلى مصدر معتمد من Ca^{2+}. تحتفظ الألياف العضلية بالكالسيوم في الشبكة الأندوبلازمية المعدلة التي تُسمّى الشبكة **العضلية البلازمية Sarcoplasmic reticulum (SR)** (الشكل 47-17). عند استثارة الليف العضلي للانقباض، فإن غشاء الليف العضلي يفقد حالة الاستقطاب، فيصبح مزال الاستقطاب. وتنقل هذه الاستثارة إلى داخل الليفة العضلية عن طريق انغمادات في الغشاء البلازمي تدعى **الأنيبيبات المستعرضة Transverse tubule (T tubule)**.

إن فقدان الاستقطاب في الأنيبيبات المستعرضة سوف يؤدي إلى فتح قنوات كالسيوم في الشبكة العضلية البلازمية، ما ينتج عنه إطلاق الكالسيوم في السيتوبلازم. ينتشر Ca^{2+} إلى الليفات العضلية، حيث يرتبط هناك بتروبونين مغيرًا شكله ليسمح بالانقباض. يطلق على عملية تدخل Ca^{2+} في انقباض العضلة **مزدوج الاستثارة-الانقباض Excitation – contraction coupling**؛ لأن إطلاق Ca^{2+} هو الذي يربط استثارة العضلة عن طريق العصب الحركي بعملية الانقباض.

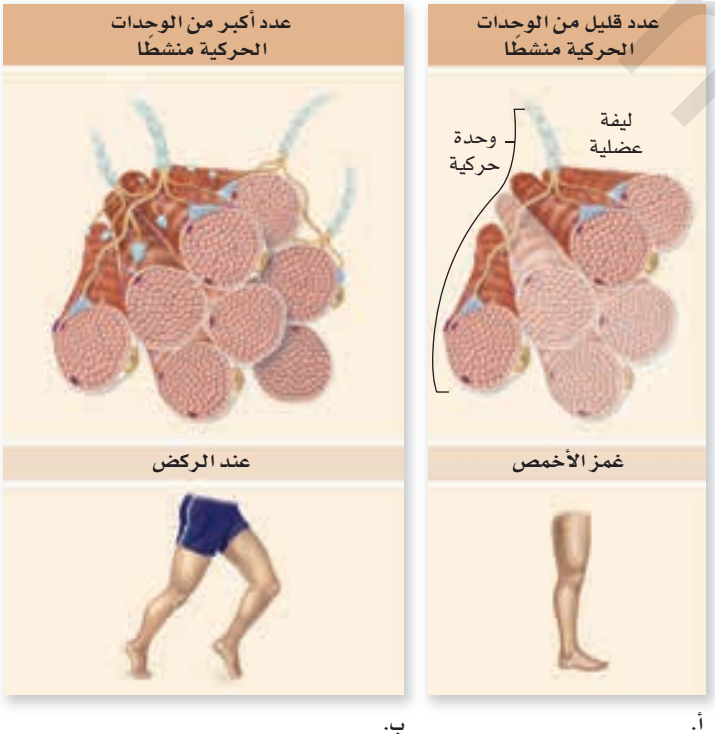
السيال العصبي ينتج عن الأعصاب الحركية

يعمل العصب الحركي على تحفيز العضلة للانقباض. وتدعى الأعصاب المحركة التي تنشط العضلات الهيكلية الأعصاب الحركية الجسمية *Somatic motor neurons*. يمتد المحور العصبي للعصب الحركي من جسم الخلية العصبية، ويتفرع ليغذي عددًا من الألياف العضلية. ويُسمّى هذا الارتباط بين نهاية العصب والخلية العضلية المفصل العصبي العضلي *Neuromuscular junction* (الشكل 47-17). يمكن لمحور واحد أن يحفز عددًا كبيرًا من الألياف العضلية، وفي بعض الحيوانات يمكن لليف العضلي الواحد أن يحفز من قبل أكثر من عصب حركي واحد. أما في الإنسان، فإن كل ليفة عضلية متصلة بفرع واحد من محور العصب الحركي.

عندما ينقل العصب الحركي الجسمي تيارًا كيميائيًّا كهربائيًّا، فإنه يحفز انقباض العضلة التي يرتبط بها من خلال العمليات الآتية:

1. يعمل العصب الحركي عند المفصل العصبي العضلي على إطلاق الناقل العصبي أستيل كولين (ACh). يرتبط أستيل كولين بالمستقبلات في غشاء الخلية العصبية، وتفتح بذلك قنوات Na^+ ليدخل Na^+ داخل الخلية العضلية، فيعمل ذلك على استثارة غشاء الخلية العضلية.
2. تمتد الاستثارة العصبية على طول غشاء الخلية العضلية وفي داخلها، عن طريق القنوات المستعرضة.
3. تنقل القنوات المستعرضة الاستثارة (السيال) في اتجاه الشبكة العضلية البلازمية، فتفتح قنوات كالسيوم ما يؤدي إلى تحرره، حيث يرتبط كالسيوم بتروبونين، ويحصل بعدها انقباض العضلة.

إن توقف السيال العصبي يؤدي إلى توقف إفراز أستيل كولين، فيتوقف بذلك إنتاج الاستثارة في الليف العضلي. يعمل بعدها بروتين غشائي في الشبكة العضلية على ضخ كالسيوم إلى داخل الشبكة العضلية مستخدمًا ATP بوصفه مصدرًا للطاقة، ويُسمّى



أ. ب.

الشكل 47-18

عدد الوحدات الحركية وحجمها. تتألف الوحدة الحركية من العصبون الحركي وجميع الألياف العضلية التي ترتبط به، ويحفزها. أ. الانقباض العضلي الدقيق يحتاج إلى عدد قليل من الوحدات الحركية. ب. أما الحركة العضلية الكبيرة، فتحتاج إلى حجم أكبر من الوحدات الحركية. وكلما زاد عدد الوحدات الحركية النشطة زادت قوة الانقباض.

هذا النقل النشط. وهنا لا يعود تروبونين مرتبطًا بكالسيوم، فيعود تروبوميوسين إلى وضعه السابق المانع للانقباض، وترتخي العضلة.

الوحدة العضلية والاستنفار *Motor units and recruitment*

يمكن لليف عضلي واحد إنتاج درجات توتر مختلفة اعتمادًا على تكرار التنبيه. تعتمد استجابة العضلة بشكل كامل على عدد الألياف العضلية المتصلة بتفرعات محور العصب الحركي جميعها، إضافة إلى العصب الحركي نفسه. تشكل مجموعة الألياف العضلية التي تغذيها فروع محور عصبون حركي واحد إضافة إلى العصبون الحركي نفسه **الوحدة الحركية Motor unit** (الشكل 47-17).

في كل مرة يطلق العصب الحركي السيال العصبي، تنقبض جميع الألياف العضلية المشكلة للوحدة الحركية معًا. إن تقسيم العضلة إلى وحدات حركية يسمح بالانقباض التدريجي للعضلة، وبالتحكم في قوة انقباضها، وهو متطلب ضروري لتنسيق الحركة. فالعضلات التي تحتاج إلى حركة دقيقة مثل عضلات العين تحتاج إلى وحدات عضلية أصغر، أي عدد ألياف عضلية أقل لكل عصب. أما في العضلات ذات الحركة الأقل دقة، ولكنها تحتاج إلى قوة أكبر مثل عضلات الساق، فإن عدد الألياف العضلية لكل عصب حركي أكبر بكثير.

تحتوي معظم العضلات وحدات حركية بأحجام مختلفة، وهذه يمكن استثارتها بشكل انتقائي عن طريق الجهاز العصبي. ويتضمن أضعف انقباض للعضلة استثارة عدد قليل من الوحدات الحركية الصغيرة. وعند الحاجة إلى انقباض أقوى، فإن عددًا أكبر من الوحدات الحركية يتم استثارته. لهذا، فإن الزيادة الابتدائية من أجل زيادة القوة هي صغيرة نسبيًّا. فكلما زاد عدد الوحدات العضلية المستثارة وحجمها تزداد قوة الانقباض. وتدعى زيادة أعداد الوحدات الحركية وحجمها من أجل إنتاج انقباض أكبر **الاستنفار Recruitment**.

النوعان الرئيسان من الألياف العضلية: الوَمضة السريعة، والوَمضة البطيئة

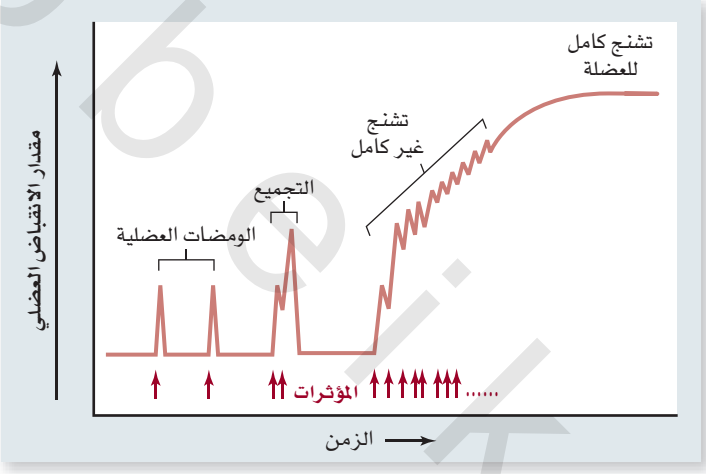
يمكن تحفيز العضلة الهيكلية المعزولة عن طريق الصدمة الكهربائية. فعند تحفيز العضلة بصدمة كهربائية واحدة، فإنها تنقبض وتنبسط (ترتخي) بسرعة، ويدعى ذلك **الوَمضة العضلية Twitch**. إن زيادة فرق جهد المنبه يزيد من قوة الوَمضة لتبلغ أقصى مدى لها. وإذا نبهت مرة ثانية بعد الأولى مباشرة، فإن العضلة ستعطي وَمضة ثانية تندمج مع الوَمضة الأولى بشكل متراكم أو «تمتطيها». ويطلق على الاستجابة التراكمية هذه **التجميع Summation** (الشكل 47-19).

عند زيادة تكرار التنبيه الكهربائي، يقلّ زمن الارتخاء بين الوَمضات، وتزداد قوة الانقباض. وعند تكرار معين، لا يظهر هناك أي ارتخاء في العضلة بين الوَمضات المتعاقبة. ويكون الانقباض مستدامًا وسلسًا كما هو الحال في أثناء الانقباض العضلي الطبيعي في الجسم، ويسمى هذا الانقباض **المستدام التشنج Tetanus**. وقد أخذ مرض التيتانوس (الكزاز) اسمه هذا؛ لأن المصاب به يعاني انقباضًا دائمًا في عضلاته.

يمكن تقسيم العضلات الهيكلية بحسب سرعة الانقباض إلى ألياف الوَمضة البطيئة *Slow-twitch (Type I)* وألياف الوَمضة السريعة، *Fast-twitch (Type II)*. فالعضلات التي تحرك العين تحتوي نسبة كبيرة من ألياف الوَمضة السريعة، حيث تصل إلى أقصى انقباض (توتر) لها في نحو 7.3 ميللي ثانية. أما العضلة الأخمصية في الساق، فإنها تحتوي عددًا كبيرًا من ألياف الوَمضة البطيئة، وتحتاج إلى 100 ميللي ثانية لتصل إلى أقصى توتر (الشكل 47-20).

ألياف الوَمضة البطيئة

هذه الألياف غنية بالشعيرات الدموية، وتحتوي عددًا كبيرًا من الميتكندريا وأنزيمات التنفس الخلوي إضافة إلى تركيز عالٍ من **الميوجلوبين Myoglobin** وهي صبغة حمراء تشبه الهيموجلوبين في خلايا الدم الحمراء، ولكنها ذات قوة جذب أكبر للأكسجين لضمان وصوله إلى الألياف العضلية. ولأن هذه الألياف تحتوي كمية كبيرة من الميوجلوبين فإنها تُدعى أيضًا **الألياف الحمراء Red**

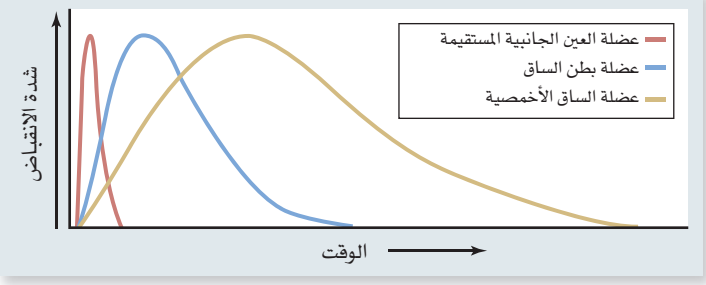


الشكل 47-19

يمكن جمع الوَمضات العضلية لتكوين انقباض تشنجي مستدام. ويمكن حدوث ذلك عند تحفيز العضلة كهربائيًّا أو عن طريق الأعصاب في الوضع الطبيعي. التشنج، وهو انقباض مستدام هو النوع الطبيعي من الانقباض في عضلات الجسم.

استقصاء

ما الذي يحدد المقدار الأقصى من الانقباضات العضلية المتجمعة (التراكمية)؟



الشكل 47-20

تحتوي العضلات الهيكلية على كميات متفاوتة من الألياف ذات الوَمضة السريعة أو البطيئة. العضلة التي تحرك العين تتألف بشكل كلي من ألياف ذات وَمضة سريعة، أما العضلات الداخلية في الساق فألياقها ذات وَمضة بطيئة. في حين أن تركيب عضلة بطن الساق متوسطة.

استقصاء

كيف يمكنك تحديد ما إذا كانت عضلة بطن الساق تحتوي على مزيج من ألياف ذات وَمضة سريعة وبطيئة، أو أنها تحتوي أليافًا ذات تركيب متوسط؟

obeikandl.com

fibers ويمكن لهذه الألياف أن تتحمل الحركة والانقباض مدة طويلة دون أن يصيبها الإعياء Fatigue.

الألياف ذات الومضة السريعة

تحتوي هذه الألياف السميكة عددًا أقل من الشعيرات الدموية والميتوكندريا مقارنة بالألياف ذات الومضة البطيئة، وأيضًا كمية أقل من الميوجلوبين، ولهذا تُسمّى أحيانًا الألياف البيضاء *White fibers*. ولقد تكيفت الألياف البيضاء لتقوم بالتنفس اللاهوائي باستخدام كميات كبيرة من الجليكوجين، وتراكيز كبيرة من الأنزيمات المحطمة لجليكوجين. تحتوي اللحوم الداكنة والفاتحة في الدجاج، والديك الرومي بشكل رئيس على عضلات ذات ألياف حمراء وبيضاء على التوالي. ولقد تكيفت الألياف ذات الومضة السريعة لإنتاج سريع للطاقة والنمو والازدياد في القوة، استجابة للتدرب على حمل الأوزان، ولكنها تفتقر إلى قوة الاحتمال الموجودة لدى الألياف ذات الومضة البطيئة.

إضافة إلى النوعين الأول والثاني من الألياف، تحتوي عضلات الإنسان على أشكال متوسطة من الألياف ذات الومضة السريعة، ولكنها تمتلك أيضًا قدرة كبيرة على الأكسدة. ومن ثم، فإنها أكثر تحملًا وأقل عرضة للإعياء. وقد وجد أن تمارين التحمل تزيد من كمية هذه الألياف في العضلات.

يتغير أيض العضلات تبعًا لنوع المجهود المطلوب منها

تحصل العضلات الهيكلية على معظم طاقتها وقت الراحة من التنفس الهوائي للأحماض الدهنية. وخلال استخدام العضلة في أثناء التدريب مثلًا، تستهلك العضلة الجليكوجين والجلوكوز القادم من الدم بوصفه مصدرًا للطاقة. إن الطاقة المستخلصة خلال التنفس الهوائي تستخدم لصنع ATP الذي تحتاج إليه العضلات في:

1. حركة الجسور العرضية خلال انقباض العضلة.
2. إعادة ضخ كالسيوم إلى داخل الشبكة العضلية البلازمية خلال ارتخاء العضلة.

تتنفس العضلات الهيكلية لاهوائيًّا خلال فترة أول 45 إلى 90 ثانية من التدريب المتوسط –القاسي؛ لأن الجهاز التنفسي والوعائي القلبي يكون في حاجة إلى هذا الوقت لزيادة تزويد العضلات بالأكسجين. وإذا كان التدريب متوسطًا، فإن التنفس الهوائي يمثل الجزء الأكبر من مصادر الطاقة اللازمة للعضلة خاصة في فترة أول دقيقتين من التدريب.

إن اختلاف طبيعة التمرين، سهلًا كان، أو صعبًا أو متوسطًا لشخص معين، يعتمد على القدرة القصوى للتمارين الهوائية. إن أقصى معدل لاستهلاك الأكسجين من قبل الجسم يدعى السعة الهوائية *Aerobic capcity*. كذلك، فإن كثافة التمرين يمكن معرفتها عن طريق عتبة حمض اللاكتيك. هذه العتبة هي النسبة المئوية للسعة الهوائية التي يحدث عندها ارتفاع ملحوظ في مستوى حمض اللاكتيك في الدم بسبب التنفس اللاهوائي. وعلى سبيل المثال، فإن الإنسان معتدل الصحة ينتج كمية واضحة من حمض اللاكتيك في الدم، عندما يتم التمرين عند 50–70% من السعة الهوائية.

التدريب الحركي يزيد من السعة الهوائية والقوة العضلية

يقصد **بتعب العضلة Muscle fatigue** انخفاض قدرتها على إنتاج القوة مع الاستمرار في الاستخدام. وهناك أوجه وأسباب عدة لتعب العضلة. إن شدة الانقباض ومدته يؤديان دورًا في تعب العضلة. كذلك، فإن تعبها يعتمد على الأيض الخلوي: أكان هوائيًّا أم غير هوائي. في حالة قيام العضلة بأقصى جهد مدة قصيرة يحصل تعب العضلة. وقد اعتُقِد مدة طويلة أن ذلك يعود إلى تراكم حمض اللاكتيك (الناتج عن التنفس اللاهوائي). هناك أبحاث حديثة تشير إلى أن تعب العضلة يمكن أن ينجم عن تراكم الفوسفات غير العضوي، والناتج عن تحطم فوسفات الكرياتين، الذي يحدث أيضًا خلال الأيض اللاهوائي. ولكن خلال القيام بالتمرين بالجهد الأقل، مدة أطول، يُعتَقد أن التعب ينتج بسبب نقص مستوى الجليكوجين.

ولأن نقص الجليكوجين في العضلة يضع حدًّا لمدة التدريب وقوته، فإن أي تكيف للعضلة للاستغناء عن الجليكوجين سوف يحسن مقدار التدريب. وهذا ما يحدث مع الرياضيين، فقد تكيفت عضلاتهم لإنتاج الطاقة من خلال التنفس الخلوي اعتمادًا على الأحماض الدهنية، وبذلك يقل استخدام الجليكوجين في العضلة. ويتميز الرياضيون أيضًا بزيادة عدد الأوعية الدموية الواردة إلى العضلات ما يزيد من وصول الأكسجين، وإزالة حمض اللاكتيك. وبسبب زيادة السعة الهوائية لدى الرياضيين المتدربين على التحمل، فإن الأداء لديهم يكون أفضل وأطول قبل حدوث تعب العضلة.

لا تزيد تمارين التحمل من حجم العضلة، ولكن حجمها يزداد بفترات متكررة من التمرين الرياضي المكثف؛ حيث تعمل العضلة ضد قوة مؤثرة (المقاومة) مثل رفع الأثقال. وتزيد هذه التمارين من حجم الألياف العضلية ذات الومضة السريعة (النوع الثاني II) ما ينتج نموًا في حجم العضلة يُسمّى **التضخم Hypertrophy** وليس من خلال انقسام الخلايا وزيادة عددها.

تحتوي الخلايا العضلية على الليفات العضلية التي تقصر خلال انقباض العضلة. يحصل الانقباض بسبب انزلاق الخيوط العضلية المتداخلة. يتضمن انزلاق الخيوط العضلية البروتين ميوسين الذي يبني الجسور العرضية مع خيوط أكتين. يتم التحكم في هذه العملية عن طريق أيونات الكالسيوم التي ترتبط ببروتين آخر هو تروبونين. يتحكم تروبونين في موقع تروبوميوسين الذي يغلق أماكن ارتباط ميوسين على خيط أكتين. تبدأ عملية ارتباط ميوسن بأكتين مع وصول جهد الفعل العصبي من العصب الحركي الذي يعمل على إطلاق كالسيوم من مخازنه في الشبكة العضلية البلازمية. يسبب المؤثر الواحد ومضة في العضلة. ويمكن جمع هذه الومضات لتشكل انقباضًا مستدامًا.

5-47 أنماط حركات الحيوان

تتميز الحيوانات عن باقي الكائنات متعددة الخلايا بقدرتها على الحركة النشطة من مكان إلى آخر. تحتاج الحركة إلى نظام دفع وأسلوب للسيطرة. وهناك كثير من أنظمة الدفع، تستخدم معظمها العضلات المنقبضة لإنتاج القوة الضرورية. وفي الخلاصة، فإن الجهاز العصبي هو الذي ينشط، وينظم العضلات المستخدمة في الانتقال.

تنتج الحركة النشطة في الحيوانات الكبيرة بشكل كلي عن طريق الأطراف ذات الحركة الرتيبة (التموجية)، أو حركة الأطراف *Appendicular locomotion*، أو عن طريق الأجسام المتموجة أو النابضة، أو بالحركة الدودية (الحركة المحورية) *Axial locomotion*.

ومع أن الحركة عند الحيوانات تحدث بأشكال مختلفة، يبقى المبدأ العام واحدًا عند كل المجموعات. إن المعيقات الفيزيائية للحركة (الجاذبية وقوة الاحتكاك) متشابهة في البيئات جميعها، ولكنها تختلف في الدرجة أو المقدار.

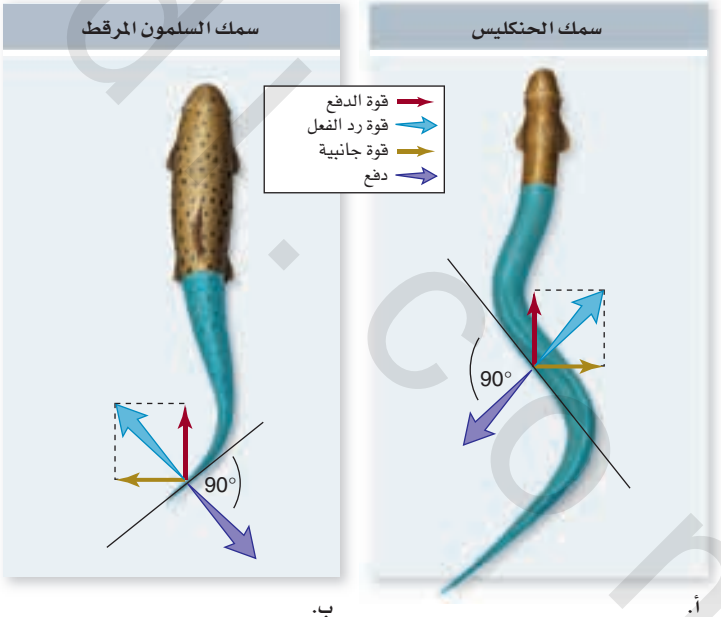
الحيوانات المائية تظهر عددًا من التكيفات الحركية

تتحرك الكثير من اللافقريات المائية زاحفة على قعر الماء مستخدمة طريقة الحركة الشبيهة بتلك المستخدمة عند الحيوانات البرية الزاحفة على سطح الأرض. تستخدم الديدان المفلطحة النشاط الهدبي لتزحف إلى الأمام. أما الديدان الأسطوانية فتستخدم الحركة الدودية، في حين يستخدم العلق الطبي في زحفه طريقة الانقباض- والتثبت- الامتداد، طريقة لا تختلف عن حركة ديدان الأرض. أما السلطعونات فتتحرك باستخدام الأطراف لتدفع بأجسامها إلى الأمام، وتستخدم الرخويات القدم العضلية، في حين يستخدم نجم البحر القدم الأنبوبية في حركته.

تمثل الحركة أو السباحة خلال الماء نوعًا من التحدي المختلف تمامًا. إن كثافة الماء تقلل من أثر الجاذبية. يعدّ عامل الاحتكاك العائق الرئيس للحركة المتقدمة إلى الأمام. لذلك، كان لشكل الجسم أهمية في تقليل الاحتكاك والاضطراب الناتج عن السباحة خلال الماء.

تتحرك بعض اللافقريات البحرية باستخدام الدفع الهيدروليكي. على سبيل المثال، يشدّ المحار طرفي صدفته بقوة إلى بعضهما، في حين يدفع الحبار والأخطبوط الماء كنفاث مائي، كما أوضحنا سابقًا.

إن اللافقريات المائية جميعها سبّاحة. وتتضمن السباحة استخدام الجسم أو زوائده لدفع الجسم ضد الماء. يسبح سمك الحنكليس عن طريق الحركات التموجية التي تشمل جسمه كله (الشكل 47-21 أ). إن الحركات التموجية للجسم السابح مثل سمك الحنكليس ناجمة عن أمواج من الانقباضات العضلية تتبادل بين العضلات المحورية اليسرى واليمنى. وعندما تدفع كل قطعة من الجسم الماء، تقوم موجات الماء المتحركة بدفع الحيوان إلى الأمام.



الشكل 47-21

حركة الأسماك السباحة. أ. يدفع سمك الحنكليس جسمه ضد الماء عن طريق تموجات تسري بطول جسمه كله. في حين ب. يدفع سمك السلمون المرقط جسمه ضد الماء عن طريق تموجات نصف جسمه الخلفي.

تستخدم الأسماك في حركتها آلية مشابهة لحركة الحنكليس، ولكنها تنتج معظم قوة الدفع من الجزء الخلفي للجسم مستخدمة زعنفتها الذيلية (الخلفية) (الشكل 47-21 ب). وهذا يعطي المجال للجزء الأمامي للقيام بالعمل المتخصص دون التضحية بقوة الدفع. أما الزواحف مثل القاطور، فتعتمد على تموجات الذيل بشكل رئيس لدفع أجسامها إلى الأمام.

تسبح الحيتان وباقي الثدييات البحرية مستخدمة الحركة التموجية لأجسامها. ولكن خلافًا للأسماك، فإن الأمواج تسري من الأسفل إلى الأعلى، وليس من جانب إلى آخر. إن عضلات الجسم عند الحنكليس والأسماك مقسمة بشكل واضح، حيث يكون كل زوج من الفقرات المتلاصقة مغطى بقطعة عضلية. وعندما تتداخل العضلات على طول الجسم تنساب الحركة التموجية بنعومة مع طول الجسم. أما الحيتان فلا تتمكن من إنتاج التموجات لأجسامها؛ لأن العمود الفقري في الثدييات مركب ليسمح بالانثناء العلوي السفلي، وليس بالانثناء من جانب إلى آخر.

يستطيع كثير من الفقريات الأرضية رباعية الأقدام السباحة من خلال تحريك أطرافها. معظم الطيور السبّاحة كالبط والإوز تدفع أجسامها ضد الماء عن طريق أرجلها الخلفية، حيث تمتلك عادة أرجلًا مجذافية. وكذلك الضفادع والسلاحف ومعظم الثدييات البحرية تسبح باستخدام أرجلها الخلفية التي تكون عادة ذات أغشية. أما الفقريات التي تسبح عن طريق أطرافها الأمامية فتكون أطرافها عادة متحورة، وتأخذ شكل زعنفة لتسمح بسحب الجسم خلال الماء، ومثال ذلك السلاحف البحرية، والبطريق، والفقمة ذات الفراء. القليل من الفقريات رباعية الأقدام مثل الدب القطبي، ومنقار البط، والإنسان تسبح عن طريق الأطراف الأمامية المستخدمة عادة للمشي، وليست متحورة لغرض السباحة.

الحركة على اليابسة عليها التعامل أولًا مع الجاذبية

تتحرك المجموعات الثلاث الأكبر من الحيوانات البرية: الرخويات، ومفصلية الأرجل، والفقريات على سطح الأرض بطرق مختلفة. تتحرك الرخويات بكفاءة أقل من المجموعات الأخرى. تفرز الحلزونيات والبزاق ممرًّا من المخاط تزحف فوقه، عندما تدفع أجسامها عن طريق القدم العضلية. أما بقية الفقريات ومفصلية الأرجل (الحشرات، والعناكب، والقشريات) فقد طورت طرقًا أسرع للحركة على السطوح. وفي كلتا المجموعتين نرى أن الجسم مرفوع عن الأرض، ويتحرك إلى الأمام عن طريق مجموعة من الزوائد المفصلية، أو الأرجل.

من وظائف الأرجل الدعامة والدفع. لذا كان من الأهمية بمكان ألّا تؤدي حركتها إلى إبعاد نقطة توازن الجسم عن محيط دعم الأرجل للجسم، إلا إذا كانت مدة عدم التوازن قصيرة. وخلافًا لذلك، فإن الحيوان سيسقط. إن الحاجة إلى الاحتفاظ بالثبات يحدد تعاقب حركة الأرجل المتشابهة عند الفقريات ومفصليات الأرجل.

الفرق الرئيس في طبيعة الحركة عند هاتين المجموعتين يعكس الفرق في عدد الأرجل. تمتلك الفقريات أربع أرجل، في حين تمتلك مفصليات الأرجل جميعها ستة أطراف أو أكثر. إن زيادة عدد الأطراف تزيد الاتزان في أثناء الحركة، وكذلك فإنها تحدّ من السرعة القصوى التي يمكن للحيوان بلوغها. إن النمط الأساسي في حركة ذات الأربع أرجل من السلمندر وحتى معظم الثدييات تأخذ الترتيب الآتي: الرجل اليسرى الخلفية- الرجل اليمنى الأمامية- الرجل اليمنى الخلفية- الرجل اليسرى الأمامية. ينتج هذا النظام نمطًا قطريًّا لإيقاع الأرجل. إن أقصى سرعة ركض لذوات الأربع أرجل كعدو الحصان يمكن أن يشمل حالات يكون الحيوان مرتكزًا فيها على رجل واحدة، أو يكون مرتفعًا عن سطح الأرض. وتفسير ذلك أن الثدييات قد حدث لديها تطور وتغير في تركيب الهيكل المحوري والطرفي، ما سمح بالركض عن طريق سلسلة من القفزات إلى الأمام.

إن كثيرًا من الحشرات كالجراد يستخدم القفز إلى الأمام عن طريق أرجله الخلفية القوية. وإن الثدييات كالكنغر، والأرنب، والضفدع هي أيضًا من الحيوانات التي تتحرك بالقفز (الشكل 47-22). إن حيوانات المراعي المفتوحة (السفانا) كالغزلان وباقي حيوانات الرعي تستخدم طريقتي العدو، والقفز إستراتيجية فعالة للهرب من المفترسين.

تستخدم الحيوانات الطائرة الهواء للدعم

تطورت عملية الطيران عند الحيوانات أربع مرات: عند الحشرات، وعند الزواحف المجنحة (زواحف طائرة منقرضة)، وعند الطيور، وعند الخفافيش. تحصل عملية الطيران النشط في هذه المجموعات الأربع بالأسلوب نفسه. تحدث عملية الاندفاع عن طريق الضغط على الهواء إلى أسفل عن طريق الأجنحة. وهذا وحده يولد قوة دفع إلى أعلى كافية لإبقاء الحشرة في الهواء. أما الفقريات، فلكونها أكبر، فإنها تحتاج إلى قوة رفع أكبر تحصل عليها من الأجنحة ذات السطح العلوي الأكثر تحدبًا من سطحها السفلي. إن أي سائل، كالهواء أيضًا، يقلل ضغطها الداخلي كلما زادت سرعة حركتها. لذا، فإن هناك ضغطًا أقل على السطح العلوي للجناح، في حين أن الضغط على السطح السفلي له أكبر. وهذا هو المبدأ نفسه المستخدم في أجنحة الطائرة.

يمكن رفع الأجنحة وخفضها عند الطيور والحشرات عن طريق الانقباض المتبادل للعضلات القابضة (الرافعة) والعضلات الباسطة (الخافضة). وهناك أربع رتب من الحشرات (تشمل الذباب، والبعوض، والدبور، والنحل، والخنافس) تتذبذب أجنحتها بمعدلات تتراوح بين 100 وإلى ما يزيد على 1000 مرة/ ثانية، وهذا أسرع من قدرة الأعصاب على نقل السيالات المتعاقبة.

إن عضلات الطيران في هذه الحشرات غير مرتبطة بالأجنحة كليًّا، بل إنها مرتبطة بالجدار الصلب المحيط بالصدر الذي ينضغط إلى الداخل والخارج بفعل انقباض تلك العضلات. إن هذه العضلات تنقبض بسرعة هائلة؛ لأن انقباض مجموعة من هذه العضلات يؤدي إلى شد مجموعة أخرى حاثًّا إياها على الانقباض دون انتظار وصول سيال عصبي جديد.

أما في الفقريات، فقد ظهر الطيران أولًا قبل نحو مئتي مليون سنة عند الزواحف الطائرة التي تدعى الزواحف المجنحة (الشكل 47-23). وبوصفها مجموعة ناجحة ومتنوعة، تراوحت الزواحف المجنحة في حجمها من أفراد في حجم العصفور الدوري، إلى أفراد في حجم الطائرة المقاتلة. وخلال تلك الفترة اشتركت تلك

الشكل 47-23

تطورت الأجنحة ثلاث مرات عند الحيوانات الفقرية. تمتلك هذه الحيوانات الفقرية المختلفة عظامًا خفيفة وأطرافًا أمامية تحورت إلى أجنحة.

الحيوانات السماء مع الطيور، التي يعتقد علماء الأحافير أنها تطورت من ديناصورات ذات ريش منذ نحو 150 مليون سنة.

الخفافيش، وهي ثدييات طائرة، ظهرت بعد انقراض الزواحف المجنحة. تطير في الليل، ولأنها تطير ليلًا، فإن بإمكان الخفافيش العيش في مخازن على الوفير من الغذاء برفقة القليل من الرفقاء مثل البعوض والحشرات، والعث. تكيفت الخفافيش للنشاط الليلي بتطوير أعضاء حس مميزة تعتمد على رجع الصدى (انظر الفصل الـ 45) بدلًا من اعتمادها على الإبصار. وأثبتت هذه الطريقة فاعليتها، حيث تمثل الخفافيش ربع أنواع الثدييات مجتمعة.

تنتج الحركة عند الحيوانات الكبيرة بشكل رئيس عن طريق الزوائد التي تدفع الوسط المحيط بطريقة ما. في الوسط المائي يشمل ذلك تموج الجسم كاملًا عند سمك الحنكليس، والجزء الخلفي من الجسم عند باقي الأسماك. يمكن للحيوان الطيران، عندما يولّد قوة رفع بسبب الاختلاف في الضغط فوق سطوح الأجنحة وأسفلها.

الشكل 47-22

الحيوانات التي تقفز تستخدم أرجلها الخلفية لدفع جسمها في الهواء. إن العضلات الخلفية القوية لهذا الضفدع مكنته من الانتقال من وضع الانطلاق إلى الوضع الأفقي في مدة 100 ميلي ثانية تقريبًا.

مراجعة المفاهيم

47-1 أنواع الأجهزة الهيكلية

تنتج التغيرات في الحركة بسبب دفع العضلات ضد تركيب داعم.

- الهيكل الهيدروستاتيكي يستخدم انقباض العضلات لإنتاج ضغط ماء داخل جدار الجسم (الشكل 47-1).
- تستخدم قوة النفث في الحركة عن طريق نفث الماء خارج الجسم، كما في قنديل البحر والحبار (الشكل 47-2).
- الهيكل الخارجي يمثل علبة صلبة وقاسية لحماية الجسم. يتخلص الحيوان من هذا الهيكل ليتمكن من النمو، واستخدام القصبة الهوائية للتنفس يحدّ من حجم الجسم (الشكل 47-2).
- الهيكلُ الداخلي للفقريات أنسجةٌ تحتوي فوسفات الكالسيوم، وهو صلب، وقاسٍ، وداخلي. (الشكل 47-3 ب).
- الهيكل عند الفقريات يقسم إلى جزأين: المحوري الذي يمثل محور الجسم، والطرفي الذي يتكون من الأطراف، وما يرتبط في حزام الكتف، وحزام الحوض (الشكل 47-3 ب).

47-2 نظرة فاحصة على العظم

العظم نسيج صلب، ولكنه مرن، وخاص بالحيوانات الفقرية.

- يتطور العظم جنينيًّا بطريقتين مختلفتين، هما: التطور داخل الغشائي، والتطور داخل الغضروفي الأكثر تعقيدًا.
- في حالة تطور العظم داخل الغشائي، يتشكل العظم على هيئة نسيج ضامّ أساسي عن طريق الخلايا بانية العظم والخلايا العظمية، وهذا شائع في تكوين عظام الجمجمة (الشكل 47-4)
- في حالة تطور العظم داخل الغضروفي، تحصل عملية التكلس عميقًا في الجسم ابتداءً من الغشاء الليفي المحيط بالغضروف، الذي يدعى بعد ذلك السمحاق، ويستمر نحو الداخل.
- ينمو العظم طوليًّا وعرضيًّا. ويبقى الغضروف بعد تطور الكردوس ليشكل طبقة عازلة بين سطوح العظم (الشكل 47-5).
- العظم عند الطيور والأسماك غير مزود بالأوعية الدموية، بل إنه غير خلوي كذلك، أما عند باقي الفقريات فالعظم يحتوي نوعين من الخلايا، وهو مزود بأوعية دموية، وأعصاب تمر خلال قنوات هافيرس.
- تشارك ثلاثة أنواع من الخلايا في تكوين العظم، هي: الخلايا بانية العظم التي تبدأ عملية تكوين العظم، وخلايا العظم الناتجة عن النوع السابق المطمور في العظم، والخلايا هادمة العظم التي تمتص العظم.
- يتغير تركيب العظم بحسب الاستعمال، ووَفق القوى المؤثرة في العظم (الشكل 47-6).

47-3 حركة المفاصل والعظام

تحدث حركة الجهاز الهيكلي التي تستجيب لأثر العضلات عند المفاصل، حيث تتقابل العظام.

- ترتبط العضلات مباشرة بالسمحاق الخارجي، وهو نسيج ضامّ كثيف يحيط بالعظم، أو تتصل عن طريق الأوتار التي تربط العضلة بالسمحاق الخارجي.
- هناك ثلاثة أنواع من المفاصل، هي: مفاصل عديمة الحركة (الثابتة) التي توصل بين العظام، ومفاصل قليلة الحركة غنية بنسيج ضام ليفي أو غضروف، وأخيرًا المفاصل حرة الحركة أو المفاصل الزلقة المليئة بسائل يسهل الحركة (الشكل 47-7).
- تمتلك المفاصل المتحركة مجالًا مميزًا من الحركة. تقوم المفاصل من نوع الكرة والمحجر بحركة عامة في الاتجاهات جميعها، أما المفاصل من النوع الرزي فحركتها محدودة، والمفاصل الزلقة تنزلق وتعطي الجسم الثبات والمرونة. وأخيرًا، فإن المفاصل المركبة تسمح بالدوران والانزلاق (الشكل 47-8).
- تعمل العضلات الهيكلية ضمن أزواج متضادة، حيث يكون فعل إحدى العضلات معاكسًا لفعل العضلة الأخرى (الشكل 47-9).

47-4 انقباض العضلات

تحتوي العضلة الهيكلية كثيرًا من الألياف العضلية المكونة من ليفات عضلية محتوية على خيوط عضلية (الشكل 47-10).

- تتميز الليفات العضلية الموجودة في العضلات الهيكلية أو المخططة بموروفولوجية واضحة: يتكون الشريط A من الأكتين والميوسين، في حين يحتوي الشريط I الأكتين، أما الخط Z فموجود على طرفي القطعة العضلية (الشكل 47-11).
- يحصل انقباض العضلة عندما تنزلق خيوط الأكتين والميوسين بالنسبة إلى بعضها، وتُشكَّل جسورٌ عرضيةٌ فيما بينها (الشكل 47-11).
- تتكون الخيوط السميكة من عدد من خيوط الميوسين. ويتألف جزيء الميوسين من وحدتين: منطقة الرأس، وخيط طويل يلتف بشكل حزمة مع غيره من الخيوط الطويلة (الشكل 47-12).
- الميوسين أحد البروتينات الحركية التي تحوّل الطاقة الكيميائية ATP إلى طاقة ميكانيكية عندما يتغير الشكل النهائي لجزيئات الميوسين (الشكل 47-13).
- يتكون كل خيط رفيع من سلسلتين من جزيئات الأكتين الكروية ملتفتين على شكل لولب حلزوني، ومن البروتينات تروبوميوسين وتروبونين (الشكل 47-13).
- يشكل رأس الميوسين جسرًا عرضيًّا مع خيوط الأكتين عندما يتحلل جزيء ATP إلى $ADP + P_i$ (الشكل 47-15).
- يمنع جزيء تروبوميوسن فيزيائيًّا تكوين الجسور العرضية، ويرتبط تروبوميوسين بالأكتين من خلال بروتين آخر هو تروبونين.
- ينظم عمل التروبونين عن طريق أيونات الكالسيوم. ويقوم تربونين المرتبط بالكالسيوم بتحريك تروبوميوسين جانبيًّا ليسمح بتكوين الجسور العرضية (الشكل 47-16).
- يختزن الكالسيوم داخل الشبكة العضلية البلازمية، وانطلاق أستيل كولين من النهايات العصبية يؤدي إلى إزالة استقطاب الغشاء الخلوي للخلية العضلية.
- تنتقل إزالة الاستقطاب إلى داخل الليفة العضلية عن طريق الأنيبيبات المستعرضة، فينطلق الكالسيوم إلى السيتوبلازم، وتدعى هذه العملية مزدوج الاستثارة والانقباض (الشكل 47-18).
- يستطيع الليف العضلي الواحد إنتاج توتر عضلي متغير اعتمادًا على مقدار تكرار التحفيز العصبي. ولكن استجابة العضلة كاملة تعتمد على عدد الألياف (الخلايا) العضلية المستخدمة، وعلى درجة توترها.
- الوحدات الحركية ذات الأحجام المختلفة تتكون من مجموعة من الألياف العضلية تغذيها تفرعات خلية عصبية حركية، إضافة إلى الخلية العصبية الحركية نفسها.
- ينتج الاستنفار انقباضات عضلية أقوى عند زيادة عدد الوحدات الحركية المنشطة وحجمها.
- تشير الومضة العضلية إلى المدة الزمنية بين انقباض العضلة المنبهة وارتخائها. وعملية التجميع هي استجابة تراكمية عندما تضاف الاستجابة الثانية إلى الاستجابة الأولى. وتدخل العضلة في حالة التشنج عندما لا يكون هناك ارتخاء بين عمليات الومضات المتتالية (الشكل 47-19).
- تحتوي العضلات الهيكلية نوعين رئيسين من الألياف العضلية، هما: ذات الومضة البطيئة أو الألياف من النوع I التي تستطيع تحمل النشاط مدة طويلة من الزمن، والنوع الثاني ذات الومضة السريعة أو الألياف من النوع II التي تكيفت للقيام بأنشطة قوية، ولكنها تفتقر إلى التحمل.
- تحصل العضلة المنشطة على الطاقة من خلال أيض الأحماض الدهنية، في حين تحصل العضلة في حالة الراحة على الطاقة من الجلوكوز والجليكوجين.
- يحصل الأعياء عند العضلات بسبب ضعف المقدرة على إنتاج الطاقة الناجم عن الاستمرار في استعمال العضلة.
- التمرين طويل الأمد لا يزيد من حجم العضلة، ولكن ما يزيد حجم العضلة هو التمرين عالي الكثافة مع وجود المقاومة.

47-5 أنماط حركات الحيوان

تُظهر الحيوانات أشكالًا عدة من آليات الدفع التي يحفزها، ويسيطر عليها الجهاز العصبي.

- في الحيوانات الكبيرة، يكون الانتقال طرفيًّا عن طريق تموجات الزوائد، أو محوريًّا عن طريق التموجات أو الأمواج الدودية (الشكل 47-21).
- أنماط الحركة على اليابسة: تندفع الرخويات عبر مسار مخاطي عن طريق القدم العضلي. في حين تمشي الحيوانات الأخرى أو تقفز عند دفعها القدم ضد الأرض، وتطير أخرى عن طريق إنتاج قوة رفع ناتجة عن الفرق في الضغط على سطحي الجناح.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. يختلف الهيكل الخارجي والداخلي فيما يأتي:
   أ. الهيكل الخارجي صلب، أما الداخلي فهو مرن.
   ب. الهياكل الداخلية موجودة فقط عند الفقريات.
   جـ. تتكون الهياكل الخارجية من الكالسيوم، أما الهياكل الداخلية فمبنية من الكايتين.
   د. الهياكل الخارجية تقع خارج أنسجة طرية، في حين أن الهياكل الخارجية تقع داخل الجسم.
2. تستخدم الديدان واللافقريات البحرية هيكلًا هيدروستاتيكيًّا للحركة، حيث:
   أ. تمتلئ عظامها بالماء الذي يعطي الهيكل وزنه.
   ب. ينتج التغير في تركيب الجسم عن انقباض العضلات التي تضغط على سوائل الجسم.
   جـ. تحتوي العضلات فجوات مائية تعطي تركيبًا داخليًّا قاسيًا عندما تمتلئ بالماء.
   د. يشير المصطلح هيدروستاتيكي إلى الوسط الرطب. وتنتج الحركة بطريقة تشبه مفصليات الأرجل.
3. لديك صورة أشعة X لشخصين. ربيع، حامل أثقال وكمال أجسام مدة 30 عامًا، أما بشير فعاش معظم حياته جالسًا. تتوقع الفرق بين صورتي X لكليهما:
   أ. لا فرق؛ يمتلك الاثنان عظامًا أسمك من الأشخاص الأصغر سنًّا بسبب النمو الطبيعي مع الزمن.
   ب. لا فرق؛ فطريقة المعيشة لا تؤثر في كثافة العظم.
   جـ. ربيع، سيكون لديه عظام أسمك بسبب إعادة التشكيل الناتجة عن الضغط الفيزيائي.
   د. عظام بشير أكثر سماكة؛ لأن العظم يتراكم مثل الدهن بسبب بقائه جالسًا.
4. ينتج العظم عن طريق واحدة من طريقتين اعتمادًا على الهيكل الأساسي. الزوج الذي يصف هذه الميكانيكية بشكل صحيح مما يأتي هو:
   أ . داخل غشائي، وخارج غشائي.
   ب. داخلي غضروفي، وخارجي غضروفي.
   جـ. خارج غشائي، وخارج غضروفي.
   د. داخلي غضروفي، وداخل غشائي.
5. الجملة التي تمثل أفضل وصف لميكانيكية الخيوط المنزلقة في انقباض العضلة هي:
   أ. لا تقصر خيوط الأكتين والميوسين، ولكنها تنزلق خلف بعضها.
   ب. تقصر خيوط الأكتين والميوسين، وتنزلق خلف بعضها.
   جـ. عندما تنزلق الخيوط خلف بعضها، تقصر خيوط الأكتين دون خيوط الميوسين.
   د. عندما تنزلق الخيوط خلف بعضها، تقصر خيوط الميوسين دون خيوط الأكتين.
6. تم التعرف إلى مرض يتعلق بتخزين أيونات الكالسيوم في الجرذ. يؤثر عدم المقدرة على تخزين الكالسيوم في انقباض العضلة، حيث:
   أ. لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتروبوميوسين، وهذا يسمح لتروبونين بالحركة وكشف مواقع ارتباط الجسور العرضية.
   ب. لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتروبونين، وهذا يسمح لتروبوميوسين بالحركة وكشف مواقع ارتباط الجسور العرضية.
   جـ. لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتروبوميوسين، وهذا يسمح لتروبونين بتحرير ATP.
   د. لن تتمكن أيونات الكالسيوم من الارتباط بتروبونين، وهذا يسمح لتروبوميوسين بتحرير ATP.
7. تُنشِّط الخلايا العصبية الحركية انقباض العضلة من خلال تحرير:
   أ. أيونات الكالسيوم. ب. ATP.
   جـ. أسيتل كولين. د. الهرمونات.
8. واحدة من الجمل الآتية حول الأيض عند العضلة غير صحيحة:
   أ. تحصل العضلات الهيكلية على الطاقة في أثناء الارتخاء من جليكوجين العضلات وجلوكوز الدم.
   ب. يتكون ATP بسرعة من اتحاد ADP مع الفوسفات المستمد من فوسفات الكرياتين.
   جـ. تتناسب شدة التمرين مع المعدل الأعلى لاستهلاك الأكسجين.
   د. تحتاج ATP إلى ضخ أيونات الكالسيوم ثانية إلى داخل الشبكة العضلية البلازمية.
9. إذا أردت أن تدرس استخدام ATP خلال دورة انقباض واحدة داخل الخلية العضلية، فإن العملية التي تستخدمها هي:
   أ. التجميع. ب. الومضة العضلية.
   جـ. ظاهرة الدرج. د. التشنج العضلي.
10. الترتيب الصحيح للأحداث الآتية:
    1. انسياب أيونات الكالسيوم من الشبكة العضلية البلازمية.
    2. ارتباط ميوسين بأكتين.
    3. وصول السيال العصبي من الخلية العصبية.
    4. ارتباط أيونات الكالسيوم بتروبونين هو:
    أ. 1، 2، 3، 4. ب. 3، 1، 2، 4.
    جـ. 2، 4، 3، 1. د. 3، 1، 4، 2.
11. تحرك العضلات يدك في الهواء بـ:
    أ. الانقباض. ب. الارتباط بعظمتين عبر مفصل.
    جـ. الجاذبية. د. أ + ب.
12. الذي يسمح للحيوان بالطيران هو الفرق في:
    أ. الجاذبية. ب. الرطوبة.
    جـ. الضغط. د. الحرارة.
13. تستمر خلايا العظم حية داخل العظم بسبب:
    أ. تكوّن العظم من خلايا ميتة أو ساكنة فقط.
    ب. وجود قنوات هافيرس في العظم، التي تحتوي أوعية دموية تزود خلايا العظم بما تحتاج إليه من مواد.
    جـ. امتداد زوائد من أغشية خلايا العظم؛ لتساعدها على تبادل المواد.
    د. أن العظم مجوف من الداخل، والضغط المنخفض هناك يسحب السوائل من الدم؛ ليغذي خلايا العظم.

أسئلة تحدٍّ

1. تريدُ تصميم مركبة لاستكشاف الفضاء لاستخدامها على كوكب جاذبيته أعلى من جاذبية الأرض. فإذا خيِّرت بين نظام هيدروستاتيكي أو هيكل خلوي. فماذا تختار؟ لماذا؟
2. تبدأُ الركض بأسرع ما تستطيع. بعد ذلك تخفض السرعة إلى مستوى يمكن تحمله. كيف يحصل التحول في استهلاك مصادر الطاقة في العضلة خلال عملية التحول تلك؟ لماذا؟
3. يعمل غاز الأعصاب مثيل فسفونو حمض الفلوريديك (سارين) على تثبيط الأنزيم أسيتل كولين إستيريز، الضروري لتحطيم أسيتل كولين. اعتمادًا على هذه المعلومة، ما مدى أثر هذا الغاز في عمل الأعصاب؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

الفصل 48

الجهاز الهضمي
The Digestive System

موجز المفاهيم

48-1 أنواع أجهزة الهضم
- *الأجهزة الهضمية في اللافقريات هي أكياس أو أنابيب.*
- *الأجهزة الهضمية في الفقريات تحتوي على تراكيب مُتخصِّصة بحسب طبيعة الغذاء.*

48-2 الفم والأسنان: التقاط الغذاء ومُعالجة المقادير الكبيرة
- *تكيَّفت أسنان الفقريات بحسب طبيعة غذائها.*
- *الفم هو حجرة البلع وبداية الهضم.*

48-3 المريء والمعدة: بداية الهضم
- *الانقباضات العضلية في المريء تدفع الغذاء إلى المعدة.*
- *المعدة هي "محطَّة تجميع وتخزين" تحطّم الغذاء باستخدام الأحماض.*

48-4 الأمعاء الدَّقيقة: التَّحطيم (الهضم) والامتصاص
- *تركيب الأمعاء الدَّقيقة مُصمم لهضم المواد الغذائية وامتصاصها.*
- *تُفرز الأعضاء المُساعدة (الغُدد المُلحقة) الأنزيمات في الأمعاء الدَّقيقة.*
- *تذهب المواد الغذائية المُمتصة إلى الشُّعيرات الدَّموية أو الشعيرات الليمفية.*

مقدّمة

تستطيع النباتات والمخلوقات الحية الأخرى القادرة على عمل البناء الضوئي إنتاج الجُزيئات العضوية التي تحتاج إليها من مركبات غير عضوية. لهذا، تُدعى مخلوقات ذاتية التَّغذية، أو ذاتية الإمداد. تُعدّ الحيوانات، مثل السنجاب الأمريكي الظاهر في الصورة، مخلوقات غير ذاتية التَّغذية: يجب على هذه المخلوقات أن تستهلك الجزيئات العضوية الموجودة في مخلوقات حية أخرى. ويجب على الجزيئات التي تتغذى عليها المخلوقات غير ذاتية التَّغذية أن تكون قابلة للهضم إلى جزيئات صغيرة؛ لكي تتمكن هذه المخلوقات من امتصاصها إلى داخل أجسامها. عندما تدخل نواتج الهضم إلى داخل الجسم، يستخدمها المخلوق لإنتاج الطاقة من خلال عملية التَّنفس الخلوي، أو تُستخدم لبناء جزيئات كبيرة تُشكل أنسجته. في هذا الفصل، سيتمُّ التركيز على عملية الهضم في الحيوانات.

48-5 الأمعاء الغليظة: التَّخلُّص من الفضلات

48-6 الاختلافات في الجهاز الهضمي للفقريات
- *المُجترات تُعيد مضغ الغذاء المُجّتر.*
- *تمتلك آكلات الأعشاب الأخرى إستراتيجية بديلةً للهضم.*

48-7 التَّنظيم العصبي والهرموني للجهاز الهضمي

48-8 وظائف الأعضاء المُساعدة (الغُدد المُلحقة)
- *يُعدِّل الكبد بعض المواد الكيميائية للحفاظ على الاتزان الدَّاخلي.*
- *المُحافظة على تركيز جلوكوز الدَّم بفعل الأنسولين والجلوكاجون.*

48-9 طاقة الغذاء، وإنفاق الطَّاقة، والمواد الغذائية الضرورية
- *الإجهاد يزيد من مُعدَّل الأيض.*
- *تناول الغذاء يتحكم فيه الجهاز العصبي والغُدد الصّماء.*
- *المواد الغذائية الأساسية هي الأغذية التي لا يستطيع الجسم تصنيعها.*

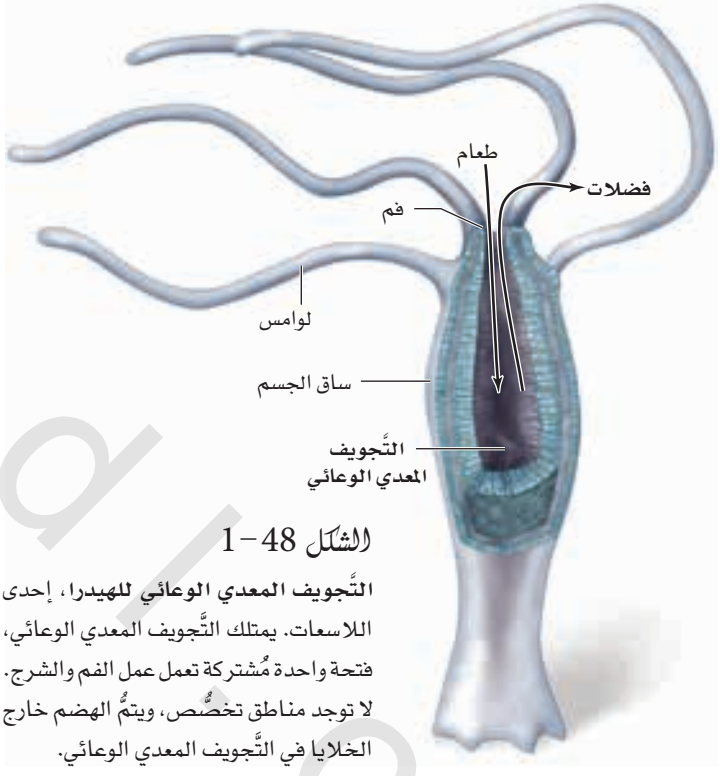
openkatori.com

1-48 أنواع أجهزة الهضم

تُقسَّم المخلوقات غير ذاتية التَّغذية إلى ثلاث مجموعات اعتمادًا على مصدر غذائها. تُسمّى الحيوانات التي تعتمد في غذائها على النباتات عاشبة التغذية أو **عواشب Herbivores**؛ ومن الأمثلة الشائعة عليها الحلزونات الآكلة للطّحالب، والحشرات الماصّة للعُصارة النَّباتية، والفقريات مثل الأبقار، والخيول، والأرانب، وعصافير الدَّوري. الحيوانات التي تعتمد في غذائها على حيوانات أخرى، مثل السَّلطعونات، والحبار، وكثير من الحشرات، والقطط، والنسور، وسمك السلمون المرقط، والضفادع، تُسمّى لاحمة التغذية أو **لواحم Carnivores**. أما الحيوانات التي تعتمد في غذائها على نباتات وحيوانات أُخرى، فتعد **خليطة التغذية Omnivores**. ومن الأمثلة عليها: الإنسان، والخنازير، والدّببة، والغربان.

الأجهزة الهضمية في اللافقريات هي أكياس أو أنابيب

تهضم المخلوقات وحيدة الخلية والإسفنجيات طعامها داخل الخلايا. وتهضم حيوانات أخرى متعددة الخلايا طعامها خارج الخلايا داخل تجويف هضمي. في هذه الحالة، تُطلق الأنزيمات الهاضمة إلى داخل تجويف يمتد إلى البيئة الخارجية للحيوان. في اللواسع والديدان المُفلطحة مثل البلاناريا، يمتلك التَّجويف الهضمي فتحة واحدة فقط تعمل عمل الفم والشرج (انظر الفصل الـ 33). لا يوجد تخصُّص في هذا النَّوع من الجهاز الهضمي، الذي يُسمّى التَّجويف المعدي الوعائي *Gastrovascular cavity*، حيث إنَّ كل خلية مُعرَّضة لمراحل هضم الغذاء جميعها (الشكل 48-1).



الشكل 48-1

التَّجويف المعدي الوعائي للهيدرا، إحدى اللاسعات. يمتلك التَّجويف المعدي الوعائي، فتحة واحدة مُشتركة تعمل عمل الفم والشرج. لا توجد مناطق تخصُّص، ويتمُّ الهضم خارج الخلايا في التَّجويف المعدي الوعائي.

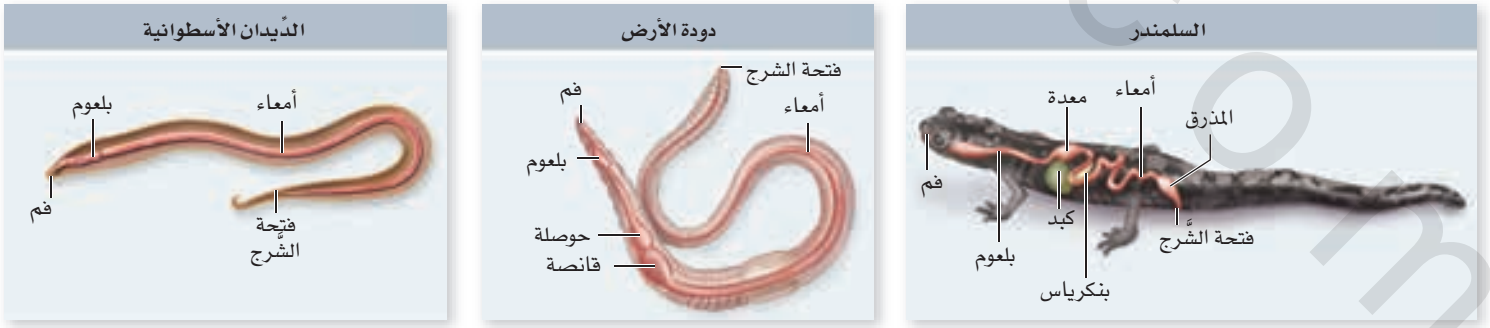
يحدث التَّخصص فقط عندما تمتلك القناة الهضمية فمًا وفتحة شرج مُنفصلتين، ولهذا يتحرك الغذاء في اتجاه واحد. إنَّ أكثر القنوات الهضمية بدائية تُلاحظ في الدِّيدان الأسطوانية (شعبة الديدان الأسطوانية)، حيثُ تكون القناة الهضمية على شكل أنبوب مُحاط بغشاء طلائي. تمتلك ديدان الأرض (شعبة الدِّيدان الحلقية) قناةً هضمية مُتخصِّصة في مناطق مُختلفة لابتلاع الغذاء، وتخزينه، وتجزئته، وهضمه، وامتصاصه. مُعظم المجموعات الحيوانية الأكثر تعقيدًا ومن ضمنها الفقريات جميعها، لها تخصُّصات مُماثلة (الشكل 48-2).

إنَّ الغذاء المهضوم يُمكن أن يُخزَّن في أماكن مُتخصّصة في القناة الهضمية، أو أن يتعرَّض في البداية إلى تجزئة فيزيائية. تحصل عملية التَّجزئة من خلال عملية المضغ باستخدام الأسنان (تُوجد في فم كثير من الفقريات) أو يُطحن الغذاء عن طريق الحصى (في القانصة لديدان الأرض والطيور). بعد ذلك، يتمُّ الهضم الكيميائي، بحيث تُحطَّم جزيئات الغذاء الكبيرة مثل السكريات المُتعدِّدة وثنائية التَّسكر، والدُّهون، والبروتينات إلى تحت وحدات بنائية صغيرة.

يتضمَّن الهضم الكيميائي تفاعلات التَّحلُّل المائي التي تُحرر تحت الوحدات البنائية- في المقام الأول إلى سكريات أحادية التَّسكر، وأحماض أمينية، وأحماض دُهنية - من الغذاء. تمرُّ نواتج الهضم الكيميائي هذه عبر النَّسيج الطلائي المُبطِّن للقناة الهضمية إلى الدَّم، في عملية تُسمّى الامتصاص *Absorption*. لا يستطيع الحيوان استخدام ما تبقى من جزيئات الغذاء التي لم يحدث لها امتصاص. فهذه الفضلات يتمُّ إخراجها على شكل براز من خلال فتحة الشَّرج.

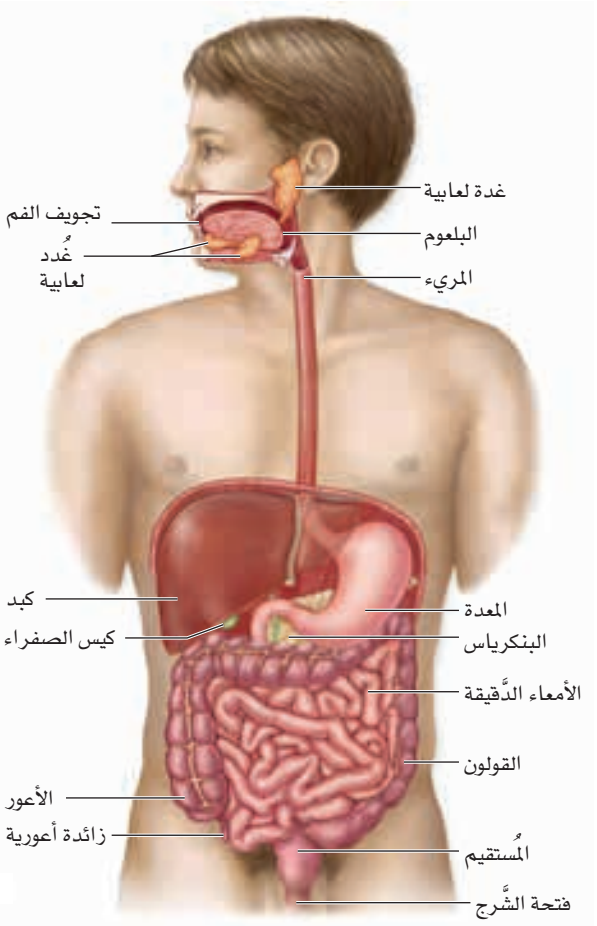
الأجهزة الهضمية في الفقريات تحتوي على تراكيب متخصصة بحسب طبيعة الغذاء

يتكوَّن الجهاز الهضمي في الإنسان والفقريات الأخرى من قناة معدية معوية أنبوبية، وأعضاء هضمية مُساعدة (الشكل 48-3).



الشكل 48-2

الجهاز الهضمي أحادي الاتجاه في الدِّيدان الأسطوانية، وديدان الأرض، والفقريات. إنَّ الحركة في اتجاه واحد في القناة الهضمية يسمح لمناطق مُختلفة من القناة أن تكون مُتخصِّصة لتقوم بوظائف مُختلفة.



الشكل 48–3

الجهاز الهضمي في الإنسان. يتكوَّن الجهاز الهضمي في الإنسان من: تجويف الفم، والمريء، والمعدة، والأمعاء الدَّقيقة، والأمعاء الغليظة، والمُستقيم، وفتحة الشَّرج؛ وتساعده الأعضاء المُساعدة.

نظرة شاملة للقناة الهضمية

تبدأ القناة المعدية المعوية بالفم والبلعوم، الذي يعدّ ممرًّا مُشتركًا لتجويف الفم والتَّجويف التَّنفسي. يُؤدي البلعوم إلى المريء، وهو أنبوب عضلي يُوصل الغذاء إلى المعدة التي يحدث بها هضم تمهيدي.

ينتقل الغذاء من المعدة إلى الأمعاء الدَّقيقة، وهناك تقوم مجموعة من الأنزيمات الهاضمة بإكمال عملية الهضم. يتمُّ في الأمعاء الدَّقيقة امتصاص نواتج الهضم، والمعادن، ومُعظم الماء إلى مجرى الدَّم. وما تبقى يُفرَّغ في الأمعاء الغليظة، حيثُ يُمتصّ ما تبقَّى من الماء والمعادن.

في معظم الفقريات من غير الثدييات، تخرج الفضلات من الأمعاء الغليظة إلى تجويف يُدعى المذرق (المجمع) (انظر الشكل 48-2)، الذي يستقبل أيضًا نواتج الجهاز البولي والتَّناسلي. في الثدييات، تنفصل نواتج الجهازين التَّناسلي والبولي عن المادة البُرازية الموجودة في الأمعاء الغليظة؛ تدخل المادة البُرازية إلى المُستقيم، ثم تُطرد من خلال فتحة الشَّرج.

تتضمَّن الأعضاء الهضمية المُساعدة الكبد الذي يُفرز العصارة الصفراء *Bile* (محلول أخضر اللَّون يعمل على استحلاب الدُّهون)، وكيس الصفراء أو المرارة التي تُخزِّن، وتُركِّز العُصارة الصَّفراء، والبنكرياس. يُفرز البنكرياس العصارة الهاضمة البنكرياسية *Pancreatic juice*، التي تحتوي على الأنزيمات الهاضمة والبيكربونات المُنظِّمة لدرجة الأحماضة. تُفرز العُصارة الهاضمة البنكرياسية والعصارة الصفراء في الجزء الأول من الأمعاء الدَّقيقة، الذي يُدعى (الاثنا عشر) حيثُ تقوم بالمُساعدة في عملية الهضم.

الأنسجة المُكوِّنة للقناة الهضمية

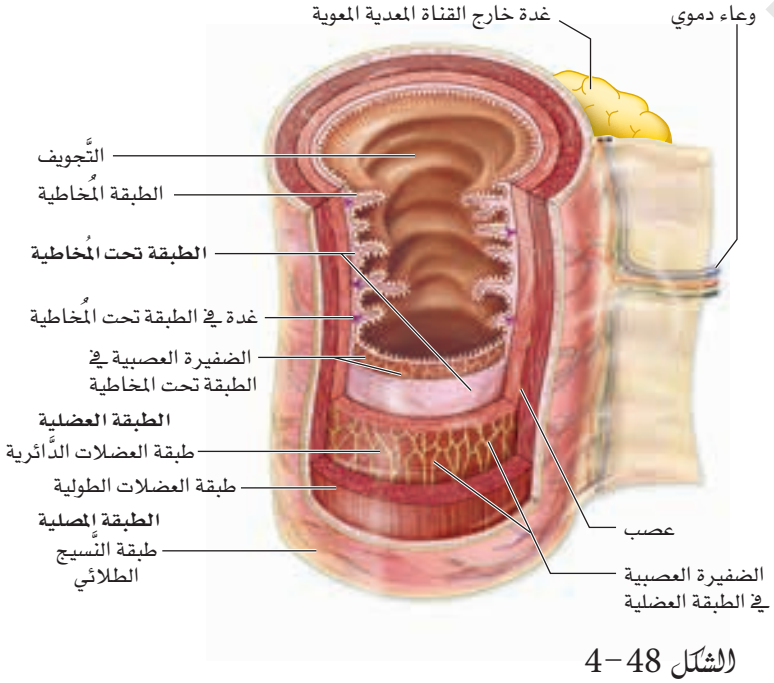
تتكوَّن القناة المعدية المعوية الأنبوبية في الفقريات من تركيب مميز ذي طبقات (الشكل 48-4). الطَّبقة الدَّاخلية هي **الطبقة المُخاطية Mucosa**، وهي طبقة من النَّسيج الطلائي تُبطِّن القناة من الدَّاخل، أو **التَّجويف الداخلي Lumen**، للقناة. الطبقة التي تليها، وتُصنع من النَّسيج الضّام، تُسمّى **الطبقة تحت المُخاطية Submucosa**.

توجد **الطبقة العضلية Muscularis** إلى الخارج من الطبقة تحت المُخاطية، وهي تتكوَّن من طبقتين من العضلات الملساء. تترتَّب الطبقة الدَّاخلية بشكل دائري، والخارجية بشكل طولي. يُغطي السَّطح الخارجي للقناة طبقة طلائية أخرى تُدعى **الطبقة المصلية Serosa**. وتندس شبكات عصبية على شكل ظفائر *Plexuses* بين الخلايا العضلية، وفي الطبقة تحت المُخاطية لتقوم بتنظيم نشاط القناة المعدية المعوية.

الاختلافات في تركيب القناة الهضمية

بشكل عام، تمتلك آكلات اللحوم أمعاء أقصر بالنسبة إلى أحجامها من آكلات الأعشاب. إنَّ قصر الأمعاء في آكلات اللحوم مُلائم لها، لكن آكلات الأعشاب تبتلع كميات كبيرة من السليلوز النَّباتي الذي يُقاوم الهضم. ولذا، تمتلك هذه الحيوانات أمعاء دقيقة، طويلة وملتوية.

إضافة إلى ذلك، يمتلك نوع من أنواع الثدييات يُسمى **المُجترات Ruminants** (مثل الأبقار) التي تستهلك الأعشاب ونباتات أخرى، حُجرات قبل المعدة، حيثُ يتمُّ فيها هضم السليلوز باستخدام البكتيريا. تمتلك آكلات أعشاب أخرى، مثل



الشكل 48–4

طبقات القناة المعدية المعوية. تحتوي الطَّبقة المُخاطية على البطانة الطلائية؛ وتتكوَّن الطبقة تحت المُخاطية من نسيج ضام؛ وتتكوَّن الطبقة العضلية من عضلات ملساء. تُفرز الغُدد المواد عن طريق قنوات مُباشرة إلى مناطق مُختلفة من القناة.

الأرانب والخيول، بكتيريا هاضمة للسليلوز في كيس يُدعى **الأعور Cecum** يقع عند التقاء الأمعاء الدَّقيقة والغليظة. وسوف تُناقش الاختلافات في الأجهزة الهضمية للفقريات في الجزء 48-6.

فيما تبقى من هذا الفصل، سنناقش تفاصيل تركيب الجهاز الهضمي ووظيفته في الفقريات. سنختم هذا الفصل بمُناقشة المواد الغذائية الضَّرورية للفقريات.

تهضم مُعظم الحيوانات الغذاء خارج خلاياها. تسمح القناة الهضمية، التي تنقل الغذاء في اتجاه واحد، وتمتلك مناطق مُتخصّصة لوظائف مُختلفة، بابتلاع الغذاء، وبتَّجزئته فيزيائيًا، وبالهضم الكيميائي، والامتصاص. يتكوَّن الجهاز الهضمي في الفقريات من قناة معدية معوية مُكوَّنة من عدد من الطبقات النَّسيجية، ويحتوي على مجموعة من الأعضاء المُساعدة. تمتلك الفقريات تكيُّفات في القناة الهضمية تهيِّئُها لنوع الغذاء المُتناول، وتُساعدها على هضمه.

48-2 الفم والأسنان: التقاط الغذاء ومُعالجة المقادير الكبيرة

تعكس تخصُّصات الجهاز الهضمي في الفقريات المُختلفة طريقة معيشتها. فالأسماك مثلًا تمتلك **بلعومًا Pharynx** كبيرًا يحتوي على فتحات خيشومية، في حين تحتوي الفقريات التي تتنفَّس الهواء مُباشرة بلعومًا أصغر بكثير. تمتلك كثير من الفقريات الأسنان (الشكل 48-5)، التي تستخدمُها لعملية المضغ *Mastication*، التي تُحطِّم الغذاء إلى جُزيئات صغيرة، وتمزجه مع إفرازات سائلة.

تُحطِّم الطُّيور، وهي عديمة الأسنان، الغذاء في معدتها المُكوَّنة من حجرتين (الشكل 48-6). واحدة من هذه الحُجرات، تُسمّى القانصة *Gizzard*، حيث تمتزج مجموعة من الحصى يبتلعها الطائر، مع الغذاء بقوة عن طريق فعل عضلي. يُساعد هذا على طحن البذور وكثير من المواد النَّباتية الصلبة إلى قطع صغيرة يستطيع الطائر هضمها بسهولة.

الشكل 48-6

القناة الهضمية لدّى الطُّيور. لا تمتلك الطيور أسنانًا إلا أنَّها تمتلك قانصة تعمل على تكسير الغذاء وتحطيمه. تبتلع الطُّيور حُبيبات حصى قاسية تستقر في القانصة التي تطحن الغذاء قبل أن يمر في الأمعاء. يُخزَّن الغذاء في الحوصلة.

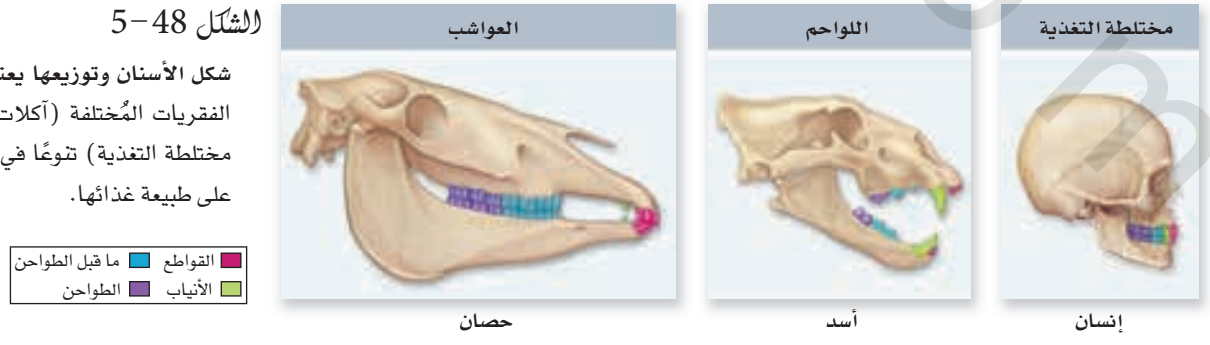
تكيَّفت أسنان الفقريات بحسب طبيعة غذائها

تمتلك الثدييات آكلة اللحوم أسنانًا حادة تفتقر إلى السطوح المستوية الطَّاحنة. إنَّ مثل هذه الأسنان قد تكيَّفت لتقطيع الغذاء وتمزيقه، حيثُ عادةً ما تقوم آكلات اللحوم بتمزيق الفريسة إلى قطع، ولا تحتاج إلى مضغها؛ لأنها تمتلك أنزيمات هاضمة قادرة على العمل بشكل مُباشر على الخلايا الحيوانية. بالمُقارنة، تمتلك آكلة الأعشاب أسنانًا كبيرة مُسطَّحة مُلائمة لعملية طحن الأنسجة النباتية، بحيث تُساعدها على سحق السليلوز المُكوِّن للجُدران الخلوية في الأنسجة النَّباتية، قبل أن تقوم البكتيريا الموجودة في المعدة الأولى أو في الأعور بهضمها. هذه الحيوانات لها أسنان مسطحة كبيرة وذات نتوءات معقدة مناسبة تمامًا للطحن.

تخصَّصت أسنان الإنسان في تناول الغذاء الحيواني والنَّباتي. حيث يُعدّ الإنسان بشكل بسيط، آكل لحوم في النَّاحية الأمامية للفم، وآكل أعشاب في الخلف (انظر الشكل 48-5). الأسنان الأربع الأمامية في الفك السفلي والعلوي هي قواطع حادة، ذات شكل إزميلي، وتستخدمها لعملية العض والتَّقطيع. على كل جانب من جانبي القواطع هناك أسنان مُدبَّبة، تُسمَّى الأنياب، تُستخدم لتمزيق الغذاء. خلف الأنياب، هناك اثنان من الأضراس الأمامية وثلاثة من الأضراس الخلفية، تمتلك جميعها سطوحًا مُستوية لتكسير الغذاء وطحنه (الشكل 48-7). يمتلك الأطفال 20 سنًّا من الأسنان المُتساقطة، لكنها تُفقد في مرحلة الطُّفولة، ويُستبدل بها 32 من أسنان البلوغ.

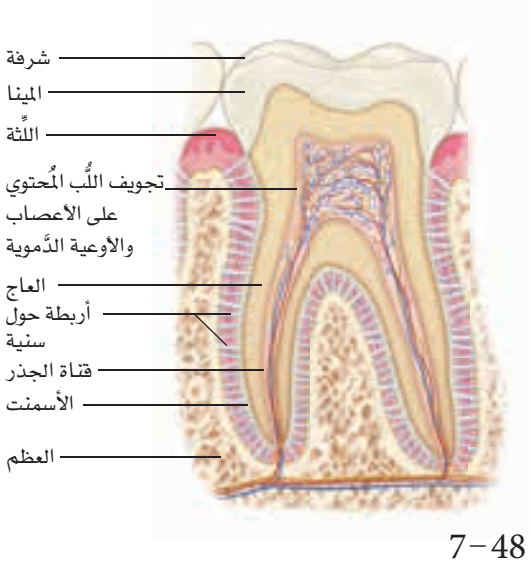
الفم هو حجرة البلع وبداية الهضم

يمزج اللِّسان في داخل الفم الغذاء بمحلول مُخاطي يُسمّى **اللُّعاب Saliva**. عند الإنسان، هناك ثلاثة أزواج من الغُدد اللعابية تفرز اللعاب في الفم من خلال قنوات موجودة في البطانة المُخاطية للفم. يرطّب اللُّعاب الغذاء، ويُساعد على مروره، بحيث يكون أسهل ابتلاعًا، ولا يخدش الأنسجة التي يمر بها في طريقه خلال المريء.



الشكل 48-5

شكل الأسنان وتوزيعها يعتمد على طبيعة الغذاء. طوَّرت الفقريات المُختلفة (آكلات الأعشاب، وآكلات اللحوم، أو مختلطة التغذية) تنوعًا في شكل أسنانها وتوزيعها اعتمادًا على طبيعة غذائها.



الشكل 48–7

تركيب السِّن في الإنسان. يمتلك الإنسان أسنانًا تُشبه أسنان آكلات اللحوم في مُقدمة الفم، وأسنانًا تُشبه أسنان آكلات الأعشاب في مؤخرته. تحتوي كل سن على أعصاب وأوعية دموية في تجويف اللب، ولهذا، فإنَّه يتَّصف بالحياة. يُعدّ المينا الصَّلب السَّطح الحقيقي للهضم، وهو يُغطِّي العاج اللَّين الذي يُشكِّل جسم السِّن.

يحتوي اللُّعاب أيضًا على أنزيم مُحلِّل هو **أنزيم أميليز اللعابي Salivary amylase**، الذي يبدأ عملية تحطيم النَّشا عديد التَّسكر إلى المالتوز ثُنائي التَّسكر. عادةً ما يكون هذا الهضم محدودًا في الإنسان؛ لأنَّ مُعظم الأشخاص لا يمضغون الطعام ساعات طويلة.

تنبيه إفراز اللُّعاب

يتحكم الجهاز العصبي في إفراز الغُدد اللعابية، حيث يحافظ في الإنسان على إفراز ما يُقارب نصف ملليلتر في كل دقيقة، عندما يكون الفم خاليًا من الغذاء. هذا الاستمرار في الإفراز يُحافظ على رطوبة الفم.

يُحفز وجود الغذاء في الفم على زيادة الإفراز من الغُدد اللُّعابية. تُرسل براعم الذَّوق والأعصاب الشَّمية إشارات عصبية إلى الدِّماغ، فيستجيب لها بدوره بتنبيه الغدد اللُّعابية للإفراز (انظر الفصل الـ 45). تُعدّ المحاليل الحمضية أكثر المُؤثِّرات قوةً لزيادة مُعدَّل الإفراز؛ فمثلًا، تقوم عصارة الليمون بزيادة مُعدَّل الإفراز ثمانية أضعاف. إن رؤية الطعام أو سماعه، أو شمّه تحفز إفرازات الغُدد اللُّعابية في الكلاب بشكل كبير، لكن مجرد التَّفكير أو التَّحدث عن الطعام عند الإنسان قد يسبب زيادة إفرازات الغُدة اللُّعابية.

البلع

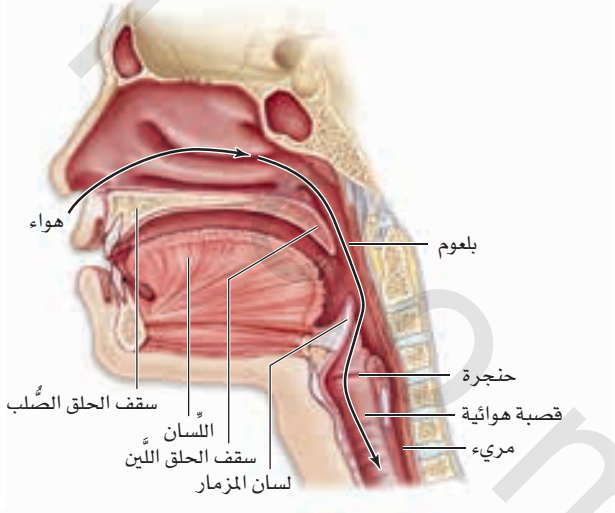
يبدأ البلع بحركات إرادية، ويستمر بعد ذلك تحت سيطرة غير إرادية. عندما يصبح الطعام جاهزًا للبلع، يدفعه اللسان إلى المنطقة الخلفية من الفم. في الثدييات، تبدأ عملية البلع عندما يقوم سقف الحلق بالارتفاع إلى الأعلى، ضاغطًا على الجدار الخلفي للبلعوم (الشكل 48–8). يعمل ارتفاع سقف الحلق على إغلاق تام للتَّجويف الأنفي، ومن ثم يمنع الغذاء من المرور فيه. إنَّ الضغط على البلعوم يُولِّد رد فعل آلي، واستجابة غير إرادية، تُدعى **رد فعل البلع Swallowing reflex**، وهي عملية لا يمكن إيقافها حالما تبدأ.

ترسل الأعصاب في جدار البلعوم إشارات عصبية إلى مركز البلع في الدِّماغ. استجابة لذلك، تحفز إشارات كهربائية في الأعصاب الحركية انقباض العضلات وارتفاع **الحنجرة Larynx** (صندوق الصوت). وهذا بدوره يدفع **فتحة المزمار Glottis**، وهي الفتحة من الحنجرة نحو القصبة الهوائية، نحو طية من النسيج تُسمَّى **لسان المزمار Epiglottis**. يدفع هذا الفعل الغذاء في اتجاه المريء، بدلًا من الممر التَّنفسي.

في كثير من الفقريات، يتجزَّأ الغذاء المُبتلع من خلال تمزيقه وطحنه باستخدام الأسنان. في الطُّيور، يتمُّ ذلك من خلال طحن الغذاء في القانصة باستخدام الحصى. يُحفِّز طعم الغذاء ورائحته إفراز اللُّعاب الذي يُسهِّل انزلاق الغذاء. يُحفِّز هذا أيضًا استجابة ابتلاع الغذاء، حيث يبتلع الغذاء الممزوج مع اللعاب، ويدخل المريء.

1. يُغلق سقف الحلق اللَّين التَّجويف التَّنفسي، عندما يندفع الغذاء نحو مؤخرة الفم.

2. خلال عملية البلع، ترتفع الحنجرة، وتُغلق عن طريق لسان المزمار. هذا الفعل يدفع لقمة (مُضغة) الغذاء إلى المريء، ويمنعها من دخول القصبة الهوائية. بعد أن تدخل المضغة إلى المريء تعود الحنجرة إلى الارتخاء والرُّجوع إلى مكانها.



الشكل 48–8

آليات البلع. مقطع عرضي خلال الرَّأس والحلق يُبيِّن الأجزاء التي تُشارك في عملية البلع (يسار). خلال عملية البلع (اليمين)، يدفع اللِّسان سقف الحلق الصُّلب إلى الأعلى، فيُغلق سقف الحلق اللَّين التَّجويف التَّنفسي (الأنفي). يُؤدي ارتفاع الحنجرة إلى إغلاق القصبة الهوائية عن طريق لسان المزمار، وهذا يمنع مرور الغذاء إلى الممرات الهوائية.

3-48 المريء والمعدة: بداية الهضم

يدخل الغذاء المُبتلع إلى داخل أنبوب عضلي يُسمَّى المريء، يربط بين البلعوم والمعدة. يدفع نشاط المريء مُضغة الغذاء، أو **اللُّقمة الغذائية Bolus**، إلى الأمام باستخدام العضلات. يُخزَّن الغذاء في المعدة، وتبدأ عملية الهضم الأولية.

الانقباضات العضلية في المريء تدفع الغذاء إلى المعدة

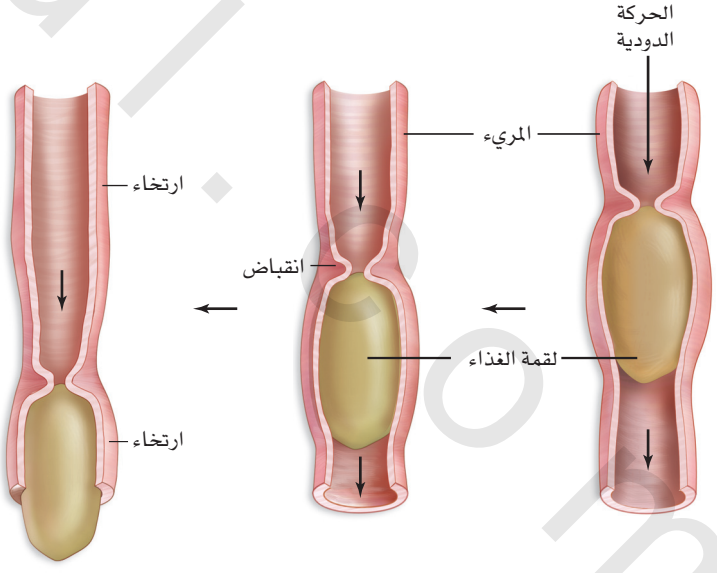
في الإنسان البالغ، يبلغ طول **المريء Esophagus** نحو 25 سم؛ يتضمَّن الثلث الأول منه عضلات هيكلية إرادية تتحكَّم في عملية البلع، في حين يحتوي الثُّلثان المُتبقيان على عضلات ملساء غير إرادية. يُنبه مركز البلع أمواجًا مُتعاقبة من الانقباضات تتم في اتجاه واحد، وتدفع بدورها الغذاء على طول المريء إلى المعدة. تُسمَّى هذه الأمواج المُنتظمة من الانقباضات العضلية **الحركة الدُّودية Peristalsis** (الشكل 48-9)؛ تُمكِّن هذه الحركة الإنسان والفقريات الأخرى من ابتلاع الغذاء، حتى لو كان الرأس إلى الأسفل، والأرجل إلى الأعلى.

في كثير من الفقريات، يتحكَّم في حركة الغذاء من المريء إلى المعدة حلقة من العضلات الملساء الدَّائرية، تُسمَّى عاصرة *Sphincter*، التي تفتح استجابة لضغط الغذاء عليها. يمنع انقباض هذا الصّمام أو العاصرة الغذاء من الرجوع من المعدة إلى المريء. تمتلك القوارض والخيول صمامات حقيقية، ومن ثم لا تستطيع التَّقيؤ؛ الإنسان يفتقد إلى هذا الصَّمام الحقيقي ومن ثم يستطيع التقيؤ. ويكون المريء عادةً مُغلقًا في أثناء عملية الابتلاع.

المعدة هي "محطة تجميع وتخزين"

تحطِّم الغذاء باستخدام الأحماض

المعدة **Stomach** (الشكل 48-10) جزء شبيه بالكيس تابع للقناة الهضمية. يُعدّ السَّطح الدَّاخلي للمعدة كثير التَّعرُّج، وتُساعد هذه التَّعرجات على انطواء المعدة عندما تكون مُفرَّغة، وعلى تمدُّدها عندما تكون مُمتلئة بالغذاء. فمثلًا، يكون حجم المعدة في الإنسان 50 مليلترًا تقريبًا عندما تكون فارغة، لكنَّها، قادرة على التَّمدد



الشكل 48-9

المريء والحركة الدُّودية. بعد دخول الغذاء إلى المريء، يتحرَّك الغذاء إلى المعدة، عن طريق أمواج عضلية انقباضية مُنتظمة تُدعى الحركة الدُّودية.

لاحتواء لترين إلى أربعة لترات تقريبًا من الغذاء، عندما تكون مُمتلئة. تمتلك الحيوانات آكلة اللحوم، التي يعتمد غذاؤها على التهام الغذاء في فترات مُتقطِّعة، معدةً قادرة على التَّمدُّد أكثر من ذلك، وتعدّ هذه إستراتيجية مُهمة للبقاء في هذه الحيوانات.

أجهزة الإفراز

تحتـوي المعدة على طبقة ثالثة من العضـلات الملسـاء لتحطيم الغذاء وخلطه مع **العُصـارة المعدية Gastric juice**، وهي إفرازات حمضـية من الغُدد المعدية الأنبوبيـة الموجـودة فـي الطبقـة المُخاطيـة (انظـر الشـكل 48-10). تمتلك الغُـدد خارجية الإفراز هذه نوعين من الخلايا الإفرازيـة، هما: الخلايا الجدارية *Parietal cells*، التي تُفرز حمض الهيدروكلوريك، والخلايا الرَّئيسـة *Chief cells* التـي تُفـرز أنزيم **مُولِّد الببسـين Pepsinogen**، وهو الشَّـكل غير الفعَّال من **أنزيم الببسين Pepsin** الهاضم للبروتين.

يمتلك مُولِّد الببسين 44 حمضًا أمينيًّا إضافيًّا تحجب الموقع النَّشط منه. يعمل حمض الهيدروكلوريك على فرد طية مُولِّد الببسين، كاشفًا بذلك الموقع النَّشط، الذي يعمل بدوره على إزالة 44 حمضًا أمينيًّا. يُنتج هذا بدوره أنزيمًا فعّالًا هاضمًا للبروتين هو الببسين. إنَّ إفراز شكل غير فعّال من الأنزيم وتحويله إلى شكل فعّال خارج الخلايا يحمي الخلايا الرئيسة من هضم نفسها.

في الإنسـان البـالغ، يتمُّ هضم جزئي للبروتينات في المعدة- ولا تُهضم الكربوهيدرات والدُّهون بشكل ملموس.

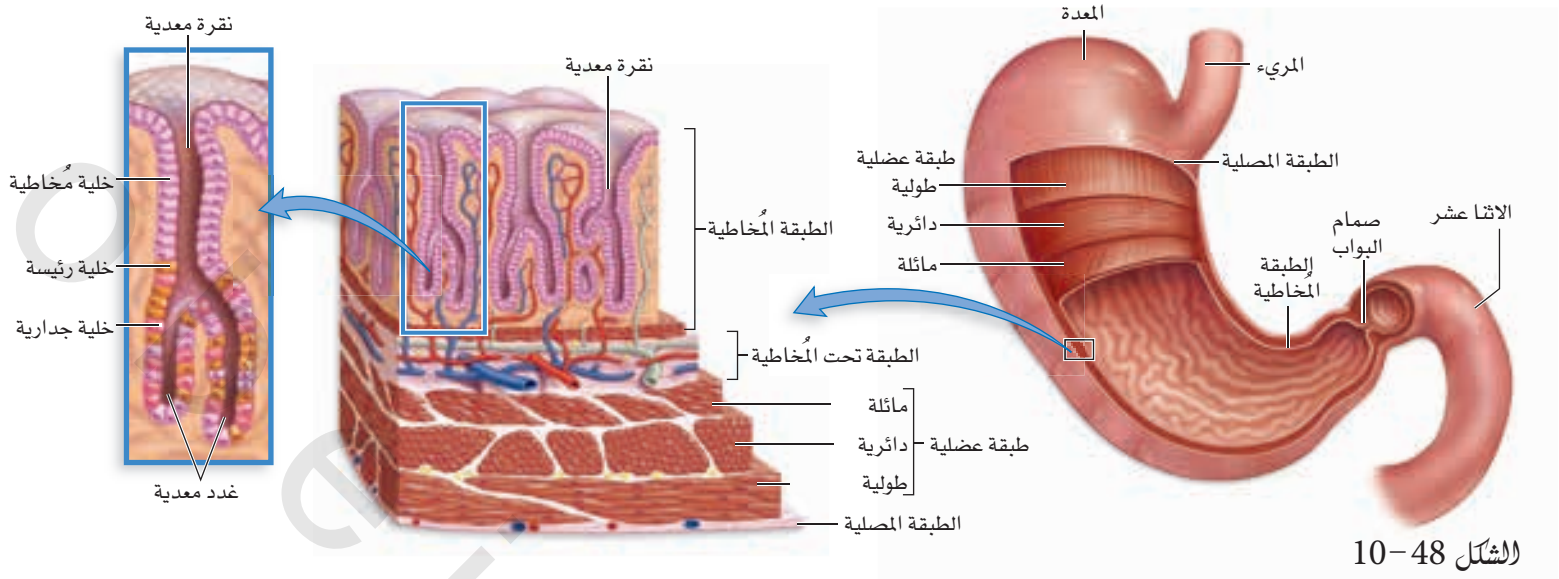
إضافة إلى حمض الهيدروكلوريك، تقوم الخلايا الجدارية بإفراز **عامل داخلي Intrinsic Factor**، وهو عديد ببتيد نحتاج إليه لامتصاص فيتامين ب12. وحيثُ إنَّ هذا الفيتامين ضروري لإنتاج خلايا الدَّم الحمراء، والأشخاص المُصابون بنقص العامل الداخلي يتولَّد لديهم نوع من أنواع فقر الدم (عدد قليل من خلايا الدَّم الحمراء) يُسمى فقر الدَّم الوبيل (الخبيث) *Pernicious anemia*.

فعل الأحماض

تُفرز معدة الإنسان لترين تقريبًا من حمض الهيدروكلوريك، وإفـرازات معدية أخرى كل يوم، مُشكِّلةً بذلك محلولًا حمضيًا قويًّا في المعدة. يبلغ تركيز حمض الهيدروكلوريك في هذا المحلول 10 (مليجزيئي)، أي ما يُقارب درجتي أحماضة (pH=2). لهذا، تُعدّ العُصارة المعدية أكثر حمضية من الدَّم الذي يملك 7.4 درجة أحماضة، أي 250 ألف مرة تقريبًا.

يُساعد انخفاض درجة الأحماضة في المعدة على إزالة طبيعة بروتينات الغذاء، وبذلك يُسهِّل عملية هضمها، ويُحافظ على نشاط أنزيم الببسين عند درجته القصوى. يحلِّل الببسين الفعّال البروتين إلى سلاسل قصيرة من عديدات الببتيدات التي لا تُهضم بشكل كامل، وستُهضم لاحقًا في الأمعاء الدَّقيقة. إنَّ مزيج الغذاء المهضوم بشكل جُزئي والعصارة المعدية يُدعى **الكايموس Chyme**.

تقتل البيئة الحمضية في المعدة مُعظم البكتيريا التي تُبتلع مع الغذاء. والعدد القليل المتبقي من البكتيريا القادرة على العيش في المعدة يذهب إلى الأمعاء، حيث تنمو وتتكاثر هناك، خاصةً في الأمعاء الغليظة. وفي الحقيقة، تحتوي الفقريات على مُستعمرات مُزدهرة من البكتيريا في أمعائها، وتُعدّ البكتيريا جزءًا رئيسًا من البُراز. وكما سنتحدث لاحقًا، فإنَّ البكتيريا التي تعيش في القناة الهضمية تؤدي دورًا مُهمًّا في قدرة هذه الثدييات على هضم السليلوز.



الشكل 48-10

المعدة والاثنا عشر. يدخل الغذاء إلى المعدة من المريء. تتحكَّم حلقة من العضلات الملساء تُدعى صمّام البواب في دخول الغذاء من المعدة إلى الاثنا عشر، وهو الجزء العلوي من الأمعاء الدَّقيقة. الجدار الطلائي للمعدة منقَّر بانغمادات عميقة تحتوي على الغُدد المعدية، وتُسمَّى النقر المعدية. تتكوَّن الغُدد المعدية من خلايا مُخاطية، وخلايا رئيسة تُفرز مُولِّد الببسين، وخلايا جدارية تُفرز حمض الهيدروكلوريك. تعدّ النقر المعدية فتحات للغُدد المعدية.

القُرحات *Ulcers*

يمكن للإفراز الزَّائد من العُصارة المعدية الحمضية أن يحدث تآكلًا في جدار المعدة والاثنا عشر، مُسبِّبًا القُرحة المعدية. وعلى الرَّغم من أنَّ مُعظم السبب يعود إلى الغذاء الحار في تكوين القُرحة المعدية، إلا أنَّ الاعتقاد السائد هذه الأيام أنَّ السبب الرئيس هو إصابة المعدة بنوع من البكتيريا التي تسمَّى هيليوباكتر بايلوري *Heliobacter pylori*.

تنمو هذه البكتيريا على البطانة الدَّاخلية لمعدة الإنسان، وتكون قادرة على تحمُّل درجة الأحماضة في المعدة عن طريق إفراز مواد تُنظِّم درجة الأحماضة في البيئة المُحيطة بها مُباشرة. وعلى الرَّغم من أنَّ الإصابة بهذه البكتيريا شائعة في الولايات المتحدة (20% ممن هم أقل من 40 عامًا و50% ممن هم أكبر من 60 عامًا)، فإن مُعظم الناس لا يُظهرون أعراضًا للإصابة. إنَّ الإصابة بهذه البكتيريا، في بعض الحالات، يُمكن أن تُسبِّب اختزال أو ضعف البطانة المُخاطية في المعدة أو الاثنا عشر، سامحًا للإفرازات الحمضية بمُهاجمة النَّسيج الطِّلائي. ويُمكن أن يُقلِّل العلاج بالمُضادات الحيوية من أعراض قرحة المعدة أو يشفيها.

مُغادرة المعدة

يُغادر الكايموس المعدة من خلال عاصرة البواب *Pyloric sphincter* (انظر الشكل 48-10) ليدخل إلى الأمعاء الدَّقيقة، حيث يكتمل هضم الكربوهيدرات، والدُّهون، والبروتينات إلى نواتجها- أحماض أمينية، جلوكوز،... إلخ- وهناك يتم امتصاصها إلى الدَّم. ويمتص جزء قليل جدًا من الماء الموجود في الكايموس، وبعض المواد مثل الأسبرين والكحول، خلال جدار المعدة.

تسحب الحركة الدُّودية الغذاء إلى المعدة. تحتوي العُصارة المعدية على حمض الهيدروكلوريك القوي والأنزيم الهاضم للبروتينات الببسين، الذي يبدأ في عملية هضم البروتينات إلى متعددة الببتيدات الصغيرة. ينتقل الكايموس الحمضي من خلال صمام البواب إلى الأمعاء الدَّقيقة.

4-48 الأمعاء الدَّقيقة: التحطيم (الهضم) والامتصاص

إنَّ سعة الأمعاء الدَّقيقة مُحدَّدة، وعملية الهضم فيها لا تحتاج إلى وقت طويل. لذلك، فإنَّ عملية الهضم الفعّال تحتاج إلى أن يكون الكايموس القادم من المعدة ذا حجم صغير. إنَّ ذلك يتطلب تنسيقًا بين نشاط المعدة والأمعاء، ويتمُّ ذلك من خلال الإشارات العصبية والهرمونية، التي سنُناقشها في الجزء 48-7.

تركيب الأمعاء الدَّقيقة مُصمم لهضم المواد الغذائية وامتصاصها

يبلغ طول **الأمعاء الدَّقيقة Small intestine** 4.5 أمتار تقريبًا في الإنسان الحي، ويُمكن أن يمتد إلى 6 أمتار عندما تكون عضلاتها جميعها مُرتخية. يُدعى الجزء الأول (وطوله 25 سم) من الأمعاء الدَّقيقة **الاثنا عشر Duodenum**؛ ويقسم ما تبقى من الأمعاء إلى **الصَّائم Jejunum** و**اللَّفائفي Ileum**.

يستقبل الاثنا عشر الكايموس الحمضي من المعدة، والأنزيمات الهاضمة والبيكربونات من البنكرياس، والعُصارة الصفراء من الكبد والمرارة. تهضم العصارة البنكرياسية جزيئات الغذاء الكبيرة إلى أجزاء صغيرة. ويحدث هذا بشكل رئيس في الاثنا عشر والصائم.

يمتلك الجدار الطلائي المبطن للأمعاء الدَّقيقة بروزات كأصابع اليد تُسمَّى **الخملات Villi** (مُفردها، خملة؛ الشكل 48-11). وتحتوي الخلايا المُبطنة للخملات نتوءات سيتوبلازمية على سطحها العلوي (السَّطح المُقابل للتَّجويف) تُسمَّى **الخملات الدقيقة Microvilli**. عادةً ما تُرى هذه الخملات الدقيقة باستخدام المجهر الإلكتروني. وفي الصورة المأخوذة باستخدام المجهر الضوئي، تظهر هذه الخملات الدقيقة مثل شعيرات الفرشاة، ولهذا السبب يُدعى الجدار الطلائي للأمعاء الدَّقيقة حافة الفرشاة *Brush border*.

تعمل الخملات والخملات الدقيقة على زيادة مساحة سطح الأمعاء؛ ففي الإنسان مثلًا، تبلغ مساحة هذا السطح 300 متر مربع- ما يُقارب 3200 قدم مربع! هذه المساحة الكبيرة هي التي يتمُّ من خلالها امتصاص المواد المهضومة.

تُشارك الخملات الدقيقة في الهضم، حيث تمتلك أنزيمات هاضمة منغرسة في الأغشية البلازمية للخلايا الطلائية المُكوِّنة لها، بحيث يكون الجزء النَّشط من هذه الأنزيمات مُعرَّضًا للكايموس. تضُم هذه الأنزيمات الأنزيمات المُحلِّلة للسُّكريات الثنائية اللاكتوز والسَّكروز، وغيرها. كثير من الأشخاص البالغين الذين ليس لديهم القدرة على إنتاج **أنزيم اللاكتيز Lactase** لا يستطيعون هضم سكر اللاكتوز (سكر الحليب)، ما يسبِّب لهم حالة شائعة تدعى عدم القدرة على تحمل اللاكتوز *Lactose intolerance*. تُكمل أنزيمات حافة الفرشاة عملية هضم السُّكريات التي بدأها أنزيم الأميليز المفرز من الغُدد اللُّعابية في الفم.

تُفرز الأعضاء المُساعدة (الغدد الملحقة) الأنزيمات في الأمعاء الدَّقيقة

من أهم الأعضاء التي تُساعد على عملية الهضم البنكرياس، والكبد، والمرارة (الحويصلة الصفراء) التي تطرح إفرازها، المكون بشكل رئيس من الأنزيمات، من خلال قنوات مُباشرة إلى الأمعاء الدَّقيقة.

إفرازات البنكرياس

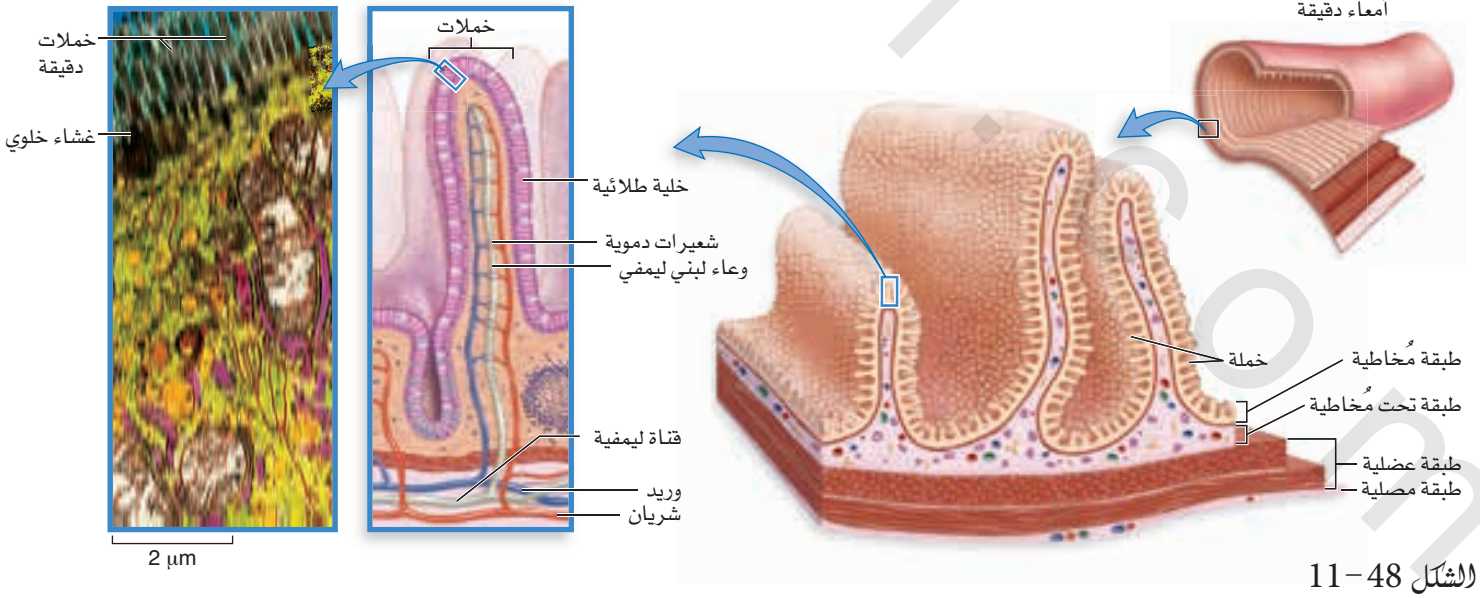
البنكرياس Pancreas (الشكل 48-12)، غدة كبيرة تقع بالقرب من التقاء المعدة والأمعاء الدَّقيقة، حيثُ تُفرز العصارة البنكرياسية في الاثنا عشر عبر القناة البنكرياسية *Pancreatic duct*؛ ولهذا، يُعدّ البنكرياس غدة قنوية خارجية الإفراز. تحتوي هذه العصارة الهاضمة على **أنزيمات التربسين Trypsin والكيموتربسين Chymotrypsin**، التي تقوم بهضم البروتينات؛ وتحتوي على **الأميليز البنكرياسي Pancreatic amylase**، الذي يهضم النَّشا؛ وتحتوي أيضًا **اللايبيز** (محال الدهون) **Lipase**، الذي يهضم الدُّهون. تُفرز هذه الأنزيمات عادةً في الاثنا عشر على أشكال غير فعّالة، تُدعى مولدات الأنزيم، وينشطها أنزيم التربسين، الذي يُنشط أولًا باستخدام أنزيمات حافة الفراشة الموجودة في الأمعاء.

تقوم الأنزيمات البنكرياسية بهضم البروتين إلى عديدات ببتيد الصغيرة، وبهضم السُّكريات متعددة التَّسكر إلى سلاسل قصيرة من السُّكر، وبهضم الدُّهون إلى أحماض دهنية حُرَّة وجزيئات أحادية الجليسرول. يكتمل هضم البروتينات والكربوهيدرات بعد ذلك عن طريق أنزيمات حافة الفرشاة في الأمعاء. تحتوي العُصارة البنكرياسية على البيكربونات، التي تقوم بمعادلة العُصارة المعدية الحمضية، وتجعل الكايموس الموجود في الاثنا عشر قاعديًّا بدرجة بسيطة. تُفرز الأنزيمات الهاضمة والبيكربونات من تجمعات من الخلايا الإفرازية تدعى **العُنيبات Acini**.

إضافة إلى أنَّ البنكرياس غدة قنوية تؤدي دورًا في الهضم، فإنه يُعدّ أيضًا غدة صماء، حيثُ يُفرز مجموعة من الهرمونات في الدَّم التي تُنظِّم مُستوى الجلوكوز ومواد غذائية أخرى فيه. تنتُج هذه الهرمونات من **جزر لانجرهانز Islets of langerhans**، وهي تجمُّعات من الخلايا الصَّماء مُوزَّعة على طول البنكرياس. إنَّ أهم هرمونين يُفرزان من البنكرياس هما الأنسولين والجلوكاجون، وقد وصفا في (الفصل الـ 46)؛ وستناقش تأثيراتهما لاحقًا.

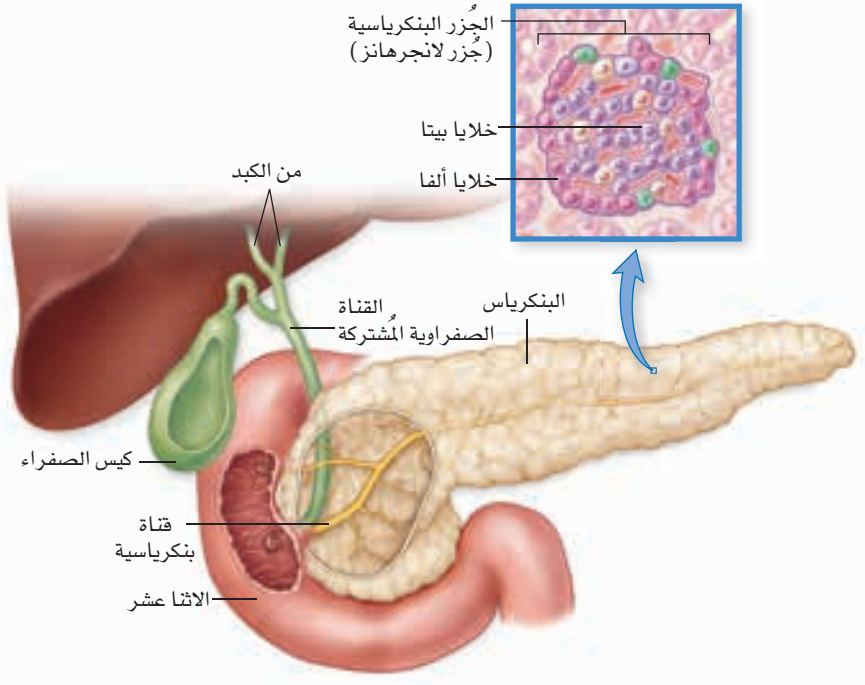
الكبد والمرارة (الحويصلة الصَّفراء)

الكبد Liver من أكبر الأعضاء الدَّاخلية في الجسم (انظر الشكل 48-3). حيث يبلغ وزنه في الإنسان البالغ 1.5 كجم تقريبًا، وحجمه حجم كرة القدم. يُفرز الكبد بشكل رئيس عصارة خاصة تُسمّى العصارة الصفراوية، وهي مزيج مُكوَّن من أصباغ صفراوية وأملاح صفراوية *Bile pigments and bile salts* وتُطرح في الاثنا عشر خلال عملية هضم الغذاء.



الشكل 48-11

الأمعاء الدَّقيقة. تكبيرات مُتتالية تُبيِّن انثناءات الطَّبقة الطلائية مُرصَّعة بالخملات التي تزيد من مساحة السَّطح. تُظهر الصورة المأخوذة بالمجهر الإلكتروني خلية طلائية تمتلك كثيرًا من الخملات الدقيقة.



الشكل 48–12

البنكرياس. تفرغ القناة البنكرياسية والقناة الصفراوية مُحتوياتهما في الاثنا عشر. يُفرز البنكرياس العصارة البنكرياسية إلى القناة البنكرياسية. تُفرز جزر لانجرهانز البنكرياسية الهرمونات في الدَّم؛ تُفرز خلايا ألفا الجلوكاجون، وتُفرز خلايا بيتا الأنسولين. يُفرز الكبد العصارة الصفراوية، التي تتكوَّن من أصباغ الصفراء (نواتج الفضلات من الكبد) وأملاح الصفراء. تؤدي هذه الأملاح دورًا في هضم الدُّهون. تُخزَّن العُصارة الصفراوية في داخل كيس الصفراء لحين استخدامها في الاثنا عشر عند قُدوم الغذاء.

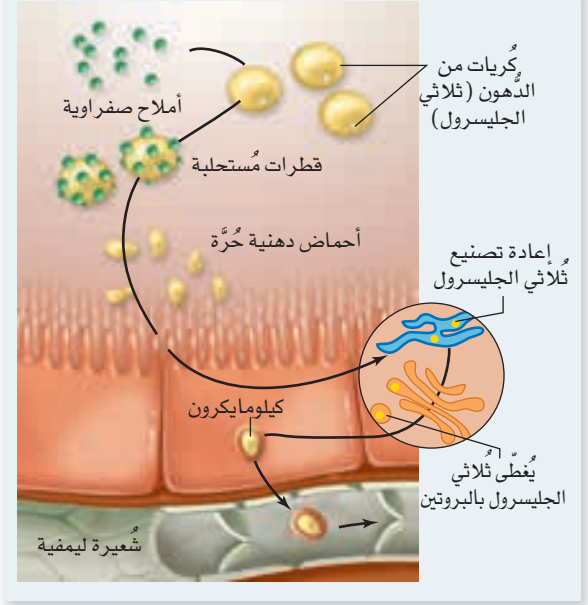
إنَّ الأصباغ الصفراء في العُصارة الصفراوية لا تُشارك في عملية الهضم؛ وتعدّ نواتج فضلات ناتجة عن تحطُّم خلايا الدَّم الحمراء الهرمة في الكبد، ويتخلَّص الجسم من هذه الأصباغ عن طريق البُراز (الغائط). وإذا لم يستطع الكبد التَّخلُّص من هذه الأصباغ بسبب انسداده، فإنَّ هذه الأصباغ تتجمَّع في الدَّم مُسبِّبة اصفرار الأنسجة المعروف باليرقان *Jaundice*.

بالمُقارنة، تؤدي الأملاح الصَّفراوية دورًا مُهمًّا في تحضير الدُّهون للهضم الأنزيمي المُستقبلي. وحيث إنَّ الدهون لا تذوب في الماء، فإنَّها تدخل الأمعاء على شكل كرات داخل كايموس مائي. تقوم الأملاح الصفراوية، التي تستطيع الذَّوبان بشكل جزئي في الدُّهون والماء، بتفكيك هذه الكرات الكبيرة إلى كرات صغيرة. يُنتج هذا العمل الاستحلابي مساحة سطح أكبر للدُّهون ليعمل عليها أنزيم اللايبيز، فيسمح من ثم بهضم الدُّهون بشكل أسرع.

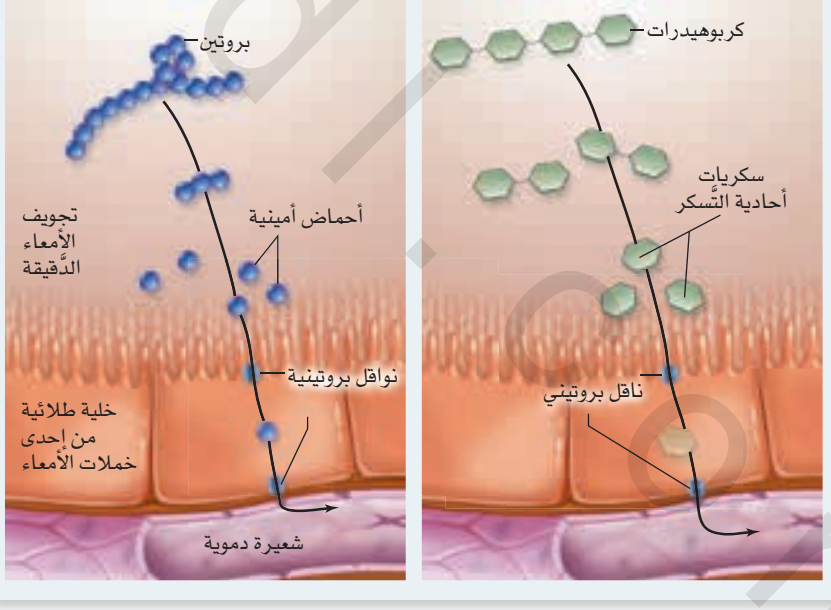
بعد أن يتم تصنيع العصارة الصفراوية في الكبد، تُخزَّن وتُركَّز في كيس الصفراء (المرارة). يُحدث وصول الغذاء الدُّهني إلى الاثنا عشر رد فعل عصبي وهرموني يُحفِّز كيس الصفراء على الانقباض، مُسبِّبًا خروج عصارة الصفراء إلى الاثنا عشر عبر قناة تُدعى قناة الصفراء المشتركة. (ستناقش في الجزء اللاحق). يترسب الكوليسترول ليُشكِّل ما يُدعى حصى الصفراء في بعض الأشخاص. فإذا استطاعت هذه الحصى إغلاق القناة الصفراوية، فإنَّ انقباضات كيس الصفراء تُسبِّب ألمًا شديدًا، في منطقة الظهر. وفي حالة الانسداد الكامل للقناة، فإنَّ كيس الصفراء يُزال جراحيًّا.

تذهب المواد الغذائية المُمتصة إلى الشُّعيرات الدَّموية أو الشُّعيرات الليمفية

بعد أن يتمَّ تحطيم البروتينات والكربوهيدرات بفعل الأنزيمات تُمتص على شكل أحماض أمينية أو سكريات أحادية التَّسكر، على التوالي. تُنقل هذه المواد عبر الخلايا الطلائية التي تُبطِّن الأمعاء الدَّقيقة عن طريق النَّقل النَّشط والانتشار



ب.



أ.

الشكل 48–13

امتصاص نواتج الهضم. أ. تُنقل السُّكَّريات أحادية التَّسكر والأحماض الأمينية إلى الشُّعيرات الدَّموية. ب. تُنقل الأحماض الدُّهنية والجليسرول الأحادي من تجويف الأمعاء الدَّقيقة إلى داخل الخلايا الطلائية، وهناك تتحوَّل إلى ثلاثي الجليسرول. تُغلَّف هذه الجزيئات بالبروتينات لتُشكِّل ما يُسمَّى كيلومايكرونات تدخل بعد ذلك إلى الشُّعيرات الليمفية.

المُيسَّر (الشكل 48-13أ). ينتقل الجلوكوز عن طريق النَّقل المُشترك مع أيون الصوديوم (النَّقل النَّشط الثانوي). وينتقل الفركتوز، الموجود في مُعظم الفاكهة، عن طريق الانتشار المُيسَّر. وتنتقل الأحماض الأمينية عن طريق النَّقل النَّشط باستخدام نواقل مُتنوعة. بعض هذه النَّواقل تستخدم النَّقل المُشترك مع الصوديوم؛ وبعضها الآخر ينقل الأحماض الأمينية فقط. بعد أن تعبر السُّكريات والأحماض الأمينية الممتصة الخلايا الطلائية عبر الغشاء، تنتقل من خلال السيتوبلازم، وتعبر الغشاء الجانبي القاعدي، ومن ثمَّ إلى الشُّعيرات في الخملات.

ينقُل الدَّم نواتج عملية الهضم من الأمعاء إلى الكبد عن طريق **الوريد الكبدي البابي Hepatic portal vein**. يصل الوريد البابي بين مجموعتين من الشُّعيرات الدَّموية بدلًا من أن يعود إلى القلب. في هذه الحالة، تتصل الأمعاء مع الكبد عن طريق الوريد البابي. ولهذا، فإنَّ الكبد يستقبل الدَّم المُحمَّل بالمواد الغذائية القادمة من الأمعاء. وبسبب وجود الوريد الكبدي البابي، يعدّ الكبد أول عضو يستقبل نواتج الهضم باستثناء الدُّهون.

يتمُّ امتصاص نواتج هضم الدُّهون بطريقة مُختلفة (الشكل 48-13 ب). تتحلَّل الدُّهون (ثلاثيات الجليسرول) إلى أحماض دهنية وجزيئات أحادية الجليسرول عن طريق الهضم. هذه الأحماض الدُّهنية وأحادية الجليسرول كلها جزيئات غير مُستقطبة، ومن ثم، فهي قادرة على المرور من خلال أغشية الخلايا الطلائية عن طريق الانتشار. لكنها تتجمع من جديد بعد أن تدخل الخلايا لتُكوِّن ثلاثي الجليسرول. يتَّحد ثلاثي الجليسرول مع بروتينات أخرى ليُشكِّل ما يُدعى **الكيلومايكرونات Chylomicrons**، التي تمتلك حجمًا كبيرًا لا يُسمح لها بالمرور إلى الشُّعيرات الدَّموية في الأمعاء. وبدلًا من أن تدخل هذه الجزيئات الكبيرة الدَّورة الكبدية البابية، فإنَّها تُمتص من قبل الشُّعيرات الليمفية (الفصل المقبل)، التي تطرح بدورها مُحتوياتها إلى الدَّم عن طريق الأوردة القريبة من العنق. تستطيع الكيلومايكرونات أن تجعل من بلازما الدَّم ذات طبيعة عكرة إذا تمَّ سحب الدَّم مُباشرة بعد وجبة غنية بالمواد الدُّهنية.

تُقدَّر كمية السَّوائل التي تمرُّ من خلال الأمعاء الدَّقيقة في اليوم الواحد 9 لترات تقريبًا. وعلى الرَّغم من ذلك، فإن مُعظم هذه السوائل يتمُّ امتصاصها، ولا تخرج مع البُراز؛ إذ يتمُّ امتصاص 8.5 لترات تقريبًا في الأمعاء الدَّقيقة، وما يقارب 350 مللترًا إضافية في الأمعاء الغليظة. يُغادر الجسم فقط 50 جرامًا من المواد الصلبة تقريبًا و100 مللتر من السوائل على شكل بُراز. وتصل نسبة كفاءة امتصاص السوائل في القناة الهضمية للإنسان إلى 99% تقريبًا، وهي تعدّ كبيرة جدًا.

يحدث الهضم بشكل أولي في الاثنا عشر بمُساعدة إفرازات البنكرياس والكبد. تُوفِّر الأمعاء الدَّقيقة مساحة سطحية كبيرة لعملية الامتصاص. يتمُّ امتصاص الجلوكوز والأحماض الأمينية عن طريق النَّقل النَّشط والمُيسَّر. بعد أن يتمَّ امتصاص هذة الجزيئات تدخل إلى مجرى الدَّم عن طريق الوريد الكبدي البابي، وتذهب مُباشرة إلى الكبد. يتمُّ امتصاص الدُّهون مُباشرة من خلال خلايا مُبطِّنة للأمعاء عن طريق الانتشار البسيط، ثُمَّ تدخل هذه الدُّهون إلى الجهاز الليمفي على شكل كيلومايكرونات.

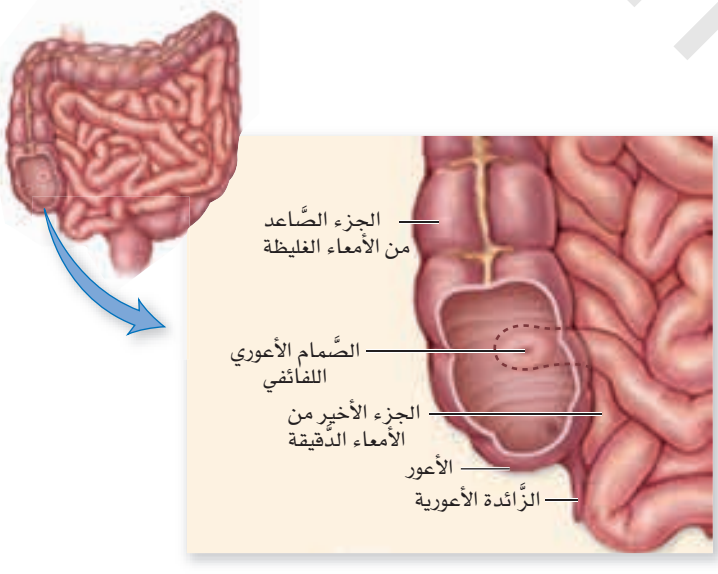
5-48 الأمعاء الغليظة: التَّخلُّص من الفضلات

الأمعاء الغليظة Large intestine، أو القولون **Colon**، أقصر بكثير من الأمعاء الدَّقيقة، وتُشكِّل الجُزء الأخير من القناة الهضمية (آخر متر من القناة الهضمية)؛ وتُدعى "بالغليظة" نسبة إلى قطرها. تطرح الأمعاء الدَّقيقة مُحتوياتها مُباشرة في الأمعاء الغليظة عند نقطة التقائهما، حيث توجد هناك تراكيب ليس لها أي وظيفة، وهي **الأعور Cecum والزَّائدة الدُّودية Appendix**، (الشكل 48-14). لا يحدث الهضم في الأمعاء الغليظة، ويتمُّ امتصاص 4% فقط من السَّوائل هنا.

لا تلتف الأمعاء الغليظة مثل الأمعاء الدَّقيقة، ولا تمتلك سطوحها الدَّاخلية خملات. لذلك، فإنَّ الأمعاء الغليظة تمتلك مساحة سطحية أقل من ثُلث التي تمتلكها الأمعاء الدَّقيقة. إنَّ أهمَّ وظائف الأمعاء الغليظة امتصاصُ الماء، وما تبقَّى من الأملاح، ونواتج الأيض في البكتيريا (فيتامين ك). تُحضِّر الأمعاء الغليظة الفضلات ليتم إخراجها من الجسم.

كثير من البكتيريا تعيش، وتتكاثر في الأمعاء الغليظة، والزَّائد منها يدخل في تركيب المواد المطروحة التي تُدعى البُراز *Feces*. يُنتج التَّخمُّر البكتيري للفضلات غازات داخل القولون بمُعدَّل 500 مل لكل يوم. ويزداد هذا المُعدَّل بشكل كبير بعد تناول الفاصولياء وأنواع أخرى من الخضروات حيث إنَّ مرور مواد نباتية غير مهضومة (ألياف) في الأمعاء الغليظة يُوفِّر مواد تستخدمها البكتيريا لعملية التَّخمُّر.

يُعتقد أن الأمعاء الغليظة (القولون) في الإنسان قد تطورت لمُعالجة الغذاء الذي يحتوي على نسبة عالية من الألياف. تعدّ الأطعمة قليلة الألياف، والمُنتشرة بشكل كبير في الولايات المُتحدة والدُّول المُتقدمة، سببًا في تقليل مرور الغذاء خلال



الشكل 48-14

التقاء الأمعاء الدَّقيقة والغليظة في الإنسان. تبدأ الأمعاء الغليظة بالأعور، وهو صغير الحجم في الإنسان مُقارنة مع الثدييات الأخرى. يمتد من الأعور تركيب يُدعى الزَّائدة الأعورية.

الأمعاء الغليظة. ويُعتقد أن الأطعمة قليلة الألياف تُساعد على زيادة مُستوى سرطانات الأمعاء الغليظة (سرطان القولون) في الولايات المُتحدة، الذي يعدّ من أكثر السَّرطانات انتشارًا في العالم.

يمرُّ البُراز، مدفوعًا بانقباضات الحركة الدُّودية من الأمعاء الغليظة، إلى أنبوب قصير يُسمّى المُستقيم. يخرج البُراز من المُستقيم إلى خارج الجسم عن طريق فتحة الشَّرج . يتحكَّم صمّامان في مرور البراز خلال فتحة الشَّرج: الأول يتكوَّن من عضلات ملساء، ويفتح بطريقة غير إرادية استجابة للضَّغط في المُستقيم والثَّاني مُكوَّن من عضلات مُخطَّطة، ويُمكن التَّحكم فيه عن طريق الدِّماغ بشكل إرادي، ومن ثم يسمح بتأخير عملية التَّبرُّز في الإنسان الواعي.

في مُعظم الفقريات، يشترك الجهازان التَّناسلي والبولي مع القناة الهضمية في تجويف يُدعى المذرق. في بعض الزَّواحف والطُّيور، يتمُّ امتصاص الماء من البُراز أو البول في هذا المذرق قبل أن يتم إخراجهما إلى خارج الجسم. الاستثناء لذلك، هو مُعظم الثدييات التي لا تمتلك مذرقًا، إذ يقوم الجهازان البولي والتَّناسلي بطرح مُحتوياتهما بشكل مُنفصل عن الجهاز الهضمي إلى خارج الجسم.

تقوم الأمعاء الغليظة بتركيز الفضلات قبل إخراجها عن طريق امتصاص الماء منها. يتمُّ امتصاص بعض الفيتامينات وفيتامين (ك) في الأمعاء الغليظة.

6-48 الاختلافات في الجهاز الهضمي للفقريات

تفتقر الحيوانات إلى الأنزيمات اللازمة لهضم السليلوز، ولكن القناة الهضمية في بعض الحيوانات تحتوي بكتيريا وأوليات قادرة على تحويل السليلوز إلى مواد يُمكن امتصاصها. وعلى الرَّغم من أنَّ الهضم باستخدام مخلوقات دقيقة معدية معوية يؤدي دورًا صغيرًا نسبيًّا في تغذية الإنسان، فإن هذه المخلوقات ذات أهمية بالغة في تغذية أنواع أخرى من الحيوانات بما في ذلك الحشرات، مثل النمل الأبيض والصراصير، ومجموعات قليلة من الثدييات آكلة الأعشاب. إنَّ العلاقة بين هذه المخلوقات الدَّقيقة والحيوانات العائلة لها هي علاقة تبادل للمنفعة، وتُشكل مثالًا مناسبًا على التَّعايش (انظر الفصل الـ 56).

المُجترات تُعيد مضغ الغذاء المجترّ

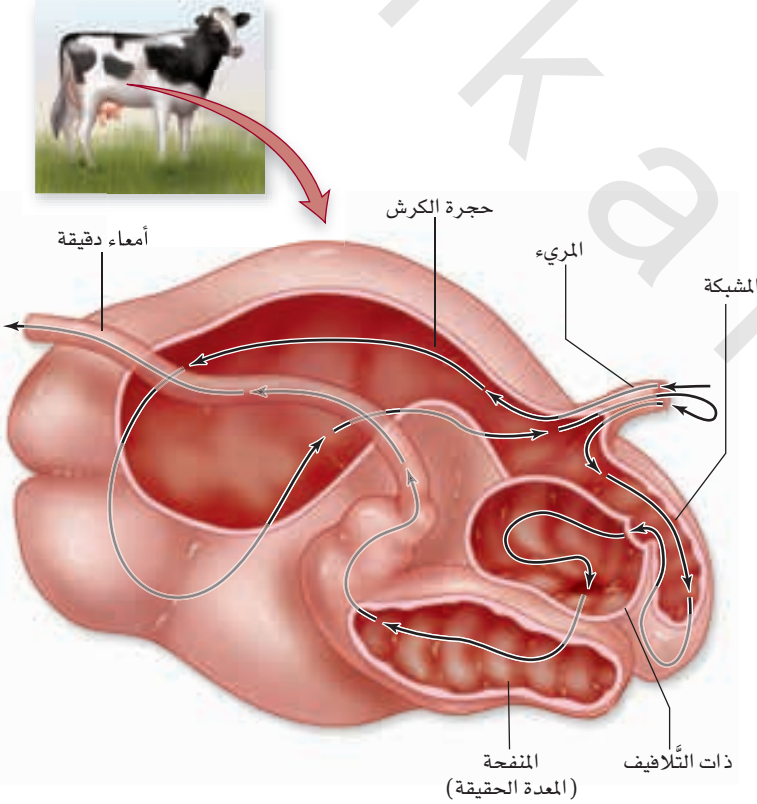
تمتلك المُجترات معدة ذات أربع حجرات (الشكل 48-15). أول ثلاثة أجزاء تضمُّ المُشبَّكة، والكرش، وذات التِّلافيف. ويلي هذه الحجرات المعدة الحقيقية، أو المنفحة.

الكرش، الذي يتَّسع إلى خمسين جالونًا تقريبًا، يعمل بوصفه وعاء تخمير، حيثُ تقوم البكتيريا والأوليات بتحويل السليلوز وجزيئات أخرى إلى أنواع مُتعدِّدة من المُركبات البسيطة. إنَّ موقع الكرش في بداية المعدة الرُّباعية ذو أهمية كبيرة، حيثُ يسمح للحيوانات بإعادة مضغ مُحتويات الكرش، ويُسمى هذا النَّشاط الاجترار *Rumination*، أو "مضغ قطع الغذاء الرَّاجعة من المعدة". يُحطِّم الاجترار الألياف الصلبة في الغذاء إلى جزيئات صغيرة، ومن ثم يزيد من مساحة السَّطح الذي تعمل عليه المخلوقات الدَّقيقة.

بعد مضغ المُضغة الغذائية للمرة الثانية، يتمُّ ابتلاعها لتعمل عليها البكتيريا مرة أخرى في الكرش. بعد ذلك، تذهب المُضغة إلى ذات التِّلافيف، ومن ثمَّ إلى المنفحة، وهناك تختلط بالعُصارة الهاضمة. تقود هذه العملية إلى هضم ذي كفاءة أكبر للسليلوز في المُجترات مُقارنة مع المخلوقات آكلة الأعشاب الأخرى مثل الخيول، التي تفتقر إلى الكرش.

تمتلك آكلات الأعشاب الأخرى إستراتيجية بديلة للهضم

في بعض الحيوانات، مثل: القوارض، والخيول، والغزلان، والأرنبيات (الأرانب والأرانب البرية)، يتمُّ هضم السليلوز عن طريق مخلوقات دقيقة تُوجد في الأعور؛ إذ تمتلك هذه المخلوقات أعور كبيرًا (الشكل 48-16). وحيثُ إنَّ الأعور يقع خلف المعدة، فإنَّ إعادة محتوياته إلى الفم وإعادة مضغها أمر مُستحيل.



الشكل 48-15

المعدة ذات الأربع حجرات في المُجترات. تدخل الحشائش والنباتات الأخرى التي تتناولها الحيوانات المُجترة إلى حجرة الكرش، حيث يحدث لها هضم جُزئي. يمتلك هذا الجزء البكتيريا القادرة على تحطيم السليلوز الموجود في الجدار الخلوي للخلايا النباتية. قبل أن ينتقل الغذاء إلى الحُجرة المقبلة، المشَبَّكة، يعود إلى الفم ليُمضغ من جديد. بعد ذلك، ينتقل الغذاء إلى الحُجرتين الخلفيتين: ذات التِّلافيف والمنفحة. تقوم المنفحة بإفراز العُصارة المعدية فقط كما هو الحال في معدة الإنسان.

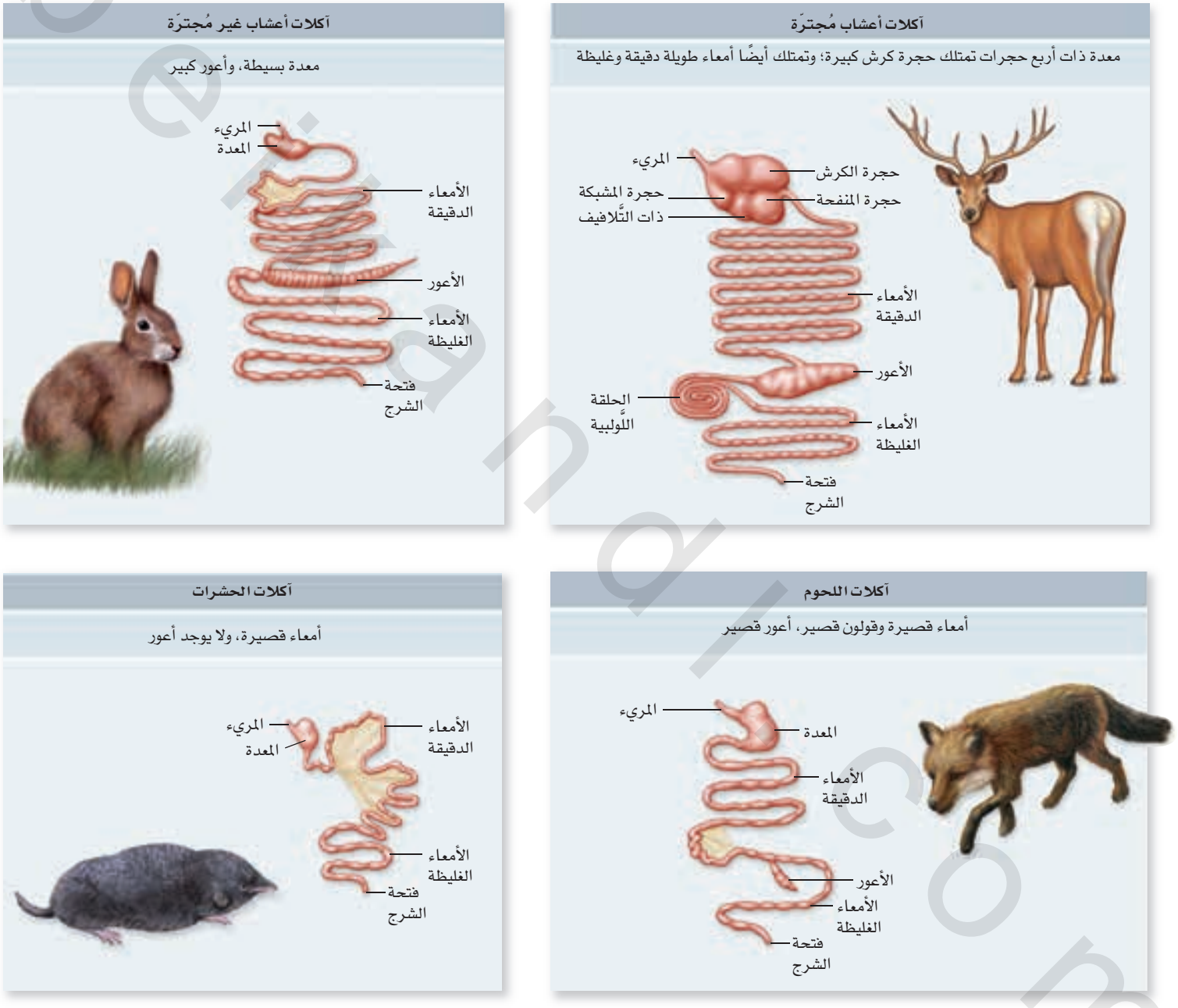
openkana.com

لقد طوَّرت القوارض والأرنبيات طريقة أخرى للاستفادة من المواد الغذائية في السليلوز التي تصل إلى درجة كفاءة مُشابهة لما تقوم به المُجترات، حيثُ تعمل هذه المخلوقات على أكل روثها (بُرازها)، وتُدعى هذه المخلوقات **آكلة الروث Coprophagy** ولهذا، فهي تُمرِّر الغذاء مرة أخرى من خلال القناة الهضمية. إنَّ مرور الغذاء مرة أخرى من خلال القناة الهضمية يسمح للحيوانات بامتصاص المواد الغذائية التي نتجت بفعل عمل المخلوقات الدَّقيقة في الأعور. هذه الحيوانات لا تبقى بصحة جيدة إذا مُنعت من تناول برازها (روثها).

الحيوانات الأخرى التي لا تتغذى على أطعمة تحتوي على السليلوز، مثل آكلات الحشرات واللحوم، لا تمتلك الأعور، وإذا امتلكته، فإنه يكون مُختزلًا بشكل كبير.

هضم الشَّمع

السليلوز ليس النَّاتج النَّباتي الوحيد الذي تستخدمه الفقريات بوصفه غذاء، بفضل المخلوقات الحية الدَّقيقة، إذ يمكن هضم الشَّمع، وهو مادة غير قابلة للهضم لدى مُعظم الحيوانات التي تعيش على اليابسة، بفعل بعض أنواع البكتيريا التَّعايُشية التي تعيش في أمعاء بعض الطيور، مثل دليل العسل الإفريقي، *Prodotiscus insignis*، الذي يتغذّى على الشمع الموجود في خلايا النَّحل.



الشكل 48–16

الأجهزة الهضمية للثدييات المُختلفة تعكس طبيعة غذائها. آكلات الأعشاب، مثل الأرانب والغزلان، تحتاج إلى قناة هضمية طويلة مع أجزاء مُتخصِّصة لتحطيم النَّباتات. الأطعمة البروتينية سهلة الهضم مُقارنة مع النَّباتات؛ ولهذا، فإنَّ آكلات الحشرات واللحوم من الثدييات، مثل الخُلد والثعالب على التَّوالي، تمتلك قناة هضمية قصيرة مع جيوب مُتخصِّصة قليلة.

Obeikandl.com

في السلسلة الغذائية البحرية، يُعدّ الشمع من أهم مكونات مجدافية الأرجل (وهي قشريات توجد في العوالق)، وتُبدي بعض الأسماك البحرية والطيور قُدرة على هضم الشَّمع الموجود في هذه القشريات بمُساعدة البكتيريا التَّعايُشية.

فيتامين ك

مثال آخر على استخدام بكتيريا الأمعاء في عمليات أيض الحيوان المُعيل لهذه البكتيريا هو عملية تصنيع فيتامين ك. تعتمد الثدييات جميعها على هذه البكتيريا لتصنيع هذا الفيتامين اللازم لعملية تجلط الدَّم. وتعتمد الطُّيور التي لا تمتلك هذه البكتيريا على الغذاء بوصفه مصدرًا لهذا الفيتامين.

في الإنسان، تُقلِّل كثرة استخدام المُضادات الحيوية من عدد هذه البكتيريا في الأمعاء، وفي هذه الظروف، يجب تناول هذا الفيتامين بوصفه مضافًا غذائيًّا. إنَّ إعادة هذه البكتيريا إلى الجهاز الهضمي قد يُساعد على التَّوقف عن تناول هذا الفيتامين.

مُعظم القيمة الغذائية في النباتات مُرتبطة بالسليلوز، ولهذا فإنَّ الجهاز الهضمي لعدد من الحيوانات يستضيف مُستعمرات من المخلوقات الدَّقيقة الهاضمة للسليلوز. تقوم المخلوقات الدَّقيقة الموجودة في الأمعاء بإنتاج جُزيئات مثل فيتامين (ك) الذي يُعدّ ضروريًّا للعائل الفقري الذي يستضيف هذه المخلوقات الدَّقيقة.

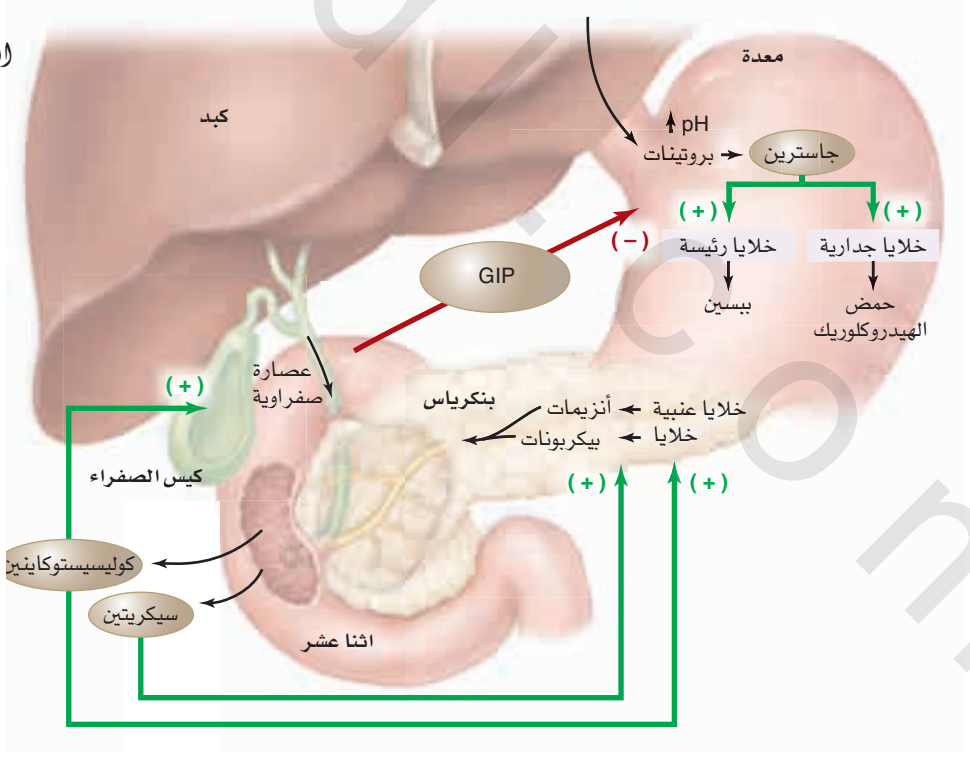
7-48 التَّنظيم العصبي والهرموني للجهاز الهضمي

تُنظَّم أنشطة القناة المعدية المعوية عن طريق الجهاز العصبي وجهاز الغدد الصماء. فمثلًا، يقوم الجهاز العصبي بتحفيز الإفرازات اللعابية والهضمية استجابة لرؤية الأطعمة وشمها، وتناولها. وعندما يصل الغذاء إلى المعدة، تُحفِّز البروتينات الموجودة في الغذاء إفراز الهرمون المعوي **جاسترين Gastrin** الذي يُنبِّه بدوره إفراز مولد البيسين وحمض الهيدروكلوريك من الغُدد المعدية (الشكل 48-17). يقوم حمض الهيدروكلوريك بزيادة درجة أحماضة العصارة الهاضمة التي تعمل على تثبيط إفراز المزيد من جاسترين بآلية حلقة التَّغذية الرَّاجعة السالبة. بهذه الطريقة، يبقى إفراز الحمض المعوي تحت سيطرة مُحكمة.

يُؤدي دخول الكايموس من المعدة إلى الاثنا عشر إلى تثبيط انقباضات المعدة، ومن ثم لا يمر كايموس إضافي إلى الاثنا عشر إلى أن تتم مُعالجة الكايموس الذي دخل. يتمُّ هذا التَّثبيط عن طريق رد فعل عصبي، وعن طريق الهرمونات التي يُفرزها الاثنا عشر إلى الدَّم. تُدعى هذه الهرمونات مُجتمعة **إنتروجاسترون** (المعدي المعوي) **Enterogastrons**.

تضُّم هذه الهرمونات **كوليسيستوكاينين Cholecystokinin (CCK)** وسكرتين **Secretin**، **والببتيد المُثبِّط المعدي Gastric inhibitory peptide (GIP)**. يُعدّ الكايموس المُحتوي على نسبة دهون عالية مُحفِّزًا قويًّا لإفراز كوليسيستوكاينين والببتيد المُثبِّط المعدي، في حين تؤثر زيادة أحماضة الكايموس في إفراز سكرتين. تعمل هذه الهرمونات الثلاثة على تقليل حركة المعدة وإفراز العُصارة المعدية؛ ولهذا فإنَّ الوجبات الدُّهنية عادةً ما تبقى في المعدة فترات أطول مُقارنة مع الوجبات التي لا تحتوي على دهون.

إضافة إلى تثبيط المعدة، يمتلك هرمونا كوليسيستوكاينين وسكرتين وظائف تنظيمية مُهمة في عملية الهضم، حيث يُحفِّز هرمون كوليسيستوكاينين الإفرازات البنكرياسية المُحتوية على الأنزيمات الهاضمة، ويُحفِّز أيضًا كيس الصفراء. يحقن انقباض كيس الصفراء المزيد من الصفراء في الاثنا عشر، فتعمل بدورها على زيادة استحلاب الدُّهون، ومن ثم تزيد من فعالية هضم الدُّهون. يقوم هرمون



الشكل 48-17

الهرمونات المُتحكِّمة في القناة المعدية المعوية. يُحفِّز الجاسترين، المُفرز من الطَّبقة المُخاطية في المعدة إفراز حمض الهيدروكلوريك ومولد الببسين (الذي يتحوَّل إلى ببسين). يُفرز الاثنا عشر ثلاثة هرمونات: كوليسيستوكاينين؛ الذي يُحفِّز انقباض كيس الصفراء وإفراز الأنزيمات البنكرياسية، وسيكريتين؛ الذي يُحفِّز إفراز البيكربونات من البنكرياس، والببتيد المُثبِّط المعدي؛ الذي يُثبِّط طرح مُحتويات المعدة إلى الاثنا عشر.

سكرتين بتنبيه البنكرياس لإفراز البيكربونات، التي تعمل على مُقاومة أحماضة الكايموس. ويتميَّز هذا الهرمون بكونه أول هرمون تمَّ اكتشافه. ويُلخِّص (الجدول 48-1) عمل الأنزيمات والهرمونات الهاضمة.

إنَّ ردود الأفعال العصبية والهرمونية تُنظِّم نشاط الجهاز الهضمي. تُنظِّم إفرازات المعدة عن طريق الغذاء وهرمون جاسترين. يعمل إنتيروجاسترون المُفرز من الاثنا عشر على تثبيط الهضم المعدي وتحفيز الهضم في الاثنا عشر.

الجدول 48-1 هرمونات وأنزيمات الهضم

الهرمونات

الهرمون	الصنف	المصدر	المُحفِّز	الوظيفة	ملاحظات
الجاسترين	عديد الببتيد	الجزء البوابي من المعدة	دخول الغذاء للمعدة	يُحفِّز إفراز حمض الهيدروكلوريك ومولد الببسين من المعدة.	يعمل على العضو المُفرز له.
الكوليسيستوكاينين (CcK)	عديد الببتيد	الاثنا عشر	الكايموس الدُّهني في الاثنا عشر.	يُحفِّز انقباض كيس الصفراء وإفراز الأنزيمات الهاضمة من البنكرياس.	يُشبه من النَّاحية التَّركيبية الجاسترين.
الببتيد المُثبِّط المعدي (GIP)	عديد الببتيد	الاثنا عشر	الكايموس الدُّهني في الاثنا عشر.	يمنع طرح مُحتويات المعدة في الاثنا عشر.	يُحفِّز إفراز الأنسولين أيضًا.
السيكرتين	عديد الببتيد	الاثنا عشر	الكايموس الحمضي في الاثنا عشر.	يُحفِّز إفراز البيكربونات من البنكرياس.	أول هرمون تمَّ اكتشافه (1902)

الأنزيمات

الموقع	الأنزيم	المادة التي يعمل عليها	نواتج الهضم
الغدة اللعابية	الأميليز	النشا، الجلايكوجين	سكريات ثنائية التَّسكر.
المعدة	الببسين	البروتينات	ببتيدات قصيرة
البنكرياس	اللاييز (مُحلِّل الدُّهون)	الدُّهون ثلاثية الجليسرول	أحماض دهنية، جليسرول أحادي
	تريبسين، كيموتربسين	البروتينات	ببتيدات قصيرة
	DNAse (مُحلِّل DNA)	DNA (الحمض النووي الرَّايبوزي منقوص الأكسجين)	نيوكليوتيدات
	RNase (مُحلِّل RNA)	RNA (الحمض النووي الرَّايبوزي)	نيوكليوتيدات
الأمعاء الدَّقيقة (الحافة الفرشاة)	ببتيديز (مُحلِّلات الببتيد)	ببتيدات قصيرة	أحماض أمينية
	نيوكلييز (محللات الأحماض النووية)	DNA و RNA	سكر، القواعد النتروجينية للأحماض النَّووية.
	لاكتيز، مالتيز، سكريز	السكريات ثنائية التَّسكر	سكريات أحادية التَّسكر

8-48 وظائف الأعضاء المُساعدة (الغدد الملحقة)

يؤدي كل من الكبد والبنكرياس أدوارًا مهمة أخرى غير إنتاج الأنزيمات الهاضمة. ويُعدّ الكبد من أهم الأعضاء التي تؤدي دورًا في تحطيم المواد السّامة. كذلك يقوم البنكرياس بإفراز هرمونات تُنظِّم مستوى الجلوكوز في الدَّم عن طريق تأثيره جُزئيًّا في خلايا الكبد.

يُعدِّل الكبد بعض المواد الكيميائية للحفاظ على الاتزان الدَّاخلي

حيث إنَّ المواد الغذائية تنتقل من المعدة والأمعاء مُباشرة إلى الكبد عن طريق الوريد الكبدي البابي، فإن الكبد يُعدّ في موقع جيد ليقوم بتعديل المواد المُمتصة من القناة الهضمية قبل انتقالها إلى أنحاء الجسم المُختلفة. فمثلًا، الكحول والأدوية المُتناولة تذهب إلى الكبد وتُعالج هناك؛ وهذا هو أحد العوامل التي تُسبِّب تلفًا للكبد نتيجة الإدمان على الكحول والأدوية.

يعمل الكبد أيضًا على إزالة السُّموم، والمُبيدات، والمواد المُسرطنة، وسموم أخرى، عن طريق تحويلها إلى مواد أقل سمية. من أهم الأمثلة على ذلك، تحويل الكبد مادة الأمونيا السَّامة التي تُنتجها البكتيريا الموجودة في الأمعاء إلى بولينا، حيث يستطيع الجسم احتواء البولينا بشكل آمن وحملها في الدَّم بتراكيز مُرتفعة.

بشكل مُشابه، يعمل الكبد على تنظيم عدد من المواد التي يُنتجها الجسم. فمثلًا، يتمُّ تحويل الهرمونات الستيرويدية، إلى مواد أقل فاعلية وأكثر ذائبية في الماء عن طريق الكبد. يتمُّ دمج هذه المواد بعد ذلك مع عُصارة الصفراء، ويتمُّ التَّخلُّص منها عن طريق البُراز، أو تُنقل عن طريق الدَّم إلى الكليتين، ويتمُّ التَّخلُّص منها عن طريق البول.

يُنتج الكبد أيضًا مُعظم بروتينات بلازما الدَّم. ويُعدّ مجموع تركيز بروتينات بلازما الدَّم مهمًّا، حيث إنه يُحافظ على التَّوازن الأسموزي ضمن مدى مُعيَّن بين الدَّم والسائل بين الخلوي. فإذا انخفض تركيز بروتينات بلازما الدَّم بشكل كبير، كما يحدث عند الإصابة بمرض تشمُّع الكبد، فإنَّ السَّوائل تتجمَّع في الأنسجة، مُسبِّبة ما يُدعى الاستسقاء *Edema*.

المُحافظة على تركيز جلوكوز الدَّم بفعل الأنسولين والجلوكاجون

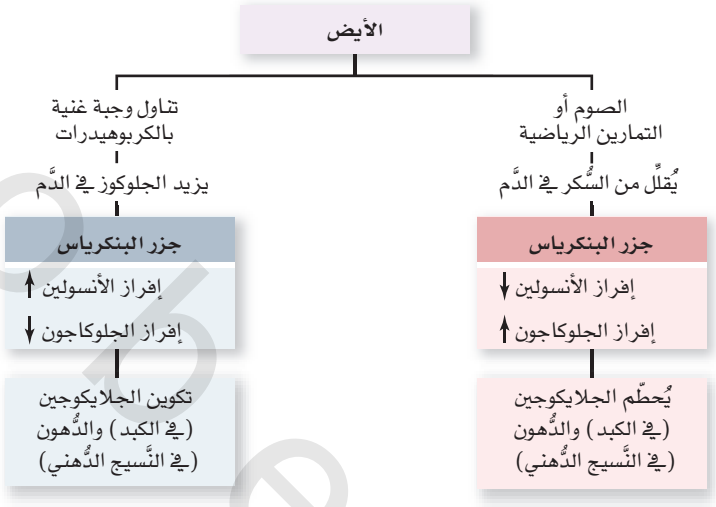
تحصل العصبونات في الدِّماغ على طاقتها من تحطيم الجلوكوز القادم من بلازما الدَّم، بعملية التَّنفس الهوائي. ولهذا، من المُهم جدًا عدم انخفاض تركيز الجلوكوز كثيرًا في الدَّم، كما يحدث خلال عملية الصوم، أو إجراء التَّمارين الرِّياضية مدة

طويلة. وإن من المُهم أيضًا عدم ارتفاع تركيز الجلوكوز في الدَّم إلى مُستويات عالية، كما يحدث عند الأشخاص المُصابين بمرض السُّكري عند عدم تناولهم العلاج، حيث يُسبِّب ارتفاع السُّكر في الدَّم إلى مستويات عالية تلفًا للأنسجة.

بعد تناول وجبة غنية بالكربوهيدرات، يقوم الكبد والعضلات الهيكلية بإزالة مُعظم الجلوكوز الزَّائد من الدَّم وخزنه على شكل **جلايكوجين Glycogen**. تُحفَّز هذه العملية عن طريق هرمون الأنسولين، الذي يُفرز من خلايا بيتا في جزر لانجرهانز البنكرياسية (الشكل 48-18).

عندما يقلّ تركيز الجلوكوز في الدَّم، كما هو الحال بين الوجبات، أو خلال الصوم، أو في أثناء التَّمارين الرِّياضية، يقوم الكبد بإطلاق الجلوكوز إلى الدَّم. يتم الحصول على هذا الجلوكوز من تحطيم الجلايكوجين المُخزون في الكبد إلى جلوكوز -6- فوسفات، وتُسمَّى هذه العملية **تحلُّل الجلايكوجين Glycogenolysis**. يقوم الكبد بعد ذلك بإزالة مجموعة الفوسفات مُطلقًا جزيء الجلوكوز الحر في الدَّم. تفتقر العضلات الهيكلية إلى الأنزيم الذي نحتاج إليه لإزالة مجموعة الفوسفات هذه، ومع أنَّ العضلات تُعدّ مخازن للجلايكوجين، إلا أنَّها غير قادرة على إطلاق الجلوكوز إلى الدَّم. على الرَّغم من ذلك، تستطيع الخلايا العضلية استخدام هذا الجلوكوز مُباشرة في عملية إنتاج الطاقة، حيث إنَّ الجلوكوز6-- فوسفات هو ناتج أول تفاعل في عملية تحلُّل الجلوكوز. إنَّ تحطُّم الجلايكوجين الموجود في الكبد يتمُّ تحفيزه عن طريق هرمون آخر، هو الجلوكاجون، الذي يفرز من خلايا ألفا التَّابعة لجزر لانجرهانز في البنكرياس (انظر الشكل 48-18).

إذا استمرت عملية الصوم أو إجراء التَّمارين الرِّياضية، يبدأ الكبد بتحويل جزيئات أخرى، مثل الأحماض الأمينية وحمض اللبن، إلى جلوكوز. تُدعى هذه العملية **تكوين** (تخليق) **الجلوكوز Gluconeogenesis**. نحصل على الأحماض الأمينية المُستخدمة في هذه العملية من البروتينات الموجودة في العضلة، وهذا يُفسِّر حدوث ضمور العضلات أو ضعفها في أثناء الصوم مددًا طويلة.



الشكل 48-18

عمل الأنسولين والجلوكاجون. بعد تناول الوجبة، تُحفِّز زيادة إفراز الأنسولين من خلايا بيتا في جُزر البنكرياس تكوين الجلايكوجين والدُّهون. في أثناء الصوم أو أداء التَّمارين الرِّياضية، تُحفِّز زيادة إفراز الجلوكاجون من خلايا ألفا في جزر البنكرياس، وانخفاض إفراز الأنسولين تحطُّم الجلايكوجين والدُّهون (من خلال تفاعلات التَّحلُّل المائي).

يُعدّ الكبد مسؤولًا عن تعديل الجزيئات الكيميائية، مثل السُّموم والهرمونات الستيرويدية. يتمُّ تنظيم تركيز الجلوكوز في الدَّم عن طريق هرمونات البنكرياس، والكبد. يُحفِّز الأنسولين تكوين الجلايكوجين والدُّهون في الكبد. ويُحفِّز الجلوكاجون تحطُّم الجلايكوجين في الكبد، الذي يُطلق بدوره الجلوكوز إلى الدَّم.

9-48 طاقة الغذاء، وإنفاق الطاقة، والمواد الغذائية الضَّرورية

يُستخدم الغذاء المهضوم لأداء وظيفتين أساسيتين، هما: تزويد الجسم بمصدر طاقة، وكذلك تزويده بالمواد الأولية التي لا يستطيع الجسم تصنيعها وحده.

حتى الحيوانات التي لا تقوم بأي نشاط تحتاج إلى طاقة لتدعم عمليات الأيض بها؛ إنَّ أقل مُعدَّل للطَّاقة يتمُّ استهلاكه في هذه الظُّروف يُسمّى **مُعدَّل الأيض القاعدي Basal metabolic rate (BMR)**. هذا المعدل ثابت للفرد تقريبًا، ويعتمد بشكل أساسي على العمر، والجنس، وحجم الجسم.

الإجهاد يزيد من مُعدَّل الأيض

إنَّ الإجهاد البدني يزيد من مُعدَّل الأيض فوق المُستوى القاعدي. ولهذا، فإنَّ كمية الطَّاقة التي يستهلكها الجسم في اليوم الواحد لا تُحدَّد فقط بمعدل الأيض القاعدي، ولكن أيضًا بمستوى النَّشاط البدني. فإذا تمَّ تناول كمية من الطَّاقة أكثر مما تستهلكه في اليوم، فإنَّ الطَّاقة الزَّائدة ستُخزَّن على شكل جلايكوجين ودهون. وحيث إنَّ كمية تخزين الجلايكوجين مُحدَّدة، فإنَّ الزِّيادة في الطاقة المأخوذة ستُسبِّب تراكم الدُّهون.

إنَّ كمية الطَّاقة الموجودة في الغذاء والمأخوذة تُقاس **بالكيلو سعر Kilocalories** (واحد كيلوسعر = 1000 سُعر؛ إنَّ اختصاصيي التَّغذية يستخدمون كلمة سُعر بدلًا من كيلوسُعر). إنَّ كمية الكيلوسُعرات في الغذاء تُحدَّد بكمية الحرارة النَّاتجة عند "حرق الغذاء"، إما في جهاز يُدعى المُسعر الحراري، أو في الجسم، حيث يتمُّ أخذ الغذاء وأكسدته خلال عملية التَّنفس الخلوي. تتغير كمية السُّعرات المأخوذة بتغيُّر الغذاء، وإنَّ كمية الطَّاقة التي ننفقها تتغيَّر بحسب نمط حياة الفرد.

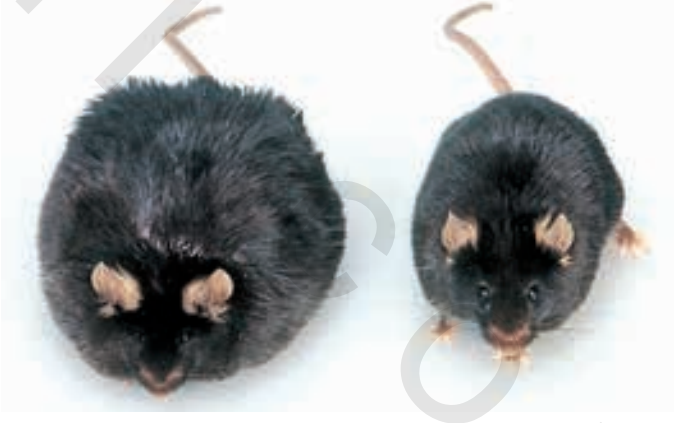
إنَّ كمية الإنفاق اليومية من الطاقة تتراوح بين 1300 إلى 5000 كيلوسُعر في اليوم اعتمادًا على مُعدَّل الأيض القاعدي ومُستوى النَّشاط البدني. وعندما يكون مجموع الكيلوسعرات المأخوذة أكبر من مُعدَّل الأيض مدة طويلة، فإنَّ الشَّخص يُراكم كمية من الدُّهون تكون ضارة لصحته، وتُعرف هذه الحالة **بالسَّمنة Obesity**. تُوصف السّمنة في هذه الأيام باستخدام ما يُسمَّى **مُؤشِّر كتلة الجسم المتري Metric body mass index (BMI)**. المؤشر هو نسبة الطُّول إلى الوزن، التي تُعطي تقديرًا لكمية الدُّهون دون قياسها بشكل مُباشر. يُحسب مُؤشِّر كتلة الجسم بقسمة الوزن بالكيلوجرام على مُربَّع الطُّول بالمتر. فإذا كان الرَّقم النَّاتج أكثر من 30 يعدّ الشَّخص سمينًا. في الولايات المُتحدة، يعاني نحو 34% من الأشخاص البالغين الذين أعمارهم بين 40 و 59 سنة من السّمنة. ومن بين الرِّجال الذين تبلغ أعمارهم ما بين 40 إلى 59 سنة، فإنَّ 31% تقريبًا يصنفون بأنهم سمان. ومن بين النِّساء اللواتي تبلغ أعمارهنّ بين 40 إلى 59 سنة فإنَّ 37% تقريبًا يُوصفن بالسّمنة. إذا تمَّ إضافة مَن هم في أعمار من 20 إلى 40 سنة، فإنَّ نسبة السّمنة تنخفض قليلًا، لكنها تبقى قريبة من 30%.

تناول الغذاء يتحكم فيه الجهاز العصبي والغُدد الصَّماء

منذ سنوات عدة، كان الأساس الهرموني والعصبي للشَّهية لغزًا. بيَّنت التَّجارب التي مُنعت فيها الفئران من تناول الغذاء (الصوم) أو زيدت تَّغذيتها أنَّ كمية الغذاء المأخوذة تزيد بعد انتهاء عملية الصَّوم. وهذا يزيد من سرعة استرجاع الوزن المفقود للحيوانات لتعود إلى القيمة التي كانت تمتلكها قبل الصوم. بعد ذلك يبدأ تناول الغذاء في الانخفاض. يدلُّ هذا على وجود آلية تحكُّم تربط بين تناول الغذاء والتَّوازن في الطَّاقة. تمَّ افتراض وجود عامل الشَّبع *Satiety factor* الهرموني الذي يُنتج من النَّسيج الدُّهني، لتفسير هذه المُلاحظات. وتمَّ أيضًا إثبات أنَّ مناطق في تحت المهاد تتدخل في السُّلوك الغذائي. وقد عرفت دراسات أجريت على القوارض عددًا من الجينات التي تُسبِّب السّمنة. لقد سمح علم الوراثة الجُزيئية باستنساخ عدد من هذه الجينات، فأدَّى هذا إلى رسم نموذج يربط بين تناول الغذاء والتَّوازن في الطَّاقة. يتضمَّن هذا النَّموذج إشارات قادمة مُرتبطة بالنَّسيج الدُّهني والسُّلوك الغذائي، وإشارات مُغادرة مُرتبطة بإنفاق الطَّاقة، وتخزينها، والتَّكاثر والسلوك الغذائي. وسوف نُناقش في البداية الهرمونات التي لها علاقة بذلك، ومن ثمَّ نُبيِّن كيف تعمل هذه الهرمونات في دائرة التَّحكُّم سابقة الذِّكر.

هرمون ليبتن

إنَّ أحد نماذج السّمنة عند القوارض، هو الفأر السَّمين، الذي تسببه طفرة في جين يُسمّى *Ob*. فالفئران التي تمتلك أليلات هذا الجين بصفة نقية ومُتنحية تُصبح سمينة مُقارنةً مع الفئران البرية (الشكل 48-19). بعد عزل الجين المسؤول عن هذا الطِّراز الشَّكلي أثبتت التَّجارب أنَّ هذا الجين يشفِّر معلومات لهرمون يُدعى **ليبتن Leptin**. عندما يُحقن هرمون ليبتن في حيوانات تمتلك *ob/ob*، فإنَّها تتوقف عن النهم في تناول الغذاء، ولا تُصبح سمينة (انظر الشكل 48-19). لقد بيَّنت هذه التَّجارب أيضًا أنَّ ليبتن هو عامل الشَّبع، وهو عامل مُهم في عملية التَّحكُّم في الشَّهية. وتمَّ عزل جين مُستقبلات ليبتن (*db*) وتبيَّن أنَّ عملية تصنيع هذه المُستقبلات تحدث في خلايا الدِّماغ في تحت المهاد التي لها علاقة بعملية تناول الطَّاقة.



الشكل 48-19

تأثيرات هرمون ليبتن. كلا الفأرين هنا نقيا الصفة للطفرة المُتنحية *ob*، التي تُسبِّب السّمنة. يحتوي الجين *ob* على المعلومات اللازمة لإنتاج الهرمون الببتيدي ليبتن. الفأر على اليمين تمَّ حقنه بليبتن، وخلال أسبوعين، تمَّ فقدان 30% تقريبًا من وزنه، من دون ظهور أعراض جانبية.

يعتقد الباحثون أنَّ ليبتن هو أهم إشارة ترميز في الجُزء الوارد من دائرة التَّحكُّم لرصد الطاقة، وتناول الغذاء، وإنفاق الطَّاقة. يُفرز ليبتن من النَّسيج الدُّهني استجابة للتَّغذية، ويتناسب تركيزه طرديًّا مع السُّلوك الغذائي وكمية الدُّهون في الجسم. إنَّ قلة تناول الغذاء تقلِّل من مُستوى ليبتن، هذا بدوره يُعطي إشارة للدِّماغ إلى أن تناول الغذاء أصبح ضروريًّا. إنَّ تناول الغذاء بعد الصَّوم يُسبِّب زيادة سريعة في مُستوى ليبتن. إما الجُزء المُغادر من هذه الدَّائرة فهو مُعقَّد، ويضمُّ التَّحكم في الطاقة المُنفقة، وتخزين الطَّاقة، والسُّلوك الغذائي. ويُمكن للتَّكاثر أن يتأثَّر كذلك، حيثُ إن التَّكاثر يُثبَّط في ظروف المجاعة.

لقد تمَّ عزل جين ليبتن من الإنسان، ويبدو أنَّه يعمل مثل عمله في الفئران. تبيَّن الدِّراسات الحديثة على الإنسان أنَّ نشاط الجين *ob* وتركيز ليبتن في الدَّم عالٍ في الأشخاص السِّمان مُقارنة مع الأشخاص النحاف، وأنَّ ليبتن الذي يُفرز من الأشخاص السمان هو طبيعي في مُعظم حالات السّمنة. وقد اقتُرح أن السّمنة في الإنسان تنتُج من انخفاض الحساسية لهرمون ليبتن في الدِّماغ، لا من انخفاض إنتاجه عن طريق الخلايا الدُّهنية. إن الأبحاث على ليبتن في الإنسان مُستمرة، حيثُ يهتم به العلماء الأكاديميون، كما تهتم به الصِّناعات الدَّوائية.

الأنسولين

على الرَّغم من أنَّ السّمنة المُفرطة المرتبطة بطفرات تُؤدي إلى فقدان وظيفة جين *ob* تدلّ على أنَّ إشارات هرمونية أخرى لا تستطيع التعويض عن ليبتن، إلا أنَّ هرمونات أخرى لها دور في السّمنة. يدخل الأنسولين في إشارة الشبع، إضافة إلى الليبتن، وينخفض مستوى هذا الهرمون مع الصَّوم، ويرتفع مع السّمنة. وحيث إنَّ الأنسولين يؤدي دورًا مُهمًّا في الحفاظ على تركيز الجلوكوز في الدَّم ثابتًا، كما ذُكر سابقًا، فإنَّ دوره في الدَّائرة المُتحكِّمة بتنظيم الطَّاقة مُعقَّد.

هرمونات القناة الهضمية

تُفرز المعدة مجموعة من الهرمونات التي تتحكَّم في فسيولوجية الهضم، كما تحدَّثنا سابقًا. بعض هذه الهرمونات تدخل في عملية تنظيم تناول الغذاء، حيثُ إنَّها تُفرز بشكل مُباشر استجابة لتناول الغذاء، وهو أمر ضروري لدورها في الهضم.

يمتلك هرمونا الببتيد المُثبِّط المعدي وكوليسيستوكاينين مُستقبلات في تحت المهاد، ويقومان بإرسال إشارات مُثبِّطة للدِّماغ، مثل ليبتن وأنسولين. تتغيَّر مُستويات هذين الهرمونين بحسب السُّلوك الغذائي بطريقة تُشبه ما يحدث لكل من ليبتن وأنسولين.

يمتلك هرمون المعدة جريلين Ghrelin تأثيرًا مُضادًّا للهرمونات السَّابقة المُثبِّطة للشَّهية. يمتلك هذا الهرمون مُستقبلات في تحت المهاد، لكنَّه يُحفِّز تناول الغذاء. هذا الدَّور تمَّ إثباته بدراسات على الجرذان، حيثُ تبيَّن أنَّ إعطاء هذه الحيوانات هرمون جريلين مدة زمنية طويلة يُؤدي إلى السّمنة. يرتفع مستوى هرمون جريلين قبل تناول الغذاء، ويُعتقد أنَّه يؤدي دورًا عند بداية تناول الغذاء. إنَّ أحد علاجات السّمنة المُفرطة، هو تخطي المعدة جراحيًّا، هذا يُؤدي إلى نقص مُستوى هذا الهرمون. ويُعتقد أن هذا النّقص أحد الأسباب وراء تثبيط الشَّهية التي نراها مُباشرة بعد هذه العملية.

الببتيدات العصبية

إنَّ السَّيطرة المُغادرة على تناول الغذاء والتَّوازن في الطَّاقة هي أقل وضوحًا من السَّيطرة القادمة التي نُوقشت سابقًا. إنَّ المُنظِّم المركزي هو تحت المهاد، واثنان من الببتيدات العصبية الدِّماغية: **الببتيد العصبي Y (Neuropeptide Y)** والهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية. هذه الهرمونات هي مُتضادة في عملها، حيثُ يعمل الهرمون الأول على تحفيز تناول الغذاء، أما الثاني فيُقلِّل منه.

إنَّ الأدلة على ذلك تمَّ الحصول عليها من تجارب أوضحت أن إنتاج الهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية وإفرازه يحفزه ليبتن، وأن حقن الهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية يُثبِّط تناول الغذاء. وإنَّ فقدان وظيفة مُستقبلات الهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية يُسبِّب السّمنة. في المقابل، فإنَّ التعبير عن الببتيد العصبي Y يُنظم سلبيًّا عن طريق ليبتن، وحقنه يُحفِّز سلوك تناول الغذاء.

نموذج لتوازن الطاقة

إنَّ النَّموذج الحالي لتوازن الطاقة والسُّلوك الغذائي مُلخَّص في (الشَّكل 48-20). يوجه ليبتن وأنسولين تنظيمًا طويل الأمد للجُزء القادم من هذه الشَّبكة من الإشارات. يُفرز ليبتن وأنسولين من النَّسيج الدُّهني والبنكرياس على التَّوالي استجابةً لتأثيرات السُّلوك الغذائي، وليس استجابة مُباشرة لعملية التَّغذية نفسها. يُؤدي هذا إلى ارتفاع مُستوى ليبتن في الدم بنسبة تتناسب طرديًّا مع كمية النَّسيج الدُّهني. المثال الواضح لذلك هو الارتفاع الكبير في مُستوى ليبتن في حالة السّمنة. يعمل ليبتن وأنسولين على تحت المهاد لتزيد من مُستوى الهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية، وتُقلِّل من مُستوى الببتيد العصبي Y. يُؤدي هذا إلى تقليل الشَّهية، وزيادة إنفاق الطَّاقة، ويسمح كذلك بالتَّكاثر والنُّمو. يعمل المُستوى المُنخفض لليبتن وأنسولين على تحت المهاد ليُقلِّل من الهرمون المُحفِّز للخلايا الصبغية، ويزيد من مُستوى الببتيد العصبي Y. يُؤدي هذا إلى زيادة في الشَّهية وتقليل إنفاق الطَّاقة. وإذا استمر توفُّر تركيز قليل من ليبتن، فإنَّ ذلك يُؤدي إلى تثبيط التَّكاثر والنُّمو.

تُفرز هرمونات كوليسيستوكاينين والببتيد المثبط المعدي استجابة لتناول الغذاء، وتُعدّ مُنظِّمات قصيرة الأجل للجُزء القادم من دائرة التَّحكُّم في توازن الطَّاقة. إن تأثيرها هو مثل ليبتن وأنسولين. يُعدّ هرمون المعدة جريلين أيضًا مُنظِّمًا لأمد قصير، حيث يُحفِّز تناول الغذاء.

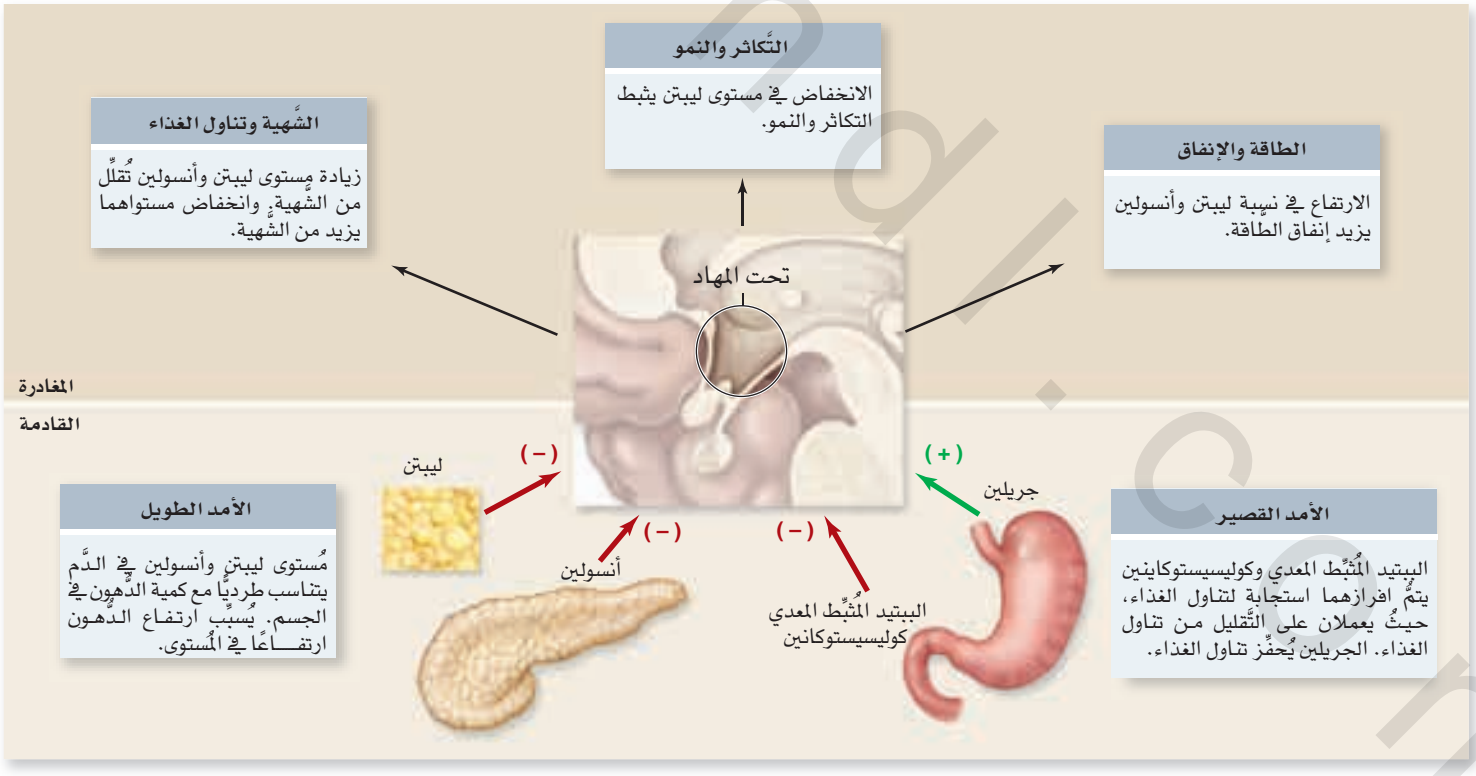
اضطرابات ناجمة عن تناول الغذاء

أصبحت الاضطرابات النَّاتجة عن تناول الغذاء في الولايات المتحدة، أكثر شيوعًا في السبعينيات من القرن السَّابق. إنَّ أكثر هذه الاضطرابات شيوعًا هو فقدان الشَّهية العصبي Anorexia nervosa، وهي حالة يقوم الأشخاص المتأثرون بها بتجويع أنفسهم بشدة، والشَّهية الكلبية Bulimia، التي فيها يقوم الأشخاص بعمل استفراغ بعد الأكل، ولهذا يبقى وزنهم ثابتًا. إن 90% إلى 95% ممن يُعانون هذه الاضطرابات هم من النِّساء؛ حيث قدَّر الباحثون أن 2% إلى 5% من الإناث البالغات، والنِّساء صغيرات السِّن في الولايات المُتحدة لديهن اضطرابات ناتجة عن تناول الغذاء.

المواد الغذائية الأساسية هي الأغذية التي لا يستطيع الجسم تصنيعها

عبر مراحل التَّطور، فقدت كثير من الحيوانات القُدرة على تصنيع بعض المواد التي تؤدي دورًا مهمًّا في عمليات الأيض لديها. هذه المواد التي لا يستطيع الحيوان تصنيعها، ولكنَّها ضرورية له، ويجب أن يحصل عليها من غذائه تُسمّى **المواد الغذائية الأساسية Essential nutrients**.

من هذه المواد الغذائية الأساسية **الفيتامينات Vitamins**، وهي مواد عضوية نحتاج إليها بكميات قليلة جدًا. فمثلًا، فقدت المخلوقات الآتية: الإنسان، والقرود، والخنزير الغيني القدرة على تصنيع حمض الأسكوربيك (فيتامين ج). فإذا لم يتم تناول هذا الفيتامين بكميات كافية، تُصاب هذه المخلوقات الثديية بمرض الأسقربوط، وهو مرض خطير يُسبِّب تآكل الأنسجة الضَّامة. ويحتاج الإنسان إلى 13 فيتامينًا مُختلفًا على الأقل (الجدول 48-2).



الشكل 48-20

التَّحكُّم الهرموني في السلوك الغذائي. يقع التَّحكُّم الهرموني في السلوك الغذائي تحت سيطرة التَّحكم طويل الأمد المُرتبط بكمية النَّسيج الدُّهني، وتحت سيطرة التَّحكم قصير الأمد المُرتبط بفعل التَّغذية. يتمُّ هذا التَّحكُّم عن طريق الجهاز العصبي المركزي. إنَّ أهم منطقة في الدِّماغ تنجز هذا العمل هي تحت المهاد.

بعض المواد الغذائية الأساسية نحتاج إليها بكميات أكبر مما نحتاج إليه في حالة الفيتامينات. فمثلًا، الكثير من الفقريات، لا تستطيع تصنيع واحد أو أكثر من العشرين حمضًا أمينيًّا. يجب أن يتمَّ الحصول على هذه الأحماض الأمينية الأساسية *Essential amino acids* عن طريق الفم. ويحتاج الجسم إلى 9 أحماض أمينية. فبالنِّسبة إلى الأشخاص الذين يأكلون الخضراوات فقط يجب أن يختاروا طعامهم بعناية ليحصلوا على الأحماض الأمينية الأساسية. هؤلاء الأشخاص يحتاجون إلى مُضافات غذائية تزوِّدهم ببعض الفيتامينات غير الموجودة بكميات كبيرة في النباتات، مثل فيتامين ب.

إضافة إلى ذلك، فقدت الفقريات كلها قدرتها على تصنيع بعض الأحماض الدُّهنية غير المُشبعة طويلة السلسلة، ولهذا يجب أن يتم الحصول عليها من الغذاء. بالمُقارنة، فإنَّ بعض المواد الغذائية الأساسية التي تستطيع الفقريات تصنيعها لا يُمكن أن تصنعها حيوانات أخرى. فمثلًا، تستطيع الفقريات تصنيع الكوليسترول، وهو جزء مهم في تركيب الهرمونات الستيرويدية، ولا تستطيع تصنيعه الحشرات آكلة اللحوم.

يُزوِّدنا الغذاء أيضًا **بالمعادن الأساسية Essential minerals** مثل الكالسيوم، والماغنسيوم، والفوسفور، ومواد غير عضوية أخرى، مثل العناصر النادرة *Trace elements* كالخارصين والمولبيديوم، التي نحتاج إليها بكميات قليلة جدًا. تحصل الحيوانات على هذه العناصر الضئيلة مُباشرة من النَّباتات أو من الحيوانات التي تتغذَّى على النَّباتات.

تعتمد كمية السُّعرات المُستهلكة من قبل الجسم على مُعدَّل الأيض القاعدي والسُّعرات الإضافية المُستهلكة في أثناء التَّمارين الرِّياضية. تحدث السَّمنة إذا زادت كمية طاقة الغذاء المأخوذة عن كمية طاقة الغذاء المُنفقة مدة زمنية طويلة. إنَّ التَّحكم في كمية تناول الغذاء مُرتبط بإنفاق الطَّاقة عن طريق هرمون ليبتن. يرتبط مُستوى ليبتن في الجسم بكمية الدُّهون. يتحكَّم تحت المهاد في السُّلوك الغذائي وتخزين الطَّاقة وإنفاقها. يحتاج الجسم إلى الفيتامينات والمعادن، ويحصل عليها من الغذاء. إضافة إلى ذلك، فإنَّ الغذاء يجب أن يُزوِّد الجسم بالأحماض الأمينية والأحماض الدُّهنية الأساسية التي لا يستطيع تصنيعها.

الجدول 48-2 الفيتامينات الرئيسة التي يحتاج إليها الإنسان

الفيتامين	الوظيفة	المصدر	أعراض العوز
فيتامين أ (ريتنول)	يدخل في تركيب صبغات العين، ويُحافظ على النَّسيج الطِّلائي.	الخضراوات، مُشتقات الحليب، الكبد.	الرؤية الليلية الضعيفة أو (العمى الليلي)، وجفاف الجلد.
مجموعة ب			
ب1	مُرافق أنزيم في إزالة ثاني أكسيد الكربون خلال عملية التَّنفس الخلوي.	الحبوب، اللحوم، البقوليات.	البري بري، ضعف القلب، الاستسقاء.
ب2 (رايبوفلافين)	يُشكل جزءًا من مُرافقات الأنزيمات وحاملات الطَّاقة التي تعمل في التَّنفس الخلوي FAD و FMN، والتي تؤدي دورًا في العمليات الأيضية.	أنواع عدة من الغذاء.	التهاب الجلد وتحطّمه (قروح)، وتهيُّج العين.
ب3 (نياسين)	يُشكِّل جزءًا من تركيب NAD^+ و $NADP^+$	الكبد، اللحوم، الحبوب.	البلاجرا (الجلد الخشن)، التهاب الأعصاب، أمراض عصبية.
ب5 (حمض البانتوثينك)	يُشكِّل جزءًا من تركيب مُرافق الأنزيم-أ، الرابط الأساسي بين تفاعلات أيض الدُّهون والكربوهيدرات.	أنواع عدة من الغذاء.	نادرة: التَّعب، فقدان التَّناسق الحركي العصبي.
ب6 (البريدوكسين)	مُرافق أنزيمي في كثير من مراحل الأيض للأحماض الأمينية.	الحبوب، الخضراوات، اللحوم.	فقر الدَّم، تشنُّج العضلات، تهيُّج.
ب12 (سيانوكوبالامين)	مُرافق أنزيم في إنتاج الأحماض الأمينية.	اللحوم الحمراء، الألبان.	فقر الدَّم الوبيل (فقر الدم الخبيث).
البيوتين	مرافق أنزيم في صناعة الدُّهون وأيض الأحماض الأمينية	اللحوم، الخضراوات.	نادرة: الاكتئاب، الغثيان.
حمض الفوليك	مرافق أنزيم في أيض الأحماض الأمينية والأحماض النووية	الخضراوات الخضراء.	فقر الدَّم، الإسهال.
فيتامين ج	أساسي لتكوين الكولاجين، المادة الأسمنتية في العظام، الأسنان، النَّسيج الضَّام في الأوعية الدَّموية؛ يزيد المُقاومة ضد العدوى	الفواكه، الخضراوات ذات الأوراق الخضراء.	الإسقربوط، تشقُّق الجلد، الأوعية الدَّموية.
فيتامين د (كالسيفيرول)	يزيد من امتصاص الكالسيوم، ويُحفِّز تكوُّن العظام	مشتقات الألبان، زيت كبد الكود	الكساح، تشوه العظام وتغيُّر شكلها.
فيتامين هـ (توكوفيرول)	حماية الأحماض الدُّهنية والغشاء الخلوي من الأكسدة	المارجرين، الحبوب، الخضراوات ذات الأوراق الخضراء	نادرة
فيتامين ك	ضروري لتخثُّر الدَّم	الخضراوات ذات الأوراق الخضراء	إطالة زمن تخثُّر الدَّم وحصول نزيف شديد في حالات العوز الشديد

مراجعة المفاهيم

48-1 أنواع أجهزة الهضم

تُقسَّم الحيوانات بحسب مصادر غذائها إلى حيوانات: عاشبة، ولاحمة، وخليطة التغذية.

- في اللواسع والدِّيدان المُفلطحة يمتلك التَّجويف الهضمي أو المعدي الوعائي فتحة واحدة (الشكل 48-1).
- سمح الجهاز الهضمي ذو الاتجاه الواحد بوجود مناطق مُتخصِّصة لِـ: البلع، والتجزئة، والهضم الكيميائي، والامتصاص.
- الهضم الكيميائي هو تحطيم جزيئات الغذاء إلى وحدات بنائية صغيرة.
- تتكون القناة المعدية المعوية من: الفم، والبلعوم، والمريء، والمعدة، والأمعاء الدَّقيقة والغليظة، والمذرق أو المُستقيم (الشكل 48-3).
- تمتلك القناة المعدية المعوية أربع طبقات (الشكل 48-4).

48-2 الفم والأسنان: التقاط الغذاء ومعالجة المقادير الكبيرة

يعكس التَّخصص في الأجهزة الهضمية طبيعة معيشة المخلوق الحي.

- تمتلك الكثير من الفقريات أسنانًا لتحطيم الغذاء. وتمتلك الطيور قانصةً تحتوي حصى تساعد على طحن الغذاء إلى جُزيئات صغيرة.
- أسنان الثدييات تعكس عاداتها الغذائية (الشكل 48-5).
- عندما يدخل الغذاء إلى الفم، تبدأ الغُدد اللعابية بإفراز اللعاب الذي يعمل على ترطيب الغذاء، ويسهِّل من انزلاقه، ويحتوي اللعاب على أنزيم الأميليز.
- تبدأ عميلة البلع إراديًّا، وتستمر بشكل غير إرادي (الشكل 48-8).

48-3 المريء والمعدة: بداية الهضم

يُغادر الغذاء المُبتلَع البلعوم، ويدخل إلى المريء ومن ثم يُكمل طريقه إلى المعدة، حيث يُخزَّن، وتبدأ عملية الهضم هناك.

- تدفع الحركة الناتجة عن الانقباضات العضلية المُتناغمة، أو الحركة الدُّودية، لقمة الغذاء إلى المعدة.
- في المعدة، يُمزج الغذاء مع حمض الهيدروكلوريك ومولد الببسين غير النَّشط، الذي يُنشط عند انخفاض درجة الأحماضة (الشكل 48-10).
- يتحوَّل مُولِّد الببسين إلى الببسين، وهو أنزيم فعّال يُحطِّم البروتينات.
- تُفرز الخلايا الجدارية العامل الداخلي الذي يحفِّز امتصاص فيتامين B_{12}.
- تعمل درجة الأحماضة المُنخفضة للمعدة على تغيير شكل البروتينات وطبيعتها في الغذاء.
- إنَّ الغذاء المهضوم جزئيًّا والممزوج مع العصارة المعدية، المسمى الكايموس، ينتقل عبر صمام البواب إلى الأمعاء الدَّقيقة.
- إنَّ الإصابة ببكتيريا هيليكوباكتر بايلوري *Helicobacter pylori* تُضعف بطانة المعدة، وتسمح للمعدة بتكوين القرحة.

48-4 الأمعاء الدَّقيقة: التحطيم (الهضم) والامتصاص

يحدث الهضم النِّهائي للكربوهيدرات، والدُّهون، والبروتينات ومُعظم الامتصاص في الأمعاء الدَّقيقة.

- يستقبل الاثنا عشر الأنزيمات الهاضمة والبيكربونات من البنكرياس، ويستقبل العصارة الصفراوية من الكبد وكيس الصفراء.
- تعمل زوائد شبيهة بالأصابع تُدعى الخملات على زيادة مساحة سطح الأمعاء الدَّقيقة (الشكل 48-11).
- تتضمن الأعضاء المُساعدة للهضم البنكرياس، والكبد، وكيس الصفراء (الشكل 48-12).
- يُفرز البنكرياس الأنزيمات الهاضمة والبيكربونات.
- تشتت أملاح الصفراء الدُّهون إلى كرات صغيرة.
- يُفرز الكبد العصارة الصفراوية، ويُخزِّنها في كيس الصفراء.
- تنتقل الأحماض الأمينية والسكريات أحادية التَّسكر إلى الخلايا الطلائية عن طريق النَّقل النَّشط، والنَّقل المُيسَّر (الشكل 48-13).
- تتحطَّم الدُّهون إلى أحماض دهنية وجليسرول أحادي، وتنتشر إلى داخل الخلايا الطلائية، ثم تتجمَّع على شكل كيلومايكرونات.
- تدخل الكيلومايكرونات إلى الجهاز الليمفي، ومن ثمَّ تنتقل إلى الجهاز الدَّوري (الشكل 48-13).
- تنتقل المواد الغذائية المُمتصة إلى الكبد من خلال الوريد البابي الكبدي.

48-5 الأمعاء الغليظة: التَّخلُّص من الفضلات

تلتقي الأمعاء الدَّقيقة مع الغليظة عند نقطة التقاء تركيبين مختزلين: الأعور والزَّائدة الأعورية (الشكل 48-14).

- يتمُّ امتصاص القليل من الماء، وفيتامين ك، والأيونات في الأمعاء الغليظة.
- الوظيفة الرَّئيسة للأمعاء الغليظة هي تركيز الفضلات.
- يُخزن البراز في المُستقيم حتى يُطرح إلى خارج الجسم.
- تمتلك مُعظم الثدييات المُستقيم، في حين تمتلك مُعظم الفقريات تجويفًا يُدعى المذرق، تلتقي فيه قنوات الجهاز: البولي، والتَّناسلي، والهضمي.

48-6 الاختلافات في الجهاز الهضمي للفقريات

لا تستطيع مُعظم الحيوانات هضم السليلوز، لكن بعض أنواع البكتيريا والأوليات التي تعيش في القناة الهضمية تُساعدها على هضم السليلوز (الشكل 48-16)

- تمتلك المُجترات معدة ذات أربع حجرات مُقسمة بشكل متسلسل إلى: الكرش، والمشبكة، وذات التلافيف، والمنفحة.
- يُعالَج الغذاء في النِّهاية في الكرش، وهو غرفة التَّخمُّر التي تحتوي على البكتيريا والأوليات (الشكل 48-15).
- في بعض الحيوانات آكلة النباتات، يتمُّ هضم السليلوز باستخدام المخلوقات الدَّقيقة في الأعور الذي يقع بعد المعدة.
- للاستفادة القصوى من المواد الغذائية التي تنتُج عن نشاط المخلوقات الدَّقيقة في الأعور، تقوم القوارض والأرنبيات بإعادة ابتلاع برازها.
- تقوم بعض الحيوانات بهضم الشمع بمُساعدة المخلوقات الدَّقيقة.

48-7 التَّنظيم العصبي والهرموني للجهاز الهضمي

تُنسق أنشطة القناة الهضمية عن طريق الجهاز العصبي، وجهاز الغُدد الصماء (الشكل 48-17 والجدول 48-1).

- في المعدة، يُحفِّز البروتين إفراز هرمون جاسترين، الذي يقوم بدوره بتحفيز إفراز حمض الهيدروكلوريك ومولد الببسين.
- تقوم هرمونات الاثنا عشر بتثبيط انقباضات المعدة، وتمنع الكايموس من الدُّخول إلى الاثنا عشر.
- يُحفِّز الكايموس ذو المحتوى الدُّهني العالي إفراز كوليسيستوكاينين والببتيد المُثبِّط المعدي، ويُحفِّز الكايموس الحمضي إفراز سكرتين.
- يُحفِّز الكوليسيستوكاينين إفراز أنزيمات البنكرياس وانقباض كيس الصفراء. في حين يُحفِّز سكرتين إفراز البيكربونات.

48-8 وظائف الأعضاء المُساعدة (الغدد الملحقة)

يؤدي البنكرياس والكبد دورًا أكبر من إفراز الأنزيمات الهاضمة.

- يعمل الكبد على إزالة السُّمية، وتنظيم مستوى الهرمونات الستيرويدية، وإنتاج بروتينات بلازما الدَّم.
- تُنظم الهرمونات البنكرياسية، أنسولين وجلوكاجون، مستوى الجلوكوز في الدَّم، وتصنع الجلايكوجين، الذي يُخزَّن في الكبد.

48-9 طاقة الغذاء، إنفاق الطَّاقة والمواد الغذائية الضرورية

يُزوِّد تناول الغذاء الجسم بمصدر الطَّاقة والمواد الأولية.

- مُعدَّل الأيض القاعدي هو أقل كمية طاقة تُستهلك في ظروف الرَّاحة.
- يُنظم تناول الغذاء عن طريق هرمونات، ليبتن وأنسولين، وهرمونات المعدة، والببتيدات العصبية (الشكل 48-20).
- المواد الغذائية الأساسية لا يُمكن تصنيعها في جسم الإنسان (الجدول 48-2).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. تُعدّ الأمعاء في العواشب _____ مُقارنةً بأمعاء باللواحم.
   أ. أطول. ب. أقصر.
   جـ. مُتماثلة من ناحية الطول. د. أقل التفافًا.
2. واحدة من الوظائف الآتية لا تُعدّ من وظائف الجهاز الهضمي:
   أ. البلع.
   ب. الهضم (ميكانيكي وكيميائي).
   جـ. الامتصاص.
   د. كل ما ذُكر من وظائف الجهاز الهضمي.
3. في الطيور، الجزء الذي يقوم مقام الأسنان في طحن الغذاء هو:
   أ. النتوءات الصلبة في المنقار.
   ب. الحصى في القانصة.
   جـ. المريء كثير العضلات.
   د. طعام الطيور لا يحتاج إلى طحن لهضمه.
4. يختلف هضم الدُّهون عن هضم الكربوهيدرات والبروتينات في:
   أ. يحدث هضم الدُّهون في الأمعاء الدَّقيقة، في حين يحدث هضم البروتينات والكربوهيدرات في المعدة.
   ب. يتمُّ امتصاص الدُّهون إلى الخلايا على شكل أحماض دهنية وجليسرول أحادي، ومن ثُمَّ يُعدَّل ليتمَّ امتصاصه؛ أما الأحماض الأمينية والجلوكوز فلا يُحدث لها تعديل إضافي بعد هضم الكربوهيدرات والبروتينات.
   جـ. تدخل الدُّهون إلى الدَّورة الكبدية البابية، في حين تدخل البروتينات والكربوهيدرات المهضومة إلى الجهاز الليمفي.
   د. يتمُّ امتصاص الدُّهون المهضومة في الأمعاء الغليظة، في حين يتمُّ امتصاص البروتينات والكربوهيدرات المهضومة في الأمعاء الدَّقيقة.
5. على الرَّغم من الاعتقاد السائد أن المعدة هي اللاعب الرئيس في عملية الهضم، فإن مُعظم الهضم الكيميائي يتمُّ في:
   أ. الفم. ب. الزَّائدة الأعورية.
   جـ. الاثنا عشر. د. الأمعاء الغليظة.
6. بعد أن يتمَّ امتصاص الجلوكوز والأحماض الأمينية من خلال الطبقة المُخاطية في الأمعاء، الجلوكوز والأحماض الأمينية:
   أ. تُمتصّ مُباشرة إلى الدَّورة الجهازية.
   ب. يُبنى الجلايكوجين والببتيدات قبل أن تنطلق إلى خلايا الجسم.
   جـ. تُنقل مُباشرة إلى الكبد عبر الوريد الكبدي البابي.
   د. تُحطّم مرة أخرى عن طريق العصارة الصفراوية قبل إطلاقها إلى الدَّم.
7. تتخصَّص الأمعاء الدَّقيقة في الامتصاص؛ لأنها:
   أ. آخر جزء من القناة الهضمية، وتحتفظ بالغذاء مدة طويلة.
   ب. تمتلك امتدادات تُشبه الأكياس على طولها، وتقوم هذه الامتدادات بجمع الغذاء.
   جـ. لا تمتلك مخرجًا لتصريف مُحتوياتها، ولهذا يبقى الغذاء مدة طويلة في داخلها.
   د. تمتلك مساحة سطحية كبيرة جدًا تزيد من تعرُّضها للغذاء.
8. أحد الأزواج الآتية غير صحيح:
   أ. نقل الدُّهون / الجهاز الليمفي.
   ب. نقل الجلوكوز/ الجهاز الليمفي.
   جـ. نقل الأحماض الأمينية / الجهاز الدَّوري.
   د. جميع ما ذُكر صحيح.
9. الوظيفة الرئيسة للأمعاء الغليظة هي تركيز الفضلات على شكل مواد صلبة (البراز) لإخراجها من الجسم. يتمُّ ذلك:
   أ. بإضافة خلايا أخرى من الطبقة المُخاطية.
   ب. بامتصاص الماء.
   جـ. بإفراز الأملاح.
   د. كل هذه طرق تستخدمها الأمعاء الغليظة لتقوم بهذا العمل.
10. الطريقة التي لا تستخدمها الفقريات لزيادة القيمة الغذائية للغذاء الذي تتناوله هي:
    أ. اجتراره وإعادة هضمه.
    ب. تناول البراز مرة أُخرى.
    جـ. إضافة المعادن من الدَّم إلى الغذاء.
    د. زيادة طول سطح القناة الهضمية ومساحتها.
11. تُساعد المخلوقات الدَّقيقة على الهضم والامتصاص عن طريق:
    أ. هضم السليلوز. ب. إنتاج الجلوكوز.
    جـ. تصنيع فيتامين ك. د. (أ) و (جـ).
12. افترض أنَّك التحقت بمديرية الشرطة بعد تخرُّجك في كلية الطِّب. وكان عملك هو دراسة التَّأثير المُحتمل لتعرُّض الجهاز الهضمي للسُّموم. العضو الذي يعدّ مكانًا لتعديل السُّموم ومعالجتها هو:
    أ. الاثنا عشر. ب. الكبد.
    جـ. البنكرياس. د. كيس الصفراء.
13. يؤدي _____ و _____ أدوارًا مُهمة في عملية الهضم عن طريق إنتاج مواد كيميائية نحتاج إليها لهضم البروتينات، والدُّهون، والكربوهيدرات.
    أ. الكبد؛ البنكرياس. ب. الكبد؛ كيس الصفراء.
    جـ. الكليتان؛ الزَّائدة الأعورية. د. البنكرياس؛ كيس الصفراء.
14. عمل الأنسولين هو زيادة مُستوى الجلوكوز في الدَّم عن طريق:
    أ. تحلُّل الجلايكوجين.
    ب. تحفيز إنتاج الجلايكوجين.
    جـ. تكوين الجلايكوجين.
    د. تحفيز أخذ الخلايا للجلوكوز.
15. في إحدى حلقات التِّلفاز الطِّبية، سمعت عن شخص يتناول الغذاء دون توقف. أشار البرنامج إلى وجود سرطان في الدِّماغ وراء هذا السُّلوك. الجزء من الدِّماغ المسؤول عن التَّحكُّم في السُّلوك الغذائي، ويمكن أن يكون مكان السَّرطان لدى هذا الشخص هو:
    أ. قشرة المُخ. ب. المُخيخ.
    جـ. الفُص الخلفي من الدِّماغ. د. تحت المهاد.

أسئلة تحدٍّ

1. تمتلك كثير من الطيور حوصلة، وعلى الرَّغم من ذلك عدد قليل من الثدييات يمتلك ذلك. اقترح سببًا لهذا الاختلاف بين الطيور والثدييات.
2. افترض أنَّك تُريد أن تطور دواء لعلاج السِّمنة اعتمادًا على هرمون ليبتن. أي جزء من جسم الإنسان يُفرز ليبتن؟ ماذا يعمل هذا الهرمون؟ هل الدَّواء الذي تُريد تطويره يجب أن يزيد أو يُقلِّل مستوى ليبتن في الدَّم؟ هل يمكن أن يكون لهذا الدَّواء أثر في أجهزة الجسم الأخرى؟
3. كيف تربط بين الإدمان على الكحول والمُخدِّرات، وانخفاض تركيز البروتينات في البلازما، وانخفاض إنتاج العُصارة الصَّفراوية؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

الفصل 49

الجهازان: الدّوريّ والتّنفّسي
The Circulatory and Respiratory Systems

موجز المفاهيم

49-1 الأجهزة الدورية في اللافقريات
- *الأجهزة الدورية المفتوحة تُحرِّك السَّوائل في اتجاه واحد.*
- *الأجهزة الدورية المُغلقة تدفع السَّوائل أو تحركها في دورة مُغلقة.*

49-2 الأجهزة الدورية في الفقريات
- *طوَّرت الأسماك جهازًا دوريًّا فعَّالًا بالتَّزامن مع وجود الخياشيم.*
- *في البرمائيات ومعظم الزَّواحف، احتاجت الرئة إلى دورة دموية مُنفصلة.*
- *تمتلك الثَّدييات، والطُّيور، والتَّماسيح دورتين دمويتين منفصلتين تمامًا.*

49-3 القلب رباعي الحُجرات والأوعية الدّمويّة
- *تقود الدَّورة القلبية الجهاز القلبي الوعائي.*
- *تتشعب الشَّرايين والأوردة من مناطق الجسم المُختلفة وإليها.*
- *يمكن قياس ضغط الدَّم الشِّرياني.*
- *انقباض عضلات القلب ينشأ من خلايا ذات إثارة ذاتية الإيقاع.*

49-4 خصائص الأوعية الدّمويّة
- *الأوعية الدّمويّة الكبيرة مُكونة من أربع طبقات.*
- *الشَّرايين والشُّريَّنات تطورت لتحمُّل الضَّغط.*
- *تُشكِّل الشُّعيرات الدّمويّة شبكة ضخمة لتبادل المواد.*
- *تمتلك الأوردة والوريدات عضلات أقل في جدرانها.*
- *الجهازُ الليمفاوي مفتوحٌ في اتجاه واحد.*
- *الأمراض القلبية الوعائية تُؤثر في جهاز النقل.*

49-5 تنظيم تدفُّق الدَّم وضغطه
- *الجهاز العصبي يُسرِّع أو يبطئ مُعدَّل ضربات القلب.*
- *يزيد الناتج القلبي مع الإجهاد.*
- *منعكَس مُستقبلات الضَّغط يحافظ على الاتزان الدَّاخلي لضغط الدَّم.*
- *تنظيم حجم الدَّم عن طريق الهرمونات.*

49-6 أجزاء الدَّم (مكونات الدم)
- *بلازما الدَّم هي السائل بين الخلوي.*
- *تتضمن العناصر المُشَكَّلَة الخلايا والصَّفائح الدّمويّة.*
- *العناصر المُشكلة تُنتَج من خلايا جذعية.*
- *تخثُّر الدَّم مثالٌ على سلسلة من التَّفاعلات الأنزيمية (الشَّلال الأنزيمي).*

49-7 تبادل الغازات عبر السّطوح التَّنفسية
- *يتضمن تبادُل الغازات انتشارها عبر الأغشية.*
- *عظَّمت إستراتيجيات تطورية انتشار الغازات.*

49-8 الخياشيم، والتَّنفس الخلوي، وأجهزة القصبات الهوائية
- *الخياشيم الخارجية موجودة في الأسماك والبرمائيات غير النَّاضجة.*
- *الحجرات الخيشومية تحمي الخياشيم في بعض اللافقريات.*
- *خياشيم الأسماك العظمية مُغطاة بالغطاء الخيشومي.*
- *يحتاج التَّنفس عبر الجلد إلى ترطيبه بشكل مُستمر.*
- *نظام القصبات الهوائية الموجودة في مفصليات الأرجل.*

49-9 الرئتان
- *التَّنفس بالهواء يستفيد من الضَّغط الجزئي للغازات.*
- *رئاتُ البرمائيات والزَّواحف امتداداتٌ مُتخصِّصةٌ من القناة الهضمية.*
- *الرئتان في الثَّدييات زادت مساحة السَّطح بشكل كبير.*
- *جهازُ التَّنفس في الطُّيور جهازُ تدفُّق عالي الكفاءة.*

49-10 تراكيب التَّهوية وآلياتها
- *تركيب الرِّئة ووظيفتها تدعم الدَّورة التَّنفسية.*
- *تعتمد فعالية التَّهوية على السِّعة الرِّئوية ومُعدَّل التَّنفس.*
- *التَّهوية تحت سيطرة الجهاز العصبي.*
- *الأمراض التَّنفسية التي تعيق تبادل الغازات.*

49-11 نقل الغازات في سوائل الجسم
- *الصَّبغات التَّنفسية ترتبط بالأكسجين لنقله.*
- *يُشكِّل الهيموجلوبين احتياطيًّا جيِّدًا من الأكسجين.*
- *يتأثر عشق الهيموجلوبين للأكسجين بكل من درجة الحموضة والحرارة.*
- *ينتقل ثاني أكسيد الكربون بشكل رئيس على هيئة أيون البيكربونات.*

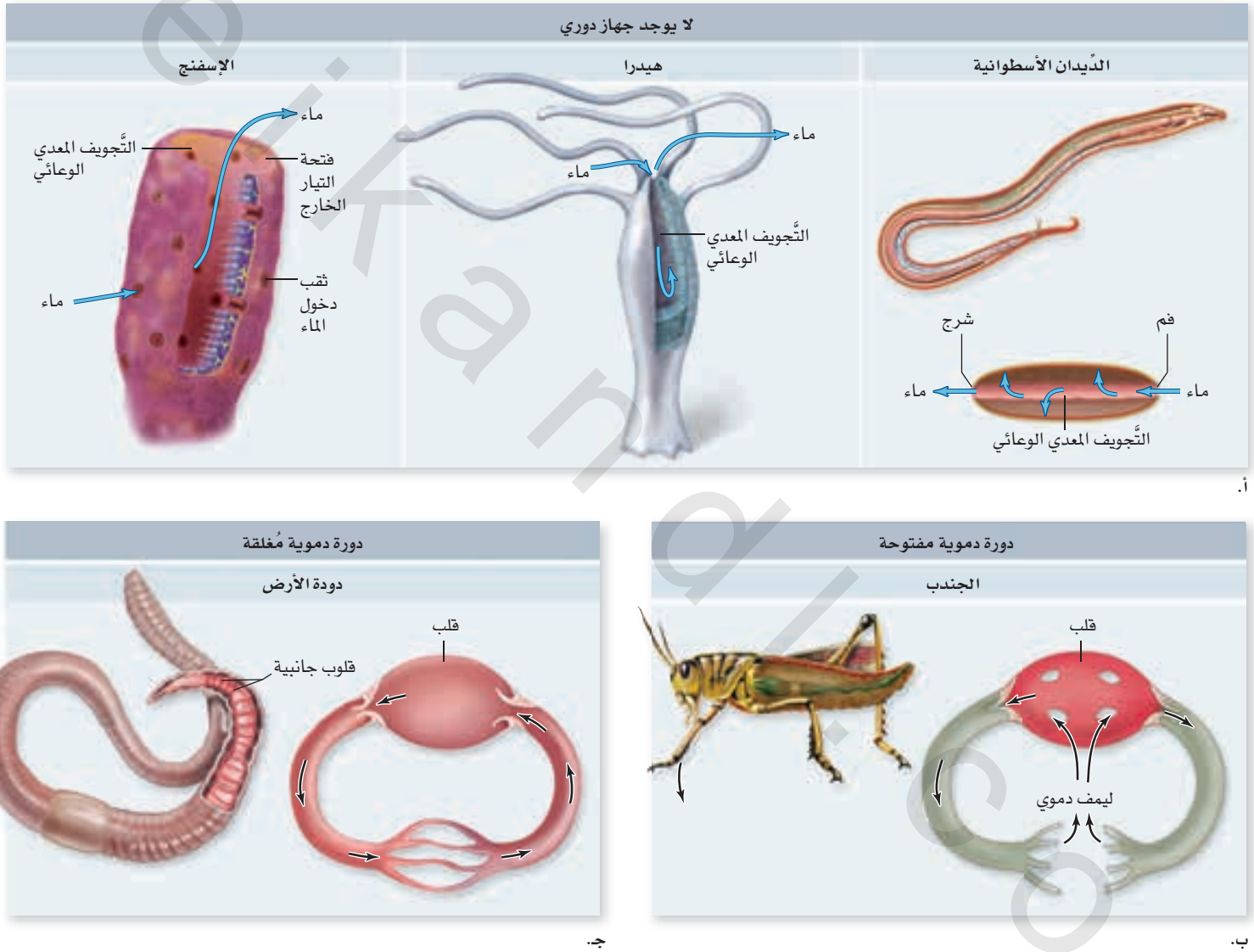
مقدّمة

كلّ خليّة في جسم الحيوان يجب أن تتبادل المواد الغذائية مع البيئة المُحيطة. في المخلوقات أُحادية الخليّة، يحدث هذا التَّبادل مُباشرة عبر الغشاء الخلوي مع البيئة الخارجية. أما في المخلوقات الحيَّة متعددة الخلايا، فتكون مُعظم الخلايا غير مُتَّصلة مع البيئة الخارجية. ولهذا، يجب أن تعتمد على أجهزة مُتخصِّصة للنَّقل والتَّبادل. وعلى الرَّغم من أنَّ هذه الأجهزة تُساعد على نقل كمياتٍ كبيرةٍ، فإن خصائص النَّقل عبر الغشاء تبقى كما هي. كثير من التَّكيفات البنائية والتَّركيبية زادت مساحة السَّطح المُستخدم في عملية النَّقل في المملكة الحيوانية. ولهذا، يتم إشباع حاجات الخلايا جميعها. إنَّ السَّطح البيني الواقع بين الهواء من البيئة الخارجية والدَّم في رئة الثَّدييات يُعطي مثالًا جيدًا على زيادة الفعالية مع زيادة مساحة السَّطح. عند حدوث التّنفس، تنتقل بلايين جُزيئات الأكسجين عبر 80 مترًا مُربعًا من أغشية الحويصلات إلى الشُّعيرات الدّمويّة. في هذا الفصل، سنناقش الجهازين الدّوريّ والتّنفسيّ، وهما الجهازان اللذان يعملان على الدَّعم المُباشر لأجهزة الجسم الأُخرى وأنسجته.

1-49 الأجهزة الدورية في اللافقريات

تعتمد طبيعة الجهاز الدّوريّ في اللافقريات على حجم المخلوق وتعقيده وطبيعته. فـي الإسفنجيات ومُعظم اللاسعـات، يُستخدم الماء من البيئـة الخارجية بوصفه سائـلًا دوريًّـا، حيـث تُمـرِّر الإسفنجيـات المـاء عبر مجموعـة من القنـوات في أجسامهـا، وتقوم الهيـدرا واللاسعات الأُخرى بتدوير المـاء من خلال **التَّجويف المعـوي الوِّعائـي Gastrovascular cavity** (الشـكل 49-1أ). وحيث إنَّ الجـدار المُكوِّن لجسم الهيـدرا يتكون من طبقتين من الخلايا، فإنَّ كلّ طبقة تكون على اتصال إما مع البيئة الخارجية، أو مع التَّجويف المعوي الوِّعائي.

تستخدم الحيوانات اللافقرية كاذبة السيلوم (الدِّيدان الأسطوانية، والعجيليات) السَّوائل الموجودة في تجويف الجسم للنَّقل. إنَّ مُعظم هذه اللافقريات صغيرة، أو طويلة ونحيفة. ولهذا، تحدث عندها عملية دوران جيِّدة عن طريق حركة أجسامها ضدَّ هذه السَّوائل، التي تكون على اتصال مُباشر مع الأنسجة والأعضاء الدَّاخلية. أما الحيوانات الكبيرة التي تمتلك أنسجة يبلغ سمكها عددًا من الطَّبقات، فإنَّ كثيرًا من هذه الخلايا تكون بعيدة عن السطح أو التَّجويف الهضمي، لتستطيع عمل تبادل للمواد بشكل مُباشر. بدلًا من ذلك، فقد طوَّرت هذه الحيوانات جهازًا دوريًّا يحتوي على سائل داخلي ينقل الأكسجين والمواد الغذائية من البيئة الخارجية والتَّجويف الهضمي إلى خلايا الجسم المُختلفة.



أ.

ب.

جـ.

الشكل 49-1

الأجهزة الدورية في المملكة الحيوانية. أ. الإسفنجيات (الجزء الأيسر) لا تمتلك جهازًا دوريًّا مُنفصلًا. تستخدم المياه الدَّائرة عددًا من الثُّقوب لدخول الماء وثقبًا واحدًا لخروج الماء. التَّجويف المعدي الوِّعائي للهيدرا (الجزء الأوسط) يُستخدم بوصفه جهازًا هضميًّا ودوريًّا، يوصل هذا التَّجويف المواد الغذائية مُباشرة إلى الخلايا النسيجية عن طريق الانتشار من التَّجويف الهضمي. الدِّيدان الأسطوانية (الجزء الأيمن) رفيعةٌ بما يكفي لتجعل القناة الهضمية تُستخدم أيضًا بوصفها جهازًا دوريًّا. تحتاج الحيوانات الكبيرة إلى جهاز منفصل لنقل المواد الغذائية إلى الأنسجة والفضلات بعيدًا عنها. ب. في الدَّورة الدّمويّة المفتوحة للحشرات، يُضخ الليمف الدموي من القلب الأُنبوبي إلى تجاويف في جسم الحشرة؛ ثم يعود الليمف الدموي إلى الأوعية الدّمويّة ليُعاد ضخُّه. جـ. في الدَّورة الدّمويّة المُغلقة لدودة الأرض، يبقى الدَّم الذي يضخه القلب داخل مجموعة من الأوعية التي تُعيده إلى القلب. تمتلك الفقريات كلها جهازًا دوريًّا مُغلقًا.

الأجهزة الدورية المفتوحة تحرك السَّوائل في اتجاه واحد

يُقسم الجهاز الدّوريّ إلى جهازين دوريين: مفتوح، ومُغلق. في **الجهاز الدّوريّ المفتوح Open circulatory system** مثل الأجهزة الموجودة في الرَّخويات، ومفصليات الأرجل (49-1ب)، لا فرق بين السَّائل الدّوريّ والسَّائل خارج الخلوي في الأنسجة. هذا السَّائل يُطلق عليه **الليمف الدموي** (هيموليمف) **Hemolymph**.

في الحشرات، يَضُخُّ أُنبوب عضلي، أو **القلب Heart**، الليمف الدموي خلال شبكة من القنوات والتَّجاويف في الجسم. يُصبُّ هذا السَّائل بعد ذلك في التَّجويف المركزي.

الأجهزة الدورية المُغلقة تدفع السَّوائل أو تحركها في دورة مُغلقة

في **الجهاز الدّوريّ المُغلق Closed circulatory system**، يوجد الدَّم، أو السَّائل الدّوريّ، دائمًا في أوعية دموية تنقله من القلب وإليه (الشكل 49-1جـ).

بعض اللافقريات، مثل رأسيات القدم الرَّخوية والدِّيدان (انظر الفصل الـ 34)، ومُعظم الفقريات تمتلك جهازًا دوريًّا مُغلقًا.

في الدِّيدان الحلقية مثل دودة الأرض، ينقبض الوعاء الظَّهري بشكل مُتناغم ومُستمر، ليعمل عمل مضخة، فيُدفع الدَّم من خلال خمسة شُريِّنات صغيرة، التي تعمل أيضًا بوصفها مضخات، إلى الوعاء البطني الذي ينقل بدوره الدَّم إلى النَّاحية الخلفية حتى يعود في النِّهاية إلى الوعاء الظَّهري. يتفرع من كلّ شريان أوعية صغيرة تُزوِّد أنسجة دودة الأرض بالأكسجين والمواد الغذائية، وتخلصها من نواتج الفضلات.

لقد أدَّت حاجات المخلوقات الكبيرة والمُعقَّدة إلى نقل المواد الغذائية والفضلات من الخلايا جميعها وإليها، إلى تطور أجهزة دورية. في اللافقريات، تضُخ الأجهزة الدورية المفتوحة الليمف الدموي إلى الأنسجة، حيث يصبّ بعد ذلك في تَّجويف مركزي. تقوم أجهزة الدَّوران المُغلقة بتحريك السَّائل الدّوريّ في حلقة مُغلقة من المنطقة الضَّاخة وإليها، مثل القلب.

2-49 الأجهزة الدورية في الفقريات

أدَّت زيادة حجم الجسم وتعقيده الفسيولوجي في الحيوانات، إلى الحاجة لزيادة مساحة السَّطح لاستقبال المواد الغذائية والأكسجين، ولإزالة الفضلات وثاني أكسيد الكربون من الأنسجة ذات الكتلة المتزايدة. لقد طوّرت الفقريات تكيُّفات كبيرة، حيث ربطت ما بين الجهازين الدّوريّ والتّنفسيّ، وبذلك سمحت بتطور أجسام كبيرة قادرة على العيش على اليابسة.

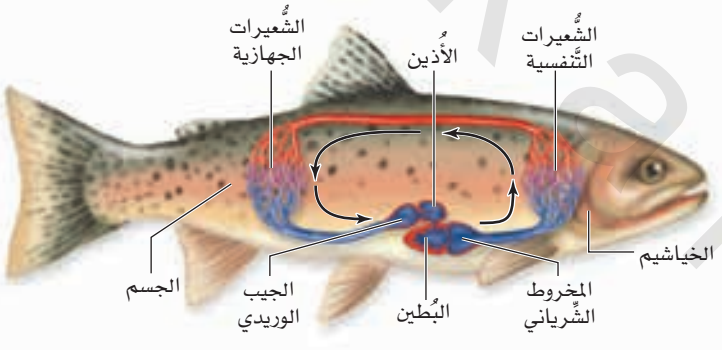
طورت الأسماك جهازًا دوريًّا فعّالًا بالتَّزامن مع وجود الخياشيم

يُعتقد أن أُصول الفقريات من الحبليات كانت تمتلك قلبًا أُنبوبيًّا كبيرًا، مُشابهًا لذلك الموجود الآن في السُّهيم (انظر الفصل الـ 35). لقد كان القلب عبارة عن منطقة مُتخصِّصة من الشريان البطني تحتوي على عضلات أكثر من بقية الشَّرايين؛ وتنقبض هذه المنطقة بشكل أمواج انقباضية دودية بسيطة.

إنَّ تطور الخياشيم لدى الأسماك يحتاج إلى مضخة أكثر فعالية. ولهذا، فإنَّ الأسماك طوَّرت قلبًا ذا غُرف حقيقية قابلة للانقباض. يتكون قلب السَّمكة بشكل رئيس من أُنبوب يحتوي على أربعة تراكيب مُرتبة واحدة تلو الأُخرى، لتُشكِّل هذه التَّراكيب غرفتين أو حجرتين (الشكل 49-2). إنَّ التَّركيبين الأوليين – **الجيب الوريدي Sinus venosus والأذين Atrium** – شكَّلا الحجرة الأولى؛ في حين شكّل الاثنان المُتبقيان، **البُطين Ventricle والمخروط الشِّرياني Conus arteriosus**، الحجرة الثَّانية. يبدأ الانقباض بداية بالجيب الوريدي، ثم الأذين، ثم البُطين، ثم المخروط الشِّرياني.

على الرغم من تغيُّر مواقع هذه التَّراكيب في الفقريات، فإن تسلسل الانقباضات يبقى ثابتًا. في الأسماك، تبدأ السّيالات الكهربائية الانقباض في الجيب الوريدي؛ في الفقريات الأُخرى، وتبدأ السّيالات الكهربائية في تركيب مُشابه له يُدعى العقدة الجيبية الأذينية **Sinoatrial node (SA)**.

بعد انتقال الدَّم من المخروط الشَّرياني ينتقل إلى الخياشيم، وهناك يُزود بالأكسجين. يُغادر الدَّم بعد ذلك الخياشيم من خلال شبكة من الشرايين إلى باقي الجسم، ليعود إلى الجيب الوريدي. هذه الحلقة البسيطة تمتلك مُحدِّدًا واحدًا هو هبوط ضغط الدَّم بشكل كبير عند مروره في الشُّعيرات الدّمويّة في الخياشيم.



الشكل 49-2

القلب والدَّورة الدَّمويّة للأسماك. رسم تخطيطي لقلب السَّمكة، يبيِّن التَّراكيب على التَّوالي: (جيب وريدي؛ أُذين؛ بُطين؛ مخروط شِّرياني) التي تُشكِّل حجرتي ضخ. يُضخ الدَّم عن طريق البُطين إلى الخياشيم، ومن ثمَّ إلى الجسم. الدَّم الغني بالأكسجين يظهر باللَّون الأحمر؛ والدَّم قليل الأكسجين يظهر باللَّون الأزرق.

يؤدي هذا إلى بُطء اندفاع الدَّم من الخياشيم إلى بقية أجزاء الجسم، ومن ثم يُقلِّل من توصيل الأكسجين إلى الأنسجة.

في البرمائيات ومعظم الزَّواحف، احتاجت الرِّئة إلى دورة دموية مُنفصلة

إنَّ وجود الرِّئة في البرمائيات تطلَّب وجود تغيُّر في طبيعة الدَّورة الدّمويّة فيها، حيث طوَّرت هذه المخلوقات دورة أخرى. بعد أن يتم ضخ الدَّم من القلب خلال الشرايين الرِّئوية إلى الرِّئة، فإنها لا تذهب مُباشرة إلى أنسجة الجسم المُختلفة، ولكنها تعود عن طريق الأوردة الرِّئوية إلى القلب. يُغادر الدَّم القلب مرة أُخرى ليذهب إلى الأنسجة المُختلفة. يُدعى هذا النِّظام **الدَّورة المُزدوجة Double circulation**: حيث تضم **الدَّورة الرِّئوية Pulmonary circulation**، وهي حركة الدَّم بين القلب والرِّئة، **والدَّورة الجهازية Systemic circulation**، وهي حركة الدَّم بين القلب وبقية أجهزة الجسم.

الدّورة الدّمويّة في البرمائيات

إن أفضل تصميم، هو انتقال الدَّم المحمل بالأكسجين من الرِّئة مُباشرة إلى الأنسجة، بدلًا من أن يتمَّ خلطُه في القلب مع الدَّم غير المحمل بالأكسجين العائد من الجسم. للتَّقليل من هذا الخلط؛ طوَّرت البرمائيات تركيبين للحدّ من ذلك (الشكل 49-3). أولًا، لقد تمَّ فصل الأُذين إلى حجرتين: الأُذين الأيمن يستقبل الدَّم غير المحمل بالأكسجين من الدَّورة الدّمويّة الجهازية، والأُذين الأيسر يستقبل الدَّم المحمل بالأكسجين من الرِّئة. ومن ثم، فإنَّ هذين النَّوعين من الدَّم لا يتم اختلاطهما.

ولأنّ قلب البرمائيات يحتوي على بُطين واحد، فإنَّ فصل الدَّورة الرِّئوية عن الدَّورة الجهازية يكون غير كامل. يقلل من هذا الاختلاط في البُطين قنوات داخلية تصنعها نتوءات في جدار البطين. لقد تمَّ فصل المخروط الشِّرياني جزئيًّا عن طريق حاجز يوجِّهُ الدَّم غير المحمّل بالأكسجين إلى الشريان الرِّئوي، والدَّم المحمّل بالأكسجين إلى الشريان الأبهر، أي الشريان الرّئيس في الدَّورة الجهازية.

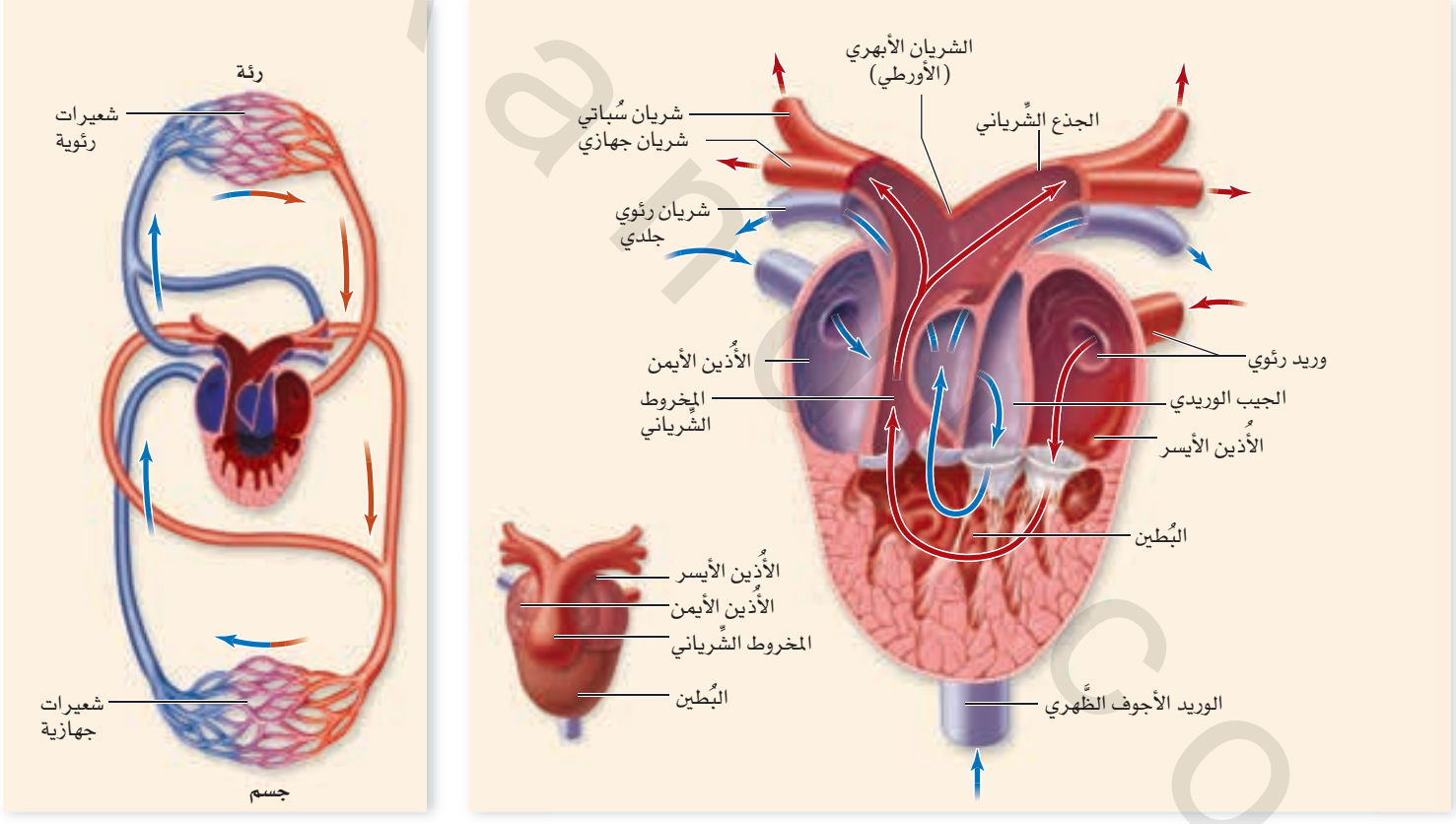
تستطيع البرمائيات التي تعيش في الماء الحصول على أكسجين إضافي عن طريق الجلد. ومن ثم، تمتلك هذه البرمائيات دورة رئوية-جلدية *Pulmocutaneous* تُرسل الدَّم إلى الرِّئة والجلد. يوجد التَّنفس الجلدي أيضًا في الكثير من الزَّواحف المائية، مثل السَّلاحف المائية.

الدّورة الدّمويّة في الزَّواحف

لقد أُضيفت تعديلات أُخرى إلى القلب للتَّقليل من خلط الدَّم المحمّل بالأكسجين، وغير المحمل بالأكسجين في الزَّواحف. إضافة إلى احتواء الزواحف على أذينين مُنفصلين، فإنها تمتلك حاجزًا يقسم البُطين جزئيًّا إلى قسمين. يكون هذا الفصل كاملًا في واحدة من رتب الزواحف، التَّماسيح، التي تمتلك بطينين مُنفصلين تمامًا (انظر الجزء اللاحق). ومن التَّغيُّرات الأُخرى على الدَّورة الدّمويّة في الزَّواحف، اندماجُ المخروط الشِّرياني في جذوع الشَّرايين الكبيرة المُغادرة من القلب.

تمتلك الثَّدييات والطُّيور والتَّماسيح دورتين دمويتين منفصلتين تمامًا

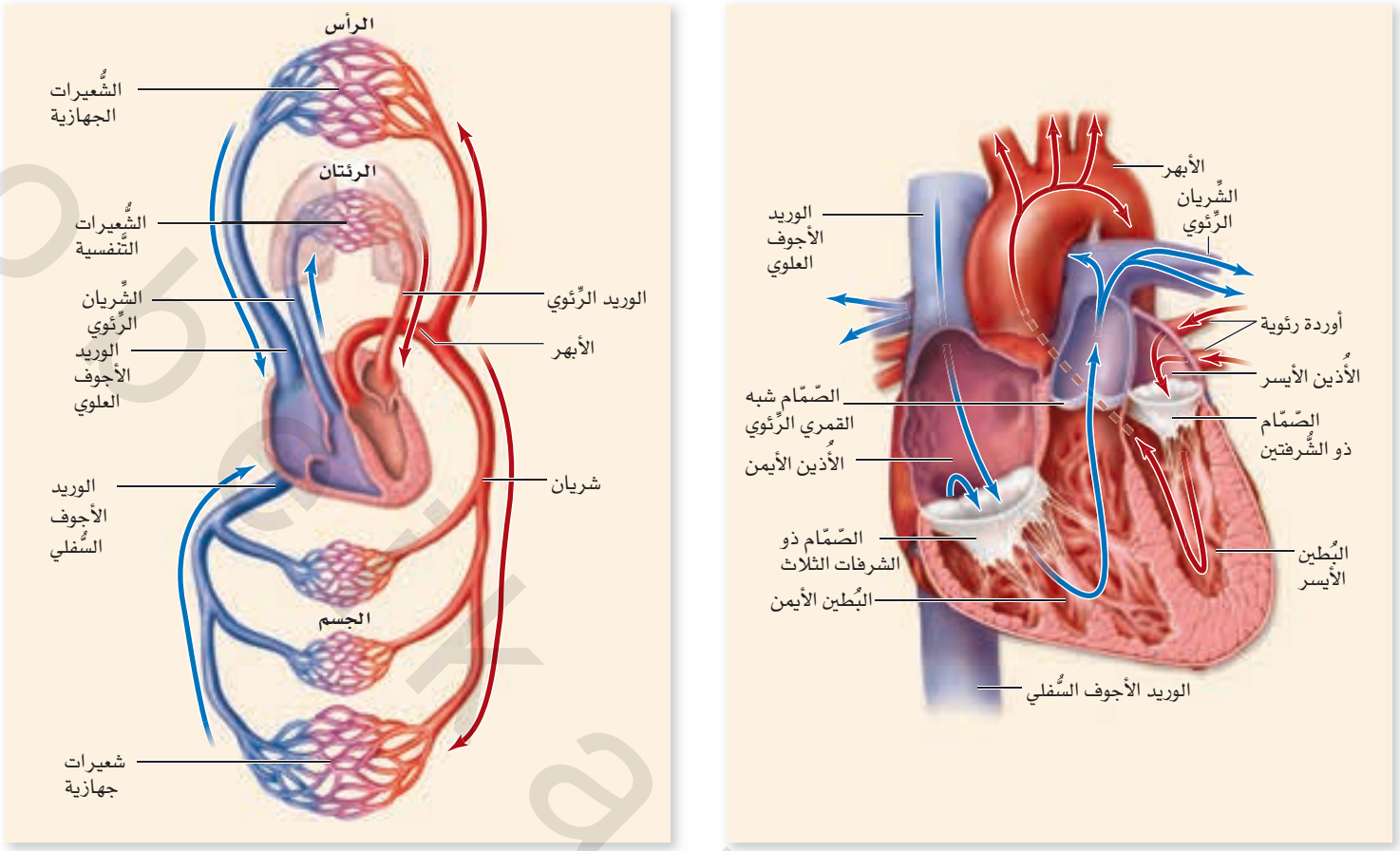
تمتلك الثَّدييات، والطُّيور، والتَّماسيح قلبًا بأربع حُجرات، يكون فيها كلّ من الأذينين والبطينين مُنفصلين تمامًا (الشكل 49-4). يستقبل الأُذين الأيمن الدَّم غير المحمّل بالأكسجين من أنحاء الجسم المُختلفة، ويصبُّه في البُطين الأيمن، حيث يضخّه البُطين الأيمن إلى الرِّئة. يستقبل الأُذين الأيسر الدَّم المحمل بالأكسجين من الرِّئة، ويصبُّه في البُطين الأيسر، الذي يضخّه بدوره إلى بقية الجسم.



أ. ب.

الشكل 49-3

القلب والدَّورة الدّمويّة للبرمائيات. أ. يمتلك الضفدع قلبًا ذا ثلاث حجرات: أُذينين وبُطين واحد، وهو يضخُّ الدَّم إلى الرئتين والجسم. ب. على الرغم من احتمالية الخلط، فالدَّم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين (الخطوط الحمراء والزرقاء، على التَّوالي) يختلط بشكل قليل عند ضخّه إلى الرئتين والجسم. يحدث تزويد الدَّم بالأكسجين أيضًا عن طريق تبادل الغازات عبر الجلد.



ب.

أ.

الشكل 49-4

القلب والدَّورة الدَّمويّة في الثَّدييات والطُّيور. أ. طريق مرور الدَّم خلال القلب ذي الأربع حجرات. ب. يستقبل الجزء الأيمن من القلب الدَّم منزوع الأكسجين، ويضُّخه إلى الرئتين؛ في حين يستقبل الجزء الأيسر من القلب الدَّم المحمل بالأكسجين، ويضُّخه إلى الجسم. بهذه الطريقة، تبقى الدَّورة الدّمويّة الرِّئوية مُنفصلة بشكل كامل عن الدّورة الجهازية.

القلب في هذه الفقريات ذات الدورتين. يمتلئ الأذينان بالدَّم، وينقبضان معًا في وقت واحد، طارحين ما يملكانه من الدَّم إلى البُطينين. ينقبض أيضًا البُطينان في الوقت نفسه دافعين الدَّم إلى الدَّورة الرِّئوية والدَّورة الجهازية.

يُعتقد أنَّ وجود جهاز دوري يمتلك دورتين دمويتين في الثَّدييات والطُّيور مهم لتطوُّر الحيوانات ذات الدَّم الحار، حيث تحتاج إلى دورات ذات كفاءة عالية لدعم مُعدَّلات الأيض المُرتفعة التي تحتاج إليها هذه الحيوانات للحفاظ على درجة حرارة أجسامها الدَّاخلية ثابتة حول نقطة مُعينة.

بقي الجيب الوريدي، خلال عملية تطور قلب الفقريات، يعمل بوصفه صانع خطو، وهو مكان تَكوُّن السّيالات العصبية التي تُسبِّب نبضات القلب. وعلى الرغم من أنَّ الجيب الوريدي شكَّل حُجرة رئيسة بقلب الأسماك، فقد اختُزِل من ناحية الحجم في البرمائيات، واختُزِل أكثر في الزَّواحف. لا يوجد الجيب الوريدي على شكل حُجرة منفصلة في الطُّيور والثَّدييات، على الرغم من بقاء أجزاء من أنسجته في جدار الأُذين الأيمن. هذه الأنسجة، أي العُقدة الجيبية الأذينية، لا تزال المكان الذي تنشأ منه نبضات القلب، كما سَيُوضَّح هذا لاحقًا.

تمتلك مُعظم الفقريات جهازًا دوريًّا مُغلقًا. يُعَدُّ قلب السَّمكة أنبوبًا مُعدَّلًا، يتكون من حُجرتين، حيث يُضخ الدَّم من القلب إلى الخياشيم، ثم يُوزَّع إلى بقية الجسم. تمتلك البرمائيات والزَّواحف دورتين - دورة رئوية وأخرى جهازية - تُرسِل الأولى الدَّم إلى الرِّئة، في حين تُرسل الأُخرى الدَّم إلى بقية أنحاء الجسم. وحيث إنَّ هذه الفقريات تمتلك بُطينًا واحدًا، فإنَّ بعض الخلط يحدث بين الدَّم المحمّل بالأكسجين وغير المحمّل بالأكسجين. في الطُّيور والثَّدييات والتَّماسيح، يتمُّ فصل البطينين بشكل كامل، ولا يحدث خلط بين الدَّم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين.

3-49 القلب رباعي الحُجرات والأوعية الدّمويّة

كما ذكرنا سابقًا، يمر القلب في الثّدييات، والطُّيور، والتّماسيح بدورتين انقباضيتين: انقباض أحد الأُذينين لإرسال الدَّم إلى البُطين، وانقباض أحد البُطينين لإرسال الدَّم إلى الدَّورة الرِّئوية أو الجهازيَّة. هذان الانقباضان، إضافة إلى فترة الرَّاحة بينهما، يُشكِّلان **الدَّورة القلبية Cardiac cycle** التي تُشكِّل النَّبضة القلبية.

تقود الدَّورة القلبية الجهاز القلبيّ الوعائيّ

يمتلك القلب زوجين من الصمامات (الشكل 49-5). أحد هذه الأزواج، **الصمامات الأُذينية البُطينية Atrioventricular (AV) valves**، تُحافظ على اتجاه تدفُّق الدَّم من الأذينين إلى البطينين. يُدعى الصّمام الأُذينيُّ البُطينيُّ الموجودُ على الجهة اليُمنى من القلب **الصّمام ثُلاثيَّ الشُّرفات Tricuspid valve**، والصّمام الموجود على الجهة اليُسرى **الصّمام ثنائي الشُّرفات Bicuspid or Mitral valve**. الزَّوج الآخر من الصمامات، يُسمّى **الصمامات نصف القمرية Semilunar valves** (أو نصف هلالية)، تسمح بمرور الدَّم من البُطينين إلى الأنظمة الشِّريانية. **الصّمام الرِّئوي Pulmonary valve** يقع عند مخرج البُطين الأيمن، **أمّا الصّمام الأبهري Aortic valve** فيقع عند مخرج البُطين الأيسر. تُفتَح هذه الصّمامات، وتُغلَق عند مرور القلب بالدَّورة القلبية. يُسبِّب إغلاق هذه الصّمامات صوت القلب "لَبْ دَبْ" الذي يُسمع باستخدام سمّاعة الطبيب.

يعود الدَّم إلى القلب المُستريح من خلال أوردة تُصب في الأُذينين الأيمن والأيسر. عندما يمتلئ الأُذينان، يرتفع الضَّغط الدَّاخلي، ويُسبِّب ذلك فتح الصّمامات الأُذينية البُطينية، ويتدفق الدَّم إلى البُطينين. يؤدي هذا إلى امتلاء البطينين بما يقارب 80%. إنَّ انقباض الأُذينين بعد ذلك يُكمِّل الـ 20% المُتبقية من الثمانين ملليترًا، في المُعدَّل، التي يستطيع كلّ من البطينين استقبالها في حالة الرَّاحة للشَّخص. تتم هذه الأحداث عندما يكون البُطينان في حالة الانبساط، وتُسمّى هذه الفترة من الرَّاحة **الانبساطَ البُطينيّ Diastole**.

بعد فترة تلكؤ قليلة، ينقبض البُطينان، وتُسمّى هذه الفترة من الانقباض **الانقباضَ البُطينيَّ Systole**. إنَّ الانقباض في كلّ بطين يزيد من الضَّغط الدَّاخلي في كلّ حجرة، مُسبِّبًا إغلاقًا قويًّا للصّمامات الأُذينية البُطينية (صوت «لَبْ»)، مانعًا الدَّم من الرُّجوع إلى الأذينين. بعد إغلاق الصّمامات الأُذينية البُطينية مباشرةً، يرتفع الضَّغط في البُطينين مُسبِّبًا فتح الصّمامات نصف القمرية ليخرج الدَّم إلى الأنظمة الشِّريانية. بعد ارتخاء البُطينين، يمنع إغلاقُ الصّمامات نصف القمرية رجوعَ الدَّم إلى البُطينين (صوت «دَبْ»).

تتشعب الشَّرايين والأوردة من مناطق الجسم المُختلفة وإليها

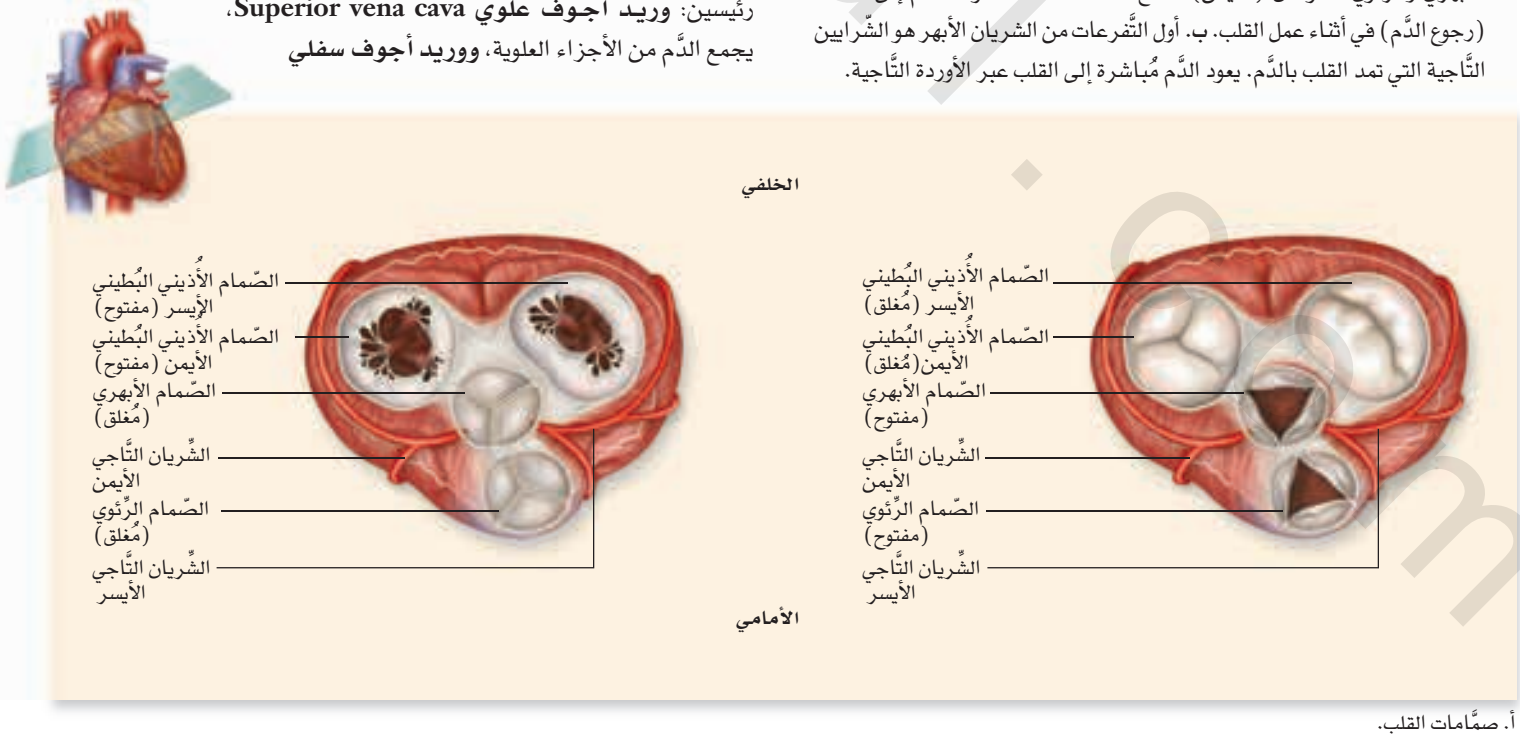
تنقُل **الشَّرايين الرِّئوية Pulmonary arteries** اليُمنى واليُسرى الدَّم غير المحمل بالأكسجين من البُطين الأيمن إلى الرئتين اليُسرى واليُمنى. وكما ذكرنا سابقًا، فإنَّ **الأوردة الرِّئوية Pulmonary veins** تعيد الدَّم المحمل بالأكسجين من الرِّئتين إلى الأُذين الأيسر من القلب.

الأبهرُ **Aorta** وتشعُّباته جميعها شرايين جهازيةٌ، تحمل الدَّم المحمل بالأكسجين من البُطين الأيسر إلى أجزاء الجسم كلّه. **الشَّرايين التَّاجية Coronary arteries** هي أول التَّفرعات من الأبهر؛ حيث تُزوِّد هذه الشَّرايين عضلات القلب بالدَّم المحمل بالأكسجين (الشكل 49-5 ب). تتفرَّع الشَّرايين الجهازية الأُخرى من القوس الأبهري فوق القلب والجزء الهابط والعابر للتَّجويف الصَّدري والبطني.

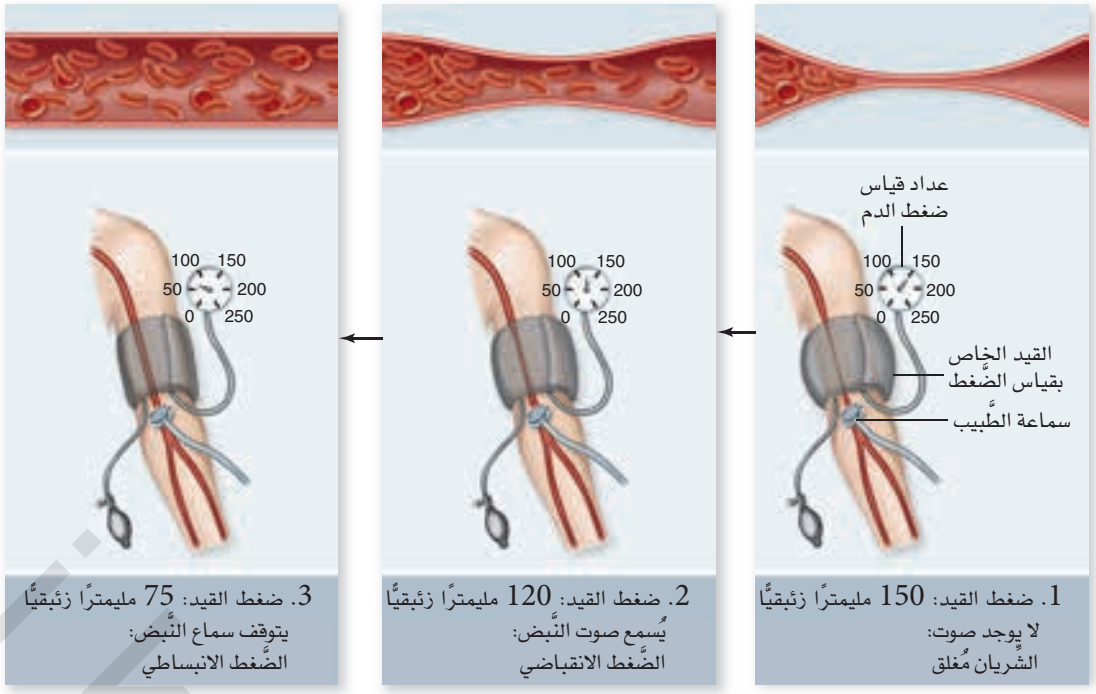
يعود الدَّم قليل الأكسجين، من أعضاء الجسم المُختلفة إلى القلب عن طريق الأوردة الجهازية. تُصب هذه الأوردة في النِّهاية في وريدين رئيسين: **وريد أجوف علوي Superior vena cava**، يجمع الدَّم من الأجزاء العلوية، **ووريد أجوف سفلي**

الشكل 49-5

صمامات القلب والدَّورة التَّاجية. أ. الصّمامات الأربعة للقلب مُوضَّحة في هذا الشَّكل، وتبدو الصمامات الأُذينية -البُطينية مفتوحة (الأيسر)، وكذلك الصّمام الأبهري والرِّئوي مفتوحان (الأيمن). تمنع هذه الصّمامات عودة الدَّم إلى الخلف (رجوع الدَّم) في أثناء عمل القلب. ب. أول التَّفرعات من الشريان الأبهر هو الشَّرايين التَّاجية التي تمد القلب بالدَّم. يعود الدَّم مُباشرة إلى القلب عبر الأوردة التَّاجية.



أ. صمَّامات القلب.



الشكل 49-6

قياس ضغط الدَّم. يتم ربط القيد الخاص بقياس ضغط الدَّم بشكل مُحكم؛ لكي يُمنع تدفُّق الدَّم عبر الشريان العضدي. بعد تقليل الضغط في هذا القيد، يُصبح ضغط الدَّم الانقباضي أكبر من ضغط القيد، ولهذا يُسمع النَّبضُ باستخدام سمَّاعة الطَّبيب. يُسجَّل الضَّغطُ عند هذه النقطة بوصفه ضغطًا انقباضيًّا. مع تخفيض الضَّغط في القيد تدريجيًّا، يقلّ تشوّه الأوعية الدّمويّة، فيختفي الصوت، ويعود تدفُّق الدَّم الصامت. الضغط الانبساطي هو الضَّغط الذي يتوقف عنده سماع الصوت.

Inferior vena cava، يجمع الدَّم من الأجزاء السُّفلية. تصبُّ هذه الأوردة في الأُذين الأيمن، فتكتمل بذلك الدَّورة الدّمويّة الجهازية.

يتسبَّب الضَّغط المُتولِّد عن الانقباض البُطيني في تدفُّق الدَّم في الشَّرايين، والشُّعيرات الدّمويّة، والأوردة. ويجب على البُطينين الانقباض بقوة كافية لتحريك الدَّم عبر الجهاز الدّوريّ كاملًا.

يمكن قياس ضغط الدَّم الشِّرياني

ينتقل الضَّغط المُتولِّد بعد انقباض البُطينين إلى الشَّرايين بعد أن يُفتح الصّمام الأبهر. إنَّ النَّبض المحسوس عند معصم اليد أو الرَّقبة سببه تغيُّرات في الضَّغط، حيث تتمدد الشَّرايين المرنة أو تتقلّص مع تدفُّق الدَّم فيها. يستخدم الأطباء عادةً ضغط الدَّم مؤشرًا عامًّا يدلّ على سلامة الجهاز القلبي الوعائي، حيث إنَّ ظروفًا مُتنوعة تُسبِّب زيادة أو نقصًا في ضغط الدَّم.

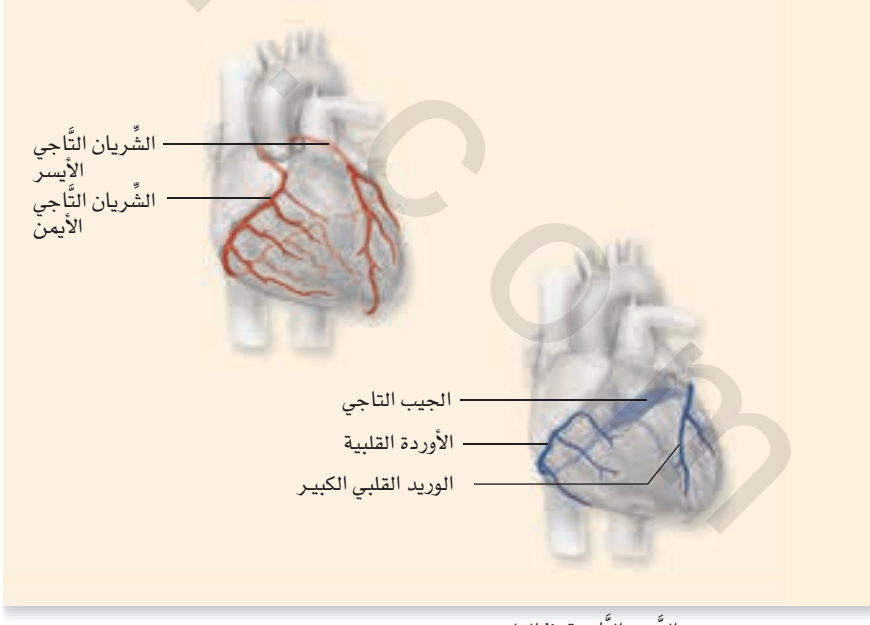
يُقاس ضغط الدَّم بجهاز، يُسمّى المِضغاط (جهاز قياس ضغط الدَّم) *Sphygmomanometer*، عن طريق الشِّريان العضدي الموجود في الجزء الدَّاخلي للذراع، فوق الكوع (الشكل 49-6). تُلف قطعة قماش تُشبه القيد على الجزء العلوي للذراع بشكل جيد، وتنفخ لتمنع تدفُّق الدَّم إلى الجزء السُّفلي للذراع. عند تخفيف الضغط تدريجيًّا في قطعة القماش (القيد)، نبدأ سماع نبضات بسماعة الطَّبيب، وهذا بسبب مرور الدَّم في الشَّرايين. في اللحظة التي يبدأ فيها سماع الصَّوت، تُؤخذ القراءة، ويدل ذلك على قمة الضَّغط في الشَّريان، أو **ضغط الانقباض Systolic pressure**، وهو ناتج عن انقباض البُطينين. عند زيادة ارتخاء القيد، لا يكون هناك عائق لتدفُّق الدَّم، لهذا يتوقف سماع النَّبضات. وتُشير هذه النُّقطة إلى أقل ضغط أو **ضغط الانبساط Diastolic pressure**. عندها، يكون البُطينان في حالة ارتخاء.

يُكتب ضغط الدَّم بوصفه نسبة الضَّغط الانقباضي إلى الضَّغط الانبساطي، وللشَّخص الطَّبيعي في العشرينيّات من عمره، يكون ضغط الدَّم تقريبًا 120 / 75 (تُقاس بالمليمتر الزِّئبقي، mmHg). إذا زاد هذا الرَّقم على 150 مليمترًا زئبقيًّا بالنِّسبة إلى الضَّغط الانقباضي، أو زاد على 90 مليمترًا للضَّغط الانبساطي، فإنّ هذا يشير إلى **ارتفاع ضغط الدَّم Hypertension**.

انقباض عضلات القلب ينشأ من خلايا ذاتية الإيقاع

تحفّز إزالةُ الاستقطاب الغشائي انقباضَ الخلايا القلبية، كما يحدث في الخلايا العضلية الأُخرى (انظر الفصل الـ 44 و 47). تقوم السّيالات العصبية القادمة من العصبونات الحركية بإزالة الاستقطاب، في العضلات الهيكلية. يمتلك القلب، بالمُقارنة مع الخلايا العضلية الهيكلية، خلايا عضلية مُتخصصة لديها قابلية "الإثارة الذَّاتية" تُدعى **أليافًا ذاتية الإيقاع Autorhythmic fiber**، وتستطيع تكوين سيالات عصبية على فترات مُنتظمة دون الحاجة إلى تنشيط عصبي.

العُقدة الجيبية الأذينية أهم مجموعة من الخلايا ذاتية الإيقاع، وقد تمَّ وصفها في السَّابق (الشكل 49-7). تقع هذه العُقدة في جدار الأُذين الأيمن، وتعمل بوصفها صانع الخطو لبقية القلب؛ لأنها تكوِّن سيالات عصبية تلقائية بمعدَّل عالٍ مُقارنة مع الخلايا ذاتية الإيقاع الأُخرى. سبب السّيالات العصبية التِّلقائية هو النَّدفُّق



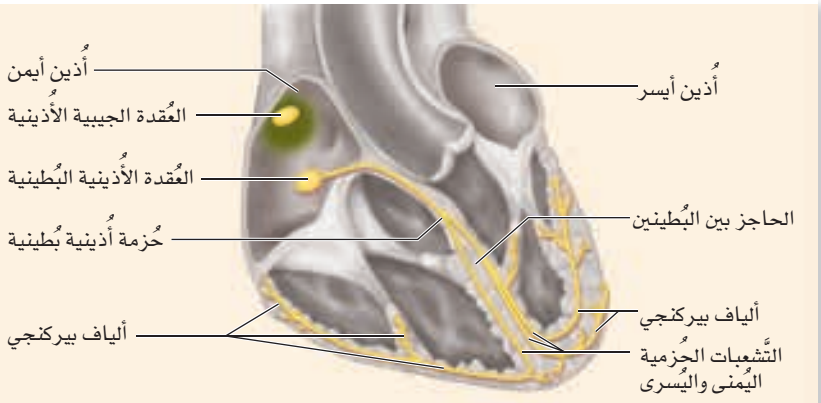
ب. الدَّورة التَّاجية في القلب.

obeikandl.com

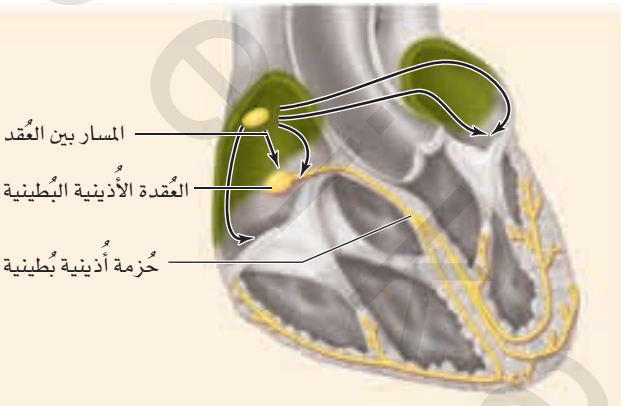
المُستمر لأيونات الصوديوم إلى داخل الخليَّة الذي يعمل على إزالة الاستقطاب. عند وصول جهد العتبة، يحدث السّيال العصبي. عند انتهاء السّيال العصبي، يكون الكمون الغشائي (جهد الغشاء) أقل من شدة العتبة، وتعود العملية لتبدأ من جديد. تُكوِّن العُقدة الجيبية الأُذينية سيالًا عصبيًّا كلّ 0.6 ثانية، وهذا يعادل ما يقارب 100 نبضة في الدَّقيقة. وكما سنرى لاحقًا في هذا الفصل، فإنَّ الجهاز العصبي الذَّاتي يستطيع تغيير هذا المُعدَّل.

تنتقل إزالة الاستقطاب من هذه العُقدة عبر طريقين: الأول إلى الألياف العضلية القلبية للأُذين الأيسر. والثاني إلى الأُذين الأيمن، ومن ثمَّ إلى **العُقدة الأُذينية البطينية Atrioventricular (AV) node**. عندما تنشأ إزالة الاستقطاب، تنتشر بسرعة من خليّة عضلية إلى أُخرى على شكل موجة تُغلِّف كلاً من الأُذين؛ الأيمن والأيسر في الوقت نفسه تقريبًا. إنَّ هذا الانتقال السَّريع لإزالة الاستقطاب ممكن الحدوث بسبب وجود ألياف توصيل مُتخصِّصة، وبسبب اتصال الخلايا العضلية مع بعضها من خلال الأقراص البينية *Intercalated disks* (انظر الفصل الـ 43).

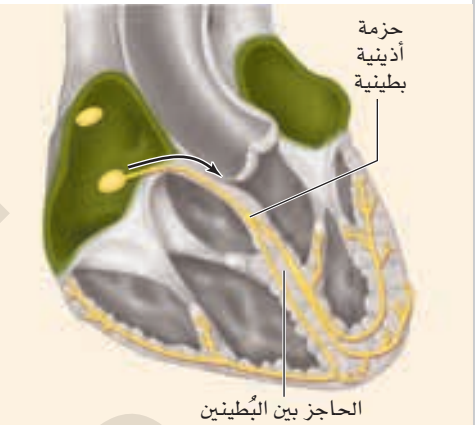
تفصل صفيحة من النَّسيج الضَّام الأُذينين عن البُطينين، وتمنع انتشار السّيالات العصبية عبر الألياف العضلية من الأُذين إلى البطين. تعمل العُقدة الأُذينية البُطينية بوصفها طريقًا وحيدًا لمرور إزالة الاستقطاب وتوصيله من الأذينين إلى البُطينين. تقلِّلُ الألياف المُكوِّنة للعُقدة الأُذينية البطينية سرعة توصيل إزالة الاستقطاب،



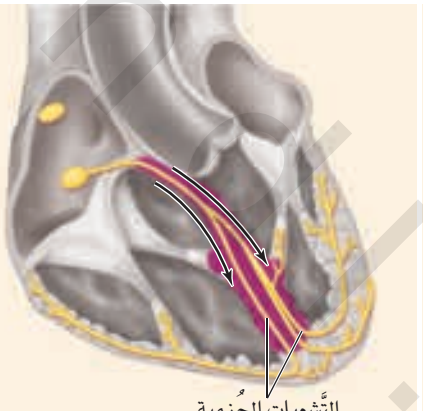
1. يبدأ السّيال العصبي من عند العُقدة الجيبية الأُذينية، وينتقل إلى العُقدة الأُذينية البُطينية.



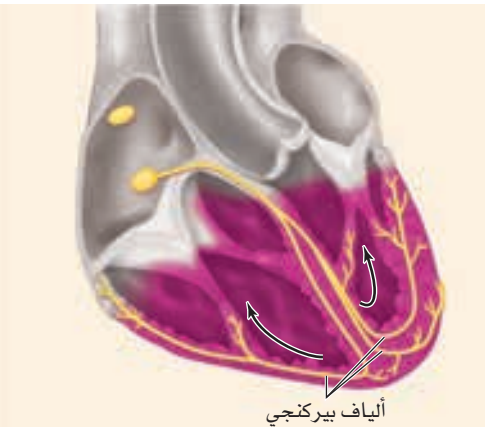
2. يتلكأ السّيال العصبي عند العُقدة الأُذينية البُطينية. ومن ثم ينتقل إلى الحُزمة الأُذينية البُطينية.



3. من الحُزمة الأُذينية البُطينية، ينتقل السّيال العصبي إلى الأسفل عبر الفاصل بين البطينين.



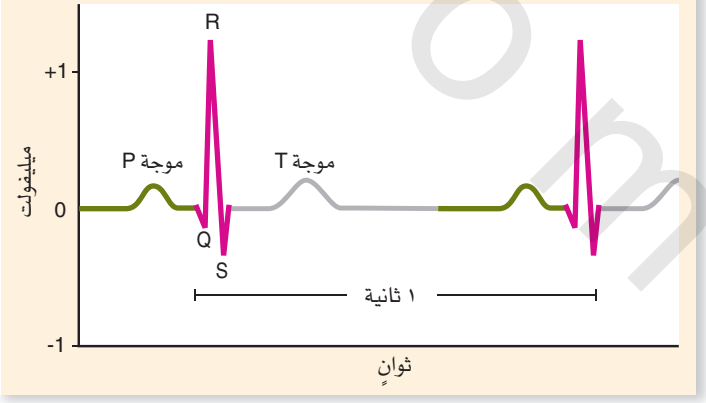
4. ينتشر السّيال العصبي إلى التَّفرعات في الحاجز بين البطينين.



5. أخيرًا يصل السّيال العصبي إلى ألياف بركنجي، ثُمَّ يتوزع السّيال عبر البُطينين.

الشكل 49-7

مسار التَّهيُّج الكهربائي في القلب. الأحداث التي تتم في أثناء انقباض القلب تتماشى مع قياسات النَّشاط الكهربائي في التَّخطيط الكهربائي للقلب (ECG). إزالة الاستقطاب/ انقباض الأُذينين يظهران باللَّون الأخضر في الأعلى، ويقابلان الموجة P من مُخطَّط القلب الكهربائي (وهي أيضًا باللَّون الأخضر). إزالة الاستقطاب/ انقباض البُطينين يظهران باللَّون الأحمر، ويقابلان الموجة QRS من المُخطط الكهربائي للقلب (باللَّون الأحمر أيضًا). الموجة T في المُخطط الكهربائي للقلب تقابل إعادة استقطاب البُطينين. تُغطّى إعادة استقطاب الأُذينين بالموجة QRS ومن ثم، فهي لا تظهر.



مُقلِّلة بذلك انقباض البُطين بمقدار 0.1 ثانية. ويسمح هذا التَّأثير للأُذين بإتمام عملية الانقباض وطرح ما يحويه من دم قبل أن يبدأ البُطين بالانقباض.

بعد ذلك، تنتقل إزالة الاستقطاب بشكل سريع إلى البُطين عبر شبكة من الألياف تُسمّى **الحزمة الأُذينية البطينية Atrioventricular bundle**، أو **حزمة هِسّ Bundle of His**. تنتقل إزالة الاستقطاب بعد ذلك من هذه الألياف إلى **ألياف بيركنجي Purkinje fibers**، التي تُحَفِّزُ انقباض الخلايا العضلية القلبية في كلّ من البطينين الأيمن والأيسر بشكل مُباشر، مُسببةً انقباضها في الوقت نفسه.

إنَّ تحفيز الخلايا العضلية القلبية يُسبِّب تكوين جهد الفعل بها، الذي يؤدي بدوره إلى انقباض هذه الخلايا. يتم التَّحكُّم في عملية الانقباض هذه عن طريق الكالسيوم ونظام تروبونين/ تروبوميوسين بشكل مُشابه لما يحدث في العضلة الهيكلية (انظر الفصل الـ 47)، لكن شكل جهد الفعل في الخلايا العضلية القلبية مُختلف عنه في خلايا العضلة الهيكلية. يتبع فترة الصُّعود التي يُسبِّبها تدفُّق أيونات الصوديوم عبر قنوات، تفتح وتُغلق مُعتمدة على التَّغيُّر في فرق الجهد حول الغشاء، فترة ثبات في إزالة الاستقطاب التي تسمح بحدوث انقباض دائم. إنَّ سبب هذه الفترة يعود إلى فتح قنوات الكالسيوم المُعتمدة في فتحها وإغلاقها على التَّغير في فرق الجهد حول الغشاء. يُسبِّب استمرار تدفُّق الكالسيوم من الخارج استمرارًا في إزالة الاستقطاب عندما يتم وقف تنشيط قنوات الصوديوم. يؤدي هذا الاستمرار في إزالة الاستقطاب إلى زيادة عدد قنوات الكالسيوم المفتوحة الموجودة في الشبكة الأندوبلازمية وزيادة تدفُّق الكالسيوم نحو السيتوبلازم، وهذا يُسبِّب انقباضًا مُستديمًا. يُزال الكالسيوم من السيتوبلازم عن طريق مضخَّة في الشَّبكة الأندوبلازمية تُشبه تلك الموجودة في العضلات الهيكلية، وعن طريق نواقل إضافية على غشاء الخليّة، تقوم بضخ الكالسيوم من السيتوبلازم إلى الفراغ بين الخلوي.

يُمكن تسجيل النَّشاط الكهربائي للقلب من السَّطح الخارجي للجسم عن طريق أقطاب توضع على الأطراف والصَّدر. يُسمّى هذا التَّسجيلُ **التَّخطيطَ الكهربائيَّ للقلب Electrocardiogram (ECG)**، الذي يُبيِّن إزالة الاستقطاب أو إعادته لخلايا القلب خلال الدَّورة القلبية (انظر الشَّكل 49-7). تُسبِّب إزالةُ الاستقطاب انقباضَ القلب، وتُسبِّب إعادةُ الاستقطاب ارتخاءَه.

تنتج القمة الأولى في التَّخطيط، P، من إزالة الاستقطاب الحاصلة في الأُذينين، وترتبط هذه القمة بانقباضهما. وتُعبِّر القمّة الثانية، QRS عن إزالة الاستقطاب في البُطينين؛ في خلال هذه الفترة، ينقبض البُطينان (الانقباض البُطيني). القمّة الأخيرة، T، تُعبِّر عن إعادة استقطاب البُطينين؛ وفي هذه الفترة يحدث ارتخاء البُطينين.

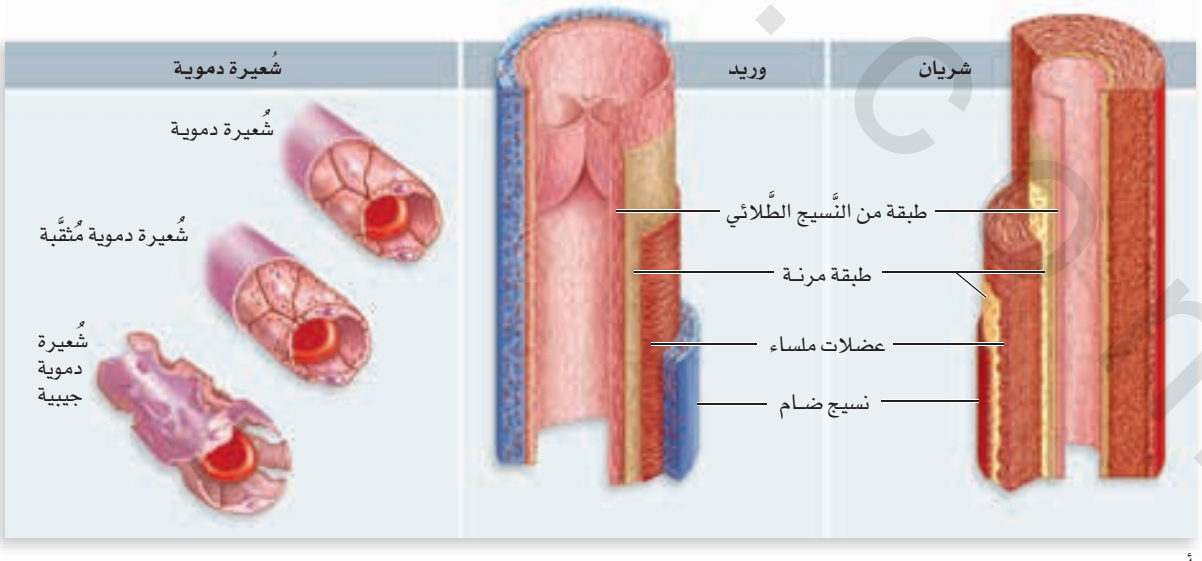
تتكوَّن الدَّورة القلبية من مرحلتين: مرحلة انقباضية وأخرى انبساطية؛ ينقبض البُطين عند المرحلة الانقباضية، ويرتخي عند المرحلة الانبساطية. تنشأ أمواج إزالة الاستقطاب من العُقدة الجيبية الأُذينية في الأُذين الأيمن، وتُحفِّز هذه الأمواج انقباض الأُذينين في البداية، ومن ثم البُطينين. يستمر الانقباض مدة أطول في العضلات القلبية منها في العضلات الهيكلية بسبب وجود قنوات الكالسيوم المُعتمدة في فتحها على التَّغيُّر في فرق الجهد حول الغشاء، التي تضيف المزيد من الكالسيوم إلى السيتوبلازم، ومن ثم تجعل الانقباض يستمر مدة طويلة. التَّخطيط الكهربائي للقلب يتبع إزالة الاستقطاب الذي يحدث خلال الدَّورة القلبية.

4-49 خصائص الأوعية الدّمويّة

عرفت أنَّ الدَّم يُغادر القلب من خلال أوعية دموية تُدعى الشَّرايين **Arteries**. تتفرع هذه الأوعية، لتُشكِّل "شجرة" مُتفرِّعة تصل إلى أعضاء الجسم كلّه. إنَّ أدق هذه التَّشعبات هي **الشُّريّنات Arterioles**. ينتقل الدَّم من الشُّريّنات إلى **الشُّعيرات الدّمويّة Capillaries**، وهي شبكة من الأنابيب الضَّيقة، ذات جدار رقيق. بعد أن يعبر الدَّم الشُّعيرات الدّمويّة، يتجمَّع في **الوُرَيْدات Venules**، التي تنقل الدَّم إلى أوعية دموية أكبر تُسمّى **الأوردة Vein**، تُرجِع الدَّم إلى القلب.

الأوعية الدّمويّة الكبيرة مُكوَّنة من أربع طبقات

تمتلك الشَّرايين، والشُّريّنات، والأوردة، والوريدات تركيبًا مُتشابهًا (الشكل 49-8). الطَّبقة الدَّاخلية للأوعية الدّمويّة هي طبقة طلائية حرشفية داخلية تُسمّى إندوثيليوم *Endothelium*. تُغطّي هذه الطبقة طبقة رقيقة من الألياف المرنة، وطبقة ثانية من العضلات الملساء، وطبقة ثالثة من النَّسيج الضَّام. تتميز جدران هذه الأوعية الدّمويّة، بأنها سميكة، بحيث لا تسمح بعملية تبادُل المواد بين الدَّم والأنسجة المُحيطة بالأوعية الدّمويّة.



الشكل 49-8

تركيب الأوعية الدّمويّة. الشَّرايين (أ) والأوردة (ب) تمتلك طبقات نسيجية مُتشابهة، لكن طبقة العضلات الملساء في الشَّرايين أكثر سُمكًا. وهناك طبقتان مرنتان. (جـ) الشُّعيرات الدّمويّة تتكون من طبقة واحدة من النَّسيج الطِّلائي. (أبعاد القياس غير حقيقية).

في المقابل، تتميز جدران الشُّعيرات الدّمويّة، بأنها تتكوَّن من طبقة واحدة من الطلائية الداخلية، ولهذا تستطيع الجُزيئات والأيونات مُغادرة بلازما الدَّم عن طريق الانتشار، والمرور من خلال الثُّقوب الموجودة بين الخلايا المُكوِّنة لجدر الشُّعيرات الدّمويّة، ومن خلال النَّقل عبر الخلايا الطّلائية نفسها. لهذا، يمكننا القول: إن تبادُل الغازات والمواد الأيضية بين الدَّم والسائل بين الخلوي وخلايا الجسم تحدث من خلال الشُّعيرات الدّمويّة.

الشَّرايين والشُّرينات تطورت لتحمُّل الضَّغط

تمتلك الشَّرايين الكبيرة أليافًا مرنة في جدارها أكثر من الأوعية الدّمويّة الأُخرى، تسمح لها هذه الخاصيَّة بأن ترتد بعد أن تتمدَّد في كلّ مرة تستقبل فيها كمية من الدَّم تُضخ إليها من القلب. الشَّرايينُ الصَّغيرةُ والشُّريِّنات أقلُّ مرونةً، لكنها تمتلك طبقة سميكة تقريبًا من العضلات الملساء، وهذا يُساعدها على عدم الانفجار عند استقبالها للدَّم.

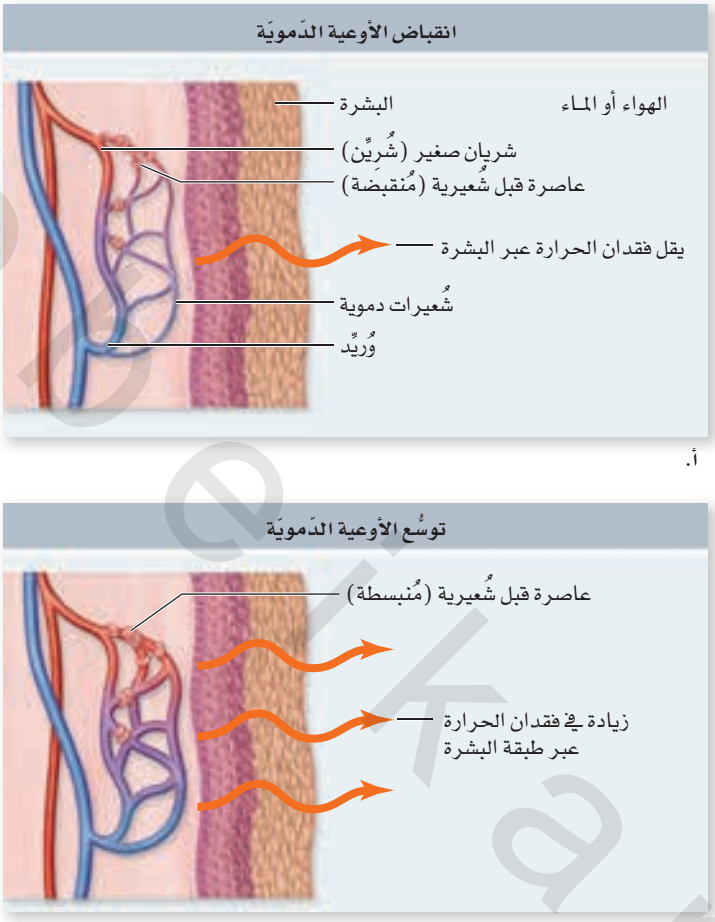
وكلما ضاقت الأوعيَّة، زادت المُقاومة لتدفُّق الدَّم من خلالها. فمثلًا، إذا قلَّ قُطر وعاء دموي ما إلى النِّصف، فإنَّ المُقاومة تزداد بمقدار 16 مرة عما كانت عليه سابقًا. تتناسب مُقاومة التَّدفُّق عكسيًّا مع قُطر الوعاء الدَّموي مرفوعًا للقوة الرابعة. ولهذا، فإنَّ الشرايين الصغيرة والشُّريِّنات تُشكِّل مُقاومة كبيرة لتدفُّق الدَّم في الشجرة الشريانية.

إنَّ انقباض طبقة العضلات الملساء في الشُّرينات يُسبِّب تضيُّق **الأوعية الدّمويّة Vasoconstriction** الذي يزيد بدوره المُقاومة، ويُقلِّل من التَّدفُّق. أما ارتخاء العضلات فيُسبِّب **توسُّع الأوعية Vasodilation**، وهذا يُقلِّل من المُقاومة، ويزيد من تدفُّق الدَّم إلى الأعضاء (الشكل 49-9). إنَّ تضيُّق الشُّريِّنات يُسبِّب ارتفاعًا في ضغط الدَّم.

تُشكِّل الشُّعيرات الدّمويّة شبكة واسعة لتبادُل المواد

إنَّ العدد الكبير من تفرعات الشُّعيرات الدّمويّة يؤكد أن كلّ خليّة في الجسم تكون على بعد 10 ميكرومترات من الشُّعيرات الدّمويّة. وفي المُعدَّل العام، فإنّ طول الأوعية الدّمويّة ميليمتر واحد وقطرها 80 ميكرومترًا تقريبًا، وهذا القطر أكبر بقليل من قطر خلايا الدَّم الحمراء (5 – 7 ميكرومترات). على الرغم من قُرب قطر خلايا الدَّم الحمراء من قطر الشُّعيرات الدّمويّة، فإنها قادرة على المرور دون مشكلات، بسبب مُرونة خلايا الدَّم الحمراء.

إنَّ مُعدل تدفُّق الدَّم خلال الأوعية الدّمويّة يتحكم فيها قوانين علم الموائع. فكلما قلّت مساحة المقطع العرضي للوعاء الدَّموي، زادت سرعة التَّدفُّق به. بناءً على ذلك، يُتوقَّع أن التَّدفُّق في الشُّعيرات الدّمويّة يكون الأسرع مُقارنة مع بقية أجزاء الجهاز القلبي الوعائي. إنَّ السُّرعة الكبيرة هذه ليست جيدة لإتمام عملية الانتشار، وحقيقةً هذا لا يحدث في الشُّعيرات الدّمويّة. وعلى الرغم من أنَّ الشُّعيرات الدّمويّة ضيقة جدًا، فإن مجموع مساحات المقطع العرضي للشُّعيرات الدّمويّة هو أكبر من مساحة المقطع العرضي لأي وعاء دموي. ومن ثم، فإنَّ الدَّم يمر عبر الشُّعيرات الدّمويّة ببطء، وهذا يجعله يمتلك الوقت الكافي ليقوم بتبادُل المواد مع السَّائل خارج الخلوي المُحيط بالشُّعيرات الدّمويّة. بعد أن يصل الدَّم إلى نهاية الشُّعيرات الدّمويّة، يكون قد تخلص من الأكسجين والمواد الغذائية الموجودة به، والتقط ثاني أكسيد الكربون والفضلات الأُخرى. يقل ضغط الدَّم وسرعته عندما ينتقل الدَّم من الشَّرايين إلى الشُّريِّنات، ثم إلى الشُّعيرات الدّمويّة. ولكن كلما صَغُرَت مساحة المقطع العرضي مع السَّير في الجانب الوريدي، زادت سرعة الدَّم.



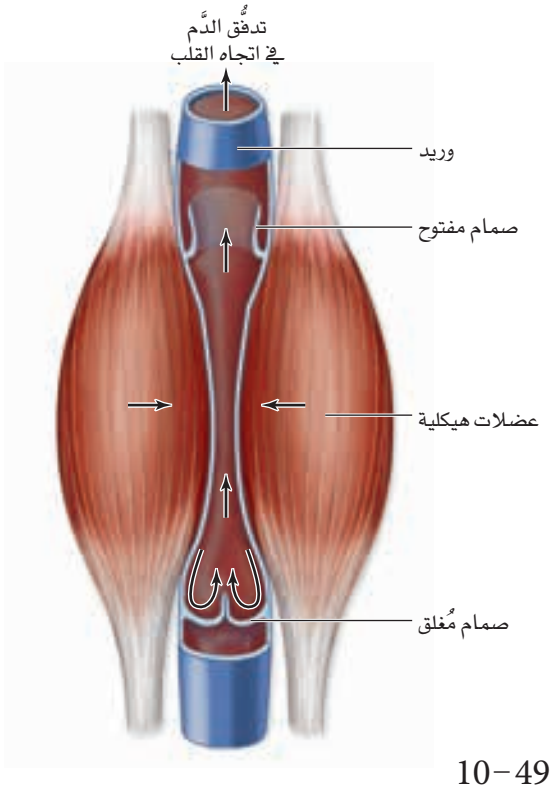
الشكل 49-9

تنظيم فقدان الحرارة. يمكن تنظيم كمية الحرارة المفقودة من سطح الجسم عن طريق التَّحكم في تدفّق الدَّم إليه. أ. انقباض الأوعية الدّمويّة السَّطحية يُقلِّل من تدفُّق الدَّم وفقدان الحرارة. ب. توسُّع الأوعية الدّمويّة يزيد من تدفُّق الدَّم وفقدان الحرارة.

تمتلك الأوردة والوريدات كمية أقل من العضلات في جدرانها

تمتلك الأوردة والوريدات الطَّبقات النَّسيجية نفسها التي للشَّرايين، إلا أنها تمتلك طبقة أقل سمكًا من العضلات الملساء. يعزى سبب قلّة العضلات في الأوردة والوريدات إلى أنَّ ضغط الدَّم عادةً يكون عُشْر مقدار الضَّغط في الشَّرايين. تحتوي الأوردة على مُعظم الدَّم الموجود في الجهاز القلبي الوعائي، وهذه الأوردة لديها القدرة على التَّمدد لاستيعاب كميات إضافية من الدَّم. تستطيع رؤية هذا التمدُّد في قدميك عندما تقف مدة طويلة من الزَّمن.

إنَّ الضَّغط الوريدي ليس كافيًا لإرجاع الدَّم إلى القلب من القدمين والرجلين، ولكن هناك عدد من مصادر الضَّغط التي تُساعد على ذلك. أكثر هذه المصادر تأثيرًا هو العضلات الهيكلية المُحيطة بالأوردة، حيث لديها القدرة على دفع الدَّم إلى الأمام عند انقباضها، وتُعرف هذه الآلية **بالمضخة الوريدية Venous pump**. ينتقل الدَّم في اتجاه واحد في الأوردة راجعًا إلى القلب بمُساعدة **الصمامات الوريدية Venous valves** (الشكل 49-10). عندما تتمدَّد هذه الأوردة كثيرًا نتيجة تراكم الدَّم فيها، تفقد الصمامات الوريدية عملها، وهذا يؤدي إلى تجمُّع الدَّم بكثرة في الأوردة. تُعرف هذه الحالة بدوالي الأوردة.



الشكل 49-10

تدفُّق الدَّم خلال الأوردة في اتجاه واحد. تضمن صمامات الأوردة حركة الدَّم في اتجاه واحد، أي إنه عائدٌ إلى القلب.

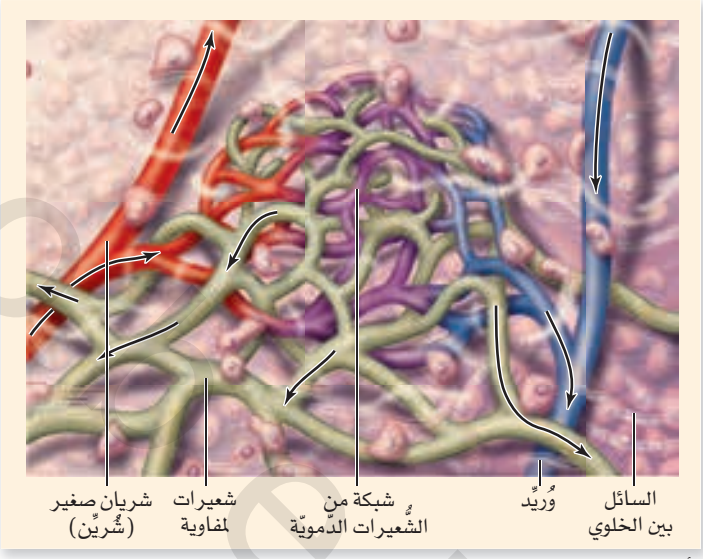
الجهازُ اللِّيمفاوي مفتوحٌ في اتجاه واحد

الجهازُ القلبيُّ الوعائيُّ مغلقٌ، حيث ترتبط الأوعية جميعها ببعضها، ولا يوجد من هذه الأوعية ما يملك طرفًا مغلقًا. ترشح كمية جيدة من الماء والمواد المذابة في بلازما الدَّم من جدار الشُّعيرات الدّمويّة لتُشكِّل السَّائل بين الخلوي (السَّائل النسيجي). مُعظم السَّائل الذي يُغادر الشُّعيرات الدّمويّة يُغادرها بالقرب من الطَّرف الشِّرياني، حيث يكون ضغط الدَّم هناك مُرتفعًا؛ ويعود إلى الشُّعيرات بالقرب من الطَّرف الوريدي (الشكل 49-11).

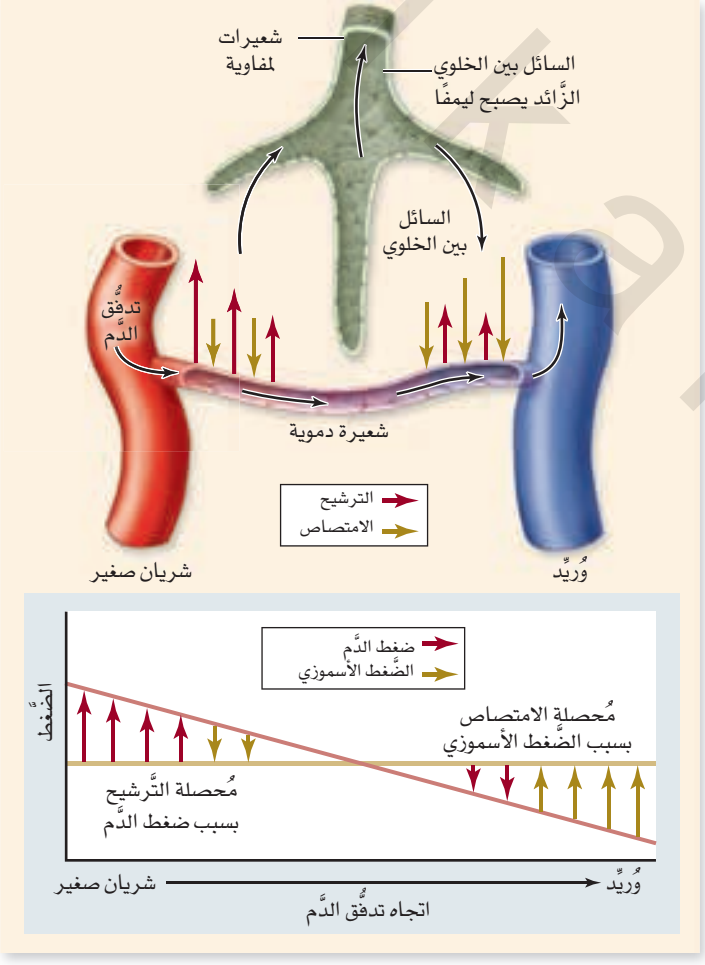
إنَّ رجوع السَّائل يحدث عن طريق الخاصيَّة الأُسموزية (انظر الفصل الـ 5). لا تُغادر مُعظم بروتينات البلازما الشُّعيرات الدّمويّة لِكبَر حجمها، وهذا يؤدي إلى ارتفاع تركيزها في البلازما أكثر من تركيز البروتينات في السَّائل بين الخلوي. هذا الاختلاف في التَّركيز، يُسبِّب فرقًا في الضَّغط الأُسموزي، ويُسبِّب اندفاع الماء إلى الشُّعيرات الدّمويّة من الفراغ بين الخلوي.

يُسبِّب ارتفاع ضغط الدَّم في الشُّعيرات الدّمويّة تراكمًا كبيرًا للمحلول بين الخلوي. في النِّساء الحوامل، مثلًا، نجد أنّ كِبَرَ حجم الرَّحم، الذي يحمل الجنين، وضغطه على الأوردة في التَّجويف البطني يزيد من ضغط الدم في الشُّعيرات الدّمويّة في الأطراف السُّفلية للمرأة. إنَّ زيادة المحلول بين الخلوي يُسبِّب انتفاخ أنسجة القدمين، أو ما يُدعى **بالاستسقاء Edema** الذي قد يسببه نقص تركيز بروتينات البلازما، حيث يبقى السَّائل بين الخلوي في الخارج، ولا يعود إلى الشُّعيرات الدّمويّة.

إنَّ نقص تركيز البروتينات في البلازما قد يُسبِّبه مرض الكبد؛ لأنّ الكبد يُنتِج مُعظم بروتينات البلازما، أو قد يسببه قِلَّة تناول الوجبات البروتينية، كما يحدث في حالات الجوع الشديد.



أ.



ب.

الشكل 49-11

العلاقة بين الدَّم واللِّيمف والسائل بين الخلوي. أ. يُبيِّن الشَّكلُ الأوعيةَ في الجهاز الدّوريّ واللِّيمفاوي مع وجود أسهم تُشير إلى اتجاه تدفُّق السائل في الأوعية. ب. السائل البلازمي، دون البروتينات، يخرج خارج الشُّعيرات، مُكوِّنًا السائل بين الخلوي الذي يغمر الأنسجة. يعود الكثير من هذا السائل إلى الشُّعيرات الدّمويّة عن طريق الخاصية الأُسموزية بسبب التَّركيز العالي للبروتينات في البلازما. يُصبّ الزَّائد من السَّائل بين الخلوي في الشُّعيرات اللِّيمفاوية، ذات الطَّرف المفتوح، التي في النهاية تصُبّ هذا السائل في الجهاز القلبي الوعائي.

الشكل 49-12

قلب ليمفاوي.

في الوضع الطَّبيعي، تكون كمية السائل الرَّاشح من الشُّعيرات الدّمويّة أكثر من كمية السَّائل العائد إليها عن طريق الخاصيَّة الأسموزية. يعود ما تبقَّى إلى الجهاز القلبي الوعائي عن طريق الجهاز الدَّوري المفتوح المُسمّى **الجهاز اللِّيمفاوي Lymphatic system**.

يتكون الجهاز اللِّيمفاوي من الشُّعيرات اللِّيمفاوية، والأوعية اللِّيمفاوية، والعُقد اللِّيمفاوية، والأعضاء اللِّيمفاوية، مثل الطُّحال والغدَّة الزَّعترية. يدخل السَّائل الزائد في الأنسجة إلى الشُّعيرات اللِّيمفاوية ذات الطَّرف المُغلق والنَّفاذية العالية. يُدعى هذا السَّائلُ بعد دخوله الجهاز اللِّيمفاوي، **اللِّيمف Lymph**، يمُر اللِّيمف بعد ذلك إلى الأوعية اللِّيمفاوية الأكبر التي تمتلك تركيبًا شبيهًا بالأوردة، وتمتلك صمامات تُمرِّر اللِّيمف في اتجاه واحد (مُشابه للشَّكل 49-10). يدخل الليمف في النهاية إلى وعاءين لمفاويين رئيسين، يصبان بعد ذلك في الوريد تحت الترقوي الأيمن والأيسر اللذين يقعان تحت عظام الترقوة.

يتحرك اللِّيمف في الثَّدييات عن طريق دفعه بفعل انقباض العضلات الهيكلية التي تضغط على الأوعية اللِّيمفاوية، لتدفع اللِّيمف إلى الأمام بآلية تُشبه عمل المضخة الوريدية التي تدفع الدَّم في الأوردة. في بعض الحالات، تنقبض الأوعية اللِّيمفاوية بشكل مُنتظم. ففي مُعظم الأسماك، وكلّ البرمائيات والزَّواحف، وأجنة الطُّيور، وبعض الطُّيور البالغة، يُدفَع اللِّيمف عن طريق **القلوب اللِّيمفاوية Lymph hearts** (الشكل 49-12).

يتم تحوير اللِّيمف في أثناء مروره بالعُقد اللِّيمفاوية والأعضاء اللِّيمفاوية عن طريق خلايا بلعمية تُبطِّن قنوات هذه الأعضاء. تحتوي العُقد اللِّيمفاوية والأعضاء اللِّيمفاوية على المراكز الجرثومية *Germinal centers*، حيث يتم بها تنشيط الخلايا اللِّيمفاوية وتكاثرها.

الأمراض القلبية الوعائية تُؤثر في جهاز النقل

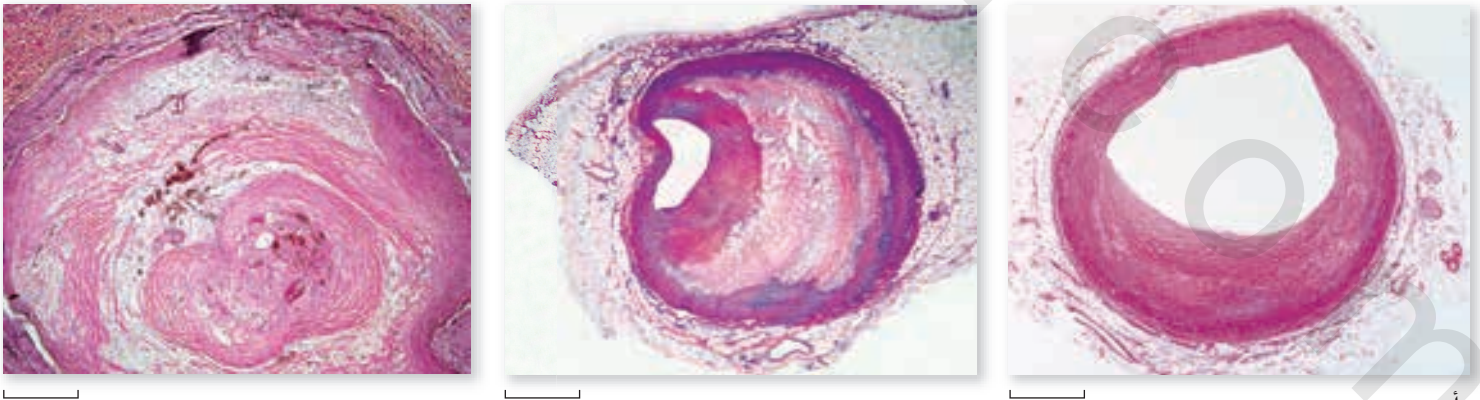
الأمراض القلبية الوعائية من أهم الأسباب المُؤدية للموت في الولايات المُتحدة؛ فأكثر من 42 مليون شخص يعانون أنواعًا من الأمراض القلبية الوعائية. كثيرٌ من هذه الأمراض ناجم عن مشكلات في الشَّرايين، مثل انسدادها أو تمزقها.

الجلطاتُ القلبية Heart attacks هي المُسبِّبُ الرّئيس للموت الناجم عن الأمراض القلبية الوعائية في الولايات المُتحدة، حيث يُشكِّل ما يُقارب خُمس الوفيات نتيجة هذا المرض. يؤدي نقص التَّروية إلى جزء أو أكثر من القلب إلى موت الخلايا العضلية القلبية في هذه الأجزاء. تنتج الجلطة القلبية عن انسداد أحد الشَّرايين التَّاجية نتيجة لتخثر الدَّم بها، أو نتيجة للتَّصلُّب الدهني للشَّرايين. إنَّ الشِّفاء من هذا المرض ممكن إذا كان الجزء المُصاب من القلب صغيرًا، ولا يؤثّر في انقباض القلب بوصفه وحدة وظيفية واحدة.

تحدث **الذَّبحة الصَّدرية Angina pectoris**، التي تعني حرفيًّا "ألم الصّدر"، لأسباب مُشابهة لأسباب الجلطة القلبية، ولكنّها ليست بشدَّتها. يحدث الألم عادةً في القلب، والكتف والذراع اليسرى. تُعَدُّ الذَّبحة الصَّدرية إشارة تحذير إلى أن تروية عضلة القلب غير كافية، لكنّها غير كافية لموت الخلايا العضلية.

تحدث **الجلطة الدِّماغية Strokes** نتيجة التَّدخل في تروية الدِّماغ بالدَّم. يمكن أن تنجم عن تمزق الأوعية بالدَّماغ (جلطة دماغية نزيفية)، أو عند انسداد شريان الدِّماغ عن طريق خثرة دموية، أو عن طريق التَّصلُّب الدهني للشَّرايين (الجلطة الناجمة عن نقص الأكسجين). تعتمد تأثيرات الجلطة الدِّماغية على شدَّة التلف الناتج، ومكان حدوثه.

التَّصلُّب الدهني Atherosclerosis هو تجمُّع المواد الدُّهنية في داخل الشَّرايين، وكمية غير طبيعية من العضلات الملساء، وترسبات الكولسترول



الشكل 49-13

التَّصلب الدهني. أ. شريان تاجي به انسداد صغير. ب. شريانٌ يمتلك تصلُّبًا دهنيًّا حادًا- مُعظم الممر تمَّ إغلاقه ببناء مواد على الجدار الدَّاخلي للشِّريان. جـ. شريان تاجي مُغلق تمامًا.

أو الفايبرين، أو أي نوع من الحُطام الخلوي. هذه التجمُّعات تزيد من المُقاومة الوعائية، ومن ثم تُقلِّل من تدفُّق الدَّم (13-49). يمكن أن يقل تضيُّق تجويف الشريان أكثر عن طريق تكوُّن الخثرات التي تنتج من التصلُّب الدهني. في الحالات الشديدة، قد يتم إغلاق الشريان بشكل كامل.

إنَّ تراكم الكولسترول في الأوعية الدّمويّة يتأثر بعوامل عدة، مثل مجموع تركيز الكولسترول في المصل، ومستوى البروتينات المُختلفة النَّاقلة للكولسترول. وبسبب عدم ذوبان الكولسترول في الماء، فإنَّه يُنقل في الدَّم على شكل مُعقدات بروتينية دهنية. وهناك شكلان من هذه البروتينات الدُّهنية يختلفان عن بعضهما في الكثافة، هما: بروتينات دهنية ذات كثافة قليلة (**LDL**) وبروتينات دهنية ذات كثافة عالية (**HDL**). وعادةً ما تُدعى البروتينات الدهنية ذات الكثافة العالية "بالكولسترول الجيد"، وتُدعى البروتينات الدهنية قليلة الكثافة "بالكولسترول السيئ". إنَّ سبب هذه التَّسمية هو قيام البروتينات الدهنية عالية الكثافة بنقل الكولسترول خارج الدَّورة الدّمويّة إلى الكبد للتَّخلص منه. أما البروتينات الدهنية قليلة الكثافة فهي تنقل الكولسترول إلى خلايا الجسم جميعها. تنشأ المُشكلة عندما تمتلك الخلايا كفايتها من الكولسترول. هذا الشَّيء يُقلِّل من كمية مُستقبلات البروتينات الدهنية قليلة الكثافة، ما يؤدي إلى ارتفاع مستوى هذه البروتينات الدهنية في الدَّم، التي ينتهي بها المطاف بالتَّرسُّب على الأوعية الدّمويّة.

هناك عوامل عدة تُشجِّع على حدوث التَّصلُّب الدهني مثل العوامل الوراثية، والتَّدخين، وارتفاع ضغط الدَّم، وتأثيرات الكولسترول التي نوقشت سابقًا. إنَّ التَّوقف عن التَّدخين أحد أفضل الإجراءات التي يأخذها المُدخِّن ليُقلِّل من خطورة هذا المرض.

يحدث **تصلُّب الشَّرايين Arteriosclerosis**، عندما يترسّب الكالسيوم على جُدر الشَّرايين، وهو يحدث عادةً بوصفه مرحلة مُتقدِّمة من التَّصلُّب الدهني. يعمل هذا المرض على إعاقة تدفُّق الدَّم، ويمنع توسُّع الشَّرايين. يجبر هذا النقص في مرونة الأوعية الدّمويّة القلب على العمل بشكل أكبر؛ حتى يزيد من ضغط الدَّم للمُحافظة على تدفُّق الدَّم بشكل ثابت.

يضخ القلب الدَّم إلى الجهاز الشِّرياني، الذي يتشعب إلى شُريِّنات دقيقة. تصب هذه الشُّريِّنات الدَّم في الشُّعيرات الدّمويّة ذات الجدار الرَّقيق، وهناك تتمّ عملية تبادُل المواد مع الأنسجة. يعود الدَّم إلى القلب عبر الوريدات والأوردة. يدفع ضغط الدَّم السَّوائل خارج الشَّرايين، وتعود مُعظم هذه السَّوائل إلى الأوردة بفعل الخاصيَّة الأُسموزية. إنَّ ما تبقى من هذه السوائل بين الخلوية، ويُدعى اللِّيمف، يعود إلى الجهاز القلبي الوعائي عن طريق الجهاز اللِّيمفاوي. يُسبِّب نقصُ التَّروية مجموعةً من الأمراض القلبية الوعائية، وهذه الأمراض تشمل الجلطة القلبية، والجلطة الدّماغية، والتَّصلب الدهني، وتصلُّب الشَّرايين.

5-49 تنظيم تدفُّق الدَّم وضغطه

على الرغم من أنَّ الجهاز العصبي الذَّاتي لا يُنشئ ضربات القلب، فإنه يعمل على تعديلها من ناحية عددها، وقوة انقباضها. إضافة إلى ذلك، هناك عدد من الآليات تُنظِّم خصائص الجهاز القلبي الوعائي، وتشمل هذه الخصائص الناتج القلبي، وضغط الدَّم، وحجم الدَّم.

الجهاز العصبي يُسرِّع أو يُبطِّئ مُعدَّل ضربات القلب

يتحكم الجهازُ العصبيُّ الذَّاتيّ في مُعدَّل ضربات القلب. يتكون مركز القلب في النُّخاع المستطيل (جزء من الدِّماغ الخلفي؛ الفصل الـ 44) من مركزين عصبيين يعملان على تعديل عدد ضربات القلب، إذ يُرسل **المركز المُسرِّع للقلب Cardioacceleratory center** إشارات عصبية عن طريق الأعصاب الودية المُسرعة للقلب إلى العُقدة الجيبية الأذينيَّة، والعُقدة الأذينية البطينية، والعضلات القلبية. تُفرز هذه الأعصاب نورإبينفرين، الذي يزيد من مُعدَّل ضربات القلب. إنَّ تنبيه الجهاز العصبي الودي يزيد أيضًا من قوة انقباض القلب، ولهذا فالقلب يقذف كمية أكبر من الدم مع كل انقباض (حجم الضربة).

يقوم **المركز المُبطِّئ Cardioinhibitory center** بإرسال إشارات عصبية عن طريق ألياف نظير وِدِّية موجودة في العصب الحائر إلى العقدة الجيبيَّة الأُذينيَّة، والعقدة الأذينية البُطينية. يُفرز العصب الحائر مادة أستيل كولين، التي تمنع تَكوُّن السّيالات العصبية في القلب وتُقلِّل بذلك ضرباته.

يزيد الناتج القلبي مع الإجهاد

يُعرَّف **الناتج القلبي Cardiac output** بأنه كمية الدَّم التي يضخها القلب من كلّ بُطين في الدَّقيقة. يُحسب الناتج القلبي بضرب مُعدَّل ضربات القلب بحجم الضَّربة *Stroke volume*، الذي يمثل كمية الدَّم التي يقذفها كلّ بُطين في الانقباض الواحد (الضَّربة الواحدة). فمثلًا، إذا كان عدد ضربات القلب 72 في الدَّقيقة، وحجم الضربة 70 مللترًا، فإنَّ الناتج القلبي يساوي 5 لترات/ دقيقة، التي تُقارب المُعدَّل الطبيعي في الإنسان في أثناء الرَّاحة.

يزيد الناتج القلبي في أثناء الإجهاد، حيث يزيد مُعدَّل ضربات القلب، ويزيد حجم الضَّربة. عند بداية الإجهاد، مثل ما يحدث عند الرَّكض، يزيد مُعدَّل ضربات القلب إلى ما يقارب 100 ضربة /دقيقة. وعندما تصبح الحركة أكثر شدة، تضغط العضلات الهيكلية على الأوردة بقوة أكبر، ويعود الدَّم إلى القلب بشكل أسرع. إضافة إلى ذلك، تزيد قوة انقباض البُطينين، ومن ثم تُفرّغ المُحتويات بشكل كامل مع كلّ ضربة قلب.

خلال التَّمرين، يزيد الناتج القلبي إلى ما يُقارب 25 لترًا/دقيقة في الإنسان الشاب البالغ. على الرغم من أنَّ الناتج القلبي يزيد بمقدار 5 أضعاف، فلا تستقبل الأعضاء جميعها 5 أضعاف تدفُّق الدَّم؛ بعضها يستقبل أكثر، وبعضها أقل. الشُّريِّنات في بعض الأعضاء، كالجهاز الهضمي، تتضيَّق، في حين تتوسع الشُّريِّنات في العضلات العاملة والقلب.

منعَكس مُستقبلات الضَّغط يحافظ على الاتزان الدَّاخلي لضغط الدم

يعتمد ضغط الدَّم الشِّرياني على عاملين: الناتج القلبي والمُقاومة لتدفُّق الدَّم في الجهاز الوعائي. هذه العلاقة يُعبَّر عنها كما يأتي:

ضغط الدَّم الشِّرياني (BP) = الناتج القلبي (CO) × مقاومة تدفُّق الدم (R)

يزداد ضغط الدَّم، في حالة زيادة مُعدَّل ضربات القلب، أو حجم الضَّربة (حيث يعمل الاثنان على زيادة الناتج القلبي)، أو عن طريق تضيُّق الأوعية، التي تزيد بدورها من مقاومة تدفُّق الدَّم. وعلى العكس من ذلك، يقلّ ضغط الدَّم إذا انخفض معدل ضربات القلب، أو قلّ حجم الضَّربة – مثلًا، في حالة الجفاف أو النَّزيف الشَّديد (نزف الدَّم).

يُجسّ ضغط الدَّم الشِّرياني عن طريق **مُستقبلات الضَّغط Baroreceptors** الموجودة في القوس الأبهري والشَّرايين السُّباتية (انظر الفصل الـ 45). هذه المجسَّاتُ مُستقبلاتٌ حسَّاسةٌ للشَّد، والتَّمدُّد، وانقباض الشَّرايين. عندما تشعر هذه المُستقبلات بهبوط ضغط الدَّم، يقل عدد السّيالات العصبية الصّادرة منها والمتَّجهة إلى مركز القلب في الدِّماغ، هذا يؤدي إلى زيادة تنبيه الأعصاب الودية، ويقلل تنبيه الأعصاب نظير الودية للقلب والأعضاء الأُخرى. وهذا يزيد معدل ضربات القلب، وحجم الضَّربة، وبذلك يزيد الناتج القلبي. ويُسبِّب هذا انقباض الأوعية الدّمويّة في الجلد والأمعاء، مُسبِّبًا زيادة في مقاومة التَّدفُّق. تؤدي هذه مجتمعة لزيادة ضغط الدَّم، فتُغلق دائرة التَّغذية الرَّاجعة في هذا الاتجاه (الشكل 49-14 الأعلى).

عند إحساس مُستقبلات الضَّغط بارتفاع ضغط الدَّم، يزيد عدد السّيالات العصبية المُرسلة منها إلى مركز القلب. هذا يعطي تأثيرًا مُعاكسًا، حيث يُقلِّل من تنبيه الأعصاب الوديَّة، ويزيد تنبيه الأعصاب نظير الودية للقلب. يؤدي هذا إلى نقص مُعدَّل ضربات القلب وحجم الضَّربة ليُقلِّل بذلك من الناتج القلبي. يرسل مركز القلب أيضًا إشارات عصبية مُسبِّبًا توسُّع (انبساط) الأوعية الدّمويّة في الجلد والأمعاء، مُقلِّلًا بذلك من مُقاومة تدفُّق الدَّم. تؤدي هذه مجتمعة إلى تقليل ضغط الدَّم، فتغلق بذلك دائرة التَّغذية الرَّاجعة في هذا الاتجاه. لهذا، يمكن القول: إن رد فعل مُستقبلات الضَّغط يُشكِّل تغذية راجعة سلبية استجابةً للتَّغيُّر في ضغط الدَّم (الشكل 49-14، الأسفل).

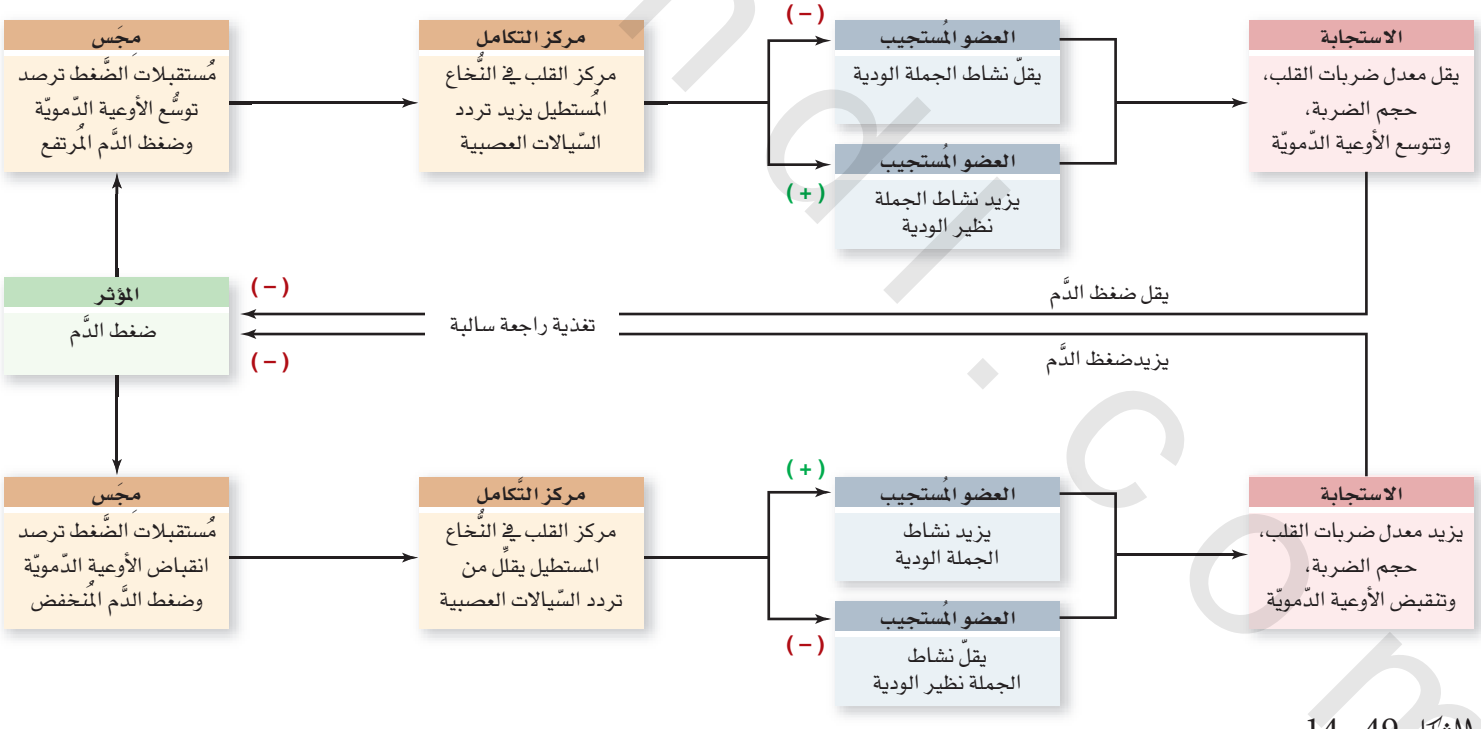
تنظيم حجم الدَّم عن طريق الهرمونات

يعتمد ضغط الدَّم جُزئيًا على حجم الدَّم الكلي؛ لأن ذلك يؤثّر في الناتج القلبي. يسبب نُقصان حجم الدَّم انخفاضًا في ضغط الدَّم، إذا كان هناك ثبات في العوامل الأُخرى. يتأثر حجم الدَّم بالهرمونات الأربعة الآتية: (1) الهرمون المانع لإدرار البول. (2) ألدوستيرون. (3) الهرمون الأذيني المُدِّر للصوديوم. (4) أُكسيد النتريك.

الهرمون **المانع لإدرار البول Antidiuretic hormone**، ويُسمّى الهرمون القابض للأوعية الدّمويّة *Vasopressin*، يُفرَز من الفصّ الخلفي للغُدَّة النُّخامية استجابةً لزيادة أُسموزية بلازما الدَّم (انظر الفصل الـ 46). فمثلًا، في حالة العطش الشَّديد، يحدث نقص في حجم الدَّم. تفسِّرُ المُستقبلات الأُسموزية الموجودة في تحت المِهاد ذلك على شكل إحساس بالعطش، وتُحفِّز إفراز الهرمون. يعمل هذا الهرمون، بدوره، على تنشيط الكليتين لزيادة إعادة امتصاص الماء، مُخرجًا بولًا مُركزًا. لهذا، فالشخص العَطِش يشرب ماءً أكثر، ويخرج بولًا أقل، وهذا يزيد حجم الدَّم، ويحافظ على الاتزان الدَّاخلي (البيئة الدَّاخلية ثابتة).

عندما يقلّ حجم الدَّم المُتدفِّق للكليتين، فإنَّ مجموعة من الخلايا تبدأ بإفراز أنزيم يسمى رنين *Renin* في الدَّم. يعمل رنين على تنشيط بروتين الدَّم، أنجيوتنسين، الذي يُحفز انقباض الأوعية الدّمويّة في أجزاء مُختلفة من الجسم، ويُحفِّز أيضًا إفراز هرمون ألدوستيرون من القشرة الكظريّة. يعمل هذا الهرمون على الكلية، ويُحفزّها على إعادة امتصاص الصوديوم والماء إلى الدَّم (انظر الفصل الـ 46).

عند زيادة تركيز الصوديوم في الدَّم، تقل كمية ألدوستيرون المُفرَزة من القشرة الكظرية، ولهذا يقل رجوع الصوديوم والماء إلى الدَّم عن طريق الكليتين. حديثًا، استطاع العلماء اكتشاف زيادة إفراز الصوديوم في البول تحت تأثير هرمون آخر، هو **الهرمون الأذيني المُدر للصوديوم Atrial natriuretic hormone**. يُفرز هذا الهرمون من الأُذين بسبب زيادة حجم الدَّم. إنَّ عمل هذا الهرمون يكمل دائرة التَّغذية الرَّاجعة السَّلبية، مُقلِّلًا بذلك حجم الدَّم وضغطه.



الشكل 49-14

تتحكم دورات التَّغذية الرَّاجعة السَّالبة لمُستقبلات الضَّغط بضغط الدَّم. تتحكم مُستقبلات الضَّغط العائدة للجزء الوارد من دورة التَّغذية الرَّاجعة في ضغط الدَّم. يتناسب تردُّد السيالات العصبية من مُستقبلات الشَّد (التمدُّد) تناسبًا طرديًّا مع ضغط الدَّم. تُعالَج هذه المعلومات في مركز القلب الموجود في النُّخاع المُستطيل. الجزء الصادر من هذه الدَّورة يتضمن الأعصابَ الودية، ونظيرَ الودية التي تغذي القلب. تستطيع هذه السَّيطرة زيادة أو تقليل معدل ضربات القلب، أو حجم الضربة، لزيادة أو تقليل ضغط الدَّم استجابة إلى إشارات عصبية قادمة من مُستقبلات الضَّغط، بلازما الدم.

أُكسيد النتريك Nitric Oxide هو غاز تفرزه الخلايا الطلائية المُبطِّنة للأوعية الدّمويّة. وكما تم ذكره في الفصل الـ 46، يُعَدُّ أُكسيد النتريك واحدًا من كثير من المُنظِّمات التي تُفرَز على الخلايا المُجاورة. في المحاليل، ينتقل أُكسيد النتريك في اتجاه الخارج من خلال طبقات الأوعية الدّمويّة، مُسبِّبًا استرخاء العضلات الملساء المُغلِّفة للأوعية الدّمويّة، وتوسعًا في قطرها. لأكثر من قرن، وصِف النيتروجلسرين للمُصابين بالأمراض القلبية للتَّقليل من آلام الصَّدر، وقد أصبح واضحًا في الوقت الحالي فقط أنَّ هذه المادّة تُطلِق غاز أُكسيد النتريك.

يعتمد الناتج القلبي على مُعدَّل ضربات القلب، وكمية الدَّم التي تُضخ في كلّ ضربة (انقباض). يُنظِّم تدفُّق الدَّم عن طريق انقباض الشَّرايين، التي تُؤثِّر بدورها في مُقاومة تَدفُّق الدَّم. يتأثر ضغط الدَّم بحجم الدَّم؛ إنَّ كمية الماء المُعادة للجهاز الوعائي تعتمد على الهرمونات التي تعمل على الكليتين والأوعية الدّمويّة.

6-49 أجزاء الدَّم (مكوِّنات الدَّم)

الدَّم نسيجٌ ضام يتكون من مادة سائلة بين خلوية، تُدعى **البلازما Plasma**، وأنواع مُختلفة من الخلايا **والعناصر المُشكِّلة الأُخرى Formed elements** التي تسبح في المادة السائلة بين الخلوية (الشكل 49-15). **الصَّفائح الدّمويّة Platelets**، على الرغم من ضمِّها في الشَّكل 49-15، فإنها ليست خلايا كاملة؛ بل هي أجزاء من خلايا تُنتَج في نخاع العظم. (سنُناقِش دور الصَّفائح الدّمويّة في تخثر الدَّم لاحقًا).

يمكن تلخيص وظائف الدَّم بما يأتي:

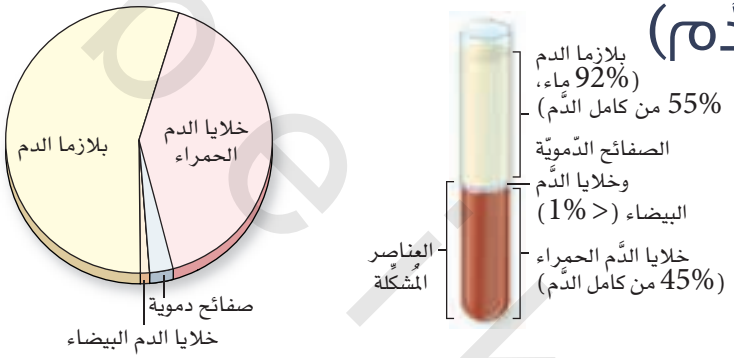
1. **النَّقل Transport**. ينقل الدَّم المواد الضَّرورية جميعها واللازمة لعمليات الأيض الخلوية. تنقل خلايا الدَّم الحمراء الأكسجين مُرتبطًا مع الهيموجلوبين، وتُنقل المواد الغذائية في البلازما، وفي بعض الأحيان مُرتبطة مع نواقل، يتمُّ التَّخلص من الفضلات الأيضيَّة، عندما يمرّ الدَّم المُحمَّل بها في الكبد والكليتين.
2. **التَّنظيم Regulation**. ينقل الجهاز القلبي الوعائي الهرمونات المُفرزة من الغدد الصَّماء، وكذلك يُسهم في التَّنظيم الحراري. تَضيق أو تتوسّع الأوعية الدّمويّة بالقرب من السَّطح، تحت طبقة الأدمة الخارجية، ما يُساعد على فقدان الحرارة أو الحفاظ عليها (انظر الشكل 49-6).
3. **الحماية Protection**. يقي الجهاز الدّوريّ الجسم من الجروح والأجسام الغريبة أو السَّامة الدَّاخلة إليه. ويعمل تخثُّر الدَّم على منع فقدان الدَّم عند تلف الأوعية. تتخلَّصُ خلايا الدَّم البيضاء من الأجسام الغريبة المُهاجمة للجسم، مثل الفيروسات والبكتيريا (انظر الشكل 51).

بلازما الدَّم هي السّائل بين الخلوي

بلازما الدَّم هي السّائل بين الخلوي الذي تسبح فيه خلايا الدَّم والصفائح الدّمويّة. ينشأ السّائل بين الخلوي (خارج الخلوي) في أنسجة الجسم المُختلفة من السَّائل الموجود في بلازما الدَّم.

وعلى الرغم من أنَّ بلازما الدَّم تحتوي على 92% ماء، فهي تحتوي على المواد المُذابة الآتية:

1. **المواد الغذائية، والفضلات، والهرمونات Nutrients, wastes and hormones**. يذاب في بلازما الدَّم المواد الغذائية جميعها الناتجة عن عملية الهضم التي تستطيع الخليّة استخدامها، وتشمل هذه المواد الجلوكوز، والأحماض الأمينيَّة، والفيتامينات. وتذوب الفضلات في البلازما مثل المُركبات النتروجينية وثاني أُكسيد الكربون اللَّذين تنتجهما الخلايا بعد القيام بالعمليات الأيضية. يحمل الدَّم أيضًا الهرمونات المُفرزة من الغدد الصَّماء إلى الخلايا التي تعمل عليها، أو الخلايا الهدف.
2. **الأيونات Ions**. البلازما محلول ملحيّ مُخفَّف. أكثر الأيونات الموجودة في بلازما الدَّم هي الصوديوم، والكلور، وأيونات البيكربونات (HCO_3^-).



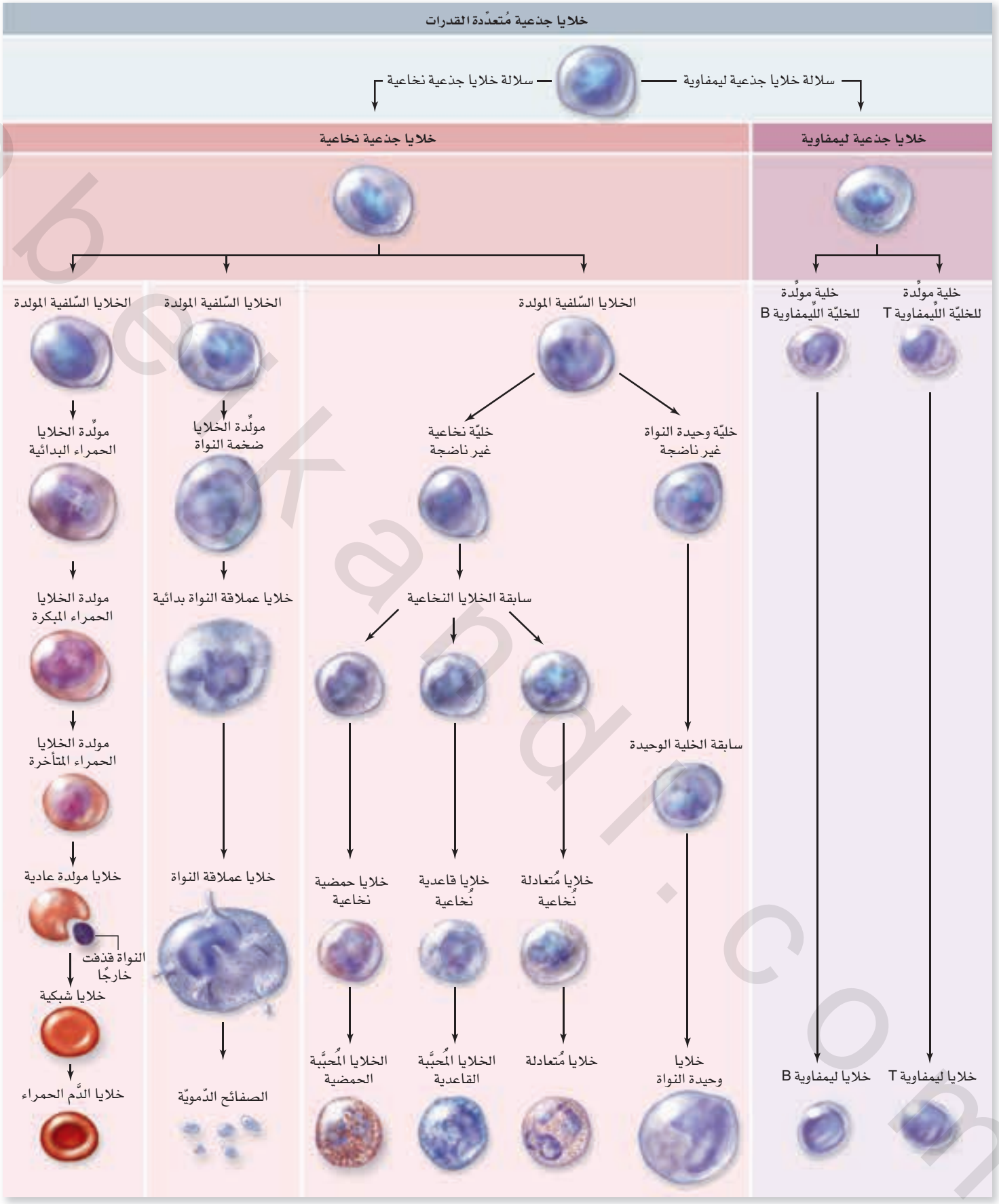
الصفائح الدّمويّة	خلايا الدَّم الحمراء	بلازما الدم
300.000 – 150.000 / ملم^3 دم	6 ملايين – 4 ملايين / ملم^3 دم	**بروتينات البلازما** (7 %) الألبومين (54 %) جلوبيولين (38 %) مولد فايبرين (7 %) بروتينات أخرى (1 %) **ماء** (91.5 %) **مواد ذائبة أخرى** (1.5 %) مواد إلكتروليتية مواد غذائية غازات مواد مُنظِّمة نواتج الفضلات
خلايا حمضية	**خلايا مُتعادلة**	
4 – 2%	70 – 60%	
خلايا ليمفاوية	**خلايا قاعدية**	**خلايا وحيدة النواة**
25 – 20%	1 – 0.5%	8 – 3%

الشكل 49-15

تركيب الدم.

إضافة إلى ذلك، تحتوي البلازما على كميات قليلة جدًا من أيونات أُخرى مثل الكالسيوم، والماغنسيوم، والنُّحاس، والبوتاسيوم، والزنك.

3. **البروتينات Proteins**. كما ذكرنا سابقًا، فإنَّ الكبد يُنتِج مُعظم بروتينات بلازما الدَّم، تتضمن هذه البروتينات **الألبيومين Albumin**، الذي يُشكِّل الجزء الأكبر من بروتينات البلازما؛ **وألفا وبيتا جلوبيولين Globulins**، التي تعمل على نقل الدُّهون والهرمونات الستيرويدية؛ **ومولد الفايبرين Fibrinogen**، الذي يُستخدم في عملية تخثُّر الدَّم. بعد نزع الفايبرينوجين من بلازما الدَّم، يسمّى بلازما الدَّم **المصل Serum**.



الشكل 49-16

الخلايا الجذعية وإنتاج العناصر المشكلة.

تَتَضَمَّنُ العناصرُ المُشَكَّلَةُ الخلايا والصفائحَ الدَّمويّة

تتضمنُ **العناصرُ المُشَكَّلَةُ Formed elements** في الدَّم خلايا الدَّم الحمراء، وخلايا الدَّم البيضاء، والصَّفائح الدّمويّة. كل واحد من هذه العناصر يمتلك وظائف مُحدَّدة للحفاظ على صحة الجسم واتزانه الدَّاخلي.

خلايا الدَّم الحمراء *Red blood cells*

يحتوي كلّ ملليمتر واحد على ما يُقارب خمسة ملايين خليّة دم حمراء، **Erythrocytes**. ويُسمّى الجزء الذي تحتله خلايا الدَّم الحمراء من المجموع الكلي لحجم الدَّم الهيماتوكريت *Hematocrit*، أو حجم خلايا الدَّم المتراصَّة؛ يُقدَّر هذا الحجم، في الإنسان، بـ 45% من حجم الدَّم الكلي تقريبًا.

تشبه خلايا الدَّم الحمراء في الثّدييّات قطعة حلوى الدونات، قرصية الشكل ومقعرة من الوجهين. في الثدييات، تفتقر خلايا الدَّم الحمراء الناضجة للنواة. تحتوي هذه الخلايا في الفقريات على هيموجلوبين، الصبغة التي ترتبط بالأكسجين وتنقله. (سنُناقِش صبغة الهيموجلوبين لاحقًا في هذا الفصل عندما نتحدث عن التَّنفس). في الفقريات، يوجد الهيموجلوبين في خلايا الدَّم الحمراء، أما في اللافقريات، فتوجد الصَّبغة المُرتبطة بالأكسجين (ليس دائمًا هيموجلوبينًا) في البلازما.

خلايا الدَّم البيضاء *White blood cells*

تُشكِّل **خلايا الدَّم البيضاء Leukocytes** أقل من 1% من خلايا الدَّم في الإنسان؛ حيث تكون نسبة خلايا الدَّم البيضاء إلى الحمراء 1 أو 2 إلى 1000. تمتلك خلايا الدَّم البيضاء حجمًا أكبر وأنوية، مُقارنةً مع خلايا الدَّم الحمراء. تستطيع خلايا الدَّم البيضاء مُغادرة الشُّعيرات الدّمويّة من خلال الفراغات بين الخلوية إلى السّائل النَّسيجي المُحيط.

تحتوي خلايا الدَّم البيضاء على أنواع مُختلفة من الخلايا، ولكلّ واحدة من هذه الخلايا دور خاص في الدِّفاع عن الجسم ضد المخلوقات الدَّقيقة والمُهاجمة والمواد الغريبة الأُخرى، كما سَيوصَف في (الفصل الـ 51). تضم **خلايا الدَّم البيضاء المُحبَّبة Granular leukocytes** الخلايا المُتعادلة، والخلايا الحمضية، والخلايا القاعدية، وجميعها اكتسبت تسميتها بحسب خصائص اصطباغ الحُبيبات الموجودة في السيتوبلازم. تضم **خلايا الدَّم البيضاء غير المُحبَّبة Nongranular leukcytes** خلايا وحيدات النواة، والخلايا اللِّيمفاوية. في الإنسان، تُشكِّل الخلايا المُتعادلة الجزء الأكبر، ثم تليها بالتَّرتيب الخلايا اللِّيمفاوية، فالخلايا وحيدة النواة، فالخلايا الحمضية، فالخلايا القاعدية.

الصفائح الدّمويّة *Platelets*

هي أجزاء خلوية نتجت عن تحطُّم خلايا كبيرة في نخاع العظم. يبلغ قطر هذه الصفائح 3 ميكرومترات تقريبًا. تُفرز الصفائح الدّمويّة عوامل مُخثِّرة (بروتينات) في الدَّم، بعد جرح الوعاء الدَّموي. بوجود هذه العوامل، يتحول مولد الفايبرين إلى خيوط غير ذائبة تُسمّى الفايبرين. تتجمع هذه الخيوط بعد ذلك لتُشكِّل الخثرة الدّمويّة (الجلطة الدّمويّة).

العناصر المشكّلة تَنتُج من خلايا جذعية

تمتلك العناصر المُشكّلة عمرًا مُحدَّدًا، ولهذا يجب أن تُجدَّد باستمرار. إنَّ كثيرًا من أجزاء الخلايا القديمة يتمُّ هضمها عن طريق خلايا البلعمة الموجودة في الطحال؛ على الرغم من ذلك، فإنَّ بعض نواتج هضم الخلايا القديمة، مثل الحديد والأحماض الأمينيَّة، تُستخدم في تصنيع مكونات الدَّم الجديدة. يبدأ تكوين العناصر المُشكلة للدَّم في نخاع العظم، كما ذكرنا سابقًا في (الفصل الـ 47).

تتطور مُعظم مُكوِّنات الدَّم من خلايا تُسمّى **خلايا جذعية مُتعدِّدة القدرات Pluripotent stem cells** (انظر الفصل الـ 19). يتم إنتاج خلايا الدَّم في نخاع العظم، وتُسمّى العملية **إنتاج خلايا الدَّم Hematopoiesis**. تُولِّد هذه العملية نوعين من الخلايا الجذعية، هما: الخلايا الجذعية اللِّيمفاوية التي تُنتِج الخلايا اللِّيمفاوية، والخلايا الجذعية النُّخاعية التي تُنتِج ما تبقى من خلايا الدَّم (الشكل 49-16).

إذا قلّت وفرة الأكسجين في الدَّم، فإنَّ الكليتين تحوِّلان بروتين البلازما إلى **هرمون إيرثروبويتين Erythropoietin**. يُحَفِّزُ هذا الهرمون إنتاج خلايا الدَّم الحمراء من خلال عملية تُسمّى تكوُّن خلايا الدَّم الحمراء *Erythropoiesis*.

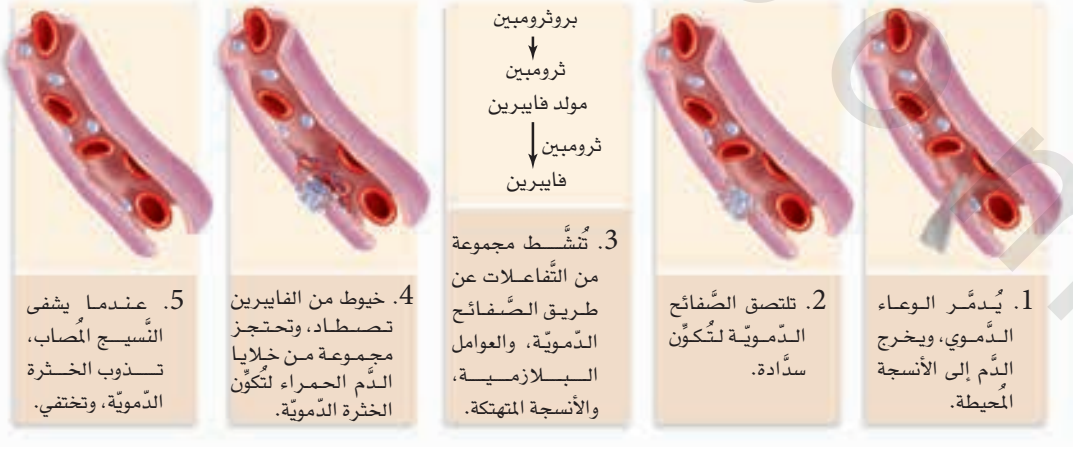
في الثدييات، تفقد خلايا الدَّم الحمراء أنويتها قبل أن تنطلق إلى الدَّورة الدّمويّة. على العكس من ذلك، فإنَّ خلايا الدَّم الحمراء الناضجة في الفقريات الأُخرى تبقى ذات أنوية. الخلايا ضخمة النواة مثال على خلايا ملتزمة Committed cell تتشكَّل في نخاع العظم من الخلايا الجذعية. تتكسَّر هذه الخلايا إلى قطع سيتوبلازمية مُكوِّنة الصَّفائح الدّمويّة.

استقصاء

لماذا تعتقد أنَّ استخدام إيرثروبويتين بوصفه دواءَ دواء مُنع في الدَّورات الأولمبية وبعض الرِّياضات الأُخرى؟

تخثُّرُ الدَّم مثالٌ على سلسلة من التَّفاعلات الأنزيمية (الشَّلال الأنزيمي)

عندما ينقطع الوعاء الدَّموي أو يتمزّق، فإنَّ العضلات الملساء فيه تنقبض، مُسبِّبةً تضيُّقًا له. تتجمَّع الصَّفائح الدّمويّة عند مكان الجرح (القطع) يلتصق بعضها ببعض وبالأنسجة المُحيطة بها مشكلةً بذلك سدَّادة (الشكل 49-17). تُنَبِّهُ الصَّفائح الدّمويّة، والعوامل البلازمية، والجزيئات التي تُطلق من النَّسيج التالف سلسلة من التفاعلات الأنزيمية.



الشكل 49-17

تجلُّط الدَّم. يتشكَّل الفايبرين من بروتين ذائب، يُسمّى مولد الفايبرين. يُحفَّز هذا التَّفاعل عن طريق أنزيم الثرومبين، الذي يتشكل من أنزيم غير نشط يُدعى سابق ثرومبين. يعدّ تنشيط الثرومبين آخر خطوة في مجموعة التفاعلات الأنزيمية التي تنتج الجلطة الدّمويّة، عندما يتلف أو يُجرح الوعاء الدَّموي.

إنَّ أهم نواتج سلسلة التفاعلات هذه هو بروتين مولد الفايبرين، الذائب في البلازما، الذي يتحول إلى فايبرين غير ذائب في بلازما الدَّم. تُقَوِّي هذه الخيوط من الفايبرين السدَّادة التي تشكَّلت من تجمُّع الصفائح الدّمويّة، عن طريق انقباض الفايبرين. السدَّادة المُكوَّنة من الصفائح الدّمويّة، والفايبرين، وخلايا الدَّم الحمراء العالقة تُكَوِّنُ الخثرة الدّمويّة (الجلطة).

بعد شفاء النسيج التَّالف (الجُرح)، تبدأ عملية إذابة الجلطة الدّمويّة. هذه العمليَّة مُهمّة؛ لأنّ تكسُّر الخثرة وانتقالها عبر الدَّورة الدّمويّة قد يُسبِّب انسداد الأوعية الدّمويّة في الدِّماغ، مُكوِّنًا ما يُدعى الجلطة الدِّماغية، أو في القلب، مُسبِّبًا الجلطة القلبية.

تحتوي البلازما؛ الجزء السّائل من الدَّم، على أنواع مُختلفة من المواد الغذائية، والفضلات، والهرمونات، وتحتوي على البروتينات والأيونات. تتضمن العناصر المشكلة للدَّم من الخلايا وأجزاء الخلايا (الصفائح الدّمويّة). تحتوي خلايا الدَّم الحمراء على هيموجلوبين، وتنقل الأكسجين. تمتلك خلايا الدَّم البيضاء وظائف مُتخصّصة؛ فهي تحمي الجسم من المخلوقات الدَّقيقة الخلوية المُسبّبة للمرض، وتُشارك الصَّفائح الدّمويّة في عملية تخثُّر الدَّم. يتضمَّن هذا سلسلة من التَّفاعلات الأنزيمية لتُكوّن الفايبرين من مُولِّد الفايبرين.

7-49 تبادُل الغازات عبر السّطوح التَّنفسية

من أهم وظائف الجهاز الدّوريّ الحصول على الغازات، وتوزيعها، وإزالتها لدعم أنسجة الجسم. إنَّ من أهم التَّحديات الفسيولوجية التي تواجهها المخلوقات مُتعدِّدة الخلايا الحصول على كمية الأكسجين الكافي، والتَّخلص من ثاني أكسيد الكربون (الشكل 49-18). يُستخدم الأكسجين في الميتوكندريا في عملية التَّنفس الخلوي، تُنتِج هذه العملية ثاني أكسيد الكربون بوصفه فضلات (انظر الفصل الـ 7). يتضمن التَّنفس على مستوى أجهزة الجسم مجموعة من العمليات ليست موجودة على مستوى الخليّة، تتراوح هذه العمليات من ميكانيكية التَّنفس إلى تبادل الأكسجين وثاني أكسيد الكربون في الأعضاء التَّنفسية.

تُظهر اللافقريات تنوعًا كبيرًا في الأعضاء التَّنفسية، مثل النَّسيج الطلائي، والقصبات، والخياشيم. بعض الفقريات، مثل الأسماك، ويرقات البرمائيات، تستخدم أيضًا الخياشيم. أما البرمائيات البالغة، فتستخدم الجلد أو أنسجة طلائيــة أُخرى بوصفها عضوًا مساعدًا أو عضوًا تنفسيًّا خارجيًّا رئيسًا.

الشكل 49-18

فقمةُ البحر بطلٌ تنفسيٌّ. يغوص هذا الحيوان إلى أعماق البحر أكثر من أي حيوان بحري آخر، مثل الحيتان، وسلاحف البحر، وأفيال البحر، حيث يستطيع هذا الحيوان وقف التَّنفس مدة أكثر من ساعتين، صاعدًا وهابطًا في البحر، ويتحمَّل الغوص المُتكرِّر دون المعاناة من أي مشكلات تنفسية ظاهرة.

يملك كثيرٌ من البرمائيات البالغة، والزَّواحف، والطُّيور، والثَّدييات رئتين لإنجاز التَّنفس الخارجي. في الحيوانات البحرية والبرية التي تعيش على اليابسة، تشكل هذه الأعضاء التَّنفسية عالية التَّروية الدّمويّة مكان انتشار الأكسجين للدَّم، وخروج ثاني أكسيد الكربون منه. ويكون اتجاه انتشار الغاز في أنسجة الجسم، مُعاكسًا لما يحدث في الأعضاء التَّنفسية.

في هذا الفصل، سنُناقِش آلية عمل الأجهزة التَّنفسية وتركيبها وتطورها، إضافة إلى مبادئ انتشار الغازات بين الدَّم والأنسجة.

يتضمن تبادُل الغازات انتشارها عبر الأغشية

حيث إنَّ الأغشية الخلوية يجب أن تُحاط بالماء لتكون ثابتة، فإنَّ البيئة الخارجية التي يتمُّ من خلالها تبادُل الغازات تكون دائمًا مائية. ينطبق هذا حتى على الفقريات التي تعيش على اليابسة؛ ففي هذه الحالة، يذوب الأكسجين في طبقة رقيقة من السّائل الذي يُغطِّي السّطوح التَّنفسية.

في الفقريات، تنتشر الغازات إلى داخل الطَّبقة المائية المُغطِّية للخلايا الطِّلائية التي تُبطِّن الأعضاء التَّنفسية. إنَّ عملية الانتشار هذه سالبة، ولا تحتاج إلى طاقة، وتعتمد على اختلاف فرق تركيز الأكسجين وثاني أكسيد الكربون على جانبي الغشاء، وعلى درجة ذوبانهما في الأغشية البلازمية. في حالة الغازات الذَّائبة، يُعبَّر عن تركيز الغازات بالضَّغط؛ سنناقِش ذلك بعد قليل.

بشكل عام، يَتحكم في مُعدَّل الانتشار بين منطقتين علاقة تُعرف **بقانون (فِكْ) للانتشار Fick's law of diffusion**. ينصُّ قانون فِكْ للغازات الذائبة على أنَّ معدل الانتشار (R) يتناسب طرديًّا مع فرق الضَّغط (Δp) على جانبي الغشاء ومساحة المنطقة (A) التي تمَّ من خلالها الانتشار. إضافة إلى ذلك، يتناسب مُعدَّل الانتشار عكسيًّا مع المسافة (d) التي يحدث خلالها الانتشار. ويعتمد ثابت الانتشار الخاص بالجُزيء، D، على حجم الجُزيء، ونفاذية الغشاء، ودرجة الحرارة. ويمكن التَّعبير عن قانون فِكْ، بالصِّيغة الآتية:

$$R = \frac{DA\Delta p}{d}$$

حدثت هناك تغيُّرات تطورية في آلية التَّنفس لزيادة فاعلية عملية الانتشار (انظر الشكل 49-18).

يمكن زيادة فعالية مُعدَّل الانتشار R بإحداث التَّغيُّرات الآتية: (1) زيادة مساحة السَّطح الذي يتمُّ من خلاله الانتشار، A؛ (2) تقليل المسافة التي يحدث من خلالها الانتشار، d؛ أو (3) زيادة فرق التَّركيز، ΔP. لقد تضمَّنت عملية تطور الأجهزة التَّنفسية تغيُّرات في هذه العوامل جميعها.

استقصاء

ما الجزء التَّابع للجهاز القلبي الوعائي الذي زاد مساحة السطح؟

عظمت إستراتيجيات تطوريّة من انتشار الغازات

لا يمكن الحصول على الكمية المُناسبة من الأكسجين التي تحتاج إليها عملية التَّنفس الخلوي باستخدام الانتشار وحده إذا زادت المسافة عن نصف مليمتر بين مصدر الأكسجين ومكان حدوث التنفس الخلوي. أعاقت هذه المشكلة وبشكل كبير من حجم وتركيب المخلوقات الحية التي تعتمد في أثناء حصولها على الأكسجين بشكل رئيس على عملية الانتشار من البيئة. البكتيريا، والبكتيريا القديمة، والأوليات جميعها صغيرة بما يكفي ليكون الانتشار كافيًا لها، حتى إن كانت على شكل مُستعمرات (الشكل 49-19أ)، لكن مُعظم الحيوانات مُتعدِّدة الخلايا تحتاج إلى تراكيب تكيُّفية لتزيد، وتُحسِّن من عملية تبادل الغازات.

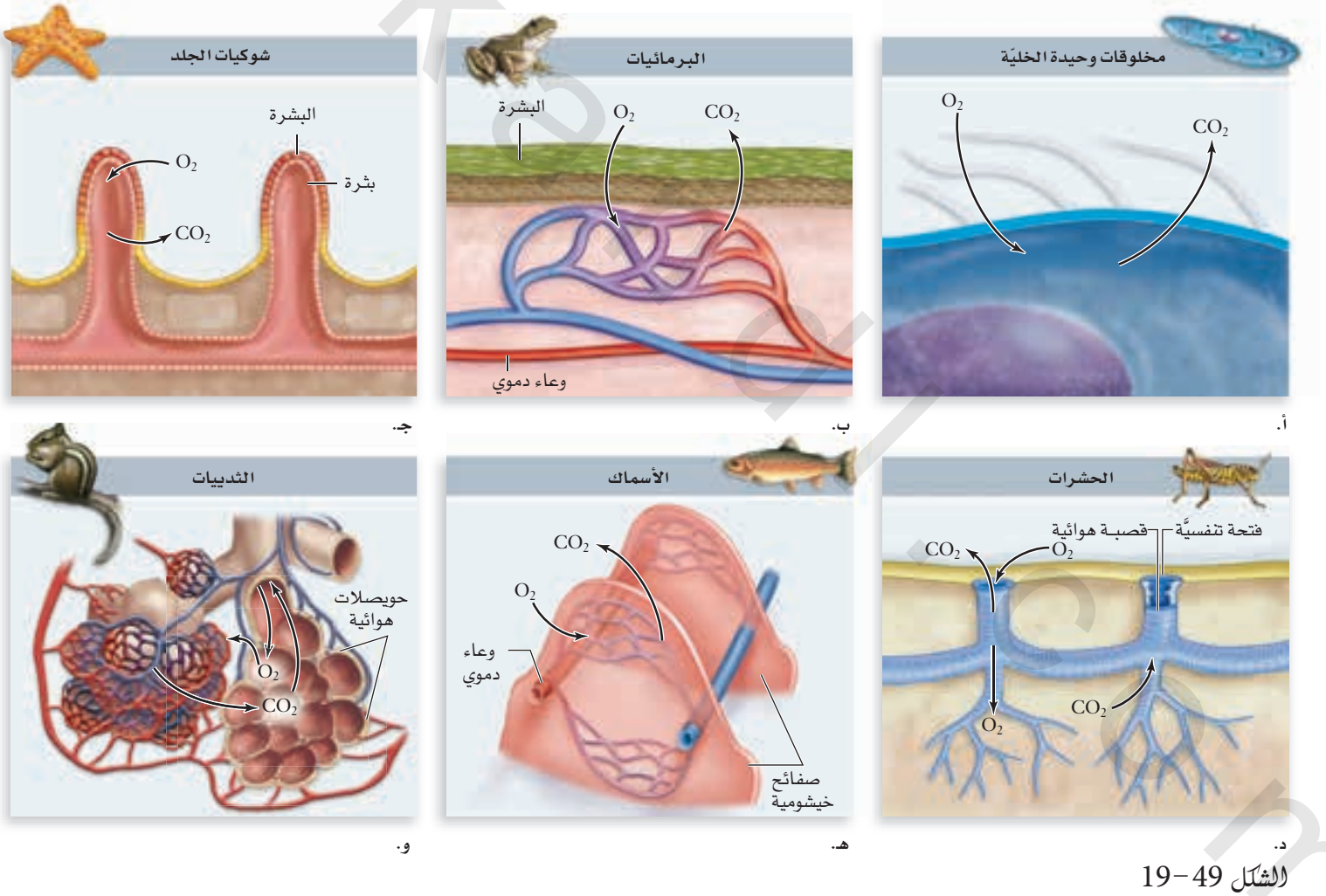
زيادة فرق الضَّغط (التَّركيز)

مُعظم شُعب اللافقريات تفتقر إلى الأعضاء التَّنفسية المُتخصِّصة، إلاّ أنها طوَّرت وسائل تُحسِّن من عملية الانتشار. كثير من المخلوقات الحية صنعت تيارًا مائيًّا يعمل على تغيير الماء بشكل مُستمر فوق السّطوح التَّنفسية؛ وتقوم الأهداب، عادةً، بعمل هذا التيار. وبسبب هذا التَّدفق المُستمر للماء، فإن التَّركيز الخارجي للأكسجين لا يتغيّر على طول مسار الانتشار، وعلى الرغم من أن بعض جزيئات الأكسجين التي دخلت إلى المخلوق الحي قد أُزيلت من الماء المحيط، فإنّ الماء الجديد المُستمر يحل محل الماء الخالي من الأكسجين. وهذا يؤدي إلى زيادة فرق التركيز- Δp في معادلة فِكْ.

زيادة مساحة السَّطح وتقليل المسافة

تمتلك اللافقريات الأكثر تعقيدًا (الرَّخويات، ومفصليات الأرجل، وشوكيات الجلد) والفقريات، أعضاء تنفسيَّة زادت من مساحة السَّطح المُتوافر لعملية الانتشار، مثل الخياشيم، والقصبات الهوائية، والرِّئات. هذه التَّكيفات تُقرِّب ما بين البيئة الخارجية (الهواء أو الماء) والبيئة الدَّاخليّة، مثل الدَّم والليمف الدموي، التي عادةً ما تدور خلال الجسم. لهذا زادت الأعضاءُ التَّنفسيةُ مُعدَّلَ الانتشار بزيادة مساحة السَّطح (A) وبتقليل المسافة (d) التي على الغازات قطعها.

تبادُل الأكسجين وثاني أُكسيد الكربون بين المخلوقات الحية وبيئتها يُعظَّم (يصل إلى أقصى حدوده) زيادة فرق التركيز، ومساحة السَّطح، وتقليل المسافة التي يجب أن تقطعها هذه الغازات.



الشكل 49-19

أجهزة تبادُل الغازات المُختلفة في الحيوانات. أ. تنتشر الغازات مباشرة إلى المخلوقات وحيدة الخليّة. ب. البرمائيات وحيوانات أخرى تتنفَّس عبر الجلد. البرمائيات أيضًا تتبادل الغازات من خلال الرئتين. جـ. تمتلك شوكيات الجلد زوائد بثرية تزود المخلوق بمساحة سطح تنفُّسي أكبر. د. تتنفَّس الحشرات من خلال نظام القصبات واسع الانتشار. هـ. خياشيم الأسماك تزود الأسماك بمساحة سطح تنفسيَّة عالية جدًا وتبادل تياري متعاكس. و. الحويصلات الهوائية في رئتي الثدييَّات تزود الثدييات بمساحة سطح تنفسيَّة عالية، ولكنها لا تسمح بتبادل تياري مُتعاكس.

Obeikan.com

8-49 الخياشيم، والتَّنفس الخلوي، وأجهزة القصبات الهوائية

الخياشيمُ Gills امتداداتٌ نسيجيَّةٌ مُتميِّزةٌ تندفع نحو الماء. يمكن أن تكون الخياشيم بسيطة، كما في بثرات شوكيات الجلد (انظر الشكل 49-19 جـ)، أو معقدة، مثل الخياشيم كثيرة الالتواءات في الأسماك (الشكل 49-19 هـ). إنَّ مساحة سطح الخياشيم الكبيرة التي يتم عبرها الانتشار مكَّنت المخلوقات الحية البحرية من استخلاص كمية أكسجين من الماء أكبر بكثير من الكمية التي يمكن أخذها عن طريق الجلد وحده. في هذا الجُزء، سنُركِّز على الخياشيم الموجودة في الحيوانات الفقرية.

تؤدي السطوح الرَّطبة دورًا في تبادُل الغازات في بعض الفقريات واللافقريات. يشكّل تبادُل الغازات عبر الجلد إستراتيجية شائعة في كثير من البرمائيات، ومفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة، مثل الحشرات التي طوَّرت نظام قصبات هوائية يسمح بتبادُل الغازات عبر هيكلها الخارجي الصلب.

الخياشيم الخارجية موجودة في الأسماك والبرمائيات غير النَّاضجة

الخياشيم الخارجية ليست موجودة داخل تراكيب الجسم. من الأمثلة على الفقريات التي تحتوي على الخياشيم الخارجية يرقاتُ كثير من الأسماك والبرمائيات، وكذلك في برمائيات مثل السلمندر، الذي يُحافظ على صفات اليرقات طول مدة حياته.

إحدى مساوئ الخياشيم الخارجية أن عليها الاستمرار في الحركة لكي تبقى على اتصال مع الماء الغني بالأكسجين. إنَّ الخياشيم كثيرة التَّشعب تقاوم هذه الحركة، جاعلةً هذا النَّوع من التَّنفس غير فعّال إلا في الحيوانات الصغيرة. ومن المساوئ أيضًا، سهولة التَّلف، إذ إنَّ الخياشيم الخارجية تمتلك نسيجًا طلائيًّا رقيقًا لتبادُل الغازات.

الحُجرات الخيشومية تحمي الخياشيم في بعض اللافقريات

طوَّرت أنواع أُخرى من الحيوانات البحرية حجرات خيشومية *Branchial chambers*، تضخّ الماء فوق الخياشيم الساكنة. يفتح تجويف العباءة الدَّاخلي للرَّخويات نحو الخارج وهو يحتوي على الخياشيم. ويُسبِّب انقباضُ الجدار العضلي لتَّجويف العباءة جرَّ المياه إلى الدَّاخل، ومن ثَمَّ طرحها.

في القشريات، تقع الحجرة الخيشومية بين الجسم والهيكل الخارجي الصلب للحيوان. تحتوي هذه الحجرة على الخياشيم، وتفتح إلى السطح تحت الأطراف. وتُسبِّب حركة الأطراف سحب الماء عبر هذه الحجرات، ومن ثم تولِّد تيارًا فوق الخياشيم.

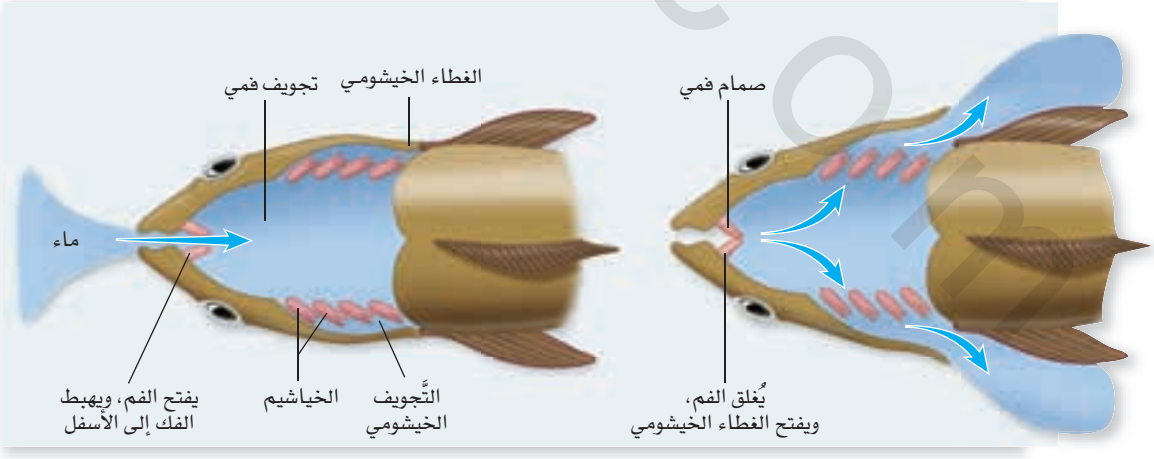
خياشيم الأسماك العظميَّة مُغطّاة بالغطاء الخيشومي

تقع الخياشيم في الأسماك العظمية بين التجويفين الفمي، والخيشومي الذي يحتوي على الخياشيم (الشكل 49-20). يعمل هذان التَّجويفان مثل مضختين تتمدَّدان بشكل متبادل لتُحرك الماء إلى الفم، وعبر الخياشيم، ثم إلى خارج السمكة من خلال فتحة **الغطاء الخيشومي Operculum**.

تمتلك بعض الأسماك العظمية التي تسبح باستمرار، مثل أسماك التونا، غطاء خيشوميًّا غير مُتحرك. تسبح هذه الأسماك وفمها مفتوح جزئيًّا، دافعة الماء بشكل مستمر فوق الخياشيم، وتُعرف هذه العمليةُ التهويةَ بالقوة *Ram ventilation* الشكل 49-20). على الرغم من ذلك، تمتلك مُعظم الأسماك العظمية غطاء خيشوميًّا مرنًا. مثل، سمك اللَّشَك، وهو سمك يُمسك و"يعلق" على ظهر سمك القرش وكتفيه. يستخدم هذا السمك التهوية بالقوة عندما تكون أسماك القرش سابحة، ولكنه يضخّ الماء عن طريق الأغطية الخيشومية عندما يتوقف سمك القرش عن السِّباحة.

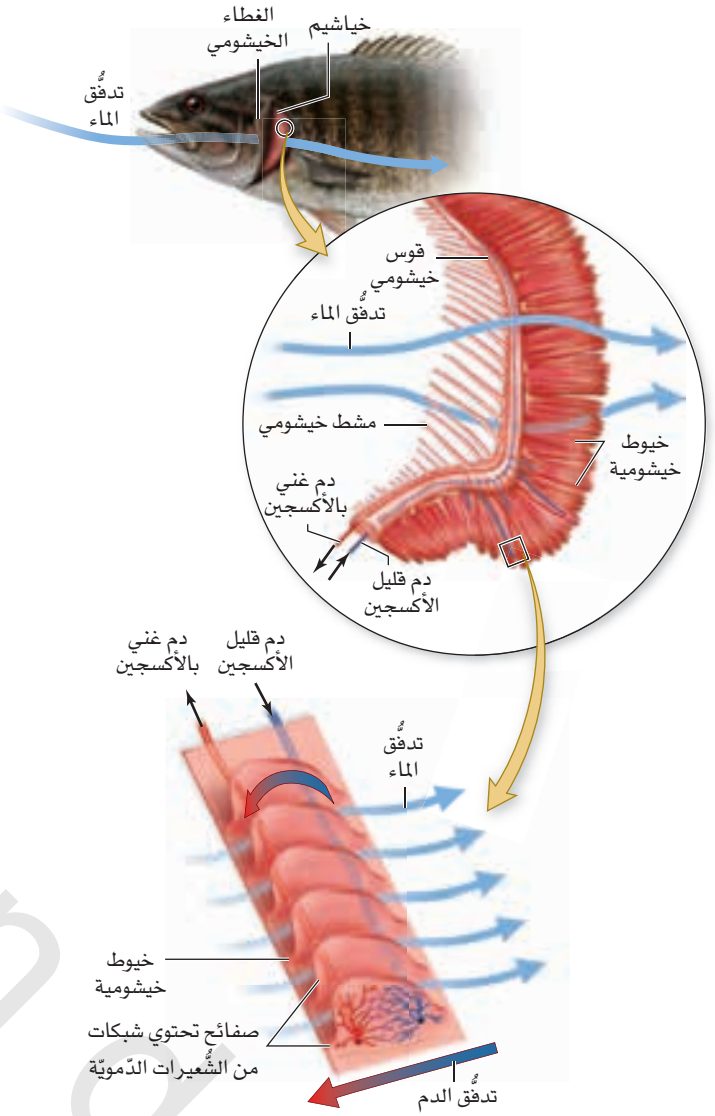
هناك أربعة **أقواس خيشومية Gill arches** على كلّ جانب من رأس السمكة. كلّ قوس يتكون من صفين من الخيوط الخيشومية، ويحتوي كلّ خيط من هذه الخيوط على صفائح غشائية رقيقة، تبرز إلى الخارج في مسار تدفُّق الماء (انظر الشكل 49-21). يمرّ الماء عبر هذه الصفائح في اتجاه واحد.

في كلّ صفيحة، يمر الدَّم مُعاكسًا لاتجاه حركة الماء. يدعى هذا التَّرتيبُ **تَدَفُّقَ التَّيارِ المُتعاكس Countercurrent flow**، يعمل هذا التَّرتيب على زيادة (بأقصى حد) نسبة الأكسجين في الدَّم عن طريق زيادة فرق تركيز الأكسجين على طول مسار الانتشار، فتزيد Δp في قانون (فِك) للانتشار. الفائدة العائدة من هذا التَّرتيب مُوضحة في (الشَّكل 49-22. أ). يضمن تدفق التَّيار المُتعاكس أنَّ يبقى فرق تركيز الأكسجين بين الدَّم والماء المُحيط قائمًا على طول الصفيحة الخيشومية. يسمح هذا للأكسجين باستمرار الانتشار على طول الصفيحة، ولهذا يكون للدَّم الذي يغادر الخياشيم تركيزٌ مرتفعٌ للأكسجين، وهو قريب من تركيز الأكسجين الموجود بالماء الدَّاخل إلى الخياشيم.



الشكل 49-20

كيف تتنفَّس الأسماك العظمية. تقع الخياشيم بين التَّجويفين: الفمي والخيشومي. يحدث التنَّفس على مرحلتين. يفتح الصّمام الفمي، ويهبط الفك إلى الأسفل، ساحبًا الماء إلى التَّجويف الفمي، في حين يكون التَّجويف الخيشومي مُغلقًا. بعد ذلك، يُغلق صمامُ الفم، ويُفتح الغطاءُ الخيشومي، دافعًا الماء عبر الخياشيم إلى الخارج.

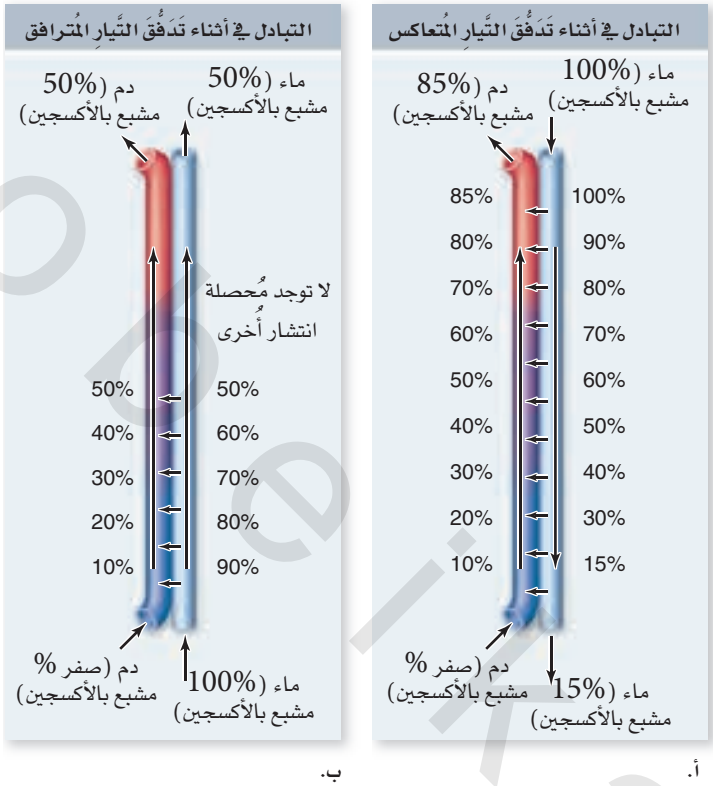


الشكل 49-21

تركيب الخياشيم في الأسماك. يمر الماء عبر القوس الخيشومي فوق الخيوط (من اليسار إلى اليمين في الرَّسم). يمر الماء دائمًا عبر الصفائح في الاتجاه المُعاكس لاتجاه تدفُّق الدَّم من خلال الصفائح. إنَّ نجاح عمل الخياشيم يعتمد على التَّدفُّق المُتعاكس لتيار الدَّم والماء.

إذا كان اتجاه حركة الماء والدَّم نفسه، فإنَّ التدفُّق يكـون مُترافقًا *Concurrent* (الشكل 49-22ب). في هذه الحالة، يقل فرق التَّركيز على طول الصفيحة الخيشومية بشكل سريع حالما يفقد الماء الأكسجين للدَّم، ولهذا فإنَّ مُحصلة انتشار الأكسجين تقلّ، ثم تتوقف عندما تصل إلى مرحلة الاتزان.

تُعَدُّ خياشيم الأسماك من أكثر الأعضاء التَّنفسية فعالية، بسبب وجود تبادل الغازات عن طريق التَّيار المُتعاكس.



الشكل 49-22

التَّبادُل التَّياري المتُعاكس. تسمح هذه العملية بتحميل الدَّم بالأكسجين بشكل فعّال جدًا. عندما يتدفق الدَّم والماء في اتجاهين مُتعاكسين (أ)، يكون الفرق الأولي في تركيز الأكسجين بين الدم والماء قليلًا، لكنه كافٍ لانتشار الأكسجين من الماء إلى الدم. وكلما زاد انتشار الأكسجين إلى الدم، يرتفع تركيز الأكسجين فيه، يُقابل الدَّم ماء يمتلك تركيزًا أعلى من الأكسجين. عند كلّ نقطة، يكون تركيز الأكسجين أعلى في الماء، ولهذا يستمر تدفُّق الأكسجين من الماء إلى الدَّم. في هذا المثال، يحتوي الدَّم تركيزًا من الأكسجين يبلغ 85%. عندما يتدفق الماء والدَّم في الاتجاه نفسه (ب)، ينتشر الأكسجين من الماء إلى الدَّم بسرعة في البداية، لكن بعد ذلك يقلّ معدل الانتشار كلما انتشر الأكسجين من الماء إلى الدَّم، حتى يتساوى تركيز الأكسجين في الماء والدَّم في النهاية. في هذا المثال، لا يزيد تركيز الأكسجين في الدَّم على 50%.

يحتاج التَّنفس عبر الجلد إلى ترطيبه بشكل مستمر

للأكسجين وثاني أكسيد الكربون القدرةُ على عبور الجلد في بعض الفقريات (انظر الشَّكل 49-19 ب). في معظم الأحيان، تكون هذه الفقريات بحرية، مثل البرمائيات وبعض السَّلاحف، وتمتلك نسيجًا طلائيًّا عالي التَّروية الدّمويّة. تُسمّى عمليةُ تبادل الأكسجين وثاني أكسيد الكربون عبر الجلد **التَّنفسَ الجلديَّ Cutaneous respiration**. في البرمائيات، يُعَدُّ التَّنفس الجلدي مساعدًا لعمل الرئتين. وعلى الرغم من بعض الحالات غير الشائعة، فإنَّ بعض برمائيات اليابسة، مثل السلمندر، تعتمد على التَّنفس الجلدي بشكل كامل.

obeikandi.com

من بين الزواحف البحرية، تستطيع السَّلاحف ذات الغطاء اللِّين أن تغمر نفسها في رواسب النَّهر ساعات عدة دون أن تستخدم التَّهوية الرِّئوية. في هذا المستوى القليل من النَّشاط، يقدّم التَّنفس الجلدي الأكسجين الكافي للأنسجة. تستخدم مُتزلجات البرك الشائعة كذلك التَّنفس الجلدي ليساعدها على البقاء مغمورة. في فصل الشتاء، تستطيع هذه السلاحف البقاء مغمورة في الماء أيامًا عدة دون حاجة إلى تنفّس الهواء.

نظام القصبات الهوائية الموجودة في مفصليات الأرجل

ليس لمفصليات الأرجل عضو تنفسي واحد. فالجهاز التّنفسيّ لمعظم مفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة يتكون من قنوات صغيرة، مُتشعبة مُبطنة بمادة الكيوتيكل تُسمّى **القصبات الهوائية Tracheae** (انظر الشكل 49-19 د). هذه القصبات، تتشعب في النهاية إلى **قُصيبات هوائية دقيقة Tracheoles** جدًا، وهي سلسلة أنابيب تنقل الغازات إلى جميع أجزاء جسم مفصليات الأرجل. تكون هذه القُصيبات الهوائية على اتصال مُباشر مع الخلايا، وينتشر الأكسجين مباشرة عبر الغشاء الخلوي للخلايا.

يدخل الهواء إلى القصبات الهوائية من خلال فتحات مُتخصِّصة في الهيكل الخارجي تُسمّى **الفتحات التَّنفسية Spiracles**. تُفتحُ هذه الفتحات وتُغلقُ في معظم مفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة عن طريق صمامات. إنَّ القدرة على إغلاق هذه الفتحات التَّنفسية للتَّقليل من فقدان الماء كان من أهم التَّكيفات التي سَهَّلت عملية غزو هذه المخلوقات لليابسة.

الخياشيمُ تراكيب كثيرةُ التَّقسيمات لتسمح بزيادة مساحة السَّطح الذي يتم من خلاله التَّبادُل. في خياشيم الأسماك العظمية، يتدفق الدَّم في اتجاه مُعاكس لتدفُّق الماء. تدفُّق التيار المتعاكس هذا يُعظّم تبادل الغازات، جاعلًا خياشيم الأسماك من أكثر الأعضاء التَّنفسية كفاءة. تعتمد بعض البرمائيات على التَّنفس الجلدي، وخاصة وهي في طور اليرقة. في مفصليات الأرجل، سمح تطور نظام القصبات الهوائية المزود بفتحات تنفسية بإجراء تبادل الغازات على الرغم من وجود الهيكل الخارجي وسمح لها بغزو اليابسة.

9-49 الرئتان

على الرغم من الكفاءة العالية للخياشيم بوصفها أعضاء تنفسية في البيئة البحرية، فإنها استُبدِلَت في الحيوانات التي تعيش على اليابسة لسببين رئيسين، هما:

1. **الهواء أقل دعامة من الماء.** لا تمتلك الصفائح الخيشومية دعامة بنائية قوية؛ لذا تعتمد على الماء من أجل ذلك. فإذا أخرجت الأسماك من الماء، على الرغم من وجود الأكسجين، فإنها تختنق بسرعة؛ لأنَّ الخياشيم تُصبح كتلة من الأنسجة. على العكس من ذلك، تستطيع الممرات الدَّاخلية مثل القصبات الهوائية والرئتين البقاء مفتوحة، حيث تمتلك هذه الأجسام التَّراكيب الدِّعامية التَّركيبية اللازمة.
2. **تبخر الماء.** عادةً ما يكون الهواء غير مشبع ببخار الماء، إلا بعد هطل المطر مُباشرة. ولهذا، فإنَّ المخلوقات الحية التي تعيش على اليابسة تفقد الماء باستمرار إلى الجو. تمتلك الخياشيم مساحة سطح كبيرة تجعلها تفقد كمية كبيرة من الماء.

تُقلِّل **الرِّئة Lung** هذا التَّبخر، حيث تُمرِّر الهواء إلى ممرات أُنبوبية مُتشعبة. إنَّ نظام القصبات الهوائية في مفصليات الأرجل يستخدم أيضًا الأنابيب الدَّاخلية للتَّقليل من التَّبخر.

يتشبَّع الهواء المار في الممرات التَّنفسية ببخار الماء قبل أن يصل إلى المناطق الدَّاخلية للرِّئة. في هذه المناطق، يوجد غشاء رطب رقيق يسمح بعملية تبادُل الغازات. باستثناء الطيور، تستخدم الفقرياتُ التي تعيش على اليابسة جميعها مجموعةً مُتجانسة من الغازات التي تلامس سطوح التبادُل الغازي. على العكس من مرور الماء في اتجاه واحد الذي يُعدّ فعّالًا جدًا في الخياشيم، فإنَّ الغازات تمر إلى الرِّئتين، ومنهما عبر الممرات الهوائية نفسها، أي نظام التدفُّق ثنائي الاتجاه. تمتلك الطيور جهازًا تنفسيًّا استثنائيًّا، وسنرى ذلك لاحقًا.

التَّنفس بالهواء يستفيد من الضَّغط الجزئي للغازات

يحتوي الغاز الجاف على 78.09% نيتروجين، و20.95% أكسجين، و0.93% آرجون وغازات خاملة أُخرى، و 0.03% ثاني أكسيد الكربون. تجعل تيارات الحمل الحراري الجو مُحافظًا على ثبات هذه التَّركيبة لارتفاع يصل إلى 100 كم على الأقلّ، على الرغم من أنَّ كمية هذه الغازات (عدد الجزيئات) في الهواء تقلّ كلما ارتفعنا إلى الأعلى (الشكل 49-23).

وبسبب وجود قوة الجاذبية، فإنَّ الهواء يُشكل ضغطًا للأسفل. يُستخدم جهاز مقياس الضَّغط لقياس ضغط الهواء، حيث القيمة 760 ملم زئبقي هي مقدار ضّغط الهواء عند سطح البحر. كذلك يُعرف هذا الضغط بأنه يساوي **ضغطًا جويًّا واحدًا 1 atmosphere** (1 atm).

يُسهم كلّ نوع من الغازات في المجموع الكلي للضَّغط الجوي بحسب نسبة مجموع الجزيئات الموجودة. ويُسمّى الضغط الذي يُسهم به غاز ما **الضَّغط الجزئي Partial pressure**، ويُشار إليه بـ P_{N_2}، P_{O_2}، P_{CO_2}، وهكذا. يكون الضَّغط الجزئي لـ N_2، O_2، CO_2 عند مستوى سطح البحر، كما يأتي:

$P_{N_2} = 760 \times 79.02\% = 600.6$ ملم زئبقي

$P_{O_2} = 760 \times 20.95\% = 159.2$ ملم زئبقي

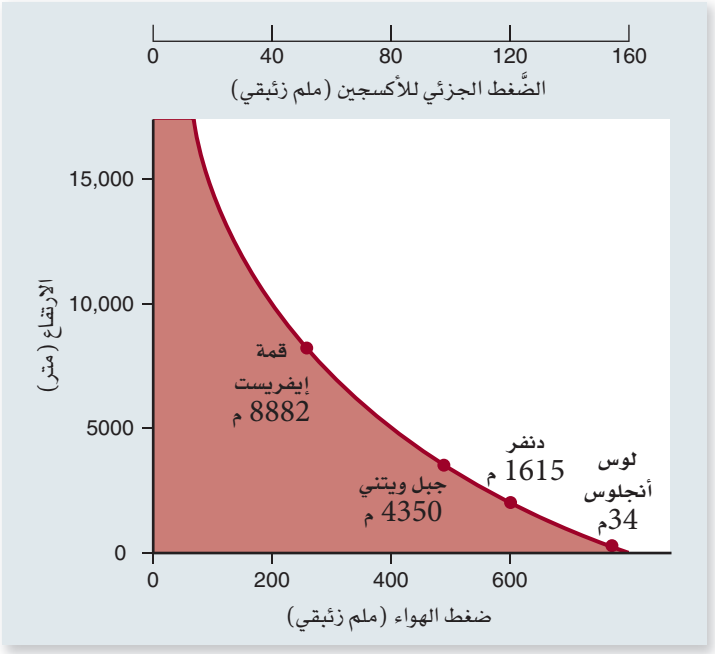
$P_{CO_2} = 760 \times 0.03\% = 0.2$ ملم زئبقي

لا يعيش الإنسان مدة طويلة على ارتفاعات أعلى من 6000م. وعلى الرغم من أنَّ الهواء هناك يحتوي على20.95% أكسجين، فإنَّ الضَّغط الجوي هو 380 ملم زئبق تقريبًا، ولهذا يكون P_{O_2} 80 ملم زئبق ($380 \times 20.95\%$)، وهذه نصف كمية الأكسجين المُتوافرة عند سطح البحر.

في الأجزاء القادمة، سوف نصف التَّنفس في الفقريات التي تمتلك رئة، مبتدئين بالزَّواحف والبرمائيات. وسنُلخص بعد ذلك الرِّئتين في الثدييات، والرِّئتين في الطيور التي تكيَّفت وتخصَّصت بشكل كبير.

رئاتُ البرمائيات والزَّواحف امتداداتٌ مُتخصِّصةٌ من القناة الهضمية

رئات البرمائيات تُشكل ما يُشبه كيسًا يبرز من القناة الهضمية (الشكل 49-24). على الرغم من احتواء السَّطح الدَّاخلي لهذه الأكياس على انثناءات، فإن مساحة السَّطح المُتوافرة لعملية التبادُل في البرمائيات أقلُّ من مساحة السَّطح في رئات الفقريات الأخرى التي تعيش على اليابسة. تتصل كلّ رئة في البرمائيات بالجزء الخلفي من تجويف الفم، أو البلعوم، ويتحكم صمام، يُدعى المزمار، في فتح الممر من هذه الأجزاء إلى الرئة وإغلاقه.



الشكل 49-23

العلاقة بين ضغط الهواء والارتفاع فوق مستوى سطح البحر. ضغط الهواء عند المرتفعات العالية (عند قمم الجبال) أقل بكثير مما هو عند مستوى سطح البحر. عند قمة جبل إيفريست، أعلى جبل في العالم، يبلغ ضغط الهواء ثلث ما هو عند سطح البحر.

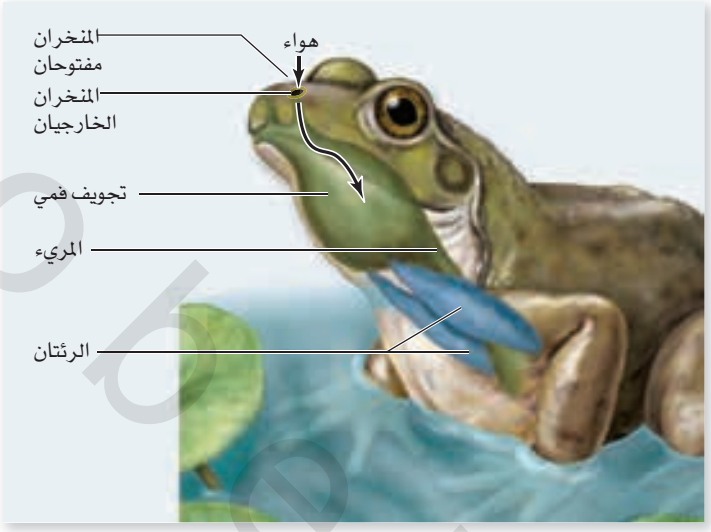
استقصاء

ما الفرق في نسبة أكسجين الجو بين قمة إيفريست وجبل ويتني؟

تتنفس البرمائيات بطريقة تختلف عن الفقريات الأُخرى التي تعيش على اليابسة. تجبر البرمائيات الهواء على الدُّخول إلى رئاتها؛ حيث تعمل على ملء تجويف الفم بالهواء (الشكل 49-24 أ)، وتغلق فمها وفتحتي الأنف لديها، ومن ثم تقوم برفع سقف تجويف الفم. هذا يجعل الهواء يندفع إلى الرِّئتين بطريقة مُشابهة لاستخدام أسطوانة الغاز المضغوط في ملء بالون (الشكل 49-24 ب). ويُسمّى هذا التَّنفس طريقة **الضَّغط الموجب Positive pressure breathing**؛ في الإنسان، يشبه ذلك عملية إدخال الهواء بقوة إلى رئتي شخص ما عن طريق عمل التّنفس الاصطناعي عن طريق الفم.

الزَّواحف التي تعيش على اليابسة تمتلك جلدًا جافًّا، قاسيًا، وحرشفيًّا لا يمنع فقط الجفاف، لكنه يمنع التَّنفس الجلدي، الذي تستخدمه كثير من البرمائيات كذلك. توسِّع الزَّواحف أقفاصها الصدرية عن طريق انقباضات عضلية. يُنشئ هذا الأمر نقصًا في الضغط داخل رئاتها مقارنة مع الجو المحيط بها، إنَّ الضَّغط الجوي العالي من الخارج يدفع الهواء إلى داخل رئات هذه الحيوانات. هذا النوع من التَّهوية يُسمّى التَّنفس بطريقة **الضَّغط السلبي Negative pressure breathing** حيث «يُسحب» الهواء إلى داخل الحيوان بدلًا من أن «يُدفع».

تمتلك رئات الزَّواحف مساحة سطح أكبر من رئات البرمائيات، ولهذا تُعَدُّ فعاليتها أكبر في تبادل الغازات. إنَّ التّنفس الجلدي، قد يحدث، مع ذلك، في بعض الزَّواحف، مثل أفاعي البحر.



أ.

ب.

الشكل 49-24

رئتا البرمائيات. كلّ رئة لهذا الضفدع هي امتداد للقناة الهضمية، وتعبأ بالهواء عن طريق تكوين ضغط موجب في التَّجويف الفمي. أ. يتمدَّد التَّجويف الفمي ويتدفَّق الهواء من خلال فتحات الأنف. ب. تُغلق فُتحتا الأنف، وينضغط (ينكمش) تجويف الفم، وهذا يُحدث ضغطًا موجبًا يُستخدم لملء الرئتين. تفتقر الرئة في البرمائيات إلى التَّراكيب الموجودة في رئات الحيوانات الفقرية الأُخرى التي تعيش على اليابسة والتي تعطيها مساحة سطح كبيرة لتبادل الغازات، ولهذا فهي ليست فعّالة مثل رئات الفقريات الأُخرى.

الرِّئتان في الثَّدييات زادت مساحة السَّطح بشكل كبير

الحيوانات داخلية الحرارة، مثل الطُّيور والثَّدييات، تمتلك مُعدلًا عاليًا ومستمرًّا من عمليات الأيض. تمتلك هذه المجموعات من الفقريات أجهزة تنفُّسية مُعقَّدة وذات كفاءة عالية مُقارنة مع الحيوانات ذات الدَّم البارد. إنَّ تطور هذه الأجهزة جاء ليلبي الطَّلب الزَّائد على التَّنفس الخلوي في هذه الحيوانات ذات الدَّم الحار.

Openingdoor.com

تحتوي رئتا الثَّدييات على ملايين الحويصلات الهوائية **Alveoli**، وهي أكياس صغيرة تتجمع مثل قطوف العنب (الشكل 49-25). يزوِّد هذا كلّ رئة بمساحة سطح كبيرة لتبادُل الغازات. تتكون كلّ حويصلة هوائية من نسيج طلائي يبلغ سمكه خليّة واحدة، ويُحاط بالشُّعيرات الدّمويّة التي تمتلك جدارًا سمكه طبقة واحدة من الخلايا أيضًا. ولهذا، فإنَّ المسافة d التي تقطعها الغازات قليلة جدًا؛ فقط 0.5 – 1.5 ميكرومترًا.

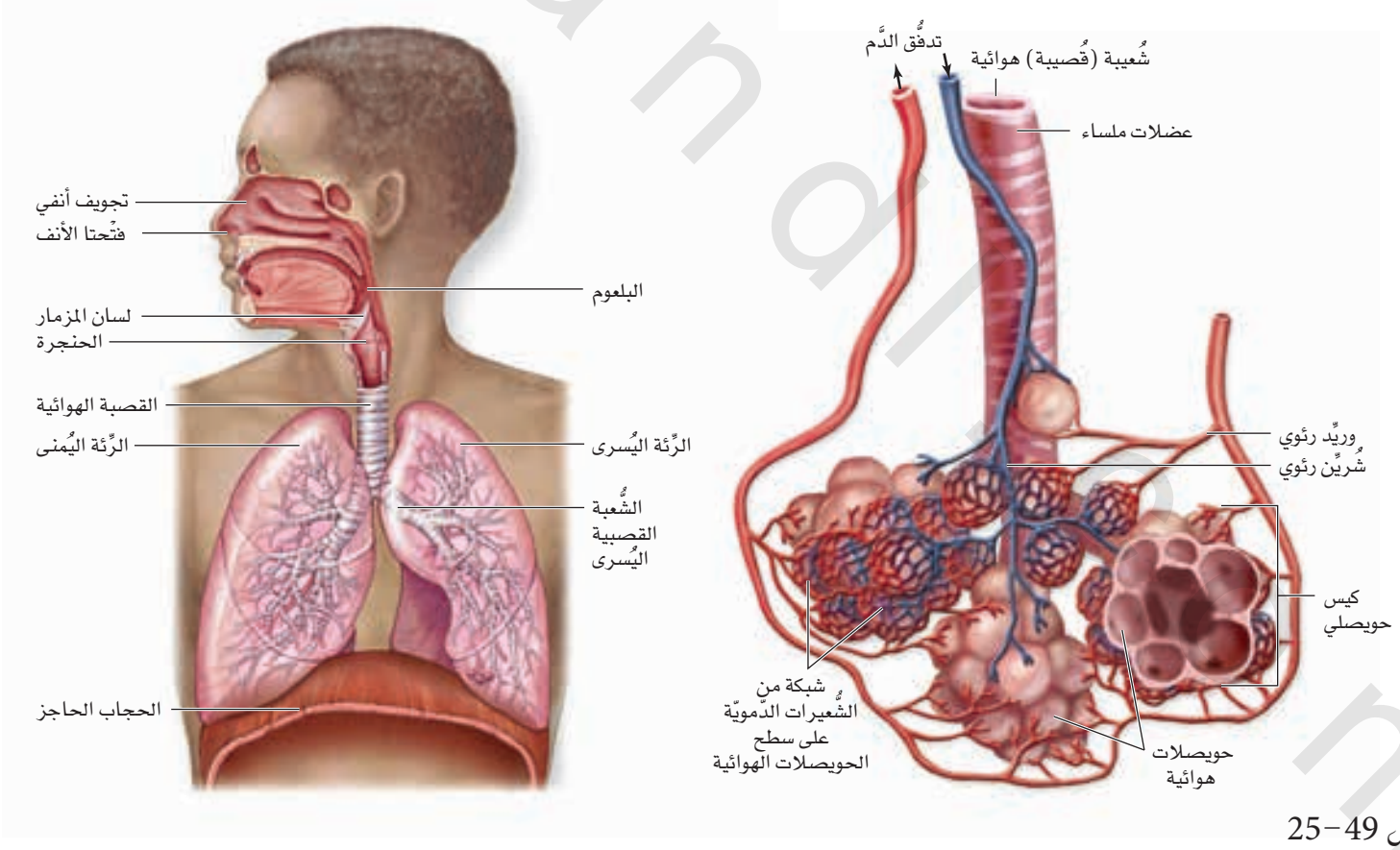
يُؤخذ الهواء عن طريق الفم والأنف، ثم يمر إلى البلعوم، ومن ثم إلى **الحنجرة Larynx** (صندوق الصوت)، بعد ذلك يمر الهواء من خلال فتحة في الحبال الصوتية، تُسمّى المزمار *Glottis*، إلى أنبوب مدعم بحلقات غضروفية لها شكل حرف C، تُسمّى **القصبة الهوائية Trachea**. تُستخدم القصبة الهوائية في الفقريات وفي مفصليات الأرجل لتُشكِّل الأنابيب التَّنفسية. تتشعَّب القصبة الهوائية في الثدييات إلى **شعبتين هوائيتين Bronchi**: يُمنى ويُسرى، تدخل كلّ منهما إلى رئة، ومن ثم تتفرع إلى **شعيبات هوائية Bronchioles** توصل الهواء إلى الحويصلات الهوائية.

تُحاط الحويصلات الهوائية بشبكة كبيرة من الشُّعيرات الدّمويّة. يحدث معظم التَّبادُل بين الهواء والدَّم عبر جدران الحويصلات الهوائية. إنَّ تشعُّب القصبات الهوائية، ووجود عدد كبير من الحويصلات الهوائية زاد من مساحة السَّطح كثيرًا بالمقارنة مع البرمائيات والزَّواحف. في الإنسان، هناك ما يُقارب 300 مليون حويصلة هوائية في كلّ رئة، ومجموع مساحة السطح الموجودة لعملية الانتشار أكثر من 80 م^2، أو ما يُعادل 42 مرة مساحة سطح الجسم. وستُناقش تفاصيل عملية التَّبادُل بين الشُّعيرات الدّمويّة والحويصلات الهوائية في الأجزاء المقبلة.

جهازُ التَّنفسِ في الطُّيور جهازُ تدفُّق عالي الكفاءة

الجهاز التّنفسيّ في الطُّيور ذو تركيب فريد، إذ يزود الطُّيور بتنفس أكثر فاعلية مُقارنة مع الفقريات الأُخرى على اليابسة، وبصورة تختلف عما هو عليه الحال في رئة الثَّدييات التي تنتهي بحويصلات هوائية مُغلَقة النِّهايات. تدفع الرئة في الطيور الهواء إلى أوعية هوائية مُتعدِّدة صغيرة تُسمّى **القصبات الجانبية Parabronchi**، التي يحدث فيها تَبادُل للغازات. يمرُّ الهواء من خلال هذه القصبات الجانبية في اتجاه واحد فقط. هذا شبيه بمرور الماء في اتجاه واحد من خلال الخياشيم في الأسماك.

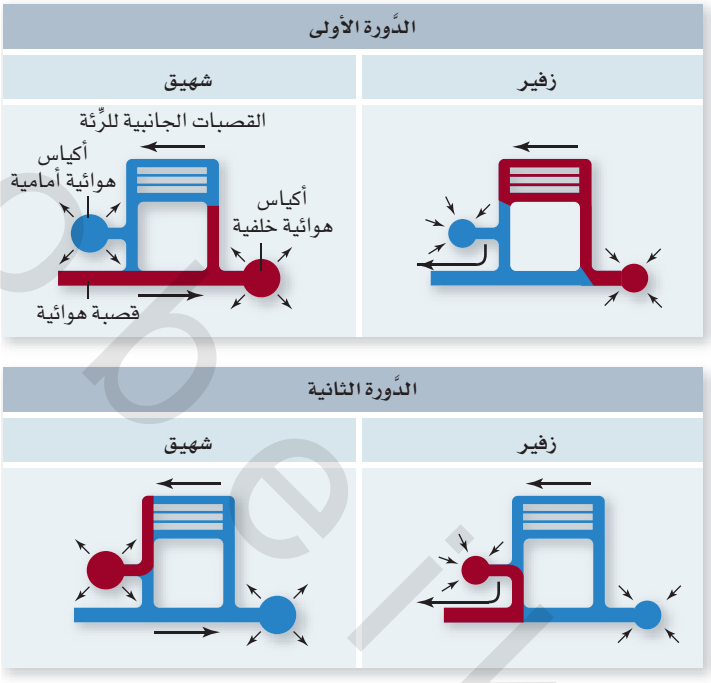
في الفقريات الأُخرى التي تعيش على اليابسة، يختلط الهواء النَّقي الدَّاخل مع الهواء «القديم»، الأفقر بالأكسجين المتبقي من عملية التَّنفس السابقة. لا تُفرِّغ الرئتان في البرمائيات، والزواحف، والثَّدييات محتوياتِها من الغازات بشكل كامل. أما في الطُّيور، فالهواء النقي فقط هو الذي يدخل إلى القصبات الجانبية، ويخرج الهواء «القديم» من طريق آخر. إنَّ هذا الاتجاه الأُحادي في تدفُّق الهواء يحدث بسبب وجود الأكياس الهوائية الأمامية والخلفية التي تُميِّز الطُّيور (الشكل 49-26 أ). عندما يتم أخذ الهواء في أثناء الشَّهيق، فإنَّ هذه الجيوب تتمدد وتمتلئ بالهواء، وعندما يحدث الزَّفير، فإنها تنضغط (تنقبض) دافعةً الهواء إلى الرِّئتين.



الشكل 49-25

الجهاز التّنفسيّ للإنسان وتركيب الرِّئة في الثَّدييات. تمتلك رئتا الثَّدييات مساحة سطح كبيرة بسبب امتلاكها ملايين الحويصلات الهوائية التي تتجمع عند نهايات القُصيبات الهوائية. يعمل هذا على تبادُل الغازات بشكل فعّال مع الدَّم.

أ.



ب.

الشكل 49-26

كيف تتنفَّس الطيور. أ. تمتلك الطيور جهازًا من الأكياس الهوائية، مُقسّمًا إلى مجموعتين: أمامية وخلفية، وهي تمتّد بين الأعضاء الدَّاخلية وفي العظام. ب. يحدث التَّنفس عبر دورتين: في الأولى، يُسحب هواء الشَّهيق (مُبيَّن باللّون الأحمر) من القصبة الهوائية إلى الأكياس الهوائية الخلفية، ومن ثم يحدث له إخراج (زفير) إلى الرِّئتين. وفي الدَّورة الثانية يُسحب الهواء من الرِّئتين إلى الأكياس الهوائية الأمامية، ومن ثمَّ يحدث له إخراج (زفير) إلى الخارج عبر القصبة الهوائية. يكون مرور الهواء عبر الرئتين دائمًا في الاتجاه نفسه، من الخلف إلى الأمام (من اليمين إلى اليسار في هذا الرَّسم).

يحدث التَّنفس في الطُّيور على دورتين (الشكل 49-26 ب). تتضمن كلّ دورة شهيقًا وزفيرًا، لكن الهواء الذي يُؤخذ في الشَّهيق في الدَّورة الأولى لا يتم إخراجه حتى الدَّورة الثانية.

في حالة الشهيق، تتمدَّد الأكياس الهوائية الأمامية والخلفية، إلا أنَّ الهواء يدخل في حالة الشهيق هذه إلى الأكياس الخلفية فقط، وتمتلئ الأكياس الأمامية بالهواء المسحوب من الرِّئتين. في حالة الزَّفير، يخرج الهواء من الأكياس الهوائية الأمامية إلى خارج الجسم، أمّا الهواء فيخرج من الأكياس الهوائية الخلفية إلى الرئتين. تُعاد هذه العملية في الدَّورة الثانية.

إنَّ تدفُّق الهواء في اتجاه واحد يسمح بكفاءة تنفسيّة كبيرة: يتدفق الدَّم من خلال رئة الطُّيور بزاوية 90° بالنسبة إلى تدفُّق الهواء. هكذا تدفُّق عرضي التيار، ليس بفاعلية تدفق التيار المُتعاكس الذي يستخدم زاوية 180° في خياشيم الأسماك، على الرغم من أنَّ هذا النِّظام يمتلك القدرة الكبيرة على استخلاص الأكسجين من الهواء مُقارنة مع رئة الثَّدييات.

بسبب هذه التَّكيُّفات التَّنفسية، فإنَّ العصفور الدّوريّ يمكن أن يعيش على ارتفاع يقارب 6000 م، أمّا الفأر، الذي يملك كتلة الجسم نفسها ومُعدَّل الأيض نفسه كذلك، فإنه سيموت بسبب قلة الأكسجين في وقت قصير.

الفقريات التي تعيش على اليابسة تأخذ الهواء إلى رئتين تُشبه الأكياس تزوّد هذه الفقريات بمساحة سطح كبيرة لتبادُل الغازات. يُساعد التَّنفس الجلدي على تبادل الغازات في بعض البرمائيات والزَّواحف المائية. يُعَدُّ الجهاز التَّنفسيّ في الطُّيور من أكثر الأجهزة كفاءة مُقارنة مع الفقريات الأُخرى التي تعيش على اليابسة، حيث يمتلك تدفقًا هوائيًا في اتجاه واحد يتقاطع مع تيار الدَّم المُتدفِّق بزاوية 90° في الرِّئتين.

10-49 تراكيب التَّهوية وآلياتها

يوجد ما يقارب 30 بليون شُعيرة دموية في كلّ رئة، أي نحو 100 شُعيرة دموية لكلّ حويصلة هوائية. لهذا، يمكن تخيُّل الحويصلة الهوائية على أنها فقاعة هوائية صغيرة جدًا يُغطّى سطحُها كلّه بالدَّم. يحدث تبادُل الغازات بسرعة كبيرة عند السَّطح البيني؛ بين الدَّم والحويصلات الهوائية.

يعود الدَّم من الدَّورة الجهازية، منزوعًا منه الأكسجين، ويمتلك ضغطًا جزئيًّا للأكسجين (Po_2) يُقارب 40 مليمترًا زئبقيًّا. بالمقارنة، فإنَّ مزيج الغاز في الحويصلات الهوائية يملك ضغطًا جزئيًّا مقداره 105 مليمترات زئبقية تقريبًا. يؤدي هذا الاختلاف في ضغط الغازات، Δp في معادلة (فِك)، المُقدَّر بـ 65 مليمترًا زئبقيًّا، إلى حركة الأكسجين نحو الدم. يُغادر الدَّم الرِّئتين، نتيجة هذا التبادل، بضغط جزئي للأكسجين مقداره نحو 100 مليمتر زئبقي. كما ترى، تقوم الرِّئتان بعمل فعّال، لكنه ليس كاملًا، من ناحية تزويد الدَّم بالأكسجين. هذه التَّغيرات في P_{O_2} للدَّم، وكذلك التغيُّرات في ثاني أكسيد الكربون في البلازما (يُشار إليها P_{CO_2})، موضَّحة في (الشكل 49-27).

تركيب الرِّئة ووظيفتها تدعم التَّنفسية

يُغطّى السَّطحُ الخارجي للرِّئة في الإنسان وثدييات أُخرى بغشاءٍ رقيق يُسمّى **غشاءَ الجَنْب الحشوي Visceral pleural membrane**، في حين يُبطن **غشاءُ الجنب الجداري Parietal pleural membrane** الجدارَ الدَّاخلي للتَّجويف الصدري. يُسمّى الفراغُ بين هذين الغشاءين **تجويفَ الجنب Pleural cavity**، وهو صغير جدًا وممتلئ بسائل. يعمل هذا السائل على التصاق الغشاءين مع بعضهما، ومن ثم ربط الرِّئتين مع التَّجويف الصدري بفعالية. تغلف أغشية الجنب كلّ رئة وحدها، حيث إنَّ انهيار إحدى الرِّئتين أو انفشاشها بسبب ثقب في الغشاء، لا يؤثر في الرئة الأخرى؛ لذا فإنها ستظل عاملة.

خلال عملية الشهيق، يزيد حجم التَّجويف الصدري من خلال انقباض مجموعتين من العضلات: عضلات بين الأضلاع الخارجية *Intercostal muscles* وعضلة الحجاب الحاجز *Diaphragm*. يؤدي انقباض عضلات بين الأضلاع الخارجية إلى ارتفاع الأضلاع، وتمدُّد القفص الصدري. أما انقباضُ الحجاب الحاجز، وهو صفيحة مُحدبة من العضلات المُخطَّطة تفصل التَّجويف الصدري عن التَّجويف البطني، فيُسبِّبُ انخفاضَ الحجاب الحاجز وجعله مستوي الشكل. يؤدي هذا إلى تمدد حجم التَّجويف الصدري والرئتين، وزيادة الضغط على الأعضاء في البطن، مُسببًا ما يُسمّى التَّهوية بتأثير الضَّغط السالب (الشكل 49-28 أ).

يمتلك البلعوم والرئتان درجة من المرونة؛ إنَّ تمدُّد هذه التّراكيب خلال عملية الشهيق يضعها تحت شّد مرن. ارتخاء عضلات بين الأضلاع الخارجية والحجاب الحاجز يُنتج زفيرًا سببه إزالة الشّد المرن، سامحًا للبلعوم والرئتين بالارتداد إلى وضعهما قبل الشَّهيق. يمكنك إخراج كمية أكبر من الهواء عن طريق انقباض عضلات البطن، مثل ما يحدث خلال عملية نفخ بالون (الشكل 49-28 ب).

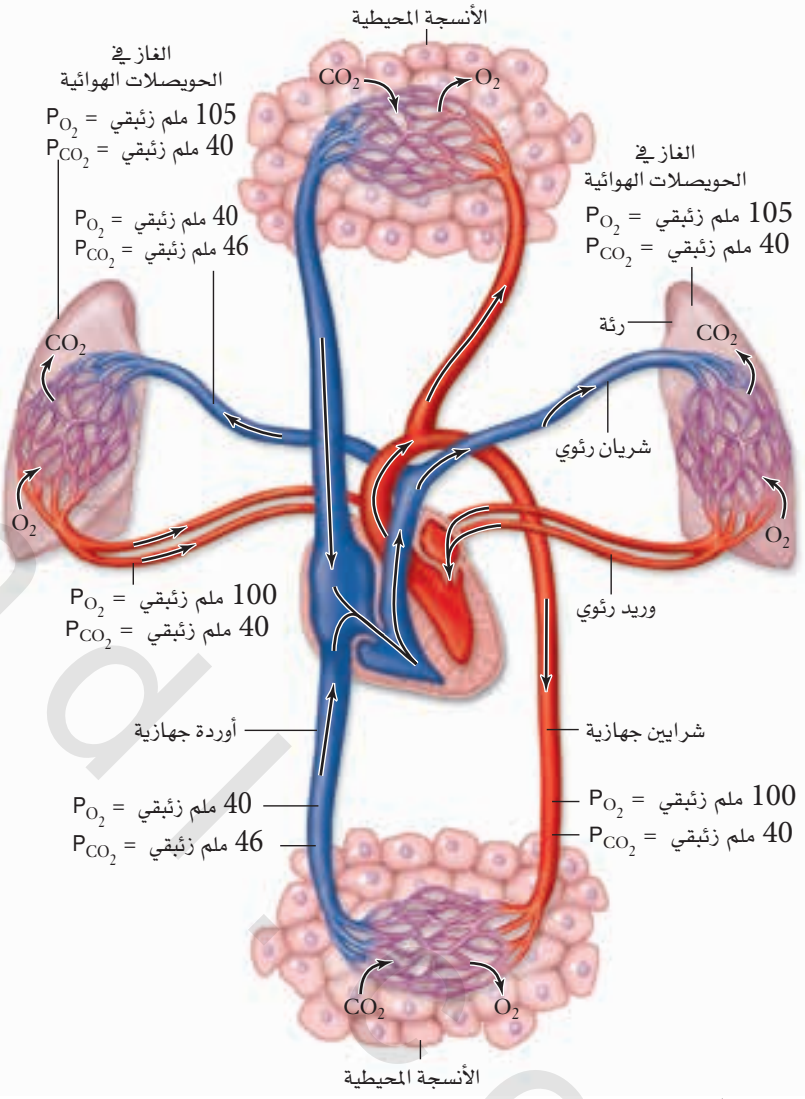
تعتمد فعالية التَّهوية على السِّعة الرِّئوية ومُعدل التَّنفس

تُستخدم مجموعة متنوعة من المُصطلحات لوصف التَّغيرات في حجم الرِّئة خلال عملية التَّنفس. في حالة الرَّاحة، يحرك الشَّخص في كلّ حركة تنفُّس ما يقارب 500 مل من الهواء إلى داخل الرئة وإلى خارجها، ويُسمّى هذا الحجم من الهواء حجم **المدّ والجزْر Tidal volume**. يبقى 150 مل من هذا الحجم في الممرات الأنبوبية (القصبة، والشُّعب القصبية، والقُصيبات)، حيث لا يحدث تبادل للغازات، تُسمّى هذه الممرات الحيز الميت التَّشريحـــي *Anatomical dead space*. يمتزج الغاز في هذه الممرات مع الغاز النَّقي خلال عملية الشَّهيق. هذا الاختلاط هو أحد الأسباب التي تجعل عملية التَّنفس في الثَّدييات ليست بكفاءة عملية التَّنفس في الطُّيور، حيث يمر الهواء في الرِّئتين في اتجاه واحد فقط.

تُسمّى الكميةُ العُظمى من الهواء التي يمكن إخراجها قسريًّا، بعد أقصى كمية من الهواء يمكن إدخالها قسريًّا **السِّعةَ الحيوية Vital capacity**. يبلغ مُعدَّل هذه السِّعة، في الرِّجال الشباب 4.6 لترات تقريبًا، وفي النِّساء الشابات نحو 3.1 لترات، هذه السِّعة مُهمة من النَّاحية الطِّبيّة؛ حيث يمكن أن يدل انخفاضها على وجود تلف في الحويصلات الهوائية في كثير من الأمراض الرِّئوية.

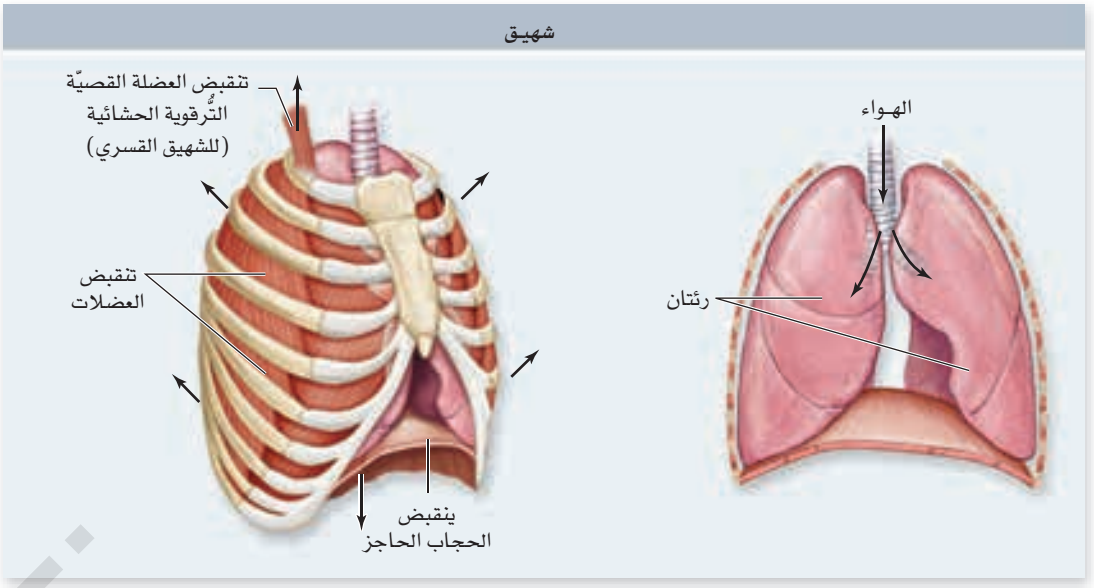
يُحافظ مُعدل التّنفس وعمقه في العادة على P_{O_2} وP_{CO_2} ضمن معدلهما الطَّبيعي. إذا أصبح التَّنفس غير كافٍ للمحافظة على المُعدل الطبيعي لكمية الغازات في الدَّم (مثل زيادة P_{CO_2})، يوصف الشخص بأنه في حالة **نقص التَّهوية Hypoventilation**. وإذا زاد التَّنفس، ينخفض P_{CO_2} في الدَّم، ويوصف الشَّخص بأنه في حالة **زيادة التَّهوية Hyperventilation**.

لا تُعَدُّ زيادة التَّنفس التي تحدث خلال الإجهاد المُتوسط حالة زيادة تهوية؛ لأنَّ زيادة مُعدَّل التَّنفس وقوته يصاحبهما زيادة في مُعدَّل الأيض، ولهذا تبقى قياسات الغازات في الدَّم ضمن مُعدلها الطّبيعي. في الأجزاء المقبلة، سنصف كيف يُنظَّم التَّنفس ليبقى متوازيًا (متماشيًا) مع عمليات الأيض.

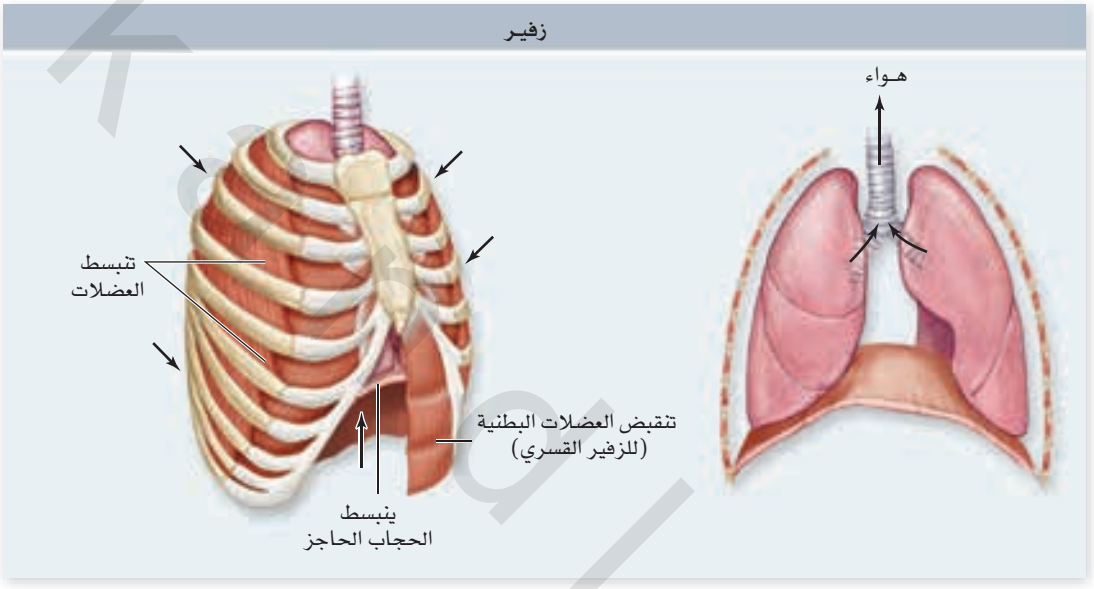


الشكل 49-27

تبادُل الغازات في الشُّعيرات الدَّمويّة في الرِّئة والدَّورة الجهازية. نتيجة لتبادل الغازات في الرِّئتين، تحمل الشَّرايين الجهازية الدَّم المحمل بالأكسجين والمحتوي على تركيز قليل من ثاني أكسيد الكربون. بعد تفريغ الأكسجين في الأنسجة، يصبح محتوى الدم من الأكسجين في الأوردة الجهازية منخفضًا، في حين يكون تركيز ثاني أكسيد الكربون عاليًا.



أ.



ب.

الشكل 49-28

كيف يتنفَّس الإنسان. أ. الشَّهيق. ينقبض الحجاب الحاجز، ويتمدد التَّجويف الصدري، يؤدي هذا إلى زيادة حجم التَّجويف والرِّئتين. نتيجة لزيادة حجم الرِّئتين، يدخل الهواء إلى الرِّئتين. ب. الزَّفير. يعود الحجاب الحاجز وجدار الصدر إلى مواقعهما السابقة بسبب المرونة، ويؤدي هذا إلى نقص حجم التَّجويف الصدري، وإخراج الهواء من الرِّئة إلى الخارج عبر القصبة الهوائية. لاحظ أنّه يمكن تُقوية الشهيق بانقباض عضلات تنفُّسية مُساعدة أُخرى (مثل العضلة القصيّة التّرقوية الحشائية)، ومن المُمكن تقوية الزَّفير بانقباض العضلات البطنية.

التَّهوية تحت سيطرة الجهاز العصبي

يبدأ كلّ شهيق عن طريق خلايا عصبية في مركز السّيطرة التّنفسية *Respiratory control center* الموجود في النُّخاع المُستطيل. تُنبِّه هذه الخلايا العصبية عضلات الحجاب الحاجز وعضلات بين الأضلاع الخارجية للانقباض، ولهذا فهي تُسبِّب الشَّهيق. عندما تتوقف هذه الخلايا العصبية عن إرسال السّيالات، فإن العضلات تسترخي، ويحدث الزَّفير. وعلى الرغم من أنَّ عضلاتِ التَّنفس هيكليةٌ، فإنها تكون في العادة تحت سيطرة أوتوماتيكية. على الرغم من أنَّ هذه السيطرة يمكن التغلُّب عليها إراديًّا، في حالة نقص التَّهوية (التوقف عن التَّنفس) أو زيادتها.

يجب على الخلايا العصبية في النُّخاع المُستطيل أن تستجيب للتّغيرات في P_{CO2} و P_{O2} لتحافظ على الاتزان الدَّاخلي. يمكن أن توضِّح هذه الآلية بإيقاف التَّنفس لديك. هذه العملية تؤدي إلى ارتفاع مُباشر في تركيز ثاني أكسيد الكربون، ونقصان في مستوى الأكسجين. بعد وقت قصير، تُصبح الحاجة إلى التّنفس ضرورية بسبب هذه التَّغيُّرات في غازات الدَّم. إنَّ ارتفاع تركيز ثاني أكسيد الكربون في الدَّم، كما يدل عليه ارتفاع P_{CO2}، هو السبب الرّئيس المولِّد للتَّنفس، وليس انخفاض مستوى تركيز الأكسجين.

إنَّ ارتفاع P_{CO2} يُسبِّب زيادة في إنتاج حمض الكاربونيك (H_2CO_3)، الذي يدل على انخفاض درجة حموضة الدَّم وقاعديته. هذا الانخفاض يُسبِّب تنبيه الخلايا الحساسة للتغيُّرات الكيميائية في **الأجسام الأبهرية Aortic bodies والأجسام السُّباتية Carotid bodies**، الموجودة في الأبهر والشِّريان السُّباتي (الشكل 49-29 أ). تُرسل هذه المُستقبلات الطَّرفية سيالات عصبية إلى مركز التَّحكم التّنفسيّ، الذي يزيد بدوره مُعدَّل التَّنفس. يحتوي الدِّماغ أيضًا

على مُستقبلات كيميائية مركزية تُنشَّط بانخفاض درجة الحموضة في السائل الدِّماغي الشوكي (CSF) (الشكل 49-29 ب).

لا يستطيع الشَّخص إنجاز نقص التهوية بشكل إرادي مدة طويلة. حيث يُسبِّب هذا نقصًا في P_{CO_2} في البلازما، وزيادة درجة الحموضة فيها وفي السائل الدِّماغي الشوكي بسبب نقص التَّهوية الذي يثبِّط عمل رد الفعل المُسبِّب للتَّنفس. إنَّ زيادة التَّهوية تسمح للأشخاص بحبس أنفاسهم مدة طويلة، ليس بسبب زيادة الأكسجين في الدَّم، بل بسبب انخفاض مستوى ثاني أكسيد الكربون واحتياجه إلى وقت أطول ليتراكم، مُؤجلًا الحاجة إلى التَّنفس.

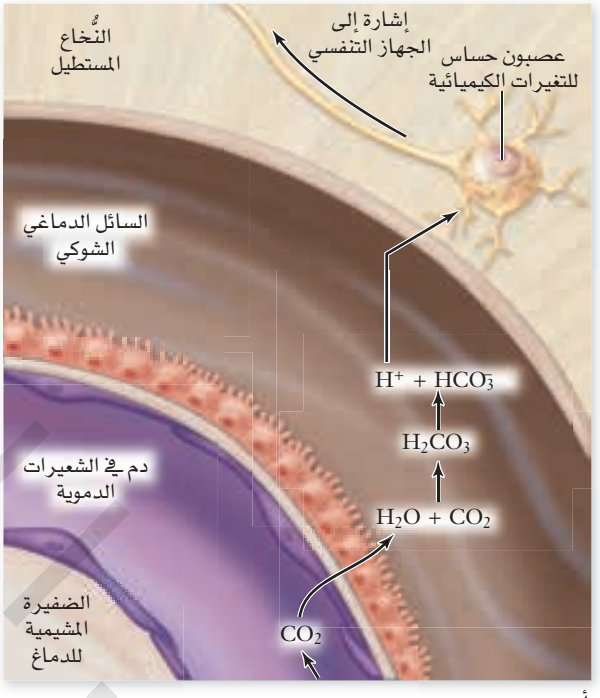
في الأشخاص الذين يملكون رئتين طبيعيتين، يُصبح P_{O2} مؤثرًا فعّالًا للتَّنفس فقط على المرتفعات، حيث يكون P_{O2} منخفضًا في الجو. تُعرف الأعراض التي تنجم عن نقص الأكسجين على المرتفعات بمرض الجبال، يتضمن هذا المرض شعورًا بالضَّعف، والصداع، والغثيان، والتقيؤ، وضعف في الوظائف العقلية. سببُ هذه الأعراض كلها انخفاضُ الضَّغطِ الجزئي للأكسجين، وتزول هذه الأعراض بإعطاء المريض الأكسجين اللازم.

الأمراض التَّنفسية التي تعيق تبادُل الغازات

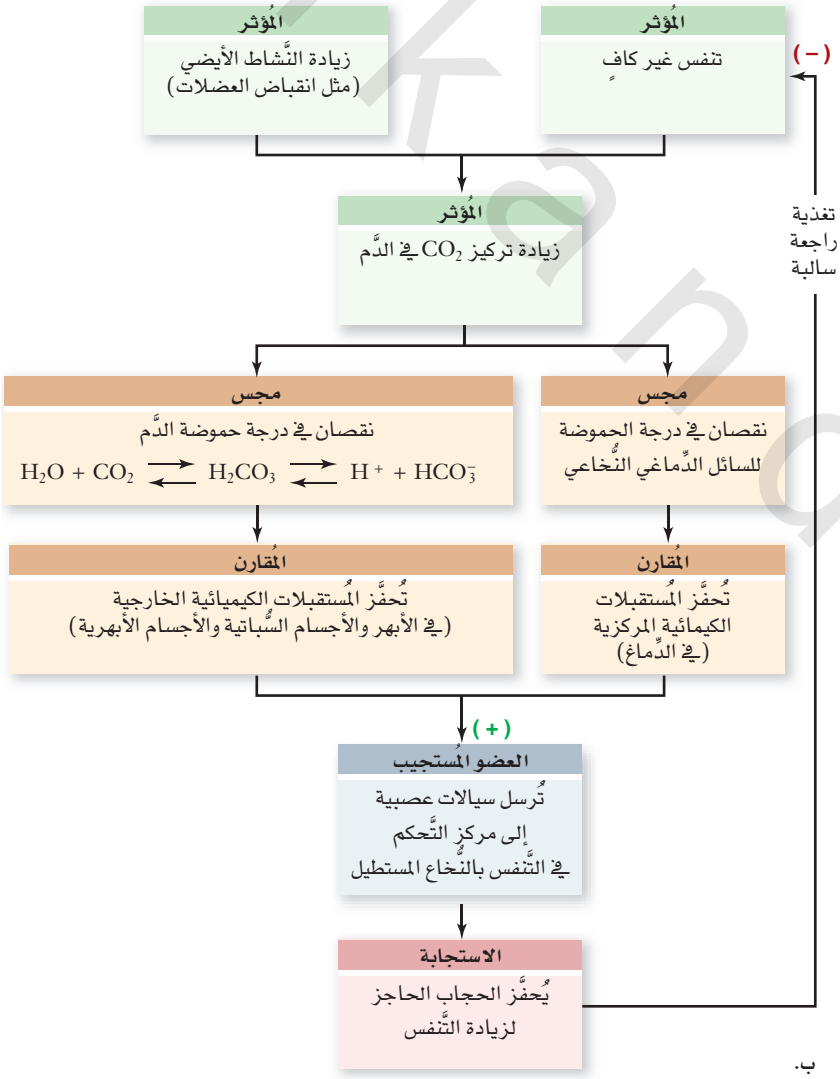
مرض الانسداد الرئوي المُزمن Chronic obstructive pulmonary disease يشير هذا المصطلح إلى أي مرض يعمل على إغلاق مجرى الهواء مدة طويلة. من الأمراض الرّئيسة التي تقع تحت هذه التَّسمية: الرَّبـو، والالتهاب الشُّعَبي المُزمن، والإمفيزيما. في **الرَّبو Asthma**، تعمل المادة المُسبِّبة للحساسية على إفراز مادة الهستامين ومواد كيميائية أُخرى مُسببة للالتهاب. تسبب هذه المواد تضيُّقًا شديدًا للقصبات الهوائية، وتصل في بعض الأحيان إلى الاختناق. من الأنواع الأُخرى لأمراض الانسداد الرِّئوي المُزمن ما يكون سببه بشكل كبير التَّدخين، وتلوث الهواء، أو التَّعرض لهواء مُحمَّل بمواد مُهيِّجة للجهاز التّنفسيّ.

الإمفيزيما *Emphysema* (انتفاخ الرئة)

في هذا المرض، تتحطَّم جدران الحويصلات الهوائية، وتصبح الرِّئة ذات حويصلات هوائية كبيرة لكن عددها قليل. وتصبح الرِّئة مُتليفة وقليلة المُرونة. تُفتح الممرات التّنفسية بشكل مُناسب خلال عملية الشَّهيق، إلّا أنها تنهار، وتمنع خروج الهواء إلى الخارج. يكون الأشخاص المصابون بهذا المرض مُنهكين، حيث



أ.



ب.

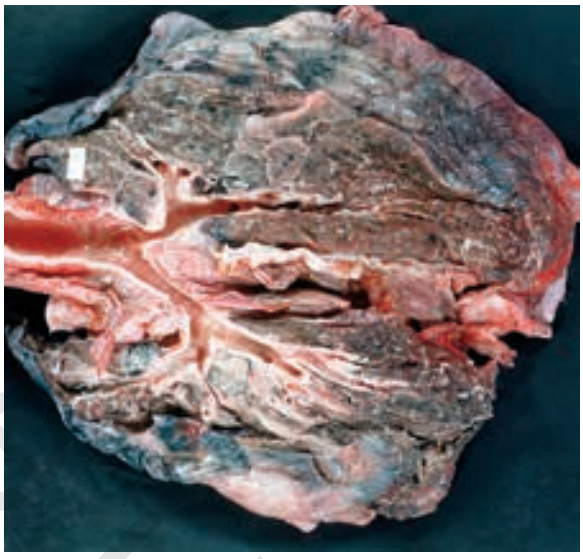
الشكل 49-29

تنظيم التَّنفس عن طريق المُستقبلات الكيميائية الحسّاسة للتَّغير في درجة الحموضة. أ. تُحِسُّ التَّغيرات في درجة حموضة السائل الدِّماغي الشوكي عن طريق المُستقبلات الكيميائية الحساسة لأيون الهيدروجين في الدِّماغ، التي تُساعد على تنظيم التَّنفس. ب. ترصد المُستقبلات الكيميائية المحيطية والمركزية الانخفاض في درجة حموضة الدم والسائل الدِّماغي الشوكي، على التّوالي، عندما يزيد تركيز ثاني أكسيد الكربون نتيجة التَّنفس غير الكافي. استجابة لذلك، تقوم هذه المُستقبلات بتنبيه مركز التَّحكم التّنفسيّ في النُّخاع المُستطيل الذي يُسبِّب زيادةً في مُعدل التَّنفس. نتيجة لذلك، يعود تركيز ثاني أكسيد الكربون إلى وضعه الطبيعي، مكملًا حلقة التَّغذية الرَّاجعة السلبية.

رئتان سليمتان

أ.

رئتان مُصابتان بالسَّرطان



ب.

الشكل 49-30

مُقارنة بين رئة سليمة (أ) وأخرى مُصابة بالسَّرطان (ب).

ينفقون طاقة أكثر من ثلاث إلى أربع مرات من كمية الطّاقة التي يُنفقها الشَّخص العادي للتَّنفس. إنَّ ثمانين إلى تسعين في المئة من الأشخاص الذين يموتون من هذا المرض هم من المُدخنين.

استقصاء

باستخدام قانون فِكْ، كيف تؤثر الإمفيزيما في مُعدل انتشار الغازات إلى الرِّئة ومنها؟

سرطان الرِّئة

يُسبِّب **سرطان الرِّئة Lung cancer** الموت أكثر من أيّ نوع آخر من السّرطانات. التدخينُ أهمُّ مُسبِّبات سرطان الرِّئة، ويتبعه من على بُعد كبير عامل تلوث الهواء (الشكل 49-30). يتبع سرطان الرئة مرض الانسداد الرِّئوي المُزمن أو يتزامن معه.

ينشأ أكثر من 90% من سرطان الرِّئة في الغشاء المُخاطي للشّعب الكبيرة. عندما يُهاجم السَّرطان جدار الشّعب، وينمو حولها، فهو يضغط على المسار الهوائي، وربما يُسبِّب انهيار (إغلاق) الأجزاء البعيدة من الرئة. إنَّ نمو السَّرطان عادة ما ينتج عنه السُّعال، لكن السُّعال هو عادةً ما يحدث كلّ يوم للمُدخنين، وهو نادرًا ما يُشير إلى وجود سرطان. إنَّ أول الإشارات الجادّة التي تدل على وجود مشكلات هو مصاحبة خروج الدَّم مع السُّعال.

ينتشر سرطان الرِّئة بشكل سريع، حيث يكون قد هاجم أعضاء أُخرى عندما يُكتشف ويُشخص. إنَّ فرصة الشفاء قليلة، حيث تبلغ نسبة الأشخاص الذين يعيشون خمس سنوات بعد اكتشاف المرض 7%.

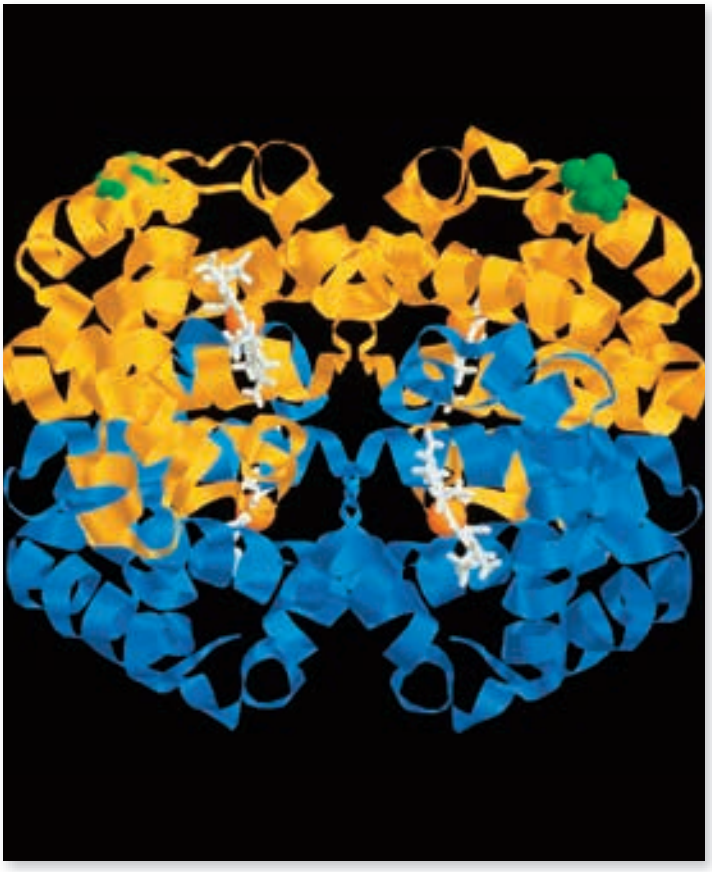
الإنسان، مثل الفقريات الأُخرى، يستنشق الهواء من خلال انقباض عضلات الحجاب الحاجز وعضلات بين الأضلاع، مولدًا بذلك تهوية ذات ضغط سالب. تحدث عملية الزَّفير بشكل رئيس عن طريق استرخاء العضلات والارتداد المرن. تُحافظ التَّهوية على غازات الدَّم ودرجة الحموضة ضمن مُعدلها الطبيعي، وهي تحت تحكُّم رد فعل المُستقبلات الكيميائية. الأمراض التَّنفسية، مثل أمراض الانسداد الرِّئوي المُزمن تحدُّ من تبادُل الغازات. يرتبط سرطان الرِّئة مع التَّدخين، ومُعدَّلُ بقاء المريض على قيد الحياة مُنخفضٌ.

11-49 نقل الغازات في سوائل الجسم

تعتمد كمية الأكسجين التي تذوب في بلازما الدم بشكل مُباشر على P_{O2} للهواء الموجود في الحويصلات الهوائية، كما أوضحنا سابقًا. عندما تعمل رئتا الثدييّات بشكل طبيعي، فإنَّ بلازما الدَّم المُغادرة للرئتين تمتلك كمية من الأكسجين المُذاب مساوية لما هو محسوب نظريًّا، بناءً على P_{O2} الموجودة في الهواء. ولأنّ الأكسجين يمتلك ذائبية قليلة، فإنّ أقصى ما تستطيع بلازما الدَّم امتلاكه هو 3 مل من الأكسجين فقط لكلّ لتر. لكن مُعظم الدَّم يستطيع حمل 200 مل تقريبًا من الأكسجين لكلّ لتر. يكون معظم هذا الأكسجين في الدَّم مُرتبطًا مع جزيئات الهيموجلوبين في داخل خلايا الدَّم الحمراء.

الصِّبغات التَّنفسية ترتبط بالأكسجين لنقله

الهيموجلوبين Hemoglobin بروتينٌ مكَّونٌ من أربع سلاسل من عديد الببتيد، وأربعة مركبات عضوية تُسمّى كلّ منها مجموعة الهيم *Heme group*. توجدُ في مركز كلّ واحدة من هذه المجموعات ذرةُ حديد تستطيع الارتباط بجزيء الأكسجين (الشكل 49-31). لهذا، فإنَّ كلّ جزيء هيموجلوبين يرتبط بأربع ذرات من الأكسجين.



الشكل 49–31

تركيب بروتين الهيموجلوبين. يتكون الهيموجلوبين من أربع سلاسل من عديد الببتيد: سلسلتا ألفا وسلسلتا بيتا. كلّ سلسلة تشترك مع مجموعة هيم، وتمتلك كلّ مجموعة هيم ذرة حديد مركزية ترتبط مع جزيء الأكسجين.

يُحمَّل الهيموجلوبين بالأكسجين في الشعيرات الدّمويّة التّابعة للحويصلات الهوائية في الدورة الدّمويّة الرِّئوية، مُشكلًا **أوكسي هيموجلوبين Oxyhemoglobin**. ويمتلك هذا الجزيء لونًا أحمر فاقعًا. عندما يمر الدَّم بالشعيرات التابعة للدَّورة الدّمويّة الجهازية، يفقد بعض هذا الهيموجلوبين الأكسجين، ويُصبح **هيموجلوبينًا منزوع الأكسجين Deoxyhemoglobin**. يمتلك هذا الجزيء لونًا أحمر قاتمًا؛ ويمنح لونًا أزرق خفيفًا للأنسجة. وتُبيِّن رسومُ الجهاز القلبي الوعائي الأوعيةَ المُحمَّلة بالدَّم المحمّل بالأكسجين باللّون الأحمر، والأوعيةَ التي تحمل دمًا منزوع الأكسجين باللّون الأزرق.

يُعَدُّ الهيموجلوبين بروتينًا قديمًا؛ حيث إنه لا يُستخدم حاملًا للأكسجين بالفقريات فقط، بل يُستخدم أيضًا بوصفه ناقلًا للأكسجين في كثير من اللافقريات، مثل: الديدان الحلقية، والرَّخويات، وشوكيات الجلد، والديدان المُفلطحة، وحتى بعض الأوليات. كثير من اللافقريات الأخرى، تستخدم حاملًا مُختلفًا للأكسجين، مثل هيموسيانين **Hemocyanin**. في الهيموسيانين، الذّرة التي ترتبط بالأكسجين هي النُّحاس. الهيموسيانين ليس مُرتبطًا بخلايا الدَّم، بل هو بروتين حر يدور في السائل الدّوريّ (الليمف الدموي) لمفصليات الأرجل وبعض الرَّخويات.

استقصاء

إذا كان لونُ الأوعية الدّمويّة قليلة الأكسجين هو الأزرقَ، فهل هذا يعني أن الأوردة جميعها في الجسم تمتلك اللّون الأزرق؟ أو لماذا لا تمتلك هذا اللون؟

يُشكِّل الهيموجلوبين احتياطيًّا جيدًا من الأكسجين

يكون 97% من الهيموجلوبين في خلايا الدم الحمراء على شكل أوكسي هيموجلوبين عندما يكون P_{O2} للدم 100 مليمتر زئبقي، هذا المستوى موجود في الدم المغادر للحويصلات الهوائية، ويشار إليه بنسبة إشباع الأوكسي هيموجلوبين بمقدار 97%.

عندما يكون الشخص مرتاحًا، يمتلك الدَّم العائد إلى القلب عبر الأوردة الجهازية PO_2 منخفضة حتى 40 مليمترًا زئبقيًّا. عند هذا المستوى المنخفض من P_{O2}، تكون نسبة إشباع الهيموجلوبين 75%. هذا يعني في حالة الرَّاحة أن 22 % فقط (97% ناقص 75%) من الأوكسي هيموجلوبين أطلقت محتوياتها من الأكسجين إلى الأنسجة. بعبارة أخرى، أُطلق خُمس الأكسجين إلى الأنسجة، تاركًا أربعة أخماس الأكسجين في الدَّم احتياطيًّا. يُسمّى الرَّسمُ الذي يوضِّح هذه التغيُّرات مُنْحَنَى انحلال أوكسي هميوجلوبين (الشكل 49–32).

يمتلك هذا الاحتياطي الكبير من الأكسجين وظيفة مهمة؛ حيث يزوِّد الجسم باحتياجاته من الأكسجين خلال عملية الإجهاد والرَّاحة. خلال التمارين الرِّياضية، مثلًا، تتسارع عمليات الأيض في العضلات، ومن ثم تستخدم أكسجينًا أكثر، ويقلل P_{O2} في الدم الوريدي. يمكن أن يصل P_{O2} في الدَّم الوريدي إلى 20 مليمترًا زئبقيًّا. في هذه الحالة، يكون إشباع الهيموجلوبين 35% (انظر الشكل 49–32). وحيث إنَّ الدَّم الشِّرياني لا يزال يحتوي على 97% من الأوكسي هيموجلوبين، فإنَّ كمية الأكسجين التي أفرغت من الهيموجلوبين ستكون الآن 62% (97% ناقص 35%)، بدلًا من 22% عند الرَّاحة.

إضافة إلى هذه الوظيفة، فإنَّ احتياطي الأكسجين يضمن أيضًا أنَّ الدَّم يحتوي على الكمية الكافية من الأكسجين للمُحافظة على الحياة من 4–5 دقائق إذا توقف

استقصاء

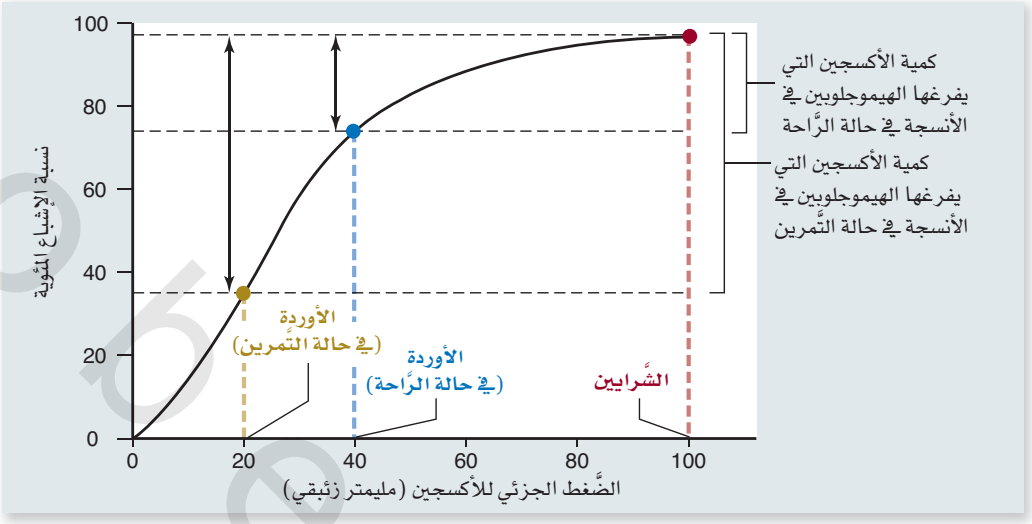
استنادًا إلى المعلومات السابقة، هل يستفيد الشخص السليم بشكل كبير من تنفس هواء يحتوي على 100% أكسجين بعد أداء تمرين رياضي مجهد، مثل سباق 400 م؟

التَّنفس، أو توقف القلب عن ضخ الدَّم.

يتأثر عشق الهيموجلوبين للأكسجين بكل من درجة الحموضة والحرارة

يتأثر نقل الأكسجين بالدَّم بعوامل مثل الحرارة ودرجة الحموضة. يتَّحد ثاني أكسيد الكربون الناتج عن عمليات الأيض بالأنسجة مع الماء، ليُشكِّل حمض الكربونيك (H_2CO_3). يتحلَّل حمض الكربونيك إلى أيون البيكربونات (HCO_3^-) وأيون الهيدروجين، لهذا يُقلِّل من درجة حموضة الدَّم وقاعديته. يحدث هذا التفاعل داخل خلايا الدَّم الحمراء، حيث يُقلِّل انخفاض درجة الحموضة عشق الهيموجلوبين للأكسجين، مُسببًا إطلاق الأكسجين من الهيموجلوبين بشكل سريع.

يُعرف تأثير درجة الحموضة على عشق الهيموجلوبين للأكسجين، **بانتقال بور Bohr shift**، وسببه ارتباط أيون الهيدروجين إلى الهيموجلوبين. يُوضَّح هذا في الرَّسم بإزاحة منحنى انحلال أوكسي هميوجلوبين إلى اليمين (الشكل 49–33 أ).



الشكل 49–32

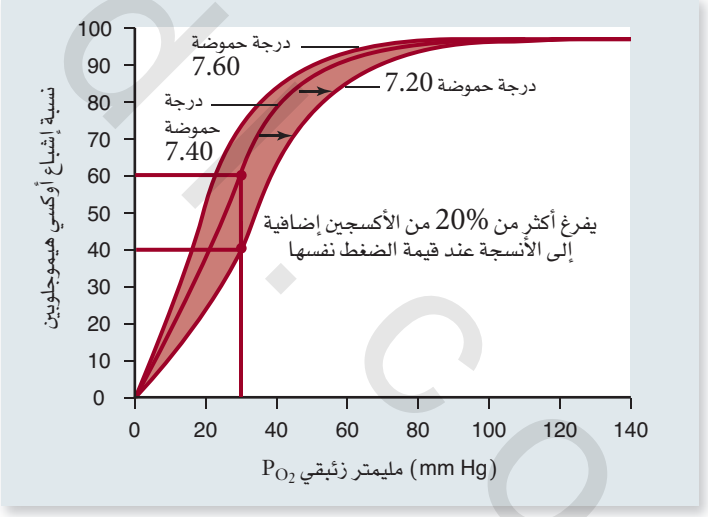
منحى انحلال أوكسي هيموجلوبين. يتَّحد الهيموجلوبين مع الأكسجين في الرِّئتين، وينتقل هذا الدَّم المحمل بالأكسجين عن طريق الشَّرايين إلى خلايا الجسم. بعد إزالة الأكسجين من الدَّم للقيام بالتَّنفس الخلوي، يدخل الدَّم إلى الأوردة مُحتويًا على كمية أقل من الأكسجين.

تملك زيادة الحرارة تأثيرًا مشابهًا في عشق الهيموجلوبين للأكسجين (الشكل 49–33 ب). لأنّ العضلات الهيكلية تُنتج ثاني أكسيد الكربون بشكل سريع خلال عملية التَّمرين، وتُنتج أيضًا العضلات النَّشطة الحرارة، فإنَّ الدَّم يفقد نسبة أكبر من الأكسجين المحمول خلال التَّمرين.

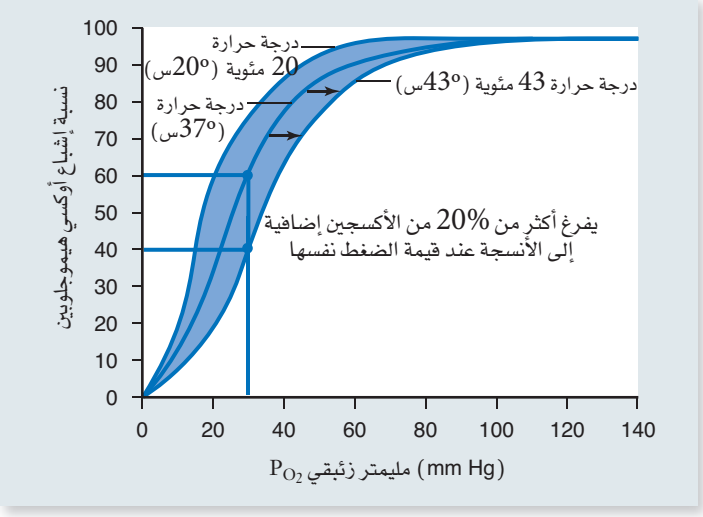
ينتقل ثاني أكسيد الكربون بشكل رئيس على هيئة أيون البيكربونات

يُنقل نحو 8% من ثاني أكسيد الكربون ذائبًا في بلازما الدَّم؛ وينقل 20% عن طريق الهيموجلوبين. وحيث إنَّ ثاني أكسيد الكربون يرتبط بجزيء البروتين في الهيموجلوبين، وليس بأيون الحديد في مجموعة الهيم، فإنه لا يتنافس مع الأكسجين؛ إلا أنه يُغيِّر في شكل الهيموجلوبين، مسببًا انخفاضًا في عشقه للأكسجين.

ينتشر ما بقي من ثاني أكسيد الكربون، الذي يشكِّل 72% إلى خلايا الدَّم، حيث يقوم أنزيم مجفف **حمض الكربونيك Carbonic anhydrase** بتحفيز ارتباط ثاني أكسيد الكربون مع الماء ليُشكِّل حمض الكربونيك COH. يتحلل هذا المركب في داخل خلايا الدم إلى أيون البيكربونات وأيونات الهيدروجين. يرتبط أيون الهيدروجين إلى الهيموجلوبين منزوع الأكسجين، ويخرج أيون البيكربونات خارج خلايا الدَّم الحمراء، أي إلى بلازما الدَّم، عن طريق ناقل ينقل جزيئًا واحدًا



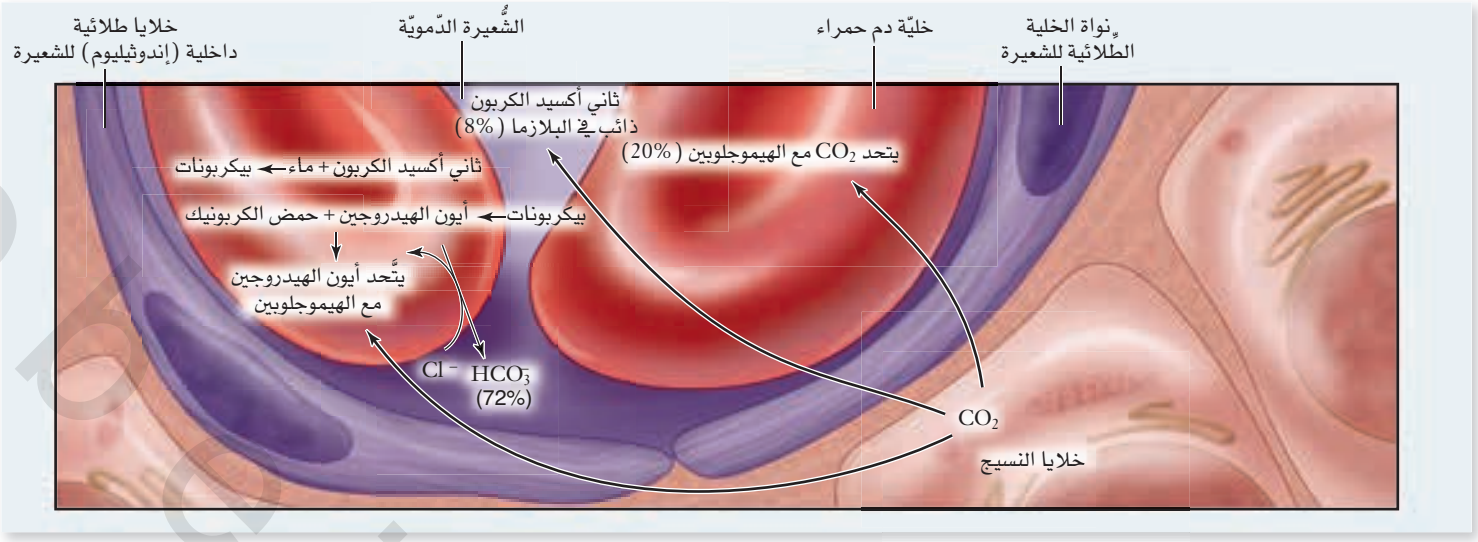
أ. الإزاحة بفعل درجة الحموضة



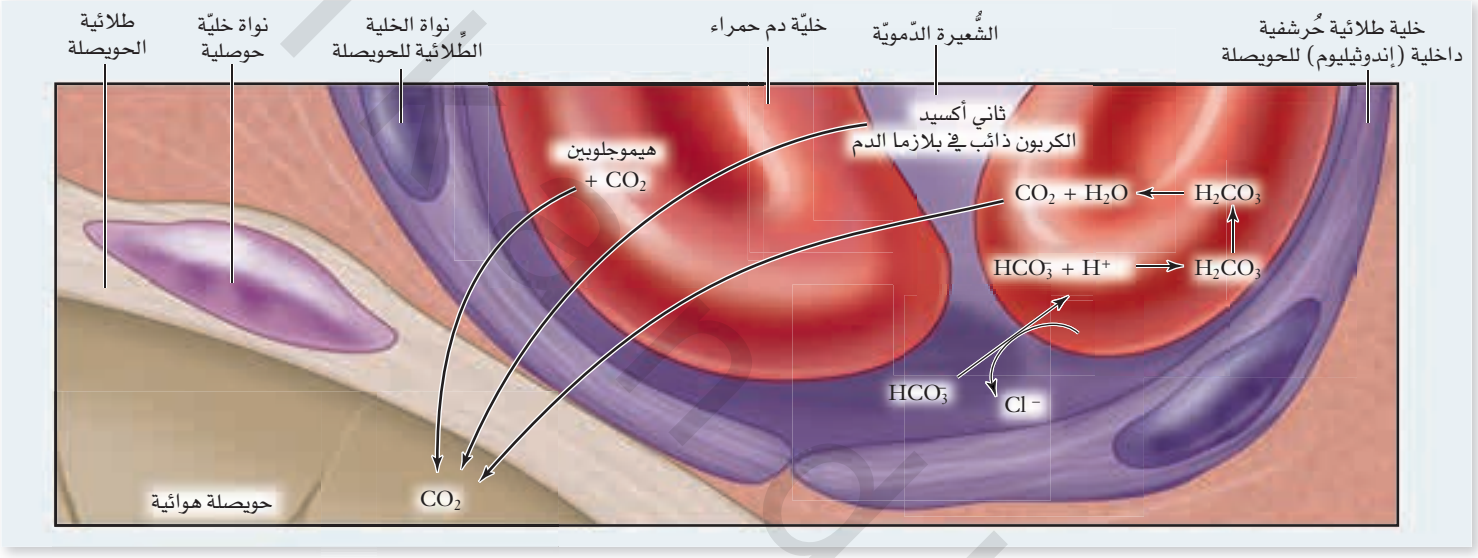
ب. الإزاحة بفعل درجة الحرارة

الشكل 49–33

تأثير درجة الحموضة والحرارة في منحى انحلال أوكسي هيموجلوبين. أ. انخفاض درجة الحموضة. (ب) ارتفاع درجة الحرارة يُزيح منحى انحلال أوكسي هيموجلوبين إلى اليمين، مُسهِّلًا انحلال الأكسجين. في هذا المثال، هذا الشيء يمكن ملاحظته، عندما تقل نسبة إشباع أوكسي هيموجلوبين من 60% إلى 40%، حيث يشير المثال هذا إلى أن الأكسجين المنفك إلى الأنسجة يكون أكثر بنسبة 20%.



أ.



ب.

الشكل 49–34

نقل ثاني أكسيد الكربون في الدَّم. أ. مرور ثاني أكسيد الكربون إلى الدم. ينتقل ثاني أكسيد الكربون بثلاث طرق، هي: الذوبان في بلازما الدم، أو الارتباط مع الجزيء البروتيني للهيموجلوبين، أو على شكل بيكربونات تتشكَّل في خلايا الدَّم الحمراء. إنَّ تفاعل ثاني أكسيد الكربون مع الماء ليُشكِّل حمض الكربونيك يُحفَّز بأنزيم يُدعى مجفف حمض الكربونيك الموجود في خلايا الدم الحمراء. ب. إزالة ثاني أكسيد الكربون من الدَّم. عند مرور الدَّم عبر الشُّعيرات الرِّئوية، تنعكس هذه التَّفاعلات، فينتج غاز ثاني أكسيد الكربون، الذي يخرج بعملية الزَّفير.

من الكلور لكلّ أيون من أيونات البيكربونات (يُسمّى هذا «انتقال الكلوريد»).

يزيلُ هذا التفاعل كمية كبيرة من ثاني أكسيد الكربون من بلازما الدَّم، مُحافظًا على فرق في التَّركيز الذي يسمح لكميات إضافية من ثاني أكسيد الكربون بالانتشار إلى بلازما الدم من الأنسجة المُحيطة (الشكل 49–34 أ). يؤدي تشكل H_2CO_3 دورًا مهمًّا في المحافظة على توازن الأحماض والقواعد في الدَّم؛ وتؤدي أيونات البيكربونات دورًا محلولًا مُنظِّمًا رئيسًا لدرجة الحموضة في بلازما الدَّم.

إنَّ انخفاض P_{CO2} للغازات داخل الحويصلات الهوائية في الرئتين يعمل على جعل تفاعل أنزيم مجفف حمض الكربونيك يسير في اتجاه معاكس، محولًا H_2CO_3 إلى ماء وثاني أكسيد الكربون (الشكل 49–34ب). ينتشر ثاني أكسيد الكربون خارج خلايا الدَّم الحمراء وإلى الحُويصلات الهوائية، مُغادرًا الجسم في عملية الزَّفير المقبلة.

هناك غازات ذائبة أخرى تنقل بالهيموجلوبين، أكثرها ملاحظة هو أكسيد النتريك Nitric oxide، الذي يؤدي دورًا مهمًّا في توسُّع الأوعية الدّمويّة. يرتبط أول أكسيد الكربون بقوة أكبر مع الهيموجلوبين مُقارنة مع الأكسجين، وهذا يُسبِّب الوفاة بالتَّسمم بأول أكسيد الكربون (الاختناق). يمتلك المصابون بالتَّسمم بأول أكسيد الكربون جلدًا أحمر فاتحًا بسبب ارتباط الهيموجلوبين مع أول أكسيد الكربون.

يرتبط الهيموجلوبين منزوع الأكسجين مع الأكسجين في الرئتين ليشكل أوكسي هيموجلوبين الذي يتفكَّك في الشُّعيرات الدّمويّة للأنسجة ليُطلق الأكسجين. ينتقل ثاني أكسيد الكربون في الدم بثلاث طرق: ذائبًا في بلازما الدم، أو مرتبطًا مع الهيموجلوبين، أو على شكل بيكربونات في بلازما الدَّم المُتشكِّلة عن طريق تفاعل يُحفَّز أنزيميًّا، ويحدث في خلايا الدَّم الحمراء.

49-1 الأجهزة الدورية في اللافقريات

يتناسب الجهاز الدّوريّ للمخلوقات متعددة الخلايا مع حجم المخلوق الحيّ، ودرجة تعقيده، وطريقة معيشته (الشكل 49-1).

- تمرر الإسفنجيات الماء من خلال قنوات، وتدوِّر اللاسعات الماء خلال التجويف المعدي الوعائي.
- الحيوانات الصغيرة تستخدم سوائل التَّجويف الجسمي لعملية التَّدوير.
- تمتلك الأجهزة المُغلقة سائلًا دوريًّا مميزًا محصورًا داخل الأوعية الدّمويّة، وينتقل في دوائر مغلقة.

49-2 الأجهزة الدورية في الفقريات

إنَّ زيادة الحجم والتعقيد تحتاج إلى مساحة سطح أكبر لتوصيل المواد الغذائية والأكسجين، والتخلص من الفضلات وثاني أكسيد الكربون.

- تمتلك الأسماك قلبًا خطيًا يحتوي حجرتي ضخ لزيادة فعالية مرور الدَّم من خلال الزَّعانف (الشكل 49-2).
- الدَّورة الرِّئوية تضخ الدم إلى الرئتين، أمّا الدّورة الجهازية فتضخ الدَّم إلى بقية الجسم.
- يمتلك قلب الضفدع أذينين يفصلان تدفق الدم إلى الرئتين والجسم، وبُطينًا واحدًا (الشكل 49-3).
- تمتلك الزَّواحف حاجزًا يفصل البُطين جزئيًّا، مُقللةً بذلك من اختلاط الدَّم المحمل بالأكسجين وغير المحمل بالأكسجين.
- تمتلك الثدييّات، والطُّيور، والتَّماسيح، بطينين (الشكل 49-4).

49-3 القلب رباعي الحجرات والأوعية الدّمويّة

يستخدم القلبُ رباعي الحجرات دورةً قلبية كاملة تحتوي على فترة راحة، ودورتين انقباضيتين.

- يُحافَظ على تدفُّق الدَّم عبر القلب في اتجاه واحد عن طريق صمامين يقعان بين الأذينين والبطينين (الشكل 49-5).
- خلال مرحلة الارتخاء القلبي، يسترخي البطينُ وينقبض الأذينان؛ خلال مرحلة الانقباض القلبي ينقبض البطينان.
- تنقل الشَّرايين والشُّرينات الدَّم المحمل بالأكسجين إلى الجسم، وتُرجع الأوردة والوريدات الدَّم غير المحمل بالأكسجين إلى القلب (الشكل 49-4).
- يبدأ الانقباض من العقدة الجيبية الأذينية (الشكل 49-7).

49-4 خصائص الأوعية الدّمويّة

تمتلك الأوعية الدّمويّة -ما عدا الشُّعيرات الدّمويّة- التَّركيب الأساسي نفسه.

- تتكون الشرايين والأوردة من طبقة من النسيج الطلائي، وألياف مرنة، وعضلات ملساء، وأنسجة ضامة (الشكل 49-8).
- تمتلك الشُّعيرات الدّمويّة طبقة واحدة فقط من النَّسيج الطلائي.
- تتحمل الشرايين والشُّرينات التَّغيرات في ضغط الدَّم، وتتحكم في تدفُّق الدم بسبب وجود الألياف المرنة في جدرانها.
- تبادلُ المواد في الشُّعيرات الدّمويّة سريعٌ (الشكل 49-9).
- تُسهِّل عودة الدَّم إلى القلب عن طريق الأوردة عن طريق انقباض العضلات الهيكلية ووجود صمامات تفتح في اتجاه واحد (الشكل 49-10).
- يخرج السائل من بلازما الدم خارج الشُّعيرات الدّمويّة، ثم يعود عن طريق الخاصية الأسموزية والجهاز اللمفاوي المنفصل (الشكل 49-11).
- يتحرك اللِّيمف من خلال الأوعية اللِّيمفاوية إلى العقد والأعضاء اللِّيمفاوية، ويعود إلى القلب عن طريق الأوردة تحت التَّرقوية.

49-5 تنظيم تدفُّق الدم وضغطه

يتم تنظيم تدفُّق الدَّم وضغطه عن طريق الجهاز العصبي الذَّاتي (الشكل 49-14).

- يزيدُ نورإبينيفرين، المُفرز من الأعصاب الودية، مُعدَّلُ ضربات القلب؛ أما الأستيل كولين، المفرز من الأعصاب شبه الودية، فيُقلِّل من مُعدَّل ضربات القلب.
- الناتج القلبي، حاصل ضرب معدل ضربات القلب في وحدة من الزمن في حجم الضربة يزيد مع الإجهاد.
- تتم السيطرة على ضغط الدَّم الشِّرياني عن طريق مُستقبلات الضّغط الموجودة في القوس الأبهري، والشرايين السُّباتية.
- يُنَظَّمُ حجمُ الدَّم عن طريق هرمونات.

49-6 أجزاء الدَّم (مكونات الدم)

الدَّمُ نسيجٌ ضامٌّ مُكوَّنٌ من سائل خلوي، وبلازما، وعناصر أُخرى مُكوِّنة تضم الخلايا وأجزاء من الخلايا (الشكل 49-16).

- تحتوي البلازما على 92% ماء، إضافة إلى المواد الغذائية، وفضلات، وهرمونات، وأيونات، وبروتينات (الشكل 49-15).
- تشمل خلايا الدَّم: خلايا الدَّم الحمراء، وخلايا الدَّم البيضاء، والصفائح الدّمويّة.
- خلايا الدَّم تنشأ من خلايا جذعية مُتعددة القدرات في نخاع العظم عن طريق عملية تُسمّى تكوُّنَ الدَّم (الشكل 49-16).
- تحتوي خلايا الدَّم الحمراء على الهيموجلوبين لنقل الأكسجين.
- تُشكِّل خلايا الدَّم البيضاء جزءًا من جهاز المناعة.
- تُنتج الصفائح الدّمويّة الخثرات الدّمويّة (الجلطة الدّمويّة) (الشكل 49-16).

49-7 تبادُل الغازات عبر السطوح التَّنفسية

إحدى الوظائف الرَّئيسة للجهاز الدّوريّ الحصولُ على الغازات وتوزيعها وإزالتها لتدعم النَّشاط الأيضي.

- يتضمن تبادُل الغازات انتشارها عبر الأنسجة الرَّطبة.
- الانتشار عملية لا تحتاج إلى طاقة، ومعدل الانتشار يقاس بقانون (فِكْ) للانتشار (صفحة 1000).

49-8 الخياشيم، والتَّنفس الجلدي، وأجهزة القصبات الهوائية

زاد التَّطور من انتشار الغازات لأقصى حدوده في الخياشيمَ والرِّئتين (الشكل 49-19).

- زادت الخياشيم مساحة سطح التَّنفس لتبادُل الغازات.
- في الأسماك العظمية، زاد الانتشار إلى حده الأقصى عن طريق تبادُل التَّيار المُتعاكس (الشكل 49-20 و 49-21).
- الكثير من البرمائيات تستخدم التَّنفس الجلدي لتبادُل الغازات.
- تمتلك الحشرات قصيبات تنقل الأكسجين مباشرة إلى الخلايا.

49-9 الرئتان

حلّت الرئتان بدلًا من الخياشيم في المخلوقات الحية التي تعيش على اليابسة بسبب الحاجة إلى تراكيب مدعومة، وبسبب تبخر الماء بسرعة.

- تُمرر الرئتان الهواءَ عبر ممرات متشعبة أنبوبية لتقلِّل من تبخر الماء (الشكل 49-25).
- تحدث تهوية الرِّئتين بطريقة الضّغط الموجب والضغط السالب (الشكل 49-28).
- مساحة سطح الرِّئتين كبيرة بسبب وجود أعداد كبيرة من الحويصلات الهوائية، مُحاطة بشبكة كثيفة من الشُّعيرات الدّمويّة (الشكل 49-25).
- يُعَدُّ الجهازُ التّنفسيّ في الطُّيور فعالًا جدًا (الشكل 49-26).

49-10 تراكيب التَّهوية وآلياتها

يعتمد تبادل الغازات على فرق الضغط وتهوية الرئتين.

- يدفع فرق الضّغط الجزئي للغازات عملية التَّبادل للغازات (الشكل 49-27).
- انقباضُ عضلات الحجاب الحاجز وعضلات بين الأضلاع الخارجية، الذي يحدث ضغطًا سالبًا هو السببُ في تهئة الرئتين (الشكل 49-28).
- تهوية الرِّئة تحت تحكُّم الجهاز العصبي (الشكل 49-29).

49-11 نقل الغازات في سوائل الجسم

تعتمد كمية الأكسجين في الدَّم على الضّغط الجزئي للأكسجين. إنَّ قلة ذائبية الأكسجين في الدَّم تحتاج إلى وجود نواقل للأكسجين.

- يزيد الهيموجلوبين قدرة الدَّم على نقل الأكسجين، ويزوِّد الجسم باحتياطي من الأكسجين (الشكل 49-32).
- كلما قلت درجة الحموضة والقاعدية، وزادت درجة الحرارة، قلّ عشق الهيموجلوبين للأكسجين (الشكل 49-33).
- ينتقل ثاني أكسيد الكربون بشكل رئيس على هيئة أيونات البيكربونات (الشكل 49-34).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. أنت تمتلك مجموعة من الصبغات التي يمكن أن تُضاف إلى الدَّم، وتمتلك أيضًا جهازًا لقياس هذه الصبغات في الجسم. إذا تمَّ حقن صبغة حمراء إلى الدَّورة الجهازيـــة وصبغة صفراء إلى الدَّورة الرِّئوية، في أي من المخلوقات الآتية يمكن أن تختلط هذه الصبغات لتُشكِّل لونًا برتقاليًّا؟
   أ. الطُّيور. ب. الثَّدييات.
   جـ. البرمائيات. د. التَّماسيح.
2. من ميزات الجهاز الدّوريّ المُغلق كلٌّ مما يأتي ما عدا:
   أ. فصل السائل الدّوريّ (الدم) عن السائل خارج الخلوي.
   ب. نقل الأكسجين.
   جـ. توصيل فعّال إلى مناطق خاصة من الجسم.
   د. زيادة حجم الجسم وتعقيده.
3. يقيس ECG (تخطيط القلب الكهربائي):
   أ. التَّغيُّرات في فرق الجهد الكهربائي خلال الدّورة القلبية.
   ب. تركيز الكالسيوم في البُطينين في حالة الاسترخاء.
   جـ. قوة انقباض الأذينين خلال مرحلة الانقباض.
   د. كمية الدَّم التي تُضخ خلال دورة الانقباض.
4. الانقباض مهم وحيوي لعمل القلب، ويبدأ في القلب نتيجة:
   أ. تنشيط العقدة الأذينية – البطينية.
   ب. تنشيط العُقدة الجيبية الأذينية (SA).
   جـ. فتح قنوات البوتاسيوم الحسّاسة للتغيُّر في فرق الجهد.
   د. فتح الصمامات نصف القمرية.
5. التَّسلسل الصحيح للأحداث في الدَّورة الدّمويّة هو:
   أ. القلب، الشرايين، الشُّرينات، الشُّعيرات الدّمويّة، الوريـدات اللِّيمف، القلب.
   ب. القلب، الشرايين، الشُّرينات، الشُّعيرات الدّمويّة، الأوردة الوريدات، القلب.
   جـ. القلب، الشرايين، الشُّرينات، الشُّعيرات الدّمويّة، الوريدات الأوردة، القلب.
   د. القلب، الشُّرينات، الشرايين، الشُّعيرات الدّمويّة، الوريـدات الأوردة، القلب.
6. إحدى هذه الجمل غير صحيحة:
   أ. تحمل الشرايين الدم المؤكسد فقط.
   ب. تمتلك الشرايين والأوردة طبقة من العضلات الملساء.
   جـ. الشرايين والأوردة تتفرع إلى شبكة شعيرات دموية.
   د. العاصرات قبل الشعيرات الدّمويّة تُنظم تدفق الدَّم خلال الشُّعيرات الدّمويّة.
7. يشبه الجهاز الليمفاوي الجهاز الدّوريّ من حيث إنَّ الاثنين:
   أ. لهما عقد تعمل على ترشيح مسببات المرض.
   ب. لهما شبكة من الشرايين.
   جـ. لهما شعيرات دموية.
   د. نظامان مغلقان.
8. واحد من التَّراكيب الآتية لا يمر فيه جزيء من ثاني أكسيد الكربون المتولد في العضلة القلبية للبطين الأيسر قبل خروجه من الجسم:
   أ. الأذين الأيمن. ب. البطين الأيمن.
   جـ. الأذين الأيسر. د. البطين الأيسر.
9. في قلب الفقريات، ينقبض الأذينان من الأعلى، وينقبض البُطينان من الأسفل (القاع). كيف يتم ذلك؟
   أ. تنتشر إزالة الاستقطاب من العقدة الجيبية الأذينية عبر الأذينين من الأعلى، أما في العقدة الأذينية–البطينية، فإنّ إزالة الاستقطاب تنتشر منها إلى قاع البطينين قبل أن تنتشر عبر النسيج البطيني.
   ب. تبدأ إزالة الاستقطاب من العقدة الجيبية الأذينية عن طريق أعصاب حركية هابطة من الدماغ، أما إزالة الاستقطاب في العقدة الأذينية – البطينية فتبدأ من أعصاب حركية صاعدة من النُّخاع الشوكي.
   جـ. تحمل الجاذبية إزالة الاستقطاب من العقدة الجيبية الأذينية إلى الأسفل من القلب، في حين يقوم انقباض الحجاب الحاجز بإجبار إزالة الاستقطاب على الحركة من العقدة الأذينية البطينية من قاع القلب إلى الأعلى.
   د. هذه المقولة غير صحيحة؛ فكلاهما ينقبضان من القاع.
10. عند أخذ نفس عميق، تندفع المعدة إلى الأمام بسبب:
   أ. ابتلاع الهواء يزيد من حجم التجويف الصدري.
   ب. يجب على المعدة عدم التحرك إلى الأمام عند أخذ نَفَسٍ عميق، وذلك لزيادة حجم التجويف الصدري، وليس البطني.
   جـ. انقباض عضلات البطن يدفع المعدة إلى الأمام، مولدًا ضغطًا سالبًا في الرئتين.
   د. عندما تنقبض عضلات الحجاب الحاجز، فإنها تتحرك إلى الأسفل دافعةً التَّجويف البطني إلى الأمام.
11. إذا امتنعت عن التَّنفس مدة طويلة من الزَّمن، فإنَّ مستوى ثاني أكسيد الكربون في الجسم _____، ودرجة حموضة سوائل الجسم _____.
   أ. تزيد، تزيد. ب. تقل، تزيد.
   جـ. تزيد، تقل. د. تقل، تقل.
12. الازدواج بين التَّركيب والوظيفة غير الصحيح هو:
   أ. خلايا الدم الحمراء: نقل الأكسجين.
   ب. الصفائح الدّمويّة: تخثر الدَّم.
   جـ. بلازما الدَّم: نقل الفضلات.
   د. كلّ ما سبق صحيح.
13. إن الزيادة في فعالية تبادل الغازات في الفقريات سببها وجود الآليات الآتية ما عدا:
   أ. التَّنفس الجلدي.
   ب. تدفُّق الهواء في اتجاه واحد.
   جـ. تدفق التيار العرضي.
   د. وجود الحلقات الغضروفية في القصبة الهوائية.
14. الطريقة الرّئيسة التي يُنقل بها ثاني أكسيد الكربون إلى الرئتين هي:
   أ. الذوبان في بلازما الدّم.
   ب. الارتباط بالهيموجلوبين.
   جـ. الانتقال على شكل أول أكسيد الكربون.
   د. الانتقال على شكل بيكربونات.

أسئلة تحـدٍّ

1. لدى الإنسان عدد من الآليات التي تساعده في المُحافظة على ضغط الدَّم، وخاصة عندما ينخفض بشكل كبير. وضِّح كيف تعمل الكلية وجهاز الغدد الصماء في المحافظة على ضغط الدم.
2. وضِّح لماذا يستطيع الطائر الدّوريّ الطيران فوق قمم الجبال على ارتفاع أكثر من 6.000 م، لكن فأرًا بالحجم نفسه يموت من نقص الأكسجين على هذا الارتفاع.
3. عادت زميلتك توًّا من سباق 5 كم، وهي تتنفس بسرعة، وتتصبب عرقًا. في بداية السباق استهلك جسمها الكثير من الجلوكوز، وأطلق الكثير من ثاني أكسيد الكربون مقارنة بالجلوكوز وبثاني أكسيد الكربون، عندما كانت في حالة راحة. كيف يتعامل الجسم مع هذه الزِّيادة في ثاني أكسيد الكربون خلال التَّمرين؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 50

درجة الحرارة والتّنظيم الأسموزيّ والجهاز البوليّ

Temperature, Osmotic Regulation, and the Urinary System

موجز المفاهيم

1-50 تنظيم درجة حرارة الجسم

- Q_{10} هو مقياس الحساسية للحرارة.
- تُحدَّد درجة الحرارة بعوامل داخليّة وخارجية.
- تُقسَّم المخلوقات الحية اعتمادًا على مصدر الحرارة.
- تُنظِّم المخلوقاتُ خارجية الحرارة درجةَ حرارة جسمها بالسُّلوك.
- المخلوقات داخليّة الحرارة تنتج حرارة أيضية داخليّة للمُحافظة على درجة حرارة الجسم، أو للتخلص منها.
- في الثّدييّات، يتحكم تحت المهاد في التّنظيم الحراري.

2-50 المولارية الأسموزيّة والتّوازن الأسموزيّ

- الضّغطُ الأسموزيّ مقياسُ فرق التّركيز.
- المخلوقات المُتطابقة مَعَ بيئتها أسموزيًّا تعيش في بيئات بحرية.
- المخلوقات المُنظِّمة للأسموزية تتحكم في المولارية الأسموزيّة داخليًّا.

3-50 الأعضاء المُنظِّمة للأسموزية

- تستخدم اللافقريات خلايا وأنيبيبات خاصة.
- تمتلك الحشرات جهاز تنظيم أسموزيًّا فريدًا.
- تقوم كِلية الفقريّات بعمليات التّرشيح، ومن ثم إعادة الامتصاص.

4-50 تطور كِلية الفقريّات

- الأسماك التي تعيش في الماء العذب يجب أن تُحافظ على تركيز الأيونات المُذابة، وتتخلص من الماء الزائد للخارج.
- على الأسماك العظمية التي تعيش في مياه البحر المحافظة على الماء وإخراج المواد الإلكتروليتية الزائدة.
- تضخُّ الأسماك الغضروفية المواد الإلكتروليتية إلى الخارج، وتمتص البولينا، وتحتفظ بها.
- تمتلك البرمائيات والزّواحف تكيُّفات أسموزية لبيئتها.
- تستطيع الثّدييّات والطّيور طرح بول مُركز، وتُحافظ على الماء.

5-50 الفضلات النيتروجينية: الأمونيا، واليوريا (البولينا)، وحمض اليوريك (البوليك)

- الأمونيا مُركب سام يجب التّخلص منه بسرعة.

مقدّمة

في يوم شتاء بارد، تكون درجة الحرارة في كثير من المناطق مُقاربة لدرجة التّجمد. وعند مغادرتك المنزل، فإنَّ درجة حرارة جسمك لا تنخفض بشكل مُباشر. يعود السبب في ذلك إلى قدرتك على إنتاج حرارة من الدّاخل، وإلى امتلاكِك أيضًا مُنظِّم حرارة في الدِّماغ يعمل وفق درجة حرارة مُحدَّدة مُسبقًا. إضافة إلى ذلك، فإنَّ مُعظمَ وزن الجسم ماءٌ، وأنت توجد في بيئة جافة بالمُقارنةً مَعَ تركيب جسمك. تستطيع المُحافظة على ذلك بسبب امتلاكك آليات مُحكمة ودقيقة تُساعدك في الحفاظ على الماء، وتنظيم القوة الأسموزيّة لدمك، والسوائل بين الْخلويّة. إنَّ تنظيم الحرارة الدَّاخليّة، وتنظيم السّائل الدَّاخلي ومكوناته، تُعَدُّ أمثلة على الاتزان الدَّاخلي، وهي قدرة المخلوقات الحيّة في المُحافظة على الظروف الدَّاخليّة ضمن المدى الأمثل. في هذا الفصل، سوف نُناقش هذين النَّوعين من التّنظيم. تمتلك الحيوانات عددًا من التّكيّفات لتساعدها على تنظيم درجة الحرارة، من ضمنها السُّلوك الحيواني مثل ما يفعله الفيل في الصورة. سنصف أيضًا أجهزة التّنظيم الأسموزيّ لعدد من الحيوانات، ومن ضمنها الجهاز البوليّ في الثّدييّات. هذه الأجهزة تُحافظ على الماء والتّوازن الأيوني للسوائل في الجسم.

- البولينا وحمض البوليك أقل سُمِّيَّة، لكن لهما ذائبية مُختلفة.

6-50 الْكلية في الثّدييّات

- النيفرون (الوحدة الأنبوبية الكلوية) هي وحدة الترشيح في الْكِلية.
- الماء، وبعض المواد الغذائية، وبعض الأيونات يُعاد امتصاصها؛ جزيئات أُخرى يتمُّ إفرازها.
- التَّخلص من المواد السّامة والأيونات الزائدة يُحافظ على الاتزان الدَّاخلي.
- كل جزء من الوحدة الأنبوبية الكلوية في الثّدييّات ينجز وظيفة نقل خاصة.

7-50 السَّيطرة الهرمونية للتَّنظيم الأسموزيّ

- الهرمون المانع لإدرار البول يُحافظ على الماء.
- تتحكم هرمونات الألدوستيرون والعامل الأُذيني المُدر للصوديوم في تركيز أيونات الصوديوم.

1-50 تنظيم درجة حرارة الجسم

تُعدّ درجة الحرارة من أهم مظاهر البيئة التي تواجهها المخلوقات الحية. وكما سنرى، فإنَّ بعض المخلوقات الحية تمتلك درجة حرارة جسم تتطابق مَعَ درجة حرارة البيئة وبعض آخر من هذه المخلوقات تُنظِّم درجة حرارة أجسامها. في البداية، دعنا نتكلم عن أهمية درجة الحرارة.

Q_{10} هو مقياس الحساسية للحرارة

إنَّ مُعدل أي تفاعل كيميائي يتأثر بدرجة الحرارة؛ حيث يزيد هذا المُعدل بزيادة درجة الحرارة، ويقل بنقصانها. بالنِّسبة إلى التَّفاعلات التي تُحفَّز بالأنزيمات فإنها تُبدي الشيء نفسه، إضافة إلى أنَّ الأنزيمات نفسها أيضًا تتأثر بالحرارة.

يُمكن التَّعبير عن هذا الاعتماد الحراري كميًّا عن طريق دراسة مُعدَّل التَّفاعل على درجتي حرارة مُختلفتين. إنَّ النِّسبة بين هذين المُعدَّلين على هاتين الدَّرجتين من الحرارة اللتين تختلفان بمقدار 10°س تُسمّى Q_{10} لهذا الأنزيم:

$$Q_{10} = R_{T+10}/R_T$$

تتراوح قيمة Q_{10} لمُعظم الأنزيمات حول 2، وذلك يعني أنّه كلما زادت درجة الحرارة بمقدار 10 درجات، فإنَّ مُعدَّل التَّفاعل يتضاعف. من الواضِّح أنَّ هذا لا يستمر إلى ما لانهاية، حيث تؤثر درجات الحرارة العالية في تركيب الأنزيم، وتجعله غير فعّال.

يُمكن تطبيق مفهوم Q_{10} على مُعظم عمليات الأيض في الجسم. تبقى المُعادلة في هذه الحالة مُشابهة لما سبق، ولكن بدلًا من حساب مُعدَّل التَّفاعل لتفاعل واحد، يحسب مُعدَّل التَّفاعل لكلّ عمليات الأيض. عندما يتمُّ حساب ذلك، وجد أن مُعظم المخلوقات الحية تمتلك Q_{10} لمُعدَّلات الأيض يتراوح بين 2 إلى 3. هذه المُلاحظة تدل على أنَّ التأثير الحراري عادةً ما يكون على الأنزيمات التي تدخل في عمليات الأيض.

في الحالات النادرة – مثلًا، بعض اللافقريات التي تعيش في المناطق القريبة من الشاطئ يكون Q_{10} قريبًا من 1. وهذا يعني أنَّ مُعدَّلات الأيض لا تتغير بتغيُّر درجة الحرارة. في حالة هذه اللافقريات، فهي تتعرض إلى تذبذب كبير في درجات الحرارة خلال عملية طوفانها المُتعاقب، حيث تُغمر بالماء البارد، ومن ثم تتعرض إلى أشعة الشمس المُباشرة، والهواء ذي درجة الحرارة العالية. تكيَّفت هذه المخلوقات الحية لتتعامل مَعَ هذا التَّذبذب الكبير في درجة الحرارة، من خلال تطوير أنزيمات مُختلفة لمسار أيضي واحد، بحيث تمتلك هذه الأنزيمات درجات حرارة مثالية مُتباينة. وهذا يسمح لأنزيم ما أن يُعوِّض أنزيمات أُخرى قلَّ نشاطها عند درجة حرارةٍ مُعينة.

تُحدّد درجة الحرارة بعوامل داخليّة وخارجية

تتأثر درجة حرارة الجسم بعدد كبير من المُتغيرات. هذه المُتغيرات تضم عوامل داخليّة وخارجية، وسلوكية أيضًا. كما تتذكَّر من (الفصل الـ 7)، فإنَّ القانون الثاني للدِّيناميكا الحرارية يُشير إلى أنَّه لا يوجد تحوُّل للطّاقة فعّال 100%. ولهذا، فإنَّ التفاعلات التي تُشكِّل الأيض تُنتج حرارة بشكل مستمر بسبب عدم الكفاءة هذه. هذه الحرارة يجب أن تنتشر وتُشتَّت، أو أن تُستخدم لرفع درجة حرارة الجسم.

بشكل عام، فإنَّ مُعدَّل الأيض ودرجة حرارة الجسم على درجة كبيرة من التَّداخل. فمثلًا، لا يسمح انخفاض درجة حرارة الجسم بمُعدَّل أيض عالٍ بسبب اعتماد الأنزيمات في عملها على درجة الحرارة، كما ذُكِر سابقًا. بالعكس من ذلك، فإنَّ ارتفاع مُعدَّلات الأيض يُسبِّب ارتفاعًا غير مقبول في درجة حرارة الجسم، وهذا يحتاج إلى تبريد.

في الوقت نفسه، تؤدي درجات الحرارة الخارجية دورًا. فمثلًا، تخيَّل بيئة باردة جدًا تتسبَّب في فقدان حرارة كبيرة من الجسم. في حالة انخفاض درجة حرارة الجسم، من الصَّعب توليد حرارة أيضيَّة لرفع درجة حرارته.

لهذا، يجب على المخلوقات الحية التَّعامُل مَعَ العوامل الخارجية والدَّاخليّة التي لها علاقة بدرجة حرارة الجسم، وبعمليات الأيض، والبيئة. إنَّ أبسط وأدقّ نموذج لدرجة حرارة الجسم، هو:

درجة حرارة الجسم = الحرارة الناتجة + (الحرارة المُكتسبة – الحرارة المفقودة).

يمكن تبسيط هذه المعادلة أكثر إلى:

درجة حرارة الجسم = الحرارة الناتجة + الحرارة المنقولة.

لاحظ أنَّ الحرارة المنقولة يمكن أن تكون موجبة أو سالبة، أي إنها تُستخدم للتَّسخين أو للتبريد.

هناك أربع آليات لنقل الحرارة ذات علاقة بالأنظمة البيولوجية، هي: الإشعاع، والتَّوصيل والحمل، والتبخير (الشكل 50-1).

- **الإشعاع Radiation**. انتقال الحرارة عن طريق الإشعاع الكهرومغناطيسي، مثل انتقال الحرارة من الشمس، دون الحاجة إلى الاتصال المُباشر. تنتقل الحرارة من الأجسام الساخنة إلى الأجسام الباردة عن طريق الإشعاع.
- **التَّوصيل Conduction**. يُسمّى انتقال الحرارة المُباشر بين جسمين التَّوصيل. وهو يعني حرفيًّا انتقالًا مباشرًا للطاقة الحركية بين جزيئات جسمين على اتصال مَعَ بعضهما. تنتقل الحرارة من الأجسام الساخنة إلى الأجسام الباردة.
- **الحمل Convection**. نقل الحرارة من خلال حركة الغازات أو السوائل. هذه الحركة يمكن أن يكون سببها خارجيًّا (الرِّياح) أو بسبب اختلاف الكثافة التي لها علاقة بالسخونة والبرودة- مثلًا، الهواء الدافئ له كثافة أقل، ويرتفع إلى أعلى؛ وينطبق الشيء نفسه على الماء.
- **التبخير Evaporation**. مُعظم المواد تمتلك درجة حرارة تتبخر عندها، أي كمية الطّاقة التي تحتاج إليها لتتحوَّل من الحالة السائلة إلى الحالة الغازية. مثلما درسنا في (الفصل الـ 2)، فإنّ الماء، يمتلك حرارة تبخُّر عالية، تستخدمها حيوانات كثيرة مصدرًا لتبريد أجسامها بسبب هذه الخاصية.

عوامل أُخرى

يعتمد انتقال الحرارة بالطُّرق السابقة على عدد من العوامل التي تُؤثر في هذه العمليات الفيزيائية. تتضمَّن هذه العوامل مساحة السّطح، والاختلاف في درجة حرارة الجسم، والحرارة النَّوعية للتوصيل. وبأخذ هذه العوامل بالتَّرتيب، فإنه كلما زادت مساحة السّطح بالنسبة إلى الحجم الكلي للمخلوق، زاد التّوصيل الحراري. ولهذا، تمتلك المخلوقات الحية الصغيرة مساحة سطح كبيرة نسبيًّا مقارنة مَعَ كتلتها، ومن ثم تفقد وتكتسب الحرارة بشكل أكبر من البيئة المُحيطة بها وإليها. هذا يمكن أن يتأثر، ولو بدرجة قليلة بتغيُّر وضع الجسم، وسحب الأطراف أو مدّها.

إن اختلاف درجة الحرارة مهم أيضًا؛ فكلما زاد الفرق بين درجة حرارة البيئة ودرجة حرارة الجسم، انتقلت الحرارة بشكل أكبر. وكلما اقتربت درجة حرارة الحيوان من درجة حرارة البيئة، فقد الحيوان أو اكتسب حرارة أقل.

openkan.com

أخيرًا، فإنَّ الحيوانات التي تمتلك توصيلًا حراريًّا عاليًا، تكون درجة حرارة جسمها قريبة من درجة البيئة المُحيطة بها. أمّا الحيوانات التي تُنظِّم درجة حرارتها، فإنَّ تغليف الجسم بمادة لها توصيل حراري منخفض يُعَدُّ ذا فائدة: حيثُ تعمل بوصفها عازلًا. المواد العازلة التي لها هذه الخصائص هي: الرِّيش، والفرو، ودهن الحوت. أمّا الحيوانات التي تُنظِّم درجة حرارتها عن طريق السلوك، فإنَّ التَّوصيل الحراري العالي لديها يستطيع زيادة نقل الحرارة إلى الحد الأقصى.

تُقسَّم المخلوقات الحية اعتمادًا على مصدر الحرارة

منذ سنوات عدة، قَسّم علماء وظائف الأعضاء الحيوانات إلى حيوانات قادرة على المُحافظة على درجة حرارة أجسامها ثابتة، وأخرى قادرة على تغيير درجة حرارة جسمها بحسب البيئة المُحيطة بها. الحيوانات التي تُنظِّم درجة حرارة جسمها حول نقطة مُعينة سُميَّت حيوانات داخليّة الحرارة *Homeotherms*. في حين تُسمى الحيوانات التي تسمح بتغيُّر درجة حرارة جسمها لتتطابق مَعَ البيئة المُحيطة حيوانات مُتغيرة الحرارة *Poikilotherms*.

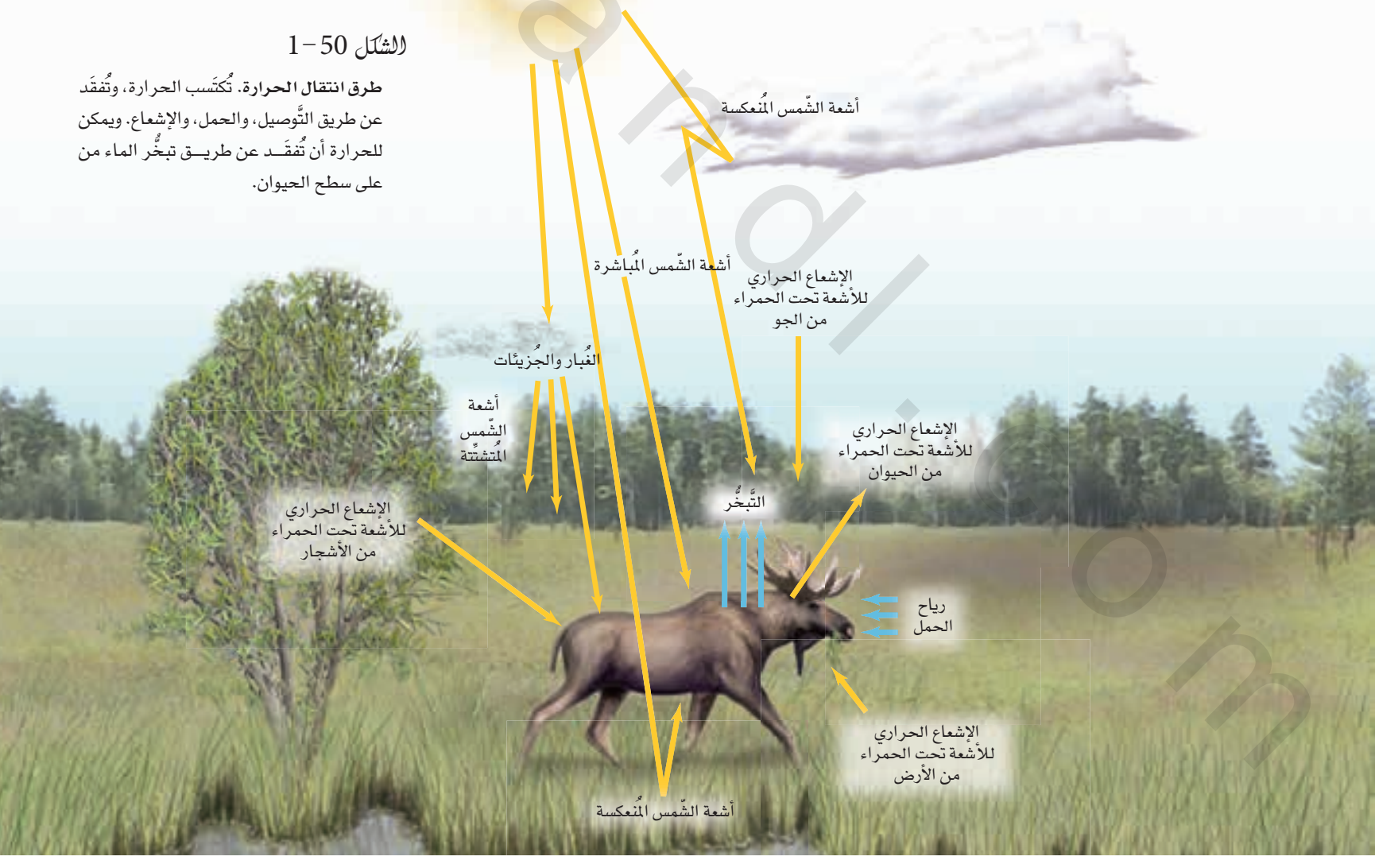
ولأنَّ المخلوقات داخليّة الحرارة تُحاول المُحافظة على درجة حرارة جسمها فوق درجة حرارة البيئة المُحيطة، فإنها تُسمّى ذوات «الدَّم الحار»، وتُسمّى الحيوانات مُتغيرة الحرارة ذوات «الدَّم البارد». إنَّ المُشكلة في هذه التَّسمية هي أنَّ الحيوانات مُتغيرة الحرارة في بيئة مُستقرة من ناحية درجة الحرارة (مثلًا، أنواع عدة من أسماك أعماق البحار) تمتلك ثباتًا في درجة حرارة جسمها أكثر من الحيوانات داخليّة الحرارة.

قادت هذه المُحدِّدات لهذا التَّصنيف الثُّنائي، اعتمادًا على تنظيم درجة الحرارة، إلى رؤية جديدة اعتمادًا على كيفية توليد حرارة الجسم. فالحيوانات التي تستخدم عمليات الأيض لتولِّد حرارة الجسم، وتحافظ عليها فوق درجة حرارة البيئة المُحيطة بها سُميَّت حيوانات **داخليّة الحرارة Endotherm**. أما الحيوانات التي تمتلك مُعدَّل أيض قليلًا نسبيًّا، ولا تستخدم عمليات الأيض لإنتاج الحرارة، وتمتلك درجة حرارة جسم مُتطابقة مَعَ البيئة المُحيطة، فتُسمّى **حيوانات خارجية الحرارة Ectotherm**. تمتلك الحيوانات داخليّة الحرارة توصيلًا حراريًّا مُنخفضًا بسبب آليات العزل التي تمتلكها، أما الحيوانات خارجية الحرارة فتمتلك توصيلًا حراريًّا عاليًا، وتفتقر إلى العزل.

يُمثل هذان المُصطلحان النهايتين المثاليتين لطيف التّنظيم الحراري الفسيولوجي وللتَّكيُّفات. إنَّ كثيرًا من الحيوانات تقع بين هاتين النِّهايتين، ويمكن اعتبارها حيوانات **متباينة الحرارة Heterotherms**. إنها مسألة حكم كيف يُصنَّف حيوان مُعيَّن إذا امتلك خصائص من كلتا المجموعتين.

تُنظِّم المخلوقات خارجية الحرارة درجة حرارة جسمها بالسّلوك

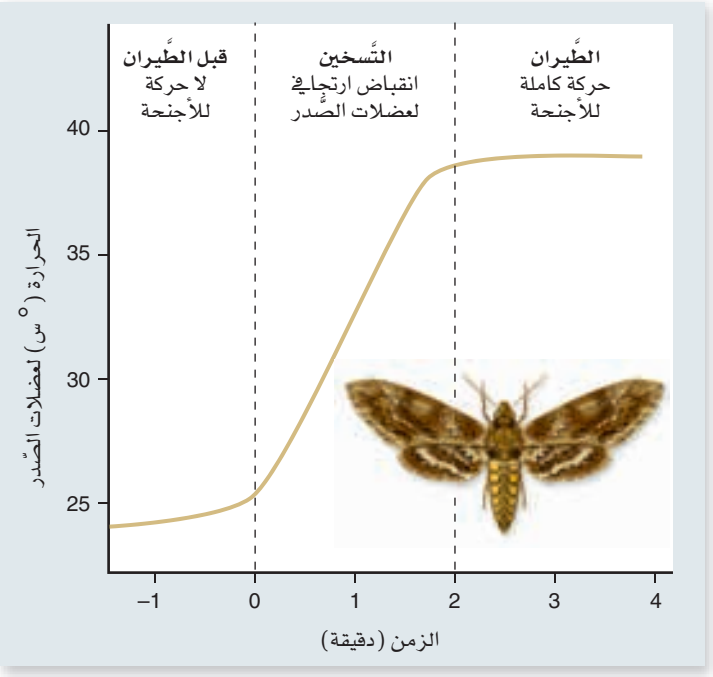
على الرغم من أنَّ المخلوقات الحية خارجية الحرارة تمتلك مُعدلات أيضية مُنخفضة، فإنها قادرة على تنظيم درجة حرارة جسمها من خلال السّلوك. تستخدم مُعظم اللافقريات السّلوك لتُعدِّل درجة



الشكل 50-1

طرق انتقال الحرارة. تُكتَسب الحرارة، وتُفقَد عن طريق التَّوصيل، والحمل، والإشعاع. ويمكن للحرارة أن تُفقَد عن طريق تبخُّر الماء من على سطح الحيوان.

openkandil.com



الشكل 50–2

التّنظيم الحراري في الحشرات. بعض الحشرات، مثل العث المجنح، تعمل على انقباض عضلات الصّدر لتسخّن جسمها (الإحماء) من أجل الطَّيران.

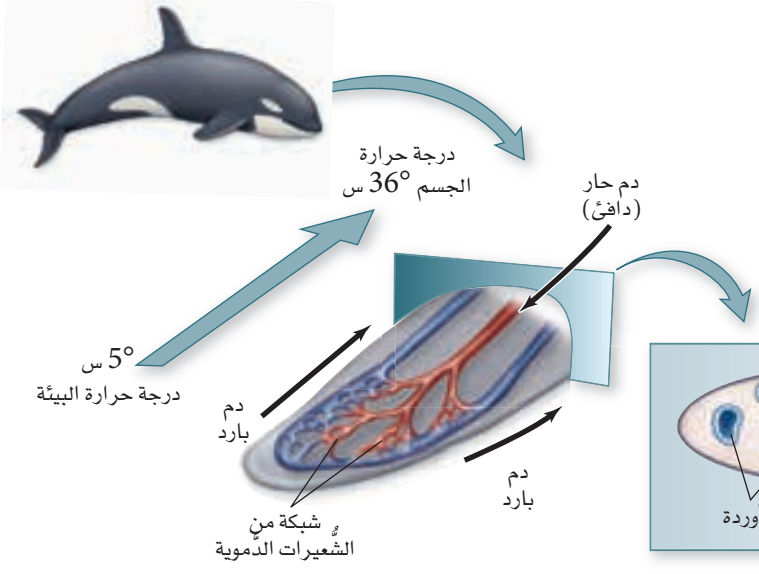
استقصاء

لماذا تتوقف الزّيادة في حرارة العضلات بعد دقيقتين؟

حرارة جسمها. فالكثير من الفراشات، مثلًا، يجب أن تصل درجة حرارة جسمها إلى درجة حرارة مُعينة قبل أن تكون قادرة على الطّيران. في الصّباح عندما تكون درجة الحرارة مُنخفضة، توجّه الفراشات أجسامها مُحاولةً امتصاص أكبر ما يمكن من أشعة الشّمس. تستخدم الفراشات والكثير من الحشرات ردّ الفعل الارتجافي لتُسخّن عضلات الصّدر المُستخدمة في الطّيران؛ لتمكنها من عملية الطّيران (الشكل 50–2).

الشكل 50–3

التّبادُل الحراري باستخدام التّيار المُتعاكس. الكثير من الحيوانات البحريّة، مثل هذا الحوت القاتل، يحدّ من فقدان الحرارة إلى الماء البارد باستخدام التّبادُل الحراري عن طريق التّيار المُتعاكس. يُضخّ الدّم الدافئ من داخل الجسم (مركز الجسم) إلى الشّرايين التي تفقد الحرارة إلى الدّم البارد القادم من الجلد (أطراف الجسم) عن طريق الأوردة. يُسخّن هذا الدّم الوريدي القادم من الجلد، ولهذا، فإنّ مركز الجسم يبقى مُحافظًا على درجة حرارة ثابتة على الرغم من الماء البارد المُحيط بالجسم، ويعمل على تبريد الدّم الشّرياني. ولهذا، فإنّه يفقد حرارة أقل عندما يصل هذا الدّم الشّرياني إلى قمم الأطراف.



الفقريّات من غير الثّدييّات والطّيور هي أيضًا خارجية الحرارة، ومن ثم تعتمد درجة حرارة أجسامها بشكل كبير أو قليل على درجة حرارة البيئة المُحيطة بها. هذا لا يعني أنّ هذه الحيوانات لا تستطيع المُحافظة على درجة حرارة عالية وثابتة لأجسامها، ولكن يجب عليها أن تستخدم سلوكا مُعيّنًا لعمل ذلك. كثير من الفقريّات خارجية الحرارة لديها القدرة على المُحافظة على ثبات درجة حرارتها، ومن ثم تُعَدُّ حيوانات ذاتية الحرارة ذات دم بارد Homeothermic ectotherms.

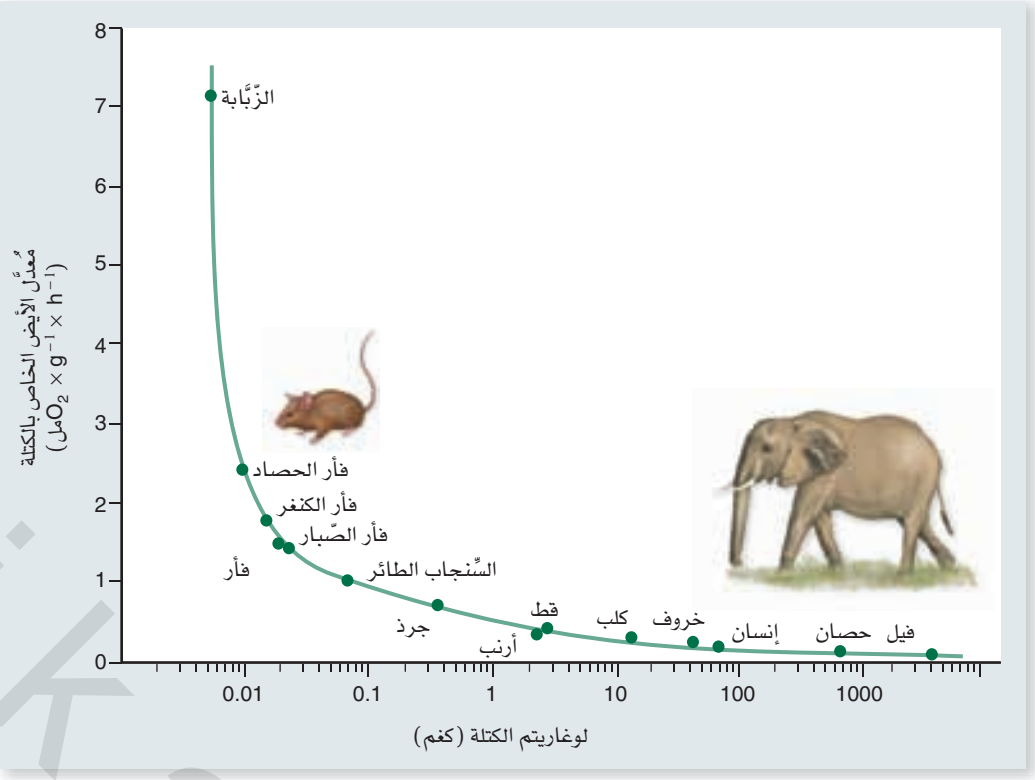
فمثلًا، بعض الأسماك الكبيرة، مثل التونا، وسمك السيف، وبعض أنواع سمك القرش، تستطيع المُحافظة على أجزاء من جسمها على درجة حرارة أعلى من درجة حرارة الماء. تقوم بذلك عن طريق التّبادُل الحراري باستخدام **التّيار المُتعاكس Countercurrent heat exchange**. هذا الدّوران التّكيُّفي، يسمح للدّم البارد في الأوردة أن يسخن من خلال الإشعاع الحراري الصّادر من الدّم الدافئ الموجود في الشّرايين المُجاورة لهذه الأوردة. تحمل الشّرايين دمًا أكثر سخونة قادمًا من مركز الجسم (الشكل 50–3).

تُحاول الزّواحف المُحافظة على درجة حرارة الجسم ثابتة من خلال مجموعة من الوسائل السّلوكية- بوضع أنفسها في أماكن تسقط عليها أشعة الشمس، أو في أماكن فيها ظل. تستطيع بعض الزّواحف زيادة تأثير التّنظيم السلوكي عن طريق التّحكُّم في تدفّق الدّم. تستطيع الحيوانات البحريّة زيادة أو تقليل مُعدَّل ضربات القلب، وتوسيع أو تضييق الأوعية الدّموية لتنظيم كمية الدّم المُتوافرة لنَّقل الحرارة عن طريق التّوصيل. إنّ زيادة مُعدَّل ضربات القلب، وتوسيع الأوعية الدّموية، يسمح لهذه الحيوانات بزيادة درجة الحرارة، عندما تكون على اليابسة، في حين يقلّل نقصان مُعدَّل ضربات القلب وانقباض الأوعية الدّموية، من فقدان الحرارة عند قيام الحيوان بالغوص من أجل الغذاء.

بشكل عام، تمتلك المخلوقات خارجية الحرارة مُعدَّل أيض مُنخفضًا، الذي يُعَدُّ ذا فائدة لها، حيث يتطلّب كمية أقل من الطّاقة المُتناولة (الغذاء). لقد قُدّر أن السّحالي (خارجية الحرارة) تحتاج فقط إلى 10% من الغذاء مُقارنةً مَعَ الفئران (داخليّة الحرارة) المُشابهة لها في الحجم. لكن ثمن ذلك هو عدم قدرتها على القيام بنشاط يحتاج إلى طاقة كبيرة مدة طويلة.

المخلوقات داخليّة الحرارة تنتج حرارة أيضية داخليّة للمُحافظة على درجة حرارة الجسم أو للتّخلص منها

تستخدم المخلوقات داخليّة الحرارة الحرارة الأيضيَّة الدّاخليّة لرفع درجة حرارة المخلوق إذا كان الجسم باردًا، وتمثل مصدر حرارة يجب تبديده عند درجة الحرارة العالية.



الشكل 50-4

العلاقة بين كتلة الجسم ومُعدَّل الأيض للثدييات. الحيوانات الصغيرة تمتلك مُعدَّل أيض عاليًا لكلّ وحدة من كتلة الجسم مُقارنة بالحيوانات الكبيرة. في الشكل، مُعدَّل الأيض الخاص بالكتلة (يُعبَّر عنه بكمية استهلاك الأكسجين لكلّ وحدة كتلة) رُسِمَت مُقابل كتلة الجسم. لاحظ أنَّ محور كتلة الجسم هو بمقياس اللوغاريتم.

استقصاء

ماذا تستنتج من هذا الرَّسم بالنِّسبة للتَّحديات المُختلفة التي تُواجهها الثَّدييّات الصغيرة مُقابل الثَّدييّات الكبيرة في البيئات الحارة (الدَّافئة) والباردة؟

إنَّ أبسط استجابة تؤثّر في نقل الحرارة هي تنظيم كمية الدَّم المُتدفِّق إلى سطح الحيوان. توسُّع الأوعية الدَّموية يزيد من كمية الدَّم المُتدفِّق إلى السطح، الذي يزيد بدوره التَّبادُل الحراري، ويُبدِّدُ الحرارة. على العكس من ذلك، يقلّل انقباض الأوعية الدَّموية من كمية الدَّم المُتدفِّق إلى السّطح، ويُقلِّل من التّبادُل الحراري، مُقللًا بذلك كمية الحرارة المفقودة بسبب التّوصيل.

عندما ترتفع درجة حرارة البيئة المُحيطة، يستفيد الكثير من الحيوانات داخليّة الحرارة من عملية التَّبريد التَّبخيري على شكل تعرُّق، أو نفث البخار في أثناء اللَّهث. يوجد التَّعرُّق في بعض الثّدييّات، ومن ضمنها الإنسان، ويشتمل على الإخراج النَّشط للماء من الغُدد العرقية إلى سطح الجسم. عندما يتبخر الماء، يبرد الجلد، وهذا الانخفاض ينتقل بدوره إلى داخل الجسم عبر الشُّعيرات الدَّموية الموجودة عند سطح الجلد. إنَّ نفثَ البخار في أثناء اللَّهث آليةٌ تكيُّف مُشابهة تُستخدم من قبل بعض الثّدييّات والطّيور التي تعتمد على السطوح التَّنفسية لعملية التبريد التَّبخيري. يجب على الحيوان أن يتحمَّل فقدان الماء ليكون التَّبريد التَّبخيري فعّالًا.

إنَّ من فوائد حالة داخليّة الحرارة منح القدرة على القيام بنشاط يحتاج إلى طاقة كبيرة مدة طويلة. أما الثمن الذي تدفعه هذه المخلوقات الحية، فهو أنَّ مُعدَّل الأيض العالي يحتاج إلى أخذ كمية كبيرة من الطاقة (الغذاء) وبشكل مستمر.

حجم الجسم والعزل

الحجم من أهم العوامل التي تؤثّر في وظائف الحيوان. إنَّ التَّغيُّر في حجم الجسم يمتلك تأثيرًا كبيرًا في مُعدَّل الأيض. فالحيوانات الصغيرة تستهلك كمية أكبر من الطّاقة لكلّ وحدة حجم مُقارنة بالحيوانات الكبيرة. هذه العلاقة ملخصة في منحى «الفأر إلى الفيل» الذي يُبيِّن العلاقة بين مُعدَّل الأيض وحجم الثّدييّات (الشكل 50-4).

تكون مساحة سطح المخلوقات الصغيرة، التي تمتلك مُعدَّل أيض عاليًا، كبيرة مقارنةً بحجمها. يُشكِّل هذا الأمر، في البيئة الباردة، مُشكلة كبيرة لهذه الحيوانات، حيث لا تتمكَّن من إنتاج كمية كافية من الحرارة الدَّاخليّة لتُعادل كمية الحرارة المفقودة بالتَّوصيل عبر مساحة جسمها الكبيرة. لهذا، فإنَّ الحيوانات داخليّة الحرارة الصغيرة في البيئة الباردة تحتاج إلى عزل كبير؛ للمُحافظة على درجة حرارة جسمها. إنَّ كمية العزل يُمكن أن تتغير فصليًّا أو جغرافيًّا؛ حيث تزيد كثافة الغطاء على أجسام الحيوانات في الشمال وفي فصل الشتاء.

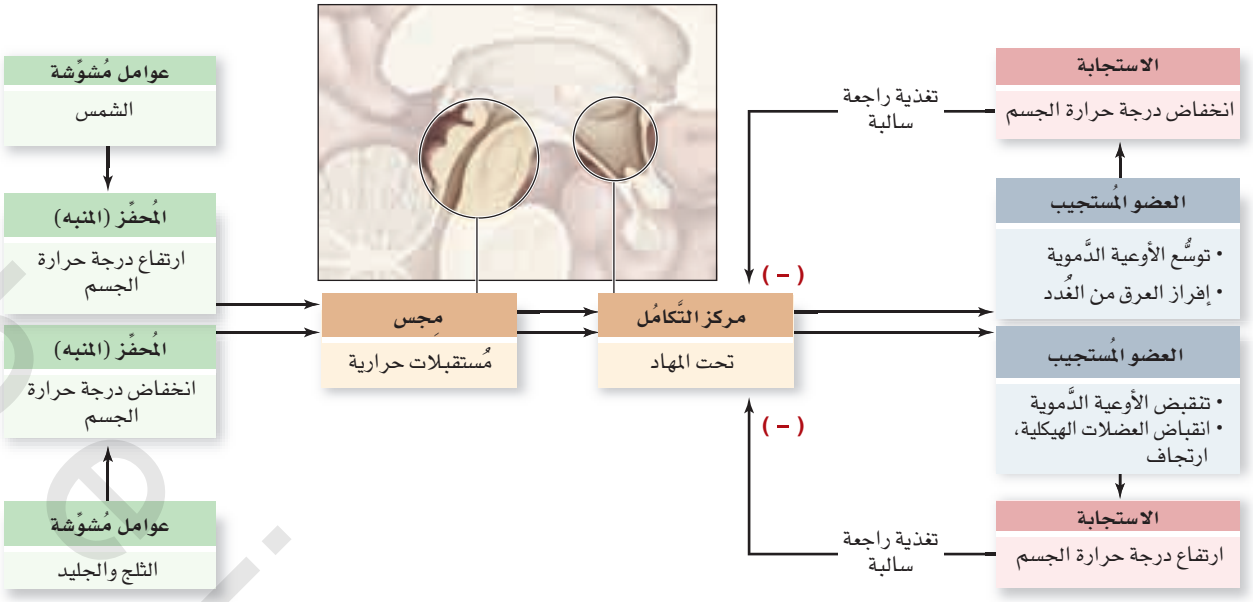
على العكس من ذلك، فإن الحيوانات الكبيرة في البيئات الحارة لديها عكس هذه المُشكلة. على الرغم من أنَّ مُعدَّل الأيض مُنخفض، فإنها تُنتج كمية كبيرة من الحرارة مَعَ امتلاكها مساحة سطح صغيرة تستخدمها لتبديد الحرارة عن طريق التَّوصيل. لهذا، فإنَّ الحيوانات الكبيرة (داخليّة الحرارة) في البيئات الحارة تمتلك القليل من العزل، وتستخدم السّلوك من أجل فقدان الحرارة، تمامًا مثل ما يقوم به الفيل من عملية تحريك للأذنين لزيادة فقدان الحرارة بالحمل.

التَّوليد الحراري

عندما تصل درجة الحرارة إلى أقل من شدة العتبة الحرجة، فإنَّ الاستجابات التي تقوم بها الحيوانات داخليّة الحرارة تكون غير كافية لرفع درجة حرارة جسم الحيوان. في مثل هذه الحالة، تلجأ الحيوانات إلى ما يُسمّى **التَّوليد الحراري Thermogenesis**، أو استخدام عمليات الأيض الطّاقية العادية لإنتاج الحرارة. يأخذ التَّوليد الحراري شكلين: التَّوليد الحراري الارتجافي والتَّوليد الحراري غير الارتجافي.

في التَّوليد الحراري غير الارتجافي، تتحول عمليات أيض الدُّهون لإنتاج الحرارة بدلًا من إنتاج أدينوسين ثلاثي الفوسفات (ATP). يحدث هذا النَّوع من التَّوليد الحراري في أنحاء الجسم المُختلفة، لكن في بعض الثّدييّات، هناك بعض المُستودعات الدُّهنية الخاصة التي تُسمّى الدُّهون البنية، حيث تُستخدم لهذا الهدف. تُخزَّن هذه الدُّهون البنية في أماكن صغيرة في الرَّقبة وبين الكتفين، وتكون عالية التَّروية الدَّموية، وتسمح بنقل فعّال للحرارة من أماكن إنتاجها.

في حين يستخدم التَّوليد الحراري الارتجافي العضلات لتوليد الحرارة دون إنتاج شغل مُفيد. يحدث هذا النَّوع في بعض الحشرات، كما ذُكر سابقًا في المثال الخاص بتسخين عضلات الطّيران في الفراشة، وفي الفقريّات من نوع الحيوانات داخليّة الحرارة. يتضمَّن الارتجاف استخدام عضلات مُتضادّة لإنتاج مُحصلة حركة قليلة، لكن هذا يُحدِث تحلُّلًا لجزيئات أدينوسين ثلاثي الفوسفات، وبذلك تُنتج الحرارة اللازمة للتَّسخين.



الشكل 50-5

التَّحكُّم في درجة حرارة الجسم عن طريق تحت المِهاد. المُستقبلات الحرارية المركزية في الدِّماغ وفي البطن الأمامي تجس التَّغيُّر في درجة حرارة الجسم. هذه المُستقبلات الحرارية تصنع شقًّا تشابكيًّا (اتصالًا) مَعَ الأعصاب في تحت المِهاد، الذي يعمل بوصفه مركز تكامل للمعلومات وتجميع لها. يتحكّم تحت المهاد بعد ذلك في الأعضاء المُستجيبة مثل الأوعية الدَّموية والغُدد العرقية عن طريق الأعصاب الودّية. أيضًا، يُسبِّب تحت المهاد إطلاق هرمونات تحفِّزُ الغُدَّة الدَّرقية لإنتاج الثيروكسين الذي يُنظِّم عمليات الأيض في الجسم.

في الثّدييّات، يتحكم تحت المهاد في التّنظيم الحراري

تحتاج الثّدييّات التي تُحافظ على ثبات نسبي لدرجة حرارتها إلى جهاز تحكُّم (مُلخَّص في الشكل 50-5). يعمل هذا النظام مثل نظام التدفئة / التبريد في منزلك، الذي يمتلك جهاز تحكُّم في الحرارة (ثيرموست) مُتصل مَعَ الفرن المُنتج للحرارة، وجهاز التَّكييف الخافض للحرارة. يُحافظ مثل هذا الجهاز على درجة حرارة المنزل حول نقطة مُعيَّنة مُحدَّدة مُسبقًا، وذلك بالتبادل بين التسخين والتبريد كلما كان الأمر ضروريًّا.

عندما تزيد درجة حرارة الدم على 37° س، ترصد الخلايا العصبية الموجودة في تحت المهاد هذا التغيُّر في درجة الحرارة (انظر الفصلين الـ 44 و 46). يؤدي هذا إلى تنبيه مركز فقدان الحرارة *Heat-losing center* في تحت المهاد. تقوم الأعصاب الودّية الصادرة من هذه المنطقة بتوسيع الأوعية الدَّموية الطرفية، جالبةً دمًا أكثر إلى السّطح للمُساعدة على تبديد الحرارة وفقدانها. تُحفز أعصاب ودية أُخرى إنتاج العرق، حيث يعمل هذا العرق على القيام بالتَّبريد التَّبخيري. يحدث هنا أيضًا تثبيطًا للهرمونات المُحفِّزة للتَّفاعلات الأيضية.

عندما تنخفض درجة حرارتك إلى أقل من 37° س، يقوم تحت المهاد بعمل مجموعة من العمليات المُضادة. تكون هذه العمليات تحت سيطرة مركز تحفيز الحرارة *Heat-promoting center*، الذي يملك أعصابًا ودّية تقوم بعمل انقباض للأوعية الدَّموية لتُقلِّل بذلك من فقدان الحرارة، وتُثبِّط عملية التَّبريد التَّبخيري الناتج عن التَّعرُّق. ويقوم أيضًا بتحفيز نُخاع الغدة الكظرية لإفراز إبينيفرين، والجزء الأمامي للغدة النخامية لإفراز الهرمون المُحفِّز لإفراز هرمون الغُدَّة الدَّرقية (TSH)، حيث يحفِّز هذان الهرمونان عمليات الأيض. في حالة TSH، يتم هذا بشكل غير مُباشر، حيث يحثّ هذا الهرمون الغُدَّة الدَّرقية على إفراز الثيروكسين، الذي يقوم بدوره بتحفيز عمليات الأيض (انظر الفصل الـ 46). يُحفِّز إبينفرين والأعصاب الودّية النَّسيج الدُّهني لإنجاز التَّوليد الحراري لإنتاج حرارة داخليّة أكثر. ومـــرةً أُخرى، عندما تعود درجة الحرارة لترتفع، تحدث هناك تغذية سالبة راجعة إلى تحت المهاد لتُقلِّل من الاستجابات التي تُنتِج الحرارة.

الحُمّى

تُسمّى المواد التي ترفع درجة الحرارة **مولدات الحمى Pyrogens**، وهي تُسبِّب حالة تُسمّى **الحُمّى Fever**. تنتُج الحُمّى نتيجة تغيُّر في النُّقطة المُحدَّدة مُسبقًا للحرارة (النقطة المرجعية) Set point الطبيعية في الجسم إلى درجة أعلى. إنَّ كثيرًا من البكتيريا سالبة جرام تمتلك أجزاء في جدارها الخلوي تُسمّى السّمّ الداخلي (إندوتوكسين) وتعمل مثل مولدات الحمى. بعض المواد التي تُفرز من خلايا الدم البيضاء أيضًا تعمل مثل مولدات الحمى. تعمل مولدات الحمى على تحت المهاد لتزيد من درجة الحرارة المُحدَّدة مُسبقًا.

تبدو القيمة التّكيّفية للحُمّى أنها ترفع من درجة الحرارة لتُقلِّل من نمو البكتيريا. إنَّ الأدلة على ذلك جاءت من مُلاحظة أنَّ بعض الحيوانات مُتغيرة الحرارة تستجيب أيضًا لمولدات الحمى. عندما تُحقن الإيجوانة الصحراوية بالبكتيريا المُنتجة لمولدات الحمى، فإنها تقضي وقتًا أطول في الشمس، رافعةً بذلك درجة حرارة جسمها؛ ولهذا يُقال: إنها أنجزت حُمّى سلوكية.

هذه المُلاحظات قادتنا إلى إعادة التَّفكير في النظر إلى الحُمّى على أنها حالة يجب مُعالجتها طبيًّا. فالحُمّى تُعَدُّ استجابة طبيعية للعدوى، والعلاج لتخفيف الحُمّى ربما يعمل عكس هذا النِّظام الدِّفاعي الطبيعي. إنَّ الحُمّى العالية جدًا، على الرغم من ذلك، يمكن أن تكون خطيرة جدًا، وتُسبِّب أعراضًا تمتد من تشنُّجات إلى هلوسة.

السُّبات

تستطيع الحيوانات داخليّة الحرارة تقليل مُعدَّل الأيض ودرجة حرارة الجسم عن طريق دخولها في حالة من السُّكون تُسمّى **السُّبات Torpor**. تسمح هذه الحالة للحيوان بتقليل الحاجة إلى الغذاء، وذلك بتقليل العمليات الأيضية. بعض الطّيور، مثل الطائر الطَّنان تسمح لدرجة الحرارة في جسمها بالهبوط إلى 20° س في الليل. هذه الإستراتيجية موجودة في الحيوانات الصغيرة داخليّة الحرارة؛ الحيوانات الكبيرة تمتلك كتلة كبيرة من الصَّعب أن يتمّ لها تبريدٌ سريع كهذا.

البيات الشَّتوي Hibernation هو حالة قصوى من السُّبات الذي يصل إلى عدد من الأسابيع، أو حتى عدد من الأشهر. في هذه الحالة، تنخفض درجة حرارة الحيوان 20° س أقل من الدَّرجة المرجعية الطَّبيعية مدة طويلة من الوقت. الحيوانات التي تُمارس البيات الشَّتوي تمتلك حجمًا متوسطًا، أما الحيوانات الصَّغيرة داخليّة الحرارة فتستهلك الطاقة بسرعة أكبر مما تستطيع تخزينها، حتى لو قلَّلت من مُعدَّلات الأيض لها.

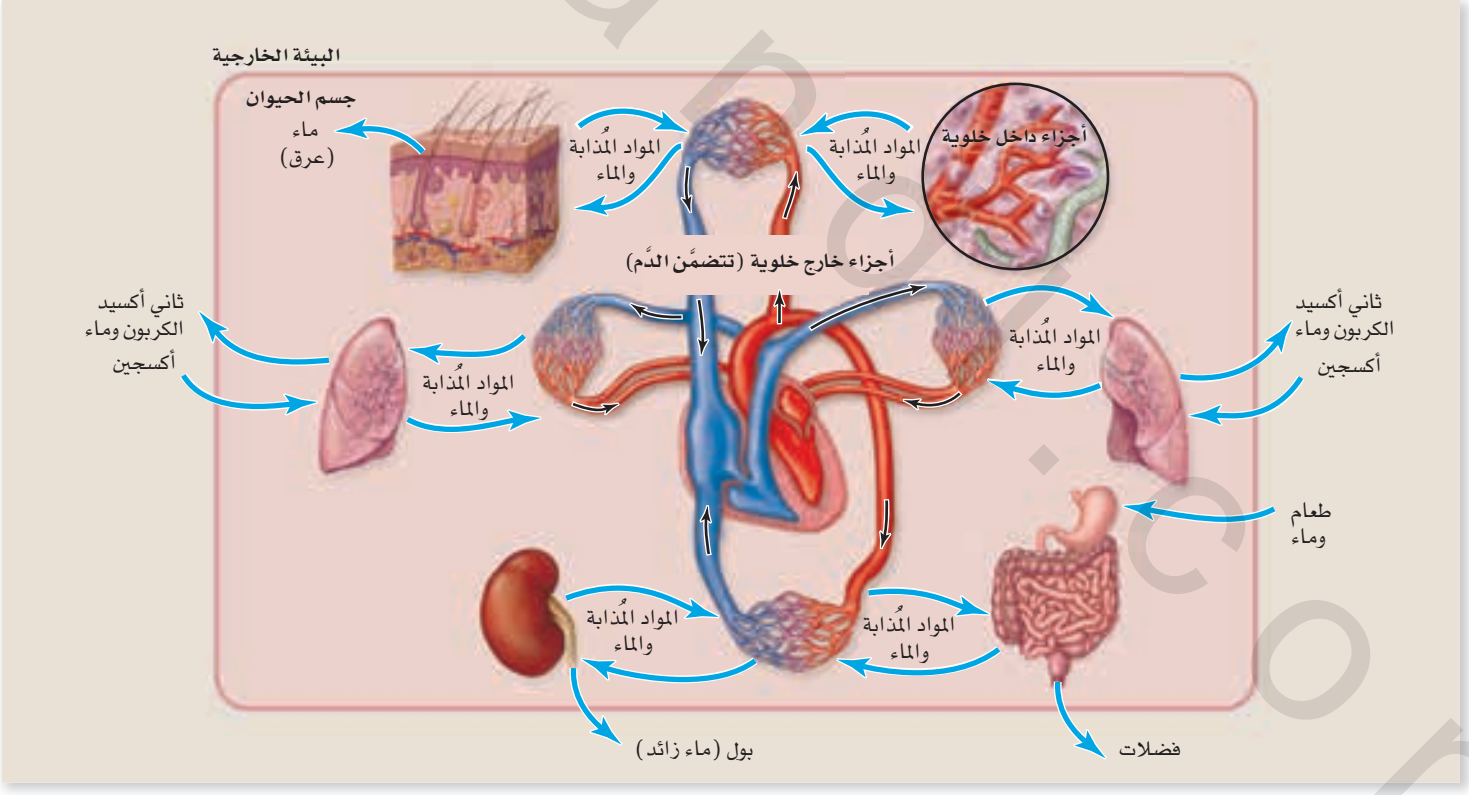
الثّدييّات الكبيرة جدًا لا تقوم ببيات شتوي. وقد اعتقد النّاس زمنًا طويلًا أنَّ الدّببة تنجز البيات الشتوي، ولكن درجة حرارتها تنخفض في الحقيقة بضع درجات. ولذلك، فهي تقوم بنوم شتوي طويل. وبسبب كتلتها الحرارية الكبيرة، وقلة مُعدَّل فقدان الطّاقة لديها، فإنها لا تحتاج إلى توفير الطّاقة الإضافية التي تستخدمها الحيوانات في البيات الشّتوي.

حرارة الجسم تُساوي الحرارة الناتجة إضافة إلى الحرارة المنقولة. تنتقل الحرارة عن طريق التَّوصيل، والحمل، والإشعاع، والتَّبخر. المخلوقات الحية التي تُولِّد طاقة، وتستطيع الحفاظ على درجة حرارة جسمها فوق درجة حرارة البيئة المُحيطة تُسمّى حيوانات داخليّة الحرارة. أما المخلوقات الحية التي تُطابق درجة حرارتها درجة حرارة البيئة المُحيطة فتُسمّى حيوانات خارجية الحرارة. هذان النَّوعان يستطيعان تنظيم درجة حرارة أجسامهما، لكن الحيوانات خارجية الحرارة تستخدم سلوكها بشكل رئيس لتقوم بذلك. تُحافظ التّدييّات على درجة حرارة جسمها ثابتة من خلال عمليات تنظيم يتحكم فيها تحت المهاد. تُستخدم دورتان من التَّغذية الراجعة السالبة لرفع درجة حرارة الجسم أو خفضها بحسب الحاجة.

2-50 المولارية الأسموزيّة والتّوازن الأسموزيّ

يتوزع الماء في المخلوقات متعددة الخلايا بين الأجزاء داخل الْخلويّة وخارج الْخلويّة (الشكل 50-6). للمُحافظة على التّوازن الأسموزيّ، يجب أن يكون الجزء الخارجي من جسم الحيوان (بما في ذلك بلازما الدَّم) قادرًا على أخذ الماء من البيئة المُحيطة، أو إفراز الماء الزَّائد إلى البيئة المُحيطة. يجب أن يتم تبادل الأيونات غير العضوية أيضًا بين سوائل الجسم خارج الْخلويّة والبيئة الخارجية للمُحافظة على الاتزان الداخلي. يحدث تبادُل المواد الإلكتروليتية بين الجسم والبيئة الخارجية عبر خلايا طلائية مُتخصِّصة، وفي مُعظم الفقريّات، من خلال عملية التَّرشيح في الكليتين.

تحافظ مُعظم الفقريّات على الاتزان الداخلي بالنِّسبة إلى مجموع تركيز المواد المُذابة في السَّائل خارج الخلوي، وتركيز بعض الأيونات الخاصّة. الصوديوم (Na^+) هو الأيون الموجب الرّئيس في السوائل خارج الْخلويّة، والكلور (Cl^-) هو الأيون السالب الرّئيس في السوائل خارج الْخلويّة. الأيونات الموجبة ثنائية الشّحنة،



الشكل 50-6

التَّفاعلات بين الأجزاء بين الْخلويّة وخارج الْخلويّة للجسم والبيئة الخارجية. يُكتسب الماء إلى داخل الجسم من البيئة أو يُفقد إلى البيئة. يتم تبادُل الماء والمواد المُذابة بين السوائل خارج الْخلويّة من الجسم والبيئة، ويحدث هذا عبر الخلايا الطِّلائية، ويمكن أن تُرشَّح جزيئات الماء والمواد المُذابة إلى خارج الجسم عن طريق الكليتين. بشكل عام، يجب أن تكون كمية الماء والمواد المُذابة الداخلة للجسم والخارجة منه مُتعادلة؛ كي نُحافظ على الاتزان الداخلي.

مثل الكالسيوم (Ca^{2+}) والماغنسيوم (Mg^{2+}) وأيون البوتاسيوم (K^{+}) أُحادي الشّحنة الموجب، وأيونات أُخرى، أيضًا تمتلك وظائف مُهمة، ويجب المُحافظة عليها ضمن مستوى ثابت.

الضّغط الأسموزيُّ مقياسُ فرقِ التركيز

لقد درست في (الفصل الـ 5) أنَّ **الخاصية الأسموزيّة Osmosis** هي انتشار الماء عبر غشاء شبه مُنفِّذ. تحدث الخاصّية الأسموزيّة من المحلول المُخفَّف (يحتوي على تركيز قليل من المُذاب) إلى محلول أقل تخفيفًا (يحتوي على تركيز عالٍ من المُذاب). **والضّغطُ الأسموزيّ للمحلول Osmotic pressure** هو مقياسُ ميل المحلول لأخذ الماء عن طريق الخاصية الأسموزيّة، وهو مقدار الضّغط المُتولد من حركة الماء.

المحلول الذي يمتلك تركيزًا عاليًا من المُذاب يمتلك ضغطًا أسموزيًّا مرتفعًا. يُقاس هذا **بالمولارية الأسموزيّة للمحلول Osmolarity**، وهي عدد المولات النَّشيطة أسموزيًّا للمُذاب لكلّ لتر من المحلول. لاحظ أنَّ المولارية الأسموزيّة يمكن أن تختلف عن التَّركيز المولي (الجزيئي) Molar concentration إذا كان المُذاب قادرًا على التَّفكك في المحلول إلى أكثر من جزيء نشط أسموزيًّا. فمثلًا، محلول من السكروز تركيزه المولي يساوي 1 له مولارية أسموزية تساوي 1 أوسمول Osmolar. لكن محلول NaC1 الذي تركيزه المولي يساوي 1 له مولارية أسموزيّة تساوي 2 أوسمول، حيث يتحلَّل إلى أيونين نشطين أسموزيًّا.

التَّوترية Tonicity للمحلول هي مقياس قدرة هذا المحلول على تغيير حجم الخليّة عن طريق الخاصية الأسموزيّة. إذا وُضِعت الخليّة الحيوانية في محلول ذي **تركيز عالٍ من المُذاب Hypertonic** فإنها تفقد الماء للمحلول المجاور، وتنكمش. بالمُقارنة، إذا وُضعت الخليّة الحيوانية في محلول ذي **تركيز قليل من المُذاب Hypotonic** فإنها تكتسب الماء، وتتمدَّد. ولكن إذا وُضعت الخليّة الحيوانية في **محلول مُتعادل Isotonic** فلا تكون هناك مُحصِّلة لحركة الماء. في العلاجات الطِّبية، تُستخدم المحاليل المُتعادلة مثل المحلول الملحي و 5% ديكتروز لغمر الأنسجة المكشوفة، وتُعطَّى أيضًا بوصفها محاليل في الأوردة مُباشرةً.

المخلوقات المُتطابقة مَعَ بيئتها أسموزيًّا

تعيش في بيئات بحرية

في مُعظم اللافقريات الْبحريّة، تكون المولارية الأسموزيّة للسوائل في أجسامها مُشابهة لمياه البحر (على الرغم من أنَّ تركيز بعض الأيونات، مثل الماغنسيوم، غير متساوٍ). وحيث إنَّ السوائلَ خارج الْخلويّة مُتعادلةٌ مَعَ ماء البحر، فلا يوجد فرق أسموزي، ولهذا لا يوجد ميل للماء لمُغادرة أو دخول أجسام هذه المخلوقات. تُدعى هذه المخلوقات الحية المخلوقات **مُتطابقة الأسموزية Osmoconformers**، وهي مُتعادلة أسموزيًّا مَعَ البيئة المُحيطة بها.

من بين الفقريّات، تُعدّ أسماك الجرِّيث البدائية وحدها من المخلوقات مُتطابقة الأسموزية مَعَ بيئتها. أسماك القرش وأقاربها في طائفة الغضروفيات (الأسماك الغضروفية) تمتلك محاليل مُتعادلة مَعَ ماء البحر، حتى لو أنَّ مستوى كلوريد الصوديوم في دمها أقل من ماء البحر؛ هذا الاختلاف في المولارية الأسموزيّة الْكلية يُعوَّض بتجميع البولينا، كما سيُناقش لاحقًا.

المخلوقات المُنظِّمة للأسموزية

تتحكم في المولارية الأسموزيّة داخليًّا

الفقريّات الأخرى كلها مخلوقات **مُنظِّمة للأسموزية Osmoregulators** أي إنَّها قادرة على الحفاظ على المولارية الأسموزيّة ثابتة تقريبًا للدَّم على الرغم من الاختلاف في التَّركيز مَعَ البيئة المُحيطة. هذه القُدرة مَكَّنت الفقريّات من اكتشاف مناطق بيئية مُختلفة والدخول إليها. لكن تحقيق هذا الثَّبات يحتاج إلى تنظيم مُستمر.

فقريات المياه العذبة تمتلك تركيزًا عاليًا من المُذاب في سوائل جسمها مُقارنةً مَعَ الماء المُحيط. بمعنى آخر، تُعَدّ ذات تركيز عالٍ بالنِّسبة إلى مُحيطها. وحيث إنَّ خلاياها تمتلك ضغطًا أسموزيًّا مرتفعًا، فإنّ الماء يميل للدُّخول إلى داخل أجسامها. تبعًا لذلك، تكيَّفت هذه المخلوقات الحية لمنع الماء من الدُّخول إلى أجسامها قدر المُستطاع، وللتَّخلص من الماء الداخل. إضافة إلى ذلك، تفقد الفقريّات التي تعيش في المياه العذبة أيونات غير عضوية إلى بيئتها المُحيطة، ولهذا يجب أن تُعيدها إلى أجسامها عن طريق النَّقل النَّشط.

في المقابل، تكون مُعظم الفقريّات الْبحريّة ذات تركيز قليل من المُذاب مقارنةً مَعَ البيئة المُحيطة؛ تمتلك سوائل أجسام هذه المخلوقات ثُلث المولارية الأسموزيّة الموجودة في مياه البحر المُحيطة تقريبًا. لهذا، فإنَّ هذه المخلوقات تعيش تحت خطر فقدان الماء بالخاصيّة الأسموزيّة، لذلك كيَّفت هذه المخلوقات نفسها للحفاظ على الماء لمنع جفاف أجسامها. للحفاظ على الماء. تشرب هذه المخلوقات ماء البحر، وتتخلَّص من الأيونات الزَّائدة من خلال الكليتين والخياشيم.

تحتوي سوائل الجسم في الفقريّات التي تعيش على اليابسة كمية أكبر من الماء مُقارنة مَعَ الهواء المُحيط بها. لهذا، فهي تفقد الماء إلى الهواء المُحيط عن طريق الجلد والرئتين عن طريق التَّبخر. تواجه الزَّواحف والطّيور والثّدييّات جميعها، وكذلك البرمائيات خلال وجودها على اليابسة هذه المشكلة. لقد طورت هذه المخلوقات الأجهزة البولية / المُنظِّمة للأسموزية لمُساعدتها في الحفاظ على الماء.

اللافقرياتُ الْبحريّةُ مخلوقاتٌ حيةٌ مُتطابقةٌ مَعَ بيئتها من النَّاحية الأسموزيّة، وتكون سوائل جسمها مُتعادلة مَعَ بيئتها. مُعظمُ الفقريّات مخلوقاتٌ مُنظِّمةٌ للأسموزية؛ إذ تكون السوائل في جسمها ذات تراكيز عالية أو مُنخفضة من المُذاب بالنِّسبة إلى البيئة المُحيطة. تُساعد الآليات الفسيولوجية مُعظم الفقريّات للمُحافظة على ثبات أسموزية الدَّم وتركيز الأيونات فيه.

3-50 الأعضاء المُنظِّمة للأسموزية

نشأت آليات مُختلفة في الحيوانات لمُجابهة التّوازن المائي. في كثير من الحيوانات، تكون إزالة الماء أو الأملاح من أجسامها مُترافقة مَعَ إزالة الفضلات الأيضية من خلال جهاز الإخراج، تمتلك الطلائعيات أُحادية الخليّة الفجوات المُنقبضة لهذا الغرض، مثلها مثل الإسفنجيات. الحيوانات الأُخرى مُتعدِّدة الخلايا تستخدم جهازًا للإخراج مُكوَّنًا من أُنيبيبات إخراجية تطرح السائل والفضلات من الجسم. إضافة إلى ذلك، هناك أجهزة دقيقة مُحكمة أُخرى موجودة في اللافقريات؛ الجهازُ الْبوليُّ في الفقريّات مُعقَّدٌ للغاية.

تستخدم اللافقريات خلايا وأُنيبيبات خاصة

في الدِّيدان المفلطحة، تتفرع أُنيبيبات تُسمّى **النفريديا الأولية Protonephridia** في أنحاء الجسم كلّه لتكون **خلايا لهبية Flame cells** تشبه الجزء الزجاجي من المصباح الكهربائي (الشكل 50-7). على الرغم من أنَّ هذه التراكيب الإخراجية البسيطة تفتح إلى خارج الجسم، فإنها لا تفتح إلى الداخل، بل تعمل حركة الأهداب في داخل الخلايا اللهبية على سحب السائل من الجسم إلى داخلها. يتم امتصاص الماء والمواد الأيضية بعد ذلك، وما تبقى، يُطرح إلى الخارج من خلال ثغور إخراجية.

تمتلك لافقريات أُخرى جهازًا من الأنيبيبات تفتح على خارج الجسم وفي داخله. في دودة الأرض، تُعرف هذه الأُنيبيبات **بالنفريديا Nephridia** (التَّركيب البرتقالي اللَّون في الشَّكل 50-8). تحصل النفريديا على السائل من التَّجويف الجسمي من خلال عملية ترشيح المواد إلى التَّركيب الشَّبيه بالقُمع والمُسمّى فم النفريديا *Nephrostome*. استُخدِم مُصطلح التَّرشيح هنا؛ لأنّ السائل يتكون تحت ضغط، ويمر من خلال فتحات صغيرة. ولهذا، لا تمرُّ جزيئات أكبر من حجم مُعيَّن. يُعَدُّ الراشح مُتعادلًا مَعَ السائل الموجود في تجويف الجسم السيلومي، وعندما يمرُّ هذا السائل بعد ذلك في الأُنيبيبات، تُزال جزيئات كلوريد الصوديوم بفعل عمليات النَّقل النَّشط.

إنَّ المُصطلح العام لعملية نقل المواد من الأُنيبيبات إلى السائل الجسمي المُحيط يُسمّى **إعادةَ الامتصاص Reabsorption**. وبسبب إعادة امتصاص الأملاح من الرَّاشح، يكون البول الخارج مخففًا أكثر من سوائل الجسم – أي إنَّ البول يحتوي على تركيز قليل من المواد المُذابة. تُنتج كليتا الرخويات والأعضاء الإخراجية في القشريات (المُسماة بغدد قرون الاستشعار *Antennal glands*) البولَ بعملية التَّرشيح، وتعود وتأخذ بعض الأيونات من الرَّاشح بعملية تُسمّى إعادةَ الامتصاص.

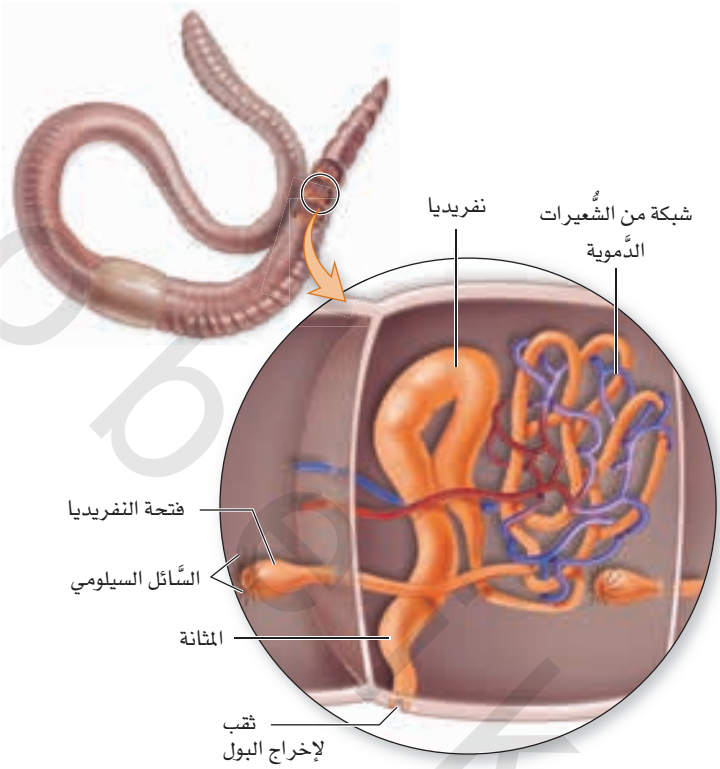
تمتلك الحشرات جهاز تنظيم أسموزيًّا فريدًا

الأعضاء الإخراجية في الحشرات تُسمّى **أنابيب ملبيجي Malpighian tubules** (الشكل 50-9)، وهي امتدادات للقناة الهضمية تتفرع من أمام المعدة الخلفية. لا يتكون البول هنا بعملية التَّرشيح في هذه الأُنيبيبات، حيث لا يوجد فرق في الضّغط بين الدَّم في تجويف الجسم والأُنيبيبات. بدلًا من ذلك، تُفرَز جزيئات الفضلات وأيونات البوتاسيوم إلى الأُنيبيبات من التَّجويف عن طريق النَّقل النَّشط.

الإفرازُ Secretion عمليةٌ مُعاكسةٌ لعملية إعادة الامتصاص- حيث تنتقل الأيونات والجزيئات من السائل الجسمي إلى الأُنيبيبات. إنَّ إفراز K^+ يُنتج فرقًا

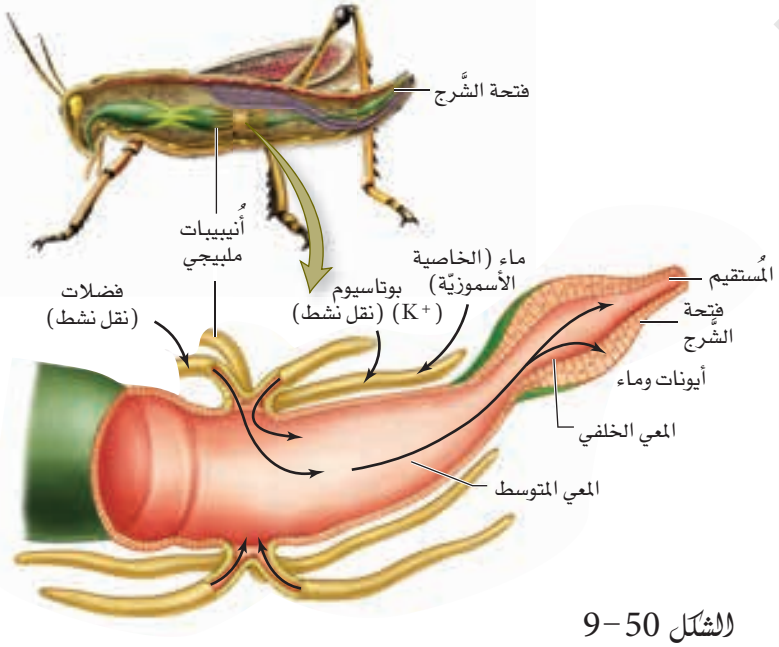
الشكل 50-7

النفريديا الابتدائية في الدِّيدان المُفلطحة. نظام من الأنابيب المُتشعِّبة، وخلايا لهبية تُشبه الجزء الزُّجاجي من المصباح، وثقوب إخراجية تُشكِّل النفريديا الابتدائية في الدِّيدان المفلطحة. الأهداب في داخل الخلايا اللهبية تسحب السوائل من الجسم إلى داخل الأنابيب بسبب حركتها. بعد ذلك، يتمُّ طرح المواد وإخراجها من خلال الثقوب التي تفتح خارج الجسم.



الشكل 50-8

النفريديا في الدِّيدان. مُعظم اللافقريات، مثل دودة الأرض المُبيَّنة هنا، تمتلك النفريديا (البرتقالي). تتكوَّن هذه النفريديا من أُنيبيبات تستقبل الرَّاشح من السائل السيلومي الذي يدخل عن طريق فتحة النفريديا التي تُشبه القمع. تتمّ إعادة امتصاص الأملاح من هذه الأُنيبيبات، والسائل الذي يتبقّى؛ البول، يتمّ طرحه من خلال فتحات إلى البيئة الخارجية.



الشكل 50-9

أُنيبيبات ملبيجي في الحشرات. أُنيبيباتُ ملبيجي هي امتداداتٌ للقناة الهضمية التي تجمَع الماء والفضلات من الجهاز الدَّوري في جسم الحشرة. يُفرز أيون البوتاسيوم إلى داخل هذه الأُنيبيبات، ويسحب معه الماء إلى داخلها عن طريق الخاصية الأسموزيّة. مُعظم هذا الماء (الأسهم) تتمّ إعادة امتصاصه عبر جدار المعي الخلفي.

أسموزيًّا يُسبِّب دخول الماء إلى الأُنيبيبات عن طريق الخاصية الأسموزيّة من الجهاز الدَّوري المفتوح. بعد ذلك، يُعاد امتصاص مُعظم الماء وأيونات البوتاسيوم إلى الجهاز الدَّوري من خلال المعدة الخلفية، فتتخلّف أجزاء صغيرة ونواتج الفضلات ليتِّم طرحُها من خلال المُستقيم مَعَ البُراز. تزوِّد أنابيب ملبيجي الحشرات بأداة فعالة جدًا للحفاظ على الماء.

تقوم كِليةُ الفقريّات بعمليات التَّرشيح ومن ثمَّ إعادة الامتصاص

كليتا Kidneys الفقريّات لا تُشبه أُنيبيبات ملبيجي في الحشرات، بل تُشكِّل سائلًا أنيبيبيًّا عن طريق عملية ترشيح الدَّم تحت الضّغط. إضافة إلى نواتج الفضلات والماء، يحتوي الرَّاشح على الكثير من الجزيئات الصغيرة، مثل الجلوكوز، والأحماض الأمينية، والفيتامينات، التي لها قيمة للحيوان. يُعاد امتصاص هذه الجزيئات، ومُعظم الماء من الأُنيبيبات إلى الدَّم، في حين تبقى الفضلات في الرَّاشح. يمكن أن تُفرز فضلات أُخرى إلى الأُنيبيبات، وتُضاف إلى الرَّاشح، ومن ثم يتمّ التَّخلص من البول المحتوي على نواتج الفضلات.

4-50 تطور كِلْية الفقريّات

الكِليةُ عضوٌ مُعقدٌ مكوَّن من آلاف وحدات متكررة تُدعى **الوحدات الأنبوبية الكلوية Nephrons**، كلّ واحدة منها تمتلك التواء يمتد إلى نخاع الكِلية (موضَّح بالرَّسم في الشكل 50-10). يدفع ضغط الدَّم السائل في الدَّم إلى الخروج من مجموعة من الشُّعيرات الدَّموية تُدعى الكُبَّة *Glomerulus* إلى داخل محفظة بومان *Bowman's capsule*، وهي بداية جهاز الأُنيبيبات. تسمح هذه العملية بترشيح الدَّم لتُكوِّن الراشح الذي يُعدَّل عند مروره بباقي الوحدة الأنبوبية الكلوية. تُحافظ الكبة على خلايا الدَّم، والبروتينات، والجزيئات الكبيرة المُفيدة الأُخرى، وتبقيها في الدَّم، إلا أنها تسمح للماء، والجزيئات الصغيرة والفضلات. عندما يمر الراشح في الوحدة الأنبوبية الكلوية، يتم إعادة امتصاص المواد الغذائية والأيونات من الراشح عن طريق آليات النقل النَّشط والنقل السلبي، تاركةً الماء والفضلات الأيضية في الأنبوب لتخرج مَعَ البول. (تفاصيل هذه العملية ستُناقش في الجزء المقبل).

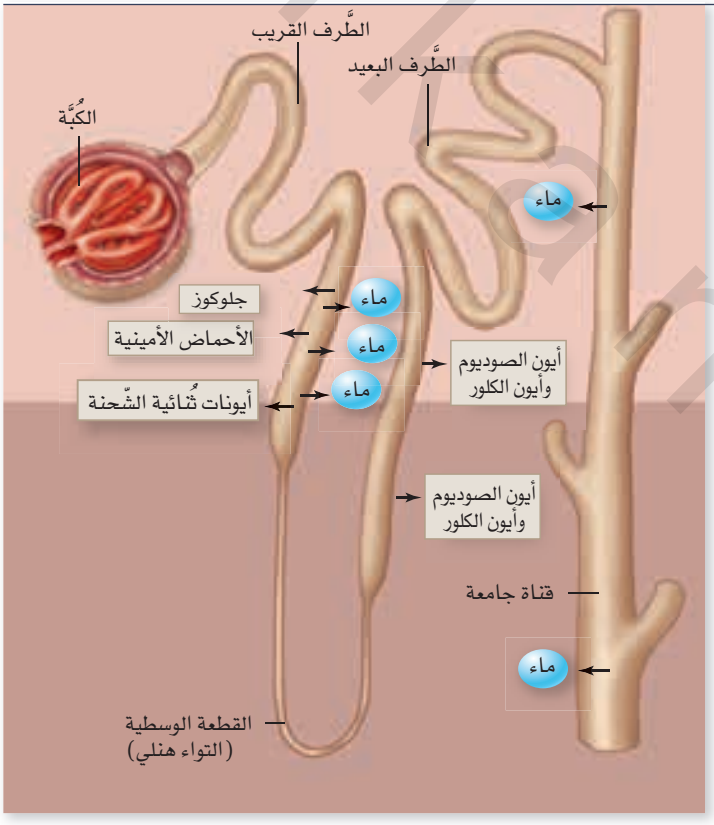
على الرغم من أنَّ كِلَى مُعظم الفقريّات مُتشابهة في تصميمها، فإن هناك بعض التغيُّرات والتعديلات التي حدثت في بعض الفقريّات. ولأنَّ الرَّاشحَ مُتعادلٌ من النّاحية الأسموزيّة مَعَ الدَّم، فإنَّ مُعظم الفقريّات تستطيع إنتاج بول مُتعادل التوتر مَعَ دمها عن طريق إعادة امتصاص الأيونات والماء بالتّساوي. أو، أنها قادرة على إنتاج بول قليل التَّركيز من المادة المُذابة مُقارنة بالدَّم -مخفف مقارنة مَعَ الدم- عن طريق إعادة امتصاص جزء قليل من الماء. تستطيع الطّيور والفقريّات فقط إعادة امتصاص ماء كافٍ من الراشح لإنتاج بول عالي التركيز من المواد المذابة مُقارنة مَعَ الدَّم، عن طريق إعادة امتصاص جزء كبير من الماء.

الأسماك التي تعيش في الماء العذب يجب أن تُحافظ على تركيز الأيونات المُذابة وتتخلص من الماء الزائد للخارج

يُعتقد أنّ الكِلْيَةَ قد نشأت في الأسماك العظمية التي تعيش في المياه العذبة. وحيث إنَّ سوائلَ جسم الأسماك التي تعيش في المياه العذبة عاليةُ التَّركيز بالمواد المُذابة مُقارنةً مَعَ الماء المُحيط، فإنّ هذه الحيوانات تواجه مشكلتين جادتين: الأولى، دخول الماء من الخارج إلى أجسامها، والثانية خروج المواد المُذابة من أجسامها إلى الماء المحيط.

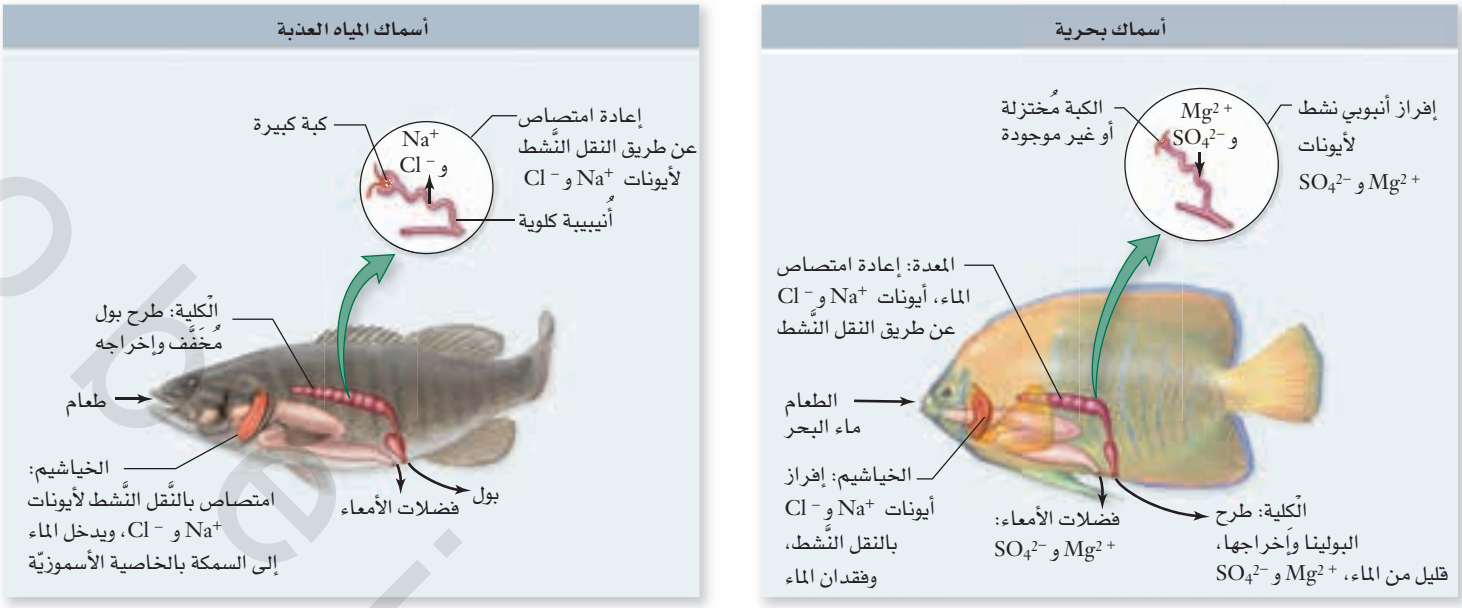
قد يبدو شاذًّا أن تقوم الكِلية في الفقريّات بترشيح كلّ شيء في بلازما الدَّم (ما عدا البروتينات، التي تمتلك حجمًا كبيرًا) ومن ثمَّ تُنفق الطّاقة لإعادة امتصاص المواد التي يحتاج إليها الجسم. إلا أنَّ عملية إعادة الامتصاص المُتخصِّصة تُعطي مرونة أكبر. وهناك مجموعات مُتنوِّعة من الفقريّات طوَّرت القُدرة على إعادة امتصاص جزيئات مُهمة من بيئتها التي تعيش فيها. هذه المرونة في عملية إعادة الامتصاص مكَّنت الفقريّات من العيش في بيئات مُختلفة كثيرة. فيما تبقى من هذا الفصل، سنُركِّز دراستنا على الكِلَيَةِ في الفقريّات وكيفية تخلُّصها من الفضلات، وخاصةً المُركبات النيتروجينية.

كثير من الفقريّات تُرشِّح السائل باستخدام نظام من الأُنيبيبات، ومن ثم تقوم بعمليات إعادة امتصاص للأيونات والماء، تاركةً نواتج الفضلات لطرحها إلى الخارج. تُصنِّع الحشرات السائل الإخراجي عن طريق إفراز أيونات البوتاسيوم ونواتج الفضلات إلى داخل الأُنيبيبات، ويتبع ذلك دخول الماء إلى الأُنيبيبات بالخاصّية الأسموزيّة. تُنتِج كِلْيَةُ الفقريّات الرَّاشح الذي يدخل الأُنيبيبات، ومن ثم يُعدَّل ليُكوّن بعد ذلك مادة البول.



الشكل 50-10

تنظيم الوحدة الأنبوبية الكلوية في الفقريّات. الوحدة الأنبوبية الكلوية هي تصميم تمَّ المُحافظة عليه في كلى الفقريّات المُختلفة. السُّكر، والأحماض الأمينية، والماء، والأيونات أُحادية الشّحنة، والأيونات ثنائية الشحنة يُعاد امتصاصها من خلال الطَّرف القريب؛ الماء والأيونات أُحادية الشحنة مثل الصوديوم والكلور تتمّ إعادة امتصاصها من خلال التواء هنلي؛ كمية مختلفة من الماء والأيونات أحادية الشحنة (الصوديوم، الكلور) يمكن امتصاصها من خلال الطَّرف البعيد والقناة الجامعة، اعتمادًا على تأثير الهرمونات.



الشكل 50-11

تواجه أسماك المياه العذبة والأسماك الْبحريّة مشكلات أسموزية مُختلفة. أسماكُ المياه العذبة ذات تركيز عالٍ من المواد المُذابة مُقارنةً مَعَ المياه التي تعيش فيها، أما الأسماك الْبحريّة، فهي ذات تركيز مُنخفض من المواد المُذابة مقارنةً مَعَ المياه التي تعيش فيها. لتعوِّض أسماك المياه العذبة ميلها لأخذ الماء إلى داخلها وفقدان الأيونات للخارج، عملت على طرح بول مُخفَّف، وعدم شرب الماء، وإعادة امتصاص الأيونات عبر أُنيبيبات الوحدة الأنبوبية الكلوية. لتعوِّض الأسماك الْبحريّة فقدان الماء بالخاصية الأسموزيّة، تشرب مياه البحر، وتزيل الأيونات الزائدة من خلال النقل النَّشط عبر الخلايا الطِّلائية في الخياشيم والْكِلية.

لمعالجة المُشكلة الأولى؛ تقوم الأسماك التي تعيش في المياه العذبة بعدم شرب الماء وإخراج كميات كبيرة من بول مُخفَّف يكون قليل التَّركيز للمواد المُذابة بالمقارنة مَعَ سوائل الجسم. ولمعالجة المُشكلة الثانية؛ قامت هذه الأسماك بإعادة امتصاص الأيونات من الرَّاشح في أثناء مروره بأُنيبيبات الوحدة الأنبوبية الكلوية وإعادتها إلى الدَّم. إضافة إلى ذلك، فهي تنقل الأيونات باستخدام النقل النَّشط عبر سطح الخياشيم من الماء المُحيط في اتجاه الدَّم (الشكل 50-11، يسار).

على الأسماك العظمية التي تعيش في مياه البحر المحافظة على الماء، وإخراج المواد الإلكتروليتية الزائدة

على الرغم من أنَّ مُعظم المجموعات الحيوانية نشأت في البداية في البحر، فإن الأسماك العظمية الْبحريّة ربما نشأت من أسلاف كانت تعيش في المياه العذبة. واجهت هذه الأسماك نوعًا جديدًا من المشكلات في عملية انتقالها من المياه العذبة إلى البحار؛ لأنها تمتلك سوائل قليلة التَّركيز للمواد الذائبة مُقارنة مَعَ مياه البحر. نتيجة لذلك، يُغادر الماء من أجسامها عن طريق الخاصية الأسموزيّة من خلال الخياشيم، وتفقد ماءً عن طريق البول. لتعويض هذا الفقدان في الماء، تشرب الأسماك الْبحريّة هذه كمية كبيرة من ماء البحر (الشكل 50-11، يمين).

إنَّ كثيرًا من الأيونات الموجبة ثنائية الشحنة (خاصةً، الكالسيوم والماغنسيوم) الموجودة في ماء البحر الذي تشربه الأسماك يبقى في الجهاز الهضمي، ويتمُّ التَّخلص منه عن طريق فتحة الشرج. على الرغم من ذلك، فإنَّ بعضها يتمُّ امتصاصه إلى الدَّم، إضافة إلى الأيونات أُحادية الشحنة مثل؛ البوتاسيوم، والصوديوم، والكلور. تنتقل مُعظم الأيونات أحادية الشحنة بالنَّقل النَّشط من الدَّم إلى الخارج عبر سطوح الخياشيم، في حين يتمُّ إفراز الأيونات ثنائية الشحنة التي دخلت الدَّم إلى الوحدة الأنبوبية الكلوية، ويتمُّ التَّخلص منها بعد ذلك عن طريق البول. باستخدام هاتين الطريقتين، تتخلص الأسماك العظمية الْبحريّة من الأيونات التي تحصل عليها من ماء البحر الذي تشربه. يكون البولُ الخارج من هذه الأسماك مُتعادلًا أسموزيًّا بالمُقارنة مَعَ سوائل الجسم لهذه الأسماك. ويكون هذا البول أكثر تركيزًا من البول الخارج من الأسماك التي تعيش في المياه العذبة، ولكنّه ليس مركزًا كما هو الحال في الطّيور والثّدييّات.

تضخُّ الأسماك الغضروفية المواد الإلكتروليتية إلى الخارج، وتمتص البولينا وتحتفظ بها

تُعَدُّ أسماك غضروفية الخياشيم، التي تضم أسماك القرش، وسمك شيطان البحر، أكثر تحت طائفة مشهورة من طائفة الأسماك الغضروفية. قامت أسماك غضروفية الخياشيم بحل مُشكلة الأسموزيّة التي تفرضها عليها البيئة الْبحريّة التي تعيش فيها بطريقة مُختلفة. بدلًا من أن تمتلك سوائل جسمية عالية التَّركيز من المواد المُذابة مقارنةً مَعَ ماء البحر، حيث يحتم عليها هذا أن تستمر في شرب ماء البحر وضخّ الأيونات عن طريق النَّقل النَّشط، فإنّ أسماك غضروفية الخياشيم تمتصُّ البولينا من أُنيبيبات الوحدة الأنبوبية الكلوية إلى الدَّم، وتُحافظ على تركيز البولينا في الدَّم أكثر 100 مرة مما هو في الثّدييّات.

تجعل إضافة البولينا دم أسماك غضروفية الخياشيم تقريبًا مُتعادل التَّركيز للمواد المُذابة مُقارنة مَعَ ماء البحر المُحيط. وبسبب عدم وجود محصلة انتقال للماء بين محلولين مُتعادلين من ناحية التَّركيز، فإنَّ فقدان الماء في هذه الحالة يكون معدومًا. نتيجةً لذلك، لا تحتاج هذه الأسماك إلى شرب ماء البحر للمُحافظة على التّوازن الأسموزيّ، ولا تزيل الخياشيم والكليتين في هذه الحيوانات كمية كبيرة من الأيونات من أجسامها. إن أنسجة الأسماك الغضروفية وأنزيماتها قادرة على تحمل التَّراكيز العالية للبولينا.

تمتلك البرمائيات والزواحف تكيفات أسموزية لبيئتها

البرمائياتُ أولُ الفقريّات التي عاشت على اليابسة. كِلْيةُ البرمائياتِ مُشابهةٌ لكِلْيَةِ الأسماكِ التي تعيش في المياه العذبة. لا غرابة في هذا؛ لأنَّ البرمائيات تقضي جزءًا من وقتها في المياه العذبة، وعندما تكون على اليابسة، فهي تبقى في الأماكن المُبلَّلة

والرَّطبة. تُنتج البرمائيات بولًا مخففًا جدًا، وتعوِّض ما تفقده من أيونات الصوديوم عن طريق نقل الصوديوم من الماء المُحيط عبر الجلد باستخدام النَّقل النَّشط.

من جهة أُخرى، تعيش الزواحف في بيئات متنوعة. الزواحف التي تعيش بشكل رئيس في المياه العذبة تعيش في بيئة مُشابهة للأسماك والبرمائيات التي تعيش في المياه العذبة، ومن ثم تمتلك كِلَيَةً مشابهة لهما. أما الزواحف الْبحريّة التي تضم بعض التماسيح، والزواحف المائية، والأفاعي الْبحريّة، ونوعًا واحدًا من السحالي، فإنها تمتلك كِليةً تُشبه ما تمتلكه أقاربها في المياه العذبة، إلا أنها تواجه مُشكلة مُعاكسة، حيث تميل لفقدان الماء وأخذ الأملاح إلى داخلها. ومثلها كمثل الأسماك العظمية الْبحريّة، فهي تشرب ماء البحر، وتطرح بولًا مُتعادلًا من النَّاحية الأسموزيّة. تتخلص الزواحف الْبحريّة من الأملاح الزائدة من خلال غُدد ملحية تقع بالقرب من الأنف أو العين.

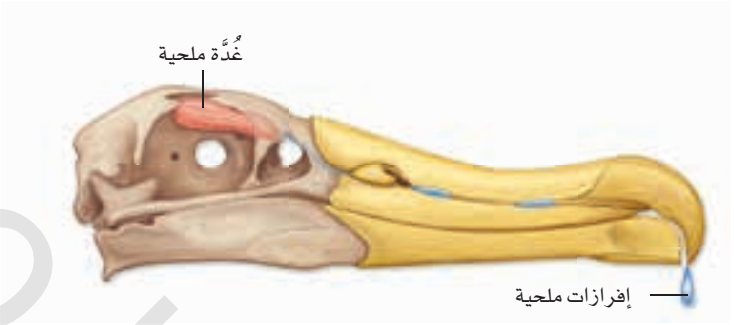
تقوم الْكِلْيتان في الزواحف التي تعيش على اليابسة أيضًا بإعادة امتصاص كثير من الأملاح والماء الى داخل أنيبيبات الوحدة الأنبوبية الكلوية، مُحافظةً بذلك على حجم الدَّم في البيئات الجافة. وهي كالأسماك والبرمائيات، لا تستطيع إنتاج بول أكثر تركيزًا من بلازما الدم؛ على الرغم من ذلك، فهي لا تفرز بولًا في الحقيقة، بل تطرح نواتج الكليتين في المذراق أو المجمَع (مخرج مشترك بين الجهاز الهضمي والْبوليّ)، حيث يُعاد امتصاص الماء مرة أخرى، وتخرج الفضلات مَعَ البراز.

تستطيع الثّدييّات والطّيور طرح بول مُركَّز وتحافظ على الماء

الطّيور والثّدييّات هي الفقريّات الوحيدة القادرة على إنتاج بول له تركيز أسموزي عالٍ مُقارنةً مَعَ سوائل الجسم. لهذا تكون هذه الثّدييّات قادرة على طرح نواتج فضلاتها مَعَ كميات قليلة من الماء، وتُحافظ بذلك أكثر على الماء في أجسامها.

تستطيع كِلْيةُ الإنسان إنتاج بول يكون تركيزه 4.2 أضعاف تركيز بلازما الدَّم، لكن كِلْيتي بعض الثّدييّات الأُخرى أكثر فعالية في حفظ الماء. فمثلًا، الجِمال والجرابيع والفئران من نوع *Perognathus* تستطيع إنتاج بول تركيزه 8، 14، 22 ضعف تركيز بلازما الدَّم لديها، على التَّوالي. إنَّ كليتي الجرذ الكنغاري (من نوع *Dipodomys*) فعّالة جدًا؛ لأنه لا يشرب ماء؛ ويستطيع الحصول على ما يريده من ماء من الطعام، ومن الماء الذي ينتُج عن عملية التَّنفس الخلوي الهوائي.

إنَّ إنتاج بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة يُنجَز عن طريق التواء هنلي *Henle loop* التّابع للوحدة الأنبوبية الكلوية (الشكل 50-10 و50-16)، والموجود فقط في الطّيور والثّدييّات. تعتمد درجة تركيز البول على طول التواء هنلي؛ تمتلك مُعظم الثّدييّات وحدات أنبوبية كلوية قصيرة (التواء هنلي قصير) وأُخرى ذات التواء هنلي طويل. مَعَ ذلك، تمتلك الطّيور عددًا قليلًا، أو لا تمتلك وحدات أنبوبية كلوية لها التواء هنلي طويل، لهذا فهي لا تنتج بولًا ذا تركيز عالٍ مُشابهًا لما تُنتجه الثّدييّات. في أقصى الحدود، تستطيع إعادة امتصاص ماء كافٍ لإنتاج بول ذي تركيز مُضاعف مُقارنةً بتركيز دمها. حلَّت الطّيور الْبحريّة مُشكلة فقدان الماء بشرب ماء مالح، ومن ثمَّ طرح الزَّائد من هذه الأملاح عن طريق غدد ملحية قريبة من العيون (الشكل 50-12).



الشكل 50-12

كيف تتخلَّص الطّيور الْبحريّة من الملح الزائد. تشرب الطّيور الْبحريّة مياه البحر، ومن ثم تطرح الملح الزائد من خلال الغُدد الملحية. السائل الملحي الشَّديد الذي يُطْرحُ من خلال هذه الغُدد يمرّ على طول المنقار إلى الخارج.

يذهب البول متوسط التَّركيز بالمواد المُذابة إلى المذراق بعد طرحه من الكليتين ليختلط مَعَ المواد البُرازية القادمة من القناة الهضمية. وإذا اقتضت الحاجة، فإنَّ كمية ماء إضافية يتم امتصاصها من خلال جدران المذراق، لينتج بعد ذلك بول على شكل مادة معجونية بيضاء شبه صلبة، أو على شكل حبيبات، يتمُّ التَّخلص منها إلى خارج الجسم.

الكليتان في الأسماك التي تعيش في المياه العذبة تطرح كمية وافرة من البول المُخفَّف جدًا؛ تشرب الأسماك العظمية الْبحريّة ماء البحر، وتطرح بولًا مُتعادلًا أسموزيًّا. إنَّ التصميم الأساسي، ووظيفة الوحدة الأنبوبية الكلوية للأسماك التي تعيش في الماء العذب حُوفظ عليها في الفقريّات التي تعيش على اليابسة. بعض التَّعديلات، مثل وجود التواء هنلي، سمحت للثدييات والطّيور بإعادة امتصاص ماء أكثر، وإنتاج بول ذي تركيز عالٍ بالمواد المذابة مُقارنة مَعَ سوائل الجسم.

5-50 الفضلات النيتروجينية: الأمونيا، واليوريا (البولينا)، وحمض اليوريك (البوليك)

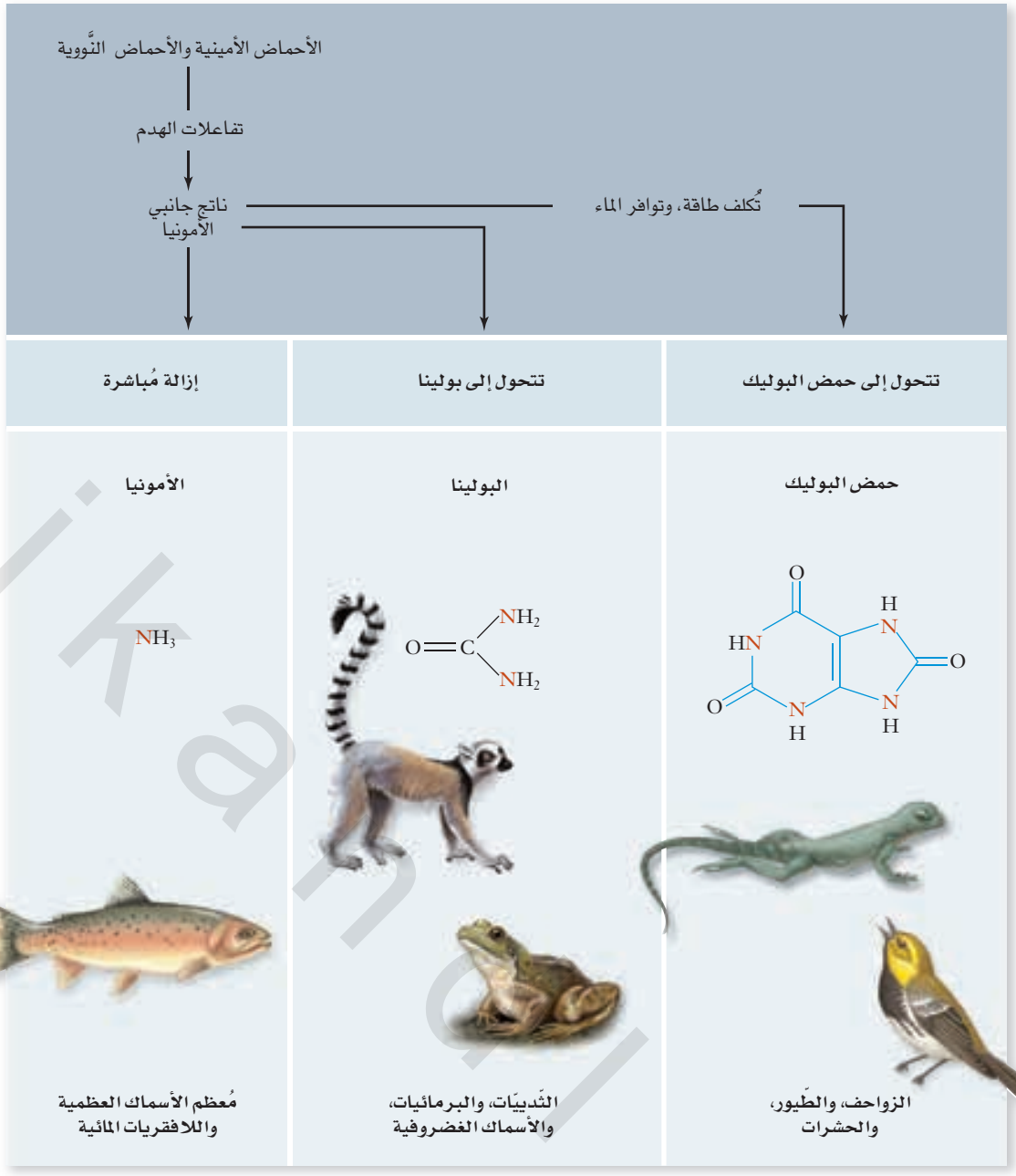
الأحماض الأمينية والأحماض النووية جزيئاتٌ مُحتوية على النيتروجين. عندما تحطّم بعض الحيوانات هذه الجزيئات لإنتاج طاقة، أو تحويلها إلى كربوهيدرات، أو دهون، فإنَّها تُنتِج نواتج جانبية مُحتوية على النيتروجين تُسمّى **الفضلات النيتروجينية Nitrogenous wastes** (الشكل 50-13) التي يجب على الجسم التخلص منها.

الأمونيا مُرَكَّبٌ سام يجب التخلُّص منه بسرعة

إنَّ أولَ خطوة في عمليات أيض كلٍّ من الأحماض الأمينية والأحماض النووية، هي إزالةُ مجموعة الأمين ($—NH_2$)، ومن ثمَّ اتحادها في الكبد مَعَ أيون الهيدروجين (H^+) لتكوين **الأمونيا Ammonia** (NH_3). الأمونيا سامة جدًا للخلايا، ولهذا فهي آمنةٌ فقط عندما يكون تركيزها قليلًا جدًا. إنَّ التخلُّص من الأمونيا ليس مُشكلة في الأسماك العظمية واليرقات البرمائية، حيث تتخلص منها عن طريق الانتشار من خلال الخياشيم وبدرجة أقل عن طريق البول المُخفَّف جدًا.

البولينا وحمض البوليك أقل سُميَّة. لكن لهما ذائبية مُختلفة

في الأسماك غضروفية الخياشيم، والبرمائيات البالغة، والثّدييّات، يتم التخلُّص من الفضلات النيتروجينية على شكل مُركّب أقل سُميَّة، وهو **البولينا Urea**.



الشكل 13–50

الفضلات النيتروجينية. عنـــدما تتمُّ عمليات الأيض على كلٍّ من الأحماض الأمينية والنَّووية، فإنَّ النَّواتج الجانبية لهذه التَّفاعلات تُكوِّن مُركب الأمونيا، الذي يُعَدُّ مركبًا سامًّا، لكن الأسماك تستطيع التَّخلُّص منه عن طريق الخياشيم. تحوّل الثّدييّات الأمونيا إلى بولينا، التي هي أقل سمية من الأمونيا. تحوّل الطّيور والزواحف التي تعيش على اليابسة الأمونيا إلى حمض البوليك، الذي يكون غير ذائب في الماء. إنتاج حمض البوليك أكثر الفضلات النيتروجينية كلفة إلا أنَّه يوفر ماء أكثر.

ذائبية البولينا جيدةٌ في الماء، ومن ثم يُمكن طرحها بكميات كبيرة في البول. يتمُّ حمل البولينا في مجرى الدَّم من الكبد، وهو مكان تصنيعها، إلى الْكِلية، ومكان طرحها إلى الخارج.

تتخلَّص الزواحف، والطّيور، والحشرات من الفضلات النيتروجينية على شكل **حمض البوليك Uric acid**، الذي هو قليل الذائبية في الماء. نتيجةً لقلة ذائبية حمض البوليك، فإنَّه يترسب، ويتمُّ التخلُّص منه بوجود كمية قليلة من الماء. يُشكِّل حمض البوليك المادة المعجونية البيضاء في بُراز الطّيور التي تُسمّى جوانو *Guano*. يُنفق الحيوان طاقة أكثر عند تصنيع حمض البوليك، لكن هذا الأمر يُعوَّض بالمُحافظة على الماء.

إنَّ القدرة على تصنيع حمض البوليك في هذه المجموعات من الحيوانات مهم؛ لأن بيوض هذه الحيوانات تُحاط بقشرة، ويتمُّ تجميع الفضلات النيتروجينية مَعَ نمو الجنين داخل البيضة. على الرغم من أنَّ تكوين حمض البوليك زاد في طول عملية التَّصنيع التي تحتاج إلى كمية أكبر من الطّاقة، إلا أنّه أنتج مُركبًا بلّوريًّا مُترسبًا.

إن حمض البوليك، بوصفه مادة صلبة مُترسبة، غير قادر على التّأثير في تطور الجنين حتى لو تمَّ تجميعه داخل البيضة. تنتج الثّدييّات أيضًا قليلًا من حمض البوليك، إلا أنَّه يكون ناتجًا بسبب عملية تحطيم البيورينات التابعة للنيوكليوتيدات، وليس من الأحماض الأمينية. تمتلك مُعظم الثّدييّات أنزيمًا يُسمّى يوريكيز *Uricase*، الذي يحوِّل حمض البوليك إلى مادة أكثر ذائبية تُسمّى **ألانتوين Allantoin**. الإنسان، والقرود، وبعض أنواع الكلاب التي تفتقر لهذا الأنزيم يجب أن تتخلَّص من حمض البوليك. في الإنسان، تسبب زيادة تراكم حمض البوليك في المفاصل مرضًا يُعرف بالنُّقرس *Gout*.

إنَّ التحطّيم الأيضي لكلٍّ من الأحماض الأمينية والنووية يُنتج الأمونيا بوصفها ناتجًا جانبيًا. يتمُّ التخلُّص من الأمونيا في الأسماك العظمية والبرمائيات ذات الخياشيم على هيئتها، ولكن في الفقريّات الأُخرى، تتحول الفضلات النيتروجينية إلى بولينا وحمض البوليك اللّذين يُعدّان أقل الفضلات النيتروجينية سُميَّة.

6-50 الْكِليةُ في الثّدييّات

الْكِليةُ في الإنسان هي ذلك العضو الذي يكون في حجم اليد، ويقع في أسفل الظهر. تستقبل كلّ كِلْيةٍ دمًا من الشِّريان الكلوي، ومن هذا الدَّم يتكوَّن البول. يُصبّ البول من كلّ واحدة من الكليتين في **الحالب Ureter**، الذي يحمل البول إلى **المثانة Urinary bladder**. يمرُّ البول إلى الخارج عن طريق **الإحليل Urethra** (الشكل 50-14).

في داخل الْكِلْيةِ، يتوسّع فم الحالب ليُكوِّن تركيبًا شبيهًا بالقمع، يُعرف **بحوض الْكلية Pelvis**. يمتلك حوض الْكِلية، امتدادات تُشبه الكؤوس تستقبل البول من النَّسيج الكلوي. يُقسَّم النَّسيج الكلوي إلى طبقة خارجية تُسمّى **القشرة الكلوية Renal cortex** وطبقة داخليّة تُسمّى **النُّخاع الكلوي Renal medulla**.

تمتلك الْكِليةُ ثلاث وظائف أساسية مُلخَّصة في الشَّكل 50-15، هي:

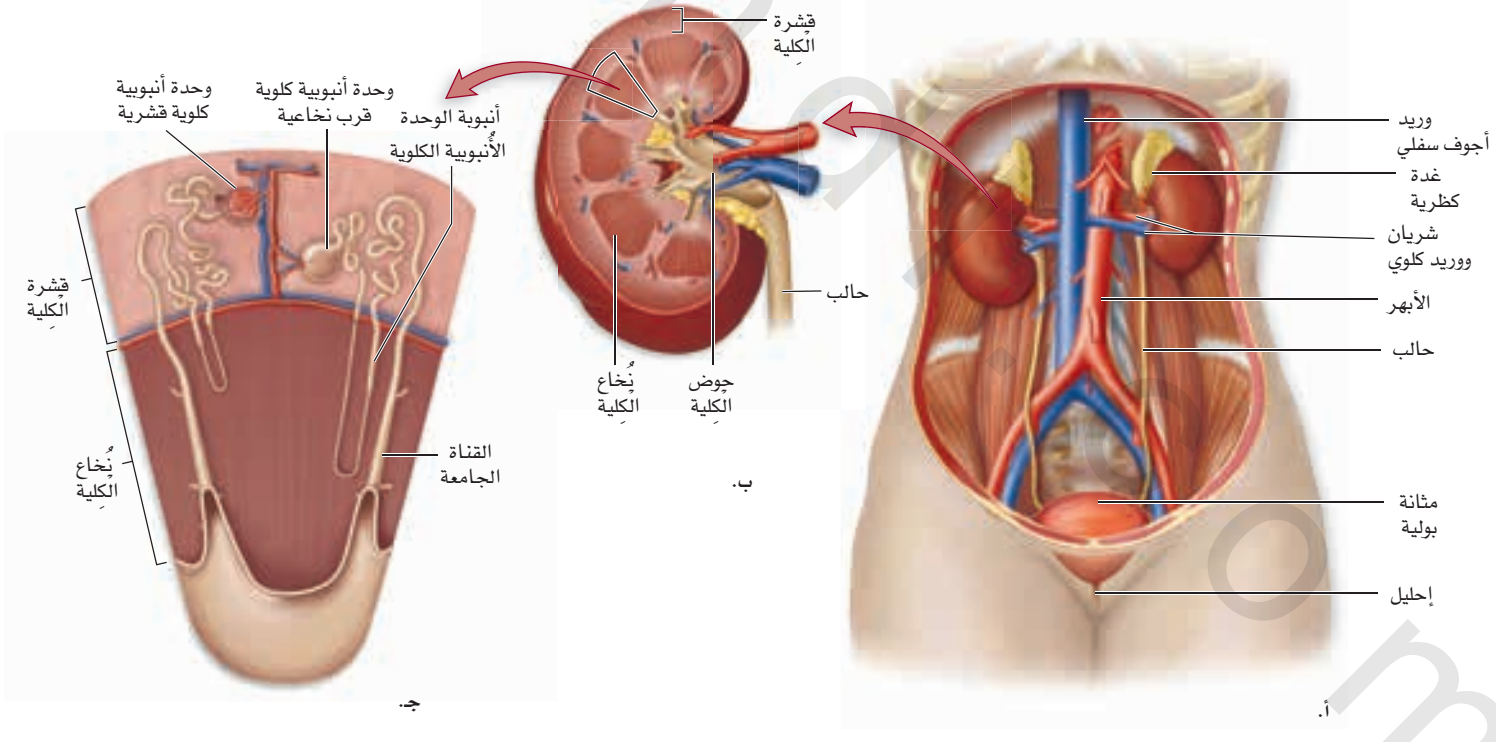
- التَّرشيح *Filtration*: يُرشَّح السائل الموجود في الدَّم إلى داخل نظام من الأُنيبيبات، تاركًا الخلايا والبروتينات الكبيرة في الدَّم. يتكون الرَّاشح من الماء وبعض المواد المُذابة في الدَّم. تتمُّ بعض التغيُّرات والتعديلات على الرَّاشح عن طريق ما تبقى من أجزاء الْكِلية لإنتاج البول لإخراجه.
- إعادة الامتصاص *Reabsorption*: حركةٌ انتقائيةٌ للمواد المُذابة المُهمّة مثل الجلوكوز والأحماض الأمينية، وأنواع متنوعة من الأيونات غير العضوية، خارج الرَّاشح في نظام الأُنيبيبات ونحو السائل خارج الخلوي، ومن ثمَّ عودتها إلى مجرى الدَّم عن طريق الشُّعيرات حول الأُنيبيبية. يُستخدم هنا النَّقل النَّشط أو السّلبي بحسب المواد المُذابة. يُعاد امتصاص الماء أيضًا، ويمكن التحكُّم في ذلك لتحديد كمية الماء المفقودة.
- الإفرازُ *Secretion*: حركةُ المواد من الدَّم إلى السائل خارج الخلوي، ومن ثمَّ إلى الرَّاشح في نظام الأُنيبيبات. على العكس من إعادة الامتصاص التي تُحافظ على المواد في الجسم، يقوم الإفراز بإضافة مواد إلى ما سيتم التخلُّص منه، ويمكن استخدام الإفراز أيضًا لإزالة المواد السامة.

النفيرون (الوحدةُ الأُنبوبيةُ الكلويةُ) هي وحدةُ الترشيح في الْكِلية

على المستوى المجهري، تحتوي الْكِلية على ما يُقارب مليون وحدة أنبوبية كلوية *Nephron*. تحتوي الْكِليةُ على مزيج من الوحدات الأُنبوبية الكلوية قرب **النُّخاعية Juxtamedullary nephrons**، التي تمتلك التواء هنلي طويلًا يهبط عميقًا في النُّخاع، **والوحدات الأُنبوبية الكلوية القشرية Cortical nephrons** التي تمتلك التواء هنلي قصيرًا. سنوضح أهمية طول هذه الالتواءات لاحقًا.

إنتاج الرَّاشح

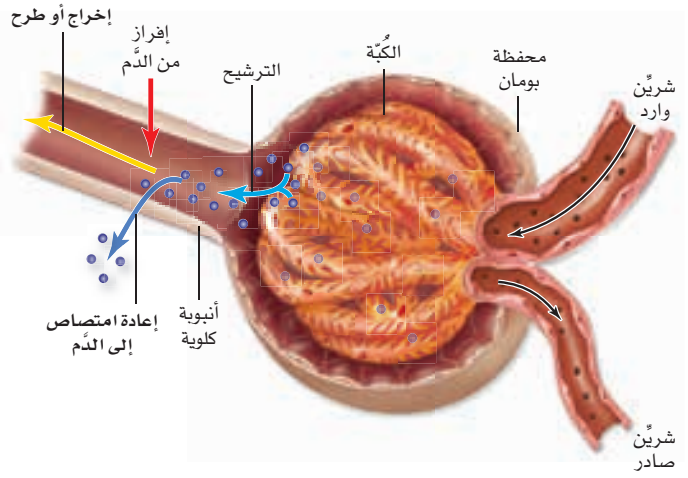
تتكون الوحدة الأُنبوبية الكلوية من أنبوبة طويلة إضافةً إلى الأوعية الدَّموية الصغيرة المُلحقة (الشكل 50-16). أولًا، يُحمل الدَّم عن طريق شُريِّنات صغيرة واردة *Afferent arterioles* إلى مجموعة الشُّعيرات الدَّموية في قشرة الْكِلية، أو



الشكل 50-14

الجهاز الْبوليّ في الإنسان. أ. مواقع أعضاء الجهاز الْبوليّ. ب. مقطع في الْكِلية يُبيِّن التَّركيب الداخلي. جـ. موقع الوحدات الأُنبوبية الكلوية في كِلية الثّدييّات. الوحدات الأنبوبية الكلوية القشرية تقع بشكل كامل في قشرة الْكِلية؛ في حين تمتلك الوحدات الأنبوبية الكلوية قرب النخاعية التواء هنلي طويلًا يمتد عميقًا إلى نُخاع الْكِلية.

obeikandl.com

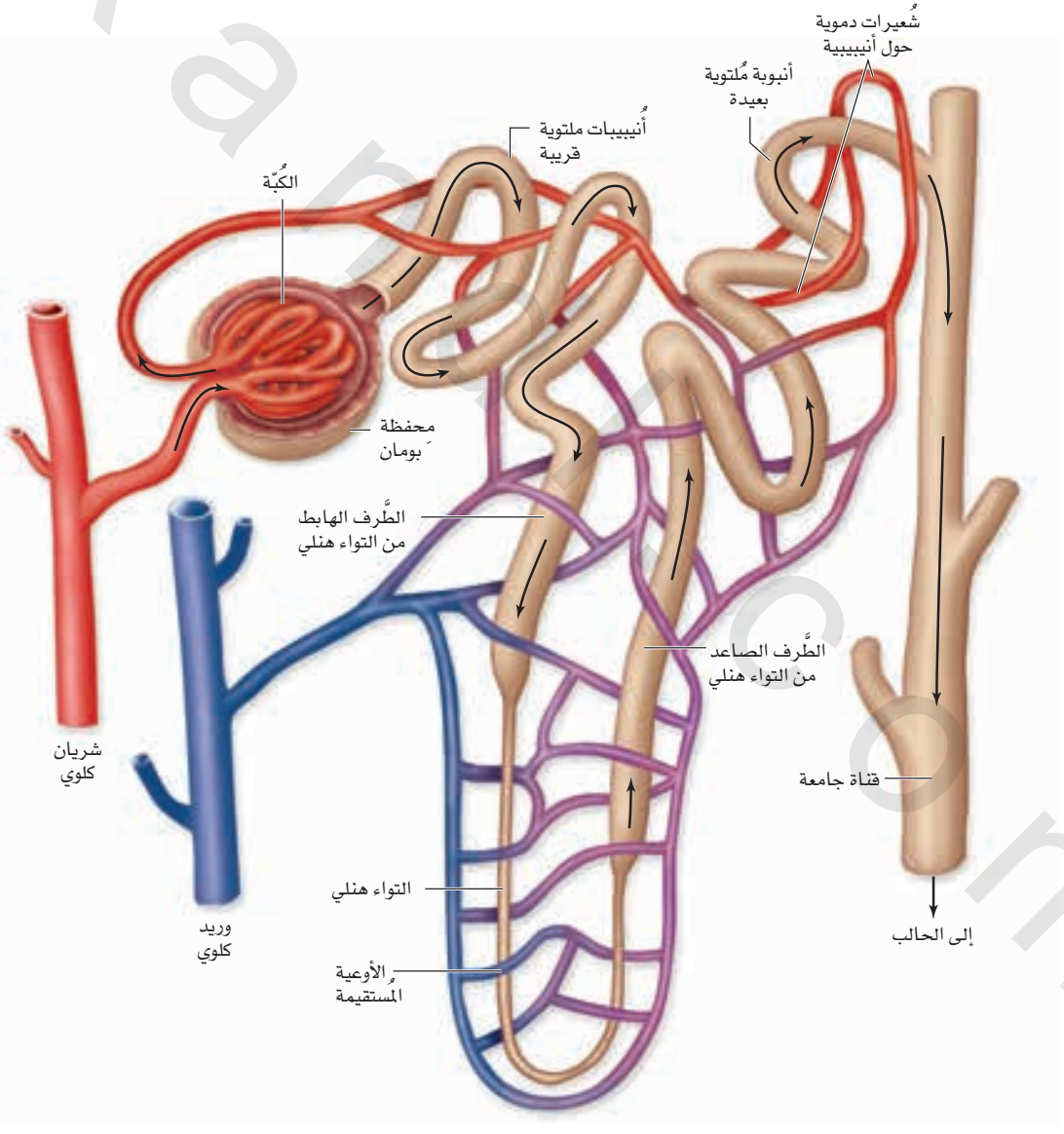


الشكل 50–15

أربع وظائف للكلية. تدخل الجزيئات البول عن طريق عملية التَّرشيح في الكُبّة وعملية الإفراز إلى الأُنيبيبات من الشُّعيرات الدَّموية حول الأنيبيبية. بعض الجزيئات الموجودة في الرَّاشح تعود إلى الشُّعيرات الدَّموية حول الأنيبيبية عن طريق عملية إعادة الامتصاص. تتخلص الكِلية من السائل المُتبقي في الأُنيبيبات عن طريق طرحه إلى الخارج من خلال الحالب، ومن ثم إلى المثانة.

الكُبّة Glomerulus. هنا يحدث التَّرشيح؛ لأنَّ ضغط الدَّم يُجبر السائل على المرور من خلال ثقوب جدران الشُّعيرات. يَصْعُبُ على خلايا الدَّم وبروتينات البلازما الدُّخول إلى الرَّاشح والخروج من الشُّعيرات؛ الدَّموية بسبب كِبر حجمها، لكن كمية كبيرة من البلازما، المُكوَّنة من الماء والجزيئات الذائبة، تُغادِر الجهاز الوعائي. في هذه الخطوة، يدخل الرَّاشح مُباشرةً إلى أول جزء من الوحدة الأُنبوبية الكلوية. هذه المنطقة، **محفظة بومان Bowman's capsule**، تُغلِّف الكبة، مثل بالون كبير يُحيط بيدك، عندما تضغط عليه بقبضة اليد. تمتلك المحفظة شقوقًا تُمكِّن الرَّاشح من الدُّخول إلى الوحدة الأُنبوبية الكلوية.

أجزاء الدم التي لم يحدث لها ترشيح (خروج) من الدَّم إلى محفظة بومان، تُصبّ في الشُّريِّنات الصَّغيرة الصادرة *Efferent arterioles*، التي تصبُّ محتواها بعد ذلك في مجموعة أُخرى من الشُّعيرات الدَّموية تُسمّى **الشُّعيرات حول الأُنيبيبية Peritubular capillaries** التي تُحيط بالأُنيبيبات. هذا أحد المواقع في الجسم التي بها مجموعتان من الشُّعيرات الدَّموية على التّوالي. في الوحدات الأُنبوبية الكلوية قرب النُّخاعية، تغذي الشُّريِّنات الصَّغيرة الصادرة والشعيرات حول **الأُنيبيبية الأوعية المُستقيمة Vasa recta** التي تُحيط بالتواء هنلي. وكما سيوصف لاحقًا، فإننا نحتاج إلى الشُّعيرات حول الأُنيبيبية لعمليتي إعادة الامتصاص والإفراز.



الشكل 50–16

الوحدة الأُنبوبية الكلوية في كلية الثَّدييّات. تُحاط الوحدة الأنبوبية الكلوية بالشُّعيرات حول الأنيبيبية في قشرة الكِلية، والأوعية المُستقيمة تُحيط بالتواء هنلي المُمتد إلى نُخاع الكِلية. تنقل هذه الأوعية الأيونات والمواد الأُخرى التي تمَّ إعادة امتصاصها من الرَّاشح.

obeikandl.com

بعد أن يدخل الرَّاشح إلى محفظة بومان، يذهب إلى جزء آخر من الوحدة الأُنبوبية الكلوية يُسمّى **الأُنيبيبات الملتوية القريبة Proximal convoluted tubules**، الموجودة في قشرة الْكِلية. في الوحدات الأُنبوبية الكلوية القشرية، يتدفَّق السائل بعد ذلك إلى **التواء هنلي Loop of Henle** الذي يهبط قليلًا إلى النُّخاع قبل أن يصعد مرة أُخرى إلى القشرة. في الوحدات الأُنبوبية الكلوية قرب النُّخاعية، يمتد التواء هنلي إلى النُّخاع قبل أن يعود، ويصعد إلى القشرة. يُعاد امتصاص كمية أكبر من الماء من خلال الوحدات الأُنبوبية الكلوية قرب النُّخاعية مُقارنةً مَعَ الوحدات الأُنبوبية الكلوية القشرية. بعد ذلك يمرُّ السائل عميقًا إلى النُّخاع، ومن ثَمَّ يعود مُجدّدًا إلى القشرة في التواء هنلي. وكما ذُكر سابقًا، فإنّ كليتي الثّدييّات والطّيور فقط تمتلك التواء هنلي، وهذا هو السبب وراء قُدرة الثّدييّات والطّيور على امتلاك بول مُركَّز.

تجميع البول

بعد مُغادرة الالتواء، يُصبُّ السائل في **الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة Distal convoluted tubules** في القشرة، ومن ثَمَّ يُصَبُّ في **القناة الجامعة Collecting duct** تهبط القناة الجامعة إلى النُّخاع، وهناك تتَّحد مَعَ قنوات جامعة أُخرى لتصب بعد ذلك محتوياتها، المُسماة الآن البول، في حوض الْكِلية.

الماء، وبعض المواد الغذائية، وبعض الأيونات يُعاد امتصاصها؛ جزيئات أخرى يتمُّ إفرازها

مُعظم الماء والمواد المُذابة الموجودة في الرَّاشح يجب أن تُعاد للدَّم عن طريق عملية إعادة الامتصاص، وإلاّ فسيقوم الحيوان بعملية التَّبول حتى الممات تقريبًا. في الإنسان، مثلًا، يمر 2,000 لتر تقريبًا من الدَّم عبر الكليتين كلّ يوم، ويغادر 180 لترًا من الماء الدَّم لتدخل إلى الرَّاشح.

الماء

لأنّ الإنسان يمتلك حجم دم كلي يساوي 5 لترات تقريبًا، وينتج لترًا إلى لترين من البول يوميًّا، فإنّه من الواضح أنَّ كلّ لتر من الدَّم يرشح مرات عدة في اليوم الواحد، وأن مُعظم الماء الرَّاشح يُعاد امتصاصه. يُعاد امتصاص الماء من الرَّاشح عن طريق الأُنيبيبات المُلتوية القريبة، في أثناء مروره بالجُزء الهابط من التواء هنلي ومن القناة الجامعة. إنَّ سبب إعادة الامتصاص الانتقائية في القناة الجامعة هو فرق التَّركيز الأسموزيّ الذي كوَّنه التواء هنلي، كما سَيُشرح بعد قليل.

الجلوكوز ومواد غذائية أُخرى

يُعاد امتصاص الجلوكوز، والأحماض الأمينية، وكثير من الجزيئات التي يحتاج إليها الجسم عن طريق نواقل النَّقل النَّشط والنَّقل النَّشط الثّانوي (النّقل المُترافق). مثل كلّ أنواع النّقل الذي يتمُّ بمساعدة النواقل، فإنَّ مُعدَّلًا أقصى من النَّقل يتمُّ الوصول إليه عندما تُشبع النّواقل جميعها (انظر الفصل الـ 5).

في حالة نواقل الجلوكوز في الأُنيبيبات المُلتوية القريبة، يحدث الإشباع لها عندما يُساوي تركيز الجلوكوز في الدَّم (وبطبيعة الحال في الرَّاشح) 180 مليجرامًا/100 مليلتر من الدَّم. إذا وصل تركيز الجلوكوز في الدَّم إلى هذا التَّركيز أو أكثر، كما يحدث في حالة عدم مُعالجة السكري، يبقى الجلوكوز في الرَّاشح، ولا يتم امتصاصه بكمية كافية، ويخرج مَعَ البول. وفي الحقيقة، يُستخدم وجود الجلوكوز في البول بوصفه تشخيصًا لمرض السُّكري.

إفراز الفضلات

تتضمن عملية إفراز الجزيئات الغريبة وبعض نواتج الفضلات في الجسم نقل هذه الجزيئات عبر الأغشية الْخلويّة للشُّعيرات الدَّموية وأُنيبيبات الْكِلية إلى الرَّاشح. هذه العملية شبيهة بإعادة الامتصاص، إلا أنّها تحدث في الاتجاه المُعاكس.

يتمُّ التخلُّص من بعض المواد المفرزة إلى البول بسرعة كبيرة، حيث تزالُ من الدَّم مَعَ أول مرور للدَّم في الكليتين. هذه الإزالة السّريعة تُفسِّر وجوب إعطاء البنسلين الذي يتمُّ التخلُّص منه عن طريق الأُنبوبية الكلوية، للجسم بتراكيز عالية مرات عدة في اليوم.

التخلُّص من المواد السامة والأيونات الزائدة يُحافظ على الاتزان الدّاخلي

إنَّ الوظيفة الرّئيسة للكِلية هي التخلُّص من كثير من المواد الضارة التي يأكلها الحيوان ويشربها. إضافة إلى ذلك، يحتوي البول على فضلات نيتروجينية، كما ذكرنا سابقًا، التي هي نواتج تحطُّم الأحماض الأمينية والنَّووية. يحتوي البول أيضًا على البوتاسيوم، والهيدروجين، وأيونات أُخرى زائدة تُزال من الدَّم.

يحافظ التَّركيز العالي لأيونات الهيدروجين (درجة حموضة 5 - 7) على التّوازن القاعدي – الحمضي للدَّم في مدى ضيق (درجة الحموضة 7.35 – 7.45). إضافة إلى ذلك، فإنَّ التخلُّص من الماء إلى البول يُسهم في الحفاظ على حجم الدَّم وضغطه (الفصل الـ 49)؛ فكلما زاد حجم البول الذي يتمُّ التخلُّص منه، يقل حجم الدم.

ولهذا، فإنَّ أهمَ وظيفة للكِلية هي حفظُ التّوازن الداخلي؛ حيث تشترك الكليتان في المُحافظة على البيئة الدّاخليّة. عندما تُصاب الْكِلية بمرض، سيتسبب ذلك في زيادة تركيز نواتج الفضلات النيتروجينية في الدَّم، وفي خلل في المواد الإلكتروليتية وخلل في التّوازن القاعدي – الحمضي، وفشل في تنظيم ضغط الدَّم. هذه التغيُّرات التي يمكن أن تكون قاتلة تُشير إلى أهمية الكليتين في أداء وظائف أعضاء الجسم المُختلفة.

كل جزء من الوحدة الأُنبوبية الكلوية في الثّدييّات يُنجز وظيفة نقل خاصة

كما ذُكر سابقًا، يدخل ما يقارب 180 لترًا من الرَّاشح مُتعادل التَّركيز إلى محافظ بومان في كليتي الإنسان كلّ يوم. بعد مرور هذا الرَّاشح فيما تبقى من أُنيبيبات الوحدة الأُنبوبية الكلوية، وإذا لم يتم إعادة امتصاص جزء منه إلى الدَّم، فإنه سيخرج على شكل بول. من الواضح استحالة إنتاج هذه الكمية الكبيرة من البول، إذا علمنا أنَّ الماء يستطيع الانتقال بالخاصية الأسموزيّة، وأنَّ الخاصية الأسموزيّة لا يمكن أن تحدث بين محلولين متساويين في التَّركيز. لهذا، يجب أن تكون هناك آلية لإيجاد تدرُّج أسموزي بين الرَّاشح والدَّم، ليسمح بإعادة امتصاص الماء.

الأُنيبيبات القريبة المُلتوية

يُعاد امتصاص مُعظم المواد الغذائية تقريبًا من الرَّاشح إلى الدَّم عن طريق الأُنيبيبات المُلتوية القريبة. إضافة إلى ذلك، يُعاد امتصاص ثلثي (3/2) أملاح كلوريد الصوديوم والماء الموجودين داخل محفظة بومان عبر الجدران المُكوِّنة للأُنيبيبات القريبة المُلتوية بشكل مباشر.

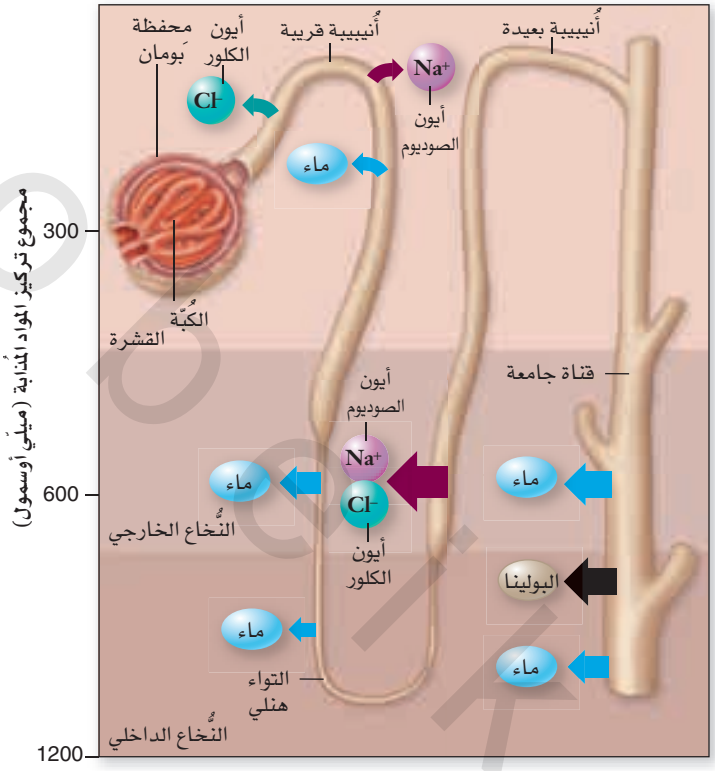
يقود إعادة الامتصاص هذه نقل أيون الصوديوم بآلية النَّقل النَّشط من الرَّاشح في اتجاه الشُّعيرات حول الأُنيبيبية. يتبع أيون Cl^- أيون Na^+ عن طريق النَّقل السالب بسبب التجاذُب الكهربائي، ومن ثمَّ يتبعهما الماء عن طريق الخاصية الأسموزيّة. وحيث إنَّ كمية NaCl والماء التي تتمّ إعادة امتصاصهما من الراشح متساوية، فإنَّ الرَّاشح المُتبقي في الأُنيبيبات يبقى متعادلًا من حيث التَّركيز مُقارنة مَعَ بلازما الدَّم.

على الرغم من أنَّ الرَّاشح المُتبقي بعد عملية إعادة امتصاص أملاح كلوريد الصوديوم والماء يبلغ ثلث كمية الرَّاشح في البداية، فإن هذه الكمية كبيرة (60 لترًا من أصل 180 لترًا في البداية). من الواضح، عدم وجود حيوان يستطيع القيام بطرح هذا الكم من البول، ولهذا فيجب أيضًا أن يُعاد امتصاص مُعظم هذا الماء. يتمُّ هذا الامتصاص بشكل رئيس من خلال القناة الجامعة.

التواء هنلي *Henle loop*

إنَّ وظيفةَ التواء هنلي إيجاد تركيز أسموزي يتزايد بشكل تدريجي من القشرة في اتجاه نخاع الْكِلية. يسمح هذا بإعادة امتصاص الماء عند مروره هابطًا في اتجاه نُخاع الْكِلية في القناة الجامعة بجانب التواء هنلي. يختلف الطَّرف الهابط عن الطَّرف الصاعد التابعين لالتواء هنلي من ناحية التَّركيب، وفي مدى نفاذية كلّ منهما للأيونات والماء. يُسبِّب هذا تكوُّن تدرُّج أسموزي مُتزايد من القشرة إلى النخاع (الشكل 50-17). إنَّ تركيب التواء هنلي يشكل مثالًا آخر على نظام التّيار المُتعاكس، في هذه الحالة، يعمل هذا النِّظام على زيادة المولارية الأسموزيّة للسائل بين الخلوي. لفهم وظيفة التواء هنلي، من الأفضل والأسهل البدء في الطَّرف الصاعد:

1. الطَّرف الصاعد بكامله غير مُنفِّذ للماء، ينقل الجزءُ الغليظ من الطَّرف الصاعد أيونات الصوديوم من الأُنيبيبات إلى الخارج عن طريق النَّقل النَّشط، ويتبعه أيون الكلور بالنَّقل السالب. أما الجزء الرَّقيق من الطَّرف الصاعد فهو منفذ لأيونات الصوديوم والكلور اللذين يتحركان إلى الخارج عن طريق الانتشار.
2. الطَّرف الهابط من التواء هنلي رقيق ومُنفِّذ للماء، وليس لكلوريد الصوديوم. وبسبب خروج Na^+ و Cl^- من الطَّرف الصاعد، فإنَّ المولارية الأسموزيّة للسائل بين الخلوي تكون أكثر حول الطَّرف الهابط، ولهذا يخرج الماء من الطَّرف الهابط عن طريق الخاصية الأسمـوزيّة. تزيد المـولارية الأسموزيّة للسائل في الأُنيبيبات أيضًا في أثناء نزوله إلى القاع والتفافه للصعود عبر الطَّرف الصاعد، حيث يفقد أيضًا NaCl عن طريق الانتشار، كما ذكرنا سابقًا.
3. إنَّ فقدان الماء عن طريق الطَّرف الهابط يُضاعف تركيز السائل الذي يمكن تحقيقه عند كلّ مستوى من التواء هنلي عن طريق النَّقل النَّشط لأيونات الصوديوم (حيث يتبعها أيون الكلور بالنَّقل السالب) عن طريق الطَّرف الصاعد فقط. كلما زاد طول التواء هنلي، تزيد المنطقة التي يتم فيها التَّفاعل بين كلّ من الطَّرف الهابط والصاعد، ومن ثم يزيد من تركيز الرّاشح الذي يمكن الحصول عليه. في كِلية الإنسان، يكون تركيز الرّاشح عندما يدخل التواء هنلي 300 ميلي أوسمول (mOsm)، وهذا التَّركيز يتضاعف إلى أكثر من 1200 ميلي أوسمول عند قاع أطول التواء من التواءات هنلي في نُخاع الْكِلية.



الشكل 50-17

إعادة امتصاص الأملاح والماء في كِلية الثَّدييّات. النَّقل النَّشط لأيونات الصوديوم خارج الأُنيبيبة القريبة يتبعه انتقال الماء وأيونات الكلور بالنَّقل السالب. إنَّ النَّقل النَّشط لكلوريد الصوديوم من الطَّرف الصاعد لالتواء هنلي يصنع تدرُّجًا أُسموزيًّا نحتاج إليه لعملية إعادة امتصاص الماء من خلال الطَّرف الهابط لالتواء هنلي، ومن خلال القناة الجامعة. يُشكِّل طرفا التواء هنلي نظام التَّيار المُتعاكس المُضاعف الذي يزيد من التدرُّج الأسموزيّ. إنَّ التَّغيُّر في المولارية الأسموزيّة من قشرة الْكِلية إلى النُّخاع مُشار إليه على يسار الشَّكل.

4. يُعاد امتصاص NaCl المنضوح خارج الطَّرف الصاعد من التواء هنلي من السائل بين الخلوي إلى الأوعية المُستقيمة، ولهذا ينتشر NaCl من الدَّم الذي يغادر النخاع إلى الدَّم القادم إليه. لهذا، تعمل الأوعية المُستقيمة عمل التّيار المُتعاكس، وهذا شبيه لما يحدث للأكسجين عندما يتدفَّق الماء والدَّم بشكل تدفق مُتعاكس في خياشيم الأسماك (انظر الفصل الـ 44). تعمل الأوعية المُستقيمة، على منع إزالة التَّدرُّج الأسموزيّ الذي ينشأ عن طريق التواء هنلي عندما يتدفق الدَّم خلال الشُّعيرات الدَّموية. لهذا، فإنَّ الدَّم يُمكن أن يُغذّي هذه المنطقة من الْكِلية دون أن يُؤثّر في قدرة إعادة امتصاص الماء في اتجاه القناة الجامعة.

ولأنَّ السائل يمر في اتجاهين مُتعاكسين في طرفي التواء هنلي، فإنّ هذا الالتواء يصنع نخاعًا كلويًّا عالي التَّركيز بالمواد المُذابة. ويُعرف هذا **بنظام التَّيار المُتعاكس المُضاعف Countercurrent multiplier system**. هذا التدرُّج الأسموزيّ المُتكوِّن أكبر بكثير مما يُمكن إنتاجه عن طريق النَّقل النَّشط للأملاح وحدها خارج نظام الأُنيبيبات.

إنَّ سبب التَّركيز العالي للمواد المُذابة في النُّخاع الكلوي هو تجمع NaCl الناجم عن نظام التَّيار المُتعاكس المُضاعف. تشترك البولينا أيضًا في تكوين المولارية الأسموزيّة للنُّخاع الكلوي. يُعَدُّ الطَّرف الهابط من التواء هنلي والقناة الجامعة منفذين للبولينا التي تُغادر هذه المناطق عن طريق الانتشار.

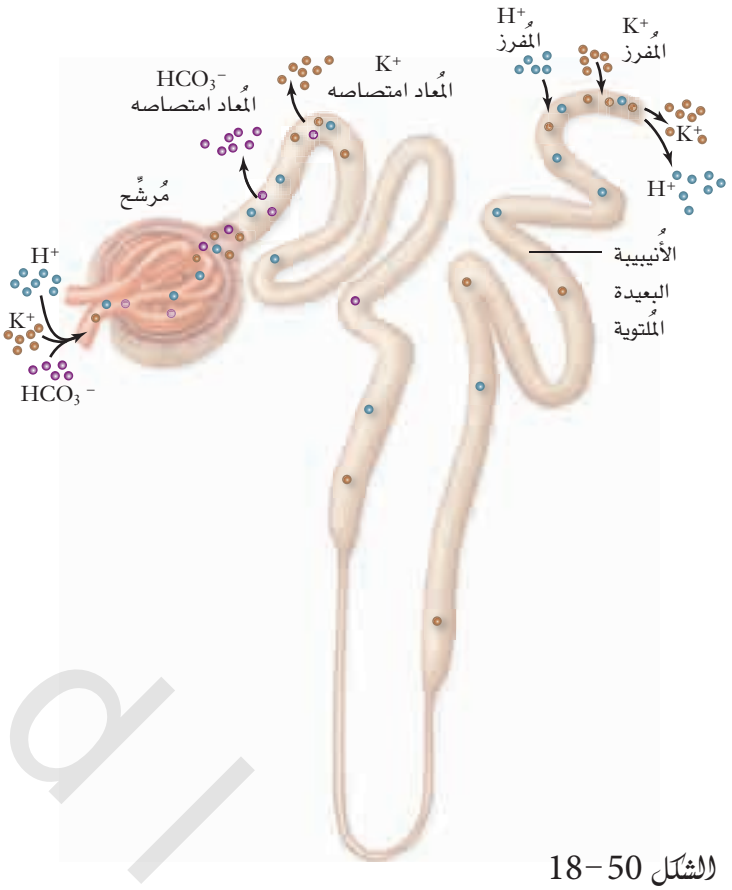
الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة

بسبب أنَّ NaCl يُضخّ من الطَّرف الصاعد لالتواء هنلي، فإنَّ الرَّاشح الذي يصل إلى الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة في قشرة الْكِلية يكون قليل التَّركيز بالمواد المُذابة (100 ميلي أوسمول). تحمل القناة الجامعة السائل المُخفَّف إلى نُخاع الْكِلية. ونتيجة للسائل بين الخلوي عالي التَّركيز بالمواد المُذابة الموجود في نُخاع الْكِلية، يُستخلص الماء من القناة الجامعة إلى الأوعية الدَّموية المُحيطة بسبب التَّدرُّج الأسموزيّ بينهما.

التَّدرُّجُ الأسموزيُّ حولَ الأُنيبيبات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة ثابتٌ، لكن نفاذية هذه الأُنيبيبات للماء مُتغيرة عن طريق الهرمون المانع لإدرار البول *Antidiuretic hormone*، الذي تمَّ ذكره في (الفصلين الـ 46 و 49). عندما يرغب الحيوان في الحفاظ على الماء، فإنّ الغُدّة النخامية الخلفية تفرز المزيد من الهرمون المانع لإدرار البول. يزيد هذا الهرمون عددَ قنوات الماء في الغشاء البلازمي للخلايا المُكوِّنة للقناة الجامعة. يزيد هذا نفاذية القناة الجامعة للماء. وبسب ذلك، يُعاد امتصاص ماء أكثر من الرَّاشح. يُؤدي هذا إلى إخراج بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة.

إضافة إلى تنظيم توازن الماء، تنظم الكليتان توازن المواد الإلكتروليتية في الدَّم عن طريق إعادة الامتصاص والإفراز. فمثلًا، تعيد الْكِلية امتصاص أيونات البوتاسيوم عن طريق الأُنيبيبات المُلتوية القريبة، وتُفرز كمية من أيونات البوتاسيوم بحسب الحاجة من أجل الحفاظ على الاتزان الداخلي إلى الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة (الشكل 50-18). تحافظ الكليتان أيضًا على التّوازن الحمضي – القاعدي عن طريق إفراز أيونات الهيدروجين إلى البول وإعادة امتصاص HCO_3^-.

تعتمد إعادة امتصاص NaCl من خلال الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة على حاجة الجسم، وهي تحت سيطرة هرمون الألدوستيرون *Aldosterone*. يؤثِّرُ كلّ من الألدوستيرون والهرمون المانع لإدرار البول في الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة، على الرغم من أنَّ الألدوستيرون له تأثير أكبر في إعادة امتصاص NaCl. سنُناقش التّنظيم الهرموني للإخراج في الجُزء المقبل.



الشكل 50-18

التَّحكُّم في التّوازن الملحي. تتحكم الوحدة الأنبوبية الكلوية في كمية أيونات K^+، H^+، و $HCO3^-$ المُفرزة إلى البول. يُعاد امتصاص K^+ بشكل كامل في الأُنيبيبة البعيدة، ومن ثمَّ تُفرَزُ بكميات مُنظَّمة هرمونيًّا إلى الأُنبوبة البعيدة. يتمُّ ترشيح $HCO3^-$ إلا أنَّه يُعاد امتصاصه بشكل كامل. يتمُّ ترشيح H^+ ويُفرز أيضًا إلى الأُنبوبة البعيدة، بحيث يكون البول النِّهائي حمضيًّا من حيث درجة الحموضة.

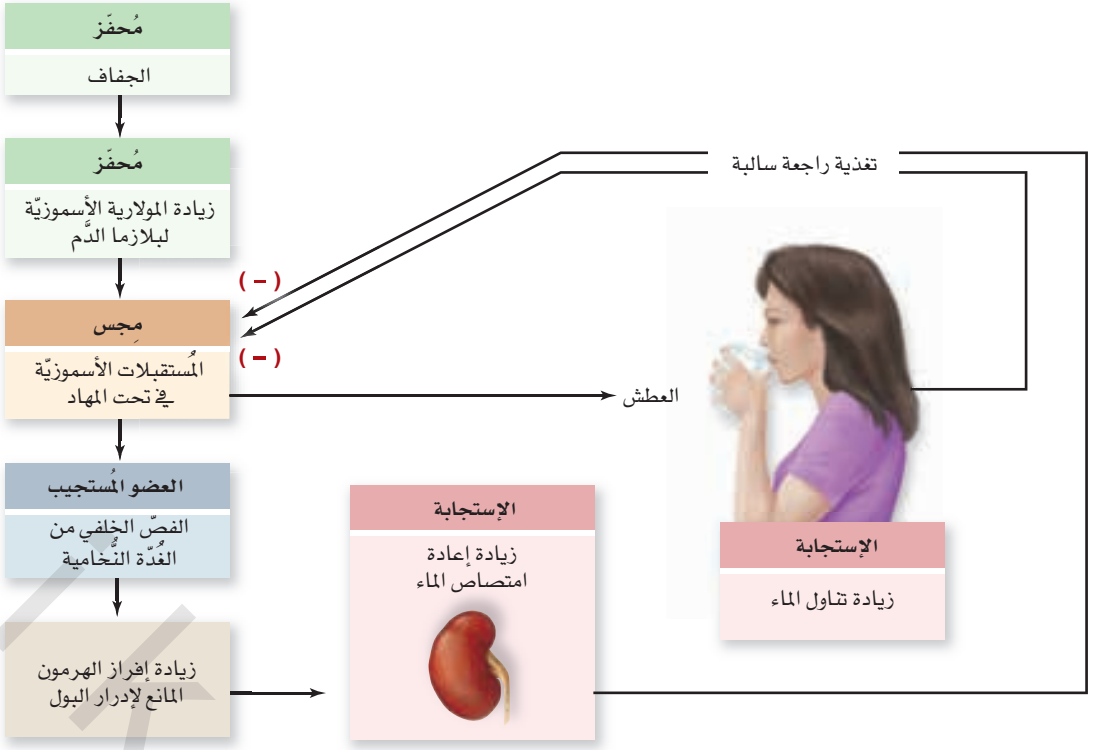
تُقسَّم الْكِلية عند الإنسان إلى القشرة والنُّخاع، وتحتوي على ملايين من الوحدات الوظيفية تُدعى الوحدات الأُنبوبية الكلوية. تستقبل أُنيبيبات الوحدة الأُنبوبية الكلوية الدَّم الرَّاشح من الْكِلية، ومن ثم يطرأ عليه بعض التَّعديلات لإنتاج البول، الذي يُطرح في حوض الْكِلية، ومن ثمَّ إلى الحالب.

يصنع التواء هنلي نخاعًا كلويًّا عالي التَّركيز نتيجة لإخراج NaCl بالنَّقل النَّشط من الطَّرف الصاعد والتَّفاعل مَعَ الطَّرف الهابط. ويسحب النُّخاع الكلوي عالي التَّركيز بالمواد المُذابة الماء بالخاصية الأسموزيّة من الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة، التي لها القُدرة على تمرير الماء تحت تأثير الهرمون المانع لإدرار البول.

7-50 السيطرة الهرمونية للتَّنظيم الأسموزيّ

في الثّدييّات والطّيور، تختلف كمية الماء المطروحة في البول، أي تركيز البول، بحسب التغيُّرات التي يحتاج إليها الجسم. تطرح الكليتان بولًا عالي التَّركيز عندما يريد الجسم المُحافظة على الماء، باستخدام الآلية التي سَنُناقشها لاحقًا. إذا شرب الحيوان ماء كثيرًا، فإنَّ الكليتين تطرحان بولًا ذا تركيز مُنخفض بالمواد المُذابة.

نتيجة لذلك، فإنَّ حجم الدَّم، وضغط الدَّم، وأسموزية بلازما الدَّم يُحافظ عليها ثابتة عن طريق الْكِلية، بغض النَّظر عن كمية الماء التي تشربها. تُنظِّم الكليتان أيضًا تركيز أيونات البوتاسيوم والصوديوم ودرجة حموضة الدَّم ضمن مدى ضيق جدًا. تُنظّم هذه الوظائف للمُحافظة على الاتزان الداخلي للكِلية عن طريق الهرمونات.



الشكل 50-19

الهرمون المانع لإدرار البول يُحفِّز إعادة امتصاص الماء من خلال الكِلية. هذا الفعل يُكمل دورة التَّغذية الرَّاجعة، ويُساعد في المُحافظة على الاتزان الداخلي لحجم الدَّم وضغطه.

الهرمون المانع لإدرار البول يُحافظ على الماء

ينتج **الهرمون المانع لإدرار البول Antidiuretic hormone (ADH)** من تحت المِهاد، ويُفرز من الفصّ الخلفي للغُدّة النُّخامية. إنَّ المُحفِّز الرّئيس لإفراز ADH هو زيادة المولارية الأسموزيّة لبلازما الدَّم. عندما يُصاب الشخص بالجفاف، أو يتناول طعامًا مالحًا، فإنَّ المولارية الأسموزيّة تزيد في البلازما (تركيز الأملاح في بلازما الدَّم يزيد). ترصد المُستقبلات الأسموزيّة الموجودة في تحت المِهاد هذا الارتفاع في المولارية الأسموزيّة في الدَّم، وتقوم بإرسال سيالات عصبية إلى مركز التَّكامل (الموجود في تحت المهاد أيضًا). إنَّ تنشيط هذا المركز يُعطي إحساسًا بالعطش، ويزيد من إفراز ADH (الشكل 50-19).

يعمل ADH على زيادة نفاذية جدران الأُنيبيبات الملتوية البعيدة والقناة الجامعة للماء. توجد قنوات لنقل الماء تُدعى الأكوابورينات (الفصل الـ 5) في حويصلات داخل الخلايا الطِّلائية لهذه القنوات المُلتوية والقناة الجامعة؛ يُحفِّز ADH اندماج هذه الحويصلات مَعَ الغشاء، بشكل يُشبه عملية الإخراج الخلوي. يُسبِّب هذا زيادة في عدد القنوات في جدران هذه الأُنيبيبات والقنوات الجامعة. إنَّ زيادة هذا العدد يسمح للماء بالتدفق من الرَّاشح إلى خارج الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة بفعل التدرُّج الأسموزيّ في نخاع الكِلية. بعد ذلك، يُعاد امتصاص الماء إلى الدَّم.

عندما يقل إفراز ADH، فإنّ الغشاء البلازمي ينغمد نحو الداخل لتتكون بعد ذلك حويصلات داخل الخليّة تحتوي على الأكوابورينات، ولهذا يُصبح الغشاء البلازمي محتويًا على قنوات ماء قليلة، ويصبح أقل نفاذية للماء. ويخرج مُعظم الماء في هذه الحالة على هيئة البول.

في حالة الإفراط في إفراز ADH، يُخرج الشَّخص بولًا عالي التَّركيز يُقارب حجمه 600 مل كلّ يوم. يعاني الشَّخص المُصاب بتلف في الغُدَّة النُّخامية نقصًا في ADH ويُصاب بمرض يُدعى السُّكري المائي أو السُّكري عديم الطعم *Diabetes insipidus* ويخرج كميات كبيرة من البول المُخفَّف بشكل مُستمر. هذا الشخص يكون في حالة خطر، حيث يُعاني جفافًا شديدًا، وانخفاضًا كبيرًا في ضغط الدَّم.

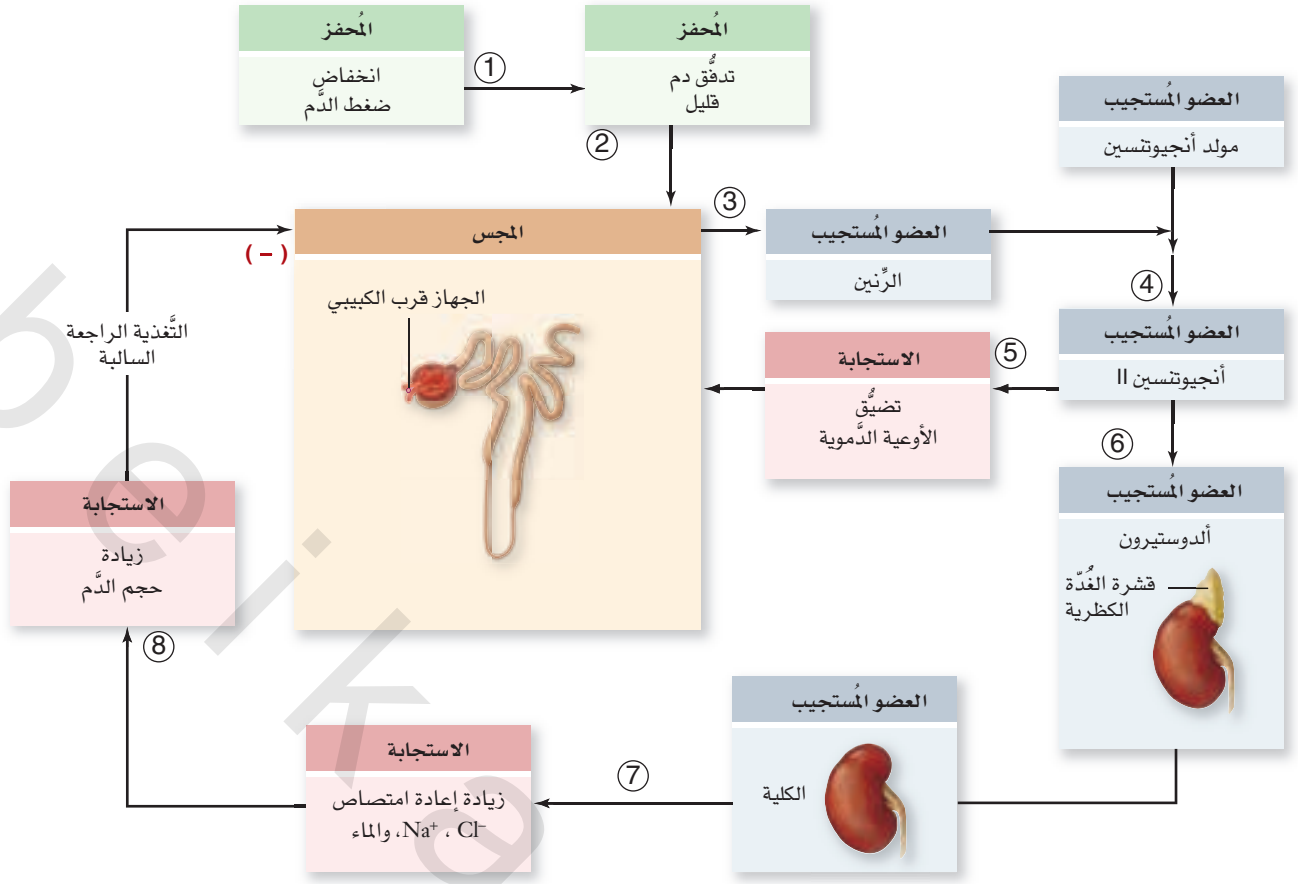
تتحكَّم هرمونات الألدوستيرون والعامل الأُذيني المُدِّر للصوديوم في تركيز أيونات الصوديوم

يُعَدُّ أيون الصوديوم المُذاب الرّئيس في بلازما الدَّم. عندما يقل تركيز الصوديوم في الدَّم، يقل الضّغط الأسموزيّ للدَّم. يُثبط هذا الانخفاض في الضّغط الأسموزيّ في الدَّم إفراز الهرمون المانع لإدرار للبول، مُسبِّبًا زيادة في كمية السائل المُتبقية في القناة الجامعة (يُقلِّل من إعادة امتصاص الماء) وبذلك يخرج هذا السائل مَعَ البول ما يُسبِّب نُقصًا في حجم الدَّم وضغطه.

إنَّ نقص أيونات الصوديوم خارج الخلوي يُسبِّب أيضًا امتصاص الماء إلى الخلايا بالخاصة الأسموزيّة، هذا يُلغي جزئيًّا انخفاض الضّغط الأسموزيّ في الدَّم، ولكنه يُنقص حجم الدَّم وضغطه. وإذا كان نقص أيونات الصوديوم شديدًا، فإنَّ نقص حجم الدَّم يكون كبيرًا، ويؤدي إلى ضغط دم غير كافٍ لبقاء الشخص حيًّا. لهذا السبَّب، فإنَّ الملح ضروري للحياة. كثير من الحيوانات تمتلك "جوعًا للملح" وتبحث عنه بنشاط، مثلما تفعل الغزلان في أماكن لعق الملح.

إنَّ الهبوط في تركيز أيونات الصوديوم في الدَّم يُعوَّض عادة بالكليتين تحت تأثير هرمون **الألدوستيرون Aldosterone**، الذي يُفرز من قشرة الغُدّة الكظرية. يُحفِّز ألدوستيرون الأُنيبيبات القريبة المُلتوية والقناة الجامعة على امتصاص أيونات الصوديوم، ومن ثم، يُقلِّل من إفراز أيونات الصوديوم في البول. في حالة الإفراز الشّديد لألدوستيرون، يختفي الصوديوم بشكل كامل من البول. إنَّ إعادة امتصاص أيون الصوديوم عادةً ما يتبعه إعادة امتصاص أيون الكلور والماء، ولهذا يمتلك ألدوستيرون تأثيرًا مُحفِّزًا للحفاظ على الماء والأملاح. ولهذا، فإنه يحافظ على حجم الدم، والمولارية الأسموزيّة، وضغط الدَّم.

إنَّ إفراز ألدوستيرون استجابةً إلى نقصان مستوى أيونات الصوديوم في الدَّم يتم بشكل غير مُباشر. وحيث إنَّ نُقصان تركيز الصوديوم في الدَّم يكون مصحوبًا بنقصان حجم الدَّم، فإنَّ مرور الدَّم بجانب مجموعة من الخلايا المُسماة الجهاز قرب الكبيبي juxtaglomerular apparatus يقل. يقع هذا الجهاز في الكليتين بالقرب من الأُنيبيبات المُلتوية القريبة والشُّريِّن الوارد (الشكل 50-20).



الشكل 50–20

انخفاض حجم الدَّم يُنشِّط نظام رنين - أنجيوتنسين - ألدوستيرون. (1) انخفاض حجم الدَّم ومستوى أيونات الصوديوم في الدَّم يُقلِّل من ضغط الدَّم. (2) انخفاض تدفُّق الدَّم من خلال الجهاز قرب الكبيبي يُنبِّه (3) إفراز الرِّنين إلى الدَّم، الذي يُحفِّز إنتاج أنجيوتنسين I من مولد أنجيوتنسين. (4) أنجيوتنسين I يُحوَّل إلى شكل أنشط، يُسمّى أنجيوتنسين II (5) يعمل أنجيوتنسين II على انقباض الأوعية الدَّموية و (6) إفراز ألدوستيرون من قشرة الغُدّة الكظرية. (7) يُحفِّز ألدوستيرون إعادة امتصاص أيونات الصوديوم من الأُنيبيبات الملتوية البعيدة. زيادة إعادة امتصاص أيونات الصوديوم يتبعه إعادة امتصاص أيونات الكلور والماء. (8) يُسبِّب هذا زيادة في حجم الدَّم. إنَّ زيادة حجم الدَّم ربما تُنبِّه إفراز الهرمون الأُذيني المُدرّ للصوديوم، الذي يُثبِّط إفراز ألدوستيرون. هذان النِّظامان يحافظان على الاتزان الداخلي.

عندما يقل تدفُّق الدَّم، يستجيب الجهاز قرب الكبيبي لذلك بإفراز أنزيم الرِّنين *Renin* إلى الدَّم. يُحفِّز أنزيم الرنين إنتاج الأنجيوتنسين I عديد الببتيد من البروتين المولد لأنجيوتنسين. يُحوَّل أنجيوتنسين I عن طريق أنزيم آخر إلى أنجيوتنسن II، الذي يُحفِّز الأوعية الدَّموية على الانقباض، ويحفز إفراز ألدوستيرون من قشرة الغُدّة الكظرية. ولهذا، يُحافظ على الاتزان الداخلي لحجم الدَّم وضغطه عن طريق تنشيط نظام الرِّنين – أنجيوتنسين – ألدوستيرون. إضافة إلى إعادة امتصاص أيونات الصوديوم، يحفّز ألدوستيرون إفراز أيون البوتاسيوم إلى الأُنيبيبات المُلتوية القريبة والقناة الجامعة. نتيجةً لذلك، يقلُّ ألدوستيرون تركيزَ أيونات البوتاسيوم في الدَّم، مُحافظًا بذلك على مستوى ثابت لأيونات البوتاسيوم في مُواجهة التَّغيُّرات التي قد تحصل نتيجة تغيُّر كمية أيونات البوتاسيوم في الغذاء. والأشخاص الذين لديهم نقص في إفراز ألدوستيرون سيموتون إذا لم يُعالجوا بسبب الفقدان الشّديد للماء والأملاح في البول، وتراكُم أيونات البوتاسيوم في دمهم.

إنَّ عمل ألدوستيرون في المُحافظة على الأملاح والماء يُخالف عمل هرمون آخر، هو **العامل الأُذيني المُدرّ للصوديوم Atrial natriuretic hormone**، الذي ذُكِرَ في (الفصل الـ 49). يُفرز هذا الهرمون من الأُذين الأيمن للقلب استجابةً لزيادة حجم الدَّم، الذي يسبب تمدُّد الأُذين. في هذه الظروف، ينخفض إفراز ألدوستيرون من قشرة الغُدّة الكظرية، ويزيد إفراز العامل الأُذيني المُدرّ للصوديوم، وهذا يُحفِّز إخراج الأملاح والماء مَعَ البول، ويُقلِّل حجم الدَّم.

الهرمون المانع لإدرار البول يُحفِّز زيادة عدد قنوات الماء في الغشاء البلازمي للخلايا المُكوِّنة للأُنيبيبات المُلتوية القريبة والقناة الجامعة، جاعلًا هذه التَّراكيب أكثر نفاذية للماء. لهذا، يُحفِّز الهرمون المانع لإدرار البول عملية إعادة امتصاص الماء وإخراج بول ذي تركيز عالٍ بالمادة المُذابة. يُحفِّز ألدوستيرون عملية إعادة امتصاص أيونات الصوديوم، والكلور، والماء عبر الأُنيبيبات المُلتوية البعيدة والقناة الجامعة، ويُحفِّز إفراز أيونات البوتاسيوم إلى الأُنيبيبات أيضًا. العامل الأُذيني المُدرّ للصوديوم يُقلِّل إعادة امتصاص أيونات الصوديوم والكلور.

50-1 تنظيم درجة حرارة الجسم

درجةُ الحرارة من أهم مظاهر البيئة التي يواجهها المخلوق الحي.

- Q_{10} هي نسبة مُعدَّل التَّفاعل عند درجتي حرارة تختلفان بمقدار 10 درجات سيلسيوس. للتَّفاعلات الكيميائية Q_{10} يساوي تقريبًا 2.
- تُحدَّد درجة حرارة الجسم عن طريق العوامل الداخليّة مثل عمليات الأيض والعوامل الخارجية التي تؤثّر في انتقال الحرارة.
- تنتقل الحرارة من البيئة إلى الجسم عن طريق أربع آليات، هي: الإشعاع، والتَّوصيل، والحمل، والتَّبخير (الشكل 50-1).
- يعتمد انتقال الحرارة على نسبة السّطح إلى الحجم، واختلاف درجة الحرارة بين جسمين، والحرارة النَّوعية.
- تُقسَّم المخلوقات الحية بحسب مصدر الحرارة إلى: داخليّة الحرارة (ذوات الدَّم الحار) وهي القادرة على توليد حرارتها، ومُتغيرة الحرارة (ذوات الدَّم البارد) التي تعتمد على البيئة.
- مُتغيرة الحرارة (خارجية الحرارة) لها مُعدَّل أيضي مُنخفض، وتنظِّم حرارة أجسامها عن طريق تغيرات سلوكية (أشكال 50-2، 50-3).
- داخليّة الحرارة (ذوات الدَّم الحار) تستطيع تنظيم درجة حرارة جسمها عن طريق تغيير مُعدَّل الأيض لديها، ومُعدَّل تدفُّق الدَّم الطَّرفي، والتَّعرُّق أو اللهاث.
- التَّوليد الحراري غير الارتعاشي يولِّد حرارة عن طريق عمليات أيض الدُّهون، أما التَّوليد الحراري الارتعاشي فيستخدم الانقباضات العضلية.
- يتحكم تحت المهاد في التّنظيم الحراري للثدييات (الشكل 50-5).
- مولدات الحمى تُحفِّز الحُمّى، وزيادة درجة الحرارة المُحدَّدة مُسبقًا (المرجعية).
- السُّباتُ نقصٌ في مُعدّلات الأيض، يسمح بتقليل تناول الطعام. تُسمّى الفترةُ الطويلة من السُّبات البياتَ الشتوي.

50-2 المولارية الأسموزيّة والتّوازن الأسموزيّ

للحفاظ على التّوازن الأسموزيّ، يجب أن يكون جسم الحيوان قادرًا على أخذ الماء أو التخلُّص منه إلى البيئة المُحيطة، وقادرًا أيضًا على تنظيم الأيونات.

- الضّغطُ الأسموزيُّ مقياسٌ لقدرة المحلول على أخذ الماء عن طريق الخاصية الأسموزيّة.
- تُعرَّف المولارية الأسموزيّة بأنها المولات المُذابة في لتر من المحلول.
- تفقد الخليّة الماء إذا وضعت في محلول عالي التَّركيز من المواد المذابة، أما في محلول قليل التركيز من المواد المذابة، فإنها تكتسب الماء. وفي محلول مُتعادل لا يحدث تغيير في حجم الخليّة.
- المُتطابقاتُ الأسموزيّةُ مُتعادلةٌ من النَّاحية الأسموزيّة مَعَ بيئتها، أما المُنظِّمات الأسموزيّة، فإنها تتحكم في المولارية الأسموزيّة لسوائل أجسامها.
- فقريات المياه العذبة تحتوي سوائل عالية التَّركيز من المواد المُذابة بالنِّسبة إلى البيئة المُحيطة، أما الفقريّات البحريّة فتحتوي سوائل قليلة التَّركيز من المواد المُذابة مُقارنةً مَعَ بيئتها.

50-3 الأعضاء المُنظِّمة للأسموزية

مُعظم المخلوقات، ومن ضمنها المخلوقات أُحادية الخليّة، طوَّرت آلية لتتعامل مَعَ مشكلات التّوازن المائي.

- الدِّيدان المُسطحة تستخدم أنابيب النيفريديا الابتدائية المُتَّصلة مَعَ الخلايا اللّهبية التي تسحب السائل من داخل الجسم في اتجاهها (الشكل 50-7).
- اللافقريات الأُخرى تمتلك نفريديا تفتح من الطّرفين إلى داخل الجسم وخارجه، حيثُ تحدث ترشيحًا لسوائل الجسم، ومن ثمَّ إعادة امتصاص للأملاح قبل طرح الفضلات إلى الخارج (الشكل 50-8).
- تمتلك الحشرات أنابيب ملبيجي التي يُفرز من خلالها حمض البوليك وفضلات أُخرى إلى عضو الإخراج، ويُعاد امتصاص الماء والأملاح قبل طرحها إلى الخارج (الشكل 50-9).
- تمتلك الفقريّات الكلى التي تُنتج البول عن طريق الترشيح، والإفراز، وإعادة الامتصاص.

50 – 4 تطوُّر الْكلية في الفقريّات

تتكون الْكِلية من آلاف الوحدات المُسماة الوحدات الأُنبوبية الكلوية، التي تُنظِّم سوائل الجسم.

- تتكون الوحدة الأُنبوبية الكلوية من الكُبّة، ومحفظة بومان، والأُنيبيبات الملتوية القريبة، والتواء هنلي، والأُنيبيبات الملتوية البعيدة، والقناة الجامعة (الشكل 50-10).
- تمتلك أسماك المياه العذبة سوائل ذات تراكيز عالٍ من المواد المُذابة بالنِّسبة إلى البيئة. وتُخرجُ كمية كبيرة من الماء وتمتصُّ الأيونات (الشكل 50-11).
- تمتلك أسماك المياه المالحة سوائل ذات تراكيز منخفضة من المواد المُذابة بالنِّسبة إلى البيئة. تمتص كمية كبيرة من الماء، وتطرح الأيونات إلى الخارج عبر الخياشيم عن طريق النَّقل النَّشط. تطرح هذه الأسماك بولًا مُتعادل التّركيز بالنِّسبة إلى الدَّم.
- الأسماك الغضروفية تمتلك سوائل ذات تراكيز مُتعادلة مَعَ البيئة؛ لأنها تحتفظ بالبولينا، وتَضخُّ المواد الإلكتروليتية عن طريق النَّقل النَّشط، وتفرزُ بولًا متعادلًا من ناحية التَّركيز مَعَ الدَّم.
- تتصرف برمائيات المياه العذبة وزواحفها كتصرف أسماك المياه العذبة، وعمل كلى الزَّواحف الْبحريّة كعمل كلى الأسماك العظمية الْبحريّة.
- الزَّواحف البرية (التي تعيش على اليابسة) لا تستطيع إنتاج بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة.
- تستطيع النّدييّات والطّيور طرح بول ذي تركيز عالٍ من المواد المُذابة، وتستطيع الاحتفاظ بالماء (الشكل 50-12).

50-5 الفضلات النيتروجينية: الأمونيا، واليوريا (البوليا)، وحمض اليوريك (البوليك)

عندما تحطِّمُ الحيوانات كلاًّ من الأحماض الأمينية والنووية فإنها تنتجُ فضلات نيتروجينية سامة (الشكل 50-13).

- الأمونيا سامة جدًا، وتحتاج إلى كمية كبيرة من الماء للتخلُّص منها عن طريق الجسم، أو من خلال الخياشيم في حالة الأسماك.
- البولينا أقل سمية من الأمونيا، وتحتاج إلى ماء أقل للتخلُّص منها، وتحتاج إلى طاقة لتصنيعها.
- حمض البوليك هو أقلها سُميّة، ويحتاج إلى كمية أقل من الماء للتخلُّص منه، وأكثرها إنفاقًا للطاقة عند تصنيعه.

50-6 الكِلية في الثّدييّات

تُعالج كِلية الإنسان 180 لترًا من الرَّاشح كلّ يوم، وتُنتِج بولًا يُطرح من خلال الإحليل (الشكل 50-14).

- تمتلك الْكِلية ثلاث وظائف أساسية: التَّرشيح، وإعادة الامتصاص، والإفراز (الشكل 50-15).
- تحدث عملية التَّرشيح في الكُبّة، حيث يُزال كلّ شيء من الدَّم ما عدا الخلايا والبروتينات الكبيرة، وجزيئات أُخرى كبيرة.
- إعادةُ الامتصاص حركةٌ انتقائيةٌ للمواد الغذائية، والأيونات، والماء، من الرَّاشح إلى الدَّم.
- الإفرازُ عمليةُ حركةِ المواد من الدَّم إلى الرَّاشح.
- يمرّ الرَّاشح من محفظة بومان إلى الأُنيبيبات الملتوية القريبة، ثمّ التواء هنلي، ومن ثمّ إلى الأُنيبيبات الملتوية البعيدة، ومن هناك إلى القناة الجامعة (الشكل 50-16).
- يمرّ الدَّم من الشِّريان الصغير الوارد إلى الكُبّة، ومن ثمّ إلى الشِّريان الصغير الصادر منها، ومن هناك إلى الشُّعيرات حول الأنيبيبة، وأخيرًا إلى الأوعية المُستقيمة.
- تتخلَّص الْكِلية من كثير من المواد المُضرة، مثل الفضلات النيتروجينية، والأيونات الزائدة، والسُّموم.
- يُحدث التواء هنلي تدرجًا أسموزيًّا متزايدًا من قشرة الْكِلية في اتجاه نُخاعها.
- كلما زاد طول التواء هنلي، تمَّ إنتاج بول مُركَّز أكثر (الشكل 50-17).
- تُنظِّم الْكِلية مستوى المواد الإلكتروليتية عن طريق إعادة الامتصاص والإفراز.

50-7 السيطرة الهرمونية للتّنظيم الأسموزيّ

تحافظ الْكِلية على حجم الدَّم، وضغطه، والضّغط الأسموزيّ لبلازما الدَّم، وتُنظِّم جميعها بفعل الهرمونات (الشكل 50-19).

- ينتُج الهرمون المانع لإدرار البول من تحت المهاد، ويُحافظ على الماء في الجسم عن طريق زيادة نفاذية القناة الجامعة للماء (الشكل 50-19).
- يُثبِّط انخفاض مستويات أيون الصوديوم إفراز الهرمون المانع لإدرار البول، ويحفِّزُ الألدوستيرون تناول أيونات الصوديوم من الأُنيبيبات الملتوية البعيدة، وإرسالها إلى الدَّم.
- الهرمون الأُذيني المُدر للصوديوم له فعل مُعاكس لعمل الألدوستيرون.
- يُنشِّط انخفاض حجم الدم نظام رنين – أنجيوتنسين – ألدوستيرون (الشكل 50-20).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. إحدى هذه الطُّرق لا تستخدم للحفاظ على البيئة الداخليّة ثابتة في الجسم:
   أ. تغيُّرات سلوكية.
   ب. التَّغذية الراجعة السالبة.
   جـ. تأثيرات هرمونية.
   د. التَّغذية الراجعة الموجبة.
2. التَّشابه بين الأجهزة الإخراجية في الفقريّات واللافقريات يتضمن:
   أ. ترشيح السّائل الجسمي.
   ب. استخدام الأُنيبيبات لاحتواء الرَّاشح.
   جـ. إعادة امتصاص الأيونات والماء.
   د. كلّ ما ذُكر.
3. إذا قرّر أستاذك في البحث عمل مشروع على فعالية ترشيح أنابيب ملبيجي. فإنك ستدرس:
   أ. النمل.
   ب. الطّيور.
   جـ. الثّدييّات.
   د. ديدان الأرض.
4. يُعَدُّ دم أسماك القرش مُتعادلًا أسموزيًّا مَعَ مياه البحر بسبب إعادة امتصاص _____ إلى دمها.
   أ. الأمونيا.
   ب. حمض البوليك.
   جـ. البولينا.
   د. كلوريد الصوديوم.
5. من أهم وظائف جهاز الإخراج التخلُّص من النيتروجين الزائد الناتج عن عمليات الأيض. أحد هذه المخلوقات الحية أكثر فعالية في تغليف أو معالجة النيتروجين لطرحه إلى الخارج:
   أ. الضفدع.
   ب. أسماك المياه العذبة.
   جـ. الإيجوانا.
   د. الجمل.
6. من وظائف الكِلية:
   أ. إزالة المواد الضارة من الجسم.
   ب. إعادة امتصاص الماء لاستخدامه من جديد.
   جـ. تنظيم مستوى الأملاح في الدَّم.
   د. كلّ ما ذكر.
7. إذا أصابك التهاب (عدوى) وكان ذا تأثير في عملية إعادة امتصاص الأيونات من الرَّاشح، فإنّ هذه الإصابة ستسبب إصابة خلايا تقع في:
   أ. محفظة بومان.
   ب. الكُبّة.
   جـ. الأُنيبيبات الكلوية.
   د. القناة الجامعة.
8. يُفرز الإنسانُ الزائدَ من الفضلات النيتروجينية على شكل:
   أ. حمض البوليك البلّوري.
   ب. مركبات تحتوي على البروتين.
   جـ. الأمونيا.
   د. البولينا.
9. الجملة غير الصحيحة هي:
   أ. الهرمون المانع لإدرار البول يجعل القناة الجامعة أكثر نفاذية للماء.
   ب. تحتوي الجوانو على تركيز عالٍ من حمض البوليك.
   جـ. يُفرز الألدوستيرون من تحت المهاد استجابةً إلى مستويات عالية من أيونات الصوديوم في الدَّم.
   د. حمض البوليك أقل الفضلات النيتروجينية ذائبية.
10. الفرق الرئيس بين الحيوانات داخليّة الحرارة ومتغيرة الحرارة بالنِّسبة إلى المُحافظة على درجة حرارة الجسم هو:
   أ. تعتمد الحيوانات مُتغيرة الحرارة بشكل كبير على الظروف البيئية لتحديد درجة حرارة الجسم.
   ب. الحيوانات داخليّة الحرارة لا تتأثر بالظروف البيئية.
   جـ. تعتمد الحيوانات مُتغيرة الحرارة بشكل كبير على التّكيّفات السلوكية أكثر من الحيوانات داخليّة الحرارة.
   د. الحيوانات داخليّة الحرارة أكبر من الحيوانات متغيرة الحرارة.
11. المخلوقات المُنظِّمة للضَّغط الأسموزيّ تكون بها السوائل الداخليّة _____ بالمُقارنة مَعَ البيئة المُحيطة.
   أ. مُتعادلة.
   ب. تحتوي على الكثير من المواد المُذابة.
   جـ. تحتوي على القليل من المواد المُذابة.
12. إذا كان الإنسان من ذوات الدَّم الحار (داخليّة الحرارة)، فإن سبب نقص درجة حرارة الجسم أو زيادتها، هو:
   أ. الآليات التي تتحكم في حرارة الجسم غير كافية، وتسمح بتغيرات كبيرة في درجة الحرارة.
   ب. حرارةُ الجسم هي مجموعُ الحرارةِ الناتجة عن تفاعلات الأيض والحرارة المنقولة من البيئة.
   جـ. مُعدَّلات وتفاعلات الأيض يمكن أن تتغير بسبب المرض أو مستوى النَّشاط.
   د. (ب) و (جـ).
13. أنت وزميلك في الدِّراسة تريدان رسم المسار المُتحكِّم في عملية إعادة امتصاص أيونات الصوديوم عندما ينخفض ضغط الدَّم. التسلسل الصحيح للأحداث هو:
   1. يُفرز الألدوستيرون.
   2. أُنيبيبات الكِلية تُعيد امتصاص أيونات الصوديوم.
   3. يُفرز الرِّنين.
   4. يقوم الجهاز القريب من الكُبَّة برصد انخفاض ضغط الدَّم.
   5. يتم إنتاج الأنجيوتنسين II.
   أ. 1، 3، 5، 2، 4.
   ب. 4، 2، 3، 1، 5.
   جـ. 4، 3، 5، 2، 1.
   د. 2، 4، 3، 1، 5.

أسئلة تحدٍّ

1. على أي من أجزاء الوحدة الأُنبوبية الكلوية تعمل هذه الهرمونات، صِف متى وكيف تقوم الهرمونات بعملها.
   أ. الهرمون المانع لإدرار البول
   ب. الألدوستيرون
   جـ. العامل الأُذيني المُدرّ للصوديوم
2. الدكتور المُعالج لجميلٍ مهتم، ويتوقع أن كِليته لا تعمل بالشَّكل الصحيح. وهو يريد أن يُحدِّد ما إذا كان حجم الدَّم الذي يتدفَّق من خلال الكِلية (يُسمّى مُعدَّل تدفُّق الدَّم في الكِلية) يقع ضمن المدى (المُعدَّل) الطبيعي. احسب مُعدَّل تدفق الدَّم "الطبيعي" في الكِلية اعتمادًا على المعلومات الآتية:
   وزن جميل 90 كجم. افترض أنَّ حجم الدَّم الكلي طبيعي، ويساوي 80 مل / كجم من وزن الجسم، وكمية الدَّم التي يضخّها القلب / دقيقة (الناتج القلبي) كانت طبيعية. افترض أنَّ مُعدَّل تدفُّق الدَّم للكِلية 21% من الناتج القلبي.
3. لماذا يخرج الفيل في حديقة الحيوانات في يوم بارد إلى الخارج، في حين تبقى الثّدييّات الصغيرة الأُخرى مثل الفئران في الداخل؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

الفصل 51

جهاز المناعة
The Immune System

موجز المفاهيم

51-1 الجهاز الغطائي: خط الدِّفاع المناعي الأول

- *الجلد حاجز ضد العدوى.*
- *تمنع سطوح الأغشية المُخاطية الطلائية دخول المخلوقات المُمرضة.*

51-2 المناعة اللانوعية: خط الدِّفاع المناعي الثاني

- *تتخلَّص أنواع عدة من الخلايا من الجراثيم الغازية بشكل لا نوعي.*
- *الاستجابة الالتهابية هي استجابة مناعية لانوعية للعدوى الجرثومية أو تهتك الأنسجة.*
- *تُساعد البروتينات المُتمِّمة والإنترفيرون على التَّخلص من مُسبِّب المرض.*
- *تُظهر أنواع كثيرة من المخلوقات استجابة مناعية لانوعية.*

51-3 الاستجابة المناعية النَّوعية: خط الدِّفاع المناعي الثالث

- *لوحظت المناعة منذ القدم، لكن آلية عملها تمَّ فهمها أخيرًا.*
- *مولِّدات الضِّد تُحفِّز الاستجابة المناعية النَّوعية.*
- *تقوم الخلايا الليمفية بالاستجابة المناعية النَّوعية.*
- *المناعة النَّوعية؛ نشطة أو سلبية.*
- *عملية تكوُّن الدَّم هي التي تُعطي خلايا الجهاز المناعي.*
- *يُدعم جهاز المناعة بنوعين من الأعضاء.*
- *تطوَّرَ شكلان من المناعة التَّكيُّفية.*

51-4 الخلايا التَّائية: المناعة الخلوية

- *تحمل بروتينات مُعقَّد التَّوافق النسيجي معلومات للتَّفريق بين الذَّات والغريب.*
- *تقضي الخلايا التائية السامة على الخلايا السرطانية والخلايا المُصابة بالفيروسات.*
- *تُفرز الخلايا التائية المُساعدة بروتينات لتوجيه الاستجابة المناعية.*
- *الخلايا التائية هي المسؤولة عن رفض الأعضاء المنقولة.*
- *تُفرز أنواع عدَّة من الخلايا المناعية المحركات الخلوية (السيتوكاينات).*

51-5 الخلايا البائية: المناعة السائلة وإنتاج الأجسام المُضادة

- *يُظهر تركيب البروتينات الكروية المناعية (الأجسام المُضادة) مناطق مُتغيرة وأخرى ثابتة.*
- *المجموعات الخمس للبروتينات الكروية المناعية لها وظائف مُختلفة.*
- *يُعزى سبب تنوع البروتينات الكروية المناعية إلى إعادة ترتيب المادة الوراثية (DNA).*

مقدّمة

عندما نفكر في كيفية دفاع الحيوانات عن نفسها، نتذكر السلاحف بدرعها الواقي القوي. على كل حال هذا الدِّرع لا يكفي لحماية الحيوان ضد أخطر مُسبِّبات الأمراض للفقريات؛ البكتيريا والفيروسات. نحن نعيش في عالم مليء بالمخلوقات الدَّقيقة التي لا تُرى بالعين المجردة، ولا يستطيع أيّ حيوان من الفقريات النَّجاة من هذه المخلوقات إلا بحماية مُناسبة. لقد طوَّرت أجسام الحيوانات نُظمًا دفاعية عدَّة فعالة. ولكن، تبقى هذه النُّظم المناعية ليست ذات كفاءة مثالية. إذ إنَّ نحو 40 مليون شخص قتلهم فيروس الإنفلونزا بين 1918 – 1919، وسنويًّا يموت قرابة مليون شخص بسبب الملاريا. إنَّ الأبحاث مُستمرة لمحاولة تحسين أجهزتنا المناعية ضد الأمراض المُعدية والسارية.

- *الاستجابة الثانوية لمولِّد ضد ما فعّالة أكثر من الاستجابة الأولية.*

51-6 المناعة الذَّاتية وفرط الحساسية

- *تنتج الأمراض المناعية الذَّاتية عن هجوم مناعي على أنسجة الجسم نفسه.*
- *الحساسية يُسبِّبها إفراز الجسم المُضاد IgE استجابة لمولِّدات الضِّد.*
- *فرط الحساسية المُتأخرة تقوم به خلايا تائية مُساعدة وخلايا مبتلعة كبيرة.*

51-7 الأجسام المُضادة في تشخيص الأمراض ومُعالجتها

- *تدل زُمَر الدَّم على مولِّدات الضِّد الموجودة على سطوح خلايا الدَّم الحمراء للشَّخص.*
- *يُحدَّد نوع زمرة الدَّم بالتَّخثر.*
- *تنتُج تفاعلات نقل الدَّم من نقل دم غير مُطابق.*
- *الأجسام المُضادة أُحادية السُّلالة أداة ذات قيمة في التَّشخيص والعلاج.*

51-8 مُسبِّبات المرض التي تتهرَّب من جهاز المناعة

- *تغير كثير من مُسبِّبات المرض مولِّدات الضِّد السَّطحية لتفادي كشفها من قِبَل جهاز المناعة.*
- *تطوَّرت عند البكتيريا آليات عدة للتَّهرُّب من الهجوم المناعي.*
- *يقتل فيروس الإيدز الخلايا التائية المُساعدة، ويُثبِّط المناعة.*

1-51 الجهاز الغطائي: خط الدِّفاع المناعي الأول

كما أنَّ لشبكة الحاسوب مستويات عدة من الحماية ضد الهجوم الخارجي، فإن أجسام الفقريات لديها مستويات عدة من خطوط الدِّفاع ضد المخلوقات الدقيقة المُهاجِمَة.

1. **الجهاز الغطائي The integumentary system**. الطبقة الخارجية من أجسام الفقريات، ويشكل خط الدِّفاع المناعي الأول الذي يُشكل حاجزًا ضد دخول الميكروبات. وهو يشمل **الجلد الخارجي (Integument)** والأغشية المخاطية التي تبطن ممرات الجهاز التنفسي، والجهاز الهضمي، والجهاز البولي التناسلي. تفرز خلايا الجلد والأغشية المخاطية أنواعًا عدّةَ من المواد الكيميائية والبروتينات التي تمنع نمو المخلوقات الدَّقيقة **المُسببة للمرض Pathogens**.
2. **المناعة اللانوعية (الفطرية) Nonspecific (Innate) Immunity**. إذا تمَّ اختراق خط الدِّفاع المناعي الأول في أثناء حدوث جرح في الجلد مثلًا، يقوم الجسم بشن استجابة مناعية خلوية وكيميائية، مُستخدمًا خلايا، هي جزء من **جهاز المناعة اللانوعية** "أو الفطرية" **Nonspecific or innate immune system**. وهناك مواد كيميائية وبروتينات إضافية يُنتجها الجسم للمُساعدة على قتل الميكروبات المُهاجِمَةِ. وتعمل هذه الدِّفاعات بسرعة عند حدوث العدوى.
3. **المناعة النوعية Specific Immunity**. وكسلاح أخير، فإنَّ الجسم مزوّدٌ بخلايا، هي جزء من جهاز المناعة النوعية. هذا النظام يُمكنه التَّعرف بدقة إلى الجسم المُهاجِم والتَّخلص منه، ومن أي بكتيريا أو فيروس مُهاجِم اخترق خط الدفاع الأول والمناعة اللانوعية. هناك نوع من الخلايا المناعية النوعية، يُهاجم، ويقتل بضراوة أيَّ جسم غريب، بما فيها خلايا الجسم نفسه المُصابة بالفيروسات؛ وهناك نوع آخر من الخلايا يقوم بوسم "تأشير" الخلايا الغريبة أو الفيروسات لتقوم خلايا نظام المناعة اللانوعية بالتَّخلص منها.

في هذا الفصل، سنناقش بالتَّفصيل خطوط الدِّفاع المناعية الثلاثة، ونبدأ فيما يأتي بالجلد.

الجلد حاجز ضد العدوى

يُعَدُّ الجلد أكبر أعضاء الجسم، حيث يُشكل ما نسبته 15% من وزن الشخص البالغ. إنَّ الغطاء الجلدي يدافع عن الجسم بوصفه حاجزًا واقيًا غير قابل للاختراق، ومُدعم أيضًا بأسلحة كيميائية على سطحه. تجعل الغدد الدُّهنية وغدد العرق حموضة الجلد ما بين 3-5 درجات، وهذه الأحماضة تكفي لتثبيط نمو كثير من الجراثيم المُمرضة. والعرق يحوي أيضًا أنزيم الليسوزايم، الذي يهضم جدار خلايا البكتيريا، ويقتلها.

ويُعَدُّ الجلد موطنًا لكثير من **الجراثيم المُتعايشة Normal flora**، غير المُسببة للمرض مثل البكتيريا أو الفطريات التي تأقلمت للعيش في ظروف الجلد في مناطق مُختلفة من الجسم. قد تحاول البكتيريا المُسببة للمرض أن تستوطن الجلد، ولكنها تفشل؛ لأن البكتيريا المُتعايشة تنافسها، فتمنع نموها.

إضافة إلى أنَّ الجلد يُدافع عن الجسم ضد اختراق المخلوقات الدقيقة، فإنَّه يمنع خسارة الجسم لكميات كبيرة من الماء عن طريق التَّبخر أيضًا.

البَشرة Epidermis سُمكها نحو 10-30 خلية، وهذا يساوي سُمك هذه الورقة التي بين يديك. تحتوي الطبقات العليا من البشرة، التي تُسمّى الطبقة المُتقرّنة *Stratum corneum*، الخلايا التي يُمكن أن تهترئ بسبب الضغط والاحتكاك. وتنسلخ هذه الخلايا باستمرار، وتُستبدل بطبقات جديدة تنتج عن الطبقة الداخلية للبشرة، أي من الطبقة القاعديّة *Stratum basale*، التي تحتوي الخلايا الأكثر قدرة على الانقسام في جسم الحيوان الفقري. تتحرك الخلايا الجديدة إلى الأعلى لتدخل الطبقة الوسطى الواسعة من البشرة، أي الطبقة الشائكة *Stratum spinosum*. وفي أثناء تحرُّك هذه الخلايا، فإنَّ بروتين الكيراتين، يتكون فيها، فيجعلها أقوى وأكثر مقاومة للماء.

تصل الخلايا أخيرًا إلى الطبقات العلوية من البشرة، حيث تبقى هناك مدّة شهر تقريبًا قبل أن تنسلخ، وتُستبدل بخلايا جديدة من الأسفل. ويتميز مرض الصَّدفيّة، وهو مرض جلدي مزمن يصيب نحو 4 ملايين شخص في أمريكا، بأنَّ خلايا البشرة تُستبدل كل 3-4 أيام، أي أسرع من الطبيعي بثمانية أضعاف تقريبًا.

تحتوي **الأدمة Dermis**، أي الطبقة الثانية من الجلد، أنسجة ضامة، وهي أسمك بـ 15-40 مرة من طبقة البشرة. توفر الأدمة الدَّعم الشكلي لطبقة البشرة، وتوفر أيضًا وسطًا لمرور الأوعية الدَّموية، والنِّهايات العصبية، والخلايا العضلية، والتراكيب الأخرى المُناسبة في الجلد.

تحتوي طبقة تحت الأدمة خلايا دهنية في المقام الأول. تعمل هذه الخلايا بوصفها واقيًا للصدمات، وتوفر العزل المُناسب، وتحافظ على درجة حرارة الجسم. يختلف سُمك هذه الطبقة باختلاف مناطق الجسم. فهي غير موجودة في جفن العين، ويبلغ سُمكها نصف سنتمتر في باطن القدم، وقد تكون أكثر سمكًا من ذلك في مناطق أخرى، مثل الأرداف والأفخاذ.

تمنع سطوح الأغشية المخاطية الطلائية دخول المخلوقات المُمرضة

إضافة إلى الجلد، هناك ثلاثة سبل محتملة لدخول المخلوقات الدقيقة والفيروسات يجب حراستها، هي: ممرات الجهاز الهضمي، والممرات التنفسية، وممرات الجهاز البولي التناسلي. تذكّر أنَّ كلاًّ من هذه الممرات تفتح إلى الخارج. كلّ من هذه الممرات مبطّن بخلايا طلائية، يتمُّ تجديدها باستمرار مثل طبقات الجلد.

هناك خلايا متخصصة مبعثرة بين خلايا الأنسجة الطلائية تقوم بإفراز المخاط، الذي يغطي سطوح الأغشية الطلائية. وغالبًا ما تُحاصر المخلوقات الممرضة بهذه الطبقات المُخاطية، ويتمُّ التَّخلص منها بطرق مُختلفة بحسب الجهاز.

الجراثيم الموجودة في الطعام، يموت معظمها عن طريق اللعاب (الذي يحوي أنزيمات الليسوزايم الهاضمة)، أما الجراثيم التي تنجو من اللعاب فستواجه بيئة شديدة الأحماضة في المعدة، إضافة إلى أنزيمات هاضمة في الأمعاء. علاوة على ذلك، يوجد في الجهاز الهضمي أنواع كثيرة من البكتيريا المُتعايشة في الأمعاء تمنع نموّ البكتيريا الممرضة. إنَّ البكتيريا المُتعايشة في الأمعاء تنافس البكتيريا الممرضة، وقد تفرز مواد قاتلة للبكتيريا الممرضة.

تُحاصر المخلوقات الدَّقيقة التي تدخل في أثناء الشهيق بالأغشية المُخاطية التي تبطِّن الممرات الهوائية قبل أن تصل إلى الرِّئتين، حيث البيئة الرَّطبة والدافئة الملائمة لنمو المخلوقات الدَّقيقة. إنَّ الخلايا الطلائية المُبطنة للممرات الهوائية لها أهداب تتحرك باستمرار، فتحرك الطبقة المخاطية إلى الأعلى في اتجاه الحنجرة. هناك، يتم خروج المخاط وابتلاعه، ليدخل البلعوم، ثم إلى المعدة حيث تقتل درجةُ الأحماضة المرتفعة معظمَ أنواع البكتيريا. ومن مضار التدخين، أنَّ النيكوتين يُسبِّب شللًا لأهداب الخلايا الطلائية في الجهاز التَّنفسي، ما يوقف عملية تنقية الهواء الطبيعية لحماية الرئتين.

الإفرازات المهبلية لزجة وحمضية، وهي أيضًا تدعم نمو البكتيريا المُتعايشة؛ تُساعد كلّ هذه الخصائص على منع دخول المخلوقات الغريبة. وفي كلٍّ من الرِّجال والنساء، فإنَّ البول الحمضي يُنظِّف باستمرار المجاري البولية من المخلوقات الممرضة. إضافة إلى هذه الحواجز الفيزيائية والكيميائية ضد اختراق مسببات المرض، يستخدم الجسم أنظمة دفاعية أخرى مثل التقيؤ، والإسهال، والعطاس، والسعال؛ للتَّخلص من مسببات الأمراض الميكروبية.

يشكل الجهاز الغطائي خط الدِّفاع الأول. توفر الخلايا الطلائية، المغطاة بطبقة مخاطية في مناطق عدة من الجسم، حاجزًا فيزيائيًّا ضد اختراق مُسبِّبات المرض. تُزاح الطبقة المخاطية بعيدًا، ويتمُّ التَّخلص منها، ومما يعلق بها من مخلوقات دقيقة وحطام.

2-51 المناعة اللانوعية: خط الدفاع المناعي الثاني

عند فشل الدِّفاعات السطحية، يوظف الجسمُ دفاعاتٍ لانوعية خلوية وكيميائية ليدافع عن نفسه. وهذا هو المقصود بخط الدِّفاع المناعي الثاني. ولهذه الدِّفاعات اللانوعية صفةٌ مشتركة واحدة، وهي الاستجابة لأيِّ هجوم جرثومي دون الحاجة إلى تحديد هوية المخترق بالضبط، لهذا فهي دفاعات سريعة جدًا.

تتخلص أنواع عدة من الخلايا من الجراثيم الغازية بشكل لانوعي

من أهم الدِّفاعات اللانوعية بعضُ **خلايا الدَّم البيضاء Leukocytes** التي تجري في أنحاء الجسم، وتُهاجم مُسبِّبات المرض في الأنسجة. هناك ثلاثة أنواع من خلايا الدم البيضاء تمَّ التَّعرف إليها، وكلّ منها يقضي على الميكروبات الغازية بطريقة مُختلفة.

الخلايا المبتلعة الكبيرة

تُسَمّى هذه **الخلايا المبتلعة الكبيرة Macrophages**؛ لأنها كبيرة الحجم، وذات أشكال غير منتظمة، وهي تقتل الجراثيم عن طريق هضمها بعد ابتلاعها، تمامًا كما تفعل مخلوقات الأميبا عند ابتلاعها الغذاء وهضمه (الشكل 51-1). عند دخول الجرثومة إلى داخل الخلية المبتلَعة، تُحاط بغشاء، وتُشكل جسمًا بلعميًّا يلتحم مع غشاء عضيات الأجسام المحللة (الليسوسوم). ينشِّط هذا الاندماج الأنزيمات الهاضمة، فتقوم بقتل الجرثومة وهضمها.

إضافة إلى ذلك، يتمُّ إنتاج كميات كبيرة من الجذور الحرة المُحتوية على الأكسجين كثيرًا في الجسم البلعمي؛ وهذه الجذور الحرّة لها نشاط تفاعلي في تحطيم مُسبِّب المرض.

إضافة إلى البكتيريا، يمكن للخلايا المبتلِعَة أن تبتلعَ الفيروسات، وحطام الخلايا الميتة، وذرات الغبار من الرئتين. تتجول الخلايا المبتلِعة الكبيرة باستمرار ضمن السوائل بين النسيجية، ووظيفة هذه الخلايا مساعدة الخلايا الأكولة المُتخصصة التي تشكل جزءًا من بعض الأعضاء مثل الكبد، والطحال، ونخاع العظم. استجابة للعدوى الجرثومية، تخرج وحيدات النوى والخلايا المبتلعة الكبيرة غير البالغة الموجودة في الدم من بين الخلايا الطلائية للشعيرات الدَّموية، وتدخل إلى الأنسجة الضامة، ومن هناك، تهرع إلى مكان العدوى، حيث تنمو وحيدات النوى إلى خلايا مبتلعة كبيرة ونشطة.

الخلايا المتعادلة

الخلايا المتعادلة Neutrophils أكثر أنواع الخلايا البيضاء في الدم، حيث تشكل ما نسبته 50-70% من خلايا الدم البيضاء في الدَّم. وهي أول أنواع الخلايا التي تظهر في مكان العدوى عند دخول الجراثيم الممرضَة. والخلايا المتعادلة مثلها كمثل المبتلِعة الكبيرة، تخرج من بين الخلايا الطلائية للشعيرات الدَّموية، وتدخل إلى الأنسجة الضامة عند مكان العدوى، وتقوم بابتلاع أنواع عدة من مُسبِّبات الأمراض. تشبه آلية عمل هذه الخلايا بقتل الجراثيم طريقة عمل المبتلعة الكبيرة، إلا أنها تنتج مجموعة أكبر من الجذور الأكسجينية المُتفاعلة النشطة.

الخلايا القاتلة الطبيعية

الخلايا القاتلة الطبيعية لا تهاجم الميكروبات الغازية بشكل مباشر، ولكنها تقتل خلايا الجسم المُصابة بالفيروسات، وهي لا تقتل بالبلعمة، لكنها تقتل بنظام (الموت المبرمج للخلايا) الخلية المصابة (انظر الفصل الـ 19). هناك بروتينات ثاقبة تُفرزها الخلايا القاتلة، فتدخل إلى الغشاء الخلوي للخلية الهدف، ثم تتبلور مُحدثة ثقوبًا صغيرة جدًا في الغشاء. وهناك بروتينات أخرى تنتجها الخلايا القاتلة تُسمى جرانزيمات *Granzymes* تدخل عن طريق الثقوب الصغيرة، فتقوم بتنشيط أنزيمات يُقال لها: كاسبيزات (أنزيمات محللة للبروتينات المحتوية على الأحماض

الشكل 51-1

الخلايا المبتلِعة الكبيرة في أثناء العمل. في هذه الصورة المأخوذة عن طريق المجهر الإلكتروني الماسح خلية مبتلِعة تلتقط البكتيريا عن طريق الزوائد السيتوبلازمية اللزجة. يتمُّ التقاط البكتيريا القريبة من الزَّوائد وابتلاعها.

الشكل 51-2

كيف تقضي القاتلات الطَّبيعية على الخلية الهدف. تقتل القاتلات الطَّبيعية الخلايا المُصابة بالفيروسات بالموت الخلوي المبرمج. يتمُّ ذلك بإفراز بروتينات تعمل على إحداث ثقوب صغيرة في الخلية المُراد قتلها، وبروتينات أُخرى تدخل من هذه الثقوب لتُحدث الموت المبرمج.

استقصاء

ماذا يحدث إذا قامت خلية قاتلة طبيعية بقتل خلية هدف مصابة بالفيروس، وذلك بأن تجعل الخلية تنفجر ببساطة، وتُحرِّر جميع محتوياتها في الأنسجة؟

الأمينية سيستين، وحمض أسبارتيك)، موجودة في الخلية الهدف المُصابة، وتقوم بحثّ ما يعرف بالموت الخلوي المبرمج (الشكل 51-2). وحين تموت الخلية تقوم الخلايا المبتلِعة بابتلاع أشلاء الخلية الميتة للتَّخلص منها.

تهاجم الخلايا القاتلة أيضًا الخلايا السرطانية، حتى قبل أن تشكِّل الخلايا السرطانية أورامًا ملاحظة. إنَّ نظام التَّجسس الصارم الذي تطبقه الخلايا القاتلة الطبيعية هو أهم الدِّفاعات المناعية الفاعلة ضد السرطان. لهذا، يُقال: إنَّ هذه الخلايا تقوم بدور التَّجسس **والمراقبة المناعية Immune surveillance**.

الاستجابة الالتهابية هي استجابة مناعية لانوعية للعدوى الجرثومية أو تهتك الأنسجة

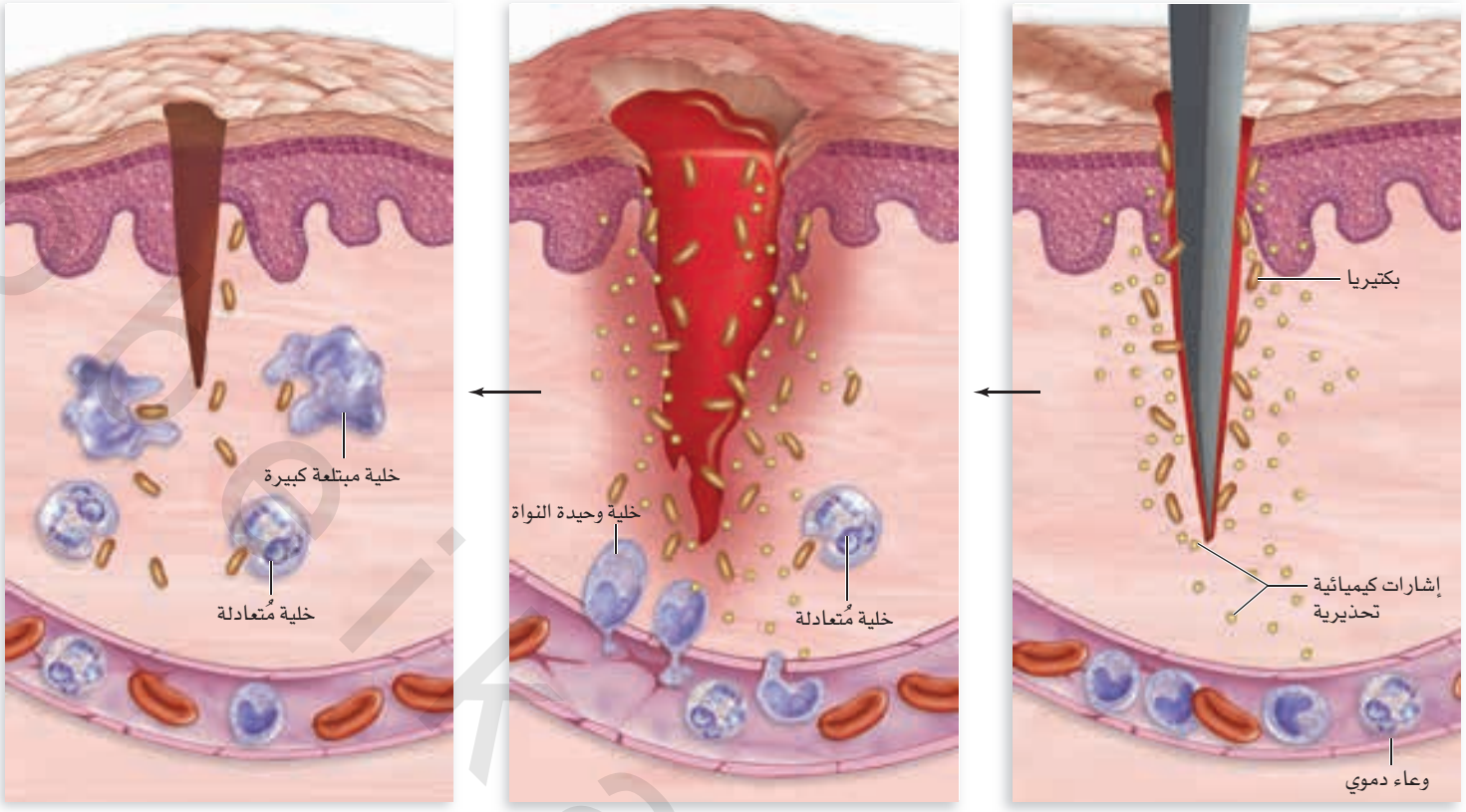
تشمل الاستجابة المناعية الالتهابية أنظمة عدة في الجسم، وهي إما أن تكون محلية، أو واسعة الانتشار في كامل أجهزة الجسم. الاستجابة الحادة هي التي تبدأ بشكل عام بسرعة، ولكنها تستمر مدة قصيرة نسبيًّا.

تُفرز بعض الخلايا المُصابة مواد كيميائية تعمل بوصفها إشارات تحذيرية- مثل الهستامين والبروستاجلاندين، والبراديكاينين (انظر الفصل الـ 46). تعمل هذه المواد الكيميائية على حثِّ الأوعية الدَّموية لتتوسع، ما يزيد من تدفق الدم إلى مكان العدوى، فتصبح المنطقة المصابة حمراء ودافئة، وهذان هما المؤشران الرئيسان للدَّلالة على الالتهاب.

تزيد المواد الكيميائية أيضًا من نفاذية الشعيرات الدَّموية، ما يُسبِّب المؤشر الثالث للالتهاب، وهو الانتفاخ (تجمع السوائل) المُصاحب للعدوى. يُسبِّب الإنتفاخ ضغطًا على النهايات العصبية في المنطقة، وهذا إضافة إلى إطلاق عوامل أُخرى، يؤدي إلى الألم، وإلى احتمال فقد وظيفة العضو المصاب، وهذان هما المؤشران الأخيران للالتهاب.

تحثّ زيادة نفاذية الشعيرات الدَّموية على هجرة الخلايا المبتلعة والخلايا المُتعادلة من الدَّم إلى السوائل بين النسيجية، حيث تقوم الخلايا المُتعادلة بهضم الجراثيم الغازية وتحطيمها؛ والقيح الذي يُصاحب بعض الإصابات هو خليط من جراثيم ميتة أو تموت، وخلايا جسم مصابة، وخلايا متعادلة. تُفرز الخلايا المتعادلة جزيئات إرشادية لجذب وحيدات النوى بعد ساعات عدة؛ تتمايز وحيدات النوى إلى خلايا مبتلِعة كبيرة، فتقوم أيضًا بابتلاع الجراثيم وهضمها وقتلها، وبقايا أشلاء خلايا الجسم الميتة كذلك (الشكل 51-3).

يُصاحب الاستجابة المناعية الالتهابية **مرحلة الاستجابة المناعية الحادة Acute-phase response**. إن إحدى نتائج هذه الاستجابة هي ارتفاع درجة حرارة الجسم، أو الحمّى (الفصل الـ 50)، إذ تُفرز الخلايا المبتلِعة الكبيرة نوعًا من المحركات الخلوية (السايتوكاين)، وهو بروتين تنظيمي يُسمّى **إنترلوكين- 1 Interleukin-1**. ينتقل هذا البروتين عن طريق الدَّم إلى الدِّماغ، حيث يسبب تأثيره في أعصاب تحت المهاد ارتفاع درجة حرارة الجسم درجات عدة فوق المستوى الطبيعي؛ 37° س. يحث هذا الارتفاع في درجة الحرارة نشاط الخلايا المبتلعة، ويعيق نمو بعض المخلوقات الدقيقة؛ الجراثيم.



الشكل 51-3

الأحداث في الالتهاب الموضعي. عند اختراق مُسبِّب المرض سطح الخلايا الطلائية، تُفرز الخلايا المُتضرِّرة إشارات كيميائية تحذيرية، مثل الهستامين والبروستاجلاندين، فتُسبِّب توسُّع الأوعية الدَّموية المجاورة، وتزيد نفاذيتها. تُسبِّب زيادة تدفُّق الدَّم الانتفاخ، وتحث على تراكم الخلايا المبتلعة، وخاصة الخلايا المُتعادلة، ثم المبتلعة الكبيرة، التي تُهاجم مُسبِّبات المرض الغازية، وتبتلعها.

تُسهم الحمّى في مناعة الجسم عن طريق حثّ عمل الخلايا المبتلعة، وتعمل على زيادة تخزين الكبد والطحال لعنصر الحديد، ما يقلل من نسبة الحديد في الدَّم؛ لأنَّ البكتيريا تحتاج إلى الحديد بكميات كبيرة لتنمو، وهذا يساعد على منع نمو وتكاثر هذه البكتيريا. إنَّ الحمى المرتفعة خطر على الجسم؛ لأنَّها تثبط عمل بعض الأنزيمات المهمة. وبشكل عام، تعدّ درجة الحرارة الأعلى من 39.4°س خطرًا على الإنسان، وتكون الحرارة الأعلى من 40.6° عادة قاتلة.

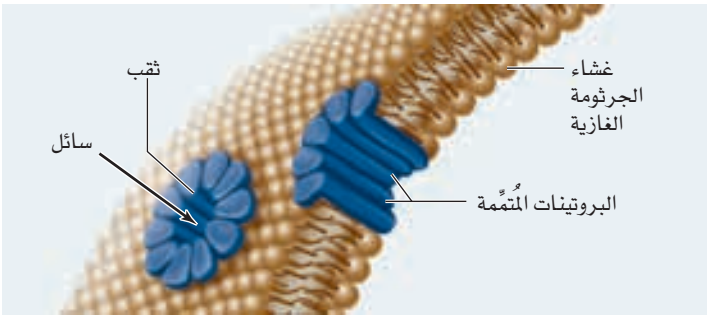
هناك مجموعة من البروتينات تُسمى بروتينات مرحلة الاستجابة المناعية الحادة *Acute-phase proteins* تُطلقها خلايا الكبد خلال الاستجابة المناعية الالتهابية، وقد يصل مستواها إلى أكثر من ألف ضعف مستواها الطبيعي في الدَّم. ترتبط هذه البروتينات مع أنواع عدة من المخلوقات الدَّقيقة، ما يحثّ على هضمها وابتلاعها من قبل الخلايا المبتلعة الكبيرة والمتعادلة.

تساعد البروتينات المُتمِّمة والإنترفيرون على التّخلّص من مُسبِّب المرض

يتمُّ تحسين عمل الدِّفاعات المناعية الخلوية في الفقريات بمواد كيميائية عدة مناعية فعالة تسمى **النظام المتمِّم Complement system**. يتألف هذا النِّظام من نحو 30 بروتينًا مُختلفًا تجري في الدَّم بحرية بشكلها الخامل، ويُمكنها أن تدخل الأنسجة خلال الاستجابة المناعية الالتهابية. **والإنترفيرونات Interferons** هي مجموعة أخرى من البروتينات تُشارك في النِّظام المناعي الدِّفاعي.

النظام المتمم ومعقد الهجوم الغشائي

عندما تُصادف بروتينات النظام المتمِّم جراثيم مُمْرِضة عدة، يتم تنشيط متتالٍ لهذه البروتينات، ما يؤدي إلى تكوين مجموعة من هذه البروتينات التي تشكل تجمعًا يُعرف **بمعقد الهجوم الغشائي Membrane attack complex** الذي يغرس نفسه في الغشاء البلازمي للجرثومة (أو الغشاء الدُّهني للفيروس المغلف)، فتؤدي لإحداث ثقب صغير في الغشاء.



يؤدي ذلك إلى دخول السوائل إلى خلية البكتيريا أو جسم الفيروس، ما يُسبِّب انتفاخها، ثم انفجارها. يُمكن تفعيل نظام البروتينات المتممة أيضًا بطريقة مُتخصصة، بارتباط الأجسام المُضادة التي تفرزها الخلايا البائية ضد الجراثيم الغازية، كما سنرى لاحقًا.

بعض البروتينات المتمِّمة، وخاصة بروتين *C3b*، يُمكن أن يغطي سطح الجرثومة المهاجِمة. يُمكن أن "توجّه" الخلايا المتعادلة والمبتلعة الكبيرة، التي لديها مُستقبلات خاصة لـ *C3b*، لترتبط بالجرثومة ما يُساعد على ابتلاعها وقتلها. إن هذه طريقة فعالة جدًا للتَّخلص من الجراثيم التي ليس لها غشاء بلازمي يُمكن لمُعقد الهجوم الغشائي أن يرتبط به. بعض البروتينات المتممة تحث إفراز هستامين ومواد أخرى من الخلايا الصارية والخلايا القاعدية، وهذه المواد تعمل على توسيع الشعيرات الدَّموية وزيادة نفاذيتها؛ وهناك بروتينات متممة تعمل على جذب المزيد من الخلايا المبتلعة، وخاصة الخلايا المُتعادلة، إلى مكان العدوى عن طريق الشعيرات الدموية الأكثر نفاذية.

الإنترفيرونات

الإنترفيروناتُ مجموعةٌ أخرى من البروتينات التي تؤدي دورًا رئيسًا في دفاعات الجسم المناعية. هناك ثلاثة أصناف رئيسة من الإنترفيرونات، هي: ألفا، وبيتا، وجاما (ألفا- إنترفيرون، بيتا- إنترفيرون، جاما -إنترفيرون).

تقريبًا، تقوم مُعظم خلايا الجسم بتصنيع ألفا- إنترفيرون وبيتا- إنترفيرون. يتمُّ تصنيع هذه الببتيدات المُتعدِّدة عند حدوث عدوى فيروسية للخلية، فتعمل بوصفها وسائل لحماية الخلايا السليمة المجاورة، إذ تحميها من العدوى بالفيروس. ومع أنَّ الفيروسات تبقى لديها القدرة على اختراق الخلايا المجاورة، إلا أنَّ ألفا- إنترفيرون وبيتا- إنترفيرون يحثان تحطيم RNA لمنع إنتاج البروتينات الخاصة بالفيروسات في هذه الخلايا. إن هذا يؤدي إلى موت الخلية، ومنع الفيروس من التكاثر والانتشار إلى خلايا أخرى.

يتم إنتاج جاما- إنترفيرون في بعض خلايا الدم البيضاء فقط، وهي الخلايا التائية (سنتحدث عنها لاحقًا) والخلايا القاتلة الطبيعية. إنَّ إنتاج جاما-إنترفيرون في هذه الخلايا هو جزء من الاستجابة المناعية ضد العدوى الجرثومية والسرطان.

تُظهر أنواع كثيرة من المخلوقات استجابة مناعية لانوعية

الفقريات كلها، وكثير من اللافقريات لديها خلايا مبتلِعة تُهاجم الجراثيم الغازية. قد تكون هذه الخلايا المبتلعة الكبيرة تطوَّرت من خلايا حقيقية النوى وحيدة الخلية، مثل الأميبا، التي تبتلع البكتيريا بوصفها مصدرًا للغذاء.

في الحيوانات البسيطة مثل الإسفنج الذي يفتقر لجهاز دوران أو تجويف جسمي، تتجول الخلايا المبتلعة في الطبقة الوسطى من جسم الإسفنج. إنَّ ارتباط ببتيدات مضادة للميكروبات مع الجراثيم يحث على ابتلاعها وهضمها من قبل الخلايا المبتلعة.

يُعَدُّ نظام البروتينات المُتممة شكلًا تطوريًّا قديمًا للمناعة الفطرية. لقد تم اكتشاف بروتينات مشابهة للبروتينات الرئيسة في النظام المتمم في شوكيات الجلد، وقد لوحظ أنَّ وجود هذه البروتينات يزيد عند وجود البكتيريا. وهناك بروتينات مُشابهة للبروتينات التي تؤدي دورًا في الحثّ على البلعمة تمَّ اكتشافها في سلطعون حذوة الحصان *Limulus polyphemus* الذي يعدّ من أقارب العناكب البعيدة، وبعض أنواع الحشرات.

المناعةُ اللانوعيةُ خطُّ الدِّفاع المناعي الثاني ضد العدوى الجرثومية. الخلايا المبتلعة والموت الخلوي المُبرمج يتخلصان من كثير من الجراثيم التي تخترق الأنسجة الطلائية. أنواع كثيرة من المواد الكيميائية والبروتينات، بما فيها البروتينات المُتممة والإنترفيرونات، تحث الاستجابة الالتهابية، والتَّخلص من الجراثيم الغازية.

3-51 الاستجابة المناعية النوعية: خط الدِّفاع المناعي الثالث

قليل منا مَنْ يمر في مرحلة الطفولة دون أن يُصاب بأمراض عدة معدية. قبل اختراع مطعوم جدري الماء الفعّال عام 1991، كان معظم الأطفال يصابون بجدري الماء قبل أن يصلوا سن البلوغ. كان جدري الماء وبعض الأمراض الأخرى المشابهة تعدّ من أمراض الطفولة؛ لأن مُعظم الناس، بعد أن يصابوا بها ويتعافوا، لا يصابون بها مرة ثانية أبدًا؛ لأنَّ أجسامهم طوَّرت مناعة ضد الفيروس المُسبِّب لهذا المرض، حيث تبقى هذه المناعة في الجسم ما دام جهاز المناعة مُعافى. في المقابل، فالتَّطعيم (أو التَّحصين) هذه الأيام بفيروس جدري الماء غير الممرض يُمكن أن يُعطي حصانة وحماية من المرض. هذه المناعة يتم إنتاجها باستجابة مناعية نوعية.

لوحظت المناعة منذ القدم، لكن آلية عملها تمَّ فهمها أخيرًا

عرفت المجتمعات منذ أكثر من ألفي سنة أنَّ الشخص الذي يُصاب بمرض مُعْدٍ يكون عادة محميًّا من العدوى بالمرض نفسه في المرات المقبلة. لكن الدِّراسة العلمية لعلم المناعة، لم تبدأ حتى عام 1796 عندما قام طبيب ريفي إنجليزي، هو إدوارد جِنَر، بعمل تجربة لتحصين الناس ضد الجدري.

جِنَر وفيروس الجدري

مرض الجدري يسببه فيروس فاريولا *Variola*، وهو مرض مميت، كان شائعًا في القرن السابع الميلادي وما قبله. وكما يحدث مع جدري الماء، فإنَّ الذي ينجو من الجدري نادرًا ما يُصاب به مرة أخرى، وكان من الشائع أن يقوم الناس بتعمُّد عدوى أنفسهم بالمرض على أمل أن يُصابوا بعدوى طفيفة، وتتكون لديهم مناعة تامة ضد المرض. لقد لاحظ جِنَر أنَّ النساء اللواتي يحلبن الأبقار التي أُصيبت بالنَّوع الأخف من الجدري والمسمى "جدري البقر" (على افتراض أنه من البقر) نادرًا ما يُصبن بالجدري.

الشكل 51-4

ولادة علم المناعة. تُظهر هذه اللوحة العالم إدوارد جِنَر يُحصِّن مرضى بجُدري البقر عام 1790 وبذلك يحميهم من هذا المرض.

Openkanar.com

قام جنر باختبار فكرة أنَّ جدري البقر يُمكن أن يُعطي حصانة ضد الجدري. فحقن طفلًا مُعافى بسائل من حويصلات جدري البقر، ثم قام بعد مدة بعدوى الطفل بسائل من حويصلات الجدري؛ وكما توقع فإنَّ الطفل لم يمرض (تجربة جنر قد تُعَدُّ غير أخلاقية بمعايير هذه الأيام). بعد ذلك، أصبح الكثيرون يُحَصَّنون من الجدري بمطعوم من سائل حويصلات جدري البقر، الأقل خطورة (الشكل 51-4).

نعلم الآن، أنَّ الجدري وجدري البقر سببهما نوعان مختلفان من الفيروسات التي لها سطوح مُتشابهة. إنَّ مرضى جنر الذين تمَّ حقنهم بفيروس جدري البقر تشكلت لديهم استجابة مناعية فعالة ضد أي هجوم من فيروس الجدري.

إنَّ تجربة جنر بحقن عامل غير قاتل للحصول على مناعة ضد الفيروس القاتل تُسمّى **التَّطعيم، أو التلقيح Vaccination**. هناك محاولات حديثة لتطوير مناعة ضد الملاريا، والقوباء، وأمراض أُخرى بإعطاء مولِّدات ضد من سلالات غير ضارة من فيروس فاكسينيا *Vaccinia* القريب من فيروس الجدري (الفصل الـ 17).

باستور وكوليرا الطيور

لقد مرت سنوات كثيرة قبل أن يعلم أحد كيف أنَّ التَّعرض لعامل ممرض يُمكن أن يُعطي مقاومة لمرض ما. الخطوة الأساسية لإجابة هذا السؤال، قام بها العالم الفرنسي الشهير لويس باستور بعد أكثر من خمسين عامًا. كان باستور يقوم بدراسة كوليرا الطيور، وهو نوع من الكوليرا عند الطيور، فعزل مستنبتًا من البكتيريا من دجاج مُصاب بالمرض، وكان المُستنبت البكتيري قادرًا على أن يُسبِّب المرض إذا أُعطي لدجاج مُعافى.

قبل أن يأخذ باستور إجازة مدة أسبوعين، قام بالمصادفة بترك المُستنبت البكتيري على الرَّف. وعند عودته من الإجازة، حقن هذا المُستنبت القديم في طيور مُعافاة، فأصبحت ضعيفة؛ لقد مرضت قليلًا، ثم تعافت من المرض. والمفاجأة الكبرى، كانت أنَّ هذه الطيور لم تمرض لو أُعيد حقنها بالبكتيريا المُسببة للكوليرا مُقارنةً بالطيور الضابطة التي مرضت عند حقنها بالبكتيريا نفسها. من الواضح أنَّ هناك شيئًا ما في البكتيريا القديمة حثّ جهاز المناعة، طالما أنَّ البكتيريا لم تقتل الحيوانات أولًا. إننا نعلم الآن أنَّ هناك جزيئات على سطح البكتيريا تستفز جهاز المناعة عند الدّجاج.

مولّدات الضِّد تُحفِّز الاستجابة المناعية النوعية

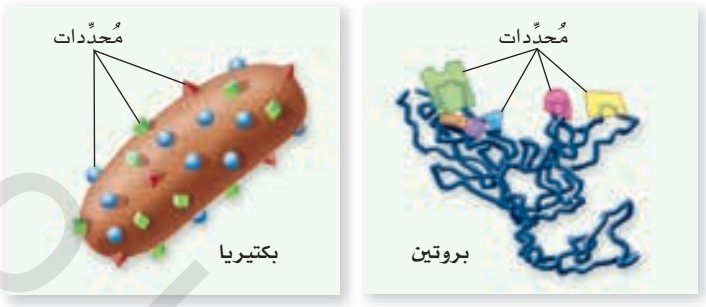
مولِّد الضِّد Antigen جزيء يُثير استجابة مناعية نوعية. إن مولّدات الضِّد الأكثر فعالية هي جزيئات كبيرة ومعقدة مثل البروتينات. وكلما كانت "غريبة أكثر" عن الجسم -ليس هناك قرابة وراثية من العائل- كانت الاستجابة المناعية ضدها أكبر.

قد تكون مولّدات الضِّد أجزاء من مخلوقات دقيقة أو فيروسات، ويُمكن أن تكون بروتينات أو بروتينات سكرية على سطح خلايا الدَّم الحمراء المنقولة من شخص إلى آخر، أو على سطح خلايا أنسجة منقولة من شخص إلى آخر. وقد تكون مولّدات الضِّد من مكونات الطعام أو حبوب اللقاح. مولِّد الضِّد كبير الحجم على الأغلب له مناطق عدة تُسمّى **مُحدِّدات مولِّد الضِّد أو المواقع المُحدِّدة Antigenic determinants or epitopes** (الشكل 51-5)، وكلّ منها يُمكن أن يستحث استجابة مناعية مُختلفة.

تقوم الخلايا الليمفية بالاستجابة المناعية النوعية

الصفات الأربعة المُميزة للنِّظام المناعي النوعي، أو التكيفي هي:

1. النوعية في التَّعرف إلى مولِّد الضِّد.
2. التَّنوع الكبير لمولِّدات الضِّد التي يُمكن أن يتعرف إليها بدقة.



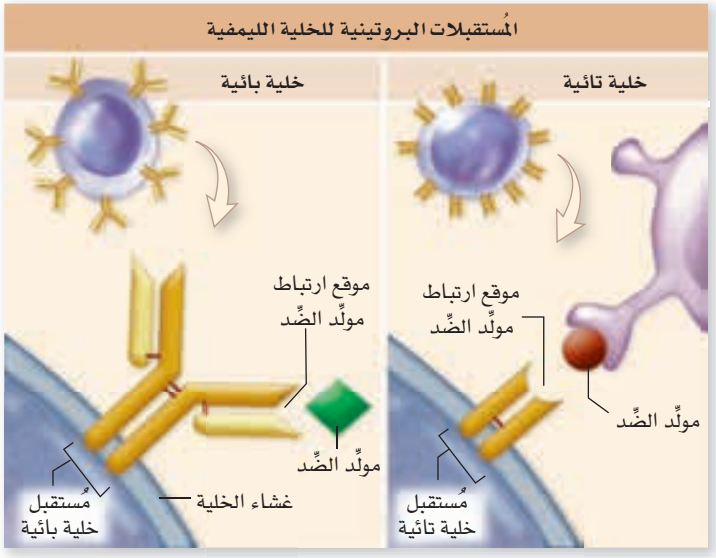
أ. ب.

الشكل 51-5

هناك مُحدِّدات عدَّة على أي مولِّد ضد. أ. قد يكون لبروتين واحد مناطق عدة مولِّدة للضِّد تُسمّى مُحدِّدات، كلّ منها تستطيع استثارة استجابة مناعية مُختلفة. ب. يمتلك مُسبِّب مرض مثل البكتيريا بروتينات عدَّة على سطحه، وعلى الأرجح هناك نُسخ عدَّة من كلّ بروتين. لاحظ أنَّ البروتينات والبكتيريا غير مرسومين على مقياس الرَّسم نفسه بالنِّسبة إلى بعضهما.

3. الذاكرة، حيث إنَّ الجهاز المناعي يستجيب لمولِّد الضِّد الذي كان قد تعرض له سابقًا بصورة أسرع مما لو تعرّض له للمرة الأولى.
4. القدرة على التَّفريق بين مولدات الضد الذاتية ومولدات الضد الغريبة عن الجسم.

يمتلك نوع مُعين من خلايا الدَّم البيضاء هو **الخلايا الليمفية Lymphocytes** مُستقبلات بروتينية على سطحها، التي تتعرف إلى محددات مولِّد الضِّد، وتقود استجابة مناعية ضد مولِّد الضِّد أو الخلية الحاملة لمولِّد الضِّد (الشكل 51-6).



الشكل 51-6

ترتبط مُستقبلات الخلايا البائية والتائية بمولّدات الضِّد. مُستقبلات الخلايا البائية جزيئات كروية مناعية ذات الشكل Y المُميَّز. كلّ خلية بائية تمتلك نوعًا واحدًا من هذه الجزيئات الكروية المناعية التي يُمكن أن ترتبط بمُحدِّد مولِّد ضد واحد فقط. مُستقبلات الخلايا التائية أبسط من الجزيء الكروي المناعي، ولكنَّها ترتبط أيضًا بمُحدِّدات مولِّد ضد نوعية. ترتبط الخلايا التائية بمولِّدات ضد مُرتبطة بخلية أُخرى فقط.

الخلايا الليمفية والتَّعرف إلى مولِّد الضِّد

مع أنَّ بروتينات المُستقبلات جميعها على أي خلية ليمفية لها النوعية نفسها للموقع المُحدِّد (محدد مولد الضّد) إلا أنَّه يندر وجود خليتين لهما نوعية مُتطابقة تمامًا. هذه الميزة هي سبب تنوع الاستجابات المناعية لضمان أنَّ محدِّدًا واحدًا على الأقل لأي مولِّد ضد يُمكن أن يتم التَّعرف إليه.

الخلية الليمفية التي لم يسبق لها قط أن تعرضت لمولِّد ضد ما، يُقال لها خلية ليمفية ساذجة *Naive lymphocyte*. عندما ترتبط خلية ليمفية ساذجة مع مولِّد ضد غريب، يتمُّ تنشيط الخلية، ما يُسبِّب انقسامها، لتُعطي سلالة من الخلايا لها نوعية التَّعرف إلى مولد الضِّد نفسها، وهذه العملية تُسمّى **الاختيار السلالي Clonal selection**. بعض هذه الخلايا تستجيب فورًا لمولِّد الضِّد، وبعضها تبقى كخلايا ذاكرة في أجسامنا سنوات، وربما تبقى حتى الممات. يتمُّ تنشيط خلايا الذاكرة بسهولة وبسرعة عند التَّعرض لمولِّد الضِّد نفسه مرة أُخرى.

الخلايا البائية

تستجيب الخلايا الليمفية المسماة **الخلايا الليمفية البائية B lymphocytes** لوجود مولِّد الضِّد بإفراز بروتينات تُسمّى الأجسام المُضادة **Antibodies** أو **البروتينات الكروية المناعية Immunoglobulins**. يحدث التَّعرف إلى مولِّد الضِّد عندما يرتبط مولِّد الضِّد مع البروتينات الكروية المناعية على الغشاء البلازمي للخلايا البائية. يستثير الارتباط مع مولِّد الضِّد، إضافة إلى إشارات أُخرى سنتحدث عنها لاحقًا، مسارًا ترميزيًّا يُؤدي إلى إفراز الأجسام المُضادة من الخلايا البائية، وتكون هذه الأجسام المُضادة خاصة بالمُحدِّد الذي تعرف إليه الجسم المضاد المزروع على غشاء الخلية البائية. تُسمّى هذه الاستجابة المناعية للخلايا البائية التي تُؤدي إلى إفراز الأجسام المُضادة **المناعة السائلة Humoral immunity**.

الخلايا التائية

خلايا ليمفية أُخرى، تُسمّى الخلايا الليمفية التائية **T lymphocytes**، لا تفرز أجسامًا مضادة، ولكنها بدلًا من ذلك تُنظِّم الاستجابة المناعية لخلايا أُخرى، أو تُهاجم مُباشرة الخلايا التي تحمل مولِّدات الضّد النوعية. تُشارك هذه الخلايا في الذِّراع الآخر للمناعة النوعية الذي يُطلق عليه **الاستجابة المناعية الخلوية Cell- mediated immunity**. إنَّ كلا النَّوعين من الاستجابة المناعية النوعية السائلة والخلوية سنتحدث عنهما لاحقًا.

استقصاء

استخدم العالِمُ جنَر فيروس جدري البقر للحصول على استجابة مناعية ضد الجدري. ماذا يخبرنا هذا عن صفات مولِّد الضِّد لكلا النَّوعين من الفيروسات؟

المناعة النوعية؛ نشطة أو سلبية

يُمكن اكتساب المناعة بطرقٍ مختلفة: أولًا، يُمكن للشخص أن يكتسب المناعة عند العدوى بعامل مُمرض، وربما بتطور المرض الذي يُسبِّبه. بصورة بديلة، يُمكن أن تتكون عند الشخص مناعة بإعطائه أجزاء من العامل المُمرض، أو بحقنه بسلالة غير فتَّاكة من العامل المُسبِّب للمرض. في الحالتين المذكورتين، تكون المناعة نشطة *Active immunity*، ويصاحبها تنشيط خلايا ليمفية خاصة، وإنتاج خلايا ذاكرة لدى الشخص. ثانيًا، يُمكن للشخص أن يكتسب مناعة بإعطائه أجسامًا مضادة مأخوذة من شخص آخر. وهذا يحدث لك قبل ولادتك، حيث إنَّ بعض الأجسام المُضادة التي تصنعها أمك انتقلت إليك عن طريق المشيمة. وتُسمى هذه المناعة المناعة السلبية *Passive immunity*، ولا ينتُج منها خلايا ذاكرة. وهذه المناعة تكون فعّالة طالما بقيت الأجسام المُضادة في جسمك. إذ تتلاشى مع مرور الزمن مثل أي بروتين.

عملية تكوّن الدَّم هي التي تعطي خلايا الجهاز المناعي

تأتي الخلايا الموجودة في الدم جميعها من انقسام خلايا جذعية وتمايزها عن طريق عملية تُسمّى عملية **تكوين الدَّم Hematopoiesis** (انظر الفصل الـ 49). الأصل الجنيني لهذه الخلايا هو من كيس المحّ، ثم تتحرك إلى كبد الجنين والطحال، وأخيرًا تصل إلى نُخاع العظم. تُعطي الخلايا الجذعية مولدات الخلايا الليمفية ومولدات الخلايا النخاعية. تُعطي مولدات الخلايا الليمفية، بدورها، كلًّا من الخلايا الليمفية التائية والبائية، وتُعطي الخلايا القاتلة الطبيعية. أما مولدات الخلايا النخاعية فتُعطي الأنواع الأُخرى من خلايا جهاز المناعة، وتُعطي خلايا الدَّم الحمراء، والصفائح الدموية (الشكل 49-16).

ومع أنَّ الخلايا الليمفية مسؤولة عن خط الدِّفاع المناعي النوعي الثالث ضد مُسببات المرض، إلا أنَّ خلايا الدَّم البيضاء الأُخرى الموضحة جميعها بالشكل (49-16)، تؤدي أدوارًا مُساندة في هذه الاستجابة المناعية النوعية، أو أنَّها مهمة في المناعة اللانوعية في خط الدِّفاع المناعي الثاني. تُعطي الخلايا البيضاء **وحيدة النواة Monocytes** الخلايا المبتلعة الكبيرة، وتشكل مع **الخلايا المتعادلة Neutrophils** أيضًا الخلايا الأكولة. **الخلايا البيضاء الحمضية Eosinophils** مهمة للتَّخلص من الديدان المفلطحة (الديدان المفلطحة؛ الفصل الـ 33)، إما بإنتاج أنزيمات هاضمة من خلال ثقوب صغيرة يتم فتحها بجسم الدودة، أو بالبلعمة أحيانًا. وتؤدي دورًا في تفاقم الأمراض الالتهابية المزمنة، مثل الربو ومرض الأمعاء الالتهابي.

الخلايا القاعدية Basophils والصارية Mast cells ليست خلايا مبتلعة، لكنها تُفرز مواد التهابية وسيطة مثل الهستامين والبروستاجلاندين، استجابة لارتباط البروتينات المتممة خلال عملية التَّخلص من مُسبِّبات المرض. هذه الخلايا، وخاصة الخلايا الصارية، يتمُّ تنشيطها أيضًا خلال استجابة الحساسية، حيث تُسبِّب المواد الوسيطة الالتهابية التي تُفرزها أعراض الحساسية. **الخلايا الشجرية Dendritic cells** مُهمة في عملية تنشيط الخلايا التائية، كما سنرى لاحقًا. وقد تمَّ تلخيص وظائف هذه الخلايا في (الجدول 51-1).

يُدعَّم جهاز المناعة بنوعين من الأعضاء

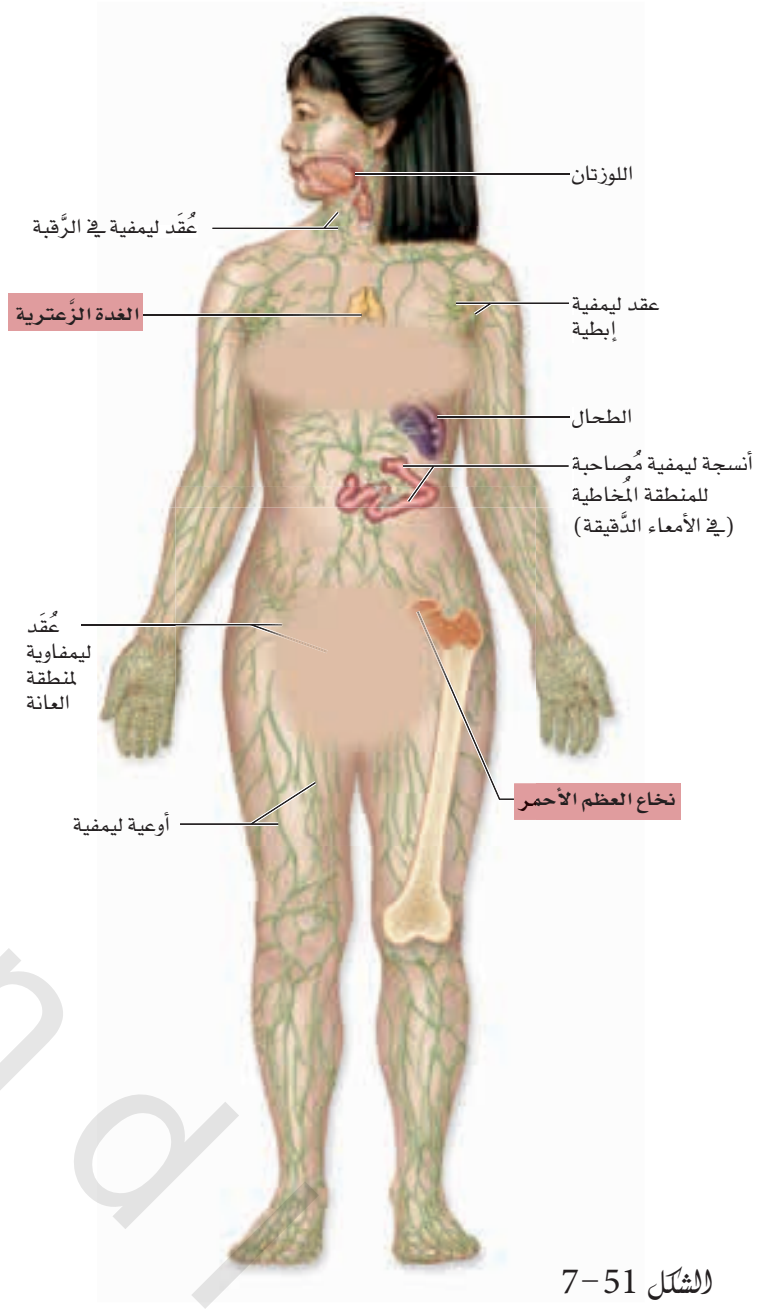
تتألف أعضاء جهاز المناعة من **الأعضاء الليمفية الأولية Primary lymphoid organs**، وهي نخاع العظم والغدة الزَّعترية، **والأعضاء الليمفية الثانوية Secondary lymphoid Organs** وهي الغدد الليمفية، والطحال، والأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المخاطية (الشكل 51-7).

الأعضاء الليمفية الأولية

نخاع العظم Bone marrow هو مكان نمو الخلايا البائية. بعد أن تُعطي الخلايا الجذعية النُّخاعية مولدات الخلايا البائية، تكمل هذه الخلايا نموها وتطورها في نخاع العظم، حيث يُعاد ترتيب الجينات الخاصة بإنتاج البروتينات الكروية المناعية، التي سيتمُّ شرحها لاحقًا، إذ إنَّ هذه الجينات تُملي النوعية والتَّمايز لكلّ خلية بائية. كلُّ خلية بائية لديها نحو 10^5 جزيء كروي مناعي على سطحها، وجميعها لها نوعية متماثلة لارتباط ذات المُحدِّد النَّوعي، وجميعها تختلف من خلية إلى أخرى.

أي خلية ليمفية يمكن أن ترتبط مع مولد ضدّ ذاتي تعاني موتًا مُبرمجًا (الشكل 51 - 8أ). ما تبقى من الخلايا الليمفية ينطلق في الدم واللمف ليمرَّ من خلال الأعضاء الليمفية الثانوية، وهناك تتعرض لمولد الضدّ.

بعد أن يتمَّ إنتاج الخلايا التائية من مولداتها في نخاع العظم، تُهاجر من نخاع العظم إلى **الغدة الزَّعترية Thymus** التي تقع فوق منطقة القلب. تكون الغدّة الزَّعترية كبيرة الحجم عند حديثي الولادة؛ ثمَّ تبدأ بالضمور في سنوات البلوغ، وتستمر كذلك طوال فترة الحياة.



الشكل 51-7

أعضاء جهاز المناعة النَّوعية. هناك نوعان من أعضاء جهاز المناعة، هما: أ- الأعضاء الليمفية الأولية (المُستطيلات الحمراء)، التي تتطور فيها الخلايا البائية والتائية، وتكتسب مُستقبلاتها الخاصة، ب- الأعضاء الليمفية الثانوية (باللّون الأسود) التي يتمُّ فيها تجميع مُولِّدات الضِّد التي تتجول فيها الخلايا الليمفية الساذجة حتى تقابل مُولِّدات الضِّد التي تحثها.

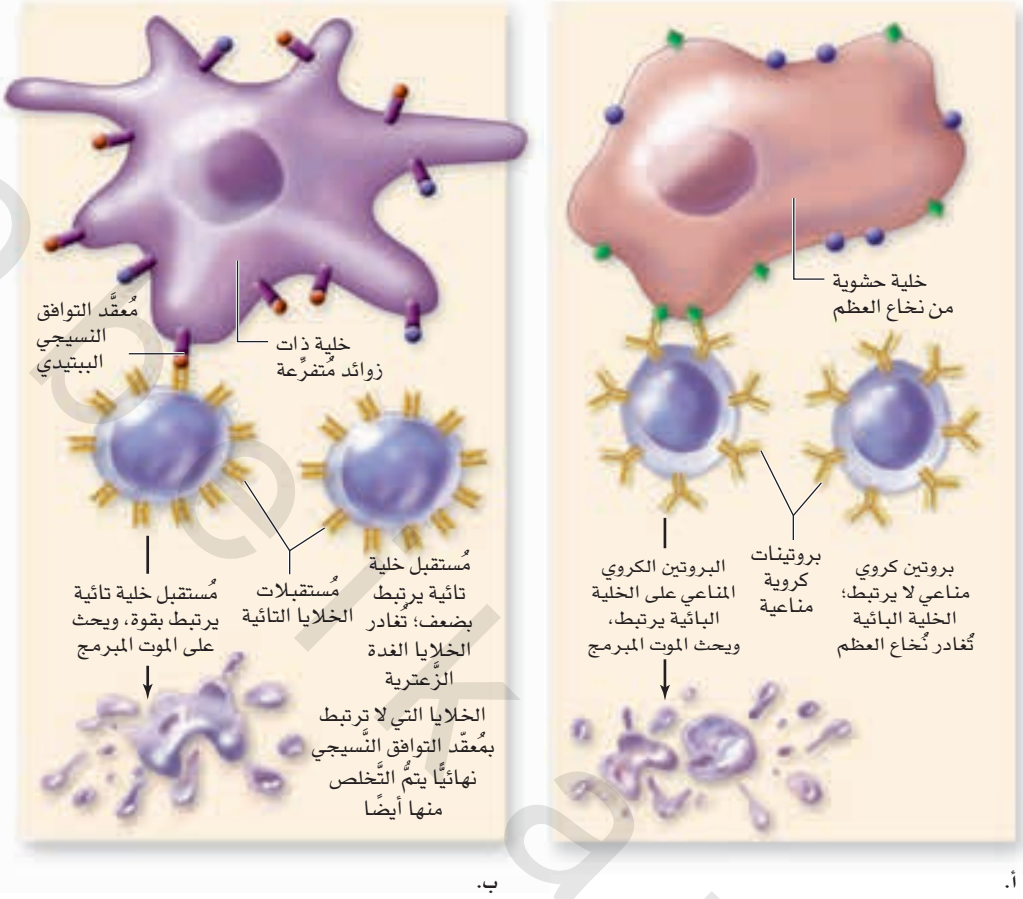
يُطلقُ على مُستقبلات مولِّدات الضِّد التي على الخلايا التائية **مُستقبلاتُ الخلايا التائية T- cell receptor**. تنتج مُستقبلات الخلايا التائية بسبب إعادة ترتيب الجينات في أثناء تطور الخلايا التائية في الغدة الزَّعترية، وهذه الجينات تُشبه الجينات الخاصة بالبروتينات الكروية المناعية في مولدات الخلايا البائية. لهذا يُمكن للخلية التائية أن تُنتج 10^5 نُسخة متماثلة تقريبًا من مُستقبلات الأجسام المُضادة، وتحملها على سطحها، ويُحتمل أن تختلف هذه المُستقبلات جميعها عن مستقبلات أي خلية تائية أُخرى.

تُميِّز الخلية البائية موقعًا مُحدِّدًا ما لمولِّد الضدّ المُتكامل الذي يمكن أن يكون بروتينًا أو لا يكون. في المقابل، تتعرّف الخلية التائية فقط إلى قطعة سلسلة ببتيدية من بروتين مولِّد الضد، وهذه القطعة الببتيدية يجب أن تكون مُرتبطة بأحد البروتينات

الجدول 51-1 خلايا جهاز المناعة

نوع الخلية	الوظيفة
خلية تائية مُساعدة	تتعرَّف بنوعية إلى الببتيدات الغريبة المُرتبطة على الخلايا المُشهرة لمولِّد الضِّد، وتحث على إطلاق المحركات الخلوية التي تُنشِّط الخلايا البائية أو المبتلعة الكبيرة.
خلية تائية سامة (قاتلة)	تتعرف بنوعية، وتقتل "الخلايا المُعدَّلة": كالخلايا المُصابة بالفيروسات، أو الخلايا السرطانية.
خلية بائية	ترتبط بمولِّدات ضد خاصة ذائبة أو على شكل دقائق عن طريق الأجسام المُضادة المرتبطة بغشائها؛ وتعمل أيضًا بوصفها خلية مشهرة لمولِّد الضِّد للخلايا التائية المُساعدة.
خلية بلازمية	خلية بائية مُنشَّطة تعمل بوصفها مصنعًا حيويًّا لإنتاج الأجسام المُضادة المُخصَّصة لنوع مُحدَّد من مُولِّدات الضِّد.
خلية قاتلة طبيعية	تتعرَّف بسرعة وبلانوعية إلى الخلايا المُصابة بالفيروسات والخلايا السرطانية، وتقتلها.
خلية وحيدة النواة (أُحادية)	خلية بادئة للخلية المبتلعة الكبيرة؛ توجد في الدَّم.
خلية مبتلعة كبيرة	خلية نسيجية مبتلعة، وهي من مُكونات الخط الدِّفاعي المناعي الخلوي الأول؛ وتعمل أيضًا بوصفها خلية مُشهرة لمولِّد الضِّد للخلايا التائية المُساعدة.
خلية مُتعادلة	خلية مبتلعة، وهي من مُكوِّنات الجسم الخلوية في خط الدِّفاع المناعي الأول؛ توجد في الدَّم بأعداد كبيرة إلى أن يتم جذبها للأنسجة عند حدوث التهاب.
خلية حمضية	مهمة في التَّخلُّص من الطُّفيليات وذات علاقة بالأمراض المُزمنة.
خلية قاعدية	خلية جارية في الدَّم تُطلق الوسائط الكيميائية مثل الهستامين الذي يُحدث الالتهاب.
خلية صارية	تُوجد بشكل أساسي تحت السطوح المُخاطية، وتُطلق الوسائط الكيميائية، مثل الهستامين لحث الالتهاب؛ تنشط في الاستجابات الالتهابية وفي الحساسية.
خلية شجرية	خلية مهمة مُشهرة لمولِّد الضِّد للخلايا التائية المساعدة الساذجة، وتُساعد أيضًا على تنشيط الخلايا التائية السامة الساذجة.

الشكل 51-8



الاختيار ضد الخلايا الليمفية الفعالة للذَّات في الأعضاء الليمفية الأولية. بعد أن تكتسب الخلايا التائية والبائية مُستقبلاتها الخاصة، يتم القضاء على الخلايا التي تتفاعل مع الذات بعملية الموت الذَّاتي. أ. إذا ارتبطت بروتينات كروية مناعية مُتجاورة موجودة على سطح الخلية البائية النامية مع مُحدِّد ما على خلية حشوية في نُخاع العظم، فإنَّ هذه الخلايا البائية ستتعرض للموت المبرمج. يتمُّ إطلاق نسبة قليلة (10%) من الخلايا البائية التي لا تتعرف إلى مُحدِّدات خلايا نخاع العظم من نُخاع العظم. ب. إذا ارتبطت مُستقبلات الخلايا التائية النامية بقوة مع بروتينات مُعقَّد التوافق النسيجي المُرتبط بسلسلة ببتيدية ذاتية على الخلايا الشجرية داخل الغدة الزَّعترية، فإنَّ هذه الخلايا التائية ستتعرض للموت المبرمج. الخلايا التي لا تتعرف نهائيًّا إلى مُعقّدات التوافق النسيجي يتمُّ القضاء عليها أيضًا. نسبة قليلة فقط (2-5%) من الخلايا التائية النامية التي ترتبط مع بروتينات مُعقّدة التوافق النسيجي وببتيداتها ارتباطًا غير قوي تبقى، ويتم إطلاقها من الغدة الزَّعترية. هذه الخلايا سوف ترتبط مع مُعقّدات التّطابق النسيجي المُرتبطة ببتيدات غريبة بقوة كبيرة.

الخاصة بالجسم الموجودة على سطوح مُعظم خلايا الجسم. وتُسمّى هذه البروتينات **بروتينات مُعقَّد التوافق النسيجي Major histocompatibility complex**. وسيتم التَّحدث عنها بالتَّفصيل في الأجزاء اللاحقة من هذا الفصل.

خلال عملية الاختيار في الغدة الزَّعترية، تتعرض الخلايا التائية لخلايا زعترية عدة، وجميعها تحمل بروتينات مُعقَّد التوافق النَّسيجي الذاتية، ومُرتبط بها قطع ببتيدية ذاتية على سطوحها. إذا ارتبطت مستقبلات أي خلية تائية بقوة بأي من بروتينات معقد التوافق النَّسيجي الذاتية، فإنَّ هذه الخلية تُصبح متفاعلة ذاتيًّا، وتتعرض للموت المُبرمج (الشكل 51-8ب). في المقابل، إذا لم ترتبط مستقبلات الخلية التائية بأيٍّ من بروتينات معقد التوافق النَّسيجي إطلاقًا، فسيتم التَّخلص منها أيضًا. تنجح نحو 5% فقط من مولدات الخلايا التائية، التي تدخل إلى الغدة الزَّعترية، في هذا الانتقاء الصارم ذي المرحلتين، وتنجو من الموت المبرمج.

الأعضاء الليمفية الثانوية

إنَّ موقع هذه الأعضاء الليمفية الثانوية يُشجع ترشيح مولّدات الضِّد التي تدخل من أي جزء من جسم الإنسان. تدخل بكتيريا مُلتصقة بشوكة دخلت الجلد، مثلًا، إلى الليمف المُحيط بالأنسجة. والليمف في النِّهاية سيعود إلى مجرى الدَّم من خلال سلسلة من الأوعية الليمفية (الفصل الـ 49). وفي الطريق، يُرشِّيح سائل الليمف في آلاف العُقد الليمفية، الموجودة بالقرب من الأوعية الليمفية (الشكل 51-7).

يصبح كثير من الخلايا البائية والتائية الناضجة الساذجة التي دخلت إلى العقد الليمفية بعد خروجها من الأعضاء الليمفية الأولية، أو خلايا الذاكرة الموجودة هنا، نشطًا عند مُقابلته لمولِّد الضِّد. الأجسام المُضادة المفرَزة عند تنشيط الخلايا البائية في العقد الليمفية، إضافة إلى النسل السلالي للخلايا البائية والتائية المنشَّطة، تغادر العقدة الليمفية، وتدخل مجرى الدَّم عند عودة الليمف إلى الدَّم بالقرب من القلب.

يُمكن أن تخرج الخلايا الليمفية التي استجابت لمولِّدات الضِّد في العقد الليمفية من الشُّعيرات الدَّموية التي تُغذي العقد الليمفية، وتدخل إلى أنسجة العُقد الليمفية. يُسبِّب هذا "انتفاخ العقد الليمفية" وهذا يُصاحب الالتهاب في بعض الأحيان، إذ يزداد حجم العقد الليمفية في المنطقة بسبب التَّدفق الكبير للخلايا الليمفية.

توجد بعض مولّدات الضِّد بشكل أساسي في الدَّم، أو في الدَّم والأنسجة معًا، ومثال ذلك، بكتيريا النايسيريا *Neisseria menningitidis*، التي تُسبِّب التهاب سحايا الدِّماغ القاتل (الفصل الـ 44). والاستجابة المناعية لمثل مولّدات الضِّد هذه تحدث في **الطحال Spleen**.

يتفرع شريان الدَّم الذي يحمل الدَّم إلى الطحال هناك إلى شُريِّنات عدة. ويتمُّ التَّعرف إلى مولّدات الضِّد التي تصل إلى أنسجة الطحال من قِبَل الخلايا البائية والتائية الموجودة في منطقة اللبّ الأبيض من الطحال، وهي المناطق المحيطة بالشريِّنات. وقد تنشَّط الخلايا الليمفية في منطقة اللب الأبيض، كما يحدث في العقد الليمفية. الأجسام المُضادة وبعض الخلايا الليمفية التي نُشِّطت تخرج من الطحال عن طريق الوريد.

آخر الأعضاء الليمفية الثانوية المُهمة هي **الأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المُخاطيــة Mucosal-associated lymphoid tissue** التــي تشمــل اللوزتين، والزائدة الدودية، وعددًا كبيرًا من الحويصلات الموجودة في الأنسجة الضامة تحت السطوح الغشائية المُخاطية. تتكون هذه الحويصلات من خلايا ليمفية، وبشكل رئيس خلايا بائية وبعض الخلايا التائية، وبعض الخلايا المبتلعة. أي مولِّد ضدّ يمرُّ من خلال الأغشية المُخاطية سيُقابِلُ الخلايا الليمفية حالًا في هذه الحويصلات، وسيتمُّ كبح أيّ تقدُّم لمولّدات الضِّد هذه عند هذه النقطة.

إن تمكنت المخلوقات الغازية من تجنُّب الدِّفاعات المناعية غير النَّوعية في السطوح المُخاطية والدِّفاعات النَّوعية للخلايا الليمفية في الأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المُخاطية، فإنَّها ستواجه فرصة أُخرى للقضاء عليها عن طريق الاستجابات في الأعضاء الليمفية الثانوية.

تَطوَّرَ شكلان من المناعة التَّكيُّفية

اعتُقِدَ مدة طويلة أن المناعة التَّكيُّفية التي تتضمن القدرة على التَّفريق بين الأشياء الغريبة والأشياء الذاتية تطورت ذات مرة عند الفقريات. إنَّ نوع المناعة التَّكيُّفية الذي سنتكلم عنه في هذا الفصل جاء من دراسة نوع من الأسماك الغضروفية (انظر الفصل الـ 35). نشأت هذه الفقريات منذ ما يقارب 450 مليون سنة.

لدى أسماك القرش والراي غدةٌ زعترية وطحال، وتمتلك أنسجة ليمفية مُصاحبة للأنسجة المُخاطية. تشن هذه الحيوانات استجابة مناعية خلوية من خلال خلايا تائية عليها مُستقبلات خلوية، واستجابة مناعية سائلة من خلال خلايا بائية تُفرز بروتينات كروية مناعية. لقد ظهر نخاع العظم، حيث تتطور خلايا الدَّم، أول مرة في البرمائيات، إلا أن دوره الدقيق يختلف من نوع حيوانات إلى آخر. وظهرت العقد الليمفية أولًا في الطيور التي يختلف جهازها المناعي قليلًا عن الثدييات.

وقد تمَّ أخيرًا اكتشاف شكلٍ آخر من المناعة التَّكيُّفية عند الأسماك عديمة الفكوك. هذا النِّظام لا يُوظف الخلايا التائية والبائية بمُستقبلاتها المميزة. بدلًا من ذلك، هناك خلية ليمفية لها مُستقبلات بروتينية مُؤلَّفة من تكرار متغير غني بالحمض الأميني ليوسين. ويبدو أنَّ هذه البروتينات لها وظيفة تُشبه وظيفة البروتينات الكروية المناعية، لكن بهندسة بروتينية مُختلفة تمامًا. إنَّ عدد مستقبلات البروتينات المُختلفة التي ينتجها هذا النِّظام يبدو مساويًا لعدد البروتينات الكروية المناعية المُحتملة. إنَّ توليد التنوع في النِّظامين يُظهر بعض التشابه حيث إنَّ مُستقبلات الخلايا الليمفية في الأسماك اللافكية أيضًا يُبْنى بإعادة ترتيب DNA. إنّ التركيبَ الوراثيَ للجيناتِ ذات العلاقة هنا، وآليةَ إعادةِ الترتيب غير معروفة حاليًّا.

من غير الواضح إن كان النِّظام الجديد لشكل المناعة التَّكيُّفية موجودًا عند أسلاف الحبليات جميعها، أو أنه نشأ في الخط التَّطوري الذي أدى لنشوء الأسماك اللافكية. ومع الأخذ في الحسبان الفروق بين النِّظامين، فمن المُرَّجح أنَّهما يمثلان أحداثًا مُستقلة. إذا كان النوع الثاني من المناعة التَّكيُّفية موجودًا في أسلاف الحبليات جميعها، فإنَّ بعض الأثر قد يبقى موجودًا في الفقريات الحديثة، بما فيها الإنسان.

ينتج نخاع العظم أنواع خلايا الدَّم والصفائح الدموية جميعها. الخلايا الليمفية يجب أن تَكتسبَ مُستقبلاتها الخاصة، وتمر بمرحلة اختيار للتفاعل الذاتي في الأعضاء الليمفية الأولية. تخرج هذه الخلايا الليمفية البالغة والساذجة إلى مجرى الدَّم لتصل إلى الأعضاء الليمفية الثانوية، حيثُ يتمُّ التقاط مولّدات الضِّد، وحيث تتعرف الخلايا الليمفية إلى مولّدات الضِّد الغريبة التي تجنبت الدِّفاعات المناعية اللانوعية، وتستجيب لها.

4-51 الخلايا التائية: المناعة الخلوية

تُوصف الخلايا التائية على أنَّها **خلايا سامة للخلايا Cytotoxic cells** أو **خلايا مساعدة Helper T cells**. ويُمكن تمييزها اعتمادًا على العلامات التي تحملها على سطحها. الخلايا التائية السامة لها بروتين يُسمّى CD8 على سطوحها، ما يجعلها خلايا $CD8^+$. أما الخلايا المُساعدة فلديها بروتين CD4 على سطحها، ما يجعلها خلايا $CD4^+$.

حتى يتم تنشيط كلٍّ من هذين النَّوعين من الخلايا التائية يجب أن تتعرَّف إلى قطع ببتيدية مُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي، لكن هذين النَّوعين من الخلايا يُمكن تمييزهما بـ: (أ) التَّعرُّف إلى طوائف مُختلفة من معقد التوافق النَّسيجي التي لها توزيع خلوي مُحدَّد. (ب) الأدوار المتباينة للخلايا التائية بعد أن تم تنشيطها.

تحمل بروتينات معقد التوافق النَّسيجي معلومات للتَّفريق بين الذَّات والغريب

كما ناقشنا سابقًا، تُظهر مُعظم خلايا الفقريات بروتينًا سكريًّا مُترجَمًا من شيفرة وراثية خاصة بمعقد التوافق النَّسيجي. في الإنسان، تُسمّى هذه البروتينات **مولّدات ضدّ خلايا الدَّم البيضاء Human leukocyte antigens**، وهي تُترجَمُ إلى بروتينات متعددة الأشكال (لأنَّ هناك أليلات كثيرة). مثلًا، بروتينات مولّدات ضد خلايا الدم البيضاء تُحدِّدها جينات ذات تغاير كبير جدًا، فهناك نحو 500 جين مُتغاير تمَّ تحديدها لبعض البروتينات. لهذا نادرًا ما تجد شخصين يحملان المجموعة نفسها من الجينات. لهذا، فإنَّ بروتينات مولّدات ضد خلايا الدَّم البيضاء تختلف من شخص إلى آخر، مثل بصمات الأصابع.

تعمل بروتينات معقد التوافق النَّسيجي الموجودة على خلايا الأنسجة بوصفها علامات ذاتية تُمكِّن جهاز المناعة، وخاصة خلاياه التائية، من التَّعرُّف إلى هذه الخلايا على أنها تعود للذات (ليست غريبة)، وهذه هي القدرة على التَّمييز بين الذَّات والغريب.

هناك مجموعتان من بروتينات معقد التوافق النَّسيجي: **المجموعة الأولى Class I** موجودة على كلّ خليّة ذات نواة في الجسم. أما **المجموعة الثانية class II**، فهي موجودة فقط على الخلايا المشهرة **لمولّد الضِّد Antigen – presenting cells** (إضافة إلى بروتينات المجموعة الأولى أيضًا)؛ هذه الخلايا تشمل الخلايا المبتلِعة، والخلايا البائية، والخلايا الشجرية (الجدول 51-2). تستجيب الخلايا التائية السامة للسلاسل الببتيدية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي-1، وتستجيب الخلايا التائية المُساعدة للسلاسل الببتيدية المُرتبطة ببروتينات معقَّد التوافق النَّسيجي- 2.

في مُعظم الوقت، تكون السلاسلُ الببتيدية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي مُشتقةً من بروتينات ذاتية من خلايا الشخص ذاته. لهذا السبب، كان من المهم انتقاء الخلايا التائية في أثناء وجودها في الغدّة الزَّعترية حتى يتمَّ التَّخلّص من تلك الخلايا التي ترتبط بقوة ببروتينات الذَّات المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي. بهذه الطريقة، فإنَّ الخلايا التائية يتمُّ تنشيطها –فقط– خارج الأعضاء الليمفية الأولية التي تطورت فيها، وهي تتنشَّط إذا اجتمعت بسلسلة ببتيدية لبروتين غريب على بروتينات معقد التوافق النَّسيجي- مثلًا، في حالة العدوى الفيروسية أو السرطان.

الجدول 51-2 تعرُّف الخلايا الليمفية إلى مولّد الضِّد

	تتعرف إلى المُحدِّدات الذائبة أو التي على شكل دقائق لمولّد ضد مُعين.	تتعرف إلى الببتيدات المُرتبطة مع بروتينات مُعقَّد التوافق النَّسيجي الذَّاتي.	مجموعة مُعقَّد التوافق النَّسيجي التي تتعرف إليها.	نوع الخلايا التي يعبر بها عن مُعقَّد التوافق النَّسيجي الذي تم التعرف إليه.
الخلايا البائية	نعم	لا	لا شيء	لا ينطبق
الخلايا التائية المُساعدة ($CD4^+$)	لا	نعم	المجموعة – 2	الخلايا المُشهرة لمولّد الضِّد: الخلايا الشجرية، والخلايا البائية، والخلايا المبتلعة الكبيرة.
الخلايا التائية السامة (القاتلة) ($CD8^+$)	لا	نعم	المجموعة - 1	كلّ الخلايا ذات الأنوية.

تقضي الخلايا التائيّة السامّة على الخلايا السرطانيّة والخلايا المُصابة بالفيروسات

إنَّ الخلايا التائية السامّة المُنشَّطة تتعرف إلى "الخلايا الذاتية المتحولة"، خاصةً تلك الخلايا التي أُصيبت بالفيروسات أو الخلايا السرطانيّة. تتعرَّف المُستقبلات الخاصة الموجودة على سطح الخلايا التائية السامة إلى السلاسل الببتيدية لمولِّدات الضِّد الذَّاتية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي - 1. يتمُّ إنتاج السلاسل الببتيدية لمولِّدات الضِّد الذَّاتية داخل سيتوسول الخلية، ثُمَّ تُضخُّ عن طريق بروتينات نقل خاصة إلى داخل الشبكة الأندوبلازمية الخشنة، حيث تُصبح مُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النسيجي - 1. ثُمَّ تُكمل طريقها من خلال الغشاء البلازمي لِتَتَمَوْضَعَ على سطح الخلية.

قد يكون مولِّدُ الضِّد المنتج داخليًّا "بروتينًا ذاتيًّا"، أو قد يكون بروتينًا لفيروس تمَّ إنتاجه في الخلية، أو بروتينًا غير طبيعي أنتجته خليّة سرطانيّة. تستجيب الخلية التائية السامة فقط للسلاسل الببتيدية لهذه البروتينات غير العادية المُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي- 1. يحدث تنشيط الخلايا التائية في الأعضاء الليمفية الثانوية، كما وضحنا سابقًا. في العقد الليمفية، مثلًا، تلتقي الخلايا التائية الخلايا المُشهرة لمولِّد الضِّد. على وجه خاص، تقوم الخلايا الشجرية عادة بتقديم مولّدات الضِّد التي تُنشِّط الخلايا التائيّة السامّة.

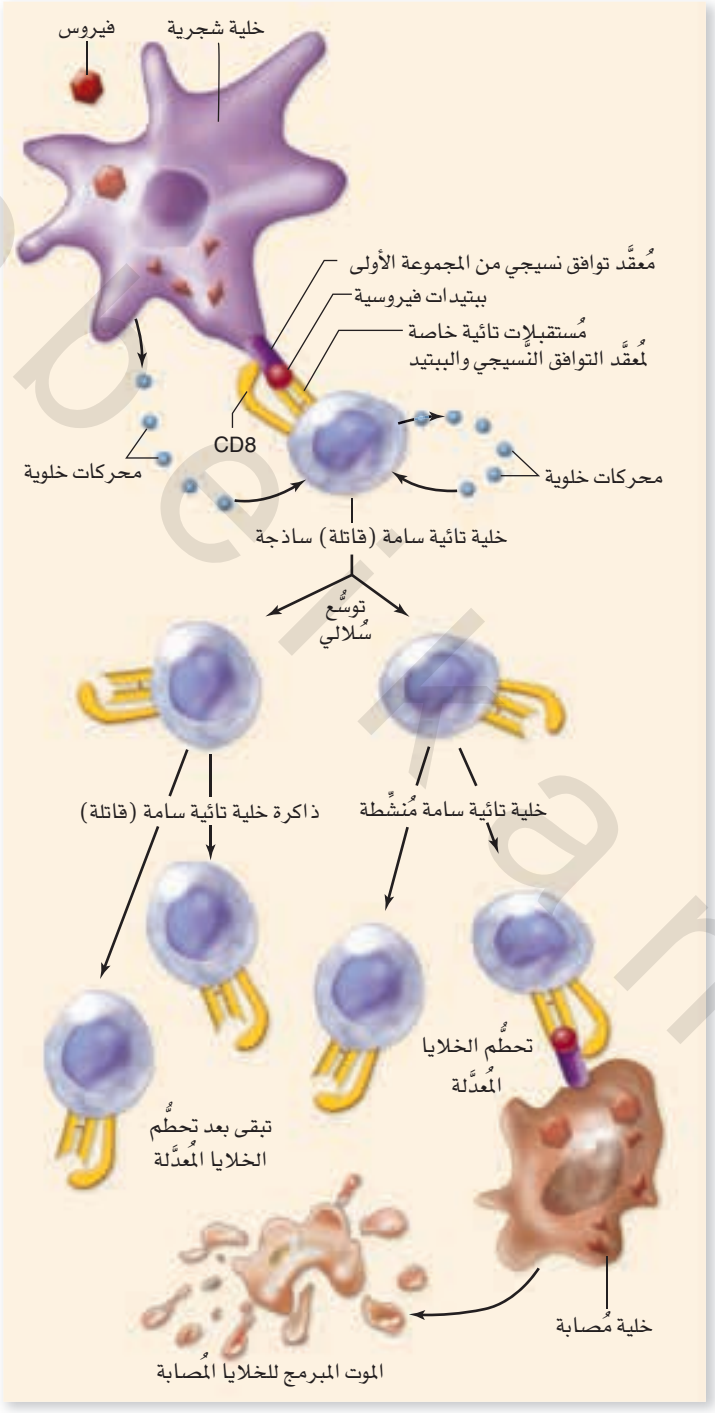
حيث إنَّ أنواع الفيروسات جميعها لا تستطيع أن تُصيب الخلايا الشجرية، فيجب على الخلايا الشجرية أن تبتلع الفيروسات أو الخلايا السرطانية، ومن ثمَّ، ومن خلال عملية تُسمّى الإشهار التَّقاطعي، تضع سلاسل ببتيدية من الخلية السرطانية أو من الفيروس مع بروتينات معقد التوافق النَّسيجي- 1. إنَّ ارتباط الخلايا التائية السامة من خلال ارتباط مُستقبلاتها الخاصة وبروتينات CD8 مع الخلية الشجرية يحثّ التَّوسع السلالي للخلايا التائية السامة، لإنتاج عدد كبير من الخلايا التائية السامة المنشَّطة وخلايا الذاكرة السامة (الشكل 51-9). بعد ذلك تجري الخلايا التائية السامة المُنشَّطة في الدَّم إلى مناطق الجسم جميعها، حيث ترتبط مع "الهدف" وهو أي خلية تظهر على سطحها سلاسل ببتيدية غريبة مُرتبطة ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي- 1 (الشكل 51-10).

يتمُّ حثّ الموت المُبرمج للخلية الهدف بطريقة تُشبه الآلية التي تستعملها القاتلات الطبيعية؛ فالخلية التائية السامة تُفرز بروتينات ثاقبة تعمل على إحداث ثقوب في غشاء الخلية المُصابة؛ وتدخل الأنزيمات الخاصة التي تُسبِّب بدورها الموت الخلوي للخلية الهدف.

تُفرز الخلايا التائية المُساعدة بروتيناتٍ لتوجيه الاستجابة المناعية

تُفرز الخلايا التائية المُساعدة بروتينات ذات وزن جزيئي خفيف تُسمّى **المحركات الخلوية Cytokines**. هناك أنواع عدة من المحركات الخلوية أصبحت معروفة، مُعظمها، وليس كلّها تُفرزها الخلايا التائية المُساعدة. ترتبط هذه المحركات الخلوية بمُستقبلات خاصة على أغشية كثير من الخلايا الأُخرى، وبشكل خاص، ولكن غير حصري، خلايا الجهاز المناعي. عند ارتباطها، تبدأ مسارات ترميز في هذه الخلايا لتنشيطها وحثها على التَّمايز.

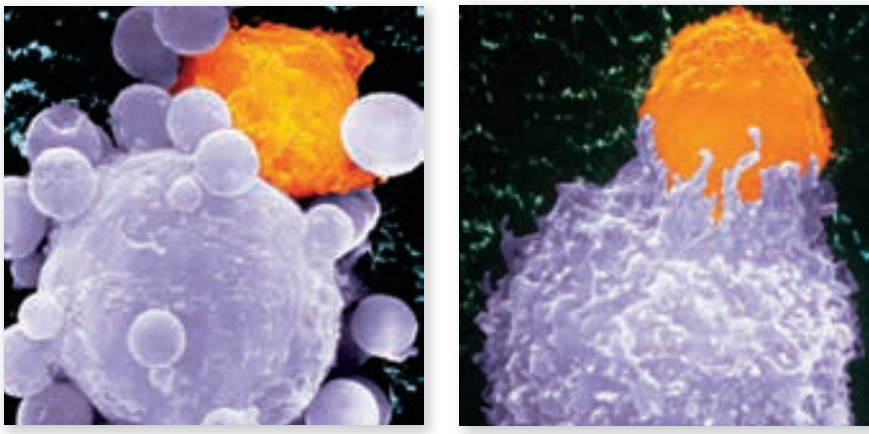
لأن المحرّكات الخلوية ذات فعالية كبيرة جدًا، يتمُّ إفرازها عادةً بكميات قليلة جدًا، مَعَ عدد قليل من الاستثناءات، بحيث لا ترتبط إلا مع الخلايا المجاورة فقط. إن الإنترلوكين - 1 هو الاستثناء؛ لأنه ينتقل إلى أماكن بعيدة، ويصل إلى غدّة تحت المهاد لحثّ استجابة الحمّى. هناك أنواع من الخلايا التائية المُساعدة تُفرز محركاتٍ خلويةً خاصة لمُختلف مستقبلات الخلايا، لكن الخلايا التائية المُساعدة، والمحركات الخلوية التي تُفرزها لها الدَّور الأكبر في تحديد إن كانت الاستجابة المناعية ستكون خلوية أم سائلة.



الشكل 51-9

الخلايا التائية السامة (القاتلة) تحثّ الموت المبرمج لخلايا "الذات المُتغيرة". يتمُّ تنشيط الخلايا التائية السامة إذا تعرفت مُستقبلات خلايا تائية إلى ببتيدات غريبة مُرتبطة مع مُعقَّد التوافق النَّسيجي الذَّاتي- 1 على الخلايا الشجرية الموجودة داخل الأعضاء الليمفية الثانوية. ينتج عن هذا التنشيط نشوء سلالة من الخلايا السامة النشطة وخلايا الذاكرة. تحثّ السلالة الجديدة من الخلايا التائية السامة على الموت المبرمج لأي خلية (خارج نطاق الأعضاء الليمفية الثانوية) تُظهر على سطحها الببتيدات الغريبة المُرتبطة بمُعقَّد التوافق النسيجي - 1 نفسها. وهذه غالبًا خلايا تكون مُصابة بالفيروسات، أو أنها خلية سرطانية.

obeikan.com



أ. ب.

الشكل 51-10

الخلايا التائية السامة (القاتلة) تقضي على الخلايا السرطانية. أ. خلية تائية سامة (باللّون البرتقالي) تُصادف خلية سرطانية (باللون الأرجواني). ب. تتعرَّف الخلية التائية إلى الخلية السرطانية "الذَّاتية المُتحولة"، فتحث عملية الموت المبرمج للخلية السرطانية.

تستجيب الخلايا التائية المساعدة لمولِّدات الضِّد الخارجية التي وصلت إلى خلية إشهار مولِّد الضِّد. تكتسب الخلايا المبتلِعة أو الخلية الشجرية مولدات الضِّد عن طريق الابتلاع أو الإدخال الخلوي، أما الخلايا البائية فعن طريق الابتلاع الخلوي المعتمد على المُستقبلات. عندما تدخل مولِّدات الضِّد هذه إلى الخلية، فإنَّها تتحطم بالأحماضة العالية للجسيم المبتلِع /الجسم الحالّ. ثم ترتبط سلاسل ببتيدية من مولِّد الضِّد هذا مع بروتينات معقد التوافق النَّسيجي - 2 في بعض الجُسيمات المبتلِعة، ثم تُحمَّل هذه السلاسل الببتيدية وبروتينات معقد التوافق النَّسيجي - 2 المُرتبطة بها، ويتمُّ إظهارها على سطح الخلية المشهرة لمولِّد الضِّد. تُقابل الخلايا التائية المُساعدة هذه الخلايا المشهرة لمولِّد الضِّد داخل الأعضاء الليمفية الثانوية، وترتبط بها. يرتبط أيضًا البروتين CD4 للتائية أيضًا بمناطق خاصة من بروتينات معقد التوافق النَّسيجي - 2.

تُظهر الخلايا التائية المُساعِدة الساذجة بروتينًا يُسمّى CD28 الذي يجب أن يرتبط مع بروتين يسمى B7 إذا كانت الخلية التائية يجب أن تُنشَّط. يوجد البروتين B7 فقط على الخلايا المُشهرة لمولِّد الضِّد، ويكون تركيزه أكبر ما يُمكن عند الخلايا الشجرية. يضمن هذا المُتَطَلّبُ أن الخلية التائية المُساعدة تنشَّط عند الحاجة فقط؛ وهذا التَّنظيم الدَّقيق ضروري بسبب الفاعلية الشديدة للمحركات الخلوية التي تُفرزها.

وكما هو الحال مع الخلايا التائية السامة، فإن الخلية التائية المُساعدة النَّشطة تنقسم لتُعطي سلالة من الخلايا التائية المساعدة بما فيها الخلايا الفاعلة وخلايا الذاكرة المُساعدة، وجميعها تمتلك مُستقبلات مولِّد ضد مُتشابهة. مُعظم الخلايا الفاعلة تُغادر العضوَ الليمفي، وتسير في مجرى الدَّم إلى سائر أنحاء الجسم.

الخلايا التائية هي المسؤولة عن رفض الأعضاء المنقولة

عندما تُقابل الخلايا التائية بروتينات معقد توافق نسيجي غير ذاتي (غريب) موجودة على خلايا الأنسجة المنقولة من شخص إلى آخر، مثل الكلى، فإنَّ مستقبلات مولِّدات الضِّد عند كثير من الخلايا التائية يُمكن أن ترتبط بروابط ضعيفة مع هذه المُعقدات. وهذا ببساطة حالة التفاعلية المتقاطعة. إنَّ شكل بروتينات معقد التوافق النَّسيجي غير الذَّاتي يُشبه بما يكفي بروتينات معقد التوافق النَّسيجي الذاتي المُرتبط مع السلاسل الببتيدية. النتيجة أنَّ الخلايا التائية ترتبط بخلايا الأنسجة الغريبة.

مع أنَّ التَّفاعل بين مستقبلات الخلايا التائية وببتيدات بروتينات معقد التوافق النَّسيجي ضعيفةٌ نسبيًّا إلا أنَّ ارتباطات كثيرة تحدث بين خلية تائية واحدة وخلية مزروعة واحدة بسبب الكثافة الكبيرة لبروتينات معقد التوافق النَّسيجي الموجودة على سطوح الخلايا. وهذا يُشجِّع تنشيط الخلايا التائية لمُهاجمة النَّسيج المزروع.

وبسبب الأساس الوراثي لبروتينات معقد التوافق النَّسيجي، كلما كان الأشخاص أقرب وراثيًّا، قلَّ تَّنوع بروتينات معقد التوافق النَّسيجي بينهما، وهذا يُعطي احتمالًا أكبر لأن يتحمل جسمُ أحدهم أنسجةً مزروعة من الآخر. نتيجة لذلك، يتم عادة الاستعانة بالأقرب للتبرع بالكلى لمريض قريب، ويُجرى فحص مُطابقة أنسجة لمعرفة مدى مُطابقة الأنسجة بين الشخصين.

تستعمل أدوية عدة لتثبيط جهاز المناعة وكبحه؛ كي لا يرفض الأعضاءَ المزروعةَ؛ ومُعظم الأشخاص الذين يُنقل لهم أعضاء من أشخاص أنسجتهم غير مُتطابقة يتناولون باستمرار بعض هذه الأدوية بقية حياتهم. من الأدوية الفعَّالة المعروفة في هذا المجال السيكلوسبورين الذي يمنع تنشيط الخلايا الليمفية.

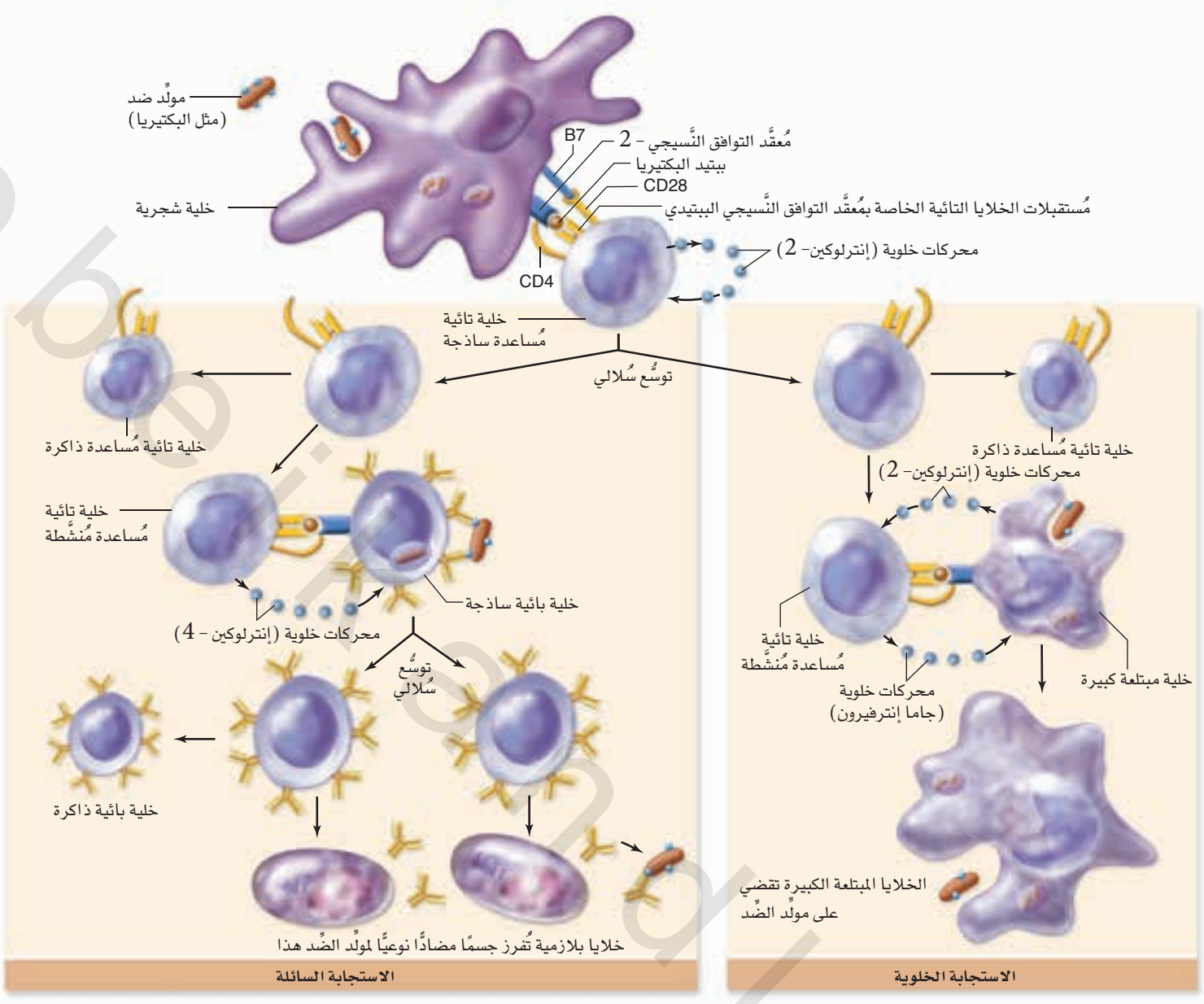
تُفرز أنواع عدة من الخلايا المناعية المحركات الخلوية (السيتوكاينات)

إضافة إلى الخلايا التائية المساعدة، هناك أنواع خلايا عدة أُخرى تفرز المحركات الخلوية، ولكن بنظام دقيق. فمثلًا، الخلايا المبتلِعة التي تُنشّط بابتلاع مولِّد الضِّد أو بارتباطها ببعض مكونات البكتيريا تُفرز محركات خلوية مثل الإنترلوكين- 2، الذي يُمكن أن يرتبط بالخلايا التائية المُساعدة لرفع مستوى نشاطها. وقد تُفرز الخلايا المبتلِعة أيضًا محركات خلوية أخرى، مثل عامل النَّخر السرطاني الذي يرتبط بالأوعية الدَّموية لحث توسعتها محليًّا أو على نطاق واسع.

تستجيب الخلايا التائية لببتيدات من مولدات ضد غريبة ظاهرة على بروتينات معقد التوافق النَّسيجي. تحثّ الخلايا التائية السامة المُنشطة عملية الموت المبرمج لخلايا الذات المُتحولة، مثل الخلايا السرطانية، والخلايا المُصابة بالفيروسات، أما الخلايا التائية المُساعِدة فتُفرز محركاتٍ خلويةً تحثّ على الاستجابة المناعية الخلوية أو السائلة.

5-51 الخلايا البائية: المناعة السائلة وإنتاج الأجسام المُضادة

إنَّ مستقبلات الخلية البائية لمولِّدات الضِّد جزيئاتٌ كروية مناعية موجودة بوصفها بروتينًا مُتكاملًا على الغشاء البلازمي. كما ذكرنا سابقًا، تحمل كلّ خلية بائية نحو مئة ألف بروتين كروي مناعي مُتطابقة النَّوعية لمُحدِّد ما لمولِّد الضِّد. تُقابل الخلايا البائية الساذجة في الأعضاء الليمفية الثانوية مولِّدات الضِّد. عندما يرتبط جزيء البروتين الكروي المناعي على الخلية البائية مع مُحدِّد ما لمولد الضِّد، وتستقبل الخلية البائية إشارات أخرى ضرورية، خاصة المحركات الخلوية التي تُفرزها



الشكل 51-11

تُفرز الخلايا التائية المُساعدة محركات خلوية لحثّ استجابة المناعة الخلوية أو السائلة. تُنشّط الخلايا التائية المُساعدة الساذجة أولًا عن طريق مُستقبلات خلايا تائية مُرتبطة مع ببتيدات غريبة ظاهرة على الخلايا الشجرية. ينتج عن هذا التَّنشيط توسُّع سلالة هذه الخلايا وتمايزها إلى خلايا ذاكرة، وخلايا تائية مُساعدة نشطة. تحثّ الخلايا التائية المُساعدة الاستجابة المناعية السائلة، عندما تُلاحظ مولِّد الضِّد نفسه ظاهرًا على الخلايا البائية. المحركات الخلوية مثل إنترلوكين-4 المفرز من الخلايا التَّائية المُساعدة تُنشِّط الخلايا البائية، منتجة خلايا ذاكرة، وخلايا بلازمية تُفرز الأجسام المُضادة ضد مولِّد الضد. الخلايا التَّائية المُساعدة تُفرز أيضًا جاما-إنترفيرون الذي يحثّ الخلايا ذات العلاقة بالاستجابة الخلوية، مثل الخلايا المبتلِعة الكبيرة كما ترى هنا. تُفرز المبتلِعة الكبيرة محركات خلوية أُخرى تحثّ الخلايا التائية المُساعدة.

الخلايا التائية المُساعدة، فإنَّ الخلية البائية تُصبح نشطة، وتبدأ في الانقسام والتَّحول إلى خلايا بلازمية وخلايا ذاكرة (الشكل 51-11).

كلّ خلية بائية بلازمية هي مصنع مُصغَّر لإنتاج الأجسام المُضادة ذات النَّوعية المُحدَّدة مثل الأجسام المُضادة التي تحملها الخلية البائية الأم على سطحها. تدخل هذه الأجسام المُضادة إلى سائل الليمف، ثم إلى مجرى الدم والسائل بين الخلوي، وترتبط بالمُحدِّدات الخاصة لمولِّد الضِّد أينما قابلته في الجسم. يُمكن أن يكون لمولِّد الضِّد الواحد أصناف عدة من المحددات. لهذا، فإنَّ خلية بائية مُختلفة تتعرف إلى مُحدِّد مُختلف لمولِّدِ الضِّد نفسه.

عندما تقوم البروتينات الكروية المناعية بتغليف مولِّد الضِّد، فإنَّ عمليات خلوية أُخرى يُمكن أن تُفعَّل للتَّخلص من مولِّد الضِّد. إنَّ المناعة لكوليرا الطيور التي لاحظها العالِمُ باستور في الدَّجاج نتجت عن مثل هذه الأجسام المُضادة، وللوجود المُستمر لسلالة الخلايا البائية التي أُنتجت.

يُظهر تركيب البروتينات الكروية المناعية (الأجسام المُضادة) مناطق متغيرة وأخرى ثابتة

يتكون كلّ جزيء كروي مناعي من سلسلتين قصيرتين مُتشابهتين تُسمَّيان **السلاسل الخفيفة Light chains** وسلسلتين ببتيديتين أطول يُطلَق عليهما **السلاسل**

الثقيلة Heavy chains (الشكل 51-12). ترتبط السلاسل الأربعة في الجزيء الكروي المناعي ببعضها بروابط كبريتية ثنائية تشكّل الحرف Y باللغة الإنجليزية (الشكل 51-12 أ). كلّ "ذراع" من الجزيء يُطلَق عليه منطقة Fab، في حين يسمّى "الجذع الرئيس" للجزيء المنطقة الثابتة F_c (الشكل 51-12 ب).

نوعية الأجسام المُضادة: المنطقة المُتغيرة

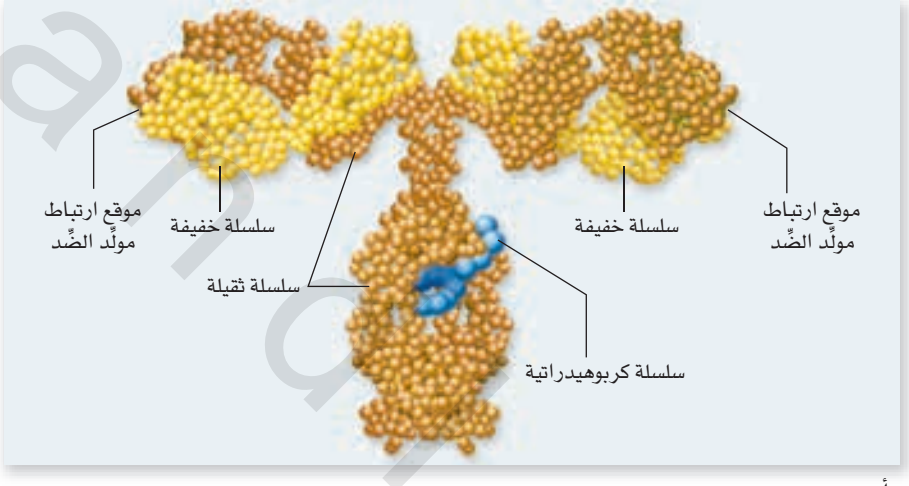
عند مقارنة ترتيب الأحماض الأمينية لبروتينات كروية عدة مناعية مُختلفة، ظهر أنَّ تخصّصَ أو تميُّزَ البروتين الكروي المناعي لمُحدِّد ما لمولِّد الضِّد يَكْمُنُ في ترتيبِ الأحماض الأمينية الطرفية في المنطقة المتغيرة. هذا النِّصف من المنطقة المتغيرة يحتوي تعاقبًا للأحماض الأمينية يختلف من بروتين كروي مناعي إلى آخر، لذلك أُطلق عليه **المنطقة المُتغيرة Variable region**. السلاسل الخفيفة والثقيلة في هذه المنطقة لها منطقة متغيرة.

إنَّ ترتيب باقي الأحماض الأمينية في الجزيء الكروي المناعي ثابتٌ نسبيًّا بين جزيء وآخر، لهذا يُطلَق على هذه المنطقة **المنطقة الثابتة Constant region** (الشكل 51-12جـ). السلاسل الخفيفة والثقيلة لها مناطق ثابتة. يُظْهر التحليلُ الدقيق أنَّ للمنطقة الثابتة للسلسلة الخفيفة للجزيء الكروي المناعي ترتيبين مختلفين، أُطلق عليهما كابا (κ) ولامدا (λ)، ولهما تقريبًا الوظيفة نفسها. أما المنطقة الثابتة من السلسلة الثقيلة فتتألف من خمسة أنظمة مُختلفة في التَّرتيب، أُطلق عليها ميو (μ)، ودلتا (δ)، وجاما (γ)، وألفا (α)، وإبسلون (e). عندما يرتبط كلّ من هذه السلاسل الثقيلة الخمس مع أيّ من النوعين من السلاسل الخفيفة، ينشأ نوع معين من البروتينات الكروية المناعية، IgE، IgA، IgG، IgD، IgM، على التوالي.

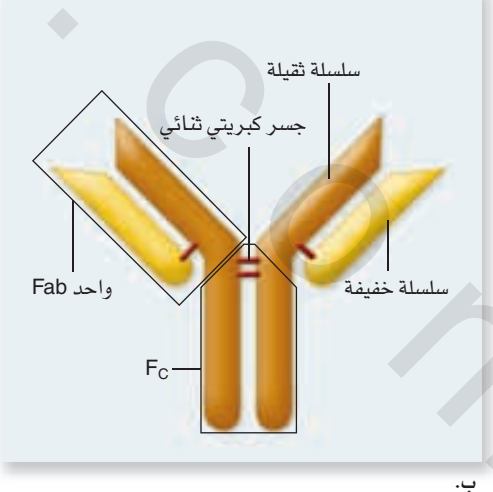
ارتباط الجسم مع مولِّد الضِّد

الأقسام المُتغيرة للسلاسل الثقيلة والخفيفة تتثنى معًا، وتُشكل ما يُشبه الشقّ، وهو **موقع ارتباط مولِّد الضِّد Antigen binding site** (الشكل 51-12). إنَّ حجم موقع ارتباط مولِّد الضِّد وشكله، والأحماض الأمينية التي تُغطي السطح، تُحدِّد نوعية كلّ بروتين كروي مناعي لمُحدِّد مولِّد الضِّد.

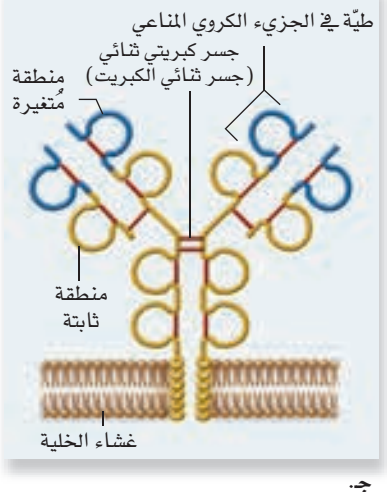
ولأنَّ كلَّ بروتين كرويّ مناعي مكوّن من نصفين متماثلين، فإنَّ كلّ بروتين كرويّ مناعي يستطيع الارتباط مع مُحددين متماثلين، إما على مولِّد الضِّد نفسه، أو على مولِّدي ضدّ. تسمح هذه القدرة على الارتباط مع مُحدِّدين بتكوين مُعقدات الضد-مولِّد الضِّد (الشكل 51-13 أ).



أ.



ب.



جـ.

الشكل 51-12

شكل الجزيء الكروي المناعي. أ. في هذا التَّمثيل الجزيئي للجزيء الكروي المناعي، كلّ حمض أميني في البروتين مُمثل بكرة صغيرة. يتألف الجزيء من سلسلتين ثقيلتين (اللّون البني) وسلسلتين خفيفتين (اللّون الأصفر). تلتف السلاسل الأربع على بعضها لتُعطي الشكل Y، بحيث تكون هناك منطقتان مُتماثلتان للتَّعرف إلى مولِّد الضِّد على ذراعي الشكل Y، أي منطقة Fab، ومنطقة الساق، أو منطقة F_c. منطقتا Fab مُرتبطتان بـ F_c عن طريق مفصل مرن. ب. رسم توضيحي وصفي للجزيء الكروي المناعي يُظهر السلاسل الثقيلة (البني) والسلاسل الخفيفة (الأصفر) كعصي. النصفان المُتشابهان للجزيء مُرتبطان بروابط كبريتية ثنائية (الأحمر) كما ترتبط السلسلة الخفيفة بالثقيلة لكلّ نصف. جـ. يظهر هنا الجزيء الكروي المناعي بوصفه بروتينًا غشائيًّا. هذا التقليد يُلقي الضوء على تركيب المجال للسلاسل الثقيلة والخفيفة. كلّ سلسلة مُرتبة على شكل مجالات مُتتالية، طول كلّ منها نحو 110 أحماض أمينية، وتتضمن ما يُسمّى طية الجزيء الكروي المناعي. مجالات الطّيّ هذه مُمثلة على شكل حلقات. الشكل الكروي لهذا المجال يتمُّ المُحافظة عليه بروابط كبريتية ثنائية (الأحمر). النهايات الأمينية لكلّ قطعة Fab هي قسم مُتغير (أزرق) وهي التي ترتبط بالمُحدِّد، أما باقي الجزء فهو القسم الثابت.

وظائف مجموعات الأجسام المُضادة: القسم الثابت

مع أن نوعية كلّ بروتين كروي مناعي يُحدِّدها القسم المتغير، إلا أنَّ وظيفة الجزيء الكروي المناعي تعتمد على مجموعته التي تحددها السلاسل الثقيلة للقسم الثابت، وخاصة منطقة (F_c) من القسم الثابت.

هناك خلايا عدّة لها مُستقبلات لمنطقة (F_c) ترتبط مع منطقة (F_c) لمجموعة خاصة من البروتينات الكروية المناعية. لهذا، عندما يرتبط البروتين الكروي المناعي بمولِّد ضدّ عن طريق منطقة الارتباط بمولِّد الضِّد، فإنّ خليةً أُخرى، كالخلية المبتلِعة، يُمكن أن تقترب من مولِّد الضِّد بالارتباط بمنطقة (F_c) للجزيء الكرويّ المناعيّ (الشكل 51-13جـ). يُمكن أن يُنشط هذا الارتباط بين معقد الجسم المضاد ومولِّد الضِّد بمستقبلات F_c، هذه الخلايا أيضًا. بهذه الطريقة، فإنَّ بروتينًا كرويًّا مناعيًّا خاصًّا يُمكن أن يحثّ الارتباط غير النوعي للخلايا مع مولِّد الضِّد، ما ينتج عنه التَّخلص من مولِّد الضِّد.

المجموعات الخمس للبروتينات الكروية المناعية لها وظائف مُختلفة

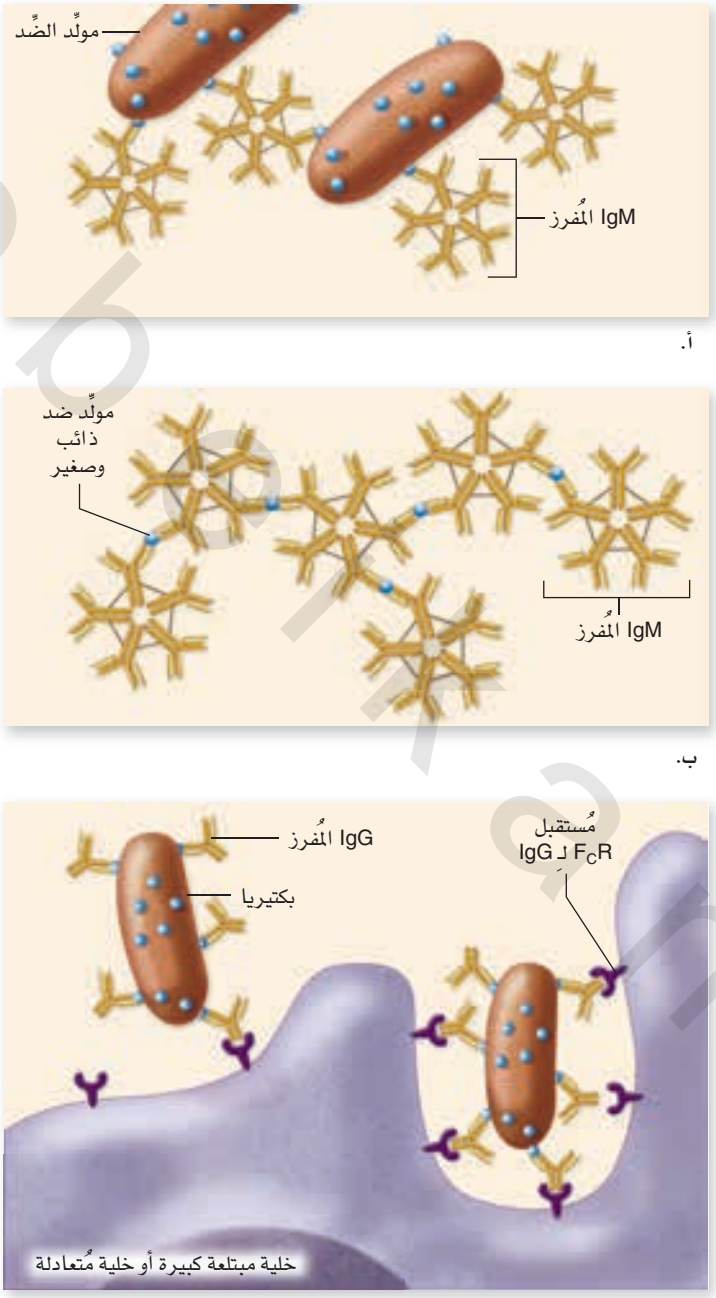
صُنِّفت المجموعاتُ الخمس من الأجسام المُضادة وفق ترتيب الأحماض الأمينية في القسم الثابت من السلاسل الثقيلة. لكلٍّ من هذه المجموعات الخمس طريقةٌ مُختلفة لحماية المخلوق. إنَّ صفات هذه المجموعات المُختلفة تم تلخيصها في الجدول (51-3) وسيتم شرحها فيما يأتي.

تذكّر أنَّ الأجسام المُضادة لا تقتل الأجسامَ المهاجمة مباشرة، لكنها، تتسبب في تحطيمها، والتَّخلص منها بالتأشير عليها لقتلها من قبل خلايا أُخرى غير مُتخصصة، أو من خلال تنشيط النظام المتمم.

يعمل **الجسم المُضاد IgM** بوصفه مستقبلًا على سطوح الخلايا البائية الساذجة جميعها، وهو أول نوع من الأجسام المُضادة يتم إفرازه خلال الاستجابة المناعية. ومع أنَّ الجسم المضاد IgM على غشاء الخلايا البائية على شكل أحادي، إلا أنَّه يتم إفرازه على شكل خماسي (مكوّن من خمس وحدات) ووزنها نحو 900,000 كيلو دالتون. إنَّ حجمها الكبير يحدد وجودها في الجهاز الدوري فقط، ولكن شكلها الخماسي يعني أنَّها فعالة جدًا في تفعيل تخثُّر مولّدات الضِّد كبيرة الحجم (الشكل 51-13 أ) وترسيب مولّدات الضِّد الذائبة (الشكل 51-13 ب). إنَّ ارتباط الجسم المُضاد IgM بمولِّد الضِّد يُنشِّط أيضًا بروتينات النظام المتمم التي يُسبِّب إطلاقها ارتباط بعض بروتينات المتمم بمنطقة F_c على جزيء IgM.

يوجد **الجسم المُضاد IgD** أيضًا مع الجسم المُضاد IgM، على سطح الخلايا التائية غير الناضجة الساذجة. يُمكن أن تُنشّط هذه البائيات بالارتباط العرضي بين جزيئين من IgD، مع أنَّه في الظروف العادية لا تُفرز هذه الخلايا هذه المجموعة من الأجسام المُضادة. عند تنشيط الخلايا البائية، يزول الجسم المُضاد IgD من على سطحها. ولا تزال الوظائف الأُخرى للضد IgD غير مفهومة جيدًا.

الجسم المُضاد IgG هو الجسم المُضاد الرئيس الموجود في الدَّم ومُعظم الأنسجة، ويشكل ما نسبته 75% من الأجسام المُضادة في بلازما الدَّم. إنه الجسم المُضاد الأكثر شيوعًا الذي تُنتجه الخلايا في الاستجابة المناعية الثانوية (عند التَّعرض لمولِّد الضِّد مرة ثانية). يُمكن أن يرتبط الجسم المُضاد IgG مع مولِّد الضِّد بكميات كبيرة، تجعل مولد الضدّ- الفيروس، أو البكتيريا، أو سموم البكتيريا- يبدو مشلولًا، أي إنه لا يستطيع الارتباط نهائيًّا مع العائل. للخلايا المبتلِعة والمُتعادلة مُستقبلات F_c ترتبط بالجسم المُضاد IgG المرتبط بمولِّد الضِّد، وبهذه الطريقة فإنَّ ارتباط IgG أو تغليفه لمولِّد الضِّد يُسرِّع عملية إزالة مولدات الضدّ بالبلعمة



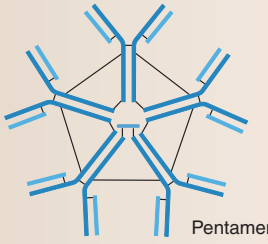
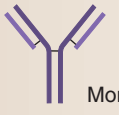
الشكل 51-13

ارتباط الجسم المُضاد بمولِّد الضِّد قد يُسبِّب التَّخثر، أو التَّرسيب، أو معادلة مولِّد الضِّد. أ. ارتباط الجسم المُضاد IgM المُفرز مع مولِّد ضد عضوي كبير يؤدي إلى تراكم مولِّد الضِّد أو تخثره. ب. ارتباط الجسم المُضاد IgM المُفرز بمولِّدات ضد صغيرة ذائبة يؤدي إلى ترسبها. ارتباط الجسم المُضاد المُفرز IgG، أيضًا يُخثِّر، ويرسب مولِّد الضِّد بسبب تركيزه الكبير، الذي يصل إلى 75% في البلازما. لكن IgG لا يرسب بكفاءة IgM نفسها؛ لأن الأخير خماسي الشكل. جـ. الجسم المُضاد IgG المُفرز يُسبِّب مُعادلة، أو يغلف، مولِّد الضِّد، ويثبط عملية ارتباطه مع العائل. الخلايا المبتلعة الكبيرة والخلايا المُتعادلة التي تمتلك مُستقبلات F_c للجسم المُضاد IgG يُمكنها الارتباط بمُعقَّد الجسم المُضاد - مولِّد الضِّد، ومن ثم ابتلاعه والتَّخلص منه.

(الشكل 51-13 جـ). الجسم المضاد IgG مهم في إعطاء المناعة السلبية للجنين؛ لأنه يستطيع الانتقال من الأم إلى الجنين عن طريق المشيمة. أخيرًا، يستطيع IgG أيضًا تنشيط بروتينات النظام المتمم، ولكن ليس بكفاءة الجسم المُضاد IgM، للتَّخلص من مُسببات المرض.

الجسم المضاد IgA هو الجسم المُضاد الرئيس في الإفرازات الخارجية، مثل اللعاب، والدموع، والمُخاط الذي يُبطن ممرات الجهاز الهضمي، وممرات الهواء في الجهاز التنفسي، والممرات البولية التناسلية. يؤدي الجسم المُضاد IgA دورًا رئيسًا في حماية هذه السطوح؛ وهو عادة يُفرز على شكل ثنائي (مكون من جزأين). تُفرز الخلايا الليمفية المُصاحبة للأنسجة المُخاطية، الواقعة تحت سطح المخاطية، الجسم المُضاد IgA الذي يخترق الخلايا الطلائية إلى الممرات؛ حيث يرتبط ويشل مولّدات الضِّد. إضافة إلى ذلك، فإنَّ أي مُسبِّب للمرض يخترق السطوح المُخاطية سوف يرتبط بالجسم المُضاد IgA لأنَّ هناك خلايا تُفرزه في الجيوب تحت هذه السطوح. ويستطيع الجسم المُضاد IgA ؛ المُرتبط بمولِّد الضِّد أن يخترق بين الخلايا الطلائية إلى جوف الممرات، حاملًا معه مولِّد الضِّد المُسبِّب للمرض، الذي سيتمُّ التَّخلص منه بالاستجابة المناعية اللانوعية. يُعطي الجسم المُضاد IgA مناعة سلبية للطفل الرَّضيع؛ لأن الأم تُفرزه مع الحليب.

الجدول 51-3 المجموعات الخمس للبروتينات الكروية المناعية

المجموعة	الوظيفة
IgM خماسي 	أول جسم مضاد يتمُّ إفرازه خلال الاستجابة المناعية الأولية، تحفز التَّخثر والتَّرسيب وتنشط نظام البروتينات المُتممة.
IgD أُحادي 	يوجد فقط على سطوح الخلايا البائية؛ يعمل بوصفه مستقبلًا لمولِّد الضِّد.
IgG أُحادي	الجسم المُضاد الرئيس الذي يُفرز في الاستجابة المناعية الثانوية؛ يُعادل مولّدات الضِّد، ويحث على ابتلاعها، ويُنشِّط نظام البروتينات المُتممة.
IgA ثُنائي	الأكثر شيوعًا من الأجسام المضادة في إفرازات الجسم؛ توجد الخلايا البلازمية التي تُفرز هذا الجسم المُضاد بكثافة في الأنسجة الليمفية المُصاحبة للأنسجة المُخاطية.
IgE أُحادي	يرتبط F_c بالخلايا الصارية والقاعدية؛ ارتباط المواد المُسبِّبة للحساسية مع المناطق المُتغيرة يحثّ إطلاق الوسائط الكيميائية، التي تحثّ تفاعلات الحساسية.

يوجد **الجسم المضاد IgE** بتركيز قليل في بلازما الدَّم. وعند إفرازه، يرتبط مُعظمه بالخلايا الصاريّة والخلايا القاعدية التي تتعرف إلى منطقة F_c من هذا الجسم المُضاد. وكما سيتَّضح لاحقًا، فإنَّ ارتباط بعض مولّدات الضِّد غير الضارة مع جزيء IgE المُرتبط مع الخلايا الصاريّة، والخلايا القاعدية ينتُج عنه أعراض الحساسية، مثل سيلان الأنف، وحكة العينين، والحمّى. يتمُّ إفراز الجسم المُضاد IgE في العادة استجابة للعدوى بالديدان الطفيلية. في هذه الحالة، يرتبط الجسم المُضاد IgE المُفرَز مع المُحدِّد على الديدان، ثم تتم ملاحظته من قِبل مستقبلات F_c على الخلايا الحمضية. تقتل الخلايا الحمضية عادةً الديدان بإفراز أنزيمات هاضمة تدخل من خلال ثقوب صغيرة يتمُّ إحداثها في سطح الدودة.

يُعزى سبب تنوُّع البروتينات الكروية المناعية إلى إعادة ترتيب المادة الوراثية (DNA)

يستطيع جهاز المناعة في الفقريات أن يتعرف إلى أي جزيء غير ذاتي يُقدَّم إليه. ويُقدَّر أنَّ الخلايا البائية في الإنسان أو الفئران تستطيع إنتاج أنواع أجسام مضادة لها أكثر من 10^{10} موقع ارتباط مع مولِّد الضِّد. ومع أنَّ الشخص على الأغلب ليس لديه أجسام مضادة مُخصَّصة لمحددات مولِّدات الضِّد جميعها، إلا أنه من المُؤكد أنَّ الأجسام المُضادة ستتعرف إلى بعض المُحدِّدات، وهذا كلّ ما يلزم لإنتاج استجابة مناعية ذات فعالية.

كيف تمكَّنت الفقريات من إنتاج هذا التَّنوع الكبير من القدرة على التَّعرف إلى مولّدات الضِّد؟

يَكْمنُ الجواب في المادة الوراثية غير العادية للأقسام المُتغيرة من الأجسام المُضادة. هذا القسم من كلّ سلسلة في الجزيء الكروي المناعي ليس مُرمَّزًا بشيفرة وراثية واحدة فقط على جزيء DNA ولكن يتمُّ تجميع الرَّمز الوراثي بدمج قطعتين أو ثلاث قطع منفصلة من جزيء DNA مع بعضها لصنع القسم المُتغير من الجسم المُضاد. تُسمّى هذه العملية إعادة **ترتيب المادة الوراثية** DNA **rearrangement** وهي تُشبه عملية العبور التي تحدث في الانقسام الخلوي الاختزالي (انظر الفصل الـ 11) مع فرقين رئيسين: إنَّ إعادة التَّرتيب تحدث بين موقعين جينيين على الكروموسوم نفسه، وإنَّ العملية محددة ونوعية للموقع.

تحدث إعادة ترتيب DNA عند تطور مولدات الخلايا البائية في نخاع العظم. بعد إعادة التَّرتيب تُنتج عملية النسخ RNA الرسول الذي تتمُّ ترجمته إلى سلاسل ثقيلة أو خفيفة للجزيء الكروي المناعي اعتمادًا على الموقع الجيني الذي تمَّ نسخه.

تحتوي الخلايا على نسختين متشابهتين من الكروموسوم، لكن إعادة ترتيب DNA تحدث لكلّ من السلاسل الثقيلة والخفيفة على أحد الكروموسومين فقط، بعملية تُسمّى الاستثناء الأليلي *Allelic exclusion*. لهذا، فإنَّ كلّ خلية بائية تنتج نوعًا واحدًا فقط من الجزيئات الكروية المناعية ذا نوعية مُعينة.

الأقسام المُتغيرة وإعادة ترتيب DNA

أظهرت دراسة تسلسل القواعد النيتروجينية للسلسلة الثقيلة للبروتين الكروي المناعي في الإنسان على الموقع الجيني لأشخاص كثيرين أنَّ الموقع الجيني يحتوي مجموعة متسلسلة من القطع عددها 50 قطعة، سُمّيت القطع *V segments*، متبوعة بمجموعة أُخرى مكونة من 30 قطعة أصغر سُمّيت القطع *D segments* وأخيرًا بمجموعة مكونة من 6 قطع صغيرة، سُميّت القطع *J segments*. كلّ قطع V متقاربة في الحجم لكن لكلٍّ منها تسلسل قواعد مُختلف. لهذا، فهي تُشفر مجموعة مُختلفة من الأحماض الأمينية، والوضع مُشابه بالنِّسبة إلى القطع D والقطع J.

إنَّ أول إعادة ترتيب للمادة الوراثية خلال تطور الخلية البائية هو حَدَثٌ مُحَددٌ ونوعيٌّ للموقع؛ حيث يجمع بين قطعة من D وأخرى من J (الشكل 51-14). إنَّ إعادة ترتيب القواعد بين هذين الموقعين على الكروموسوم نفسه ينتُج عنه حذف لقطعة

DNA التي تُباعد بين هذين الموقعين، وهذه القطعة المزالة تختفي في النهاية.

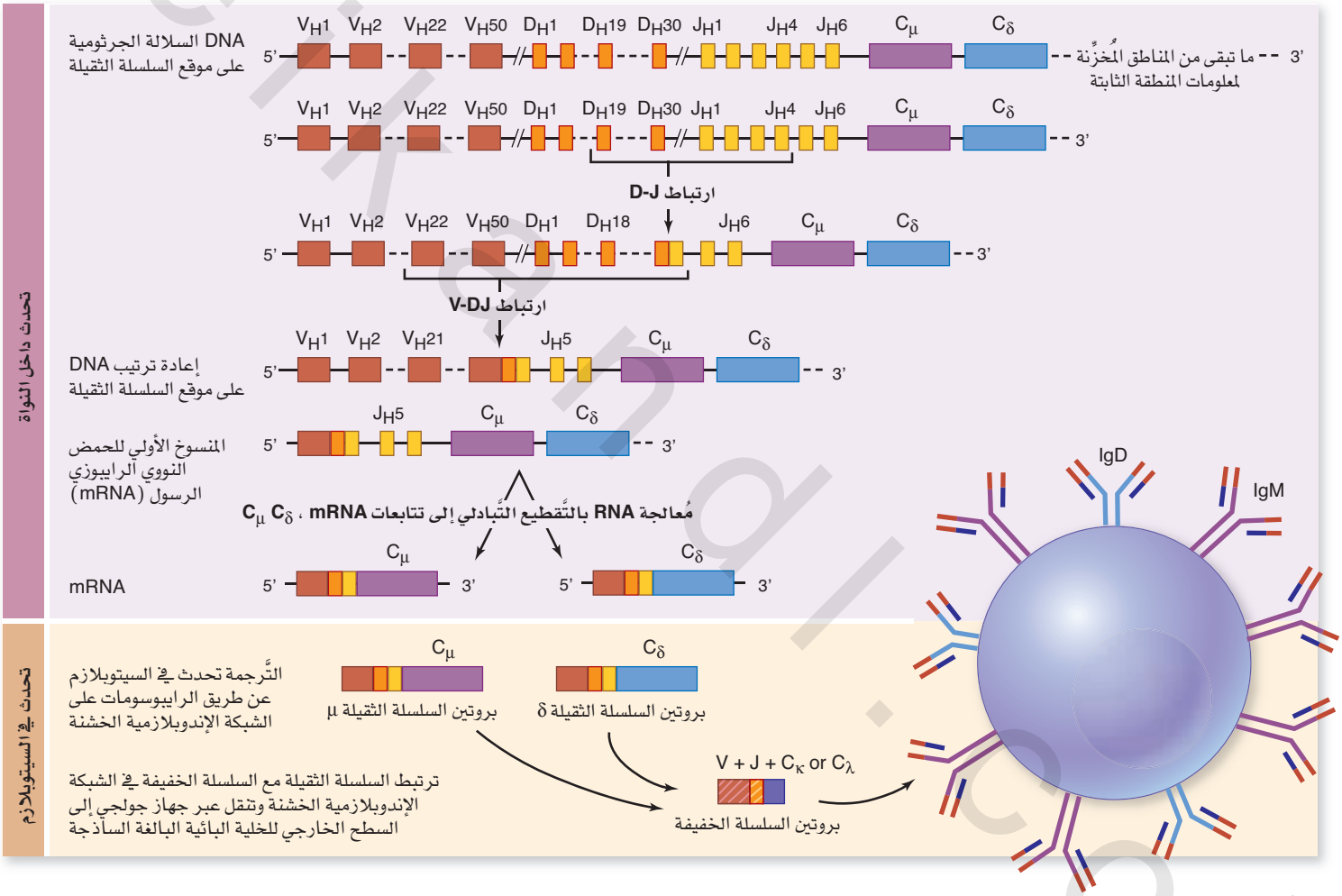
يتبع ذلك إعادة ترتيب محددة ونوعية لموقع ثانٍ يجمع بين قطعة من V مع القطعة المُعاد ترتيبها DJ، مع حذف قطع DNA التي تفصل بينها. ويُظهر أنَّ أي قطعة من كلّ من D، وV، وJ اختارتها الخلية هو حدث عشوائي تمامًا.

ولأن هناك تشكيلات عدة من D ، وV، و J يمكن تكوينها، فيُمكن أن نحسب الاحتمالات المُمكنة بنحو 9000 احتمال مُختلف لتكوين السلسلة الثقيلة للقسم المتغيّر من الجسم المُضاد. والوضع ذاته يحدث بالنِّسبة إلى السلسلة الخفيفة من القسم المتغير، باستثناء أنَّ كلّ سلسلة خفيفة مُتغيرة يشفرها قطعة من V وأخرى من J فقط.

هناك عمليات أُخرى تُسهم في زيادة تنوع القسم المُتغير من الجسم المُضاد. عندما ترتبط قطع DNA مع بعضها، فإنَّ قواعد نيتروجينية عدة يُمكن أن تُحذف أو تُضاف من أطراف كلّ قطعة، وهذا يتبعه غالبًا ارتباط غير دقيق لحد ما للقطع مع بعضها، ما ينتُج عنه تغييرُ مكان بداية قراءة الشيفرة الوراثية. وأخيرًا، فإنَّ الخلية البائية يُمكن أن ينتهي بها المطاف بإظهار أي سلسلة ثقيلة متغيرة، مع أي سلسلة خفيفة متغيرة خلال تطورها. ومع أخذ كلّ ذلك في الحسبان، فإننا يُمكن أن نحصل على 10^{10} احتمال مختلف لتشكيل القسم المُتغير من الجسم المُضاد.

النسخ والترجمة

بعد انتهاء إعادة ترتيب DNA الذي يشفر القسم المُتغير من الجسم المُضاد، يتم عمل نسخ mRNA غير ناضجة مع نهايات 5` تبدأ بالقطع المُتغيرة المعاد ترتيبها، وتنتهي بالقسم الثابت. بمعنى آخر، فإنَّ نسخ mRNA للسلاسل الثقيلة تبدأ من بداية القطع VDJ المُعاد ترتيبها، وتستمر خلال القطع التي تحمل الشيفرة (الإكسون) ميو وإبسلون اللتين تشفران القسم الثابت من الجسم المُضاد (الشكل 51-14).



الشكل 51-14

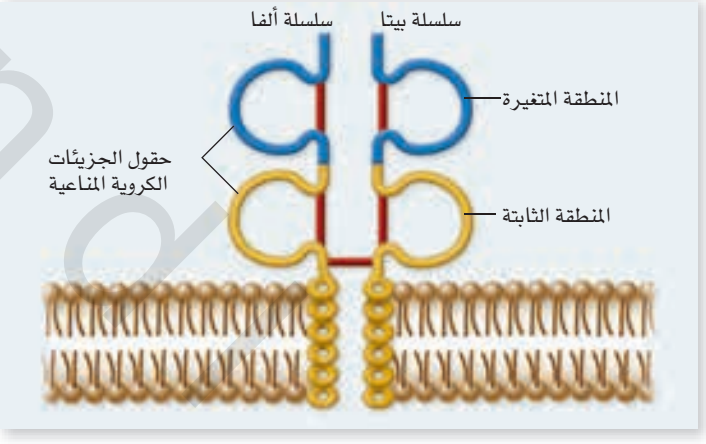
الجزيئات الكروية المناعية يُشفَّر لها بإعادة ترتيب قطع من DNA. الجزيء الكروي المناعي هو بروتين له شيفرة وراثية في قطع عدَّة من DNA: قطعة مُتغيرة (V)، وقطعة للتنوع (D)، وقطعة الوصل (J) والقسم الثابت. يتمُّ ربط هذه القطع بدقة متناهية لـ DNA المُعاد ترتيبه خلال عملية تطور الخلايا في نخاع العظم. تتضمن العملية أولًا ربط قطعة D بقطعة J، ثُمَّ تُضاف القطعة الثنائية DJ مع القطعة V. ستختار خلايا أُخرى قطعًا أُخرى من D، وV، وJ، ما يُسهم في تنوع الاستجابات المناعية النوعية. تبدأ نُسخ mRNA الأولية بالقطع VDJ المعاد ترتيبها، وتستمر حتى القسم الثابت من المنطقة المشفرة (إكسون). تُزال القطع الأخيرة الزائدة من J خلال عملية إعادة تقطيع RNA الأولي، التي يتمُّ فيها جمع القسم المُتغير مع أي من السلاسل μ أو δ الثابتة. تترجم هذه المُستنسخات في الرايبوسومات على الشبكة الأندوبلازمية الخشنة لإنتاج السلاسل الببتيدية الثقيلة التي ترتبط مع السلاسل الخفيفة (والمشفرة بـ J، وV، وC) في الشبكة الأندوبلازمية الخشنة. تنتقل هذه البروتينات إلى سطح الخلية، ليتم عرض كلّ IgM (القسم الثابت μ) و IgD (القسم الثابت δ) على الخلية البائية البالغة الساذجة، وكلّ منهما له القسم المُتغيِّر نفسه، ولهذا فلهما التنوعية لمولِّد الضِّد نفسها.

الربط المتناوب لقطع RNA المُستنسَخة هذه يزيل أيّ قطع زائدة J بقيت مُرتبطة من ناحية 3 بالقطعة VDJ، وكذلك أيًّا من تراكيب μ ،δ، فينتج عن ذلك نُسخ تحمل شيفرات كاملة للمنطقة المتغيرة نفسها مع μ أو δ للمنطقة الثابتة، على التوالي. ينتج عن الترجمة سلسلة ببتيدية ثقيلة δ أو μ، يُمكن أن ترتبط مع السلسلة الببتيدية للسلسلة الخفيفة في الشبكة الأندوبلازمية الخشنة. لهذا، فإنَّ الخلية البائية البالغة الساذجة يكون لديها كلّ من IgM و IgD على سطحها، وكلّ منهما عنده النوعية نفسها للارتباط بمولِّد الضِّد (الشكل 51-14).

مستقبلات الخلايا التائية

عند هذه النقطة، يجب أن نعود قليلًا لمستقبلات الخلايا التائية، ونتفحص وجه الشَّبه بينها وبين البروتينات الكروية المناعية على الخلايا البائية. إنَّ شكل مُستقبلات الخلايا التائية – جوهريًّا – يُشبه قطعة Fab واحدة من الجزيء الكروي المناعي (الشكل 51-15).

إنَّ بروتين مُستقبلات الخلايا التائية هو بروتين ثنائي (مكون من سلسلتين)، حيث يتكوّن 95% من هذا البروتين من سلسلتي ألفا وبيتا. النِّصف الطرفي الأميني للسلسلتين مجال مُتغير يرتبط ببروتينات معقد التوافق النَّسيجي وسلسلة ببتيدية، والنِّصف القريب من الغشاء هو المجال الثابت لكلّ سلسلة ببتيدية. يتكون الموقع الجيني للمنطقة المُتغيرة من مستقبلات الخلايا التائية على DNA من قطع عدة – D، وV وJ، أو فقط V و J – ترتبط بالأنزيم نفسه، وبطريقة مشابهة لجينات قطع الجزيء الكروي المناعي. يُعطي هذا التَّشابه في الشكل وترتيب DNA تنوعًا مُشابهًا لمُستقبلات الخلايا التائية كما هو الحال بالنِّسبة إلى الجزيء الكروي المناعي.



الشكل 51-15

يشبه شكل مستقبلات الخلايا التائية القسم Fab للجزيء الكروي المناعي. تتألف مُستقبلات الخلايا التائية من سلسلتين، هما: ألفا وبيتا عادة، مرتبطتين بروابط كبريتية ثنائية (أحمر)، وكلّ منهما مكونة من مجالين للجزيء الكروي المناعي، كما هي الحال في جزء Fab من الجزيء الكروي المناعي. النهاية الطرفية الأمينية لكلّ مجال من كلّ سلسلة هو القسم المُتغير الذي يرتبط ببروتينات مُعقَّد التوافق النَّسيجي المُرتبط بالببتيد، والمجال القريب من الغشاء هو القسم الثابت. على عكس البروتينات الكروية المناعية، فإنَّ مُستقبلات الخلايا التائية لا يتمُّ إفرازها.

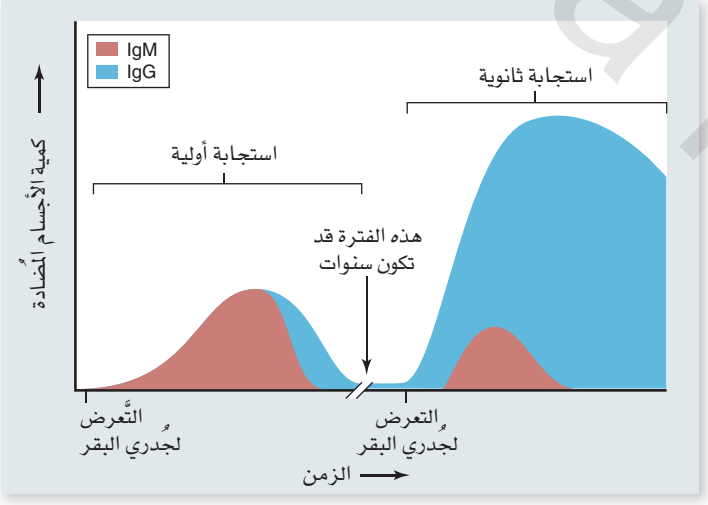
استقصاء

ماذا يُمكن أن تستنتج من الصفات العامة، وآلية تكوين البروتينات الكروية المناعية، ومُستقبلات الخلايا التائية فيما يتعلق بتطور الخلايا الليمفية البائية والتائية وهذه البروتينات؟

الاستجابة الثانوية لمولِّد ضد ما فعّالة أكثر من الاستجابة الأولية

عندما يدخل مولِّد ضد معين للجسم، فإنَّه يجب أن يُقابِل، بمحض المصادفة، خليةً ليمفية ساذجة لديها مستقبلات مُناسبة لكي تُستثار الاستجابة المناعية. عندما يُهاجم مولِّد الضِّد الجسم للمرة الأولى فإنَّ عددًا قليلًا من الخلايا البائية أو التائية ذات مُستقبلات قادرة على التَّعرف إلى مُحدِّدات مولِّد الضِّد يكون موجودًا، وإذا كانت هناك خلايا مُصابة أو غير طبيعية، فإن بتيدات غريبة ترتبط مع بروتينات معقد التوافق النَّسيجي الذاتية. لهذا، فإنَّه عند الالتقاء الأول تظهر عند الشخص أعراض المرض؛ لأن عددًا قليلًا من الخلايا تكون موجودة، وتستطيع أن تشن استجابة مناعية. ويحدث التَّوسع السلالي للخلايا البائية والتائية، ويتمُّ إفراز أجسام مضادة IgM (الشكل 51-16).

ولأنَّ هناك سلالة من خلايا ذاكرة عدة تطوَّرت عند الاستجابة المناعية الأولى، فإنَّه في المرة المقبلة عندما يدخل مولِّد الضِّد نفسه، الذي سبب المرض سابقًا، تقوم خلايا الذاكرة بسرعة بنشاط أسرع من الخلايا الساذجة، فتبدأ الاستجابة الثانية بسرعة أكبر، وتصل إلى مستوى مُرتفع بسرعة أكبر من المرة الأولى. ويحدث توسع سلالي مرة أُخرى، ويُصاحب ذلك إفراز كميات كبيرة من الأجسام المُضادة التي تكون في العادة IgG، مع احتمال أنَّ يتم إفراز الجسم المُضاد IgA و IgE (الشكل 51-16). إنَّ مجموعة الجزيئات الكروية المناعية التي يتمُّ إفرازها يُحدِّده نوع المحرك الخلوي الذي تُفرزه خلايا الذاكرة التائية المساعدة، التي ترتبط بالخلايا البائية خلال الاستجابة المناعية الثانوية.



الشكل 51-16

تطور المناعة النَّشطة. إنَّ التَّلقيح لمرض الجُدري عند مرضى جِنَر حدث بسبب تلقيحهم بجُدري البقر الذي حثّ تطور أنسال من الخلايا الليمفية، بما فيها خلايا ذاكرة ذات مُستقبلات لا ترتبط مع فيروس جُدري البقر فقط، بل مع مولِّدات ضد الجُدري أيضًا. إنَّ التَّعرض الثاني يحثّ خلايا الذاكرة لتُفرز كميات كبيرة من الأجسام المُضادة ذات النوعية نفسها وبسرعة أكبر من الاستجابة الأولية. إنّ أول أجسام مُضادة يتمُّ إفرازها في الاستجابة المناعية الأولية هي IgM (الأحمر) على الرغم من أن IgG (الأزرق) يتمُّ إفرازه عند اقتراب نهاية الاستجابة المناعية الأولية. معظم الأجسام المضادة التي تُفرز خلال الاستجابة الثانوية هي IgG، مع أنَّه يُمكن إفراز IgE إذا تمَّ تنشيط الخلايا البائية في الأنسجة الليمفية الثانوية المُصابة للمخاطية، وفي بعض الحالات، يتم إفراز IgE كالحساسيّة.

Openanon.com

من المُفيد للشخص أن يُنتج بروتينات كروية مناعية من مجموعات مُختلفة خلال الاستجابة المناعية؛ لأن لكلّ مجموعة وظيفة مُختلفة. عند التَّعرض الثَّاني لمولِّد الضِّد نفسه، وبينما يتمُّ تنشيط خلايا الذاكرة لتُفرز أنواعًا مناظرة غير IgM، فإنَّ خلايا بائية ساذجة أُخرى تتعرف إلى مولِّد الضِّد، وتُفرز IgM.

قد تبقى خلايا الذاكرة عقودًا عدة، وهذا يُفسر نُدرة عدوى الناس بالجُدَري مرة ثانية بعد أن يُصابوا به للمرة الأولى، أو بعد أن يتمَّ تحصينهم ضد هذا المرض. فيستحث اللقاح الاستجابة المناعية الأولية، فإن دخل مُسبِّب المرض الحقيقي لاحقًا، فستحدث استجابة مناعية ثانوية سريعة وقوية توقف العدوى قبل ظهور أعراض المرض. تمتلك الفيروسات التي تُسبِّب أمراض الطفولة مولِّدات ضد سطحية لا تتغير كثيرًا مع مرور الزمن لهذا يبقى الجسم المُضاد ذاته فعّالًا عقودًا عدة.

الأجسام المُضادة التي تُفرزها الخلايا البائية لها أقسام مُتغيرة تتعرَّف من خلالها إلى مولِّد الضِّد، وترتبط به. الأقسام المُتغيرة لها شيفرة وراثية من قطع عدَّة مُتباعدة من DNA، يتم تجميعها لاحقًا لتوفير تنوع كبير للتَّعرف إلى مولِّدات الضِّد المُختلفة. تتألف الأجسام المُضادة من خمس مجموعات، لكلّ نوع منطقة ثابتة تُحدِّد وظيفته. إنّ ارتباط الجسم المُضاد مع مولِّد ضد ما يُمكن أن يؤدي إلى التخلص من الأخير بطرق عدة مُختلفة. التَّطعيم الاصطناعي يُقدم مولِّد ضد ما للجسم ليحثّ استجابة مناعية أولية؛ وعندما يدخل مُسبِّب المرض الذي يحمل مولِّد الضِّد نفسه إلى الجسم، فإنَّ الاستجابة المناعية الثانوية تتخلص منه بسرعة.

6-51 المناعة الذَّاتية وفرط الحساسية

في بعض الأحيان، يُسبِّب جهاز المناعة المرض بدلًا من أن يشفي منه. فقد تحدث الاستجابات المناعية غير المناسبة لمولِّدات ضِّد ذاتية، وكذلك الاستجابة غير المُناسبة أو الاستجابة المبالغ فيها لمولِّد ضِّد غريب التي بدورها قد تُسبِّب الضرر للأنسجة.

في الوضع الطبيعي، لا يستجيب الجهاز المناعي للحيوان البالغ لأنسجة الحيوان ذاته. هذا القبول لخلايا الجسم ذاته يُعرف **بالتَّحمل المناعي Immunological tolerance**. إنَّ الجهاز المناعي للجنين يقوم بعملية التَّحمل ليفقدَه القدرة على الاستجابة لجزيئات الجسم ذاته، في حين يتقدم تطوره.

إننا نعرف أن الخلايا التائية والبائية النَّشطة ضد الجسم ذاته جميعها لا يحدث لها عملية موت مبرمج خلال عملية الاختيار داخل الأعضاء الليمفية الأولية. ومن المعلوم أن الأشخاص الطبيعيين لديهم خلايا ليمفية بالغة، قابلة لأن تنشَّط ضد الذَّات. لكن نشاط هذه الخلايا مُسَيْطَرٌ عليه، أو مَكبوح، بحيث إنَّها لا تستجيب لمولِّدات ضد الجسم التي تُقابلها. عندما يحدث خلل لهذه السيطرة أو التثبيط، فإنَّ الاستجابة السائلة أو الخلوية يُمكن أن تشنّ هجومًا ضد مولِّدات ضد الجسم نفسه، مُسببةً أمراضًا قد تكون قاتلة في بعض الأحيان.

إضافة إلى ذلك، فإنَّ الاستجابة المناعية لمولِّد ضد غريب قد تكون أكبر مما ينبغي للتَّخلص من مولِّد الضِّد، أو أنَّ الاستجابة قد تبدو غير مناسبة لمولِّد الضِّد. لهذا، فبدلًا من التَّخلص من مولِّد الضِّد باستجابة التهابية محلية، قد يحدث ضرر شامل للأنسجة، وفي بعض الأحيان قد تؤدي إلى الوفاة.

تنتج الأمراض المناعية الذاتية من هجوم مناعي على أنسجة الجسم نفسه

تنتج الأمراض المناعية الذاتية بسبب فشل التَّحمل المناعي. تصبح الخلايا التائية المتفاعلة ذاتيًّا نشطة، وتُنتج الخلايا البائية المتفاعلة ذاتيًّا الأجسام المُضادة، مُسببة التهابًا وضررًا للأنسجة. هناك أكثر من 40 مرضًا مناعيًّا يشك في أنها أمراض مناعية ذاتية، وهي تصيب 5 – 7% من الناس. ولأسباب مجهولة، فإنَّ ثلثي المصابين بهذه الأمراض من النِّساء.

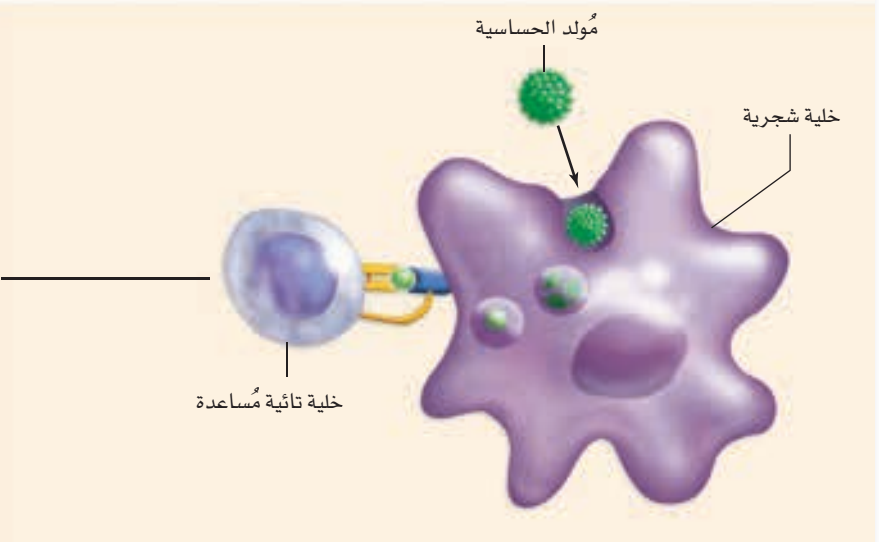
قد تحدث الأمراض المناعية الذاتية بآليات عدة. مثلًا، مولِّدات الضِّد الذاتية قد تكون مخفية بشكل طبيعي عن جهاز المناعة؛ فإن تعرضت لاحقًا لجهاز المناعة، فإنَّه يتعرف إليها، ويُعاملها معاملة الغريب. يحدث هذا، مثلًا، عند وجود بروتين غريب مُحاصر بين حويصلات الغدة الدَّرقية، ويتعرض لجهاز المناعة، فيحثّ المناعة الذاتية التي تؤدي إلى تحطيم الغدة الدَّرقية (مرض هاشيموتو). وقد يحدث مثل ذلك في مرض التهاب العين الودّيّ بسبب مولِّدات الضِّد التي تُطلقها العين.

ولأن الهجوم المناعي يستثير الالتهاب، الذي يُسبِّب بدوره تلف الأنسجة، فإنَّ جهاز المناعة يجب أن يُثبّط للتَّخفيف من أعرض الأمراض المناعية الذاتية. ويتمُّ التَّثبيط المناعي بشكل عام بأدوية الستيرويدات القشرية، ومضادات الالتهاب غير الستيرويدية، بما فيها الأسبرين.

الحساسية يسببها إفراز الجسم المُضاد IgE استجابة لمولِّدات الضِّد

الشكل الأكثر شيوعًا للحساسية يُدعى فرط الحساسية الآنية. وسببه فرط إفراز كميات كبيرة من الجسم المُضاد IgE استجابة لمولِّدات ضد، تُدعى مُحفزات الحساسية في هذا المجال. تشمل مُحفزات الحساسية التي تُثير الحساسية المُفرطة الآنية، بعض أنواع الطعام، وسموم الحشرات، والفطريات، وزغب الحيوانات، وحبوب اللقاح. أكثر أنواع الحساسية شيوعًا هو حمّى القشّ الموسميّة، التي تستحثها حبوب لقاح عشبة الخرفة (*Ambrosia spp.*)، أو غيرها من حبوب اللقاح. اكتسبت الحساسية صفة "الآنية" لأن الاستجابة للمُحفز تحدث خلال ثوانٍ أو دقائق.

التَّعرض أول مرة



في المرة الأولى أو حتى في المرات الأولى التي يتعرض فيها الشخص لمُحفزات الحساسية، يرتبط المُحفز بالخلايا البائية ويُنشطها، فتبدأ بإفراز بروتينات كروية مناعية خاصة بمُحفز الحساسية. تُفرز الخلايا التائية المُساعدة المُنشَّطة محركات خلوية مثل الإنترلوكين - 4، الذي يرتبط بالخلايا البائية، فيملي بأن يكون نوع الأجسام المُضادة التي تفرزها هو IgE. إذ تتحول الخلايا البائية سريعًا من إفراز الجسم المُضاد IgG الأكثر شيوعًا إلى إفراز الجسم المُضاد IgE.

بخلاف IgG، فإنَّ الجسم المُضاد IgE يرتبط بسرعة بالخلايا، الصارية والقاعدية. عندما يتعرض الشخص لمحفِّز الحساسية نفسه مرة أخرى، فإنَّ المُحفز يرتبط بشكل خاص بالمناطق المكشوفة من الجسم المُضاد IgE المُلتصق بالخلايا الصارية والخلايا القاعدية، فيُحفِّز هذا الارتباط هذه الخلايا لتُفرز الهستامين، والبروستاجلاندين، ووسائط كيميائية أخرى، تُسبِّب أعراض الحساسية (الشكل 51-17).

في **فرط الحساسية الجهازية Systemic anaphylaxis**، يكون تفاعل الحساسية حادًّا وخطرًا جدًا على الحياة بسبب الاستجابة الالتهابية السريعة، وإفراز الوسائط الكيميائية. يشعر الشخص بهبوط حاد في ضغط الدَّم، وقد يُسبِّب انتفاخ لسان المزمار إغلاق القصبة الهوائية، ويُمكن أن يمنع تضيق فروع القصبة الهوائية خروج الهواء من الرئتين. يُسمى مجموع هذه التأثيرات **صدمة فرط الحساسية Anaphylactic shock**. وقد تؤدي إلى الوفاة خلال 20-30 دقيقة إذا لم يتم التَّدخل الطبي بسرعة.

لحسن الحظ، فإنَّ مُعظم الأشخاص المصابين بالحساسية يحدث لهم **فرط حساسية محلي Local anaphylaxis** فقط، مثل الحكّة المصاحبة للشرية، أو تضيُّق مجاري التنفس في الربو الخفيف. إن الإسهال الناتج عن استجابة لمسببات الحساسية في الطعام هو شكل آخر من فرط الحساسية المحلي.

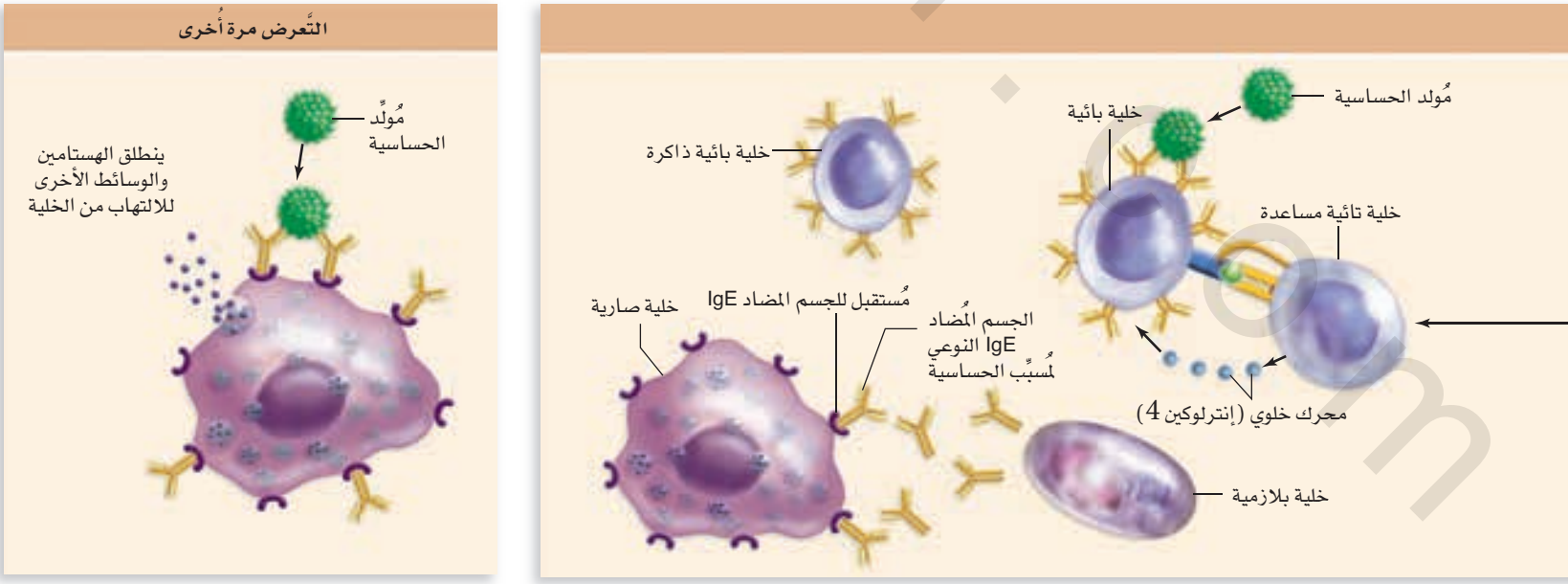
عادة، تُعالج الحساسية بإعطاء مضادات الهستامين التي تمنع الهستامين المُفرز من الخلايا الصارية الارتباط بمستقبلاتها. وحديثًا جدًا، تمَّ تطوير عقاقير تُعيق عملية تنشيط الخلايا الصارية والخلايا القاعدية، وبهذا تمنع إفراز وسائطها الكيميائية. مُعالجة التَّحسس هو بديل آخر؛ وهو يتكون من حقن أو جرعات، على أشهر عدة، من تراكيز مُتزايدة من مُحفز الحساسية الذي يُسبِّب الحساسية. في بعض الأشخاص، وخاصة أولئك الذين يُعانون حساسية التهاب الأنف (سيلان الأنف والعيون) أو الربو، فإنَّ هذه المعالجة يبدو أنها تُسبِّب تفضيلًا لإفراز IgG بدلًا من IgE، وتبدأ أعراض الحساسية في الاختفاء مع الوقت.

فرط الحساسية المُتأخرة تقوم به خلايا تائية مساعدة وخلايا مبتلِعة كبيرة

يُسبب فرط الحساسية المُتأخرة الذي تحدثه الخلايا التائية المُساعدة والمبتلِعة الكبيرة الأعراض خلال 48 ساعة بعد التَّعرض الثاني لمولِّد الضِّد. (التَّعرض الأول يُسبِّب استجابة بطيئة، كما تحدثنا سابقًا، وتكون دون ظهور أعراض). هناك نوع من فرط الحساسية المُتأخرة، وهو التهاب الجلد باللمس، تُسبِّبه مواد عدَّة، مثل سموم اللبلاب، ومادة النيكل في الجواهر، وبعض مساحيق التَّجميل. بعد لمس نبتة اللبلاب، ترتبط الزيوت التي تدخل إلى الجلد مع بروتينات الجلد، وتُسبِّب ظهور البروتين ليبدو غريبًا. تتطلَّب استجابة الحساسية المُفرطة المُتأخرة دخول مولِّد الضِّد إلى الجسم، ووصوله إلى الأعضاء الليمفية الثانوية، وبشكل عام إلى العقد

الشكل 51-17

استجابة الحساسية. عند التَّعرض الأول لمادة مُهيجة للتَّحسس، تُنشّط الخلايا البائية لتفرز الأجسام المُضادة من نوع IgE. تُوجد هذه الأجسام المُضادة بنسب ضئيلة جدًا في البلازما، لكنها ترتبط بسرعة بمستقبلات F_C للخلايا الصارية والقاعدية. عند التَّعرض الثاني للمادة المُهيجة للتَّحسس نفسها، ترتبط المادة بروابط عرضية مع المناطق المُتغيرة لاثنين من IgE متجاورين لهما النوعية نفسها للمُحدِّد على الخلايا الصارية أو الخلايا القاعدية. هذا يحثّ الخلايا لإطلاق مادة الهستامين، ووسائط التهابية أُخرى تُسبِّب أعراض الحساسية.



الليمفية، حيث يتم تنشيط الخلايا التائية المُساعدة. تبدأ الخلايا التائية النَّشطة بالدَّوران في الجسم، وعندما تُقابل خلايا مبتلعة هضمت مولِّد الضِّد، تبدأ بإفراز المحركات الخلوية التي تنشط الخلايا المبتلِعة. يحثّ هذا الخلايا المبتلِعة الكبيرة لإفراز محركات خلويــة أُخرى، وفي حالة اللبلاب السام، تظهر الحكة على الجلد. إن الوقت اللازم لتنشيط الخلايا التائية المساعدة، ومن ثم تنشيط الخلايا المبتلِعة الكبيرة هو سبب "التأخير" في الاستجابة ضد مولّدات الضِّد.

المناعة الذَّاتية، والحساسية (الحساسية المُفرطة الآنية)، والحساسية المفرطة المُتأخرة كلها أمثلة على استجابات مناعية غير مناسبة ومبالغ فيها. تنتُج الأمراض المناعية عند فقدان التَّحمل المناعي. يُصاحب الحساسية استجابة سريعة من الخلايا الصارية عند ارتباط مُحفزات الحساسية مع IgE على غشائها. الحساسية المُفرطة المُتأخرة لمُسببات المرض أو المُثيرات مثل اللبلاب السام تقودها خلايا تائية مساعدة والخلايا المبتلعة الكبيرة.

7-51 الأجسام المُضادة في تشخيص الأمراض ومعالجتها

يُوفر الجهاز المناعي في الفقريات مجالات عدَّة من التأثيرات على المُعالجة الطبية للأمراض. من الأمثلة على ذلك، سنناقش زمر الدَّم وتأثيرها في عمليات نقل الدَّم، واستخدام الأجسام المُضادة وحيدة السلالة للتشخيص والمعالجة.

تدلّ زمر الدَّم على مولّدات الضِّد الموجودة على سطوح خلايا الدَّم الحمراء للشخص

إنَّ زمرة دم شخص ما تُحددها بعض مولّدات الضِّد الموجودة على سطوح خلايا الدَّم الحمراء. مولّدات الضِّد هذه ذات أهمية طبية؛ لأنها يجب أن تتطابق بين دم المُتبرِّع ودم المُتلقّي خلال عمليات نقل الدَّم.

زمر الدَّم *ABO*

تعلمت في الفصل الـ 12 عن الأساس الوراثي لزمر الدَّم *ABO* عند الإنسان. للمراجعة، هناك أليلات ثلاثة محتملة في موقع جيني واحد، هي: I^A، أو I^B أو i. الأنزيم الذي ينتج من نسخ هذه الأليلات وترجمتها يُضيف أو لا يضيف جزيء سكر لبروتين موجود على غشاء خلايا الدَّم الحمراء. الأليل I^A يُضيف جلاكتوزأمين، والأليل I^B يُضيف جلاكتوز، أما الأليل i فلا يُضيف أيّ سكر. يُوجد عند كلّ شخص زوج من الأليلات، لهذا يمكن للشخص الذي دمه A أن يحمل ($I^A I^A$ أو $I^A i$)، أما الشخص الذي دمه B فيحمل ($I^B I^B$ أو $I^B i$)، والذي دمه AB يحمل ($I^A I^B$)، والذي دمه O يحمل (ii).

يعمل مُعقَّد البروتين والسكر الموجود على سطح خلايا الدَّم الحمراء بوصفه مولِّد ضد، وتختلف مولّدات الضِّد هذه باختلاف السكر الموجود (أو غير الموجود، كما في زمرة الدَّم O). يتحمل الجهاز المناعي للشخص خلايا الدَّم الحمراء الخاصة به وما عليها من مولِّدات ضد، ولكنه يصنع أجسامًا مضادة لمولِّدات الضِّد المُختلفة، ما يُسبِّب تخثر أو تحلل خلايا الدَّم الحمراء الغريبة. ويبدو أنَّ الجسم المُضاد IgM يتم صنعه استجابة لسكر موجود على بكتيريا مُتعايشة في الأمعاء، ويلاحظ اختلاف السكر الأحادي على خلايا الدَّم الحمراء. فلا يتم صنع أجسام مضادة للسكر الموجود على خلايا الدَّم الحمراء للشَّخص ذاته.

العامل الرايزيسي *Rh factor*

هناك مولِّد ضدّ آخر مُهم موجود على خلايا الدَّم الحمراء، وهو مولِّد ضد Rh أو العامل الرايزيسي. وكما شرحنا في (الفصل الـ 12)، فإنَّ هذا البروتين يكون موجودًا (موجب العامل الرايزيسي) أو غير موجود (سالب العامل الرايزيسي) على سطوح خلايا الدم الحمراء. والشخص الذي يكون سالب العامل الرايزيسي، وينقل له دم موجب العامل الرايزيسي يُنتج أجسامًا مضادة ضد العامل الرايزيسي الغريب على خلايا الدَّم الحمراء المُقدمة له.

تحدث مضاعفات أخرى عندما تحمل أم دمها سالب العامل الرايزيسي بجنين دمه موجب العامل الرايزيسي، إذ يؤدي ذلك إلى ما يُعرف بتحلُّل الدَّم عند حديثي الولادة (الفصل الـ 12). المولود الأول لا يتأثر، ولكن بعد ولادته، واختلاط دمه مع دم الأم، يتعرض جهاز المناعة عند الأم للعامل الرَّايزيسي الموجب، ويتكون لديها أجسام مضادة، وخلايا ذاكرة من الخلايا البائية ضد العامل الرايزيسي الموجب. إذا حدث تعرض لدم الجنين، عند حدوث الحمل الثاني، فإنَّ الأجسام المُضادة IgG، التي تُفرزها خلايا الذاكرة عند تنشيطها، يُمكن أن تعبر المشيمة، وتُسبِّب تحطُّم خلايا الدَّم الحمراء للجنين.

يُحدد نوع زمرة الدَّم بالتَّخثر

يتمُّ فحص زمرة الدَّم باستغلال الأجسام المُضادة IgM الجارية في الدَّم، التي يُفرزها الجسم ضد نوع الدَّم الغريب، وليس ضد زمرة الدَّم للشخص نفسه. إذا خُلط دم من زمرة A مع مصل من شخص دمه B أو O، فإنَّ الأجسام المُضادة ضد مولِّد الضِّد A في الدَّم تُسبِّب تخثر خلايا الدَّم A. وهذا لا يحدث لو خلطنا دم A مع مصل من دم A أو مصل من دم AB.

في المقابل، إذا أضفنا مصلًا من شخص دمه سالب للعامل الرايزيسي إلى خلايا دم حمراء، فإنَّ تخثرها يعني أنَّ هذه الخلايا موجبة للعامل الرايزيسي. وبذلك يكون هذا الدَّم غير مناسب لنقله للمريض الذي دمه سالب للعامل الرايزيسي.

قبل عملية نقل الدَّم، تمنع معرفة زمرة الدَّم تحطُّم خلايا دم المريض إذا كانت غير مطابقة للدَّم المنقول، كما سيوضَّح لاحقًا. تمَّ التَّعرف إلى أكثر من 20 نوعًا من زمر الدَّم، إضافة إلى زمر الدم ABO والعامل الرايزيسي؛ ولكن مُعظمها نادر الوجود، هناك أشخاص معرضون "لعدم تطابق" زمر الدَّم الأخرى مع دمهم؛ لهذا يحتاجون إلى تخزين بعض دمهم الخاص قبل إجراء العملية- وهذا يُسمّى بنقل الدم الذَّاتي *Autologous blood donation*.

تنتج تفاعلات نقل الدَّم من نقل دم غير مُطابق

قبل اكتشاف طرق معرفة زمرة الدَّم في بداية القرن العشرين، كان نقل الدَّم هو الملجأ الأخير بسبب خطر الموت الذي يحدث نتيجة لتفاعلات نقل الدَّم. يحدث تفاعل نقل الدَّم الآني عندما يتلقى شخص دمًا ذا زمرة غير مطابقة. بشكل نموذجي، وخلال 6 – 8 ساعات منذ بدء عملية النَّقل، يلاحظ تحلُّل هائل لخلايا الدَّم المنقول. إن سبب هذا التَّحلل هو ارتباط الجسم المُضاد IgM مع مولِّد الضِّد الغريب على خلايا الدَّم المنقولة وتفعيل النظام المتمم. وينتُج عن ذلك تشكُّل معقد الهجوم الغشائي على خلايا الدَّم الحمراء، ويحدث خلل أُسموزي يؤدي إلى تحلُّل خلايا الدَّم الحمراء.

الهيموجلوبين الذي يتحرر من الخلايا يتحول إلى جزيء يُسمّى البيليروبين *Bilirubin*، وهو سام للخلايا، ويُسبِّب أضرارًا بالغة للأعضاء، وبشكل خاص الكليتين. والعلاج الرئيس في هذه الحالة هو إيقاف عملية نقل الدم مُباشرة، وإعطاء كميات كبيرة من السوائل داخل الأوردة "لغسل" البيليروبين من الجسم.

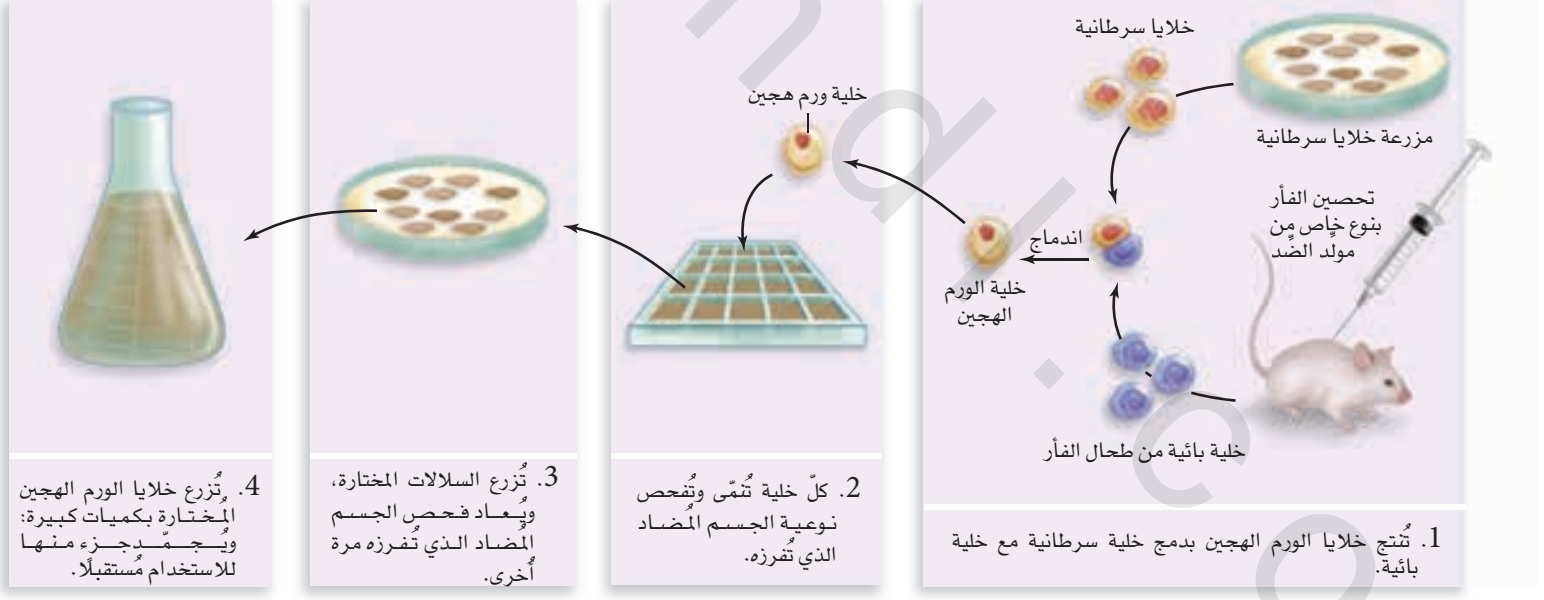
الأجسام المُضادة أحادية السلالة أداة ذات قيمة في التشخيص والعلاج

يمكن الحصول على الأجسام المضادة لمولد ضد معروف عن طريق العزل الكيميائي لمولد الضد، ومن ثم حقنه في حيوان مخبري (فقري). يسمح الحصول على الدم على فترات بعد الحقن مرات عدة بعزل الأجسام المضادة لمولد الضد هذا، الموجودة في مصل الدم. وحيث إن مولد الضد يمتلك أكثر من مُحدِّد مختلف، فإن الأجسام المضادة التي نحصل عليها بهذه الطريقة تُسمى أجسامًا مضادة متعددة السلالة *Polyclonal* حيث إنها تفرز من عدد من مستعمرات الخلايا اللمفية البائية التي تختص كلّ واحدة منها بمُحدِّد معين. إن طبيعة تعدد السلالة تقلل من حساسية هذه الأجسام المُضادة إلى المُحدِّدات، وهذا بدوره يؤدي الى التفاعل العرضي مع المُحدِّدات المتشابهة الموجودة على مولدات الضدّ المختلفة.

الأجسام المُضادة وحيدة السلالة Monoclonal antibodies، على خلاف ذلك، تكون متخصصة في محدد واحد فقط. لتحضير الأجسام المُضادة وحيدة السلالة يُحقن الحيوان – الفأر عادة – مرات عدة بمولد الضد، وبعد فترة من الزمن يُقتل. تُجمع الخلايا اللمفية البائية الخاصة بالمحدد من الطحال بعد ذلك. هذه الخلايا ستموت بعد وقت قليل، إلاّ أن استخدام طريقة وصفت للمرة الأولى عام 1975 حيث يتم من خلالها دمج الخلايا اللمفية مع خلايا سرطانية نخاعية متعددة. بهذه الطريقة نحافظ على هذه الخلايا. تمتلك الخلايا السرطانية النخاعية المتعددة خصائص الخلايا البلازمية جميعها، إلاّ أنها غير قادرة على إفراز الأجسام المضادة، لكن لديها القدرة على الانقسام للأبد. يُسمى ناتج اندماج الخلايا اللمفية البائية مع الخلايا السرطانية النخاعية المتعددة **الهجين النُّسيلي Clonal hybrid** أو **الورم الهجين Hybridoma**. هذه الخلايا قادرة على الانقسام للأبد، وإفراز الأجسام المضادة المتماثلة وحيدة السلالة بكميات كبيرة (الشكل 51-18).

الأجسام المُضادة وحيدة السلالة والفحوص التشخيصية

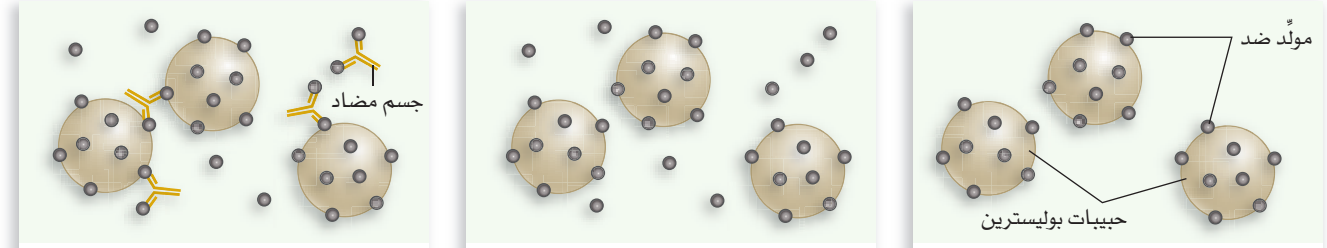
سمح توافر كميات كبيرة من الأجسام المُضادة وحيدة السلالة النقية بتطوير اختبارات مخبرية طبية دقيقة. تستخدم بعضُ فحوصات الحمل، مثلًا، الأجسامَ المُضادة وحيدة السلالة المُنتجة ضد هرمون HCG (الذي يُفرز في بداية الحمل). ويستخدم الفحص حبيبات بلاستيكية صغيرة جدًا مُغطاة بالهرمون HCG. يتمُّ تعريض هذه الحبيبات إلى أجسام مضادة لـHCG وعينة من بول المرأة المراد فحصها. إذا كان الهرمون HCG موجودًا في البول، فإنه سيمنع الأجسام المُضادة من الارتباط بالحبيبات المغطاة بالهرمون، وسيمنع تخثرها، ما يعني وجود الحمل اعتمادًا على وجود الهرمون HCG في البول (الشكل 51-19).



الشكل 51-18

إنتاج الأجسام المُضادة وحيدة السلالة. لهذه الأجسام المُضادة نوعية واحدة تُنتجها خلايا "الورم الهجين". تنتُج هذه الخلايا من اندماج خلية بائية مُتخصِّصة لنوع مُحدَّد من مُحدِّدات مولِّد الضِّد مع خلية سرطانية ما يعطي خلية بائية سرطانية، لا تفرز الأجسام المُضادة، لكنها تُعطي الخلود لناتج الاندماج. بعد إنتاج الخلية المُهجنة تُختبر الأجسام المُضادة الناتجة عن كلّ خلية مُهجنة لرؤية ما إذا كانت تُنتج أجسامًا مضادة نوعية ضد مولد ضد المرغوب فيه. كلّ خلية ورم هجين مُختارة تُنمى، وتُزرع بكميات كبيرة لإنتاج الأجسام المُضادة، ويُمكن تجميدها للاستخدام فيما بعد.

openkandi.com



1. حبيبات البوليسترين مُغطاة بمولِّد ضد مُحدَّد.

2. تُضاف العينة المُراد اختبار وجود مولِّد الضِّد نفسه بها.

3. يُضاف جسم مضاد لمولِّد الضِّد المُضاف. يُؤثر تركيز مولِّد الضِّد في العينة في درجة تخثر الحبيبات.

الشكل 51–19

استخدام الأجسام المُضادة وحيدة السلالة للكشف عن مولِّد الضِّد. هناك فحوص طبية عدة، مثل فحص الحمل، تستخدم الأجسام المُضادة وحيدة السلالة. يُربط مولِّد ضد مُحدَّد بكريات دقيقة من البوليسترين، ويتمُّ مزجها مع العينة المُراد فحصها، ويُضاف كذلك جسم مضاد وحيد السلالة خاص بمولِّد الضِّد المُستخدم. إن لم يكن هناك مولِّدات ضد في العينة، فإنَّ الأجسام المُضادة سوف تُخثِّر الكريات الدقيقة. إذا كان هناك مولِّدات ضد في العينة، فإنها سوف ترتبط بالأجسام المُضادة، ولن يتم تخثُّرُ الكريات الدقيقة، وهذا يدل على وجود الحمل.

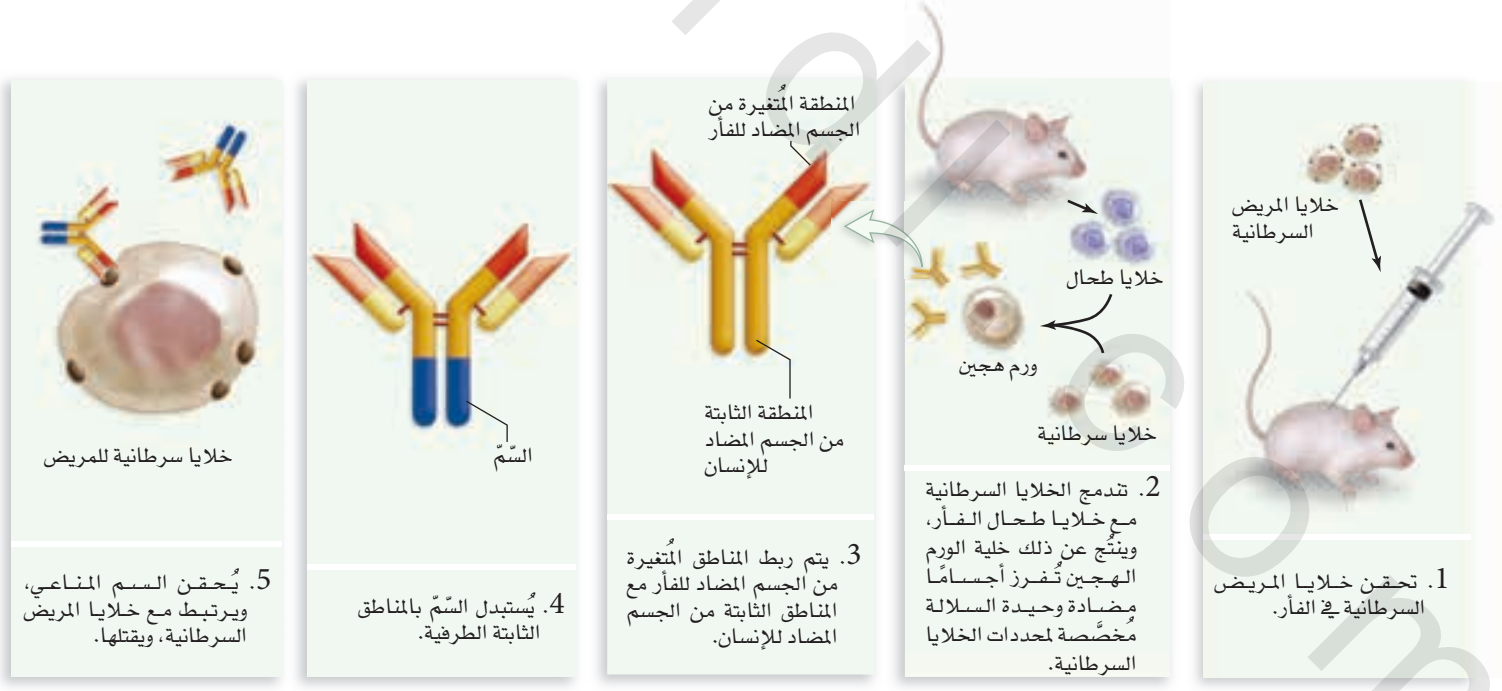
استقصاء

كيف يُمكن معرفة ما إذا كانت عينة البول تحوي كميات كبيرة من الهرمون HCG من خلال اختبار التَّخثُّر؟

مُتلازمة نقص المناعة المكتسبة (الإيدز). يتميز هذا المرض جزئيًّا بتحطُّم الخلايا التائية المُساعدة. يمكِن مُراقبة تطوّره بفحص فعالية خلايا الدَّم البيضاء للمريض عن طريق الأجسام المُضادة وحيدة السلالة ضد CD4، وهو مُؤشر موجود على سطوح الخلايا التائية المساعدة، وبذلك يُمكن الاستدلال على نقص أعداد هذه الخلايا.

الأجسام المُضادة وحيدة السلالة ومعالجة السرطان

يُوظف العلماء تقنيات عدَّة لقتل الخلايا السرطانية عند الأشخاص الذين تطور لديهم السرطان. من هذه التَّقنيات، إنتاج أجسام مضادة وحيدة السلالة خاصة للخلايا السرطانية المعزولة من المريض، وربط هذه الأجسام المُضادة بسُمٍّ، ثُمَّ حقن هذا **السم المناعي Immunotoxin** بالمريض. إنَّ الأقسام المُتغيرة



1. تحقن خلايا المريض السرطانية في الفأر.

2. تندمج الخلايا السرطانية مع خلايا طحال الفأر، وينتُج عن ذلك خلية الورم الهجين تُفرز أجسامًا مضادة وحيدة السلالة مُخصَّصة لمحددات الخلايا السرطانية.

3. يتم ربط المناطق المُتغيرة من الجسم المضاد للفأر مع المناطق الثابتة من الجسم المضاد للإنسان.

4. يُستبدل السّمّ بالمناطق الثابتة الطرفية.

5. يُحقن السم المناعي، ويرتبط مع خلايا المريض السرطانية، ويقتلها.

الشكل 51–20

إنتاج السموم المناعية. تُصنّع الأجسام المُضادة السامة لسرطان مُحدَّد عن طريق ربط القسم المُتغير من الجسم الكروي المناعي للفأر بجزء من القسم الثابت للجزء الكروي المناعي للإنسان، ومع سمّ مثبط لإنتاج البروتين. إن عدم وجود منطقة F_c كاملة يمنع الجسم المُضاد السام من الارتباط مع الخلايا غير المُستهدفة التي تمتلك مستقبلات F_c.

من الأجسام المُضادة توجه ارتباطها بالخلايا السرطانية فقط، ما يدخل السم المرتبط إلى الخلية السرطانية عن طريق الابتلاع المعتمد على المستقبل. فيقتل السمُّ الخليةَ السرطانية.

يتمُّ الحصول على الأجسام المُضادة ضد خلايا الإنسان السرطانية من نوع آخر، مثل الفأر، لكنها تستحث الاستجابة المناعية عند الشخص الذي صُمِّمت لمساعدته. من خلال تقنيات البيولوجيا الجزيئية، يُمكن تصميم السموم المناعية، بحيث يكون للجزيء الكروي المناعي للفأر أقسام متغيرة تتعرَّف إلى الخلايا السرطانية، وترتبط مع المناطق الثابتة للأجسام المُضادة في الإنسان. السّمُّ بدوره، يتم ربطه بالقسم الثابت من الجسم المُضاد في الإنسان (الشكل 51-20). ومن المُستبعد أن تحثّ هذه الأجسام المُضادة استجابة مناعية. إنَّ التَّجارب الطبية على مرضى سرطان مثل اللوكيميا والليمفوما أظهرت نتائج مُشجعة، وهناك تجارب يتمُّ تصميمها لتحسين فعالية هذه السموم المناعية وأمانها.

إنَّ وجود أجسام مضادة في مصل الدَّم مُختلفة عن زمرة الدَّم للشخص نفسه جعلت من عمليات نقل الدَّم مخاطرة، وأحيانًا قاتلة في الماضي. أدى تصنيف زمر الدَّم لتوفير الأمان خلال عمليات نقل الدَّم، وسمح بالمعالجة الفورية للأطفال ذوي العامل الرايزيسي الموجب المولودين لأمهات ذوات عامل رايزيسي سالب. تطوُّر تقنيات الورم الخلطي سمح بإنتاج كميات كبيرة من الأجسام المُضادة وحيدة السلالة لتُستخدم في تشخيص الأمراض، ومعالجة الأورام.

8-51 مُسببات المرض التي تتهرَّب من جهاز المناعة

حتى يُثبِّت مُسبِّب المرض نفسه في جسم العائل، فإنَّه يُسبِّب عدوى فعَّالة، بحيث يستطيع أن يتكاثر، ويجب على هذا المُسبِّب أن يتهرب أو يراوغ كلًّا من المناعة اللانوعية والنوعية لجهاز المناعة. هناك مُسببات مرض عدة يُمكنها أن تتلاعب بشكل مولّدات الضِّد على سطحها، بحيث لا يتم التَّعرف إليها. في هذه الحالة، فإنَّ الاستجابة المناعية تنتخب مسببات المرض المُتحولة، التي بقيت حية، واستمرت في التَّسبُّب في العدوى. هناك مُسببات مرض أخرى تستنبط، ببساطة، طرقًا للتَّهرب من التَّحطيم الخلوي. والعدوى بمُسبِّبات أخرى يُمكن أن تُسبِّب موت خلايا جهاز المناعة.

تُغيِّر كثير من مُسببات المرض مولّدات الضِّد السطحية لتفادي كشفها من قبل جهاز المناعة

قد يكون فيروس الإنفلونزا من أكبر الأمثلة عالميًّا على مخلوق أو فيروس يُغيِّر مولِّدات الضد السَّطحية الخاصة به؛ ولهذا يتفادى التَّعرف إليه من قبل جهاز المناعة، أو القضاء عليه. وبسبب قابلية هذا الفيروس للتَّغير، يُنصَح بالتَّحصين ضد الإنفلونزا سنويًّا.

البروتينان الموجودان على سطح غلاف فيروس الإنفلونزا، وكذلك على سطوح الخلايا المُصابة بهذا الفيروس هما هيماجلوتينين (HA) ونيورأمينيديز (NA). ولأنَّ هذا الفيروس يمتلك جزيء RNA بوصفه مادة وراثية، فإنَّه يتضاعف عن طريق أنزيمات RNA فيروسية تفتقر للقدرة على إعادة التَّدقيق والتَّصحيح. نتيجة لذلك، فإنَّ الطفرات تتراكم مع مرور الوقت، بما فيها الطفرات النُّقطية لجيني HA و NA. ويُسمّى هذا **انجراف مولِّد الضِّد Antigen drift**.

والأكثر درامية والأندر حدوثًا، هو أن تخضع بروتينات NA و HA **لتغير (تحول) مولِّد الضِّد Antigen shift**، وهو الظهور المُفاجئ لأنواع فرعية من فيروس الإنفلونزا يظهر فيها بروتين HA أو NA (أو كلاهما) بشكل مُختلف تمامًا. مثل هذا التَّغير يجعل الناس أكثر عرضة للعدوى. يعمل التَّحصين بمطاعيم جديدة يتمُّ تصنيعها كلّ سنة باستخدام سلالات حديثة من الفيروس، على تكوين مناعة لدى البشر قبل العدوى بهذه السلالات الجديدة من هذا الفيروس.

إن تحول مولِّد الضِّد، ونقصان المناعة، هما سبب الاهتمام "بإنفلونزا الطيور" حديثًا. هذا النوع الفرعي من الإنفلونزا الذي يُسبِّب الإنفلونزا للطيور، الذي يوصف بـ H5N1، هو نوع من إنفلونزا الطيور الذي لا يمتلك الإنسان مناعة ضدّه. ليس هناك دليل لغاية الآن، على أنَّ هناك أشخاصًا أصيبوا بالفيروس H5N1 إلا من خلال الاتصال بالطيور.

هناك كثير من مُسببات المرض يُمكنها أن تُغيِّر مولِّدات الضد السطحية لها، لتتفادى التحطيم من قبل جهاز المناعة. ومثال آخر، كلّ سنة، هناك نحو مليون شخص، تحت سن الخامسة مُعظمهم من الأطفال الأفارقة، يموتون بسبب الملاريا. هذا المرض الذي تحدثنا عنه في (الفصل الـ 29)، يُسبِّبه الطُّفيل الأولي البلازموديوم *Plasmodium* الذي ينتقل عندما تلسع بعوضة الأنوفيليس *Anopheles* المُصابة الإنسان. لهذه البعوضة مراحل عدة في دورة حياتها تختفي عن جهاز المناعة بالتناوب داخل خلايا الكبد، وخلايا الدَّم الحمراء للمُصاب. إضافة إلى أنَّ هذا الطُّفيل يُمكنه تبديل بعض بروتيناته السطحية خلال بعض المراحل من حياته. إنَّ الاستخدام المُستمر لبعض الأدوية المُضادة للبلازموديوم أدى لنشوء سلالات مُقاومة لهذه الأدوية. والعمل جارٍ لتطوير مطاعيم تحثّ مناعة ذات فعالية لبعض مراحل حياة الطُّفيل، وتحثّ الجهاز المناعي للتَّخلص من البلازموديوم.

استقصاء

لماذا استطعنا القضاء على فيروس الجُدري باستخدام المطاعيم، في حين لم نتمكن من القضاء على الإنفلونزا؟

تطورت عند البكتيريا آليات عدة للتَّهرب من الهجوم المناعي

السالمونيلا تايفيموريوم *Salmonella typhimurium*، مُسبِّبٌ شائع للتَّسمم الغذائي، ويُمكنها التناوب بإظهار نوعين مُختلفين من بروتينات الأسواط؛ لأن الأجسام المُضادة المُصنعة لنوع منهما لا تستطيع التَّعرف إلى البروتين الآخر، ولهذا لا تستطيع حثّ عملية بلعمة البكتيريا.

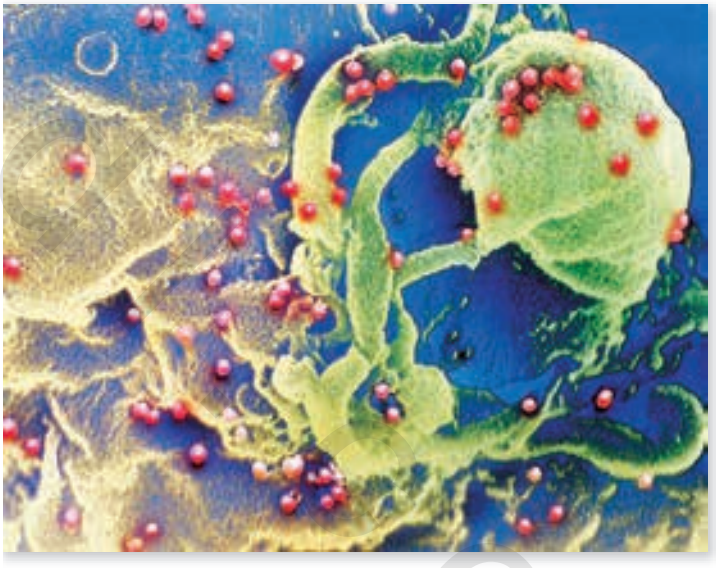
عندما تبتلع الخلايا المبتلِعة الكبيرة بكتيريا التَّدرُّن الرئوي *Mycobacterium tuberculosis*، فإنَّ هذه البكتيريا تُثبِّط اندماج الأجسام المبتلِعة مع الأجسام الحالة. لهذا، يُمكن لهذه البكتيريا أن تتكاثر بنجاح داخل الخلايا المبتلِعة الكبيرة.

هناك أنواع أُخرى من البكتيريا التي تستطيع اختراق السطوح المُخاطية مثل بكتيريا *Neisseria meningitides* أو *Neisseria gonorrhea*، ثم تُفرز أنزيمات هاضمة تحطِّم الأجسام المُضادة IgA التي تحمي السطوح المُخاطية. تمنع المحفظة الخارجية لسلالات شديدة العدوى من البكتيريا ارتباط البروتين C3b الذي يحثّ البلعمة، ما يُبطئ الاستجابة البلعمية. ولأنَّ البكتيريا تُوظف أيًّا من هذه الآليات لتنجو، فإنَّ الاستجابة المناعية تعمل بوصفها ضغطًا انتخابيًّا يُفضل تطور مثل هذه الآليات.

يقتل فيروس الإيدز الخلايا التائية المُساعدة ويثبط المناعة

من الآليات المُستخدمة لهزم جهاز مناعة الفقريات مُهاجمةُ الجهاز المناعي التَّكيُّفي ذاته. تؤدي الخلايا التائية المساعدة **$CD4^+$** دورًا رئيسًا في نشاط الجهاز المناعي: فالمحركات الخلوية التي تُفرزها تُؤثر بشكل مُباشر وغير مُباشر في نشاط خلايا المناعة الأُخرى جميعها.

يشنّ فيروس مرض **نقص المناعة عند الإنسان HIV** و**Human immunodeficiency virus**، هجوما مُباشرًا على الخلايا التائية المُساعدة (الفصل الـ 27). فهو يرتبط مع بروتين CD4 الموجود على هذه الخلايا، ويُوظف هذه البروتينات لتفعيل دخول الفيروس داخل هذه الخلايا. (يُصيب الفيروس الخلايا وحيدة النوى أيضًا؛ لأنها تمتلك بروتين CD4 أيضًا). تموت الخلايا المُصابة بالفيروس HIV بعد أن تخرج الفيروسات التي تكاثرت بداخلها والتي بدورها تُصيب خلايا $CD4^+$ أخرى (الشكل 51-21). ومع مرور الوقت، يقلّ عدد الخلايا التائية المُساعدة عند الشخص المُصاب.



الشكل 51-21

HIV، الفيروس المُسبِّب للإيدز. الفيروسات المُنطلقة من خلايا تائية مساعدة $CD4^+$ تنتشر إلى الخلايا المساعدة المُجاورة، فتصيبها أيضًا. الفيروس الذي يظهر باللّون الأحمر في هذه الصورة المأخوذة عن طريق المجهر الإلكتروني الماسح، صغيرة جدًا؛ نحو 200 مليون فيروس يمكن أن تستقر في مساحة تساوي مساحة النقطة في آخر هذه الجملة.

يُعدّ الشخص مصابًا **بالإيدز AIDS** عندما تقل أعداد الخلايا التائية المُساعدة بشكل كبير، ما يُسبِّب زيادة العدوى بفعل مُسبِّبات المرض الانتهازية، والأمراض الأخرى.

تطور العدوى بفيروس *HIV*

يسيطر جهاز المناعة بشكل مبدئي على العدوى بفيروس HIV بإنتاج أجسام مضادة للفيروس، وبالقضاء على الخلايا المُصابة بالفيروس عن طريق الخلايا التائية السامة. يبقى مستوى فيروس HIV ثابتًا في الدَّم مدة من الوقت، ولا يحصل نقص كبير في أعداد الخلايا التائية المُساعدة.

عندما يتكاثر الفيروس في الخلايا التائية المُساعدة، فإنه يقتلها بسرعة، في حين تستمر بعض الخلايا الأخرى في الانقسام استجابة لمولِّد الضِّد. ولكن في النهاية، يقتل فيروس HIV عددًا من الخلايا التائية المُساعدة أكبر من العدد الذي يتولد من الانقسام. تُسبِّب بروتينات فيروس HIV أيضًا نقصًا في إشهار بروتينات معقد التوافق النَّسيجي1- على الخلايا المُصابة، بحيث يُصبح التَّعرف إلى هذه الخلايا وقتلها من قِبَل الخلايا التائية السامة قليلًا جدًا.

أخيرًا، ولأنَّ فيروس الإيدز من الفيروسات الرَّاجعة (انظر الفصل الـ 27)، فإنَّه يستطيع إدخال نفسه في المحتوى الوراثي للخلايا المُصابة، ويقوم بالاختباء هناك بشكل خفيّ. عندما تنقسم أيّ من هذه الخلايا، فإنَّ المادة الوراثية للفيروس تكون موجودة في الخلايا المُتولِّدة جميعها، ويُمكن لها أن تبدأ بإنتاج الفيروس في أي وقت.

إنَّ التَّأثير المُشترك لهذه الاستجابات للعدوى بفيروس الإيدز HIV هو هزيمة جهاز مناعة الإنسان. ودون حماية ضد العدوى، فإنَّ أي عدوى قد تكون قاتلة. والموت بسبب السرطان يُصبح محتملًا. في الواقع، تمَّ اكتشاف الإيدز بوصفه مرضًا عند موت رجال كثيرين يافعين "كانوا أصحاء" بسبب *Pneumocystis jiroveci* المسببة لذات الرئة، وهو مرض يُصيب الأشخاص المصابين بتثبيط المناعة، أو بسبب سرطان كابوسي يُعدّ من السرطانات النادرة.

الأثر الإنساني لفيروس الإيدز *HIV*

مع أنَّ **فيروس HIV** اكتشف أخيرًا، إلا أنَّ الإيدز يُعدّ حاليًّا من أخطر الأمراض في تاريخ الإنسان. يُقدَّر أنَّ هناك ما بين 35 و 42 مليون شخص يعيشون حاليًّا مع مرض الإيدز، والعدد الأكبر منهم يقطنون في المناطق شبه الصحراوية من إفريقيا (25 مليون شخص)، يتبع ذلك جنوب شرق آسيا (نحو 6.5 ملايين شخص).

في نهاية عام 2004، مات 514 ألف شخص تقريبًا بسبب الإيدز في الولايات المتحدة وحدها. إنَّ مُعدَّل الوفاة بالإيدز قريب من 100%. ولم يُسجل لغاية الآن أي شخص أُصيب بأعراض المرض، وبقي على قيد الحياة أكثر من سنوات عدة دون علاج. والمرض ليس شديد العدوى فقط؛ ولكنه ينتقل من شخص إلى آخر من خلال انتقال سوائل الجسم، وعلى وجه الخصوص الدَّم والسائل المنوي.

طوَّرت مُسببات المرض طرقًا عدّة استطاعت من خلالها تجنُّب أثر جهاز المناعة.

كثير من مُسبِّبات المرض، مثل فيروس الإنفلونزا، يُمكنها أن تُغيِّر المُحدِّدات على سطحها لتجنُّب التَّعرف إليها من قِبَل المناعة النوعية. هناك مُسبِّبات مرض أُخرى، مثل فيروس الإيدز، تُصيب الخلايا التائية المساعدة، وتدمرها، وببساطة تُسبِّب الشَّلل لجهاز المناعة.

51-1 الجلد: خط الدفاع المناعي الأول.

يُدافع الجلد عن الجسم بحاجز غير نفاذ تقريبًا مدعم بأسلحة كيميائية على سطحه.

- الزيوت وغدد العرق تعطي سطح الجلد حموضة 3 – 5 درجات، وهذه تُثبِّط نمو كثير من مُسبِّبات المرض من المخلوقات الدقيقة.
- يحوي العرق أيضًا أنزيمات الليسوزايم الهاضمة.
- الجلد مأوى لكثير من المخلوقات المُتعايشة، مثل البكتيريا غير الضّارة والفطريات التي تُنافس البكتيريا الضارة.
- تحتوي الخلايا الطلائية لكلّ من الأجهزة: الهضمي، والتنفسي، والبولي التناسلي خلايا تُفرز المُخاط الذي يُشكِّل مصيدة للأحياء الدَّقيقة.

51-2 المناعة اللانوعية: خط الدِّفاع المناعي الثاني

يُوظف الجسم مجموعة من الدِّفاعات الخلوية والكيميائية اللانوعية التي تستجيب لأي عدوى ميكروبية.

- ثلاثة أنواع من خلايا الدَّم البيضاء ذات علاقة بالمناعة اللانوعية، هي: المبتلِعة الكبيرة، والخلايا المتعادلة، والقاتلات الطبيعية (الشكل 51-2).
- القاتلات الطبيعية تقتل بعمل ثقوب صغيرة في غشاء الخلية الهدف عن طريق بروتينات ثاقبة، وبإفراز أنزيمات خارجية تدخل من الثقوب، وتحثّ الموت الخلوي المبرمج.
- تُوظف الاستجابة الالتهابية الهستامين الذي يزيد من تدفق الدَّم، ويزيد كذلك من نفاذية الشعيرات الدَّموية (الشكل 51-3).
- يؤدي الطور الحاد من الاستجابة إلى الحمى، التي تُساعد على نشاط البلعمة، وتعيق نموّ الميكروبات.
- تُحدث بروتينات النظام المتمم ثقوبًا في الخلايا الغازية، وتُغلف العامل المُمرض ببروتينات C_3b، وتؤشّر على الخلية للتَّحطيم (الشكل 51-4).
- يمنع الإنترفيرون العدوى الفيروسية بحثّ تحطُّم RNA.

51-3 الاستجابة المناعية النَّوعية: خط الدِّفاع المناعي الثالث

إن اشتغال جِنَر بالجُدري، وباستور بكوليرا الطيور، أدى إلى فكرة أنه؛ إذا تعرَّض الشخص للمرض، فإنه لن يمرض إذا تعرض للمرض نفسه لاحقًا.

- تستثير مولّدات الضِّد الاستجابة المناعية الخلوية (الشكل 51-5).
- لدى الخلايا الليمفية مُستقبلات على سطوحها يُمكنها أن تُميِّز مولدات الضِّد، وتوجه الاستجابة المناعية النوعية (الشكل 51-6).
- عندما ترتبط خلية ليمفية ساذجة مع مولِّد ضد غريب، فإنها تنقسم، وتعطي سلالة من الخلايا النَّشطة وخلايا الذاكرة (الاختيار السلالي).
- المناعة السائلة هي إنتاج بروتينات كروية مناعية من الخلايا البائية.
- تُوظِّف المناعة الخلوية الخلايا التائية التي تُنظِّم الاستجابة المناعية لخلايا أُخرى، أو تهاجم بشكل مُباشر.
- يُمكن أن تكون المناعة إيجابية، بسبب العدوى بعامل ممرض، أو سلبية، عن طريق الأجسام المُضادة من مصدر آخر تدخل الجسم.
- أصل الخلايا المناعية خلايا جذعية من نخاع العظم (الشكل 51-7).
- تشمل أعضاء جهاز المناعة الأعضاء الليمفية: الأولية، والثانوية (الشكل 51-8).
- تتعرف الخلايا البائية إلى أي مُحدِّد، أما الخلايا التائية فتتعرف إلى بروتينات مُعقد التوافق النسيجي المُرتبط بسلسلة ببتيدية.
- تُحطِّم الخلايا الليمفية التي من المُحتمل أن ترتبط بمولّدات الضِّد الذاتية قبل أن تنطلق إلى الأعضاء الليمفية الثانوية (الشكل 51-8).

51-4 الخلايا التائية: المناعة الخلوية

تتميز الخلايا التائية بعلامات على سطوحها، ولديها القدرة على التَّعرف إلى مؤشرات مُعقد التوافق النَّسيجي، ولها دور عند تنشيطها (الجدول 51-2).

- تتخلص الخلايا التائية السامة من الخلايا المُصابة، وتُفرز الخلايا التائية المُساعدة المحركات الخلوية.
- يتألف مُعقد التوافق النَّسيجي من بروتينات سكرية سطحية، ويُشفر لهذه البروتينات جينات مولّدات ضد خلايا الدَّم البيضاء عند الإنسان (HLA).
- بروتينات مُعقَّد التوافق النسيجي – 1 موجودة على كلّ خلية ذات نواة، أما بروتينات مُعقَّد التوافق النَّسيجي – 2 فتوجد على الخلايا المُشهرة لمولّدات الضِّد فقط.
- تتعرف الخلايا التائية السامة إلى الخلايا المُصابة بالفيروسات والخلايا السرطانية، وتقضي على هذه الخلايا بطريقة مُشابهة لطريقة القاتلات الطبيعية (الشكل 51-9).
- تُفرز الخلايا التائية المُساعدة محركات خلوية استجابة لوجود مولد ضدٍّ غريب عن الجسم، وتحث كلًّا من الاستجابة المناعية الخلوية والسائلة.
- تستجيب الخلايا التائية المُساعدة لمولّدات الضِّد الغريبة التي تقدمها الخلايا المُشهرة لمولّدات الضِّد، أو الخلايا البائية.
- الخلايا التائية السامة والخلايا التائية المُساعدة تُنتج خلايا مستجيبة وأخرى ذاكرة.
- الخلايا التائية هي الخلايا الرئيسة التي توظف رفض الأعضاء المنقولة.

51-5 الخلايا البائية: المناعة السائلة وإنتاج الأجسام المُضادة

تبدأ المناعة السائلة عندما تبدأ الخلايا البائية الساذجة بمقابلة مولّدات الضد داخل الأعضاء الليمفية الثانوية، وتنتهي بإنتاج البروتينات الكروية المناعية.

- تتنشَّط الخلايا البائية عند ارتباط الجزيء الكروي المناعي الذي على سطحها مع مُحدِّد ما لمولِّد الضِّد، واستقبال الإشارات اللازمة.
- الخلايا البائية المُنشَّطة تُعطي خلايا بلازمية، وخلايا ذاكرة.
- يتألف الجزيء الكروي المناعي من سلسلتين خفيفتين، وسلسلتين ثقيلتين أطول من عديد الببتيد (الشكل 51-12).
- إن موقع الارتباط بمولِّد الضِّد على الجسم المُضاد شقّ في منطقة Fab على الجزيء الكروي المناعي.
- يُمكن للأجسام المُضادة أن تُخثِّر، أو تُرسِّب، أو تشلّ مولّدات الضِّد (الشكل 51-13).
- لكلٍّ من المجموعات الخمس من الأجسام المُضادة وظيفة مُختلفة (الجدول 51-3).
- ينشأ تنوع البروتينات الكروية المناعية من إعادة ترتيب المادة الوراثية DNA (الشكل 51-14).
- تُشبه مُستقبلات الخلايا التائية منطقة Fab من الجزيء الكروي المناعي. وسبب تنوعها كذلك إعادة ترتيب المادة الوراثية DNA (الشكل 51-15).
- التَّعرض الثاني للعامل المُسبِّب للمرض ينتج منه استجابة مناعية أسرع وأقوى بسبب وجود خلايا الذاكرة (الشكل 51-16).

51-6 المناعة الذَّاتية وفرط الحساسية

قد يكون جهاز المناعة سبب المرض بسبب الاستجابات غير المُناسبة لمولّدات ضد الذَّات، أو الاستجابة المناعية المبالغ فيها لمولّدات الضِّد الغريبة.

- يُدعى قبول الخلايا الذَّاتية التَّحمل المناعي.
- المناعة الذاتية سببها فشل عملية التَّحمل المناعي.
- فرط الحساسية الآنية سببه إنتاج كميات كبيرة من الجسم المُضاد IgE. يحث ارتباط مُسبِّب الحساسية مع الجسم المُضاد IgE إفراز الهستامين (الشكل 51-17).
- فرط الحساسية استجابة حادة، سببها الالتهاب السريع، وإنتاج وسائط كيميائية.
- فرط الحساسية المُتأخرة تقوم به الخلايا التائية المُساعدة، والخلايا المبتلعة الكبيرة. وتظهر الأعراض بعد 48 ساعة تقريبًا من التَّعرض الثاني.

51-7 الأجسام المُضادة في تشخيص الأمراض ومعالجتها

تُستخدم الجزيئات المناعية لمعالجة الأمراض وتشخيصها.

- يُمكن استخدام مولّدات الضِّد لمُطابقة مولّدات ضد المتبرع مع مولدات ضد المريض عند زراعة الأنسجة.
- تُظهر الأجسام المُضادة وحيدة السلالة تخصصًا لمُحدِّد واحد فقط، ويُمكن استخدامها في كثير من الفحوصات، وفي عمل السموم المناعية.

51-8 مُسببات المرض التي تتهرب من جهاز المناعة

حتى تُسبِّب المرض، يجب على مُسببات المرض أن تتهرب من المناعة النوعية والمناعات اللانوعية.

- يُبدي عدد من مُسببات المرض انحراف مولِّد الضِّد، وتغيرًا بمولِّد الضِّد، فتُغير بذلك مولّدات الضد السطحية لها لتجنُّب مُلاحظتها من قبل جهاز المناعة.
- طوَّرت بعض البكتيريا آليات لتجنُّب هجوم جهاز المناعة بتثبيط العمليات الخلوية الطبيعية.
- يقتل فيروس الإيدز HIV الخلايا التائية المُساعدة، ويُسبِّب تثبيط جهاز المناعة.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. بدأتَ وظيفة جديدة في مختبر أبحاث. وتُشير الإرشادات المخبرية إلى أن عليك فحص يديك من أيّ جرح في الجلد قبل البدء في التَّعامل مع العوامل المُعدية. السبب هو أن البشرة تمنع العدوى الميكروبية عن طريق:
   أ. جعل بيئة سطح الجلد حمضية.
   ب. إفراز أنزيم اللايسوزايم الذي يهاجم البكتيريا.
   جـ. إفراز مُخاط لمحاصرة المخلوقات الدقيقة.
   د. كلّ ما ذكر.
2. الخلايا التي تستهدِف خلايا الجسم المُصابة بالفيروسات، وتقتلها هي:
   أ. المبتلعة الكبيرة. ب. القاتلات الطبيعية.
   جـ. وحيدات النوى. د. المُتعادلة.
3. الأشكال الموجودة على الخلايا الغازية التي يتعرف إليها جهاز المناعة هي:
   أ. مولّدات الضِّد. ب. الإنترلوكين.
   جـ. الأجسام المُضادة. د. الخلايا الليمفية.
4. الذي يعمل "بوصفه إشارات تحذيرية" لتنشيط جهاز المناعة بتنشيط الخلايا التائية المُساعدة هو:
   أ. الخلايا البائية. ب. الإنترلوكين – 1.
   جـ. بروتينات النظام المتمم. د. الهستامين.
5. تُستدعى الخلايا التائية السامة بفعل:
   أ. وجود الهستامين. ب. وجود الإنترلوكين – 1.
   جـ. وجود الإنترلوكين – 2. د. الإنترفيرون.
6. الاستجابة الأولية للميكروبات الغازية تتضمن _____، والاستجابة المناعية الثانوية تتضمن: _____
   أ. IgG / IgA. ب. IgM / IgE.
   جـ. IgE / هستامين. د. IgM / IgG.
7. يستطيع جسمك أن يُميِّز بين ملايين مولّدات الضِّد المُختلفة عن طريق:
   أ. مئات عدة من جينات البروتينات الكروية المناعية يُمكن إعادة ترتيبها، أو يُمكن أن يحصل لها طفرات لتكوين ملايين من أنواع الأجسام المُضادة.
   ب. هناك ملايين عدة من جينات الأجسام المُضادة المُختلفة.
   جـ. مئات عدة من جينات البروتينات الكروية المناعية يحصل لها تغيّر في مولِّد الضِّد.
   د. كلّ خلية بائية تمتلك مجموعة مُختلفة من جينات البروتينات الكروية المناعية، لهذا فإنَّ تحفيز خلية بائية مُختلفة يُنتج نوعًا مُختلفًا من الأجسام المُضادة.
8. إذا كانت زمرة دمك AB، فمن المتوقع أن:
   أ. يتخثر دمك من الأجسام المُضادة لمولِّد الضِّد A فقط.
   ب. يتخثر دمك من الأجسام المُضادة لمولِّد الضِّد B فقط.
   جـ. يتخثر دمك من الأجسام المُضادة لمولدي الضِّد: A و B.
   د. لا يتخثر دمك من أي من الأجسام المُضادة لمولِّد الضِّد A أو B.
9. فيروس الإيدز HIV خطر جدًا؛ لأنه يهاجم:
   أ. الخلايا التي تحمل مستقبلات $CD4^+$.
   ب. الخلايا التائية المُساعدة.
   جـ. 60-80% من الخلايا التائية التي تجري في الجسم.
   د. كل ما ذكر.
10. تُسمّى الأمراض التي لا يتعرف فيها جهاز المناعة إلى بروتينات مُعقد التوافق النَّسيجي الخاص به:
    أ. الحساسية. ب. أمراض المناعة الذاتية.
    جـ. فرط الحساسية الآنية. د. فرط الحساسية المُتأخرة.
11. افترض أنك تعرضتَ لجرح من الورق وأنت تدرس. فإن الاستجابة التي ستحدث في آخر الأمر هي:
    أ. تفرز الخلايا المُتضررة الهستامين.
    ب. تدخل البكتيريا إلى الجرح.
    جـ. يتم تنشيط الخلايا التائية المُساعدة.
    د. تبتلع الخلايا المبتلعة الكبيرة البكتيريا.
12. إذا أردت أن تُعالج الحساسية بالهندسة الوراثية للأجسام المضادة، بحيث تربط، وتشلّ الأجسام المُضادة المُسبِّبة للحساسية، فإنك ستستهدف:
    أ. IgG. ب. IgA.
    جـ. IgE. د. IgD.
13. لسنا محصنين ضد فيروس الإنفلونزا؛ لأنها:
    أ. تهاجم الخلايا التائية المُساعدة فقط، وبذلك تثبط جهاز المناعة.
    ب. تغير بروتيناتها السطحية، وتتجنب أن يتم التَّعرف إليها.
    جـ. في الواقع لا تستثير استجابة مناعية؛ لأن الإنفلونزا استجابة التهابية.
    د. صغيرة جدًا لتعمل بوصفها مولِّدات ضد.
14. لنفترض أنَّه تمَّ اكتشاف مرض جديد يثبط جهاز المناعة. فإن الذي يُوضِّح أنَّ المرض يؤثر بشكل خاص في الخلايا البائية، وليس الخلايا التائية المُساعدة، أو الخلايا التائية السامة، هو انخفاض:
    أ. مستوى إنتاج الإنترلوكين – 2. ب. مستوى إنتاج الإنترفيرون.
    جـ. أعداد الخلايا البلازمية. د. مستوى إنتاج الإنترلوكين – 1.
15. إذا أردت تصميم خلية صناعية تحمل الدواء بشكل آمن إلى داخل الجسم، فإن الجزيء الذي عليك أن تقلده لتردع جهاز المناعة هو:
    أ. بروتينات مُعقَّد التوافق النَّسيجي– 1.
    ب. الإنترلوكين – 1.
    جـ. مولِّد الضِّد.
    د . البروتينات المتممة.

أسئلة تحدٍّ

1. استلمتَ وظيفة في قسم تسويق مستحضرات التَّجميل في شركة. وبسبب المُنافسة، قام نائب المدير بالإعلان عن مرطب للجلد له تأثير مُنشِّط لجهاز المناعة. السائل مصنوع من إفرازات نباتية تعطي سوائل قلوية جدًا. اشرح كيف يُمكنك تسويق هذا المُنتج بوصفه منشطًا لجهاز المناعة.
2. قامت القطة التي تربيها بخدش بشرة صديقك. أصبح الجلد محمرًّا وحارًا ومؤلمًا عند لمسه، وصديقك يعتقد أنه التقط نوعًا من العدوى. لتفادي غضبه (لأنه لا يُحب القططا)، تُحاول أن تخبره عن أنشطة جهاز المناعة اللانوعية. اشرح ماذا حدث لجلده بالضبط؟
3. يَدَّعي بعض الناس أنَّهم لا يُصابون بالرَّشح أبدًا. كيف يُمكنك أن تُوضِّح أنَّ سبب ذلك هو اختلاف المُستقبلات على سطوح خلاياهم الخاصة؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 52

الجهاز التناسلي
The Reproductive System

مقدّمة

تغريد الطيور في الربيع، وصوت الحشرات من الشبابيك، ونقيق الضفادع في المُستنقعات، وعواء الذِّئاب في الغابات المُتجمدة الشمالية، كلها أصوات تدل على فعل التطور الضروري، أي على التَّكاثر. هذه الأصوات المُميَّزة، إضافة إلى الألوان الزاهية لبعض الحيوانات، مثل الضفادع الذَّهبية الاستوائية المبينة في الصورة، تعمل على جذب رفيق التَّزاوج. عدد قليل من الموضوعات يفوق تفكيرنا اليومي في الجنس، وهناك القليل من الأمور تُعدّ أكثر إلحاحًا منه. يتناول هذا الفصل الجنس والتكاثر في الفقريات، ومن ضمنها الإنسان.

موجز المفاهيم

52-1 إستراتيجيات التَّكاثر عند الحيوان
- *طوّرت بعض الأنواع طرقًا مبتكرة للتَّكاثر.*
- *تحديد الجنس في الثدييات يحدث في الجنين.*

52-2 الإخصاب والتكوين الجنيني عند الفقريات
- *أدَّى الإخصاب الدَّاخلي إلى ثلاث إستراتيجيات للتَّكوين الجنيني للإنسان.*
- *تمتلك مُعظم الأسماك والبرمائيات إخصابًا خارجيًّا.*
- *تمتلك الزَّواحف والطيور إخصابًا داخليًّا وتضع بيوضًا.*
- *غالبًا لا تضع الثدييات بيوضًا، ولكنها تلد صغارها.*

52-3 تركيب الجهاز التناسلي الذكري للإنسان ووظيفته
- *تَنتُج الحيوانات المنوية بالملايين.*
- *تُساعد الأعضاء الذكرية الجنسية المُلحقة على إيصال الحيوان المنوي.*
- *تُنظِّم الهرمونات الوظيفة التناسلية في الذكر.*

52-4 تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي للإنسان ووظيفته
- *عادة، تنتُج بيضة واحدة في كل دورة شهرية.*
- *تستقبل الأعضاء الجنسية الأنثوية المُلحقة الحيوانات المنوية، وتُوفر الغذاء والحماية للجنين.*

52-5 موانع الحمل وعلاج العقم
- *تهدف موانع الحمل إلى منع الإخصاب أو الانغراس.*
- *يحدث العقم عند الذكور والإناث.*
- *تتطلّب معالجة العقم غالبًا تقنيات إخصاب مُساعدة.*

1-52 إستراتيجيات التَّكاثر عند الحيوان

تتكاثر مُعظم الحيوانات، ومن ضمنها الإنسان، تكاثرًا جنسيًّا. وكما ذُكر في الفصل الـ11 فإن التَّكاثر الجنسي يحتاج إلى نوع خاص من انقسام الخلية، هو الانقسام المُنصِّف، لإنتاج **جاميتات Gametes** أُحادية المجموعة الكروموسومية. هذه الجاميتات تشمل **الحيوانات المنوية Sperm والبويضات Eggs**، التي تتحد عن طريق الإخصاب لاستعادة العدد الثُّنائي من الكروموسومات. وتتطور البيضة المُلقَّحة ثُنائية المجموعة الكروموسومية، أو **الزَّيجوت Zygote**، بالانقسام المُتساوي إلى مخلوق جديد متعدد الخلايا.

البكتيريا، والبكتيريا القديمة، والطلائعيات، والحيوانات متعددة الخلايا التي تشمل اللواسع والزّقيات، إضافة إلى الكثير من الحيوانات الأعقد تركيبًا، تتكاثر لا جنسيًّا. في **التَّكاثر اللاجنسي Asexual reproduction**، ينتُج عن طريق الانقسام المُتساوي خلايا مُتطابقة جينيًّا من خلية أم واحدة. في المخلوقات وحيدة الخلية، ينقسم الفرد، عن طريق **الانشطار Fission**، ليتكون قسمان، يتطور كل قسم إلى مخلوق مُنفصل، ولكنهما متطابقان. تتكاثر اللواسع **بالتَّبرعم Budding**، حيث ينفصل جزء من الجسم الأبوي عن الباقي، ثم يتمايز إلى مخلوق جديد (الشكل 52-1). يُمكن للمخلوق الناتج أن يصبح مستقلًّا، أو أن يبقى متصلًا بالجسم الأبوي، ليُشكِّل مُستعمرة.

طوّرت بعض الأنواع طرقًا مبتكرة للتَّكاثر

أحد أشكال التَّكاثر اللاجنسي، يدعى **التكاثر العذري Parthenogenesis**، وهو شائع في المفصليات. في هذا التَّكاثر، تُنتج الأنثى ذرية من بويضات غير مُلقَّحة. تتكاثر بعض الأنواع عذريًّا فقط (وكلها إناث)، وبعضها يتنقَّل بين التَّكاثر العذري والجنسي، مُنتجةً أفرادًا أُحادية المجموعة الكروموسومية، أو ثنائية المجموعة الكروموسومية، على التَّوالي. في نحل العسل مثلًا، تتزاوج ملكة النحل مرة واحدة، وتُخزِّن الحيوانات المنوية، وبعد ذلك تتحكَّم في إطلاق الحيوانات المنوية. إذا لم يُطلق أيّ حيوان منوي، فإنَّ البويضات تتطور عذريًّا لتُعطي ذكورًا أحادية المجموعة الكروموسومية. أما إذا لُقِّحت البويضات بالحيوانات المنوية، فإنَّها تتطور لإعطاء العاملات، وهي إناث ثنائية المجموعة الكروموسومية. وإذا تعرَّضت البويضات الملقَّحة للهرمونات المُناسبة، فإنَّها تُنتج ملكة أخرى.

الشكل 52-1

التَّبرعم في اللاسعات. يتكاثر هذا الحيوان اللاسع لاجنسًّا عن طريق التَّبرعم. الحيوان الجديد نراه أقصى اليمين في الصورة.

أ.

ب.

الشكل 52-2

التَّخنُّث والأنثى أولًا. أ. سمكة الهاملت باس (الجنس *Hypoplectrus*) التي تعيش في أعماق البحار مُتخنِّثة، ذكر وأنثى في الوقت نفسه. خلال عملية تزاوج واحدة، قد تُغيِّر السمكة في دورها الجنسي أكثر من مرة حتى أربع مرات، بحيث تتلقَّح وتُلقِّح. هنا في الصورة، السمكة الذكر تدور حول رفيقتها الثابتة؛ لتلقيح البيوض السابحة إلى الأعلى. ب. السمكة ذات الرأس الأزرق، *Thalassoma bifasciatium*، هي أنثى أولًا، تتحوَّل الإناث فيها إلى ذكر. في الصورة، ذكر كبير، أو أنثى تحولت إلى ذكر، يُشاهد بين الإناث التي هي أصغر حجمًا.

عام 1958، لاحظ العالم الروسي داريفسكي أول حالة غير عادية في تكاثر الفقريات. حيثُ لاحظ أن مجموعات صغيرة من السحالي من الجنس *Lacerta* كانت كلها إناثًا، فاقترح هذا العالم أن السحالي تضع بويضات تبقى حية، حتى لو لم تلقَّح. أي إنَّها قادرة على التَّكاثر اللاجنسي في حالة غياب الحيوانات المنوية، بوصفه نوعًا من التَّكاثر العذري. وقد أشارت دراسات أخرى إلى أن التَّكاثر العذري يحدث في مجموعات أخرى من السحالي.

يُعرف نوع آخر من إستراتيجيات التَّكاثر **بالتَّخنُّث Hermaphroditism**، حيث توجد الخصيتان والمبايض في المخلوق نفسه؛ لذا فهو يستطيع إنتاج كل الحيوانات المنوية والبويضات (الشكل 52-2أ). فالديدان الشريطية تستطيع تلقيح نفسها، وهذه الطريقة مُفيدة؛ لأنَّه من الصعب على الدودة الشريطية أن تُقابل دودة شريطية أخرى. في حين تحتاج الكثير من الحيوانات الخناث إلى حيوان آخر للتَّكاثر. فمثلًا، تحتاج دودة الأرض إلى دودتين من أجل التَّزاوج، تعمل كل واحدة منها بوصفها ذكرًا وأنثى في أثناء عملية التَّزاوج، وكل واحدة تغادر الأخرى ببيوض مُخصَّبة.

بعض أسماك قيعان البحر خنثى. الكثير من الأسماك قادرة على تغيير جنسها، وتُسمّى هذه العملية التَّخنُّث التعاقبي *Sequential hermaphroditism*. من بين أسماك الشِّعاب المرجانية، مثلًا، يحدث النَّوعان: **الأنثى أولًا Protogyny** ("الأنثى أولًا،" عندما يتغير المخلوق من أنثى إلى ذكر) **والذكر أولًا Protandry** ("الذكر أولًا،" عندما يتغير المخلوق من ذكر إلى أنثى). في

الأسماك التي تمارس الأنثى أولًا (الشكل 52-2ب) يبدو أن تَغيُّر الجنس يحدث تحت السيطرة الاجتماعية. هذه الأسماك عادةً تعيش في مجموعات كبيرة، حيثُ يقتصر التَّكاثر الناجح على واحد، أو على عدد قليل من الذُّكور الضخمة المُسيطرة. إذا تمَّ إزالة هذه الذكور، تتحوَّل بعض الإناث الضخمة إلى ذكور مُسيطرة.

تحديد الجنس في الثدييات يحدث في الجنين

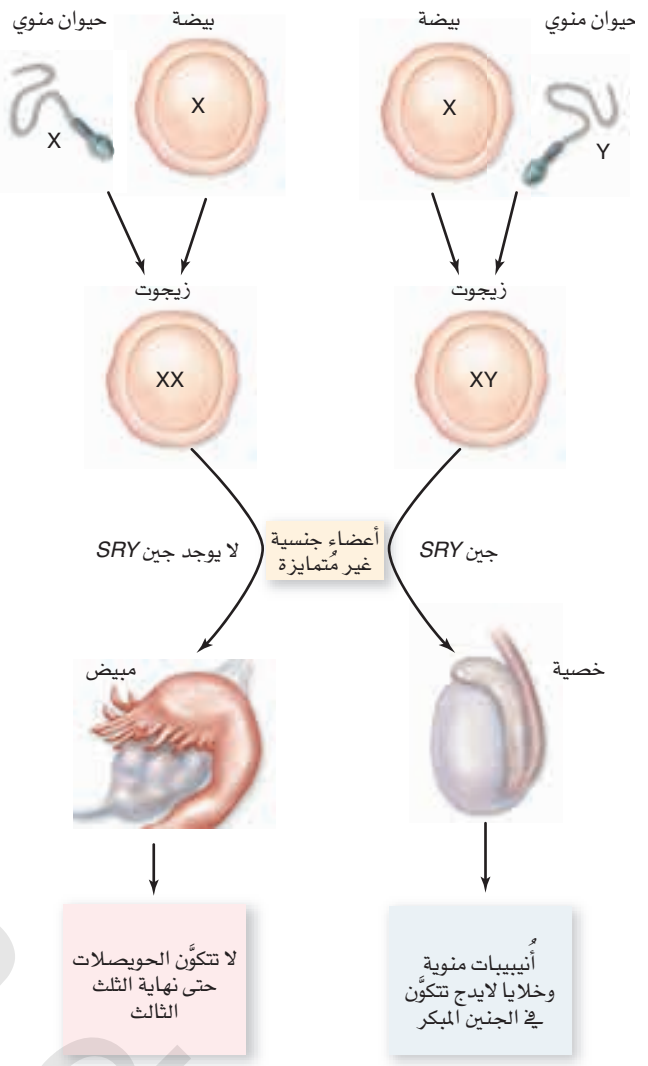
في الأسماك التي ذُكرت، وبعض أنواع الزَّواحف، تُحدِث التَّغيُّرات البيئية تغيُّرًا في جنس الحيوان. في الثدييات، يتحدَّد الجنس في أثناء التكوين الجنيني. تكون الأجهزة التناسلية للذَّكر والأنثى في الإنسان مُتشابهة في أول 40 يومًا من الحمل. وخلال هذا الوقت، تُهاجر الخلايا التي ستُعطي البويضات أو الحيوانات المنوية من كيس المح إلى الأعضاء التَّناسلية الجنينية التي لها القابلية أن تُصبح إما مبايض في الأنثى، أو خُصَى في الذَّكر (الشكل 52-3). لهذا السبب، يُقال: إن الأعضاء التَّناسلية الجنينية "غير مُتمايزة".

إذا كان الجنين ذكرًا، فإنَّه يحتوي على كروموسوم Y مع جين آخر يُحوِّل ناتجه الأعضاء التَّناسلية غير المُتمايزة إلى خُصَى. في الأنثى، التي تفتقد الكروموسوم Y، لا يكون الجين وناتجه من البروتينات موجودين، وعندها تتحوَّل الأعضاء التَّناسلية غير المُتمايزة إلى مبايض. من الجينات المهمة التي تشترك في عملية تحديد الجنس جين منطقة تحديد الجنس في الكروموسوم Y *SRY* (Sex determining region of the Y chromosome). هذا الجين محفوظ عبر تطور المجموعات المُختلفة من الفقريات.

عندما تتكون الخصيتان في الجنين، يُفرزان هرمون التستوسيترون وهرمونات أخرى تُحفِّز تكوين الأعضاء التناسلية الذَّكرية الخارجية والأعضاء التَّناسلية المُلحقة.

وإذا كان الجنين لا يحتوي على جين *SRY*، فإنّ ذلك سيؤدي إلى تكوين أعضاء تناسلية خارجية أنثوية وأعضاء مُلحقة. وبكلام آخر، فإنَّ أجنة الثدييات جميعها ستُصبح إناثًا إذا لم يوجد جين *SRY*.

إنَّ التَّكاثر الجنسي هو الأكثر شيوعًا بين الحيوانات، ولكن الكثير من الحيوانات يتكاثر لاجنسيًّا بطرق منها الانشطار، والتَّبرعم، أو التَّكاثر العذري. يتضمن التَّكاثر الجنسي اتحاد جاميتات من أفراد مُختلفة من النوع نفسه، مع أن بعض الأنواع الخنثى تستطيع أن تُلقّح نفسها.



الشكل 52-3

تحديد الجنس في الثدييات. المنطقة المحددة للجنس في الثدييات في الكروموسوم Y تُدعى *SRY*. تتكوَّن الخصيتان عندما يكون كروموسوم Y وجين *SRY* موجودين؛ أما في غيابهما فتتكوَّن المبايض.

2-52 الإخصاب والتكوين الجنيني عند الفقريات

نشأ التكاثر الجنسي للفقريات في المُحيط، أي قبل أن تستعمر الفقريات اليابسة. تضع الإناث في مُعظم الأسماك العظمية بيوضها بكميات كبيرة في مياه البحر. أما الذُّكور فتُطلق حيواناتها المنوية في مياه البحر التي تحتوي على البيوض، حيث يتمُّ اتحاد الجاميتات الحُرَّة. تدعى هذه العملية **الإخصابَ الخارجيَّ Extenal fertilizetron**.

وعلى الرغم من أن مياه البحرغير ضارة بالجاميتات، فإنها تساعد على تبعثر الجاميتات بسرعة، لذلك يجب على الذُّكور والإناث إطلاق الجاميتات في الوقت نفسه تقريبًا. ولهذا تُطلق أغلب الأسماك البحرية حيواناتها المنوية وبيوضها في فترات مُحدَّدة وواضحة وقصيرة. بعض الأسماك تتكاثر مرة في السَّنة، وبعضها أكثر من مرة. يحتوي المُحيط على أدلة فصلية تتَّبعها المُخلوقات بوصفها إشارات توحيد لوقت التَّكاثر، وإحدى أهم هذه الإشارات دورة القمر. فالقمر يقترب من الأرض مرَّة واحدة في الشَّهر، وعندها، تزداد قوة جذبه مُسبِّبةً ارتفاع الأمواج في المُحيط. تشعر الكثير من الأسماك البحرية بهذه التَّغيُّرات في الأمواج، وتربط تكاثرها وإطلاق جاميتاتها بالدَّورة القمرية.

عندما بدأت الفقريات في العيش على اليابسة، واجهت خطرًا جديدًا هو الجفاف، وهو مُشكلة شديدة التأثير في الجاميتات الصغيرة والحسَّاسة. على اليابسة، لا يُمكن إطلاق الجاميتات قُرب بعضها؛ لأنها سريعًا ما تجِّف، وتموت. لذلك، أدى الضغط الانتخابي الكثيف إلى تطور **الإخصاب الدَّاخلي Internal fertalization** في فقريات اليابسة (وكذلك في بعض الأسماك). هذه العملية تعني توصيل الجاميتات الذَّكرية مُباشرة إلى داخل الجهاز التَّكاثري الأنثوي. وبهذه الطريقة،

الشكل 52–4

أسماك ولودة تحمل صغارها الأحياء، والمُتحرّكة بداخل أجسامها. يُكمل الصغير تطوره داخل جسم الأم، ثم يُطلَق على شكل مخلوق صغير بالغ ومُستقل. في الصورة قرش ليموني وضع توًّا قرشًا صغيرًا، ما زال مُرتبطًا مع أمه بالحبل السُّري.

فإنَّ التَّلقيح يقع في بيئة غير جافة، حتى لو كانت الحيوانات البالغة تعيش على اليابسة بشكل كامل.

أدَّى الإخصاب الدَّاخلي إلى ثلاث إستراتيجيات للتَّكوين الجنيني للإنسان

تمتلك الحيوانات التي تعيش على اليابسة ثلاث إستراتيجيات لتطور الجنين، هي: وضع البيوض، أو ولادة البيوض، أو الولادة.

1. **وضع البيوض Oviparity**: يحدث عند بعض الأسماك العظمية، ومُعظم الزواحف وبعض الأسماك الغضروفية، وبعض البرمائيات، والقليل من الثدييات، وكل الطيور. تقوم هذه المخلوقات بوضع بيوضها، بعد أن يكون تمَّ تخصيبها داخليًّا خارج جسم الأم لكي تُكمل تكوينها الجنيني.
2. **ولادة البيوض Ovoviviparity**: توجد عند بعض الأسماك العظمية (تضم السمكة المومس، والسمكة الفطساء، وسمك البعوض)، وبعض الأسماك الغضروفية، والكثير من الزَّواحف. حيث تبقى البيوض المُلقَّحة داخل الأم لتُكمل تكوينها الجنيني، ولكن الأجنة تحصل على غذائها من المُحّ الموجود في البيض. وبعد تطور المخلوق بشكل كامل تفقس البيوض، وتخرج الصِّغار خارج الأم.
3. **الولادة Viviparity**: تُوجد عند مُعظم الأسماك الغضروفية، وبعض البرمائيات، والقليل من الزَّواحف، وكلّ الثدييات تقريبًا. يتطور الصغير بشكل كامل داخل الأم، ويحصل على الغذاء من دمها عبر الحبل السُّريّ *Umbilical cord*، وليس عن طريق المُحّ (الشكل 52–4).

تمتلك معظم الأسماك والبرمائيات إخصابًا خارجيًّا

بخلاف الفقريات الأخرى، أغلب الأسماك والبرمائيات تتكاثر عن طريق الإخصاب الخارجي، على الرَّغم من أن الإخصاب الدَّاخلي يحدث في بعض مجموعات الأسماك.

الأسماك

التَّلقيح في مُعظم أنواع الأسماك العظمية خارجي، وتحتوي البيوض على كمية مُحّ كافية للإبقاء على حياة الجنين مدة قصيرة. ولكن يجب على الصِّغار بعد انتهاء مخزون المُحّ البحث عن غذائها من المياه المُحيطة بها. التكوين الجنيني سريع، والصِّغار التي تعيش تنضج بسرعة. ومع أن آلاف البيوض تُلقَّح في المرة الواحدة، إلا أن الكثير من الأفراد النَّاتجة تتعرض لعدوى ميكروبية، أو للافتراس، والقليل ينمو، ويصل سن النضج.

وبتضاد واضح مع الأسماك العظمية، يكون التَّلقيح في الأسماك الغضروفية داخليًّا، حيثُ يقوم الذَّكر بإدخال الحيوانات المنوية إلى الأنثى عبر زعنفة حوضية. ويكون التكوين الجنيني لصغار هذه الفقريات خارج الأم بشكل عام.

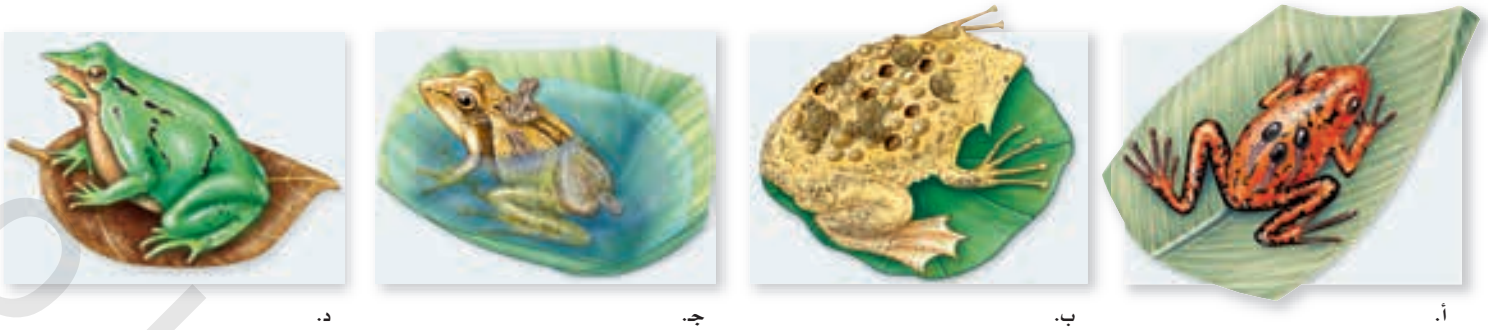
البرمائيات

دورة حياة البرمائيات لا تزال مُرتبطة بالماء. فالإخصاب خارجي في مُعظم البرمائيات، كما هو الحال في أغلب الأسماك العظمية. تُطلق الجاميتات من الذَّكر والأنثى من خلال فتحة المذرق أو المجمع. يقوم الذَّكر في الضفادع والعلجوم، بالإمساك بالأنثى، حيث يُطلق سائلًا مُحتويًا على الحيوانات المنوية نحو البيوض حال إطلاقها من الأنثى إلى الماء (الشكل 52–5).

على الرَّغم من أن بيوض مُعظم البرمائيات تتطور جنينيًّا في الماء، فإن هناك حالات استثنائية مثيرة للاهتمام (الشكل 52–6). ففي نوعين من الضفادع

الشكل 52–5

بيوض الضفدع تلقَّح خارجيًا. عندما تتزاوج الضفادع، يُحفِّز إمساك الذكر للأنثى إطلاق كميات كبيرة من البيوض الناضجة، ويُطلق الذَّكر فوقها حيواناته المنوية.



أ. ب. جـ. د.

الشكل 52–6

طرق مُختلفة لتطوُّر الصِّغار عند الضفادع. أ. ذكر ضفدع السَّهم السَّام، يحمل أبو ذنيبة على ظهره. ب. في ضفادع سورينام الأنثى، يتطوَّر الضفدع الصغير من بويضات موجودة في أكياس تفريخ على ظهر الإناث. جـ. في الضفادع الكيسية الموجودة في أمريكا الجنوبية، تحمل الإناث اليرقات المُتطوِّرة في كيس على ظهرها. د. يتطوَّر أبو ذنيبة في ضفادع داروين إلى ضفادع صغيرة داخل كيس الصوت داخل الذَّكر، ويخرج عن طريق الفم.

مثلًا، تتطور البيوض في الأكياس الصوتية، وفي معدة الأبوين، وتخرج الضفادع الصغيرة من فم أبويها.

تنقسم دورة التكوين عند مُعظم البرمائيات إلى مراحل جنينية، ومراحل يرقية، ومرحلة البلوغ. يتطور الجنين داخل البيضة مُعتمدًا على المُحّ في غذائه. بعد فقس البيوض، تخرج اليرقة المائية، وغالبًا ما تدعى باسم (أبو ذنيبة)، الذي يسبح بحُرية، جامعًا الغذاء مدة من الوقت. تنمو بعض أنواع أبو ذنيبة في أسابيع قليلة من حجم لا يتجاوز رأس قلم رصاص لتصل إلى حجم السمكة الذَّهبية. وعندما تصل اليرقة حجمًا كافيًا، تدخل في مرحلة انتقالية، مرحلة التَّحول، التي ينتقل فيها المخلوق إلى مرحلة البالغ الذي يعيش على اليابسة.

تمتلك الزَّواحف والطيور إخصابًا داخليًّا وتضع بيوضًا

مُعظم الزَّواحف، وكل الطيور بيوضة. بعد إخصاب البيوض داخل المخلوق، توضع خارج جسم الأم لتُكمل تطورها.

الزَّواحف

يستخدم الذَّكر في الزَّواحف، كما في الكثير من الفقريات التي تستخدم التَّلقيح الدَّاخلي، عضوًا أنبوبيًّا، هو القضيب، لإدخال الحيوانات المنوية إلى داخل الأنثى بعملية تُدعى الجماع (الشكل 52–7).

تضع أغلب الزَّواحف البَيوضة بيضها، ثُمَّ تهجره. وتكون هذه البيوض مُحاطة بقشرة جلدية تضاف إليها في أثناء مرورها بقناة البيض، ذلك الجزء من الجهاز التَّناسلي الأنثوي الذي يخرج من المبيض. في أنواع أخرى من الزَّواحف الولودة البيوضة، تتكوّن بيوض تتطور إلى أجنة داخل جسم الأم، والقليل من الزَّواحف ولودة.

الطيور

تُمارس كل الطيور الإخصاب الداخلي، مع أن مُعظم ذكور الطيور ينقصها القضيب، لكنه في مُعظم الطُّيور (مثل البجع، والوز، والنَّعام)، يتَّسع مذرق الذَّكر ليعمل قضيبًا.

وحال عبور البيضة قناة البيض، فإنَّ غُددًا تُفرز بروتين الألبيومين (بياض البيض) والقشرة الجيرية الصلبة التي تُميِّز بيوض الطيور عن بيوض الزَّواحف. وعلى الرَّغم من أن الزَّواحف من ذوات الدَّم البارد، فإنَّ الطيور من ذوات الدَّم الحار؛ لذلك، تحتضن الطيور بيوضها لتُبقيها دافئة (الشكل 52–8). الصَّغير الذي يفقس من بيوض مُعظم الطيور غير قادر على الحياة من دون مُساعدة؛ لأنَّ

الشكل 52–7

إيصال الحيوانات المنوية من الذَّكر إلى جسم الأنثى. السلاحف في الصورة هي أول الفقريات البرية التي طوَّرت هذا النوع من التَّكاثر الذي يدعى الجماع، والذي يُناسب بشكل كبير الحياة البرية.

الشكل 52–8

يحتضن البطريق ذو العرف بيوضه. هذان الزَّوجان في مرحلة التَّعشيش يتبادلان حراسة العش ضمن طقوس مترفة.

تكوينه الجنيني غير مُكتمل بعد. هذه الصغار تُربيها الآباء وتُغذّيها إلى أن تنمو نحو النضج تدريجيًّا.

إنَّ البيوض ذات القشرة في الطُّيور والزَّواحف تُعدّ من أهم طرق التَّأقلم للعيش على اليابسة. فكما ذُكر في الفصل الـ35، تدعى هذه البيوض البيوض الرهلية *Amniotic eggs* لأنَّ الأجنة تنمو داخل فراغ مملوء بسائل، ومُحاط بغشاء يُدعى الرهل *Amnion*. من الأغشية الجنينية المُحيطة هناك الكوريون *Chorion*، الذي يقع تحت القشرة مُباشرة، وكيس المُحّ *Yolk sac*، والممبار *Allantois*. إن هذه الأغشية الجنينية معًا، إضافة إلى القشرة تؤدي دورًا مُساعدًا بمُقاومة الجفاف، بحيث يُمكن وضع البيوض في أماكن جافة. وعلى العكس تمامًا، تحتوي بيوض الأسماك والبرمائيات غشاء جنينيًّا واحدًا، هو كيس المُحّ. لذا، يجب أن تُوضع البيوض في وسط مائي.

أما الثدييات الولودة، بما فيها الإنسان، فتمتلك أيضًا أغشية جنينية خارجية، كما سنوضح في الفصل المقبل.

غالبًا، لا تضع الثدييات بيوضًا ولكنها تلد صغارها

تتكاثر بعض الثدييات بشكل موسمي، أي تتكاثر مرة واحدة في السنة، في حين لثدييات أخرى دورات تكاثرية أكثر. تدخل إناث الثدييات الأخيرة، بشكل عام في دورات تكاثرية، في حين تبقى القدرات التَّكاثرية للذَّكر ثابتة.

دورات التَّكاثر في الأنثى

تتضمن الدَّورات التَّكاثرية في الأنثى إطلاق بيضة ناضجة من المبيض بعملية تُسمّى الإباضة *Ovulation*. مُعظم إناث الثدييات تكون "في وضع التَّهيُّج الجنسي"، أو مُتقبِّلةً للذُّكور من الناحية الجنسية وقت الإباضة. وتُسمّى الفترة التي تتقبَّل فيها الأنثى الذَّكر جنسيًّا **الشَّبق Estrus**، وتُسمّى دورة التكاثر هذه **دورة الشَّبق Estrus cycle**. تتواصل الدَّورات التَّكاثرية في الأنثى حتى تحمل.

في دورة الشَّبق لمُعظم الثدييات، تُسبِّب تغيُّرات في إفراز الهرمون المُحفِّز لتكوين الحويصلات (FSH) وهرمون مكوِّن الجسم الأصفر (LH) من الفُص الأمامي للغُدَّة النُّخامية، تغيُّرات في تطور خلية البيضة وفي إفراز هرمونات من المبايض (الفصل الـ46). يمتلك الإنسان والقرد **دورات طمثية Menstrual cycles** تُشبه دورة الشَّبق في الثدييات الأخرى في نمط إفراز الهرمونات وفي الإباضة، لكنَّها تختلف عن الثدييات الأخرى التي لها دورات شبقية بأنَّها تنزف عندما تنسلخ بطانة الرَّحم الدَّاخلية، وتُسمّى هذه العملية **الطَّمث Menstruation**، ويُمكن لهذه الثدييات ممارسة الجماع في أي وقت خلال هذه الدَّورة.

تختلف الأرانب والقطط عن مُعظم الثدييات الأخرى بأنَّها تحفيزية الإباضة؛ أي أنها تُنتج البويضات بالتَّحفيز. فبدلًا من أن تقوم بالإباضة بشكل دوري، تُنتج الإناث بويضات مُباشرة بعد الجماع فقط، بغض النَّظر عن نشاطها الجنسيّ. ويعود السبب في ذلك إلى التَّحفيز الانعكاسي لإنتاج الهرمون المكون للجسم الأصفر. ويجعل هذا بدوره الإناث شديدة الخصوبة.

وحيدة المسلك، الجرابيات، والمشيميات

أقل الثدييات تطورًا، أي **وحيدة المسلك Monotremes** (مثل منقار البط)، بَيوضة، مثل الزَّواحف التي تطورت عنها. تحتضن وحيدة المسلك صغارها داخل أعشاش (الشكل 52-9أ) أو داخل أكياس جرابية خاصة، ولكن الصِّغار التي تفقس تحصل على الحليب من غدد حليبية، وذلك بمصها لجلد الأم (بسبب عدم وجود حلمات). الثدييات الأخرى جميعها وَلودة، وهي تُقسَّم إلى مجموعتين أصغر بحسب كيفية إرضاعها صغارها.

الجرابيات Marsupials، مجموعة تشمل الأبوسوم والكنغر، تلد أجنة غير مُكتملة النمو. وتُكمل الصِّغار نموها داخل كيس (جراب) من جلد الأم، حيثُ تحصل على غذائها من حلمات الغُدد الحليبية (الشكل 52-9ب).

الثدييات المشيمية Placental mammals (الشكل 52-9جـ) تُبقي أطفالها داخل رحمها مدة طويلة من الزَّمن من أجل تطورها. تتغذى الأجنة عن طريق تركيب يُدعى المشيمة، التي تشتق من غشاء الكوريون وبطانة رحم الأم. وبسبب القُرب الشديد لأوعية دم الجنين وأوعية دم الأم في المشيمة، فإنَّ الجنين يحصل على غذائه عن طريق انتشار الغذاء من دم الأم إلى دمه. وستُناقش وظيفة المشيمة بالتَّفصيل في الفصل الـ53.

يحدث الإخصاب خارجيًّا في مُعظم الأسماك والبرمائيات، وداخليًّا في مُعظم الفقريات الأخرى. مُعظم الزَّواحف والطيور جميعها بَيوضة، حيثُ تضع البيوض الرهلية المحمية عن طريق الأغشية المُقاومة للجفاف. تُعدّ الطيور من ذوات الدَّم الحار، ولهذا يجب أن تُحافظ على بيوضها دافئة عن طريق الحضن. الغالبية العُظمى من الثدييات وَلودة. قد تتكاثر الثدييات موسميًّا، وتحدث دورة الشَّبق في مُعظم الثدييات، ودورة الطمث في الإنسان والقرود. يحدث الإخصاب فقط في أثناء هذه الدَّورات. تختلف وحيدة المسلك والجرابيات، والمشيميات في تفاصيل أماكن تطور الجنين.

أ.

ب.

جـ.

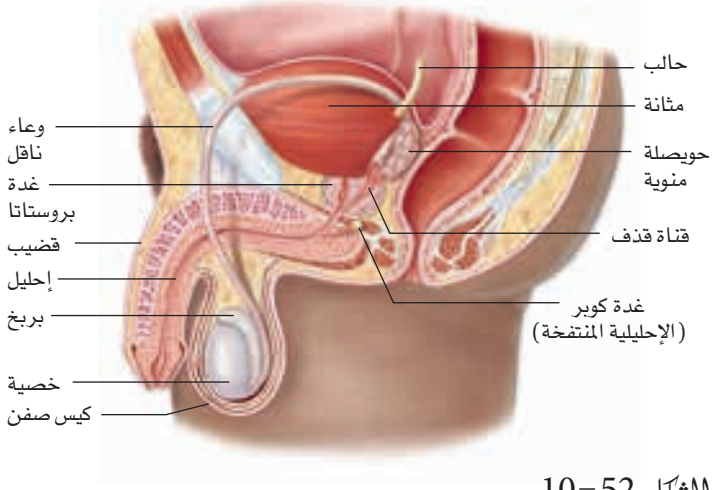
الشكل 52-9

التَّكاثر في الثدييات. أ. وحيدة المسلك، مثل منقار البط الموجود في الصورة، يضع بيضه في العش. ب. الكيسيات (الجرابيات)، مثل الكنغر، تلد أجنة صغيرة تُكمل تطورها الجنيني داخل كيس. جـ. في المشيميات، مثل هذه الغزالة، إذ يبقى الصغير داخل رحم الأم إلى فترة أطول من الوقت، ويولد مُتطوِّرًا بشكل أكبر.

3-52 تركيب الجهاز التَّناسلي الذَّكري للإنسان ووظيفته

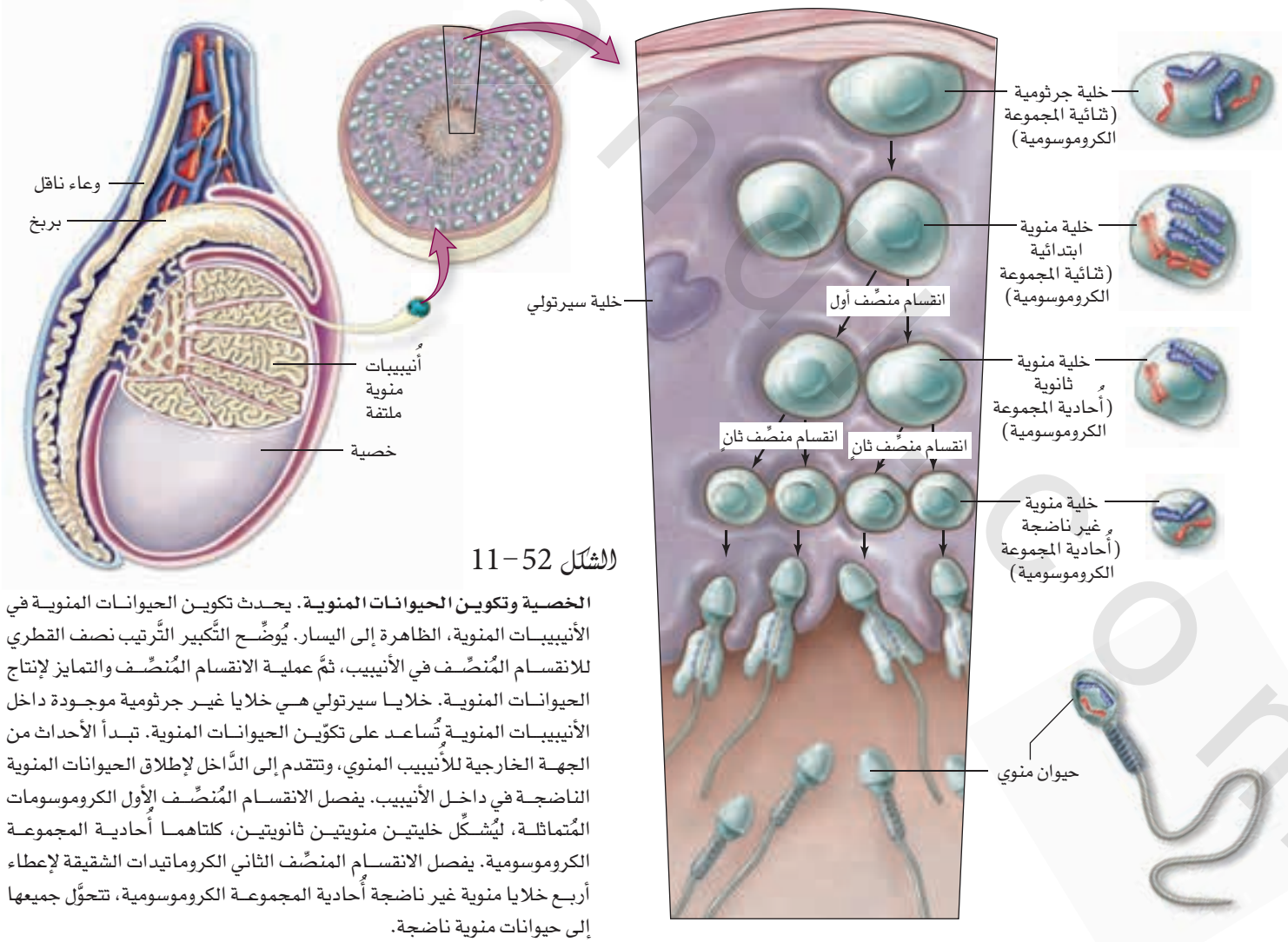
تركيب الجهاز التَّناسلي في ذكر الإنسان، هو التَّركيب نفسه لكل ذكور الثدييات، وهو مُوضَّح في (الشكل 52-10). عند تكوُّن الخصيتين في جنين الإنسان، فإنَّها تُطوِّر **الأنيبيبات المنوية Seminiferous tubules**، وهي أماكن تصنيع الحيوانات المنوية، إذ يبدأ تكوين هذه الأنيبيبات بعد نحو 43 – 50 يومًا من الحمل. وبعد 9 – 10 أسابيع، تبدأ **خلايا لايدج Leydig cells** التي تقع في النَّسيج البيني حول الأنيبيبات المنوية بإفراز هرمون التستوسيترون (وهو أهم هرمون جنسي ذكري). يُحوِّل إفراز التستوسيترون خلال تكوين الجنين التَّراكيب غير المُتمايزة إلى الأعضاء التَّناسلية الذَّكرية الخارجية، القضيب *Penis* وكيس الصفن *Scrotum*، والأخير هو كيس يحوي بداخله الخصيتين. بغياب هرمون التستوسيترون، تتحوَّل هذه التَّراكيب إلى أعضاء تناسلية أنثوية خارجية. إن هرمون التستوسيترون مسؤول عن إظهار الصفات الذَّكرية الجنسية الثانويّة، مثل نمو اللّحية، وخشونة الصوت، ونمو شعر الجسم.

تكون كل خصية، عند الإنسان البالغ، مُكوَّنة أساسًا من أنيبيبات منوية شديدة الالتواء (الشكل 52-11، يسار). ومع أن الخصيتين تتكوَّنان داخل التَّجويف البطني، إلا أنَّهما تنزلان قبل مدة قصيرة من الولادة من خلال قناة تُدعى القناة الأربية إلى داخل الصفن، الذي يُعلِّقها خارج البطن. يُحافظ الصفن على



الشكل 52-10

تركيب الجهاز التَّناسلي الذكري في الإنسان. القضيب وكيس الصفن هما عضوا التناسل الخارجيان، الخصيتان هما الغُدد التَّناسلية، والأعضاء الأخرى هي أعضاء جنسية مُساعدة، تُساعد على إنتاج المني وقذفه.



الشكل 52-11

الخصية وتكوين الحيوانات المنوية. يحدث تكوين الحيوانات المنوية في الأنيبيبات المنوية، الظاهرة إلى اليسار. يُوضِّح التَّكبير التَّرتيب نصف القطري للانقسام المُنصِّف في الأنيبيب، ثمَّ عملية الانقسام المُنصِّف والتمايز لإنتاج الحيوانات المنوية. خلايا سيرتولي هي خلايا غير جرثومية موجودة داخل الأنيبيبات المنوية تُساعد على تكوّين الحيوانات المنوية. تبدأ الأحداث من الجهة الخارجية للأُنيبيب المنوي، وتتقدم إلى الدَّاخل لإطلاق الحيوانات المنوية الناضجة في داخل الأنيبيب. يفصل الانقسام المُنصِّف الأول الكروموسومات المُتماثلة، ليُشكِّل خليتين منويتين ثانويتين، كلتاهما أُحادية المجموعة الكروموسومية. يفصل الانقسام المنصِّف الثاني الكروماتيدات الشقيقة لإعطاء أربع خلايا منوية غير ناضجة أُحادية المجموعة الكروموسومية، تتحوَّل جميعها إلى حيوانات منوية ناضجة.

الحيوانات المنوية بدرجة حرارة 34° س، وهي أقل من درجة حرارة الجسم الطبيعية (37° س). تُسهم درجة الحرارة المُنخفضة هذه بشكل ضروري في التطوُّر الطبيعي للحيوانات المنوية في الإنسان.

تنتُج الحيوانات المنوية بالملايين

جدار الأنيبيبات المنوية مُكوَّن من خلايا جرثومية *Germ cells* تُدعى الخلايا المنوية الأُمية أو **أمهات المني spermatogonia**، وخلايا داعمة تُدعى **خلايا سيرتولي Sertoli cells**. الخلايا الجرثومية الموجودة على السطح الخارجي للأنيبيبات المنوية هي خلايا ثُنائية المجموعة الكروموسومية، وهي الخلايا الوحيدة التي ستنقسم انقسامًا مُنصِّفًا لإعطاء الجاميتات (انظر الفصل الـ11)، في حين تكون الخلايا الجاميتية المُتطورة الموجودة في تجويف الأنيبيبات أحادية المجموعة الكروموسومية.

الانقسامات الخلوية المُؤدية إلى تكوين حيوانات منوية

تنقسم الخلية المنوية الأمية انقسامًا مُتساويًا لإعطاء خليتين: إحداهما تدخل في الانقسام المُنصِّف لإعطاء أربع خلايا تُصبح كل واحدة منها حيوانًا منويًّا، أما الخلية المُتبقية من الانقسام المُتساوي فتبقى خلية منوية أمية. بهذه الطريقة، لا تنفد الخلايا المنوية الأمية في الذَّكر. وهكذا ينتُج ما معدله 100 – 200 مليون حيوان منوي كل يوم في الذُّكور البالغة، ويُمكن أن يستمر الإنسان في إنتاج الحيوانات المنوية طوال فترة حياته.

تُدعى الخلايا المنوية التي تبدأ الانقسام المُنصِّف **الخلايا المنوية الابتدائية Primary spermatocyte**. تحتوي هذه الخلايا في الإنسان على 23 زوجًا من الكروموسومات المُتماثلة (المجموع 46 كروموسومًا)، كل كروموسوم تم نسخه، وأصبح مكوّنًا من كروماتيدين. في الانقسام المُنصِّف الأول، تنفصل الكروموسومات المُتماثلة، فتنتج خليتان تحملان نصف العدد الأصلي من الكروموسومات، وتُسمّيان الخلايا **المنوية الثانوية secondary spermatocytes**. وعلى الرغم من ذلك، ما زالت الكروموسومات يتكوَّن كل منها من كروماتيدين.

تبدأ الخلايا المنوية الثانوية بالانقسام المُنصِّف الثاني، حيث تنفصل الكروماتيدات، وينتُج عن ذلك خلايا أحادية المجموعة الكروموسومية، تُسمّى خلايا منوية **غير ناضجة Spermatids**. لهذا، يتمُّ إنتاج أربع خلايا منوية غير ناضجة من كل خلية منوية ابتدائية (الشكل 52-11، اليمين). تُكوِّن هذه الخلايا السابقة كلها النَّسيجَ الطلائيَّ المولد للأنيبيبات المنوية؛ لأنَّه "يولِّد" الجاميتات.

الأنسجة الدَّاعمة

إضافة إلى النَّسيج الطلائي المولِّد، يحتوي جدار الأنيبيب المنوي على خلايا أخرى مثل خلايا سيرتولي التي ذُكرت سابقًا. تحتضن هذه الخلايا الحيوانات المنوية المُتطورة، وتُغذيها، وتُفرز مواد ضرورية لتكوين الحيوانات المنوية. كذلك تُساعد على تحويل الخلايا المنوية غير النَّاضجة إلى **حيوانات منوية ناضجة (النطف sperm) Spermatozoa** عن طريق ابتلاع السيتوبلازم الزائد فيها.

تركيب الحيوان المنوي

الحيوان المنوي خلية بسيطة، تتكون من رأس، وجسم، وسوط (أو ذيل) (الشكل 52-12). يُحيط الرَّأس بنواة مضغوطة، وهو مُغطى بحويصلة تُسمى **الجسم القمي Acrosome**، مُشتق من أجسام جولجي. يحتوي الجسم القمي أنزيمات تُساعد على اختراق الحيوان المنوي للغُلُف المُحيطة بالبيضة. الجسم والذَّيل يُزوِّدان الحيوان المنوي بقوة دافعة: داخل الذيل يُوجد سوط، وداخل الجسم يُوجد مُريكز، يعمل بوصفه جسمًا قاعديًّا للسوط، وتوجد ميتوكندريا أيضًا، تولد الطاقة اللازمة لحركة السوط.

تُساعد الأعضاء الذَّكرية الجنسية المُلحقة على إيصال الحيوان المنوي

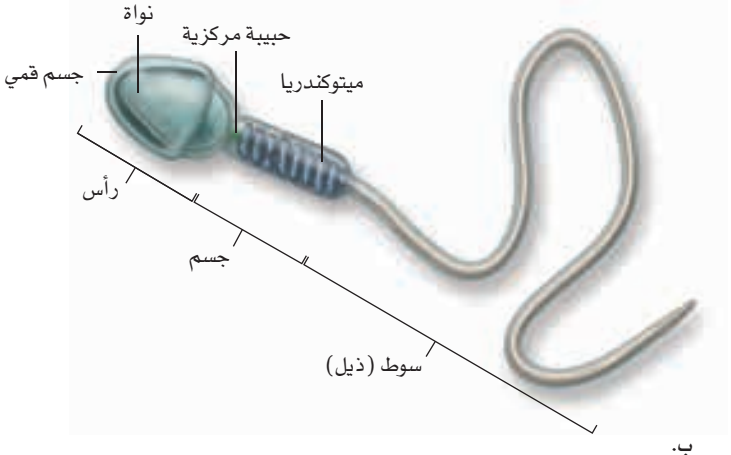
تدخل الحيوانات المنوية بعد إنتاجها في الأنيبيبات المنوية، في أنبوب طويل مُلتف يُدعى **البربخ Epididymis**. ويجب أن تبقى الحيوانات المنوية هناك 18 ساعة قبل أن تُصبح مُتحرِّكة. تنتقل الحيوانات المنوية من البربخ إلى أنبوب طويل آخر يُدعى **الوعاء النَّاقل Vas deferens**، الذي يعبر إلى تجويف البطن عن طريق القناة الأربية.

إنتاج السائل المنوي

السائل المنوي خليط من سوائل وحيوانات منوية. يرتبط الوعاء النَّاقل من كل خصية مع واحدة من القنوات الخارجة من زوج من الغُدد تُدعى **الحويصلات المنوية Seminal vesicles** (انظر الشكل 52-10)، التي تُنتج سائلًا غنيًّا بالفركتوز، ويُشكِّل 60% من حجم السائل المنوي. من هذه النقطة، يستمر الوعاء الناقل بوصفه قناة قذف، ثم يدخل غدة البروستاتا عند قاعدة المثانة البولية.

في الإنسان، تكون **غدة البروستاتا Prostate gland** في حجم كرة الغولف، وهي ذات طبيعة إسفنجية، وهي تُسهم بأكثر من 30% من حجم السائل المنوي. في

أ.

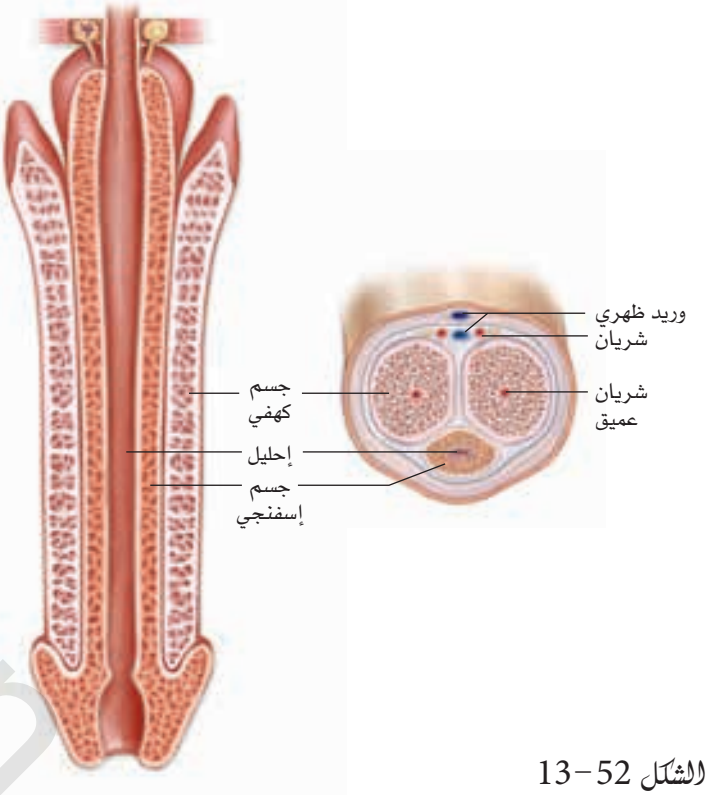


ب.

الشكل 52-12

الحيوانات المنوية في الإنسان. أ. صورة بالمجهر الإلكتروني الماسح لُوِّنت فيها الحيوانات المنوية باللَّون الأصفر. **ب.** رسم توضيحي للمُكوِّنات الرَّئيسة للحيوان المنوي.

غدة البروستاتا، تلتحم قناة القذف مع الإحليل القادم من المثانة البولية. ويعمل الإحليل على حمل السائل المنوي إلى خارج الجسم عبر نهاية القضيب. ويضيف زوج من الغدد في حجم حبة الحمَّص، هما **غدتا كوبر** (الغدد الإحليلية المنتفخة) **Bulbourethral glands**، 10% من الإفرازات إلى السائل المنوي، وتفرزان أيضًا سوائل تُبطِّن الإحليل، وتُرطِّب مقدمة القضيب، قبل الجماع.



الشكل 52-13

مقطع عرضي (اليمين) ومقطع طولي (اليسار) للقضيب. خلال الانتصاب، تمتلئ أنسجة الجسم الكهفي بالدَّم لزيادة حجم القضيب. الجسم الإسفنجي يمنع انضغاط الإحليل في أثناء الانتصاب.

تركيب القضيب والانتصاب

إضافة إلى الإحليل، يحتوي القضيب على عمودين من الأنسجة الانتصابية: العمود الأول يُدعى الجسم الكهفي، يقع على الجهة الظهرية، في حين يُدعى العمود الثاني، الجسم الإسفنجي، الذي يقع على الجانب البطني (الشكل 52-13). يحدث انتصاب القضيب بفعل خلايا عصبية موجودة في الجملة نظير الودية العائدة للجهاز العصبي الذَّاتي. تُطلق هذه الخلايا العصبية أكسيد النتريك (NO)، الذي يُسبِّب توسُّع شرايين القضيب. ينتفخ النسيج الانتصابي نتيجة امتلائه بالدَّم. هذا الضَّغط المُتزايد في النَّسيج الانتصابي يضغط على الأوردة، لهذا يندفع الدَّم إلى القضيب، ولكنه لا يستطيع الرُّجوع.

تمتلك بعض الثدييات، مثل الفظ، عظمة في القضيب تسهم في صلابة القضيب عند الانتصاب، في حين لا يملك الإنسان ذلك.

القذف *Ejaculation*

يحدث **القذف Ejaculation** نتيجة لاستمرار الانتصاب والتَّهيُّج، ويقذف القضيب من 2– 5 مللترات من السائل المنوي المحتوي على نحو 300 مليون حيوان منوي. يحتاج الإخصاب النَّاجح إلى عدد كبير من الحيوانات المنوية؛ لأنَّ الصعوبات التي يُواجهها الحيوان المنوي للوصول إلى البيضة كبيرة جدًا، ويجب أن يتلامس الجسم القمي لأكثر من حيوان منوي مع البويضة؛ لكي ينجح واحد منها في النَّفاذ إلى الدَّاخل (سوف يُناقش الإخصاب في الفصل الـ53). الذُّكور الذين يقذفون أقل من 20 مليون حيوان منوي يعدّون عقماء. وعلى الرَّغم من عددها العالي، إلا أنَّ الحيوانات المنوية لا تُشكِّل إلا 1% من السائل المنوي فقط.

تُنظِّم الهرمونات الوظيفة التَّناسلية في الذَّكر

كما رأيت في (الفصل الـ46)، يُفرز الفصُّ الأمامي للغُدّة النُّخامية نوعين من الهرمونات المُحفِّزة للغدد التَّناسلية: الهرمون المُحفِّز للحويصلات (FSH) ومكوِّن الجسم الأصفر (LH). وعلى الرَّغم من تسمية هذه الهرمونات بحسب عملها في الأُنثى، فهي أيضًا ضرورية لتنظيم الوظائف الجنسية الذَّكرية (الجدول 52-1). في الذَّكر، يُحفِّز الهرمون المُحفِّز للحويصلات خلايا سيرتولي التي تُسهِّل بدورها تكوين الحيوانات المنوية، أما مكوِّن الجسم الأصفر فيُنشِّط خلايا ليدج لإفراز هرمون التستوستيرون.

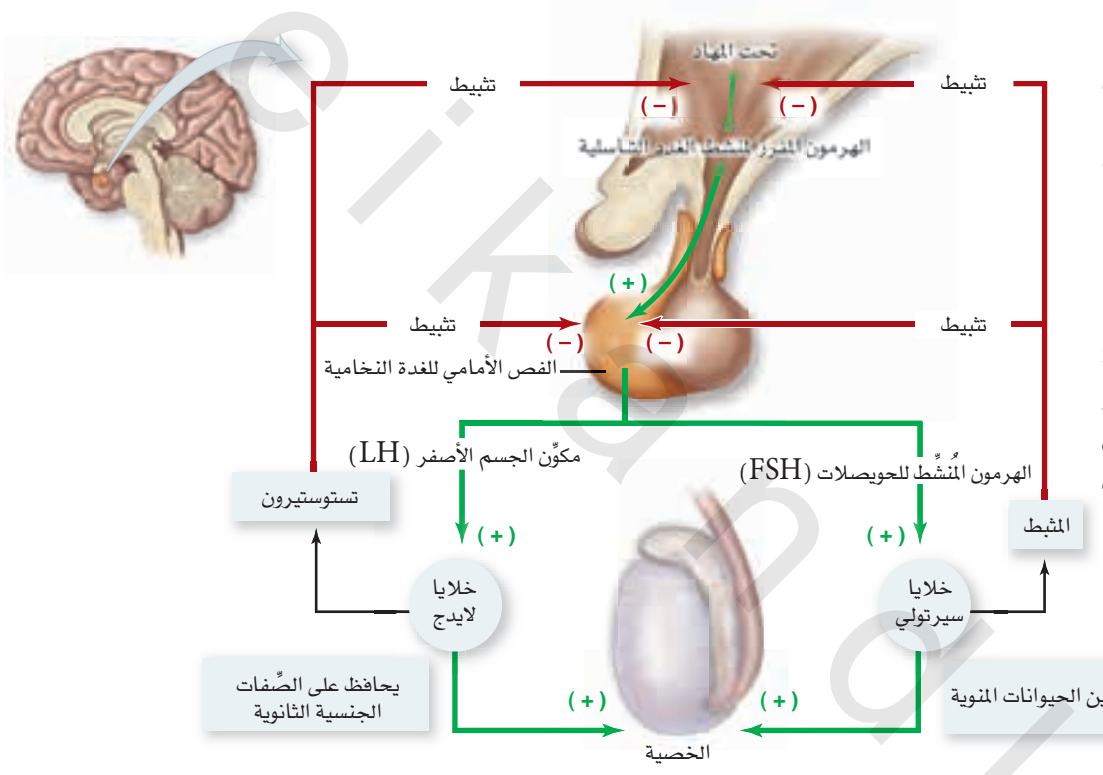
الجدول 52-1	الهرمونات التَّكاثرية في الثدييات
الذَّكر	
الهرمون المُنشِّط للحويصلات	يُحفِّز تكوين الحيوانات المنوية عبر خلايا سيرتولي.
الهرمون مكون الجسم الأصفر	يُحفِّز إنتاج هرمون التستوستيرون عبر خلايا لايدج.
تستوستيرون	يُحفِّز تطور الصِّفات الجنسية الذَّكرية الثانوية وظهورها، والأعضاء الجنسية المُلحقة، وتكوين الحيوانات المنوية.
الأنثى	
الهرمون المُنشِّط للحويصلات	يُحفِّز تكوين الحويصلات المبيضية وإفراز هرمون إسترادايول.
الهرمون مُكون الجسم الأصفر	تحفيز الإباضة، وتحويل الحويصلة المبيضية إلى الجسم الأصفر، وإفراز إسترادايول وبروجستيرون من الجسم الأصفر.
إسترادايول (إستروجين)	يُحفِّز تطور الصِّفات الجنسية الثانوية في الأنثى وظهورها؛ التَّحفيز الشَّهري للرَّحم من أجل الحمل.
بروجستيرون	إكمال تحضير الرَّحم للحمل؛ يُساعد في الحفاظ على الصِّفات الجنسية الثانوية للأنثى.
أُكسيتوسين	يُحفِّز انقباض الرَّحم وخروج الحليب.
برولاكتين	يُحفِّز إنتاج الحليب.

يُطبق مبدأ التَّغذية الرَّاجعة المُثبِّطة للتَّحكم في إفراز الهرمون المُحفِّز للحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر (الشكل 52-14). إذ يُحفِّز هرمونٌ من تحت المهاد يُدعى مُفرِز منشط الغدد التناسلية GnRH الفص الأمامي للغُدّة النُّخامية لتطلق الهرمون المُحفِّز للحويصلات ومكون الجسم الأصفر. يُحفز الهرمون المُحفِّز للحويصلات خلايا سيرتولي على إنتاج هرمون بروتيني يُدعى المثبط Inhibin، يقوم بتثبيط إفراز المُحفِّز للحويصلات بشكل خاص. وبشكل مُشابه، فإنَّ هرمون مكون الجسم الأصفر يُحفِّز إنتاج التستوستيرون، الذي يُثبِّط بدوره إنتاج هرمون مكون الجسم الأصفر عن طريق التَّغذية الرَّاجعة المُثبِّطة، بشكل مُباشر على الفص الأمامي للغدة النخامية، أو بشكل غير مُباشر بتقليل إنتاج مُفرِز منشط الغدد التناسلية من تحت المهاد.

أهمية التَّغذية الرَّاجعة المُثبِّطة يُمكن توضيحها عند إزالة الخصيتين؛ فبغياب هرموني تستوستيرون والمثبط، يزيد إفراز المُحفِّز للحويصلات ومكون الجسم الأصفر من الغدة النُّخامية كثيرًا.

يُنتج الذَّكر البالغ حيوانات منوية بشكل مُستمر عن طريق الانقسام غير المُنصّف للخلايا المولدة المُبطّنة للأنيبيبات المنوية المُلتفة. يتكوَّن السائل المنوي من الحيوانات المنوية التي تنتُجها الخصية والسائل القادم من الحويصلات المنوية وغدَّة البروستاتا. يتحكَّم الهرمون المُحفِّز لتكوين الحويصلات وهرمون مكون الجسم الأصفر المفرزين من الفصّ الأمامي للغُدّة النُّخامية في إنتاج الحيوانات المنوية وإفراز تستوستيرون من الخصيتين.

الشكل 52-14



التَّفاعلات الهرمونية بين الخصيتين والفص الأمامي للغدَّة النُّخامية. يُفرز تحت المهاد الهرمون المفرز لمنشط الغدد التناسلية الذي يُحفِّز الفصّ الأمامي للغُدَّة النُّخامية على إنتاج هرموني مكوِّن الجسم الأصفر والهرمون المُنشِّط للحويصلات. يُحفِّز مكوِّن الجسم الأصفر خلايا لايدج لإنتاج هرمون تستوستيرون، الذي يشترك في تطوير الصِّفات الجنسية الثانوية، ويُحفِّز تكوين الحيوانات المنوية. يُحفِّز الهرمون المُنشِّط للحويصلات خلايا سيرتولي الموجودة في الأنيبيبات المنوية؛ لتسهيل تكوين الحيوانات المنوية. يُحفِّز الهرمون المُنشِّط للحويصلات كذلك خلايا سيرتولي لإفراز الهرمون المثبط. التستوستيرون والمثبط يُؤثِّران سلبيًّا عن طريق التَّغذية الرَّاجعة السالبة في إفراز هرموني مكوِّن الجسم الأصفر والمُنشِّط للحويصلات، على التَّوالي.

4-52 تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي للإنسان ووظيفته

تراكيب الجهاز التَّناسلي الأنثوي مُوضَّحة في (الشكل 52-15). على عكس الخصيتين، تتكوَّن المبايض بشكل أبطأ قليلًا. فبغياب التستوستيرون، يُكوِّن جنين الأنثى **البَظر Clitoris والشَّفرتين الكبيرتين Labia majora** من التَّراكيب الجنينية نفسها التي تُنتج القضيب والصفن في الذَّكر. لذلك، يُمكن القول: إن البظر والقضيب، والشفرتين والصفن، تراكيب مُتماثلة. والبَظر، مثل القضيب، يحتوي الجسم الكهفي، ولذلك يُمكن أن ينتصب.

تحتوي المبايض تراكيب مجهرية تُسمّى **حويصلات مبيضية Ovarian follicles**، وتحتوي كل واحدة منها على **خلية بيضة ابتدائية Primary oocyte** وخلايا أصغر تُدعى **الخلايا الحبيبية Granulosa cells**.

عند البلوغ، تبدأ هذه الخلايا الحبيبية في إفراز الهرمون الجنسي الرَّئيس، إستراديول (يُدعى أيضًا إستروجين)، الذي يُحفِّز البدء بالدَّورة الشهرية *Menarche* (دورة الطمث). يُنشِّط إستراديول ظهور الصِّفات الجنسية الثانوية في الأنثى، التي تشمل نمو الثديين وظهور شعر العانة. إضافة إلى ذلك، يقوم هرمون إستراديول مع هرمون ستيرويدي آخر، يُدعى بروجستيرون، بالإبقاء على الأعضاء الأنثوية المُلحقة، مثل قنوات فالوب، والرَّحم، والمهبل.

عادةً، تنتُج بيضة واحدة في كل دورة شهرية

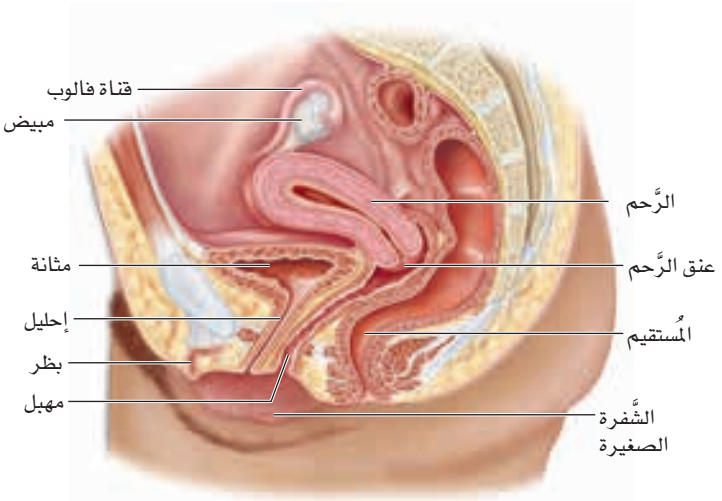
عند الولادة، تحتوي مبايض الأنثى نحو مليون حويصلة، تحتوي كل منها **بيضة ابتدائية Primary oocyte** تبدأ مُبكرًا في الانقسام المُنصِّف، ولكنها تتوقف عند الطور التمهيدي من الانقسام المُنصِّف الأول. وتنشط بعض الحويصلات المُحتوية على البيضة الابتدائية لتتطور خلال كلّ دورة شهرية. عند الإنسان، تستمر الدَّورة الشهرية شهرًا واحدًا (أو 28 يومًا تقريبًا في المعدل) ويُمكن

تقسيمها بحسب نشاط المبايض إلى طوري: الحويصلة والجسم الأصفر، ويفصل بينهما حدث الإباضة (الشكل 52-16).

الطور الحويصلي

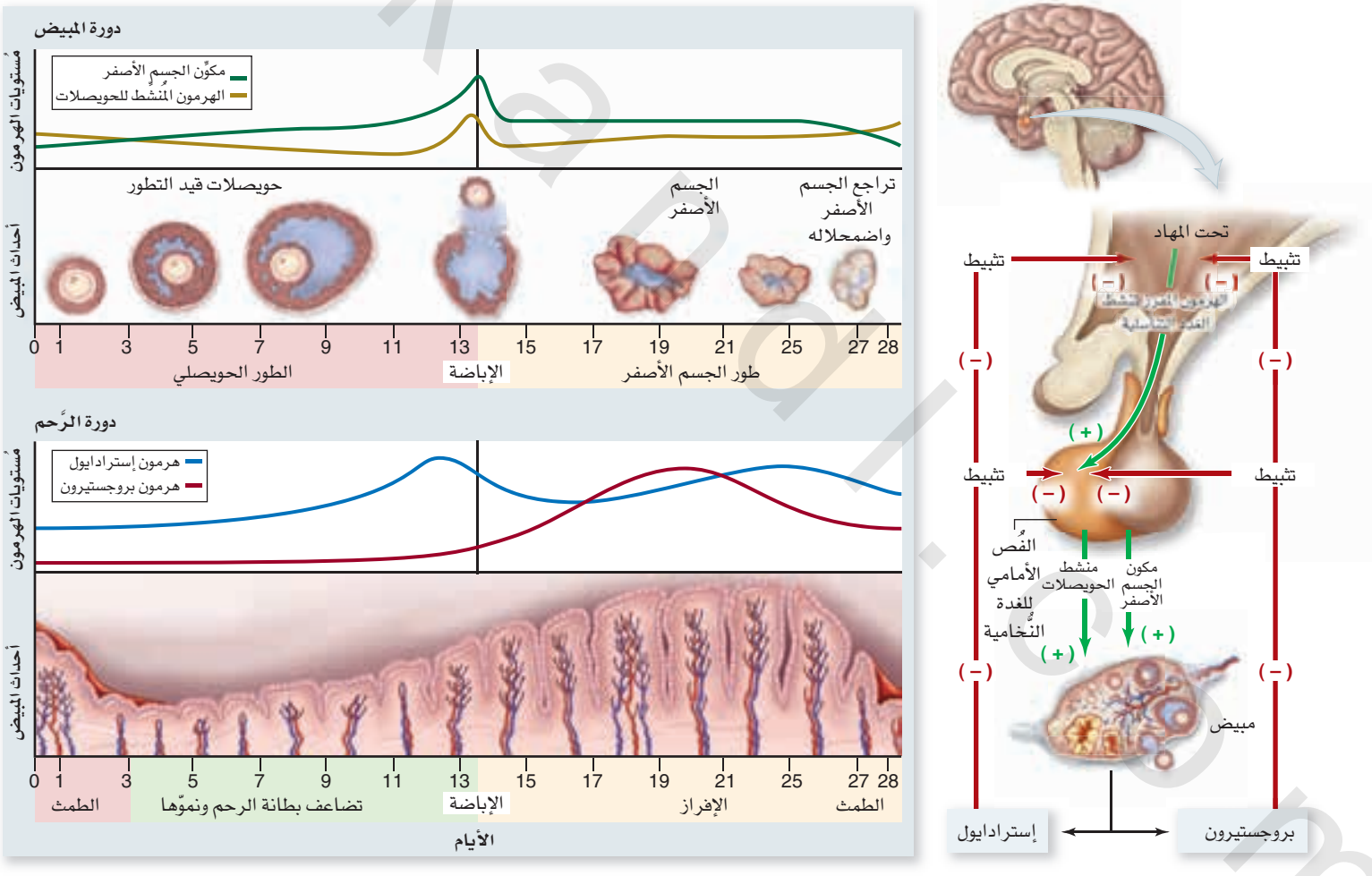
في أثناء **طور الحويصلة Follicular phase**، تُحفَّز حويصلات عدة في المبايض على النُّمو تحت تأثير FSH، لكن حويصلة واحدة تصل إلى حالة النُّضج الكامل، وتدعى **الحويصلة الثالثة Tertiary**، أو **حويصلة جراف Graafian follicle** بحلول موعد الإباضة. تُكوِّن هذه الحويصلة بروزًا ذا جدار رقيق على سطح المبيض. يُبطَّن الرَّحم بغشاء طلائي عمادي بسيط يُسمّى بطانة الرَّحم، وخلال طور الحويصلة، يُسبِّب هرمون إستراديول نمو البطانة. ولهذا تدعى هذه المرحلة طور **التضاعف والنمو Proliferative phase** لبطانة الرَّحم (الشكل 52-16).

تُكمل خلية البيضة الابتدائية الانقسام المُنصِّف الأول داخل حويصلة جراف في أثناء طور الحويصلة. وبدلًا من إنتاج خليتين ابنتين متساويتي الحجم في هذا الانقسام، فإنَّها تُنتج خلية كبيرة، تُدعى **خلية البيضة الثانوية Secondary oocyte** (الشكل 52-17)، وخلية صغيرة ثانية، تُسمّى **الجسم القطبي Polar body**.



الشكل 52-15

تركيب الجهاز التَّناسلي الأنثوي في الإنسان. المبايض هي الغُدد التَّناسلية، وتستقبل قناة فالوب البويضات بعد الإباضة، والرَّحم مكان تطور الجنين إذا تمَّ تخصيب البيضة.



الشكل 52-16

دورة الطمث في الأنثى. إلى اليسار: مستويات الهرمونات في أثناء الدَّورة تتوافق مع الإباضة وتكوين بطانة الرَّحم. يُحفَّز نمو بطانة الرَّحم وزيادة سمكها عن طريق هرمون إستراديول خلال طور تكوين بطانة الرَّحم ونموّها. إستراديول وبروجستيرون يُحافظان على بطانة الرَّحم، ويُنظِّمانها خلال الطور الإفرازي. يسبب نقص مستوى هذين الهرمونين الطمث. إلى اليمين: يُنظَّم إنتاج إستراديول وبروجستيرون من الفص الأمامي للغُدَّة النُّخامية بالتَّغذية الرَّاجعة السالبة.

ولذلك، تحصل خلية البيضة الثانوية على مُعظم السيتوبلازم من خلية البيضة الابتدائية (انقسام سيتوبلازمي غير متساوٍ)، وهذا يزيد من فرصة الجنين المبكر في العيش إذا حدث لها إخصاب. أما الجسم القطبي، من ناحية أخرى، فيتحلَّل.

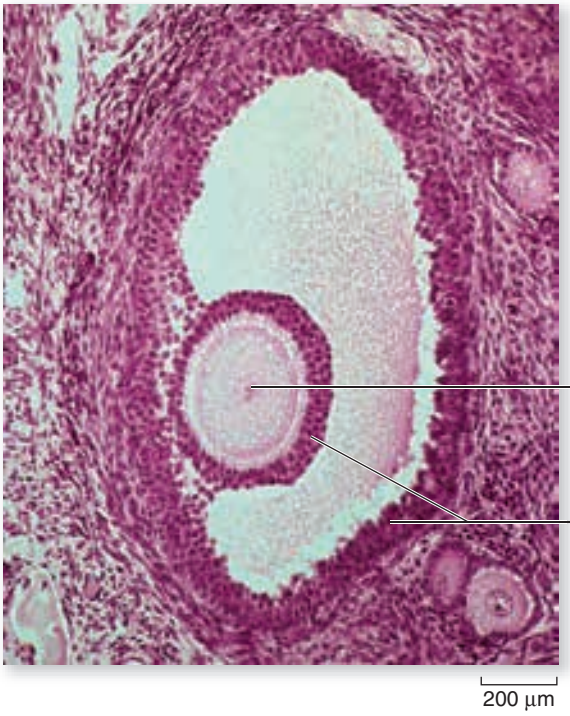
تبدأ خلية البيضة الثانوية في الانقسام المُنصِّف الثاني، ولكنها تتوقف عند الطور الاستوائي الثاني. تخرج خلية البيضة المتوقفة على هذا الوضع من المبيض عند الإباضة، ولا تُكمل الانقسام المُنصِّف الثاني إلا بعد الإخصاب في قناة فالوب.

الإباضة

إنَّ ازدياد مستوى إستراديول في الدَّم خلال الطور الحويصلي يُنشِّط الفص الأمامي للغُدّة النُّخامية لإفراز مكوِّن الجسم الأصفر في منتصف الدَّورة. هذا الإفراز المُفاجئ للهرمون يُسبِّب انفجار حويصلة جراف تامة التّطور عند عملية الإباضة، مُطلقةً بذلك خلية البيضة الثانوية.

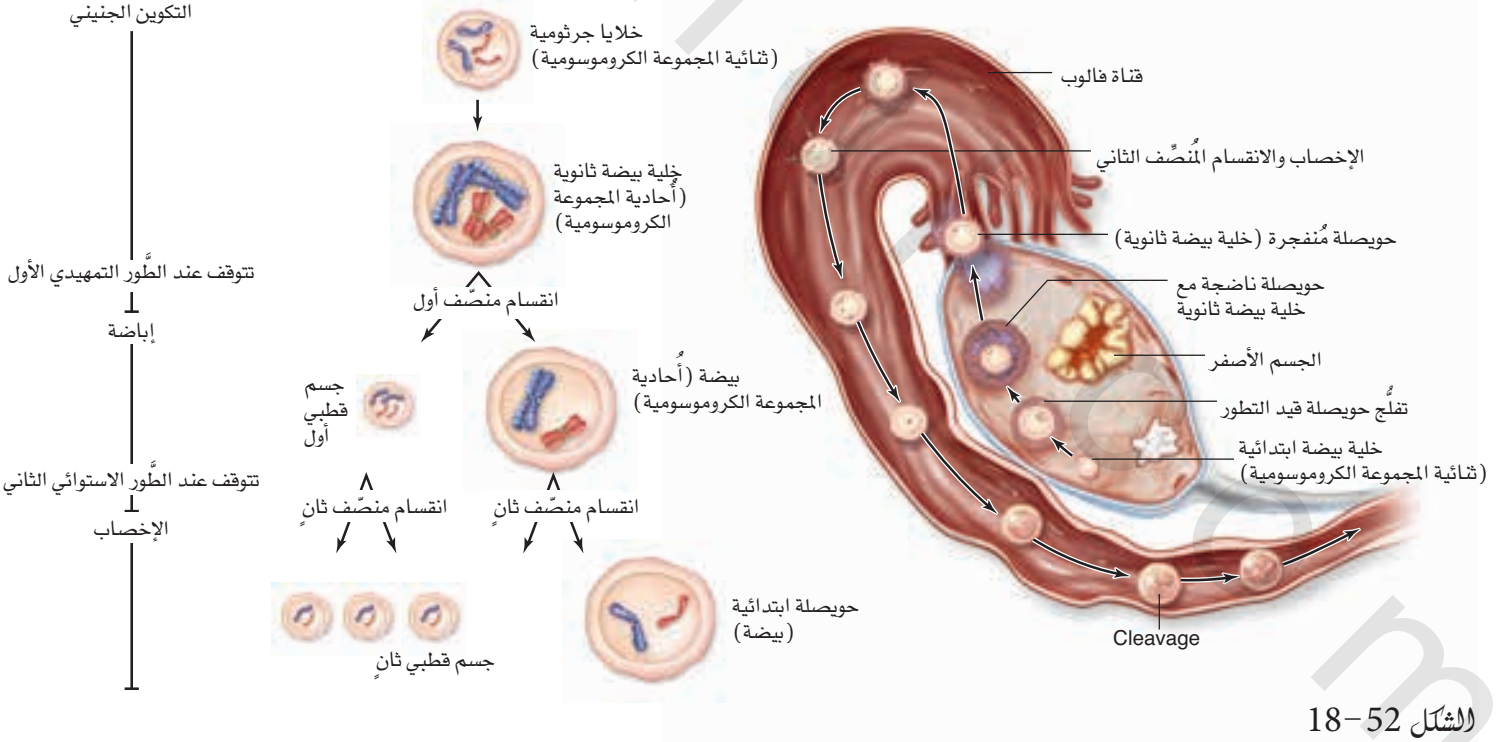
تدخل هذه الخلية المتحررة تجويف البطن بالقرب من الأهداب، أو الزَّوائد الرِّيشية المُحيطة بفتحة قناة فالوب. تسحب الخلايا الطلائية المُهدَّبة المُبطِّنة لقناة فالوب البيضة، وتدفعها عبر القناة إلى الرَّحم.

تتحلَّل البيضة بعد يوم من الإباضة إذا لم يتم تلقيحها. أما إذا لُقِّحت، فإنَّها تُكمل الانقسام المُنصِّف الثاني مدفوعةً بتأثير التلقيح، مُكوِّنة بيضة كاملة النُّضج، وجسمًا قطبيًّا ثانيًا (الشكل 52-18). يُكوِّن التحام نواتي الحيوان المنوي والبيضة الزَّيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية. يحدث الإخصاب عادةً في الثُّلث العلوي لقناة فالوب، ويستغرق الزَّيجوت في الإنسان 3 أيام ليصل إلى الرَّحم، و2–3 أيام أخرى ليصل إلى بطانة الرحم، وينزرع فيها (الشكل 52-19).



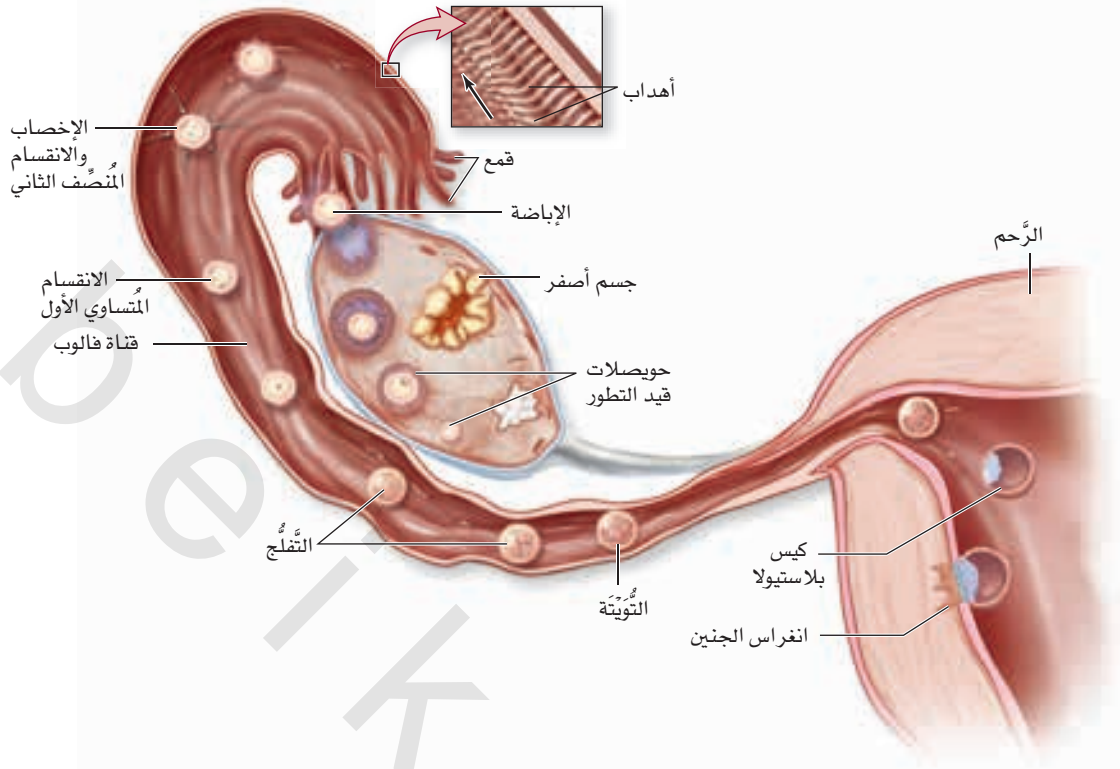
الشكل 52–17

حويصلة جراف ناضجة في مبيض قطة. لاحظ حلقة الخلايا الحبيبية التي تُحيط بخلية البيضة الثانوية. تبقى هذه الحلقة حول خلية البيضة عند الإباضة، وعلى الحيوان المنوي أن يشقّ طريقه عبر الحلقة ليصل إلى الغشاء البلازمي لخلية البيضة الثانوية.



الشكل 52–18

أحداث الانقسام المُنصِّف المصاحبة لتكوين البيضة في الإنسان. خلية البيضة الابتدائية هي ثُنائية المجموعة الكروموسومية. يُنتِج الانقسام المُنصِّف الأول الجسم القطبي وخلية البيضة الثانوية، التي تُطلق في أثناء الإباضة. خلية البيضة الثانوية لا تُكمل الانقسام المُنصِّف الثاني إلاّ بعد الإخصاب؛ وهذا الانقسام يُنتج جسمًا قطبيًّا ثانيًا وبيضة أحادية المجموعة الكروموسومية. يُنتِج اتحاد نواة البيضة أُحادية المجموعة الكروموسومية مع نواة الحيوان المنوي أُحادية المجموعة الكروموسومية الزَّيجوت ثُنائي المجموعة الكروموسومية.



الشكل 52-19

رحلة البيضة. تنتُج خلية البيضة الثانوية داخل حويصلة، وتُطلق عند الإباضة، ثم تنزلق عبر قناة فالوب عن طريق أمواج من الحركة الهدبية في جدران القناة. يُسافر الحيوان المنوي إلى أعلى المهبل، ويخترق خلية البيضة الثانوية، حيثُ تُكمل الخلية الانقسام المُنصِّف الثاني، ويحدث إخصاب البيضة الناتجة في قناة فالوب. ينقسم الزَّيجوت الناتج انقسامات مُتساوية داخل القناة، وعند وصوله الرَّحم، يكون على شكل كيس بلاستيولا. ينغرس الزَّيجوت في جدار الرَّحم، حيثُ يُكمل تطوُّره. (تمَّ تكبير البيضة والمراحل المُختلفة للتَّوضيح).

طور الجسم الأصفر

بعد الإباضة، يُكمل التَّحفيز بهرمون مكوِّن الجسم الأصفر نمو ما تبقى من حويصلة جراف لتشكل تركيبًا يُدعى **الجسم الأصفر Corpus luteum**. لهذا السبب، تُدعى هذه المرحلة **طور الجسم الأصفر Luteal phase**. يُفرز الجسم الأصفر إستراديول، وهرمون ستيرويدي آخر، يُدعى بروجستيرون. تعمل الكميات العالية من الهرمونين في الدَّم بوصفها تغذية راجعة مُثبِّطة سلبية على إنتاج هرموني محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر من الفصّ الأمامي للغُدَّة النُّخامية (الشكل 52-16). التَّأثير التَّثبيطي لهرمون محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر في طور الجسم الأصفر مُعاكس للتَّحفيز الذي يحدثه إستراديول على مكوِّن الجسم الأصفر في منتصف الدَّورة، والذي أدَّى إلى الإباضة. يعمل التأثير التثبيطي لإستراديول وبروجستيرون بعد الإباضة بوصفهما مانع حمل طبيعيًّا، إذ يمنعان تطور المزيد من الحويصلات وعملية الإباضة المُستمرة.

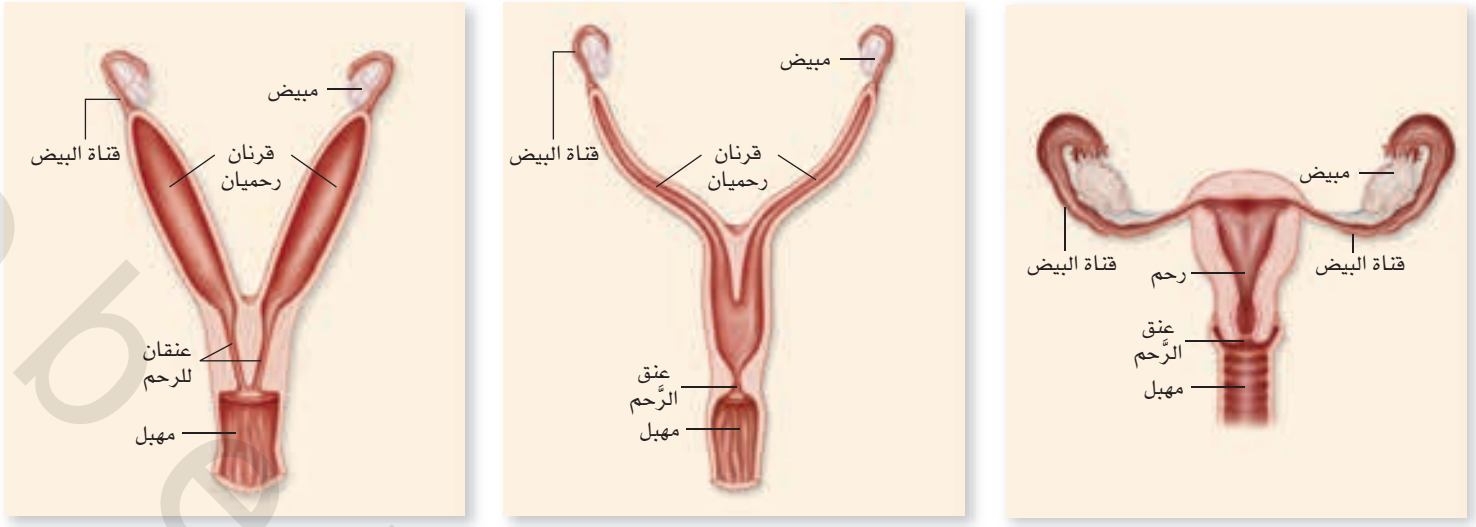
خلال طور الجسم الأصفر، يؤدي خليط إستراديول وبروجستيرون إلى جعل بطانة الرَّحم وعائية، وغُدِّية، وغنية بحبيبات الجلايكوجين. وبسبب المظهر والوظيفة الغُدِّية لبطانة الرَّحم، فإنَّ هذا الجزء من الدَّورة يُسمّى **الطور الإفرازي Secretory phase** لبطانة الرَّحم. وهذه التَّغيرات تُحضِّر الرَّحم لانغراس الجنين.

عند عدم حصول الإخصاب، يتحلَّل الجسم الأصفر بسبب انخفاض مستويات هرموني محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر، عند قرب نهاية طور الجسم الأصفر. يعمل إستراديول وبروجستيرون، الناتجان عن الجسم الأصفر، على تثبيط إفراز مكوِّن الجسم الأصفر، اللازم لبقائه. يُؤدي اختفاء الجسم الأصفر إلى انخفاض في مستويات إستراديول وبروجستيرون في الدم بنهاية طور الجسم الأصفر، ما يؤدي إلى انسلاخ بطانة الرَّحم بعملية يُرافقها نزيف. يشكل هذا ما يُعرف بالطَّمث، والجزء من الدورة الذي يقع فيه الطَّمث (النَّزيف) يُسمَّى **طور الطَّمث Menstrual phase** لبطانة الرحم.

إذا أُخصبت البيضة الخارجة من المبيض، فإنَّ عملية انحلال الجسم الأصفر والطمث الناتج عن ذلك لا يحدثان بسبب وجود الجنين الجديد. يحدث هذا بسبب إفراز الهرمون المُنشِّط للغدد التناسلية **الكوريوني البَشَري human (hCG) chorionic gonadotropin**، وهو هرمون شبيه بمكوِّن الجسم الأصفر ينتُج من الغشاء الكوريوني للجنين. بالمحافظة على وجود الجسم الأصفر، فإنَّ هرمون hCG يُحافظ على تركيز عالٍ من هرموني إستراديول وبروجستيرون اللّذين يمنعان الطَّمث، الذي ينهي الحمل. ولأنَّ هرمون hCG يأتي من الغشاء الكوريوني للجنيني، وليس من الأم، فإنه الهرمون الذي يتمُّ اختبار وجوده في فحص الحمل.

الثدييات ذات دورة الشَّبق

الطَّمث غير موجود في هذه الثدييات. وعلى الرغم من أنَّها تُكوِّن خلايا مُنسلخة بشكل دوري من بطانة الرَّحم، فإنها لا تنزف في هذه العملية. تقسم الدورة إلى أربع مراحل: قبل الشَّبق، والشبق، وبعد الشَّبق، وانتهاء الشبق، وهذه المراحل تُقابل مراحل نمو بطانة الرَّحم، ومُنتصف الدَّورة، والإفراز، والطَّمث التي تحدث في دورة الطَّمث.



جـ. ب. أ.

الشكل 52–20

مُقارنة بين الأرحام في الثدييات. أ. الإنسان والرئيسيات الأخرى؛ ب. القطط والكلاب والأبقار؛ جـ. الجرذان والفئران والأرانب.

تستقبل الأعضاء الجنسية الأنثوية المُلحقة الحيوانات المنوية وتُوفر الغذاء والحماية للجنين

تنقل **قنوات فالوب Fallopian tubes** (تُسمَّى أيضًا قنوات الرَّحم أو قنوات البيض) البويضات من المبايض إلى الرَّحم. **الرَّحم Uterus** في الإنسان عضو عضلي يُشبه شكل ثمرة الإجاص المقلوبة، وهو يضيق لإعطاء **عنق الرَّحم Cervix**، الذي يقود إلى **المَهْبِل Vagina** (الشكل 52–22 أ).

يُغطّى مدخل المَهْبِل بغشاء يُسمّى غشاء البكارة *Hymen*. وهذا الغشاء يُمزَّق عند أول لقاء جنسي، ما يجعل هذا أول لقاء جنسي مؤلمًا.

خلال الإثارة الجنسية، تمتلئ الشفرتان الصغيرتان، والبَظر، والمَهْبِل كلها بالدَّم، مثل عملية الانتصاب عند الذَّكر. يحتوي البظر على نهايات عصبيه بكميات كبيرة، ولذلك فهو أكثر جزء حساس، وهو الأكثر إستجابة للتَّهيُّج الجنسي. خلال التَّهيج الجنسي، تُفرز غُدد تقع بجانب فتحة المَهْبِل تُسمّى غدد بارثولين، سائلاً يُرطِّب، ويُسهِّل عملية دخول القضيب. القذف من الذَّكر يُدخل الحيوانات المنوية التي تسبح بعيدًا عن المهبل لتصل إلى قناة فالوب لتلتقي مع خلية البيضة الثانوية ليتمَّ الإخصاب.

تمتلك بعض الثدييات الأخرى غير الرَّئيسيات أجهزة تكاثرية أنثوية أكثر تعقيدًا، حيث ينقسم جزء من الرَّحم ليُشكِّل "قرونًا" رحمية، كل منها يصل إلى قناة بيض (الشكل 52–20 ب، جـ). القطط، والكلاب، والأبقار، مثلًا، لها عنق رحمي واحد، وقرنان رحميان يفصلهما جدار. الجرابيّات، مثل الأبوسوم، فيها انفصال أكبر، لها قرنان رحميان مُنفصلان، بعنقين رحميين، ومهبلين. تمتلك ذكور الحيوانات الجرابية قضيبًا على شكل شوكة يُمكن له أن يدخل كلا المهبلين في الوقت نفسه.

خلال كل دورة شهرية، تتكوَّن حويصلات مبيضية عدَّة تحت تأثير تحفيز هرمون محفِّز تكوين الحويصلات، متوجةً هذا بإباضة حويصلة واحدة تحت تأثير مكوّن الجسم الأصفر. خلال طوري الحويصلة والجسم الأصفر، تُنشِّط هرمونات تفرزها المبايض تكوُّن بطانة الرَّحم، حيث يتمكَّن الجنين من الانغراس إذا حدث الإخصاب. تنطلق خلية البيضة الثانوية من المبيض عند الإباضة، وتُكمل الانقسام الثاني فقط إذا تمَّ إخصابها.

5-52 موانع الحمل وعلاج العُقم

في مُعظم الفقريات، يرتبط الجماع بالتَّكاثر فقط. الرُّدود الانعكاسية التي تحدث في الأنثى تُحدِّد التقبُّل الجنسي في فترات الدَّورة الجنسية، عندما تكون خصبة. في الإنسان وأنواع قليلة من القردة، تستطيع الأنثى تقبل الجنس في أي وقت من الدورة الجنسية، هذه القابلية المطولة لها وظيفة مهمة ثانية؛ إنها تقوّي الارتباط والعلاقة العاطفية بين الفردين.

الجماع جزء مُهم من حياة الإنسان العاطفية، ومع هذا ليس كل الأزواج لديهم الرغبة في الإنجاب في كل عملية جماع. خلال التاريخ، حاولت الشعوب والحضارات التَّحكم في التكاثر دون منع اللقاء الجنسي. وتُسمّى عمليات منع الحمل **تنظيم الحمل Birth control**. من ناحية فسيولوجية، لا يبدأ الحمل بعد الإخصاب، إنَّما بعد أسبوع من الانغراس النَّاجح. تُسمّى طرق تنظيم الحمل التي تعمل قبل الانغراس عادةً **منع الحمل Contraception**.

وعلى العكس، هناك أزواج يرغبون في الحمل، ولكنهم لأسباب عدة لا يحصلون على الحمل، هذه الحالة تُسمّى **العُقم Infertility**. وقد طُوِّرت تقنيات لمُساعدة مثل هؤلاء الأزواج للحصول على الأولاد.

تهدف موانع الحمل إلى منع الإخصاب أو الانغراس

تُتَّبع عادة طرق عدَّة، تختلف عن بعضها في الفعالية وفي درجة تقبُّلها من قبل الأزواج والأديان والثقافات المُختلفة، لمنع الحمل (الشكل 52-21 والجدول 52-2).

الامتناع عن الجماع

من أكثر الطرق اعتمادًا لمنع الحمل طريقة **الامتناع عن الجماع Abstinence**، أي عدم إقامة علاقات جنسية أبدًا. تُعدّ هذه الطريقة من أكثر الطُّرق نجاحًا بين طرق منع الحمل جميعها، ولكنها الأقل استعمالًا؛ لأنَّ الامتناع عن الجماع صعب، ولا يُمكن لأحد أن يتحمله. إن الدافع لعملية الجماع لا يُقاوم، ويحدث كثير من الحمل بسبب عدم القدرة على التقيد بهذه الطريقة.

حجز الحيوانات المنوية

إذا لم يصل الحيوان المنوي إلى الرَّحم، فإنَّ الإخصاب لا يتم. أحد الطُّرق لمنع وصول الحيوان المنوي هو بإحاطة القضيب أو تغليفه بغشاء رقيق، هو **الواقي الذَّكري Condom**. بعض الذُّكور لا يُحبِّذون استعمال هذه الطريقة؛ لأنَّها تُقلِّل الإحساس بالمُتعة في أثناء الجماع. من ناحية المبدأ، هذه الطريقة سهلة التطبيق ، ولا يمكن خرقها، لكنها من الناحية العملية ذات نسبة فشل تتراوح من 3-15% بسب الاستخدام الخاطئ للواقي الذكري، أو بسبب عيب في الواقي نفسه. وعلى الرغم من ذلك، فإنَّ هذه الطريقة من أكثر الطُّرق استعمالًا في الولايات المُتحدة لمنع الحمل. يستخدم الواقي الذكري كذلك لمنع انتقال الأمراض الجنسية مثل الإيدز. فأكثر من مليار واقٍ ذكري يباع في الولايات المُتحدة كل عام.

طريقة ثانية لمنع دخول الحيوان المنوي إلى الرّحم هي بوضع غطاء على عنق الرَّحم. الغطاء يُمكن أن يكون **غطاء عنق رحم Cervical cap** محكم الإغلاق، يُلبس أيامًا عدة، أو قبة مطَّاطية تُسمَّى **الحجاب الحاجز Diaphragm**، توضع قبل الجماع. وبسبب الاختلاف في أبعاد عنق الرحم يجب ملاءمة غطاء عنق الرحم أو الحجاب الحاجز، على أن يُستشارَ الطبيب أولًا. تبلغ نسبة فشل الحجاب الحاجز 4 – 25%، بينما نسبة فشل غطاء عنق رحم أقل من ذلك.

تحطيم الحيوانات المنوية

الطريقة الثالثة لمنع الحمل هي إزالة الحيوان المنوي بعد القذف. يتم ذلك بغسل المهبل بعد الجماع مُباشرة، قبل أن يدخل الحيوان المنوي إلى الرَّحم. هذه الطَّريقة تُسمّى **الدُّش المهبلي Douche**. طريقة الدُّش المهبلي طريقة صعبة؛ لأنَّها تتطلب الاندفاع نحو الحمام مُباشرة بعد القذف، ويلزمها غسل جيد للمهبل. ويمكن أن تزيد عملية الدُّش المهبلي، في الحقيقة، من فرصة الحمل؛ لأنَّها تدفع الحيوان المنوي أعلى المهبل نحو الرَّحم، ولهذا فإنَّ نسبة فشل هذه الطريقة 40%.

أ ب ج د

الشكل 52-21

أربع طرق شائعة لتنظيم النَّسل. أ. الواقي الذَّكري؛ **ب.** الحاجز والهلام القاتل للحيوانات المنوية؛ **جـ.** أقراص منع الحمل؛ **د.** مدروكسي بروجستيرون.

الجدول 52-2 طرق تنظيم النَّسل

الأداة	طريقة العمل	نسبة الفشل*	الإيجابيات	السلبيات
أقراص موانع الحمل المتناولة عن طريق الفم	هرمونات (شبيهة بالبروجستيرون وحده أو مع هرمونات أخرى) تمنع الإباضة.	1 – 5، اعتمادًا على النوع	مُريحة؛ فعالة بشكل كبير؛ تُوفِّر بشكل كبير فوائد صحية ليست ذات علاقة بالحمل، مثل الحماية من سرطانات المبايض وبطانة الرَّحم.	يجب أن تُؤخذ بانتظام؛ تأثيرات جانبية طفيفة تمَّ التقليل منها في التَّراكيب الجديدة؛ لا تُعطى للنِّساء المعرضات لأخطار أمراض القلب (غالبًا المُدخِّنات فوق عمر 35 عامًا).
الواقي الذكري	غشاء رقيق للقضيب يجمع المني؛ "الواقي الأنثوي" عبارة عن غشاء يبطن جدار المهبل.	3 – 15	تستخدم بسهولة، فعالة، رخيصة، وتحمي من انتقال الأمراض الجنسية.	تحتاج إلى تعاون الذكر، يمكن أن تتلف في أثناء الاستخدام، أو عند تخزينها.
الحاجز	أغطية مطاطية ناعمة تُغطي مدخل الرَّحم؛ تمنع الحيوانات المنوية من الوصول إلى البيضة، تحمل قاتلات منوية.	4 – 25	لا تُوجد لها آثار جانبية خطرة؛ يُعتمد عليها إذا استخدمت بشكل صحيح؛ تُوفِّر حماية من انتقال الأمراض الجنسية وسرطان عنق الرَّحم.	تحتاج إلى الحذر عند تركيبها، تُسبِّب الانزعاج عند وضعها وإزالتها؛ يُمكن لها أن تنزلق في أثناء الجماع.
أدوات داخل الرحم	أداة بلاستيكية أو معدنية توضع في الرَّحم، تمنع الانغراس؛ بعضها يحتوي نحاسًا، وبعضها يُطلق هرمونات.	1 – 5	مريحة، فعالة؛ لا تُستبدل بشكل مُتكرِّر.	يُمكن أن تُسبِّب نزيفًا زائدًا في أثناء الطمث وألمًا؛ خطورة ثقبها، العدوى، طردها للخارج، أمراض والتهابات الحوض، والعقم؛ لا ينصح بها للإناث الراغبات في الحمل مستقبلًا، خطر في حالة الحمل.
غطاء عنق الرَّحم	حاجز صغير يُغطي عنق الرَّحم بإحكام، يمنع الحيوان المنوي من الوصول إلى البيضة، ويحمل قاتلات للحيوانات المنوية.	الاحتمالية شبيهة بالحاجز	لا توجد أعراض جانبية خطرة؛ فعالة؛ يمكن أن تبقى في مكانها بشكل أطول من الحاجز.	مشكلات في عمليات تركيبه وإدخاله؛ يأتي بأحجام مُحدَّدة.
الرَّغوة، والكريمات، والهلام، وتحاميل المهبل	قاتلات حيوانات منوية كيميائية تدخل داخل المهبل قبل الجماع؛ لتمنع الحيوان المنوي من الوصل إلى الرَّحم.	10 – 25	يُمكن أن يستخدمها أي فرد غير مُتحسَّس لها؛ تمنع من الإصابة ببعض الأمراض التي تنتقل جنسيًّا؛ لا يوجد آثار جانبية معروفة.	لا يُمكن الاعتماد عليها؛ أحيانًا غير فاعلة؛ يجب أن تُستخدم خلال 5 – 10 دقائق قبل كل جماع.
الكبسولات المزروعة	كبسولات تُزرع جراحيًّا تحت الجلد، وتُطلِق بشكل بطيء هرمونات توقف الإباضة.	0.03	آمنة جدًا، مريحة، وفعالة؛ تدوم فترة طويلة (5 سنوات) ؛ لها فوائد صحية غير منع الحمل كتلك التي في أقراص منع الحمل.	دورة شهرية غير مُنتظمة، ويمكن أن تغيب؛ تحتاج إلى جراحة لوضعها وإزالتها؛ بعض الندب ممكن حدوثها.
حقن مادة مانعة للحمل مثل (Medroxyprogesterone; Depo – Provera)	حقن كل 3 أشهر لهرمون يتحرر بشكل بطيء، ويمنع الإباضة.	1	مريح وفعال جدًا؛ لا يوجد له آثار جانبية باستثناء حدوث نزيف الطمث الشديد أحيانًا.	بعض الدِّراسات على الحيوانات تقترح أنَّه يمكن أن يُسبِّب السرطان، على الرَّغم من أن الدِّراسات على الإنسان مُشجِّعة؛ حدوث نزيف طمثي شديد أحيانًا.

* نسبة الفشل عُبِّر عنها كحملٍ حدث لكل 100 مستخدم فعلي/ سنة

المصدر: النشرة الأمريكية للعقم والأمراض النسائية: موانع الحمل، كُتيب تثقيف المريض، عدد.AP005، واشنطن، د.س، 1990.

الطريقة البديلة هي إتلاف الحيوانات المنوية بعد دخولها المهبل باستخدام مواد قاتلة للحيوانات المنوية، أو الهلام، أو الرَّغوة. تُستخدم هذه المواد بعد الجماع مباشرة، ونسبة الفشل فيها 10 – 25%. ولكن استخدام هذه الطريقة مع طرق أخرى مثل الواقي الذكري، أو الحواجز تزيد من نسبة نجاح كل واحدة منفردة.

منع الإباضة

كان أكثر الطرق شيوعًا لمنع الحمل في الولايات المُتحدّة، منذ عام 1960، استخدام النساء **أقراص منع الحمل Birth control pills or Oral contraceptive**. تحتوي هذه الأقراص على هرمون شبيه بالبروجستيرون، وبعض الأحيان يُخلط هذا الهرمون مع الإستروجين. وكما وصف سابقًا، فإنَّ هذين الهرمونين يعملان عن طريق التَّغذية الرَّاجعة المُثبِّطة على تثبيط إفراز هرموني محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر خلال طور الجسم الأصفر من دورة الإباضة، وهذا يمنع من ثم تكوُّن الحويصلة والإباضة. كذلك تُسبِّب هذه الهرمونات بناء بطانة الرَّحم. الهرمونات في أقراص منع الحمل لها تأثير مشابه. ولأن هذه الأقراص تمنع الإباضة، فإنَّه لا توجد بويضات للإخصاب.

تأخذ المرأة هذه الأقراص مدة 3 أسابيع من بدء الدورة؛ وفي الأسبوع الرَّابع، تأخذ أقراصًا خالية من الهرمونات، فيسمح ذلك بانخفاض مستويات الهرمونات في الدَّم، ويحدث الطَّمث.

منع الحمل عن طريق الفم يُعدّ وسيلة مهمة وفعّالة لتنظيم النَّسل، ونسبة الفشل فيها 1 – 5%. وهناك نوع آخر من هذه الطريقة، يعتمد على زرع كبسولات تحتوي هرمونات تحت الجلد. هذه الكبسولات لها نسبة فشل أقل من 1%.

يستخدم عدد قليل من النساء الأقراص أو الكبسولات بسبب آثارها الجانبية غير المرغوب فيها، مثل تجلط الدم والغثيان. وقد تمَّ تقليل هذه الآثار بالأنواع الجديدة من الأقراص، التي تحتوي إستروجين أقل، وشبيهات أخرى بالبروجستيرون. فضلًا عن ذلك، هذه الأقراص الجديدة لها فوائد صحية، حيثُ إنَّها تُقلِّل من أخطار الإصابة بسرطان المبايض والرَّحم وأمراض القلب، وهشاشة العظام (في النِّساء المتقدمات في العمر). وعلى الرغم من ذلك، فإن هذه الأقراص تزيد من خطر الإصابة بسرطان الثدي وعنق الرَّحم.

تزداد الخطورة من استخدام أقراص منع الحمل عند النساء المدخِّنات، وتزداد أكثر عند المدخِّنات فوق سن 35. إن الشائع حاليًّا بين النساء، هو أن فوائد الأقراص الصحية أكثر من أضْرارِها. وعلى الرغم من ذلك، يجب على الطبيب مساعدة كل امرأة في تحديد أضرار الأقراص المانعة للحمل ومنافعها.

منع انغراس الجنين

إنَّ إدخال **أداة داخل الرَّحم Intrauterine device (IUD)**، مثل اللَّولب أو أي أداة ذات شكل غير مُنتظم، يؤدي دورًا ناجعًا في منع الحمل؛ لأن التهيُّج الذي تحدثه يمنع الانغراس. نسبة فشل الوسائل داخل الرحمية هي من 1 – 5%. تعكس درجة فعاليتها العالية استعمالها بكثرة؛ حيث إنَّها يُمكن أن تُنسى، بعد إدخالها الرَّحم. يكمن عيب هذه الطريقة الشديد في أن ثلث النِّساء المُستخدمات لها يُعانين مغصًا وآلامًا، وفي بعض الأحيان يَتَعَرَّضْنَ إلى نزف من الرَّحم، ولهذا عليهن التخلص منها.وإن هناك خوفًا من احتمال عدوى الرَّحم عند استعمال هذه الطريقة.

طريقة أخرى لمنع انغراس الجنين هي باستخدام "قرص صباح ما بعد الجماع،" أو الخطة ب. يحتوي هذا القرص على إستروجين أكثر من حبوب منع الحمل بخمسين ضعفًا. وتعمل هذه الأقراص على منع تكوين الجنين أو كبح تطوره، بمنع الإخصاب، أو بمنع الانغراس. نسبة فشل هذه الطريقة 1 – 10%.

الكثير من النساء لا يستطعن أخذ هذه الكمية العالية من هرمون الإستروجين بسهولة بسبب تأثيراتها الجانبية الشديدة. ولا يُوصى باستخدام هذه الطَّريقة بانتظام، بل بوصفها طريقة طارئة لمنع الحمل.

التَّعقيم

التَّعقيم Sterilization طريقة يتمُّ فيها قطع جراحي لجزء من الأنابيب التي تنقُل الجاميتات من أعضاء التَّناسل (الشكل 52-22). هذه الطريقة فعّالة 100% تقريبًا لمنع الحملً. يُمكن إجراء التَّعقيم في الذكور أو الأناث، إذ إن هذا يمنع الحيوانات المنوية من الدخول إلى السائل المنوي في الذكور، ويمنع البيضة من الوصول إلى الرّحم عند الأناث.

في الرِّجال، يتمُّ التَّعقيم بإزالة جزء من الوعاء النَّاقل من كل خصية، ومن ثم ربطه. العملية مشابهة، عند النِّساء، وتسمى الربط الأنبوبي، وهي تتضمن قطع جزء من قناتي فالوب ثم ربط القناة بعد ذلك. في حالات نادرة جدًا، يحدث إعادة ربط الأنابيب المقطوعة مع بعضها، وهذا يعيد القدرة الإنجابية. هذا الأمر أكثر شيوعًا عند الذكور، إلاّ أنه يحدث عند الجنسين بمعدلات منخفضة جدًا، ما يُفسِّر عدم نجاح هذه العملية 100%.

يحدث العقم عند الذُّكور والإناث

يُعرَّف العقم Infertility بأنه عدم الحمل بعد 12 شهرًا من العلاقة الزَّوجية دون أي استخدام لموانع الحمل. يعود 40% من أسباب العقم إلى الرَّجل، و45% من الأسباب إلى المرأة و15% لأسباب غير معروفة (العقم لأسباب مجهولة). بناء على هذه الإحصائيات، وعلى الرغم من الدراسات الكثيرة، فمن الواضح أننا في حاجة إلى الكثير لنتعلمه عن العقم عند الإنسان.

العقم عند الإناث

يحدث العقم عند الإناث بسبب حدوث فشل في أي مرحلة من إنتاج البيضة، إلى انغراس الزَّيجوت. إن أهم المشكلات تنشأ من فشل الإباضة، ومن حدوث بعض أنواع الانسداد الميكانيكي الذي يمنع الإخصاب أو الانغراس.

إن أهم مُسبِّب للعقم عالميًّا هو مرض الالتهاب الحوضي. يحدث هذا المرض بسبب عدوى بكتيرية بأنواع مُختلفة من البكتيريا تُسبب إغلاق قناة فالوب. يُسبِّب هذا منع مرور الحيوانات المنوية، وانتقال البيضة المُخصَّبة إلى الرَّحم.

إنَّ التهاب بطانة الرّحم، أو وجود نسيج بطانة رحم خارجي شاذ، يُسبِّب العقم بآلية تُشبه ما يحدث بمرض الالتهاب الحوضي. يستجيب الجسم لهذا النَّسيج الخارجي بإحاطته بنسيج ندبي يمنع نقل البويضات إلى الرَّحم.

من الأسباب الأخرى للعقم هو عمر الأنثى، أو انتهاء عمل المبيض المُبكِّر. تقل الخصوبة بشكل كبير مع تقدم العمر، ويزيد احتمال حدوث مشكلات وراثية بسبب عدم انفصال الكروموسومات (انظر الفصل الـ13). فإذا حصل أن توقفت الإناث

الشكل 52–22

تنظيم النَّسل من خلال التَّعقيم. أ. قطع الوعاء الناقل؛ (ب) ربط الأنابيب.

عن إنتاج البويضات قبل سن 40، فإن هذا يُعدّ تشخيصًا لمرض انتهاء عمل المبيض المُبكِّر.

إن عدم انتظام التَّحكم الهرموني في الإباضة الذي تمَّ الحديث عنه سابقًا هو سبب شائع للعقم عند الإناث. فانخفاض مستويات الهرمون المُفرز للهرمون المنشط للغدد التناسلية (GnRH) سوف يعمل على إيقاف الإباضة، وتدعى هذه الظروف قصور الغُدد التَّناسلية الناتج عن نقص مفرز منشط الغُدد التَّناسلية. يحدث هذا بسبب تلف في تحت المهاد أو الغُدَّة النُّخامية، أو بأي مرض يُمكن أن يُؤثِّر في المُستويات الطبيعية لهرمونات تحت المهاد. فمثلًا، السُّكري، أو أمراض الغُدَّة الدَّرقية، أو زيادة إنتاج الأندروجينات من الغدة الكظرية تُؤثِّر كلها في التَّغذية الرَّاجعة الهرمونية لتحت المهاد، ويمكن أن تُسبِّب خللًا في وظيفة تحت المهاد الطبيعية، وهذا يؤدي بدوره إلى نقص مستويات الهرمون المُفرز للهرمون المنشط للغدد التناسلية، ويؤدي إلى العُقم.

يحدث الخلل الهرموني أيضًا في طور الجسم الأصفر. إن انخفاض مستويات هرمون بروجستيرون خلال طور الجسم الأصفر يُقلِّل من سُمك جدار الرَّحم. يجعل هذا عملية الانغراس – من ثم – غير ممكنة، أو يجعل الرحم غير قادر على استقبال الجنين بشكل مُناسب، فيحدث الإجهاض التلقائي.

العقم عند الذُّكور

يعود سبب العقم عند الرجل إلى انخفاض عدد الحيوانات المنوية وحيويتها، وحركتها في المقذوف. يعود هذا إلى عوامل عدة تتراوح من العدوى البكتيرية إلى خلل الهرمونات. إن تحليل مشكلات الذكور أسهل؛ وذلك لسهولة جمع السائل المنوي. يحلَّل السائل المنوي من ناحية عدد الحيوانات المنوية، وحركتها، وحيويتها، وشكلها.

قد يعود سبب العقم عند الرِّجال إلى رد الفعل المناعي الذَّاتي تجاه الحيوانات المنوية، ما يُؤدي إلى خسارة الحيوانات المنوية، إضافة إلى إصابة الغُدد المسؤولة عن إنتاج السائل المنوي. قد يُسبِّب تلف الوعاء الناقل والأنيبيبات المنوية العُقم أيضًا. ويُمكن أن يشكل أي خلل في عملية نضج الحيوانات المنوية سببًا مُحتملًا للعُقم.

ومع كل هذه الأسباب، فإن 5% من الرِّجال يُعانون العُقم مجهول الأسباب، الذي يُمكن تعليله بالأسباب الوراثية، حيث إن الأعداد المتأثرة تبدو متماثلة في العالم كله على الرغم من اختلاف البيئة. وفي دراسات على ذبابة الفاكهة، تبيَّن وجود أكثر من 1500 جين مسؤول عن العُقم في الذُّكور، والعمل جارٍ للكشف عن وجود جينات مشابهة في المحتوى الجيني للإنسان.

تتطلب معالجة العقم غالبًا تقنيات إخصاب مُساعدة

هناك طريقتان مُحتملتان لعلاج العقم: العلاج بالهرمونات، والعلاج باستخدام **تقنيات مُساعدة على الإخصاب Assisted reproductive technologies**. إن أعداد طرق الإخصاب المُساعدة وأنواعها كثيرة وفي ازدياد.

المعالجة بالهرمونات

في العقم الذي سببه خلل في المبايض، العلاج المُتَّبع هو ذلك الذي يُؤدي إلى رفع مستويات هرمون محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر في آن معًا في أثناء الدَّورة الشهرية العادية. وبسب التعقيد في التحكم الهرموني للدورة الشهرية، فمن غير المستغرب أن المعالجة الهرمونية يمكن أن تحدث بأكثر من طريقة. أكثر دواء مُستعمل في هذه الحالة هو كلوميفين Clomiphine، الذي يعمل مثبِّطًا تنافسيًّا لمُستقبلات الإستروجين. هذا يُؤثر من ثم في الدَّورة الرَّاجعة السالبة المُتحكِّمة في إنتاج إستراديول من المبايض، ما يُؤدي إلى رفع مستويات هرمون محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر. إذا لم تنجح هذه الطريقة، تحقن الهرمونات المنشطة للمبيض لتحفيز عملية الإباضة.

تقنيات الإخصاب المُساعدة

من أبسط التقنيات المُساعدة على الإخصاب استعمال الإخصاب الاصطناعي، وهي عملية إدخال الحيوان المنوي إلى الجهاز التَّناسلي الأنثوي بشكل اصطناعي. هذه الطريقة مُستخدمة لتكاثر الحيوانات، وقد استُخدمت أيضًا في الإنسان. جرى التوسع في استخدام هذه الطريقة في حالات العقم التي يتم بها حقن كل من الحيوان المنوي والبيضة اصطناعيًّا بتقنية نقل الجاميتات داخل أنبوب فالوب *Gametic intrafallopian transfer (GIFT)*.

أن ولادة أول "طفل أنابيب" عام 1978 كانت بداية عصر جديد من طرق الإخصاب المُساعدة. لم يتصور الأوائل ممن عملوا على هذه الطريقة النجاح الذي سوف تحققه. في هذه الطريقة، يتم الإخصاب خارج الرَّحم أو داخل أنابيب الاختبار *In vitro fertilization (IVF)* ثم يُنقل الجنين *Embryo transfer* إلى الرَّحم. وإذا لم يتمكن الحيوان المنوي من إخصاب البيضة بنجاح في أنابيب الاختبار، فإنَّ الحيوان المنوي يُحقن داخل البيضة بعملية تُسمّى التطعيم المجهري للبيضة بالحيوانات المنوية *Intracytoplasmic sperm injection (ICST)*.

تُعدّ الولادات المُتعدِّدة من مساوئ هذه الطُّرق. يعود هذا التَّعدُّد في الأجنة إلى أن أكثر من جنين يُنقل إلى الرَّحم لضمان نجاح انغراس واحد منها ونموه. ومع فهمنا لعملية التكوين الجنيني للإنسان أكثر، أصبح بإمكاننا مراقبة التطور المبكر للأجنة لانتقاء الأجنة "الأفضل" فقط، ومن ثم نقلها، وبذلك نُقلِّل من عدد الأجنة المنقولة ونحِدّ من مُشكلة تعدُّد الولادات (أكثر من جنين).

يمكن تجميد حيوانات منوية، وبويضات، وحتى أجنة بشرية للتقليل من استخدام طرق التدخل المباشر في الأم مثل عدد مرات جمع البويضات. لقد تم الحصول على مواليد باستخدام حيوانات منوية، وبويضات، وأجنة مجمدة. تسمح هذه العملية بأخذ (نقل) جنين واحد وتجميد بقية الأجنة التي تمَّ إنتاجهم عن طريق الإخصاب داخل الأنابيب. فإذا لم تنجح عملية انغراس الجنين الأول، فإنَّ جنينًا آخر يُمكن إذابته ونقله فيما بعد.

يُمكن منع الحمل بطرق عدة. تشمل هذه الطرق: الامتناع عن الجماع، وحواجز الحمل، والمنع الهرموني، وعمليات التَّعقيم. يُمكن مُعالجة العقم عن طريق الهرمونات المحفزة للإباضة، أو عن طريق التقنيات المُساعدة على التكاثر. تشمل هذه التَّقنيات الإخصاب داخل الأنابيب، وحقن الحيوان المنوي داخل سيتوبلازم البيضة.

مراجعة المفاهيم

52-1 إستراتيجيات التَّكاثر عند الحيوان

على الرَّغم من أن مُعظم الحيوانات تتكاثر جنسيًّا، فإن هذه ليست الطريقة الوحيدة للتَّكاثر.

- يتطلب التَّكاثر الجنسي إنتاج جاميتات أحادية المجموعة الكروموسومية –بيضة وحيوان منوي– عن طريق الانقسام المُنصف، التي تتحد بعملية الإخصاب لإعطاء زيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية.
- يُنتج التَّكاثر اللاجنسي نسلًا له جينات الخلية الأبوية نفسها.
- تتكاثر البكتيريا وحيدة الخلية بالانشطار، وتتكاثر اللاسعات بالتَّبرعم، حيث ينفصل فيها جزء لينمو إلى مخلوق جديد مطابق.
- في التكاثر العُذري، تُنتج الأم أنسالًا من بيضة غير مُلقَّحة. التَّكاثر العُذري شائع في المفصليات وبعض جماعات السحالي الصغيرة.
- يُعدّ التَّخنث طريقةً من طرق التَّكاثر اللاجنسي، حيث إن المبايض والخُصى توجد في المخلوق نفسه، ولكن ليس من الضروري أن تُلقِّح نفسها.
- يُمكن أن يكون التَّخنُّث في الوقت نفسه أو بشكل مُتعاقب.
- في بعض الحيوانات، يتم تحديد الجنس بتحكُّم من البيئة، ولكن في الإنسان يتم التحكم فيه جينيًّا.
- إذا كان الجنين يحتوي على Y كروموسوم، الذي يحمل جين SRY، فإنَّ الجنين يتطور إلى ذكر، والجنين الذي لا يحتوي على هذا الجين، يتطور إلى أنثى (الشكل 52-3).

52-2 الإخصاب والتكوين الجنيني في الفقريات

الإخصاب الدَّاخلي شائع على اليابسة بسبب تهديد الجفاف، لكن الإخصاب الخارجي شائع في المخلوقات المائية.

- يؤدي الإخصاب الدَّاخلي إلى وجود ثلاثة أشكال من التكوين الجنيني، هي: وضع البيوض، أو ولادة البيوض، أو الولادة.
- تتكاثر مُعظم الأسماك، وكذلك البرمائيات عن طريق الإخصاب الخارجي، أما الزَّواحف والطيور فتستخدم الإخصاب الدَّاخلي، وهي بَيوضة.
- تتطور أجنة الزَّواحف والطيور داخل تجويف مليء بالسائل، ومحاط بالرهل وأغشية جنينية خارجية أخرى، وتعمل القشرة على منع الجفاف.
- الثدييات وَلودة، وتتكاثر في أوقات مُختلفة من السنة.
- مُعظم الثدييات لها دورة شبق، لكن الرئيسيات لديها دورة شهرية (دورة طمث).
- تُقسَّم الثدييات إلى ثلاثة أصناف بحسب تكاثرها: وحيدة المسلك، والجرابيات (الكيسيات)، والمشيميات.

52-3 تركيب الجهاز التَّناسلي الذكري للإنسان ووظيفته

يبدأ الجهاز التَّناسلي في الذكر بإنتاج هرمون تستوستيرون والحيوانات المنوية، وينتهي بعملية قذف المني (الشكل 52-10).

- تنتُج الحيوانات المنوية أُحادية المجموعة الكروموسومية بالانقسام المُنصف للخلايا المنوية الأميّة بمُساعدة خلايا سيرتولي (الشكل 52-11).
- تتكون الحيوانات المنوية من ثلاثة أجزاء، هي: الرأس مع الجسم القمي، والجسم الذي يحتوي ميتوكندريا، وذيل سوطي.
- تُكمل الحيوانات المنوية تطورها داخل البربخ قبل أن تنتقل عبر الوعاء النَّاقل.
- المني خليط مُعقَّد يحتوي على الحيوانات المنوية وسوائل تُفرَز من الحويصلات المنوية، وغدة البروستاتا، والغدد الإحليلية المنتفخة.
- ينتُج هرمون تستوستيرون من خلايا لايدج، وهو مسؤول عن ظهور الصفات الجنسية الثانوية في الذَّكر، وعن إنتاج الحيوانات المنوية أيضًا.
- يحتوي القضيب على الإحليل لنقل الحيوانات المنوية والبول أيضًا، ويحتوي أيضًا على عمودين من الأنسجة المنتصبة (الجسم الكهفي والجسم الأسفنجي)، وأوعية دموية، وأعصاب (الشكل 52-13).
- القذف هو إخراج المني من القضيب عن طريق انقباض العضلات الملساء في الوعاء الناقل والإحليل.
- وظيفة الجهاز التناسلي في الذكر يتحكم فيها الهرمونات وحلقات التَّغذية الراجعة (الشكل 52-14، والجدول 52-1).

52-4 تركيب الجهاز التناسلي الأنثوي للإنسان ووظيفته

الجهاز التناسلي في الأنثى أكثر تعقيدًا منه في الذكر، وتنتُج البويضات بشكل أبطأ (الشكل 52-15).

- إذا لم يكن هرمون تستوستيرون موجودًا، فإنَّ الجنين يُكوِّن البظر والشفرتين، اللذين لهما الأصل الجنيني نفسه ومناظرين لأعضاء الجنس الذكرية.
- عند الولادة، تحتوي المبايض على ملايين الحويصلات المبيضية، وكل واحدة تحتوي على خلية بيضة، وخلايا حبيبية تُفرز الإستروجين.
- يُنشِّط هرمون محفِّز تكوين الحويصلات تطور الحويصلات، التي تُنتج هرمون الإستروجين، في حين يُحفِّز هرمون مكوِّن الجسم الأصفر الإباضة، وتكوين الجسم الأصفر، ويُنتج هرمون البروجستيرون والمزيد من الإستروجين. وهذان الهرمونان مهمان لتطوُّر بطانة الرَّحم وبقائها (الشكل 52-16).
- تتضمن دورة الطمث التنسيق بين الدورتين؛ المبيضية والرَّحمية.
- تتكوَّن الدورة الشهرية من ثلاثة أطوار، هي: الحويصلة، والإباضة، والجسم الأصفر.
- تتكون الدورة الرَّحمية من ثلاثة أطوار تُقابل الدَّورة المبيضية (الشهرية)؛ الطمث، وتكوين بطانة الرَّحم، والإفراز.
- تتوقف خلية البيضة الابتدائية عند الانقسام المنصف الأول، وستُكمل خلية واحدة فقط الانقسام المُنصف الأول كل شهر. تبدأ الخلية الناتجة التي تُدعى خلية بيضة ثانوية الانقسام المُنصف الثاني، ثم تتوقف إلى أن تُخصَّب البيضة (الشكل 52-18).
- خلية البيضة الثانوية تُطلَق من حويصلة جراف في أثناء الإباضة، وتندفع عبر القمع نحو قناة فالوب، ثم إلى الرَّحم.
- إذا لُقِّحت هذه الخلية، فإنَّ الزيجوت يُغادر قناة فالوب، ويُكوّن كيس البلاستولا الذي ينغرس في جدار الرَّحم.
- في حالة عدم الإخصاب والانغراس، ينخفض إنتاج الهرمونات، ما يُسبِّب انسلاخ بطانة الرَّحم المُتكوِّنة خلال عملية الطمث.
- إذا حدث الانغراس، يكوِّن الجنين في الإنسان هرمون منشط الغدد التناسلية الكوريوني البشري، الذي يُبقي على الجسم الأصفر، ويمنع الطمث حتى تتكوَّن المشيمة.
- قد تمتلك الأنثى أعضاء مُلحقة لاستقبال الحيوانات المنوية، وذات أهمية في الاستجابة الجنسية (الشكل 52-20).

52-5 موانع الحمل وعلاج العُقم

على الرَّغم من أن اللقاء الجنسي مهم في عملية الارتباط بين الشريكين، لكن لا يرغب الأزواج جميعهم في الحمل في كل مرة يحدث فيها الجماع. وهناك أزواج آخرون، يرغبون في الإنجاب ولكنهم لا يستطيعون (الجدول 52-2).

- يُمكن منع الحمل بطرق عدة: عدم الجماع أو إقامة علاقات جنسية، ومنع الحيوانات المنوية من الوصول إلى البيضة، وتحطيم الحيوانات المنوية بعد القذف، ومنع الإباضة أو انغراس الجنين، والتَّعقيم.
- يتراوح العُقم في الأنثى بين الفشل في إنتاج البويضات إلى الفشل في انغراس الزيجوت. تشمل الأسباب عدم الاتزان الهرموني، أو عدم الإباضة، أو انسداد قنوات فالوب، أو تقدم العمر.
- يعود العُقم في الذكر عادةً لانخفاض عدد الحيوانات المنوية، وحركتها، وحيويتها، وعدم الاتزان الهرموني، وتلف الأوعية الناقلة أو الأُنيبيبات المنوية.
- يمكن أن يستخدم العلاج الهرموني وعدد كبير من التقنيات المُساعدة على التكاثر لعلاج العُقم في كثير من الحالات.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. إذا اكتشفت مخلوقًا جديدًا يعيش في مياه بركة على ساحلك المُفضل. ثُمَّ انفصلت إحدى زوائد هذا المخلوق عنه، ونمت بصورة تدريجية لتُكوِّن مخلوقًا جديدًا مطابقًا للمخلوق الأول. فهذا مثال على:
   أ. التَّكاثر الجنسي. ب. الانشطار.
   ج. التَّبرعم. د. التَّكاثر العُذري.
2. إذا قررت أن المخلوق الذي اكتشفته في السؤال الأول يستخدم التَّكاثر العُذري، فإنك ستعرف أيضًا عن هذا المخلوق أنه:
   أ. يتكاثر لاجنسيًّا.
   ب. وجميع أفراده إناث.
   ج. وكل فرد من جنسه يتطور من بيضة غير مُلقَّحة.
   د. جميع ما ذُكِر صحيح.
3. يختلف التَّخنُّث المُتعاقب عن التَّخنُّث العام في أنَّ التَّخنُّث المُتعاقب:
   أ. يحتوي على التَّراكيب التَّناسلية لكلا الجنسين.
   ب. قد يُغيِّر جنسه نتيجة للتَّنبيه (الحث) المُجتمعي.
   ج. يُغيِّر نوعه عند النُّضج.
   د. يبدأ ذكرًا ثُمَّ يتحول إلى أنثى.
4. المصطلح الذي يصف أول مرحلة لك بوصفك مخلوقًا ثنائي المجموعة الكروموسومية هو:
   أ. حيوان منوي. ب. بيضة.
   ج. جاميت. د. زيجوت.
5. واحدة من المجموعات الآتية من الثدييات لا تُنتج فيهاالأم الحليب لتُغذي صغارها:
   أ. وحيدة المسلك. ب. الكيسيات.
   ج. المشيميات. د. جميعها تُنتج الحليب.
6. الفرق الأكبر بين دورة الشبق ودورة الطمث هو:
   أ. تحدث الاستجابة الجنسية فقط حول فترة الإباضة في دورة الشبق، ولكنها تحدث في أي وقت في دورة الطمث (الدَّورة الشهرية).
   ب. تحدث دورات الشبق في الزَّواحف، لكن دورة الطمث تحدث في الثدييات.
   ج. تحدَّد دورة الشبق بهرمون محفِّز تكوين الحويصلات، في حين تحدّد دورة الطمث بمكوِّن الجسم الأصفر.
   د. دورات الشبق تحدث شهريًّا، أما دورات الطمث فتحدث بشكل مُتقطِّع.
7. مكان تكوين الحيوانات المنوية هو:
   أ. البروستاتا.
   ب. الغدد الإحليلية المنتفخة (غدة كوبر).
   ج. الإحليل.
   د. الأنيبيبات المنوية.
8. الفرق المهم بين تكوين الحيوانات المنوية وتكوين البويضات هو:
   أ. تكوين الحيوانات المنوية يحتاج إلى الانقسام المُنصِّف، أما تكوين البويضات فيحتاج إلى انقسام متساوٍ.
   ب. تكوين الحيوانات المنوية مُستمر، في حين تكوين البويضات متغير.
   ج. تكوين الحيوانات المنوية يُنتج جاميتات أقل لكل خلية سلفية (أصلية) مقارنة مع تكوين البويضات.
   د. كل ما ذُكر.
9. هرمونا محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر ينتُجان من:
   أ. المبايض. ب. الخصيتين.
   ج. الفص الأمامي للغدة النُّخامية. د. الغدة الكظرية.
10. يحتاج تكوين الجاميتات إلى اكتمال الانقسام المُنصَّف الثاني. يحدث هذا في الأنثى:
   أ. خلال التكوين الجنيني. ب. عند بداية البلوغ.
   ج. بعد الإخصاب. د. بعد الانفراس.
11. الطفرات التي تُؤثِّر في البروتينات في الجسم القمي تُعيق وظيفة:
   أ. الإخصاب. ب. الحركة.
   ج. الانقسام المُنصِّف. د. إنتاج المني.
12. في الإنسان، يحدث الإخصاب في _____، وانغراس الزَّيجوت يحدث في _____.
   أ. الأنيبيبات المنوية، الرَّحم. ب. المهبل، قناة البيض.
   ج. قناة البيض، الرَّحم. د. الإحليل، الرَّحم.
13. العُقم:
   أ. يحدث عند الإناث فقط.
   ب. مرتبط بالإباضة دائمًا.
   ج. لم يُعرف أنه يمكن أن يكون بسبب الأمراض والإصابات المنقولة جنسيًّا.
   د. كل هذه العبارات غير صحيحة.
14. تتكاثر الحيوانات التي تضع البيوض عن طريق:
   أ. تلد صغارًا قادرةً على العيش وحدها.
   ب. تُنتج بيوضًا تلقح في الدَّاخل، وتتطور في الخارج.
   ج. تُنتج بيوضًا تُخصب خارجيًّا.
   د. تحتضن البيوض في الدَّاخل حيث تتطور الأجنة.
15. توجد الخصيتان في كيس الصفن في الذكر بسبب:
   أ. الحرارة المُثلى لتكوين الحيوانات المنوية؛ أقل من درجة حرارة الجسم الطبيعية.
   ب. الحرارة المُثلى لإنتاج الحيوانات المنوية؛ أعلى من درجة حرارة الجسم الطبيعية.
   ج. عدم وجود سعة كافية في الحوض لتحتوي الخصيتين.
   د. سهولة إخراج الحيوانات المنوية خلال القذف.

أسئلة تحدٍّ

1. افترض أن جين *SRY* حدثت فيه طفرة، بحيث لا يتمكن الجنين الذَّكري من إنتاج البروتينات الوظيفية من هذا الجين. ما أنواع التَّغيُّرات التي تتوقع حدوثها في الجنين؟
2. في اعتقادك، لماذا تستخدم مُعظم البرمائيات والأسماك الإخصاب الخارجي، في حين تعتمد السحالي، والطيور، والثدييات على الإخصاب الدَّاخلي؟
3. كيف تتشابه وظائف هرمون محفِّز تكوين الحويصلات ومكوِّن الجسم الأصفر في الذكر والأنثى في الثدييات؟ وكيف تختلف؟
4. أنت مُهتم بتطوير موانع للحمل تسدُّ مُستقبلات هرمون محفز الغدد التناسلية الكوريوني البشري. هل ستعمل هذه الموانع؟ لماذا ستعمل أو لا تعمل؟
5. لماذا تكون المخلوقات التي تتكاثر عُذريًّا جميعها إناثًا؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

الفصل 53

التكوين الجنينيّ في الحَيَوانات
Animal Development

سوجز المفاهيم

53-1 الإخصاب

- *يجب أن يخترق الحيوان المنوي الغشاء البلازمي للبيضة حتى يحصل التحام الأغشية الخلوية.*
- *يُحفِّز التحام الأغشية البيضة.*
- *يُعيد اندماج الأنوية حالة ثنائية المجموعة الكروموسومية.*

53-2 عملية التَّفلُّج ومرحلة البلاستيولة

- *البلاستيولة كرةٌ مجوفة من الخلايا.*
- *أنماط التَّفلُّج متنوعة جدًا ومُختلفة.*
- *الفلجات قد تلتزم بسبل التكوين الجنيني أو لا تلتزم.*

53-3 عملية تكوين الجاسترولا

- *تُنتج عملية تكوين الجاسترولا ثلاث طبقات جرثومية.*
- *تختلف أنماط تكوين الجاسترولا أيضًا باختلاف كمية المُحّ.*
- *الأغشية الجنينية الخارجية هي تكيُّف للحياة على اليابسة.*

53-4 تكوين الأعضاء

- *تؤدي تغيُّرات في التَّعبير الجيني إلى التَّحديد الخلوي.*
- *التكوين الجنيني لأجهزة منتقاة في ذبابة الفاكهة يُوضِّح تكوُّن الأعضاء.*
- *في الفقريات، تبدأ عملية تكوين الأعضاء بتكوين الجهاز العصبي والقطع الجسمية.*
- *تتمايز خلايا العرف العصبي المُهاجرة إلى أنواع عدة من الخلايا.*
- *مشتقات خلايا العرف العصبي مهمة في تطوّر الفقريات.*

مقدّمة

يعتمد **التَّكاثر الجنسي** في الحيوانات جميعها، إلا القليل منها، على اتحاد جاميتات أحادية المجموعة الكروموسومية لتكوين خليّة ثنائية المجموعة الكروموسومية تُسمّى **الزَّيجوت Zygote**. يتطوّر هذا الزَّيجوت خلال سلسلة انقسام خلايا وتمايزها لينتج مخلوقًا متعدد الخلايا، يتكوّن من أنسجة وأعضاء مُختلفة، كما تُبيِّن الصورة. في أثناء ذلك، تنتحي مجموعة من الخلايا الجنسية المُكونة **للخط الجرثومي Germ line** جانبًا لتُمكِّن المخلوق من التَّكاثر جنسيًّا عند البلوغ. في هذا الفصل، سنركز على المراحل التي تمر بها الحيوانات السيلومية جميعها خلال التكوين الجنيني: الإخصاب، والتَّفلُّج، ومرحلة تكوين الجاسترولا، ومرحلة تكوين الأعضاء (الجدول 53-1). إن التكوين الجنيني عملية ديناميكية، حدودها وفواصلها غير واضحة إلى حد ما ومصطنعة. وعلى الرغم من وجود فروق في تفاصيل هذه المراحل، فإن جينات التكوين الجنيني، والطرق الخلوية تبقى محفوظة بشكل كبير، منتجة تراكيب مُتشابهة في المخلوقات المُختلفة.

53-5 تكوُّن المحاور في الفقريات

- *يُحدِّد مُنظِّم سبيمان المحور الظهري – البطني.*
- *المُحدِّدات الظهرية التي تشفرها الأم تُحفِّز إشارات Wnt.*
- *تُثبِّط جزيئات ترميز من مُنظِّم سبيمان التكوين الجنيني البطني.*
- *يُشير الدليل إلى أنَّ المُنظمات موجودة في كلّ الفقريات.*
- *التَّحفيز يُمكن أن يكون أوليًّا أو ثانويًّا.*

53-6 التكوين الجنيني في الإنسان

- *في الثلث الأول من الحمل، يدخل الزيجوت في مراحل تطور وتمايز سريعة.*
- *في الثلث الثاني، يتطور تركيب الجسم الأساسي أكثر.*
- *في الثلث الثالث، تنضج الأعضاء الجنينية لدرجة يُمكن للجنين فيها العيش خارج الرَّحم.*
- *تُؤدي تغيُّرات حرجة في الهرمونات إلى الولادة.*
- *حضانة المواليد صفة مُميِّزة للثدييات.*
- *يستمر تطور الجنين في الإنسان بعد الولادة بسنوات عدة.*

openkandil.com

1-53 الإخصاب

تبدأ الخطوة الأولى في الحيوانات التي تتكاثر جنسيًّا جميعها باتحاد الجاميتات الذكرية والأنثوية معًا، وتسمى هذه العملية الإخصاب. كما درستَ في الفصل السابق، يكون الإخصاب خارجيًّا في الحيوانات المائية. ولكنّه، يكون داخليًّا في حيوانات اليابسة ليُوفِّر بيئة رطبة للجاميتات.

أحد التَّحديات الفيزيائية للتَّكاثر الجنسي هو جمع الجاميتات معًا. وقد نشأت طرق كثيرة لتشجيع مثل هذا اللقاء. فمثلًا، تُطلق مُعظم اللافقريات المائية مئات الملايين من البيوض والحيوانات المنوية في المُحيط المائي عند الإباضة؛ في حين تستخدم حيوانات أُخرى التَّوقيت القمري لإطلاق الجاميتات معًا. وتلجأ حيوانات عدة تستعمل التَّلقيح الدَّاخلي إلى الغزل بين الذكر والأنثى (انظر الفصل الـ 54). يتكون الإخصاب من ثلاث مراحل، هي: اختراق الحيوان المنوي والتحام الأغشية، وتحفيز البيضة، والتحام الأنوية.

يجب أن يخترق الحيوان المنوي الغشاء البلازمي للبيضة حتى يحصل التحام الأغشية الخلوية

يبدأ التكوين الجنيني بالتحام الأغشية البلازمية للحيوان المنوي والبيضة. لكن البيضة غير المُلقَّحة تُظهر تحدِّيًا لهذه المرحلة، حيث إنَّها مُحاطة بواحد أو أكثر من غُلُف الحماية. هذه الغُلُف تشمل **الكوريون Chorion** في بيوض الحشرات، **والطبقة الهلامية Jelly layer والغلاف المُحّي Vitelline envelope** في قنفذ البحر وبيضة الضفدع، **والمنطقة الشفافة Zone pellucida** في بيوض الثدييات. بيوض الثدييات غالبًا ما تكون مُحاطة بطبقة من الخلايا الدَّاعمة المُحبَّبَة (الشكل 53-1). لهذا، يُعدّ التَّحدي الأول في عملية الإخصاب هو في اختراق الحيوان المنوي هذه الطبقات ليصل إلى الغشاء البلازمي للبيضة.

توجد عضية تُشبه الكيس تُدعى **الجسم القمّي (الطرفي) Acrosome** تقع بين الغشاء البلازمي والنواة في رأس الحيوان المنوي. يحوي هذا الجسم القمي أنزيمات هاضمة، تُطلق بعملية الإخراج الخلوي حال وصول الحيوان المنوي إكتودرم البيضة. تُحدث هذه الأنزيمات ثقبًا في طبقات الحماية، فتمكِّن الحيوان المنوي من شق طريق في الغشاء البلازمي للبيضة، ومن ثَمَّ الدخول.

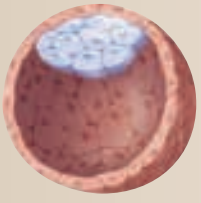
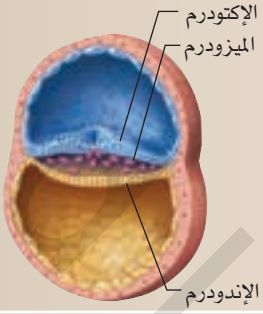
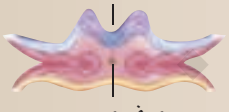
في الحيوان المنوي لقنفذ البحر، تتجمَّع أُحاديات بروتين الأكتين لإعطاء خيوط الهيكل الخلوي تحت الغشاء البلازمي للحيوان المنوي، فتشكل زائدة ضيقة وطويلة تُسمّى **زائدة الجسم القمّي Acrosomal process**. تمتد زائدة الجسم القمّي عبر الغلاف المحّي نحو الغشاء البلازمي للبيضة، فتمر من خلالها نواة الحيوان المنوي لتدخل البيضة.

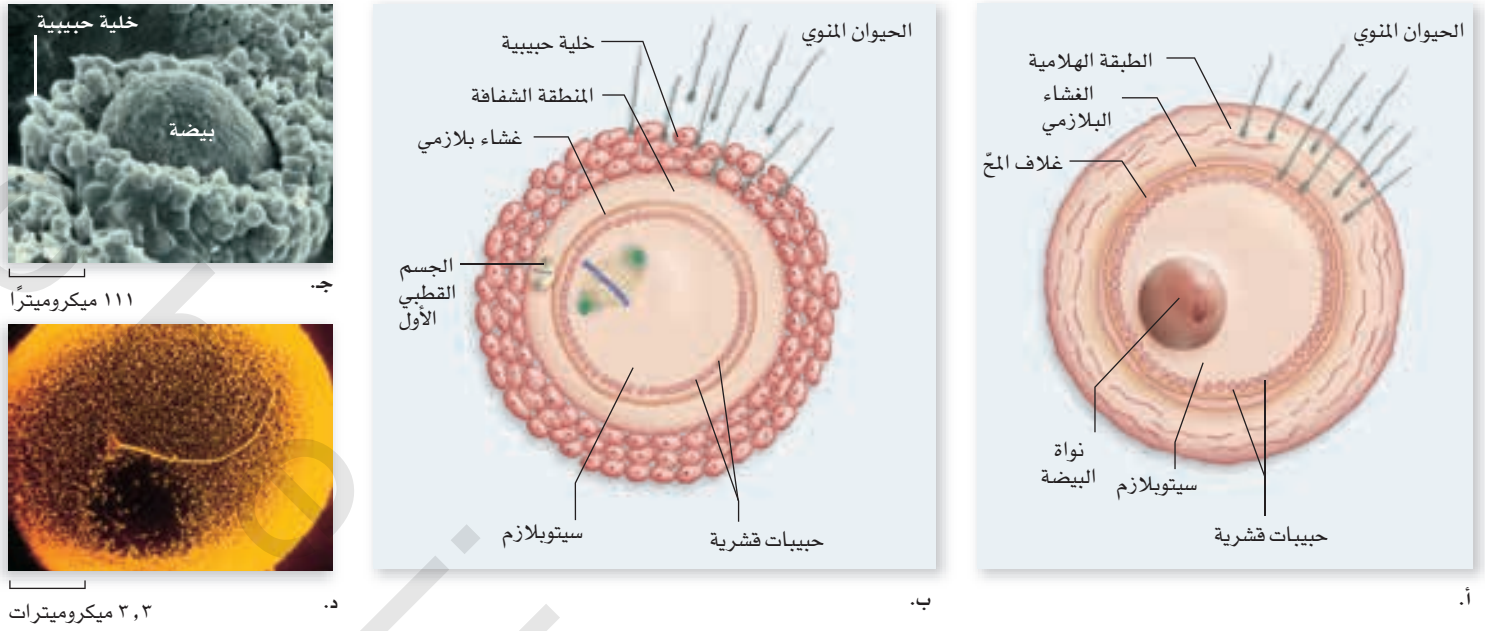
لا تتكوَّن زائدة الجسم القمّي في الفئران، وإنما يعبر رأس الحيوان المنوي كاملًا خلال المنطقة الشفافة المُحيطة بالبيضة، ثم يصل إليها، حيث يسمح التحام أغشية الحيوان المنوي والبيضة لنواة الحيوان المنوي بالمرور مُباشرة لسيتوبلازم البيضة. في أنواع عدة من الحيوانات، ينتفخ سيتوبلازم البيضة خارجًا عند منطقة التحام الأغشية حتى يبتلع رأس الحيوان المنوي (الشكل 53-2).

يُحفِّز التحام الأغشية البيضة

بعد الإباضة، تبقى البيضة في حالة سكون حتى يحدث الالتحام بين غشاءي الحيوان المنوي والبيضة، ما يُحفِّز البيضة على استعادة النَّشاط الأيضي. في أغلب أنواع الحيوانات، تحدث زيادة سريعة جدًا لمُستويات أيونات الكالسيوم الحر داخل البيضة مباشرة بعد ملامسة الحيوان المنوي الغشاء البلازمي للبيضة.

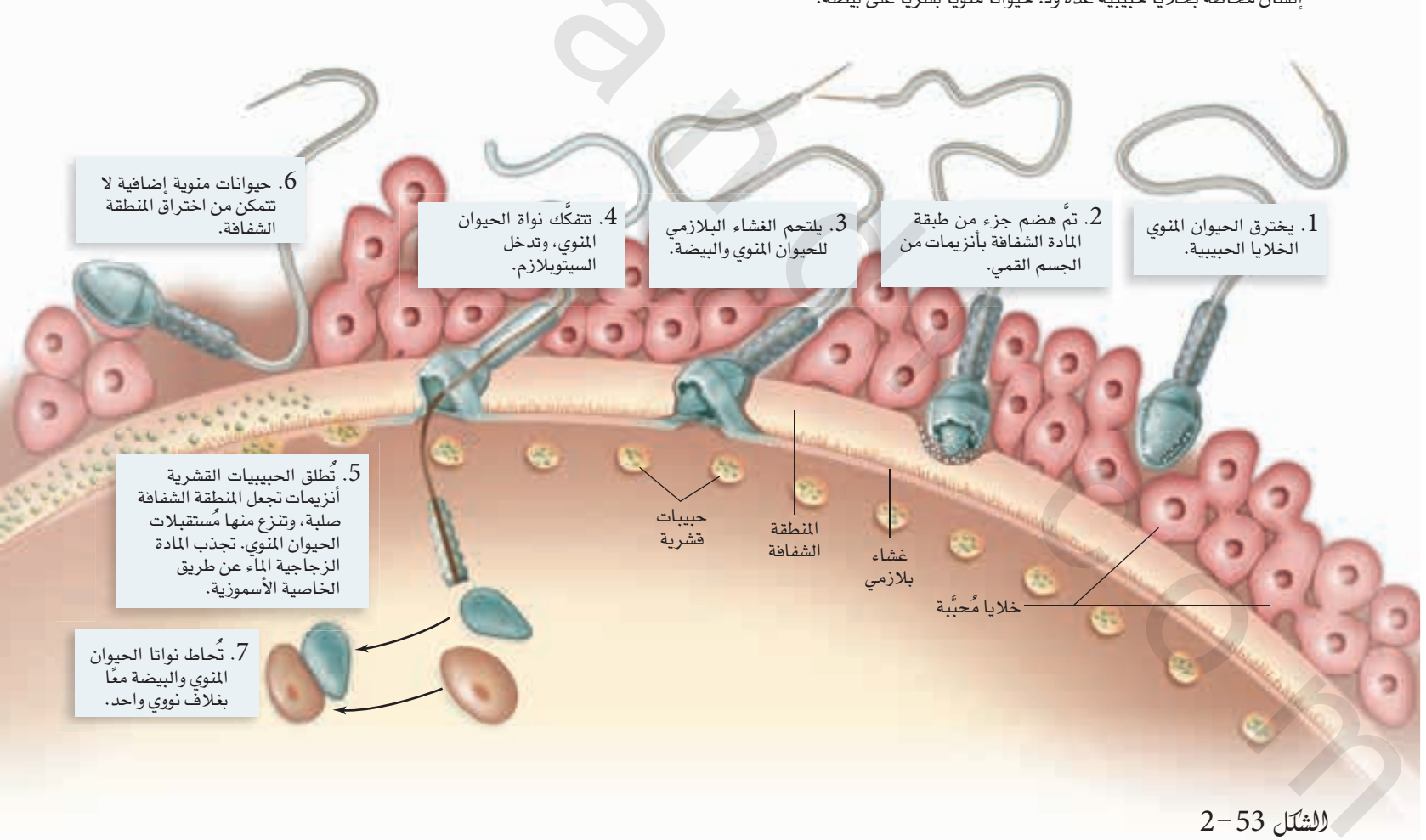
الجدول 1-53 مراحل التكوين الجنيني (باستخدام الثّدييّات على سبيل المثال)

الإخصاب	التحام جاميت ذكري أُحادي المجموعة الكروموسومية وآخر أنثوي لتكوين زيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية.	
التَّفلُّج	ينقسم الزيجوت سريعًا إلى خلايا عدة دون زيادة في الحجم العام. في الكثير من الحيوانات، تُؤثر هذه الانقسامات في التَّطور المستقبلي؛ لأنَّ الخلايا المُختلفة تستقبل بروتينات مختلفة من سيتوبلازم الخلية، ومن ثم، مُحدِّدات سيتوبلازمية مُختلفة. ينتهي التَّفلُّج بتكوين البلاستيولة (في الثدييات تُدعى الكيس البلاستيولي)، التي تختلف في التَّركيب بين أجنّة الحيوانات.	  كيس بلاستيولي
تكوين الجاسترولا	تتحرك خلايا الجنين، مكونة ثلاث طبقات جرثومية ابتدائية: الإكتودرم، والميزودرم، والإندودرم.	 الإكتودرم الميزودرم الإندودرم
تكوين الأعضاء	تتفاعل الخلايا من الطبقات الجرثومية الثلاث مع بعضها لإنتاج أعضاء الجسم. في الفقريات، تبدأ عملية تكوين الأعضاء بظهور الحبل الظهري، والحبل العصبي المجوف بعملية تُسمّى تكوين الجهاز العصبي.	أخدود (ميزاب) عصبي  عرف عصبي حبل ظهري أنبوب عصبي عرف عصبي



الشكل 53-1

خلايا تكاثرية حيوانية. أ. تركيب بيضة قنفذ البحر عند الإخصاب. الأحجام النِّسبية للحيوان المنوي والبيضة مبيَّنة في الرسم. ب. الحيوان المنوي للثّدييّات يجب أن يخترق طبقة الخلايا الحبيبية، ثم طبقة من البروتينات السكرية تُسمّى المنطقة الشفافة قبل أن يصل إلى غشاء البيضة. صورة باستخدام المجهر الإلكتروني الماسح تُظهر جـ. بيضة إنسان مُحاطة بخلايا حبيبية عدة ود. حيوانًا منويًّا بشريًّا على بيضة.



الشكل 53-2

اختراق الحيوان المنوي والالتحام. يجب أن يخترق الحيوان المنوي الطبقات الخارجية حول البيضة قبل أن يلتحم الغشاء البلازمي للحيوان المنوي والبيضة. يُؤدي الالتحام إلى تحفيز البيضة، ويقود إلى أحداث مُتتابعة تمنع تعدُّد النُّطف.

هذا الازدياد سببه تحرُّر أيونات الكالسيوم، من العُضيّات الغشائية داخل البيضة، ابتداءً بنقطة دخول الحيوان المنوي إليها واتجاهًا إلى الدَّاخل.

لقد لاحظ العلماء هذه الموجة من أيونات الكالسيوم عند تعبئة بيضة غير مُخصبة مسبقًا بصبغة تُشعّ عندما ترتبط بأيونات الكالسيوم الحرة، ومن ثم تلقيحها (الشكل 53-3). تعمل أيونات الكالسيوم المُتحررة بوصفها رسلًا ثانوية في السيتوبلازم الخاص بالبيضة، مُحفِّزة مجموعة من التَّغيرات في نشاط البروتينات. تُسمّى مجموعة الأحداث والتَّغيُّرات التي تحدث بعد التحام الأغشية **تحفيز البيضة Egg activation**.

منع عمليات إخصاب إضافية

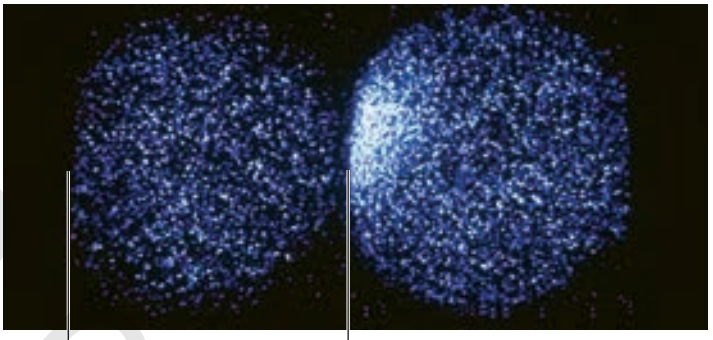
بسبب إطلاق عدد كبير من الحيوانات المنوية عند وضع البيوض أو القذف، يُمكن لأكثر من حيوان منوي أن يصل، ويحاول تلقيح بيضة واحدة. الإخصاب المُتعدِّد يُنتج زيجوتًا يحتوي على ثلاث مجموعات أو أكثر من الكروموسومات، وهي حالة تُعرف بحالة تعدُّد الكروموسومات. هذه الحالة مرفوضة في التكوين الجنيني في الحيوان، على الرّغم من أنها موجودة أكثر في عالم النبات. ولهذا، تكون الاستجابة المُبكِّرة لالتحام الحيوان المنوي بالبيضة في حيوانات عدة بمنع التحام حيوانات منوية إضافية، وبكلمات أُخرى، منع حدوث حالة تعدُّدية النُّطف *Polyspermy*.

في قنفذ البحر، يؤدي التصاق غشاء الحيوان المنوي الأول إلى تغير سريع في الكمون الغشائي للبيضة، وهذا يمنع حيوانات منوية أُخرى من الالتحام بالغشاء البلازمي لها. وقد بيَّنت تجارب أهمية هذا الحدث؛ حيث لُقِّحت بيوض قنافذ البحر داخل مياه بحر اصطناعية، ذات تركيز منخفض لأيونات الصوديوم. والمعلوم أنّ تغيُّرًا في الكمون الغشائي يعود في الأغلب إلى دخول أيونات الصوديوم إلى داخل الخلية، لهذا فإنَّ التلقيح داخل مياه ذات تركيز مُنخفض لأيونات الصوديوم يمنع التَّغيُّر في الكمون الغشائي. تكون حالة تعدُّد النُّطف في هذه الظروف شائعة أكثر مما هي عليه في ماء البحر العادي.

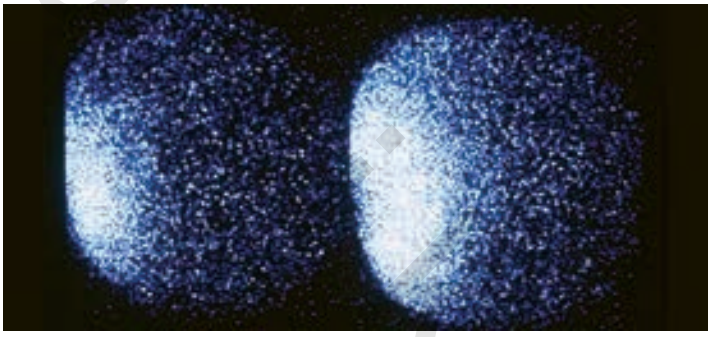
تستعمل حيوانات أُخرى طرقًا إضافية تُغيِّر فيها تركيب الأغلفة الخارجية للبيضة، ما يمنع أي حيوان منوي آخر من اختراق هذه الأغلفة. في قنافذ البحر والثدييات، توجد حويصلات مُتخصِّصة، تُسمّى **الحُبيبات القشرية Cortical granules**، مُباشرة تحت الغشاء البلازمي للبيضة. تُطلِق هذه الحبيبات مُحتوياتها بعملية الإخراج الخلوي في الفراغ بين الغشاء البلازمي والغلاف المُحّي، أو بين الغشاء البلازمي والمنطقة الشفافة، على التوالي. في كلتا الحالتين، تنزع أنزيمات الحبيبات القشرية مُستقبلات الحيوانات المنوية عن الغلاف الخارجي للبيضة.

أخيرًا، في بعض أنواع قنافذ البحر يتمُّ "سلخ" الأغلفة المُحّية عن سطح الخلية عن طريق التَّأثير المُشترك للأنزيمات المُختلفة للحبيبات القشرية وإطلاق المادة الزجاجية (هيالين). تقوم الأنزيمات بهضم الرَّوابط بين الغلاف المُحّي والغشاء البلازمي؛ لكي تسمح بالانفصال. المادة الزجاجية *Hyalin* هي جزيئات كبيرة غنية بالسكر تجذب الماء بالخاصية الأسموزية إلى داخل الفراغ الموجود بين الغلاف المحّيّ وسطح الخلية، وبهذا يتم فصلهما عن بعضهما. لا تستطيع حيوانات منوية إضافية اختراق المنطقة، بين الغلاف المُحّيّ المتصلب والمرتفع، الذي يُدعى الآن **غلاف الإخصاب Fertilization envelope**.

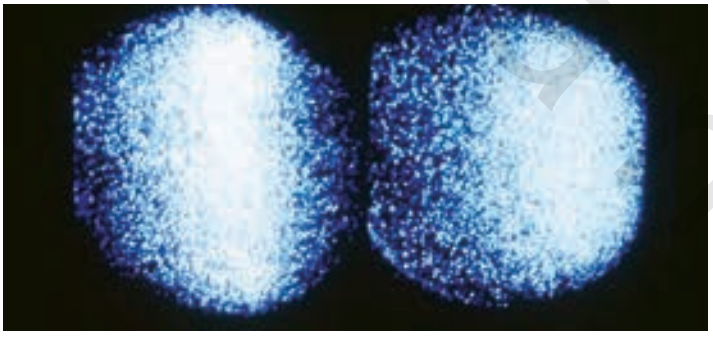
هناك حيوانات أُخرى عدة لا تستعمل أيّ طريقة لمنع دخول حيوانات منوية إضافية إلى البيضة. تقوم هذه المخلوقات بتحطيم أنوية الحيوانات المنوية كلها وتكسيرها، ما عدا نواة واحدة، أو تخرجها لاحقًا من البيضة لمنع حالة تعدُّد الكروموسومات.



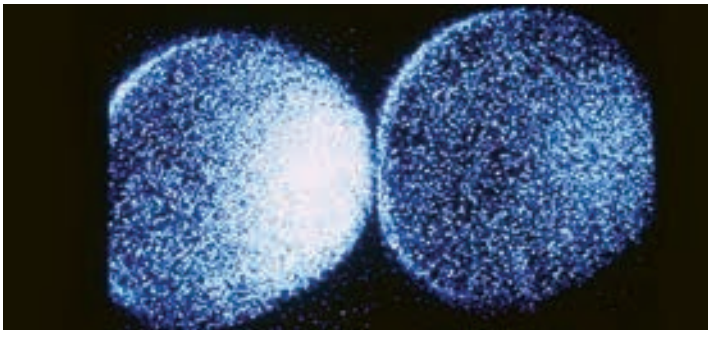
أ.



ب.



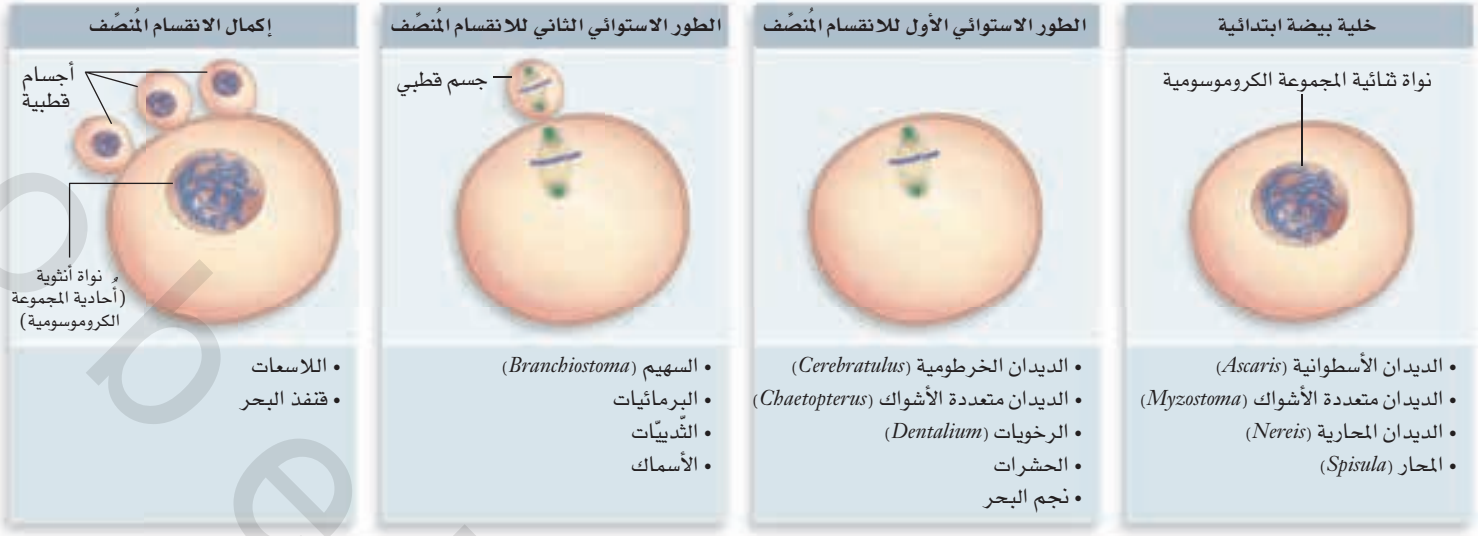
ج.



د.

الشكل 53-3

تنطلق أيونات الكالسيوم في موجة عبر بويضتين لقنفذ البحر بعد الالتقاء بالحيوان المنوي. النقاط البيضاء المضيئة هي جزيئات صبغة تُشِعّ عند ارتباطها بأيونات الكالسيوم. موجة أيونات الكالسيوم تتحرك من اليسار إلى اليمين في هاتين البيضتين (أ-د). البيضة التي على اليمين لُقِّحت قبل ثوانٍ قليلة من البيضة التي على اليسار. تستمر الموجة مدّة 30 ثانية تقريبًا قبل أن تغمر عرض البيضة كاملًا.



الشكل 53-4

مرحلة نضج البيضة عند ارتباط الحيوان المنوي في حيوانات مُختارة.

تأثيرات أخرى لاختراق الحيوان المنوي البيضة

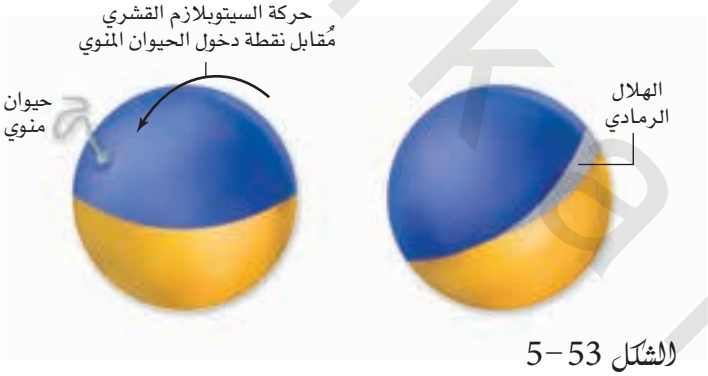
إضافة إلى التَّأثيرات السطحية التي سبق ذكرها، فإنَّ اختراق الحيوان المنوي قد يؤدي إلى حدوث ثلاثة تغييرات في البيضة: أولًا، في كثير من الحيوانات، لا تكون نواة البيضة غير المُلقَّحة أُحادية المجموعة الكروموسومية تمامًا؛ لأنها لم تُكمل الانقسام المنصف قبل الإباضة (الشكل 53-4). يُؤدي التحام غشاء الحيوان المنوي إلى تحفيز بيوض هذه الحيوانات لإكمال الانقسام المُنصِّف. ففي الثدييات، ينتُج من هذه العملية بيضةٌ كبيرة وحيدة، ذات نواة أُحادية المجموعة الكروموسومية، مع جسم قطبي واحد أو أكثر تحوي الأنوية الأخرى (راجع الفصل الـ 52).

ثانيًا، يُحفِّز اختراق الحيوان المنوي في حيوانات كثيرة حركة سيتوبلازم البيضة. في (الفصل الـ 19)، ناقشنا موضوع إعادة ترتيب السيتوبلازم في البيوض المُخصَّبة حديثًا للحيوانات الزقية، الذي يُؤدي إلى إنتاج مواضع غير مُتناظرة من حبيبات صبغة تُحدِّد التَّطور الجيني للعضلات. في أجنَّة البرمائيات، تشكل نقطة دخول الحيوان المنوي البيضة نقطة تبدأ عندها حركة السيتوبلازم في البيضة، حيث ينشأ عن هذه الحركة التَّماثل الثنائي الجانبي للحيوان.

في بعض الضفادع، مثلًا، يُسبِّب اختراق الحيوان المنوي دوران الغطاء الصبغي الخارجي لسيتوبلازم البيضة في اتجاه نقطة دخول الحيوان المنوي، كاشفًا الهلال الرمادي للسيتوبلازم الدَّاخلي مقابل نقطة دخول الحيوان المنوي (الشكل 53-5). يُحدِّد موقع الهلال الرمادي اتجاه أول انقسام خلوي. فالخط المرسوم بين نقطة دخول الحيوان المنوي والهلال الرمادي يقسم الحيوان الكامل مستقبلًا إلى نصفين: أيمن وأيسر.

ثالثًا، يتميز التَّحفيز بارتفاع حاد في تصنيع البروتين وزيادة في الأنشطة الأيضية بشكل عام. وقد وضَّحت التَّجارب زيادة إنتاج البروتين باستخدام جزيئات الحمض النووي الريبوزي الرسول الموجودة بكثرة في سيتوبلازم البيضة عند عملية تكوينها.

في بعض الحيوانات، يُمكن أن تُنشَّط البيضة بشكل اصطناعي دون اختراق الحيوان المنوي لها، عن طريق ثقب غشاء البيضة. تتطور البيضة التي تُنشَّط بهذه الطريقة جنينيًّا بطريقة عذرية (دون تلقيح). بعض البرمائيات، والأسماك، والزَّواحف تعتمد بشكل كامل على التَّكاثر العذري، وقد سبق ذِكْرُ هذا الموضوع في الفصل الـ 52.



الشكل 53-5

تكوين الهلال الرمادي في بيوض الضفادع. يتكوَّن الهلال الرمادي على الجهة المُقابلة لنقطة دخول الحيوان المنوي.

يُعيد اندماج الأنوية حالة ثنائية المجموعة الكروموسومية

في المرحلة الثالثة والأخيرة من التلقيح، تتحد نواتا الحيوان المنوي والبيضة أحاديتا المجموعة الكروموسومية معًا لتكوين النواة ثنائية المجموعة الكروموسومية للزيجوت. تحتاج هذه العملية إلى هجرة النواتين نحو بعضهما عبر أشعة من الأنيبيبات الدَّقيقة الرفيعة. يقوم المُريكز الذي يدخل البيضة مع نواة الحيوان المنوي بتنظيم شبكة الأُنيبيبات الدَّقيقة، التي تُصنع من بروتين توبيولين المخزون في سيتوبلازم البيضة.

يتبع اختراق الحيوان المنوي عبر الطبقات الخارجية، والتحام غشاء الحيوان المنوي، وغشاء البيضة ظهور أحداث من التَّطورات المُعقَّدة. تشمل هذه التَّطورات الجنينية تنشيط البيضة، ومنع تعدُّد النُّطف، وإعادة ترتيب السيتوبلازم. يُمنَع تعدُّد النطف عن طريق تغيير استقطاب الغشاء، وتعديل سطح البيضة. آخر مرحلة من الإخصاب هي التحام أنوية الحيوان المنوي والبيضة لإنتاج زيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية.

2-53 عملية التَّفلُّج ومرحلة البلاستيولة

يتبع مرحلة الإخصاب المرحلة الأساسية، وهي الانقسام السريع للزَّيجوت التي تكوِّن عددًا أكبر وأكبر من الخلايا الصغيرة (انظر الجدول 53-1). تُسمّى هذه المرحلة، عملية **التَّفلُّج Cleavage**، ولا يرافق هذه المرحلة زيادة في الحجم الكلي للجنين. كلّ خلية من كتلة الخلايا المُتماسكة تُسمّى **الفلجة** (القطعة) **Blastomere**. في الكثير من الحيوانات، يُسمّى طرفا أو نهايتا البيضة والجنين الناتج لاحقًا **القطب الحيواني Animal pole** و**القطب الخضري Vegetal pole**. بشكل عام، تُكوِّن فلجات القطب الحيواني الأنسجة الخارجية للجسم، في حين تُكوِّن فلجات القطب الغذائي الأغشية الدَّاخلية.

البلاستيولة كرة مجوّفة من الخلايا

في أجنة كثير من الحيوانات، تصبح الفلجات الخارجية في هذه الكرة من الخلايا التي تكوَّنت خلال التَّفلُّج مرتبطة مع بعضها بمفاصل محكمة، حيث تحيط أحزمة من البروتين بالخلية، وتربطها مع جارتها بقوة (انظر الفصل الـ 9). تعمل هذه المفاصل المحكمة بوصفها سدادًا محكمًا يعزل كتلة الخلايا الدَّاخلية عن الوسط المُحيط.

يتبع ذلك أن تبدأ الخلايا في داخل الكتلة بضخّ أيونات الصوديوم من السيتوبلازم إلى الفراغ بين الخلايا. يجعل هذا التدرُّج الأسموزي الناتج الماء يدخل إلى مركز الجنين، ما يزيد حجم الفراغ بين الخلايا. تتجمع الفراغات لتكون فراغًا واحدًا كبيرًا داخل الجنين. تُسمّى الكرة المُجوَّفة الناتجة عن الخلايا **بلاستيولة Blastula** (أو **الكيس البلاستيولي Blastocyst** في الثدييات)، أما الفراغ المملوء بسائل داخل البلاستيولة فيُسمّى تجويف **البلاستيولة Blastocoel** (ارجع إلى الجدول 53-1).

أنماط التَّفلُّج متنوعة جدًا ومُختلفة

انقسامات التَّفلُّج سريعة جدًا في مُعظم الأنواع، ويُقدِّم الفصل الـ 19 مُلخَّصًا بمجموعة البروتينات التي تتحكم في دورة حياة الخلية في أجنّة الحيوانات. أنماط التَّفلُّج مُتنوعة، وهناك طرق عدة لتقسيم السيتوبلازم في بيضة عند التفلج بقدر ما هناك قبائل في المملكة الحيوانية! لكن، ومع ذلك، نستطيع الوصول إلى التعميم:

الكمية النسبية للمُحّ المُغذي في البيضة هي الصفة المُميِّزة التي تُؤثِّر في نمط التَّفلُّج في جنين الحيوان (الشكل 53-6). والفقريات تمتلك طرقًا مُختلفة للتَّكاثر تتضمن أنماطًا مُختلفة من استعمال المحّ.

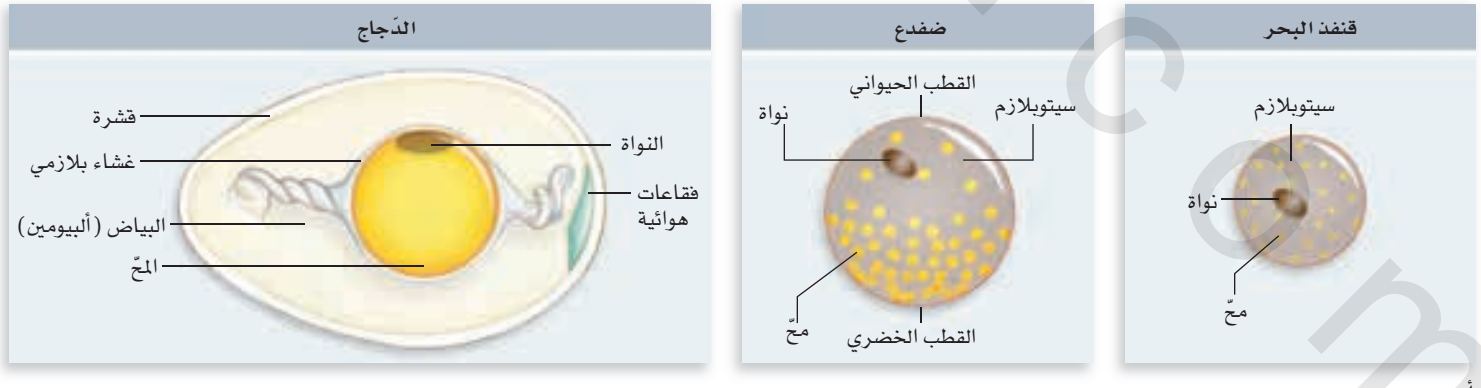
التَّفلُّج في الحشرات

تمتلك الحشرات بيوضًا غنية بالمحّ، وفي الفصل الـ 19 ناقشنا موضوع أدمة البلاستيولة المُدمجة في الحشرات، حيث تحدث انقسامات مُتساوية عدة للنواة دون انقسام للسيتوبلازم. وبسبب عدم وجود أغشية تفصل أنوية الجنين المُبكر في الحشرات، فإن تدرجًا من بروتينات قابلة للانتشار، تسمى **بروتينات محددة للشكل (مورفوجينات) Morphogens**، يحدث داخل سيتوبلازم البيضة، وله القدرة على التأثير بشكل مُباشر في نشاط الأنوية الجنينية، ومن ثم على نمط تكوين الجنين المُبكر. تُهاجر هذه الأنوية لأطراف البيضة، حيث تتكون حولها أغشية خلوية. تحتوي **أدمة البلاستيولة الخلوية Cellular blastoderm** الناتجة في الحشرة على طبقة واحدة من الخلايا تحيط بكتلة مُحٍّ مركزية (الشكل 19-12 والجدول 53-2).

التَّفلُّج في البيوض التي تحتوي كمية متوسطة أو قليلة من المُحّ

يحدث التَّفلُّج في هذه البيوض، خلال البيضة كاملة، ويسمى **التَّفلُّج كامل الانشطار Holoblastic cleavage** (الشكل 53-7). هذا النَّمط من التَّفلُّج تتميز به اللافقريات مثل الرَّخويات، والديدان الحلقية، وشوكيات الجلد، والزقيات إضافة إلى البرمائيات والثدييات (سيتم وصفها قريبًا).

في قنافذ البحر، يؤدي هذا التَّفلُّج كامل الانشطار إلى تكوين بلاستيولة متماثلة تتكون من طبقة واحدة من الخلايا تقريبًا لها الحجم نفسه تُحيط بالتَّجويف البلاستيولي الكروي. على العكس من هذا، تحتوي بيوض البرمائيات كمية أكثر من المُحّ في السيتوبلازم في منطقة نصف الكرة الخضري عنه في نصف الكرة الحيواني. ولأنَّ انقسام المنطقة الغنية بالمُحّ أبطأ من المناطق التي فيها محّ قليل، فإن أخدود التَّفلُّج الأفقي مُزاح أكثر إلى جهة القطب الحيواني (الشكل 53-8أ).

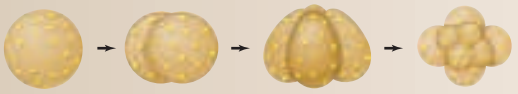
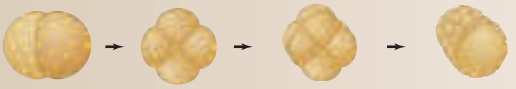
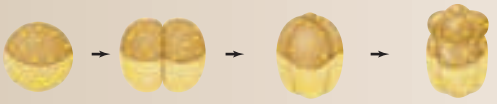
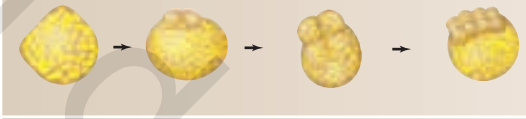


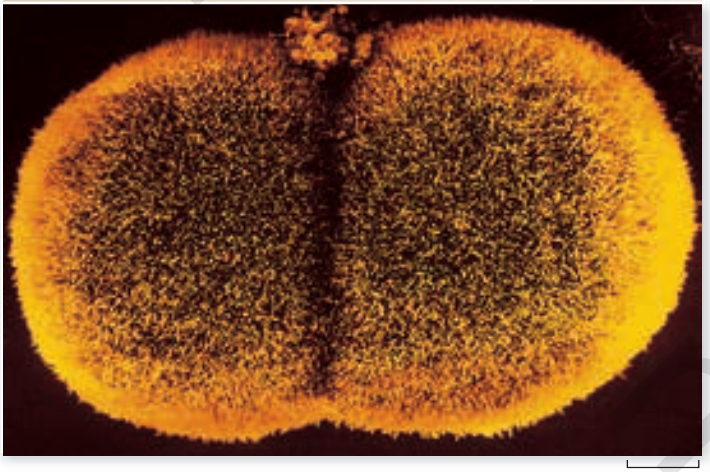
أ. ب. ج.

الشكل 53-6

توزيع المحّ في ثلاثة أنواع في البيوض. أ. في بيضة قنفذ البحر، كمية قليلة من المحّ تتوزّع بشكل متساوٍ، ونواة في المركز. ب. في بيضة الضفدع، هناك محّ أكثر، وتكون النواة مُزاحة نحو أحد الأقطاب. ج. بيضة الطيور مُعقَّدة، لها نواة موجودة في قرص من السيتوبلازم موجود فوق كتلة كبيرة، ومركزية من المُحّ.

الجدول 53-2 الأنماط الرئيسة للتَّفلُّج في أجنّة الحيوانات

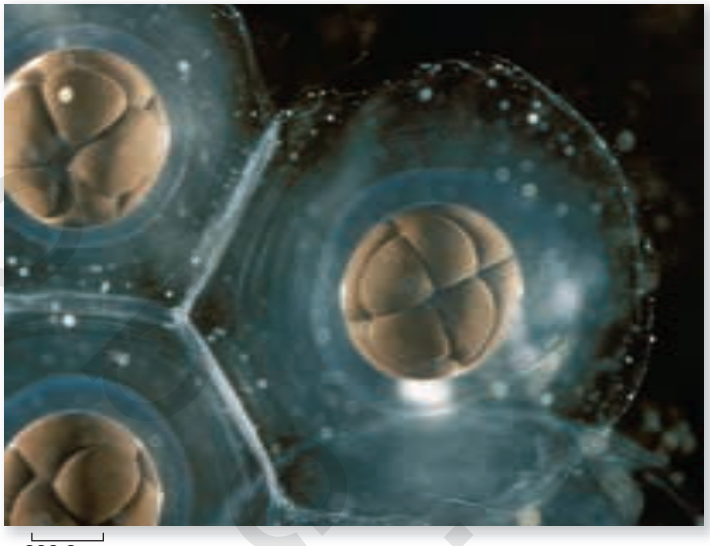
التَّفلُّج كامل الانشطار	
بيوض مُتساوية المحّ (تتوزع جزيئات المُحّ بشكل متساوٍ ومتباعد)	
التَّفلُّج القطري شوكيات الجلد	
التَّفلُّج الحلزوني الديدان الحلقية الرخويات الديدان المفلطحة	
التَّفلُّج الدَّوراني الشّدييّات الديدان الأسطوانية	
بيوض متوسطة المحّ (محّ متوسط قريب من القطب الخضري)	
تفلُّج قطري مزاح البرمائيات	
التَّفلُّج جزئي الانشطار	
بيوض كاملة المُحّ (محّ كثيف يتوزع على الخلية كلّها)	
تفلُّج قرصي الأسماك الزَّواحف الطّيور	
بيوض مركزية المحّ (المحّ في مركز البيضة)	
التَّفلُّج المُدمج مُعظم الحشرات	صور



3 µm

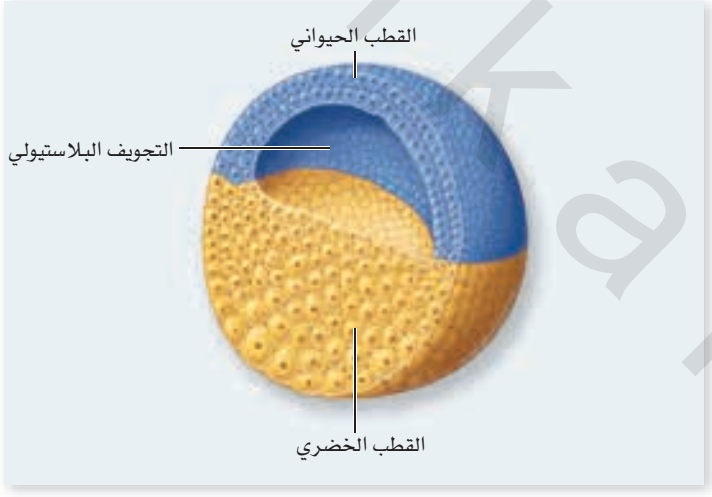
الشكل 53-7

التَّفلُّج كامل الانشطار. في هذا النوع من التَّفلُّج الذي تتصف به البيوض قليلة المُحّ يحدث انقسام خلوي كامل، أي على طول الخلية.



333.3 µm

أ.



ب.

الشكل 53-8

التَّفلُّج في الضفادع وتكوين البلاستيولة. أ. تنقسم الخلايا الأقرب في هذه الصورة (القريبة من القطب الحيواني) أسرع من الخلايا القريبة من القطب الخضري (أسفل خلايا القطب الحيواني). ب. مقطع عرضي في بلاستيولة الضفدع، مُبينًا التَّجويف البلاستيولي، وخلايا كبيرة مملوءة بالمحّ على القطب الخضري، وخلايا صغيرة مع كمية محّ قليلة عند القطب الحيواني.

وعليه، فإنَّ التَّفلُّج الكامل في بيضة الضفدع يعطي بلاستيولة غير متماثلة، حيث الفراغ البلاستيولي مُزاح إلى جهة. تتكون البلاستيولة من خلايا كبيرة تحوي الكثير من المحّ على القطب الخضري، وخلايا صغيرة وأكثر عددًا تحوي القليل من المحّ على القطب الحيواني (الشكل 53-8 ب).

التَّفلُّج في البيوض التي تحتوي كمية كبيرة من المُحّ

تتكوَّن بيوض الزواحف، والطيور، وبعض الأسماك من المُحّ بشكل كامل تقريبًا، مع كمية قليلة من السيتوبلازم الرائق المُتموضع في قطب واحد يُسمّى **القرص البلاستيولي Blastodisc**. ويكون التَّفلُّج في هذه البيوض محصورًا في القرص البلاستيولي فقط، فالمحّ هنا ليس إلا كتلة خاملة. يُسمّى هذا النوع من التَّفلُّج

تَفلُّج جزئي الانشطار Meroblastic cleavage (الشكل 53-9). لا يكون الجنين الناتج عن عملية التَّفلُّج هذه دائريًّا، وإنما يكون على شكل قبعة رقيقة تجلس على المُحّ.

التَّفلُّج في الثدييات

تحتوي بيوض الثدييات على كمية قليلة من المُحّ؛ ولكن مراحل التكوين الجنيني بها كثير من التشابهات مع أقربائها من الطيور والزَّواحف.

وبسبب عدم عرقلة المُحّ لعملية التَّفلُّج في بيوض الثدييات، فإنَّ التَّفلُّج يُعدّ كامل الانشطار، مُنتجًا **الكيس البلاستيولي Blastocyst**، الذي يتكون من طبقة واحدة من الخلايا تُحيط بفراغ مملوء بسائل يُسمّى التَّجويف البلاستيولي. وتوجد **كتلة الخلايا الداخلية Inner cell mass** في قطب واحد من التَّجويف البلاستيولي (الشكل 53-10). تُشبه كتلة الخلايا الدَّاخلية القرص البلاستيولي في الزَّواحف والطيور، وهي تنقسم لإعطاء الجنين.

تُسمّى الإكتودرم من الخلايا **الطبقة السطحية الغذائية Trophoblast**، وهي شبيهة بالخلايا التي تكوّن الأغشية التي تبطِّن القشرة الخارجية القاسية لبيضة الزواحف. لقد تغيرت هذه الخلايا في أثناء تطور الثدييات لتقوم بوظيفة مختلفة: إذ يدخل جزء من الطبقة الغذائية بطانة رَحم الأم (الطبقة الطلائية للرَّحم) حيث يُسهم في تكوين **المشيمة Placenta**، أي العضو الذي يسمح بالتبادل بين الجنين ودم الأم. سوف نُناقش المشيمة بوضوح لاحقًا.

الأنماط الرئيسة للتَّفلُّج في أجنة الحيوانات مُلخَّصة في الجدول 53-2.

الفلجات قد تلتزم بسبل التكوين الجنيني أو لا تلتزم

تظهر الأجنة في أثناء التَّفلُّج من الخارج، مثل كرة بسيطة، أو قرص من الخلايا المُتشابهة. وهذا المظهر يبدو خادعًا في الكثير من الحيوانات؛ فمثلًا، أدى الانفصال غير المُتساوي للمُحدِّدات السيتوبلازمية في فلجات مُعيَّنة في أجنة الزقيات الذي وصف في (الفصل الـ 19)، إلى أن تسلك الخلايا سُبُلًا مُختلفة للتكوين الجنيني. وفي التجارب التي تمَّ فيها تدمير أو إزالة هذه الخلايا المُلتزمة، نتجت أجنة فاقدة للأنسجة التي كان من المُمكن أن تُنتجها هذه الخلايا المُلتزمة.

على العكس من هذا، فالثدييات التي تملك تطورًا جنينيًّا منظمًا بشكل عالٍ، لديها

25ميكرومترًا

الشكل 53-9

التَّفلُّج جزئي الانشطار. في هذا النَّوع من التَّفلُّج ينقسم جزء من البيضة بنشاط لتكوين كتلة من الخلايا، ويحدث مثل هذا التَّفلُّج في البيوض كثيرة المُحّ.

الشكل 53-10

أجنّة الثّدييّات والطّيور هي أكثر تشابهًا مما يظهر. بلاستيولة الثدييات (يسار)، تُدعى الكيس البلاستيولي مُكونة من كرة من الخلايا هي الخلايا السطحية المغذية تحيط بتجويف يُعرف بالتَّجويف البلاستيولي، وكتلة خلايا داخلية. بلاستيولة الطيور (يمين) تتكون من قبعة من الخلايا، هي القرص البلاستيولي، الذي يجلس على كتلة كبيرة من المُحّ. يُعطي القرص البلاستيولي طبقة علوية وأخرى سفلية بينهما تجويف بلاستيولا مضغوط.

فلجات لا يبدو أنها تلتزم بمصير مُعيَّن أو مُحدَّد. فمثلًا، إذا أُزيلت فلجة واحدة من جنين إنسان في مرحلة ثماني الفلجات (كما يحصل في عملية التَّشخيص الجيني قبل زرع الجنين في الرَّحم)، فإنَّ الفلجات السبع المُتبقية "تُنظِّم" نفسها، وتتطور جنينيًّا لإعطاء مخلوق كامل إذا زرعت في رحم امرأة. وبشكل مماثل، إذا تمَّ فصل الجنين إلى نصفين (بشكل طبيعي أو اصطناعي) تُنتج التوائم المُتماثلة. وعلى هذا يظهر أنَّ وراثة مُحدِّدات جينية من الأم ليس له دور مهم في التكوين الجنيني، وأنَّ تركيب الجسم يُحدِّده بشكل أساسي اتصال الخلايا مع بعضها.

المراحل الأولى لحدوث التنميط في التكوين الجنيني تتم قبل عملية انغراس الجنين في الرَّحم الذي يقود إلى تكوين الكيس البلاستيولي. ففي مرحلة ثماني الفلجات عند مُعظم الثدييات، ينبسط السطح الخارجي للفلجات نحو بعضها في عملية تُسمّى **التَّراص Compaction**، التي تُؤدي إلى استقطاب الفلجات. الفلجات المُستقطبة بعد ذلك تدخل في انقسام خلوي غير مُتماثل. وقد أظهرت دراسات باستخدام الخلايا المزروعة أنَّ الخلايا داخل الجنين تُصبح غالبًا كتلة الخلايا الدَّاخلية للكيس البلاستيولي، في حين تُعطي الخلايا الخارجية عادة خلايا الطبقة السطحية الغذائية.

أنماط التَّفلُّج بكمية المحّ وتوزيعه في البيضة. البيوض التي تحتوي كمية قليلة من المُحّ تتفلَّج بشكل كامل (تفلُّج كامل الانشطار) أما البيوض التي تحتوي كمية كبيرة من المُحّ فلا تتمكن من التَّفلُّج الكامل (تفلُّج جزئي الانشطار).

3-53 عملية تكوين الجاسترولا

في تسلسل مُعقَّد من التَّغيُّرات في شكل الخلية وحركتها، تُرتِّب خلايا البلاستيولة نفسها لتُشكِّل خطة الجسم الأساسية للجنين. تُسمَّى هذه العملية **تكوين الجاسترولا (التبطُّن) Gastrulation**، حيث تتشكّل ثلاث طبقات جرثومية أولية، وتُحوِّل البلاستيولة إلى جنين مُتماثل جانبيًّا يحتوي على سلف معي مركزي، ومحاور أمامية -خلفية وظهرية- بطنية واضحة.

الجدول 3-53	مصاير الطبقات الجرثومية الثلاثة في أثناء التكوين الجنيني في الفقريات
الإكتودرم	بشرة الجلد، الجهاز العصبي، أعضاء الإحساس.
الميزودرم	الهيكل، العضلات، الأوعية الدموية، القلب، الدم، أعضاء التَّكاثر، الكلية، أدمة الجلد.
الإندودرم	بطانة الجهاز الهضمي والتَّنفسي، الكبد، البنكرياس، الغدة الزعترية، الغدة الدرقية.

تنتج عملية تكوين الجاسترولا ثلاث طبقات جرثومية

ينجم عن عملية تكوين الجاسترولا ثلاث طبقات **بدائية جرثومية Germ layers**: الأدَمة الخارجية (إكتودرم)، والأدَمة الداخلية (إندودرم)، والأدَمة الوسطى (ميزودرم). للخلايا في كلّ طبقة مصير في التَّكوين الجنيني مختلف عن باقي الطبقات. **فخلايا الإندودرم (إندودرم) Endoderm** تتحرك، وتُشكِّل أنبوبًا يُسمّى المَعْي البدائي؛ الذي ينشأ عنه بطانة المَعْي ومشتقات المَعْي (مثل البنكرياس، والرئتين، والكبد، ...إلخ). والخلايا التي تبقى في الخارج هي **الإكتودرم (إكتودرم) Ectoderm**، ومُشتقاتها التي تشمل البشرة والجهاز العصبي. أما الخلايا التي تتحرك في الفراغ بين الإندودرم والأدمة الخارجية فتُسمّى **الميزودرم (ميزودرم) Mesoderm**؛ وهي تُعطي الحبل الظهري، والعظام، والأوعية الدَّموية، والأنسجة الضامة، والعضلات، والأعضاء الدَّاخلية مثل الكليتين، والغُدد التناسلية (الجدول 53-3).

تتحرك الخلايا في أثناء تكوين الجاسترولا باستخدام تغيرات عدّة في شكل الخلية. بعض الخلايا تستخدم امتدادات عريضة مملوءة بالآكتين، تُعرف بالأقدام الصفائحية *Lamellipodia*، حيث تزحف فوق الخلايا المُجاورة. تُطلق خلايا أُخرى زوائد ضيقة تُدعى الأقدام الخيطية *Filopodia*، تستخدمها "للمس" الخلايا الأخرى أو السطح الخارجي لها. عند الوصول إلى اتصال مقبول ومُرضٍ بين الخلايا، تنقبض الأقدام الخيطية الكاذبة لتدفع الخلية نحو الأمام. إن انقباض حُزم خيوط الآكتين مسؤول عن الكثير من هذه التَّغيُّرات في أشكال الخلايا. فالخلايا التي ترتبط معًا بقوة عن طريق روابط خلوية أو بروتينات رابطة بين الخلايا، سوف تتحرك معًا بوصفها صفائح خلوية.

في الأجنة قليلة المحّ ومجوفة البلاستيولة، **تنغمد Invaginate** صفيحة الخلايا الموجودة في القطب الخضري نحو الداخل لتُكوِّن أنبوب المَعْي البدائي. في الأجنّة ذات المُحّ الكثير، وحيث يكون من الصعب تحرك هذه الخلايا **تلتف Involute** صفائح من خلايا أصغر لولبيًّا إلى الدَّاخل فوق السطوح القاعدية للخلايا الخارجية. تنفصل خلايا أخرى بعيدًا عن الصفائح الخلوية، وتُهاجر بشكل خلايا مفردة خلال عملية تُسمّى **الدُّخول Ingression**.

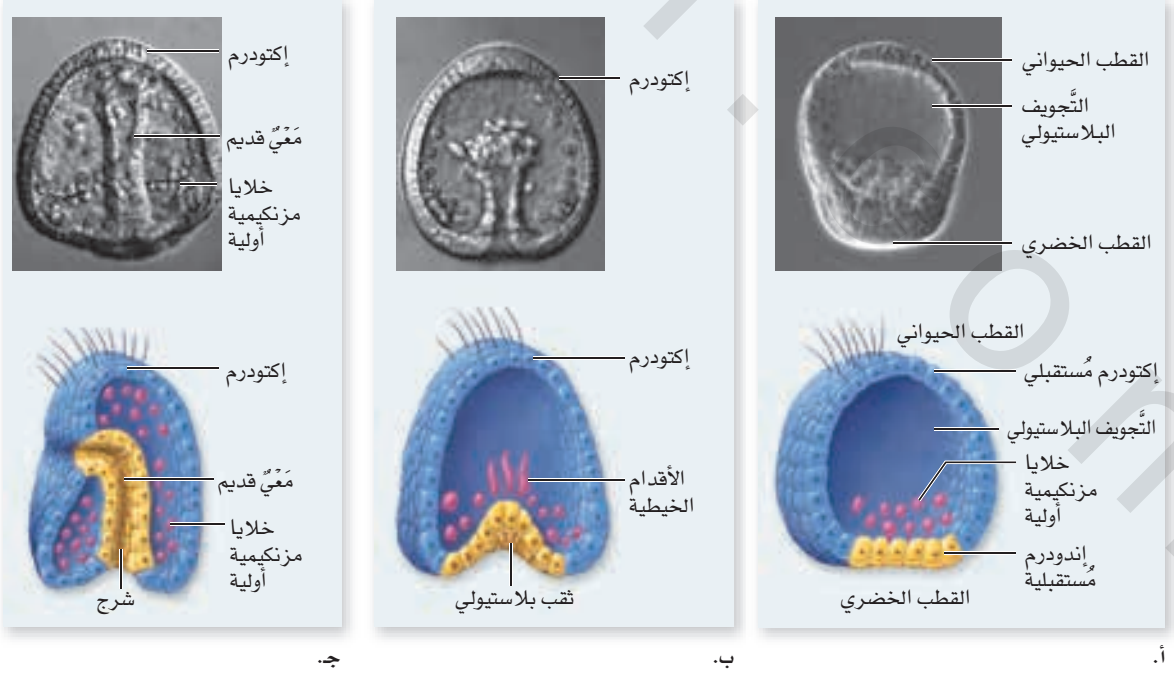
تبدأ عملية تكوين الجاسترولا في الطيور والثدييات بعملية تُدعى انفصال الصفائح **Delamination**، حيث تنفصل صفيحة واحدة من الخلايا إلى صفيحتين. تمتلك كلّ خلية مُهاجرة بروتينات سكرية مُتخصِّصة على سطحها، وتلتصق بجزيئات مُحدَّدة موجودة على سطوح الخلايا الأخرى، أو داخل الحشوة خارج الخلوية. هذه التَّغيُّرات في التلاصق بين الخلايا، كما وُصف في (الفصل الـ 19)، هي أحداث أساسية في عملية تكوين الجاسترولا. إن بروتين فايبرونكتن، وهو من بروتينات الحشوة خارج الخلية ومُستقبلات المتكامل (إنتجرين) المُقابلة في الخلايا، جزيئات مُهمة في عملية تكوين الجاسترولا في حيوانات كثيرة.

تختلف أنماط تكوين الجاسترولا أيضًا باختلاف كمية المحّ

كما في عملية التَّفلُّج، فإنَّ كمية المحّ تؤثر في أنواع حركات الخلايا التي تحدث في هذه العملية. وهنا، سندرس تكوين الجاسترولا في أربعة أنواع نموذجية من الأجنّة تحتوي كميات مُتباينة من المُحّ.

تكوين الجاسترولا في قنفذ البحر

شوكيات الجلد مثل قنفذ البحر تتطور من بيضة قليلة المُحّ، وتُشكِّل بلاستيولة مجوفة، مُتماثلة الخلايا. يبدأ تكوين الجاسترولا عندما تبدأ الخلايا الموجودة في القطب الخضري بتغيير أشكالها لتكون **الصفيحة الخضرية Vegetal plate** المُنبسطة. مثالًا لعملية الدُّخول، تنفصل تحت مجموعة من الخلايا في هذه الصفيحة عن جدار البلاستيولة، وتتحرك داخل فجوة التَّجويف البلاستيولي. تشكل تحت المجموعة هذه الخلايا **الميزنكيمية الأولية Primary mesenchyme cells** التي تُشكل فيما بعد الميزودرم، وتستخدم الأقدام الخيطية للهجرة داخل التَّجويف البلاستيولي (الشكل 53-11). وفي النِّهاية، تتموضع هذه الخلايا في الزوايا الجانبية من التَّجويف البلاستيولي، حيث تُكوِّن هيكل اليرقة.



الشكل 53-11

عملية تكوين الجاسترولا في قنفذ البحر. أ. يبدأ تكوين الجاسترولا بتكوين الصفيحة الخضرية ودخول الخلايا المزنكيمية الأولية (الميزودرم مُستقبلًا) إلى داخل التَّجويف البلاستيولي. ب. يتكون الإندودرم بعد ذلك من انبعاج باقي خلايا الصفيحة الخضرية، وامتداد الأنبوب الخلوي لإنتاج المعي الابتدائي. جـ. الخلايا التي تبقى على السطح تُكوِّن الإكتودرم.

obeikandl.com

بعد ذلك، تتبع الخلايا الباقية في الصفيحة الخضرية داخل التَّجويف البلاستيولي لتُكوِّن الإندودرم، مُشكلة تركيبًا يُشبه كرة التِّنس المُنبعجة. أخيرًا، تتصل الخلايا المُتحركة للدَّاخل على شكل أنبوب بالجهة المُقابلة من الجاسترولا، فتتوقف عن الحركة. يُسمّى هذا التَّركيب المُجوَّف الناتج عن هذا الانغماد **المَعْيَ القديم Archenteron** وهو سلف للقناة الهضمية مُستقبلًا. تُسمّى فتحة هذا المَعْي، أي الشرج لاحقًا، **الثقب البلاستيولي Blastopore**. وستتكوَّن فتحة ثانية في مكان التصاق المَعْي مع الجاسترولا في الجهة المُقابلة، لتُكوِّن الفم لاحقًا (الشكل 53-11). الحيوانات التي يتكوَّن فيها الشرج أولًا، ثُمَّ الفم تُسمّى ثانوية الفم *Deuterostomes*، كما مرَّ معنا في (الفصل الـ 32).

عملية تكوين الجاسترولا في الضفادع

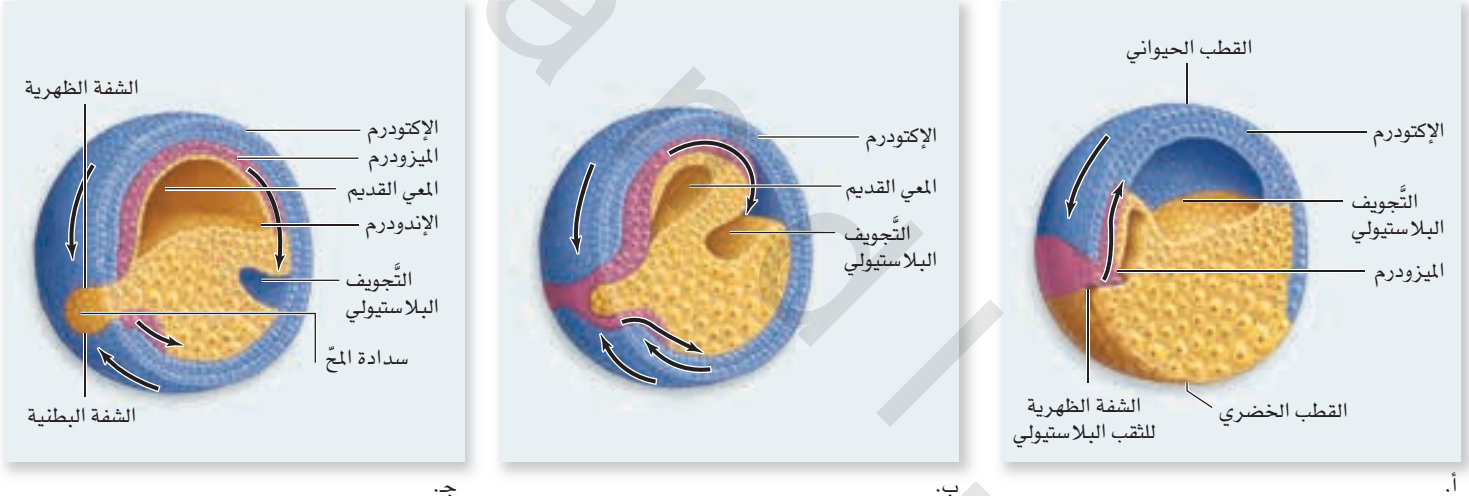
تحتوي البلاستيولة في البرمائيات على محّ غير مُتماثل التوزيع، والخلايا المملوءة بالمُحّ في القطب الخضري أقل عددًا، ولكنها أكبر حجمًا من الخلايا الخالية من المُحّ في القطب الحيواني. وعلى هذا، تكون عملية تكوين الجاسترولا أكثر تعقيدًا عما هي في قنفذ البحر. في الضفادع، تتبع طبقة الخلايا السطحية أولًا إلى الدَّاخل مكونة شقًّا صغيرًا هلالي الشكل، ويبدأ هذا الشقّ بتكوين ثقب البلاستيولة. يتبع ذلك، تحرُّك خلايا القطب الحيواني بشكل لولبي نحو الدَّاخل فوق الشفة الظهرية للثُّقب البلاستيولي (الشكل 53-12 أ)، التي تتكون في المكان نفسه الذي تكوّن فيه الهلال الرَّمادي للبيضة الملقحة (الشكل 53-5).

أخيرًا، تضغط طبقة الخلايا المتحركة لولبيًّا على السطح الدَّاخلي للجهة المُقابلة في الجنين، مُزيلة الفراغ البلاستيولي ومُنتجة المَعْي القديم والثقب البلاستيولي. في هذه الحالة، يكون الثقب البلاستيولي مملوءًا بخلايا المُحّ، فتتكوّن **السدادة المُحيَّة Yolk plug** (الشكل 53-12 ب، جـ). تُعطي طبقة الخلايا الخارجية الناتجة عن هذه الحركة الإكتودرم، وتشكل الطبقة التي في الدَّاخل الإندودرم. أما الخلايا التي تتحرك لولبيًّا فوق الشفتين الظهرية والبطنية (شِفتي ثقب البلاستيولة المفصولتين يفصل بالسدادة المُحيَّة) فتُهاجر بين الإكتودرم والإندودرم لتُشكِّل طبقة جرثومية ثالثة تُدعى الميزودرم (الشكل 53-12 جـ - هـ).

عملية تكوين الجاسترولا في الطيور

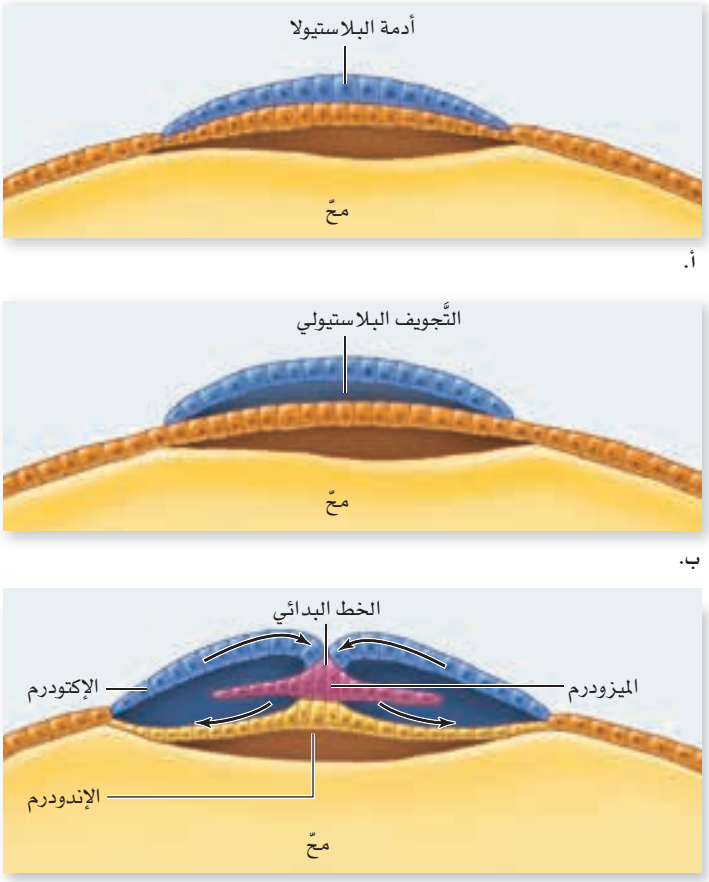
في نهاية عملية التَّفلُّج في الطيور أو الزَّواحف، يكون الجنين المُتطور عبارة عن قبعة صغيرة من الخلايا تُسمّى **أَدمَة البلاستيولا Blastoderm**، التي تجلس فوق كرة كبيرة من المحّ (الشكل 53-13أ). ونتيجة لذلك، فإنَّ عملية تكوين الجاسترولا تكتمل بطريقة مُختلفة.

في الطيور، تنفصل أولًا خلايا أدمة البلاستيولا إلى طبقتين، وتتكون فجوة التجويف البلاستيولي بين الطبقتين (الشكل 53-13ب). تُعطي الطبقة السفلية، العميقة من أدمة البلاستيولا ثنائية الطبقات الأنسجة خارج الجنينية فقط (كما سنُوضِّح لاحقًا)، في حين تشتق الخلايا الخاصة بالجنين من طبقة الخلايا العلوية لأدمة البلاستيولا. وعلى هذا، فإنَّ الطبقة العلوية لأدمة البلاستيولا تُعطي الطبقات الجرثومية الثلاث.



الشكل 53-12

تكوين الجاسترولا في الضفدع. أ. تتحرك طبقة من الخلايا من القطب الحيواني نحو القطب الخضري، حتى تدخل خلال الشفة الظهرية من الثقب البلاستيولي. ب. تدخل خلايا من منطقة الشفة الظهرية بشكل لولبي إلى الفراغ الداخلي، أو التَّجويف البلاستيولي، وهي من ثم تضغط على الجدار البعيد. وتظهر الطبقات الثلاث (الإكتودرم، والميزودرم، والإندودرم) بشكل واضح. تظهر الإكتودرم باللون الأزرق، والميزودرم باللون الأحمر، والإندودرم باللون الأصفر. جـ. تُكوِّن حركة الخلايا إلى الدَّاخل تجويفًا جديدًا يُعرف بالمَعْي القديم ليحل مكان التَّجويف البلاستيولي. د. تبدأ مرحلة تكوين الأعضاء عندما يبدأ تكوين الصفيحة العصبية من الإكتودرم لتبدأ مرحلة تكوين الجهاز العصبي. هـ. يتكون الأخدود العصبي من الصفيحة العصبية، ومن ثَمَّ يتكون الأنبوب العصبي. الخلايا العصبية من الإكتودرم تظهر باللون الأرجواني.



الشكل 53-13

تكوين الجاسترولا في الطيور. أ. تتكون البلاستيولة من قرص من الخلايا يجلس أعلى كتلة كبيرة من المحّ. ب. يستمر تكوين الجاسترولا بانفصال أدمة البلاستيولا إلى طبقتين. تُشتق الطبقات الجرثومية الثلاث كلّها من الطبقة العُليا لأدمة البلاستيولا. جـ. تُعطي الخلايا التي تُهاجر عبر الخط البدائي إلى داخل الجنين الميزودرم أو الإندودرم المُستقبلي. الخلايا التي تتبقى في الطبقة العلوية تُعطي الإكتودرم.

تبدأ بعض الخلايا السطحية في التَّحرُّك نحو خط الوسط، حيث تنفصل عن صفيحة الخلايا السطحية، وتدخل إلى الداخل، التَّجويف البلاستيولي. ويتكوَّن أخدود (شقّ) على طول خط الوسط مُظهرًا ومُعلِّمًا مكان هذا الدُّخول (الشكل 53-13 جـ). يدعى هذا الأخدود المناظر لثقب بلاستيولا متطاول **الخطّ البدائيّ Primitive streak**. تُهاجر بعض الخلايا عبر الخط البدائي، وتعبر التَّجويف البلاستيولي لتأخذ مكان الخلايا في الطبقة السفلى، وتُسمَّى هذه الخلايا المُهاجرة الإندودرم. تُهاجر خلايا أُخرى عبر الخط البدائي جانبيًّا إلى المنطقة الوسطى لتُشكِّل الميزودرم. أما الخلايا المُتبقية على السطح، التي لا تدخل الخط البدائي فتُشكِّل الإكتودرم.

عملية تكوين الجاسترولا في الثدييات

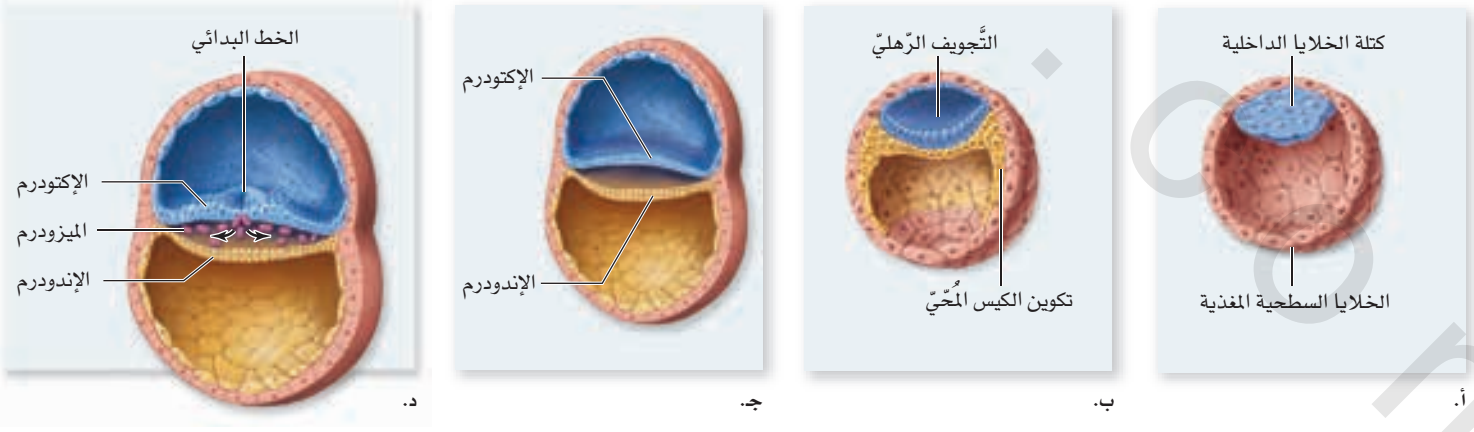
عملية تكوين الجاسترولا في الثدييات شبيهة إلى حدّ ما لما هي عليه في الطّيور. في كلا النوعين، يتطور الجنين من مجموعة مُنبسطة من الخلايا، أدمة البلاستيولا في الطيور، أو كتلة الخلايا الدَّاخلية في الثدييات. وعلى الرَّغم من انبساط خلايا الطبقة الأولية في الطيور الناتج عن ضغطها على كتلة المحّ، فإن خلايا الكتلة الداخلية في الثدييات تنبسط على الرَّغم من غياب المحّ.

في الثدييات، يجعل وجود المشيمة المحّ غير ضروري؛ حيثُ يبدأ الجنين في الحصول على غذائه من الأم حال حدوث الانغراس في جدار الرحم. وتستمر عملية تكوين الجاسترولا، وكأنها تجلس على كرة من المُحّ.

يتكون الخط البدائي، في الثدييات، وتُعطي حركة الخلايا داخله الطبقات الجرثومية الأولية، تمامًا كما في الطيور (الشكل 53-14). وبشكل مُشابه، فإنَّ أجنة الثدييات تُكوِّن المُحّ "المفقود" بتكوين كيس المحّ من الخلايا خارج الجنينية التي تُهاجر بعيدًا عن الطبقة السفلى لأدمة البلاستيولا، وتُبطِّن تجويف الفراغ البلاستيولي.

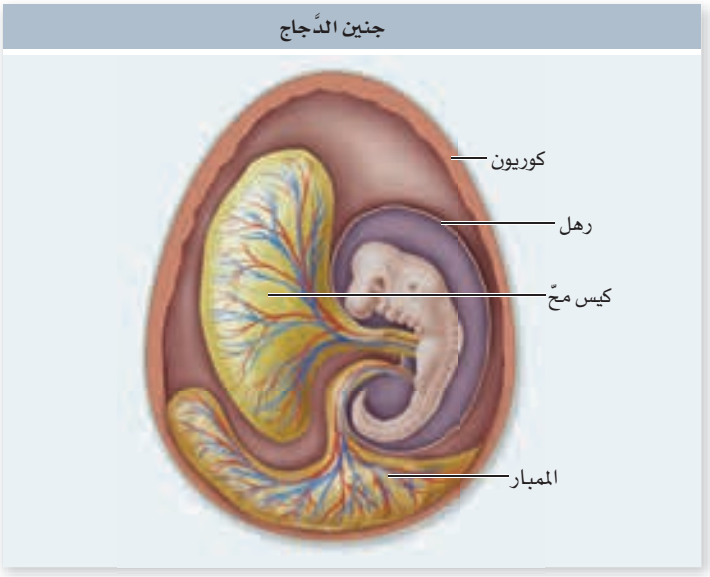
الأغشية الجنينية الخارجية هي تكيّف للحياة على اليابسة

نوعًا من أنواع التَّكيُّف للحياة البرية، تتطور أجنّة الزواحف، والطّيور، والثدييّات داخل **غشاء الرّهل Amniotic membrane or amnion** (الفصل الـ 35). هذا الغشاء وأغشية أخرى كثيرة تتكون من الخلايا الجنينية، لكنها تقع خارج جسم الجنين. لهذا السبب، فإنها تُسمّى **الأغشية الجنينية الخارجية Extra embryonic membranes**، وهي تشمل الرّهل، والكوريون، وكيس المحّ، والممبار.

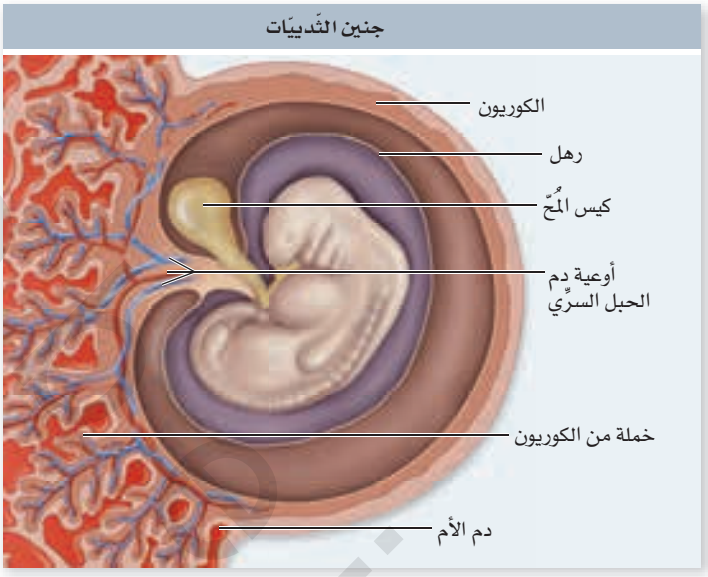


الشكل 53-14

تكوين الجاسترولا في الثّدييّات. أ. مقطع عرضي من التَّجويف البلاستيولي عند نهاية التَّفلُّج. ب. يتكون التَّجويف الرّهلي بين كتلة الخلايا الدَّاخلية وقطب الجنين. في الوقت نفسه، تتسطح كتلة الخلايا الداخلية، وتنفصل إلى طبقتين تُعطيان الإكتودرم والإندودرم. ب. وجـ. تُهاجر خلايا الطبقة السفلية لتُبطن التَّجويف البلاستيولي لتُكوِّن كيس المُحّ. د. الخط البدائي يُكوِّن الإكتودرم، والخلايا التي ستُكوِّن الميزودرم تُهاجر إلى الدَّاخل، بالطريقة نفسها لتكوين الجاسترولا في الطيور.



أ.



ب.

الشكل 53-15

الأغشية المُحيطة بالجنين خارجيًا. الأغشية المُحيطة بالجنين خارجيًّا في (أ) جنين الدَّجاج و (ب) جنين الثّدييّات يتشابهان في بعض الصفات. ولكن في جنين الدَّجاج، يستمر نمو الممبار، ويلتحم مع الكوريون تحت قشرة البيضة مُباشرة، حتى يقوم بعملية تبادل الغازات. أما جنين الثّدييّات، فيُسهم الممبار في تكوين الأوعية الدَّموية للحبل السُّري الذي يتشكَّل.

في الطّيور، ينشأ الرّهل والكوريون من التواءين ينموان ليُحيطا بالجنين بشكل كامل (الشكل 53-15أ). الرّهل هو الغشاء الدَّاخلي الذي يُحيط بالجنين، ويُعلِّقه خلال السائل الرّهلي *Amniotic fluid*، مُقلِّدًا بهذا البيئة المائية لأجنّة الأسماك والبرمائيات. أما الكوريون فيقع بجانب قشرة البيضة، وينفصل عن الأغشية الأخرى بتجويف يُسمّى السيلوم الجنيني الإضافي *Extraembryonic coelom*.

يؤدي **كيس المحّ Yolk sac** دورًا جوهريًّا في تغذية أجنّة الطّيور والزواحف؛ وهو موجود في الثدييات أيضًا، إلا أنه لا دور له في تغذية الجنين. ينشأ **غشاء الممبار Allantois** بوصفه كيسًا خارجًا من المَعْي، ويعمل بوصفه خازنًا لحمض البوليك الذي يُفرز مع البول في الطيور. خلال التكوين الجنيني، يتمدَّد غشاء الممبار في الطيور ليُشكِّل في النهاية كيسًا يتَّحد مع طبقة الكوريون الخارجية، تحت قشرة البيضة مباشرة. يشكِّل التحام غشاءي الممبار والكوريون وحدة وظيفية تُدعى غشاء الكوريون المماري. يقوم هذا الغشاء بتقريب الأوعية الدَّموية للجنين، الموجودة في غشاء الممبار من قشرة البيضة المُثقَّبة من أجل تبادل الغازات. وعليه، يُعدّ غشاء الكوريون المماري الغشاء التَّنفسي لجنين الطّيور.

في الثدييات، تنغرس خلايا الطبقة السّطحية المغذية الموجودة في الكيس البلاستيولي في جدار الرَّحم لتُصبح غشاء الكوريون (الشكل 53-15ب). ويُسهم ذلك الجزء من الكوريون المُتصل مع جدار الرحم في تكوين المشيمة. يتكوَّن الجزء الآخر من المشيمة من نسيج مُتحوِّر من رحم الأم، كما سنوضح لاحقًا. يُسهم الممبار في الثدييات في تكوين الأوعية الدَّموية التي سينشأ عنها الحبل السري، لكي يصل دم الجنين إلى المشيمة، حيث يتمَّ تبادل الغازات.

تُعطي عملية تكوين الجاسترولا ثلاث طبقات جرثومية تنشأ عنها أنسجة الجسم جميعها. في قنافذ البحر، تتطلب عملية تكوين الجاسترولا تكوين الإندودرم بانبعاج البلاستيولة، وتتكوَّن خلايا الميزودرم من خلايا سطحية أُخرى. في الفقريات التي تحتوي بيوضها على كمية متوسطة إلى كبيرة من المُحّ، عملية تكوين الجاسترولا ناتجة عن حركة الخلايا السطحية خلال ثقب البلاستيولة أو الخط البدائي، على التوالي. إن عملية تكوين الجاسترولا في الثدييات شبيهة بمثيلتها في الطّيور. تشمل الأغشية الجنينية الخارجية في الحيوانات الرّهلية (مثل الزواحف، والطّيور، والثدييّات) كيس المُحّ، والرّهل، والكوريون، والممبار.

4-53 تكوين الأعضاء

تؤسس عملية تكوين الجاسترولا خطة الجسم الأساسية، وتصنع ثلاث طبقات جرثومية أولية لأجنّة الحيوان. وهذا يهيئ لمرحلة **تكوين الأعضاء Organogenesis** –تكوين الأعضاء في أماكنها الصحيحة– التي تحدث نتيجة لتفاعل الخلايا ضمن الطبقات الجرثومية الثلاث وبينها. لهذا، فإنَّ مرحلة تكوين الأعضاء تتبع بسرعة تكوين الجاسترولا مُباشرة، وفي بعض الحيوانات، حتى قبل انتهاء مرحلة الجاسترولا. تتحوَّل الأنسجة، خلال مراحل التكوين الجنيني المُتتابعة إلى أعضاء، وتتخذ فيها الأجنّة شكلها الخاص والفريد (انظر الجدول 53-1).

تُؤدي تغيُّرات في التَّعبير الجيني إلى التَّحديد الخلوي

تحوي الخلايا في جسم الحيوان جميعها، ما عدا القليل جدًا من الخلايا المُتخصِّصة التي فقدت أنويتها، طاقم المعلومات الوراثية نفسه. وعلى الرَّغم من أنَّ الخلايا جميعها متماثلة وراثيًّا، فإنَّ الحيوان البالغ يحوي عشرات إلى مئات أنواع الخلايا المُختلفة، ويُظهر كلّ نوع منها معلومات وراثية خاصة من المجموع العام للمعلومات الوراثية في المخلوق. لم تفقد الخلايا الأخرى المعلومات الوراثية، وإنَّما فقدت القدرة على التَّعبير عنها جينيًّا. والسؤال هو: ما العوامل التي تُحدِّد الجينات التي يُراد إظهار صفاتها في خلية مُعيَّنة؟

يُحدِّد موقع الخلية في الجنين مصيرها إلى حدّ كبير. لهذا، فإنَّ تغيير موقع الخلية يُمكن أن يُغيِّر مصيرها، كما ذكرنا في (الفصل الـ 19). ولكن هذا صحيح إلى حد ما في التكوين الجنيني للخلية. في مرحلة ما، يُصبح مصير الخلية ثابتًا ومُحدَّدًا، في عملية تُسمّى **التَّحديد الخلوي Cell determination**.

يُمكن لمصير الخلية أن يُؤسَّس بوراثة مُحدِّدات سيتوبلازمية أو تفاعل الخلايا المُتجاورة مع بعضها. تُسمّى العملية التي تقوم بها خلية أو مجموعة من الخلايا بتوجيه خلايا مُجاورة لسلوك مصير مُحدَّد **التَّحفيز Induction**. فإذا وضع حاجز غير مُثقَّب، مثل ورق السيلوفان، بين النَّسيج المُحفِّز والنَّسيج المُستقبل، فإنَّ عملية التَّحفيز لا تحدث. وعلى عكس ذلك، فالغشاء المُثقَّب، الذي يسمح بمرور البروتينات من خلاله، يسمح بحدوث عملية التَّحفيز.

في مثل هذه التَّجارب، استنتج الباحثون أنَّ الخلايا المُحفِّزة تُفرز جزيئات ترميز بين الخلايا المُتجاورة قادرة على تغيير التَّعبير الجيني في الخلايا الهدف. وسوف تتعلم المزيد عن أصل التَّحفيز الجنيني في مكان لاحق في هذا الفصل.

التكوين الجنيني لأجهزة مُنتقاة في ذبابة الفاكهة

يُوضِّح تكوّن الأعضاء

في (الفصل الـ 19)، لاحظتَ أنَّ صُنع تراكيز مُختلفة من بروتين محدِّد للشكل يُؤدي إلى اختلاف في تحديد مصير خلايا على طول المحور الأمامي- الخلفي، والمحور الظهري –البطني. يُشكِّل هذان المحوران جهاز تحكُّم لتحديد مواقع أنسجة وأعضاء داخل جنين ذبابة الفاكهة. في هذا الجزء، سنتعرف إلى التكوين الجنيني لثلاثة أعضاء مُختلفة، هي: الغدد اللعابية، والقلب، والقصبة الهوائية في الجهاز التنفسي.

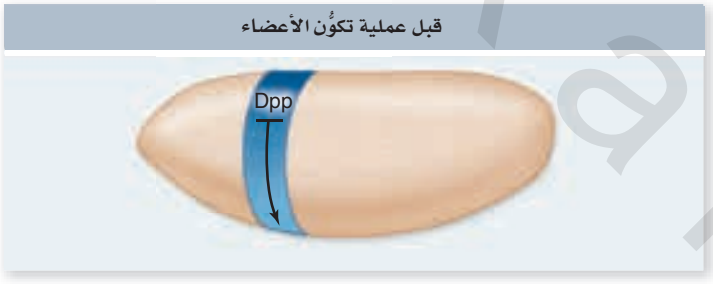
التكوين الجنيني للغدد اللعابية

يرقة ذبابة الفاكهة نهمة، وتلتهم الطعام باستمرار، لذلك تمتلك غددًا لعابية نشطة جدًا. تنشأ خلايا الغدد اللعابية الابتدائية من انبعاج أنبوبي بسيط من خلايا الإكتودرم على السطح البطني من قطعة الرَّأس الثالثة.

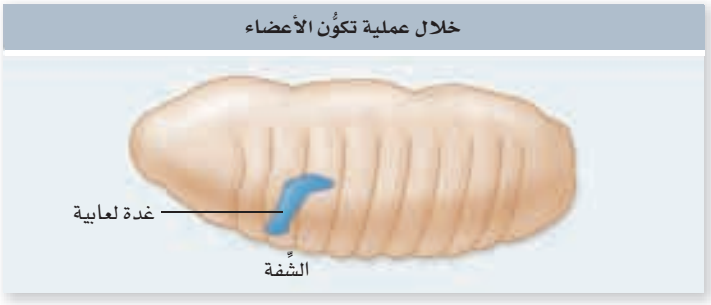
تتطوَّر الغدد اللعابية جنينيًّا فقط من شريط أمامي من الخلايا التي تعبر عن الجين المسمى مشط الجنس المختزل *sex combs reduced (scr)*. إذ لا تظهر الغدد اللعابية في الأجنّة التي لا يوجد لديها جين (*scr*)، وقد أظهرت التجارب أنَّ توسيع التعبير عن جين (*scr*) على طول المحور الأمامي- الخلفي يُؤدي إلى تكوين خلايا ابتدائية للغدد اللعابية إضافية على طول الجنين.

يُعدّ الجين (*scr*) واحدًا من الجينات المثلية من مُعقّد قرون الاستشعار القدمية Antennapedia، حيث إنَّه مسؤول عن عوامل الاستنساخ التي ترتبط بالمادة الوراثية DNA لتقوم بعملية تنظيم التَّعبير الجنيني (الفصل الـ 19). إنَّ أحد أهداف جين (*scr*) هو جين رأس الشوكة *fork head (fkh)*، الذي يمتلك مكانًا في منطقة المُحفِّز يرتبط به ناتج جين (*scr*). يُعدّ جين *fkh* ضروريًّا لعملية تطور الخلايا الإفرازية إلى خلايا لعابية، حيث إنَّه المسؤول عن إنتاج عامل استنساخ مهم في توجيه جينات الغدة اللعابية للتعبير عن نفسها. لهذا، يُمكن القول: إنَّ جين (*scr*) يُحفز تعبير *fkh* في المنطقة الأمامية لتكوين الغدة اللعابية.

يُحدِّد التَّأثير المثبط للبروتين، Decapentaplegic (Dpp) (يترجم حرفيًّا "شلل الخمس عَشْرة" لأنه مسؤول عن تكوين خمس عَشْرَة صفيحة افتراضية وغيابه يسبب شلل إنتاجها)، الذي يُعبّر عنه في منطقة الظهر، المكان البطني للغدد اللعابية. إن تنشيط التَّفاعلات المسؤول عنها بروتين Dpp يُثبِّط تكوُّن الغدد اللعابية في الخلايا المُجاورة. وهذا يجعل تطور الغدد اللعابية محصورًا فقط في منطقة الخلايا الخاصة الموجودة في الطبقة الجرثومية الخارجية (الشكل 53-16). في الأجنّة التي حدث بها طفرات في جين Dpp أو أي بروتين يدخل في التفاعلات المسؤول عنها هذا البروتين، ظهرت الغدد اللعابية على كامل الطبقة الجرثومية الخارجية للقطعة الثالثة، وليس فقط في البقعة البطنية منها.



أ.



ب.

الشكل 53-16

تكوُّن الغدَّة اللعابية في ذبابة الفاكهة. تُحدّد خلايا الغدة اللعابية المُستقبلية بتقاطع المحاور الأمامية – الخلفية، والظهرية – البطنية. أ. قبل عملية تكوّن الأعضاء، يتمُّ التَّعبير عن جين مشط الجنس المختزل *sex combs reduced (scr)* في الخلايا الأمامية (المنطقة المُظلَّلة بالأزرق). في الوقت نفسه، يُفرز بروتين شلل الخمس عَشْرَة (Dpp) من الخلايا على الجانب الظهري من الجنين، ليُشكِّل تدرُّجًا في الاتجاه الظهري البطني. يُحدِّد Dpp مصير الخلايا الظهرية، ويمنع تكوُّن الغدة اللعابية. ب. خلال عملية تكوُّن الأعضاء، تتطور الغدد اللعابية في المناطق التي يعبر فيها عن جين *Scr* ولكن لا يوجد هناك Dpp. تبدأ الغدة اللعابية في التَّكوُّن بالجهة البطنية على شكل انبعاج للطبقة الجرثومية الخارجية على جانبي القطعة الرأسية الثالثة (الشِّفة).

التكوين الجنيني للقلب

ينشأ القلب من الميزودرم في كلّ الحيوانات، وهو أول عضو يعمل وظيفيًّا في أثناء التكوين الجنيني. الوعاء الدموي الظهري هو نظير القلب في ذبابة الفاكهة. يتم التعبير عن الجين *tinman* المحتوي على الصندوق الذاتي في الميزودرم المكون للقلب المستقبلي، وفي الوعاء الدموي الظهري، ونشاطه مطلوب من أجل تطوّر القلب والوعاء الدموي الظهري في ذبابة الفاكهة (الشكل 53-17).

يعتمد التكوين الجنيني للوعاء الدموي على عاملي استنساخ هما: (T-box, GATA). ومن أجل إلقاء الضوء على المحافظة التطورية، وجد العلماء عائلات جينية شبيهة بكلّ من جينات ذبابة الفاكهة الثلاثة السابقة في الفقريات. فضلًا على ذلك، تؤدي أعضاء هذه العائلات الجينية دورًا مهمًّا في تطور القلب.

لا تتضمن هذه المحافظة التطورية تركيب هذه الجينات فقط، بل وظيفتها أيضًا. فقد وجد العلماء أيضًا أن تطور الميزودرم القلبي يعتمد على التأثير التحفيزي للطبقات الجرثومية المجاورة في كلٍّ من حشرة ذبابة الفاكهة والفقريات. في الفقريات، ينشأ القلب إلى الداخل، وعلى هذا، فإن الإشارات التحفيزية تأتي من الإندودرم الواقع تحتها. في ذبابة الفاكهة، يتكون الوعاء الدَّموي الظهري في موقع سطحي أكثر، وعليه يكون هناك تأثير تحفيزي لإشارات قادمة من الإكتودرم.

وعلى الرَّغم من اختلاف المصادر، فإن إشارات الترميز التي تُنظِّم التَّعبير عن هذه الأنواع الثلاثة المُختلفة من عوامل الاستنساخ تم الحفاظ عليها بين ذبابة الفاكهة والفقريات. ومع الأخذ في الحسبان أهمية القلب وتشابه وظيفته في المخلوقات الحية فإنَّه، ليس من المستغرب أن تقوم عائلات جينية متماثلة بتحويل الطبقة الجرثومية الوسطى إلى قلب في ذبابة الفاكهة والفقريات.

أ.

ب.

الشكل 53-17

عملية تكوين القلب يتمُّ التَّحكم بها جينيًا في ذبابة الفاكهة. جين يُدعى *tinman*، مسؤول عن تكوين الوعاء الدَّموي الظهري (شبيه القلب). أ. اللون البني للصبغة يظهر التَّعبير الجيني لجين *tinman* في الأجنّة الطبيعية التي يتطور عندها الوعاء الظهري على طول مركز الجنين. ب. غياب الوعاء الدَّموي الظهري في الأجنّة التي حدث بها طفرة في الجين *tinman*.

استقصاء

لماذا تعتقد أن علماء الوراثة سموا هذا الجين *tinman*؟

التكوين الجنيني للقصبات الهوائية: تشكيل التَّفرعات

كما درست في (الفصلين الـ 34 و 49)، تتبادل الحشرات الغازات عن طريق جهاز أنابيب رفيعة ومتفرعة يُسمّى **القصبات الهوائية Tracheae**. تُعدّ عملية التَّفرع المُتكرِّر للأنابيب الطلائية البسيطة التي تُؤدي إلى تكوين الجهاز القصبي مثالًا على **التَّشكيل التَّفرعي Branching morphogenesis**.

تؤدي طفرة في جين عدم التفرع *branchless* في ذبابة الفاكهة إلى ظهور نظام قصبات هوائية ضئيل. هذا الجين مسؤول عن إنتاج عوامل **تُدعى عوامل نمو الخلايا المولِّدة للألياف Fibroblast Growth Factors (FGF)**، التي ترتبط إلى مستقبل مفسفر تايروسين (انظر الفصل الـ 9) من أجل تحفيز تضاعف الخلايا الهدف. وفي مثال آخر مثير على المحافظة التطورية، وُجِدَ أن FGF شبيه بناتج جين عدم التفرع *branchless* في الثدييات مطلوب لتكوين ممرات الحويصلات الهوائية في رئاتها.

يُفرَزُ FGF، في كلّ من الحشرات والثدييات، من خلايا مزنكيمية مجاورة للأنبوب الطلائي. ويرتبط FGF بعد ذلك مع مستقبلاته على غشاء الخلايا الطلائية مُحفِّزًا إياها لتنقسم، وتنمو خارجًا، لتكوين برعم أنبوب جديد.

في الفقريات، تبدأ عملية تكوين الأعضاء بتكوين الجهاز العصبيّ والقطع الجسميّة

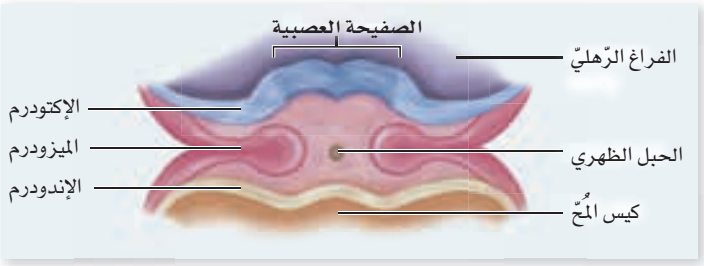
تبدأ عملية تكوين الأعضاء في الفقريات بتكوين صفتين شكليتين لا توجدان إلا في الحبليات: **الحبل الظهري Notochord والحبل العصبي الظهري Dorsal nerve cord** (انظر الفصل الـ 35). وتعرف عملية التكوين الجنيني للحبل العصبي الظهري بتكوين **الجهاز العصبيّ أو التعصبن Neurulation**.

تكوين الأنبوب العصبيّ

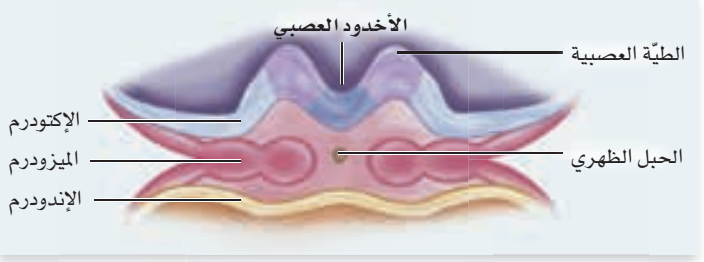
يتكون الحبل الظهري من الميزودرم، ويبدو واضحًا بعد الجاسترولا تمامًا. وهو أول قضيب مرن موجود في الخط الوسطي الظهري في أجنّة الفقريات كلّها. وعلى الرَّغم من أنَّ وظيفة الحبل الظهري هي الدَّعامة، فإنه يُستبدل به العمود الفقري في الحبليات لاحقًا. بعد تكوُّن الحبل الظهري، تبدأ خلايا في الجهة الظهرية للإكتودرم موجودة فوق الحبل الظهري في التَّغلظ لإعطاء **الصفيحة العصبية**. تغلُّظ الخلايا ينتج عن استطالة خلايا موجودة في الجهة الظهرية للإكتودرم. تأخذ هذه الخلايا بعد ذلك شكل إسفين (وتد) نتيجة لانقباض خيوط الأكتين فيها. هذا التَّغيُّر في الشكل يجعل النَّسيج العصبي يلتفّ مُعطيًا **الأخدود العصبي Neural groove** الذي يمتد على طول المحور الطولي للجنين. بعد ذلك، تتحرك نهايتا الأخدود العصبي نحو بعضهما وتلتحمان، لتكوين أسطوانة مُجوَّفة تُدعى **الأنبوب العصبي Neural tube** (الشكل 53-18). في النِّهاية، ينفصل الأنبوب العصبي عن الإكتودرم لينتهي به المطاف تحت سطح ظهر الجنين. بعد ذلك، تقع تأثيرات معقد الجين *Hox* (ارجع إلى الفصل الـ 19) على الأنبوب العصبي حال تمايزه إلى نخاع شوكي ودماغ.

تكوين الفلقات الجسدية

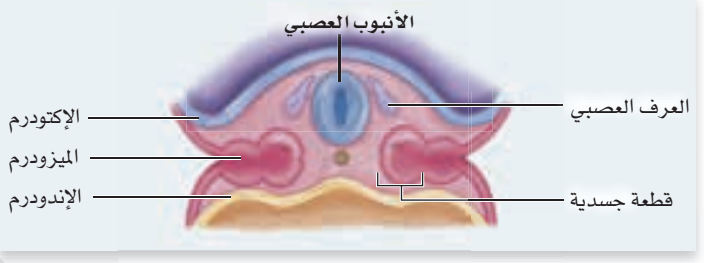
في حين يتكون الأنبوب العصبي من الإكتودرم يبدأ تكوّن بناء الجسم الأساسي



أ.



ب.



جـ.

الشكل 53-18

تكوين الأنبوب العصبي في الثدييات. أ. تتكوَّن الصفيحة العصبية من الإكتودرم فوق الحبل الظهري. ب. تنطوي خلايا الصفيحة العصبية لتكوين الأخدود العصبي. جـ. يُغلق الأخدود العصبي لتكوين الأنبوب العصبي الذي سيُصبح الدِّماغ والنُّخاع الشوكي فيما بعد عند إغلاق الأنبوب العصبي، وتتمايز بعض الخلايا من الحافة الظهرية للأنبوب العصبي لإعطاء العرف العصبي، وهو خلايا مُهاجرة مسؤولة عن تراكيب مُتنوعة خاصة بالفقريات.

عن طريق الميزودرم. تبدأ صفائح خلايا من الميزودرم على كلتا جهتي الحبل الظهري بالانفصال على شكل سلسلة من المناطق الدائرية تدعى **الفلقات الجسدية Somitomeres**. تنفصل هذه الفلقات الجسدية بعد ذلك إلى **قطع جسمية Somites** مُنفصلة (انظر الشكل 53-18). لا يظهر الميزودرم في منطقة الرأس بوصفه فلقة جسدية واضحة، إلا أنه يبقى على شكل فلقات جسدية، لتُكوِّن العضلات الهيكلية للوجه، والفكين، والحلق.

تبدأ القطع الجسمية في التَّكوُّن على شكل موجة أمامية خلفية، وعلى فترات مُنتظمة يَسْهُلُ تحديدُ وقتها، مثلًا باستخدام صبغات حيوية، تُصبغ الخلايا دون قتلها، حيث تُصبغ القطع الجسمية عند تكوُّنها في جنين الدَّجاج. تقوم الخلايا الموجودة على الأطراف في الميزودرم السابق لتكوّن القطع بإعطاء أوامر للخلايا الدَّاخلية للتَّكثُّف، ولتنفصل على شكل قطع جسمية عند أوقات محددة (مثلًا، كلّ 90 دقيقة في جنين الدّجاج). هذا "التوقيت" يبدو أنَّه مُنظَّم عن طريق إشارات ترميز تحدث عند التصاق الخلايا مع جاراتها من خلايا.

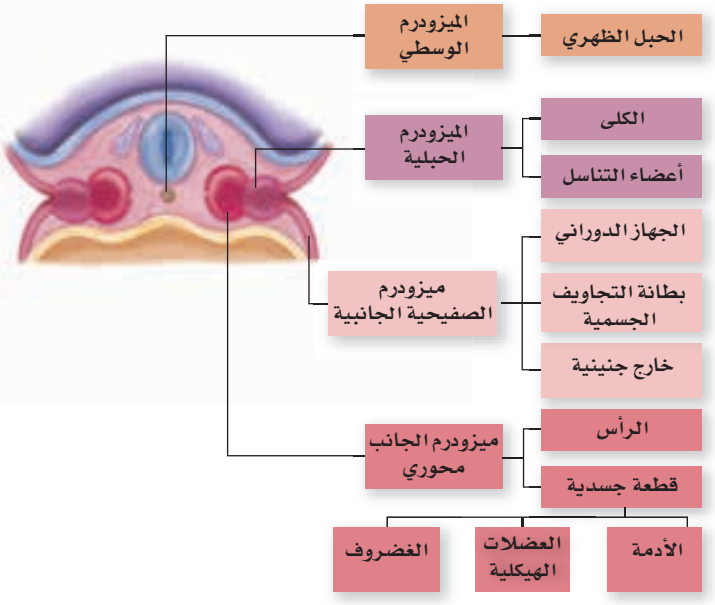
الفلقات الجسدية نفسها تراكيبُ جنينية مؤقتة، إذ سُرعان ما تتحول بعد تكوينها مُباشرة، لإعطاء العضلات الهيكلية، والهيكل العظمي، والأنسجة الضامة. إن عدد الفلقات الجسدية المُتكوِّنة في الجنين خاص لكلّ نوع من الحيوانات؛ فمثلًا، يكوِّن الدّجاج 50 فلقة جسدية، في حين تُكوِّن بعض أنواع الأفاعي 400 فلقة جسدية تقريبًا.

تنشأ بعض الأعضاء، مثل الكلى، والغدة الكظرية، والأعضاء التناسلية، من شريط الميزودرم الممتد على جانبي الفلقات الجسدية. ما يتبقى من خلايا الميزودرم في الجهة البطنية، يتحرك نحو الإندودرم، ويُحيط بها بشكل كامل. وبسبب هذا التَّحرُّك، فإنَّ الميزودرم ينفصل إلى طبقتين: خارجية ترتبط بجدار الجسم الداخلي، وأخرى ترتبط بالجدار الخارجي للمعي. يقع بين الطبقتين ما يُدعى **السيلوم Coelom** (راجع الفصل الـ 32) ويُصبح السيلوم فيما بعد تجويف الجسم في المخلوق البالغ. ويُبيِّن (الشكل 53-19) مُخرجات الميزودرم في الأجنّة الرّهلية.

تتمايز خلايا العرف العصبي المُهاجرة إلى أنواع عدة من الخلايا

تحدث عملية تكوين الجهاز العصبي (التَّعصبن) في الحبليات جميعها، وهذه العملية تحدث في السهيم، وهو حيوان حبلي لافقري، بشكل مشابه لما يحدث في الإنسان. لكن عملية التَّعصبن في الفقريات يُرافقها أحداث أخرى إضافية. فقبل أن تلتحم نهايتا الأخدود العصبي لتكوين الأنبوب العصبي، ينفصل تجمُّع صغير من الخلايا عن الطرفين (النّهايتين) لإعطاء- **العُرف العصبي Neural crest**- بين السطح العلوي للأنبوب العصبي وسطح الإكتودرم (الشكل 53-18 جـ).

مثالًا لحركة الخلايا المكثفة خلال التكوين الجنيني في الحيوانات، تُهاجر خلايا العرف العصبي بعيدًا عن الأنبوب العصبي لتحتل مناطق عدة من جسم الجنين المُتطور. إن ظهور العرف العصبي كان من الأحداث المهمة في تطوّر الفقريات، حيث تتطوّر خلايا العرف العصبي بعد أن تصل إلى مكانها النهائي إلى تراكيب مميزة في جسم الفقري.



الشكل 53-19

مُشتقات الميزودرم في الطّيور والثّدييّات.

يعتمد تمايز خلايا العرف العصبي على مسارها في أثناء هجرتها وموقعها النِّهائي. تُهاجر خلايا العرف بسلوك طريق واحدة من ثلاث طرق في الجنين. فخلايا العرف القحفية (في الرأس) تُهاجر إلى الرأس والعنق؛ أما خلايا العرف العصبية الجذعية فتُهاجر بإحدى طريقتين مُختلفتين (ستذكر بعد قليل). كلّ مجموعة من خلايا العرف العصبي تُعطي أنواعًا متنوعة من الخلايا.

هجرة خلايا العرف العصبي القحفية

تُسهم خلايا العُرف العصبي في الرأس في تكوين الأنسجة الهيكلية والرابطة في الوجه والجمجمة، و تتمايز لإعطاء الخلايا الدبقية في الجهاز العصبي، والخلايا الصبغية. لقد أدت هجرة خلايا العرف العصبي في الرأس إلى زيادة تعقيد رؤوس الفقريات وتنوعها.

هناك موجتان تُهاجر بهما خلايا العرف العُصبي في الرأس: الموجة الأولى تنتج التراكيب الظهرية والبطنية، والأخرى تنتج تراكيب ظهرية فقط، وتُكوِّن إلى حد بسيط الغضروف والعظم. وقد أظهرت تجارب نقل الأنسجة أنَّ القدرة التطورية الكامنة للموجتين من الخلايا متماثلة، إلا أنَّ اختلاف مصير الخلايا في الموجتين يعود إلى البيئة التي تعيشها الخلايا المهاجرة.

خلايا العرف العصبي الجذعية: المسار البطني

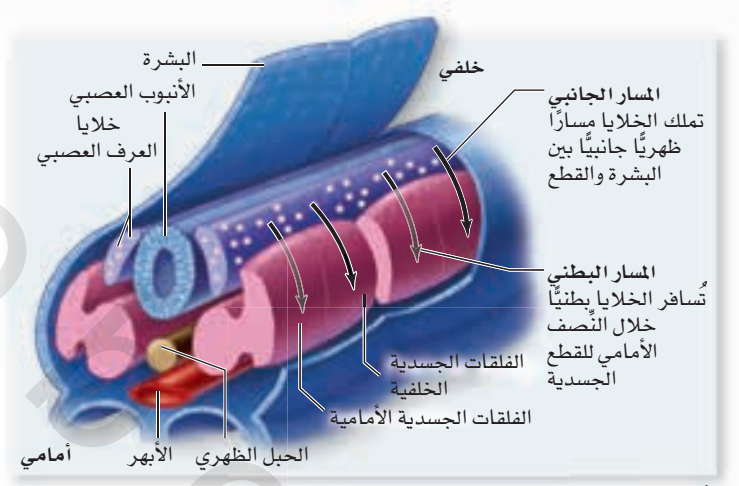
خلايا العرف العصبية الموجودة في الموقع الخلفي لها مصير تطوري مُختلف، يعتمد على مسار هجرتها. تمر خلايا العرف العصبي الجذعية الأولى المهاجرة من الأنبوب العصبي خلال النِّصف الأمامي لكل قطعة جسدية مُجاورة إلى المواقع البطنية (الشكل 53-20).

يُشكِّل بعض هذه الخلايا العصبونات الحسية في العقدة العصبية للجذر الظهري، التي تُطلق زوائدها لتربط محيط الجسم مع الحبل الشوكي (راجع الفصل الـ 44). تتخصص خلايا أخرى كخلايا شوان، التي تعزل الألياف العصبية لتسهيل نقل السيالات عبر الأعصاب الطرفية. وتُشكِّل خلايا أخرى أعصاب العقد الذاتية، التي تُنظِّم عمل الأعضاء الدَّاخلية والخلايا الغُدية في نُخاع الغدة الكظرية (الشكل 53-20ب). التَّشابه الكيميائي بين هرمون إبينفرين والناقل العصبي نورإبينفرين، الذي تُفرزه العصبونات الودية في الجهاز العصبي الذاتي، قد يكون سببه أنَّ كلًّا من نخاع الغدة الكظرية والعصبونات الودية مُشتق من العُرف العصبي.

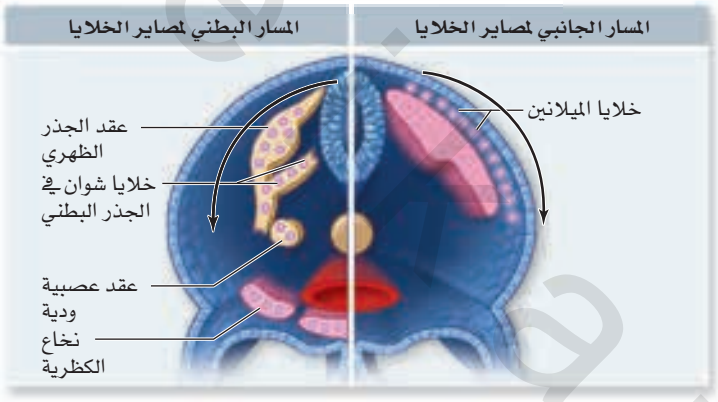
خلايا العرف العصبي الجذعية: المسار الجانبي

المجموعة الثانية من خلايا العرف العصبي الجذعية تهاجر من الأنبوب العصبي إلى الفراغ تحت سطح الإكتودرم، فتحتل الفراغ حول جسم الجنين كاملًا. هناك، تتمايز الخلايا إلى خلايا الصبغية في الجلد (الشكل 53-20 أ،ب). إذ تؤدي طفرة في الجينات التي تُؤثر في حياة هذه الخلايا وهجرتها إلى ظهور بقع بيضاء على السطوح البطنية من الجلد، إضافة إلى مشكلات داخلية في الأنسجة الأخرى المشتقة من خلايا العرف العصبي (الشكل 53-20 جـ).

وبسبب تأثير مسار هجرة خلايا العرف العصبي في مصيرها، فإنَّ دراسات وأبحاثًا أجريت للتَّعرُّف إلى الجزيئات التي تتحكم في مسار هجرة مثل هذه الخلايا. ويُعتقد أن جزئيات الالتصاق على سطح الخلايا، وفي الحشوة خارج



أ.



ب.

جـ.

الشكل 53-20

مسارات هجرة خلايا العرف العصبي الجذعي ومصايرها. أ. أول موجة من خلايا العرف العصبي الجذعية تُهاجر بطنيًّا عبر النِّصف الأمامي لكلّ قطعة جسدية، في المقابل، تُغادر الموجة الثانية من خلال العرف العصبي الجذعية ظهريًّا، وتُهاجر في الفراغ بين البشرة والقطع. ب. تتمايز الخلايا المُهاجرة بطنيًّا إلى أنواع مُختلفة من الخلايا المُتخصِّصة، في حين تتمايز خلايا العرف العصبي التي تُهاجر جانبيًّا لإعطاء خلايا الميلانين الموجودة في الجلد. جـ. تؤدي طفرة في الجينات المسؤولة عن وجود خلايا العرف العصبي وبقائها في الثدييات جميعها إلى بقع بيضاء في بطن ومقدمة الرأس لأطفال البشر والفئران! كلّ فرد غير متماثل الجينات لهذه الطفرة، ولهذا فهو يمتلك نصف عوامل البقاء فقط، مقارنة مع الأفراد غير المُصابين.

الخلية تؤدي دورًا مهمًّا في هذا الأمر. فمثلًا، بروتين كادهرين N-cadherin موجود على سطح خلايا العرف العصبي، وتساعد قلة إنتاجه على انفصال هذه الخلايا من الأنبوب العصبي. وبعد مغادرتها الأنبوب العصبي، تظهر على سطح خلايا العرف العصبي مُستقبلات المتكامل Integrin، فتُساعدها على التَّعرف إلى مسارها الذي سوف تُهاجر فيه.

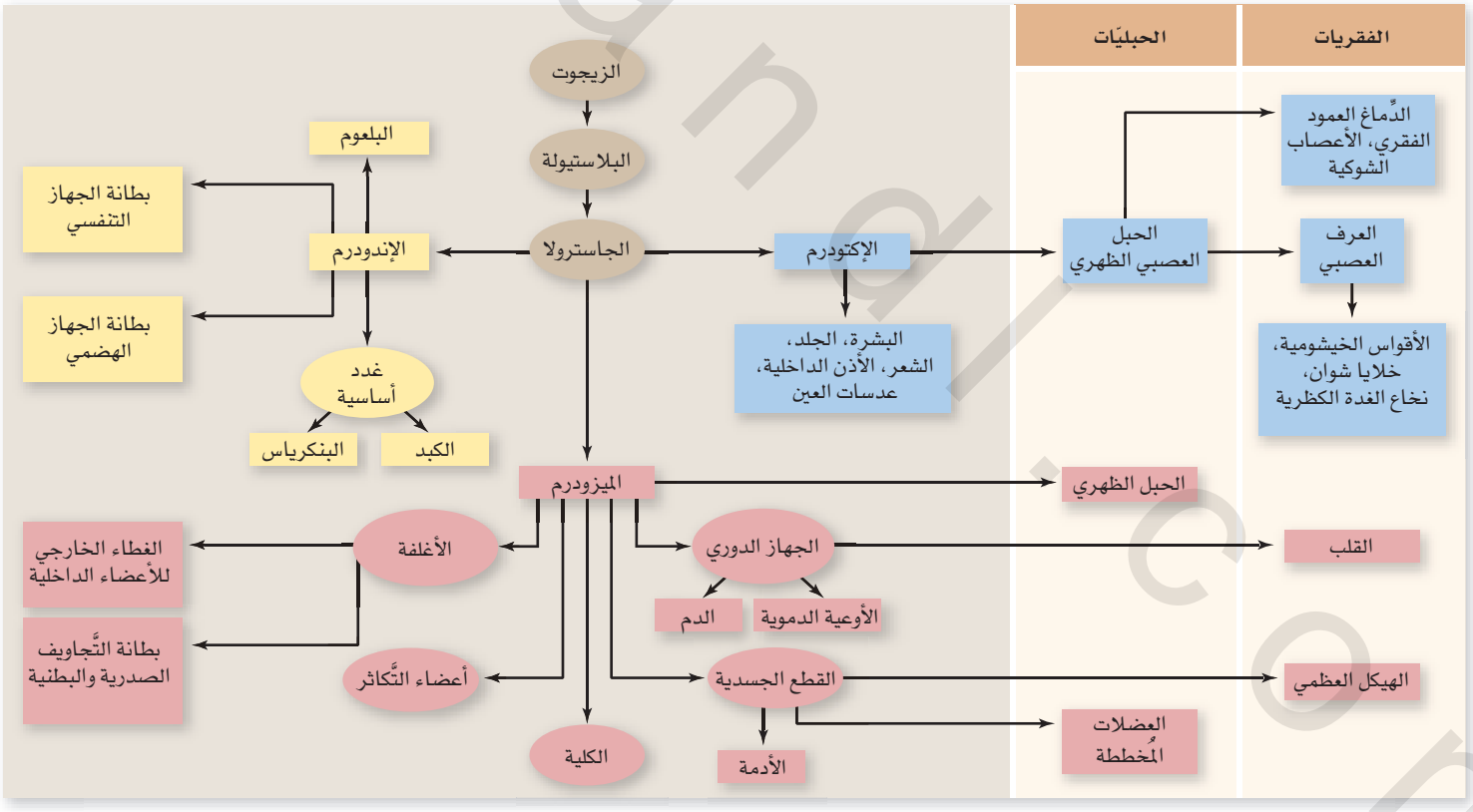
مُشتقات خلايا العرف العصبي مُهمة في تطور الفقريات

الحبليات البدائية، مثل السهيم، هي مخلوقات تتغذى عن طريق ترشيح الغذاء، باستخدام الحركة والضرب السريع للأهداب، من أجل جذب الماء إلى الفم، الذي يخرج بدوره عن طريق الفتحات الموجودة في البلعوم. تطورت هذه الفتحات إلى حُجر خيشومية في الفقريات، حيث سمح هذا التَّركيب بتبادل الغازات بشكل أكبر. لهذا، يُعدّ تطور الحُجر الخيشومية حدثًا مهمًّا في الانتقال من التَّغذية التَّرشيحية إلى الافتراس، الذي يحتاج إلى مُعدَّل أيض عالٍ.

في أثناء تطور الحُجر الخيشومية، تُشكِّل بعض خلايا العرف العصبي الرأسية حواجز غضروفية بين الشقوق البلعومية الجنينية. خلايا عرفية أخرى تُحفِّز جزءًا من الطبقة الجرثومية الوسطى لتُشكِّل العضلات على طول الغضروف، وتشكل خلايا عرف عصبي رأسية أخرى أيضًا الأعصاب التي تحمل السّيالات العصبيّة بين الجهاز العصبي المركزي وهذه العضلات.

كثير من التَّكيُّفات الفريدة للفقريات التي ساعدتها على عيشها في بيئات مُختلفة تتضمن تراكيب نشأت من خلايا العرف العصبي. فقد أصبحت الفقريات مفترسات ذات سرعة عالية في السباحة، ومعدلات أيض عالية. سمح هذا التَّسارع في الأيض بزيادة مستوى النَّشاط مُقارنة مع ما كان قائمًا بين الحبليات البدائية. ومن التَّغيرات التَّطورية الأخرى التي ارتبطت مع مشتقات خلايا العرف العصبي القدرة على تحديد الفريسة الأفضل، والتَّوجه مكانيًّا بشكل أفضل لالتقاط الفريسة والاستجابة السريعة إلى المعلومات الحسّية. إنَّ تطور خلايا العرف العصبي والتَّراكيب المُشتقة منها كانت خطوات مهمة في تطور الفقريات (الشكل 53-21).

التَّحكُّم الجيني في عملية تكوين الأعضاء في الفقريات واللافقريات يعتمد على عائلات من جزيئات إشارات الترميز الخلوية وعوامل الاستنساخ. يستعمل التَّحكُّم في تطور القلب جينيًّا في ذبابة الفاكهة، والثدييات، البروتينات نفسها. عملية تكوين الجهاز العصبي (التعصبن) تُكوِّن الجهاز العصبي الأساسي في الفقريات. تنشأ خلايا العُرف العصبي، من الأنبوب العصبي، وتُهاجر إلى أماكن مُختلفة لتُكوِّن أنواعًا من الخلايا المُتنوعة. يُؤدي العُرف العصبي إلى تكوين وظهور أعضاء وتراكيب عدّة تبعًا لحياة الحيوان الفقري وتأقلمه مع الوسط.



الشكل 53-21

الأنسجة الأساسية المُشتقة من الطبقات الجرثومية في الحيوان. تُعطي الطبقات الجرثومية الثلاث التي تتكوَّن خلال عملية تكوين الجاسترولا الأعضاء والأنسجة التي في الجسم كلّها، ولكن خلايا العرف العصبي التي تتكوَّن من الإكتودرم تُعطي تراكيب موجودة في الفقريات، مثل الأقواس الخيشومية وعظام الوجه والجمجمة.

5-53 تكوّن المحاور في الفقريات

في التكوين الجنيني للحيوانات، يُحدِّد موقع الخلايا النسبي في طبقات جرثومية مُعيَّنة، وإلى حد كبير، الأعضاء التي ستنشأ عن هذه الخلايا. لقد لاحظت في ذبابة الفاكهة أنَّ نشوء تدرج في تركيز بروتين محدد الشكل داخل أدمة البلاستيولا المُدمجة، أدى إلى بناء محاور أمامية –خلفية وظهرية– بطنية في الجنين. معقد جين *Hox* في الفقريات يعمل بطريقة مماثلة للجينات الذاتية التي تحدد مواقع الأعضاء في المحور الأمامي– الخلفي في ذبابة الفاكهة. ولكن كيف يتمُّ اختيار مصير الخلية على طول المحور الصدري– البطني في أجنة الفقريات؟ بصيغة أخرى، كيف "تعرف" خلايا الإكتودرم الصدرية أنها فوق حبل ظهري مُشتق من الميزودرم، وعلى هذا تُعطي الأنبوب العصبي؟ حلّ مثل هذا السؤال كان من أهم إنجازات علم الأجنة التَّجريبي.

يُحدِّد مُنظِّم سبيمان المحور الظهري–البطني

حلّ عالم الأحياء الألماني الشهير هانز سبيمان وطالبه هيلد مانجولد لُغْزَ المحاور في بداية القرن العشرين. عادة، تُعطي الخلايا المُشتقة من الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي في جنين ضفدع في مرحلة الجاسترولا الحبل الظهري. أزال سبيمان ومانجولد خلايا من الشفة الظهرية لجنين، وزرعاها في مكان مُختلف في جنين آخر (الشكل 53-22). وقد زُرعت هذه الخلايا في المكان الذي سوف يُعطي البطن في المُستقبل. لقد وجدا أنَّ بعض الأجنّة أعطت حبلين ظهريين: واحد طبيعي ظهري والآخر على طول البطن. فضلًا على ذلك، تكوَّنت مجموعة كاملة من التراكيب المحورية الظهرية (مثل الحبل الظهري، والأنبوب العصبي، والقطع الجسدية) في الجهة البطنية في معظم هذه الأجنّة.

وعند استخدام بلاستيولات عدة متبرعة ومضيفة مختلفة جينيًّا، تمكَّن العالمان من إظهار أنَّ الحبل الظهريّ الثاني الذي نتج عن زراعة خلايا الشفة الظهرية يحتوي خلايا مضيفة، وأخرى مزروعة. وهكذا، فإنَّ الخلايا المزروعة من الشفة الظهرية عملت **بوصفها مُنظِّمات Organizer**، تُحفِّز الخلايا التي يُفترض أن تُعطي بشكل طبيعي تراكيب الجلد والبطن لتُكوِّن تراكيب المحور الظهري. فخلايا البطن يجب أن تحتوي بشكل واضح على معلومات جينية لبرنامج التطور المحوري الجنيني الظهري، إلاّ أنها لا تعبر عنها في أثناء التطورالعادي؛ بل إن إشارات من الخلايا المزروعة من الشفة الظهرية جعلتها تفعل ذلك.

كيف يعمل المُنظِّم؟

المُنظِّـم مجموعة من الخلايا تُفرز جزيئات إشارة قابلة للانتشار، تُرسل معلومات تحديـد المـكان إلى الخلايـا المُجاورة. كمـا شاهدنا في السابـق، يمتلك المُنظِّم تأثيـرًا قويًّا في التكوين الجنيني للأنسجـة المُحيطة. تعمل هذه الإشارات بوصفها مرشـدًا يخبر الخلايا المُحيطة ببعدهـا أو قربها من المُنظِّم. كلما اقتربت الخلية أكثـر من المُنظِّم، زاد تركيز جزيئات الإشارة (محدد الشكل) (مُوضَّح في الشكل 53-23). تُعدّ جزيئات الإشارة ومحددات الشكل القابلة للانتشار التي تفرزها جـزءًا من طريقة واسعة الانتشار لتحديد المسافات النِّسبية، ومصاير الخلايا في أثناء التكوين الجنيني للفقريات.

عمل محددات الشكل

يُمكن دراسة عمل محدِّد الشكل باستخدام أجزاء معزولة من البلاستيولة. تُقَسَّمُ البلاستيولة إلى شطرين: الشطر الحيواني (الغطاء الحيواني) والشطر الخضري (الغطاء الخضري). إذا أُزيلت الأغطية الحيوانية من بلاستيولة الضفدع، وزُرعت وحدها، فإنَّها سوف تُكوِّن خلايا البشرة المُشتقة من الإكتودرم فقط. ويحدث الشيء نفسه إذا زُرعت الأغطية الخضرية، إذ إنَّها ستُشكِّل خلايا الإندودرم فقط. ولكن إذا زُرعت الأغطية الحيوانية مع الأغطية الخضرية، فإنَّ الأغطية الحيوانية ستُشكِّل تراكيب الميزودرم.

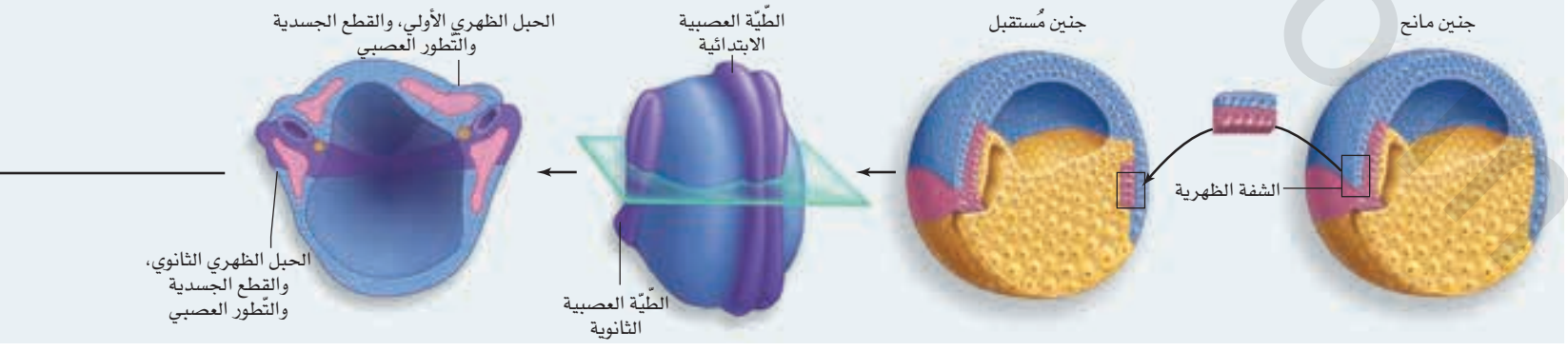
لم يتم التَّعرف إلى الجزيئات المسؤولة عن هذا التَّحفيز بشكل كامل. لكن يمكن أن يتدخل في ذلك أعضاء من عائلة عامل النموّ المحول بيتا Transforming growth factor beta (TGF-B). تشمل هـذه العائلة آكتيفن activin وبروتينات nodal-related proteins *Xenopus* (Xnrs) (الجينات المنتجة لها تحدد التناظر اليميني– الشمالي). تتراوح الأدلة على التأثير التَّحفيزي لها بين التأثير غير المُباشر: توقيت ونمط التعبير يتماشيان مع النَّسيج المُحفِّز، إلى تنضيب هذه البروتينات من الأجنة المُتطورة باستخدام محاليل مُتخصِّصة تثبط التَّعبير الجيني.

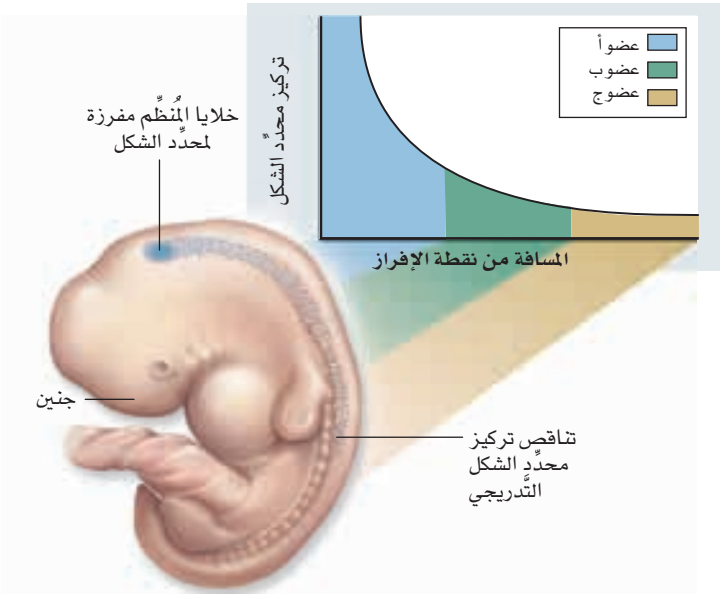
منشأ المُنظِّم

بقيت مُشكلة كيف تُصبح الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي منظم سبيمان، وكيف تكتسب قدرتها على تحديد مصير الخلية على طول المحور البطني– الظهري

الشكل 53–22

تجربة سبيمان ومانجولد لزراعة الشفة الظهرية. حفَّز نسيج من الشفة الظهرية من جنين معطٍ تكوين محور ثانٍ من منطقة البطن المُستقبلي، لجنين مُستقبل ثانٍ.





الشكل 53-23

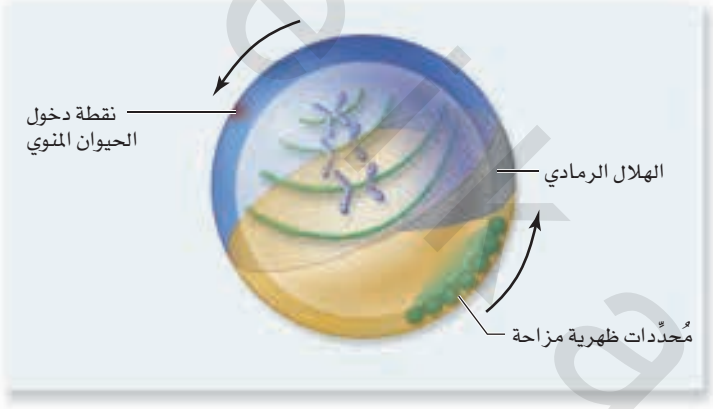
ينشئ المُنظِّم تدرجًا في تركيز محدِّد الشكل. في أثناء انتشار محدِّد الشكل من منطقة المُنظِّم، يصبح أقل تركيزًا. التَّراكيز المُختلفة من محدِّد الشكل تحفِّز تكوين أعضاء مختلفة.

قائمة. في الضفادع، كما هو في ذبابة الفاكهة، تبدأ هذه العملية خلال عملية تكوين البيضة في الأم. في ذلك الوقت، تُصنع مُحدِّدات ظهرية تشفرها الأم، وتوضع داخل البيضة المُتطورة، وتتراكم إحداها في القطب الخضري للبيضة غير المُلقَّحة. عند الإخصاب، تُسبِّب إعادة ترتيب السيتوبلازم انتقال هذه المُحدِّدات إلى الجانب الظهري المُستقبلي في البيضة.

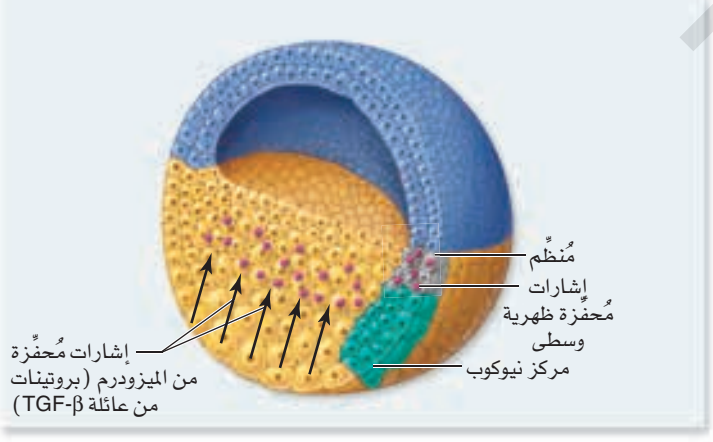
أولًا، تتكوَّن إشارة عند نقطة دخول الحيوان المنوي، فتبدأ تكوين مصفوفة الأُنيبيبات الدَّقيقة، التي تُمكِّن كلًّا من الغشاء البلازمي للبيضة والسيتوبلازم القشري الذي يليه من الدوران حول سطح السيتوبلازم الأعمق. هذا الدَّوران ينقل المُحدِّدات الظهرية التي تشفرها الأم إلى الجهة المُقابلة من نقطة دخول الحيوان المنوي في البيضة (الشكل 53-24 أ، ب). في بعض الضفادع، يتشكل الهلال الرمادي مُقابل نقطة دخول الحيوان المنوي، كما ذُكر سابقًا، وهذا الهلال يُحدِّد المكان المُستقبلي للشُّفة الظهرية.

تستقبل الخلايا المُتكونة في هذه المنطقة خلال عملية التَّثلُّم (وتُدعى مركز نيوكوب Nieuwkoop center نسبة إلى العالِم الذي درسها) المُحدِّدات

أ.



ب.



جـ.

الشكل 53-24

تكوين مُنظِّم سبيمان. أ. مُحدِّدات ظهرية موجودة على القطب الخضري لبيضة ضفدع غير مُلقَّحة. عند الإخصاب، تتكون مصفوفة من الأنيبيبات الدَّقيقة عند منطقة دخول الحيوان المنوي. تُنظِّم هذه الأنيبيباتُ أُنيبيباتٍ دقيقةً متوازيةً لتُبطِّن النِّصف الخضري للبيضة بين القشرة والسيتوبلازم. ب. يمتطي السيتوبلازم القشري والمُحدِّدات الظهرية هذه الأنيبيبات الدَّقيقة المُتوازية، لتنتقل إلى منطقة مقابلة لنقطة دخول الحيوان المنوي. جـ. الخلايا التي ترثّ هذه المُحدِّدات الظهرية المُنقولة تكوِّن مركز نيوكوب، الذي يُطلق جزيئات إشارة قابلة للانتشار، وهذه الجزيئات تُحوِّل خلايا تعلوها موجودة في المنطقة الحدودية الظهرية إلى منظم. يتكون المنظم في منطقة الهلال الرمادي، الذي نراه بعد إعادة ترتيب السيتوبلازم عند الإخصاب.

الظهرية التي تحركت خلال الدَّوران القشري. تُسبِّب المُحدِّدات الظهرية تغيُّرًا في التَّعبير الجيني في هذه الخلايا، مُنتجة جزيء إشارة يحفز الخلايا فوقها لتتحول إلى الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي (الشكل 53-24 جـ).

المُحددات الظهرية التي تشفرها الأم تُحفِّز إشارات Wnt

تقترح التَّجارب التي أُجريت في السنوات العشر الأخيرة أنَّ المُحدِّدات الظهرية التي تشفرها الأم في الضفدع *Xenopus* هي حمض نووي ريبوزي رسول لبروتينات تعمل على **مسار ترميز Wnt** داخل الخلية. إن جينات *Wnt* مسؤولة عن عائلة من بروتينات الإشارة الخلوية التي تُؤثِّر في التكوين الجنيني لعدد من التراكيب في كلٍّ من الفقريات واللافقريات. يُؤدي تشغيل مسار Wnt في الخلايا الخضرية الظهرية من مركز نيوكوب، إلى تنشيط عامل استنساخ يدخل بدوره النواة ليُنشِّط التعبير عن جينات ضرورية لتحديد المُنظِّم.

تُثبِّط جزيئات ترميز من مُنظم سبيمان التكوين الجنيني البطني

استغرق الأمر عقودًا للوصول إلى هوية الجزيئات التي تصنعها خلايا مُنظم سبيمان ووظيفتها، التي تُحدِّد مصاير خلية الميزودرم الظهرية في الضفادع. وكان الكشف المُفاجئ باستخدام تجارب حديثة أن خلايا الشفة الظهرية لا تحفّز التكوين الجنيني الظهري مُباشرة. بل إن التكوين الجنيني للميزودرم الظهري ناتج عن تثبيط التكوين الجنيني البطني.

يُفرز بروتين يُدعى **بروتين مشكل العظم Bone Morphogenetic protein 4 (BMP4)** في كلّ خلايا المنطقة الحافية (الميزودرم المستقبلي) في جنين الضفدع. فالخلايا التي تملك مستقبلات لبروتين BMP4 لها القدرة على إعطاء مُشتقات الميزودرم. ويتحدَّد مصير خلايا الميزودرم بكمية المُستقبلات التي ترتبط مع بروتين BMP4: كلما زاد عدد جزيئات BMP4 المُرتبطة زاد تحفيز الميزودرم إلى مصيرها.

يكون دور المنظم بإنتاج جزيئات تثبيطية يُمكن لها أن ترتبط مع BMP4 وتمنعها من الارتباط مع المستقبلات، وتُدعى هذه الجزيئات مضادات BMP4. لقد تمَّ التَّعرف إلى نحو 13 جزيئًا موجودًا في مُنظِّم سبيمان، ووظيفتها على ما يبدو أنها مضادات BMP4. تضم هذه بروتينات نوجين Noggin، وكوردين Chordin، والدِكوبف Dickkopf، وسيريبرس Cerebrus. يدخل نوجين و BMP4 أيضًا في تكوين المفاصل في أصابع القدم واليد، ولهذا فإنَّ البشر الذين يملكون طفرة نقية لبروتين نوجين يمتلكون مفاصل ملتحمة.

وعلى هذا، فإنَّ اختلاف كميات الجزيئات المُثبطة التي تنبعث من مُنظم سبيمان تُؤدي إلى انخفاض في مستوى وظيفة BMP4 في الاتجاه البطني -إلى- الظهري. ترتبط أبعد الخلايا عن المُنظم مع أعلى مستويات BMP4 وتتمايز إلى تراكيب الميزودرم البطني مثل الدَّم والأنسجة الضامة. ترتبط الخلايا التي تقع على منتصف الطريق من المُنظِّم مع كمية متوسطة من BMP4، وتتمايز إلى ميزوديرم متوسط الكمية، ويُكوِّن أعضاء مثل الكلى والأعضاء التناسلية. أما عند مستويات عالية من المُضادات، فإنَّ ارتباط BMP4 يُثبَّط بشكل كامل في المُنظِّم نفسه. وعلى هذا، فإنَّ هذه الخلايا تتبنى أكثر المصاير الظهرية للميزودرم، معطية بذلك القطع الجسدية. يمتد أثر المُنظِّم إلى الإكتودرم؛ لأن تثبيط BMP4 في الإكتودرم يُؤدي إلى تكوين النَّسيج العصبي بدلًا من البشرة (الشكل 53-25).

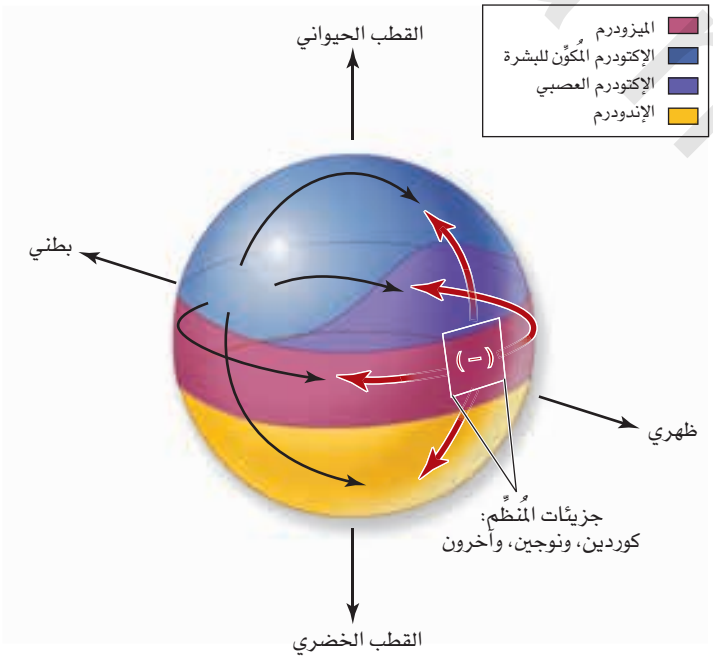
يُشير الدليل إلى أنَّ المُنظِّمات موجودة في كل الفقريات

هناك مجموعة من الخلايا في الدّجاج تقع على حدّ الخطّ البدائي، وتُسمّى **عقدة هِنْسِن Hensen's node** وتعمل بشكل مُشابه لعمل الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي: فعقدة هنسن تُحفِّز تكوين محور ثانٍ عند زراعتها في منطقة أخرى من جنين الدَّجاج. وقد أثبتت دراسات حديثة أنَّ عقدة هنسن تؤدي دورًا شبيهًا بمُنظِّم سبيمان، إذ تُفرز جزيئات تُثبِّط التكوين الجنيني البطني. تُشبه هذه الجزيئات ما هو موجود في جنين الضفدع. ومرة أخرى، تُوضِّح هذه التَّجارب المحافظة التَّطورية لجينات مُعيَّنة في تطور الحيوان.

إضافة إلى هذا، تعمل إشارات من الحبل الظهري على تشكيل الأنبوب العصبي. يُفرز الحبل الظهري جزيئات إشارة تُدعى القنفذ الصوتي Sonic hedgehog (Shh)، التي تُشبه جزيء hedgehog في ذبابة الفاكهة. يؤدي الترميز بجزيئات Shh دورًا في تحديد مصير خلية بطنية بتأثيرات مُعتمدة على الجرعة شبيهة بتلك الموصوفة في بروتينات عائلة TGF-B التي سبق ذكرها. بهذه الطريقة، فإنَّ التَّحفيز عن طريق الحبل الظهري يجعل العُقد الجسدية تعطي الفقرات، والأضلاع، والعضلات، والجلد اعتمادًا على مستويات Shh الذي تتعرض له الخلايا.

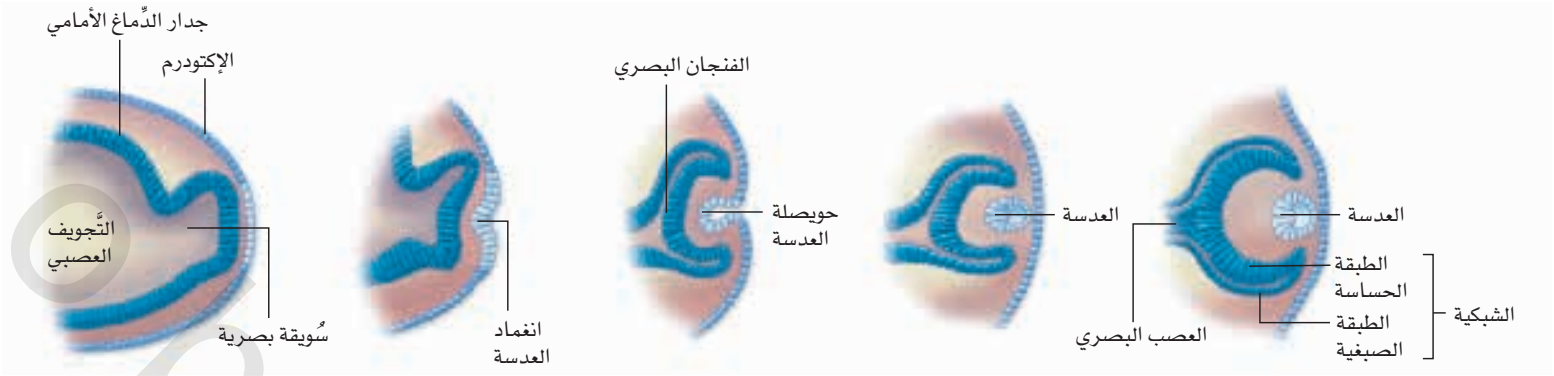
التَّحفيز يُمكن أن يكون أوليًا أو ثانويًا

عملية التَّحفيز التي اكتشفها سبيمان تبدو نمطًا أساسيًا للتكوين الجنيني عند الفقريات. التَّحفيز بين الطبقات الجرثومية الثلاث: الإكتودرم، والميزودرم،



الشكل 53-25

وظيفة مُنظِّم سبيمان. المُنظِّم عبارة عن بيئة مناسبة لجزيئات ترتبط مع بروتينات BMP4 وتُنظِّم عملها. هذه البروتينات هي محدِّدة شكل تُحدِّد مصاير خلايا الطبقة المتوسطة البطنية، عندما تكون بتراكيز عالية.



الشكل 53-26

التكوين الجنيني لعين الفقريات بالتَّحفيز. ينمو امتداد من السويقة البصرية حتى يُلامس سطح الإكتودرم، حيث يُحفِّز مقطعًا من الإكتودرم لينفصل، ويُكوِّن العدسة. تنشأ تراكيب أُخرى للعين من السُّويقة البصرية، حيث تقوم خلايا العدسة بالتَّبادل بتحفيز تكوين المُستقبلات الضوئية في الفنجان البصري.

والإندودرم- يُشار إليه **بالتَّحفيز الأولي Primary induction**. إن عمليةَ التمايز التي تُكوِّن الجهاز العصبي المركزي في أثناء مرحلة تكوين الجهاز العصبي بتفاعل بين الجهة الظهرية للإكتودرم والجهة الظهرية للميزودرم الذي ينتج عنه الأنبوب العصبي، مثالٌ على التَّحفيز الأولي.

أما التَّحفيز الذي يحدث بين أنسجة تمَّ تحديد تطورها بحسب مسار تطور جنيني مُعيَّن فيُسمى **التَّحفيز الثانوي Secondary induction**. التكوين الجنيني لعدسة العين مثال على التَّحفيز الثانوي. في الفقريات، تتطور العين بوصفها امتدادًا للدِّماغ الأمامي، إذ تنمو سويقة خارجًا حتى تتلامس تقريبًا مع طبقة خارجية سطحية (الشكل 53-26). عند نقطة فوق السويقة النامية مُباشرة، تنفصل طبقة من الإكتودرم السطحية، مكونةً عدسة شفافة. يحتاج تكوين العدسة من الإكتودرم السطحية إلى تحفيز من الإكتودرم العصبي الذي يقع تحته مُباشرة. كان هذا واضحًا بتجارب الزراعة التي قام بها سبيمان. فعندما تبدأ السويقات البصرية للعينين في البروز من الدِّماغ وقبل تكوين العدسة، كانت تُنزع واحدة من السويقات البازغة، وتُزرع مباشرة تحت طبقة خارجية سطحية في المنطقة التي سوف تتطور طبيعيًّا إلى بشرة الجلد (كالموجودة في البطن مثلًا). عند حصول هذه العملية، تتكون العدسة في خلايا إكتودرم البطن في المنطقة التي زُرعت فيها السويقة. تتكون هذه العدسة بسبب إشارات التحفيز التي تُرسلها السويقة الموجودة أسفلها مباشرة.

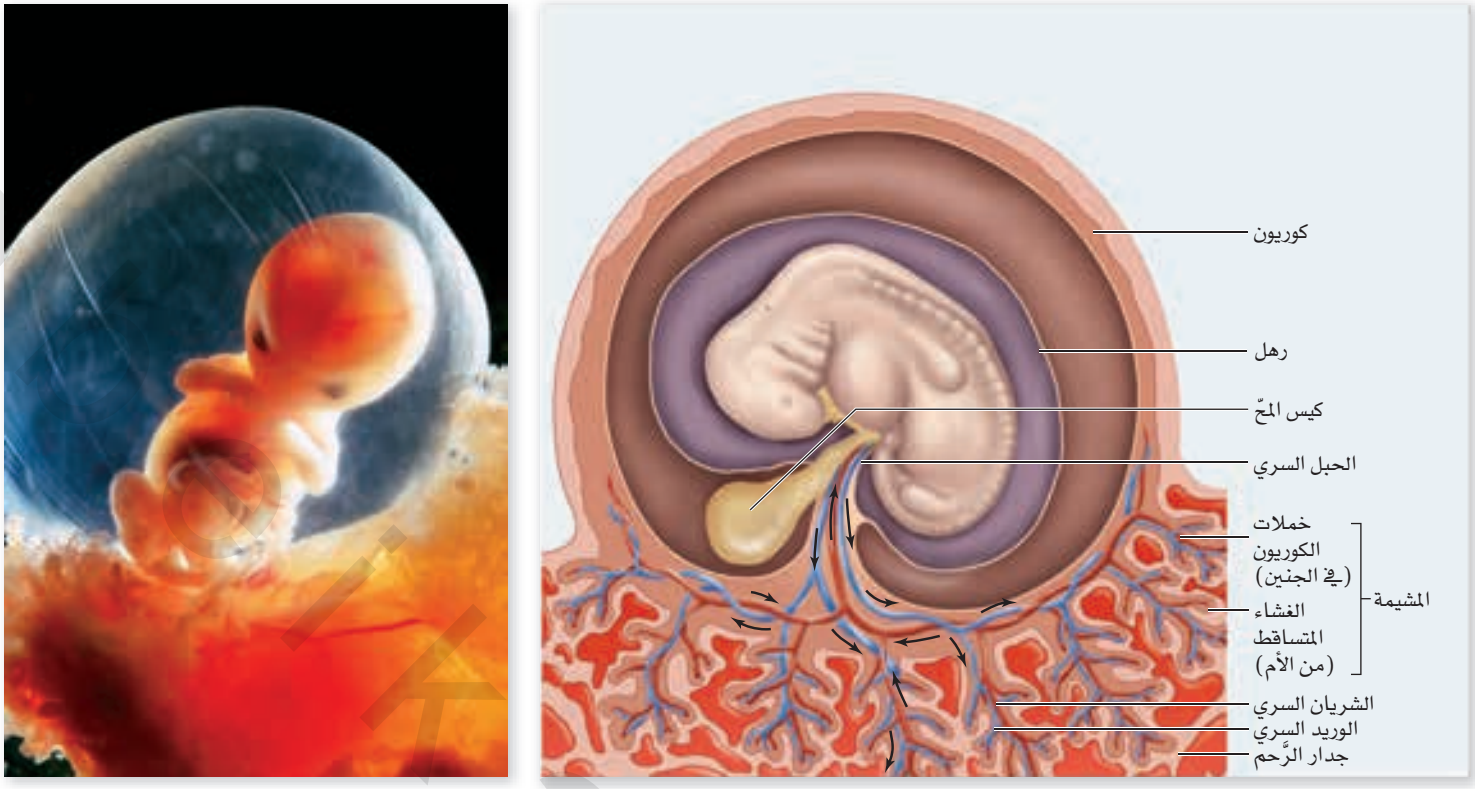
الشفة الظهرية للثقب البلاستيولي، وعقدة هِنْسِن في أجنّة الحيوانات الرّهلية تؤديان دورين مُتماثلين في عملية تكوُّن المحاور في الفقريات. عن طريق تثبيط جزيئات BMP4، يحفز المُنظِّم الإكتودرم ليكوّن النسيج العصبي والطبقة المتوسطة، لتُكوّن الميزودرم الظهري. يؤدي الحبل الظهري دورًا في إظهار الأنبوب العصبي والقطع الجسدية بوجود جزيئات Shh. يُؤدي التَّحفيز الأولي بين الطبقات الجرثومية إلى تكوين الجهاز العصبي في الفقريات، في حين يعمل التَّحفيز الثانوي على تكوين تراكيب، مثل عدسة العين.

6-53 التكوين الجنيني في الإنسان

يستمر تطور الجنين في الإنسان من الإخصاب إلى الولادة 266 يومًا، أو تسعة أشهر. تُقسَّم هذه المدة إلى ثلاث فترات تسمى **أثلاثًا Trimesters**. وقد قمنا بوصف تطور الجنين، كما يحدث في كلّ ثلث. وقد لخصنا لاحقًا، الولادة (الوضع)، ورعاية المولود، وتطور ما بعد الولادة للمواليد.

في الثلث الأول من الحمل، يدخل الزَّيجوت في مراحل تطوّر وتمايز سريعة

يمرُّ الجنين، بعد 30 ساعة من الإخصاب، بالتَّفلُّج الأول، ويحدث التَّفلُّج الثاني بعد 30 ساعة أخرى. يصل الجنين الرحم، بعد 6-7 أيام من الإخصاب، حيث يكون قد تميَّز إلى كيس بلاستيولي. كما ذكرنا سابقًا، يتكون الكيس البلاستيولي



ب.

أ.

الشكل 53-27

تركيب المشيمة. أ. تحتوي المشيمة على مكوّن للجنين، هو الخملات الكوريونية، ومكوّن من الأم، هو الغشاء المتساقط. يدخل الدَّم غير المحمّل بالأكسجين للجنين القادم من الشرايين السرية (الشرايين الجنينية) (تظهر باللون الأزرق) المشيمة، حيث يلتقط الأكسجين والغذاء من دم الأم. ثم يعود الدَّم المحمل بالأكسجين في الوريد السري (يظهر باللون الأحمر) إلى الجنين. ب. لاحظ أنَّ الجنين وعمره 7 أسابيع مُحاط بالكيس الرهلي المملوء بالسائل.

من كتلة خلايا داخلية سوف تُكوِّن جسم الجنين فيما بعد، وتحيط بها طبقة من الخلايا السطحية المغذية (انظر الشكل 53-10).

تخترق الخلايا السطحية المغذية بطانة الرحم في عملية تُدعى **الانغراس Implantation**. وينمو الكيس البلاستيولي بسرعة مُحفِّزًا تكوين الرّهل والكوريون.

التكوين الجنيني في الشهر الأول

خلال الأسبوع الأول بعد الإخصاب، يشترك الكوريون قيد التكون، وأنسجة بطانة الرحم في الأم في تكوين المشيمة (الشكل 53-27). داخل المشيمة، يقترب دم كلّ من الأم والجنين بشكل كبير إلا أنهما لا يختلطان. تقوم المشيمة بتبادل الغازات، وإيصال الغذاء إلى الجنين، وإزالة سمّيّة بعض المركبات التي قد تدخل الدورة الدموية الجنينية، وتؤدي المشيمة دورًا في إفراز بعض الهرمونات. لا تتمكن المشيمة من منع بعض المواد، مثل الكحول، والمخدرات، والمضادات الحيوية، من الدُّخول إلى الجنين.

أحد الهرمونات التي تُفرزها المشيمة يُدعى هرمون مُنشِّط الغدد التناسلية الكوريوني البشري (hCG)، وقد نُوقش في (الفصل الـ 52). يُفرز هذا الهرمون الخلايا السطحية المغذية حتى قبل أن تتحول إلى كوريون، وهو الهرمون الذي يكشف عنه في فحص الحمل. يعمل هرمون hCG على إدامة الجسم الأصفر في الأم. الجسم الأصفر بدوره يُفرز هرمون إستراديول وهرمون بروجستيرون، وهما يمنعان الطمث والإباضة اللاحقة.

تحدث عملية تكوين الجاسترولا بعد أسبوعين من الإخصاب، وتتكون الطبقات الجرثومية الثلاث. تحدث عملية تكوين الجهاز العصبي في الأسبوع الثالث. وتتكون أول قطعة جسدية، ويتكون من هذه القطعة العضلات والفقرات، والأنسجة الضامة. تظهر في نهاية الأسبوع الثالث، أكثر من 12 قطعة جسدية، وتظهر الأوعية الدموية والأمعاء. عند هذه النقطة، يكون طول الجنين 2 ملم تقريبًا.

يبدأ تكوين الأعضاء في الأسبوع الرابع (الشكل 53-28 أ). إذ تتكون العينان، ويكوّن القلب الأنبوبي الحجيرات الأربع للقلب، ويبدأ بالنبض المُنسق، كما سيصنع

أ.

ب.

جـ.

د.

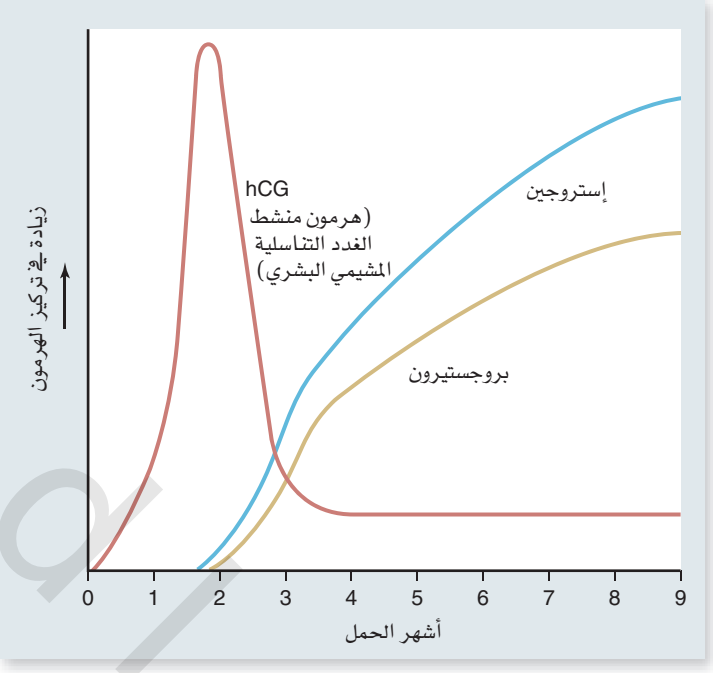
الشكل 53–28

التكوين الجنيني في الإنسان. أ. 4 أسابيع، (ب) 7 أسابيع، (جـ) 3 أشهر، و (د) 4 أشهر.

في بقية عمر المخلوق. ينبض القلب 70 نبضة في الدقيقة، و 2.5 مليار مرة خلال فترة عمر مقدارها 70 سنة. في نهاية الأسبوع الرابع، يصبح أكثر من 30 زوجًا من القطع الجسدية واضحًا، وتبدأ براعم اليد والقدم في التَّكوُّن. ويصبح طول الجنين 5 ملم. على الرَّغم من أنَّ أحداث التكوين الجنيني أصبحت مُتقدمة، فإن نساء كثيرات لا يكنَّ مُدركات بأنَّهن حوامل عند هذه المرحلة. تحدث مُعظم حالات الإجهاض التلقائي كثيرًا في أثناء هذه الفترة بسبب خلل أو علّة في الجنين.

الشهر الثاني

تستمر عملية تكوين الأعضاء خلال الشهر الثاني (الشكل 53-28 ب). تأخذ الأطراف شكلها الذي تكون عليه في الإنسان البالغ. الذراعان، والرِّجلان، والركبتان، والأظافر، والأصابع كلّها تظهر، ويظهر أيضًا ذيل عظمي صغير، ما يذكرنا بماضينا التطوري، وتلتحم عظام الذيل لتكوين العصعص فيما بعد.



الشكل 53-29

إفراز الهرمونات من المشيمة. تُفرز المشيمة هرمون منشط الغدد التناسلية المشيمي البشري (hCG)، الذي يصل أعلى مستوى له خلال الشهر الثاني من الحمل، ثم يتراجع تركيزه بعد ذلك. بعد خمسة أسابيع، تُفرز المشيمة كميات مُتزايدة من إستروجين وبرجستيرون.

استقصاء

إن التراكيز المرتفعة لهرمونات إستراديول وبروجستيرون التي تفرز من المشيمة تمنع الإباضة وتكوين جنين جديد خلال الحمل. ما التأثير المتوقع لهذه التراكيز المرتفعة في غياب الحمل؟

تبدأ أهم الأعضاء في الظهور داخل البطن، مثل الكبد، والبنكرياس، والمرارة. في نهاية الشهر الثاني، يُصبح طول الجنين 25 ملمترًا، ووزنه 1 جرام تقريبًا، ويبدو الجنين إنسانًا واضح المعالم. في الأسبوع التاسع، يتميَّز انتقال الجنين من **غير مُخلَّق Embryo** إلى **مُخلَّق Fetus**. في هذا الوقت، تكون الأعضاء الأساسية في الجسم جميعها موجودة وفي مكانها المُناسب.

الشهر الثالث

يظهر الجهاز العصبي، وتبدأ اليدان والرِّجلان في الحركة (الشكل 53-28 جـ). ويبدأ الجنين في إظهار تعابير الوجه، ويظهر الجنين أفعالًا مُنعكسة بدائية مثل المصّ والرّكل.

بعد نحو عشرة أسابيع، ينخفض إفراز هرمون hCG من المشيمة، ولهذا تبدأ المشيمة في الاضمحلال. ومع هذا، لا يوجد طمث؛ لأنَّ المشيمة تبدأ بإفراز إستراديول وبروجستيرون بذاتها (الشكل 53-29).

تُكمل المستويات المرتفعة لهذين الهرمونين في الدَّم عند الحمل تثبيط هرموني المُنشِّط للحويصلات (FSH) والمُنشِّط للجسم الأصفر (LH)، ما يُؤدي إلى منع الإباضة. ويحافظ هذان الهرمونان أيضًا على الرحم ويهيئانه للطلق والولادة، ويُحفِّزان تطور الغدد الحليبية لإنتاج الحليب بعد الولادة.

في الثلث الثاني، يتطور تركيب الجسم الأساسي أكثر

تكبر العظام خلال الشهر الرابع (الشكل 53-28 د)، وفي نهاية الشهر، تشعر الأم بضربات الجنين. في نهاية الشهر الخامس، يُمكن سماع نبضات قلب الجنين من خلال سماعة الطبيب، ويُمكن رؤيتها على شاشة جهاز التصوير الصوتي الجنيني في بداية الأسبوع العاشر.

في الشهر السادس، تبدأ الأذن في النمو؛ وفي نهايته، يُصبح وزن الجنين نحو 600 جم تقريبًا، وطوله نحو 300 ملمتر. إنَّ مُعظم نمو قبل الولادة لا يزال قادمًا على الطريق، فالجنين لا يستطيع العيش خارج الرَّحم دون تدخلات طبية خاصة.

في الثلث الثالث، تنضج الأعضاء الجنينية لدرجة يُمكن للجنين فيها العيش خارج الرحم

تكون هذه الفترة فترة نموّ ونضج للأعضاء بشكل تام. إذ يتضاعف وزن الجنين مرات عدة، علمًا بأن هذه الزيادة لن تكون الوحيدة التي تحدث. تتشكَّل مُعظم الأعصاب المهمة في الدِّماغ، والكثير من العصبونات (الخلايا العصبية) الجديدة في هذه الفترة. النمو العصبي بعيد عن الاكتمال عند حدوث الولادة. وإذا قدّر للجنين البقاء في الرحم لغاية اكتمال النمو العصبي، فسينمو لحجم كبير تصعب معه الولادة الآمنة من خلال الحوض. ولهذا، فإنَّ المولود يولد حالما تكون احتمالية عيشه خارج الرحم عالية، ويستمر نموّ دماغه، وتُنتج خلايا عصبية جديدة حتى بعد الولادة بأشهر.

تُؤدي تغيُّرات حرجة في الهرمونات إلى الولادة

في بعض الثدييات، يُحفِّز تغيير مستويات الهرمونات في الجنين المتطور عملية الولادة. عند أجنة هذه الثدييات، تُفرز طبقة إضافية من الخلايا موجودة في قشرة الغدة الكظرية، هرمونات قشرية ستيرويدية تقوم بتحفيز الرحم على إنتاج بروستاجلاندين الذي يُحفِّز عضلات الرحم الملساء بالانقباض بقوة.

لا تمتلك الغدد الكظرية في أجنة الإنسان هذه الكتلة من الخلايا، لذلك فإنَّ الولادة في الإنسان لا تبدأ بهذه الطريقة. يُطلق رحم الأم بروستاجلاندين بسبب ارتفاع مستويات إستراديول من المشيمة. يُشجِّع إستراديول الرَّحم أيضًا على تصنيع كميات أكثر من مستقبلات أُكسيتوسين، بحيث يُصبح الرَّحم أكثر استجابة لهرمون أُكسيتوسين بشكل مُتزايد.

يبدأ البروستاجلاندين انقباضات الرحم، ولكن تغذية راجعة حسية من الرَّحم تُحفِّز إنتاج أكسيتوسين من الفصّ الخلفي للغدة النُّخامية. ويعمل كلٌّ من بروستاجلاندين وأكسيتوسين على تحفيز انقباضات الرَّحم، دافعةً الجنين إلى الأسفل (الشكل 53-30). وتقوم تغذية راجعة إيجابية بتسريع انقباضات الرَّحم ما يُؤدي إلى الطلق. في البداية، تحدث انقباضات عدة في الرحم في الساعة، ولكن العدد يزداد إلى انقباضة في كل 2-3 دقائق. في النهاية، تقذف انقباضات قوية مصحوبة مع دفع الأم الإرادي الجنين إلى الخارج ليصبح مولودًا حديث الولادة *Neonate*.

الشكل 53-30

وضع الجنين قبل الولادة مباشرة. يُغيِّر الجنين الموجود في الرحم من تشريح الأم بشكل كبير. تُرفع المعدة والأمعاء بعيدًا إلى الأعلى، مع عدم شعور بالرَّاحة نتيجة لضغط الجنين على أسفل الظهر. في الولادة الطبيعية، يخرج الجنين من عنق الرَّحم الذي يجب أن يتوسع بشكل كبير ليسمح للجنين بالمرور.

بعد الولادة، تقذف انقباضات مستمرة للرحم المشيمة والأغشية المرافقة لها، التي تُسمّى معًا الخلاصة *Afterbirth*. ولا يزال الحبل السري مربوطًا مع الطفل، حيث يقوم الطبيب أو القابلة بربط الحبل وقطعه لتحرير المولود. يمنع تجلُّط الدَّم وانقباضات عضلات الحبل نزف الدَّم الشديد.

حضانة المواليد صفة مُميِّزة للثدييات

يحدث إنتاج الحليب، أو **الإدرار Lactation**، في حويصلات الغدد الحليبية عندما يتمُّ تحفيزها من القسم الأمامي للغدد النخامية بإفراز هرمون البرولاكتين. يسير الحليب المُنتج من الحويصلات عبر قنوات، ومن ثمَّ إلى حلمات الرِّضاعة.

خلال الحمل، تُشجِّع المستويات العالية من بروجسترون تكوين الحويصلات الحليبية، في حين تشجّع المستويات العالية من إستراديول تكوين القنوات الحوصلية. ولكن، هرمون إستراديول يُثبِّط تأثيرات البرولاكتين على الغدد الحليبية، ويثبط هذا الهرمون إنتاج البرولاكتين عن طريق تشجيع إنتاج الهرمون المثبط للبرولاكتين من تحت المهاد. لذلك، تتهيأ الغدد الحليبية في أثناء الحمل، ولكنها لا تنتج حليبًا.

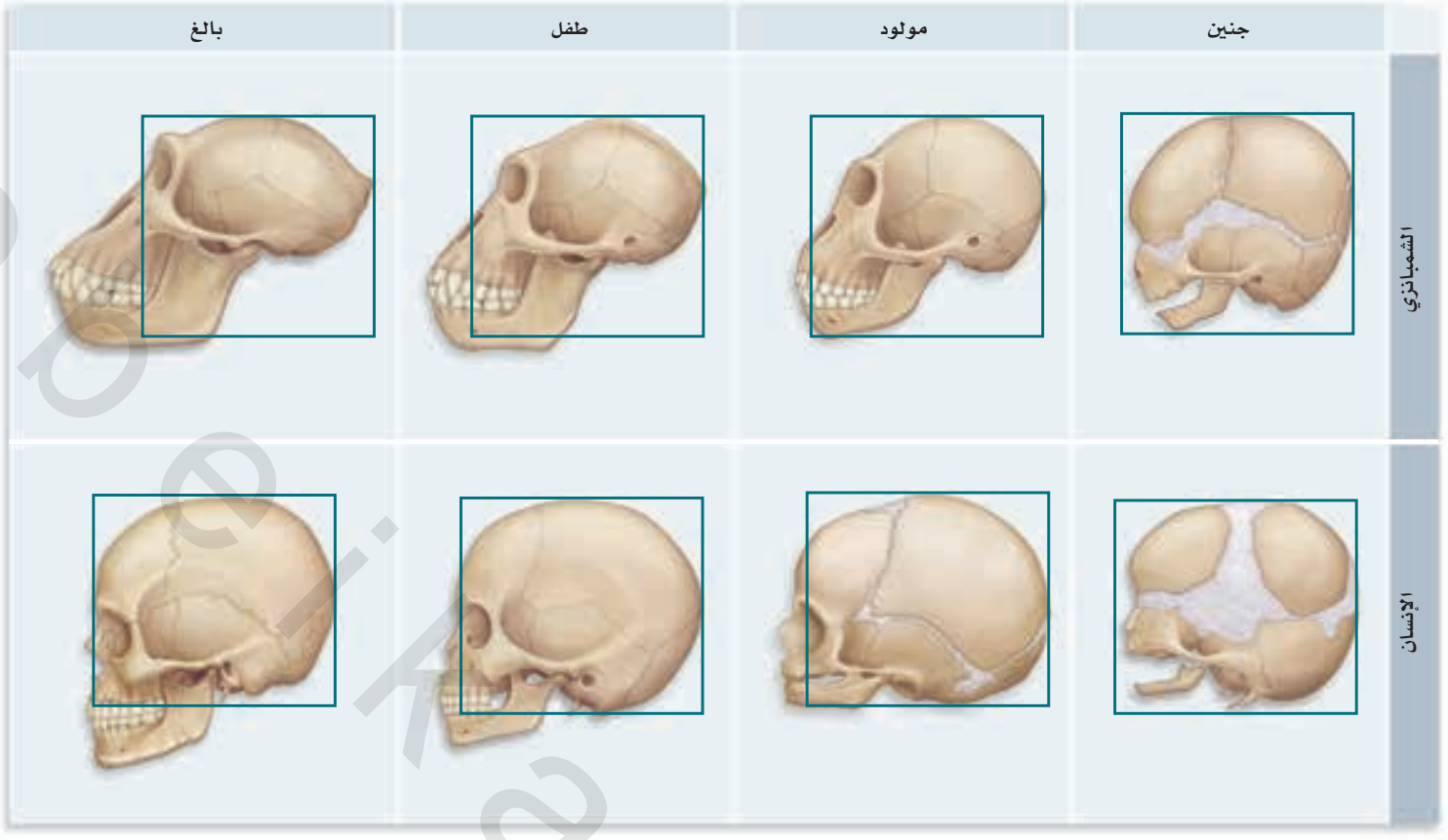
بعد التخلص من المشيمة عقب الولادة، تنخفض مستويات إستراديول وبروجستيرون بسرعة في دم الأم. يُؤدي هذا الانخفاض إلى السماح للجزء الأمامي للغدّة النخامية بإفراز هرمون برولاكتين الذي يقوم بتحفيز الحويصلات الحليبية على إنتاج الحليب. تُحفِّز إشارات حسية مُرتبطة بعملية مصّ الطفل للحليب (الرضاعة) الجزء الخلفي للغدّة النخامية على إفراز أكسيتوسين الذي ينشط العضلات الملساء حول حويصلات الحليب، فتنقبض، وتدفع الحليب من حلمات الرِّضاعة. يُعرف هذا المسار بمنعكس إدرار الحليب *Milk let-down reflex*، وهو موجود في ثدييات أخرى. يسبب إفراز أكسيتوسين خلال الإرضاع انقباض عضلات الرحم، مثلما يحدث خلال الولادة. ويُساعد هذا الرَّحم ليعود إلى وضعه الطبيعي قبل الولادة.

يُسمّى أول حليب يُنتج بعد الولادة **اللبأ Colostrum**، وهو سائل مصفر مُغَذٍّ وغني بأجسام مضادة من الأم. تبدأ صناعة الحليب بعد 3 أيام من الولادة. أمهات كثيرات يرضعن سنة أو أكثر. وعندما يتوقفن عن الإرضاع، فإنَّ الحليب يتراكم في الأثداء مُحفِّزًا الدِّماغ على التوقف عن إنتاج البرولاكتين، ويتوقف بذلك إنتاج الحليب.

يستمر تطور الجنين في الإنسان بعد الولادة سنوات عدة

يستمر نمو المواليد بسرعة بعد الولادة، حيث يزداد وزنهم ويتضاعف بعد شهرين. ولأنَّ الأعضاء تنمو بنسب مُختلفة، وتتوقف عن النمو في أوقات مُختلفة، فإنَّ النِّسب الجسمية للوليد تختلف عما هي في البالغ. فالرَّأس، مثلًا أكبر في المواليد الجدد، ولكنه ينمو بعد الولادة بشكل بطيء مقارنة ببقية أجزاء الجسم. يُدعى مثل هذا النمو الذي تنمو فيه المُكونات بمعدلات مُختلفة **النمو مُختلف الأقيسة Allometric growth**.

obeikandl.com



الشكل 53–31

النُّمو مُختلف الأقيسة. ينمو الفك في صغير الشمبانزي بسرعة أكبر من باقي الرَّأس. ولهذا، يكون شكل رأس الشمبانزي البالغ مُختلفًا عن شكل رأس وليد الإنسان، ينمو الفك بمُعدَّل قريب من بقية الرأس، ولهذا يكون شكل الرأس، في البالغ شبيهًا بما هو عند المواليد الجُدد.

في مُعظم الثدييات، يُعدّ نموّ الدِّماغ ظاهرة جنينية (تحدث في مرحلة تكون الجنين). في قرود الشمبانزي مثلًا، ينمو الدِّماغ والعظام المُحيطة به المُكوِّنة للجمجمة قليلًا بعد الولادة، في حين يستمر نمو عظام الفك. لهذا، يختلف رأس قرد الشمبانزي البالغ عن شكل رأس الشمبانزي الجنين (الشكل 53–31). في جنين الإنسان، بالمُقارنة، ينمو الدِّماغ والقحف المُحيط بالدِّماغ، وعظام الفك بالمُعدَّل نفسه. لهذا، لا تتغير نسب الفك إلى القحف بعد الولادة. ولذا، يبدو شكل رأس الإنسان البالغ والجنين متماثلين.

إنَّ حقيقة استمرار نمو الدِّماغ لدى الإنسان بعد الولادة ببضع سنوات يُشير إلى أهمية التَّغذية، وإلى أهمية أمان البيئة في تلك المرحلة، من أجل تطور القدرة الكامنة لذكاء الشخص.

تبدأ المراحل الحرجة من التكوين الجنيني عند الإنسان مُبكرًا بعد الحمل، وخلال الثلث الأول من الحمل؛ أما الأشهر الستة اللاحقة من الحمل فتُعدّ فترة نمو ونضج بشكل أساسي. نمو الدماغ لم يكتمل بعد على الرغم من ذلك في نهاية الثلث الثالث من الحمل، ويجب أن يكتمل نمو الدّماغ بعد الولادة. تُبقي هرمونات في دم الأم على البيئة المُغذّية للرَّحم واللازمة لنمو الجنين؛ تُحفِّز تغيُّرات في إفرازات ومستويات الهرمونات الولادة والإرضاع.

53-1 الإخصاب

أول مرحلة في المخلوقات التي تتكاثر جنسيًّا كلّها هي الإخصاب- اتحاد الجاميتين الذكري والأنثوي (الجدول 53-1).

- يحدث الإخصاب على ثلاث مراحل، هي: اختراق الحيوان المنوي والتحام الأغشية، وتنشيط البيضة، والتحام النويات.
- لكي يقوم الحيوان المنوي بتلقيح بيضة، يجب عليه أن يخترق الطبقات الخارجية ليصل إلى الغشاء البلازمي (الشكل 53-1).
- يحتوي الجسم القمي على أنزيمات هاضمة تُمكّن الحيوان المنوي من عبور الطبقات الخارجية نحو البيضة.
- التحام الغشاء البلازمي في كلٍّ من البيضة والحيوان المنوي يسمح لنواة الحيوان المنوي بالعبور مباشرة إلى سيتوبلازم البيضة.
- التحام الأغشية البلازمية يُطلِقُ عمليةَ تحفيز البيضة عبر إطلاق الكالسيوم الذي يُحفِّز تغيُّرات في البيضة (الشكل 53-2).
- منع تعدُّد النُّطف يشمل تغيُّرات في الكمون الغشائي، وتعديل الغلاف الخارجي للبيضة.
- اختراق الحيوان المنوي له تأثيرات أُخرى في البيضة: يكتمل الانقسام المنصف؛ وتحدث إعادة ترتيب السيتوبلازم، ويتصنَّع البروتين (الشكل 53-4، و53-5).
- ينتهي الإخصاب عند اتحاد نواة حيوان منوي أحادي المجموعة الكروموسومية مع نواة بيضة أحادية المجموعة الكروموسومية.

53-2 عملية التَّفلُّج ومرحلة البلاستيولة

المرحلة الثانية في التكوين الجنيني الحيواني هي الانقسامات السريعة في الزيجوت لإنتاج كمية كبيرة من خلايا صغيرة.

- التَّفلُّج سلسلة دورية من الانقسامات الخلوية التي لا تزيد من حجم الجنين، وإنما تُنتج خلايا أصغر تُدعى الفلجات.
- تكون الفلجات الخارجية مرتبطة مع بعضها بروابط قوية، وتؤدي عملية ضخ أيونات الصوديوم إلى الفراغات داخل الخلايا إلى تكوين تدرُّج أسموزي، يجلب الماء ويُكوّن كرة من الخلايا تُدعى البلاستيولة.
- أنماط التَّفلُّج متنوعة، وتتأثَّر بكمية المُحّ (الجدول 53-2).
- عملية التَّفلُّج في الثدييات كاملة الانشطار، ولكن الكيس البلاستيولي المجوف يحوي كتلة خلوية داخلية شبيهة بالقرص البلاستيولي الموجود في الزَّواحف والطّيور (الشكل 53-10).
- الفلجات قد تلتزم بمسارها التَّطوري أو لا تلتزم.

53-3 عملية تكوين الجاسترولا

تُؤسِّس عملية تكوين الجاسترولا لخطة الجسم الأساسية، وهي تُكوِّن الطبقات الجرثومية الثلاث في جنين الحيوان.

- تُشكِّل الجاسترولا الطبقات الجرثومية الثلاث: الإندودرم، والإكتودرم، والميزودرم (الجدول 53-3).
- تتحرك الخلايا خلال عملية تكوين الجاسترولا باستخدام طرق متنوعة لتغيير الشكل، كالانبعاج، أو حركات أُخرى مثل الحركة اللولبية، والإدخال، وانفصال الصفائح.
- تعتمد حركة الخلايا خلال مرحلة تكوين الجاسترولا على كمية المُحّ أيضًا.
- في الخلايا قليلة المُحّ، يبدأ تكوين الجاسترولا في الحركة اللولبية للخلايا من الصفيحة الخضرية المنبسطة لتكوين المَمْي البدائي.
- في الضفادع، تُهاجر طبقة من الخلايا نحو القطب الخضري، ومن ثَمَّ تتحرك لولبيًّا لتُحيط بالمُحّ عبر الشِّفة الظهرية للثُّقب البلاستيولي (الشكل 53-12).
- في الطّيور، تنفصل أدمة البلاستيولة لتكوين التجويف البلاستيولي، وتُهاجر خلايا سطحية عبر الخط الابتدائي (الشكل 53-13).
- تكوين الجاسترولا في الثدييات شبيه بما عند الطيور (الشكل 53-14).
- كعملية تأقلم للحياة البرية، تكون الأنواع الرهلية أغشية عدة خارج الجنين: الكيس المُحّي، والرّهل والكوريون، والممبار، الذي يُغذّي الجنين، ويحميه (الشكل 53-15).

53-4 تكوين الأعضاء

يتمُّ في هذه المرحلة تكوين الأعضاء في مكانها المُناسب بتفاعل الخلايا ضمن الطبقات الجرثومية الثلاث أو بينها.

- إلى حد كبير، يُحدِّد موقع الخلية في الجنين مصيرها، في عملية تُسمّى التَّحديد الخلوي.
- يُمكن التأسيس لمصير الخلية بوراثة مُحدِّدات سيتوبلازمية من الأم، وعن طريق تفاعل للخلايا، يُسمّى الحثّ. (الأشكال 53-16، و53-17).
- في الفقريات، يبدأ تكوين الأعضاء بعملية تكوين الجهاز العصبي، وتكوين القطع الجسدية (الأشكال 53-18 – 53-20).
- مشتقات خلايا العرف العصبي مهمة في تطور الفقريات، وأدى وجودها إلى كثير من الأدوار البيئية (الشكل 53-21).

53-5 تكون المحاور في الفقريات

حدَّد علم الأجنّة التَّجريبيّ كيفية اختيار مصير الخلية في المحور الظهري- البطني.

- يتحدَّد المحور الظهري- البطني عن طريق مُنظِّم سبيمان. المنظمات هي مجموعة من الخلايا التي تنتج تدرُّجًا من جزيئات الإشارات القابلة للانتشار، والتي تنقل معلومات موقعية إلى الخلايا الأخرى (الأشكال 53-23 و53-24).
- يبدأ تكوين المحور بمُحدِّدات ظهرية تشفرها الأم، وهي ربما تكون حمضًا نوويًّا ريبوزيًّا رسولًا، الذي يُنقل 180° بعيدًا عن نقطة دخول الحيوان المنوي.
- محدِّدات الشكل جزيئات قد تكون مُثبِّطة، أو مُحفِّزة للتكوين الجنيني على طول مسار مُعيَّن. ويقوم مُنظِّم سبيمان بتحفيز تكوين الجانب الظهري بمنع تطور الجانب البطني (الشكل 53-25).
- التَّحفيز الأولي يحدث بين الطبقات الجرثومية الثلاث، والتَّحفيز الثانوي بين أنسجة تمَّ تحديد مصيرها.

53-6 التكوين الجنيني في الإنسان

يستمر التكوين الجنيني في الإنسان 266 يومًا، ويُقسَّم إلى ثلاث مراحل، كلُّ مرحلة 3 شهور تُسمّى الأثلاث.

- تهضم الخلايا السطحية المغذية جدار الرَّحم، وتنغرز فيه.
- في فترة الثلث الأول من الحمل، يعايش الزَّيجوت أحداثًا سريعة من التَّطور والتَّمايز.
- يكوّن غشاء الكوريون، وأنسجة من بطانة الرَّحم المشيمة خلال الأسبوع الثاني (الشكل 53-27).
- تحدث عملية تكوين الجاسترولا في الأسبوع الثاني، وفي الأسبوع الثالث تحدث عمليتا تكوين الجهاز العصبي وتكوين القطع الجسدية، وتظهر الأوعية الدَّموية.
- يبدأ تكوين الأعضاء في الأسبوع الرابع، إذ يبدأ الذراعان والرِّجلان في الظهور.
- في الشهر الثاني، يستمر تكوين الأعضاء، فتتكون الأطراف، والأصابع، والذيل.
- يتميز الأسبوع الثامن بانتقال الجنين من مرحلة الجنين غير المُخلَّق إلى مرحلة الجنين المُخلَّق، عندما تأخذ الأعضاء كلّها مكانها في الجسم.
- يتكون الجهاز العصبي في الشهر الثالث.
- في الثلث الثاني من الحمل يستمر النمو، ويتطور شكل الجسم أكثر.
- الثلث الثالث هو فترة النمو، تنضج فيه أعضاء الجنين، ويُصبح قادرًا على العيش خارج الرَّحم.
- تبدأ الولادة بإفرازات قشرية ستيرويدية من الجزء القشري من الغدة الكظرية التي تُحفِّز إنتاج البروستاجلاندين، الذي يُسبِّب انقباضات الرَّحم.
- تتطلب حضانة الطفل انعكاسات عصبية هرمونية، تُسبِّب إنتاج الأكسيتوسين وإفراز الحليب.
- يستمر التكوين الجنيني حتى بعد الولادة، حيث تنمو الأعضاء بسرعات مُختلفة، وهو ما يُدعى النُّمو مُختلف الأقيسة (الشكل 53-31).

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. رزقت ابنة عم لك بتوءم. وقد أخبرتك بأنَّ التوءم نتج عن تلقيح حيوانين منويين لبيضة واحدة. ستجيبها:
   أ. نعم، صحيح؛ هذه أكثر طرق تكوين التوائم شيوعًا.
   ب. غير صحيح؛ لأنه لا يمكن لحيوانين منويين أن يُلقِّحا بيضة واحدة؛ لأنَّ حيوانًا منويًّا واحدًا يعبر عنق الرحم.
   ج. غير صحيح؛ لأنَّ الحبيبات القشرية تمنع اختراق أكثر من حيوان منوي للبيضة.
   د. غير صحيح؛ لأنَّ البيضة غير المُلقحة تنقسم تلقائيًّا، وتنمو دون إخصاب.
2. قبل الإخصاب بقليل، تكمل بيضة الثدييات الانقسام المنصف الثاني، هذه الجملة:
   أ. صحيحة؛ لأنَّ الانقسام المنصف الثاني يكتمل حتى قبل الإخصاب.
   ب. غير صحيحة؛ لأنَّ البيوض لا تنقسم عن طريق الانقسام المُنصف؛ فهي تَنتج من استنساخ خلايا جرثومية أحادية المجموعة الكروموسومية.
   ج. غير صحيحة؛ لأنَّ البيوض لا تكمل الانقسام المنصف الثاني إلا بعد الإخصاب.
   د. غير صحيحة؛ لأنَّ بيوض الثدييات لا تُطلق الجسم القطبي الثاني، إلا بعد دخول الحيوان المنوي البيضة.
3. يحدث مباشرة بعد الإخصاب:
   أ. تنشيط البيضة. ب. منع تعدُّد النُّطف.
   ج. تغيُّرات سيتوبلازمية. د. كل ما ذكر.
4. واحد مما يأتي يحدث إذا ضرب شعاع من الأشعة الكهرومغناطيسية الفلجات التي على القطب الحيواني:
   أ. تحدث طفرة أو تغيُّر في البشرة أو الجلد.
   ب. تغيُّر في مواقع الأعضاء، بحيث يحدث توجيه مقلوب (يسار/ يمين) لها عبر محور الجسم الطولي.
   ج. خروج الجهاز العصبي خارج الجسم.
   د. فشل في تكوين الجهاز التَّكاثري.
5. الذي يؤدي دورًا كبيرًا في تحديد كيفية حدوث انقسام السيتوبلازم في أثناء التَّفلُّج هو:
   أ. عدد الكروموسومات. ب. كمية المُحّ.
   ج. مكان القطب الخضري. د. جنس الجنين.
6. تُعدّ عملية تكوين الجاسترولا حدثًا مهمًّا في عملية التكوين الجنيني؛ لأن هذه العملية:
   أ. تُحوِّل الكرة المجوفة من الخلايا إلى تركيب ثنائي التَّماثل جانبيًّا.
   ب. تُؤدي إلى تكوين جهاز هضمي بدائي.
   ج. تجعل البلاستيولة تُكوِّن المحور الظهري- البطني.
   د. كل ما ذكر.
7. عملية تكوين الجاسترولا في الثدييات شبيهة بعملية الجاسترولا في:
   أ. السحلية.
   ب. السمك.
   ج. النِّسر.
   د. لا تُشبه أي مخلوق؛ إنما هي خاصة بالثدييات.
8. القطع الجسدية:
   أ. تبدأ بالتَّكوُّن عند منطقة الذيل من الجنين، ثم تنتقل كموجة إلى الأمام.
   ب. مُشتقة من الإندودرم.
   ج. تطور جنيني لإعطاء نوع من الأنسجة لكل قطعة جسدية.
   د. تختلف في العدد من مخلوق إلى آخر.
9. العملية التي تقع في النِّهاية هي:
   أ. التَّفلُّج. ب. تكوين الجهاز العصبي.
   ج. تكوين الجاسترولا. د. الإخصاب.
10. واحدٌ مما يأتي يصلح أن يكون مُحفِّزًا ثانويًّا:
    أ. تكوين العدسة في العين بسبب تحفيزها من الإكتودرم العصبي.
    ب. التَّمايز خلال تكوين الجهاز العصبي بسبب الإكتودرم الظهري والإندودرم.
    ج. أ و ب.
    د. لا شيء مما ذكر.
11. تعتقد عمتك أنَّ الجنين يُحفِّز بدء عملية ولادته. أنت تجيبها:
    أ. لا؛ لأنَّ عملية الولادة لها علاقة بالقمر ومراحله.
    ب. لا؛ الأم هي المسؤولة عن الولادة.
    ج. نعم؛ وزن الطفل يُحدِّد البدء في الولادة.
    د. نعم؛ تغيرات في مستويات هرمونية عند الجنين تُحدِّد البدء في الولادة.
12. المرحلة التي يُؤثر فيها تناول الكحول أو المخدرات في التكوين الجنيني للجهاز العصبي هي:
    أ. قبل الانغراس. ب. الثلث الأول من الحمل.
    ج. الثلث الثاني من الحمل. د. الثلث الثالث من الحمل.
13. يتأثر تكوين المحاور في أجنة الحيوانات الرهلية بطفرة في:
    أ. الشِّفة الظهرية للثقب البلاستيولي. ب. الخط الابتدائي.
    ج. أ + ب. د. لا شيء مما ذكر.
14. يُمكن لخلية معينة أن تعرف فيما إذا كانت ستكون جلدًا أو نسيجًا عضليًّا عن طريق:
    أ. مستويات جزيئات القنفذ الصوتي Sonic hedgehog التي تتعرض لها الخلية.
    ب. حجم الخلايا المُجاورة.
    ج. عدد الكروموسومات في نواتها.
    د. عمر الجنين عندما تتمايز الخلية.

أسئلة تحدٍّ

1. افترض أنك اكتشفت نوعًا جديدًا من المخلوقات لم يُدرَس التكوين الجنيني فيه. كيف يمكنك معرفة المرحلة التي يتمُّ فيها تحديد مصير الخلية؟
2. نظرتَ، وأنتَ تدرس لترى قطَّك المدلل يتصرف بشكل سخيف. استخدم هذه اللحظة بوصفها لحظة للتعلم، قارن بين جينات الصندوق الذاتي في هذا القط وذبابة الفاكهة التي يطاردها.
3. لماذا لا تدخل المرأة في الدورة الشهرية، وهي حامل؟
4. تمكن سبيمان ومانجولد من توضيح أنَّ بعض الخلايا تعمل بوصفها "مُنظِّمات" في أثناء التكوين الجنيني. ما نوع الخلايا التي استعملاها؟ كيف توصلا إلى أنَّ هذه الخلايا تعمل بوصفها مُنظمات؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 54

علم الأحياء السّلوكيّ
Behavioral Biology

مقدّمة

تتفاعل المخلوقات الحية مع بيئاتها بطرق عدّة. لفهم مثل هذه التَّفاعلات، نحن في حاجة إلى تقدير القوى الداخلية التي تصوغ طريقة سلوك الحيوان، وكذلك تقدير نواحي البيئة الخارجية التي تُؤثِّر في المخلوق. في هذا الفصل، سنستكشف الآليات التي تُحدِّد سلوك الحيوان، وسنفحص حقل علم البيئة السّلوكيّ الذي يبحث كيف صاغ الانتخاب الطبيعي السُّلوك خلال الزَّمن التَّطوري.

موجز المفاهيم

54-1 مقاربات دراسة السُّلوك
- *مُكوِّنا السُّلوك هما: سببه المباشر وأصله التَّطوري.*
- *السُّلوك الغريزي لا يتطلَّب تعلُّمًا.*

54-2 علم وراثة السُّلوك
- *يُمكن اختيار الجرذان بشكل اصطناعي من حيث مقدرتها على التَّعلُّم.*
- *أظهرت دراسات التوائم في الإنسان تشابهات غير معتمدة على البيئة.*
- *يبدو أن بعض السُّلوك يتحكَّم فيها جين واحد.*

54-3 التَّعلُّم
- *يحدث التَّعود عندما تستجيب المخلوقات بشكل أقل للمُنبِّه مع الوقت.*
- *يربط التَّعلُّم الارتباطي بين المُنبِّه والاستجابة.*

54-4 تطور السُّلوك
- *تؤثِّر تفاعلات الآباء مع الأبناء في الإدراك والسُّلوك.*
- *ربما تتفاعل الفطرة (الغريزة) والتَّعلُّم في أثناء تطور السُّلوك.*

54-5 الإدراك (التّعرّف العقلي) عند الحيوان

54-6 سلوك تحديد الاتجاه والهجرة
- *غالبًا ما تتطلَّب الهجرة جماعات تنتقل مسافات شاسعة.*
- *يجب أن تمتلك الحيوانات المُهاجرة القُدرة على تحديد الاتجاه وعلى الملاحة.*

54-7 اتصال الحيوان
- *يعتمد التَّكاثر النَّاجح على الإشارات والاستجابات المناسبة.*
- *يُسهِّل الاتصال عيش المجموعة.*
- *تختلف الإشارات في درجة تخصُّصها.*

54-8 علم البيئة السّلوكيّ
- *يُمكن أن يُؤثِّر سلوك جمع الغذاء بشكل مُباشر في تلاؤم الفرد.*
- *يُؤمِّن سلوك تحديد المنطقة المصادر (سلوك الإقليم الخاص).*

54-9 إستراتيجيات التَّكاثر والانتخاب الجنسي
- *يحدث الانتخاب التكاثري بطرق عدّة.*
- *تعكس أنظمة التَّزاوج تكيُّفات للنَّجاح التَّكاثري.*

54-10 الإيثار وحياة الجماعة
- *ربما تُفسِّر التبادلية بعض الإيثار.*
- *يقترح انتخاب النسب إيجابية وراثية مُباشرة للإيثار.*

54-11 نشوء الأنظمة الاجتماعية
- *تتضمَّن مُجتمعات الحشرات أفرادًا متخصصين لأداء مهام مُختلفة.*
- *توجد مُجتمعات الفقريات على أشكال وتراكيب عدَّة.*

openkandi.com

1-54 مقاربات دراسة السُّلوك

يُمكن تعريف **السّلوك Behavior** بأنَّه الطَّريقة التي يستجيب فيها الحيوان لمُنبهات في بيئته. ربما يكون المُنبِّه بسيطًا مثل اكتشاف وجود الغذاء في البيئة. بهذا المعنى، "تتصرَّف" البكتيريا بالتَّحرُّك نحو تركيز السُّكر الأعلى في الوسط المُحيط بها. هذا التَّصرُّف بسيط جدًا ومُناسب لحياة البكتيريا، ويفسح المجال لهذه المخلوقات للعيش والتَّكاثر.

مع نشوء الحيوانات، فإنَّها احتلت أماكن مُختلفة، وواجهت مشكلات مُتنوعة أثَّرت في حياتها وتكاثرها. وقد أصبح جهازها العصبي وسلوكها أكثر تعقيدًا بشكل مُتلازم. يستقبل جهازها العصبي المعلومات، ويُعالجها، ويُحفِّز استجابات حركية تكيُّفية، نراها أنماطًا للسُّلوك.

مُكوِّنا السُّلوك هما: سببه المُباشر وأصله التَّطوري

يُمكن أن نتحدث عن سلوك الحيوان بطريقتين مُختلفتين: في الأولى، ربما نسأل كيف يتم ذلك كلُّه- أي، كيف توفر حواس الحيوان، أو شبكاته العصبية، أو حالته الدَّاخلية أساسًا فسيولوجيًّا للسُّلوك. "كيفية" السُّلوك هو السؤال عن المُسبِّب القريب *Proximate causation*. لتحليل السبب القريب للسُّلوك، ربما نقيس مُستوى الهرمونات، أو نُسجِّل نشاط السَّيال العصبي في الخليّة العصبية في الحيوان. فمثلًا، قد يُغرِّد ذكر العصفور المُغرِّد خلال موسم التَّكاثر بسبب ارتفاع مُستوى هرمون الجنس الذَّكري التستوستيرون، الذي يرتبط بمُستقبلات في الدِّماغ مُحفِّزًا سلوك التَّغريد؛ هذا التَّفسير يُمكن أن يصف السبب القريب لتغريد الطائر الذَّكر.

لماذا نشأ السُّلوك - أي بحث قيمته التكيفية- هو سؤال يهتم بالمُسبِّب النِّهائي *Ultimate causation*. لدراسة السبب النِّهائي للسُّلوك، نُحاول تحديد كيف أثَّر السُّلوك في بقاء الحيوان أو نجاحه التَّكاثري. يُغرِّد ذكر الطائر لصد ذكور أخرى عن منطقته ولجذب أنثى ليتكاثر معها، وهذا هو التَّفسير النِّهائي أو التَّطوري، لتغريد الذَّكر.

إنَّ لدراسة السُّلوك تاريخًا طويلًا من التَّناقض. أحد مصادر التَّناقض هو السُّؤال فيما إذا كان مُحدِّد السُّلوك هو جينات الفرد أكثر من خبرته وتجربته. بكلمات أخرى، هل سبب السُّلوك الطَّبيعة (الغريزة) أم التربية (الخبرة)؟ في الماضي، كان هذا السُّؤال يُعَدُّ افتراضًا يحتمل إجابة بإما/ أو، ولكننا الآن نعلم أنَّ كلًّا من الغريزة والخبرة يؤديان دورًا مهمًّا، وغالبًا ما يتفاعلان بطرق مُعقدة لإنتاج السُّلوك النِّهائي.

السلوك الغريزي لا يتطلَّب تعلّمًا

ركَّز البحث المُبكر في مجال سلوك الحيوان على أنماط سلوكية تملكها دائمًا أعضاء نوع مُعين استجابة لمُنبه مُعين؛ أي إنَّها، تبدو **سلوكًا فطريًّا، أو غريزيًّا Innate, behaviors**. ولأنَّ السُّلوك نمطيٌّ يظهر بالطريقة نفسها في أفراد مختلفين من النوع نفسه، فإنّ هؤلاء الباحثين الأوائل يُشدِّدون على أنَّه يجب أن يعتمد على مسارات محددة مُسبقًا في الجهاز العصبي. فبحسب وجهة نظرهم، تُنظم هذه المسارات بناء على مُخطَّطات وراثية تجعل الحيوانات تُظهر بشكل أساسي السُّلوك نفسه منذ أول مرة يظهر خلال حياتها.

يعتمد هؤلاء الباحثون بآرائهم على سلوكات مثل سلوك استرجاع البيضة عند الإوز. تحتضن الإوزة بيوضها داخل عشّ. فإنْ لاحظت الإوزة أنَّ بيضة قذفت خارج العُش، فإنَّها تمدُّ رقبتها نحو البيضة، وتنهض، وتُدحرج البيضة نحو العُشّ بحركة جانبية من رقبتها في حين تحضن البيضة تحت منقارها (الشكل 54-1). حتى إن أُزيلت البيضة في أثناء استرجاعها، فإنَّ الإوزة تُكمل السُّلوك، وكأنَّه يقودها برنامج انطلق بالمشهد الأولي للبيضة خارج العُشّ.

يُحفِّز سلوك استرجاع البيضة **مُنبِّه إشارة Sign stimulus**، وهو ظهور بيضة خارج العُش، ويُوفِّر مُكوِّن من مكونات الجهاز العصبي للإوزة **آلية إطلاق الغريزة Innate releasing mechanism**، أي التَّعليمات العصبية للبرنامج الحركي، أو **نمط الفعل الثابت Fixed action pattern**، المسؤول عن استرجاع البيضة. بالتَّعميم أكثر، إنَّ مُنبِّه الإشارة هو إشارة في البيئة تُحفِّز سلوكًا، في حين أن آلية إطلاق الغريزة هي آلية رصد تكشف الإشارة، ويكون نمط الفعل الثابت فعلًا نمطيًّا.

أحد الجوانب المُثيرة للاهتمام في مُنبهات الإشارة هو أنَّها غالبًا غير مُحددة بدقة؛ في بعض الأحيان، يُمكن لأهداف كثيرة مُتنوعة أن تُحفِّز نمط فعل ثابت واحد. فمثلًا، تحاول الإوزة دحرجة كرات قاعدة، وحتى علب المشروبات الغازية وتعيدها إلى أعشاشها. وفضلًا عن ذلك، فحالما تُصبح هذه الأشياء في العُشّ، فإنَّ الإوزة تُميِّز بأنَّها ليست بيوضًا، وتقوم بإخراجها!

مثال شبيه يُوفِّره ذَكَرُ سمك أبو شوكة. فخلال موسم التَّزاوج، تُطوِّر الذُّكور ألوانًا حمراء فاتحة على جانبيها من جهة البطن. تتفاعل الذكور المحددة لمنطقتها بشكل عدائي عند اقتراب ذكور أخرى، مُؤديةً عرضًا عدائيًّا، بل تُهاجم. وعندما لاحظ الباحث نيكو تنبرجن ذكر سمكة أبو شوكة في حوض ماء في المُختبر

الشكل 54-1

استجابة دحرجة البيضة الغريزية في الإوز. تمثل سلسلة الحركات التي تستعملها الإوزة لاستعادة بيضة نمط فعل ثابت. عندما تكتشف مُنبِّه إشارة (في هذه الحالة، بيضة خارج العش)، تقوم الإوزة بمجموعة الحركات كاملة: فهي تمدُّ رأسها نحو البيضة، وتُدحرج البيضة نحو العش بحركة جانبية عن طريق رقبتها، في حين تحضن البيضة تحت مِنقارها.

الشكل 54–2

مُنبِّه إشارة في سمكة أبو شوكة. ذكور سمك أبو شوكة إقليمية جدًا، وتُدافع بشدة عن إقليمها ضد الذُّكور الأخرى. تمتلك الذُّكور الإقليمية بطونًا حمراء؛ لذلك، فهو اللَّون الذي يُحفِّز سلوك العدوانية. في دراسات مِخبرية (يُعرض فيها للأسماك عادة نموذج واحد فقط في المرة الواحدة)، يُحدِّد وجود الشَّريط الأحمر ما إذا كان الذَّكر سوف يتفاعل بعدوانية.

يتصرف بشكل عدائي عند مرور عربة بريد حمراء بجانب الشُّباك، أدرك الباحث أنَّ اللَّون الأحمر هو مُنبِّه الإشارة (الشكل 54-2). وقد أوضحت تجارب لاحقة أنَّ الذُّكور تستجيب لنماذج عدة لا تشبه السمك طالما أنها تمتلك شريطًا أحمر. وقد فاز تنبرجن بجائزة نوبل عام 1973 في الطِّب أو الفسيولوجيا لعمله هذا.

جرت متابعة هذه الظاهرة خطوة إضافية بدراسة ما يُسمَّى **المُنبهات فوق العادية Supernormal stimuli**. فإذا أعطي الحيوان الخيار بين مُنبهي إشارة: أحدهما حجمه طبيعي، والآخر حجمه أكبر بكثير، فإنَّ كثيرًا من الحيوانات تستجيب للإشارة الأكبر. وعلى هذا، إذا أُعطيت الإوزة الخيار بين بيضة إوزة طبيعية، وأخرى بحجم كرة الطائرة، فإنَّها سوف تُحاول دحرجة البيضة الأكبر نحو العُش.

ليس من الواضح سبب وجود المُنبهات فوق العادية. إن ما يجب أن يبقى في البال، على كلّ حال، هو أنَّه في كثير من الحالات، لا توجد المُنبهات فوق العادية في الطَّبيعة. وبذلك، ربما يفضل الإوز بيضًا بحجم كرة طائرة، ولكنَّه لا يُصادف بيضًا بذلك الحجم أبدًا. ربما تطور الإوز ليستجيب للأجسام الأكبر لكي يهتم بالبيض، لا بالحجارة الدَّائرية، الأصغر حجمًا. وبسبب هذا، ربما حابى الانتخاب الطبيعي تطور تفضيل الأجسام الأكبر. هذه الاستجابة العامة ربما أدَّت إلى نتائج غير مُتوقعة في التجارب، ولكنَّها في الغالب لن تُؤدي إلى سلوك ذي خلل تكيُّفي في الطبيعة.

أكد البحث المُبكر في سلوك الحيوان السلوكات الغريزية التي تنتُج من مسارات محددة مسبقًا في الجهاز العصبي، ولذلك فهي على الأغلب مسيطر عليها وراثيًا.

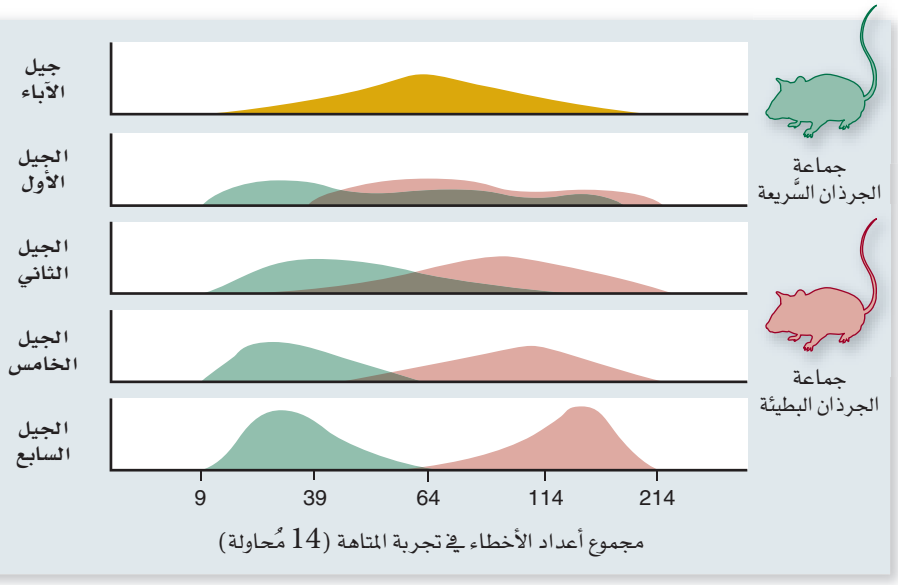
2-54 علم وراثة السُّلوك

تتعلَّق دراسة علم وراثة السُّلوك بمُكونات السُّلوك التي هي وراثية، تحكمها الجينات، وتنتقل من جيل إلى الجيل الذي يليه. وتُشير بيانات متعددة مُتنوعة، من الانتخاب الاصطناعي إلى علم الوراثة الجُزيئية الحديث، إلى أنَّ الاختلافات السُّلوكية بين الأفراد غالبًا ما تعود إلى اختلافات وراثية.

يُمكن اختيار الجرذان بشكل اصطناعي من حيث مقدرتها على التَّعلُّم

في تجربة مشهورة أجريت في أربعينيات القرن الماضي، دُرست مقدرة الجرذان على أن تجد طريقها في متاهة مُكوَّنة من أزقَّة عدَّة مُغلقة ولها فتحة واحدة، حيث تنتظرها جائزة من الطعام. تعلَّمت بعض الجرذان بسرعة أن تعبر المتاهة نحو الغذاء، مرتكبة القليل من المحاولات غير الصحيحة، لكن بعض الجرذان الأخرى أخذت فترة أطول للوصول إلى الطريق الصَّحيح.

قام الباحثون بتكثير الجرذان سريعة التَّعلُّم مع بعضها لإنشاء مُستعمرة "ذكية المتاهة"، وكثَّروا الفئران بطيئة التَّعلُّم لإنتاج مُستعمرة "غبية المتاهة". ثُمَّ تمَّ فحص الأبناء الناتجة في كلّ مُستعمرة على سرعة تعلُّمها على المتاهة. لقد تعلَّم أبناء الجرذان ذكية المتاهة بصورة أسرع حتى من آبائها، وتعلَّم أبناء الجرذان غبية المتاهة بصورة أبطأ حتى من آبائها. تكرار مثل هذا الاختيار أجيالًا عدة أدَّى إلى نوعين من الجرذان مُختلفين جدًا في المقدرة على تعلُّم المتاهة (الشكل 54-3).



مجموع أعداد الأخطاء في تجربة المتاهة (14 مُحاولة)

الشكل 54–3

وراثة التَّعلُّم. الجرذان الأسرع (تلك التي ترتكب أقل الأخطاء) في جماعة الآباء استُعملت لتأسيس إحدى الجماعات (الأخضر)، والجرذان الأبطأ لتأسيس الجماعة الأخرى (الأحمر). في الأجيال اللاحقة، استُعملت الطريقة نفسها لاختيار الجرذان السَّريعة (الأخضر) والبطيئة (الأحمر).

من الواضِّح، أنَّ المقدرة على تعلُّم المتاهة كان وراثيًّا إلى حد ما. إضافة إلى هذا، بدت هذه الجينات مُتخصِّصة لهذا السُّلوك؛ لأنَّ مجموعتي الجرذان لم تختلفا في مقدرتهما على أداء مهام سلوكية أخرى، مثل جريان متاهة أخرى مُختلفة تمامًا. لقد أوضح هذا البحث كيف يُمكن لدراسة واحدة بيان أنَّ للسُّلوك مكوِّنًا وراثيًّا.

أظهرت دراسات التَّوائم في الإنسان تشابهات غير معتمدة على البيئة

يُمكن رؤية دور الوراثة في الإنسان بمُقارنة سلوك التَّوائم المُتطابقة (الصنوية). التَّوائم المُتطابقة، كما يُظهر الاسم، مُتطابقة وراثيًّا، وأغلب مجموعات التَّوائم المُتطابقة نمت في البيئة نفسها، لذلك، لا يمكن أن نُحدِّد ما إذا كانت التَّشابهات في السُّلوك سببها التَّشابه الوراثي، أم من خبرات بيئية تشاركت بها في أثناء نموها (جدل الوراثة ضد البيئة التقليدي). في بعض الحالات، على كلّ حال، انفصل فيها التوءمان عن بعضهما، وتربى كلّ واحد عند عائلة مُختلفة.

أظهرت دراسة حديثة لخمسين مجموعة من هذه التَّوائم تشابهات عدة في الشَّخصية، والمزاج، وحتى في أنشطة أوقات الفراغ، على الرَّغم من أنَّ التَّوائم تربَّت في بيئات شديدة التباين. تُشير هذه التَّشابهات إلى أنَّ الوراثة تؤدي دورًا في تحديد السُّلوك، حتى في الإنسان، على الرَّغم من أنَّ الأهمية النِّسبية للوراثة مُقابل البيئة ما زالت قيد النِّقاش السَّاخن.

يبدو أن بعض السلوكات يتحكم فيها جين واحد

تقترح دراسات تعلُّم المتاهة والتَّوائم المُتطابقة أنَّ الجينات تؤدي دورًا في السُّلوك، ولكن بحثًا حديثًا وفَّر تفاصيل وفيرة جدًا عن الأساس الوراثي للسُّلوك. ارتبطت طفرات عدة، في كلّ من ذبابة الفاكهة *Drosophila* والفئران، بعيوب سلوكية مُحدَّدة.

في ذبابة الفاكهة، مثلًا، الأفراد التي تمتلك أليلات بديلة لجين واحد تختلف بشكل كبير في سلوك تغذيتها، عندما تكون يرقة: اليرقة التي بها أحد الأليلات تتحرَّك بشدة حالما تتغذَّى، ولكن الأفراد ذات الأليل البديل تكون قليلة الحركة. وهناك تنوع واسع من الطَّفرات في جينات أخرى معروفة الآن في ذبابة الفاكهة يُمكن لها أن تُؤثر في كلّ ناحية من سلوك المغازلة تقريبًا.

لقد دُرست الطُّرق التي تُؤثر بها الاختلافات الوراثية في السُّلوك مدة طويلة في جينات الفأر. فمثلًا، بعض الفئران التي بها طفرة معينة تُعاني مشكلة تذكُّر معلومات تعلَّمتها قبل يومين عن مكان الأشياء. يظهر هذا الفرق لأنَّ الفئران ذات الطَّفرة لا تُنتج أنزيمًا اسمه المفسفر المعتمد على كالسيوم وكالموديولين α–calcium– calmodulin–dependent kinase II، الذي يؤدي دورًا مُهمًّا في عمل قرن آمون، وهي منطقة في الدِّماغ لها دور في التَّعلُّم المكاني (ذُكر في الفصل الـ 46).

لقد سمحت البيولوجيا الجُزيئية الحديثة وطُرقها بدراسة دور الوراثة في السُّلوك بدقة أعلى. فمثلًا، ذكور الفئران المُهندسة وراثيًّا لتفقد القدرة على تكوين أكسيد النتريك، وهو ناقل عصبي في الدِّماغ، ظهر لديها سلوك عدواني مُتزايد.

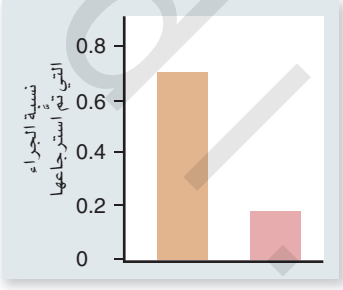
حدث اكتشاف رائع عام 1996، عندما اكتشف العلماء جينًا جديدًا، *fosB*، الذي على ما يبدو يُحدِّد إن كانت إناث الفئران تُربي صغارها بطرق مُعيَّنة. الإناث التي لديها كلا الأليلين في جين *fosB* مُعطلان تتحرَّى مبدئيًّا صغارها حديثي الولادة، ثُمَّ تتجاهلهم، بعكس الإناث الطَّبيعيات اللواتي يُظهرن سلوك العناية والحماية (الشكل 54–4).

ينتج هذا الإهمال على ما يبدو عن تفاعل تسلسلي. عندما تتحرَّى الأمهات صغارها الجُدد ابتداءً، فإنَّ معلوماتٍ قادمة من حواس السَّمع، والشَّم، واللَّمس تنتقل إلى تحت المهاد، حيث تنشط أليلات الجين *fosB*، فتُنتج بروتينًا مُحدَّدًا، يُنشِّط بدوره

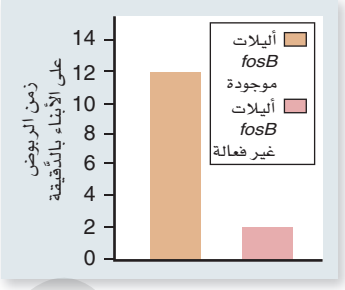
أنزيمات وجينات أخرى تُؤثِّر في الدَّائرة العصبية داخل تحت المهاد. تجعل هذه التَّعديلات داخل دماغ الأنثى تستجيب كأم نحو صغارها. وعلى العكس، في الأمهات اللاتي تنقصها أليلات *fosB*، يتوقف هذا التَّفاعل في منتصف الطَّريق. لا تُشَطَّ أي بروتينات، ولا يتمُّ إبراق الدَّائرة العصبية، ولا ينتُج سلوك الأمومة.

أ.

ب.



د.



جـ.

الشكل 54-4

خلل وراثي في عناية الأم. أ. في الفئران، تعتني الأمهات الطبيعيات بنسلها عناية جيدة جدًا، كاسترجاعهم عندما يتحركون بعيدًا، والربوض عليهم. ب. أمهات بأليل *fosB* المُطفَّر لا تُؤدي مثل هذه السلوكات، بل تترك جراءها مكشوفة. جـ. كمية الوقت الذي لوحظت فيه إناث الفئران تربض بحالة إرضاع. د. نسبة الجراء التي تمَّ استرجاعها عندما حُرِّكت بشكل تجريبي.

استقصاء

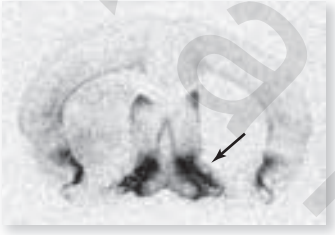
لماذا يُؤدي نقص أليلات *fosB* إلى عدم انتباه الأم؟

مثال مُدهش آخر للأساس الوراثي للسُّلوك يتعلق بنوعي قوارض في أمريكا الشَّمالية: خُلد البراري والخلد الجبلي. يختلف هذان النوعان القريبان من بعضها في سلوكهما الاجتماعي: إذ ترتبط ذكور خُلد البراري وإناثه بزواج أحادي، ويعملان معًا لتنشئة صغارهما، في حين يتزاوج ذكور الخلد الجبلي وإناثه، ويذهب كلّ منهما في طريق مُنفصل.

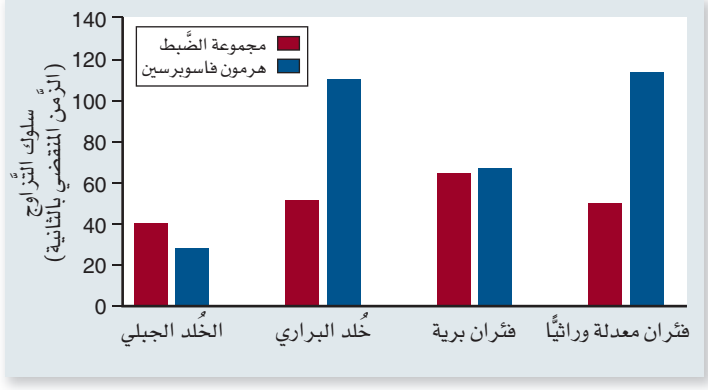
تمَّت دراسة الفروق بين هذين النَّوعين بشكل مُكثَّف. تُؤدي عملية التَّزاوج إلى إطلاق ببتيدات عصبية تُدعى فاسوبريسن وأُكسيتوسين في كلا نوعي الخُلد (كذلك في الكثير من أنواع الثدييات). تختلف استجابة الخُلد لهذين الببتيدين، بشكل شديد، فحقن أي منهما في خُلد البراري يُؤدي إلى ازدواج الذكور والإناث، حتى دون جماع. وعلى العكس، فحقن مادة كيميائية تُثبِّط عمل هذين الببتيدين العصبيين تجعل خُلد البراري لا يزدوج بعد الجماع. في المقابل، لا يتأثر الخُلد الجبلي بأيٍّ من هذه العمليات.

يُعزى سبب هذه الاستجابات المُختلفة إلى اختلافات بين الأنواع في تركيب الدِّماغ (الشكل 54-5). يمتلك خُلد البراري كثيرًا من مُستقبلات هذه الببتيدات في مكان مُحدَّد من الدِّماغ، هو النواة المتكئة، حيث تُشارك هذه المستقبلات على ما يبدو في إظهار سلوك الارتباط. وعلى العكس، توجد كمية قليلة من المُستقبلات موجودة في المنطقة نفسها من دماغ الخُلد الجبلي. وقد وجد، في تجارب مخبرية

ب. الخُلد الجبلي



أ. خُلد البراري



جـ.

الشكل 54-5

الأساس الوراثي لسلوك الارتباط في نوعين من القوارض. أ. و ب. خُلد البراري (*Microtus ochrogaster*) والخُلد الجبلي (*M. montanus*) يختلفان في توزيع نوع من أنواع مُستقبلات الفاسوبريسين Vasopressin في الدِّماغ. جـ. فئران مُعدَّلة وراثيًّا أعدت من نسخة جينات المُستقبل الخاصة بخُلد البراري تستجيب لحقن الفاسوبريسين بإظهارها مُستويات أعلى من سلوك الازدواج للتكاثر في مُحاولات مدتها 5 دقائق مُقارنةً باستجابتها لحقن ضابط التَّجربة. في المقابل، لا تُظهر الفئران البرية الطبيعية أيًّا من هذه السلوكات.

osekkan.com

على خُلد البراري، أن إغلاق مثل هذه المُستقبلات يُؤدي إلى منع الارتباط، في حين يُؤدي تنشيطها إلى سلوك الارتباط.

وقد تمَّ الكشف حديثًا عن الأساس الوراثي لهذه الاختلافات. فقد تعرَّف العلماءُ الجينَ المسؤولَ عن صناعة مُستقبلات الببتيدات، واكتشفوا وجود اختلافات في تركيب DNA بين النَّوعين. ولاختبار فرضية أنَّ هذا الاختلاف الوراثي هو المسؤول عن الاختلاف في السُّلوك، أعدَّ العلماء فأرًا مُعدَّلًا وراثيًّا يحمل نسخة من جين خُلد البراري. وبشكل مطابق للتوقعات، أظهر الفأر المُعدَّل وراثيًّا – عندما حقن بفاسوبريسن – سلوكًا تزاوجيًّا شبيهًا إلى حدٍّ كبير بسلوك خُلد البراري، أمّا الفأر الطبيعي فلم يظهر أي استجابة (انظر الشكل 54-5).

يدعم الأساس الوراثي للسُّلوك تجارب انتخاب اصطناعية، ودراسات على التَّوائم المُتطابقة، ودراسات على سلوك الحيوانات ذات الطَّفرة الوراثية. أدَّت تطوُّرات حديثة في مجال البيولوجيا الجُزيئية إلى اكتشاف جينات مُحدَّدة تتحكَّم في السُّلوك.

3-54 التَّعلُّم

كثير من الأنماط الوراثية التي يُظهرها الحيوان ليست ناتجة عن الغريزة وحدها. ففي حالات عدَّة، يُعدِّل الحيوان سلوكه بناء على خبرات سابقة، وهي عملية تُسمَّى **التَّعلُّم Learning**. تمَّ دراسة دور التَّعلُّم بدايةً بشكل مكثف على القوارض في المُختبرات، لكن الباحثين الآن يستقصون عمليات التَّعلُّم وقدراته على عدد واسع من المخلوقات.

يحدث التَّعود عندما تستجيب المخلوقات بشكل أقل للمُنبِّه مع الوقت

أبسط أنواع التَّعلُّم لا يحتاج من الحيوان إلى أن يربط بين مُنبهين أو مُنبه واستجابة. شكل من أشكال التَّعلُّم غير الارتباطي *Nonassociative learning* هو **التَّعود Habituation**، الذي يُمكن تعريفه بتناقُص الاستجابة لمُنبه مُتكرِّر ليس له عواقب سلبية أو إيجابية. في كثير من الحالات، يُثير المنبه استجابة قوية للمرة الأولى، لكن قوة الاستجابة تقل بالتَّدريج مع التَّعرض المُتكرر.

فمثلًا، ترى الطُّيور الصغيرة أجسامًا عدَّة تتحرَّك حولها. في البداية، تستجيب بأنّ تربض للأسفل، وتبقى في حالة سكون. بعض الأجسام، مثل الأوراق الساقطة أو بعض الأفراد من نوعها نفسه تطير قريبًا، وتُشاهد بكثرة، وليس لها أيّ تأثير سلبي أو إيجابي في الصغار. مع الوقت، قد تعتاد الطُّيور الصَّغيرة على مثل هذه المُنبهات، فتتوقف عن الاستجابة. لذلك، يُمكن اعتبار التَّعود على أنَّه تعلم عدم الاستجابة إلى مُنبه.

إنَّ من المُهم أن تكون هناك قُدرة للحيوان على أن يتجاهل المُنبهات غير المُهمة خصوصًا، وهو يُواجه مجموعة كبيرة عن المُنبهات في بيئته المُعقَّدة؛ إنَّ الحيوانات التي لا تقوم بعمل هذا تفشل في التَّركيز على الأنشطة المُهمة، مثل إيجاد الطَّعام، وتجنُّب المُفترسات، وربما ستترك نسلًا قليلًا في الجيل المقبل.

يربط التَّعلُّم الارتباطي بين المُنبه والاستجابة

التغيُّر في السُّلوك الذي يتعلَّق بالربط بين مُنبهين، أو بين مُنبه واستجابة، يُدعى **التَّعلُّم الارتباطي Associative learning** (الشكل 54-6). يتعدَّل السُّلوك، أو يُصبح شرطيًّا *Conditioned*، من خلال الارتباط. يُعدّ هذا الشَّكل من التَّعلُّم أكثر تعقيدًا من التَّعود. هناك نوعان رئيسان من التَّعلُّم الارتباطي هما: الارتباط التقليدي والارتباط الفاعل، وهما يختلفان في طريقة تكوين الارتباط.

الارتباط التقليدي

في **الارتباط التقليدي Classical conditioning**، يجعل العرض المُزدوج لنوعين مُختلفين من المُنبهات الحيوان يُشكِّل ارتباطًا بين المُنبهين. الارتباط التقليدي يُدعى أيضًا **تكيفًا أو ارتباط بافلوف Pavlovian conditioning**، نسبة لعالم النَّفس الروسي إيفان بافلوف، الذي كان أول من وصفه.

قدَّم بافلوف لحمًا مطحونًا، وهو مُنبِّه غير شرطي *Unconditioned stimulus*، إلى كلب، فلاحظ أنَّ الكلب يستجيب بإسالة اللُّعاب، وهذه استجابة غير شرطية *Unconditioned response*. إذا تمَّ تقديم مُنبِّه ليس له علاقة، مثل قرع جرس، بشكل مُتكرِّر في الوقت نفسه مع اللَّحم المطحون، فإنَّ الكلب سيسيل لعابه سريعًا استجابة لقرع الجرس وحده. لقد تعلم الكلب الربط بين المُنبِّه الذي ليس له علاقة، أي قرع جرس، ومؤثر تقديم اللَّحم المطحون. إنَّ استجابته لمُنبِّه الصوت، عندئذ، ستكون شرطية، ويُدعى صوت الجرس المُنبِّه الشرطي *Conditioned stimulus*.

الارتباط الفاعل

في **الارتباط الفاعل Operant conditioning**، يتعلم الحيوان أن يربط استجابة سلوكية مع المُكافأة أو العقاب. درس عالم النَّفس الأمريكي ب. ف. سكِنَر تعلُّم الارتباط الفاعل في الجرذان عن طريق وضعها في جهاز يُدعى "صندوق سكنر". حالما يبدأ الجرذ باستكشاف الصندوق، فإنَّه يضغط مفتاحًا بطريق المصادفة، مُسببًا تدفق بعض الغذاء. في البداية، يتجاهل الجرذ المفتاح، ويأكل الغذاء، ويستمر في الحركة. على كلّ حال، يتعلَّم الجرذ بسرعة أن يربط بين الضَّغط على المفتاح (استجابة سلوكية) والحصول على الغذاء (الجائزة التعزيز). وعندما يكون جائعًا، فإنَّه يقضي مُعظم وقته في الضَّغط على المفتاح. هذا النَّوع من التَّعلُّم عن طريق التَّجربة والخطأ مُهم جدًا عند مُعظم الفقريات.

اعتاد علماء النَّفس المُقارن على الاعتقاد أنَّ أي مُنبهين يُمكن أن يرتبطا معًا عن طريق الارتباط التقليدي، وأنَّ الحيوانات يُمكنها أن تتكيَّف لأداء أيّ سلوك

يمكن تعلمه استجابة لأي مُنبِّه عن طريق الارتباط الفاعل. وكما سترى في النِّقاش الآتي، هذه النَّظرة قد تغيَّرت، إذ يعتقد الباحثون اليوم، أنَّ الغريزة تقود التَّعلُّم عن طريق تحديد نوع المعلومات التي يُمكن تعلُّمها عن طريق الارتباط.

الغريزة (الفطرة) والتَّعلُّم

من الواضح الآن أنَّ بعض الحيوانات تمتلك ميلًا فطريًّا نحو تكوين ارتباطات مُعينة. فمثلًا، إذا أُعطي الجرذ طعامًا على هيئة حبيبات وفي الوقت نفسه تعرَّض إلى الأشعة السِّينية (التي تُسبِّب لاحقًا الغثيان)، فإنَّ الجرذ يتذكَّر مذاق الغذاء، ولكن ليس حجم حبيباته، وفي المُستقبل سوف يتجنَّب الغذاء بذلك المذاق، ولكنَّه سوف يأكل بسهولة حبيبات بالحجم نفسه إن كان لها مذاق مُختلف.

بالطريقة نفسها، يُمكن للحمام أن يتعلَّم ربط الغذاء مع الألوان، ولكن ليس مع الأصوات. على العكس من ذلك، يستطيع الحمام الربط بين الخطر والأصوات، وليس الألوان.

هذه الأمثلة على الاستعداد التَّعلُّمي تُظهر أنَّ ما يُمكن للحيوان أن يتعلمه يتأثر بيولوجيًّا، أي إنَّ التَّعلُّم مُمكن فقط ضمن حدود وضعتها الغريزة. وقد تطوَّرت البرامج الفطرية؛ لأنَّها تُؤكد الاستجابات الارتباطية. في الطبيعة، الطَّعام السَّام لجرذ يُحتمل أن يكون له مذاق مُعين؛ ولهذا، من التكيف أن تربط المذاق مع شعور المرض الذي يُمكن أن يتطور بعد ساعات. البذور التي تأكلها حمامة قد يكون لها لون مُعين تراه الحمامة، ولكنها لا تعطي صوتًا يُمكن للحمامة أن تسمعه.

إنَّ بيئة الحيوان هي المفتاح لفهم قدراته الذِّهنية. بعض أنواع الطُّيور، مثل كاسر الجوز، يتغذَّى على البذور. عندما تكون البذور مُتوافرة، تقوم هذه الطُّيور بخزن البذور في مخابئ تحت الأرض؛ كي تتغذَّى عليها خلال الشِّتاء. الآلاف من المخابئ يُمكن دفنها، ومن ثَمَّ استرجاعها لاحقًا، وأحيانًا بعد أكثر من تسعة أشهر. بعضنا قد يتوقع أن يكون للطُّيور ذاكرة مكانية خارقة، وهذا ما تمَّ فعلًا التحقق منه (الشكل 54-7). فالطُّيور خازنة البذور الأخرى، تمتلك قرن آمون، وهو مركز خزن الذَّاكرة في الدِّماغ، كبير بشكل غير طبيعي.

الشكل 54-7

يمتلك طائر كسارة الجوز ذاكرة غير عادية. يُمكن لطائر كسارة الجوز، *Nucifraga columbiana* أن يتذكَّر مواقع أكثر من 2000 مخبأ بذور بعد أشهرٍ من إخفائها. بعد إجراء التَّجارب، توصَّل العلماء إلى أنَّ الطيور تستخدم خصائص في الموقع، وأهدافًا مُحيطة أخرى بوصفها مراجع مكانيةً لحفظ مواقع المخابئ.

التَّعود شكل بسيط من التَّعلُّم لا يتطلب الرَّبط بين المُنبهات والاستجابات. على العكس، التَّعلُّم الارتباطي (الارتباط التقليدي، والارتباط الفاعل) يتطلَّب تكوين ربط بين مُنبهين أو بين سلوك واستجابة.

أ. ب. جـ.

الشكل 54-6

تعلُّم ما هو قابل للأكل. التَّعلُّم الارتباطي له علاقة بتفاعلات المُفترس والفريسة. أ. عرضت على ضفدع بسيط نحلةٌ طنَّانة بوصفها طعامًا. ب. لُسع الضفدع، و (جـ) ومن ثم تجنَّب أكل النَّحل الطنَّان أو أي حشرة أخرى لها ألوان سوداء وصفراء. لقد ربط الضِّفدع بين مظهر الحشرة والألم، فعدَّل سلوكه.

4-54 تطوُّر السُّلوك

يُميِّز علماء أحياء السُّلوك الآن أنَّ للسُّلوك مُكوِّنات وراثية وتعلُّمية. وقد ناقشنا في هذا الفصل حتى الآن تأثير الجينات والتَّعلُّم مُنفصلين. ولكن كما سوف تُلاحظ، فإنَّ هذين العاملين يتداخلان خلال التَّطور لتشكيل السُّلوك.

تُؤثر تفاعلات الآباء مع الأبناء في الإدراك والسُّلوك

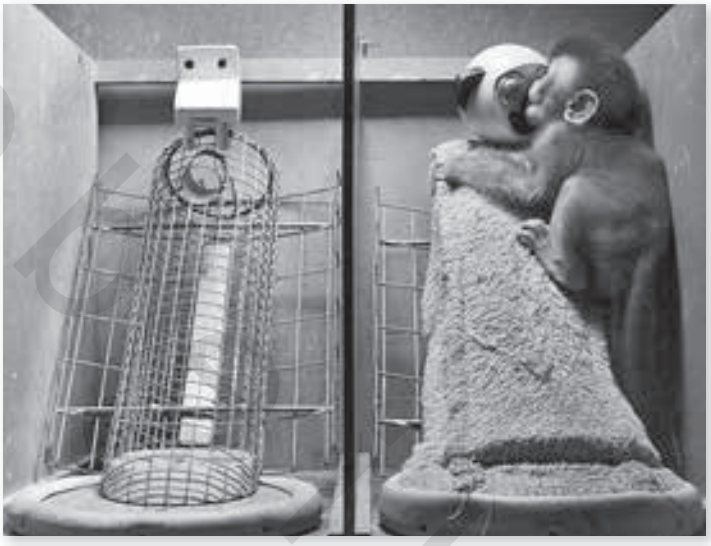
حالما ينضج الحيوان، فإنَّه قد يُكوِّن ارتباطات سلوكية مع أفراد آخرين، أو يُطوِّر خيارات أخرى تُؤثِّر في سلوكه لاحقًا في الحياة. هذه العملية تُدعى **الانطباع** أو **الدَّمغ Imprinting**، وتُعدّ أحيانًا نوعًا من التَّعلُّم.

في انطباع البنوة *Filial imprinting*، تتكوَّن ارتباطات اجتماعية بين الآباء والأبناء. فمثلًا، تبدأ صغار الطُّيور لبعض الأنواع في اللَّحاق بأمها بعد ساعات قليلة من الفقس، وتُسبِّب استجابة اللَّحاق هذه تكوين رابطة بين الأم والصغير. على كلّ حال، التَّعرض الأولي لصغار الطُّيور يُحدِّد كيفية تكوُّن هذا الانطباع. لقد ظنَّ عالم السُّلوك الألماني كونراد لورينز أنَّ الإوزة سوف تتبع أول جسم تراه بعد الفقس، وتُوجِّه سلوكها الاجتماعي نحو ذلك الجسم. ربَّى لورينز إوزًا من البيض، وعندما عرض نفسه بوصفه نموذجًا للانطباع، عاملته الصِّغار كما لو أنَّه أحد أبويها، تلحق به بإطاعة تامة (الشكل 54-8). يكون نجاح الانطباع أعلى ما يُمكن في فترة حرجة (تقريبًا بعد 13-16 ساعة من الفقس عند الإوز).

أوضحت دراسات عدَّة أنَّ التَّفاعلَ الاجتماعيَّ الذي يحصل بين الآباء والأبناء مهمٌ للتطوُّر الطبيعي في السُّلوك. فقد أعطى عالم النفس هاري هارلو قرودًا رايزيسية رضيعة ويتيمة الفرصة لإقامة علاقات اجتماعية مع "والدتين" بديلتين: إحداهما مصنوعة من ثياب ناعمة تُغطي إطارًا من الأسلاك، والأخرى مصنوعة من الأسلاك فقط (الشكل 54-9). وقد اختارت القرود الرَّضيعة أن تقضي وقتها مع الأم ذات الثياب، حتى إنْ كانت الأم من الأسلاك هي وحدها التي قدَّمت الغذاء، ما يشير إلى أنَّ اتصال القماش والملمس، وليس التَّزويد بالغذاء، ربما يكون من

الشكل 54-8

أبٌ غير محتمل. تتبع صغارُ الإوز المُتحمِّسة العالِمَ كونراد لورينز كما لو أنَّه أبوها. إنَّه الهدف الأول الذي رأوه بعد أن فُقسوا، واستعملوه نموذجًا للانطباع أو للدَّمغ. فاز لورينز بجائزة نوبل عام 1973 للطِّب أو الفسيولوجيا لعمله هذا.



الشكل 54-9

مُحاولات الاختيار عند القرود الرَّضيعة. إذا أُعطي الخيار بين إطار معدني يزوِّدها بالطَّعام، وإطار مُشابه غُطِّي بالثياب، ووضع عليه رأس قرد، فإنَّ القرود الرايزيسية اليتيمة تختار الشَّكل الشبيه بالقرد على الشَّكل الذي زوَّدها بالغذاء.

بين الخصائص الأساسية في الأم التي تُشجِّع الرَّضيع على الارتباط الاجتماعي. وقد أظهرت دراسات أخرى أنَّه إذا حُرم رضيع القرد من الاتصال الاجتماعي الطَّبيعي، فإنَّ تطوره يختل، وأن الزِّيادة في درجة الحرمان تُؤدي إلى زيادة الخلل في السُّلوك الاجتماعي خلال مرحلة الطُّفولة والبلوغ. وتُشير دراسات على الأيتام الرَّضيعة من البشر تمت بشكل مُشابه إلى الحاجة إلى "شكل أم" للنُّمو الطَّبيعي والتَّطور النفسي.

أظهر بحث حديث الحاجة البيولوجية إلى المنبه الذي يحدث خلال تفاعل الأب والابن خلال بداية الحياة. تلعق إناث الجرذان صغارها بعد الولادة، وهذا المُنبِّه يُنبِّط إطلاق مادة كيميائية تُشبه الهرمون يُمكن لها أن تُثبِّط النُّمو الطبيعي. تمتلك الصغار التي تستقبل تنبيه اللَّمس الطَّبيعي أيضًا مُستقبلات دماغية أكثر للهرمونات السكرية القشرية، وخلايا عصبية أطول عمرًا، وأكثر تحمُّلًا للضَّغط النَّفسي. وأطفال البشر الخداج الذين يتمُّ تدليكهم يكسبون الوزن بسرعة. تُشير هذه الدِّراسات إلى أنَّ الحاجة إلى تفاعل اجتماعي طبيعي تستقر في الدِّماغ، وأنَّ اللَّمس ونواحيَ أخرى من الاتصال بين الآباء والأبناء مُهمة للتَّطور الفيزيائي والسّلوكيّ.

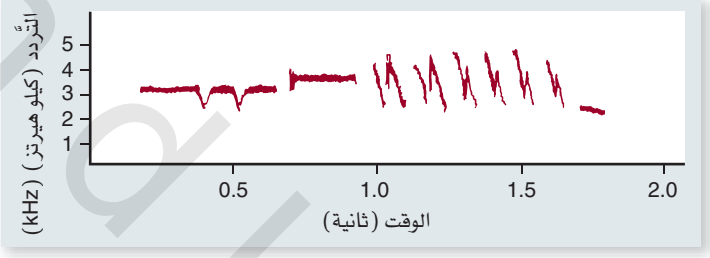
الانطباعُ الجنسيُّ Sexual imprinting عمليةٌ يتعلَّم فيها الفرد توجيه سلوكه الجنسي نحو أفراد من النَّوع نفسه. وقد أظهرت **دراسات التَّبني الهجين Cross-fostering**، التي تتمّ فيها تنشئة أفراد نوع مُعين من قبل أبوين من نوع آخر أنَّ هذا النَّوع من الانطباع يحدث أيضًا مُبكرًا في الحياة. في أغلب أنواع الطُّيور، أظهرت الدِّراسات أنَّ الطائر المُتبنى سوف يُحاول التزاوج مع أفراد من النَّوع المُتبني عندما ينضج جنسيًّا.

ربما تتفاعل الفطرة (الغريزة) والتَّعلُّم في أثناء تطور السُّلوك

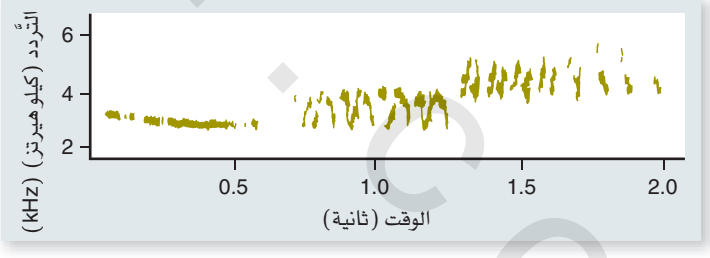
يُطلق ذَكَرُ عصفور الدُّوري ذو التَّاج الأبيض البالغ تغريدة غزل مُتخصِّصة في النَّوع في أثناء فصل التَّزاوج. تكتسب ذكور الطُّيور الشَّابة التَّغريدة عن طريق خليط من الفطرة والتَّعلُّم.

في إحدى التَّجارب، ربَّى الباحثون ذكور طيور في حاضنات عازلة للصَّوت، ومُجهزة بسمّاعات ومُكبِّرات صوت. بهذه الطَّريقة، كان الباحثون يتحكَّمون فيما يسمعه الطائر في أثناء نضجه، وسجلوا التَّغريد الذي يُطلقه، وهو بالغ. عصافير الدُّوري ذو التَّاج الأبيض التي لم تسمع أي تغريد، أو التي سمعت تغريدًا لنوع آخر، هو الدُّوري المُغرِّد، غرَّدت كبالغ ألحانًا ضعيفة (الشكل 54-10). ولكن الطُّيور التي سمعت تغريدًا للنوع نفسه، أو التي سمعت ألحانًا من كلٍّ من الدُّوري ذي التَّاج الأبيض والدُّوري المُغرد، غرَّدت بشكل مُتطور جدًا، ألحانًا للدُّوري ذي التَّاج الأبيض، عندما أصبحت بالغة.

تقترح هذه النتائج أنَّ هذه الطُّيور تمتلك **قالبًا وراثيًّا Genetic template**، أو برنامجًا غريزيًّا، يقودها لتعلُّم التَّغريدة المُناسبة. خلال مرحلة حرجة في التَّطور، يتقبَّل القالب التَّغريدة المُناسبة بوصفها نموذجًا. لذا، يعتمد اكتساب التَّغريدة على التَّعلُّم، ولكن تغريدة النَّوع الصحيحة هي التي يُمكن تعلُّمها؛ إنَّ القالب الوراثي للتَّعلُّم اختياري.



أ.



ب.

الشكل 54-10

تطوُّر التَّغريد في الطُّيور. أ. التسجيلات الصوتية لتغريدات أصدرتها ذكور عصفور الدوري ذي التاج الأبيض (*Zonotrichia leucophrys*) التي تعرَّضت لتغريد أفراد من نوعها نفسه خلال التَّطور الجنيني كانت مُختلفة عن (ب) تلك التي أصدرتها ذكور عصفور دوري لم تتعرَّض لتغريد خلال التَّربية. يُشير هذا الاختلاف إلى أنَّ البرنامج الوراثي نفسه غير كافٍ لإصدار تغريد طبيعي.

الشكل 54-11

مُتطفِّلات الحضانة. تضع طيور الوقواق بيوضها في أعشاش أنواع أخرى من الطيور. ولأنَّ صغار الوقواق (الكبير على اليمين) ربَّتها أنواع أخرى (مثل طائر جُشْنَة المرج، الطائر الأصغر على اليسار)، فإنها لم تحصل على فرصة لتعلُّم تغريد الوقواق؛ إنَّ تغريد الوقواق الذي سوف يُغرِّده لاحقًا غريزيٌّ.

ولكن التَّعلُّم يؤدي دورًا بارزًا أيضًا. إذا أُصيب عصفور دوري شاب أبيض التَّاج بالصمَّم بعد أن سمع صوت تغريد أبناء نوعه خلال الفترة الحرجة، فإنَّه سوف يغرد ألحانًا ضعيفةً عند بلوغه. ولهذا، يجب أن "يستمع" العصفور لنفسه، وهو يُغرِّد، ويُطابق بين ما سمعه والنَّموذج الذي قبله قالبه.

وعلى الرَّغم من أنَّ هذا التَّفسير لتطوُّر التَّغريد بقيَ دون مُنافسة سنوات عدة، فإن بحثًا جديدًا أظهر أنَّ العصفور الدُّوري أبيض التَّاج يُمكن أن يتعلَّم تغريد نوع آخر في ظروف مُعينة. فإذا وُضع ذكر حسون التُّوت حيًّا في قفص بجانب ذكر دوري صغير، فإنَّ ذكر الدُّوري الصَّغير سيتعلَّم تغريد عصفور الحسون. يُشير هذا الاكتشاف إلى أنَّ المُنبهات الاجتماعية – في هذه الحالة، مقدرته على رؤية طائر آخر- ربما تكون أكثر تأثيرًا، من التَّغريد المُسجل على أشرطة تسجيل، في تعديل البرنامج الفطري الذي يُوجِّه تطوُّر التَّغريد.

لا تمتلك ذكور بعض أنواع الطُّيور أي فرصة لأن تسمع تغريد أبناء نوعها. في مثل هذه الحالة، يبدو أنَّ الذُّكور "يعرفون" تغريد أبناء جنسهم بشكل فطري. فمثلًا، طيور الوقواق هي مُتطفِّلات حضانة؛ تضع الإناث بيوضها في عش نوع آخر من الطُّيور، والصِّغار التي تفقس تربيها آباء بالتَّبني (الشكل 54-11). عندما تبلغ طيور الوقواق، فإنَّها تُغرِّد لحن أبناء نوعها لا تغريد آبائها بالتَّبني. ولأنَّ الذُّكور مُتطفلات الحضانة تسمع على الأغلب تغريد الأنواع المُضيفة خلال النُّمو، فإنَّ من التكيف بالنِّسبة إليها أن تتجاهل مثل هذه المُنبهات "غير الصحيحة". إنها لا تسمع تغريد أي ذكور بالغة من أبناء نوعها، لهذا لا تُوجد نماذج تغريد صحيحة مُتوافرة. في هذه الأنواع، أنتج الانتخاب الطَّبيعي تغريدًا موجّهًا وراثيًّا بشكل كامل.

إنَّ التَّفاعلات التي تحدث خلال مراحل حرجة من التَّطور مُهمة جدًا لتَّطور السُّلوك الطَّبيعي. يؤدي الاتصال الجسدي دورًا مُهمًّا في النُّمو، وفي تطوُّر الرَّاحة النَّفسية.

5-54 الإدراك (التعرف العقلي) عند الحيوان

إنَّ الدَّرجة التي "يُفكِّر" بها الحيوان ما زالت قيد النِّقاش المُكثَّف. الكثير منا لاحظ سلوك قِط أو كلب أليف جعلنا نعتقد أنَّ للحيوان نوعًا من قُدرة التَّفكير أو من الاستنتاج. منذ عقود عدة، على كلّ حال، رفض دارسو سلوك الحيوان بشدَّة فكرة أنَّ الحيوانات من غير البشر يُمكن لها أن تُفكر. وفي الحقيقة، أوضح عالم السُّلوك لويد مورجان في أواخر القرن التاسع عشر أنَّ أحدنا يجب عدم افتراضه سلوكًا ما يُمثل التَّفكير الواعي، إن كان هناك أي تفسير آخر يحول دون افتراض الوعي. إن المقاربة السَّائدة كانت أن تُعامل الحيوانات وكأنَّها استجابت للبيئة من خلال سلوكات فطرية ومن خلال تعلُّم بسيط، فطري ومُبرمج.

في السنوات الحديثة، جرى إعطاء اهتمام واسع لموضوع إدراك الحيوان. وكان السُّؤال الأساسي: هل تُظهر الحيوانات **سلوكًا تعرفيًا إدراكيًا Cognitive behavior** – أي، هل تقوم بمُعالجة المعلومات، وتستجيب بطريقة تُظهر التَّفكير (الشكل 54-12)؟

ما أنواع السُّلوك التي يُمكن أن تُظهر الإدراك؟ هناك حالات عدَّة تُظهر القُدرات الإدراكية:

- بعض الطُّيور في المناطق المدنية في منتصف القرن العشرين، حيث كان توزيع الحليب على البيوت شائعًا، تعلَّمت أن تنزع أغطية القصدير عن زجاجات الحليب غير المُتجانس لتصل إلى القشدة التي تحتها؛ وقد تعلَّمت طيور أُخرى هذا السُّلوك عن طريق المُلاحظة.
- تعلَّم قرد المكاكا الياباني أن يغسل الرَّمل عن البطاطا، وأن يغسل الحبوب بالماء؛ لإزالة الرَّمل عنها.

ب.

أ.

الشكل 54-12

تفكير الحيوان. أ. هذا الشمبانزي ينزع الأوراق من على غصن شجرة، وسيستعمله مجسًّا لعش النَّمل الأبيض. هذا السُّلوك يُظهر بشدة أنَّ الشَّمبانزي يُخطط بوعي للأمام، مع معرفة تامة لما ينوي أن يفعل. ب. ثعلب البحر هذا يستعمل صخرة بوصفها "سندانًا" لكسر محارة ليفتحها. ربما يبقي ثعلب البحر صخرة مفضلة لديه مدة طويلة من الوقت، وكأنَّ لديه فكرة واضحة لاستعماله المُستقبلي للصَّخرة. سلوكات مثل هذه تدلُّ على أنَّ الحيوانات لديها قدرات إدراكية.

الشكل 54-13

حلّ مشكلة من قِبَل شمبانزي. لم يستطع الشمبانزي أن يحصل على الموز بالقفز، فبدأ يُصمِّم حلًّا.

- لوحظت قرود الشَّمبانزي، وهي تسحب الأوراق من فرع الشَّجرة، ثُمَّ تدسّ الفرع داخل مدخل عشّ النَّمل الأبيض؛ وعندما يتسلَّق النَّمل الأبيض الفرع، كان الشَّمبانزي ينزع الفرع، ويأكل النَّمل الأبيض.

اختبرت تجارب قليلة قُدرة الحيوانات من غير البشر على التَّفكير. تقترح بعض هذه الدِّراسات أنَّ الحيوانات ربما تُعطي وبشكل مُتعمَّد معلومات غير صحيحة. حاليًّا، يُحاول الباحثون تحديد ما إذا كانت بعض الرَّئيسيات تخدع غيرها لكي تُؤثر في سلوك أعضاء آخرين في القطيع. وتوجد روايات تُشابه الخيال على ما يبدو تدعم فكرة أنَّ الخداع يحدث في بعض أنواع الرَّئيسيات من غير الإنسان، مثل قرد البابون والشَّمبانزي، ولكن كان من الصَّعب تصميم تجارب حقلية لفحص مثل هذه الفكرة. الكثير من هذا النوع من البحث على إدراك الحيوان هو في بدايته، ولكن من المُؤكد أنَّه يتزايد، وأنَّه سيثير جدلًا. على أي حال، ليس هناك ما نكسبه بالإنكار الجازم لاحتمالية وعي الحيوان.

بعض السلوكات، كتلك التي تتعلَّق بحل المشكلات بالتَّحديد، صعبة التَّفسير بأي طريقة غير أنَّها تنتُج عن نوعٍ من العمليات العقلية (الذهنية). فمثلًا، في سلسلة من التَّجارب الكلاسيكية أُجريت عام 1920، تُرك شمبانزي في غرفة مع موز مُعلَّق في سقف يصعب الوصول إليه. كان في الغرفة أيضًا صناديق عدَّة، كلها على أرض الغرفة. بعد مُحاولات عدَّة فاشلة للقفز للإمساك بالموز، نظر الشَّمبانزي فجأةً إلى الصَّناديق، وبسرعة بدأ بتحركيها تحت الموز، مُرتِّبًا الواحد فوق الآخر، ثُمَّ تسلَّق للأعلى للحصول على جائزته (الشكل 54-13).

توصَّلت دراسات حديثة إلى أنَّ حيوانات أُخرى غير الرَّئيسيات تُظهر أيضًا دليلًا على الإدراك. ولطالما عُدَّ الغُراب الأسود أكثر الطُّيور ذكاءً. وقد أعطت تجربة حديثة باستعمال غربان ربَّتها أيدي البشر، وعاشت في قفص كبير في الهواء الطَّلق، دليلًا على القُدرة على التَّفكير. وُضعت قطعةٌ من اللَّحم في نهاية حبل عُلِّق على غُصن شجرة في الصُّندوق. أحبَّت الطُّيور أكل اللَّحم، ولكنَّها لم تشاهد حبلًا من قبل، ولم تنجح في الحصول على اللَّحم. بعد ساعات عدَّة، كانت تنظر الطُّيور خلالها إلى اللَّحم بشكل دوري دون أن تعمل شيئًا آخر، طار أحد الطيور نحو الغُصن، فهبط عليه، وأمسك الحبل بمنقاره، وسحبه إلى الأعلى، ووضع الحبل

تحت رجله. ثُمّ دنا إلى الأسفل، وأمسك قطعة أخرى من الحبل، مُكرِّرًا هذا الفعل مرة بعد مرة، مُقرِّبًا اللَّحم أكثر في كلّ مرة (الشكل 54-14). أخيرًا، أوصل الغُراب اللَّحم إليه، وأمسكه. وقد حلَّ ثلاثة من أصل خمسة غربان مُشكلة الوصول إلى اللَّحم. لقد واجه الغُراب مُشكلةً جديدة، فطوَّر لها حلًّا.

الشكل 54-14

حل المُشكلة عند الغُراب الأسود. مُواجهًا مُشكلة لم يتعرَّض لها من قبل، فكَّر الغُراب كيف يصل إلى اللَّحم في نهاية الخيط، وذلك بتكرار سحب الخيط إلى الأعلى قليلًا، ثُمَّ وضع رجله عليه.

البحث في السُّلوك الإدراكي للحيوانات في بدايته، ولكن بعض الأمثلة تُمثِّل أدلة قوية.

6-54 سلوك تحديد الاتجاه والهجرة

تشغل بعض الحيوانات بكثير من الحركات التي يبدو أنها مُوجَّهة نحو هدف ما. فهي قد تُسافر، مثلًا، نحو العُش أو منه، أو نحو تجمُّع مائي. لكي تنجز هذا، يجب أن تُوجِّه نفسها من خلال اتِّباع مُنبِّهات في البيئة، بعملية تُسمَّى **تحديد الاتجاه أو التَّوجُّه Orientation**. الحيوانات ذات غريزة الوطن، مثل الحمام، تُميِّز أدلة بيئية مُعقَّدةً لتعود إلى وطنها، وغالبًا من مسافات بعيدة.

يسمى التَّحرُّك نحو مُنبِّه أو بعيدًا عنه **الانتحاء Taxis**. إنّ انجذابَ الحشرات الطَّائرة نحو الضوء خارج المنازل مثالٌ على الانتحاء الضوئي الإيجابي. وتمتلك الحشرات التي تتجنَّب الضوء، مثل الصرصور الشَّائع، انتحاءً ضوئيًّا سلبيًّا. يُمكن أن تُستعمل مُنبِّهات أُخرى بوصفها تلميحات للتَّوجُّه. فمثلًا، تُوجِّه أسماك السَّلمون المُرقَّط نفسها في الجدول لكي تسير عكس التيار.

لا تتطلَّب الاستجابات جميعها توجُّهًا مُحدَّدًا، على كلّ حال. فبعض الحيوانات تُصبح أكثر أو أقل نشاطًا فقط عندما تزداد شدة المُنبِّه؛ مثل هذه الاستجابات تُسمّى **التَّنشُّط Kineses**.

غالبًا ما تتطلب الهجرة جماعات تنتقل مسافات شاسعة

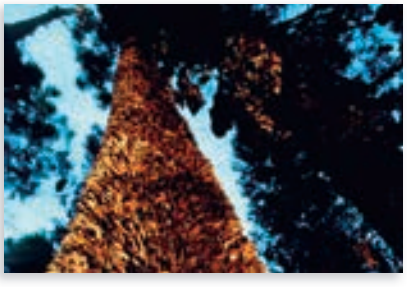
التَّحرُّكات طويلة المدى، في اتجاهين تُدعى **الهجرات Migrations**. كلّ خريف، تُهاجر طيور البط، والإوز، وطيور أخرى إلى الجنوب عبر خطوط طيران من كندا عبر الولايات المُتحدة، مُتجهةً بعيدًا نحو أمريكا الجنوبية، فقط لكي تعود ثانية كلّ ربيع.

ويُهاجر الفراش الملكي أيضًا كلّ خريف من وسط أمريكا الشَّمالية وشرقها نحو مناطق عدَّة صغيرة، ومُنفصلة جُغرافيًّا، من الغابات المخروطية في جبال وسط المكسيك (الشكل 54-15). كلّ أغسطس، تبدأ الفراشات في الطَّيران في اتجاه الجنوب إلى مناطق تجاوز الشتاء. عند نهاية الشِّتاء، تبدأ الفراشات في العودة طائرة إلى مساحات التَّكاثر الصَّيفية. ما هو مُثير عن هجرة هذه الفراشات، على كلّ حال، أنَّه قد يتكون جيلان إلى خمسة أجيال، عندما تُهاجر الفراشات إلى الشَّمال. إن الفراشات التي تُهاجر في الخريف نحو أراضٍ تجاوز الشِّتاء المُحدَّدة بدقة في المكسيك لم تكن قد زارت هذه الأماكن من قبل.

لقد أظهر التمديد الحديث للمدى الجغرافي من قِبَل بعض الطُّيور المُهاجرة كيف أنَّ أنماط الهجرة تتغيَّر. عندما تؤسَّس مُستعمرات من طيور الممراح في غربي

أ.

ب.



جـ.

الشكل 54-15

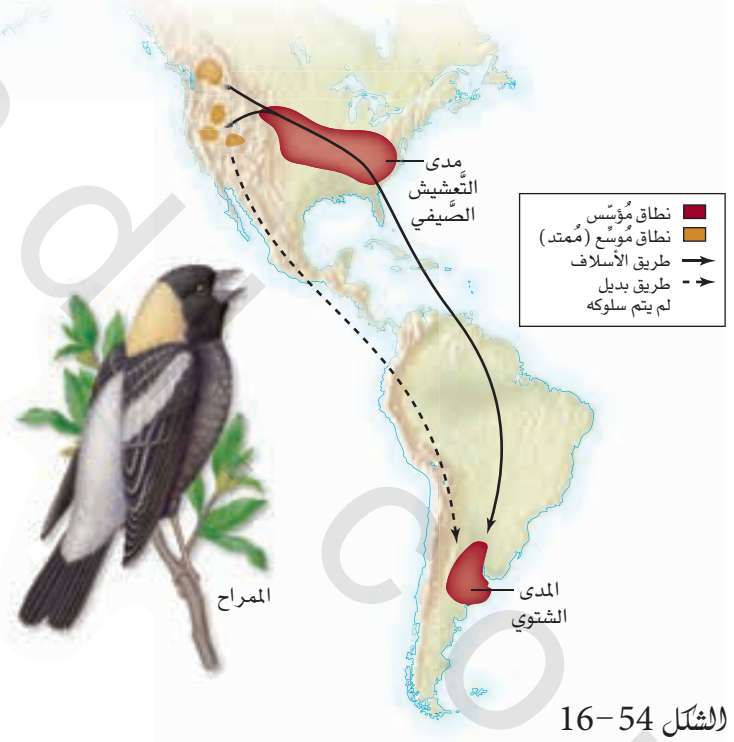
هجرة الفراشات الملكية (*Danaus plexippus*). أ. فراشات ملكية من غربي أمريكا الشَّمالية تتجاوز الشِّتاء في مناطق ذات مُناخ مُعتدل على طول ساحل المُحيط الهادي. تلك التي من شرقي الولايات المُتحدة وجنوبي كندا تُهاجر إلى المكسيك، وهي رحلة تتجاوز 3.000 كم. ب. فراشات ملكية تصل غابات تنَوب نائية، حيثُ أماكن تُجاوُز الشتاء في المكسيك، فهناك (جـ) تُكوِّن تجمُّعات على جذوع الأشجار.

الولايات المتحدة، بعيدًا عن أماكنها الطبيعية في وسط الغرب وفي الشَّرق، فإنَّها لا تُهاجر مُباشرة إلى أماكنها الشَّتوية في أمريكا الجنوبية. بدلًا من ذلك، تُهاجر شرقًا، حيث أماكن أسلافها، ثُمَّ جنوبًا عبر خط الطَّيران الأصلي (الشكل 54-16). بدلًا من تغيير نمط الهجرة الأصلي، ببساطة أضافت قطعة جديدة. يستمر العلماء في دراسة طيور الممراح الغربية ليعرفوا فيما إذا كان سينشأ مع الوقت خط هجرة فعَّال أكثر، أم أنَّ الطُّيور سوف تتَّبع دائمًا مسار أسلافها.

يجب أن تمتلك الحيوانات المُهاجرة القُدرة على تحديد الاتجاه وعلى الملاحة

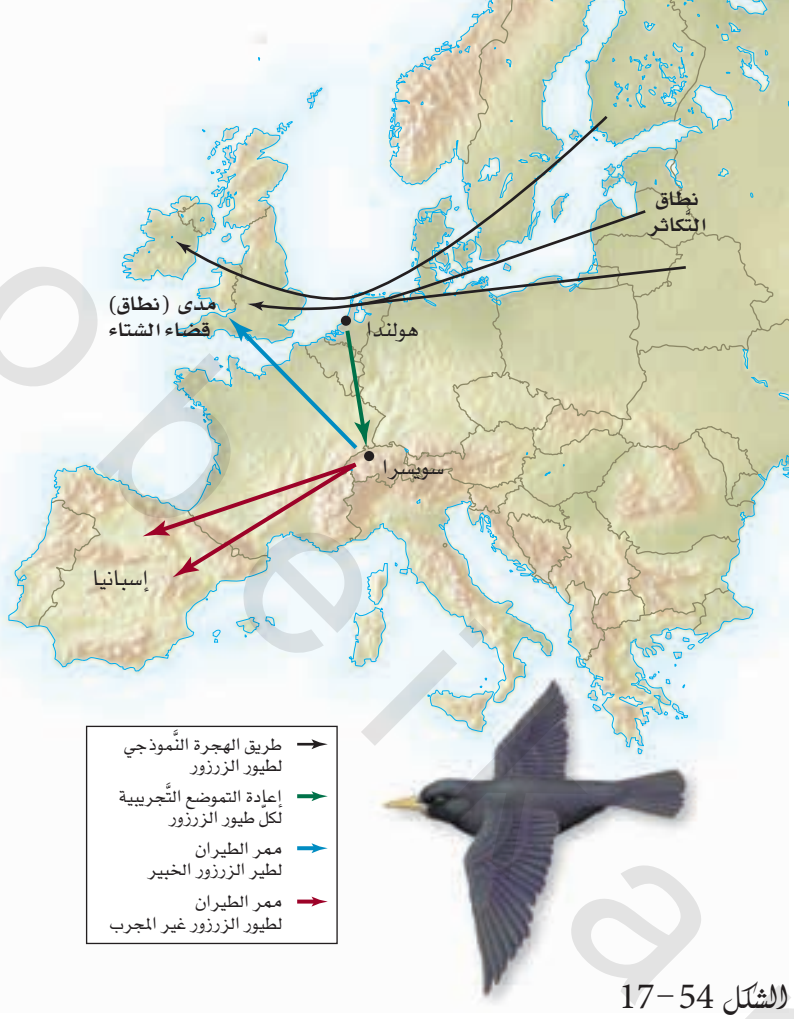
درس علماء الأحياء الهجرة باهتمام شديد، ونملك الآن فهمًا جيدًا عن كيفية الوصول إلى هذه القُدرات الملاحية. من المُهم أن نفهم الفرق بين تحديد الاتجاه، أي القُدرة على اتِّباع مسلك، **والملاحة Navigation**، أي القُدرة على وضع مسلك أو تعديله، ثُمَّ اتِّباعه. الأول شبيه باستخدام بوصلة، والآخر شبيه باستعمال البوصلة بالتَّوازي مع الخريطة. أوضحت التجارب على طيور الزرزور أن الطُّيور قليلة الخبرة تهاجر عن طريق تحديد الاتجاه، ولكن الطيور الأكبر سنًّا التي هاجرت سابقًا تستخدم الملاحة الحقيقية (الشكل 54-17).

تقوم الطُّيور وبعض الثدييات بالملاحة عن طريق النَّظر إلى الشَّمس والنُّجوم. عصفور الدَّرس النِّيلي، الذي يطير خلال النَّهار، ويستعمل الشَّمس دليلًا له، يُعوِّض عن حركة الشَّمس في السماء مع تقدم النَّهار بالرُّجوع إلى النَّجم الشَّمالي، الذي لا يتحرك في السَّماء. تستعمل طيور الدَّرس أيضًا مواقع الأبراج وموقع النَّجم الجنوبي في السماء ليلًا، بوصفها أدلة تتعلَّمُها، وهي صغيرة.



الشكل 54-16

طيور في أثناء الحركة. اتسع نطاق قضاء الصَّيف للممراح (*Dolichonyx oryzivorus*) حديثًا إلى أقصى الغرب للولايات المُتحدَّة عن النِّطاق المُؤسّس أصلًا في الغرب الأوسط. عندما تُهاجر الطُّيور في هذه الجماعات المُؤسسة حديثًا إلى أمريكا الجنوبية في الشِّتاء، فإنها لا تطير مُباشرة إلى نطاق قضاء الشِّتاء؛ بدلًا من ذلك، تطير إلى الغرب الأوسط، ثمَّ تستعمل طريق طيران الأسلاف، ذاهبة أبعد بكثير مما لو أنَّها طارت مُباشرة إلى مناطق قضاء الشِّتاء الخاصة بها.



الشكل 54-17

سلوك الهجرة عند الزرزور (*Sturnus vulgaris*). القُدرات الملاحية للطُّيور غير الخبيرة تختلف عن تلك التي للبالغين الذَّين قاموا برحلة هجرة من قبل. تمَّ الإمساك بطيور الزرزور في هولندا، في مُنتصف الطريق على طول مسار هجرتها الكاملة من أراضي التكاثر في بحر البلطيق نحو أراضي قضاء الشِّتاء في الجُزُر البريطانية؛ نُقلت هذه الطُّيور إلى سويسرا، حيث أُطلقت هناك. الطيور الأكبر والأكثر خبرة عوَّضت عن هذا التَّغيير، وطارت نحو مناطق قضاء الشِّتاء الطبيعية (السَّهم الأزرق). أما الطُّيور الصغيرة غير الخبيرة، فاستمرت في الطَّيران في الاتجاه نفسه، بمسار قادها إلى إسبانيا (الأسهم الحمراء). هذه المشاهد تُشير إلى أنَّ الطُّيور غير الخبيرة طارت عن طريق تحديد الاتجاه، في حين تعلَّمت الطُّيور الخبيرة الملاحة الحقيقية.

يمتلك كثير من الطُّيور المُهاجرة أيضًا المقدرة على الكشف عن المجال المغناطيسي للأرض، وأن تُوجِّه نفسها بالنِّسبة إليه. ففي قفص داخلي مُغلق، سوف تُحاول الطُّيور أن تتحرَّك في الاتجاه الجغرافي الصَّحيح، حتى مع عدم وجود أدلة خارجية واضحة. من ناحية أخرى، يؤدي وضع مغناطيس قريب من القفص إلى تغيير الاتجاه الذي تُحاول الطُّيور التَّحرك نحوه. وقد وجد الباحثون ماغنيتايت، وهو خام حديد مُمغنط، في رؤوس بعض الطُّيور، ولكنهم لم يجدوا المُستقبلات الحسِّية التي تُوظِّفها الطُّيور للكشف عن المجال المغناطيسي.

إنَّ أول هجرة للطَّائر تقودها على ما يبدو الغريزة عن طريق كلّ من دلائل من الإجرام السَّماوية (تطير الطُّيور غالبًا ليلًا) والمجال المغناطيسي للأرض. وعندما تمَّ مُعالجة الدَّليلين في المُختبر لإعطاء اتجاهات مُتضاربة، كانت المعلومات المُتوافرة من النُّجوم على ما يبدو تطغى على المعلومات المغناطيسية. على كلّ حال، أشارت دراسات حديثة إلى أنَّ الأدلة من الأجرام السماوية تُحدِّد

الاتجاه العام للهجرة، في حين تُحدِّد الأدلة المغناطيسية طريق الهجرة الخاص (ربما التفاف ما يجب أن يقوم به الطائر في مُنتصف الطَّريق).

نعرف القليل نسبيًّا عن كيفية قيام الحيوانات المُهاجرة الأخرى بالملاحة. على سبيل المثال، تُهاجر سلاحف البحر الخضراء (*Chelonia maydas*) من البرازيل في مُنتصف الطريق عبر المُحيط الأطلسي إلى جزيرة أسكنزيون، حيث تضع الإناث بيوضها. كيف تجد هذه الحيوانات هذه الجزيرة الصَّغيرة في مُنتصف المُحيط، التي لم تَرَها ربما مُنذ 30 عامًا؟ كيف يُمكن للصِّغار التي تفقس على الجزيرة أن تعرف كيف تجد طريقها إلى البرازيل؟ لاتزال الإجابات عند الباحثين قليلة عن هذه الأسئلة.

تُهاجر كثير من الحيوانات بطرق يُمكن التَّنبؤ بها، وتقوم بالملاحة بالنَّظر إلى الشَّمس والنُّجوم، وفي بعض الحالات عن طريق تحديد المجالات المغناطيسية.

7-54 اتصال الحيوان

الاتصال بين أفراد من النَّوع نفسه، وكذلك بين نوعين، يُمكن أن يؤدي دورًا مُهمًّا في سلوكات عدَّة. كثير من الأبحاث في سلوك الحيوان مُكرَّسة لتحليل طبيعة إشارات الاتصال، وتحديد كيف تُدركها الحواس، والتَّعرُّف إلى أدوارها البيئية وأصولها التَّطورية. إنَّ الاتصال مُهم جدًا بالتَّحديد في التَّكاثر والتَّفاعلات الاجتماعية في الجماعات. يُمكن للاتصال أن يأخذ أشكالًا عدَّة، تشمل إشارات بصرية، وسمعية، وكيميائية.

يعتمد التَّكاثر النَّاجح على الإشارات والاستجابات المُناسبة

تمييز النَّوع

خلال الغَزَل، تُنتج الحيوانات إشارات للاتصال مع رفيقها المُحتمل ومع أعضاء آخرين من نوعها نفسه. تحدث **سلسلة المُنبِّه- الاستجابة Stimulus-response chain** أحيانًا، وفيها يُطلق سلوك فرد واحد بدوره سلوكًا في فردٍ آخر (الشكل 54-18).

تكون إشارات الغَزَل غالبًا خاصة بالنَّوع الواحد، بحيث يقصر الاتصال على أعضاء من النَّوع نفسه، ما يجعلها تؤدي دورًا مهمًّا في العزل التَّكاثري (ذُكر في الفصل الـ 22). تُعدّ ومضات اليراعات المُضيئة (وهي خنافس في الحقيقة) مثالًا على الإشارة الخاصة بالنَّوع. حيث تُميِّز الإناث الذُّكور من النوع نفسه عن طريق نمط ومضاته (الشكل 54-19)، وتُميِّز الذُّكور الإناث من النَّوع نفسه بومضات الاستجابة لديها. هذه السِّلسلة من الاستجابات المُتبادلة تُوفِّر "فحصًا" مُستمرًّا للهوية النَّوعية للرُّفقاء المُحتملين.

الاتصال بعيد المدى

تتوسَّط الإشارات الكيميائية التَّفاعلات بين الذُّكور والإناث. تؤدي **الفرمونات Pheromones**، وهي رسائل كيميائية تُستعمل للاتصال بين الأفراد من النوع نفسه، دورًا في الانجذاب الجنسي، من بين الوظائف الأخرى، في الكثير من

الشكل 54-18

سلسلة المُنبِّه - الاستجابة. يتضمَّن غَزل سمك أبو شوكة تتابُعًا من السلوكات تُؤدي إلى إخصاب البيوض.

1. تعرض الأنثى رفع الرَّأس للذَّكر.

2. يسبح الذَّكر بشكل مُتعرِّج إلى الأنثى، ثُمَّ يقودها إلى العُش.

3. يُري الذَّكر الأنثى المدخل إلى العُش.

4. تدخل الأنثى العُش، وتبيض في حين يُحفِّز الذَّكر الذَّيل.

5. يدخل الذَّكر العُش ويُلقِّح البيوض.

obeikandi.com

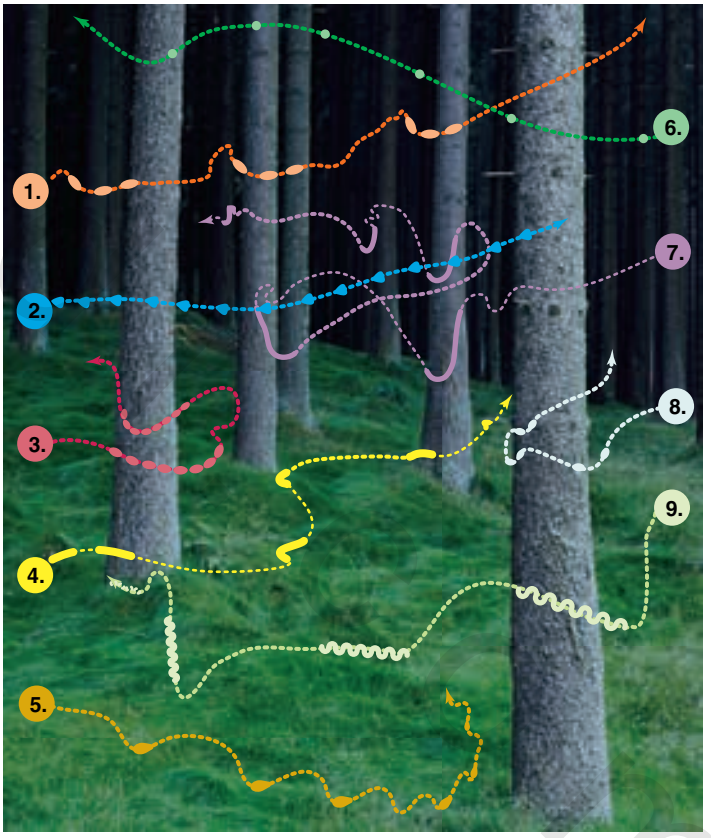
الحيوانات. إناث فراشات الحرير (*Bombyx mori*) تُنتج فرمونًا جنسيًّا يُدعى بومبيكول *Bombykol* من غُدَّة مُرتبطة بالجهاز التَّناسلي. أظهرت دراسات عصبية فسيولوجية أنَّ قرون الاستشعار في الذَّكر تحتوي على مُستقبلات خاصة بالفرمون بومبيكول. هذه المُستقبلات عالية الحساسية؛ ففي بعض أنواع الفراشات، تستطيع الذُّكور الكشف عن تراكيز قليلة جدًا من بومبيكول، وأن تجد الإناث من بعد 7 كم تقريبًا.

تُنتج كثير من الحشرات، والبرمائيات، والطُّيور إشارات صوتية خاصة بالنَّوع لجذب الرُّفقاء. تُنادي ذكور الضفدع الأمريكي الكبير عن طريق ملء الهواء وتفريغه من أكياسها الصوتية الموجودة تحت فكها السُّفلي. تستطيع الإناث تمييز نداء ذكر من النَّوع نفسه من نداء ضفادع أخرى موجودة في الموقع نفسه، وتقوم بعملية النِّداء في الوقت نفسه. وكما ذكرنا سابقًا، تُغرِّد ذكور الطُّيور للإعلان عن وجودها ولجذب الإناث. ففي كثير من الأنواع، يُوضِّح التَّنوع في تغريد الذُّكور هوية الذَّكر بشكل فردي في الجماعة. في هذه الأنواع، يكون التَّغريد خاصًّا بالفرد وأيضًا خاص بالنَّوع.

سلوكات الغَزَل هي العامل الرئيس في الانتخاب الجنسي الذي سنبحثه في مكان لاحق في الفصل.

يُسهِّل الاتصال عيش المجموعة

كثير من الحشرات، والأسماك، والطُّيور، والثدييات تعيش في مجموعات اجتماعية، حيث تتَّصل أعضاء المجموعة ناقلة المعلومات فيما بينها. فمثلًا، بعض



الشكل 54–19

الألعاب النَّارية لليراع المضيء. عروض الإضاءة الحيوية لهذه الخنافس المصباحية هي خاصة بالنَّوع، وتخدم في آليات سلوكية للعَزل التَّكاثري. كلّ رقم يُمثِّل نمط الوميض لذكور نوعٍ مُختلف.

الأفراد في المُجتمعات الثديية يعملون "حراسًا". وعند ظهور المُفترس، يُعطي الحُرَّاس صوت إنذار، فتستجيب أعضاء المجموعة بالبحث عن ملجأ (الشكل 54–20). الحشرات الاجتماعية مثل النَّمل ونحل العسل تُطلق فرمونات إنذار تُحفِّز سلوك العداء. النَّمل يضع أيضًا فرمونات على الأرض بين العُش ومصدر الغذاء لتدلّ الأعضاء الآخرين في المُستعمرة عليه. ويمتلك نحل العسل لغة رقص مُعقَّدة جدًا تدلّ زملاءه في خليّة النَّحل إلى المصادر الغنية بالرَّحيق.

لغة الرَّقص عند نحل العسل

يعيش نحل العسل الأوروبي في خلايا تتكون من 30.000 إلى 40.000 فرد يتكامل سلوكها في مُستعمرة مُعقَّدة. تطير النَّحلات العاملات ربما أميالًا بعيدًا عن الْخليّة، جامعةً الرَّحيق وحبوب اللِّقاح من أنواع كثيرة من النباتات، ومُتنقلة بين أنواع النباتات على أساس مُحتوى الطَّاقة في غذائها.

تميل مصادر الغذاء الذي يبحث عنه النَّحل إلى الوجود في قطع أراضٍ صغيرة، تحتوي كلّ قطعة على كمية غذاء أكبر مما تقدر نحلة صغيرة على نقله إلى الْخليّة. وتستطيع المُستعمرة أن تستغل مصادر قطعة الأرض؛ لأنَّها تتَّبع سلوك النَّحل الكشَّاف الذي يُحدِّد قطع الأراضي، ثم يُخبر رفاقه في الْخليّة بمكانها عن طريق لغة الرَّقص. عبر سنوات طويلة، استطاع الحائز على جائزة نوبل كارل فون فريتش (الذي حصل على جائزة نوبل عام 1973 في مجال الفسيولوجيا والطِّب بالمُشاركة مع تنبرجن ولورينز) أن يكتشف تفاصيل نظام الاتصال هذا.

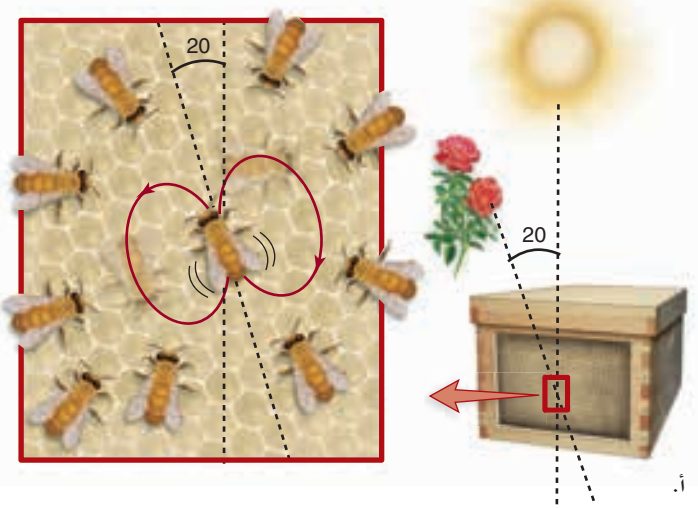
بعد عودة النَّحلة الكشافة النَّاجحة إلى الْخليّة، تقوم بأداء سلوك رائع يُسمَّى رقصة الاهتزاز *Waggle dance* على قرص عسل عمودي (الشكل 54–21). يُشابه مسار النَّحلة خلال الرَّقصة العدد 8 الإنجليزي. في الجزء المُستقيم من المسار، تُذبذب النحلة بطنها أو تهزُّه في حين تُصدر انفجارات من الصوت. ربما تتوقف النَّحلة بشكل دوري لإعطاء زميلاتها في الْخليّة عينة من الرَّحيق الذي حملته عائدة إلى الْخليّة في داخل حوصلتها. في أثناء رقصها، تتابعها عن كثب نحلات أُخر، تظهر سريعًا كجامعات للطَّعام في مصدر الطَّعام الجديد.

لقد أعلن فون فريتش وزميلاه أنَّ النَّحلات الأُخر تستعمل معلومات من رقصة الاهتزاز لتحديد مصدر الغذاء. وبحسب تفسيرهم، تُحدِّد النَّحلة الكشافة اتجاه

الشكل 54–20

نداء الإنذار عند كلب البراري (*Cynomys ludovicianus*) عندما يُشاهد كلب البراري مُفترسًا، يقف على رجليه الخلفيتين، ويُطلق نداء إنذار، ما يجعل كلاب البراري الأخرى تعود مُسرعةً إلى جحورها.

ب.



أ.

الشكل 54–21

رقصة الاهتزاز لنحل العسل (*Apis mellifera*). أ. تُمثل النَّحلة الرَّاقصة المسافة بين مصدر الغذاء، والعش، والشمس كزاوية بين الجزء المُستقيم للرَّقصة والعمود القائم. يُوجد الغذاء بزاوية 20° على يمين الشَّمس، والجزء المُستقيم لرقصة النَّحلة على الْخليّة هو 20° على يمين العمود. ب. نحلة كشافة ترقص على قرص العسل في الْخليّة.

مصدر الغذاء بإظهار الزَّاوية بين مصدر الغذاء، والْخليّة، والشَّمس كانحراف عن عمود الجزء المُستقيم من الرَّقصة التي أُديت على جدار الْخليّة (أي، إذا تحركت النَّحلة بشكل مُستقيم، فإن مصدر الغذاء سيكون في اتجاه الشَّمس، ولكن إن كان الغذاء بزاوية 30° نسبة إلى موقع الشمس، فسوف تتحرَّك إلى الأعلى بزاوية 30° عن العمودي) (الشكل 54-21أ). أما المسافة إلى الغذاء فيُشار إليها بمُدَّة (زمن) الرَّقصة.

تحدَّى أيدريان ونر، عالم من جامعة كاليفورنيا، تفسير فريتش. أكَّد ونر بالدَّليل أنَّ رائحة الأزهار هي أهم دليل يقود النَّحل للوصول إلى مصدر الغذاء الجديد. ودار جدلٌ حادّ عندما نشرت مجموعتا العالمين أبحاثًا تدعم موقفيهما.

مثل هذا الجدل قد يكون مُفيدًا جدًا؛ لأنَّه يُولِّد تجارب خلاقة. في الحالة هذه، تمَّ حل "جدل لغة الرَّقص" (في أذهان مُعظم العلماء) في مُنتصف 1970 بالبحث المُبدع لجيمس ل. جولد. صمَّم جولد تجربة خدع فيها أعضاء الْخليّة، حيثُ أساءت تقدير الاتجاهات التي أعطتها إياها النَّحلة الكشَّافة عن طريق الرَّقص. ونتيجةً لهذا، تمكَّن جولد من التَّحكُّم في الاتجاه الذي يسلكه أعضاء الْخليّة إن كانت تستعمل الإشارات البصرية. أما إن كان النَّحل يستعمل الرَّائحة دليلًا، فإنه سوف يظهر في مكان الطعام على الرغم من هذا، ولكنها ظهرت تمامًا، حيث تنبأ جولد. هذه النَّتيجة أكدَّت صحة أفكار فون فريتش.

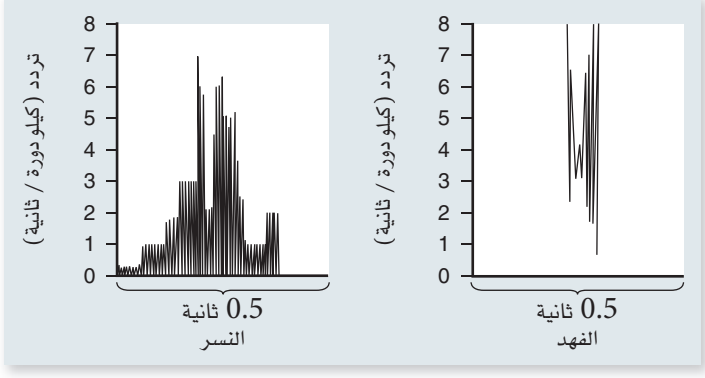
توسَّع الباحثون حديثًا في دراسة لغة رقص النَّحل ببناء نحل آلي يُمكن التَّحكم في رقصه بشكل كامل. بُرمجت رقصاته عن طريق جهاز الحاسوب، وطابقت بشكل تام رقص عسل النَّحل الطبيعي– حتى إنَّ النحل الآلي توقف لإعطاء العسل. سمح النَّحل الآلي للعلماء بأن يُحدِّدوا بدقة أي دليل يقود نحل العسل الى مصادر غذائه.

لغة الرَّئيسيات

بعض الرَّئيسيات تمتلك "مُفردات" تسمح للأفراد بالتَّحدُّث عن شخصية مُفترسات مُعينة. أصوات مُختلفةٌ لقرود الفَرْفَت الإفريقية، مثلًا، تُشير إلى النُّسور، والنُّمور، والأفاعي (الشكل 54-22). قرود الشَّمبانزي والغوريلا يُمكن أن تتعلَّم التَّمييز بين عدد كبير من الرُّموز، وتستعملها لإيصال مفاهيم مجردة، وليست مادية.

لقد بدا أنَّ تعقيد لغة الإنسان في البداية يتحدَّى التَّفسير البيولوجي، ولكن الفحص عن قُرب أظهر أنَّ الاختلافات في الحقيقة سطحية – فكل اللُّغات تشترك في تشابهات عدَّة بنائية أساسية. إن ثلاثة آلاف لغة تقريبًا مأخوذة من المجموعة المُكوَّنة من 40 صوتًا ساكنًا نفسها (تستعمل اللُّغة الإنجليزية 24 صوتًا منها)، وإنَّ أي إنسان يستطيع تعلُّمها. ويعتقد الباحثون أنَّ التَّشابهات هذه تعكس الطَّريقة التي يتعامل بها دماغنا مع المعلومات المُجردة، وهي صفة مُحدَّدة وراثيًّا لكلّ البشر.

أ.



ب.

الشكل 54–22

لغة الرَّئيسيات. قرود الفرفت *Cercopithecus aethiops*، تُطلق نداءات إنذار مُختلفة (أ) عندما تُشاهد أعضاء القبيلة نسرًا، أو فهدًا، أو أفعى. ب. يُحفِّز كلّ نداء مُميز سلوك هروب مُختلفًا وتكيُّفيًّا.

Pearson Education

وعلى الرَّغم من أنَّ اللُّغة هي القناة الأولية التي يتَّصل بها الإنسان، يُمكن للرَّائحة والإشارات غير الشَّفهية (مثل "لغة الجسد") أن تنقل المعلومات أيضًا. على كلّ حال، من الصعب تحديد الأهمية النِّسبية لقنوات الاتصال الأخرى هذه في الإنسان.

تختلف الإشارات في درجة تخصُّصها

تُوفِّر الإشارات المُختلفة مستويات مُختلفة من المعلومات عن المُرسل. يرتبط **مستوى التَّخصص والنوعية Level of specificity** بوظيفة الإشارة. فكثير من إشارات الغَزَل مُتخصِّصة على مُستوى النَّوع لمُساعدة الحيوانات على تجنُّب ارتكاب أخطاء في التَّزاوج يُمكن أن تنتج أفرادًا غير أحياء أو تضيع الجُهد التَّكاثري.

ولكن لا تمتلك الإشارات جميعها مثل هذا النَّوع من التَّخصُّص؛ فكثير من الثدييات تُميِّز حدود مناطقها بفرمونات مُكونةً من خليط من المواد الكيميائية، تُشير إلى هوية الفرد. يُمكن لأفراد النَّوع نفسه اكتشاف هذه الإشارة الكيميائية، وتكتشفها حيوانات أخرى عدة، فتعلم بوجود الحيوان المعلِّم. إشارات أخرى، مثل نداءات الإنذار للطُّيور، مجهولة، ولا تنقل أي معلومات عن هوية المُرسل. ربما تسمح هذه الإشارات بالإخبار عن وجود مُفترس لأنواع عدة من الطُّيور.

يؤدي الاتصال دورًا بالعلاقات بين الأنواع، وقد ذُكرت بالتَّفصيل في (الفصل الـ 56). إنَّ السَّمكة المُصابة بطفيليات تتخذ وضعية مُعيَّنة بوجود "سمكة مُنظِّفة" تُشير إلى أنَّها جاهزة للتَّنظيف (الشكل 54-23). وفي المجال نفسه، تُرسل بعض الحيوانات إشارات إلى المُفترسات. الغزال ذو الذَّيل الأبيض، مثلًا، يرفع ذيله لإظهار اللَّون الأبيض الواضح لجوانبه السُّفلية في أثناء هربه بعيدًا عن مُفترس. من المُفترض لهذه الإشارات "المُعيقة للمُطاردة" أن تُشير إلى المُفترس بأنَّه تمَّت مُشاهدته، وأنَّه لا جدوى من إضاعة الوقت في الإمساك به.

تخدم اتصالات الحيوانات أهدافًا عدَّة، وهي تُرسل بطُرق عدَّة.

تتطلَّب دراسة اتصال الحيوانات تحليل درجة نوعية الإشارة، ومُحتوى المعلومات فيها، والطُّرق المُستعملة في إنتاجها واستقبالها.

الشكل 54-23

السَّمكة المُنظِّفة. يدخل هذا الأخفس "محطَّة" السَّمك المُنظِّف، ويتَّخذ وضعية تسمح للسَّمك المُنظِّف بأن يدخل الفم والخياشيم، ويتغذَّى على الطُّفيليات المُلتصقة.

8-54 علم البيئة السّلوكيّ

قسَّم نيكو تنبرجن البحث في السُّلوك إلى دراسة تطور السُّلوك، وأساسه الفسيولوجي، ووظيفته، وأهميته التَّطورية. كان تنبرجن رائدًا في دراسة أحد أنواع التَّحليل التَّطوري، وهو دراسة **القيمة البقائية Survival value** للسُّلوك. أي، كيف يسمح سلوك الحيوان في بقائه حيًّا أو بقاء نسله حيًّا؟

في أحد الأمثلة، لاحظ تنبرجن أنَّه بعد فقس صغار النَّورس، يُزيل الأبوان قشر البيض من العُش. لفهم هذا السُّلوك، موّه بيض دجاج عن طريق طليه ليُصبح شبيهًا بالخلفية الطَّبيعية، حيث يُمكن أن يضع النَّورس بيوضه، ووزعها في المكان، حيث يضع النَّورس أعشاشه (الشكل 54-24). وضع قشر بيض مكسور بجانب بعض البيض، وضبطًا للتَّجربة، ترك بعض البيض المُموّه دون قشور.

لاحظ تنبرجن أن البيوض وجدت بسهولة من قبل الغربان المفترسة. وحيث إنّ الغربان تستخدم داخل القشرة الأبيض اللون دليلًا، فقد استطاعت التهام بيوض مموهة أكثر كانت بقرب قشور البيض. توصَّل تنبرجن إلى أنَّ سلوك إزالة قشور البيض تكيُّفي: أي إنَّه يُقلِّل الافتراس، ويزيد بذلك فرصة بقاء النَّسل حيًّا.

يُعزى الفضل لتنبرجن في أنَّه أحد مُؤسسي **علم البيئة السّلوكيّ Behavioral ecology**، أي دراسة كيف يصقل الانتخاب الطَّبيعي السُّلوك. يدرس هذا الفرع من علم البيئة **الأهمية التكيفية Adaptive significance** للسُّلوك، أو كيف يُمكن للسُّلوك أن يزيد البقاء والتَّكاثر. ويُركِّز البحث الراهن في علم البيئة السّلوكيّ على كيفية مساهمة السُّلوك في نجاح تكاثُر الحيوان، أو تلاؤمه. وكما شاهدنا في الجزء 54-2، فإن الاختلافات في السُّلوك بين الأفراد غالبًا ما يكون سببها وراثيًّا. ولهذا، يمتلك الانتخاب الطبيعي الذي يعمل على السُّلوك القُدرة على إحداث تغيُّر تطوري.

بناءً على هذا، يهتم حقل علم البيئة السّلوكيّ بسؤالين: الأول، هل السُّلوك تكيُّفي؟ على الرَّغم من أنَّه من المُغري الافتراض أنَّ السُّلوك الذي يصدر عن أفراد يُمثِّل إلى حدٍّ ما استجابة تكيُّفية للبيئة، فإنّ هذا ليس هو الحال بالضرورة. فكما شاهدت في (الفصل الـ 20)، يُمكن للصِّفات أن تظهر لأسباب عدَّة غير الانتخاب الطبيعي، مثل الانجراف الوراثي، وتدفُّق الجينات، أو النتائج المُرتبطة بالانتخاب الطَّبيعي على صفات أخرى. فضلًا على هذا، ربما ظهرت صفات في جماعة؛ لأنَّها تطوَّرت بوصفها تكيُّفات في الماضي، ولكنَّها لم تَعُدْ ذات فائدة. هذه الاحتمالات تحتمل الصِّحة للصِّفات السُّلوكية بالقدر نفسه، كما هي لأي نوع آخر من الصِّفات.

وإذا كانت صفة ما تكيُّفية، فإنَّ السُّؤال الآتي: كيف تكون تكيُّفية؟ على الرَّغم من أنَّ المعيار هو النجاح التَّكاثري، فإن علماء البيئة السّلوكيّ مُهتمون بمعرفة كيف

الشكل 54-24

القيمة التَّكيفية لألوان البيضة. الفائز بجائزة نوبل سنة 1973 في مجال الفسيولوجيا أو الطِّب، نيكو تنبرجن، طلى بيض دجاجة ليُشابه التَّمويه البني المُرقش (المُنقَّط) لبيوض النَّورس. استُعملت البيوض لاختبار فرضية أنَّ البيوض المُموهة صعبة الاكتشاف على المُفترسات، وبهذا تزيد من فرصة بقاء الصِّغار.

يُمكن أن تُؤدي الصِّفة إلى نجاح تكاثري أكبر. هل يزيد السُّلوك تناول الطَّاقة، ومن ثم يزيد عدد النَّسل النَّاتج؟ هل يزيد من نجاح التَّزاوج؟ هل يُقلِّل من فرصة الافتراس؟ إنَّ عمل علماء البيئة السّلوكيّ هو في تحديد تأثير الصِّفة السُّلوكية – مثلًا، فعالية جمع الغذاء – على كلّ واحدة من هذه الأنشطة، ومن ثمَّ في اكتشاف ما إن كانت الزِّيادة ستُترجم إلى زيادة في التَّلاؤم.

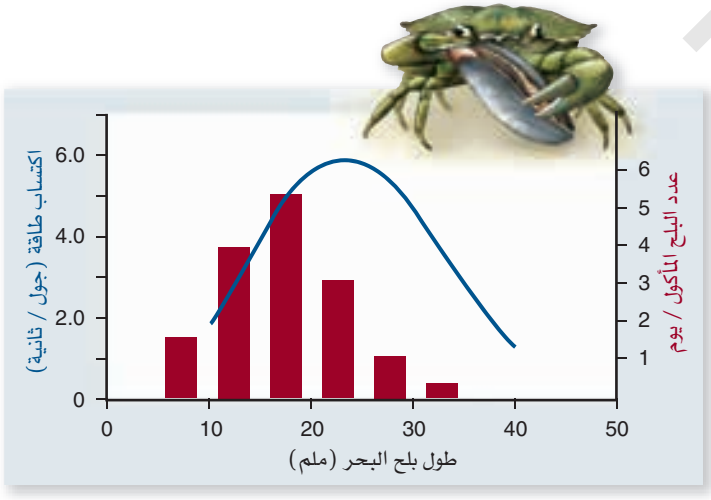
يُمكن أن يُؤثِّر سلوك جمع الغذاء بشكل مُباشر في تلاؤم الفرد

أفضل الطُّرق لتقديم علم البيئة السّلوكيّ هو بدراسة أحد السلوكات المعروفة بالتَّفصيل. وعلى الرَّغم من أنَّ سلوكات عدَّة يُمكن اختيارها، إلا أنَّنا سنُركِّز على سلوك جمع الغذاء.

في كثير من الحيوانات، يأتي الغذاء بأحجام مُختلفة. الأغذية الكبيرة ربما تحتوي على كمية أكبر من الطَّاقة، إلا أنَّها صعبة المنال وقليلة الوجود. إضافة إلى هذا، ربما تجمع الحيوانات بعض أنواع الطَّعام الأبعد في الوجود من أنواع أخرى. يتطلَّب الأمر من هذه الحيوانات الجامعة للغذاء مُقايضة بين مُحتوى الغذاء من الطَّاقة، وتكلفة الحصول عليه. إن مقدار الطَّاقة الصَّافية المُكتسبة (بالكالوري أو بالجول) من التَّغذي على فريسة من كلّ حجم هو ببساطة مُحتوى الطَّاقة في الفريسة مطروحًا منه تكلفة الطَّاقة اللازمة لمُطاردة الفريسة والإمساك بها. بحسب **نظرية جمع الغذاء الأمثل Optimal foraging theory**، يُفضِّل الانتخاب الطبيعي الأفراد الذين يملكون سلوك جمع الغذاء الأكثر فعالية من حيث الطَّاقة. بعبارة أخرى، تميل الحيوانات إلى أكل الفريسة التي تزيد، للحد الأقصى، طاقة الحيوان الصافية المأخوذة لكلّ وحدة زمن استخدمت في جمع غذاء.

أوضحت كثير من الدِّراسات أنَّ جامعي الغذاء يُفضِّلون استهلاك الفريسة التي ترفع إلى الحدِّ الأقصى عائد الطَّاقة عندها. سرطانات الشاطئ، مثلًا، تميل إلى التَّغذي بشكل مبدئي على بلح البحر مُتوسط الحجم، الذي يُوفِّر أقصى عائد طاقة؛ بلح البحر الأكبر حجمًا يُعطي طاقة أكبر، ولكنَّه يستلزم كمية كبيرة جدًا من الطَّاقة لفتحه عن طريق الكسر (الشكل 54-25).

إنَّ مسار جمع الغذاء الأمثل هذا يضع افتراضين: الأول، أنَّ الانتخاب الطبيعي سوف يُفضِّل السُّلوك الذي يجعل الحصول على الطَّاقة أقصى ما يُمكن، فقط إن أدَّت زيادة تخزين الطَّاقة إلى زيادة في النَّجاح التَّكاثري. ففي كلّ من سناجب الأرض الكولومبية، وحسون حمار الوحش الموجودة في الأسر، كانت هناك علاقة مُباشرة بين عائد الطَّاقة الصَّافي، وعدد أفراد النَّسل التي يُربيها؛ وبالطريقة نفسها، يرتبط النَّجاح التَّكاثري للعناكب غازلة الدَّوائر بكمية الغذاء الذي تُمسك به.



الشكل 54-25

الغذاء الأمثل. يختار سلطعون الشاطئ غذاءً من فريسة ذات مكسب طاقة عالٍ. يُظهر المُنحنى مكسب الطَّاقة الصَّافي (يُساوي الطَّاقة المُكتسبة مطروحًا منها الطَّاقة المصروفة) المشتق من التَّغذي على بلح بحر مُختلف الأحجام. يمثل كلّ عمود عدد بلح البحر من كلّ حجم في غذاء سلطعون الشاطئ. يتغذَّى سلطعون الشاطئ على بلح البحر الذي يُزوِّده بالطَّاقة الأكثر.

استقصاء

ما العوامل المسؤولة عن الاختلاف البسيط بين طول الفريسة الأقصى نسبةً إلى الطُّول الأمثل لمكسب الطاقة الأقصى؟

على كلّ حال، تحتاج الحيوانات إلى حاجات أخرى غير الطَّاقة، وفي بعض الأحيان تتضارب هذه الحاجات. حاجة واحدة واضحة هي تجنُّب المُفترسات: فالسُّلوك الذي يزيد مدخول الطَّاقة إلى الحد الأقصى غالبًا هو ليس الذي يُقلِّل من خطر الافتراس. في هذه الحالة، السُّلوك الذي يزيد من تلاؤم الحيوان إلى الحد الأقصى ربما في الأغلب يعكس مُقايضة بين الحصول على أغلب الطَّاقة، مع أقل مُجازفة بأنّ يتعرَّض للافتراس. وبشكل لا يدعو إلى الدَّهشة، أظهرت دراسات عدَّة أنَّ تنوعًا واسعًا من الحيوانات تُغيِّر سلوك جمع الغذاء الخاص بها- بأنّ تُصبح أقل نشاطًا، ممضيةً وقتًا أكثر في مُراقبة المُفترسات، أو البقاء قريبة من المخبأ- عندما تكون المُفترسات موجودة.

ثمة حاجة أُخرى، هي إيجاد الرَّفيق في التَّزاوج: الكثير من الأنواع مثلًا، تُقلِّل مُعدَّلات تغذيتها بشكل كبير لتُحسِّن مقدرتها على جذب الإناث وحمايتها.

حتى خلال سلوك جمع الغذاء نفسه، يجب عمل مُقايضات؛ لأنَّ زيادة الطَّاقة إلى الحدِّ الأقصى ليس الهدف الوحيد لجمع الغذاء؛ هناك مواد غذائية مُعيَّنة تحتاج إليها أيضًا. يتغذَّى حيوان الموظ، مثلًا، على أعشاب مائية قليلة الطَّاقة من أجل الحصول على كمية مناسبة من الكالسيوم.

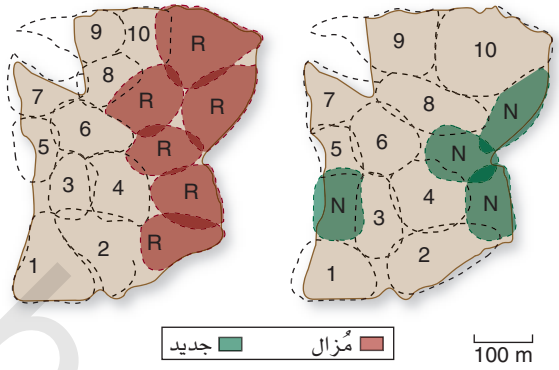
الافتراض الثاني لنظرية جمع الغذاء الأمثل هو أنَّ السُّلوك الأمثل نشأ من الانتخاب الطَّبيعي. كما ذكرنا في فصول سابقة، يُمكن للانتخاب الطَّبيعي أن يُؤدي إلى تغيُّر تطوري عندما تكون الاختلافات بين الأفراد ذات أساس وراثي. تبحث دراسات قليلة فيما إذا كان سبب الفروق في مقدرة الفرد على جعل مدخول الطَّاقة أقصى ما يُمكن هو الاختلافات الوراثية. لقد وجدت إحدى هذه الدِّراسات أنَّ إناث حسون حمار الوحش التي كانت بشكل مُحدَّد ناجحة في جعل مدخول الطَّاقة أقصى ما يُمكن، كانت تمتلك بالطريقة نفسها نسلًا ناجحًا. ولأنَّ صغار الطُّيور نُزعت عن أمهاتها قبل أن تكون قادرة على مُغادرة العُش، فقد أظهر هذا التَّشابه أنَّ سلوك جمع الغذاء ذلك قد يكون له مُكوِّن غريزي كبير.

إنَّ الاختلاف في سلوك جمع الغذاء بين الأفراد ربما يكون له أيضًا ارتباط مع العمر. فطائر الجنك أصفر العينين *Junco phaeontus* (طائر صغير يعيش في أمريكا الشمالية) قليل التَّجربة، مثلًا، لم يتعلَّم بعد كيف يتعامل مع أجزاء فريسة كبيرة بشكل فعَّال. لذلك، تكون تكاليف الطَّاقة من أكل مثل هذه الفريسة أعلى من فوائدها، ولهذا تُركِّز مثل هذه الطُّيور على فريسة أصغر. وعندما تُصبح الطُّيور أكبر عمرًا، وأكثر خبرة فقط تتعلَّم قتل مثل هذه الفريسة ببساطة، وتدخلها بعد ذلك في قائمة غذائها.

يُؤمِّن سلوك تحديد المنطقة المصادر (سلوك الإقليم الخاص)

تتحرَّك الحيوانات في الأغلب في منطقة واسعة، تسمى **نطاق البيت Home range**، خلال مسار نشاطها اليومي. في كثير من أنواع الحيوانات، يتداخل نطاق البيت لأفراد عدة في الزَّمان أو في المكان، ولكن كلّ فرد يُدافع عن جزء من نطاق بيته بشكل حصري. يُسمَّى هذا السُّلوك **الإقليمية (سلوك الإقليم الخاص) Territoriality** (الشكل 54-26).

إن الجانب الحرج للسُّلوك الإقليمي هو الدِّفاع ضد الاعتداء من قِبَل أفراد آخرين. تُحمى الأقاليم الخاصة عن طريق الإعلان أن المنطقة مأهولة، وعن طريق العدوانية الواضحة. يُغرِّد الطائر من على مكانه الخاص داخل الإقليم الخاص لمنع الاستيلاء عليه من قِبَل طائر بالجوار. إن لم يتم طرد الدَّخيل عن طريق التَّغريد، فربما يُهاجم مالك الإقليم الخاص، محاولًا طرد الدخيل بعيدًا. لكن الدِّفاع عن الإقليم الخاص له تكلفته. إنَّ التغريد مكلف من حيث الطَّاقة، ولكن يُمكن أن تُؤدي



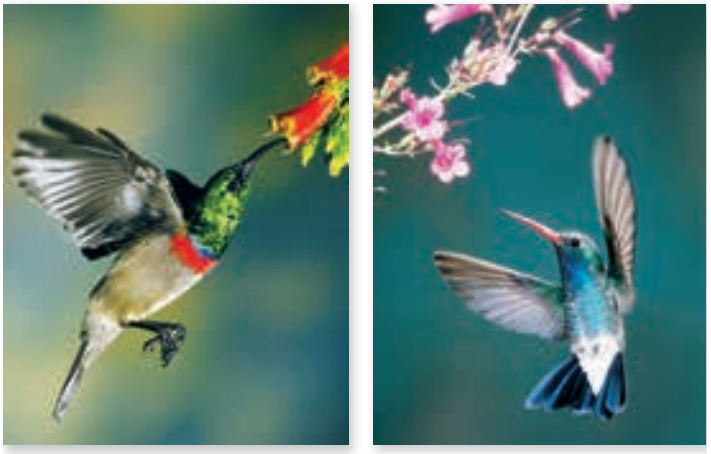
الشكل 54-26

الصِّراع على المكان. يتمُّ تعديل حجم الإقليم في الطُّيور بحسب عدد المُتنافسين. عندمـا أُزيلت ستة أزواج من العصافير الكبرى (*Parus major*) من أقاليمها (مُشار إليها بـ R في الشَّكل الذي على اليسار)، احتلَّت أقاليمُها من قبل طيور أخرى في المنطقة ومن قبل أربعة أزواج جديدة (مُشار إليها بـ N في الشَّكل الذي على اليمين). الأعداد تُقابل الطُّيور الموجودة قبل التجربة وبعدها.

الهجمات إلى الجراح. إضافة إلى ذلك، يُمكن أن يُؤدي الإعلان عن طريق التَّغريد أو الاستعراض الصَّوتي إلى كشف موقع الطائر بالنِّسبة إلى المُفترس.

لماذا يتحمَّل الحيوان تكاليف الدِّفاع عن الإقليم الخاص؟ إنَّ المدخل الاقتصادي يُمكن أن يكون مُفيدًا في تفسير هذا السُّؤال. وعلى الرَّغم من وجود تكاليف لحماية منطقةٍ خاصة، فهناك مكاسب أيضًا؛ ربما تأخذ هذه المكاسب شكل زيادة في مدخول الغذاء، والوصول الحصري لرُفقاء التَّزاوج، أو الحصول على ملجأ من المُفترسات.

إن الدراسات على الطُّيور التي تتغذَّى على الرَّحيق مثل الطائر الطَّنان، وطائر الشَّمس تقدم لنا الأمثلة (الشكل 54-27). يستفيد الطَّائر من حصوله على

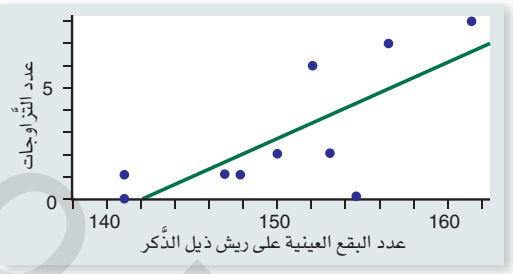


الشكل 54-27

فائدة الإقليمية. طيور الشَّمس (على اليسار)، التي توجد في إفريقيا، وتُشبه من النَّاحية البيئية طيور الطَّنان في العالم الجديد (على اليمين)، تحمي مصدر غذائها بمُهاجمة طيور الشَّمس الأخرى التي تقترب من الأزهار الموجودة في إقليمها.

أ.

ب.



جـ.

الشكل 54-28

نواتج الانتخاب الجنسي. جذب الشُّركاء عن طريق ريش طويل أمر شائع في أنواع الطيور، مثل (أ) طائر فردوس الهويد الإفريقي، *Vidua paradisaea*، و (ب) الطَّاووس، *Pavo cristatus*، الذي يُظهر ثنائية جنسية واضحة جدًا. جـ. إناث الطَّاووس تُفضِّل الذَّكر الذي يمتلك العدد الأكبر من البُقع على ريش ذيله.

استقصاء

لماذا تُفضِّل الإناث ذكورًا ببقع أكثر؟

الاستعمال الحصري لقطعة أرض من الزُّهور؛ لأنَّه يتمكَّن من جمع الرَّحيق الذي تُنتجه الأزهار بفعالية. للإبقاء على الاستعمال الحصري، على كلّ حال، يجب أن يقوم الطَّائر بالدِّفاع عن قطعة الأرض. إنَّ منافع الاستعمال الحصري تُرجَّح على تكاليف الدِّفاع في ظروف مُعيَّنة فقط.

عصافير الشَّمس، مثلًا، تصرف 3000 سعر في كلّ ساعة تُطارد المُتطفلين على الإقليم الخاص بها. وفيما إذا كانت مكاسب الدِّفاع عن المنطقة سوف تتجاوز هذه التَّكاليف يعتمد على كمية الرَّحيق في الأزهار، وعلى الفاعلية التي يُمكن للطَّائر أن يجمعه بها. عندما تكون الأزهار شحيحة جدًا، أو تكون مُستويات الرَّحيق مُنخفضة جدًا، ربما لا يكسب الطَّائر جامع الرَّحيق كمية طاقة كافية لمُوازنة الطَّاقة المُستعملة في الدِّفاع. في مثل هذا الظرف، ليس من المُفيد أن تُكوِّن إقليمًا. بطريقة مُشابهة، عندما تكون الأزهار وفيرة جدًا، يُمكن للطَّائر أن يُلاقي حاجاته اليومية من الطَّاقة دون أن يُظهر السُّلوك الإقليمي، ويضيف تكاليف الدِّفاع. لذلك من وجهة نظر الطَّاقة، الدِّفاع عن مصادر متوافرة لا يساوي أيضًا التَّكلفة. لهذا، تحدث الإقليمية فقط عند مُستويات مُتوسطة من توافر الأزهار وإنتاج الرَّحيق، وعندما تكون مكاسب الدِّفاع تفوق التَّكاليف.

في كثير من الأنواع، يكون الوصول الحصري للإناث عاملًا مُؤثِّرًا في تحديد حجم الإقليم للذُّكور أكثر من توافر الطَّعام. ففي بعض السَّحالي، مثلًا، تُحافظ الذُّكور على مناطق شاسعة خلال موسم التَّكاثر. هذه المناطق، التي تشمل مناطق عدَّة إناث، أكبر مما تحتاج إليه لتوفير غذاء كافٍ. وفي فصل عدم التزاوج، يحدث العكس، إذ يتقلَّص حجم منطقة الذَّكر بشكل كبير، ويقل حجم منطقة السُّلوك العدواني.

علم البيئة السّلوكيّ هو دراسة كيف يصقل الانتخاب الطَّبيعي السُّلوك.

ربما يُفضِّل الانتخاب الطبيعي نشوء سلوكات جمع الغذاء التي ترفع كمية الطَّاقة المُكتسبة في وحدة زمن جمع الغذاء إلى الحدّ الأقصى. الحيوانات التي تكتسب الطّاقة بفعالية خلال جمع الغذاء، ربما تزيد من تلاؤمها، ولكن اعتبارات أخرى، مثل تجنُّب المُفترسات، هي مُهمة أيضًا في تحديد النَّجاح التَّكاثري.

يُمكن استعمال المسار الاقتصادي لتفسير تطور سلوكات وبيئاتها، مثل الإقليمية. يفترض هذا المسار أنَّ الحيوانات التي تكسب طاقة من سلوك ما أكثر مما تصرف سوف تمتلك إيجابية في البقاء والتَّكاثر.

9-54 إستراتيجيات التَّكاثر والانتخاب الجنسي

خلال فصل التَّكاثر، تضع الحيوانات، "قرارات" عدَّة مهمة تتعلَّق باختيار الرُّفقاء في التَّزاوج، كم من الرُّفقاء ستمتلك، وكم من الزَّمن والطَّاقة تُكرِّس لتربية أنسالها؟ تُشكِّل هذه القرارات جوانب **إستراتيجية التَّكاثر Reproductive strategy** للحيوان، أو مجموعة السلوكات التي يفترض أنَّها نشأت لرفع النَّجاح التَّكاثري إلى الحد الأقصى.

نشأت إستراتيجيات التّكاثر بشكل جُزئي استجابةً لتكاليف الطَّاقة المصروفة للتَّكاثر. وظهرت أيضًا بوصفها استجابات لطريقة التَّوزيع المكاني لمصادر الغذاء في البيئة، ومواقع الأعشاش، وأفراد الجنس الآخر.

غالبًا ما يملك الجنسان إستراتيجيات تكاثرية مُختلفة

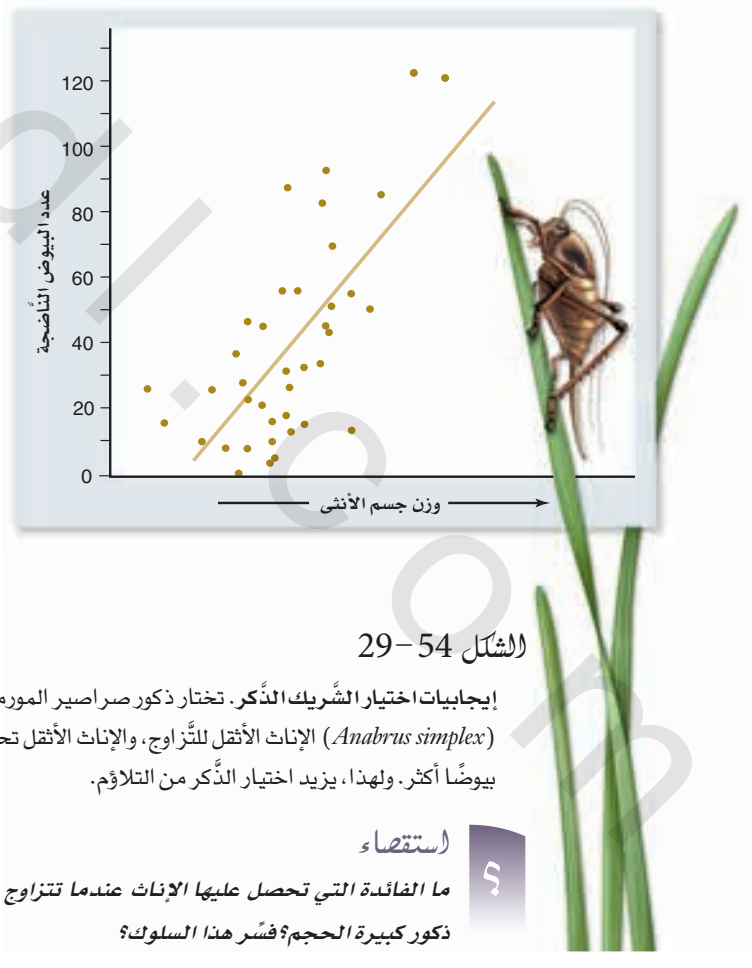
يختلف الذَّكر والأنثى غالبًا في إستراتيجيات التَّكاثر. كان داروين أول من لاحظ أنَّ الإناث لا تتزاوج ببساطة مع أول ذكر تُقابله، وبدلًا من ذلك تُقيِّم نوعية الذَّكر، وبعد ذلك تُقرِّر ما إذا كانت ترغب في التَّزاوج معه أم لا. تُفضِّل إناث الطَّاووس التَّزاوج مع الذُّكور التي تمتلك بقعًا أكثر على ريش ذيلها الطَّويل (الشكل 54-28 ب، جـ). وبشكل مُشابه، تُفضِّل إناث الضَّفادع التَّزاوج مع الذُّكور ذات النِّداءات الأكثر تعقيدًا. يُدعى هذا السُّلوك **اختيار الرَّفيق Mate choice**، وقد وُصف في الكثير من أنواع اللافقريات والفقريات.

ترتبط الذُّكور بعملية اختيار الرَّفيق بشكل أقل شيوعًا من الإناث. لماذا يحدث هذا؟ كثير من الاختلافات في إستراتيجيات التَّكاثر بين الجنسين يُمكن فهمها بمُقارنة مُساهمة الآباء من الذُّكور والإناث. يُشير مفهوم **استثمار الآباء Parental investment** إلى مُساهمة كلّ جنس في إظهار النَّسل وتربيته؛ وهو، من حيثُ الأثر، مقياس الطَّاقة المصروفة من الذُّكور والإناث في كلّ مرحلة تكاثرية.

لقد أظهرت دراسات عدَّة أنَّ الإناث بشكل عام لها استثمار آباء أعلى. أحد الأسباب أنَّ البيوض أكبر من الحيوان المنوي بكثير، 195,000 مرة أكبر في الإنسان! تحتوي البيضة على البروتينات والدهون في المُحّ ومواد غذائية أخرى للجنين المُتطوِّر، ولكن الحيوان المنوي ليس إلا حزمة DNA صغيرة مُتحرِّكة. في بعض المجموعات من الحيوانات، تكون الإناث مسؤولة عن الحمل والإرضاع، وهي وظائف تكاثرية مُكلفة لا يقوم بها غيرها.

إن نتيجة مثل هذا التَّبايُن الكبير في الاستثمار التَّكاثري هو أنَّ الجنسين يُواجهان ضغوط انتخاب مُختلفة جدًا. ولأنَّ أي حدث تكاثري وحيد هو نسبيًّا رخيص بالنِّسبة إلى الذُّكور، فإنهم يزيدون من تلاؤمهم بالتَّزاوج مع أكبر عدد مُمكن من الإناث. ملاءمة الذَّكر نادرًا ما تحددها كمية الحيوانات المنوية التي يُمكن إنتاجها. وعلى العكس، كلّ حدث تكاثري للإناث مُكلف بشكل كبير، وكمية البيوض التي يُمكن إنتاجها عادةً تُحدِّد النَّجاح التَّكاثري. لهذا السبب، يكون لدى الأنثى حافز على الاختيار، مُحاولةً اختيار الذَّكر الذي يُمكن أن يُوفِّر أكبر فائدة لنسلها.

تصلُح هذه الاستنتاجات فقط عندما يكون الاستثمار التَّكاثري للأنثى أعلى بكثير مما عند الذكور. في الأنواع التي يقوم فيها كلا الأبوين بالرِّعاية، ربما تُسهم الذُّكور بتكلفة رعاية الصِّغار نفسها؛ وفي هذه الحالة، يجب أن يكون اختيار الشَّريك مُتساويًا بين الجنسين.



الشكل 54–29

إيجابيات اختيار الشَّريك الذَّكر. تختار ذكور صراصير المورمون (*Anabrus simplex*) الإناث الأثقل للتَّزاوج، والإناث الأثقل تحمل بيوضًا أكثر. ولهذا، يزيد اختيار الذَّكر من التلاؤم.

استقصاء

ما الفائدة التي تحصل عليها الإناث عندما تتزاوج مع ذكور كبيرة الحجم؟ فسِّر هذا السلوك؟

في بعض الأحيان، يكون استثمار الذَّكر أكثر من الأنثى. فمثلًا، تنقُل ذكور صراصير المورمون في أثناء الجماع رزمة مُحتوية على البروتين (تُسمّى حاملة الحيوانات المنوية) إلى الأنثى. إن نحو 30% من جسم الذَّكر مُكوَّن من حاملة الحيوانات المنوية التي تُزوِّد الأنثى بالغذاء، وتُساعدها على نمو بيوضها. وكما قد نتوقع في هذه الحالة، تتنافس الإناث مع بعضها للوصول إلى الذُّكور. وفي الحقيقة، تكون الذُّكور اختيارية بشكل تام، وتُفضِّل الإناث الأثقل وزنًا. إنَّ الإيجابية الاختيارية في هذه الإستراتيجية نتجت لأنَّ الإناث الأثقل وزنًا تحتوي بيوضًا أكثر؛ لهذا، تختار الذكور الإناث الأكبر، التي تمتلك عددًا أكبر من الأنسال (الشكل 54–29).

تقوم الذُّكور بالعناية بالبيوض والصِّغار النَّامية في الكثير من الأنواع، ويشمل ذلك فرس البحر، وكثيرًا من الطُّيور وأنواع الحشرات. في هذه الأنواع، كما في صراصير المورمون، تكون الذُّكور محطَّ اختيار، والإناث يجب أن تتنافس من أجل الرُّفقاء.

إنَّ الاستثمار الأبوي يُفسِّر السبب في أن يكون أحد الجنسين محطّ اختيار أكثر من الآخر. في الجُزء الآتي سوف نستعرض العوامل التي تُسهم في اختيار الرَّفيق.

يحدث الانتخاب التكاثري بطرق عدّة

كما ذكرنا في (الفصل الـ 20)، إنَّ النَّجاح التَّكاثري للفرد يتحدَّد بعوامل عدّة، هي: مُدَّة حياة الفرد، وعدد مرات تزاوجه، وعدد الأنسال التي يُنتجها في التَّزاوج الواحد، العامل الثاني من هذه العوامل، أي التَّنافس على فُرَص التَّزاوج، يُسمَّى **الانتخاب الجنسي Sexual selection**. بعض النَّاس يعدّون أنَّ الانتخاب الجنسي مُنفصل عن الانتخاب الطبيعي. في حين يعدّه آخرون جزءًا من الانتخاب الطبيعي، وهو عامل آخر من عوامل كثيرة تُؤثِّر في تلاؤم المخلوق الحي.

يتضمَّن الانتخاب الجنسي كلًّا من **الانتخاب الجنسي الداخلي Intrasexual selection**، أو التَّداخلات بين أفراد من الجنس نفسه ("القُدرة على هزم ذكور آخرين في معركة"، كما قال داروين)، **والانتخاب الجنسي البيني Intersexual selection**، الذي يُعَدُّ اسمًا آخر لاختيار الرَّفيق ("قوة الجمال"). يُؤدي الانتخاب الجنسي إلى ظهور تراكيب تُستعمل لمُصارعة ذكور آخرين، مثل قرون الغزال وقرون الكبش، وكذلك الزينة المُستخدمة في "إقناع" أعضاء الجنس المُقابل للتَّزاوج، مثل ذيل طويل الرِّيش، والرِّيش الزَّاهي (انظر الشكل 54–28 أ، ب). تُسمَّى هذه الصِّفات الصِّفات الجنسية الثانوية *secondary sexual characteristics*.

الانتخاب الجنسي الدَّاخلي

في كثير من الأنواع، يتنافس أفراد الجنس الواحد – عادةً الذُّكور– مع بعضهم على فرصة للتَّزاوج. هذه المُنافسة ربما تتم على ملكية منطقة تُقيم فيها إناث، أو على الوصول المُباشر للإناث نفسها. يُمكن ضرب مثال على الحالة الثانية باستعمال أنواع عدَّة، مثل الوعل الإفريقي (*Aepyceros melampus*)، حيث تُسافر الإناث بمجموعات كبيرة مع ذكر واحد يُمكنه أن يتزاوج بشكل حصري مع هذه الإناث. يُقاتل الذَّكر بشدَّة للدِّفاع عن هذا الوصول السَّهل ضد ذكور آخرين.

في أنظمة التَّزاوج كهذه، ترتبط ذكور قليلة في تزاوجات عدَّة جامحة، في حين لا تتمكَّن أغلب الذُّكور من التَّزاوج بتاتًا. في الفقمة الفيل، تتحكَّم الذُّكور في مناطق على شواطئ التَّزاوج، وتقوم بعض الذُّكور المُهيمنة بمُعظم عمليات التَّزاوج (الشكل 54–30). فعلى شاطئ واحد، مثلًا، تُلقِّح 8 ذكور 348 أنثى، في حين تتزاوج الذُّكور المُتبقية، بشكل نادر، أو لا تتكاثر أبدًا.

لهذا السبب، يُفضِّل الانتخاب بقوة أي صفة تُظهر قُدرة أكبر على هزم ذكور آخرين. في الكثير من الحالات، تُهيمن الذُّكور الكبيرة على الصَّغيرة. ولهذا السبب، تكون

الشكل 54-30

دفاع الذَّكر عن الـزَّواج المُتعدِّد في الفقمة الشَّمالية (*Mirounga angustirostris*). يُقاتل ذكور الفقمة بعضهم بعضًا لحيازة الأقاليم. الذُّكور الأضخم فقط هي التي تحتفظ بالأقاليم التي تحتوي على كثير من الإناث.

الذُّكور أكبر من الإناث في كثير من الأنواع الإقليمية لسبب بسيط هو أنَّ الذُّكور الكبيرة هي الوحيدة التي تتزاوج. تُسمَّى مثل هذه الفروق بين الجنسين **ازدواج الهيئة الجنسي Sexual dimorphism**. في أنواع أخرى، ظهرت تراكيب تُساعد على القتال، في الذُّكور، مثل القرون، والأنياب، والأسنان القاطعة الكبيرة. هذه الصِّفات غالبًا ما تكون مُزدوجة الهيئة الجنسية، وربما تكون هذه الصِّفات قد نشأت بسبب الإيجابية التي تُوفِّرها في الصِّراعات الجنسية الدَّاخلية.

يحدث بعض التَّنافس أحيانًا ليس بين الذُّكور أنفسها، بل بين حيواناتها المنوية، بظاهرة تُسمَّى **تنافس الحيوانات المنوية Sperm competition**. في الأنواع التي تتزاوج إناثها مع ذكور عدَّة، ظهرت صفات عدَّة لزيادة نجاح الحيوان المنوي إلى الحد الأقصى: تكون الخصيتان كبيرتين، وتُنتجان كميات كثيرة من الحيوانات المنوية في التَّزاوج الواحد، والحيوانات المنوية نفسها تكون أكبر، وتسبح بسرعة أكبر مهيئة فرصة تلقيح البويضة.

الانتخاب الجنسي البيني

كما ذكرنا في الجُزء السَّابق، ترتبط كثير من الأنواع في اختيار الرَّفيق بدلًا من التَّزاوج العشوائي. عادةً، جنس المخلوق الذي يمتلك استثمارًا أبويًّا أكبر هو الذي يتمُّ اختياره، وفي كثير من الأنواع، ككثير من الطُّيور والثَّدييات، الأنثى هي التي تختار. نشأت في ذكور هذه الأنواع خصائص عدَّة ثانوية، مثل الألوان الزَّاهية، والتَّغريدات العالية والمُعقَّدة، أو سلوكات عرض مُحدَّدة.

المكاسب المُباشرة لاختيار الشَّريك (الرَّفيق)

في بعض الأحيان، يكون اختيار الشَّريك واضحًا. في كثير من أنواع الطُّيور والثدييات، وبعض أنواع حيوانات أخرى، تُساعد الذُّكور على تربية النَّسل. في هذه الحالات، سوف تكسب الإناث باختيارها الذَّكر الذي يُوفِّر أفضل عناية، فكلما كان الأب أفضل، تكون احتمالية تربية أنسال لها أكبر.

في أنواع أخرى، لا تشارك الذُّكور في تربية الصِّغار، وإنَّما تُحافظ على المناطق التي تحتوي على الغذاء، ومواقع التَّعشيش، وتوفر ملجأ من المُفترس. في مثل هذه الأنواع، الإناث التي تختار ذكورًا في مناطق أفضل سوف ترفع نجاحها التَّكاثري إلى الحد الأقصى.

المكاسب غير المُباشرة لاختيار الشَّريك

في كثير من الأنواع، على كلّ حال، لا تُوفِّر الذُّكور للإناث مكاسب مُباشرة من أي نوع. في مثل هذه الحالات، ليس من المُلاحظ بشكل واضح ماذا ستكسب الأنثى من كونها "محطّ اختيار". إضافة إلى هذا، ماذا ستكون المكاسب المُحتملة من اختيار ذكر بذيل طويل أو يمتلك تغريدًا مُعقَّدًا؟

اقتُرحت نظريات عدَّة لتفسير نشوء مثل هذه الأفضليات. أحد الأفكار أنَّ الإناث تختار الذَّكر الأكثر صحة أو الأكبر. الذُّكور الأكبر، مثلًا، ربما تمتلك القُدرة على العيش مدة أطول، وتكتسب كمية كبيرة من الغذاء، وتقاوم الطُّفيليات والأمراض. في أنواع أخرى، ربما تُشير صفات أخرى غير الحجم إلى حالة الذكر. في أسماك الزِّينة الفطساء، وبعض الطُّيور، يعكس لون الذَّكر الزَّاهي نوعية غذائه وصحته العامة. وربما تكسب الإناث فائدتين من تزاوجها مع ذكور أكثر صحة: أولًا، الذُّكور الأكثر صحة يكون احتمال حملها للأمراض أقل، فلا تنتقل للأنثى خلال التَّزاوج. وثانيًا، مدى نجاح الذُّكور في العيش الطَّويل والازدهـار هو ناتج عن المُحتوى الوراثي، لذلك تتأكَّد الأنثى من حصول أنسالها على جينات جيدة من الذكور.

أُجريت دراسات تجريبية عدَّة على الأسماك والفراش لاختبار ما إذا كان اختيار الأنثى للشَّريك يُؤدي إلى نجاح تكاثري. في هذه التَّجارب، سُمح للإناث من إحدى المجموعات باختيار الذُّكور، في حين تزاوجت الذُّكور بشكل عشوائي مع مجموعة مُختلفة من الإناث. كان نسل الإناث التي اختارت شريكها أكثر عدوانية، وعاش بشكل أفضل من نسل الإناث التي لم تختر، وهذا يعني أنَّ الإناث اختارت ذكورًا بمُحتوى وراثي أفضل.

أسهم تعديل على النَّظرية في نقلها خطوة واحدة للأمام. في بعض الأحيان، تختار الإناث شُركاء ذوي صفات تبدو مُضرة بالبقاء (انظر الشكل 54-28). الذَّيل الطَّويل للطَّاووس مُعيق للطَّيران، ويجعل الذُّكور أكثر عُرضةً للمُفترسات. لماذا تُفضِّل الإناث ذكورًا بمثل هذه الصِّفات؟ تنص **فرضية الإعاقة Handicap hypothesis** على أنَّ الشُّركاء المُتفوقين وراثيًّا فقط يستطيعون العيش بوجود مثل هذه الإعاقة. فباختيار ذكر بإعاقة أكبر، تضمن الأنثى أنَّ نسلها سوف يحصل على هذه النَّوعية من الجينات. بالطَّبع، سوف ترثّ أنسال الذَّكر أيضًا جينات الإعاقة. ولهذا السبب، ما زال علماء التطور يشكُّون في صحة هذه الفرضية.

الشكل 54-31

نداء ذكور ضفدع تنجارا (*Physalaemus pustulosus*). تُفضِّل ضفادع إناث أنواع مُختلفة من الجنس *Physalaemus* ذكورًا تتضمَّن الصوت "chuck" في ندائها. على الرغم من أن ذكور ضفادع تنجارا فقط تُصدر مثل هذه النِّداءات.

فرضيات بديلة عن تطور اختيار الشَّريك يبدو أنَّ مظاهر غزل أخرى نشأت من ميل سابق لجهاز الإحساس في الأنثى نحو نوع مُعيَّن من المُنبهات. فمثلًا، ربما تكون الإناث أفضل في التقاط ألوان مُحدَّدة أو أصوات مُحدَّدة على ذبذبة مُعيَّنة. يتضمن هذا **الاستغلال الحسّي Sensory exploitation** تطور إشارة التقاط في الذُّكور "تستغل" الانحيازات الموجودة في الأصل، فمثلًا، إن كانت الإناث مُتمرِّسة بشكل مُعيَّن على كشف الأجسام الحمراء، فإنَّ الألوان الحمراء سوف تنشأ غالبًا في الذُّكور.

مثال آخر، خذ الأصوات في ضفدع التِّنجارا (الشكل 54-31). على عكس الأنواع القريبة، تُصدر الذُّكور انفجارًا صغيرًا لصوت تناغُمي، يُدعى "chuck"، في نهاية نداءاتها. اقترح بحث حديث أنَّه ليس فقط إناث هذا النَّوع تنجذب بشكل مُحدَّد لنداء من هذا النَّوع، ولكن أيضًا إناث من أنواع أخرى قريبة، مع أنَّ ذكور هذه الأنواع لا تُطلق الصوت نفسه "chuck". إن سبب نشوء مثل هذا التَّفضيل ما زال غير معلوم، ولكن ذكر ضفدع تنجارا يستغل هذا بشكل واضح.

اقتُرحت تعديلات كبيرة على فرضيات أخرى لتفسير نشوء تفضيل التَّزاوج. كثير من هذه الفرضيات يُمكن أن يكون صحيحًا في بعض الظُّروف، ولكن كلها على ما يبدو غير قادرة على تفسير التَّعديلات كلها في سلوك التَّزاوج في حيوانات العالم. تشكل هذه منطقة بحث نابض بالحياة، وتظهر اكتشافات جديدة بشكل مُنتظم.

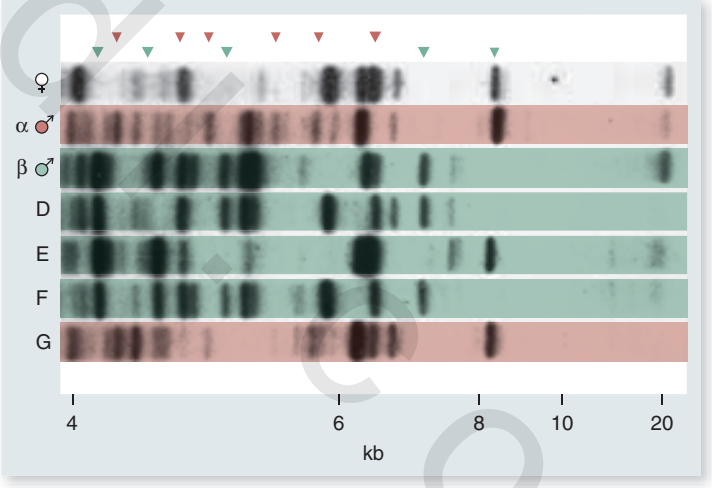
تعكس أنظمة التَّزاوج تكيُّفات للنَّجاح التَّكاثري

نشأت إستراتيجيات التَّكاثر للحيوان بشكل جُزئي استجابة لتكاليف الطَّاقة للتَّكاثر ولطريقة توزيع مصادر الغذاء، ومناطق الأعشاش، وأفراد الجنس الآخر في البيئة.

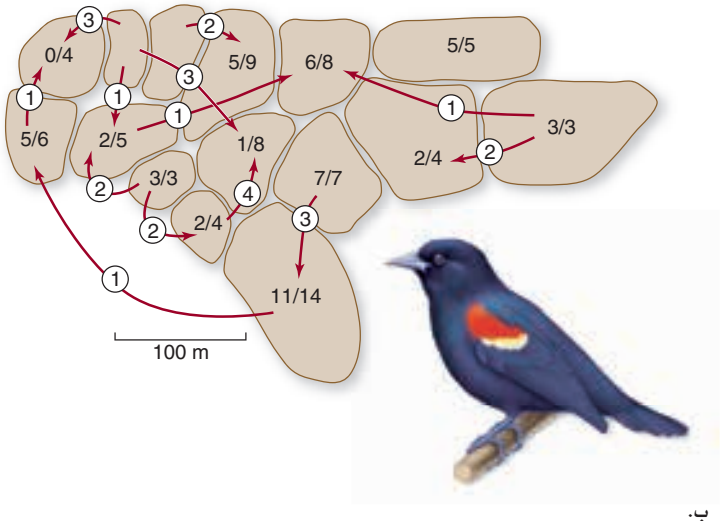
يختلف عدد الأفراد التي يتزاوج معها الحيوان خلال موسم التَّزاوج ضمن المملكة الحيوانية. تشمل **أنظمة التَّزاوج Mating systems** الزَّواج الأُحادي *Monogamy* (ذكر واحد يتزاوج مع أُنثى واحدة)، تعدد الإناث *polygyny* (ذكر واحد يتزاوج مع أكثر من أنثى واحدة؛ انظر الشكل 54-30)، وتعدُّد الذُّكور *Polyandry* (أنثى واحدة تتزاوج من أكثر من ذكر واحد). نشأت أنظمة التَّزاوج، مثل عملية اختيار الشريك؛ لتزيد من التلاؤم التَّكاثري إلى الحد الأقصى.

أظهرت كثير من الأبحاث أنَّ أنظمة التَّزاوج تأثَّرت بشكل قوي بالبيئة. ربما يُدافع الذَّكر عن إقليم، مثلًا، يحتضن مواقع الأعشاش، أو مصادر الغذاء الكافية لأكثر من أنثى واحدة. فإذا اختلفت الأقاليم في نوعية المصادر وكميتها، فإنَّ تلاؤم الأنثى يُصبح أقصى ما يُمكن إن تزاوجت مع ذكر يمتلك إقليمًا عالي النَّوعية. مثل هذا الذَّكر، قد يكون له شريكة أصلًا، ولكن لا يزال مفيدًا أكثر للأنثى أن تتزاوج مع هذا الذَّكر بالمقارنة مع ذكر لم يتزاوج لأنَّه يمتلك إقليمًا قليل النَّوعية. في هذه الحالة، سيُفضِّل الانتخاب الطَّبيعي الزَّواج المُتعدِّد.

أنظمة التَّزاوج تحدِّدها أيضًا حاجات النَّسل. إن كان وجود الأبوين ضروريًّا من أجل تربية النَّسل بنجاح، فإنَّ الزَّواج الأحادي ربما يكون مُفضَّلًا. بشكل عام، تسود هذه الحالة في الطُّيور، حيث يكون فيها أكثر من 90% من الأنواع أُحادية التَّزاوج. ربما يبقى الذَّكر مع رفيقته ويُوفِّران الرِّعاية للنَّسل، أو يهجر رفيقته ليبحث عن أُخريات؛ كلتا الإستراتيجيتين ربما تزيدان من ملاءمة الذَّكر. إنَّ الإستراتيجية التي سيُفضِّلها الانتخاب الطَّبيعي تعتمد على الحاجة ليساعد الذَّكر في التَّغذية أو في الدِّفاع عن النَّسل. في بعض الأنواع، يكون النَّسل **مُتأخر النُّضج Altricial** أي يحتاج إلى عناية طويلة ومُكثَّفة. في هذه الأنواع، تقلِّل الحاجة إلى العناية من قِبَل الأبوين من ميل الذَّكر لهجر شريكته والبحث عن تزاوجات أخرى. في الأنواع، حيث تكون الصِّغار **مُبكرة النُّضج Precocial** (تحتاج إلى القليل من رعاية الأبوين)، ربما تكون الذُّكور مُتعدِّدة التَّزاوج.



أ.



ب.

الشكل 54-32

دراسة الأبوة. أ. هلام يُبيِّن فحص البصمة الوراثية DNA من طائر الشحرور (*Prunella modularis*). تُبيِّن الأشرطة قطعًا من DNA مُختلفة الطُّول. الكتاكيت الأربعة (D–G) كانوا في عش الأنثى. بمُقارنة الأشرطة الظاهرة في الذَّكرين والأنثى، يُمكن أن نحكم أي ذكر هو والد الكتاكيت. تُشير المُثلثات إلى الأشرطة المُميِّزة للذَّكر الأول، ولكن ليس الذَّكر الثاني. في هذه الحالة، الذَّكر β هو والد لثلاثة (D، E، F، ولكن ليس لـ G) من أربعة كتاكيت. **ب.** نتائج دراسة البصمة الوراثية DNA للطُّيور السَّوداء ذات الجناح الأحمر (*Agelaius phoeniceus*). تُشير الكسور إلى نسب الأبناء لآباء يوجد العُشّ في إقليمهم. وتُشير الأسهم إلى عدد الأبناء الذين آباؤهم ذكور من خارج كلّ إقليم. أعشاش بعض الأقاليم لم يتم أخذ عينات منها.

وعلى الرَّغم من أنَّ الزَّواج المُتعدِّد سائد أكثر، إلا أنَّ أنظمة تعدُّد الذُّكور- زواج أنثى واحدة مع أكثر من ذكر واحد- معروفة في أنواع مُختلفة من الحيوانات. فمثلًا، تهتم ذكور طيور الطيطوي المُنقَّطة (*Actitus maculeria*)، بكل الحضانة والأبوة، وتتزاوج الإناث، وتترك البيوض مع ذكرين أو أكثر.

عمليات التَّلقيح خارج- الزَّوجين

في السَّنوات القريبة، استطاع الباحثون الكشف عن كثير من النَّواحي غير المُتوقعة في تزاوج الحيوانات. بعض هذه الاكتشافات نتجت عن تطبيق تقنيات جديدة، في حين نتجت الاكتشافات الأخرى عن دراسات حقلية مُكثَّفة ومُفصَّلة.

يصف (الفصل الـ 15) كيفية استخدام تقنية البصمة الوراثية DNA في التعرف إلى عينات الدَّم. استعمال شائع آخر لهذه التَّقنية هو في تحديد الأبوة. باستعمال تقنية البصمة الوراثية DNA، يُمكن لعلماء البيئة السّلوكيّ أن يُحدِّدوا بدقة كمية النَّجاح التَّكاثري في الأفراد الذُّكور، ثُمَّ يقيّموا كم كانت إستراتيجيتهم التَّكاثرية بالتَّحديد ناجحة (الشكل 54-32 أ).

في دراسة كلاسيكية على طائر الشَّحرور ذي الأجنحة الحمراء (الشكل 54-32 ب)، توصَّل الباحثون إلى أنَّ نصف الأعشاش احتوت على صغير واحد على الأقل نتج عن تلقيح ذكر ليس صاحب المنطقة؛ بشكل عام، 20% من النَّسل كان ناتجًا عن **عمليات التَّلقيح خارج-الأبوين (Extra-pair copulations (EPCs**.

بيَّنت دراسات كهذه أنَّ التَّلقيح خارج-الأبوين مُنتشر في عالم الطُّيور أكثر من المُتوقع. حتى في بعض الأنواع التي كان يُعتقد أنَّها أُحادية التَّزاوج على أساس المُراقبات السُّلوكية، وجدت حالات تمَّ تلقيحها من ذكر غير شريك الأنثى، وكانت الحالات عالية بشكل مدهش.

ما الإيجابية التَّطورية للتَّلقيح خارج-الأبوين؟ بالنِّسبة إلى الذُّكور، الإجابة كانت واضحة؛ زيادة النَّجاح التَّكاثري. بالنِّسبة إلى الإناث، الإجابة أقل وضوحًا؛ لأنَّه في مُعظم الحالات لا ينتُج عنه ازدياد في أعداد النَّسل. أحد الاحتمالات هي أنَّ الإناث تميل للتَّزاوج مع أفراد متفوقين وراثيًّا حتى لو أنَّها قد تزاوجت مع ذكر مُسبقًا، وبهذا تُحسِّن الجينات المُنتقلة إلى نسلها. احتمالية أخرى هي أنَّ الإناث تزيد من كمية المُساعدة التي تحصل عليها في تربية الأبناء. هذا بالضَّبط ما يحصل في الطَّائر الإنجليزي الشَّائع، الدَّنوك. تتزاوج الإناث ليس فقط مع صاحب المنطقة، ولكن أيضًا مع ذكور ثانويين تتسكَّع حول حافة المنطقة. إذا تزاوجت أنثى مع هؤلاء الثانويين عددًا كافيًا من المرات، فإنهم سيساعدون على تربية صغارها؛ لاعتقادهم أنَّهم ربما يكونون آباء لبعض هذه الصِّغار.

إستراتيجيات التَّزاوج المُتبادل

أدَّى الانتخاب الطبيعي لنُشوء طرق عدَّة لزيادة النَّجاح التَّكاثري. فمثلًا، في كثير من أنواع الأسماك، هناك صنفان وراثيان من الذُّكور: المجموعة الأولى كبيرة تُدافع عن المناطق للحصول على التَّزاوجات. والمجموعة الثانية أصغر تتَّبع إستراتيجية مُختلفة تمامًا. هذه الذُّكور لا تمتلك إقليمًا، ولكنها تتسكَّع على حافة أقاليم الذُّكور الكبيرة. عند انتهاء غزل الذَّكر، وعندما تقوم الأنثى بوضع بيوضها، ويقوم الذَّكر المُهيمن بوضع حيواناته المنوية، يتدخل الذَّكر الأصغر، فيُطلق حيواناته المنوية في الماء، مُخصِّبًا بعض البيوض. إن كانت هذه الإستراتيجية ناجحة، فإنَّ الانتخاب الطبيعي سيُفضل نشوء الإستراتيجيات التَّكاثرية لهذين الذَّكرين المُختلفين.

لوحظت أنماط مُشابهة في مخلوقات حية أخرى. في بعض خنافس الرَّوث، تمتلك الذُّكور المُهيمنة قرونًا كبيرة تستعملها لحماية الغُرف التي تُقيم بها الإناث، في حين لا تمتلك الذُّكور الأصغر وراثيًّا أي قرون. بدلًا من ذلك، تشق الذُّكور الأصغر أنفاقًا جانبية، وتُحاول التَّزاوج مع الأنثى داخل غرفتها. في مُتساويات الأرجل، هناك ثلاثة أصناف للأحجام الوراثية. الذُّكور مُتوسطة الحجم تعبر إلى الإناث، وتدخل منطقة الذَّكر الكبير بهذه الطَّريقة؛ أما الصِّنف الأصغر فهو صغير جدًا، ويستطيع أن يتسلَّل تمامًا دون أن يتمَّ اكتشافه.

هذه فقط نظرة خاطفة على تنوع غني في أنظمة التَّزاوج التي تطورت. المُهم في الموضوع: إذا كانت هناك طريقة لزيادة النَّجاح التَّكاثري، فإنَّ الانتخاب الطَّبيعي سوف يُفضِّل نُشوءها.

تُحدِّد نسبة الاستثمار الأبوي للجنسين الإستراتيجيات التَّكاثرية. يميل الجنس الذي يستثمر أكثر لأن يكون محطَّ نظر بالنِّسبة إلى اختيار الشَّريك.

في بعض الأنواع، يتنافس أفراد الجنس الواحد مع بعضهم بعضًا للوصول إلى أفراد الجنس الآخر. في أنواع أخرى يختار أعضاء الجنس الأول أعضاء الجنس الآخر الذين سيتزاوجون معهم. هناك كثير من العوامل المُختلفة التي ربما تُؤثِّر في تطور اختيار الجنس.

10-54 الإيثار وحياة الجماعة

يحدث **الإيثار Altruism** –وهو أداء فعل يُفيد فردًا آخر على حساب الفاعل– في أشكال عدَّة في عالم الحيوان. في كثير من أنواع الطُّيور، مثلًا، يُساعد الأبوين في تربية صغارهما طيورٌ أخرى، ولذلك يُدعون "المُساعدون في العُش" في أنواع من الذبيات والطُّيور، تُعطي الأفراد التي تتكشف المُفترس نداء إنذار، مُحذِّرةً أفراد مجموعتها الآخرين، حتى لو أنَّ مثل هذا الفعل قد يجلب انتباه المُفترس نحو المنادي. أخيرًا، قد تسمح اللبوءات المرضع لكلّ الجراء في القطيع برضاعة الحليب، ويشمل هذا جراء إناث أخريات.

لقد حيَّر وجود الإيثار علماء الأحياء التَّطوري. إن كان الإيثار يفرض تكلفة على الفرد، كيف يُمكن للانتخاب الطبيعي أن يُفضِّل أليل الإيثار؟ يُمكن للمرء أن يتوقع أنَّ مثل هذه الأليلات تكون سلبية، وأنَّ تكرارها في مستودع الجينات يجب أن يتناقص مع الوقت.

وُضعت تفسيرات عدَّة لتفسير نشوء الإيثار. أحد الاقتراحات التي نسمعها على الأغلب في البرامج الوثائقية على التِّلفاز هو أنَّ مثل هذه الصِّفات تنشأ لمصلحة الأنواع. المُشكلة في مثل هذه التَّفسيرات هي أنَّ الانتخاب الطَّبيعي يعمل على أفراد داخل الأنواع، وليس على الأنواع نفسها. لذلك، لن يُفضل الانتخاب الطبيعي الأليلات التي تقود الفرد ليتصرف بطرق تُفيد آخرين فقط على حساب الفرد نفسه؛ من المحتمل نشوء صفات مُؤذية للنوع ككل، طالما هي مفيدة للفرد.

في بعض الأحيان، يُمكن للانتخاب أن يعمل على مجموعات من الأفراد، ولكن مثل هذا **انتخاب للمجموعة Group selection** نادر. فمثلًا، إذا نشأ أليل أكل اللُّحوم داخل الجماعة، فإنَّ الأفراد بهذا الأليل سوف تُحابى لأنَّها سوف تجد أكلًا أكثر لتأكله؛ من ناحية أخرى، ربما تأكل المجموعة نفسها في النِّهاية إلى

درجة الانقراض، وسيُنزع الأليل من النوع. لهذا، فالانتخاب بين المجموعات سوف يُؤدي إلى تناقُص في تكرار الأليل في النَّوع، حتى لو أنَّ الانتخاب داخل مجموعة مُعيَّنة فضَّل ذلك الأليل. وعلى الرَّغم من أنَّ اختيار المجموعة مُمكن الحدوث، فإنّ الظروف اللازمة نادرة التوافر في الطَّبيعة. في أغلب الأحيان، وبناء على هذا، لا يُفسِّر تعبير "مصلحة المجموعة" نشوء صفات الإيثار.

هناك احتمال آخر؛ أن تصرُّفات الإيثار الظَّاهرية ليست إيثارًا مُطلقًا. مثلًا، المُساعدون في العُش غالبًا صغار في العُمر، ويكسبون تجربة أبوية غنية بمُساعدة أبوين مُنتجين، ما يُعطيهم إيجابية عند تزاوجهم. زيادة على ذلك، بالتَّجوال في منطقة ما، قد ترثّ مثل هذه الأفراد هذه المنطقة عند موت الأبوين المُنتجين. بشكل مُشابه، ربما تُفيد نداءات التَّحذير في الحقيقة مُطلقي النداء بجعل الحيوانات الأُخرى تشعر بالفزع. فعن طريق إشاعة البلبلة، ربما يتمكَّن مُطلق النِّداء من التَّسلل دون أن يُكتشف. لقد أظهرت دراسات حقلية مُفصَّلة حديثة أنَّ بعض التَّصرُّفات إيثارية حقيقية، في حين أن بعضها الآخر ليس كذلك.

ربما تُفسّر التبادلية بعض الإيثار

يقترح أحد تفسيرات الإيثار أنَّ الأفراد ربما يُشكِّلون "شراكات" يحدث فيها تبادُلات منفعة لأفعال إيثارية؛ لأنَّها تُفيد كلا المُشاركين. في نشوء مثل هذا **الإيثار المُتبادل Reciprocal altruism**، يتمُّ التَّمييز ضد "المُخادعين" (غير متبادلي المنفعة) وتُمنع عنهم المُساعدة المُستقبلية. بحسب هذه الفرضية، إذا كان عمل الإيثار غير مُكلف نسبيًّا، فالمكسب القليل الذي يصل للمُخادع بكونه غير مُتبادل المنفعة تتفوق عليه التَّكلفة المُتوقعة من عدم الحصول على المعونة المُستقبلية. في هذه الظُّروف، يجب إزالة سلوك الخداع بالانتخاب.

تُعشش الوطاويط مصاصة الدِّماء في الأشجار المُجوَّفة، والكهوف، والمناجم، على شكل مجموعات من 8 إلى 12 فردًا (الشكل 54-33). ولأنَّ مثل هذه الوطاويط لها مُعدَّل أيض عالٍ، وربما تموت الأفراد إن لم تحصل على غذاء، تمتص الوطاويط التي تجد عائلًا كمية كبيرة من الدِّماء، لذلك لا يُكلِّف التَّخلي عن كمية صغيرة من الدَّم لشريك العُش لحمايته من الموت جوعًا كمية كبيرة من الطَّاقة للمُتبرع. تُشارك الوطاويط مصاصة الدِّماء الدَّم مع مُتبادل سابق. وإذا فشل فرد في إعطاء دم إلى وطواط تلقَّى منه دمًا في السَّابق، فإنَّه سوف يُستثنى من مُشاركة الدم مستقبلًا.

يقترح انتخاب النَّسَب Kin selection إيجابية وراثية مُباشرة للإيثار

أكثر التَّفسيرات أهمية لأصل الإيثار قدَّمه وليام د. هاميلتون سنة 1964. إنَّ أفضل تقدمة له هي باقتباس مُلاحظة عابرة وضعها عالم وراثة الجماعات ج. ب. س هالدين في حانة سنة 1932. لقد قال هالدين: إنه سيتخلى عن حياته طوعًا لشقيقين أو ثمانية أبناء عم من الدَّرجة الأولى.

من النَّاحية التَّطورية، فإنَّ كلام هالدين هذا له معنى؛ لأنَّ مقابل كلّ أليل حصل عليه هالدين من أبويه، فإنَّه قد حصل كلّ واحد من إخوانه على 50% فُرصة للحصول على الأليل نفسه (الشكل 54-34). وبسبب هذا، من المُتوقع إحصائيًّا أنَّ اثنين من أشقَّائه سوف ينقلان خليطًا مُعينًا من أليلات هالدين إلى الجيل اللاحق بالكمية نفسها التي يُمكن أن ينقلها هالدين ذاته. وبطريقة مماثلة، يُمكن لهالدين وأحد أبناء عمه من الدَّرجة الأولى أن يشتركا في ثُمن أليلاتهم (انظر الشكل 54-34). آباؤهم، وهم أشقاء، يُمكن لكلّ منهم أن يُشترك في نصف أليلاته، وكلّ واحد من أبنائهم يُمكن أن يحصل على نصف هذه الأليلات، ومن هذه يُمكن أن يكون نصفها بالمُعدَّل مُشتركًا: $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{8}$ لهذا، فإنّ

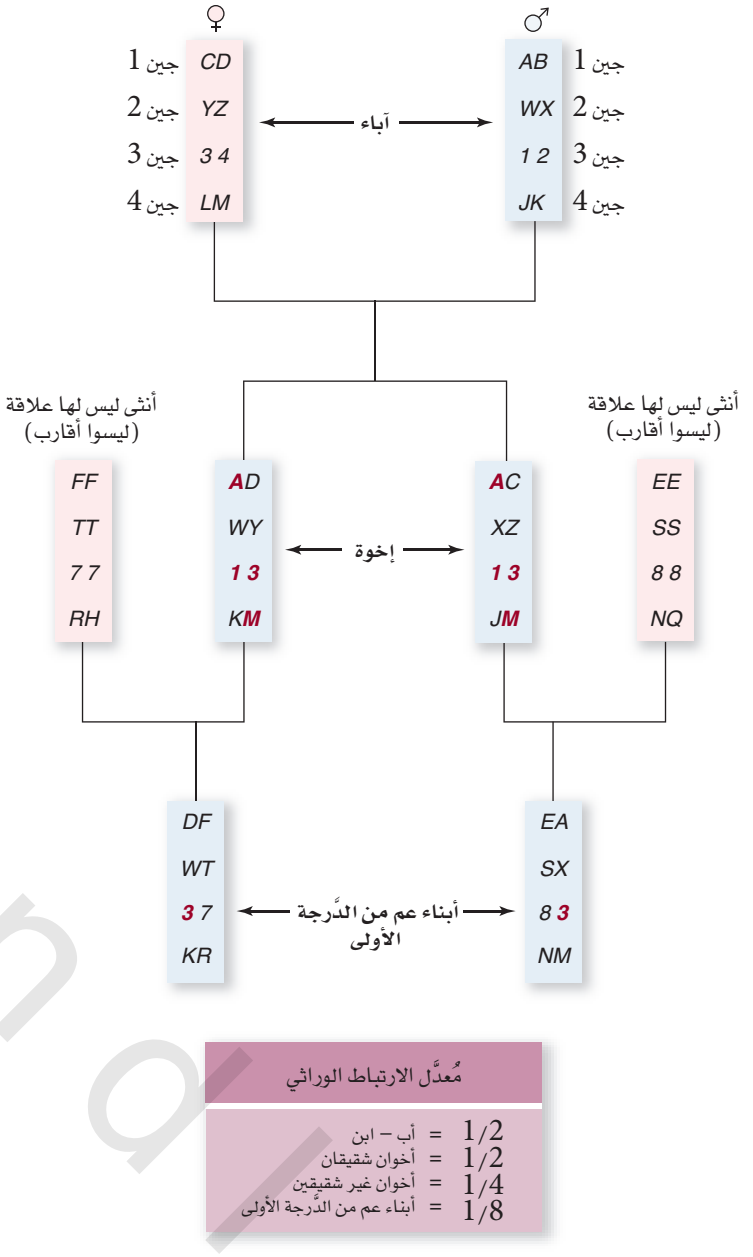
الشكل 54-33

الحقيقة أغرب من الخيال. الإيثار التَّبادلي في الوطاويط مصاصة الدِّماء (*Desmodus rotundus*). تتغذَّى الوطاويط مصاصة الدِّماء على دماء الثدييات الكبيرة، ولكنها لا تتحوَّل إلى بشر، ولا تعيش في أكفان. تعيش مصاصة الدِّماء في مجموعات تتشارك وجبات الدَّم. وهي تتذكر من هي الوطاويط التي زوَّدتها بدم في الماضي، وعلى الأغلب تتشارك مع تلك الوطاويط التي شاركتها في السَّابق.

ثمانية أبناء عم من الدَّرجة الأولى يُمكنهم نقل هذه الأليلات إلى الجيل المقبل بالكمية نفسها التي يُمكن أن ينقلها هالدين نفسه. لاحظ هاميلتون وجهة نظر هالدين بوضوح: سوف يُفضِّل الانتخاب الطبيعي أي إستراتيجية يُمكنها أن تزيد التَّدفق الصَّافي لأليلات فرد ما إلى الجيل المقبل.

أوضح هاميلتون أنَّه بتوجيه المُساعدة نحو الأقارب القريبين وراثيًّا، ربما يزيد الإيثار من النَّجاح التَّكاثري للأقارب لدرجة تكفي للتَّعويض عن التَّقليص من تلاؤمه هو. ولأنَّ سلوك الإيثار يزيد من انتقال الأليلات في الأقارب، فإنَّه سيتمُّ تفضيل الإيثار من قِبَل الانتخاب الطَّبيعي. يُدعى الانتخاب الذي يُحابي الإيثار المُوجَّه نحو الأقارب **انتخاب النَّسب Kin selection**. وعلى الرَّغم من أنَّ السلوكات التي يتمُّ تفضيلها تعاونيةٌ، فإنّ الجينات حقيقة "تتصرف بأنانية"، لأنَّها تُشجِّع المخلوق الحي على دعم نُسخ لها في أفراد آخرين. بكلمات أخرى، إن كان للفرد أليلًا سائدًا بسبب الإيثار، فإنَّ أي فعل يزيد من تكرار هذا الأليل في الأجيال المقبلة سوف يُفضَّل، حتى لو كان هذا الفعل مُؤذيًا للفرد الذي يقوم به.

يتنبأ نموذج انتخاب النِّسب لهاميلتون أن الإيثار غالبًا ما يكون موجهًا نحو الأقارب من الدَّرجة الأولى. وكلما زادت درجة القرابة بين فردين، كان المردود الوراثي المُتوقع أكبر. تُعرف هذه العلاقة **بقاعدة هاميلتون Hamilton's rule**، وهي تنصُّ على أنَّ الأفعال الإيثارية يتمُّ تفضيلها عندما تكون $rb>c$. في هذا التَّعبير، تكون b مكاسب الفعل الإيثاري، و c تكاليف الفعل الإيثاري، في حين تكون r مُعامل الارتباط، أي نسبة الأليلات التي يتشارك فيها فردان من أصل مُشترك. فمثلًا، يُمكن أن يحصل فرد على طفل واحد أقل ($c = 1$) إذا سمحت مثل هذه الأفعال لأخيه نصف الشَّقيق، الذي يُشارك بربع جيناته ($r = 0.25$)، أن يحصل على خمسة أبناء إضافيين أو أكثر من النَّسل ($b=5$).



الشكل 54–34

مثال افتراضي للعلاقات الوراثية. بالمُعدَّل، يتشارك الأشقاء بنصف أليلاتهم. في المقابل، أبناء العم يتشاركون بثُمن أليلاتهم بالمُعدَّل. كلّ حرف ورقم يُمثِّل أليلًا مُختلفًا.

أمثلة على انتخاب النِّسب

تعرف أمثلة عدَّة على انتخاب النِّسب من عالم الحيوان. فمثلًا، تُطلق سناجب بلدنج الأرضية (*Spermophilus belding*) نداءات عندما ترى مُفترسًا مثل القيوط والغرير. مثل هذه المُفترسات ربما تُهاجم السِّنجاب مُطلق النِّداء، لذلك فإنَّ إطلاق الإشارة يعرّض مُطلق الإشارة للخطر.

تتكوَّن الوحدة الاجتماعية لمُستعمرة السِّنجاب الأرضي من أنثى وبناتها، وأخواتها، وعماتها، وبنات الأخت. عندما تنضج الذُّكور، تنتشر مسافات بعيدة عن المكان الذي ولدت فيه، لذلك تكون الذُّكور البالغة في المُستعمرة غير مُرتبطة وراثيًّا بالإناث. عن طريق وضع علامات على كلّ سناجب المُستعمرة باستعمال نمط صبغ على فرائها وبتسجيل الأفراد التي أطلقت نداءات جميعهم، والظُّروف الاجتماعية لندائها، وجد الباحثون أنَّ الإناث التي لها أقارب يعيشون بالقرب منها كانت أكثر احتمالًا لإطلاق الإنذارات من السَّناجب التي ليس لها أنسباء قريبون. تميل الذُّكور للنِّداء بشكل أقل شيوعًا، كما هو مُتوقع؛ لأنَّها غير مُرتبطة مع مُعظم أعضاء المُستعمرة.

يأتي مثال آخر على انتخاب النِّسب من طائر يُدعى آكل النَّحل أبيض المُقدمة، الذي يعيش على طول الأنهر في إفريقيا على شكل مُستعمرات من 100 إلى 200 طائر (الشكل 54-35). على عكس سناجب الأرض، يبقى الذَّكر عادة في المُستعمرة التي ولد فيها، وتتفرَّق الإناث للانضمام إلى مُستعمرات جديدة. لا تُربي مُعظم طيور آكل النَّحل صغارها، ولكنها تُساعد الآخرين على ذلك. مُعظم المُساعدين من الطُّيور الشابة، ولكن الطُّيور الأكبر عمرًا التي فشلت مُحاولات تعشيشها يُمكنها أن تُساعد أيضًا. إن وجود مُساعد واحد، بالمُعدَّل، يُضاعف عدد الصِّغار التي تبقى على قيد الحياة. هناك دليلان يدعمان فكرة أنَّ انتخاب النِّسب مُهم جدًا في تحديد سلوك المُساعدة في هذا النَّوع: الأول، المُساعدون عادةً هم من الذُّكور الذين يرتبطون في العادة مع طيور أخرى في المُستعمرة، وهم ليسوا إناثًا، التي تكون في العادة ليست مُرتبطة. والثاني، عندما تمتلك الطُّيور الاختيار لمُساعدة آباء مختلفين، فإنَّها تختار آباءها الأكثر ارتباطًا بها بصورة ثابتة تقريبًا.

الشكل 54–35

انتخاب النِّسب في آكل النَّحل ذي المُقدمة البيضاء *Merops bullockoides*. آكل النَّحل طيور مُتميِّزة من آكلات الحشرات تعيش في إفريقيا في مُستعمرات كبيرة. يُساعد آكل النَّحل غالبًا الآخرين على تربية أبنائهم؛ يختار المُساعدون عادةً أقارب مقربين لمُساعدتهم.

فردية- زوجية المجموعة الكروموسومية والنُّشوء الاجتماعي في غشائيات الأجنحة

لعلَّ من أشهر التَّطبيقات لنظرية انتخاب النِّسب كان في الحشرات الاجتماعية. تتكوَّن خليّة نحل العسل من ملكة واحدة، وهي الوحيدة التي تضع البيوض، وقرابة 50,000 من نسلها، كلُّهم تقريبًا عاملات بمبايض لا تعمل (الشكل 54-36). إضافة إلى هذا التَّوزيع التَّكاثري للعمل، يمتلك نحل العسل تعاونية في العناية بالحضنة من البيوض وتداخل الأجيال، بحيث تعيش الملكات بجانب نسلها. هذه هي علامات **النِّظام الاجتماعي الحقيقي Eusocial system**.

كان الأصل التطوري للاجتماعية الحقيقية لُغزًا مدة طويلة. كيف يُمكن للانتخاب الطَّبيعي أن يُفضِّل نشوء عاملات عقائم لا تُعطي أي نسل؟ فسَّر هاميلتون نشوء الاجتماعية الحقيقية في غشائيات الأجنحة (النَّحل، واليعاسيب، والنَّمل) بنموذجه انتخاب النِّسب. في هذه الحشرات، تكون الذُّكور فردية المجموعة الكروموسومية، في حين تكون الإناث زوجية المجموعة الكروموسومية. هذا النِّظام غير الطبيعي في تحديد الجنس، الذي يُدعى فردية- زوجية المجموعة الكروموسومية، يُؤدي إلى وضع غير طبيعي. إذا تلقَّحت الأنثى من ذكر واحد، فإنَّ الأنسال جميعها سترث الأليلات نفسها من أبيها (لأنَّه فردي المجموعة الكروموسومية، ولا يملك إلا نسخة واحدة من كلّ أليل). هذه الأنسال الإناث ستشترك فيما بينها، بالمُعدَّل، بنصف الأليلات التي تحصل عليها من الملكة. وعلى هذا، فإنَّ كلّ أنثى ستشترك، بالمُعدَّل، بـ 75% من أليلاتها مع شقيقاتها (للتَّأكد من هذا، استعمل الشَّكل 54-34)، مرة أخرى، ولكن اجعل الأب يحصل على نسخة واحدة من كلّ جين).

في المقابل، إن حصلت أنثى من النسل على نسل خاص بنفسها، فإنَّها سوف تتشارك بنصف أليلاتها فقط مع هذا النَّسل (النِّصف الآخر سيأتي من أبيهن). وهكذا، بسبب هذا التَّرابط الوراثي القريب، فإنَّ العاملات تنقل من أليلاتها الخاصة أكثر بتخلِّيها عن قدرتها على التَّكاثر لمُساعدة أمها على تربية شقيقاتها اللَّواتي سيُصبح بعضهن ملكات، ويبدأن مُستعمرة أخرى، ويتكاثرن.

بهذه الطريقة، فإنَّ نظام فردية-زوجية المجموعة الكروموسومية ربما وضع مرحلة نشوء الاجتماعية الحقيقية في غشائيات الأجنحة، وفي الحقيقة، نشأت مثل هذه الأنظمة 12 مرة مُنفصلة أو أكثر في غشائيات الأجنحة. مع ذلك، هناك عجز واحد في هذه النَّظرية، وهو أنَّ الأنظمة الاجتماعية الحقيقية نشأت في كثير من المجموعات الأخرى، بما في ذلك حشرات التُّربة (الثربس)، ونمل الخشب، وجرذان الخُلد العاري. وعلى الرَّغم من أنَّ حشرات التُّربة فردية-زوجية المجموعات الكروموسومية، فإنَّ كلًّا من نمل الخشب وجرذان الخُلد ليست كذلك. وعلى هذا، على الرغم من أنَّ فردية-زوجية عدد الكروموسومات سهَّلت نشوء الاجتماعية الحقيقية، إلا أنَّها ليست مُتطلبًا سابقًا ضروريًّا.

الشكل 54-36

توزيع العمل التَّكاثري في نحل العسل. الملكة (تظهر هنا بنقطة حمراء مطلية على صدرها) هي واضعة البيض الوحيدة. بناتها عاملات عقائم.

هناك عوامل عدَّة يُمكن أن تكون مسؤولة عن نشوء سلوكات الإيثار. يستفيد الأفراد إذا كانت الأفعال الإيثارية مُتبادلة. يُفسِّر انتخاب النِّسب كيف أنَّ أليلات الإيثار يُمكن أن تزداد في التَّكرار إن وجَّهت أفعال الإيثار نحو الأقارب. إنَّ انتخاب النِّسب قوة فعَّالة تحابي، في بعض الأحيان، نشوء الإيثار وحتى نشوء الأنظمة الاجتماعية المُعقَّدة.

11-54 نشوء الأنظمة الاجتماعية

إنَّ المخلوقات الحية متنوعة مثل بدائيات النوى، واللاسعات، والحشرات، والأسماك، والطُّيور، والكلاب، والأسود، والحيتان، والشمبانزي، توجد على شكل مجموعات اجتماعية. ولكي نشمل الظَّواهر الاجتماعية المُتنوعة جميعها، يُمكننا تعريف **المجتمع Society** بشكل واسع بأنَّه مجموعة من المخلوقات الحية من النَّوع نفسه التي تكون مُنظَّمة بشكل تعاوني.

لماذا تخلَّت أفراد في بعض الأنواع عن الحياة الانفرادية لتُصبح أعضاء في مجموعة؟ رأينا قبل قليل أحد التَّفسيرات، وهو انتخاب النِّسب: ربما تكون المجموعات مُكوَّنة من أقارب شديدي القرابة. في حالات أخرى، ربما ينتفع الأفراد من الحياة الاجتماعية بشكل مُباشر. فمثلًا، الطَّائر الذي ينضم إلى سرب من الطُّيور ربما يحصل على حماية أكبر من المُفترسات. وكلما زاد حجم السِّرب، تناقصت أخطار الافتراس؛ لأنَّ هناك أفرادًا أكثر يمسحون البيئة بحثًا عن المُفترسين (الشكل 54-37).

عضو سرب الطُّيور ربما يزيد من نجاحه في التَّغذية إذا تمكَّن من الحصول على معلومات من أعضاء آخرين في السِّرب عن موقع مصادر غذاء جديدة، وغنية.

عند بعض المُفترسات، الصَّيد على شكل مجموعات يُمكنه أن يزيد من النَّجاح، ويسمح للمجموعة بأن تُمسك فريسة أكبر من أن يصطادها فرد واحد.

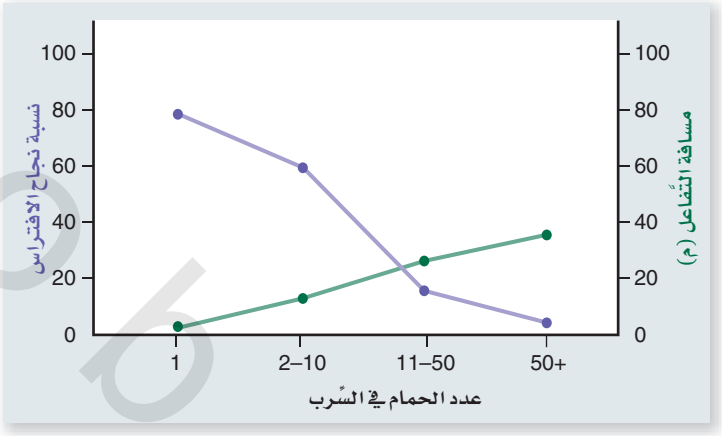
تتضمَّن مُجتمعات الحشرات أفرادًا مُتخصِّصين لأداء مهام مُختلفة

في الحشرات، نشأت التَّخصُّصية بشكل رئيس في رتبتين: رتبة غشائية الأجنحة (النَّمل، والنَّحل، واليعاسيب) ورتبة مُتساوية الأجنحة (النَّمل الأبيض)، على الرغم من أنَّ القليل من مجموعات الحشرات تتضمَّن أنواعًا اجتماعية. كما ذكرنا سابقًا، طوَّر عدد من أنواع الحشرات أنظمة اجتماعية حقيقية. مُستعمرات الحشرات الاجتماعية هذه مُكوَّنة من طبقات اجتماعية (أو فرق) **Castes** مُختلفة، وهي مجموعات من الأفراد تختلف في الحجم والشَّكل، وتُؤدي واجبات مُختلفة، بوصفها عاملات وجنودًا (الشكل 54-38).

نحل العسل

تُحافظ الملكة، في نحل العسل، على سيطرتها على الْخليّة بإفراز فرمون يُسمَّى "مادة الملكة"، ويُثبِّط تطور مبايض الإناث الأُخر، مُحوِّلةً إياهن إلى عاملات عقائم. تُنتَج ذكور النَّحل من أجل التَّزاوج فقط. عندما تنمو المُستعمرة بشكل أكبر في الرَّبيع، لا تتسلّم بعض الأعضاء كمية كافية من مادة الملكة، وتبدأ في التَّحوُّل إلى ملكات، وتبدأ المُستعمرة في الاستعداد لتكوين مُستعمرة أخرى.

تصنع العاملات غُرف ملكات عدَّة جديدة، وتبدأ ملكات جديدة في التَّطور فيها. تبحث العاملات الكشَّافة عن مكان عُش جديد، وتُبلِّغ عن مكانه للمُستعمرة. ثُمَّ تتحرَّك الملكة القديمة مع سرب من العاملات إلى الموقع الجديد. فيما تبقى من المُستعمرة، تظهر ملكة جديدة، تقتل الملكات المُحتملات الأُخريات، وتطير خارجًا من أجل التَّزاوج، ثمَّ تعود لتبدأ حكم الْخليّة.



الشكل 54–37

سلوك الأسراب يُقلِّل الافتراس. عندما يكون هناك أفراد من الحمام أكثر في السِّرب، يُمكنها أن تكتشف الصُّقور على مسافات أكبر، ما يعطي وقتًا أكبر للحمام لكي يهرب. ولذلك، كلما زاد عدد الحمام في السِّرب أصبحت الصقور أقل نجاحًا في الإمساك بالحمام.

استقصاء

هل يؤثر عيش الحمام في أسراب في الوقت اللازم للبحث عن الطعام؟

النَّمل قاطع–الأوراق

يُوفِّر النَّمل قاطع–الأوراق مثالًا مُدهشًا لنموذج مُميَّز للحياة الاجتماعية للحشرات. يعيش النَّمل قاطع–الأوراق في مُستعمرات تحتوي على ملايين من الأفراد تقريبًا، تزرع محاصيل الفطريات تحت الأرض. أعشاشها التي تُشبه الكومة هي "مدن" تحت الأرض تُغطِّي أكثر من 100م^2، بمئات المداخل والغُرف التي يصل عمقها إلى 5م تحت الأرض. تشير دراسات جُزيئية حديثة إلى أنَّ هذا النَّمل كان يزرع الفطريات منذ أكثر من 5 ملايين سنة.

الشكل 54–38

الطَّبقات الاجتماعية عند النَّمل. النَّمل قاطع الأوراق أعضاء في طبقات اجتماعية مُختلفة. النَّمل الكبير يحمل الأوراق نحو العُش، في حين يحمي النَّمل الأصغر العاملات من الهجوم.

Obeikandl.com

إن توزيع العمل بين النَّمل العاملات مُرتبط بحجمها. كلّ يوم، تُسافر العاملات عبر قوافل من العُش إلى شجرة أو شجيرة، فتُقطِّع الأوراق إلى قطع صغيرة، وتحمل القطع عائدة إلى العُش (انظر الشكل 54-38). تقوم عاملات صغيرات بمضغ قطع الأوراق لتصبح على شكل نشارة، تنثره على شكل سجادة في غرفة الفطريات تحت الأرض. لا، بل إنَّ العاملات الصَّغيرة تغرس خيوط الفطريات في النشارة؛ سريعًا ما تنمو حديقة فخمة من الفطريات.

في حين تزيل العاملات الأخريات أنواع الفطريات غير المرغوبة، تقوم الحاضنات بحمل يرقات العُش إلى أماكن مُختارة في الحديقة، حيث تتغذَّى اليرقات. بعض هذه اليرقات تنمو إلى ملكات مُنتجات ستنتشر من العُش الأصلي، وتبدأ في تكوين مُستعمرات جديدة، مُكرِّرة الدَّورة.

توجد مُجتمعات الفقريات على أشكال وتراكيب عدَّة

على عكس مُجتمعات الحشرات راقية البناء والتَّكامُل وأشكال الإيثار الفريدة، فإنَّ مجموعات الفقريات الاجتماعية عادةً ما تكون أقل تنظيمًا وتماسُكًا. قد يبدو هذا تناقضًا، حيث إنَّ الفقريات التي تمتلك أدمغةً كبيرة وقادرة على سلوكات أكثر تعقيدًا أقل إيثارًا بشكل عام من الحشرات. على كلّ حال، في بعض أنظمة الفقريات، تمتلك الأفراد كلًّا من التَّبادلية والإيثار المُنتخب على أساس النِّسب. تُظهر مجتمعات الفقريات بشكل عام أيضًا صراعًا وعدوانيةً بين أفراد المجموعة أكثر من مُجتمعات الحشرات. يتركَّز الصِّراع في مُجتمعات الفقريات بشكل عام حول الحصول على الغذاء وشريك التَّزاوج.

تمتلك مُجتمعات الفقريات، مثل مُجتمعات الحشرات، أنواعًا مُحدَّدة من التَّنظيم. كلّ مجموعة اجتماعية من الفقريات تمتلك حجمًا مُعيَّنًا ثابتًا في الأفراد، وعددًا من الإناث والذُّكور المتزاوجين، ونوعًا من نظام التَّزاوج. عرَف علماء البيئة السّلوكيّ أنَّ طريقة تنظيم المجموعة تتأثَّر غالبًا بعوامل بيئية مثل نوع الغذاء والافتراس. فمثلًا، تأخذ حيوانات النمس جولات في مُراقبة المُفترسات في حين تقوم الأعضاء الأُخرى في المجموعة بجمع الغذاء (الشكل 54-39).

طيور الحائك الإفريقية، التي تُكوِّن أعشاشًا من الحشائش، تعطي مثالًا مُمتازًا على العلاقة بين البيئة والتَّنظيم الاجتماعي. يُمكن تقسيمها إلى 90 نوعًا منها تقريبًا بحسب المجموعة الاجتماعية التي تُكوِّنها. إحدى مجموعات الأنواع تعيش في الغابة وتبني أعشاشًا مُفردةً، مُموهة. الذُّكور والإناث أُحادية التَّزاوج؛ وتجمع غذاء من الحشرات لإطعام صغارها. المجموعة الثانية من الأنواع تُعشش في مُستعمرات في أشجار في السَّافانا، وهي مُتعدِّدة التَّزاوج، وتتغذَّى على شكل أسراب على البذور.

عادات التَّغذية والتَّعشيش لهاتين المُجموعتين مُرتبطتان بأنظمة التَّزاوج الخاصة بهما. في الغابة، من الصَّعب إيجاد الحشرات، ويجب على الوالدين التَّعاون لإطعام الصِّغار. لا تلفت الأعشاش المُموهة انتباه المُفترسين إلى الصِّغار. في السَّافانا المفتوحة، بناء عُش مُموه ليس خيارًا. ولكن، تحمي طيور الحائك التي تعيش في السَّافانا صغارها من المُفترسات بالتَّعشيش في الأشجار، التي ليست متوافرة بكثرة. هذا النَّقص في أماكن التَّعشيش الآمنة يعني أنَّ الطُّيور يجب أن تُعشِّش معًا على شكل مُستعمرات. إنَّ البذور مُتوافرة، والأنثى يُمكنها أن تحصل على كلّ الطَّعام الذي يلزم لتربية أبنائها دون مُساعدة الذَّكر. أمّا الذَّكر المُتحرِّر من تربية الأبناء فيقضي وقته في التَّزاوج مع أكثر من أنثى؛ نظام الزَّواج المُتعدِّد.

أحد الاستثناءات للقاعدة العامة التي تقول: إنّ مُجتمعات الفقريات ليست مُنظَّمة مثل تلك في الحشرات هي جرذ الخُلد العاري (*Heterocephalus glaber*)، وهو قارض صغير، غير مُغطًّى بالشَّعر، يعيش في إفريقيا الشَّرقية الدُّنيا. بخلاف الأنواع الأخرى من جرذان الخُلد، التي تعيش وحدها، أو في مجموعات عائلية صغيرة، تُكوِّن جرذان الخُلد العارية مُستعمرات كبيرة تحت الأرض مع نظام أنفاق

الشكل 54-39

جمع الغذاء وتجنُّب المُفترسات. حارس من النمس عند تأديته الواجب. النمس *Suricata suricata*، هو نوع من حيوان النِّمس راقٍ اجتماعيًّا، ويعيش في الرِّمال شبه الجافة في صحراء كالهاري في جنوب إفريقيا. يأخذ النمس دوره ليعمل مُراقبًا للمُفترسات. عند يقظته، يُمكن لباقي أعضاء المجموعة أن يُركِّزوا انتباههم على جمع الغذاء.

طويل المدى، ومنطقة تعشيش مركزية. ليس من المُستغرب أن تحتوي المُستعمرة على 80 فردًا.

تتغذَّى جرذان الخُلد العارية على الأبصال، والجذور، والدَّرنات التي تجدها عن طريق شق الأنفاق المُستمر. كما في مجتمعات الحشرات الاجتماعية، هناك توزيع للعمل بين أعضاء المُستعمرة، فبعض جرذان الخُلد مسؤولة عن شق الأنفاق، في حين يُؤدي الآخرون واجبات مُختلفة، بناء على حجم أجسامهم. إذ تقوم جرذان الخُلد الكبيرة بالدِّفاع وشق الأنفاق.

تمتلك مُستعمرات جرذان الخُلد العاري توزيعًا للعمل التَّكاثري شبيهًا بذلك المُرتبط مع الحشرات حقيقة النِّظام الاجتماعي. التَّكاثر كلُّه تقوم به أنثى واحدة، أو "ملكة"، لها رفيق ذكر أو اثنان. العُمَّال مكونون من الجنسين، ويُحافظون على نظافة الأنفاق وترتيبها، ويجمعون الطَّعام.

تمتلك الحشرات حقيقة النِّظام الاجتماعي تركيبًا اجتماعيًّا مُتقدِّمًا يشمل توزيع العمل التَّكاثري، وهناك عُمَّال بمهام مُختلفة. يتميَّز السُّلوك الاجتماعي في الفقريات غالبًا بالإيثار المُنتخب عن طريق النِّسب. يتضمن سلوك الإيثار التَّكاثر التَّعاوني في الطُّيور، ونداء الإنذار في الثدييات.

مراجعة المفاهيم

54-1 مقاربات دراسة السُّلوك

يُعرَّف السُّلوك بأنَّه الطَّريقة التي يستجيب بها الحيوان لمُنبِّه في بيئته.

- المُسبِّب القريب: "كيفية" السُّلوك، يدرس السَّبب المُباشر للسُّلوك.
- المُسبِّب النهائي: "سبب" السُّلوك، يدرس الأهمية التَّطورية وكيف يُؤثِّر في البقاء والتَّكاثر.
- السُّلوك الغريزي: استجابة إلى مُنبِّه بيئي لا يتطلَّب تعلُّمًا.

54-2 علم الوراثة السّلوكيّ

علم الوراثة السّلوكيّ يتعلَّق بمُكونات السُّلوك التي تحكمها الجينات التي تُورّث.

54-3 التَّعلُّم

التَّعلُّم: عمليةٌ يُعدّل فيها السُّلوك نتيجة لخبرة سابقة.

- التَّعود: شكل من أشكال التَّعلُّم غير الارتباطي، يُعرَّف بأنَّه تناقُص في الاستجابة لمُنبهات مُتكرِّرة غير مهمة.
- التَّعلُّمُ الارتباطيُّ: تغيُّرٌ في السُّلوك بسبب ارتباط بين مُنبهين، أو بين سلوك واستجابة.
- الارتباط التقليدي، ويُدعى أيضًا تكيُّف بافلوف، يحدث عندما يرتبط مُنبهان مع بعضهما.
- يحدث التكيف الفعَّال عندما يربط الحيوان السُّلوك مع مُكافأة أو عقاب.

54-4 تطور السُّلوك

للسُّلوك مُكوِّنات وراثية وتعلمية.

- الانطباع أو الدَّمغ شكل من أشكال التَّعلُّم يقوم فيه الحيوان الصَّغير بتكوين رابطة اجتماعية مع أفراد آخرين، أو بتطوير خيارات ستُؤثِّر في السُّلوك لاحقًا في الحياة.
- ربما تمتلك الحيوانات قالبًا وراثيًّا غريزيًّا يتحكَّم في التَّعلُّم في أثناء تطور السُّلوك.

54-5 الإدراك (التعرف العقلي) عند الحيوان

قد تمتلك بعض الحيوانات سلوكًا إدراكيًّا، أي إنَّها تستطيع أن تحل المشكلات.

54-6 سلوك تحديد الاتجاه والهجرة

ترتبط بعض الحيوانات بحركات ظاهرة ومُوجَّهة لهدف.

- تحديدُ الاتجاه: آليةٌ تتحرَّك عن طريقها الحيوانات بأنّ تتعقَّب مُنبهات بيئية.
- الهجراتُ: تحرُّكاتٌ للحيواناتِ طويلة المدى، في اتجاهين باستخدام تحديد الاتجاه أو الملاحة (أو كليهما).
- عند الطُّيور، تُحدِّد أدلة سماوية اتجاه الهجرة، في حين تُحدّد أدّلة مغناطيسية طريق الهجرة المُحدَّد.
- تُهاجر الحيوانات غير المُجرِّبة عن طريق تحديد الاتجاه، وتُهاجر الحيوانات المُجرِّبة عن طريق الملاحة.

54-7 اتصال الحيوان

إنَّ الاتصال بين الأنواع مُهم جدًا في بعض السلوكات.

- يعتمد التَّكاثر النَّاجح على تبادُل مُتقدِّم للإشارات والاستجابات المُناسبة.
- تكون إشارات الغَزَل عادةً من نوع إلى آخر، وتقصر الاتصال على أفراد النَّوع الواحد.
- يشمل الاتصال على عروض بصرية، وأصوات، وإشارات كهربائية، وفرمونات.
- يُشجِّع الاتصال بين أفراد النوع نفسه على حياة المجموعة.

54-8 علم البيئة السّلوكيّ

علم البيئة السّلوكيّ: دراسة كيف يُؤثِّر الانتخاب الطبيعي في السُّلوك الذي يزيد من البقاء والتَّكاثر.

- يُحابي الانتخاب الطبيعي إستراتيجيات جمع الغذاء الأمثل، حيث يكون الحصول على الطَّاقة (التَّكلفة) أقل ما يُمكن، ويكون النَّجاح التَّكاثري (المنفعة) أقصى ما يُمكن.
- بعض الحيوانات إقليمية. الدِّفاع الإقليمي له تكاليفه، والإقليمية ربما تقع فقط عندما تفوق المنافع التَّكاليف.

54-9 إستراتيجيات التَّكاثر والانتخاب الجنسي

الإستراتيجياتُ التَّكاثريةُ: مجموعةٌ من السلوكات ترفع النَّجاح التَّكاثري إلى الحد الأقصى. وتشمل اختيار الشَّريك، وعدد الشُّركاء المطلوبين، والاستثمار الأبوي في العناية بالنَّسل.

- الإستراتيجياتُ التَّكاثريةُ: استجاباتٌ للتَّوزيع المكاني لمصادر الغذاء، وأماكن الأعشاش، وأفراد الجنس الآخر.
- يُؤثِّر الاستثمار الأبوي النِّسبي للجنسين في إستراتيجيات التَّكاثر.
- يتطلَّب الانتخاب الجنسي الدَّاخلي أفرادًا من الجنس نفسه لفرصة التَّزاوج. يُعَدُّ تنافس الحيوانات المنوية شكلًا من الانتخاب الجنسي الدَّاخلي.
- يُشير الانتخاب الجنسي البيني إلى اختيار الشُّركاء من الجنس المُقابل.
- الفوائد المُباشرة لاختيار الشَّريك تُشير إلى مزايا، مثل: نوعية الإقليم، أو درجة العناية الأبوية التي تختلف بين الشُّركاء المُحتملين.
- تشمل الفوائد غير المُباشرة لاختيار الشَّريك عوامل، مثل النَّوعية الوراثية للشَّريك، التي يُمكن أن تورّث، مُنتجةً نسلًا ذا نوعية أعلى.
- أنظمة التَّزاوج تشمل التَّزاوج الأحادي، وتعدد الإناث، وتعدُّد الذُّكور، وتتأثر بالبيئة، وتُحدِّدها حاجات النَّسل.

54-10 الإيثار وحياة الجماعة

يُشير الإيثار إلى عمل فرد يُفيد تلاؤم فرد آخر، أو أفراد آخرين.

- قد لا تكون الأفعال الإيثارية إيثارية كما تبدو؛ لأنَّ المُساعدين يستفيدون بتعلُّم تجارب قيِّمة، ويرثون الأقاليم، أو يزيدون من قُدرتهم على الهروب من مُفترس.
- يزيد انتخاب النّسب النَّجاح التَّكاثري للأقارب، ويرفع تكرار الأليلات المُشتركة بالنّسب.
- تنُصّ قاعدة هاميلتون على أنَّ الأفعال الإيثارية يتمُّ محاباتها عندما يكون حاصل ضرب فوائد الإيثار في مُعامل الارتباط أكبر من تكاليف الفعل الإيثاري.

54-11 نشوء الأنظمة الاجتماعية

النِّظامُ الاجتماعيُّ مجموعةٌ من المخلوقاتِ من النَّوع نفسه تكون مُنظمَّة بطريقة تعاونية.

- يستفيد الأفراد من الحياة الاجتماعية، وتزداد الفائدة مع ازدياد عدد المخلوقات.
- تتكوَّن الحشرات الاجتماعية من طبقات اجتماعية عدَّة، لكلّ منها مهام مُتخصِّصة.
- الأنظمة الاجتماعية للفقريات أقل تنظيمًا، وتتأثَّر بتوافر الغذاء والافتراس.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. مُنبِّه إشارة، آلية مُطلقة للغريزة، نمط فعل ثابت، ومُنبِّه فوق عادي:
   أ. هي آليات مُرتبطة مع سلوكات تمَّ تعلُّمها.
   ب. هي مُكونات سلوكية غريزية.
   ج. تتضمَّن سلوكات لا يُمكن تفسيرها على أساس المُسبِّب النِّهائي.
   د. تتضمَّن سلوكات لا تخضع للانتخاب الطبيعي.
2. في التكيف الفعَّال:
   أ. يتعلَّم الحيوان أنَّ سلوكًا مُعيَّنًا يُؤدي إلى جائزة أو عقاب.
   ب. يربط الحيوان بين مُنبِّه غير شرطي مع استجابة شرطية.
   ج. يكون التَّعلُّم غير مُهم.
   د. يكون التَّعود مطلوبًا للاستجابة المُناسبة.
3. من دراسة تطور التَّغريد في العصفور الدُّوري ظهر أنَّ:
   أ. اكتساب التَّغريد الخاص بالنَّوع غريزيّ.
   ب. هناك مكونين لهذا السُّلوك: قالب وراثي وتعلُّم.
   ج. اكتسابَ التَّغريد مثالٌ على التَّعلُّم الارتباطي.
   د. كلّ ما ذُكر صحيح.
4. الفرق بين اتباع مجموعة من تعليمات القيادة أعطاك إياها أحدهم على الطَّريق (مثل "... خذ اليمين عند الضوء المقبل، تجاوز أربعة أحياء، وانعطف نحو اليسار...") واستعمال خريطة لإيجاد وجهتك مثل الفرق بين:
   أ. الملاحة وتحديد الاتجاه، على التَّوالي.
   ب. التَّعلُّم والهجرة، على التَّوالي.
   ج. تحديد الاتجاه والملاحة، على التَّوالي.
   د. هو سبب عدم امتلاك الطيور القُدرة على تحديد الاتجاه.
5. أحد أهم الاختلافات بين الإشارة في أثناء الغزل ووضع علامات منطقة سيادة هو:
   أ. أنَّ الأول دائمًا خاص بالنَّوع.
   ب. أنَّ الثاني دائمًا خاص بالنَّوع.
   ج. كلاهما دائمًا يتضمَّن سلسلة من المُنبه والاستجابة.
   د. الأول دائمًا يبدأ بالذَّكر.
6. يفترض علم البيئة السّلوكيّ أنّ:
   أ. الصِّفات السُّلوكية جميعها غريزية.
   ب. التَّعلُّم هو السُّلوك المُحدِّد السَّائد.
   ج. الصِّفات السُّلوكية تخضع للانتخاب الطبيعي.
   د. الصِّفات السُّلوكية لا تؤثِّر في التَّلاؤم.
7. بحسب نظرية جمع الغذاء الأمثل:
   أ. يُقلِّل الأفراد إلى الحد الأدنى الطَّاقة المتناولة لكلّ وحدة زمن.
   ب. مُحتوى الطَّاقة للمادة الغذائية هو المُحدِّد الوحيد لاختيار جامع الغذاء للغذاء.
   ج. فترة جمع الغذاء هي المُحدِّد الوحيد لاختيار جامع الغذاء للغذاء.
   د. ربما يكون الغذاء الأعلى في الطَّاقة أقل أهمية من الغذاء الأقل طاقة إذا كان يأخذ وقتًا أطول لجمع الغذاء الأكبر.
8. نشأ ريش الذَّيل الزاهي في ذكر الطاووس؛ لأنَّه:
   أ. يُشجِّع النَّجاح التَّكاثري.
   ب. يُشجِّع بقاء الذُّكور.
   ج. يُقلِّل البقاء والنَّجاح التَّكاثري.
   د. لا شيء مما ذُكر.
9. من وجهة نظر الإناث، التَّلقيح خارج-الزَّوجين:
   أ. سلبي دائمًا.
   ب. يقدم دائمًا منافع غير مُباشرة من الجينات الجيدة.
   ج. ربما يكون مفيدًا إذا كانت المنفعة المُكتسبة من شريك التَّلقيح خارج-الزَّوجين أكثر من التَّكلفة.
   د. يُمكن حدوثه إن كان ذكر التَّلقيح خارج-الزَّوجين يمتلك صفة "إعاقة".
10. في نظام فردية-زوجية المجموعة الكروموسومية لتحديد الجنس، تكون الذُّكور:
    أ. أحادية المجموعة الكروموسية.
    ب. ثنائية المجموعة الكروموسية.
    ج. عقيمة.
    د. ليست موجودة؛ لأنَّ النحل يوجد على شكل جماعات أحادية الجنس.
11. وَفق انتخاب النِّسب، إنقاذ حياة _____ سوف يكون له التأثير الأقل في زيادة تلاؤمك التَّام.
    أ. أمك. ب. أخيك.
    ج. أخت زوجتك. د. ابنة أخيك.
12. الإيثار:
    أ. مُمكن فقط مع التَّبادلية.
    ب. مُمكن فقط مع انتخاب النِّسب.
    ج. لا يُمكن تفسيره إذا علمت كيفية عمل الانتخاب الطبيعي.
    د. سوف يحدث فقط عندما تكون فائدة التَّلاؤم من عمل ما أكبر من تكلفة التَّلاؤم.

أسئلة تحدٍّ

1. عُد إلى (الشَّكل 54-25). البيانات عن حجم بلح البحر التي أكلتها سرطانات الشاطئ تقترح أنَّها تأكل أحجامًا أصغر من المُتوقع استنادًا إلى نموذج جمع الغذاء الأمثل. اقترح فرضية للسَّبب، وصِف تجربة لاختبار فرضيتك.
2. عُد إلى (الشَّكل 54-26). أُزيلت ستة أزواج من الطُّيور، وأُدخلت أربعة أزواج. من أين جاء الزوجان الجديدان؟ إضافة إلى ذلك، لقد تبين أن كثيرًا من الطيور التي لم تُزل وسّعت من إقليمها الخاص، أما الزوجان الجديدان اللذان أُدخلا فكانت أقاليمهما في النهاية أصغر مقارنة مع الزوجين القديمين (اللذين أزيلا). وضح سبب حدوث ذلك.
3. عُد إلى (الشكل 54-28). تُفضِّل إناث الطَّاووس التَّزاوج مع ذكور تمتلك بُقعًا أكثر على ريش ذيلها (أي، ريش ذيل أطول). كان مُقترحًا أنَّه كلما كان ريش الذَّيل أطول أصبح طيران الذَّكر أصعب. إحدى الفرضيات المُحتملة لتفسير مثل هذه الخيارات بالنِّسبة إلى الأنثى، هو أنَّ الذُّكور بريش ذيل أطول تُعاني إعاقة أكثر خطورة، ولأنَّها استطاعت النجاة مع ذلك، فإنَّ ذلك يعكس "حيويتها". اقترحْ بعض الدِّراسات التي تسمح لك بفحص هذه الفرضية. يجب أن يشمل وصفك نوع الصِّفات الوراثية التي عليك فحصها، ولماذا؟
4. يُعرَّف العمل الإيثاري بأنَّه السّلوك الذي يُفيد فردًا آخر على حساب الفرد الذي يقوم بالعمل. هناك نظريتان حول كيفية تفسير نشوء مثل هذا السُّلوك: التَّبادلية وانتخاب النِّسب. في سياق الانتخاب الطَّبيعي، هل الفعل الإيثاري "مُكلف" على الفرد الذي يُؤدِّيه؟
5. ما النتائج المُحتملة لتطور فريسة على مُفترس ما، مثل ربط الضِّفدع للألوان الصفراء والسوداء مع ألم لسعة نحلة؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

الفصل 55

علم بيئة الجماعات
Population Ecology

سوجز المفاهيم

55-1 التَّحدي البيئي

- *المخلوقات الحية قادرة على الاستجابة للتَّغيُّرات البيئية التي تحدث خلال فترة حياتها.*
- *يؤدي الانتخاب الطَّبيعي إلى تكيُّف تطوري للظُّروف البيئية.*

55-2 الجماعات: مجموعات من نوع واحدٍ في مكان واحد

- *يطلق على التوزيع الجغرافي للجماعة النطاق (المدى).*
- *تخضع النِّطاقات للتوسّع والتضيّق.*
- *تمتلك الأفراد في الجماعات أنماطَ تباعدٍ مُختلفة.*
- *تتكون فوق الجماعة من جماعات مُختلفة، ويُمكنها أن تتبادل الأعضاء.*

55-3 ديموغرافية الجماعة وديناميكيتها

- *نسبة الجنس وزمن الجيل يؤثِّران في مُعدَّلات نمو الجماعة.*
- *يتحدَّد التَّركيب العمري بأعداد الأفراد في المجموعات العمرية المُختلفة.*
- *جداول الحياة تُظهر احتمالية البقاء والتَّكاثر خلال فترة حياة العُصبة.*
- *توضِّح مُنحنيات علامات البقاء كيفية تغير احتمالية البقاء مع تقدم العمر.*

55-4 تاريخ الحياة وتكلفة التَّكاثر

- *يهدف الاستثمار لكل فرد من النسل إلى زيادة التلاؤم إلى الحد الأقصى.*
- *تُمثِّل الأحداث التَّكاثرية لكل فترة عمرية مقايضة إضافية.*
- *العمر عند أول تكاثر يرتبط مع فترة الحياة.*

مقدّمة

علم البيئة، دراسة كيفية ارتباط المخلوقات الحية بعضها مع بعض، وكيفية ارتباطها مع بيئاتها، جزء مُعقَّد ورائع من علم الأحياء له تأثيرات مُهمة في كل واحد منّا. في أثناء استكشاف المبادئ البيئية، سوف ندرس أولًا كيف تستجيب المخلوقات الحية للبيئة غير الحية التي توجد فيها، وكيف تؤثر هذه الاستجابات في خصائص الجماعات، مؤكِّدين ديناميكية الجماعة. في الفصل الـ 56، سنُناقش مُجتمعات الأنواع المُتعايشة والتَّفاعلات التي تحدث بينها. وأمّا في الفصول اللاحقة، فسنُناقش عمل الأنظمة البيئية كلها والغلاف الحيوي، مُنتهين إلى دراسة المشكلات التي تواجه كوكبنا والأنواع المُرافقة لنا.

55-5 نمو الجماعة والحدود البيئية

- *ينطبق نموذج النمو الأُسي على الجماعات التي ليس لها حدود نمو.*
- *نموذج النمو المنطقي (اللوجستي) ينطبق على جماعات تقترب من قدرة الحمل الخاصة بها.*

55-6 العوامل التي تُنظِّم الجماعات

- *تحدث التَّأثيرات المُعتمدة على الكثافة، عندما يتأثر كلّ من التَّكاثر والبقاء بحجم الجماعة.*
- *تشمل التَّأثيرات غير المُعتمدة على الكثافة الاضطرابات البيئية والكوارث.*
- *دورات الجماعة ربما تعكس تفاعلات مُعقدة.*
- *توافر المصادر يؤثر في تكيُّفات تاريخ الحياة.*

55-7 نمو الجماعة البشرية

- *نمت الجماعات البشرية بشكل أُسي.*
- *تُظهر أهرام الجماعة نزعات الولادة والوفاة.*
- *نمو البشرية المُستقبلي مشكوك فيه.*
- *تَناقُص مُعدَّل نمو الجماعة.*
- *الاستهلاك في العالم المُتطور ضاءل المصادر أكثر.*

openkandom.com

55-1 التَّحدي البيئي

تُحدِّد طبيعة البيئة الفيزيائية بمقدار كبير أي المخلوقات يمكن أن تعيش في مُناخ أو منطقة مُعينة. تشمل العناصر المُهمة في البيئة مايأتي:

درجة الحرارة Temperature. تكيَّفت مُعظم المخلوقات الحية للعيش ضمن نطاق درجات حرارة ضيق نسبيًّا، وسوف تموت إن زادت أو نقصت درجات الحرارة. ففصل النُّمو للنَّبات على سبيل المثال يتأثَّر كثيرًا بدرجة الحرارة.

الماء Water. تحتاج كلّ المخلوقات الحية إلى الماء. يكون الماء على اليابسة، شحيحًا في الأغلب، لذلك فإنَّ أنماط هطل الأمطار له تأثير أساسي في الحياة.

أشعة الشمس Sunlight. يعتمد النِّظام البيئي كله تقريبًا على الطَّاقة المُلتقطة عن طريق التَّمثيل الضوئي؛ إذ يؤثر توافر أشعة الشمس في كمية الحياة التي يدعمها النِّظام البيئي، خاصةً تحت السطح في المُجتمعات البحرية.

التربة Soil. القوام الفيزيائي، ودرجة الحموضة، والمُكونات المعدنية للتربة تُحدِّد بشكل شديد غالبًا نموَّ النَّبات، خاصةً توافر النيتروجين والفوسفور.

الفرد الذي يواجه تغيرًا بيئيًّا ربما يحافظ على "حالة ثبات" للبيئة الدَّاخلية، وهي حالة تُعرف بالاستتباب أو **الاتزان الداخلي Homeostasis**. تستخدم حيوانات عدة، ونباتات آليات فسيولوجية، أو شكلية، أو سلوكية للإبقاء على الاتزان. تستعمل حشرة الخنفساء في (الشكل 55-1) آلية سلوكية لتتغلَّب على التَّغيُّرات الشديدة في توافر الماء. تُعرَّف حيوانات ونباتات أُخرى بأنها **مُتكيِّفة Conformers** لأنها تتكيَّف مع البيئة التي تعيش فيها، فأجسامها تكيَّفت لدرجة الحرارة، والملوحة، ونواحٍ فيزيائية أُخرى في محيطها.

يُمكن رؤية الاستجابات للتَّغيُّر البيئي على المدى القريب والبعيد. على المدى القريب، أي الفترات الزَّمنية من دقائق قليلة وحتى كامل فترة حياة المخلوق الحي، تمتلك المخلوقات طرقًا مُختلفة للتَّغلُّب على التغيّر البيئي. على المدى الأطول، يمكن للانتخاب الطَّبيعي أن يعمل لجعل الجماعة أكثر تكيُّفًا مع البيئة.

الشكل 55-1

مواجهة تحدّي الحصول على الرُّطوبة. على تلال الرِّمال الجافة لصحراء ناميبيا في جنوب غرب إفريقيا، الخنفساء جامعة الضباب *Onymacris unguicularis* تجمع الرُّطوبة من الضباب عن طريق رفع بطنها إلى أعلى عند قمة تلة لتجمع الماء المُتكاثِف؛ يتكاثف الماء على شكل قُطيرات تسيل إلى الأسفل نحو فم الخنفساء.

الجدول 55-1 التَّغيُّرات الفسيولوجية على ارتفاعات عالية

زيادة في مُعدَّل التَّنفس.	
زيادة في إنتاج خلايا الدَّم الحمراء، رافعًا كمية الهيموجلوبين في الدَّم.	
تناقُص قدرة الارتباط الخاصة بالهيموجلوبين، زيادة في المُعدَّل الذي يُفرَّغ فيه الأكسجين إلى الأنسجة.	
زيادة كثافة الميتوكندريا، والشُّعيرات الدَّموية، وصبغة الميوجلوبين في العضلات.	

المخلوقات الحية قادرة على الاستجابة للتَّغيُّرات البيئية التي تحدث خلال فترة حياتها

خلال اليوم، أو الفصل، أو فترة الحياة، يجب أن يتغلَّب المخلوق على كثير من ظروف الحياة. تفعل المخلوقات ذلك من خلال قُدرات فسيولوجية، وشكلية، وسلوكية تمتلكها. هذه القُدرات هي نواتج انتخاب طبيعي يعمل على خلفية بيئية مُحدَّدة عبر الوقت، وذلك يفسر لماذا قد لا يستمر في الحياة المخلوق الفرد إذا انتقل إلى بيئة مُختلفة.

الاستجابات الفسيولوجية

كثير من المخلوقات قادر على التَّكيُّف مع التَّغيُّر البيئي بإنجاز تعديلات فسيولوجية. على سبيل المثال، أنت تتعرق عندما يكون الجو حارًّا، لزيادة فقدان الحرارة بالتبخر، وبهذا يتم منع السخونة الزائدة. بالطريقة نفسها، ربما يتعرض الناس الذين يزورون المناطق العالية مبدئيًّا لمرض المرتفعات- الذي تشمل أعراضه اضطرابًا في دقات القلب، ودوارًا، وتعبًا، وصداعًا، واضطراب الذِّهن، وفي حالات جدِّية تجمُّع السوائل في الرئتين- بسبب الضَّغط الجوي المُنخفض، وما يتبعه من نقص توافر الهواء. بعد أيام عدَّة، عادة ما يشعر الناس أنفسهم بحالٍ أحسن، لأنَّ كثيرًا من التَّغيُّرات الفسيولوجية زادت من توصيل الأكسجين لأنسجة أجسامهم (جدول 55-1).

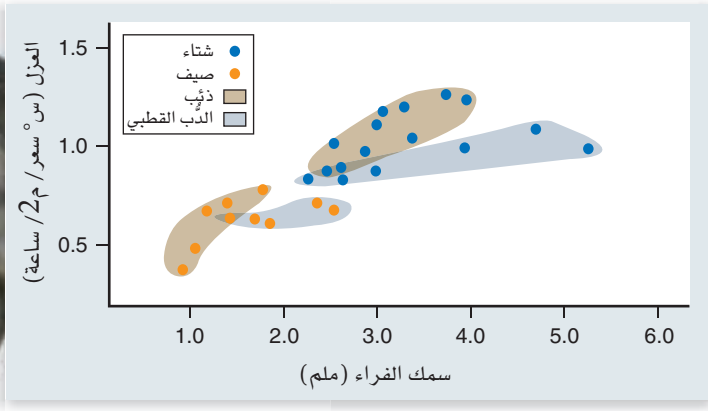
تتجنب بعض الحشرات التجمُّد في الشتاء بإضافة جليسرول "مضاد للتَّجمد" في دمائها، وتقاوم حشرات أُخرى التجمُّد بتحويل كمية كبيرة من مخازن الجلايكوجين إلى كحولات تحمي أغشية خلاياها من تلف التَّجمد.

القُدرات الشَّكلية (المورفولوجية)

الحيوانات التي تُحافظ على درجة حرارة داخلية ثابتة (ذوات الدم الحار) في البيئة الباردة تمتلك تكيُّفات تُقلِّل فقدان الطاقة. على سبيل المثال، الكثير من الحيوانات تُكوِّن فراءً سميكًا خلال الشتاء، يقوم فراؤها بالعزل الحراري للإبقاء على حرارة الجسم. بشكل عام، كلما كان الفراء أسمك، كان العزل الحراري أكبر (الشكل 55-2). ولذلك، فإنَّ فرو الثَّعلب أسمكُ بثلاث مرات تقريبًا في الشتاء منه في الصيف، ويعزل أكثر من مرتين تقريبًا.

الاستجابات السُّلوكية

تتعامل الكثير من الحيوانات مع التَّغيُّرات البيئية بالتَّحرك من بقعة في البيئة إلى بقعة أُخرى مُتجنِّبة المناطق غير المُلائمة. تستطيع السحلية الاستوائية في (الشكل 55-3) أن تُبقي درجة حرارة جسمها مُنتظمة تقريبًا في البيئة المفتوحة



الشكل 55–2

التكيفات الشَّكلية. سُمك الفراء في ثدييات أمريكا الشمالية له تأثير مهم في درجة العزل التي يقدِّمها الفراء.

بالاستلقاء في رُقع تقع عليها أشعة الشمس، ومن ثَمَّ تتراجع في الظِّل عندما تصبح ساخنةً بدرجة كافية. على العكس من ذلك، في الغابات الظَّليلة، لا تمتلك السحلية نفسها الفرصة لتنظيم درجة حرارة جسمها من خلال طرق سلوكية. لذلك، فهي تُصبِّح مُتكيِّفة وتتكيف مع درجة الحرارة المُحيطة.

التكيفات السلوكية يمكن أن تكون مُتطرفة. فضفادع الطِّين ذوات الرِّجل المجرفة (الجنس *Scaphiophus*)، التي تعيش في صحارى أمريكا الشمالية، يمكن أن تدفن نفسها مترًا تحت السطح تقريبًا. وتبقى هناك مدة قد تصل إلى 9 أشهر كل عام، تنخفض مُعدَّلات أَيْضِها بشكلٍ كبير، حيث تعيش على مخزون الدُّهن. وعندما يصبح الجوُّ رطبًا، باردًا مرة أُخرى، تخرج وتتكاثر. تنضج ضفادع الطِّين الشابة بسرعة، وتدفن نفسها تحت الأرض.

يؤدّي الانتخاب الطبيعي إلى تكيّف تطوري للظروف البيئيَّة

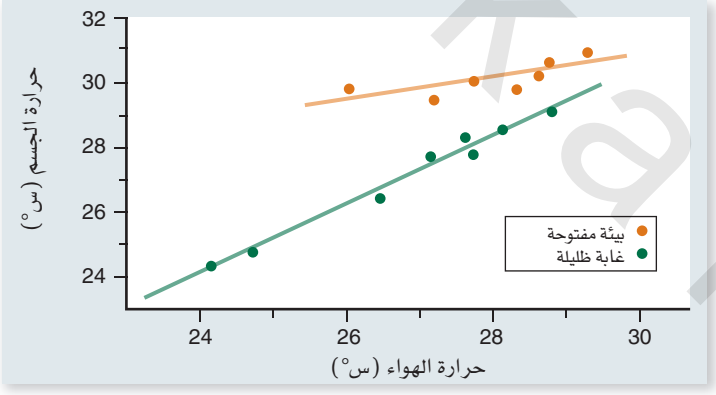
قُدرة الفرد على تعديل فسيولوجيته، أو شكله، أو سلوكه هو ذاته تكيّف تطوّريّ، أي نتاج الانتخاب الطَّبيعي. يُمكن أيضًا أن تكشف نواتج الانتخاب الطبيعي بمُقارنة الأنواع القريبة جدًا من بعضها التي تعيش في بيئات مُختلفة. في مثل تلك الحالات، تكون الأنواع قد طوَّرت تكيّفات أَخّاذة للبيئة المحدَّدة التي تعيش بها.

على سبيل المثال، الحيوانات التي تعيش في مُناخات مُختلفة تُظهر اختلافاتٍ عدة. الثدييات من مُناخات باردة تميل إلى أن يكون لها آذان وأطراف قصيرة –وهي ظاهرة تُدعى قاعدة ألن *Allen's rule* – التي تُقلّل مساحة السطح الذي يفقد الحيوان من خلاله الحرارة. السحالي التي تعيش في مُناخات مختلفة تمتلك تكيفات فسيولوجية للتلاؤم مع الحياة على درجات حرارة مختلفة. سحالي الصحراء لا تتأثر بدرجات الحرارة العالية التي يمكنها أن تقتل سحلية من شمال أوروبا، ولكن السحالي الشمالية قادرة على الرَّكض، والإمساك بالفريسة، وهضم الغذاء على درجات حرارة أبرد لا تتمكن عندها سحالي الصحراء من الحركة.

تمتلك كثير من الأنواع أيضًا تكيّفات للعيش في مناطق شحيحة المياه. الكل يعرف عن الجمل وحيوانات الصحراء الأُخرى التي يُمكنها أن تبقى أزمانًا طويلة دون أن تشرب الماء. مثال آخر للتكيّف مع الصحراء يمكن مشاهدته في الضفادع. مُعظم الضفادع تمتلك جلودًا رطبةً يمكن من خلالها نفاذ الماء بسهولة. مثل هذه الحيوانات لا يمكنها أن تعيش في مُناخات جافة؛ لأنها سوف تعاني الجفاف، وتموت. على كل حال، حلت بعض الضفادع هذه المشكلة بتقليل سرعة فقدان الماء لحدٍّ منخفض جدًا. أحد الأنواع، على سبيل المثال، يُفرز مادة شمعية من غدد مُتخصِّصة تعزل الجلد، وتُقلِّل مُعدَّلات فقدان الماء بـ 95%.

يمكن دراسة التكيف لبيئات مُختلفة أيضًا بطريقة تجريبية. على سبيل المثال، عندما زُرعت سلالات من بكتيريا *E. coli* على درجات حرارة عالية (42° س)، فإنَّ السرعة التي تستهلك عندها المصادر تحسنَّت خلال الوقت. بعد 2,000 جيل، زادت مثل هذه المقدرة 30% أكثر عمّا كانت عليه عند بداية التَّجربة. ما زالت الآلية التي زادت بها فعالية استخدام المصادر غير معلومة ومركزًا عليها في الأبحاث الحالية.

تستخدم المخلوقات الحية آليات فسيولوجية، وشكلية، وسلوكية مختلفةً للتكيف مع التَّغيُّرات البيئية. طوَّرت الأنواع، مع الزمن، تكيفات للعيش في البيئات المُختلفة.



الشكل 55–3

التكيفات السُّلوكية. في المناطق المفتوحة، سحلية عُرف الدِّيك في بورتوريكو (*Anolis cristatellus*) تُحافظ على درجة حرارة ثابتة نسبيًّا بالبحث عن الشمس والتَّشمُّس في رُقَع من أشعة الشمس؛ وينتج عن هذا، أنها تستطيع المحافظة على درجة حرارة عالية نسبًّا حتى بعد أن يبرد الهواء. على العكس، في الغابات الظَّليلة هذا السُّلوك غير مُمكن، وتتكيَّف درجة حرارة الجسم إلى ذلك الوسط المُحيط.

استقصاء

عندما تسنح الفرصة، تُنظِّم السَّحالي درجة حرارة جسمها لتُحافظ على درجة حرارة مُثلى لأداء الوظائف الفسيولوجية. هل السَّحالي في المناطق المفتوحة تمتلك سلوكات هروب مُختلفة عن السَّحالي في الغابة الظليلة؟

Obeikandi.com

2-55 الجماعات: مجموعات من نوع واحد في مكان واحد

تعيش المخلوقات الحية أعضاء في **جماعات Populations**، أي مجموعات من الأفراد تعيش معًا في مكان وزمان واحد. فيما تبقى من هذا الفصل، سوف ندرس خصائص الجماعات، مُركِّزين على العناصر التي تُؤثر فيما إذا كانت الجماعة ستنمو أم ستنكمش وبأي مُعدَّل. سيكون التَّركيز في تساؤلنا على النمو الانفجاري لجماعة البشر في العالم خلال العقود الماضية.

يمكن تعريف التَّعبير جماعة بشكل أضيق أو أوسع. هذه المرونة تسمح لنا بالتَّحدُّث بتعابير مُشابهة عن جماعة البشر في العالم، أو جماعة الطلائعيات في أمعاء النمل الأبيض أو جماعة الغزلان التي تعيش في الغابة. في بعض الأحيان، يكون حدود تعريف الجماعة واضحًا، مثل حافة بحيرة جبلية مُنعزلة لسمك السلمون، وفي بعض الأحيان تكون غير واضحة، كَتَحرُّكِ أفراد الغزلان بسهولةٍ جيئةً وذهابًا بين غابتين يفصلهما حقل ذرة.

هناك ثلاث خصائص لبيئة الجماعة على جانب من الأهمية: نِطاق (مدى) الجماعة المساحة التي توجد عليها الجماعة، ونمط توزيع الجماعة ضمن ذلك النِّطاق، وكيف تتغير الجماعة في الحجم خلال وقت معين.

يُطلق على التَّوزيع الجغرافي للجماعة النِّطاق (المدى)

لا توجد جماعة تعيش في مناطق العالم كلها، حتى البشر. مُعظم الأنواع، حقيقةً، تمتلك نطاقات جغرافية مُحدَّدة نسبيًّا، ونطاق بعض الأنواع ضئيل. على سبيل المثال، سمكة ثقب الشيطان تعيش في ينبوع واحد في جنوب نيفادا (الشكل 55-4)، وحشرة سوكورو متساوية الأرجل (*Thermosphaeroma thermophilus*) تعيش في ينبوع واحد في نيومكسيكو. على الطَّرف الآخر، بعض الأنواع عالية التَّوزيع، الدولفين العادي (*Dolphinus delphis*)، على سبيل المثال، يعيش في مُحيطات العالم جميعها.

كما ذكرنا سابقًا، يجب أن تكون المخلوقات مُتكيفةً مع البيئة التي توجد فيها. الدّببة القُطبية مُتكيفة بشكل خاص للعيش في برودة المنطقة القطبية، ولكنك لن تجدها في الغابة المطرية الاستوائية. تعيش بعض بدائيات النوى في المياه الساخنة لينابيع يلوستون القريبة من الغليان، ولكنها لا توجد في مياه الجداول الباردة المُجاورة. لكل جماعة احتياجاتها الخاصة- درجة حرارة، ورطوبة، وأنواع مُعينة من الغذاء، ومجموعة من العوامل الأُخرى- التي تُحدِّد أماكن تعايشها وتكاثرها، والأمكنة التي لا تستطيع العيش فيها. إضافة إلى ذلك، ففي الأماكن التي يمكن أن تكون مناسبة، توجد المُفترسات، أو المُنافسات، أو الطفيليات التي ربما تمنع الجماعة من احتلال مساحة مُعينة، وهو موضوع سوف نتحدث عنه في (الفصل الـ 56).

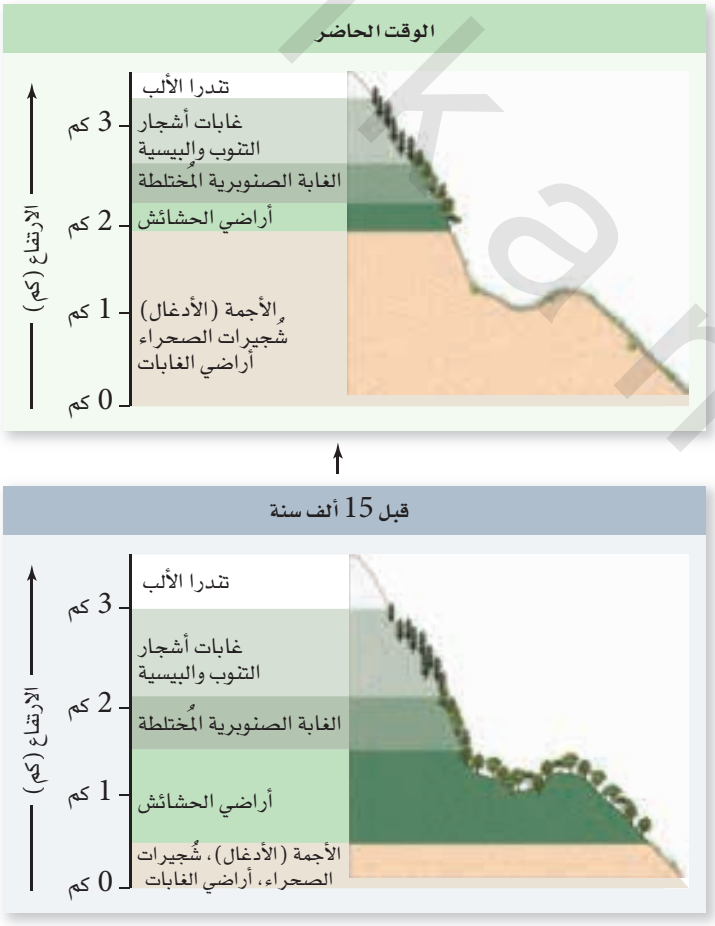
الشكل 55-4

سمكة ثقب الشيطان (*Cyprinodon diabolis*). تمتلك هذه السمكة نطاقًا أصغر من أي نوع من الفقريات في العالم.

تخضع النِّطاقات للتوسّع والتضيّق

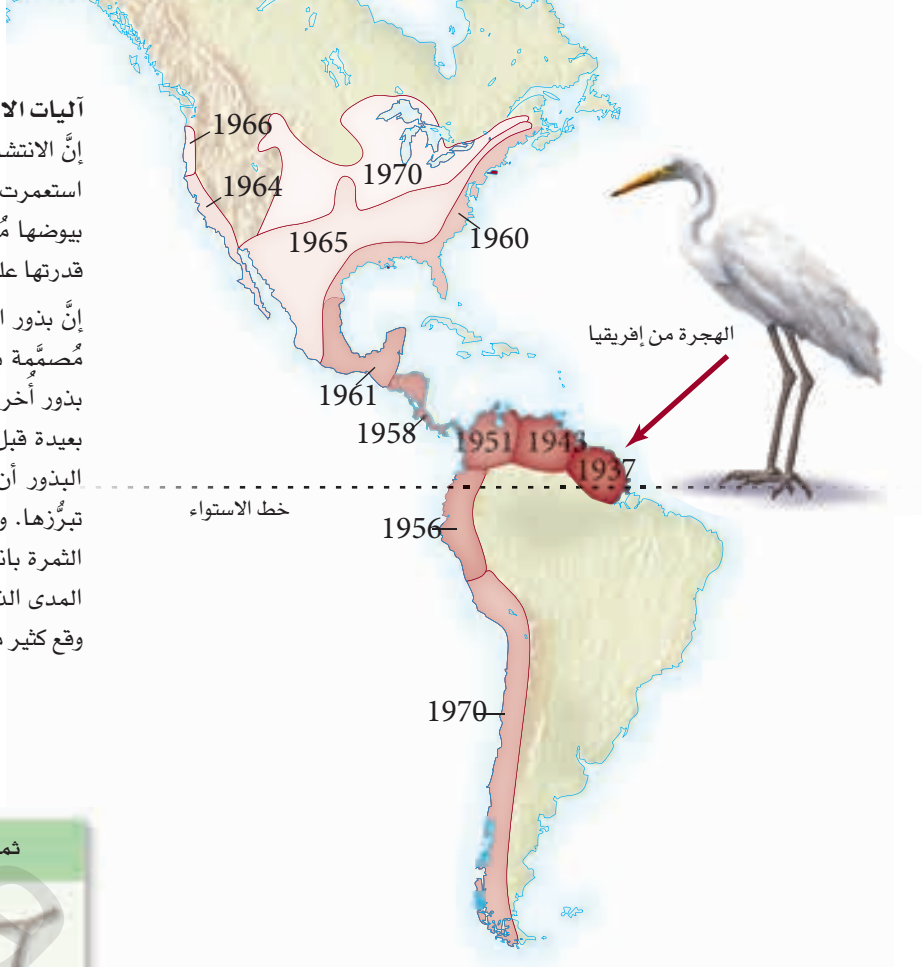
نطاقات الجماعة ليست ساكنة، ولكنها تتغير خلال الوقت. هذه التغيُّرات تحدث لسببين. في بعض الحالات، تتغير البيئة، فبتراجع الأنهار الجليدية في نهاية العصر الجليدي الأخير قبل 10,000 سنة تقريبًا، توسَّعت كثير من جماعات نباتات وحيوانات أمريكا الشمالية شمالًا. في الوقت نفسه، كلما أصبحت المُناخات أكثر دفئًا، واجهت الأنواع إزاحة في الارتفاع الذي يمكن أن تعيش عليه (الشكل 55-5).

إضافة إلى هذا، يُمكن للجماعات أن تُوسِّع نطاقاتها عندما تُصبح قادرة على التَّغلب على بيئة غير مُلائمة كي تستوطن مساحات مُلائمة، لم تصل إليها من قبل. على سبيل المثال بلشون الماشية الأبيض المُستوطن في إفريقيا، في وقت ما في



الشكل 55-5

إزاحة الارتفاع في التوزيع بحسب الارتفاعات للأشجار على جبال جنوب غرب أمريكا الشمالية. خلال الفترة الجليدية، أي قبل 15 ألف سنة، كانت الظروف أبرد مما هي عليه الآن. عندما أصبح المُناخ أدفأ، غيَّرت أنواع الأشجار التي تحتاج إلى درجات حرارة أبرد نطاقها إلى الأعلى في الارتفاع؛ حتى تعيش في ظروف مُناخية متكيفة معها.



الشكل 55-6

توسُّع نطاق بلشون الماشية (*Bubulcus ibis*). بلشون الماشية- سُمِّيَ كذلك لأنه يتبع الماشية والحيوانات ذات الحافر الأُخرى، مُلتقطًا أيّ حشرات أو فقريات صغيرة تثيرها الماشية- وصل أولًا أمريكا الجنوبية في أواخر 1800. منذ 1930، تمَّ توثيق تمدُّد نطاق هذا النَّوع بشكل جيد، عندما انتقل شمالًا إلى أغلب أمريكا الشمالية، وجنوبًا على طول الجانب الغربي للأنديز إلى القرب من الحافة الجنوبية لأمريكا الجنوبية.

أواخر 1800، ظهرت هذه الطيور في شمال أمريكا الجنوبية، قاطعةً 3,500 كم تقريبًا عبر الأطلسي، ربما بمساعدة الرِّياح القوية. منذ ذلك الوقت، وسَّعت بشكل ثابت نطاقها، ويمكن الآن أن توجد في مُعظم الولايات المُتحدة (الشكل 55-6).

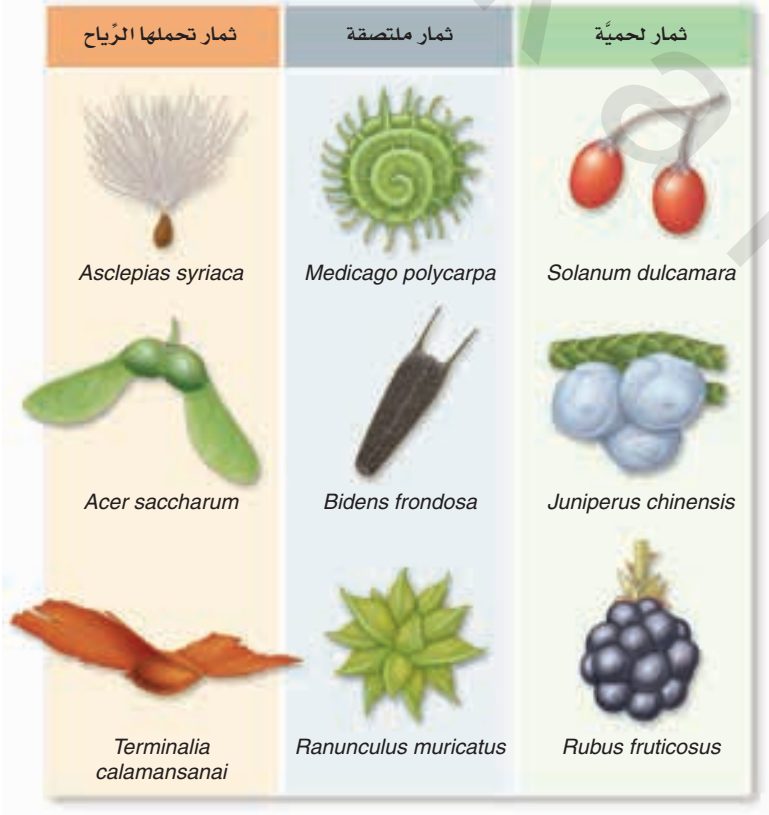
تأثير البشر

بتغيير البيئة، سَمَحَ البشر لبعض الأنواع، مثل القيوط، بتوسيع نطاقاتها، وبالتحرك إلى مساحات لم توجد فيها من قبل. وأكثر من ذلك، عمل البشر بوصفهم وسيلة انتشار لكثير من الأنواع. بعض هذه الأنواع كانت ناجحة بشكل كبير، كما سنُناقش في (الفصل الـ59). على سبيل المثال، تم إدخال 100 طائر زرزور إلى مدينة نيويورك سنة 1896 بمحاولة غير مُنظَّمة لتجميع كل أنواع الطيور التي ذكرها شكسبير. انتشرت جماعتها بشكل ثابت، حتى إنه مع حلول 1980، انتقلت عبر الولايات المُتحدّة جميعها. يمكن إعطاء أمثلة عن نباتات وحيوانات لا حصر لها، وتزداد القائمة كل سنة. ولسوء الحظ، فإن نجاح مثل هذه الأنواع الدَّخيلة يتمُّ على حساب الأنواع الأصيلة.

آليات الانتشار

إنَّ الانتشار إلى مساحات جديدة يمكن أن يحدث بطرق عدّة. كأحد الأمثلة، لقد استعمرت السحالي جزرًا عدّة بعيدة، ربما بسبب طفو أو انجراف الأفراد أو بيوضها مُحمَّلة على النباتات. توجد الوطاويط على الجزر البعيدة غالبًا، بسبب قدرتها على الطيران إليها. وقد تكون هي الثدييات الوحيدة على هذه الجزر.

إنَّ بذور النباتات مُصمَّمة للانتشار بطرق عدَّة (الشكل 55-7). بعض البذور مُصمَّمة بطريقة الدِّيناميكا الهوائية لتقذفها الرِّياح إلى مسافات بعيدة. تمتلك بذور أُخرى تراكيب تلتصق بفراء أو ريش الحيوانات، ولذلك تُحمل إلى مسافات بعيدة قبل أن تسقط على الأرض. بذور أُخرى مُحاطةٌ بثمار لُبيَّة، ويُمكن لهذه البذور أن تعبر الجهاز الهضمي للثدييات أو الطيور، ومن ثم تنمو، حيث يتم تبرُّزها. وأخيرًا، يتمُّ دفع بذور نبات الهدال (*Arceuthobium*) بقوة من قاعدة الثمرة بانطلاق انفجاري. وعلى الرَّغم من أنَّ احتمالَ وقوع أحداث الانتشار بعيد المدى الذي يؤدي إلى تأسيس جماعة جديدة قليلٌ، فإنه خلال ملايين السنوات، وقع كثير من مثل هذه الانتشارات.



الشكل 55-7

بعض كثير من تكيفات البذور. طوَّرت البذور عددًا من الطُّرق المُختلفة التي سهَّلت انتشارها من النَّبات الأُم. بعض البذور يُمكنها أن تتنقل مسافات بعيدة جدًا عن طريق الرِّياح، في حين تُنقَل البُذور المُحاطة بثمار ملتصقة أو لحمية عن طريق الحيوانات.

Obeikandl.com

تمتلك الأفراد في الجماعات أنماط تباعد مُختلفة

إن الطريقة التي يتوزع فيها أفراد الجماعة هي ميزة أخرى لتركيب الجماعة. فلربما تتوزع بطريقة عشوائية، أو متُناسقة، أو تكتُّلية (الشكل 55-8أ).

التَّوزيع العشوائي

يحدث التَّوزيع العشوائي للأفراد في داخل المجموعات عندما لا تتفاعل مع بعضها بقوة، وعندما لا تتأثر بالنَّواحي غير المُنتظمة من بيئتها. إنَّ التَّوزيعات العشوائية غير شائعة في الطبيعة. بعض أنواع الأشجار، على كل حال، تمتلك على ما يبدو توزيعات عشوائية في الغابات المطرية البنميَّة (الشكل 55-8ب).

التَّوزيع المُتناسق (المنتظم)

ربما يحدُث التَّوزيع المُتناسق للأفراد داخل المجموعات، ولكنه لا يحدث دائمًا، بسبب التَّنافس على المصادر. يُمكن الوصول إلى هذا التَّوزيع، على كل حال، بطرق عدة

في الحيوانات، يحصل التَّوزيع المُتناسق غالبًا عن طريق تفاعلات سلوكية، كما ذكرنا في (الفصل الـ 54). في كثير من الأنواع، تُدافع أفراد من جنس واحد أو من جنسين عن منطقتها ضد أفراد تمَّ استبعادهم عنها. هذه المناطق تزوِّد المالك بالوصول الحصري إلى المصادر مثل الغذاء، والماء، وإخفاء الهاربين، أو الشريك، وتميل إلى توزيع الأفراد بشكل متساوٍ عبر الموقع. حتى في الأنواع التي ليس لها مناطق، تُحافظ الأفراد غالبًا على مساحات تُدافع عنها، فلا تسمح لحيوانات أُخرى بالدُّخول إليها.

التَّوزيع المُتناسق شائع بين النباتات أيضًا، بسبب التَّنافس على المصادر. الأفراد المُتقاربة من بعضها ستتنافس على الضوء المُتوافر، أو الغذاء، أو الماء. هذه التنافسات قد تكون مُباشرة، كأن يلقي نبات ظله على نبات آخر، أو غير مُباشرة، كأن يتنافس نباتان باستخلاص الغذاء أو الماء من مساحة مُشتركة. إضافة إلى هذا، بعض النباتات، مثل شُجيرات الكريوسوت، تُفرز مواد كيميائية في التُّربة المُحيطة تكون سامة لأفراد آخرين من النوع نفسه. في كل الحالات هذه، فقط النباتات التي تتباعد عن بعضها بشكل كافٍ هي التي تستطيع العيش معًا، ما يؤدي إلى توزيع مُنتظم.

التَّوزيع التَّكتُّلي

تتجمع الأفراد على شكل مجموعات أو كتل بسبب التَّوزيع غير المُتساوي للمصادر في بيئاتها الحالية. إنَّ التَّوزيعات التَّكتُّلية شائعة في الطبيعة؛ لأنَّ الحيوانات، والنباتات، والمخلوقات الدَّقيقة المُنفردة تميل إلى العيش في مناطق مُعرَّفة بنوع التُّربة، والرُّطوبة أو نواحٍ أُخرى من البيئة التي تكيفَّت معها بشكل حسن.

تقود التَّفاعلات الاجتماعية أيضًا إلى توزيعاتٍ تكتُّلية. فكثير من الأنواع تعيش، وتتنقل في مجموعات كبيرة، تندرج عليها أسماء عدة (على سبيل المثال، قطيع، أو سرب، أو جماعة). يُمكن لهذه التَّجمعات أن توفر كثيرًا من الإيجابيات، مثل زيادة الانتباه والحماية من المُفترسات، وتقليل تكلفة طاقة التَّحرك خلال الماء والهواء، وتسهيل التَّعرُّف إلى كل أفراد المجموعة.

على نطاق أوسع، تتوزع المجموعات بكثافة عالية في داخل نطاقها، وبكثافة أقل في الاتجاه نحو الحواف. تنتج مثل هذه الأنماط غالبًا بسبب الطريقة التي تتغير فيها البيئة في المساحات المُختلفة.

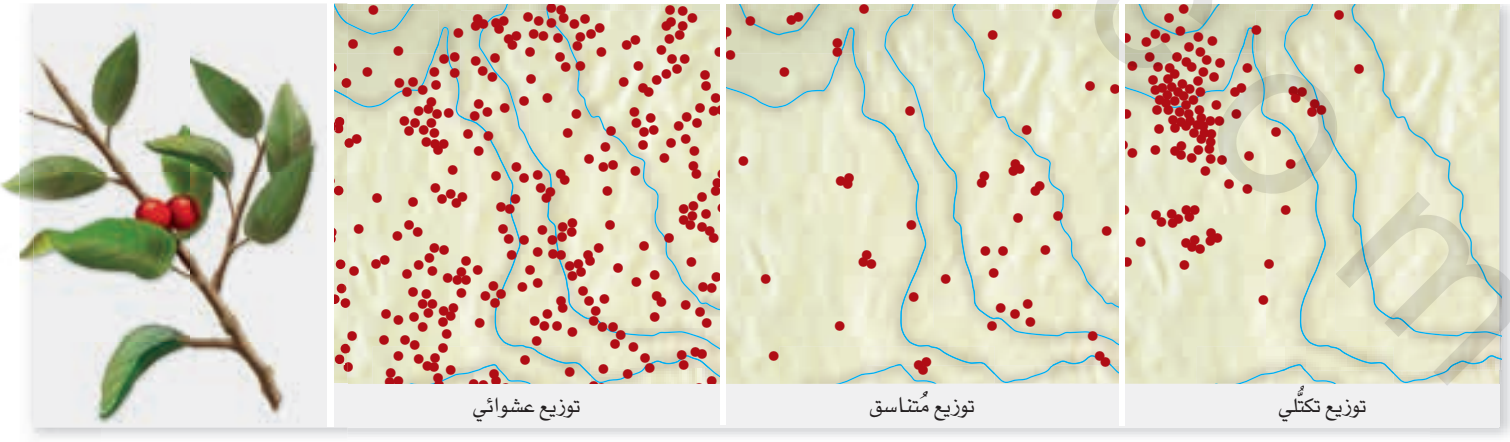
تكون الجماعات أفضل تكيفًا للظُّروف الموجودة في داخل نطاق توزيعها. وعندما تتغير الظُّروف، تصبح الأفراد أسوأ تكيفًا، ولذلك تقل الكثافات. في النهاية، يصل الأفراد إلى النُّقطة التي لا يستطيعون بعدها المُقاومة أو العيش أبدًا؛ وهذا ما يُميِّز حواف نطاق الجماعة.

الشكل 55-8

توزيع الجماعة. الأنماط المُختلفة من التَّوزيع تُظهرها (أ) توزيعات مُختلفة لمُستعمرات البكتيريا و(ب) ثلاثة أنواع مُختلفة لأشجار من المكان نفسه في بنما.

المصدر: البيانات من اليزابيث لوسوس، مركز علم الغابات الاستوائية، معهد سميثسون للأبحاث الاستوائية.

أ.



ب. *Chamguava schippii* *Coccoloba coronata* *Brosimum alicastrum*

تتكون فوق الجماعة من جماعات مُحددة مختلفة ويمكنها أن تتبادل الأعضاء

توجد الأنـواع غالبًا على شكل شبكة من الجماعات المُختلفة تتفاعل مع بعضها عن طريق تبادُل الأفراد. مثل هذه الشبكة، تُدعى **فوق الجماعات Metapopulations**، توجد في مساحات تكون فيها البيئة المُناسبة مُوزَّعة على شكل رُقَع مُنفصلة بامتداداتٍ من بيئة غير مناسبة.

الانتشار واحتلال البيئة

الدَّرجة التي تتفاعل فيها الجماعات داخل فوق الجماعة تعتمد على كمية الانتشار؛ هذا التَّفاعل في الأغلب غير مُتناظر؛ الجماعات المُتزايدة في الحجم تميل إلى إطلاق كثير من الأفراد المُنتشرة، في حين تميل الجماعات ذات المستويات الأقل إلى استقبال مهاجرين أكثر مما تُطلق. إضافة إلى ذلك، تميل الجماعات المُنعزلة نسبيًّا إلى استقبال القليل من القادمين نسبيًّا.

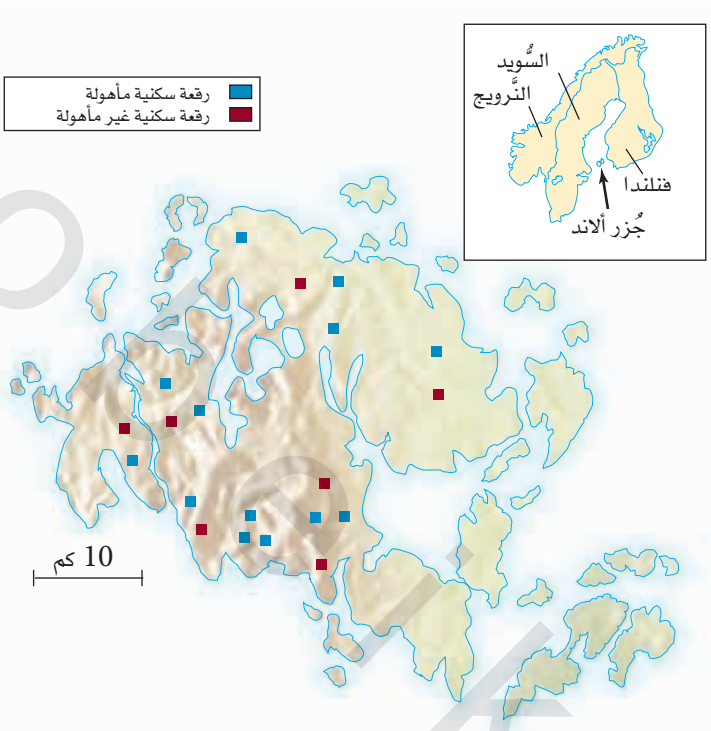
لا يُمكن أن تُحتَل كلُّ البيئات المُناسبة داخل مساحة فوق الجماعة في أي وقت، لأسباب عدة. ربما تنقرض بعض الجماعات المُنفردة بسبب مرض وبائي، أو حرائق مأساوية أو فقدان التَّنوع الوراثي نتيجة لوصول الجماعة إلى عنق الزجاجة (راجع الفصل الـ59). على كل حال، الانتشار من مجموعات أُخرى ربما يعيد استعمار مثل تلك المناطق في النهاية. في بعض الحالات، عدد البيئات المُحتلة في فوق الجماعة ربما يُمثِّل اتِّزانًا يكون فيه مُعدَّلُ انقراض جماعات موجودة متوازنًا مع معدَّل استعمار بيئات فارغة.

فوق الجماعات المصدر – والمهبط

ربما يمتلك نوع ما تركيب فوق الجماعة في مناطق تكون فيها بعض البيئات مناسبة للإبقاء على جماعة مدة طويلة، ولكن بعضها الآخر لا يكون كذلك. في هذه الأوضاع، التي تُسمّى **فوق الجماعات المصدر– والمهبط Source–sink metapopulations**، تُرسل الجماعات في البيئات الأفضل (المصادر) باستمرار أفرادًا مُنتشرة تدعم الجماعات في البيئات الأفقر (المهابط). بغياب مثل هذا التَّعويض المُستمر، يمكن أن يُصبح نمو البيئات المهابط سلبيًّا، وقد يؤول مصيرها إلى الانقراض.

تـمَّ دراسة فـوق الجماعـات للفراشات بالتَّحديـد بشكل مُكثَّـف. في إحـدى الدِّراسات، أخـذ الباحثون عينات من فراشة جلانفيل Glanville في 1600 مرج أخضر في جنوب غرب فنلندا (الشكل 55-9). بالمُعدَّل، تنقرض 200 جماعـة كل عـام، ولكن 114 مَرْجًـا فارغًا يتمُّ استعمارها. تزيد عوامـل مُتنوعة على ما يبدو من فرصة انقراض جماعة، ويشمل هذا صِغَر حجم الجماعة، وانعزالها عن مصدر المُهاجرين، وقِلَّة توافر المصادر (كما هو مُشار إليه بعدد الأزهار في المَرْج)، ونقص التَّنوع الوراثي في الجماعة.

عزا الباحثون سبب زيادة عدد الانقراضات بشكل أكبر من عدد الاستعمار إلى صرامة فصول الصّيف الجافة. ولأن أيًّا من الجماعات لم يكن كبيرًا بشكل كافٍ ليعيش وحده، فإنَّ استمرار عيش الأنواع يحتاج على ما يبدو إلى وجود مُستمر لشبكة فوق الجماعات، حيثُ يتمُّ فيها تكوين جماعات جديدة بشكل مُستمر، ويتمُّ تزويد الجماعات الموجودة بمهاجرين. لهذا، فإنَّ الطَّقس السَّيئ ربما يقضي على الأنواع، على الأقل في هذا الجزء من النِّطاق الخاص به.



الشكل 55–9

فوق جماعات الفراشات. توجد فراشة جرانفيل (*Melitaea cinxia*) في فوق جماعات في جنوب غربي فنلندا على جُزر ألاند. لا يوجد أي جماعات كبيرة بالحجم الكافي، بحيث تعيش وحدها فترات طويلة، ولكن الهجرة المُستمرة للأفراد من جماعات أُخرى تسمح بالبقاء. إضافة إلى هذا، يؤدي تكوُّن الجماعات الجديدة المُستمر إلى معادلة انقراض الجماعات المُؤسَّسة أصلًا، على الرَّغم من أنَّ الانقراضات في السنوات الحديثة زادت على الاستعمارات.

حيث توجد فوق الجماعات، يُمكن أن تمتلك مضمونين مُهمَّين لنِطاق النَّوع: الأول من خلال الاستعمار المُستمر للرُّقع الفارغة، تمنع فوق الجماعات الانقراض طويل الأمد. إن لم يكن هناك مثل هذا الانتشار، فإنَّ كلّ جماعة ربما تهلك في النِّهاية، ما يؤدي إلى اختفاء النَّوع من المساحة كلّها. زيادةً على هذا، في فوق الجماعات من النَّوع مصدر–مهبط، قد يحتل النَّوع مساحة أكبر مما يحتاج إليه، شاملًا المساحات على الحواف، التي لا يمكنها دعم الجماعة دون تزويد مُتواصل للمُهاجرين. لهذه الأسباب، فإنَّ دراسة فوق الجماعات أصبحت مُهمةً جدًا في بيولوجيا المُحافظة، حيث أصبحت البيئات الطبيعية مُقطَّعة بشكل مُتزايد.

الجماعة: مجموعة من الأفراد من النَّوع نفسه تعيش معًا في مساحة ما. النِّطاق، أو المساحة التي تحتلها الجماعة، يتغيَّر مع الوقت.

يُمكن أن يكون توزُّع الأفراد في جماعة ما عشوائيًا، أو مُتناسقًا، أو تكتُّليًا، وهذا يتحدَّد بشكل جزئي بتوافر المصادر.

قد يوجد الأفراد على شكل جماعات ضعيفة التَّرابط فيما بينها، تُدعى فوق الجماعات.

OpenKnowledge.com

3-55 ديموغرافية الجماعة وديناميكيتها

تتأثر ديناميكية الجماعة – كيف تتغير عبر الزمن– بعوامل عدة. أحد العوامل المُهمة هو التَّوزيع العمري للأفراد، أي نسبة الأفراد البالغين، واليافعين، والصغار.

الديموغرافيا Demography: الدِّراسة الكمية للجماعات. يمكن دراسة كيفية تغيّر حجم الجماعة خلال الزَّمن على مستويين: كُلِّي وجُزئي. على المُستوى الأشمل، يُمكننا دراسة الجماعة ككل كي نُحدِّد ما إذا كانت تتزايد، أم تتناقص، أم تبقى ثابتة. ببساطة، تنمو الجماعات إذا زاد عدد المواليد على عدد الوفيات، وتتناقص إذا كان عدد الوفيات يزيد على عدد المواليد. يكون فهم مثل هذه الثوابت غالبًا أسهل، على كل حال، إن جزَّأنا الجماعة إلى وحدات أصغر مُكونة من أفراد من العمر نفسه (على سبيل المثال، أعمارهم سنة واحدة) ودرسنا العوامل التي تؤثر في مُعدَّلات الولادة ومُعدَّلات الوفاة لكل وحدة بشكل مُنفصل.

نسبة الجنس وزمن الجيل يُؤثران في مُعدَّلات نمو الجماعة

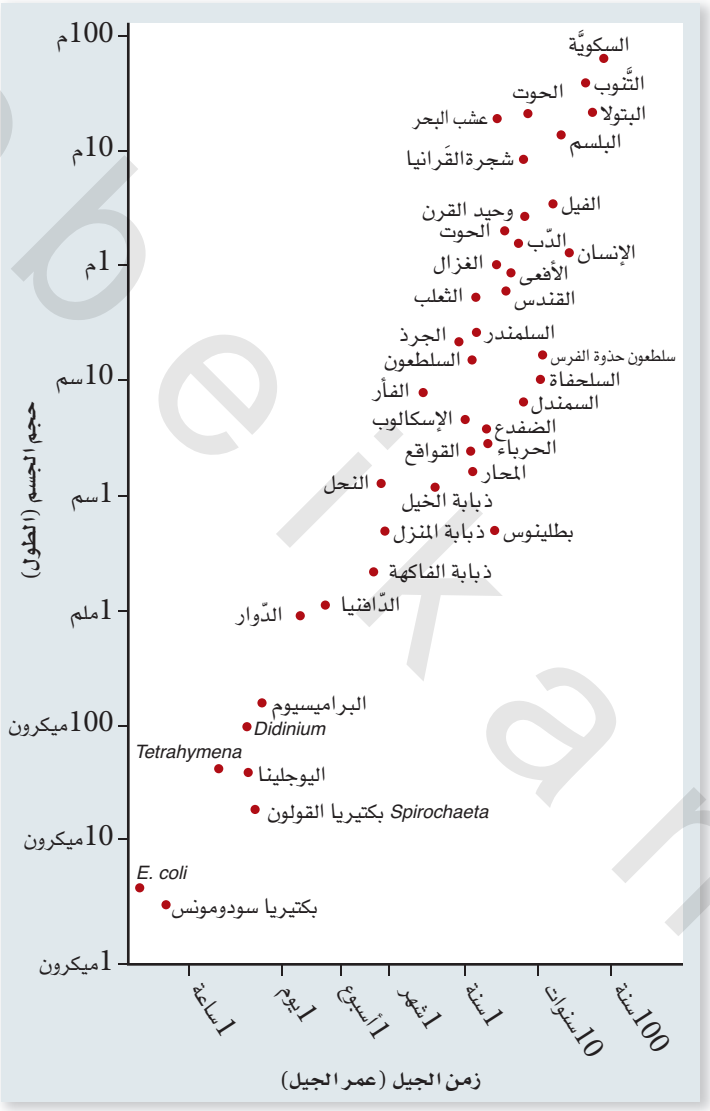
يُمكن أن يتأثر نمو الجماعة **بنسبة الجنس Sex ratio** للجماعة. عادة ما يرتبط عدد الولادات في جماعة بشكل مُباشر مع عدد الإناث؛ وربما لا ترتبط الولادات بشكل قوي مع أعداد الذُّكور في الأنواع التي يتزاوج فيها ذكر واحد مع إناث كثيرات. في أنواع كثيرة، يتنافس الذُّكور لفرصة التَّزاوج مع الإناث، كما تعلمت في الفصل السابق؛ ولهذا، نجد أن القليل من الذُّكور له كثير من التَّزاوجات، وكثير من الذكور لا يتزاوجون أبدًا. في مثل هذه الأنواع، لا تؤثّر نسبة الجنس المُنحازة للإناث في مُعدَّلات النُّمو؛ إنَّ الانخفاض في عدد الذُّكور سيغير ببساطة هويات الذُّكور المُتزاوجة دون أن يُقلِّل من عدد الولادات. على العكس، بين الأنواع أُحادية التَّزاوج، ربما يكون للأزواج روابط تكاثرية طويلة الأمد، وانخفاض أعداد الذكور هنا ربما يُمكنه أن يُقلِّل بشكل مُباشر أعداد الولادات.

زمن الجيل Generation time: مُعدَّل الفترة الزمنية بين ولادة الفرد وولادة نسله. ويُمكنه أيضًا أن يؤثر في مُعدَّلات نمو الجماعة. تختلف الأنواع في زمن الجيل لها. يمكن لاختلاف حجم الجسم أن يُفسِّر الكثير من هذا التَّنوع، تمر الفئران بـ 100 جيل تقريبًا مقارنة مع مرور الفيل بجيل واحد (الشكل 55-10). ولكن لا يعني الحجم الصغير دائمًا زمن جيل قصير. فسمندل الماء، على سبيل المثال، أصغر من الفئران، ولكنه يملك زمن جيل أطول بشكل واضح.

مع تساوي الأشياء الأخرى جميعها، يمكن للجماعات ذات زمن الجيل القصير أن تزيد في الحجم بشكل أسرع من الجماعات ذات الأعمار الأطول. وبشكل مُعاكس، ولأنَّ زمن الجيل وفترة الحياة في العادة مُرتبطان بشكل قوي، فإنّ الجماعات ذات أزمان الجيل القصيرة ربما يُمكنها أيضًا أن تتضاءل في الحجم بسرعة أكبر، إذا تناقص مُعدَّل الولادة بشكل مُفاجئ.

يتحدَّد التَّركيب العمري بأعداد الأفراد في المجموعات العمرية المُختلفة

يُطْلَقُ على مجموعة من الأفراد في العمر نفسه **العصبةُ Cohort**. في مُعظم الأنواع تختلف احتمالية أنَّ فردًا ما سوف يتكاثر أو يموت خلال فترة حياته. ولهذا السبب وداخل الجماعة، لكل عصبة مُعدَّل ولادة خاص بها، أو **خصوبة Fecundity**، وتُعرَّف بأنها عدد النَّسل النَّاتج في زمن قياسي (على سبيل المثال، كل عام)، ومُعدَّل وفاة أو **فنائية Mortality**، وهو عدد الأفراد الذين يموتون خلال تلك الفترة.



الشكل 55-10

العلاقة بين حجم الجسم وزمن الجيل. بشكل عام، تمتلك المخلوقات الأكبر أزمان جيل أطول، على الرَّغم من وجود حالات استثنائية.

استقصاء

إذا أصبحت المصادر أكثر وفرة، هل تتوقع زيادةً في حجم الجماعة للأنواع الصغيرة أم الكبيرة بشكل سريع؟

عدد الأفراد النِّسبي في كل عصبة يُبيِّن **التَّركيب العمري Age structure** للجماعة. ولأنَّ العُصَب المُختلفة تمتلك خصوبة ومُعدَّلات فنائية مُختلفة، فإنَّ التَّركيب العمري له تأثير حساس في مُعدَّل نمو الجماعة. إنَّ الجماعات ذات نسبة الأفراد الصغار الكبيرة على سبيل المثال، تميل إلى النُّمو بسرعة؛ لأنَّ نسبة مُتزايدة من أفرادها قابلة للتَّكاثر. الجماعات البشرية في كثير من الدُّول النامية هي مثال على ذلك، كما سنُناقش لاحقًا في هذا الفصل. على العكس، إن كانت النِّسبة الكبيرة من الجماعة هي نسبيًّا كبيرة في العمر، فإنَّ الجماعات ربما تتناقص. هذه الظاهرة تُمثِّلها الآن اليابان وبعض الدُّول في أوروبا.

Operation

الجدول 55-2 جدول حياة العصبة للعشب *Poa annua*، مكونة من 843 نبتة صغيرة

العمر (في فترة 3 – أشهر)	عدد الأحياء عند بداية زمن الفترة	نسبة العُصبة الحية عند بداية زمن الفترة (البقائية)	الوفيات خلال زمن الفترة	مُعدَّل الفناء خلال زمن الفترة	البذور المُنتجة خلال زمن الفترة	البذور المُنتجة لكل فرد ناجٍ (الخصوبة)	البذور المُنتجة لكل عضو في العصبة (الخصوبة×البقائية)
0	843	1.000	121	0.143	0	0.00	0.00
1	722	0.857	159	0.271	303	0.42	0.36
2	527	0.625	211	0.400	622	1.18	0.74
3	316	0.375	172	0.544	430	1.36	0.51
4	144	0.171	90	0.626	210	1.46	0.25
5	54	0.064	39	0.722	60	1.11	0.07
6	15	0.018	12	0.800	30	2.00	0.04
7	3	0.004	3	1.000	10	3.33	0.01
8	0	0.000	.		المجموع=1665		المجموع=1.98

جداول الحياة تُظهر احتمالية البقاء والتَّكاثر خلال فترة حياة العُصبة

لتقييم كيفية تغير الجماعات في الطبيعة، يستخدم علماء البيئة **جدولَ الحياة Life table**، الذي يُجدولُ مصير العُصبة من الولادة حتى الموت، مُظهرًا عدد الأنسال النَّاتجين، وعدد الأفراد الذين يموتون كلّ عام. الجدول 55-2 يُظهر مثالًا تحليليًّا لجدول حياة من دراسة لعشب المرج *Poa annua*. تتبّعت هذه الدِّراسة مصير 843 فردًا خلال زمن، مُظْهرةً بالرَّسم عدد المُتبقين في كلّ فترة، وعدد الأنسال التي يُنتجها كلُّ مُتبقٍّ.

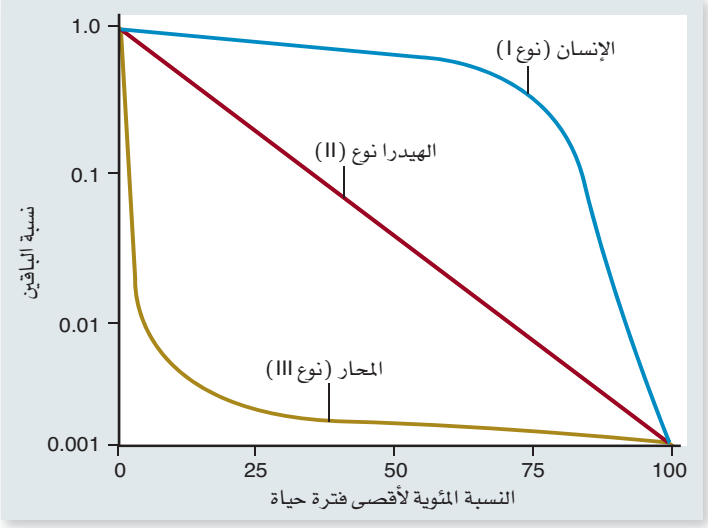
في (الجدول 55-2)، يُشير العمود الأول إلى عمر العُصبة (أي، عدد فترات الثلاثة أشهر من بداية الدِّراسة). ويُشير العمودان الثاني والثالث إلى عدد النَّاجين ونسبة العُصبة الأصلية التي بقيت حية عند بداية تلك الفترة. العمود الخامس يُمثِّل **مُعدَّل الفناء Mortality rate**، ونسبة الأفراد التي بدأت الفترة وهي حية، ولكن ماتت في نهايتها. ويشير العمود السابع إلى مُعدَّل عدد البذور التي يُنتجها كلّ فرد ناجٍ في تلك الفترة، في حين يظهر العمود الأخير عدد البذور المُنتجة نسبة إلى حجم العُصبة الأصلي.

يُمكن تعلُّم الكثير من دراسة جداول الحياة. في حالة *P. annua*، نُلاحظ أنَّ كلاًّ من احتمال الموت وعدد النَّسل المُنتج لكل فرد ناجٍ يزيد بثبات مع العمر. بإضافة الأرقام في العمود الأخير، نحصل على مجموع أعداد الأنسال التي أنتجتها الأفراد في العُصبة الابتدائية. هذا الرَّقم هو 2 تقريبًا، وهذا يعني أنَّ لكلّ عضو أصلي في العُصبة، في المُعدَّل فردين جديدين تمَّ إنتاجهما. العدد 1.0 سيكون رقم كسر التَّعادُل، أي النُّقطة التي تكون عندها الجماعة لا تنمو، ولا تتكمش. في هذه الحالة، تنمو الجماعة بُسرعة على ما يبدو.

في أغلب الحالات، يكون تحليل جدول الحياة أكثر تعقيدًا من هذا. أولًا، فيما عدا المخلوقات ذات فترات الحياة القصيرة، من الصَّعب تتبُّع مصير العُصبة حتى موت آخر فرد. المسار البديل هو بناء دراسة مَقْطَعِيَّة، واختبار مصير العُصَب من أعمار مُختلفة في فترة واحدة. إضافة إلى هذا، فإن وجود عوامل كثيرة- مثل تكاثُر الأنسال قبل أن تموت كلّ أعضاء العُصبة الأم- يُعقِّد تفسير ما إذا كانت المُجتمعات تنمو أم تتكمش.

تُوضِّح مُنحنيات علامات البقاء كيفية تغير احتمالية البقاء مع تقدم العمر

تسمى نسبة الجماعة الأصلية التي تعيش إلى عمر معين **البقائية Survivorship** الخاصة بها. بعض نواحي التَّعبير عن التَّوزيع العمري للمجموعات يتم من خلال مُنحنيات البقائية. ويوضح (الشَّكل 55-11) أمثلة على مُنحنيات بقائية مُختلفة. يُنتج المحار أعدادًا كبيرة من النَّسل، القليل منها فقط يعيش ليتكاثر. لكن، حالما تستقر، وتنمو إلى أفراد يُمكنها أن تتكاثر، فإنَّ مُعدَّل فنائها سيقلّ جدًا (مُنحنى البقائية من النَّوع III). لاحظ أنَّ في مثل هذا النَّوع من المُنحنيات، ترتبط البقائية والفنائية بشكل عكسي. ولهذا، فالتَّناقُص السَّريع في نسبة المحار المُتبقي يُشير إلى أنَّ القليل من الأفراد ناجون، مُنتجًا بذلك مُعدَّل فناء عاليًا. على العكس، الخط المُستوي عند الأعمار الكبيرة يُشير إلى بقائية عالية وفنائية مُنخفضة.



الشَّكل 55-11

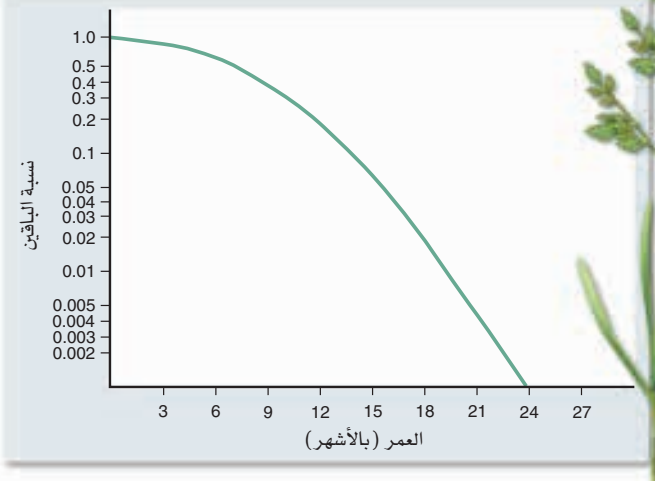
مُنحنيات البقائية. اصطلاحًا، البقاء (المحور العمودي) مرسوم على محور لوغاريتمي. يمتلك الإنسان دورة حياة من نوع I، والهيدرا (حيوان قريب من هلام البحر) نوع II، والمحار نوع III.

في الهيدرا، وهي حيوانات قريبة من هلام البحر، هناك الاحتمالية نفسها لأن تموت عند أي عمر، والنتيجة مُنحنى بقائية مستقيم (نوع II).

وأخيرًا، فإن مُعدَّلات الفنائية في الإنسان، كما في الحيوانات الأُخرى وفي الطَّلائعيات، ترتفع بشكل حاد في أواخر الحياة (مُنحنى البقائية من النَّوع I).

بالطَّبع، هذه التَّوصيفات هي فقط تعميمات، وكثير من المخلوقات تُظهر أنماطًا أكثر تعقيدًا. فاختبار البيانات لـ *P. annua*، على سبيل المثال، يُظهر أنها أقرب ما يُمكن إلى مُنحنى البقائية من النَّوع II (الشكل 55-12).

مُعدَّل نمو الجماعة هو دالة حساسة لتركيبها العمري. التَّركيب العمري للجماعة والكيفية التي تختلف فيها الفنائية ومُعدَّلات الولادة بين العُصَب العمرية المُختلفة يُحدِّد ما إذا كانت الجماعة ستزيد أم تقل في الحجم.



الشكل 55-12

مُنحنى البقائية لعُصبة من عشب المرج *Poa annua*. بعد أشهر عدة من العمر تزداد الفنائية بمُعدَّل ثابت خلال الزَّمن.

استقصاء

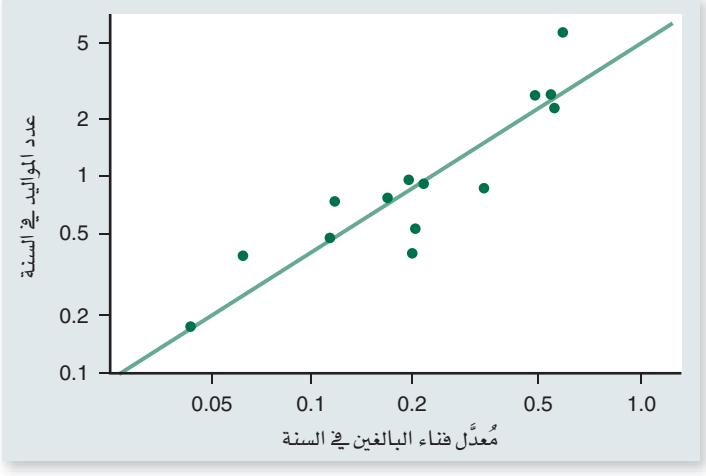
افترض أنَّك أردت إبقاء عشب المرج في غرفتك بوصفه نباتًا منزليًا. افترض، أيضًا، أنَّك أردت شراء نبات مُنفرد يمكنه العيش لأطول فترة مُمكنة. أي عمر نبات ستشتري؟ كيف يُمكن لشكل مُنحنى البقائية أن يؤثر في إجابتك؟

4-55 تاريخ الحياة وتكلفة التَّكاثر

يُحابي الانتخاب الطَّبيعي الصفات التي تزيد أعداد الأنسال النَّاجية المُتبقية في الجيل القادم إلى حد أقصى. العاملان المؤثران في هذه الكميَّة هما: مُدَّة حياة الفرد، وعدد المواليد كل سنة.

لماذا لا يتكاثر كل فرد مُباشرة بعد أن يُولد، ويُنتج عائلات كثيرة من الأنسال، ويعتني بهم بشكل مُكثَّف، ويؤدي هذه الوظائف بشكل مُتكرِّر عبر حياة طويلة، ويفوق الآخرين تنافسيًّا، ويهرب من المُفترسات، ويُمسك الغذاء بسهولة؟ الإجابة هي أنَّه لا يوجد مخلوق واحد يستطيع أداء كلّ هذا. ببساطة، بسبب عدم وجود مصادر كافية مُتوافرة. وبناءً على هذا، تقسم المخلوقات المصادر، إما للتَّكاثر الحالي، أو لزيادة إمكانيتها للبقاء والتَّكاثر في فترات حياة متقدمة.

دورة حياة المخلوق الكاملة تُكوِّن **تاريخ حياته Life history**. كل تواريخ الحياة تتضمَّن تبادُلات مُهمَّة. وحيث إنَّ المصادر محدودة، فإن التغيُّر الذي يزيد من التَّكاثر ربما يُقلِّل كلًّا من البقائية والتَّكاثر المُستقبلي. أحد الأمثلة على ذلك، شجرة التَّنوب التي تُنتِج مخاريط أكثر تزيد من نجاحها التَّكاثري الحالي، ولكنها تنمو أيضًا ببطء أكثر. ولأنَّ عدد المخاريط المُنتَجة يدلّ على حجم الشجرة، فإن هذا النُّمو المنخفض سيُقلِّل عدد المخاريط التي يُمكنها إنتاجها في المُستقبل. وبشكل مُشابه، تمتلك الطُّيور التي تمتلك أنسالًا أكثر كلّ عام احتمالية أكبر للموت



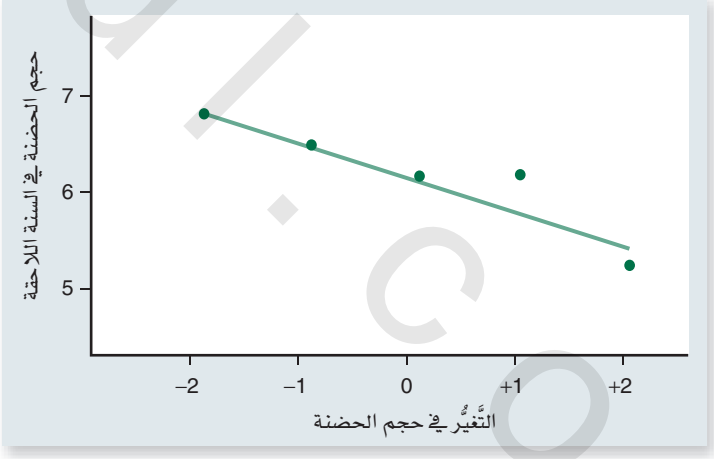
الشكل 55-13

الإنتاجية لها ثمن. بيانات من أنواع عدّة من الطُّيور تُشير إلى أنَّ الخُصوبة المُتزايدة في الطُّيور ترتبط بالفنائية العالية، تتراوح من القَطْرَس (الأقل) إلى الدّوري (الأعلى). الطُّيور التي تُربي أنسالًا أكثر كلّ عام لديها احتمالية أكبر للموت خلال ذلك العام.

خلال تلك السنة، أو تُنتج حضنات بيض أصغر في السَّنة اللاحقة (الشكل 55-13). وبشكل مُعاكس، الأفراد التي تُؤخر التَّكاثر ربما تنمو بصورة أسرع وأكبر، مُحسِّنة التَّكاثر المُستقبلي.

في إحدى التَّجارُب الرَّائعة، بدَّل الباحثون عدد البيوض في أعشاش طائر مُلتقِط الذُّباب المُطوق (الشكل 55-14). الطُّيور التي تمتلك حضنة بيض (عدد البيوض المُنتجة في فترة تكاثُر واحدة) تمَّ تقليلها، صرفت طاقة أقل في تربية صغارها، ولذلك كانت قادرةً على أن تضع بيوضًا أكثر في السنة التي بعدها، أما تلك التي أُعطيت بيوضًا أكثر، فعملت بجدّ أكثر، ومن ثم وضعت بيوضًا أقل في السنة التي بعدها. أشار علماء البيئة إلى تناقُص الجهد التَّكاثري المُستقبلي بسبب جهود التكاثر الحالية؛ فأسموه **تكلفة التَّكاثر Cost of reproduction**.

سيُفضِّل الانتخاب الطَّبيعي تاريخ الحياة الذي يزيد من نجاح فترة الحياة إلى الحد الأقصى. وعندما تكون تكلفة التَّكاثر قليلة، يجب أن يُنتج الأفراد أنسالًا كثيرة أقصى ما تستطيع؛ لأنَّ التَّكلفة قليلة. وقد تكون التَّكاليف قليلة عندما تتوافر المصادر، وقد تكون قليلةً نسبيًّا عندما تكون مُعدَّلات الفناء الكلية عالية. في الحالة الأخيرة، قد لا يستطيع الأفراد البقاء لفصل التَّكاثر المقبل على كل



الشكل 55-14

الأحداث التَّكاثرية خلال فترة الحياة. إضافة البيوض إلى الأعشاش الخاصة بطيور صائد الحشرات المُطوق (*Ficedula albicollis*)، والتي تزيد جهود التَّكاثر للأنثى التي تُربي الصِّغار، تقلل حجم الحضنة في السنة اللاحقة؛ وإزالة البيض من العشّ يزيد حجم الحضنة في السنة اللاحقة. هذه التجربة تُوضِّح التَّبادل بين جهد التَّكاثر الحالي والنَّجاح التَّكاثري المُستقبلي.

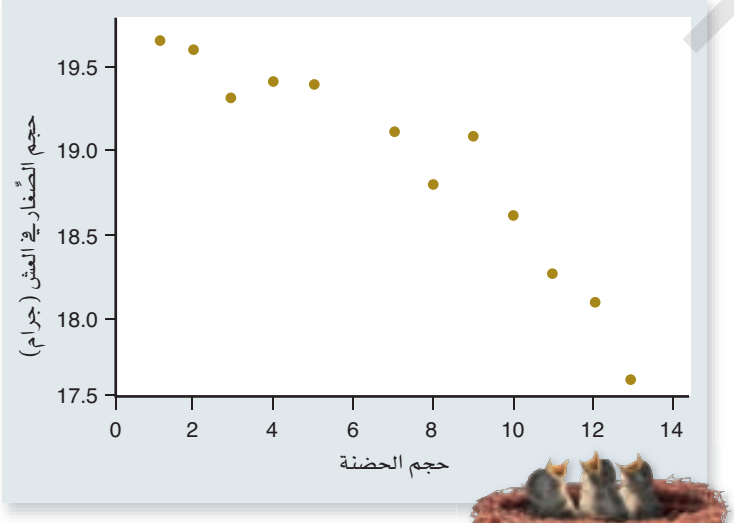
حال، لذلك فالتَّأثير المُتزايد لزيادة الجهود التَّكاثرية ربما يكون له تأثير بسيط في الباقين المُستقبليين.

وبشكل بديل، وعندما تكون تكاليف التَّكاثر عالية، ربما يرتفع النَّجاح التَّكاثري لفترة العمر إلى الحد الأقصى عن طريق تحويل التَّكاثر الحالي أو تقليله إلى الحد الأدنى لتحسين مُعدَّلات النُّمو والبقاء. قد تحصل مثل هذه الحالة عندما تُؤثِّر تكاليف التَّكاثُر بشكل واضح في قُدرة الفرد على البقاء، أو تُقلِّل عدد النَّسل الذي يُمكن أن يُنتجه في المُستقبل.

يهدف الاستثمار لكل فرد من النسل إلى زيادة التلاؤم إلى الحد الأقصى

على حسب الانتخاب الطبيعي، لا يكون عدد النَّسل المُنتَج بمثل أهمية كم هو عدد الأفراد الذين يعيشون ليتكاثروا من هذا النَّسل نفسه. وبافتراض أنَّ كمية الطَّاقة التي يتمُّ استثمارها في النَّسل محدودة، فمن اللازم وجود حالة اتزان بين عدد أفراد النَّسل النَّاتج وحجم كلّ فرد (الشكل 55-15). هذا التَّبادُل تمَّ توضيحه بشكل تجريبي في السحلية ذات البُقع الجانبية، التي تضع، في المُعدَّل بين أربع إلى خمس بيوض في المرَّة الواحدة. عندما أُزيلت بعض البيوض جراحيًّا مُبكرًا في الدَّورة التَّناسلية، أعطت الأنثى بيضة إلى ثلاث بيوض فقط، ولكنَّها زوَّدت كلّ بيضة بكميات أكبر من المُحّ، مُنتجةً بيوضًا، ومن ثمَّ صغارًا، أكبر بكثير من الطَّبيعي (الشكل 55-16). وبشكل بديل، عندما أزيل المُحّ من البيوض، أوضح العلماء أنه يُمكن إنتاج صغار أقلّ حجمًا.

في السحلية ذات البُقع الجانبية وأنواع أُخرى عدة، يُؤثِّر حجم النَّسل بشكل دقيق في إمكانيات بقائها- النَّسل الأكبر حجمًا يمتلك فرصة أكبر للبقاء. إن إنتاج



الشكل 55-15

العلاقة بين حجم كلٍّ من الحضنة النَّسل. في العصافير من النوع *Parus major*، يتناسب حجم الصِّغار في العش عكسيًّا مع عدد البيوض الموضوعة. كلما زاد عدد الأفواه التي تحتاج إلى غذاء، قلَّت قُدرة الآباء على تزويد أي منها.

استقصاء

هل يُفضِّل الانتخاب الطَّبيعي إنتاج صغار صغيرة الحجم كثيرة، أم قليلة كبيرة؟

الشكل 55-16

التَّنوع في حجم صغار السحالي ذات البُقع الجانبية (*Uta stansburiana*) عن طريق التلاعب التَّجريبي. في الحضنات التي أُزيلت منها بعض البيوض المُتطورة جراحيًّا، كانت الأنسال المُتبقية أكبر (في الوسط) من السحالي المُنتجة من حضنات ضابطة سُمِحَ لجميع أنسالها بالنُّمو (إلى اليمين). وفي تجارب أُزيل فيها بعض المُحّ من البيوض، فقست سحالي أصغر (إلى اليسار).

أنسال عدة بفُرص قليلة للبقاء ربما لا تكون أفضل إستراتيجية، لكن إنتاج نسل واحد، قوي فوق العادة أيضًا، لن يزيد عدد الأنسال الناجية إلى الحد الأقصى. ولكن، الحالة الوسط، التي ينتُج فيها أنسال عدَّة كبيرة بشكل مقبول، يجب أن تزيد عدد الأنسال النَّاجية.

تُمثِّل الأحداث التَّكاثرية لكل فترة عمرية مقايضة إضافية

إنَّ التبادُل بين العمر والخصوبة يؤدي دورًا أساسيًّا في كثير من تواريخ الحياة. تُركِّز النباتات الحوليّة ومُعظم الحشرات كلّ مصادرها التَّكاثرية على حدث كبير وحيد، ومن ثمَّ تموت. هذا التكيّف في تاريخ الحياة يُدعى **الإنجابية الأُحادية Semelparity**. المخلوقات التي تُنتج أنسالًا مرات عدَّة خلال فصول عدة تمتلك تاريخ حياة يُدعى **الإنجابية المُتكرِّرة Iteroparity**.

يجب أن تتجنب الأنواع التي تتكاثر سنويًّا تجميع نفسها بشكل زائد في أي حدث واحد تكاثري حتى تتمكن من البقاء والتَّكاثر في المُستقبل. الإنجابية الأُحادية، أو تكاثر "الضَّربة الكبيرة"، يوجد في العادة في الأنواع قصيرة العمر، التي تملك احتمالية قليلة للبقاء بين الحضنة والأُخرى، مثل النَّباتات التي تعيش في المُناخات الصعبة. تُفضَّل الإنجابية الأُحادية عندما تجلب الخصوبة تكلفة تكاثرية عالية، مثل سِباحة سمك السلمون الهادئ عكس تيار النهر إلى مناطق وضع البيوض. في هذه الأنواع، بدلًا من استثمار بعض المصادر في رهان غير مُتوقع للبقاء لفصل التَّكاثر المقبل، تضع الأفراد كلّ مصادرها في حدث تكاثري واحد.

العمر عند أول تكاثر يرتبط معَ فترة الحياة

من بين الثدييات وكثير من الحيوانات الأُخرى، تُؤجِّل الأنواع الأطول عمرًا تكاثُرها فترة أطول من الأنواع قصيرة العمر، بالنِّسبة إلى فترة الحياة المُتوقعة. تتمثل إيجابية تأخير التَّكاثر في أنَّ اليافعين يكتسبون خبرة قبل صرف تكاليف عالية للتَّكاثر. في الحيوانات طويلة العمر، تفوق هذه الميزة الإيجابية الطَّاقة التي تُستثمر في البقاء والنمو فضلًا على التَّكاثر.

في المقابل، في الحيوانات قصيرة العمر، الوقت مهم؛ لهذا، فإنَّ التَّكاثُر السريع أكثر أهمية من تدريب اليافع، ويميل التَّكاثر إلى الحدوث مُبكرًا.

تكيفات تاريخ الحياة تتضمَّن تبادُلًا بين تكلفة التَّكاثر والاستثمار في البقاء. الأنواع المُختلفة للحيوانات والنباتات تُوظِّف طُرُقًا مُختلفةً تمامًا.

5-55 نمو الجماعة والحدود البيئية

غالبًا، تبقى الجماعات عند حجم ثابت نسبيًّا، بغض النَّظر عن عدد الأنسال التي وُلدت. وكما رأيت في فصول سابقة من هذا الكتاب، استند داروين في نظريته عن الانتخاب الطبيعي بشكل جزئي إلى مثل هذا التَّناقض الظاهر. يحدث الانتخاب الطبيعي بسبب السيطرة على التَّكاثر، حيث تنتج بعض الأفراد أنسالًا ناجية أقل من أفراد آخرين. لفهم الجماعات، علينا أن نأخذ في الحسبان كيفية تكاثرها والعوامل التي تَحُدّ من نموّ الجماعة في الطبيعة.

ينطبق نموذج النمو الأُسي على الجماعات التي ليس لها حدود نموّ

يُعرَّف مُعدَّل زيادة الجماعة، ***r***، بأنَّه الفرق بين مُعدَّل الولادة ***b***، ومُعدَّل الفناء ***d***، مُصحَّحًا لحركة الأفراد داخل الجماعة أو خارجها (***e***، مُعدَّل الحركة إلى خارج المساحة؛ ***i***، مُعدَّل الحركة إلى داخل المساحة). وعلى هذا،

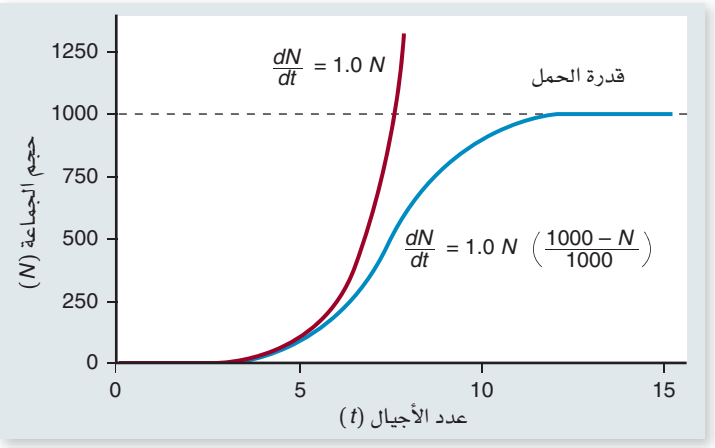
$$r = (b - d) + (i - e)$$

يُمكن أن يكون لحركة الأفراد تأثير رئيس في مُعدَّلات نمو الجماعة. وعلى سبيل المثال، فالزِّيادة في الجماعة البشرية في الولايات المُتحدة خلال العقود الأخيرة من القرن العشرين كانت بسبب الهجرة على الأغلب.

النموذج الأبسط لنمو الجماعة يفترض أنَّ الجماعة تنمو دون حدود على مُعدلها الأقصى، وأنَّ مُعدَّلات الهجرة إلى الجماعة ومنها مُتساوية أيضًا. هذا المُعدَّل، يُسمّى **الجهد الحيوي Biotic potential**، وهو المُعدَّل الذي ستزيد عنده جماعةٌ من نوع مُعيَّن عندما لا تكون هناك حدود موضوعة على مُعدَّل نُموها. رياضيًّا، يُحدد هذا بالمُعادلة الآتية:

$$\frac{dN}{dt} = r_i N$$

حيثُ N عدد الأفراد في الجماعة، و dN/dt مُعدَّل التَّغيُّر في أعدادها خلال الزمن، و r_i المُعدَّل الدَّاخلي للزِّيادة الطبيعية في الجماعة- أو المقدرة الذَّاتية للنُّمو.



الشكل 55-17

نموذجان لنمو الجماعة. يُظهر الخط الأحمر نموذج النمو الأسّيّ لجماعة لها $r=1.0$. ويوضِّح الخط الأزرق نموذج النمو اللوجستي في مجموعة لها $r=1.0$ و $K=1000$ فرد. في البداية، يتسارع النمو اللوجستي بشكل أسي؛ وعندما تُصبح المصادر محدودة، يزداد مُعدَّل الوفاة، ويتباطأ النمو. يتوقف النمو عندما يتساوى مُعدَّلا الوفاة والولادة. تعتمد في النهاية قدرة الحمل (K) على المصادر المُتوافرة في البيئة.

الجهد الحيوي لأي جماعة أُسيٌّ (الخط الأحمر في الشكل 55-17). وحتى عندما تكون الزيادة في المُعدَّل ثابتة، يتسارع عدد الأفراد الحقيقي بسرعة حالما ينمو حجم الجماعة. إن نتيجة النُّموّ الأُسّيّ دون رقابة هو انفجار الجماعة.

يضع زوج واحد من ذباب المنزل 120 بيضة في كل جيل، ويُمكنه وضع 5 تريليونات سلف في السَّنة. في عشر سنوات، ستُكوِّن أسلافهم سِربًا يُغطي سطح الكرة الأرضية بارتفاع 2م! عمليًّا، مثل هذا النمط من النموّ غير المُقيَّد يسود فترات قصيرة فقط، عادةً عندما يصل المخلوق بيئة جديدة بمصادر وفيرة. تشمل الأمثلة الطبيعية الهندباء البرية التي وصلت إلى الحقول والمروج في أمريكا الشمالية من أوروبا للمرة الأولى؛ وتستعمر الطحالب بركة حديثة الإنشاء؛ أو دخول قطط جزيرة فيها كثير من الطيور، ولكن ليس فيها مُفترسات سابقًا.

قُدرة الحمل

لا يهمّ كم تنمو الجماعات بسرعة، إذ إنَّها تصل في النِّهاية إلى حد يفرضه نقص في عوامل بيئية مهمة، مثل الحيِّز، والضَّوء، والماء، أو الغذاء. إنَّ الجماعة ربما تصل في النِّهاية إلى حالة اتزان عند حجم مُعين، يُدعى قُدرة الحمل للمكان المُعين حيث تعيش. يُرمز إلى قدرة الحمل **Carrying capacity**، بـ **K**، هو العدد الأقصى من الأفراد الذي تستطيع البيئة دعمه.

نموذج النُّمو المنطقي (اللوجستي) ينطبق على جماعات تقترب من قدرة الحمل الخاصة بها

عندما تقترب جماعة من قُدرة الحمل الخاص بها، فإنَّ مُعدَّل نُموها ينخفض بشدة؛ لأنَّ مصادر أقل تبقى لكل فرد جديد كي يستخدمها. يمكن مقاربة مُنحنى النُّموّ لمثل تلك الجماعة، التي يُقيِّدُها عامل أو أكثر في البيئة، بمعادلة النُّمو اللوجستي الآتية:

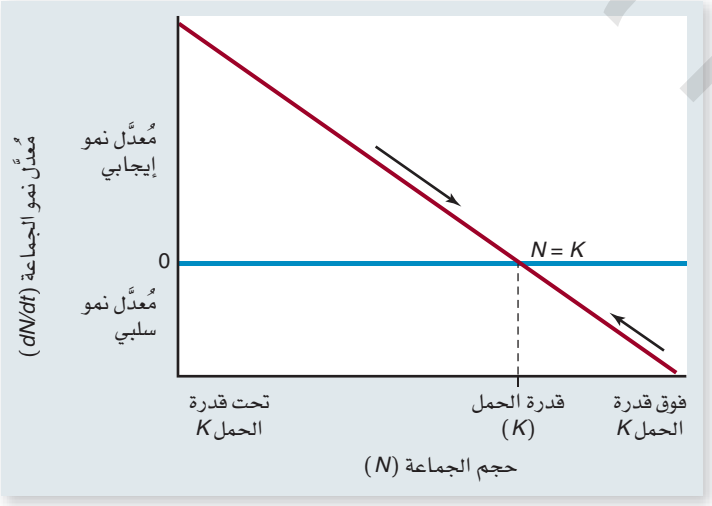
$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K-N}{K}\right)$$

في هذا النُّموذج لنموّ الجماعة، مُعدَّل نموّ الجماعة (dN/dt) يُساوي المُعدَّل الدَّاخليّ لنموّها الطَّبيعي (r مضروبًا في N، عدد الأفراد الموجودين في أي وقت)، مُعدّلة لكمية المصادر المُتوافرة. يحدث التَّعديل بضرب rN في ذلك الكسر من K، قُدرة الحمل التي مازالت غير مُستخدمة $[(K-N)/K]$. كلما زادت N، يُصبح الكسر من المصادر الذي تُضرب فيه r أصغر فأصغر، ويتناقص مُعدَّل الزِّيادة في الجماعة.

باستخدام الرَّسم البياني، إذا رسمت العلاقة بين N و t (الزمن)، تحصل على **مُنحنى نموّ سيني Sigmoidal growth curve** مميز لكثير من الجماعات الحيوية. يُسمّى المُنحنى "السيني" لأنَّ له منحنى مزدوجًا مثل حرف S بالإنجليزية. عندما يستقر حجم الجماعة عند قُدرة الحمل، يتباطأ مُعدَّل نُموها، ليتوقف في النهاية (الخط الأزرق في الشَّكل 55-17).

حسابيًّا، حالما تؤول N إلى K، يبدأ مُعدَّل نموّ الجماعة (dN/dt) في التباطؤ، فيصل إلى قيمة صفر عندما $N=K$ (الشكل 55-18). وبالعكس، إذا تجاوز حجم الجماعة قُدرة الحمل، فسوف تُصبح $K-N$ سالبة، وستُواجه الجماعة مُعدَّل نُمو سلبيًّا. بعد ذلك عندما يتناقص حجم الجماعة في اتجاه قُدرة الحمل، يتناقص مقدار مُعدَّل هذا النُّمو السلبي حتى يصل إلى صفر عندما $N=K$.

لاحظ أنَّ الجماعة سوف تميل إلى التَّحرك نحو قُدرة الحمل بغض النَّظر عما إذا كانت في البداية فوقه أم تحته. لهذا السبب، يميل النُّمو اللوجستي إلى إعادة الجماعة إلى الحجم نفسه. في هذه الحالة، تُعدّ مثل تلك الجماعات في حالة اتزان؛ لأنَّ من المُتوقع أن توجد على قُدرة الحمل أو قريبًا منها في أغلب الأوقات.



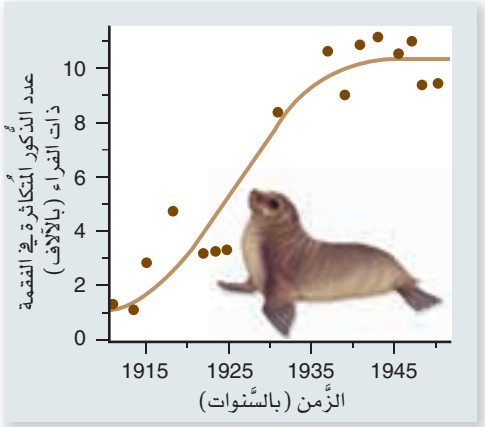
الشكل 55-18

العلاقة بين مُعدَّل نمو الجماعة وحجمها. الجماعات البعيدة عن قُدرة الحمل (K) ستمتلك مُعدَّلات نمو عالية – موجبة. إن كانت الجماعة تحت قدرة الحمل K، وسلبية إن كانت فوق قدرة الحمل K. عندما تصل الجماعة إلى قدرة الحمل K، يصل مُعدَّل النمو إلى صفر.

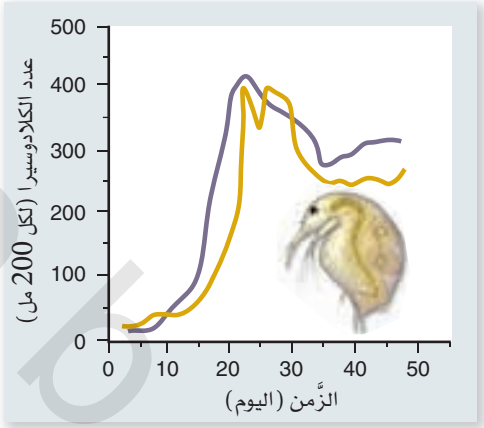
استقصاء

لماذا يلتقي مُعدَّل النمو عند الصفر؟

obeikandi.com



أ.



ب.

الشكل 55-19

يمتلك كثير من الجماعات نموًّا لوجستيًّا. أ. جماعة فقمة الفراء (*Callorbinus ursinus*) على جزيرة سانت بول، ألاسكا. ب. جماعتان مخبريتان من كلادوسيرا *Bosmina longirostris*. لاحظ أنَّ الجماعات في البداية تجاوزت قُدرة الحمل قبل تناقُصها إلى حجم تمَّ بعد ذلك الحفاظ عليه.

في الكثير من الحالات، تُظهر الجماعات الحقيقة نزعات تُطابق مُنحنى النُّمو اللوجستي. ليس هذا صحيحًا في المُختبر فقط، ولكن أيضًا في الجماعات الطبيعية (الشكل 55-19أ). في بعض الحالات، على كل حال، يكون التلاؤم غير تام (الشكل 55-19ب)، وكما سنرى بعد قليل، فإن كثيرًا من الجماعات تُظهر أنماطًا أُخرى.

الحجم الذي تستقر عنده جماعة في مكان مُحدَّد يُعرف بقُدرة الحمل لهذا المكان لذلك النَّوع. تنمو الجماعات غالبًا حتى قُدرة حمل بيئتها.

6-55 العوامل التي تُنظِّم الجماعات

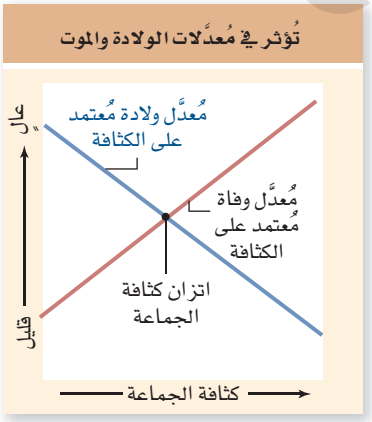
ربما تُؤثِّر عوامل عدة في حجم الجماعة خلال الوقت. يعتمد بعض هذه العوامل على حجم الجماعة، ويُطلق عليها المُعتمدة على الكثافة. في حين تُؤثِّر عوامل أُخرى في الجماعة بغض النَّظر عن الحجم كالكوارث الطبيعية. وهذه العوامل تُدعى غير المُعتمدة على الكثافة. تمتلك بعض الجماعات تقلُّبات حلقية في الحجم ربما تنتُج عن تفاعلات مُعقَّدة للعوامل.

تحدث التَّأثيرات المُعتمدة على الكثافة عندما يتأثر كلٌّ من التَّكاثر والبقاء بحجم الجماعة

سبب تأثُّر مُعدَّلات نمو الجماعة بحجم الجماعة هو أنَّ كثيرًا من العمليات المُهمة تمتلك **تأثيرات مُعتمدة على الكثافة Density-dependent effects**. أي إنَّه، كلما زاد حجم الجماعة، فإنَّ مُعدَّلات التَّكاثر تتناقص، أو تزداد مُعدَّلات الفناء، أو كليهما، بظاهرة تُدعى التَّغذية الرَّاجعة السلبية *Negative feedback* (الشكل 55-20).

يُمكن تنظيم الجماعات بطرق عدّة مُختلفة. عندما تقترب الجماعات من قُدرة الحمل الخاصة بها، يُصبح التَّنافس على المصادر شديدًا، مُؤديًا إلى التَّناقُص في مُعدَّل الولادة وزيادة فُرَص الموت (الشكل 55-21). إضافة إلى هذا، تُركِّز المُفترسات غالبًا انتباهَها على أنواع فرائس شائعة ومُحدَّدة، ما يتسبَّب أيضًا في زيادة مُعدَّلات الفناء كلما ازدادت الجماعات. ويُمكن أن تؤدي كثافات الجماعة العالية إلى تراكُم الفضلات السّامة في البيئة.

ربما تُؤثِّر التَّغيُّرات السلوكية في مُعدَّلات نمو الجماعة. بعض أنواع القوارض، على سبيل المثال، تصبح عدوانية لا اجتماعية، تتقاتل أكثر، وتتكاثر أقل، وتتصرَّف بشكل عام تحت ضغط شديد. هذه التَّغيُّرات السُّلوكية سببها هرموني، ولكن سببها الأصلي غير واضح حتى الآن؛ وعلى الأغلب، فإنها تطورت بوصفها استجابات إلى ظُروف تكون فيها المصادر شحيحة. إضافة إلى ذلك، في الجماعات المُزدحمة، ربما يقل مُعدَّل نمو الجماعة بسبب زيادة مُعدَّل نزوح الأفراد في محاولة لإيجاد ظروف أحسن في أماكن أُخرى (الشكل 55-22).

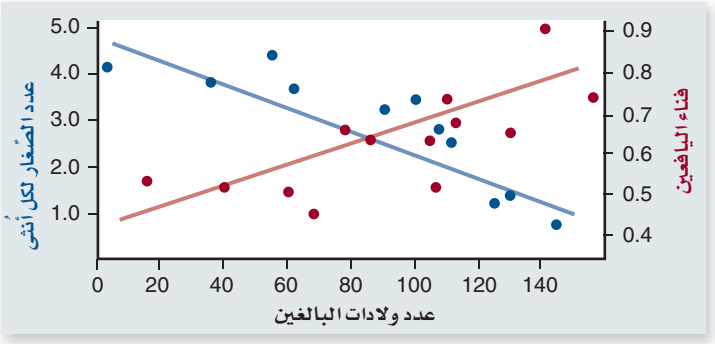


الشكل 55-20

الجماعة المُعتمدة على الكثافة. يُمكن للعوامل المُعتمدة على الكثافة أن تُؤثِّر في معدلات الولادة، أو الوفاة، أو كليهما.

استقصاء

لماذا يجب أن تكون مُعدَّلات الولادة مُعتمدة على الكثافة؟



الشكل 55-21

الاعتماد على الكثافة في العصفور الدّوري المُغرّد (*Melospiza melodia*) على جزيرة ماندارت. يتناقص نجاح التّكاثر، وتزداد مُعدّلات الفناء كلما زاد حجم الجماعة.

استقصاء

ماذا يُمكن أن يحدث إذا قام الباحثون بتقديم الغذاء المُتوافر للطُّيور؟

على كل حال، ليست كلّ العوامل المُعتمدة على الكثافة ترتبط سلبيًّا مع حجم الجماعة. في بعض الحالات، تزداد مُعدّلات النُّموّ مع حجم الجماعة. هذه الظاهرة تُعرف **بتأثير آلي Allee effect** (على اسم واردر آلي، الذي كان أول من وصفها)، وهي مثال على التغذية الرَّاجعة الإيجابية *Positive feedback*. يُمكن لتأثير آلي أن يأخذ أشكالًا عدّة . أكثرها وضوحًا، في الجماعات المُتوزِّعة بشكل مُتناثر، أن يجد الأفراد صعوبة في العثور على شركاء. زيادة على ذلك، ربما تعتمد بعض الأنواع على المجموعات الكبيرة لصدِّ المُفترسات، أو لتوفير التحفيز الضَّروري لأنشطة التّكاثر.

تشمل التَّأثيرات غير المُعتمدة على الكثافة الاضطرابات البيئية والكوارث

مُعدّلات النُّمو في الجماعات لا تتطابق أحيانًا مع معادلة النُّموّ اللوجستي. في كثير من الحالات، تُنتجُ مثل هذه الأنماط بسبب أن النُّموَّ يقع تحت سيطرة **تأثيرات غير مُعتمدة على الكثافة Density-independent effects**. بكلمات أُخرى، مُعدَّل نموّ جماعة في أيّ لحظة يُحدِّده عوامل ليس لها علاقة بحجم الجماعة.

الشكل 55-22

تأثيرات مُعتمدة على الكثافة. الجراد المُهاجر، *Locusta migratoria*، طاعون أُسطوري لمساحات واسعة من إفريقيا وآسيا وأوروبا. بكثافات سكانية عالية، يمتلك الجراد خصائص فيزيائية وهرمونية مُختلفة. ويطير على شكل أسراب.

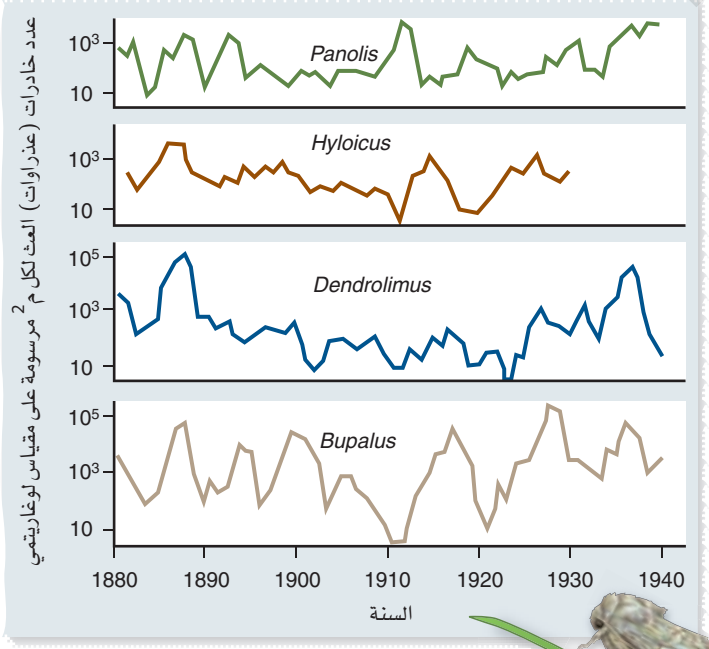
يُمكن أن تُؤثِّر عوامل عدَّة في الجماعة بطريقة لا تعتمد على الكثافة. مُعظم هذه العوامل نواحٍ في البيئة الخارجية، مثل فصول الشتاء شديدة البرودة، والجفاف، والعواصف، أو الانفجارات البُركانية. يتأثر الأفراد بهذه الأحداث بغض النَّظر عن حجم الجماعة.

ستُظهر الجماعات التي توجد في المساحات التي تقع فيها مثل هذه الأحداث غالبًا وبشكل مُتكرِّر، أنماطَ نموٍّ شاذة تنمو فيها الجماعات بشكل مُفاجئ عندما تكون الظُّروف مُعتدلة، ولكنها تُظهر انخفاضًا كبيرًا عندما تُصبح البيئة عدائية (الشكل 55-23). لا ضرورة للقول: إنَّ مثل هذه الجماعات لا تُظهر مُنحنيات النموّ الأُسّيّة الخاصة بالمُعادلة اللوجستية.

دورات الجماعة ربما تعكس تفاعلات مُعقَّدة

في بعض الجماعات، تؤدي التَّأثيرات المُعتمدة على الكثافة إلى اتزان في حجم الجماعة، وكذلك إلى أنماط حلقية من التَّزايد والتَّناقُص. على سبيل المثال، درس علماء البيئة الدورات في جماعات الأرانب منذ 1820. وقد وجدوا أن أرنب حذاء الثلج في أمريكا الشمالية (*Lepus americanus*) يتبع "دورة 10 سنوات" (في الحقيقة، تختلف بين 8 إلى 11 سنة). تتناقص أعداد الأرانب 10 أضعاف إلى 30 ضعفًا في الدورة النّموذجية، ويُمكن حدوث تغيُّرات تصل إلى 100 ضعف (الشكل 55-24). يولِّدُ الدورةَ عاملان اثنان على ما يبدو: نباتات الغذاء والمُفترسات.

نباتات الغذاء Food plants. الأغذية المُفضَّلة لأرانب حذاء الثَّلج هي أغصان الصفصاف والبتولا. عندما تزداد كثافة الأرانب، تتناقص كمية



الشكل 55-23

التَّذبذب بعدد الخادرات لأربعة أنواع من العثّ في ألمانيا. تذبذبات الجماعة يقترح أنَّ العوامل غير المُعتمدة على الكثافة تُنظِّم حجم الجماعة. يقترح التزامن في الميل عبر الزَّمن أنَّ العوامل نفسها تُنظِّم حجم الجماعة للأنواع الأربعة كلّها.

هذه الأغصان، مُجبرة الأرانب على التَّغذي على الغذاء عالي الألياف (رديء النَّوعية). يتبع ذلك مُعدَّلات ولادة أقل، وبقائية قليلة لليافعين، ومُعدَّلات نموّ قليلة. وتُمضي الأرانب أيضًا وقتًا أطول في البحث عن الغذاء، في عملية زادت من تعرّضها للافتراس. كانت النَّتيجة تناقُصًا تراكميًّا في وجود أغصان الصفصاف والبتولا، يُرافقه تناقُص لوجود الأرانب. ويستغرق نضج الأغصان مرة أخرى من سنتين إلى ثلاث سنوات.

المُفترسات Predators. الوشق الكندي هو المُفترِس الرئيس لأرنب حذاء الثلج. يُظهر الوشق الكندي دورة "10 سنوات" من الوجود التي على ما يبدو تتبع دورة توافر الأرانب (انظر الشكل 55-24). كلما زادت أعداد الأرانب، زادت أعداد الوشق استجابة لزيادة غذائه. وعندما تتناقص أعداد الأرانب، تتناقص أعداد الوشق، لتناقُص مصدر الغذاء الخاص بها.

ما العامل المسؤول عن تذبذُب المُفترس- الفريسة؟ هل أدَّت زيادة أعداد الأرانب إلى الاستهلاك الزَّائد للنَّباتات (دورة أرنب- نبات)، أم هل أدَّت زيادة أعداد الوشق إلى الاستهلاك الزَّائد للأرانب (دورة الأرنب- الوشق)؟ قدمت تجاربُ حقلية قام بها ك. كريس ومساعدوه عام 1992 الإجابة.

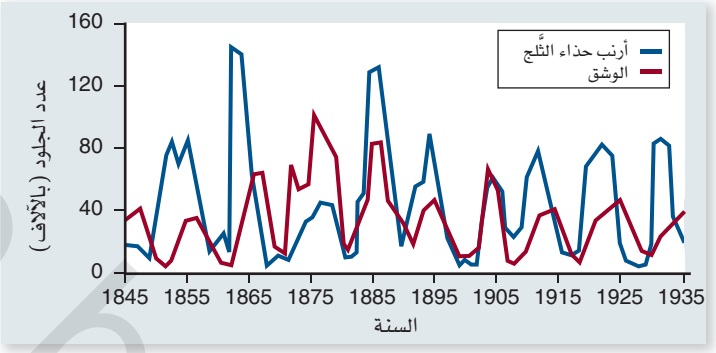
في يوكن بكندا، قام كريس بإقامة أراضٍ تجريبية تحتوي على جماعات أرانب. إذا أُضيف الغذاء (لا تأثير لنقص الغذاء) وتمَّ استثناء المُفترسات (لا تأثير للمُفترسات) في مساحة التَّجربة، زادت أعداد الأرانب 10 أضعاف، وأقامت هناك – أي فُقدت الدورة. على كل حال، تُستعاد الدورة إذا سُمِح لأحد العَامِلَيْن ليعمل وحده: استثنيت المُفترسات، ولكن لا يضاف الغذاء (تأثير نقص الغذاء فقط)، أو يضاف الغذاء بوجود المُفترسات (تأثير المُفترس وحده). وهكذا، كلا العاملين يُمكنهما أن يؤثرا في الدورة، وينشأ ذلك عمليًّا بالتَّداخل بين العاملين.

تُعدّ دورات الجماعة نادرة الحدوث، ومع ذلك، وجدت مُراجعة حديثة لنحو 700 دراسة طويلة الأمد (25 عامًا أو أكثر) للتَّوجهات داخل الجماعات أنَّ الدورات ليست نادرة؛ تقريبًا 30% من الدِّراسات – تتضمَّن الطُّيور، والثدييات، والأسماك، والقشريات- قدمت أدلة لبعض النَّمط الحلقي في حجم الجماعة خلال الزَّمن، على الرغم من أنَّ مُعظم هذه الدورات ليست قريبة من الاتساع اللافت للنظر لدورات أرنب حذاء الثلج والوشق. في بعض الحالات كما هو الحال في دورة الأرنب والوشق، عوامل مُعتمدة على الكثافة قد تكون مُشتركة، وفي حالات أُخرى، هناك عوامل لا تعتمد على الكثافة، مثل أنماط مُناخية حلقية، قد تكون مسؤولة.

توافر المصادر يُؤثِّر في تكيفات تاريخ الحياة

كما رأيت سابقًا، تُحافظ بعض الأنواع على أحجام جماعات مُستقرة قرب قُدرة الحمل، في حين تتذبذب أحجام جماعات بعض أنواع أخرى بشكل واضح، وغالبًا بعيدًا تحت قُدرة الحمل. تختلف العوامل الاختيارية التي تُؤثِّر في مثل هذه الأنواع بشكل واضح. فربما تُواجه الجماعات القريبة من قُدرة الحمل مُنافسة عنيفة على مصادر محدودة؛ وعلى العكس، تمتلك الجماعات الواقعة بعيدًا تحت قُدرة الحمل الحُرِّية للوصول إلى مصادر مُتوافرة.

لقد ذكرنا سابقًا عواقب مثل هذه الاختلافات؛ عندما تكون المصادر محدودة، تُصبح تكلفة التَّكاثر عالية جدًا. وبسبب هذا، سيُفضِّل الانتخاب أفرادًا يُمكنها أن تُنافس بفعالية، وتستهلك المصادر بكفاءة. مثل هذه التكيفات تأتي غالبًا على حساب تخفيض مُعدَّلات التَّكاثر. يُطلق على مثل هذه الجماعات المُنتخبة بقدرة الحمل K (K-selected) لأنها تكيفت لكي تزدهر، عندما تكون الجماعة بالقُرب من قُدرة الحمل (K) الخاص بها. ويُبيِّن (الجدول 55-3) بعض الخصائص النّموذجية للجماعات المُنتخبة بقدرة الحمل K. تشمل الأمثلة على الأنواع المُنتخبة K أشجار جوز الهند، وطيور الكركي، والحيتان، والإنسان.



الشكل 55-24

دورات الجماعة المُرتبطة لأرنب حذاء الثلج (*Lepus americanus*) والوشق الشمالي (*Lynx canadensis*). تعتمد هذه البيانات على سجلات من عائدات الفراء للصيادين في منطقة خليج هدسون في كندا. تتبع جماعة الوشق بحذر جماعة أرنب حذاء الثلج، ولكن تتأخر وراءها بشكل بسيط.

استقصاء

افترض أن أحد الباحثين قد جعل أعداد جماعة أرنب حذاء الثلج عالية وبشكل ثابت؛ ماذا سيحدث لجماعة الوشق؟ وعلى العكس من ذلك، ماذا سيحدث لجماعة الأرنب إذا زاد الباحث أعداد جماعة الوشق؟

وعلى العكس، في الجماعات الواقعة بعيدًا تحت قُدرة الحمل، تكون المصادر مُتوافرة، وستكون تكاليف التَّكاثر قليلة، وسيُفضِّل الانتخاب تلك الأفراد التي تستطيع إنتاج أقصى عدد من الأنسال. يُفضِّل الانتخاب هنا الأفراد ذات مُعدَّلات التَّكاثر الأعلى؛ مثل هذه الجماعات تُدعى المُنتخبة بمعدل الزيادة r (**r-selected**). من الأمثلة على مخلوقات تُظهر تكيفات تاريخ حياة مُنتخبة بمعدل الزيادة r الهندباء البَّرية، والمنّ، والفئران، والصراصير.

الجدول 55-3 تكيُّفات تاريخ الحياة المُنتخبة بمعدل الزيادة -r والمُنتخبة بقدرة الحمل -k

التَّكيُّف	جماعات مُنتخبة بمعدل الزيادة -r	جماعات مُنتخبة بقدرة الحمل -k
العمر عند أول تكاثر	مُبكر	مُتأخر
فترة الحياة	قصيرة	طويلة
فترة النُّضوج	قصيرة	طويلة
مُعدَّل الفناء	غالبًا عالٍ	عادةً مُنخفض
عدد الأنسال المُنتجة في كل فترة تكاثر	كثير	قليل
عدد التَّكاثرات خلال فترة الحياة	قليل	كثير
اعتناء الأبوين	لا يوجد	مُكثَّف غالبًا
حجم الأنسال أو البيوض	صغير	كبير

تُظهر مُعظم الجماعات الطبيعية تكيفات تاريخ حياة توجد على استمرارية تتراوح من صفات مُنتخبة بمعدل الزيادة -r بشكل كامل إلى صفات مُنتخبة بقدرة الحمل -K بشكل كامل. على الرَّغم من أنَّ هذه الاتجاهات صحيحة بوصفها تعميمات، فإن هناك القليل من الجماعات المُنتخبة بمعدل التكاثر -r بشكل نقي أو المُنتخبة بقدرة الحمل -K بشكل نقي، وتُظهر كلّ الصفات المُدرجة في (الجدول 55-3). هذه الخصائص يجب اعتبارها كتعميمات، مع العلم أنَّ هناك حالات استثنائية عدة موجودة.

التَّأثيرات المُعتمدة على الكثافة تنتُج من عوامل تعمل بشكل مُحدَّد عندما يكون حجم الجماعة أكبر؛ تنتُج التَّأثيرات غير المُعتمدة على الكثافة من عوامل تعمل بغض النَّظر عن حجم الجماعة. بعض تكيفات تاريخ الحياة لبعض الجماعات تُفضّل النُّمو قرب-أُسي؛ في حين يفضل غيرها النُّمو اللوجستي الأكثر تنافسًا. مُعظم الجماعات الطبيعية تمتلك خليطًا بين هذين النوعين من النموّ.

7-55 نمو الجماعة البشرية

يمتلك البشر كثيرًا من صفات تاريخ الحياة المُنتخبة بقدرة الحمل -K، مثل حجم حضنةٍ صغير، وتكاثر مُتأخر، ودرجة عالية من الرِّعاية الأبوية. نشأت صفات تاريخ الحياة هذه خلال التاريخ المُبكر للإنسان، عندما تحكَّمت المصادر المحدودة من الطَّبيعة في حجم الجماعة. خلال مُعظم تاريخ البشرية، تحكَّم في جماعتنا توافُر الغذاء، والأمراض والمُفترسات. وعلى الرَّغم من أنَّ اضطرابات غير عادية، مثل الطوفان، والطاعون، والجفاف أثرت من دون شك في نمط نمو الجماعة البشرية، فإن الحجم الإجمالي للجماعة البشرية نما ببطء خلال تاريخنا المُبكر.

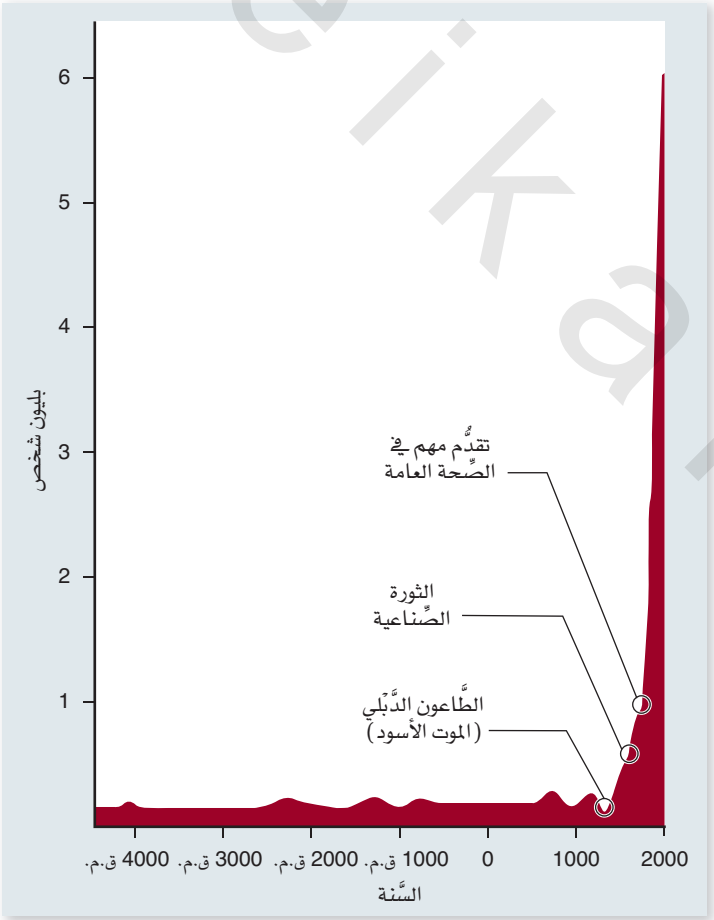
قبل 2000 عام مضت، سكن الأرض- ربما- 130 مليون شخص. واستغرق الأمر 1000 عام لكي يتضاعف هذا الرَّقم، وعام 1650 تضاعف هذا الرَّقم مرة أُخرى ليُصبح 500 مليون تقريبًا. بكلمات أُخرى، لأكثر من 16 قرنًا، اتَّسمت الجماعة البشرية بالنمو البطيء جدًا. في هذه النَّاحية، شابهت الجماعات البشرية أنواعًا أُخرى كثيرة بسيادة تكيفات تاريخ الحياة المُنتخبة بقدرة الحمل -K.

نمت الجماعات البشرية بشكل أُسيّ

مُبكِّرًا، ومَعَ بداية عام 1700، أعطت التَّغيُّرات في التكنولوجيا البشر تحكُّمًا أكبر في مصدر غذائهم، ومكَّنتهم من تطوير أسلحة مُتقدمة لتفادي المُفترسات، وأدَّت إلى تطور في علاجات الكثير من الأمراض. في الوقت نفسه، جعلت تحسينات في قدرات السكن والخزن الإنسان أقل عُرضة للتَّغيُّرات المُناخية. سمحت هذه التَّغييرات للبشر بتوسيع قُدرة الحمل للبيئات التي عاشوا فيها لتهرب من حدود النُّمو اللوجستي، وتدخل مرة أُخرى الطور الأُسّيّ لمُنحنى النُّموّ السيني.

نتيجةً للنقص في العوائق البيئية، نمت الجماعة البشرية بشكل مُنفجر خلال 300 عام الأخيرة. وعلى الرَّغم من أنَّ مُعدَّل الولادة بقي ثابتًا لم يتغير عن 30 لكل 1000 سنة خلال هذه الفترة تقريبًا، فقد هبط مُعدَّل الموت بشكل لافت للنظر، من 20 لكل 1000 لكل سنة إلى المستوى الحالي عند 13 لكل 1000 لكل سنة. بيَّن الفرق بين معدّلي الولادة والوفاة أنَّ الجماعة نمت بنحو 2% لكل سنة، على الرغم من أنَّ المُعدَّل تناقص الآن إلى 1.2% لكل سنة.

ربما لا يبدو 1.2% مُعدَّل نمّو كبيرًا، لكنه أنتج الجماعة البشرية الحالية ذات الـ 6.5 بليون شخص (الشكل 55-25). عند مُعدَّل النُّمو هذا، سوف يُضاف 78 مليون شخص إلى عدد البشر في العالَم في السنة المقبلة، وستتضاعف جماعة البشر خلال 58 سنة. إنّ مستوى جماعة البشر الحالي، ومُعدَّل النُّمو المُتخيَّل كليهما له عواقب مُميتة مُتوقعة على مُستقبلنا.



الشكل 55-25

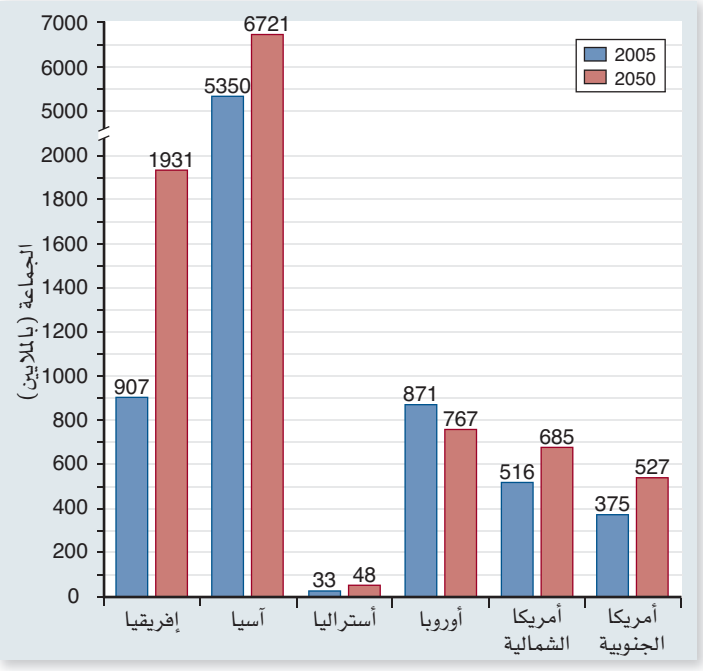
تاريخ حجم الجماعة البشرية. للزيادات المُؤقتة في مُعدَّلات الوفاة، حتى الحالات الشَّديدة مثل التي حدثت خلال الموت الأسود سنة 1300، تأثير قصير المُدَّة. بدأ النمو الانفجاري بالثَّورة الصناعية سنة 1800، التي أنتجت انخفاضًا مهمًّا، وطويل المدى لمُعدَّل الوفاة. عدد سكان العالم 6.5 بليون، وفي المُعدَّل الحالي، سوف يتضاعف خلال 58 سنة.

استقصاء

استنادًا إلى ما تعلمته عن نموّ الجماعة، ماذا تتوقع أن يحدث لحجم السكان البشري؟

تُظهر أهرام الجماعة نزعات الولادة والوفاة

على الرَّغم من أنَّ جماعة الإنسان بشكل عام تستمر في النُّمو بسرعة منذ بداية القرن الواحد والعشرين، فإن هذا النُّمو لا يحدث بشكل مُتماثل على سطح الكوكب. في الحقيقة، يحدث مُعظم نموّ الجماعة في إفريقيا، وآسيا، وأمريكا اللاتينية (الشكل 55-26). وعلى العكس، تتناقص الجماعات حقيقة في بعض دولِ أوروبا.



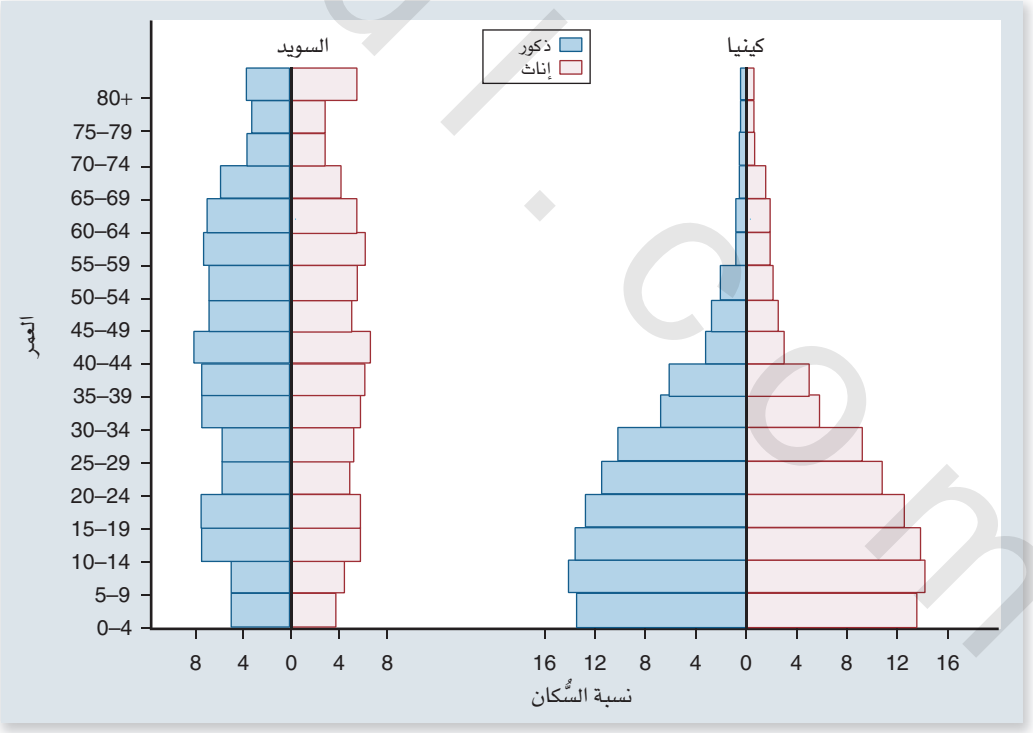
الشكل 55-26

نمو السُّكان المُتوقع عام 2050. يُتوقع أن تنمو الدُّول المُتطورة بشكل قليل؛ وستحصل الزيادة السُّكانية جميعها في الدُّول الأقل تطورًا تقريبًا.

مُعدَّل النُّمو الذي يُتوقع أن تنمو به الجماعة في المُستقبل يُمكن أن يُقيّم بيانيًّا عن طريق **هرم الجماعة Population pyramid**، وهو رسم بياني على شكل أعمدة يُظهر أعداد البشر في كلّ مجموعة عمرية (الشكل 55-27). تظهر الذُّكور بشكل تقليدي على يسار محور العمر العمودي، والإناث على اليمين. يُظهر هرم الجماعة البشرية هذا التَّركيب العمري للجماعة مع الجنس. في مُعظم أهرام الجماعة البشرية، يكون عدد الإناث الكبيرات في العمر كبيرًا بشكل غير مُتناسب مقارنةً مع عدد الذُّكور كبيري العمر؛ لأن الإناث في الكثير من المناطق تمتلك توقُّع حياة أطول من الذُّكور.

بالنظر إلى مثل ذلك الهرم، يُمكننا أن نتنبأ بالنَّزعات الديموغرافية في الولادات والوفيات. بشكل عام، الهرم المُستطيل هو ميزة الدُّول التي تكون جماعاتها مُستقرة، فلا هي تنمو ولا تنكمش. أما الهرم المثلث فهو ميزة الدَّولة التي ستمتلك نموًّا سريعًا في المُستقبل؛ لأنَّ مُعظم أفراد جماعتها لم تصل سنوات الإنجاب بعد. في حين المثلثات المقلوبة ميزة الجماعات التي تنكمش عادةً بسبب التَّناقُص الحاد لمُعدَّلات الولادة.

يوضح (الشكل 55-27) أمثلة لأهرام سكان السويد وكينيا عام 2005. تمتلك الدَّولتان توزيعين عمريين مختلفين جدًا. هرم الجماعة المُستطيل تقريبًا للسويد، يُشير إلى أنَّ جماعتها لا تتمدَّد؛ لأنَّ مُعدَّلات الولادة تتناقص؛ ولأنَّ مُعدَّل فترة الحياة يتزايد. أما الهرم المُثلث جدًا في كينيا، على العكس، فينشأ عن مُعدَّلات ولادة عالية نسبيًّا ومُعدَّل فترة حياة أقصر، ما يُمكن أن يؤدي إلى نمو مُستقبلي انفجاري. الفرق أكثر وضوحًا عندما نعرف أنَّ 17% من مجموع السويديين هم أقل من عمر 15 سنة، مُقابل نحو نصف مجموع الكينيين. وأكثر من ذلك، فمُعدَّل الخصوبة (نسل لكلّ امرأة) في السويد 1.6؛ ولكنه في كينيا 4.4. بسبب هذا، قد يتضاعف سكان كينيا في أقل من 35 سنة، في حين سيبقى السويديون في حالة ثبات.



الشكل 55-27

أهرام الجماعة من عام 2005. أهرام الجماعة مرسومة بحسب التَّوزيع العُمري للسُّكان. هرم كينيا له قاعدة عريضة بسبب العدد الكبير للأفراد دون سن الإنجاب. عندما يبدأ الأفراد في الإنجاب ستُعاني الجماعة نموًّا سريعًا. الهرم السويدي يمتلك انتفاخًا قليلًا بين السويديين مُتوسطي الأعمار، نتيجة "ازدهار الأطفال" الذي حصل في مُنتصف القرن العشرين، وبسبب كثير من الأفراد ممن هم بعد سن الإنجاب النَّاتج عن مُعدَّل فترة الحياة الطَّويل للسويديين.

استقصاء

ماذا سيكون شكل التَّوزيع السُّكاني خلال 20 عامًا؟

الجدول 55-4	مُقارنة بيانات السكان عام 2005 للدُّول النَّامية والدُّول المُتطورة		
	الولايات المُتحدة (دول عالية التَّطور)	البرازيل (دول مُتوسطة التَّطور)	أثيوبيا (دول ضعيفة التَّطور)
مُعدَّل الخصوبة	2.1	1.9	5.3
زمن التَّضاعف على المُعدَّل الحالي (بالسَّنوات)	75	65	29
مُعدَّل وفيات الأطفال (لكل 1000 ولادة)	6.5	30	95
توقُّعات الحياة منذ الولادة (بالسَّنوات)	78	72	49
الدَّخل السَّنوي GNP (بالدُّولار الأمريكي)	40.100	8100	800
السُّكان < 15 عامًا في العمر (%)	21	26	44

نمو البشرية المُستقبلي مشكوك فيه

يُشكِّل النُّمو المُتسارع لسكان الأرض من البشر التَّحدي الأعظم لمُستقبل **الغلاف الحيوي Biosphere**، أو المُجتمع العالمي لتفاعل المخلوقات الحية. تُضيف البشرية 78 مليون شخص كلّ سنة إلى أعدادها – أكثر من مليون كل 5 أيام، 150 كلّ دقيقة! في الدُّول الأسرع نموًّا، تكون زيادة السكان الناتجة مُذهلة (الجدول 55-4). الهند، على سبيل المثال، كان عدد سكانها 1.05 بليون سنة 2002؛ ومن المُحتمل أن يتجاوز عدد سكانها 1.6 بليون، بحلول سنة 2050.

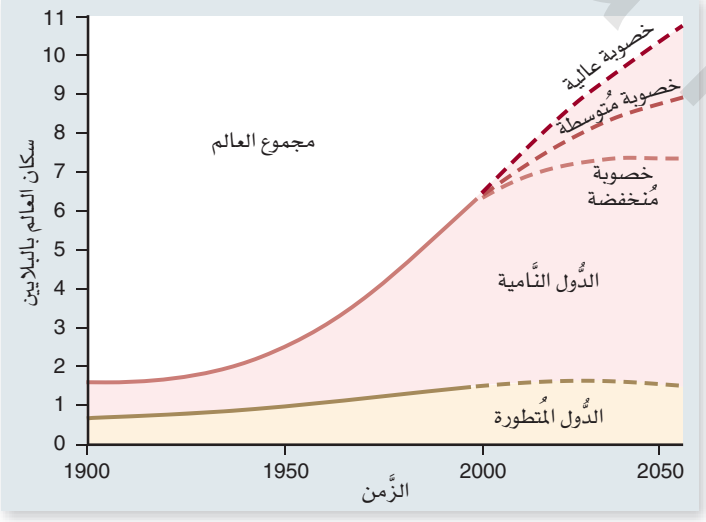
العنصر المُهم في نمو السكان العالمي هو توزيعه غير المُتماثل بين الدول. من بين البليون شخص الذين أُضيفوا إلى سكان العالم في 1990، 90% يعيشون في الدُّول النَّامية (الشكل 55-28). وهكذا، فإنَّ الجزء من سكان العالم الذي يعيش في الدُّول الصناعية يتضاءل. عام 1950، عاش ثُلث سكان العالم في الدُّول الصناعية؛ أما بحلول عام 1996، فقد هبط هذا الجزء إلى الرُّبع؛ وعام 2020، سوف يهبط إلى السُّدس. وفي المُستقبل، سيتركز نموّ سكان العالم في أجزاء من العالم، وهي الأقل تأهلًا للتَّعامل مع ضغوط النُّمو السريع.

أدى نمو السكان السريع في الدُّول النَّامية إلى عواقب وخيمة، كزيادة الفجوة بين الأغنياء والفقراء. اليوم، 19% من سكان العالم الذين يعيشون في العالم الصناعي يمتلك الفرد الواحد دخلًا سنويًّا مقداره 22.060 دولارًا أمريكيًّا، في حين يعيش 81% من سكان العالم في الدُّول النَّامية، ويمتلك الفرد الواحد دخلًا سنويًّا مقداره 3.580 دولارات أمريكية. زيادة على هذا، ومن بين سكان الدُّول النَّامية، يحصل ربع السُّكان تقريبًا على دولار أمريكي واحد في اليوم. ويستهلك العالم الصناعي 80% من الطَّاقة المُستعملة هذه الأيام، أما الدُّول النَّامية فتستعمل 20% فقط.

لا أحد يعلم ما إذا كان يُمكن للعالم أن يسد حاجات سكان الأرض اليوم وعددهم 6.5 بلايين شخص، أو الأعداد الأكثر المُتوقعة مُستقبلًا. ويُبيِّن (الفصل الـ 58)، النِّظام البيئي للأرض الآن تحت ضغط هائل. ولا نتوقع بالعقل أن تتمدَّد قُدرة الحمل الخاصة به بشكل لا نهائي، ونحن الآن على ما يبدو نوسِّع حدوده.

على الرَّغم من استعمال ما يقدر بـ 45% من المجموع الكلي للإنتاجية الحيوية للكُتل البرية للأرض، وأكثر من نصف مجموع المصادر المُتجددة للماء العذب، يُعاني بين ربع وثُمن مجموع البشر في العالم سوء التَّغذية. فضلًا على ذلك، وكما ذكر كتاب العالِم توماس مالثوس عام 1798، (مقال في مبادئ الجماعة)، فإن مُعدَّلات الفناء بدأت ترتفع في بعض الأماكن. في مناطق شبه الصحراء الإفريقية، على سبيل المثال، يُتوقع أن يتراجع السكان من 1.33 بليون إلى 1.05 بليون (21%) بسبب تأثير الإيدز. وهناك تراجعات مُتشابهة مُتوقعة في روسيا بسبب مُعدَّل الوفيات المُرتفع بسبب المرض.

إن أردنا تجنُّب الزِّيادات الكارثية في مُعدَّل الوفاة، يجب أن تهبط مُعدَّلات الولادة بشكل لافتٍ. وفي مواجهة هذا الثُّنائي الشرس، تُبذل جهود مُهمة على مستوى العالم لتخفيض مُعدَّلات الولادة.



الشكل 55-28

توزيع النمو السُّكاني. مُعظم الزِّيادة العالمية في السُّكان حدثت في الدول النامية منذ عام 1950. التَّراكيب العُمرية للدُّول النَّامية تُشير إلى أنَّ هذا التَّوجُّه سوف يزداد في المُستقبل القريب. ومن المُحتمل أن يُصبح سكان العالم في 2050 بين 7.3 و 10.7 بلايين، بحسب دراسة حديثة للأمم المُتحدّة. وبالاعتماد على مُعدَّلات الخصوبة، فإن السُّكان في ذلك الوقت، إما سيتزايدون بشكل سريع أو قليل، أو في أحسن الأحوال سيتناقصون قليلًا.

تناقُص مُعدَّل نمو الجماعة

إنَّ معدل نمو سكان العالم يتناقص، من أكثر من 2.0% في الفترة بين 1965-1970 إلى 1.2% عام 2005. مع ذلك، بسبب حجم السُّكان الكبير، هذا يُساوي زيادة بـ 78 مليون شخص كلّ سنة على سكان العالم، مُقارنةً بـ 53 مليونًا كلّ سنة عام 1960.

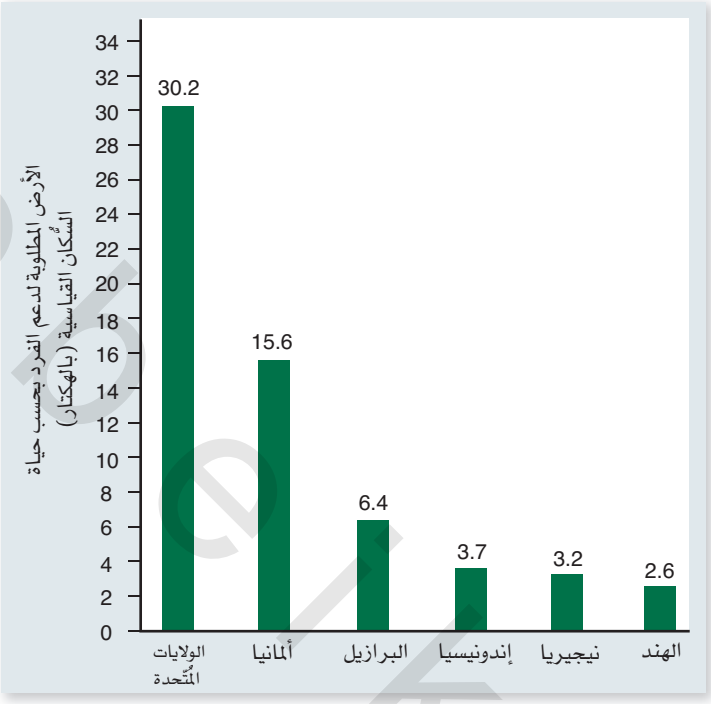
تعزو الأمم المُتحدة تناقُص مُعدَّل النُّمو إلى زيادة جهود تخطيط الأسرة، وإلى زيادة القوة الاقتصادية والمكانة الاجتماعية للمرأة أيضًا. قادت الولايات المُتحدة العالم لدعم برامج تخطيط الأسرة في الخارج، لكن بعض المجموعات تعارض صرف الأموال على تخطيط الأسرة العالمي. يُؤمن المُعارضون بأن من الأفضل صرف الأموال على تحسين التَّعليم والاقتصاد في الدُّول الأُخرى، ما يؤدي إلى زيادة الوعي، وتناقُص مُعدَّلات الخصوبة. تدعم الأمم المُتحدة بالتأكيد تحسين برامج التَّعليم في الدُّول النَّامية، ولكنَّها وبشكل مُثير للاهتمام، أعلنت عن تزايد مستويات التعليم عقب انخفاض حجم العائلة بسبب التَّخطيط الأُسري.

تُكرِّس مُعظم الدُّول اهتمامًا كبيرًا لتخفيض مُعدَّل نموّ سكانها، وهناك مُؤشرات على التَّقدُّم. على سبيل المثال، من 1984 إلى 2005، نجحت برامج تخطيط الأسرة في كينيا في تخفيض مُعدَّل الخصوبة من 8.0 إلى 5.0 أطفال لكل زوجين، وبذلك انخفض مُعدَّل نمو الجماعة من 4.0% في السنة إلى 2.6%. بسبب هذه الجهود، ربما يستقر سكان العالم عند 8.9 بلايين شخص تقريبًا بحلول مُنتصف القرن الحالي. عدد البشر الذين يُمكن للكوكب أن يدعمهم بشكل ثابت يعتمد على نوعية الحياة التي نرغب في الحصول عليها؛ هناك حاليًا بشر أكثر مما يُمكن دعمه بشكل ثابت بالتَّقنيات الحديثة.

الاستهلاك في العالم المُتطور ضاءل المصادر أكثر

حجم الجماعة ليس العامل الوحيد الذي يُحدِّد استعمال المصادر؛ بل إنَّ الاستهلاك السنوي مُهم أيضًا. في هذا المجال، نحن في العالم الصناعي نحتاج إلى أن ننتبه أكثر إلى تقليل الأثر الذي يتركه كلّ واحد منا لأنه، على الرَّغم من أنَّ مُعظم سكان العالم موجودون في الدُّول النَّامية، إلا أن الاستهلاك الأعظم للمصادر يقع في الدُّول الصناعية. في الحقيقة، أغنى 20% من سكان الأرض مسؤولون عن استهلاك 86% من مصادر العالم، ويُنتجون 53% من انبعاثات ثاني أكسيد الكربون العالمي، أما أفقر 20% من سكان الأرض فمسؤولون عن استهلاك 1.3% وعن 3% من انبعاثات ثاني أكسيد الكربون. من زاوية ثانية، ومن ناحية استخدام المصادر الطفل المولود اليوم في العالم الصناعي سيستهلك مصادر خلال حياته أو حياتها أكثر بكثير من طفل وُلِدَ في العالم النَّامي.

إحدى طرق تحديد كمية هذا التَّفاوت هو بحساب ما يُطلق عليه **بصمة القدم البيئية Ecological footprint**، وتعني كمية الأرض المُنتِجة المطلوبة لدَّعم فرد على مستوى حياة قياسي لجماعة مُعينة خلال مسار حياته أو حياتها. يشمل هذا الرَّقم المساحة المُستخدمة لإنتاج الغذاء (كلّ من النبات والحيوان)، ومُنتجات الغابات، والإسكان، ومساحة الغابات المطلوبة لامتصاص ثاني أكسيد الكربون المُنتج من احتراق الوقود الأحفوري. ويوضح (الشكل 55-29)، بصمة القدم البيئية للفرد في الولايات المُتحدة أكثر 10 مرات من تلك التي لشخص ما في الهند.



الشكل 55-29

بصمات القدم البيئية لأفراد في دول مُختلفة. تَحسِب بصمة القدم البيئية مقدار الأرض المطلوبة لدعم شخص خلال حياته أو بـ / حياتها، مُتضمنًا مساحة الأرض المُستعملة لإنتاج الغذاء، ومُنتجات الغابات، والإسكان، إضافة إلى الغابة المطلوبة لامتصاص ثاني أكسيد الكربون المُنتَج من احتراق الوقود الأُحفوري.

استقصاء

ما السبب الأهم في نفاذ المصادر، الزِّيادة في السُّكان أم الاستهلاك الجائر؟

بالاعتماد على هذه القياسات، قدّر الباحثون أنَّ استعمال البشر للمصادر الآن أكبر بثلث من الكمية التي تستطيع الطَّبيعة استبدالها بشكل مستمر. فضلًا على ذلك، يتزايد الاستهلاك بسرعة في بعض مناطق العالم النَّامي؛ إذا عاش كلّ البشر على مستوى الحياة في العالم الصناعي، فإننا نحتاج إلى كوكبي أرض إضافيين.

إنَّ بناء عالم مُستقر وثابت هو من أهم التحديات التي تُواجه مُستقبل البشرية. وستعتمد نوعية الحياة المُتوافرة لأبنائنا إلى حد بعيد على نجاحنا في تحديد كلٍّ من نمو البشرية، ومقدار الاستهلاك السنوي للمصادر.

عام 2005، كان مُعدَّل النمو لـ6.5 بلايين من البشر على الأرض يعادل 1.2% سنويًّا تقريبًا. عند هذا المُعدَّل، ستتضاعف البشرية خلال 58 سنة. مُعدَّلات النُّمو -على كلّ حال- هي في حالة هبوط، ولكن الاستهلاك السنوي في العالم المُتطور يشكل أيضًا عبئًا واضحًا على المصادر.

مراجعة المفاهيم

55-1 التَّحدي البيئي

تُحدِّد البيئة الفيزيائية بشكل أولي أيَّ المخلوقات تعيش في مُناخ مُعيَّن ومنطقة مُعيَّنة.

- العوامل البيئية الأساسية تشمل درجة الحرارة، والماء، وأشعة الشمس، ونوع التُّربة.
- يُمكن للمخلوقات أن تُحافظ على الاتزان الداخلي عن طريق تنظيم بيئتها الدَّاخلية بمعزل عن البيئة الخارجية، أو أن تتكيَّف مع التَّغيُّرات البيئية.
- تتكيف المخلوقات للبيئة بإحداث تغيُّرات فسيولوجية، أو شكلية، أو سلوكية تُمكِّنها من التَّكيُّف أكثر مع البيئة التي يوجدون فيها.

55-2 الجماعات: مجموعات من نوع واحد في مكان واحد

تُعرَّف الجماعات بأنها مجموعات من الأفراد التي توجد في مكان واحد وزمان واحد.

- تمتلك مُعظم الجماعات نطاقات جغرافية محدّدة.
- تختلف نطاقات الجماعة خلال الزَّمن؛ لأن الجماعات تتوسع، وتنكمش عندما تتغير الظُّروف.
- تتوزَّع الأفراد داخل الجماعة بشكل عشوائي، أو مُتناسق، أو تكتُّلي (الشكل 55-8).
- فوق الجماعات شبكاتٌ من الجماعات ضعيفة الاتصال، وتتبادل الأفراد. تكون درجة التبادل أعلى ما يُمكن عندما تكون الجماعات كبيرة وأكثر ارتباطًا.
- تمنع فوق الجماعات الانقراض طويل الأمد، وتؤدي إلى استعمال المناطق التي على الحواف.

55-3 ديموغرافية الجماعة وديناميكيتها

الدِّيموغرافيا هي: الدِّراسة الإحصائية للعوامل التي تُؤثر في تغيُّر الجماعة خلال الزَّمن.

- تُؤثر نسبة الجنس في نمو الجماعة؛ كلما كانت الإناث أكثر ازداد عدد النَّسل، ونمت الجماعة بشكل أسرع.
- كلما كان زمن الجيل أقصر، نمت الجماعة بشكل أسرع.
- يُؤثر التَّركيب العمري للجماعة في نمو الجماعة؛ لأنَّ لكل عُصبة عمرية خصوبة، ومُعدَّل وفاة مميزًا.
- تُوضِّح مُنحنيات البقاء كيفية تغيّر البقائية والفنائية خلال العمر (الشكل 55-11).

55-4 تاريخ الحياة وتكلفة التَّكاثر (الشكل 55-13)

يُفضِّل الانتخاب الطَّبيعي تاريخ حياة يزيد نجاح التَّكاثر طوال فترة الحياة إلى الحد الأقصى.

- يتأثر مجموع عدد النَّسل النَّاجي بطول عمر الفرد، وبعدد الصغار الذين يُنتجهم كل عام أيضًا.
- تُلخِّص جداول الحياة احتمالية البقائية والتَّكاثر خلال فترة حياة العُصبة.
- تكون تكلفة التَّكاثر مُنخفضة عندما تكون المصادر مُتوافرة، أو عندما تكون مُعدَّلات الفناء مُرتفعة.
- عندما تكون تكلفة التَّكاثر عالية، يُمكن زيادة النَّجاح التَّكاثري إلى الحد الأقصى بتغيير التَّكاثر وتحسين بقاء الآباء، أو إنتاج عدد قليل من الأفراد بأحجام كبيرة، ويملكون فرصة أكبر للبقاء (الشكل 55-15).
- يُمكن أن تكون المخلوقات أُحادية الإنجاب، ذات حدث تكاثري واحد، أو متعددة الإنجاب ذات أحداث تكاثرية مُتعدِّدة خلال حياتها.
- تتكاثر المخلوقات قصيرة العمر مُبكرًا، وتتكاثر طويلة العمر مُتأخرًا في الحياة.

55-5 نمو الجماعة والحدود البيئية

لفهم الجماعات، يحتاج العلماء إلى معرفة كيفية نموّ الجماعات، والعوامل التي تَحُدّ من نموها.

- مُعدَّل زيادة الجماعة، r، تُعرَّف بأنَّها الاختلاف بين مُعدَّل الولادة، b، ومُعدَّل الوفاة، d.
- هناك حاجة لأخذ الهجرة من الجماعة وإليها في الحسبان عند دراسة نمو الجماعة.
- يُشير الجهد الحيوي إلى نمو الجماعة دون حدود، ودون أن تتأثر بالهجرات.
- يُعبَّر عن النُّمو الأُسي بـ $dN/dt = r_iN$ (الشكل 55-17).
- يظهر النُّمو اللوجستي عندما تصل الجماعة إلى قُدرة الحمل الخاص بها، أي، تُصبح المصادر محدودة. ويُعبَّر عن النُّمو اللوجستي بـ $dN/dt = r_iN\,[(K - N)/K]$

55-6 العوامل التي تُنظِّم الجماعات

العوامل الطبيعية والكثافة السكانية تؤثران في حجم الجماعة.

- تعتمد العوامل المُعتمدة على الكثافة على حجم الجماعة، وتتضمَّن التَّغذية الرَّاجعة السّلبية عادة. لتثبيت حجم جماعة، يجب تقليل مُعدَّلات الولادة، أو زيادة مُعدَّلات الوفاة، أو كليهما.
- لا ترتبط العوامل غير المُعتمدة على الكثافة مع حجم الجماعة. وهي تشمل الاضطرابات البيئية والكوارث التي تُؤدي إلى الفناء.
- في بعض الجماعات، يكون الحجم دوريًّا بسبب العوامل البيئية مثل توافر الغذاء، وضغط الافتراس.
- يُؤثِّر توافُر المصادر في إستراتيجيات التَّكاثر. إن كان الغذاء مُحدّدًا، يُفضِّل الانتخاب الطَّبيعي الانتخابَ بقدرة الحمل K؛ وإن لم يكن الغذاء مُحدَّدًا فإنَّ الانتخاب بمعدل الزيادة r سيُفضَّل.
- تأثير آلي يحدث عندما تُصبح الجماعة صغيرة لدرجة أنَّها تملك مُعدَّلات تكاثر وبقاء أفراد أقل.

55-7 نمو الجماعة البشرية

يمتلك البشر صفات الانتخاب بقدرة الحمل -K متعددة، وتشمل حجم حضنة صغيرًا وإنجابًا مُتأخرًا، ودرجة عالية من العناية الأبوية. يُمكن للاضطرابات البيئية أن تُؤثِّر في نمو السُّكان البشري.

- تجاوزت الجماعات البشرية حدود قدرة الحمل البيئية باستخدام التَّقنية والاختراعات الأُخرى ما أدى إلى مُعدَّل نموٍّ أُسّيّ.
- تسمح لنا أهرام الجماعة، وهي رسم بياني على شكل أعمدة للسُّكان في مُختلف الفئات العمرية، بالتَّنبؤ بالنَّزعات الدِّيموغرافية في الولادة والوفاة (الشكل 55-27).
- مُستقبل النُّمو البشري غير مُؤكد جزيئًا بسبب التَّوزيع غير المُتماثل للسُّكان في الغلاف الحيوي.
- يُؤثر عاملان في استعمال المصادر، مستقبل الجماعات البشرية: حجم السُّكان والاستهلاك السَّنوي.
- يستهلك البشر كمية أكبر بثلث الكمية التي تستطيع البيئة استبدالها بشكل دائم.
- يحتاج المُستقبل المُستمر إلى حدود لنمو الجماعة ولاستهلاك المصادر السَّنوي.

openkandil.com

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. عندما تستجيب الأفراد فيزيائيًّا لتغيُّر بيئي:
   أ. يحدث الانتخاب الطَّبيعي.
   ب. قد يؤدي الاختلاف بين الأفراد إلى نشوء انتخاب طبيعي.
   جـ. لا تستطيع الاستجابة في الوقت نفسه من خلال تغيُّرات سلوكية وشكلية.
   د. لا شيء مما ذُكر.
2. النِّطاقات الجغرافية للجماعات:
   أ. كانت ثابتة حتى أدى تدخل الإنسان إلى انقراضات وإدخالات جديدة.
   ب. لم تتأثر بتوزيع المُفترسات وتوافرها قط.
   جـ. لا تستجيب إلى تغيُّرات مُناخية طويلة الأمد.
   د. لا شيء مما ذُكر.
3. جماعات المصدر- والمهبط تختلف عن الأنواع الأُخرى من فوق الجماعات؛ لأن:
   أ. تبادُل الأفراد يحدث في النَّوع الأول فقط.
   ب. الجماعات ذات مُعدَّلات النُّمو السّلبي جزء من النَّوع الأول.
   جـ. الجماعات في النَّوع الأول لا تنقرض أبدًا.
   د. كل الجماعات في النَّوع الأول تنقرض في النِّهاية.
4. أتوقع أن تصل احتمالية التَّفاعل الاجتماعي بين الأفراد حدّها الأقصى عندما يتوزع الأفراد البيئة:
   أ. عشوائيًّا. ب. تماثليًّا.
   جـ. تكتُّليًّا. د. بشكل غير عشوائي.
5. عندما يتحدَّث علماء البيئة عن تكلفة التَّكاثر فإنَّهم يعنون:
   أ. التَّناقص في مُخرجات التَّكاثر في المُستقبل بوصفه تبعة للتَّكاثر الحالي.
   ب. كمية السُّعرات الحرارية التي تحتاج إليها كل الأنشطة التي تُستخدم في التَّكاثر النَّاجح.
   جـ. كمية السُّعرات الحرارية التي تحتويها البويضة أو النَّسل.
   د. لا شيء مما ذُكر.
6. التَّبادُل في تاريخ الحياة بين حجم الحضنة وحجم النَّسل يعني: كلما ازداد حجم الحضنة:
   أ. يزداد حجم النَّسل. ب. يقل حجم النَّسل.
   جـ. يزداد حجم البالغ. د. يقل حجم البالغ.
7. الفرق بين مُعدَّل النُّمو الأُسي ومُعدَّل النُّمو اللوجستي هو:
   أ. أنَّ النُّمو الأُسي يعتمد على مُعدَّلات الولادة والموت والنُّمو اللوجستي لا يعتمد على ذلك.
   ب. في النُّمو اللوجستي، الهجرة والنزوح غير مُهمين.
   جـ. كلاهما يتأثر بالكثافة، ولكن النُّمو اللوجستي أبطأ.
   د. النُّمو اللوجستي فقط يعكس التَّأثيرات المُعتمدة على الكثافة على الولادات والوفيات.
8. البشر مثال على مخلوقات ذات مُنحنى بقائية نوع I. هذا يعني أنّ:
   أ. مُعدَّلات الفنائية هي الأعلى للأفراد الشَّابة.
   ب. مُعدَّلات الفنائية هي الأعلى للأفراد الأكبر.
   جـ. مُعدَّلات الفنائية ثابتة خلال فترة حياة الفرد.
   د. مُعدَّل نمو الجماعة عالٍ.
9. بحسب المكتب المرجعي للسُّكان (2002)، المُعدَّل الدَّاخلي العالمي لنمو السُّكان البشري (r) هو حاليًّا 1.3%، وفي الولايات المُتحدة r=0.6%. ستتغير نسبة سُكان الولايات المُتحدة إلى نسبة سكان العالم، بحيث:
   أ. سينمو سكان العالم، في حين سيتناقص سكان الولايات المُتحدة.
   ب. سينمو سكان العالم، في حين سيبقى سكان الولايات المُتحدة كما هم.
   جـ. سينمو كلّ من سكان العالم وسكان الولايات المُتحدة، ولكن سكان العالم سينمون بشكل أسرع.
   د. سيتناقص سكان العالم، في حين سيزداد سكان الولايات المُتحدة.
10. نموذج نموّ الجماعة اللوجستي، $dN/dt = rN[(K-N)/K]$، يصف نموّ الجماعة عندما نفترض الحد الأعلى للنمو. وعندما تصل N (رقميًّا) قيمة K:
    أ. تزداد dN/dt بسرعة.
    ب. تصل dN/dt إلى صفر.
    جـ. تزداد dN/dt ببطء.
    د. تُصبح الجماعة مُهدَّدة بالانقراض.
11. المثال على أثر مُعتمد على الكثافة في نمو الجماعة هو:
    أ. شتاء شديد البرودة.
    ب. إعصار.
    جـ. صيف شديد الحرارة تكون فيه مهاجع الحفر الباردة أقل من عدد الأفراد في الجماعة.
    د. الجفاف.

أسئلة تحدٍّ

1. ارجع إلى (الشكل 55-9). ما مضامين الانشقاق التَّطوري بين الجماعات التي هي جُزء من فوق الجماعة مقابل الجماعات المُستقلة عن جماعات أخرى؟
2. ارجع إلى (الشكل 55-14). إذا افترضت مقايضة بين جهد تكاثر حالي، ونجاح تكاثري مُستقبلي (يُعرف باسم تكلفة التَّكاثر)، فهل تتوقع أنَّ الأفراد الأكبر عمرًا تمتلك الجهد التَّكاثري "الأمثل" نفسه مثل الأفراد الصِّغار؟
3. ارجع إلى (الشكل 55-15). بسبب مقايضة عدد الأنسال التي يُنتجها الأب مع حجم نسل الفرد، تؤدي كثير من الظروف إلى تفضيل عدد مُتوسط وحجم متوسط من النَّسل. إذا كان حجم النَّسل غير مُرتبط كليًّا مع نوعية هذا النَّسل (فرصه في البقاء حتى يصل إلى سن الإنجاب)، فهل تتوقع أن يقع الآباء على جهة اليمين لمحور السِّينات أم جهة اليسار (حجم الحضنة)؟ فسر الإجابة.
4. ارجع إلى (الشكل 55-27). هل زيادة مُعدَّل زمن الجيل له نوع الأثر نفسه في مُعدَّل نمو الجماعة مثل تقليل عدد الأولاد الذين ولدتهم أُنثى واحدة طوال عمرها؟ أي تأثير سيكون له أثر أكبر في مُعدَّل نمو الجماعة؟ فسر الإجابة.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 56

بيئة المجتمعات
Community Ecology

مقدّمة

المخلوقات الحية التي تعيش معًا في مكان واحد كلها هي أعضاء في مجتمع. الأعداد الضخمة من الأنواع التي تستوطن الغابات الاستوائية المطرية تُشكِّل مجتمعًا. في الحقيقة، كل مكان مأهول على الأرض يدعم مجموعة المخلوقات المُتنوعة الخاصة التي تعيش فيه. بمرور الزمن، أجرت الأنواع المختلفة التي تعيش معًا تعديلات مُعقَّدة تناسب العيش في المجتمع، فتطورت معًا، وصاغت علاقات أعطت المجتمع صفته واستقراره. أدى كلّ من التعاون والتنافس دورين أساسيين. في هذا الفصل، سندرس هذه العوامل وغيرها في بيئة المجتمع.

موجز المفاهيم

56-1 المجتمعات الحيوية: الأنواع تعيش معًا

- *صُوِّرت المجتمعات بطرق مُختلفة.*
- *تتغير المُجتمعات مع الوقت.*

56-2 مفهوم العشّ البيئي

- *الأعشاش البيئية الأساسية مُحتملة، والأعشاش البيئية المُتحققة حقيقية.*
- *يمكن أن يحدث الإقصاء التنافسي عندما تتنافس الأنواع على مصادر مُحدَّدة.*
- *التنافس قد يُؤدي إلى تقسيم المصادر.*
- *الكشف عن التنافس بين الأنواع يُمكن أن يكون صعبًا.*

56-3 العلاقات بين المفترس – الفريسة

- *يُؤثر الافتراس بقوة في جماعة الفريسة.*
- *تكيفات النبات تدافع ضد العاشبات.*
- *تكيفات الحيوان تحميه من المفترسات.*
- *المحاكاة تُمكِّن نوعًا مُعينًا من استغلال طرق الدِّفاع لنوع آخر.*

56-4 الأنواع المتعددة لتفاعلات الأنواع

- *يتطلب التَّكافل تفاعلًا طويل المدى.*
- *يُفيد التَّعايش نوعًا واحدًا، وهو متعادل بالنسبة إلى الآخر (لا يضره ولا ينفعه).*
- *التَّقايض علاقة تُفيد الطرفين.*
- *يُفيد التَّطفل أحد الأنواع على حساب الآخر.*
- *العمليات البيئية لها تأثيرات تفاعلية.*
- *الأنواع الرئيسة لها تأثيرات أساسية في المُجتمعات.*

56-5 التَّعاقب البيئي والاضطراب وغنى الأنواع

- *يُنتج التَّعاقب البيئي تغيُّرًا في تركيب الأنواع.*
- *يُمكن أن تقوم الاضطرابات بدور مهم في تركيب المُجتمعات.*

openlandia.com

1-56 المجتمعات الحيوية: الأنواع تعيش معًا

أي مكان على الأرض تحتله أنواع تقريبًا. الكثير من الأنواع في بعض الأحيان، مثل النباتات المطرية في الأمازون، وأحيانًا أُخرى القليل منها، كما بالقرب من المياه الحارة في الينابيع الساخنة في يلوستون (حيث تعيش بعض أنواع الأحياء الدَّقيقة هناك). يعني مُصطلح **مجتمع Community** أنواعًا تعيش في أي منطقة مُحدَّدة (الشكل 56-1). تتميَّز المُجتمعات، إما بالأنواع التي تعيش فيها، أو بخصائصها، مثل **غنى الأنواع Species richness** (عدد الأنواع الموجودة) أو **الإنتاجية الأولية Primary productivity** (مقدار الطاقة المُنتجة).

تحكم التَّفاعلات بين أعضاء المُجتمع مُعظم العمليات البيئية والتَّطورية. هذه العمليات مثل الافتراس وتبادل المنفعة تُؤثر في بيولوجية الجماعة لنوع معين -على سبيل المثال ازدياد توافر هذه الجماعة أو قلتها – إضافة إلى كيفية دوران الطاقة والمواد الغذائية في النِّظام البيئي. فضلًا على ذلك، فإنَّ مُكونات المُجتمع تُؤثر في أنماط الانتخاب الطبيعي التي يواجهها النَّوع، ومن ثم مسار التَّطور الذي يسلكه.

يدرس العلماء المجتمعات الحيوية بطرق عدّة، تتراوح بين الملاحظات المُنفصلة والتجارب الواسعة النطاق. في بعض الأحيان، كانت الدِّراسات تركز على المجتمع ككل، وفي أحيان أُخرى على مجموعة جزئية من الأنواع التي يُمكن لها أن تتفاعل مع بعضها. وعلى الرَّغم من عدّ العلماء أحيانًا هذه المجموعات الجزئية مجتمعات (مثال، "مجتمع العناكب")، إلا أنَّ استعمال تعبير **تجمُّع Assemblage** أكثر مُلاءمة للإشارة إلى أن الأنواع المُستعملة هي جزء من المُجتمع الكامل.

صُوّرت المجتمعات بطرق مختلفة

هناك تصوران لتركيب المُجتمعات ووظيفتها. **مبدأ الاستقلالية Individualistic concept**، الذي تبناه H. A. Gleason من جامعة شيكاغو في أوائل القرن العشرين، ينص هذا المبدأ على أنَّ المُجتمع هو تجمُّع للمخلوقات الحية في مكان واحد.

وعلى عكس هذا المبدأ، فإن **مبدأ الكُلِّية (أو الشمولية) Holistic concept** الذي يمكن تتبعه في أعمال العالم كلمنتس F. E. Clements، قبل قرن تقريبًا، قد صور المجتمعات على أنها وحدة مُتكاملة. وعلى هذا، فإنَّ المُجتمع يُمكن تصويره بوصفه مخلوقًا ضخمًا خارقًا تطورت الأنواع المُكونة له معًا لدرجة أنَّها تعمل بوصفها جزءًا من كل أكبر، مثلما تعمل الكِلْية والقلب والرئتين كلها معًا داخل جسم الحيوان. بهذا التَّصور إذن، يكون حجم المُجتمع أكبر من مجموع أجزائه.

هذان التَّصوران يصنعان توقعات مُختلفة عن تكامل المجتمعات عبر الزمان والمكان. إذا كانت المُجتمعات، كما يوحي به مبدأ الاستقلالية، ليست إلا خليطًا من الأنواع تعيش معًا، فإنه بالحركة جغرافيًّا عبر المكان، أو بالعودة عبر الزمان، لا نتوقع رؤية المُجتمع نفسه. أي إنَّ الأنواع يجب أن تظهر، وتختفي بشكل مُستقل، اعتمادًا على حاجات النوع البيئية الخاصة. وعلى العكس، إذا كان المجتمع وحدة مُتكاملة، فإنَّنا سوف نضع التَّوقع المُقابل: يجب أن تبقى المجتمعات عبر الزمان والمكان، إلى أن يتم استبدالها بشكل كامل عن طريق مجتمعات مختلفة تمامًا، عندما تكون التَّغيرات البيئية كبيرة.

تتغير المُجتمعات مع الوقت

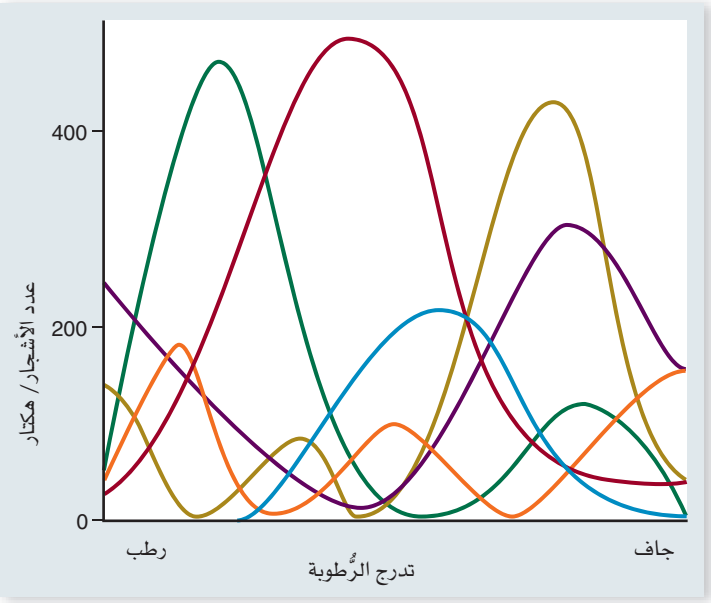
يُفضل علماء البيئة اليوم مبدأ الاستقلالية. والأهم من هذا أن الأنواع يبدو أنها تستجيب بشكل مُستقل لتغير الظروف البيئية. ونتيجة لذلك، فإنَّ تركيب المُجتمع يتغير تدريجيًّا عبر المكان، بحيث تظهر أنواع، وتصبح أكثر وجودًا، في حين تقل وفرة أنواع أخرى، وتختفي أخيرًا.

المثال المشهور على هذا النمط هو وجود أنواع من الشجر في جبال سانتا كاتالينا في أريزونا على طول تدرُّج جغرافي من جاف جدًا إلى كثير الرطوبة. يُوضِّح الشكل 56-2 أنَّ الأنواع يُمكن أن تُغيِّر وفرتها بأنماط، هي على الأغلب، مُنفصلة عن بعضها. نتيجة لذلك، توجد مُجتمعات الأشجار في مواقع مُختلفة في هذه الجبال على شكل متصل، إذ يلتحم الواحد منها مع الآخر، بدلًا من أن تُمثِّل مجموعات مُختلفة مُنفصلة من الأنواع.

الشكل 56-1

مجتمع السافانا الإفريقي. يتكوَّن المجتمع من أنواع -نباتات، وحيوانات، وفطريات، وطلائعيات، وبدائية النوى- توجد في منطقة، في هذه الحالة متنزه إتوشا الوطني في ناميبيا.

obeikandl.com



الشكل 56-2

وفرة أنواع من الأشجار على طول تدرُّج في الرطوبة على جبال سانتا كاتالينا في جنوب شرق أريزونا. يُمثِّل كل خط وجود نوع مُختلف من الأشجار. نمط وجود كل نوع مُنفصل عن وجود نوع آخر. لذا، فإنَّ تركيب المُجتمع يتغير باستمرار على طول التَّدرُّج.

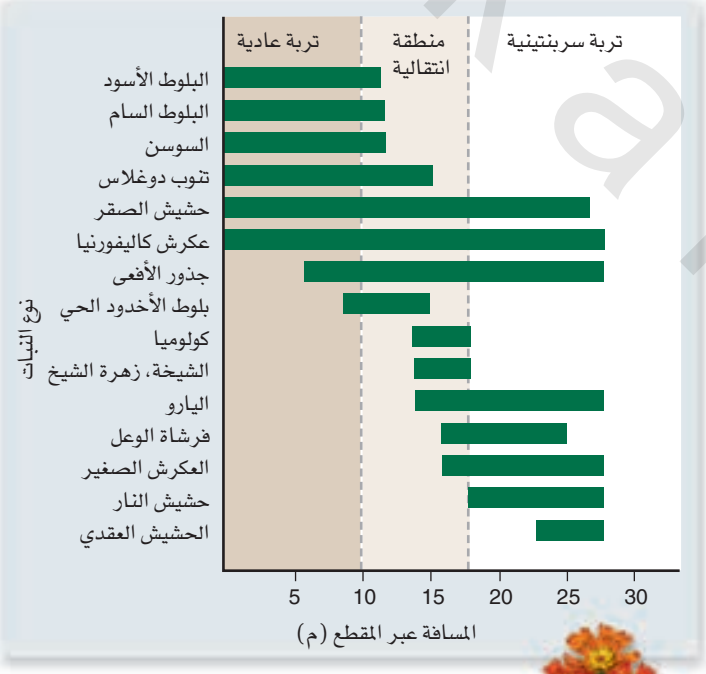
استقصاء

لماذا يقوم النوع بأنماط مختلفة من الاستجابة للتغير في الرطوبة؟

يُمكن مُشاهدة أنماط مُشابهة عبر الزمن في علم دراسة الأحافير. على سبيل المثال، هناك سجل جيد جدًا لمتحجرات أشجار وثدييات صغيرة كانت موجودة في أمريكا الشمالية قبل 20.000 سنة. لقد أظهرت دراسة مُجتمعات ما قبل التاريخ القليلَ من الشبه بالأنواع الموجودة الآن. كثير من الأنواع التي توجد الآن معًا لم تكن موجودة معًا في الماضي. وبالعكس، فالأنواع التي اعتادت على الوجود في المُجتمعات نفسها لا تتداخل غالبًا اليوم في حدودها الجغرافية. هذه الاكتشافات تُشير إلى أنَّه عندما تغيَّر المُناخ خلال العصور الجليدية، استجابت الأنواع بشكل مُستقل، وليس بإزاحة توزيعها معًا، كما يُتوقع لو أنَّ المُجتمع كان وحدة متكاملة واحدة.

على الرَّغم من ذلك، في بعض الحالات، يتغير ظهور الأنواع جغرافيًّا في المُجتمع بنمط متناسق. يحدث هذا غالبًا في المناطق الانتقالية بين **مجتمعين Ecotones**، وهي الأماكن التي تتغير فيها البيئة بشكل مُفاجئ. مثلًا، في غرب الولايات المتحدة، تحتوي رقع بيئية أنواعًا من التربة السربنتينية. تختلف هذه التربة عن التربة العادية بطرق عدة، مثلًا، تركيز عالٍ من النيكل والكروم والحديد؛ وتراكيز قليلة من النحاس والكلس. بمقارنة أنواع النباتات التي تعيش في ترب مختلفة ظهر أنَّ هناك مُجتمعات منفصلة توجد في كل نوع تربة، مع انتقال مُفاجئ من نوع إلى آخر خلال مسافة قصيرة (الشكل 56-3). شوهدت عمليات تحوُّل مُشابهة عند التقاء بيئات مُختلفة بشكل كبير مع بعضها. مثلًا عند نقطة التقاء البيئتين: البرية والمائية، أو عند التقاء المراعي مع الغابات.

يشمل المُجتمع كل الأنواع التي تُوجد في المكان نفسه. في مُعظم الحالات، يتنوَّع أعضاء المُجتمع بشكل مُستقل عن بعضهم في الوفرة عبر المكان والزمان.



الشكل 56-3

التغير في تركيب مجتمع عبر المنطقة الانتقالية بين مجتمعين. تجمُّعات النبات على تربة عادية وتربة سربنتينية مُختلفة بشكل كبير، تقع المنطقة الانتقالية بين مجتمع وآخر على مسافة قصيرة.

استقصاء

لِمَ يكون هناك انتقال حاد بين مجتمع حيوي وآخر؟

Obeikandl.com

2-56 مفهوم العشّ البيئي

يُواجه كلّ مخلوق حيّ في المجتمع تحدّيات البقاء بطريقة مُختلفة. **العشّ البيئي Niche** هو مجموع كل الطُّرق التي يستخدم فيها المخلوق مصادر بيئته الخاصة. يُمكن وصف العشّ البيئي بدلالة استعمال المكان، واستهلاك الغذاء، ومدى درجات الحرارة، والبيئة المُناسبة للتَّكاثر، وحاجته إلى الرطوبة، وعوامل أخرى.

في بعض الأحيان، لا يتمكَّن نوع ما من احتلال كامل عشّه البيئي بسبب وجود أو غياب نوع آخر. يُمكن للنَّوع الواحد أن يتفاعل مع نوع آخر بطرق عدّة، ويُمكن لهذه التَّفاعلات أن يكون لها تأثير سلبي أو إيجابي. من أنواع هذه التَّفاعلات **التنافس بين الأنواع (بين النوعي) Interspecific competition**، ويحدث عندما يحاول نوعان استخدام المصادر نفسها، عندما لا يكون هناك ما يكفي للاثنين. التَّفاعلات الفيزيائية للحصول على المصادر – مثل العراك للدِّفاع عن منطقة، أو لطرد مخلوق من مكان ما – تُعرف **بالتَّنافس التداخلي Interference competition**؛ ويُسمّى استهلاك المصادر نفسها **التنافس الاستغلالي Exploitative competition**.

الأعشاش البيئية الأساسية مُحتملة؛ والأعشاش البيئية المُتحققة حقيقية

يُسمّى كامل العشّ الذي يُمكن للنوع أن يستخدمه، اعتمادًا على حدود تحمّله الفسيولوجية واحتياجاته للمصادر، **العشّ الأساسي Fundamental niche**. وتُسمّى المجموعة الحقيقية من الظروف البيئية، التي تشمل وجود أو غياب الأنواع الأخرى، حيث يستطيع النوع تأسيس جماعة مُستقرة، **العشّ المُتحقق Realized niche**. وبسبب التَّفاعل بين النوعين، فإنَّ العشّ المتحقق يُمكن أن يكون أصغر من العشّ الأساسي للنَّوع بصورة واضحة.

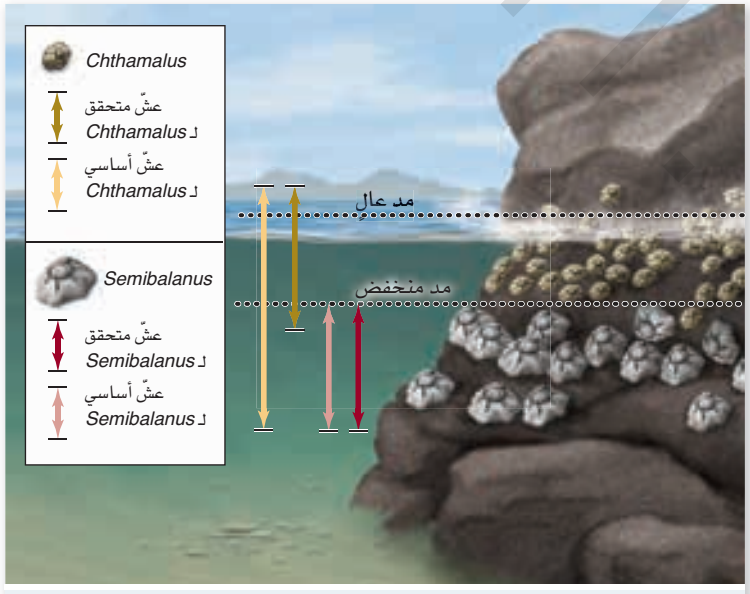
التَّنافس بين الأنواع لاحتلال الأعشاش البيئية

بحثت الدِّراسات الكلاسيكية للعالِم كونل J. H. Connell من جامعة كاليفورنيا، بسانتا بربارا، في التَّفاعل التَّنافسي بين نوعين من البرنقيل يعيشان معًا على الصخور على طول الساحل في سكوتلندا. درس كونل نوعين من هذه المخلوقات، الأول اسمه العلمي *Chthamalus stellatus* يعيش في المياه الضحلة، حيث تعمل الأمواج على تعريضها للهواء، أما النوع الثاني، واسمه العلمي *Semibalanus balanoides* (الاسم *Balanus balanoides* حتى عام 1995) فيعيش في منطقة أعمق، حيث نادرًا ما يتعرض للغلاف الجوي (الشكل 56-4). في هذه الأماكن، يُعدّ الحيز ذا أولوية. في المنطقة الأعمق، حيث تعيش *S. balanoides* عادة، تتنافس *C. Stellatus* معها عن طريق التزاحم على الصخور، فتُقلِّل منها، وتحل محلها، حيث تبدأ هي في النمو، وهذا مثال على التَّنافس التَّداخلي.

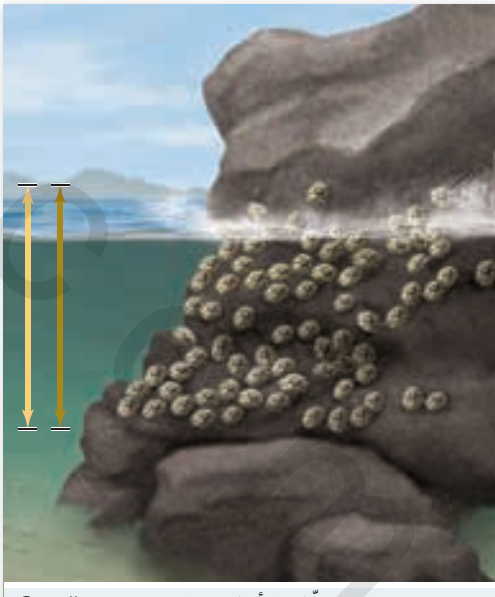
عندما أزال كونل *S. balanoides* من المنطقة، فإنَّ *C. Stellatus* احتلت مكانها بسهولة ما يبيّن عدم وجود عوائق فسيولوجية أو غير ذلك تمنعها من الوجود في هذه المنطقة. في المقابل، لا تستطيع *S. balanoides* العيش والبقاء في المياه الضحلة- حيث توجد *C. Stellatus*؛ لأنها لا تملك التَّكيُّفات الفسيولوجية للحرارة الدافئة التي يمتلكها النوع *C. Stellutus* التي تُمكِّنها من العيش في هذه المنطقة. لذلك، فإنَّ العشّ الأساسي *C. Stellatus* يشمل المياه الضحلة والعميقة، ولكن عشّها المتحقق أضيق بكثير؛ لأن *S. balanoids* تتفوَّق عليها تنافسيًّا في أجزاء من عشّها الأساسي. على العكس، فإنَّ العشّ الأساسي والمُتحقق لـ *S. balanoides* يبدو أنهما مُتطابقان.

أسباب أخرى لتحديد العشّ البيئي

يُمكن لعمليات أُخرى غير التَّنافس أيضًا أن تُحدِّد العشّ المُتحقق للنوع. فمثلًا، أُدخلت حشيشة القديس يوحنا (*Hypericum perforatum*) وأصبحت واسعة



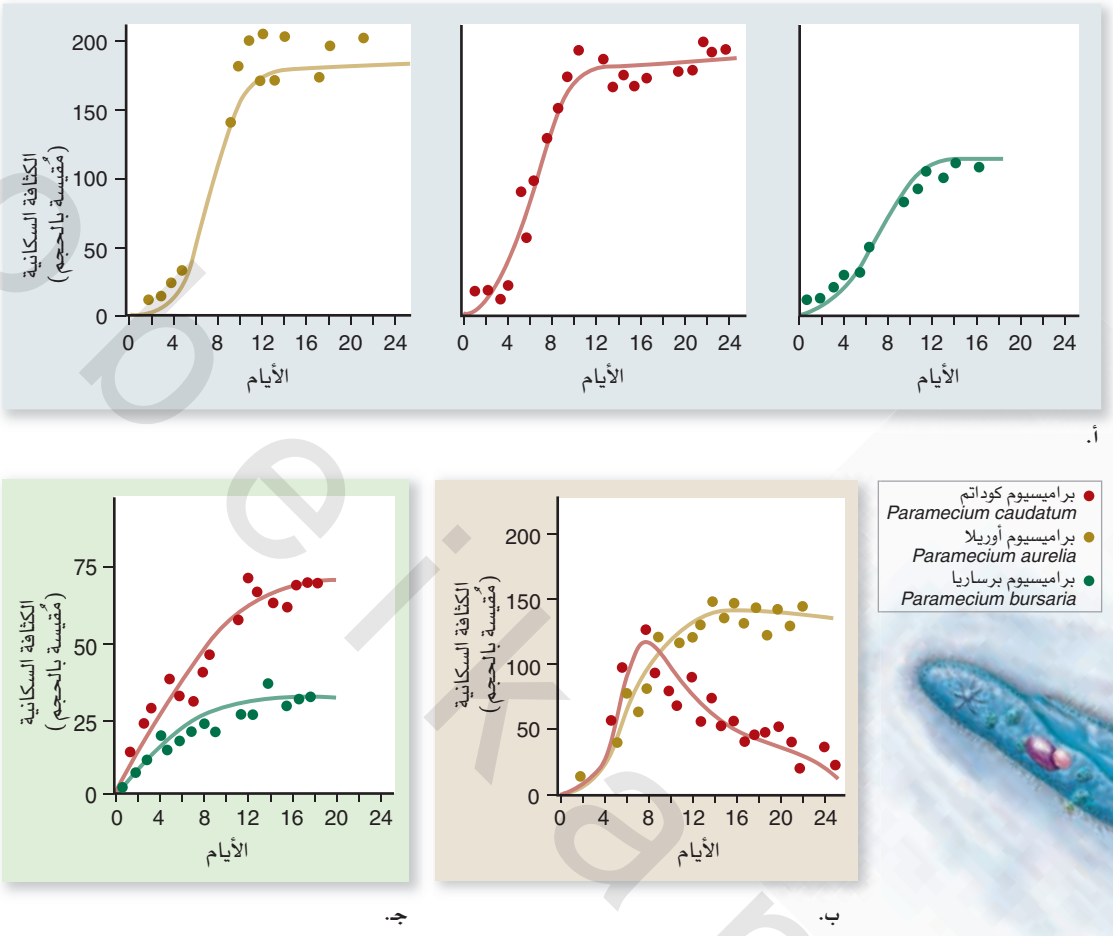
C.stellatus و *S.balanoides* يتنافسان



العشّان: الأساسي والمتحقق لـ *C.stellatus* متشابهان عند إزالة *S.balanoides*.

الشكل 56-4

التَّنافس بين نوعين من البرنقيل. العشّ الأساسي لـ *Chthamalus stellatus* يشمل كلًّا من المناطق العميقة والضحلة، ولكن *Semibalanus balanoides* يجبر *C. stallatus* خارجًا من عشه الأساسي الذي يتداخل مع العشّ المتحقق لـ *Semibalanus*



الشكل 56–5

الإقصاء التَّنافسي بين ثلاثة أنواع من البراميسيوم. في العالم المجهري، يُعَدُّ البراميسيوم مفترسًا شرسًا، فهو يفترس الأوليات الصغيرة. أ. وجد العالم جاوس في هذه التجربة أنَّ ثلاثة أنواع من البراميسيوم تنمو جيدًا كلٌّ وحده في أنابيب الاختبار. ب. على الرَّغم من ذلك، تناقص النَّوع *P. caudatum* في العدد لدرجة الانقراض عندما عاش مع النَّوع *P. aurelia* لأنَّ كلا النوعين تشاركا العشّ المتحقق نفسه، وتفوق *P. aurelia* تنافسيًّا على *P.caudatum* من أجل مصادر الغذاء. جـ. استطاع *P.caudatum* و *P. bursaria* التعايش معًا؛ لأنَّ لكل واحد منهما عشًّا متحققًا مختلفًا عن الآخر؛ ولهذا تجنبا التَّنافس.

الانتشار في البيئات المفتوحة على طول الأراضي الموجودة في كاليفورنيا إلى أن تمَّ إحضار خنفساء مُتخصِّصة للسيطرة عليها. انخفض حجم جماعة هذا النبات بسرعة، وهو الآن موجود فقط في المناطق الظليلة، حيث لا تنجح هذه الخنفساء. في هذه الحالة، حدَّد وجود المُفترس العشّ المُتحقق للنَّبات.

في بعض الحالات، يُؤدي غياب أنواع أخرى إلى عش متحقق أصغر. فالكثير من نباتات أمريكا الشمالية تعتمد على الحشرات في التَّلقيح؛ وقد قُدِّرت قيمة التَّلقيح للمزارع الأمريكي بأكثر من بليوني دولار سنويًّا. من ناحية أخرى، تقل جماعات المُلقحات حاليًّا لأسباب مُختلفة. جماعات المُحافظة على البيئة قلقون من أن غياب هذه الحشرات من بعض البيئات سيؤدي إلى تضاؤل العشّ الخاص للكثير من النباتات أو اختفائه تمامًا. في هذه الحالة، إن غياب – وليس وجود- نوع آخر هو السبب في أنَّ بيئته المتحققة أصبحت أصغر.

يمكن أن يحدث الإقصاء التنافسي عندما تتنافس الأنواع على مصادر محددة

في تجارب كلاسيكية أُجريت عامي 1934 و1935، درس العالم الروسي جاوس *G. F. Gause* التنافس بين ثلاثة أنواع من البراميسيوم؛ الحيوان الطلائعي الصغير. كل نوع من هذه الأنواع نما بشكل جيد في أنابيب الزراعة، عندما زُرع وحده، مُتغذيًا على البكتيريا والخميرة التي تتغذى على دقيق الشوفان المُذاب في سائل الزراعة (الشكل 56–5 أ). من ناحية أخرى، عندما زرع جاوس *P. aurelia* مع *P. caudatum* في أنبوب الزراعة نفسه، فإنَّ عدد *P. caudatum* انخفض حتى الانقراض، تاركًا *P. aurelia* وحيدًا (الشكل 56–5 ب). لماذا حدث هذا؟ وجد جاوس أنَّ *P. aurelia* يستطيع النمو أسرع بست مرات من مُنافسه *P. caudatum* لأنَّه قادر على استغلال المصادر المحدودة والمُتاحة بشكل أكبر، وهذا مثال على التَّنافس الاستغلالي.

من تجارب كهذه، كتب جاوس صيغة ما يُسمّى اليوم مبدأ **الإقصاء التَّنافسي Competitive exclusion**. ينص هذا المبدأ على أنَّه إذا تنافس نوعان على مصادر مُحددة، فإنَّ النوع الذي يستخدم المصادر بفاعلية أكبر في النِّهاية يُزيل الآخر من المكان. بكلمات أُخرى، لا يستطيع نوعان لهما العشّ الخاص نفسه الوجود معًا إذا كانت المصادر محدودة.

تداخل البيئات الخاصة (العشّ الخاص) والتعايش المُشترك

في تجربة أُخرى، تحدى جاوس *P. caudatum* النَّوع المُنهزم في تجربته السابقة بنوع ثالث، *P. bursaria* لأنَّه توقع أنَّ هذين النَّوعين يتنافسان على البكتيريا المحدودة بوصفها غذاءً، اعتقد جاوس أن أحدهما سيفوز في النهاية، كما حدث في التَّجربة السابقة. ولكن هذا لم يحدث. وبدلًا من ذلك، عاش النَّوعان في أنبوب الزراعة معًا، وتقاسما مصادر الغذاء.

لقد كان تفسير التَّعايش المُشترك لهذين النوعين بسيطًا. في الجزء العلوي من أنبوب الزراعة، حيث كان تركيز الأكسجين وكثافة البكتيريا مرتفعين، سيطر *P. caudatum* لأنَّه كان قادرًا بشكل أفضل على التَّغذي على البكتيريا. أما في الجزء السفلي من الأنبوب، فكان تركيز الأكسجين أقل، وذلك يُشجِّع نمو

الخميرة، واستقر نوع *P. bursaria* وهذا النوع قادر على التَّغذي بشكل أفضل على الخميرة. البيئة الأساسية الخاصة لكلا النوعين كانت أنبوب الزراعة كاملًا، ولكن البيئة المتحققة كانت جزءًا من الأنبوب. وحيث إنَّ البيئة الخاصة المتحققة للنوعين غير متداخلة كثيرًا، فإن النوعين استطاعا العيش والبقاء. من ناحية ثانية، كان للتَّنافس تأثير سلبي في المُتعايشيْن (الشكل 56-5 جـ). فعندما نمت هذه الأنواع دون تنافس، وصل كلا النوعين لكثافة أكبر بثلاث مرات منها عند نموّها بوجود تنافس.

الإقصاء التنافسي منقحًا

يُمكن اعادة صياغة مبدأ جاوس للإقصاء التنافسي كما يأتي: لا يوجد نوعان يُمكن أن يحتلا البيئة الخاصة نفسها إلى ما لا نهاية عندما تكون المصادر محدودة. وبالتأكيد، إنّ الأنواع يُمكن أن تعيش، بل تعيش معًا، عندما تتنافس على بعض المصادر المُشتركة. مع ذلك، فإنَّ فرضية جاوس تتنبأ بأنه إذا وُجِدَ مخلوقان معًا مدة طويلة، فهذا يشير إلى أن المصادر ليست محدودة، أو أنَّ البيئة الخاصة لهما تختلف دومًا في صفة أو أكثر؛ وإلا، فإنَّ أحد الأنواع يتفوق تنافسيًّا على الآخر، وسوف يتمُّ انقراض النوع الثاني.

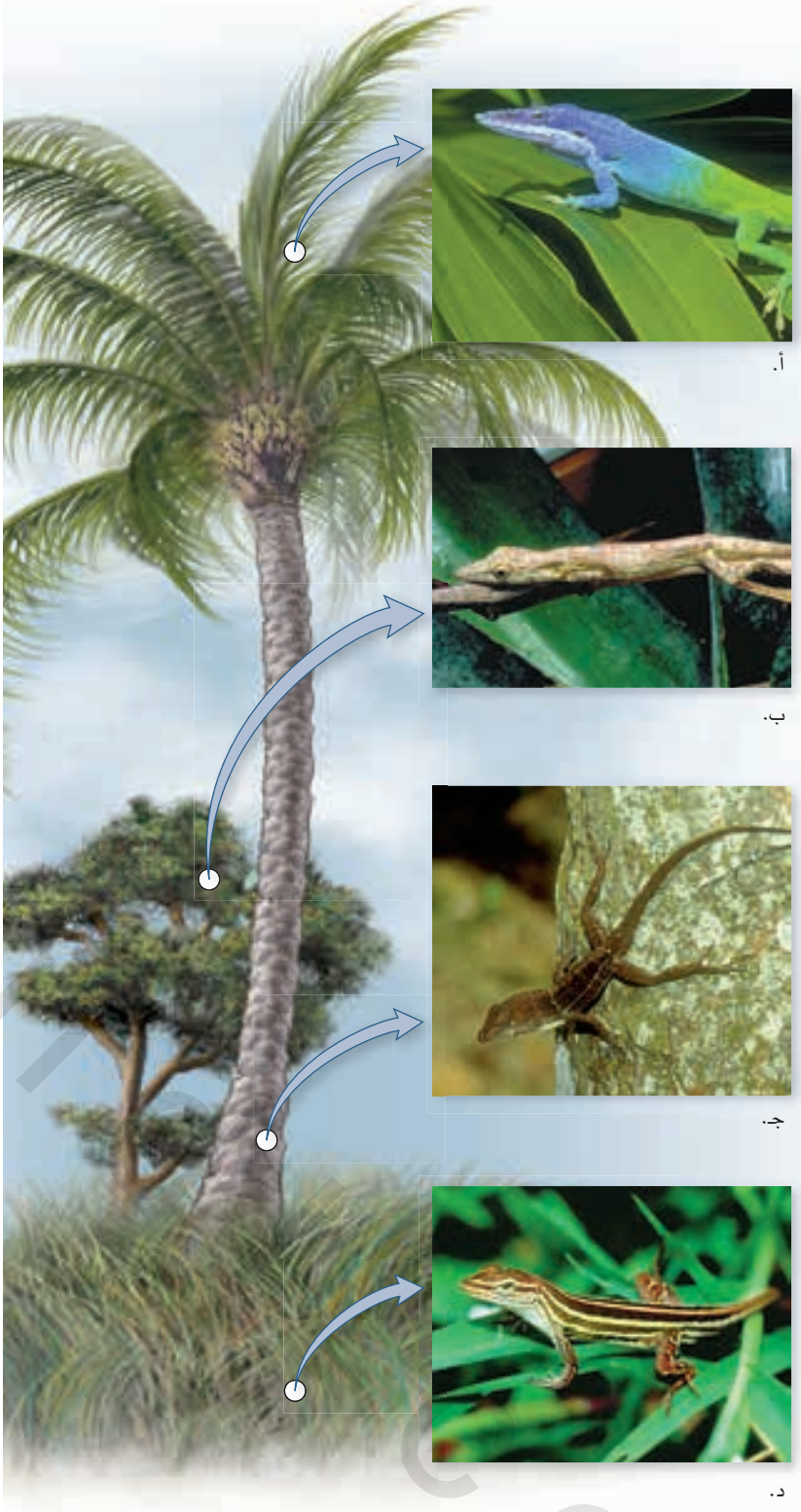
التَّنافس قد يؤدي إلى تقسيم المصادر

إنَّ مبدأ جاوس للإقصاء التَّنافسي له نتائج مُهمة: إذا كان التَّنافس على مصدر محدود حادًّا وكثيفًا، فإنَّ أحد الأنواع سيجعل الآخر ينقرض، أو أنَّ الانتخاب الطبيعي يُقلِّل من التَّنافس بينهما.

عندما درس عالِمُ البيئة ماك آرثر Robert MacArthur خمسة أنواع من طيور الهازجة المغردة الصغيرة، وآكلة الحشرات، بدا له أنَّها تتنافس على المصادر نفسها. ولكن عندما درس هذه الطيور بدقة أكثر، وجد أنَّ كل نوع يتغذى حقيقةً في جزء مُختلف من أشجار البيسية، ومن ثم فهي تتغذى على مجموعات مُختلفة من الحشرات. فنوع من هذه الطيور يتغذى على الحشرات التي على أطراف الأغصان، ونوع ثانٍ يتغذى على الحشرات بين الأوراق، وثالث يتغذى على ما بين الأغصان السفلية، ورابع في أعالي الأشجار، وخامس على قممها. وعليه، فإنَّ كل نوع من طيور الهازجة تطور كي يستفيد من جزء مُختلف من أجزاء شجرة البيسية. أي إنها قسَّمت العشّ أكثر بينها لكي تتجنب التَّنافس فيما بينها. يُدعى تقسيم العشّ هذا **تقسيم المصادر Resource partition**.

يُمكن أن نرى تقسيم المصادر في الأنواع المتشابهة التي تحتل المنطقة الجغرافية نفسها. مثل هذه الأنواع تتجنَّب التَّنافس غالبًا، بأن يعيش كلّ منها في جزء مُختلف من البيئة، أو باستهلاك طعام مُختلف، أو باستعمال مصادر مختلفة (الشكل 56-6). يُعتقد أنَّ هذا النَّوع من تقسيم المصادر نتج عن عملية الانتخاب الطبيعي، الذي يُسبِّب بداية انشقاق المخلوقات المُتشابهة في استعمال المصادر لتقليل الضغط التنافسي.

لمعرفة ما إذا كان مثل هذا التَّشعب التَّطوري سيحدث، فإنَّ بالإمكان دراسته بمقارنة الأنواع التي تتداخل حدودها بشكل جزئي فقط. فحيثما يوجد نوعان معًا، فإنهما يتجهان غالبًا نحو إظهار تنوع أكبر في الشكل الخارجي (شكل المخلوق الحي وتركيبه) وفي استخدام المصادر أكثر مما تفعل جماعة من الأنواع نفسها مُختلفة الموطن، ولا توجد مع أنواع أخرى. ويُعتقد أنَّ الفروق الواضحة بين أنواع متحدة الموطن تحابى عن طريق الانتخاب الطبيعي بوصفه وسيلة لتقسيم المصادر، ومن ثم لتقليل المُنافسة، وهذا ما يُدعى **إزاحة الصفات Character displacement**.



أ.

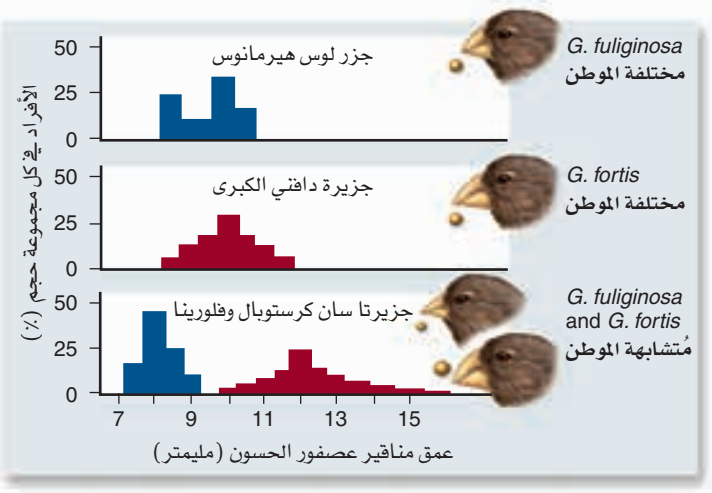
ب.

جـ.

د.

الشكل 56-6

تقاسم المصادر بين سحالي الموطن نفسه. أنواع من سحالي *Anolis* على الجُزر الكاريبية تقسم مواطنها بعدة طرق. أ. تحتل بعض الأنواع الأوراق والأغصان على قمة الأشجار. ب. تحتل أنواع أُخرى الأغصان الصغيرة على الأطراف. جـ. وتوجد أُخرى عند قاعدة الجذع. بالإضافة إلى ذلك، د. تستعمل بعض الأنواع المناطق العشبية المفتوحة. عندما يحتل نوعان الجزء نفسه من الشجرة، فإنَّهما يأكلان حشرات مُختلفة الحجم، أو يقتسمان المنطقة الحرارية الضيقة لهما؛ فعلى سبيل المثال، قد توجد واحدة من السحالي في المناطق الظليلة، في حين تستجمّ الأخرى في الشمس.



الشكل 56-7

استبدال الصفات في طيور حسون داروين. يمتلك نوعان من طيور الحسون (جنس *Geospiza*) مناقير لها الطول نفسه عندما تعيش في مواطن مُختلفة، ولكنها تمتلك مناقير مختلفة الطول عندما تعيش معًا في موطن واحد.

على سبيل المثال، يمتلك حسون داروين في (الشكل 56-7) مناقير مُتشابهة في القياس، حيث تكون العصافير مختلفة الموطن (كلّ منهما يعيش على جزيرة لا يعيش عليها الآخر). أما على الجزر، حيث تكون متحدة الموطن (يعيشان معًا)، فطوَّرت الأنواع مناقير بأحجام مُختلفة، حيث تكيَّف أحدها لأكل الحبوب الكبيرة، وتكيَّف الآخر ليأكل الحبوب الأصغر. إزاحة الصفة هكذا، يُمكن أن تؤدي دورًا مهمًّا في التَّوزيع التَّكيُّفي، جاعلة الأنواع الجديدة تتأقلم مع أجزاء مُختلفة من البيئة، كما بيّنا في (الفصل الـ 22).

الكشف عن التَّنافس بين الأنواع يُمكن أن يكون صعبًا

ليس من السهل تحديد متى يتنافس نوعان. وحقيقة أن نوعين يستخدمان المصادر نفسها لا يعني المنافسة إن كانت المصادر غير محدودة. حتى لو كان حجما الجماعة لنوعين يرتبطان سلبيًّا، كأن يكون حجم جماعة أحد الأنواع كبيرًا، والنوع الآخر يملك حجم جماعة صغيرًا، أو العكس، فقد لا يتنافس النَّوعان على المصادر المحدودة نفسها. بدلًا من ذلك، فإنَّ النَّوعين يُمكن أن يستجيبا بطريقة مختلفة للصفة البيئية نفسها، ربما ينجح أحد النوعين أفضل في الظروف الدافئة، في حين ينجح الآخر في الظروف الباردة.

دراسات تجريبية حول التَّنافس

أحد أفضل الأدلة على وجود التنافس يأتي من الدِّراسات البحثية الميدانية. بإجراء تجارب باستخدام نوعين يوجد كل منهما وحده أو معًا، يستطيع العلماء تحديد ما إذا كان وجود أحد الأنواع يُؤثِّر سلبيًّا في نوع آخر.

مثلًا، توجد أنواع مُختلفة من القوارض آكلة الحبوب في صحارى أمريكا الشمالية. أقام الباحثون عام 1988 سلسلة من المحميات 50 م × 50 م لبحث أثر جرذان الكنغر في هذه القوارض الأصغر، آكلة الحبوب. أُزيلت جرذان الكنغر من نصف هذه المحميات، ولكن ليس من النِّصف الآخر. تحتوي جدران هذه المحميات جميعها على ثقوب تسمح للقوارض بالخروج والدُّخول. ولكن في مساحات الأرض التي أُزيلت منها جرذان الكنغر، فإنَّ هذه الثقوب صغيرة، بحيث لا تتمكن جرذان الكنغر من العودة.

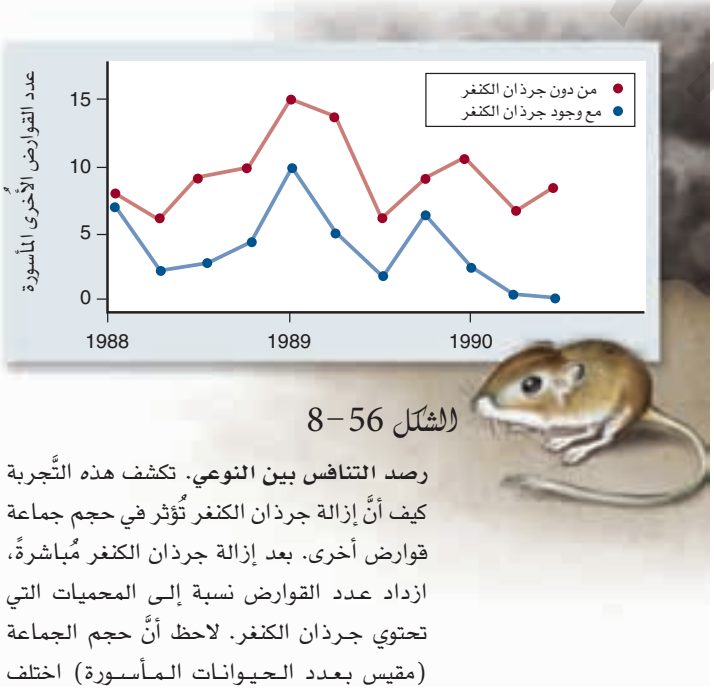
راقب الباحثون مدة 3 سنوات عدد القوارض الموجودة في هذه المحميات. ويُبيِّن (الشكل 56-8)، أنه كان عدد القوارض أعلى بشكل واضح في حالة غياب جرذان الكنغر، ما يُشير إلى أنَّ جرذان الكنغر تتنافس مع القوارض الأُخرى، وتُحدِّد أحجام جماعاتها.

عدد كبير من التَّجارب المُشابهة أشارت إلى أنَّ التَّنافس بين النوعي يحدث بين أنواع كثيرة من النباتات والحيوانات. يُمكن أن نرى تأثير التَّنافس في نواحي بيولوجية الجماعة الأخرى غير الحجم، مثل سلوك المخلوق، ومعدلات نموه. على سبيل المثال، يوجد نوعان من السحالي *Anolis* في جزيرة سانت مارتن الكاريبية. عندما وضع أحد النوعين *A. gingivinus*، في محميات 12 م × 12 م دون النوع الآخر، فإنَّ أفراد هذه السحالي نمت بصورة أسرع، وأقامت في مناطق أخفض مما قامت به السحالي نفسها، عندما وُضعت في محميات مع نوع آخر من السحالي *A. pogus*، التي عادة ما توجد قريبًا من سطح الأرض.

نواحي القصور في الدِّراسات التجريبية

على الرَّغم من أن الدِّراسات التَّجريبية قد تكون وسائل قوية لفهم التَّفاعل بين الأنواع الموجودة معًا، ولكن يشوبها القصور.

بدايةً، الحذر مهم في تدوين النتائج لهذه التَّجارب. فالتَّأثير السلبي لنوع ما في آخر لا يدلّ بشكل تلقائي على وجود التَّنافس. فعلى سبيل المثال، الكثير من الأسماك التي لها الحجم نفسه لها تأثير سلبي في بعضها الآخر، ولكن هذا ليس بسبب التَّنافس، بل ينبع من حقيقة أنَّ البالغين في كل نوع يفترسون اليافعين من النَّوع الآخر.



الشكل 56-8

رصد التنافس بين النوعي. تكشف هذه التَّجربة كيف أنَّ إزالة جرذان الكنغر تُؤثر في حجم جماعة قوارض أخرى. بعد إزالة جرذان الكنغر مُباشرةً، ازداد عدد القوارض نسبة إلى المحميات التي تحتوي جرذان الكنغر. لاحظ أنَّ حجم الجماعة (مقيس بعدد الحيوانات المأسورة) اختلف بالتزامن في كلتا المُعالجتين، على ما يبدو بسبب التَّغيرات في الحالة الجوية.

استقصاء

لِمَ تتزايد أعداد أكثر من أنواع القوارض عند إزالة جرذان الكنغر؟

إضافة إلى ذلك، فإنَّ وجود أحد الأنواع يمكن أن يجذب المُفترسات أو الطفيليات التي ستفترس أيضًا النوع الآخر. في هذه الحالة، حتى لو لم يكن هناك تنافس بين النوعين، فإنَّ النوع الثاني يمكن أن يملك حجم جماعة أقل بوجود النَّوع الأول بسبب المُفترسات والطفيليات. وفي الحقيقة، لا نستطيع أن نستثني الاحتمالية السابقة من نتائج تجربة جرذان الكنغر، على الرَّغم من أنَّ التَّقارب الكبير بين المحميات (حيث كانت مُتقابلة) يقترح وجود المُفترسات أو الطفيليات نفسها فيها جميعًا. فإنَّ دراسة التَّجارب تكون أكثر فعالية عندما تترافق مع اختبارات مُفصّلة للعمليات البيئية التي تُسبِّب التَّأثير المُلاحظ لأحد الأنواع في الآخر.

ثانيًا، إنَّ الدِّراسات التَّجريبية ليست دائمًا ملائمة. فمثلًا، زادت جماعات القيوط في الولايات المتحدة في السنوات الأخيرة، وتزامن هذا الازدياد مع انخفاض في عدد الذئاب الرمادية. هل هذا مُؤشر على حدوث تنافس بين النوعين؟ وبسبب حجم حيوانات القيوط والمساحات الجغرافية الكبيرة التي يحتلها كلّ فرد منها، ولأنَّ التَّجارب العملية تحتاج إلى مساحات مُسيَّجة يوجد فيها أحد النوعين أو كلاهما – ولأنَّ كلّ تجربة يجب أن تُكرَّر مرات عدة من أجل التَّحليل الإحصائي – فإن هذه التَّجارب في هذه الحالة غير مُمكنة. وبشكل مُشابه، فإنَّ الدِّراسات على الأشجار بطيئة؛ لأنها تحتاج إلى قرون لاكتشاف التَّنافس بين الأشجار البالغة. في مثل هذه الحالات، فإنَّ الدِّراسات المُفصلة للاحتياجات البيئية لكلّ نوع هو أفضل ما نُراهن عليه لفهم التَّفاعلات بين النوعية.

يُمكن أن تُعرَّف البيئة الخاصة (العشّ) بأنها مجموع الطرق التي يستفيد بها المخلوق من بيئته. التَّفاعل بين النوعي يُمكن أن يؤدي لأن تكون البيئة الخاصة المتحققة أصغر من البيئة الخاصة الأساسية.

إذا كانت المصادر محدودة، لا يُمكن لنوعين احتلال البيئة الخاصة نفسها دون تنافس يُقلل من أعداد أحدهما إلى أن ينقرض.

الأنواع متحدة الموطن غالبًا ما تُجزِّئ المصادر المُتاحة، فتُقلِّل حدة التَّنافس بينها.

تُوفر الدِّراسات التجريبية اختبارات قوية لفرضية حدوث التنافس بين النوعي، ولكن هذه الدِّراسات تفتقر إلى الكمال. الدِّراسات البيئية المُفصَّلة مُهمة بغض النظر عما إذا أُجريت هذه التجارب أم لا.

3-56 العلاقات بين المفترس – الفريسة

الافتراس Predation: استهلاك أحد المخلوقات من قبل آخر. بهذا المعنى، يشمل الافتراس كل شيء من اصطياد، وأكل النَّمر للظبي، إلى رعي الغزلان لأعشاب الربيع.

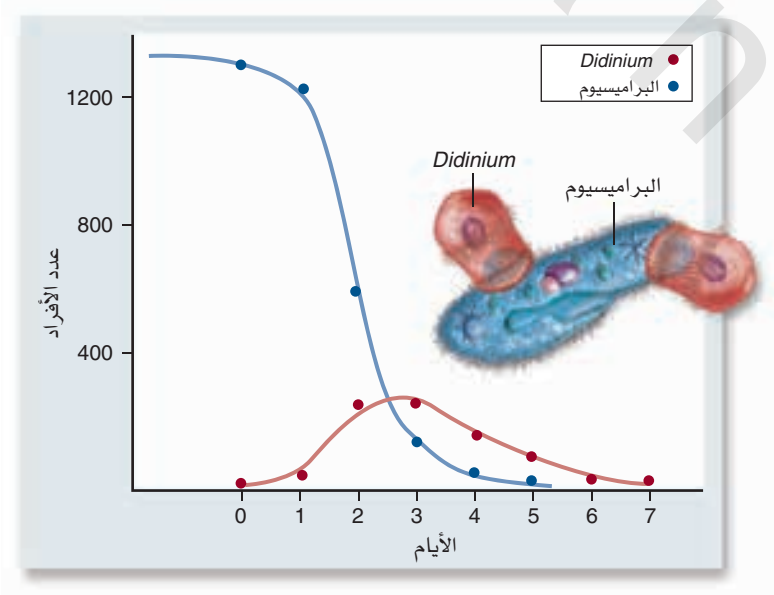
عندما وُضعت جماعات تجريبية، تحت ظروف المُختبر البسيطة، كما يتَّضح في (الشكل 56-9)، مكونة من الطلائعي المُفترس *Didinium* وفريسته من البراميسيوم *Paramecium*، غالبًا ما يقضي المُفترس على فريسته، ثم ينقرض؛ لأنَّه لم يبقَ له شي يأكله. إذا وُفرت ملاجئ (أماكن آمنة) للبراميسيوم، من ناحية ثانية، فإنَّ جماعاته تصل إلى مستويات مُنخفضة، ولكن لا تنقرض. عندما يكون مستوى جماعة الفريسة مُنخفضًا، فإنَّها ستُوفر غذاء غير كافٍ للمُفترس، مسببةً انخفاض جماعته. وعندما يحدث هذا، فإنَّ جماعة الفريسة ستتعافى.

يُؤثِّر الافتراس بقوة في جماعة الفريسة

في الطبيعة، للمُفترسات تأثير كبير غالبًا في جماعات الفريسة. وكما أشار المثال السابق على كل حال، فإن التَّفاعل هو مسار في اتجاهين: إذ يُمكن أن تُؤثر الفريسة أيضًا في ديناميكية مُجتمع المُفترس. إن نواتج مثل هذه التَّفاعلات مُعقَّدة، وتعتمد على عوامل عدَّة.

انفجار جماعة الفريسة وانهيارها

بعض أكثر الأمثلة مأساوية على التَّرابط بين المُفترسات وفرائسها يتضمن مواقف أدخل فيها الإنسان، أو أزال عددًا كبيرًا من المُفترسات من منطقة. على سبيل المثال، إزالة عدد كبير من اللاحمات من أماكن كثيرة في شرق الولايات المتحدة أدى إلى انفجار في أعداد الغزال ذي الذيل الأبيض، الذي عرّى المنطقة من كل الحياة النَّباتية القابلة للأكل التي استطاع الوصول اليها. وبشكل مُماثل، عندما تمَّ



الشكل 56-9

المفترس والفريسة في العالم المجهري. عند إضافة المُفترس *Didinium* إلى جماعة براميسيوم، ارتفع عدد *Didinium* في البداية، وتناقص عدد براميسيوم. عند اختفاء جماعة البراميسيوم، مات *Didinium* أيضًا.

استقصاء

اقترح طرقًا عدة تُغيِّر بها هذه التَّجربة، بحيث لا ينقرض البراميسيوم؟

اصطياد أعداد كبيرة من ثعلب الماء لدرجة الانقراض على السواحل الغربية من الولايات المتحدة، انفجرت أعداد قنفذ البحر؛ الفريسة الأساسية لثعلب الماء.

وعلى العكس، فإنَّ إدخال الجرذان والكلاب والقطط إلى جُزر عدّة حول العالم، أدى إلى القضاء على البيئة الحيوانية المُستوطِنة هناك. فلقد تعرَّضت جماعات من سلاحف جلاباغوس على جزر عدّة للتَّهديد بالانقراض عند إدخال الجرذان والكلاب والقطط التي تأكل البيض والسلاحف الصغيرة. وبشكل مُشابه، فإنَّ أنواعًا عدَّة من الطيور والزَّواحف تمَّ القضاء عليها في نيوزيلندة عن طريق الجرذان المُفترسة، والآن هي موجودة فقط في جزر قليلة بعيدة عن الشاطئ، بحيث لا تصل إليها الجرذان. في جزيرة ستيفن، قرب نيوزيلندة، كلّ طير من طيور الصَّعْو في الجزيرة، الذي انقرض الآن، تمَّ قتله على يد قط وحيد لحارس المنارة.

يتضمن مثال كلاسيكي على الدور الذي يؤديه الافتراس في المجتمع، إدخال نبات الصّبّار الشوكي إلى أستراليا في القرن التاسع عشر. في غياب المُفترسات، انتشر الصبار بشكل كبير، بحيث احتل عام 1925، 12 مليون هكتار من الأراضي مُشكِّلًا حاجزًا من الأشواك لا يُمكن اختراقه، ما جعل رعي الماشية فيه صعبًا. للتَّحكُّم في نموّ الصّبّار، أُدخل مُفترس، يُدعى العثّ *Cactoblastis cactorum*، من موطنه الأصلي الأرجنتين، بداية 1926. وعام 1940، انخفضت أعداد الصّبّار كثيرًا، ويوجد الآن على شكل جماعات صغيرة.

الافتراس والتَّطور المُشترك

يُشكل الافتراس ضغطًا انتخابيًّا قويًّا على جماعات الفريسة. فأي صفة يُمكن أن تُقلِّل من احتمالية الصيد يجب أن تُحابى بقوة. إنَّ تطور مثل هذه الصفات، بدوره، يجعل الانتخاب الطبيعي يُفضِّل التَّكيُّف المُعاكس في جماعات المُفترسات. تُسمّى العملية التي يتمُّ فيها اختيار هذه التَّكيفات بشكل متداخل في الفريسة والمفترس **التَّطورَ المُشتركَ Coevolution**. يُمكن أن ينشأ سباق تطور مشترك يُطوِّر فيه كلٌّ من المُفترس والفريسة باستمرار دفاعات وطرقًا أفضل للالتفاف على هذه الدِّفاعات. في الأجزاء التي تلي، ستتعلم أكثر عن هذه الدِّفاعات والاستجابات.

تكيُّفات النبات تُدافع ضد العاشبات

طوّرت النباتات طرقًا عدّة تحميها من العاشبات، أكثرها وضوحًا الدِّفاعات الشكلية: تؤدي أنواع الأشواك المُختلفة دورًا في عدم تشجيع حيوانات الرَّعي؛ وشعيرات النبات، خاصةً التي لها طرف صمغي، لاصق، تُعيق الحشرات آكلة العشب. بعض النباتات، مثل الأعشاب، تُراكم السيليكا في الأوراق، ما يُقوي النباتات ويحميها. إذا وُجِدَتِ السليكا بشكل كافٍ، فإنَّ النبات يُصبح قاسيًا صَعْبَ الأكل.

الدِّفاعات الكيميائية

الدِّفاعات الكيميائية، مثل الدِّفاعات الشكلية، مُهمة أيضًا، حيث توجد بشكل كبير في النباتات. تمتلك النباتات تكيُّفات كيميائية رائعة تستخدمها لمُقاومة العاشبات. على سبيل المثال، بيَّنت دراسات حديثة أنَّه إذا هاجمت يرقات الفراشات أوراق نبات التَّبغ، فإنَّ هذه النباتات تُطلق مواد كيميائية إلى الهواء تجذب نوعًا من البقِّ يتغذى على يرقات الفراشات (نوقش الموضوع في الفصل الـ40).

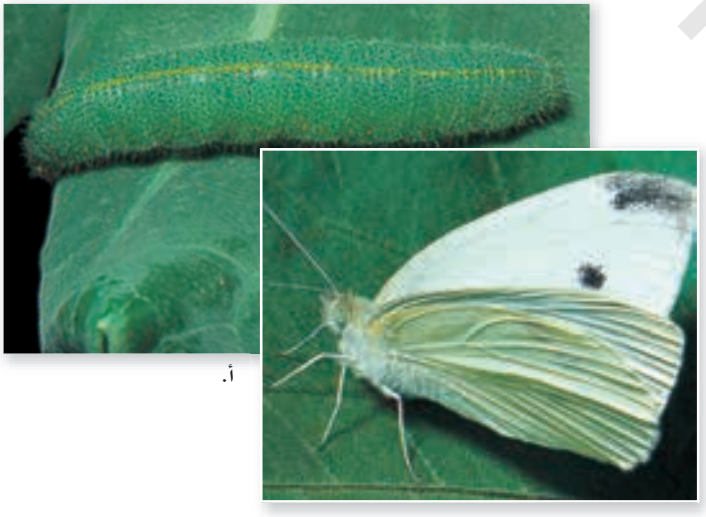
المركبات الكيميائية الثانوية Secondary chemical compounds من أشهر الدِّفاعات الكيميائية في النباتات ضد العاشبات وأهمها. تتميَّز هذه المركبات عن المركبات الأولية، التي هي مُكونات تفاعلات كيميائية أيضية أساسية، مثل التَّنفس. فنباتات كثيرة، وعلى ما يبدو أيضًا بعض الطحالب، تحتوي مركبات كيميائية ثانوية مُختلفة ومتنوعة التَّركيب تكون إما سامة لمُعظم العاشبات، أو تُفسد عمليات الأيض عندها بشكل كبير، مثل، إيقاف التطور الطبيعي ليرقات الحشرات. ونتيجة لهذا، فإنَّ مُعظم العاشبات تميل إلى تجنُّب النباتات التي تحتوي مثل هذه المركبات.

العائلة الخردلية (Brassicacea) تنتج مجموعةً من المواد الكيميائية تُعرف باسم زيوت الخردل. هذه الزيوت تُعطي عطرًا ومذاقًا لاذعًا لنباتات تشمل الخردل، والملفوف، والجرجير، والفجل. إن المذاق الذي نستمتع به يدلّ على وجود مُركبات كيميائية سامة لمجموعات كثيرة من الحشرات. وبشكل مُشابه لهذا، فإنَّ نباتات من العائلة الصقلابية (Asclepiadaceae) وعائلة نباتات قاتل الكلب (Apocynaeae) تُفرزان عصيرًا حليبيًّا يمنع العاشبات من أكلها. إضافة إلى هذا، فإنَّ هذه النباتات تحتوي على سكريات قلبية، وهي جزيئات يُمكن لها أن تُسبِّب آثارًا قاسيةً وضارة على وظيفة القلب في الفقريات.

الاستجابات التَّطورية المُترافقة للعاشبات

ترتبط مجموعات مُعينة من العاشبات مع كل عائلة، أو مع مجموعة من النباتات المحمية بنوع معين من المركبات الثانوية. هذه العاشبات قادرة على التَّغذي على هذه النباتات دون أن تُؤذيها، وكأنّ هذه النباتات هي غذاؤها الوحيد.

على سبيل المثال، تتغذى يرقات فراشات الملفوف (تحت العائلة Pierinae) بشكل خاص على نباتات عائلة الخردل وعائلة الكَبَر، إضافة إلى أعداد قليلة أُخرى من عائلات صغيرة تحتوي على زيوت الخردل (الشكل 56-10). وبشكل مُشابه، فإنَّ يرقات الفراشات الملكية الضخمة (تحت عائلة Danainae) تتغذى على عائلات نبات الصقلاب ونبات قاتل الكلب. كيف تتمكن هذه الحيوانات من تجنُّب الدِّفاعات الكيميائية للنباتات؟ وما الأصول التَّطورية والعواقب البيئية لمثل هذه الأنماط من التَّخصص؟



أ.

ب.

الشكل 56-10

آكلات الأعشاب من الحشرات مُتكيِّفة جيدًا مع عائلاتها من النباتات. أ. تتموَّه اليرقات الخضراء لفراشات الملفوف البيضاء، *Pieris rapae*، على أوراق الملفوف وعلى النباتات الأخرى التي تتغذى عليها. وعلى الرَّغم من أنَّ زيوت الخردل تحمي هذه النباتات من مُعظم آكلات الأعشاب، فإنَّ فراشة الملفوف البيضاء لها القدرة على تكسير مُركبات زيت الخردل. ب. فراشة ملفوف بيضاء بالغة.

أ.

ب.

الشكل 56–11

طائر الزرياب الأزرق يتعلَّم ألا يأكل الفراشات الملكية. أ. هذا الزِّرياب الأزرق المُربى في الأقفاص لم يُشاهد الفراشة الملكية قبل أن يُحاول أكلها. ب. الطائر نفسه يتقيَّأ الفراشة بعد دقائق عدة. وهذا الطائر ربما يتجنَّب الإمساك بأي حشرة سوداء – برتقالية في المُستقبل.

يُمكن أن نضع تفسيرًا مُحتملًا لتطور مثل هذه الأنماط المُحدَّدة. عندما أصبح لها القدرة على صنع زيوت الخردل، فإنَّ أصول نباتات الخردل والكبر أصبحت تحت الحماية مدة من الزمن ضد أغلب، أو كلّ العاشبات التي تتغذى على النباتات الأخرى في المنطقة. وعند نقطة مُعينة، فإنَّ بعض مجموعات الحشرات – مثلًا، فراشات الملفوف – تطورت وظهرت لها القدرة على كسر زيوت الخردل، وبهذا تمكَّنت من أكل هذه النباتات دون أن تضر نفسها. وبتطويرها لهذه القدرة، أصبح للفراشات القدرة على استخدام مصادر جديدة دون أن تتنافس مع العاشبات الأخرى. وكما رأينا في (الفصل الـ 22)، فإنَّ التَّعرض لمصادر قليلة الاستعمال يؤدي غالبًا إلى تنوع تطوري وإشعاعات تكيُّفية.

تكيُّفات الحيوان تحميه من المُفترسات

تحصل بعض الحيوانات التي تتغذى على نباتات غنية بالمركبات الثانوية على فائدة إضافية. فمثلاً، عندما تتغذى يرقات الفراشات الملكية على نباتات من عائلة الصقلاب، فإنَّها لا تحطم السكريات القلبية التي تحمي هذه النباتات من العاشبات، بل تقوم هذه الحشرات بتركيز هذه المركبات وتخزينها في الأجسام الدُّهنية؛ ثم تنقلها عبر مرحلة الخادرة إلى البالغين، وحتى إلى بيوض الجيل المقبل.

إنَّ إدخال السكريات القلبية في المراحل جميعها يحمي دورة حياة هذه الفراشة من المُفترسات. فالطائر الذي يتغذى على هذه الفراشة سُرعان ما يتقيؤها (الشكل 56–11) ويتجنَّب مُستقبلًا الفراشة الملكية البالغة التي تتميَّز بالخطوط البرتقالية والسود. لكن بعض الطيور طوَّرت القدرة على تحمل مثل هذه المركّبات الكيميائية الواقية؛ ويُمكن لهذه الطيور أكل الفراشات الملكية.

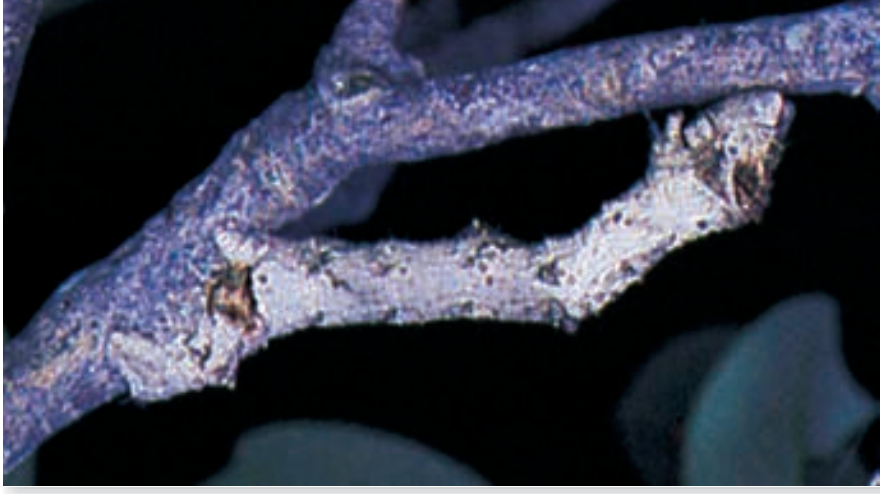
الدِّفاعات الكيميائية

تصنع الحيوانات، وتستعمل أيضًا شبكة مخيفة من المواد الدِّفاعية. يستخدم النحل، واليعاسيب والقمل المُفترس، والعقارب، والعناكب، ومفصليات أخرى كثيرة موادّ كيميائيةً للدِّفاع عن نفسها ولقتل الفريسة. إضافة إلى هذا، ظهرت طرق دفاع كيميائية عدَّة مُختلفة في اللافقريات البحرية، وعدد كبير من الفقريات، مثل الضفادع الأفاعي، والأسماك، وبعض الطيور.

فضفادع السهم السامة من العائلة Dendrobatidae تستطيع إنتاج مادة سامّة قاعدية في المُخاط الذي يُعطي جلدها الملون الزَّاهي؛ وهذه المواد القاعدية سامة للحيوانات التي تُحاول أكل هذه الضفادع (الشكل 56–12). بعض هذه السموم قوية لدرجة أنَّ بضعة ميكروجرامات منها كافية لقتل شخص إذا حُقنت في مجرى دمه. أكثر من 200 نوع مُختلف من المواد القاعدية عُزلت من هذه الضفادع، بعضها ذو دور مهم في الأبحاث العصبية العضلية. وبشكل مُشابه، فإنَّ هناك أبحاثًا مكثفة تجري على حيوانات بحرية وزواحف سامة، وطحالب، ونباتات زهرية، للوصول إلى أدوية جديدة لمكافحة السّرطان وأمراض أخرى، أو لاستعمالها مضادات حيوية.

الشكل 56–12

الدِّفاعات الكيميائية عند الفقريات. الضفادع من العائلة *Dendrobatidae*، الموجودة في غابات أمريكا الوسطى والجنوبية، سامة جدًا للفقريات؛ لقد تمَّ التَّعرف إلى 80 نوعًا من المواد القاعدية السامة من الأنواع المُختلفة لهذا الجنس. تُعلن هذه الضفادع عن سميتها بألوان زاهية. وبسبب الغريزة أو التَّعلُّم، فإنَّ المُفترسات تتجنب الألوان الزاهية لهذه الأنواع التي من دونها يُمكن أن تكون فريسة سهلة.



الشكل 56-13

التَّلوين الإخفائي والشكل. يرقة دودة الإنش (*Nacophora quernaria*) (المُتدلية من الغُصين العلوي) تُشبه إلى حد كبير الغُصين.

التلوين الدِّفاعي

كثير من الحشرات التي تتغذى على نباتات الصقلاب لها ألوان زاهية؛ تعلن عن طبيعتها السامّة عن طريق طريقة بيئية تُعرف باسم **التلوّن التَّحذيري Warning coloration**.

الألوان الجميلة اللافتة للانتباه ميزة للحيوانات السامة التي تَلدغ لطرد المُفترس، أما المخلوقات التي لا تملك دفاعات كيميائية فنادرًا ما تملك ألوانًا زاهية. وفي الحقيقة، فإن الكثير من هذه الحيوانات لها ألوان تَخَفّ، لون يندمج أو ينسجم مع المُحيط، وبهذا يختفي الحيوان عن المُفترس (الشكل 56-13). إنَّ الحيوانات المُموّهة في العادة لا تُوجد مع بعضها على شكل جماعات؛ لأنَّ المُفترس إذا اكتشف أحدها، فإنَّه يجد المفتاح لإيجاد الآخرين.

المحاكاة تمكِّن نوعًا مُعينًا من استغلال طرق الدِّفاع لنوع آخر

خلال مسار تطورها، أصبح الكثير من الأنواع يُشابه الأنواع غير المُستساغة التي تملك ألوانًا تحذيرية. فيكتسب المخلوق المُقلِّد إيجابيةً بمُشابهته للنموذج المُقزِّز. هناك نوعان من المحاكاة معروفان: المحاكاة الباتيزي، والتقليد المولاري.

المحاكاة (التقليد) الباتيسية

سُميت **المحاكاة الباتيسية Batesian mimicry** بهذا نِسبةً إلى عالِم الطبيعية البريطاني هنري بيتس، الذي أبرز هذا النوع من التقليد إلى اهتمام العامّة عام 1857. عندما كان بيتس في رحلته إلى منطقة الأمازون في أمريكا الجنوبية، اكتشف أنَّ الكثير من الحشرات سائغة المذاق تُشبه الحشرات زاهية الألوان، مُقزِّزة المذاق. فسّر بيتس هذا بأنَّ المُقلِّد سوف يتمُّ تجنبه من قِبَلِ المُفترسات، التي تنخدع بالتّقليد لاعتقادها أنَّ المُقلِّد هو من الأنواع البغيضة.

الكثير من الأمثلة المعروفة على المحاكاة الباتيسية يقع ضمن الفراش والعث. يجب أن تستخدم المُفترسات أدلة بصرية لاصطياد فرائسها من هذه الحشرات؛ وإلا، لن يكون لأنماط اللون المُتشابه أي أهمية بالنِّسبة إلى المُفترسات المتوقعة. تُشير أدلة متزايدة على أنَّ المحاكاة الباتيسية تدخل فيها أدلة غير بصرية، مثل الشم، على الرَّغم من أنَّ مثل هذه الأمثلة أقل وضوحًا للإنسان.

أنواع الفراشات التي تقدم نماذج للمحاكاة الباتيسية، وبشكل لا يدعو للدهشة، هي أعضاء في مجموعات تتغذى يرقاتها على واحد، أو على القليل من عائلات النباتات القريبة من بعضها. إن العائلات النباتية التي تتغذى عليها محمية بمواد كيميائية سامة. تقوم هذه الفراشات النموذج بإدخال الجزيئات السامة إلى أجسامها من هذه النباتات. في المقابل، تنتمي الفراشات المُقلِّدة إلى مجموعات تمتلك يرقاتها عادات غذائية ليست محدودة أو محصورة. تتغذى الفراشات كاليرقات، على أعداد مختلفة من العائلات النباتية غير المحمية بالمواد الكيميائية السامة.

أحد المُقلِّدين الذي دُرِسَ بكثرة في أمريكا الشمالية كان فراشات النّمر ذات الذيل الخطافي، التي تنتشر عبر شرق الولايات المتحدة وكندا (الشكل 56-14 أ). في المساحات التي توجد فيها فراشات الكرمة الأنبوبية ذات الذيل الخطافي السامة، تكون إناث فراشات النمر ذات الذيل الخطافي مُتعدِّدة الأشكال، ويُشبه أحد ألوانها إلى حد كبير في مظهره فراشات الكرمة الأنبوبية ذات الذيل الخطافي.

أ. **المحاكاة الباتيسية:** فراشة الكرمة الأنبوبية ذات الذيل الخطافي (*Battus philenor*) سامة؛ فراشة النمر ذات الذيل الخطافي (*Papilio glaucus*) شبيه تنكر مُستساغ.

ب. **المحاكاة المولرية:** زوجان مُتشابهان؛ كلاهما غير مستساغ.

الشكل 56-14

المحاكاة. أ. المحاكاة الباتيسية. فراشات الكرمة الأنبوبية ذات الذيل الخطافي، *Battus philenor*، محمية من الطيور ومُفترسات أُخرى بالسموم التي تشتقها من الطعام الذي تأكله اليرقات، وتخزِّنه داخل أجسامها. تظهر فراشات الكرمة الأنبوبية ذات الذيل الخطافي البالغة طبيعتها السامة، عن طريق الألوان التَّحذيرية. فراشات النمر ذات الذيل الخطافي، *Papilio glaucus*، تحاكي باتيسيًّا فراشة الكرمة الأنبوبية ذات الذيل الخطافي السامة، ولكن لا يوجد فيها المواد السامة. ب. زوجان من المُقلدات المولرية. *Heliconius erato* و *H. melpomene* فراشات مُتشابهة الموطن، كل هذه الفراشات غير مستساغة. لقد طوَّرت أنماط الألوان نفسها؛ لأنها في المواطن نفسها، وذلك للتَّقليل من عملية افتراسها، تحتاج المُفترسات إلى التَّعلُّم على نمط واحد؛ لكي تتجنَّب باقي الأنماط.

إنَّ يرقات فراشات النمر ذات الذيل الخطافي تتغذى على أشجار مُختلفة، تشمل نبات الخزامى والحور والكرز، ولا تكون اليرقات ولا الفراشات اليافعة ذات طعم غير مستساغ للطيور. ومن المثير للاهتمام أنَّ المحاكاة الباتيسية الموجودة في فراشات النمر ذات الذيل الخطافي اليافعة ليس موجودًا في يرقاتها: فاليرقات تختبئ على الأوراق، بشكل يُشبه فضلات الطيور، في حين تظهر يرقات حشرات الكرمة المُقززة بوضوح شديد.

المحاكاة المولييرية

نوع آخر من المحاكاة، هو **التقليد المولييري Mullerian mimicry**، نِسبةً إلى الألماني فرتز مُولر، الذي وصفه أولًا عام 1878. في هذا النوع من المحاكاة، الكثير من أنواع الحيوانات غير المُترابطة، ولكنها محمية أصبحت تُشبه بعضها بعضًا (الشكل 56-14 ب). إذا كانت هذه الحيوانات التي يشبه أحدها الآخر جميعها سامة أو خطرة، فإنَّها تكسب إيجابية؛ لأنَّ المفترس سيتعلم بسرعة أكبر تجنُّب هذه الحيوانات. في بعض الحالات، تُطوّر جماعات المُفترسات تجنُّبًا فطريًّا لهذه الأنواع؛ ويُمكن لمثل هذا التَّطور أن يحدث بشكل أسرع إذا كانت الفرائس الخطرة مُشابهة لبعضها.

في كلا النَّوعين من المحاكاة المذكورَين، يجب ألا يشبه المُقلِّد والمُقلَّد بعضهما فقط، ولكن يتصرفان أيضًا مثل بعضهما. فمثلا، أعضاء عائلات مُختلفة من الحشرات التي تُشبه إلى حد كبير الدبابير تتصرف بشكل عجيب مثل الدبابير التي تُقلِّدها، إذ تطير غالبًا من مكان إلى آخر بشكل نشيط.

يُمكن أن يكون للافتراس تأثير رئيس في جماعات الفريسة. ونتيجة لهذا، تُطوّرُ أنواع الفرائس غالبًا تكيُّفاتٍ دفاعية.

الكثير من النباتات تحمي نفسها من مُعظم العاشبات عن طريق المركّبات الثانوية. وحالما تُطور أنواع محددة من العاشبات المقدرة على التَّغذية على أنواع هذه النباتات، فإنها تنجح في الوصول إلى مصدر جديد، وتستغله دون أن تُنافسها عاشبات أُخرى.

تُدافع الحيوانات عن نفسها ضد المُفترسات بدفاعات كيميائية، وألوان تحذيرية، وبالخداع.

في المحاكاة الباتيسية، النوع غير المحمي يُشبه النوع الآخر الذي يكون غيرَ مستساغ، وكلا النوعين يملكان ألوانًا تحذيرية. في المحاكاة المولييرية، اثنان أو أكثر من الأنواع المحمية غير المُرتبطة يُشبه أحدها الآخر، فتحصل على نوع من أنواع الدِّفاع الجماعي.

4-56 الأنواع المُتعدِّدة لتفاعلات الأنواع

النباتات، والحيوانات، والبدائيات، والفطريات، وبدائيات النوى التي تعيش في مجتمعات معًا تغيّرت، وتكيف كلّ منها مَعَ الآخر خلال ملايين السنين. كنا قد ناقشنا الافتراس والتَّنافس، ولكن هناك أنواعًا أخرى من التفاعلات البيئية تحدث. فعلى سبيل المثال، تطوّر كثير من خصائص النباتات الزهرية بشكل مرتبط مع انتشار جاميتاتها عن طريق الحيوانات (الشكل 56-15). وهذه الحيوانات، طوَّرت في المُقابل، عددًا من الصفات الخاصة مكَّنتها من الحصول على الغذاء أو المصادر الأخرى بشكل فعال من النباتات التي تزورها، وغالبًا من أزهارها. في أثناء حدوث هذا، يلتقط الحيوان حبوب اللقاح، التي يُمكنه أن يضعها على النباتات التي يزورها، أو يترك بذورًا في مكان في البيئة، وأحيانًا على مسافات بعيدة من النبات الأصلي.

يتطلب التَّكافل تفاعلًا طويل المدى

في **التَّكافل Symbiosis**، يتفاعل نوعان أو أكثر من المخلوقات مع بعضهما بعلاقات مُحكَمة ودائمة تقريبًا. العلاقات التَّكافلية جميعها تحمل إمكانية التَّطور المُشترك بين المخلوقات المُرتبطة، وفي حالاتٍ كثيرةٍ تكون نتائج هذا التَّطور المُشترك تركيبًا مُعقَّدًا ومثيرًا للاهتمام.

من الأمثلة على التَّكافل الأشنات، التي هي علاقة بين الطحالب والفطريات. مثال آخر الفطريات الجذرية، التي هي ارتباط بين فطريات وجذور مُعظم أنواع النباتات. تُسهِّل الفطريات امتصاص النبات لبعض المواد الغذائية، الذي بدوره يُزوِّد الفطر بالكربوهيدرات (ناقشنا موضوع الفطريات الجذرية والأشنات بشكل أوسع في الفصل الـ29). وبشكل مُشابه، فإنَّ عُقد الجذور الموجودة في البقوليات، وفي أنواع أخرى من النباتات تحتوي على بكتيريا تُثبِّت النيتروجين الجوي ليصبح مُتاحًا للنبات المُضيف.

الشكل 56-15

التَّلقيح عن طريق الخفاش. كثير من الأزهار نشأت مع أنواع أُخرى لتسهيل نقل حبوب اللقاح. الحشرات معروفة بشكل كبير بوصفها مُلقحات، ولكنها ليست الوحيدة: الطيور، والخفافيش، وحتى بعض الجرابيات والسحالي تعمل بوصفها ملقحات لبعض أنواع النبات. لاحظ حمولة حبوب اللقاح على خرطوم الخفاش.

في المناطق الاستوائية، يوجد النمل قاطع الأوراق بكثرة، لدرجة أنَّه يستطيع إزالة ربع المساحة الكلية السطحية أو أكثر لأوراق النبات في مساحة مُعيَّنة. لا يأكل هذا النمل أوراق النبات مباشرة، بل يأخذها إلى أعشاشه تحت الأرض، حيث يمضغها ويلقحها بأبواغ فطريات مُعينة. هذه الفطريات تربيها جماعة النمل بعناية كبيرة، بحيث تتكاثر باستمرار. من ناحية أخرى، فإنَّ الفطريات تُشكِّل الغذاء الأساسي للنَّمل وليرقاته. إن العلاقة بين هذا النَّمل والفطريات من الأمثلة المُمتازة على التَّكافل. تقترح الدِّراسات الجينية الحديثة باستعمال DNA والساعة الجزيئية (الفصل الـ23) هذه العلاقة التكافلية القديمة، إذ نشأت منذ أكثر من 50 مليون سنة.

تشمل الأنواع الأساسية للتَّكافل: (1) **التَّعايش Commensalism**، يستفيد أحد النوعين، في حين لا يستفيد النوع الآخر، ولا يُصيبه أذى. (2) **التَّقايض Mutualism**، يستفيد كلا النوعين. (3) **التَّطفل Parasitism**، يستفيد أحد النوعين، ويتضرر الآخر. يُمكن اعتبار التَّطفل نوعًا من أنواع الافتراس، على الرغم من أنَّ المخلوق الذي يتمُّ افتراسه هنا لا يموت بالضرورة.

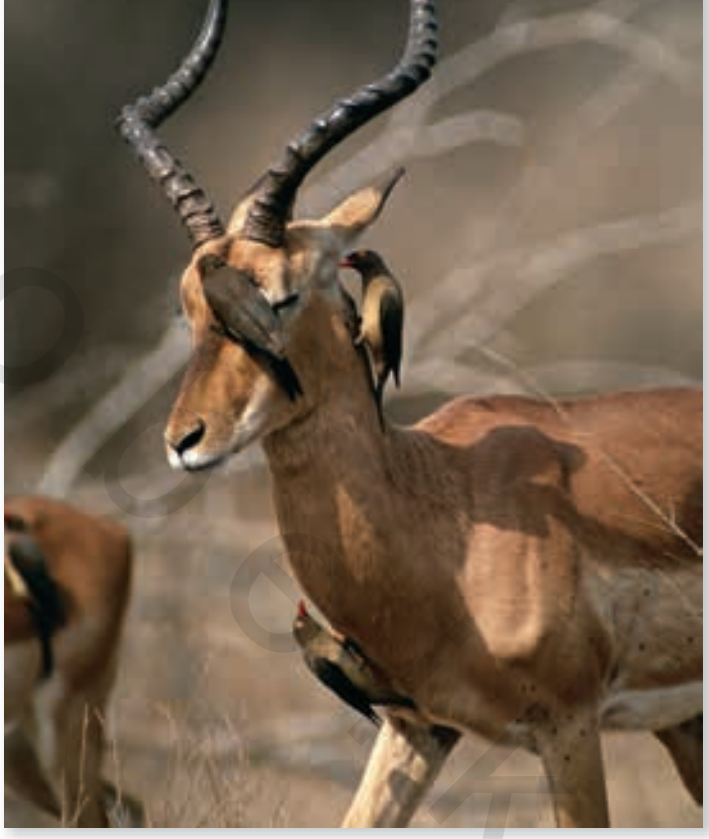
يُفيد التَّعايش نوعًا واحدًا، وهو متعادل بالنسبة إلى الآخر (لا يضرّه ولا ينفعه)

في التَّعايش، يستفيد نوع واحد، والثاني لا يستفيد، ولا يضار بسبب هذا التفاعل. في الطبيعة، تكون أفراد نوع ما متصلة فيزيائيًّا مع أفراد نوع آخر. فمثلًا، تنمو النباتات المُتسلقة على أغصان نباتات أخرى، والنبات المُضيف لا يتأذى، في حين يستفيد النبات المُتسلق. مثال آخر السرخس الإسباني، في جنوب الولايات المتحدة، الذي يتعلَّق بالأشجار. ينمو هذا السرخس وأفراد أخرى من جنسه، من عائلة الأناناس على الأشجار لتصل إلى ضَوء الشمس؛ وهي لا تؤذي الأشجار (الشكل 56-16).

وبشكل مُشابه، تنمو حيوانات بحرية مُختلفة، مثل البرنقيل، على حيوانات بحرية نشطة الحركة، مثل الحيتان، وبهذا فهي تُحمَل من مكان إلى آخر دون جهد تبذله. وعليه، فإن هذه الحيوانات تحصل على الحماية من الافتراس أكثر مما لو كانت

الشكل 56-16

مثال على التَّعايش. الحزاز الطحلبي الأسباني (*Tilandsia usneoides*) يستفيد من استخدام الأشجار كأساس، ولكن الأشجار بشكل عام لا تتأثر سلبًا ولا إيجابًا.



الشكل 56-17

التَّعايش، أم التَّقايض، أم التَّطفل؟ في هذه العلاقة التَّكافلية، طيور نقار الثيران تستفيد بشكل قطعي من تغذيتها على القراد والطفيليات الأخرى التي تلتقطها عن عائلها (وهو في هذه الحالة، الإمبالا، *Aepyceros melampus*). ولكن تأثير هذا في العائل ليس دائمًا واضحًا. إذا كان القراد مُضرًّا، فإنَّ نزعها يُفيد العائل، وتكون العلاقة تكافلية مُفيدة. وإذا التقطت طيور نقار الثيران طفيليات الجرب، مُسبِّبة فقدان الدَّم واحتمالية العدوى، فيُمكن أن تكون العلاقة تطفُّلية. وإذا لم يتأثر العائل بإزالة القُراد ولا بإزالة طفيل الجرب، فإنَّ العلاقة تكون تعايشية.

ثابتة في مكان واحد، ويُمكن لها أن تصل إلى مصادر غذاء أُخرى. إنَّ دوران الماء المُتزايد الذي يتعرض له هذا الحيوان حينما يتحرك مُضيفه له أهمية عظمى، خصوصًا إذا كان المخلوق المحمول من راشحات التغذية. وما لم تزددْ أعداد هؤلاء الركّاب بشكل كبير، فإنَّ هذه الحيوانات لا تُسبِّب أذى للأنواع المُضيفة.

عندما لا يكون التَّعايش تعايشًا

أفضل الأمثلة على التَّعايش يتضمن العلاقات بين نوع من أنواع الأسماك الاستوائية الصغيرة (تُدعى السمكة المهرجة) وقناديل البحر، والظاهرة في الشكل الأول من هذا الفصل. لقد طوَّرت هذه الأسماك القدرةَ على العبور بين اللوامس اللاسعة لقناديل البحر، التي يُمكن لها أن تشلّ حركة أسماك أخرى إن لامَسَتْها. تتغذّى الأسماك المهرجة على جزيئات الغذاء المُتبقية من وجبة غذاء قناديل البحر المُضيفة، وتبقى الأسماك دون أي إصابات بشكل مدهش.

على اليابسة، توجد علاقة شبيهة بين طيور تُدعى طيور نقار الثيران من جهة وحيوانات عاشبة مثل الظباء من جهة أخرى (الشكل 56-17). تتعلق هذه الطيور مُعظم وقتها على ظهور الحيوانات، فتلتقط الطفيليات والحشرات الأخرى، مؤديةً كامل دورة حياتها بارتباط كبير مع الحيوانات المُضيفة.

لا يوجد حدود قاطعة واضحة بين التَّعايش والتَّقايض؛ في كل من الحالتين، لا نستطيع أن نكون متأكدين فيما إذا كان الشريك الثاني يستفيد أم لا. فمن المُمكن أن تكون إزالة جزيئات الغذاء المتبقية لمصلحة قنديل البحر؛ لأنَّه قد يُصبح أكثر قدرة على الإمساك بالفريسة. وبشكل مُشابه، وعلى الرغم من اعتباره تعايشًا في الغالب، فإنَّ العلاقة بين الثدييات العاشبة والطيور جامعة الفضلات تُعدّ حقيقةً مثالًا على التَّقايض. ففي حين يستفيد الحيوان الثديي بسبب إزالة الطفيليات والحشرات عن ظهره، تستفيد الطيور بحصولها على مصدر طعام يُعتمد عليه.

من ناحية أخرى، يُمكن للتَّعايش أن يُصبح تطفلًا بسهولة. فطيور نقار الثيران معروف عنها أنها لا تلتقط الطفيليات فقط، بل تلتقط طفيليات جَرَبِ الماشية عن ظهور مضيفاتها العاشبة. وعندما تلتقط الطيور طفيليات الجَرَبِ، فإنَّها تشرب الدَّم الذي يسيل من الجرح. ومن حين إلى آخر، فإنَّ التأثير المُتراكم لهذه الهجمات المُتكرِّرة يُمكن أن يضعف الحيوان العاشب بشكل كبير، خصوصًا في الظروف غير المُناسبة مثل الجفاف.

التَّقايض علاقة تُفيد الطرفين

التَّقايض علاقة تكافلية بين مخلوقين يستفيد منها كلاهما. للتَّقايض أهمية أساسية في تحديد تركيب المجتمعات الحيوية.

التَّقايض والتَّطور المُتلازم

يحدث بعض أكثر الأمثلة المُدهشة للتقايض في النباتات الزهرية والحيوانات الزائرة لها، مثل الحشرات والطيور والخفافيش. خلال المسار التَّطوري للنباتات الزهرية، ظهرت صفات للأزهار مرتبطة مع صفات في الحيوانات التي تزورها من أجل الغذاء، وفي أثناء هذه العملية، تنتقل حبوب لقاحها من مخلوق إلى آخر. وفي الوقت نفسه، تغيَّرت صفات الحيوانات، بحيث زادت من تخصصها في الحصول على الغذاء، أو أي مادة أخرى من أنواع مُحدَّدة من الأزهار.

مثال آخر من التَّقايض، يتضمن النّمل والمنّ. المنُّ من الحشرات الصغيرة التي تمتص السوائل من لحاء الأشجار الحية عن طريق أجزاء فمها الثاقبة. وتقوم هذه الحشرات باستخلاص مواد مُعينة مثل السكروز والمواد الغذائية من هذا السائل، وتخرج مُعظم هذه المواد على شكل مواد محوّرة من مؤخرتها. بعض أنواع النّمل يستغل ذلك بإيجابية، وذلك بتربية المنّ على الأشجار. يحمل النّمل المنَّ إلى نباتات جديدة، ليُصبح على اتصال مع مصادر جديدة، ويستهلك النّمل "الندى العسلي" الذي يُخرجه المنّ.

النّمل وشجرة الأكاسيا (البطم): مثال رائع على التَّقايض

أحدُ الأمثلة المدهشة النملُ وشجرةُ الأكاسيا (البطم) في أمريكا اللاتينية. توجد لأوراق هذا النوع من الأشجار زائدة مزدوجة تُدعى الأذينة، تحوَّرت لتُصبح مثل أشواك مزدوجة مجوفة. هذه الأشواك يسكنها نوع من النمل اللاسع من جنس *Pseudomyrmex* الذي لا يعشش في أي مكان آخر سواها (الشكل 56-18). ومثلها كمثل الأشواك الموجودة في النباتات جميعها، فإنَّها تعمل على إعاقة العاشبات.

على قمة وريقات أشجار البطم، هناك أجسام غنية بالبروتين تُدعى الأجسام البلتية Beltian bodies، التي سُمِّيت باسم العالِم البريطاني Thomas Belt الذي اكتشفها في القرن التاسع عشر. هذه البروتينات لا تُوجد إلا في أشجار البطم التي يسكنها النّمل، أما التي لا يسكنها النّمل فلا يوجد فيها مثل هذه البروتينات. وظيفة هذه البروتينات واضحة؛ إنها تُوفر الغذاء الأساسي للنمل. إضافة إلى ذلك، فإن النمل يتغذى أيضًا على رحيق من غدد قرب قواعد أوراق شجرة البطم.

الشكل 56-18

التَّقايض: النَّمل وشجر البطم. نمل من جنس *Pseudomyrmex* يعيش داخل أشواك مجوفة لأشجار نوع من شجر الأكاسيا (البطم) في أمريكا اللاتينية. الرَّحيق الذي يُفرز من قواعد الأوراق والأجسام البلتية عند نهايات الأوراق الصغيرة يوفر الغذاء للنمل. والنمل، بدوره، يُزوِّد الشجر بالمواد الغذائية التي تحمي شجرة البطم من آكلات العشب، وتمنع تظليلها من قبل نباتات أُخرى.

يستهلك النمل هذا الرحيق، ويغذي به اليرقات، إضافة إلى الأجسام البلتية. من الواضح، أنَّ العلاقة بين النمل وشجر البطم مفيدة جدًا للنمل ويرقاته؛ لأنها تحتمي بأشواك أوراقها، وتتغذى على البروتين في الأجسام البلتية، وتشرب الرحيق الغني بالسكر. ولكن، ما فائدة النمل لهذه الأشجار؟

عندما يحطّ أيّ عاشب على أغصان أشجار البطم وأوراقها، فإن النمل الذي يسكنها، سرعان ما يُهاجم، ويقضي على هذا العاشب. إنَّ النمل الذي يعيش على أشجار البطم يُساعد مُضيفه على التَّنافس مع الأشجار الأُخرى بأن يقوم بقطع أغصان الأشجار الأخرى التي تلامس شجرة البطم التي يسكنها. وبهذا، فإنَّ النَّمل يصنع ممرًّا للضَّوء يسمح لنبات البطم بالنمو، حتى في الغابات المطرية الاستوائية في الأراضي المُنخفضة من أمريكا الوسطى. وفي الحقيقة، عندما أُزيلت مستعمرات النّمل من أشجار البطم بشكل تجريبي، لم تستطع أشجار البطم المنافسة بنجاح في تلك المناطق. أخيرًا، يجلب النّمل مواد عضوية إلى مسكنه. والأجزاء التي لا يأكلها، من المواد العضوية إضافة الى فضلاته، تُشكِّل مصدرًا مُهمًّا للنيتروجين لأشجار البطم.

عندما لا يُكوّن التقايض تقايضًا

كما هو حال التَّعايش، الأشياء ليست دائمًا كما تبدو عليه. العلاقات بين النمل وشجرة البطم تحدث أيضًا في إفريقيا؛ ففي كينيا، توجد أنواع عدة من نمل البطم، ولكن نوعًا واحدًا فقط يعيش على شجرة واحدة. فالنوع من النمل الذي يُدعى *Grematogaster nigriceps* هو أقل تنافسًا من نوعين آخرين. لمنع هذين النوعين من النمل من الغزو، يقوم النوع *G. nigriceps* بتقليم شجرة البطم، ويمنعها من الاتصال مع الأشجار الأخرى التي قد تشكل جسرًا للغزاة من أنواع النمل الأخرى.

وعلى الرَّغم من أنَّ هذا السلوك مُفيد للنمل، إلا أنَّه مؤذٍ للشجرة؛ لأنَّه يتلف النَّسيج الذي تُصنع منه الأزهار، ما يجعل الشجرة عقيمة. وفي هذه الحالة، فإن ما بدا وكأنَّه علاقة تقايض أصبح بدلًا من ذلك علاقة تَطَفُّل.

يُفيد التَّطفّل أحد الأنواع على حساب الآخر

يُمكن أن نَعُدَّ التَّطفل شكلًا خاصًّا من التَّكافل، يكون فيه الطفيل أصغر بكثير من الفريسة، ويبقى مُرتبطًا ارتباطًا وثيقًا بها. التَّطفل ضار للمخلوق المُتطفَل عليه ومُفيد للطُّفيل. في كثير من الحالات، يقتل الطُّفيل مُضيفَه، وبالنتيجة، فإنَّ التأثيرات البيئية للتَّطفل قد تكون مُشابهة لتلك الناتجة عن الافتراس. جرت العادة في الماضي على دراسة التَّطفل من حيث تأثيره في الأفراد والجماعات التي تعيش ضمنها، ولكن الباحثين أدركوا في السنوات الأخيرة أنَّ التَّطفل قد يكون عاملاً مهمًّا يؤثر في تركيب المُجتمعات.

الطُّفيليات الخارجية

تُسمّى الطُّفيليات التي تعيش، وتتغذى على السطح الخارجي للمخلوق الحي **الطفيليات الخارجية Ectoparasites** (الشكل 56-19). هناك أمثلة عدَّة على الطفيليات الخارجية معروفة في النباتات والحيوانات. في حين تدعى الحشرات التي تضع بيوضها على المضيف الحي **شبيهة الطفيليات Parasitoids**. هذا السلوك شائع في الدَّبابير، حيث تتغذى يرقاتها على جسم المضيف سيئ الحظ، وقد تقتله في الأغلب.

الطُّفيليات الدَّاخلية

الطُّفيليات التي تعيش داخل جسم العائل (المُضيف) تُسمّى **الطفيليات الداخلية Endoparasites**، ويحدث هذا في طوائف عدة من الحيوانات والطلائعيات. يتميَّز التَّطفل الدَّاخلي عن التَّطفل الخارجي بشدَّة تخصصه، ويظهر في طفيليات عدة من الطلائعيات واللافقريات التي تُصيب الإنسان.

الشكل 56-19

طفيل خارجي. السيقان المُمتدة المعروشة الصفراء هي لنبات الهالوك (*Cuscuta*)، طفيل فقد الكلوروفيل الخاص به والأوراق خلال مسار تطوره. ولأنَّه مخلوق عضوي التَّغذية (لا يستطيع تصنيع غذائه)، فإنَّ الهالوك يحصل على غذائه من النباتات المُضيفة التي ينمو عليها.

الشكل 56-20

التَّحكم الطفيلي في سلوك العائل. يتسلق النمل أعلى أوراق الأعشاب بسبب وجود طفيليات في دماغه، حيث يُؤكل من قبل آكل أعشاب يرعى، وبهذا ينتقل الطفيل من الحشرة إلى حيوان ثديي.

كلما كانت حياة الطفيل مُرتبطة أكثر بحياة العائل زاد تغير شكله وسلوكه خلال مسار تطوره (وهذا ينطبق على الرَّوابط التكافلية جميعها وبأنواعها كافة). إن الظروف داخل جسم المخلوق الحي مُختلفة عما هي خارج الجسم، وهي تميل إلى أن تكون أكثر ثباتًا. ومن ثم، فإنَّ تركيب الطفيليات الدَّاخلية غالبًا ما يكون بسيطًا، وتفقد الدُّروع والتَّراكيب غير الضرورية خلال التَّطور (على سبيل المثال، انظر صفات الدِّيدان المُفلطحة في الفصل الـ33).

سلوك الطُّفيل والعائل

طفيليات عدَّة لها دورات حياة مُعقَّدة تحتاج إلى عوائل عدة للنُّمو إلى البلوغ والتَّكاثر. وقد بيَّنت الدِّراسات الحديثة التكيفات اللافتة للانتباه لطفيليات مُعينة أثّرت وغيّرت سلوك العائل من أجل تسهيل انتقالها من عائل إلى آخر. فمثلاً، الكثير من الطفيليات تجعل عائلها يتصرف بطرق تجعلها أكثر عرضةً للهجوم من قبل المُفترسات؛ فعندما يُؤكل العائل، فإنَّ الطُّفيل يتمكَّن من إصابة المُفترس.

أحد أشهر الأمثلة يتضمن الديدان المسطحة الطفيلية، *Dicrocelium dendriticum*، التي تعيش في النمل بوصفها عائلاً وسيطًا، ولكن تصل إلى مرحلة البلوغ في أحد العاشبات الكبيرة الثديية مثل الماشية والغزلان. الانتقال من النمل إلى الأبقار يبدو صعبًا؛ لأنَّ البقر لا يأكل الحشرات. هذه الديدان، من ناحية أخرى، طوَّرت تكيُّفات لافتة للانتباه. فعندما يُصاب النمل بالديدان، فإن إحدى هذه الديدان يهاجر إلى الدِّماغ، ويجعل النمل يتسلق إلى أعالي النباتات، ويطبق فكيه على أوراق الأعشاب عند نهاية اليوم، أي في الوقت المناسب لرعي العاشبات (الشكل 56-20). والنتيجة أنَّ الماشية تأكل النمل مع العشب، ما يُؤدي إلى إصابة الحيوان العاشب.

العمليات البيئية لها تأثيرات تفاعلية

لقد رأينا الطُّرق المُختلفة التي تتفاعل بها الأنواع مع بعضها. وفي الطبيعة، من ناحية ثانية، غالبًا ما يحدث أكثر من نوع من التَّفاعلات في الوقت نفسه. وفي كثير من الحالات، يتغير ناتج نوع من التفاعل أو ينعكس، عندما يحدث نوع آخر من التَّفاعلات في الوقت نفسه.

الافتراس يُقلِّل التَّنافس

عندما تكون المصادر محدودة يستطيع المُنافس الأقوى التَّخلص من الأنواع الأخرى في المجتمع خلال التَّنافس الإقصائي. من ناحية أخرى، فإنَّ المفترسات يُمكن أن تمنع أو تقلل كثيرًا من الإقصاء بتخفيض عدد أفراد الأنواع المنافسة.

إذا كان مفترس معين يتغذى غالبًا على نوعين، أو ثلاثة أنواع، أو أكثر من النباتات أو الحيوانات في مجتمع مُعين، فإنَّ اختيار المُفترس يعتمد بشكل جزئي على نسبة توافر الفريسة. بكلمات أخرى، يمكن أن يتغذى المُفترس على النوع أ عندما يكون مُتوافرًا أكثر، ثُمَّ ينتقل إلى النوع ب عندما يكون الخيار أ نادرًا. بشكل مُشابه، فإنَّ نوع الفريسة يُمكن أن يُصبح مصدرًا أساسيًّا للغذاء لعدد مُتزايد من الأنواع عندما يُصبح متوافرًا أكثر. بهذه الطريقة، يُمكن أن يُمنع المُنافس الأقوى الإقصاء التَّنافسي للأنواع الأخرى.

غالبًا ما تُميِّز مثل هذه الأنماط المجتمعات البحرية. على سبيل المثال، في الافتراس الاختياري للحيوان ذي الصدفتين، فإنَّ نجوم البحر بتغذيتها انتقائيًّا على ذي الصدفتين، فإنها تمنعه من احتكار الموطن، ما يُفسح مكانًا للكثير من الحيوانات الأخرى (الشكل 56-21). عند إزالة نجوم البحر من الموطن، فإنَّ تنوع الأنواع يهبط بشدة، ومن ثم فإنَّ مجتمع قَعْرِ البحر تسود فيه أنواع قليلة من ذوات المصراعين.

يتَّجه الافتراس نحو تقليل التَّناسل في المجتمع الطبيعي، لذلك من الخطأ إزالة المُفترسات مثل الذئاب وأسود الجبال من المجتمع، إذ يمكن أن تكون النتيجة تقليل التَّنوع الحيوي.

التَّطفل يُمكن أن يُعاكس التَّنافس

يُمكن أن تُؤثر الطفيليات في الأنواع متحدة الموطن بشكل مُختلف، ولهذا فهي تُؤثِّر في ناتج التَّفاعلات بين النوعية. إحدى التَّجارب الكلاسيكية تبحث في تفاعلات بين نوعين مُتماثلين من خنفساء الطحين، *Tribolium castaneum* و*T. confusum*، بوجود الطُّفيل *Adelina* أو غيابه. بغياب الطُّفيل، كان نوع *T. castaneum* سائدًا، في حين انقرض نوع *T. confusum* بشكل طبيعي. بوجود الطُّفيل، انعكست النتيجة، فقد انقرض النوع *T. castaneum*.

لوحظت تأثيرات مُشابهة للطفيليات في الأنظمة الطبيعية في كثير من الأنواع. على سبيل المثال، في سحلية الأنوليس *Anolis* في سانت مارتن، التي ذُكرت سابقًا، السحلية الأضعف تنافسيًّا كانت مقاومة لملاريا الزواحف (شكل من المرض ذو علاقة بملاريا الإنسان) أما الأنواع الأخرى فكانت شديدة الحساسية للملاريا. النتيجة أنه في المناطق التي يوجد فيها طفيل الملاريا فقط كان النوعان موجودين معًا.

التأثيرات غير المُباشرة

في بعض الحالات، قد لا تتفاعل الأنواع معًا بشكل مُباشر، مع ذلك، فإنَّ وجود نوع يُؤثر في نوع آخر من خلال تفاعله مع نوع ثالث. هذه التَّأثيرات تسمى **التأثيرات غير المباشرة Indirect effects**.

قوارض الصحراء التي ذُكرت سابقًا في تجربة جرذان الكنغر تأكل الحبوب، وكذلك يفعل النمل في المجتمع؛ وهكذا، فمن الممكن أن نتوقع أن يتنافسا مع بعضهما. ولكن عندما أُزيلت القوارض جميعها تمامًا من المحميات التَّجريبية، ولم يُسمح لها بالعودة (على عكس التَّجربة السابقة، لم تعمل ثقوب في جدران المحميات)، فإنَّ عدد جماعات النمل في البداية قد زاد، إلا أن عددها قد انخفض بعد ذلك (الشكل 56-22).

في البداية، كان ازدياد عدد النمل متوقعًا نتيجة لإزالة المُنافس. ولكن لماذا تناقص عدد النمل بعد ذلك؟ يُظهر الجواب التَّعقيدات في النظام البيئي. تُفضِّل القوارض الحبوب الكبيرة، في حين يفضل النمل الحبوب الصغيرة. إضافة إلى ذلك، إنَّ النباتات ذات البذور الكبيرة هنا كانت سائدة تنافسيًّا على النباتات ذات البذور الصغيرة. لذلك، فإنَّ إزالة القوارض أدى إلى زيادة عدد النباتات ذات البذور الكبيرة، التي بدورها تُقلِّل عدد النباتات ذات البذور الصغيرة المتاحة للنمل. وباختصار، إن تأثير القوارض على النَّمل مُعقَّد: تأثير سلبي ومُباشر بسبب التنافس على المصادر، وتأثير غير مباشر وإيجابي عن طريق التَّنافس بين النباتات.

أ.

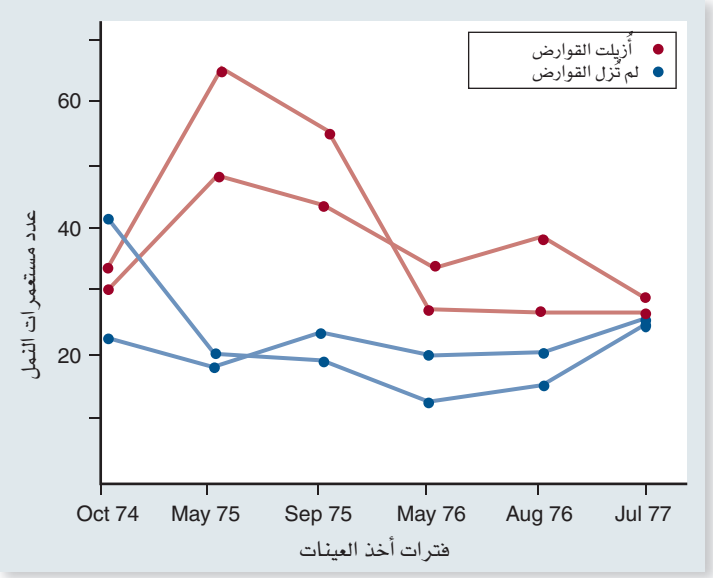
ب.

الشكل 56-21

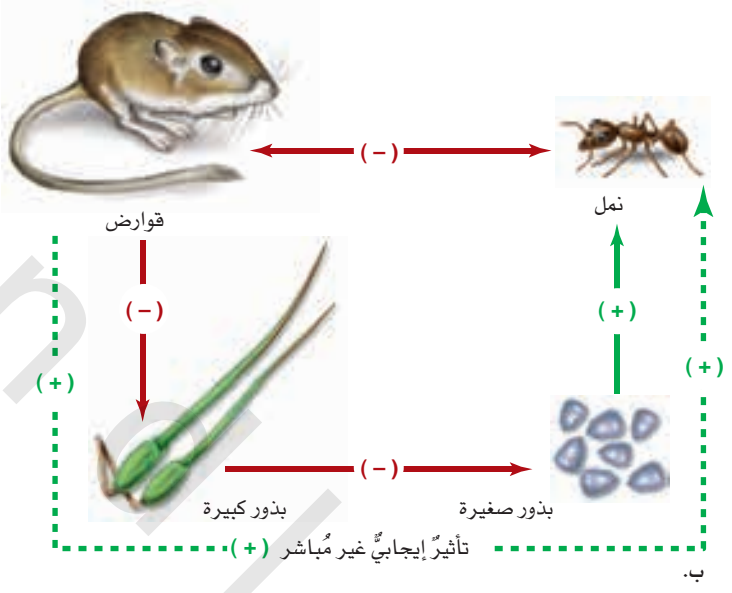
الافتراس يُقلِّل من التَّنافس.

أ. في تجربة منضبطة على نظام بيئي ساحلي، قام العالِمُ روبرت بين من جامعة واشنطن بإزالة مُفترس رئيس، نجم البحر (*Pisaster*).

ب. كرد فعل لذلك، أخذت فصيلة من بلح البحر، نوع من الرَّخويات ذات المصراعين، في النُّمو بشدة وفعالية لدرجة أنَّها زاحمت بقوة سبعة من الأنواع المُستوطنة الأُخرى.



أ.



ب.

الشكل 56–22

التَّأثيرات المُباشرة وغير المُباشرة في مجتمع بيئي. أ. في المحمية التي أُزيل منها جرذان الكنغر، ازداد عدد النَّمل بداية مقارنة بالمحميات الضابطة، ولكن بعد ذلك انخفض عدد جماعات النمل. ب. النمل والقوارض كلاهما يأكل البذور، ولذلك فإنَّ وجود القوارض له تأثير سلبي مُباشر في النَّمل، والعكس صحيح. على كل حال، وجود القوارض له تأثير سلبي في البذور الكبيرة. وإن عدد النباتات صاحبة البذور الكبيرة بدورها لها تأثير سلبي في النباتات التي تُنتج بذورًا صغيرة. وعلى هذا، وجود القوارض يجب أن يزيد من عدد البذور الصغيرة. وإنَّ عدد البذور الصغيرة بدوره له تأثير إيجابي في جماعات النمل. ولذلك، فإنَّ وجود القوارض له تأثير إيجابي غير مُباشر في حجم جماعات النمل.

استقصاء

لماذا يزداد عدد جماعات النمل، ثم يتناقص عند غياب القوارض؟

الأنواع الرئيسة لها تأثيرات أساسية في المُجتمعات

تُسمّى الأنواع التي يكون تأثيرها في تركيب المجتمعات أكبر مما نتوقع بناءً على وفرتها **الأنواع الأساسية Keystone species**. المُفترسات، مثل نجم البحر الذي ذُكر سابقًا، يُمكن أن يكون على الأغلب نوعًا أساسيًّا حيث إنه يمنع أحد الأنواع من أن يتفوق تنافسيًّا على الأنواع الأخرى، ويُحافظ بذلك على مستويات عالية من غنى الأنواع في المُجتمع.

هناك تنوع واسع لأنواع أخرى من الأنواع الأساسية موجود أيضًا. بعض الأنواع الأساسية تُغيِّر في البيئة بطرق تصنع مواطن جديدة للمخلوقات الأخرى. فالقنادس، على سبيل المثال، تُحوِّل مجرى الشلالات إلى تجمعات مائية صغيرة، عن طريق تغيير مجرى المياه ومناطق الفيضانات (الشكل 56-23). وبشكل مُشابه، تحفر التَّماسيح ثقوبًا عميقة في قيعان البحيرات. في أوقات الجفاف، تصبح هذه الثقوب المناطق الوحيدة التي تحتوي على الماء، ما يسمح للأنواع المائية بالبقاء (التي كان من المُمكن أن تنقرض) حتى ينتهي الجفاف وتمتلئ البحيرة من جديد.

في التَّكافل، يتفاعل نوعان أو أكثر بشكل كبير، بحيث يستفيد أحدهما على الأقل.

التَّعايش نوع من التَّكافل؛ حيث يستفيد أحد النَّوعين، ولا يتأثر الآخر إيجابيًّا أو سلبيًّا.

يتطلب التَّقايض تفاعلات بين الأنواع التي تتبادل المنفعة.

التَّطفل شكل من التَّكافل مُفيد للطُّفيل، ولكنه ضار بالعائل.

الكثير من العمليات المُختلفة تميل إلى الحدوث في الوقت نفسه داخل المُجتمعات. ويُمكننا فهم كيفية عمل المُجتمعات فقط عن طريق فهم كيفية تداخل هذه العمليات.

الشكل 56–23

مثال على نوع أساسي. تقوم القنادس عن طريق تكوين سدود بتحويل الجداول الجارية إلى برك راكدة، صانعة بيئة جديدة لكثير من النباتات والحيوانات.

Oselkan.com

5-56 التَّعاقب البيئي والاضطراب وغنى الأنواع

حتى لو بقي المُناخ ثابتًا في مساحة معينة عامًا بعد عام، فإن المُجتمعات تميل للتغيّر من البسيط إلى المُعقَّد في عملية تُعرف **بالتَّعاقب البيئي Succession**. هذه العملية معروفة لأي شخص شاهد قطع الأرض الفارغة، أو التي أزيلت منها الأشجار، حيث تصبح مستعمرة عن طريق ازدياد عدد الأنواع فيها.

ينتج التَّعاقب البيئي تغيّرًا في تركيب الأنواع

إذا حُرقت وأُزيلت منطقة شجرية، وتُركت دون تدخّل، فإنَّ النباتات تعود مرة أخرى إلى المنطقة ببطء. في النِّهاية، تختفي آثار الإزالة والقطع، وتعود المنطقة شجرية مرة أخرى. هذا النوع من التَّعاقب الذي يحدث في المناطق، حيث تعرَّض المُجتمع الموجود فيها للاضطراب، ولكن المخلوقات ما زالت موجودة فيه يُدعى **التَّعاقب الثانوي Secondary succession**.

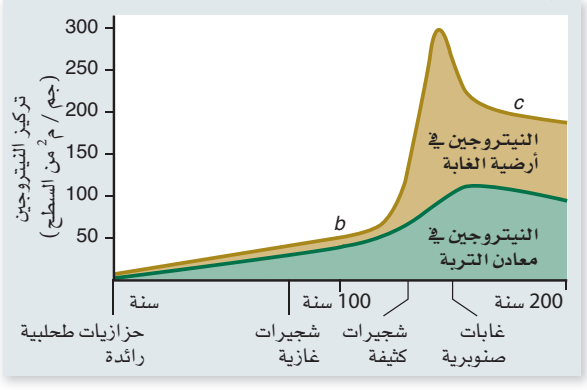
وعلى العكس، فإنَّ **التَّعاقب الأولي Primary succession** يحدث في المناطق العارية والخالية من الحياة، مثل الصخور، أو في المياه المفتوحة، حيث تتمكَّن المخلوقات تدريجيًّا من التَّحرُّك نحو منطقة، وتُغيِّر طبيعتها. يحدث التَّعاقب الأولي في البحيرات التي جفَّت، والأراضي التي تكشفت بعد تراجع الجليد، وفي الجزر البركانية التي تبرز فوق البحر (الشكل 56-24).

يُعطي التَّعاقب الأولي على الأتربة والحجارة الجليدية مثالًا على ذلك (انظر الشكل 56-24). تكون درجة حموضة التربة في الأراضي العارية الخالية من المعادن، التي انكشفت بعد تراجع الجليد قاعدية؛ نتيجة لوجود الكربونات في الصخور، ويكون مستوى النيتروجين قليلاً. أول المخلوقات الخضراء التي تنمو في هذه الظروف هي الأشنات. وتُساعد الإفرازات الحمضية الناتجة عنها على تكسير المواد، وتُقلِّل درجة الحموضة pH، وتزيد من تراكم التربة. بعد ذلك، تستعمر الحزازيات الطحلبية هذه التَّراكمات من التربة. وأخيرًا، تتكون كميات كافية من المواد الغذائية في التربة تُمكِّن الشجيرات الصغيرة من النمو. عبر مئات السنين، تقوم الشجيرات التي لها علاقة تكافلية مع البكتيريا، والتي تثبت النيتروجين الجوي (نوقش في الفصل الـ 26)، بزيادة مستوى النيتروجين في التربة، وتقليل درجة الحموضة. تتمكَّن الأشجار الصنوبرية من الظهور عند هذه النقطة. وفي النهاية تُزاحم هذه الأشجار الصنوبرية الشجيرات، وتُشكِّل غابات صنوبرية كثيفة.

في مثال مُشابه، بحيرة قليلة المواد الغذائية *Oligotrophic lake* يُمكن تدريجيًّا، عن طريق المواد العضوية، أن تُصبح بحيرة غنية بالمواد الغذائية *Eutrophic lake*. عندما يحدث هذا، فإنَّ تركيب المُجتمعات يتغير، في البداية يزداد غنى الأنواع، ثُمَّ ينخفض.

لماذا يحدث التَّعاقب؟

يحدث التَّعاقب لأنَّ الأنواع تُغيِّر الموطن والمصادر المُتوافرة فيها بطرق تصلح لأنواع أُخرى. هناك ثلاثة مفاهيم ديناميكية مُهمة جدًا في هذه العملية، هي: التَّحمل، والتَّسهيل، والتَّثبيط.



أ.

الشكل 56-24

التَّعاقب البيئي الأولي في خليج ألاسكا المُتجمد. أ. في البداية، تكون الأتربة الجليدية في خليج ألاسكا المُتجمد قليلة النيتروجين. ب. أوائل الغزاة لهذه المناطق المكشوفة هم من الرواد مثل أنواع من الحزاز الطحلبي ومعها بعض الميكروبات المُثبتة للنتروجين، المُرتبطة بعلاقات تقايضية. جـ. بعد 20 عامًا، ظهرت الشجيرات الصغيرة. تقوم هذه الشجيرات بتثبيت النيتروجين. د. كلما زادت نسب النيتروجين في التربة، فإنَّ الأشجار الصنوبرية تُزاحم الشجيرات مُكوِّنة غابة.

ب.

جـ.

د.

1. **التَّحمل Tolerance**. تتميز مراحل التَّعاقب المُبكرة بأنواع عشبية، أنواع مُنتخبة تكاثريًّا r-selected species تتحمل الظروف القاسية غير الحيوية في المناطق القاحلة (ناقش الفصل السابق الأنواع المنتخبة تكاثريًّا والمنتخبة بقدرة التحمل).
2. **التَّسهيل Facilitation**. إنَّ المراحل التَّعاقبية العشبية المُبكرة تُدخل تغيرات محلية في الموطن تُناسب مخلوقات أُخرى، أنواع أقل عشبية. وبهذا فإنَّ الحزازيات الطحلبية في تعاقب منطقة خليج الجبال الجليدية تُحوِّل النيتروجين إلى شكل يسمح لشجيرات مثل جار الماء بالدُّخول (شاهد الشكل 56-24). تُقلِّل الشجيرات بدورها حموضة التربة عندما تتحلَّل أوراقها الساقطة، ما يسمح لأشجار البيسية والشوكران بالنُّمو.
3. **التَّثبيط (المنع) Inhibition**. في بعض الأحيان بينما تناسب التَّغيرات في الموطن التي يُسبِّبها مخلوق معين أنواعًا أخرى، فإنَّها في الوقت نفسه تمنع نمو النوع المُسبِّب لها. فشجيرات جار الماء، على سبيل المثال، لا تستطيع النمو في الوسط الحمضي بشكل جيد، كما تنمو أشجار الصنوبر التي تحلّ محلها.

خلال مسار التَّعاقب، تزداد أعداد الأنواع كلما زاد تحسُّن البيئة. وعلى الرَّغم من هذا، ففي بعض الأحيان، وعندما تنضج الأنظمة البيئية، يحلّ مزيد من الأنواع المنتخبة بقدرة التحمل محل الأنواع المنتخبة تكاثريًّا، وتقوم المُنافسات القوية بطرد الأنواع الأُخرى، ما يؤدي إلى انخفاض في غنى الأنواع.

التَّعاقب في المجتمعات الحيوانية

إنَّ الأنواع الحيوانية الموجودة في مجتمع ما تبدأ بالتَّغير مع الوقت بنمط تعاقبي. حالما تتغير النباتات خلال التَّعاقب، تختفي مواطن لأنواع مُعينة، وتظهر لأنواع أخرى.

مثال لافت للنَّظر ومحدد وقع على جزر كراكاتاو Krakatau التي دمرها انفجار بركاني هائل عام 1838. في البداية، كانت الجزر قاحلة ومملوءة بالرَّماد، ثم بدأت عملية تعاقب سريعة، وبدأ ظهور الغطاء الأخضر. وبعد سنة من البركان، ظهرت بعض الأعشاب، وبعد 15 عامًا ظهرت النباتات الساحلية، وغطت الأجزاء الأمامية بأراض عشبية كثيفة. وعام 1930، أصبحت الجزر مُغطاة كلها بالغابات (الشكل 56-25).

تغيُّر الغطاء الحيواني لهذه الجزر تزامن مع التغير في الغطاء النباتي. فبعد تسعة أشهر من الانفجار البركاني، كان الحيوان الوحيد الموجود هو عنكبوت واحد، ولكن عام 1908، كان هناك 200 نوع من الحيوانات في هذه الجزر في مسح مدته 3 أيام فقط. في بداية الأمر، كانت الحيوانات الأولى الموجودة هي الحيوانات العشبية، وبعد ظهور الغابات، اختفت الحيوانات العشبية مثل حمامة الحمار الوحشي والصُرَّد (نوع من الطيور المُفترسة)، وحلّ محلها الحيوانات مستوطنة الغابات، مثل الخفاش آكل الفواكه، والطيور آكلة الفواكه كذلك.

وعلى الرَّغم من أنَّ أنماط التَّعاقب لأنواع الحيوانات حدثت بسبب تعاقب الأنواع النباتية، فإنَّ التَّغيُّر في تركيب المجتمع الحيواني يُؤثر بدوره في وجود النباتات. بالتَّحديد، لم تتمكن أنواع النباتات التي تُلقِّحها أو تنشر حبوب لقاحها حيوانات من استعمار هذه الجزر حتى تمكَّنت الحيوانات التي تُلقحها، أو تنشر حبوب لقاحها من الوجود. على سبيل المثال، الخفافيش آكلة الفاكهة، كانت بطيئة في استيطان هذه الجزر، وإلى أن ظهرت، كان القليل من أنواع النباتات التي يُلقحها الخفاش موجودًا.

أ.

ب.

الشكل 56-25

التَّعاقب البيئي بعد البركان. دمر الانفجار البركاني الرئيس على جزيرة كراكاتاو عام 1883 أشكال الحياة جميعها على الجزيرة. أ. هذه الصورة تُظهر انفجارًا أحدث وأقل تدميرًا، للبركان. ب. جزيرة كراكاتاو مغطاة بالغابات ومسكونة بالحيوانات.

يُمكن أن تقوم الاضطرابات بدور مهم في تركيب المُجتمعات

بشكل تقليدي، يرى كثير من علماء البيئة المجتمعات الحيوية في حالة الاتزان، وهي حالة استقرار قاومت التَّغيرات، وعادت إلى طبيعتها بسرعة إذا قام الإنسان أو الطبيعة بإحداث اضطراب فيها. مثل هذا الاستقرار يُعزى بشكل غير عادي إلى عملية التَّنافس بين النوعي.

منذ سنوات قريبة، أُعيدت مراجعة وجهة النَّظر هذه، وبدأ العلماء بشكل مُتزايد يلاحظون أنَّ المُجتمعات تتغيَّر بشكل مستمر بسبب التَّغيرات المُناخية، وغزو الأنواع والاضطرابات. ولهذا السبب، بدأ كثير من علماء البيئة يستشهدون بنماذج عدم الاتزان التي تُظهر التَّغير، بدلًا من الاستقرار. وقد تركزت بؤرة الاهتمام في الأبحاث البيئية التي تُظهر أهمية دور الاضطرابات في تحديد تركيب المُجتمعات.

يُمكن أن تكون الاضطرابات واسعة أو محلية. فالاضطرابات، مثل حرائق الغابات، والجفاف، والفيضانات، يُمكن أن يكون لها تأثير في مناطق واسعة. وقد يكون للحيوانات أثر تخريبي كبير. فلحشرة عثّ الغجر القدرة على تدمير غابة كاملة عن طريق أكل أوراق أشجارها كلها. ويُمكن لجماعات الغزلان غير المنظمة التي تنمو بشكل انفجاري أن تُدمِّر الغابة التي تعيش فيها عند الرَّعي الجائر. من ناحية أخرى، تُؤثر الاضطرابات المحلية في منطقة صغيرة، مثل سقوط شجرة في غابة أو قيام حيوان بحفر حفرة عند جذور النباتات.

فرضية الاضطراب المُتوسط

في بعض الأحيان، يُمكن أن تقوم الاضطرابات بدور في زيادة غنى الأنواع في منطقة ما. وبحسب **فرضية الاضطراب المتوسط Intermediate disturbance hypothesis**، فإنَّ المُجتمعات التي تتعرَّض إلى كمية متوسطة من الاضطراب سوف تحصل على مستويات من غنى الأنواع أكبر من المُجتمعات التي فيها اضطراب قليل أو كثير.

يُمكن أن يكون هناك سببان لذلك: أولًا، في المجتمعات التي يحدث فيها اضطراب متوسط، فإنَّ رقعًا من المواقع ستوجد في مراحل عدة تعاقبية مُختلفةً. في المنطقة ككل، بعد ذلك، سيكون تنوع الأنواع أكبر؛ لأنَّ مدى كاملاً من الأنواع – التي تُميِّز كل مراحل التَّعاقب– سوف يكون موجودًا. على سبيل المثال، يُمكن لنمط اضطراب متوسط وعَرَضي أن يُحدث في الغابات المطرية فجوة (كما في سقوط شجرة) تسمح بغزو أنواع أُخرى لهذه الفجوة (الشكل 56-26). بعد ذلك، تدخل الأنواع التي احتلت هذه الفجوة مراحل التَّعاقب، شجرة تحتل محل شجرة، حتى تحتل شجرةٌ ظليلة الفجوةَ مرة أُخرى. ولكن إن كانت هناك فجوات عدة بأعمار مُختلفة في الغابة، فإنَّ أنواع أشجار مُختلفة سوف توجد، بعضها في الفجوات القديمة وأخرى في الفجوات الجديدة.

ثانيًا، يُمكن للاضطرابات المُتوسطة أن تمنع المُجتمعات من الوصول إلى المراحل النهائية للتَّعاقب، حيث تُزيل أنواع قليلة سائدة مُنافسة أغلب الأنواع الأخرى. وعلى العكس فإنَّ الاضطراب الواسع يُمكن أن يترك المجتمع بشكل مستمر في أوائل مراحل التَّعاقب، حيث يكون غنى الأنواع قليلًا نسبيًّا.

يُدرك علماء البيئة بشكل مُتزايد أنَّ الاضطراب شائع، وليس استثنائيًّا في مجتمعات مُتعدِّدة. وعلى هذا، فإنَّ فكرة تحرّك المجتمعات بشدة نحو مسار

الشكل 56-26

الاضطرابات المتوسطة. شجرة وحيدة ساقطة صنعت فجوة ضوئية في الغابات المطرية الاستوائية في بنما. مثل هذه الفجوات تؤدي دورًا رئيسًا في الإبقاء على التنوع الكبير للأنواع في الغابات المطرية. في هذه الحالة، يُمكن لنبات مُحب لضوء الشَّمس أن يزدهر، وينمو بين الأشجار الكثيفة في الغابة.

تعاقبي يبلغ أقصاه بتكوين مجتمع "الذروة" متوقعة. يُمكن أن يكون التنبؤ بحالة المجتمع في المُستقبل صعبًا؛ لأنَّ وقوع اضطرابات غير مُتوقعة سوف يُعاكس التَّغيرات التَّعاقبية. إنَّ دراسة دور الاضطرابات في تركيب المُجتمعات هو الآن محط دراسة في علم البيئة.

تتغيَّر المُجتمعات مع الوقت بعملية تُسمّى التَّعاقب البيئي. غنى الأنواع يميل إلى الزيادة عبر الزمن، على الرغم من أنَّه قد يتناقص في النِّهاية.

الاضطراب شائع غالبًا في المُجتمعات البيئية. في بعض الأحيان، يُمكن لمستويات من الاضطراب المُتوسط أن تزيد غنى الأنواع.

مراجعة المفاهيم

56-1 المجتمعات الحيوية: الأنواع تعيش معًا

المُجتمع مجموعةٌ من الأنواع المُختلفة تحتل موقعًا مُعينًا.

- مُصطلح التَّجمُّع يعني مجموعة جُزئية من مُجتمع كبير.
- تتميز المجتمعات بأنواعها الرئيسة، أو غنى أنواعها، أو إنتاجيتها الأولية.
- مفهوم الاستقلالية للمُجتمع يعني أنَّ المُجتمع هو تجمُّع عشوائي لأنواع حدث أنْ وُجدت في مكان ما.
- مفهوم الكُليّة للمُجتمع يُصوِّر المُجتمع بوصفه وحدة مُتكاملة، تتكون من أنواع تعمل معًا بوصفها جزءًا من كل عامل.
- تستجيب الأنواع بشكل مُستقل للظروف البيئية، ويتغيَّر تركيب المُجتمع تدريجيًّا عبر الزمان والمكان.
- المناطق الانتقالية هي مناطق بين بيئات مُنفصلة، حيث تتغير الظروف البيئية بشكل سريع، وتتداخل الأنواع من كل بيئة معًا (الشكل 56-3).

56-2 مفهوم العشّ البيئي

العشّ البيئي هو كامل الطُّرق التي تستخدم فيها الأنواع المصادر البيئية.

- العشّ البيئي الأساسي، أو الافتراضي، يصف كيف يكون النوع قادرًا على استخدام المصادر إذا لم يكن هناك عوامل مُؤثرة.
- العشّ البيئي المتحقق هو الظروف البيئية الحقيقية التي تسمح بتأسيس جماعات مُستقرة.
- الأعشاش البيئية هي متحققة بسبب وجود الافتراس، والتَّنافس، والأمراض.
- ينص مبدأ الإقصاء التَّنافسي على أنَّه عندما يحتل نوعان المنطقة نفسها في الوقت نفسه، ويتنافسان على المصادر نفسها، فإنَّ أحد النوعين سينتهي إنْ كانت المصادر محدودة (الشكل 56-5 ب).
- تحدث تجزئة المصادر في الأنواع المُتشابهة بيئيًّا التي تحتل المنطقة الجغرافية نفسها، لتقليل ضغط التنافس (الشكل 56-7).

56-3 علاقات بين المفترِس – الفريسة

الافتراس هو استهلاك أحد الأنواع للآخر.

- يُولِّد الافتراس تأثيرات قوية في جماعات الفريسة.
- هناك ضغط انتخابي قوي على الفريسة لتجنب الافتراس، والعكس صحيح، ما يُسبِّب تطورًا متزامنًا لكليهما.
- طوَّرت الفرائس الحيوانية والنباتية دفاعات كيميائية لحماية نفسها من الافتراس.
- توجد الألوان التَّحذيرية في المخلوقات الفريسة التي تستخدم السموم أو اللسعات لطرد المُفترِس.
- تحدث محاكاة بيتس عندما تبدو الأنواع المُستساغة مثل الأنواع المُقزِّزة.
- تحدث محاكاة مولر عندما يبدو نوعان مُقززان متشابهين.

56-4 الأنواع المتعددة لتفاعلات الأنواع

يحدث التَّكافل عندما يتفاعل نوعان أو أكثر يرتبطان بشكل أو بآخر بارتباط دائم.

- يُفيد التَّعايش أحد الأنواع، في حين لا يُفيد النَّوع الآخر، ولا يضرّه.
- التَّقايض علاقة يستفيد منها كلا النوعين.
- التَّطفل علاقة يكون فيها العائل مُتضررًا غالبًا لدرجة الموت.
- في الطبيعة، يحدث أكثر من تفاعل واحد في الوقت نفسه.
- يُمكن أن تحدث التأثيرات غير المُباشرة عندما يتأثر عضو من نوعين مُتفاعلين بنوع ثالث.
- الأنواع الأساسية (الأنواع المُهمة) يُمكن لها أن تُحافظ على تنوُّع المُجتمع بتقليل التَّنافس بين الأنواع، أو تعديل البيئة لصنع مَواطن جديدة.

56-5 التَّعاقب البيئي، والاضطراب، وغنى الأنواع

للمُجتمعات الميل للتغير عبر الزمن بعملية تُسمّى التَّعاقب

- يقع التَّعاقب عندما تُغيِّر الأنواع مواطنها ومصادرها، لتمهد الطريق لأنواع أخرى.
- التَّعاقب الأولي يبدأ بأساس عارٍ، وخالٍ من الحياة (الشكل 56-24 ب).
- التَّعاقب الثانوي يقع بعد حدوث اضطراب لمُجتمع موجود.
- تشمل طرق التَّعاقب التَّسهيل، والتَّحمل، والتَّثبيط.
- في أثناء التَّعاقب، يزداد غنى الأنواع إلى أن يصل إلى الاستقرار أو يتناقص مع الوقت إذا تفوقت تنافسيًّا الأنواع المُنتخبة بقدرة التحمل.
- يتغير تعاقب الأنواع الحيوانية مع التَّعاقب النباتي، وهذا بدوره، قد يجعل المُجتمعات الحيوانية تُؤثِّر في التَّعاقب النباتي.
- يتغير تركيب المُجتمع بسبب اضطرابات محلية أو عالمية، "تعيد" التَّعاقب مرة أُخرى.
- المُستويات المُتوسطة من الاضطراب يُمكن لها أن تزيد من غنى الأنواع.

openkanal.com

أسئلة مراجعة

الاختبار الذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. الدِّراسات التي توضح أن الأنواع التي تعيش في مجتمع بيئي تتغيَّر بشكل غير مُستقل عن بعضها في المكان والزمان:
   أ. تدعم مبدأ الفردية (الاستقلالية) للمُجتمعات البيئية.
   ب. تدعم مبدأ الكلية (الشمولية) للمُجتمعات البيئية.
   ج. تقترح أنَّ تفاعلات الأنواع هي العامل المُحدِّد الوحيد الذي يجعل الأنواع توجد معًا في مجتمع ما.
   د. لا شيء مما ذُكر.
2. إذا كان لنوعين عشّان بيئيان، وأُجبرا على الوجود معًا، والاشتراك معًا بمصادر مُحدَّدة، فإنّ:
   أ. كلا النوعين يُتوقع أن يوجدا معًا.
   ب. كلا النوعين يُتوقع أن ينقرضا.
   ج. النوع الذي يستغل المصادر المحدودة سوف يقود الآخر إلى الانقراض.
   د. من المتوقع أن يُصبح النَّوعان مُتشابهين.
3. بحسب نظرية التَّطور المُترافق بين الفريسة والمفترس، عندما تُطور الفريسة وسيلة دفاع جديدة ضد المُفترس:
   أ. يتوقع أن ينقرض المفترِس.
   ب. تتزايد جماعة الفريسة بشكل مُطّرد لدرجة أنها تخرج عن سيطرة المُفترِس.
   ج. تتزايد أعداد المفترِس.
   د. تتطور استجابات المفترِس عن طريق الانتخاب الطبيعي.
4. لكي تكون المحاكاة فعّالة في حماية نوع من الافتراس، يجب أنْ:
   أ. تحدث في أنواع مُستساغة تُشبه أنواعًا غير مستساغة.
   ب. يكون له ألوان إخفاء.
   ج. تحدث بحيث يكون المقلِّد شبيها بالنَّموذج (المقلَّد).
   د. تحدث في الأنواع الخطرة والسامة.
5. واحدٌ مما يأتي مثال على التَّقايض:
   أ. دودة شريطية تعيش في أمعاء عائلها.
   ب. سمكة مهرجة تعيش بين لوامس قنديل البحر.
   ج. شجرة بطم مع نمل شجر البطم.
   د. نحل يتغذى على رحيق من زهرة ما.
6. أكلُ طيور نقار الثيران:
   أ. للحشرت غير الضارة عن الثدييات مثالٌ على التَّعايش.
   ب. للطفيلات الخارجية مثالٌ على التَّقايض.
   ج. للجرب حتى يتغذى على دم الثدييات مثالٌ على التَّطفل.
   د. كل ما ذُكر.
7. يُطلق على النوع الذي يكون تأثيره في المُجتمع أكبر من المُتوقع بناء على وفرته أنه:
   أ. مُفترس. ب. نوع تعاقب أولي.
   ج. نوع تعاقب ثانوي. د. نوع أساسي
8. عندما يقوم مُفترس بأكل المُنافس الأقوى بين نوعين مُتنافسين فمن المُحتمل أن:
   أ. ينقرض المُنافس الأضعف. ب. يبقى المُنافس الأقوى ويستمر.
   ج. توجد الأنواع المُتنافسة معًا. د. لا شيء مما ذُكر.
9. الأنواع الأساسية تؤدي دائمًا إلى:
   أ. زيادة تنوع الأنواع. ب. تناقص التنوع.
   ج. مُفترسات. د. لا شيء مما ذُكر.
10. الأنواع التي تستوطن أولًا موطن تحت التَّعاقب الأولي:
    أ. تكون عادة أشد المُنافسات.
    ب. تُساعد على إبقاء موطنها ثابتًا، وهذا يُحافظ على بقائها.
    ج. ربما تُغيِّر موطنها بطريقة تُساعد على غزو أنواع أخرى.
    د. يجب أن تكون أولًا مُتخصصة ناجحة في التعاقب الثانوي.
11. إنَّ التنوع في المراحل التَّعاقبية المُتأخرة:
    أ. يُتوقع أن يكون مُنخفضًا.
    ب. يُتوقع أن يكون عاليًا.
    ج. على اتزان دائمًا.
    د. يعتمد على الصفات الفيزيائية للموطن فقط.
12. العشّ البيئي الأساسي للمخلوق:
    أ. يكون دائمًا محدودًا أكثر من العشّ البيئي المتحقق.
    ب. يكون محدودًا بشكل أقل من العشّ البيئي المتحقق.
    ج. يأخذ في الحسبان الظروف البيئية وجود الأنواع الأُخرى.
    د. لا شيء مما ذُكر.
13. تقسيم المصادر:
    أ. يُقلِّل من تداخل الأعشاش البيئية.
    ب. يزيد من التنافس.
    ج. يزيد من تداخل الأعشاش البيئية.
    د. كل ما ذُكر.
14. الأشنات التي تنمو على سطح الصخور تُعطي مثالًا على:
    أ. التَّسهيل. ب. التَّحميل.
    ج. التثبيط. د. التَّعاقب البيئي.

أسئلة تحدٍّ

1. يُعرف التنافس تقليديًّا بتوثيق أثر نوع في جماعة نوع آخر. هل هناك طرق بديلة لدراسة التأثيرات المُحتملة للتنافس في مخلوقات لا يُمكن عمليًّا إجراء تجارب عليها لكبر حجمها أو طول عمرها؟
2. ارجع إلى (الشكل 56-9). إذا استُبدلت الفريسة الوحيدة من نوع براميسيوم بأنواع عدة مُختلفة من فرائس مُحتملة تختلف في قابلية تناولها بوصفها غذاء أو بسهولة خضوعها للمفترس (مؤديًا إلى مستويات عدَّة من التَّفضيل للمُفترس) كيف تتوقع أن تصبح ديناميكية النظام (يعني هذا، هل تزداد فرصة انقراض هذا النِّظام أم تقل؟) ؟
3. ارجع إلى (الشكل56-22). هل هناك فرضيات أُخرى تفسر سبب الزِّيادة التي تبعها نقصان في أعداد مستعمرات النمل بعد إزالة القوارض في التَّجربة التي ذكرت في (الشكل 56-22) إذا كانت هناك فرضيات، كيف يُمكنك فحص الآلية المُفترضة في الشكل؟
4. ارجع إلى (الشكل 56-7). ادرس النمط الذي تتوزع فيه أحجام المناقير في نوعين من طيور الحسون على جزر جلاباغوس. إحدى الفرضيات التي يُمكن استخلاصها من هذا النَّمط هو أنَّ إحلال الصفات قد وقع. هل هناك أي فرضيات أُخرى؟ إذا كانت هناك فرضيات أخرى، كيف يمكنك فحصها؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

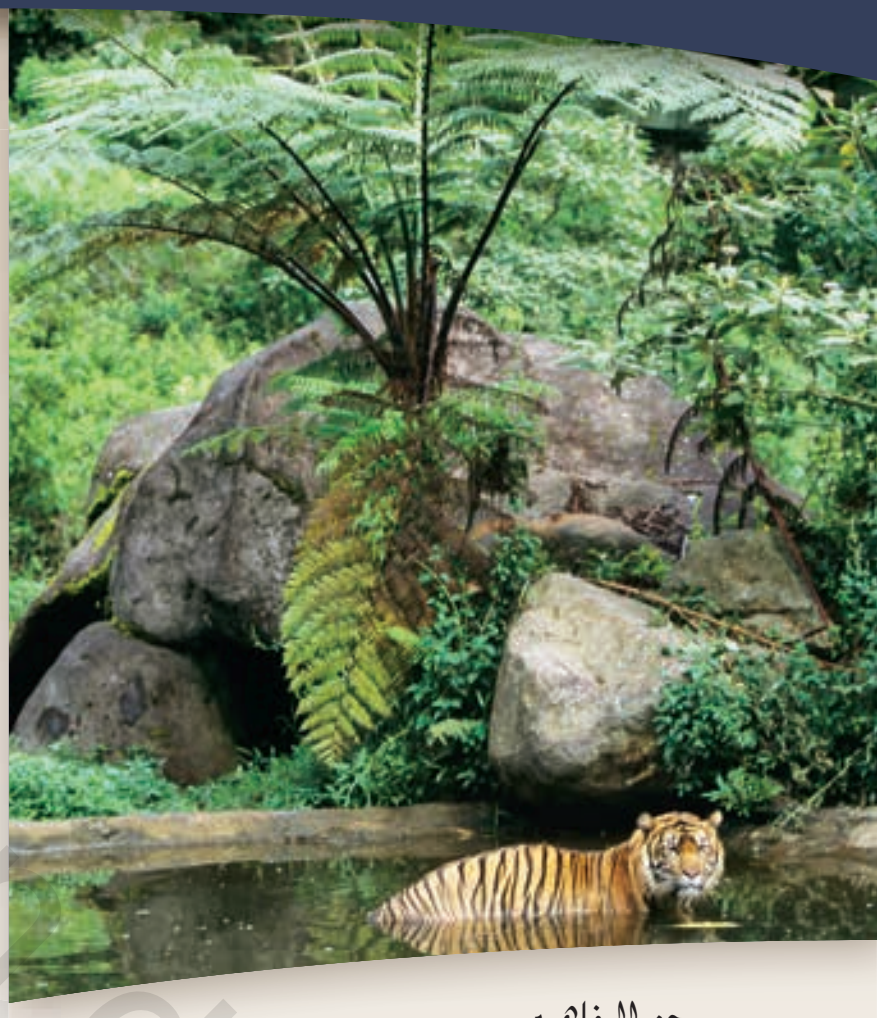
ARIS™

obeikandl.com

الفصل 57

ديناميكيّات الأنظمة الْبيئيّة

Dynamics of Ecosystems



موجز المفاهيم

57-1 الدَّورات الكيميائية الأرضية الحيوية (البيوجيوكيميائية)

- *المكونات الذَّرية للمادة تدور في الأنظمة الْبيئيّة.*
- *يدور الكربون، وهو أساس الْمركّبات الْعضويّة، عبر مُعظم الأنظمة الْبيئيّة.*
- *توفُّر الماء أساسي للنُّظم الْبيئيّة اليابسة.*
- *تعتمد دورة النيتروجين على تثبيته من قِبَل ميكروبات.*
- *تتم دورة الفوسفور خلال الأنظمة الْبيئيّة اليابسة والمائية، ولكن ليس خلال الغلاف الجوي.*
- *المواد الغذائية المُحدَّدة في الأنظمة الْبيئيّة هي التي تتوافر بكمية أقل من الحاجة إليها.*
- *تمَّت دراسة التدوير البيوجيوكيميائي في النِّظام البيئي للغابات تجريبيًّا.*

57-2 تدفق الطَّاقة في الأنظمة الْبيئيّة

- *الطَّاقة لا تفنى ولا تستحدث، ولكن تتحول من شكل إلى آخر.*
- *تستطيع المخلوقات الحية استخدام أشكال مُختلفة من الطَّاقة، ولكن ليس الحرارة.*
- *تتدفق الطَّاقة خلال المُستويات الغذائية للأنظمة الْبيئيّة.*
- *عدد المُستويات الغذائية يُحدِّده توافُر الطَّاقة.*
- *تُوضِّح الأهرام الْبيئيّة علاقة المُستويات الغذائية.*

مقدّمة

الأرضُ نظامٌ مُغلقٌ نسبيًّا بالنِّسبة إلى المواد الكيميائية. وهي نظام مفتوح بالنِّسبة إلى الطَّاقة، على كلّ حال، لأنَّها تستقبل الطَّاقة عند موجات مرئية، وقُرب مرئية من الشَّمس، وتُطلق بشكل ثابت طاقة حرارية إلى الفضاء الخارجي على شكل أشعة تحت حمراء. تتفاعل المخلوقات الحية في النِّظام البيئي بطريقة مُعقَّدة؛ حيثُ تُسهم في تدوير المواد الكيميائية عندما تلتقط الطَّاقة، وتستهلكها. تعتمد المخلوقات جميعها، ومن ضمنها البشر، على الإمكانات المُتخصِّصة للمخلوقات الأخرى- النباتات، والحيوانات، والطحالب، والفطريات وبدائيات النوى- للحصول على أساسيات الحياة، كما وُضِّح في هذا الفصل. في الفصلين 57 و58، سنلقي الضَّوء على الأنواع المُختلفة من الأنظمة البيئية التي تُكوِّن الغلاف الحيوي، وسنُناقش التَّهديدات التي تُواجه الغلاف الحيوي والأنواع الحية التي يحتويها.

57-3 تفاعلات المُستويات الغذائية

- *تحدث التَّأثيرات أعلى - أدنى عندما تُؤثِّر تغيُّراتٌ في أعلى مُستوى غذائي في المُنتجات الأولية.*
- *أدَّى إزالة الإنسان لآكلات اللُّحوم إلى تأثيرات أعلى-أدنى.*
- *تأثيرات أدنى-أعلى تحدث عندما تُؤثِّر تغيُّراتٌ في المُنتجات الأولية في مُستويات غذائية عُليا.*

57-4 التَّنوع الحيوي وثبات النِّظام البيئي

- *قد يزيد غنى الأنواع من الثَّبات: دراسات سيدار كريك.*
- *يتأثَّر غنى الأنواع بخصائص النِّظام البيئي.*
- *تتميَّز المناطق الاستوائيّة بأعلى تنوع، مع أنَّ الأسباب غير واضحة.*

57-5 الجغرافية الحيوية للجُزر

- *يقترح نموذج الثَّبات (الاتزان) أنَّ الانقراض والاستيطان يصلان إلى نقطة توازن.*
- *نموذج الثَّبات (الاتزان) ما زال قيد التَّجربة.*

1-57 الدَّورات الكيميائية الأرضية الحيوية (البيوجيوكيميائية)

يشمل النِّظام البيئي **Ecosystem** المخلوقات التي تعيش في مكان مُحدَّد جميعها، إضافة إلى البيئة غير الحية التي تعيش فيها- والتي تتفاعل معها- في ذلك المكان. الأنظمة الْبيئيّة هي ديناميكية بشكل حقيقي بطرق عدّة، بما في ذلك مُعالجتها للمادة والطَّاقة. وسنبدأ بالمادة.

المكونات الذَّرية للمادة تدور في الأنظمة الْبيئيّة

خلال العمليات الحيوية للمادة، تُحافظ الذَّرات المُكونة لها، مثل ذرات الكربون أو الأكسجين، على وحدتها حتى تتجمَّع لتُكوِّن مُركبات جديدة سوف تتحطم فيما بعد. تحتوي الأرض بشكل أساسي على عدد ثابت لكلّ نوع من الذَّرات التي لها أهمية حيوية، وهذه الذَّرات يتمُّ تدويرها.

كلّ مخلوق حي يتكون جسمه من ذرات كانت سابقًا في التُّربة، والغلاف الجوي، وأجزاء أخرى من البيئة غير الحيوية، أو في مخلوقات أخرى. وعندما يموت المخلوق، فإنّ ذراته تتحرر كما هي كي تُستخدم من قِبَل مخلوق آخر، أو تعود إلى البيئة غير الحية. وبسبب تدوير المُكونات الذَّرية للمادة، قد يكون جسمك مُكونًا من ذرة أكسجين أو كربون كانت جزءًا من جسم يوليوس قيصر أو كليوبترا.

يُقال: إنَّ ذرات العناصر الكيميائية المُختلفة تتحرَّك عبر النِّظام البيئي في **دورات بيوجيوكيميائية Biogeochemical cyles**، ويُؤكد هذا المُصطلح أنَّ دورات العنصر الكيميائية لا تحتاج فقط إلى مخلوقات حية وعمليات، بل أيضًا إلى أنظمة جيولوجية (غير حية) وعمليات. تشمل الدَّورات البيوجيوكيميائية عمليات تحدث على مقاييس مكانية عدَّة، من الخلوي إلى الكواكبي، وتشمل أيضًا عمليات تحدث على مقاييس زمنية مُتعدِّدة، من الثواني (مثل التفاعلات البيوكيميائية) إلى مئات القرون (مثل تجوية الصخور).

تعبُر الدَّورات البيوجيوكيميائية عادة حدود الأنظمة الْبيئيّة إلى حد ما، ولا تبقى محصورة في نظام بيئي واحد. فمثلًا، يُمكن لنظام بيئي واحد أن يستورد الكربون، ويصدره إلى الأنظمة الأخرى.

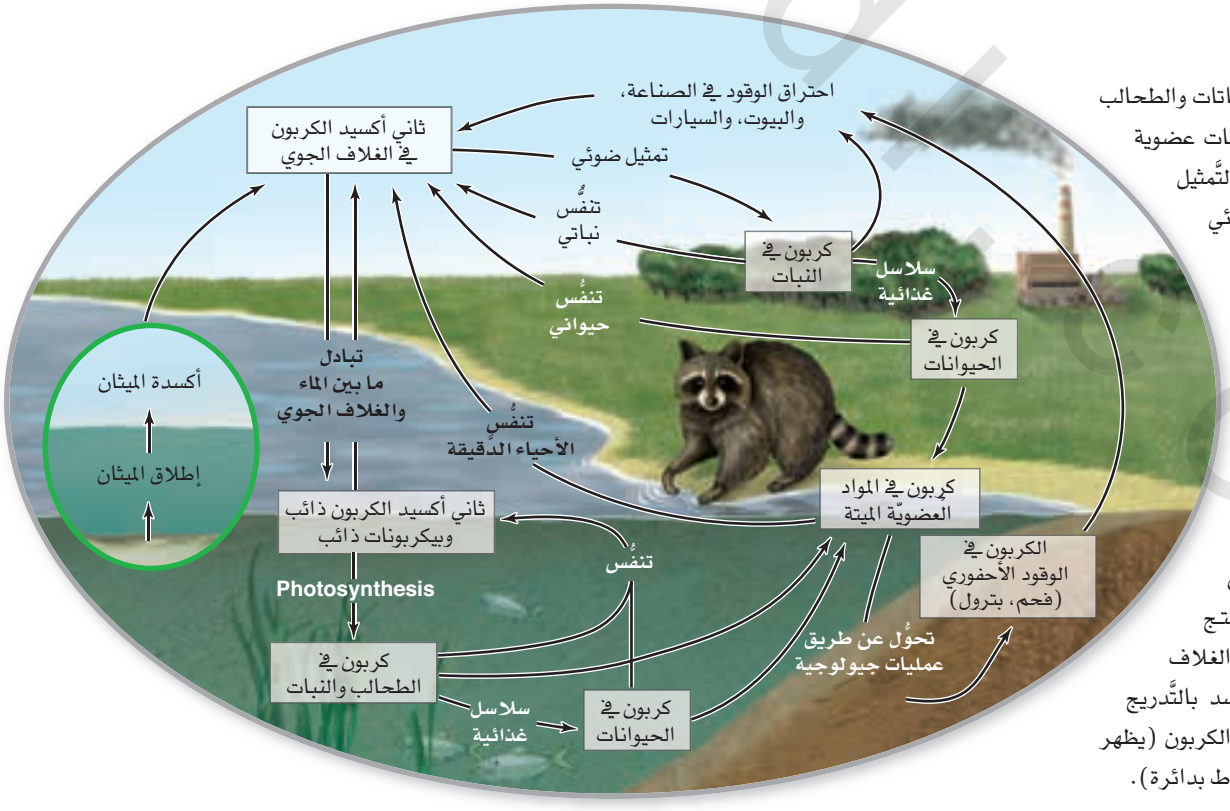
في هذا الجزء، سنأخذ في الحسبان دورات بعض أهم العناصر إضافة إلى الماء. وقد بيَّنا مثالًا على هذه الدوَّرات في النِّظام البيئي للغابات.

يدور الكربون، وهو أساس الْمركّبات الْعضويّة، عبر مُعظم الأنظمة الْبيئيّة

يُعدّ الكربون من أهم مُكونات أجسام المخلوقات الحية؛ لأنَّ ذراته تُساعد على تكوين هيكل الْمركّبات الْعضويّة جميعها (انظر الفصل الـ 3)؛ 20% من وزن جسم الإنسان تقريبًا كربون. ويُعدّ ثاني أكسيد الكربون أهم الْمركّبات المُحتوية على الكربون، في البيئة غير الحية للمخلوق. يشكل ثاني أكسيد الكربون 0.03% من حجم الغلاف الجوي، وهذا يعني أنَّ الغلاف الجوي يحتوي على 750 بليون طن متري من الكربون. أما في الأنظمة البيئية المائية، فيتفاعل ثاني أكسيد الكربون بشكل تلقائي مع الماء ليُكوِّن أيونات البيكربونات (HCO_3^-).

دورة الكربون الأساسية

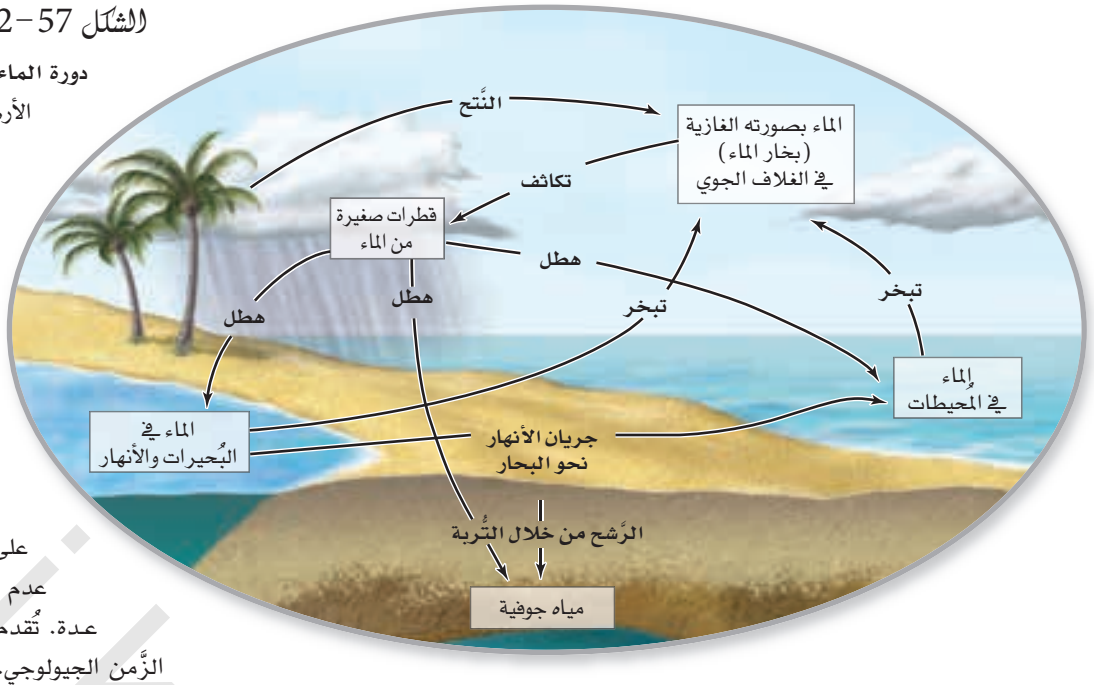
دورةُ الكربون هي دورة مُباشرةٌ، كما يظهر في (الشكل 57-1). في الأنظمة الْبيئيّة اليابسة، تأخذ النباتات ومخلوقات البناء الضّوئيّ الأخرى ثاني أكسيد الكربون من الغلاف الجوي، وتستخدمه في البناء الضّوئيّ لتصنيع الْمركّبات الْعضويّة المحتوية على الكربون (انظر الفصل الـ 8). تُسمَّى هذه العملية أحيانًا **تثبيت الكربون Carbon fixation**؛ والتَّثبيت يعني تفاعلات الأيض التي تُكوِّن مُركبات غير غازية من مُركبات غازية.



الشكل 57-1

دورة الكربون. تُثبِّت النباتات والطحالب الكربون على شكل مُركبات عضوية كيميائية عن طريق التَّمثيل الضّوئيّ. التَّنفس الهوائي للمخلوقات الحية، وحرق الوقود من قبل الإنسان يُعيدان الكربون إلى ثاني أكسيد الكربون وبيكربونات. الميكروبات الميثانية التي تعيش في بيئات خاصة خالية من الأكسجين، مثل الطِّين في قيعان البرك، تُنتج الميثان، وهو غاز يدخل الغلاف الجوي، ومن ثمَّ يتأكسد بالتَّدريج لاحيويًّا إلى ثاني أكسيد الكربون (يظهر في الشَّكل الأخضر المُحاط بدائرة).

الشكل 57-2



دورة الماء. يدور الماء من الغلاف الجوي إلى سطح الأرض، ويعود مرة أخرى. تُقدم الشَّمس مُعظم الطَّاقة اللازمة للتَّبخر.

تأكل الحيوانات مخلوقات البناء الضّوئيّ، وتبني أنسجتها عن طريق استخدام ذرات الكربون الموجودة في الْمركّبات الْعضويّة التي تهضمها. تحصل النباتات التي تقوم بعملية البناء الضّوئيّ والحيوانات على الطَّاقة خلال حياتها عن طريق تحطيم بعض الْمركّبات الْعضويّة المُتوافرة لها، خلال عملية التَّنفس الخلوي الهوائي (انظر الفصل الـ 7). عندما تفعل ذلك، فإنَّها تُنتج ثاني أكسيد الكربون. تُنتج المخلوقات المُحلِّلة ثاني أكسيد الكربون أيضًا. ذرات الكربون تعود إلى شكل ثاني أكسيدالكربون، وتُصبح مُتوافرة أكثر لتُستخدم في البناء الضّوئيّ لتصنيع مُركبات عضوية جديدة.

في الأنظمة الْبيئيّة المائية، تكون دورة الكربون بشكل أساسي مُشابهة لذلك، ما عدا أنَّ الكربون غير العضوي يُوجد في الماء ليس فقط على شكل ثاني أكسيد الكربون ذائب، وإنما على شكل أيونات البيكربونات (HCO_3^-) أيضًا، وكلاهما يعملان مصدرًا للكربون للبناء الضّوئيّ الذي تقوم به الطحالب والنباتات المائية.

مُنتجات الميثان

إنَّ الميكروبات التي تحطم الْمركّبات الْعضويّة عن طريق التَّنفس الخلوي اللاهوائي (انظر الفصل الـ 7) تُوفِّر بعدًا إضافيًّا لدورة الكربون الإجمالية. مُنتجات الميثان، مثلًا، هي ميكروبات تُنتج الميثان (CH_4) بدلًا من ثاني أكسيد الكربون. أحد أهم المصادر للميثان هو الأنظمة الْبيئيّة الرَّطبة، حيث تعيش مُنتِجات الميثان في رواسب خالية من الأكسجين. إنَّ الميثان الذي يدخل الغلاف الجوي يُؤكسد بطريقة غير حيوية إلى ثاني أكسيد الكربون، في حين يتمكن الميثان الذي يبقى معزولًا عن الأكسجين من البقاء مدة طويلة من الزَّمن.

ارتفاع ثاني أكسيد الكربون الجوي

هناك بُعد آخر لدورة الكربون الإجمالية، وهو أنَّه على طول الفترات الزَّمنية، تحدث الدَّورة بشكل أسرع في أحد الاتجاهات دون الاتجاهات الأخرى. هذه الاختلافات في المُعدَّل تُصبح في العادة أقل نسبيًّا من عام إلى آخر؛ ففي عام ما، تُطابق كمية ثاني أكسيد الكربون التي تُصنع عن طريق تحطيم الْمركّبات الْعضويّة تقريبًا كمية ثاني أكسيد الكربون المُستخدمة في تصنيع مُركبات عضوية جديدة.

على كلّ حال، يُمكن أن يكون لنسبة قليلة من عدم التَّطابق، تبعات كبيرة إذا استمرت سنوات عدة. تُقدم الأرض مخزون الفحم الذي تكوَّن خلال الزَّمن الجيولوجي. وتتراكم الْمركّبات الْعضويّة مثل السليلوز التي تكونت بشكل أسرع مما تحطمت، حيث تحوَّلت بعد ذلك إلى وقود أحفوري عن طريق العمليات الجيولوجية. يعتقد مُعظم العلماء أنَّ مخزون البترول العالمي قد نشأ بالطَّريقة نفسها.

إنَّ حرق الإنسان اليوم الوقود الأحفوري نجم عنه عدم اتزان مُعاصر في دورة الكربون. إن الكربون الذي احتاج إلى ملايين السنين ليتراكم، ويُشكِّل مخزون الوقود الأحفوري يُعاد بسرعة إلى الغلاف الجوي، مُؤديًا إلى ازدياد تركيز ثاني أكسيد الكربون في الغلاف الجوي عامًا بعد آخر ما يساعد على إثارة مخاوف ازدياد حرارة الكون (انظر الفصل الـ 58).

توفُّر الماء أساسي للنُّظم الْبيئيّة للبابسة

إنَّ دورة الماء المُوضَّحة في (الشَّكل 57-2) ربما هي الأكثر شيوعًا بين الدَّورات البيوجيوكيميائية جميعها. تعتمد الحياة كلّها على وجود الماء؛ حتى المخلوقات التي تستطيع البقاء دون ماء في حالات السُّكون تحتاج إلى الماء لاستعادة نشاطها. تتكوَّن أجسام مُعظم المخلوقات الحية بشكل أساسي من الماء. فمثلًا، يحتوي جسم الإنسان البالغ على 60% من الوزن الكلي ماءً. وتُحدِّد كمية الماء المُتاحة في النِّظام البيئي غالبًا طبيعة المخلوقات الحية الموجودة ووفرتها، كما هو مُوضَّح في الاختلاف بين الغابات والصحاري (الفصل الـ 58).

كلّ نوع من أنواع الدَّورة البيوجيوكيميائية له صفاته المُحدَّدة والمُميَّزة. الصفة المُميِّزة لدورة الماء هي أنَّ الماء جُزيء، وليس ذرة، ولذلك يُمكن له أن يتكوَّن، وأن يتحطم. يتكوَّن الماء خلال التَّنفس الخلوي الهوائي (انظر الفصل الـ 7)، ويتحطم خلال البناء الضّوئيّ (انظر الفصل الـ 8). مُعدَّلات هاتين العمليتين مُتساوية تقريبًا، ولذلك فإنّ كمية الماء التي تدور حول الغلاف الجوي ثابتة تقريبًا.

دورة الماء الأساسية

جزء مُهم من دورة الماء هو أنَّ الماء السَّائل يتبخر من سطح الأرض إلى الغلاف الجوي. ويحتاج التَّحول من الماء السائل إلى الغاز إلى كمية كبيرة من الطَّاقة الحرارية، وهذا يُفسِّر سبب تبخره بسرعة أكبر عندما تضرب أشعة الشَّمس سطح الأرض.

يحدث التَّبخر مُباشرة من سطوح المُحيطات، والبُحيرات، والأنهار. من ناحية أخرى، في الأنظمة اليابسة، يمرُّ 90% تقريبًا من الماء الذي يصل الغلاف الجوي خلال النباتات. تأخذ الأشجار، والأعشاب، والنباتات الأخرى الماء من التُّربة عن طريق جذورها، وبعد ذلك يتبخر الماء من أوراقها وسطوحها الأخرى خلال عملية تُسمَّى النَّتح (انظر الفصل الـ 38).

يوجد الماء المُتبخر في الغلاف الجوي على شكل غاز، مثل أي غاز جوي آخر. يُمكن للماء أن يتكاثف مرة أخرى إلى ماء سائل، غالبًا بسبب برودة الهواء. يُسبِّب تكاثف الماء الغازي (بُخار الماء) إلى قُطيرات أو بلورات تكوين الغيوم، ولكن إن كانت القُطيرات أو البلورات كبيرة بشكل كافٍ، فإنَّها تسقط على سطح الأرض على شكل هطل (مطر أو ثلج).

المياه الجوفية

هذه هي المياه الأقل وضوحًا من المياه السَّطحية، التي نراها في الأنهار والبُحيرات، إنَّها مياه تحت الأرض، ويُطلق عليها اسم **المياه الجوفية Ground water**. تُوجد المياه الجوفية في طبقة صخور تُدعى طبقة **الصخور المائية Aquifers**، وهي طبقات مسامية ونفَّاذة تحت الأرض من الصخور، والرِّمال، والحصباء تكون غالبًا مُشبعة بالماء. تُعَدُّ المياه الجوفية أهم مخزون للماء على الأرض في كثير من أجزاء العالم، حيث تُمثِّل أكثر من 95% من مجموع المياه العذبة في الولايات المُتحدَّة، مثلًا.

تتكوَّن المياه الجوفية من جزأين: أ. الطبقات العُليا من المياه الجوفية، وتُكوِّن مستوى الماء، الذي لا يكون محصورًا، وإنَّما يجري نحو الجداول، ويكون بشكل جزئي مُتوافرًا لجذور النباتات. ب. الطبقات السُّفلى المحصورة من المياه الجوفية التي تكون عادةً بعيدة عن الجداول وجذور النباتات، ولكن يُمكن استخراجها عن طريق الآبار. يتمُّ تزويد المياه الجوفية مرة أخرى بالماء الذي يرشح من الأعلى إلى الأسفل، من الهطل مثلًا. تتدفَّق المياه الجوفية بشكل أبطأ من المياه السَّطحية، من مليمترات إلى متر تقريبًا في كلّ يوم.

تُوفِّر المياه الجوفية في الولايات المُتحدَّة 25% من الماء الذي يستخدمه الإنسان لأغراضه كافة، وتُزود نحو 50% من السُّكان بمياه الشُّرب. في ولايات السُّهول العظيمة، حُفرت الصخور المائية العميقة التي تُدعى أوغالالا Ogallala بشكل مُكثَّف لأغراض الزِّراعة والاحتياجات البشرية الخاصة لدرجة أنَّ المياه الجوفية تُفرَّغ بشكل أكبر مما تُملأ – عدم اتزان محلِّي في دورة الماء – ما يُشكِّل تهديدًا مُنذرًا بالسُّوء على الإنتاج الزِّراعي في المنطقة. وتُواجه أجزاء كثيرة من الكرة الأرضية تهديدات مُماثلة.

التغيُّرات في الأنظمة الْبيئيّة سببها تغيُّرات في دورة الماء

يُعدّ الماء عاملًا مُهمًّا للحياة لدرجة أنَّ التَّغيُّرات في كمية الماء في نظام بيئي يُمكن لها أن تُغير طبيعة هذا النِّظام البيئي جذريًا. وقد حدثت مثل هذه التَّغيُّرات بكثرة خلال التَّاريخ الجيولوجي للأرض.

فمثلًا، يشتهر النِّظام البيئي في سهول سيرينجيتي Serengeti في تنزانيا، بسهول الحشائش على مدِّ البصر التي تستوطنها قطعان كثيرة من الغُزلان وآكلات العُشب الأخرى. كانت الغابات العُشبية شبه الجافة الحالية لسيرينجيتي غابات مطرية قبل 25 مليون سنة مضت. بدءًا من ذلك الوقت تقريبًا، نشأت جبال مثل جبال كليمنجارو بين الغابات المطرية والمُحيط الهندي الذي يشكل مصدر الرُّطوبة للغابات المطرية. إنَّ نشوء الجبال أجبر الرِّياح القادمة من المُحيط الهندي أن ترتفع إلى الأعلى، ومن ثم تبريد الهواء ما أدَّى إلى هطل مُعظم الرُّطوبة التي في الهواء قبل أن تصل الغابات المطرية. فأصبحت الأرض أكثر جفافًا، وتحوَّلت الغابات إلى مروج حشائش.

في هذه الأيام، يُمكن لأنشطة الأنسان أن تُغيِّر في دورة الماء التي تسبِّب التَّغيُّرات التي تحدث في الأنظمة الْبيئيّة. إن التَّغيُّرات التي حدثت في الغابات المطرية بسبب عمليات قطع الأشجار تزوِّدنا بمثال على ذلك. ففي الغابات الاستوائيّة السليمة، أكثر من 90% من الرُّطوبة التي تهطل على شكل مطر يأخذها النبات، ثم يُعيدها إلى الهواء عن طريق النَّتح. بمعنى آخر، تقوم النباتات بتكوين مطرها الخاص بها. الرُّطوبة التي تُعيدها الأشجار إلى الغلاف الجوي تسقط مرة أخرى على الغابات من جديد.

عندما تقوم جماعات البشر بقطع الغابات المطرية وحرقها في منطقة ما، فإنّ دورة الماء تتحطم وتنهار. فالماء الذي يسقط على شكل مطر يُصرف بعد ذلك بعيدًا إلى الأنهار بدلًا من الارتفاع إلى الأعلى لتشكيل الغيوم والسُّقوط مرة أخرى على الغابات. مثل هذا التَّغيير يحدث اليوم في كثير من الغابات الاستوائيّة المطرية (الشكل 57–3). فمثلًا، تحوَّلت مناطق واسعة من البرازيل في القرن العشرين من غابات استوائية فريدة إلى صحراء شبه جافة، ما حرم الكثير من الحيوانات والنباتات الفريدة من موطنها الطبيعي.

تعتمد دورة النيتروجين على تثبيته من قِبَل ميكروبات

يُكوِّن النيتروجين جميع البروتينات والأحماض النووية، وهو أساس تحتاج إليه المخلوقات جميعها؛ تتكوَّن البروتينات من 16% من وزنها نيتروجينًا. في كثير من الأنظمة الْبيئيّة، يُعدّ النيتروجين من العناصر الأقل وجودًا (توافرًا) بالنِّسبة إلى حاجات المخلوق الحي. وهذا تناقُض؛ لأنَّ 78% من حجم الغلاف الجوي هو نيتروجين.

الشكل 57–3

تُعيق إزالة الغابات الدَّورة المحلية للماء. إزالة الغابات الاستوائيّة يُمكن أن يكون لها عواقب وخيمة، بسبب عمليات التَّعرية، كما يبدو في هذه المنطقة المُعرَّاة من غابات منطقة الأمازون في البرازيل.

توافر النيتروجين

كيف يُمكن أن يكون هناك نقص بالنيتروجين مع أنَّ الغلاف الجوي غني جدًا به؟ الجواب هو أنَّ النيتروجين في الغلاف الجوي عنصري الشَّكل - جزيئات من غاز عنصر النيتروجين (N_2) - ولا يستطيع عدد واسع من المخلوقات، بما في ذلك النباتات والحيوانات جميعها، استعماله بشكله الكيميائي هذا.

بالنِّسبة للحيوانات، الشَّكل الذي يُمكن الاستفادة منه من النيتروجين هو الْمركّبات الْعضويّة المُحتوية على النيتروجين، والتي يتمُّ تصنيعها في النباتات، أو الطحالب، أو الأحياء الدَّقيقة الأخرى. تأكل الحيوانات آكلة الأعشاب، مثلًا، بروتينات نباتية أو طحلبية، وتستخدم الأحماض الأمينية المُحتوية على النيتروجين لتصنيع بروتيناتها الخاصة بها.

تستعمل الطَّحالب والنباتات عددًا من الْمركّبات البسيطة المُحتوية على النيتروجين كمصادر للنيتروجين لتصنيع البروتينات والْمركّبات الْعضويّة الأخرى المُحتوية على النيتروجين في أنسجتها. يُستخدم مصدران شائعان للنيتروجين وهما الأمونيا (NH_3) وأيونات النيترات (NO_3^-). كما سبق وتحدثنا في الفصل 39، يُمكن لبعض الميكروبات بدائية النوى أن تصنع الأمونيا والنيترات من غاز النيتروجين في الغلاف الجوي، وبهذا تُشكِّل جزءًا من دورة النيتروجين التي تجعل النيتروجين الجوي مُتوافرًا للنباتات والطَّحالب (الشكل 57-4). وتُحوِّل مخلوقات بدائية النوى أخرى NH_3 و NO_3^- إلى N_2 جاعلةً النيتروجين غير مُتوافر مرة أخرى. الاتزان في نشاطات هاتين المجموعتين من بدائيات النوى يُحدِّد توافر النيتروجين (N_2) للنباتات والطَّحالب.

تثبيت النيتروجين الميكروبي والنترتة واللانترتة

تُعرف عملية تكوين الْمركّبات المُحتوية على النيتروجين من N_2 بعملية **تثبيت النيتروجين Nitrogen fixation**. الخطوة الأولى في هذه العملية هي تصنيع الأمونيا من النيتروجين N_2، ويستعمل العلماء تعبير "تثبيت النيتروجين" لهذه الخطوة بالتَّحديد. تقوم ميكروبات أخرى بأكسدة جزء من NH_3، إلى أيونات النيترات NO_3^-، بعملية تُدعى **النَّترتة Nitrification**.

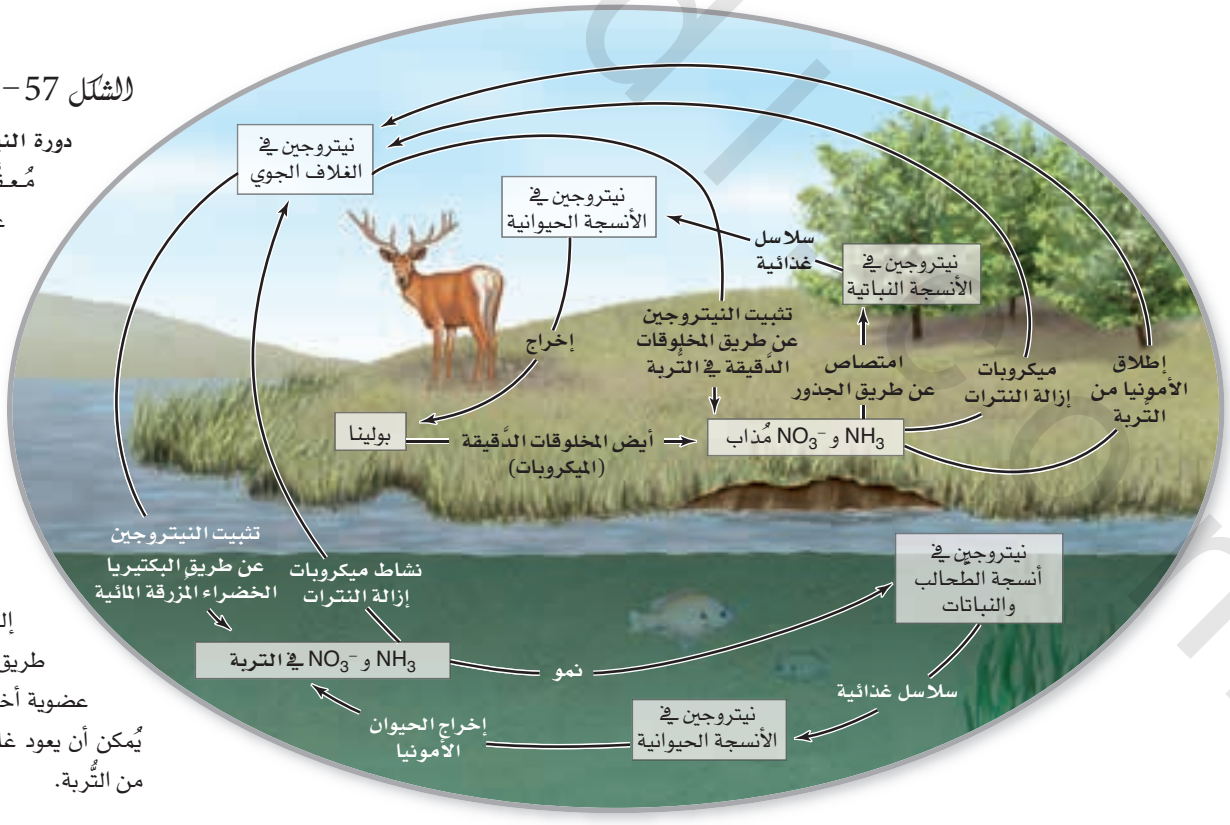
تُثبِّت بعض أجناس الميكروبات النيتروجين عن طريق نظام من الأنزيمات يعرف بمُعقّد محلل النيتروجين (النيتروجينيز) (مُعقّد جين *nif*؛ الفصل الـ 28). مُعظم الميكروبات حُرَّة المعيشة، ولكن يعيش بعضها على اليابسة معيشة تكافلية مع جذور البقوليات (نباتات من العائلة البقولية)، والآس، وجار الماء، ونباتات أخرى.

ميكروبات أخرى بدائية النوى (تشمل البكتيريا والبكتيريا القديمة) قادرة على تحويل النيتروجين الموجود في النترات NO_3^- إلى N_2 (أو غازات النيتروجين الأخرى مثل N_2O)، وهذه العملية تُسمّى **إزالة النترتة Denitrification**. تهيئ الأمونيا لعملية إزالة النترتة بشكل غير مُباشر بتحويلها أولًا إلى NO_3^- ثُمَّ إلى N_2.

الفضلات النيتروجينية واستخدام الأسمدة

تُخرج مُعظم الحيوانات، عندما تُفكِّك البروتينات في عملياتها الأيض، النيتروجين من البروتينات على شكل أمونيا NH_3. يتخلَّص الإنسان والثدييات الأخرى من النيتروجين على شكل بولينا (يوريا) في البول (انظر الفصل الـ 50)؛ وتُحوِّل أنواع مُتعدِّدة من الميكروبات البولينا إلى أمونيا NH_3. والأمونيا التي تُلتقط من فضلات الحيوانات تأخذها النباتات والطَّحالب بوصفها مصدرًا للنيتروجين.

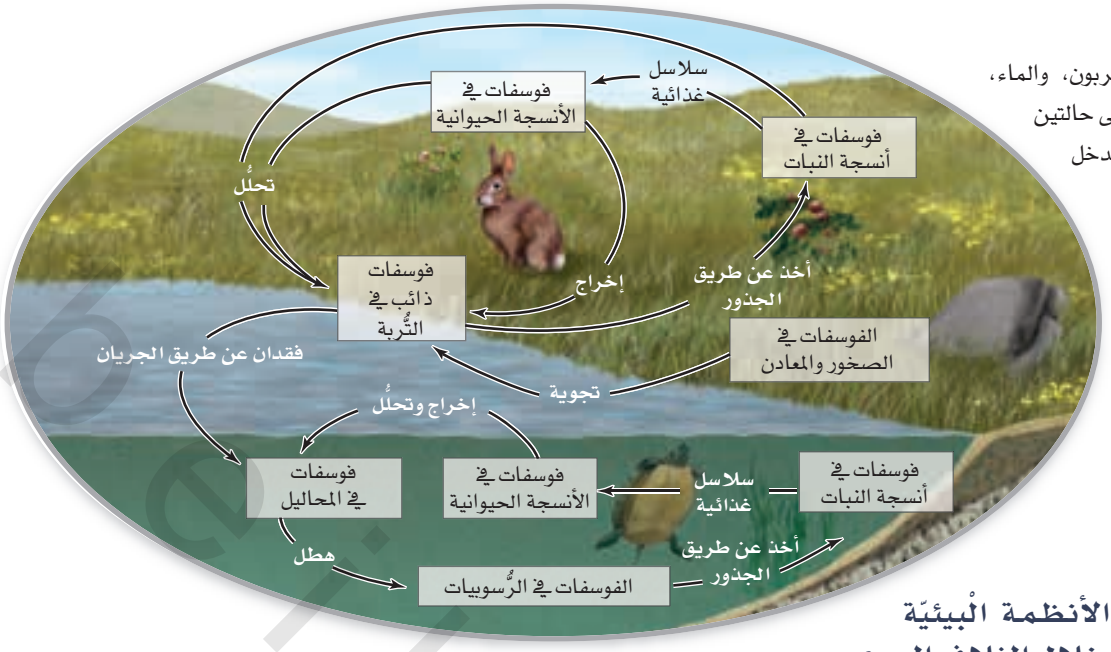
تُؤثِّر جماعات الإنسان بشكل جذري في دورة النيتروجين الإجمالية باستخدام الأسمدة في حقول الزِّراعة والمروج الخضراء. تحتوي الأسمدة على أشكال من النيتروجين المُثبت الذي تستخدمه المحاصيل، مثل أملاح الأمونيوم (NH_4) المُنتج صناعيًّا من N_2 الموجود في الغلاف الجوي. وبسبب إنتاج الأسمدة، جزئيًّا، ضاعف الإنسان نسبة تحويل النيتروجين إلى أشكال يُمكن استخدامها في التُّربة والماء.



الشكل 57-4

دورة النيتروجين. دورة النيتروجين مُعقَّدة لأنها تتطلَّب تغيُّرات عدَّة في الشَّكل الكيميائي للنيتروجين. تثُبِّت بعض بدائيات النوى النيتروجين الجوي (N_2)، مُحوِّلةً إياه إلى أمونيا (NH_3) ونترات (NO_3^-) يُمكن أن يستعملها النبات. بدائيات نوى أخرى تُعيد النيتروجين إلى الجو على الشكل N_2 عن طريق تحطيم NH_3 أو مُركبات عضوية أخرى تحتوي على النيتروجين. يُمكن أن يعود غاز الأمونيا إلى الجو مُباشرة من التُّربة.

الشكل 57-5



دورة الفوسفور. بالمقارنة مع الكربون، والماء، والنيتروجين، فإنّ الفوسفور يوجد على حالتين فقط: سائلة وصلبة، ولذلك لا يدخل الغلاف الجوي.

تتم دورة الفوسفور خلال الأنظمة الْبيئيّة اليابسة والمائية، ولكن ليس خلال الغلاف الجوي

تحتاج المخلوقات جميعها إلى الفوسفور بكميات أساسية؛ يُوجد الفوسفور في الحمض النَّووي، والدهون المُفسفرة الموجودة في الأغشية، ومُركبات مهمة أخرى، مثل أدينين ثلاثي الفوسفات (ATP).

ليس للفوسفور شكل غازي، ولا يدور خلال الغلاف الجوي بخلاف الكربون، والماء، والنيتروجين، (الشكل 57-5). لهذا، تُمثِّل دورة الفوسفور نوعًا من الدَّورات يبديها أيضًا الكالسيوم، والسليكون، والكثير من المعادن. خاصية أخرى تُبسِّط كثيرًا دورة الفوسفور مُقارنةً بدورة النيتروجين، وهي أنَّ الفوسفور يُوجد في الأنظمة الْبيئيّة بحالة تأكسد وحيدة، وهي الفوسفات (PO_4^{3-}).

وجود الفوسفات

تستخدم النباتات والطَّحالب الفوسفات الحر غير العضوي PO_4^{3-} في التربة أو الماء لتصنيع مُركباتها المُحتوية على الفوسفور. تقوم الحيوانات بعد ذلك باستخلاص الفوسفور الموجود في الْمركّبات الموجودة في أنسجة النباتات أو الطَّحالب لبناء مُركباتها الفوسفورية. عندما تموت المخلوقات، تحطّم الميكروباتُ المُحلِّلة – في عملية تُسمَّى إعادة تعدين الفوسفات– الْمركّباتِ الْعضويّة في أجسام المخلوقات الميتة، فينطلق الفوسفور على شكل فوسفات غير عضوي PO_4^{3-} تستخدمه النباتات والطَّحالب مرة أخرى.

تضم دورة الفوسفور عمليات لاحيوية كيميائية وفيزيائية. يُوجد الفوسفات الحر PO_4^{3-} في التربة فقط بتراكيز قليلة؛ أولًا، لأنَّه يتَّحد مع مُكوِّنات التُّربة الأخرى، ليُشكل مُركبات غير ذائبة، وثانيًا، لأنَّه يميل إلى أن يُغسل بعيدًا عن طريق الجداول والأنهار. بالتَّجوية لأنواع كثيرة من الصُّخور، يتمُّ إطلاق الفوسفات الأيوني مُجددًا في الأنظمة الْبيئيّة اليابسة، ولكن بعد أن تحمل الأنهار هذه الأيونات إلى المُحيطات. هناك تدفُّق في اتجاه واحد لأيونات الفوسفات من صخور اليابسة إلى ترسبات البحر العميقة.

استخدام الفوسفات سمادًا

تُغيِّر أنشطة الإنسان كثيرًا في دورة الفوسفور الإجمالية بتسميد المحاصيل الزِّراعية. صُمِّمت الأسمدة بشكل نموذجي لتوفير PO_4^{3-} لكي لا تجد المحاصيل نقصًا فيه؛ الفوسفات PO_4^{3-} الموجود في الأسمدة مُشتق بشكل نموذجي من الصخور الغنية بالفوسفات والمُتفتِّتة ومن العظام. تُعدّ المُنظفات مُتهمًا مُحتملًا آخر يضيف PO_4^{3-} إلى الأنظمة الْبيئيّة، ولكن القوانين تُجبر على استخدام مُنظفات قليلة الفوسفات في مناطق مُختلفة من العالم.

المواد الغذائية المُحدَّدة في الأنظمة الْبيئيّة هي التي تتوافر بكمية أقل من الحاجة إليها

تحتاج النباتات والطَّحالب لكي تنمو في النِّظام البيئي – وتُوفِّر بذلك الغذاء للحيوانات – إلى الكثير من العناصر الكيميائية المُختلفة. أبسط نظرية هي أنّه في نظام بيئي مُعيَّن، سيكون عنصر ما مُتوافرًا بشكل قليل بالنِّسبة إلى الحاجة إليه من قِبَل النباتات والطَّحالب. هذا العنصر يُعدّ **عنصرًا غذائيًا مُحدِّدًا Limiting nutrient**–وهو الحلقة الأضعف – في النِّظام البيئي.

إن دورة المواد الغذائية المُحدِّدة مُهمة بشكل خاص؛ لأنَّها تُحدِّد المُعدَّل الذي تُصبح عنده المواد الغذائية مُتاحة للاستخدام. لقد أعطينا اهتمامًا خاصًّا لدورات النيتروجين والفوسفور؛ لأنَّ هذه العناصر مواد غذائية مُحدِّدة في مُعظم الأنظمة الْبيئيّة. النيتروجين مادة غذائية مُحدَّدة في ثُلثي المُحيطات تقريبًا والكثير من الأنظمة الْبيئيّة لليابسة.

اكتشف علماء المُحيطات في السنوات الخمس عشرة الأخيرة فقط أنَّ الحديد عنصر غذائي مُحدِّد لجماعات الطَّحالب (عوالق نباتية) في ثُلث المُحيطات في العالم تقريبًا. في هذه المياه، يظهر أنَّ غبار الأتربة المُتولد عن الريح في الغالب هو المصدر الرئيس للحديد. فعندما تُحضر الريح غبارًا غنيًّا بالحديد، تنمو جماعات الطَّحالب وتتكاثر، ما يشير إلى أنَّ الحديد بشكله الكيميائي المُفيد. بهذه الطَّريقة، تستطيع العواصف الرَّملية في الصحراء الكبرى، عبر زيادة كمية الغُبار في الريح الإجمالية، من زيادة إنتاجية الطَّحالب في مياه المُحيط الهادي (الشكل 57-6).

تمَّت دراسة التَّدوير البيوجيوكيميائي في النِّظام البيئي للغابات تجريبيًّا

زوَّدتنا سلسلة من الدِّراسات في غابة هبارد بروك التَّجريبية في نيوهامبشاير بالكثير من النتائج المُتوافرة حول تدوير العناصر الغذائية في النِّظام البيئي للغابات. هبارد بروك هو جدول مركزي لتجمُّع مطري كبير ينساب على جوانب

الشكل 57-6

عالم واحد. يتمُّ حمل ملايين الأطنان المترية من الغبار الغني بالحديد في كلّ عام نحو الغرب عن طريق الرِّياح التِّجارية من الصحراء الكبرى ومناطق السَّاحل المُجاورة. الفرضية المعروفة من قِبَلِ علماء المُحيطات هي أنَّ هذا الغبار يُسمِّد أجزاء من المُحيط، ومن ضمنها أجزاء من المُحيط الهادي، حيث يُعدّ الحديد عنصرًا غذائيًّا مُحدِّدًا. استعمالات الأراضي في إفريقيا، التي تزيد من مساحة صحراء شمال إفريقيا، تستطيع أن تُؤثر في النِّظام البيئي في الجهة الأخرى من الكرة الأرضية.

سلسلة جبال مُغطاة بغابة مُعتدلة مُتساقطة الأوراق. تحمل جداول عدَّة رافدة الماء من المُرتفعات إلى منطقة هبارد بروك.

زُوِّد كلّ من ستة جداول رافدة، يجري كلّ منها بوادٍ مُعين، بأدوات قياس عند بداية الدِّراسة. كلّ المياه التي تجري في كلّ وادٍ كانت تمرُّ عبر نظام القياسات، حيث يُقاس جريان الماء وتراكيز المواد الغذائية.

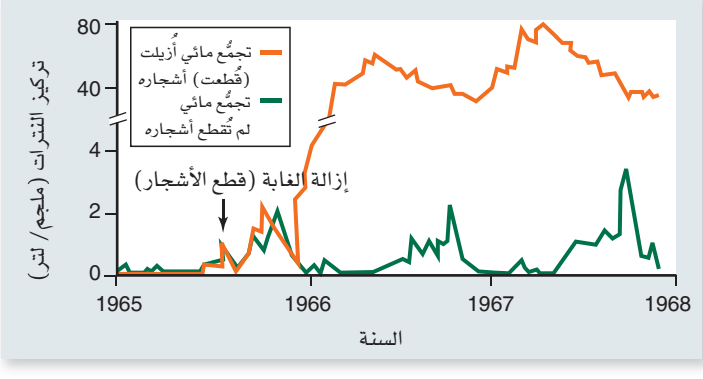
وَفْقَ القياسات التي أجراها العلماء، كانت الغابات غير المُنتهكة حول هبارد بروك فعالة جدًا في الاحتفاظ بالمواد الغذائية؛ فخلال عام واحد، كانت كميات قليلة فقط من المواد الغذائية تدخل الجدول من الخارج، وغالبًا بسبب الهطل. كمية العناصر الغذائية التي تحملها جداول الماء كانت قليلة أيضًا. عندما نقول: "قليلة"، فإننا نعني دخول العناصر وخروجها يُمثِّل أجزاء طفيفة من مجموع كميات العناصر الغذائية في النِّظام، نحو 1% في حالة الكالسيوم، مثلًا.

في عامي 1965 و 1966، قام الباحثون بقطع الأشجار كلّها، وإزالة الشُّجيرات جميعها من واحد من الأودية الستة، ومنعوا إعادة نمو الأشجار والشجيرات (الشكل 57-7 أ). كانت الآثار مأساوية. لقد ازدادت كمية المياه التي تجري في ذلك الوادي بنسبة 40%، مُشيرًا إلى أنَّ المياه التي كانت تأخذها النباتات سابقًا، وتتبخر إلى الجو أصبحت الآن تجري في الأودية. وازدادت كميات كثير من المواد الغذائية التي تجري خارج النِّظام البيئي أيضًا. فمثلًا، ازداد مُعدَّل فقدان الكالسيوم 9 أضعاف. الفوسفور، من جهة ثانية، لم يزدد في مياه الجدول؛ ولكنَّه على ما يبدو ارتبط مع مُركبات غير ذائبة في التربة.

إنَّ التَّغيُّر في حالة النيتروجين في الوادي المُضطرب كان مُدهشًا بشكل خاص (الشكل 57-7 ب). راكمت الغابات غير المُضطربة في هذا الوادي النيترات (NO_3^-) بمُعدَّل 5 كجم تقريبًا لكلّ هكتار لكلّ سنة، ولكن في النِّظام البيئي منزوع الغابات، فقد كان فقد النيترات بمُعدَّل 53 كجم لكلّ هكتار لكلّ سنة تقريبًا. وازداد تركيز النترات في مياه الجدول بشكل سريع. وتناقصت خصوبة الوادي بشكل مأساوي، عندما ولّد جريان النترات نموًّا كبيرًا ومُفاجئًا للطَّحالب أسفل الجدول، ومن ثم ازداد خطر الفيضانات هناك.

لقد كانت هذه التَّجربة مُفيدة بشكل مُحدد وبناءة في مطلع القرن الواحد والعشرين؛ لأنَّ أراضي الغابات تستمر إزالتها حول العالم (انظر الفصل الـ 58).

الذَّرات المُكونة للمادة يُعاد تدويرها بين أنسجة المخلوقات والبيئة اللاحيوية، مثل الغلاف الجوي أو التربة. تُدعى إعادة التَّدوير هذه في الدَّورة البيوجيوكيميائية. تدور عناصر الكربون، والنيتروجين، والفوسفور بطرق معروفة، وكذلك الماء، المُهم للأنظمة البيئيّة. تُؤثر أنشطة الجماعات السكانية مُتزايدة العدد في معدلات كثيرة، مثل مُعدَّل إضافة ثاني أكسيد الكربون للغلاف الجوي.



ب.

أ.

الشكل 57-7

تجربة هبارد بروك. أ. قطعت الأشجار بشكل كامل حول تجمُّع لمياه الأمطار مساحته 38 دونمًا، وتمَّت مُراقبة الجريان سنوات عدّة. ب. زادت إزالة الغابات بشكل كبير من فقدان المواد الغذائية في المياه الجارية من النِّظام البيئي. المنحنى البُرتقالي يُظهر تركيز النترات في المياه الجارية من التَّجمُّع المائي المقطوعة أشجاره؛ المُنحنى الأخضر يُظهر تركيز النترات في المياه الجارية من التَّجمُّع المائي المُجاور الذي لم تُقطع الأشجار عنده.

2-57 تدفُّق الطَّاقة في الأنظمة الْبيئيّة

تشمل الطَّبيعة الدِّيناميكية للأنظمة الْبيئيّة مُعالجة الطَّاقة وكذلك المادة. تتبع الطَّاقة، على كلّ حال، مبادئ مُختلفة كثيرًا عن التي تتبعها المادة. الطَّاقة لا يتمُّ إعادة تدويرها. بدلًا من ذلك، تعبر الطَّاقة المُنبعثة عن الشَّمس التي تصل الأرض الأنظمة الْبيئيّة لكوكبنا في اتجاه واحد، قبل أن يتمَّ تحويلها إلى حرارة، وبعثها مرة أخرى في الفضاء، ما يعني أنَّ الأرضَ نظامٌ مفتوحٌ للطَّاقة.

الطَّاقة لا تفنى ولا تستحدث ولكن تتحول من شكل إلى آخر

لماذا تختلف الطَّاقة عن المادة؟ جزء مُهم من الإجابة هو أنَّ الطَّاقة توجد في أشكال عدَّة، مثل الضّوء، وطاقة الرّوابط الكيميائية، وطاقة الحركة، والطَّاقة الحرارية. وعلى الرَّغم من أنَّ الطَّاقة لا تفنى، ولا تستحدث في الغلاف الجوي (القانون الأول للدِّينامكا الحرارية)، لكنها غالبًا تُغيِّر شكلها.

النقطة المهمة الثانية هي أنَّ المخلوقات لا تستطيع تحويل الحرارة إلى شكل من أشكال الطَّاقة. لذلك، إذا حوَّلت المخلوقات بعض طاقة الرّوابط الكيميائية، أو الطَّاقة الضّوئيّة إلى حرارة، فإنّ هذا التَّحويل يسير في اتجاه واحد؛ لأنَّها (أي المخلوقات) لا تستطيع إعادة تدوير هذه الطَّاقة مرة أخرى إلى شكلها الأصلي.

تستطيع المخلوقات الحية استخدام أشكال مُختلفة من الطَّاقة، ولكن ليس الحرارة

حتى نفهم لماذا يجب أن تعمل الأرض بوصفها نظامًا مفتوحًا بالنِّسبة إلى الطَّاقة، يجب أن نعرف مبدأين إضافيين: الأول، أنَّ المخلوق يستطيع استخدام أنواع مُعينة من الطَّاقة. مثلًا، لتعيش الحيوانات، يجب أن تمتلك طاقة بشكل خاص على شكل طاقة الرّوابط الكيميائية، التي يحصل عليها من غذائه. والنباتات يجب أن تحصل على الطَّاقة على شكل ضوء. ولا تستطيع الحيوانات ولا النباتات (ولا أي مخلوق آخر) استعمال الحرارة مصدر طاقة لتبقى على قيد الحياة. والمبدأ الثاني، عندما تستعمل المخلوقات الحية طاقة الرَّبط الكيميائية أو الضّوء، يتحوَّل بعضها إلى حرارة؛ ينص القانون الثاني للدِّينامكا الحرارية على أنَّ التَّحول الجزئي إلى حرارة لا يُمكن تجنُّبه. بصيغة أخرى، يحتاج الحيوان والنبات إلى طاقة الرّوابط الكيميائية والضّوء للبقاء على قيد الحياة، ولكن عند استعمالهما لتلك الأنواع من الطَّاقة، فإنَّهما يحولانها إلى حرارة، ولكن لا يستعملانها للبقاء على قيد الحياة، ولا يستطيعان إعادة تدويرها إلى أشكالها الأصلية.

لحسن الحظ بالنِّسبة إلى المخلوقات الحية، تعمل الأرض بوصفها نظامًا مفتوحًا للطَّاقة. يصل الضّوء كلّ يوم من الشَّمس إلى الأرض. تستخدم النباتاتُ ومخلوقاتُ التَّمثيلِ الضّوئيِّ الأخرى الضّوءَ الجديد الواصل، فتستفيد منه في تصنيع طاقة الرّوابط الكيميائية في مُركباتها الْعضويّة لتبقى على قيد الحياة. يتحوَّل الضّوء وطاقة الرّوابط الكيميائية بشكل جزئي إلى حرارة في كلّ خطوة. في الحقيقة، يتمُّ تحويل الضّوء والطَّاقة الكيميائية إلى حرارة بشكل كامل في النِّهاية. وتُغادر الحرارة الأرض مُنبعثة على شكل أطوال موجية غير مرئية، تحت حمراء من الطَّيف الكهرومغناطيسي. ولكي تستمر الحياة، تحتاج دائمًا إلى طاقة ضوئية جديدة.

يجب أن تكون تدفقات الطَّاقة المُنبعثة القادمة إلى الأرض والمُغادرة لها مُتوازنة لكي تبقى درجة حرارة الأرض ثابتة. أحد التَّحذيرات هو أنَّ أنشطة الإنسان تُغيِّر تركيب الغلاف الجوي بطرق تُعيق التَّدفق المُغادر، يُسمَّى هذا تأثير البيت الزُّجاجي *Greenhouse effect* المذكور في الفصل المقبل. قد تتراكم الحرارة على الأرض، مُسببة الارتفاع الحراري العالمي أو الدفيئة العالمية (انظر الفصل الـ 58).

تتدفق الطَّاقة خلال المُستويات الغذائية للأنظمة الْبيئيّة

في الفصل الـ 7، تعرَّفنا مفهومَ ذاتية التَّغذية وعضوية التَّغذية ("تتغذى على الآخرين"). تصنع **ذاتية التَّغذية Autotrophs** الْمركّبات الْعضويّة المُكوِّنة لأجسامها من أصول غير عضوية مثل ثاني أكسيد الكربون، والماء، و NO_3^- باستخدام طاقة من مصادر غير حيوية. تستعمل بعض ذاتية التَّغذية الضّوء مصدر طاقة لها. لهذا، فهي **ذاتية التَّغذية ضوئية Photoautotrophs**؛ إنَّها المخلوقات التي تقوم بالتَّمثيل الضّوئيّ، مثل: النباتات، والطَّحالب، والبكتيريا الخضراء المُزرقة. وتحصل ذاتية تغذية أخرى هي **ذاتية تغذية كيميائية Chemourutotrophs** على الطَّاقة عن طريق تفاعلات أكسدة غير عضوية، مثل: الميكروبات التي تستخدم كبريتيد الهيدروجين المُتوافر في المياه العميقة (انظر الفصل الـ 58). كلّ ذاتية التَّغذية الكيميائية هي بدائية النواة. ذاتية التَّغذية الضّوئيّة هي أكثر المخلوقات أهمية في مُعظم الأنظمة الْبيئيّة، سنركّز عليها فيما تبقى من هذا الفصل.

عضويةُ التَّغذيةِ Heterotrophs مخلوقاتٌ لا تستطيع صنع المواد الْعضويّة من خامات غير عضوية، ولكن بدلًا من ذلك تأخذ الْمركّبات الْعضويّة التي صنعتها مخلوقات أخرى. إنها تحصل على الطَّاقة التي تلزمها للحياة عن طريق تحطيم الْمركّبات الْعضويّة المُتوافرة لها، مُطلقةً بذلك طاقة الروابط الكيميائية لأغراض الأيض (انظر الفصل الـ 7). الحيواناتُ، والفطرياتُ، وكثير من الميكروبات مخلوقاتٌ عضويةُ التَّغذيةِ.

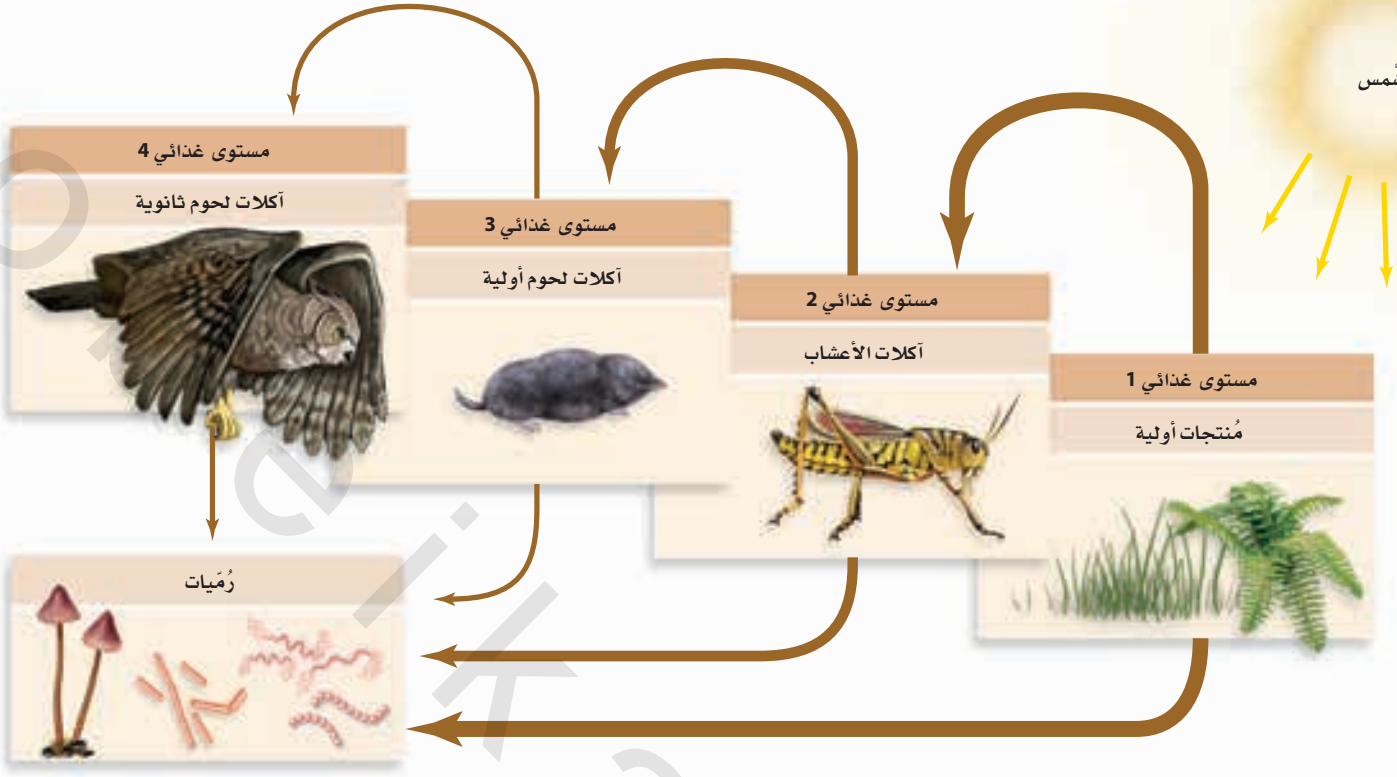
عندما تعيش الأنواع في بيئاتها الطَّبيعية، فإنَّها غالبًا ما تكون مُنظّمة على شكل سلاسل تأكل بعضها بعضًا بشكل تتابعي. فمثلًا، نوع من الحشرات يُمكن أن يأكل النبات، ثم بعد ذلك يأكل هذه الحشرةَ حيوانٌ آكل للحشرات مثل الزبَّابة، وقد يأكل الصقر هذه الزبَّابة. يمرُّ الغذاء هنا خلال أربعة أنواع بالتَّتابع الآتي: نبات ← حشرات ← الزبَّابة ← الصقر. ويُسمَّى تتابع الأنواع بهذا الشَّكل **سلسلة غذائية Food chain**.

في النِّظام البيئي ككل، تؤدي الكثير من الأنواع أدوارًا مُشابهة؛ لا يوجد نوع واحد في كلّ دور. فمثلًا، الحيوانات التي تأكل النباتات يُمكن أن تشمل ليس نوعًا واحدًا من الحشرات، وإنما 30 نوعًا منها تقريبًا، إضافة إلى عشرة أنواع من الثدييات التي تأكل النبات أيضًا. لتنظيم هذا التَّعقيد، ميَّز علماء البيئة عددًا محدودًا من مُستويات التَّغذية يدعى **المُستويات الغذائية Trophic levels** (الشكل 57-8).

تعريف المُستويات الغذائية

أول مُستوى غذائي في النِّظام البيئي، يدعى **المُنتجات الأولية Primary producers**، ويتكوَّن من المخلوقات ذاتية التَّغذية في النِّظام البيئي جميعها. المُستويات الغذائية الأخرى جميعها تتكوَّن من مخلوقات عضوية التَّغذية، هي **المُستهلكات Consumers**. وضعت المخلوقات عضوية التَّغذية التي تتغذَّى بشكل مُباشر على المُنتِجات الأولية جميعها في مُستوى غذائي سُمِّي آكلات **الأعشاب Herbivores**. من جهة أخرى، تُسمَّى المخلوقات عضوية التَّغذية التي تتغذى على آكلات الأعشاب (تأكلها أو تتطفَّل عليها) **آكلات اللُّحوم الأولية Primary carnivores**، أما التي تتغذَّى على آكلات اللُّحوم الأولية فتسمّى **أكلات اللُّحوم الثانوية Secondary carnivores**.

أخذت دراسات مُتقدمة للأنظمة الْبيئيّة في الحسبان أنَّ المخلوقات الحية لا تترتب بشكل خطي مُتتابع بالاعتماد على ما تأكل؛ فبعض الحيوانات، مثلًا، تأكل كلًّا من مُنتجات أولية وحيوانات أخرى. ومع هذا، فإنّ التَّسلسل الخطي للمُستويات الغذائية هو مبدأ تنظيمي لأسباب كثيرة.



الشكل 57-8

المُستويات الغذائية عبر النِّظام البيئي. تحصل المُنتجات الأولية مثل النباتات على طاقتها مُباشرة من الشَّمس، ما يضعها في المُستوى الغذائي 1. الحيوانات التي تأكل النباتات، مثل الحشرات آكلة النبات، هي آكلات الأعشاب، وتوجد في المُستوى الغذائي 2. أما الحيوانات التي تأكل آكلات الأعشاب، مثل حيوان الزبابة، فهي آكلات لحوم أولية، وهي في المُستوى الغذائي 3. في حين أن الحيوانات التي تأكل آكلات اللُّحوم الأولية، مثل البوم، هي آكلات لحوم ثانوية، وهي في المُستوى الغذائي 4. كلّ مُستوى غذائي، على الرَّغم من توضيحه بنوع مُعيَّن، فإنه يتكوَّن من الأنواع جميعها في النِّظام البيئي التي لها الوظيفة نفسها من حيث طريقة التَّغذية. تستهلك المخلوقات التي في المُستوى الغذائي الرُّمي المادة العُضويّة الميتة التي تحصل عليها من المُستويات الغذائية الأخرى جميعها.

أضيف مُستوى مُستهلكات إضافي هو **مُستوى الرُّميَّات (آكلة الحتات) Detritivore**. تختلف الرُّميَّات عن باقي المخلوقات في المُستويات الغذائية الأخرى في أنَّها تتغذَّى على بقايا مخلوقات ميتة؛ **الحُتات أو Detritus** هي مادة عضوية ميتة. مجموعة جزئية من الرُّميَّات هي **المُحلِّلات Decomposers**، التي هي في الأغلب ميكروبات ومخلوقات حية صغيرة تعيش على مواد عضوية ميتة تحطمها.

مفاهيم لوصف المُستويات الغذائية

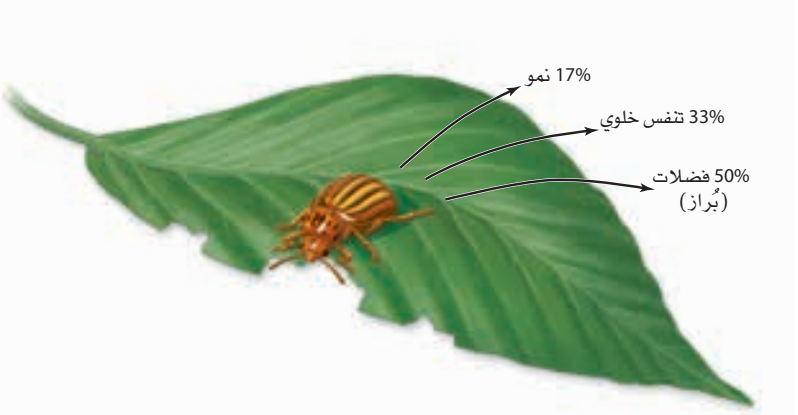
تتكوَّن المُستويات الغذائية من جماعات المخلوقات الحية جميعها. فمثلًا، مُستوى المُنتجات الأولية يتكوَّن من جماعات سكان الأنواع ذاتية التَّغذية في النِّظام البيئي جميعها. لقد وضع علماء البيئة مجموعة خاصة من المفاهيم للإشارة إلى خصائص الجماعات السكانية والمُستويات الغذائية.

إنتاجية Productivity المُستوى الغذائي هي المُعدَّل الذي تصنع به المخلوقات الحية معًا مواد عضوية جديدة (مادة نسيج جديدة). **الإنتاجية الأولية Primary productivity** هي إنتاجية المُنتجات الأولية. تعقيد مُهم في دراسة المُنتجات الأولية هو أنَّها لا تصنع المواد العُضويّة الجديدة بالبناء الضّوئيّ فقط، بل إنَّها تحطم بعض المواد العُضويّة لإنتاج الطَّاقة عن طريق التَّنفس الخلوي اللاهوائي (انظر الفصل الـ 8). **تنفُّس Respiration** المُنتجات الأولية، في هذا السِّياق، هو المُعدَّل الذي تحطّم به المُركّبات العُضويّة. **الإنتاجية الأولية الإجمالية Gross Primary Productivity** هي ببساطة المُعدَّل الخام الذي تصنع المُنتجات الأولية به المواد العُضويّة؛ **الإنتاجية الأولية الصَّافية Net Primary Productivity** هي الإنتاجية الأولية الإجمالية مطروحًا منها تنفس المُنتجات الأولية. تمثِّل الإنتاجية الأولية الصَّافية المواد العُضويّة المُتوافرة لآكلات الأعشاب لكي تستعملها غذاءً.

تُدعى إنتاجيةُ المُستوى الغذائي **لعضوية التَّغذية الإنتاجيةَ الثانويةَ Secondary productivity**. فمثلًا، المُعدَّلُ الذي تصنع فيه مواد عضوية بسبب نمو المخلوق وتكاثره في آكلات الأعشاب جميعها في نظام بيئي هو الإنتاجيةُ الثانوية للمُستوى الغذائي لآكلات الأعشاب. لكلّ مُستوى غذائي لعضوية التَّغذية إنتاجيته الثانوية الخاصة به.

وكلَّما تعلَّمت عن المبادئ البيئيّة، يجب أن يكون أحد أهدافك الأساسية التَّمييز بين الخصائص المُتحركة *Dynamic* والثابتة (الساكنة) *Static* للجماعات. الإنتاجيةُ خاصيةٌ مُتحركةٌ، ويُعبَّر عنها دائمًا بالمُعدَّل؛ لأنَّها تستمر وتستمر، ولا يكون لها معنى مُنفصل عن مرور الزَّمن.

الخاصية الرَّئيسة السَّاكنة للجماعة السكانية أو للمُستوى الغذائي هي كمية المادة العُضويّة الموجودة في وقت مُعيَّن، وهذا يُسمَّى **محصول الكتلة الحيوية القائم Standing crop biomass** للجماعة أو للمُستوى الغذائي، وببساطة المحصول القائم أو الكتلة الحيوية *Biomass*. تخيَّل أنَّك تلتقط صورة لمُستوى غذائي. المواد العُضويّة التي تظهر في الصورة ستكوِّن الكتلة الحيوية للمحاصيل القائمة في تلك اللَّحظة.



الشكل 57–9

مصير طاقة الروابط الكيميائية بعد تناولها: لماذا لا تكون الطَّاقة التي تُستهلك عن طريق عضوية التَّغذية جميعها مُتاحة للمُستوى الغذائي اللاحق. تمتص عضوية التَّغذية مثل هذه الحشرة آكلة الأعشاب جزءًا فقط من طاقة الروابط الكيميائية التي تأكلها. في هذا المثال، 50% منها لا تُمتصّ، ولكن تخرج على شكل بُراز؛ طاقة الرَّوابط الكيميائية هذه التي يتمُّ إخراجها لا يُمكن أن تستخدمها آكلات اللحوم الأولية. ثُلث (33%) الطَّاقة التي يتمُّ أكلها تُستخدم وقودًا للتَّنفس الخلوي، ومن ثمَّ تُحوَّل إلى حرارة، ولا يمكن أن تستخدمها آكلات اللحوم الأولية. يتحوَّل 17% فقط من الطَّاقة المُتناولة إلى الكتلة الحيوية للحشرة خلال النُّمو، ويُمكن أن تُستعمل غذاءً للمُستوى الغذائي الذي يليه، ولكن حتى هذه النِّسبة ليس مُؤكدًا استخدامها بتلك الطَّريقة؛ لأنَّ بعض الحشرات سوف تموت قبل أن تُؤكل.

كيف تُعالج المُستويات الغذائية الطَّاقة

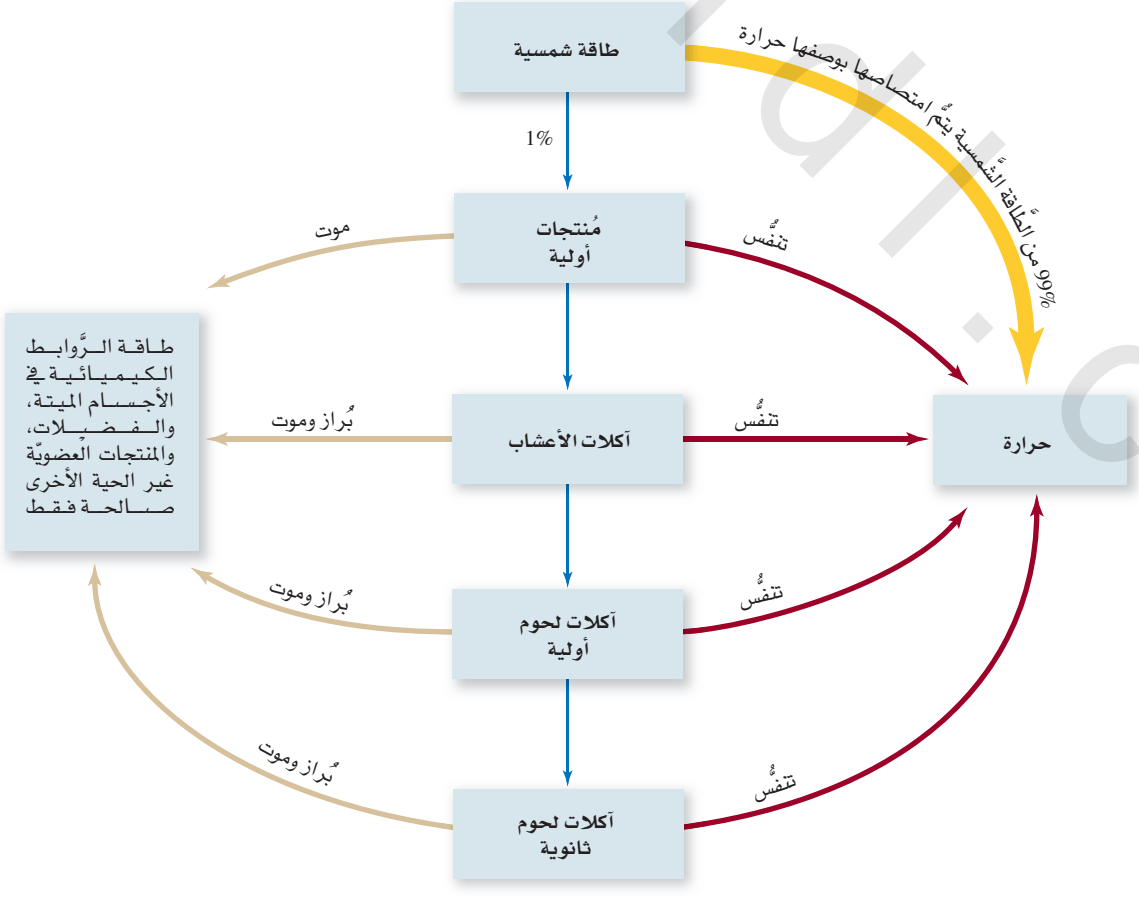
يتمُّ التقاط جزء صغير من الطَّاقة الشَّمسية عن طريق المُنتجات الأولية. على مدار العام، نحو 1% من الطَّاقة الشَّمسية التي تسقط على الغابات والمُحيطات يتمُّ التقاطها. لاحظ الباحثون مُستويات أقل من ذلك، ولكنهم لاحظوا نسبًا عالية مثل 5% في ظروف مُعينة. الطَّاقة الشَّمسية التي لا تُلتقط من خلال البناء الضّوئيّ تتحوَّل إلى حرارة.

كما لاحظنا سابقًا، تقوم المُنتجات الأولية بالتَّنفس، حيث تقوم بتحطيم بعض المُركّبات العضويّة في أجسامها لتُطلق الطَّاقة الموجودة بين الرَّوابط الكيميائية. تستخدم هذه المخلوقات جزءًا من الطَّاقة هذه لصناعة ATP، الذي تستخدمه بدورها لتشغيل العمليات التي في حاجة إلى طاقة. وفي النِّهاية، تتحوَّل طاقة الرّوابط الكيميائية التي يُطلقها المخلوق في أثناء التَّنفس إلى حرارة.

تذكَّر أنَّ المخلوقات لا تستطيع استخدام الحرارة لتبقى على قيد الحياة. لذلك، كلما غيَّرت الطَّاقة شكلها لتُصبح حرارة، فإنَّها تفقد الكثير، بل كلّ فائدتها للمخلوق بوصفها مصدرًا للطَّاقة. ما رأيناه حتى الآن أنَّ 99% تقريبًا من الطَّاقة الشَّمسية التي تصطدم بالنِّظام البيئي تتحوَّل إلى حرارة؛ لأنَّها تفشل في أن تُستعمل في التَّمثيل الضّوئيّ. وبعد ذلك يصبح بعضُ الطَّاقة التي استُعملت في التَّمثيل الضّوئيّ حرارةً أيضًا عن طريق التَّنفس الذي تقوم به المُنتجات الأولية. كلّ عضوية التَّغذية في النِّظام البيئي يجب أن تعيش على طاقة الرّوابط الكيميائية التي تبقَّت.

مثال على ضياع الطَّاقة بين المُستويات الغذائية

عندما تمر طاقة الرَّبط الكيميائية من مُستوى غذائي لعضوية تغذية إلى مُستوى آخر يليه، يضيع جزء كبير من الطَّاقة في أثناء ذلك. هذا المبدأ له نتائج مأساوية. وهذا يعني أنَّه، خلال أي فترة مُحدَّدة من الزَّمن، تكون كمية طاقة الرّوابط



الشكل 57–10

تدفُّق الطَّاقة في النِّظام البيئي. تُمثِّل الأسهم الزَّرقاء تدفُّق الطَّاقة التي تدخل النِّظام البيئي على شكل ضوء ثم تعبر من خلال طاقة الروابط الكيميائية إلى المُستويات الغذائية المُتعاقبة. عند كلّ خطوة تتوزع الطَّاقة، وهذا يعني أنَّ طاقة الروابط الكيميائية التي تكون مُتاحة لكلّ مُستوى غذائي أقل من تلك التي تكون مُتاحة للمُستوى الغذائي السَّابق. الأسهم الحمراء تُمثِّل تحويلات الطَّاقة إلى حرارة. الأسهم البرونزية تُمثِّل تحويلات الطَّاقة إلى فضلات ومواد عضوية صالحة للرُّميات فقط.

الكيميائية المُتوافرة لآكلات لحوم أولية أقل من كمية الطَّاقة المُتوافرة لآكلات الأعشاب، وأنَّ كمية الطَّاقة المُتوافرة لآكلات اللُّحوم الثانوية أقل من تلك المُتوافرة لآكلات اللُّحوم الأولية.

لماذا تقل كمية طاقة الروابط الكيميائية كلَّما عبرت الطَّاقة من مُستوى غذائي إلى آخر يليه؟ خذ مثلًا استخدام الطَّاقة في المُستوى الغذائي لآكلات الأعشاب (الشكل 57-9). بعد أن تبتلع آكلات الأعشاب مثل الحشرات آكلات الأوراق بعض الطعام، فإنَّها تتبرَّز. طاقة الروابط الكيميائية في المركّبات الموجودة في الفضلات لا تمرُّ إلى المُستوى الغذائي لآكلات اللُّحوم الأولية. جزء من الطَّاقة المُمتصة من قِبَل آكلات الأعشاب تُطلق عن طريق التَّنفس الخلوي لتُستخدم في إصلاح الأنسجة، وحركات الجسم، ووظائف أخرى مُشابهة. الطَّاقة التي تُستخدم في هذه الطُّرق، تتحوَّل إلى حرارة، ولا تمرُّ إلى المُستوى الغذائي لآكلات اللُّحوم. تبقى بعض طاقة الروابط الكيميائية في أنسجة آكلات الأعشاب، ويُمكنها أن تعمل بوصفها غذاءً لآكلات اللُّحوم. من ناحية أخرى، تموت بعض أفراد العاشبات بسبب المرض والحوادث بدلًا من أكلها عن طريق المُفترسات.

في النِّهاية، طبعًا، تتجمَّع بعض طاقة الروابط الابتدائية المُكتسبة من الورقة في أنسجة آكلات الأعشاب التي تُؤكل عن طريق آكلات اللُّحوم الأولية. مُعظم طاقة من ناحية أخرى، الروابط الكيميائية الابتدائية تتحوَّل إلى حرارة، وبُراز، وإلى أجسام أفراد آكلات الأعشاب التي لا تستطيع آكلات اللُّحوم أكلها. يتكرَّر الحدث نفسه في كلّ خطوة في سلسلة المُستويات الغذائية (الشكل 57-10).

وبمنزلج القاعدة، استنتج علماء البيئة أنَّ كمية طاقة الروابط الكيميائية المُتاحة للمُستوى الغذائي خلال فترة من الزَّمن هي 10% تقريبًا من تلك المُتاحة للمُستوى الغذائي السَّابق خلال الفترة الزَّمنية نفسها. وفي بعض الحالات تكون النِّسبة أعلى من ذلك، فقد تصل إلى 30%.

الحرارة بوصفها منتجًا نهائيًّا للطَّاقة

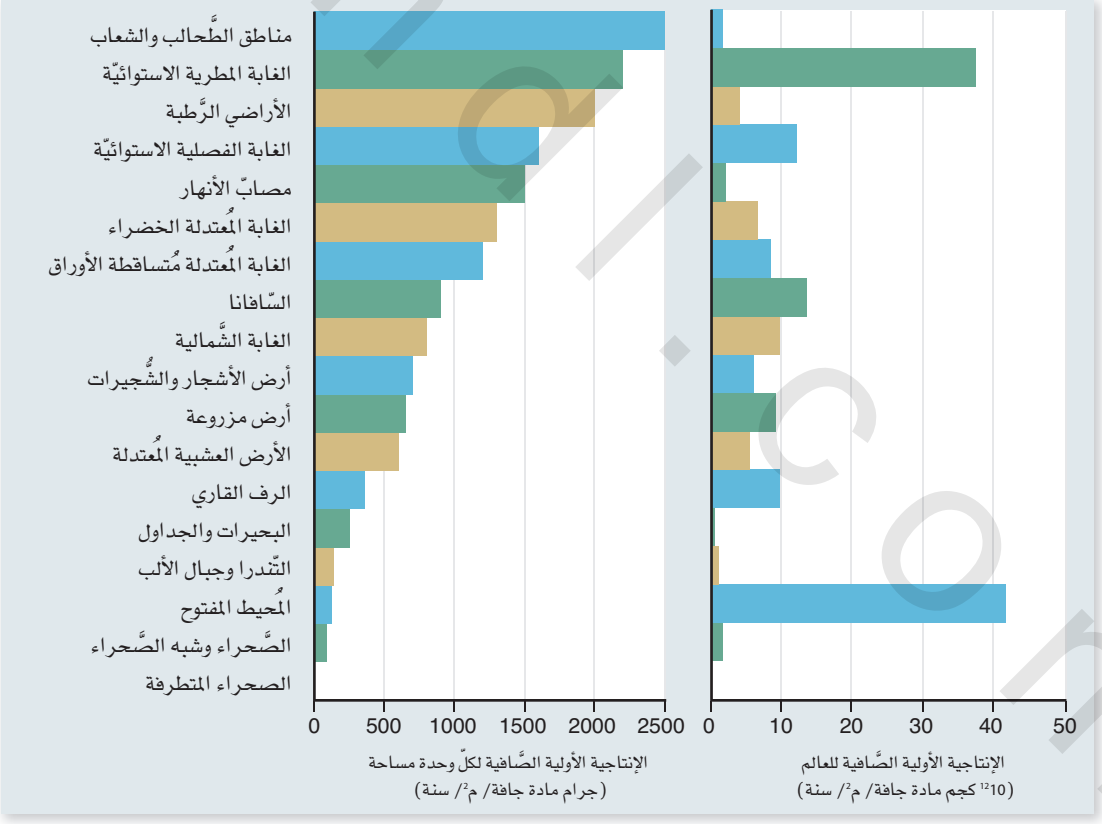
بشكل أساسي، تصبح طاقة الروابط الكيميائية جميعها التي تُلتقط عن طريق البناء الضّوئيّ في النِّظام البيئي حرارة في النِّهاية، وذلك عندما تُستخدم طاقة الروابط الكيميائية من قِبَل المُستويات الغذائية المُختلفة. حتى نرى أهمية هذه النُّقطة، يجب أن نعرف أنَّ الرُّميات عندما تُحلِّل الأجسام الميتة كلَّها في النِّظام البيئي، وكذلك البُراز، ومواد أخرى مُتوافرة لها، فإنَّها تُنتج حرارة تمامًا مثل المُستويات الغذائية الأخرى.

الأنظمة الْبيئيّة المُنتجة

تختلف الأنظمة الْبيئيّة بشكل كبير في الإنتاجية الأولية الصَّافية (NPP). الأراضي المُبتلة والغابات الاستوائيّة المطرية مثالان مُحدّدان على الأنظمة الْبيئيّة المُنتجة (الشكل 57-11)؛ تُقاس الإنتاجية الأولية الصَّافية فيهما، بالوزن الجاف للمادة الْعضويّة الجديدة المُنتجة، وهي غالبًا 2000 جم / م^2/ سنة تقريبًا. في المقابل، فإنّ الأرقام المُوازية لأنواع أخرى من الأنظمة الْبيئيّة هي: 1200-1300 في الغابات المُعتدلة، 900 في السّافانا، 90 في الصحارى. (هذه الأنواع العامة من الأنظمة الْبيئيّة تُسمَّى المناطق الحيوية، وقد وُصفت في الفصل المقبل)

عدد المُستويات الغذائية يحدده توافر الطَّاقة

يتناقص المُعدَّل الذي تكون عنده طاقة الروابط الكيميائية مُتوافرة للمخلوقات في المُستويات الغذائية المُختلفة بشكل أُسي عندما يشق طريقه من المُنتجات الأولية إلى آكلات الأعشاب، ثُمَّ إلى المُستويات المُختلفة لآكلات اللُّحوم. لكي نتصور هذه النُّقطة، افترض لغايات التَّبسيط أنَّ مُنتِجات أولية في نظام بيئي تكسب 1000 وحدة من طاقة الروابط الكيميائية خلال فترة زمنية. إذا كانت الطَّاقة المُدخلة



الشكل 57-11

إنتاجية النِّظام البيئي السَّنوية. يُظهر العمود الأول من البيانات مُعدَّل الإنتاجية الأولية الصَّافي لكلّ متر مُربع لكلّ سنة. يُظهر العمود الثاني حاصل ضرب البيانات في المساحة التي يُغطيها نوع النِّظام البيئي؛ ويُساوي الإنتاجية لكلّ متر مُربع لكلّ سنة مضروبًا في عدد الأمتار المُربعة التي يحتلها النِّظام البيئي على مُستوى العالم. لاحظ أنَّ نوع النِّظام البيئي عالي الإنتاجية على أساس المتر المُربع قد لا يُسهم في الإنتاجية الإجمالية إذا كان من النَّوع غير الشائع، مثل الأراضي الرَّطبة. على الطَّرف الآخر، يكون نوع النِّظام البيئي الأكثر شيوعًا، مثل المُحيط المفتوح، أكثر انتاجية على مُستوى العالم على الرغم من أنَّ إنتاجيته لكلّ متر مُربع قليلة جدًا.

المصدر: البيانات في: بيجون؛ هاربر؛ وتاونسيند، البيئة، الطبعة الثالثة، بلاكويل للعلوم، 1996، صفحة 715.
المصدر الأصلي: ويتكر، ر. هـ. المجتمعات والنِّظام البيئي، الطبعة الثانية، ماكميلن، لندن، 1975.

لكلّ مُستوى غذائي 10% من مقدار الطَّاقة المُدخلة للمُستوى السَّابق له، فسيكون مقدار طاقة الروابط الكيميائية المُدخلة للمُستوى الغذائي لآكلات الأعشاب 100 وحدة، وللمُستوى الغذائي الأولي لآكلات اللحوم 10 وحدات، وللمُستوى الغذائي الثانوي لآكلات اللحوم وحدة واحدة خلال الفترة الزَّمنية نفسها.

مُحدِّدات على آكلات اللُّحوم العُليا

يُحدِّدُ التَّناقصُ الأُسيُّ لطاقة الروابط الكيميائي في كلّ سلسلة غذائية أطوالَ السَّلاسل الغذائية، وأعدادَ آكلات اللُّحوم العُليا التي يُمكن للنِّظام البيئي أن يدعمها. بالنِّسبة إلى حسابات نموذجية، إذا كان نظام بيئي يشمل آكلات لحوم ثانوية، نحو واحد بالألف فقط من الطَّاقة المُلتقطة بالتَّمثيل الضّوئيّ تمّر قدمًا عبر سلسلة من المُستويات الغذائية لتصل إلى هذه الحيوانات على شكل طاقة روابط كيميائية قابلة للاستعمال. آكلات اللُّحوم الثالثة يُمكن أن تستقبل 1 من 10 آلاف فقط. هذا يُفسِّر لماذا لا تُوجد مُفترسات تعيش على الأسود أو النُّسور.

يُساعد التَّناقص في طاقة الروابط الكيميائية المُتاحة على توضيح لماذا تميل أعداد الأفراد في المُستوى الأعلى لآكلات اللُّحوم في النِّظام البيئي لأن تكون قليلة. كامل المُستوى الغذائي لآكلات اللُّحوم العُليا تستقبل طاقة قليلة نسبيًّا. ومع ذلك مثل هذه الحيوانات تميل إلى أن تكون كبيرة في الحجم: فلها أحجام جسم كبيرة نسبيًّا، ويحتاج أفرادها إلى طاقة عالية. وبسبب هذين العاملين، تميل أعداد جماعات المُفترسات العُليا إلى أن تكون صغيرة.

ربما توجد أطول السَّلاسل الغذائية في المُحيطات. بعض أسماك التُّونا ومُفترسات المُحيط الأعلى مُستوى ربما تعمل بوصفها مُفترسات من المستويين الثالث والرَّابع. هناك تحدٍّ واضح أمام تفسير مثل هذه السَّلاسل الغذائية الطَّويلة، ولكن الإجابات ليست مفهومة بشكل جيد في الوقت الحالي.

الإنسان مستهلكًا؛ دراسة حالة

ساعد تدفُّق الطَّاقة في بحيرة كايوغا Cayuga في الجزء الشَّمالي من ولاية نيويورك (الشكل 57-12) على توضيح كيف أنَّ تحرُّك الطَّاقة في المُستويات الغذائية يُمكن له أن يُؤثِّر في مصادر غذاء الإنسان. من الخصائص الحقيقية لهذا النِّظام البيئي، وجد الباحثون أنَّ 150 إلى 1000 سعر من طاقة الروابط الكيميائية التي تلتقطها المُنتجات الأولية في البُحيرة انتقلت إلى أجسام آكلات الأعشاب. 30 سعرًا تقريبًا من هذه السُّعرات انتقلت إلى أسماك الهف، وهي أسماك صغيرة من آكلات اللُّحوم الأولية الأساسية في النِّظام.

إذا أكل الإنسان من أسماك الهف، فإنَّه يحصل على نحو ستة سعرات من ألف سعر دخلت في بداية النِّظام. وإذا أكلتْ أسماكُ السَّلمون أسماكَ الهف، ثُمَّ أكل الإنسانُ أسماكَ السَّلمون، فإنّ الإنسان يكسب 1.2 سعر. عمومًا، تتوافر للجماعات البشرية طاقة إذا أكل الإنسانُ النباتاتِ أو المُنتجاتِ الأخرى أكثر من أكله الحيوانات، في حين تتوافر طاقة أكثر إذا أكل آكلاتِ أعشابٍ أكثر من أكله آكلات لحوم.

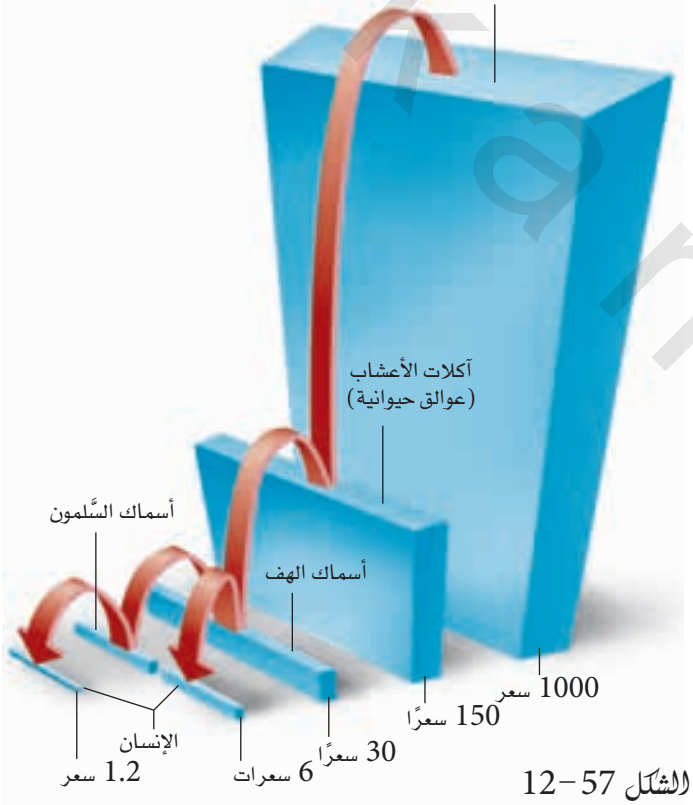
تُوضِّح الأهرام البيئيّة علاقة المُستويات الغذائية

تخيَّل أنَّ المُستويات الغذائية في النِّظام البيئي مُثِّلت بوصفها صناديق وُضعت فوق بعضها. تخيَّل أيضًا أنَّ عرض كلّ صندوق يتناسب مع إنتاجية المُستوى الغذائي الذي يُمثِّله. ستكون الصناديق الموضوعة فوق بعضها على شكل هرم؛ كلّ صندوق أَضيق من الصندوق الذي تحته بسبب قوانين تدفُّق الطَّاقة التي لا يُمكن انتهاكها. مثل هذا الشَّكل الذي رسمناه يُدعى **هرم تدفُّق الطَّاقة Pyramid of energy flow** أو **هرم الإنتاجية Pyramid of productivity** (الشكل 57-13 أ). هذا الهرمُ مثالٌ على **الهرم البيئي Ecology pyramid**.

هناك أنواع كثيرة من الأهرام الْبيئيّة. يُمكن استخدام أشكال توضيحية للهرم لتمثيل محصول الكتلة الحيوية القائم، أو عدد الأفراد، وكذلك الإنتاجية.

في **هرم الكتلة الحيوية Pyramid of biomass**، يُرسم عَرضُ هذه الصناديق، بحيث يتناسب مع محصول الكتلة الحيوية القائم. المُستويات الغذائية التي تمتلك إنتاجية قليلة نسبيًّا عادةً، تمتلك أيضًا كتلة حيوية قليلة نسبيًّا موجودة عند وقت مُعيَّن. لهذا، تكون أهرام الكتلة الحيوية عادة مُعتدلة عمودية، وهذا يعني، أنَّ كلّ صندوق أضيق من الصندوق الذي تحته (الشكل 57-13 ب). لا تكون الأهرام العمودية القائمة للكتلة الحيوية محكومة بالقوانين الأساسية التي لا يُمكن انتهاكها كما الأهرام العمودية للإنتاجية. في بعض الأنظمة الْبيئيّة، تكون أهرام **الكتلة الحيوية مقلوبة Inverted**، ما يشير إلى، أنَّ مُستوى غذائيًّا واحدًا على الأقل يمتلك كتلة حيوية أكبر من المستوى الغذائي الذي تحته (الشكل 57-13 جـ).

كيف يُمكن أن يكون هرم الكتلة الحيوية مقلوبًا؟ خذ في الحسبان النَّوع الشَّائع للنِّظام المائي الذي تكون فيه المُنتجاتُ الأولية طحالبَ وحيدة الخلية (عوالق نباتية)، وآكلات الأعشاب بحجم حبة رز (مثل مجذافي الأرجل) وتتغذَّى على المُنتجات الأولية (الطَّحالب، والبكتريا الخضراء المُزرقة).

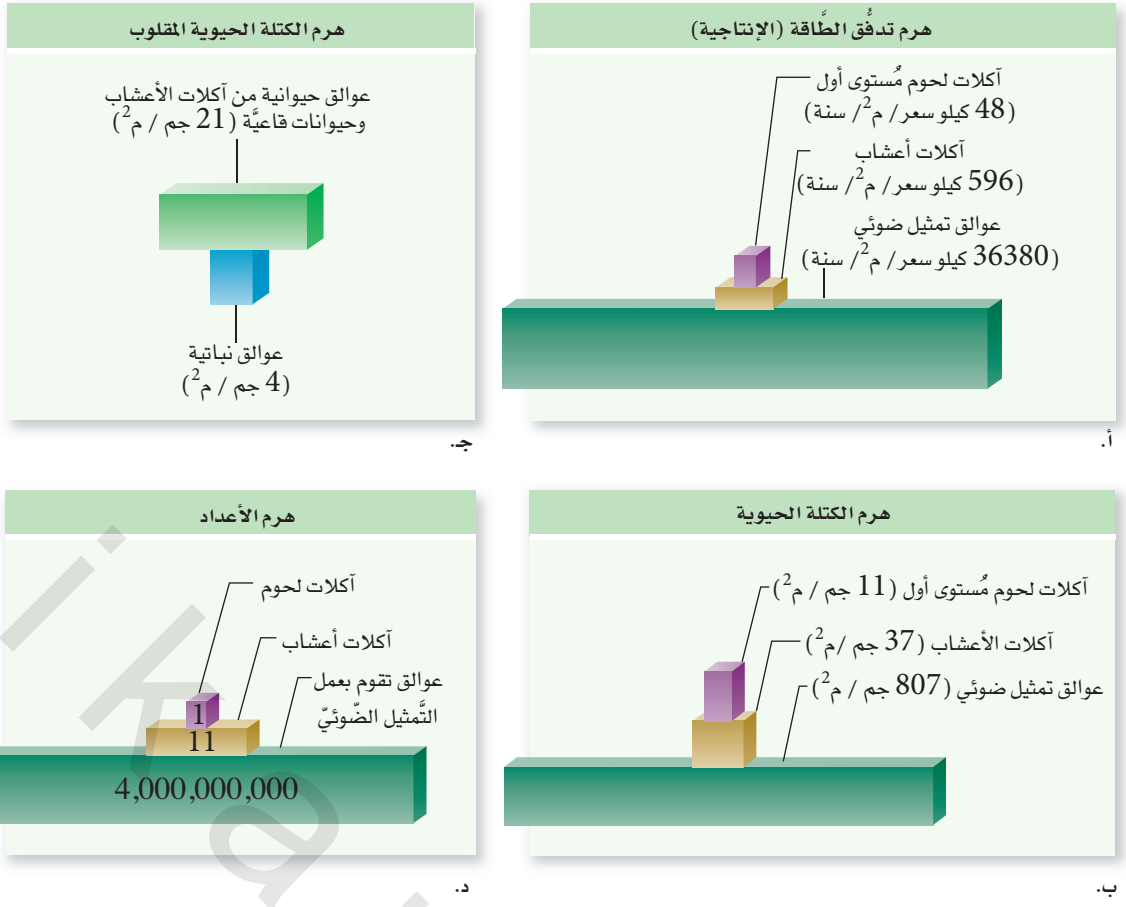


الشكل 57-12

تدفُّق الطَّاقة خلال المُستويات الغذائية لبحيرة كايوجا. العوالق ذاتية التَّغذية (الطَّحالب والبكتريا الخضراء المُزرقة) تُثبِّت الطَّاقة الشَّمسية، في حين تتغذى آكلات الأعشاب (عوالق حيوانية) على هذه العوالق، في حين تتغذى كلاهما يأكله سمك الهف. يأكل سمكُ السَّلمون سمكَ الهف. كمية لحم السَّمك المُنتج للاستهلاك البشري أكبر بِـ 5 مرات إذا أكل الإنسان الهف، ولكن الناس يفضلون أكل السَّلمون.

استقصاء

لماذا تحتاج كمية كبيرة من السُّعرات الحرارية من الطَّحالب إلى دعم كمية قليلة جدًا من سعرات الإنسان؟



الشكل 57-13

الأهرام البيئيّة. في الهرم البيئي، تُمثَّل المُستويات الغذائية المُتتابعة بصناديق مصطفة ومُتلاصقة، ويُمثِّل عرض الصناديق حجم خاصية بيئية في المُستويات الغذائية المُختلفة. يُمكن أن تُمثِّل الأهرام البيئيّة خصائص عدَّة مُختلفة. أ. هرم تدفُّق الطَّاقة (الإنتاجية). ب. هرم الكتلة الحيوية من النَّوع العادي. جـ. هرم الكتلة الحيوية المقلوب. د. هرم الأعداد.

استقصاء

كيف يُمكن تفسير وجود أهرام كتلة حيوية مقلوبة؟

خلايا الطَّحالب مُباشرة. في هذا النِّظام، يكون إنتاج الخلايا الطُّحلبية سريعًا جدًا: تتكاثر الخلايا بشكل سريع، ولكن الحيوانات تستهلكها بالسرعة نفسها. في هذه الظُّروف، لا تصل الخلايا الطُّحلبية أبدًا لأن تكون جماعة كبيرة، أو أن تكون ذات كتلة حيوية كبيرة. مع ذلك، وبسبب الإنتاجية العالية للخلايا الطُّحلبية، فإنّ النِّظام البيئي يُمكن أن يدعم كتلة حيوية كبيرة من الحيوانات، أي كتلة حيوية أكبر مما يُمكن مُشاهدته في جماعة الطَّحالب على الإطلاق.

في **هرم الأعداد Pyramid of numbers**، يتناسب عرض الصناديق مع عدد الأفراد الموجودين في المُستويات الغذائية المُختلفة (الشكل 57-13 د). مثل هذه الأهرام تكون عمودية عادةً، ولكن ليس دائمًا.

تلتقط مخلوقات البناء الضّوئيّ- المُنتجات الأولية- 1% تقريبًا من الطَّاقة الشَّمسية، وتُحوِّلها إلى طاقة روابط كيميائية. عندما تمرُّ هذه الطَّاقة خلال المُستويات الغذائية الأخرى، يتحوَّل بعض الطَّاقة في كلّ خطوة إلى: حرارة، وبُراز، ومادة ميتة. وفقًا لذلك، فإنّ كمية الطَّاقة الكيميائية التي تُصبح متاحةً لكلّ مُستوى غذائي في وحدة زمنية مُعيَّنة نحو 10% فقط من الكمية المُتاحة للمُستوى الغذائي السَّابق. يُحدِّد هذا الفقدان في طاقة الروابط الكيميائية عدد المُستويات الغذائية في النِّظام البيئي، ويُجبر أهرامات الطَّاقة لهذه الأنظمة البيئيّة أن تكون عمودية. ويعني هذا الفقدان أيضًا أنَّ المُستهلكات يُمكنها الحصول على طاقة إن عملت بوصفها آكلات أعشاب أفضل من عملها بصفتها آكلات لحوم.

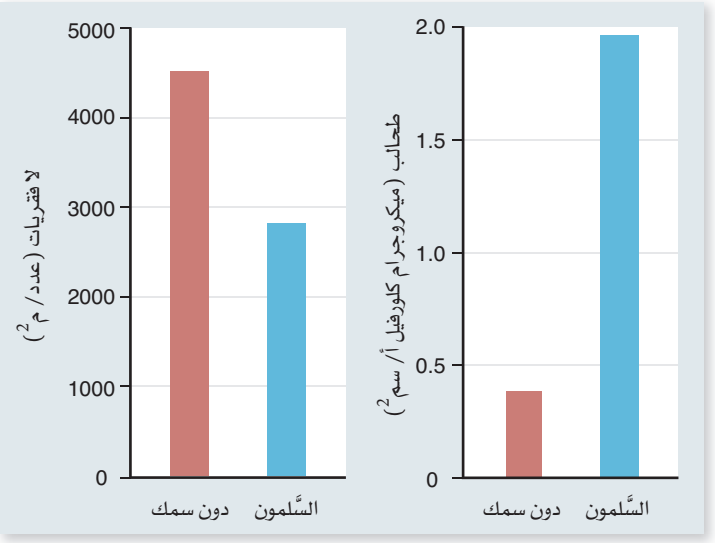
3-57 تفاعلات المُستويات الغذائية

يهيىء وجود سلاسل غذائية احتمال أن يكون لنوع ما في أي مُستوى غذائي تأثيرات في أكثر من مُستوى غذائي. قد تُؤثر آكلات اللُّحوم الأولية، مثلًا، ليس فقط في الحيوانات التي تأكلها بل، وبشكل غير مُباشر، في النباتات أو الطَّحالب التي تأكلها فريستها. وبالاتجاه المعاكس، يُمكن أن يُوفر ازدياد الإنتاجية الأولية المزيد من الطَّعام ليس للعاشبات بل لآكلات اللُّحوم بشكل غير مُباشر كذلك.

تُسمَّى التَّأثيراتُ التي يسلطها مُستوى غذائي أعلى نحو الأسفل لتُؤثر في اثنين أو أكثر من المُستويات الغذائية الأدنى **الشَّلالَ الغذائيَ Trophic cascade**. كما تُسمَّى هذه التَّأثيرات **التأثيرات أعلى-أدنى Top- down effects**. وعندما يجري التَّأثير نحو الأعلى خلال سلسلة غذائية مثل جريانه من المُنتجات الأولية إلى مُستويات غذائية أعلى، فإنَّه يُسمَّى **تأثير أدنى- أعلى Bottom-up effect**.

تحدث التَّأثيرات أعلى- أدنى عندما تُؤثِّر تغيُّرات في أعلى مُستوى غذائي في المُنتجات الأولية

أثبت وجود التَّأثيرات أعلى-أدنى من خلال تجارب مُحكمة في بعض أنواع الأنظمة البيئيّة، وبالتَّحديد أنظمة المياه العذبة. فمثلًا، في إحدى الدِّراسات، أُحيطت مقاطع من جدول بشبكة منعت الأسماك من الدُّخول. أُضيف السَّلمون البني – مُفترس اللافقريات – إلى بعض المحميات دون أخرى. بعد عشرة أيام، كان عدد



الشكل 57-14

تأثيرات أعلى-أسفل مُوضَّحة بشلال غذائي بسيط. في جدول مائي في نيوزيلندة، احتوت المحميات بوجود أسماك السَّلمون على آكلات أعشاب لافقرية أقل (لاحظ اللَّوحة على اليسار) وكمية أكبر من الطحالب (لاحظ اللَّوحة على اليمين) من تلك التي لا تحتوي على سمك السَّلمون.

استقصاء

لماذا تحتوي جداول الماء المُحتوية على أسماك السَّلمون طحالب أكثر؟

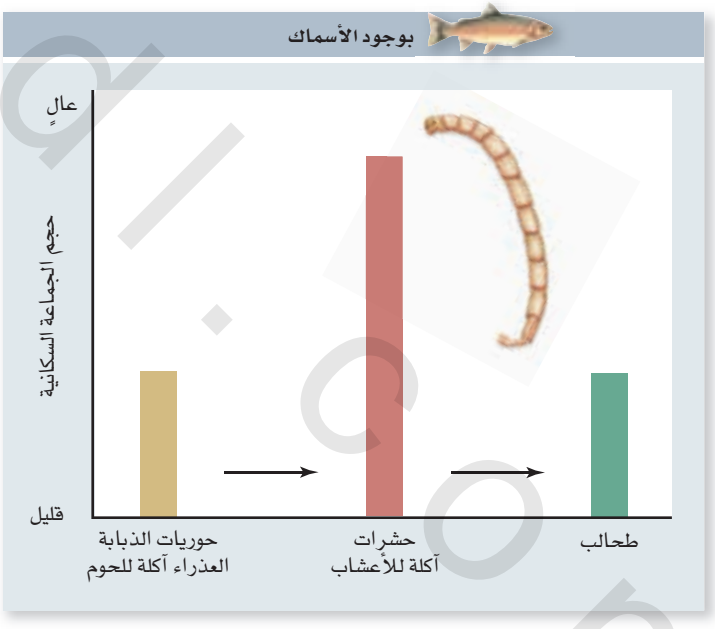
اللافقريات في المحمية التي بها السلمون ثُلثي عددها في المناطق الخالية من الأسماك (الشكل 57-14). من ناحية أخرى، كانت الكتلة الحيوية للطَّحالب التي تتغذَّى عليها اللافقريات أكثر بخمسة أضعاف في المحميات التي فيها سمك السَّلمون عن تلك التي لا يوجد فيها سمك السَّلمون.

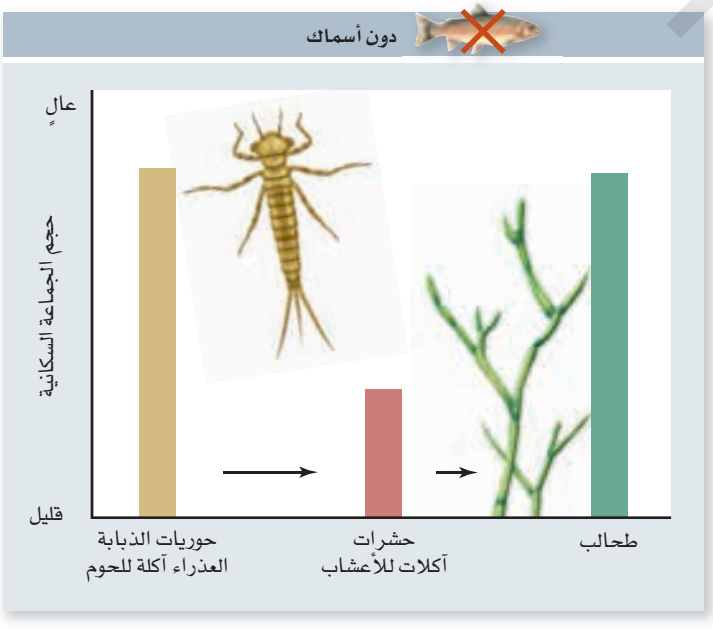
منطق الشَّلال الغذائي الذي ذُكر سابقًا يقود إلى التَّوقع أنَّه إذا أُضيفت آكلات لحوم ثانوية إلى المحمية، فإنَّها سوف تُؤدي إلى إحداث آثار شلال. من المُتوقع أنَّ آكلات اللُّحوم الثانوية ستُبقي جماعات آكلات اللُّحوم الأولية تحت السَّيطرة، ما سيؤدي إلى وفرة في آكلات العُشب، وندرة في المُنتجات الأولية.

في تجربة شبيهة للتجربة التي ذُكرت توًّا، أُقيمت محميات في جداول حُرَّة الجريان في شمال كاليفورنيا. كانت آكلة اللُّحوم الرّئيسة في هذه الجداول، يرقات الذبابة العذراء (تُدعى حوريات). الأسماك التي تفترس هذه الحوريات وآكلات اللُّحوم الأولية كانت قد أُضيفت إلى بعض المحميات دون أخرى. في المحميات التي تحتوي على أسماك، كان عدد الحوريات قليلًا جدًا، ما أدَّى إلى ارتفاع في أعداد فرائسها، ومن ضمنها آكلات الأعشاب من الحشرات التي أدَّت إلى تناقُص الكتلة الحيوية للطَّحالب (الشكل 57-15).

ليس من السَّهل التحقق من صحة الشَّلالات الغذائية في الأنظمة الحيوية الكبيرة بتجارب شبيهة بتجارب محميات الجداول، وعمل مثل هذه الشَّلالات ليس معروفًا بشكل كافٍ . وعلى الرَّغم من ذلك، تمَّ التّعرّف إلى بعض الشَّلالات في الأنظمة البيئيّة الكبيرة من قِبَل مُعظم علماء البيئة. واحد من أكثرها دراماتيكية يشترك فيه ثعلب البحر، وقنفذ البحر، وغابات أعشاب البحر الصغيرة على طول السَّاحل الغربي لأمريكا الشمالية (الشكل 57-16).

تأكل ثعالبُ البحر قنافذَ البحر، وتأكل القنافذُ الأعشابَ البحرية الصغيرة، مانعةً تكوين غابات أعشاب البحر. عندما تتوافر ثعالب البحر، تنمو غابات أعشاب البحر جيدًا بسبب وجود عدد قليل نسبيًّا من قنافذ البحر في النِّظام. ولكن عندما تكون



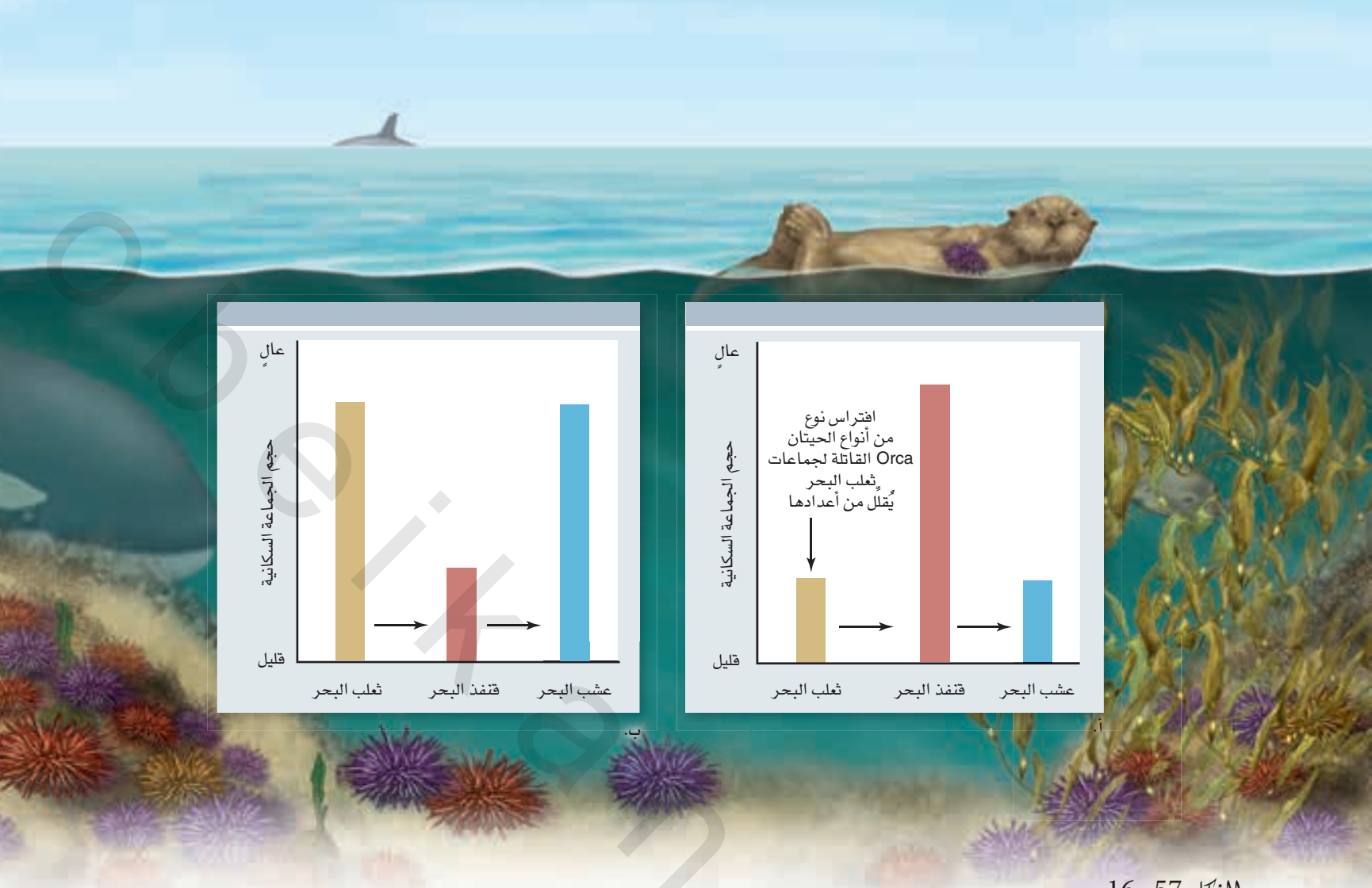


الشكل 57-15

تأثيرات أعلى-أسفل مُوضَّحة بتجربة في شلال غذائي ذي أربعة مُستويات غذائية. تمتلك المحميات جدول ماء فيه أسماك كبيرة آكلة لحوم (على اليمين) القليل من آكلات لحوم أولية، مثل حوريات الذبابة العذراء، والقليل من الحشرات آكلة الأعشاب (مثلت هنا بعدد نوع من أنواع الحشرات النباتية)، ومستوى منخفض من الطَّحالب.

استقصاء

ما التَّأثير المُحتمل للأفاعي التي تأكل الأسماك إذا أُضيفت إلى المحميات؟



الشكل 57-16

شلال غذائي في نظام بيئي واسع. على طول السَّاحل الغربي لأمريكا الشَّمالية، يوجد نظام ثعلب البحر / قنفذ البحر / أعشاب البحر على حالتين: في الحالة المُوضَّحة على اللَّوحة أ، يسمح العدد القليل لجماعات ثعلب البحر لأعداد كبيرة من جماعات قنفذ البحر، الذي يكبح أعداد عشب البحر؛ في الحالة المُوضَّحة في اللَّوحة ب، أعداد كبيرة من ثعلب البحر تبقي القنافذ تحت السيطرة، ما يسمح لنمو غزير لأعشاب البحر. تبعًا لفرضية حديثة، أدَّى تحوُّل الحوت القاتل Orca إلى افتراس الثعالب دون الثدييات الأخرى إلى أن يكون النِّظام البيئي اليوم غالبًا في الحالة المُمثَّلة على اليسار.

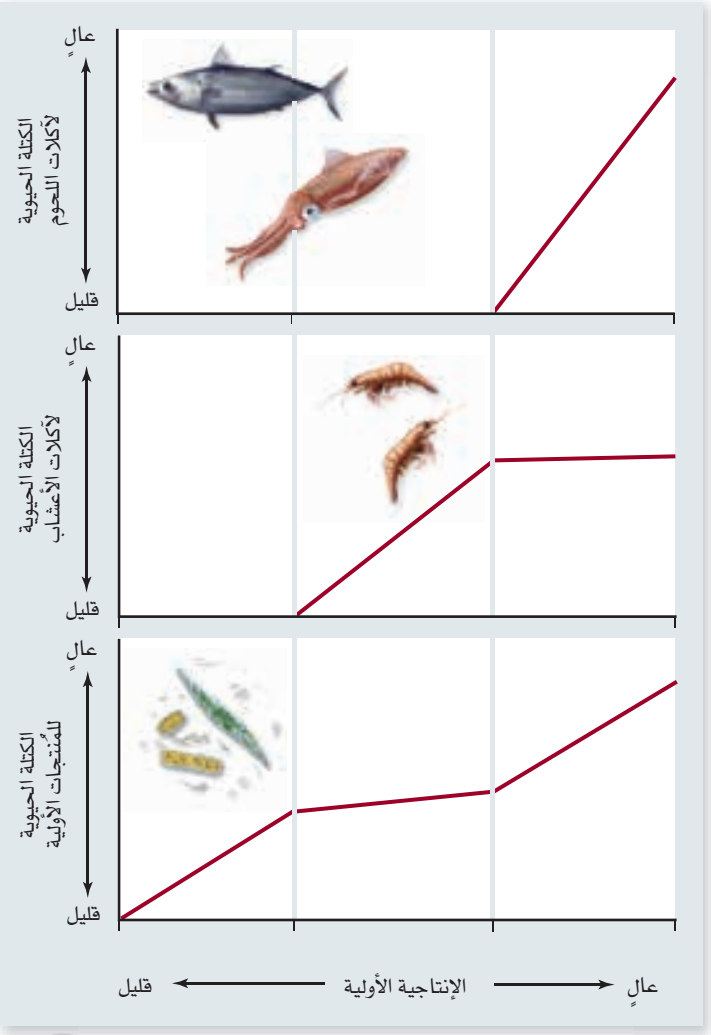
هذه الثعالب قليلة، فإنّ القنافذ تكون كثيرة العدد مما يُسبِّب خللًا في تطور غابات أعشاب البحر. وتدخل في هذه الصورة الحيتان القاتلة Orcas لأنَّها بدأت في السَّنوات الأخيرة تفترس بشكل مُكثَّف ثعالب البحر، ما أدَّى إلى انخفاض أعداد جماعات ثعالب البحر.

أدَّى إزالة الإنسان لآكلات اللُّحوم إلى تأثيرات أعلى- أدنى

يُعتقد أنَّ أنشطة الإنسان لها تأثيرات أعلى-أسفل في عدد من الأنظمة البيئيّة، بإزالة آكلات اللُّحوم بالمُستوى الأعلى عادة. عالم الطَّبيعة الكبير ليوبولد Aldo Leopold وضع مثل هذه التَّأثيرات قبل فترة طويلة من وضع فرضية الشَّلالات الغذائية، عندما كتب في مقاطعة ألمانك الرملية *Sand County Almanc*: "عشت لأرى ولاية بعد ولاية تُزيل ذئابها. شاهدت وجه الكثير من الجبال الجديدة الخالية من الذِّئاب، ورأيت المُنحدرات التي تُواجه الجنوب تمتلئ بعدد مُذهل من الغزلان الجديدة. لقد رأيت الشُّجيرات الصالحة للأكل، والأشجار حديثة النُّمو ترعى فيها الماشية، بدايةً فَقَدَتِ المنحدراتُ حيوتَها، وأصبحت مهجورة، ثُمَّ انتهى بها الأمر إلى الموت. رأيت كلّ شجرة صالحة للأكل عارية الأوراق إلى ارتفاع يصل لارتفاع السّرج".

الكثير من الأمثلة المُشابهة موجودة، التي تؤدي فيها إزالة المُفترسات في تأثير الشَّلال في المُستويات الغذائية السُّفلى. كانت المُفترسات الكبيرة كالأسود والنُّمور الجبلية غائبة عن جزيرة Barro Colorado، وهي قمة تلة تحوَّلت إلى جزيرة عند بناء قناة بنما في بداية القرن الماضي. نتيجةً لهذا، فإنّ المُفترسات الصغيرة، التي كانت جماعاتها تحت السَّيطرة عادة - مثل القرود، والقوطي والخنزير البقري ذي الطوق، والحيوان المُدرع - أصبحت موجودة بشكل غير عادي، وتأكل هذه الحيوانات تقريبًا أي شيء تجده. الطُّيور التي تُعشش على الأرض كانت غير آمنة، والكثير من أنواعها تناقص؛ اختفى 15 نوعًا من الطيور من هذه الجزيرة بشكل كامل.

وبشكل مُشابه، في مُحيطات العالم، تناقصت أعداد الأسماك المُفترسة الكبيرة، مثل سمك الخَرمان والقُد إلى 10% مقارنة مع أعدادها الأصلية بسبب الصَّيد الجائر في مُحيطات العالم جميعها. في بعض المناطق، تزايدت فرائس سمك القُد، مثل الرِّبيان والسَّلطعونات بشكل كبير عما كانت عليه من قبل، وهناك أدلة على تأثير شلالي في مُستويات غذائية أدنى من ذلك.



الشكل 57-17

نموذج للتأثيرات أسفل- أعلى. عند مُستويات دنيا من الإنتاجية الأولية، لا تتمكَّن جماعات آكلات الأعشاب من الحصول على طعام كافٍ لكي تبقى حية؛ دون آكلات الأعشاب، يزداد محصول الكتلة الحيوية القائم للمُنتجات الأولية مثل هذه الدَّياتومات، كلما ازدادت إنتاجيتها. فوق عتبة مُعينة، تُؤدي الزيادة في الإنتاجية الأولية إلى زيادة في جماعات آكلات العُشب، وفي الكتلة الحيوية لآكلات الأعشاب؛ بعد ذلك لا تزيد الكتلة الحيوية للمُنتجات الأولية كلما زادت الإنتاجية الأولية؛ لأنَّ الإنتاجية المُتزايدة تحصدها آكلات العُشب. فوق عتبة أخرى، يُمكن لجماعات آكلات اللُّحوم الأولية أن تثبت. كلما ازدادت الإنتاجية الأولية فوق هذه العتبة، استهلكت آكلات اللُّحوم الإنتاجية المُتزايدة لآكلات الأعشاب، لذلك تبقى جماعات آكلات اللُّحوم في ازدياد. لا تعود الكتلة الحيوية للمُنتجات الأولية تحت تأثير زيادات في جماعات آكلات الأعشاب، ولذلك تزداد بزيادة المُنتجات الأولية. المفتاح لفهم هذا النَّموذج هو الحفاظ على تمييز بين مفهومي الإنتاجية ومحصول الكتلة الحيوية القائم.

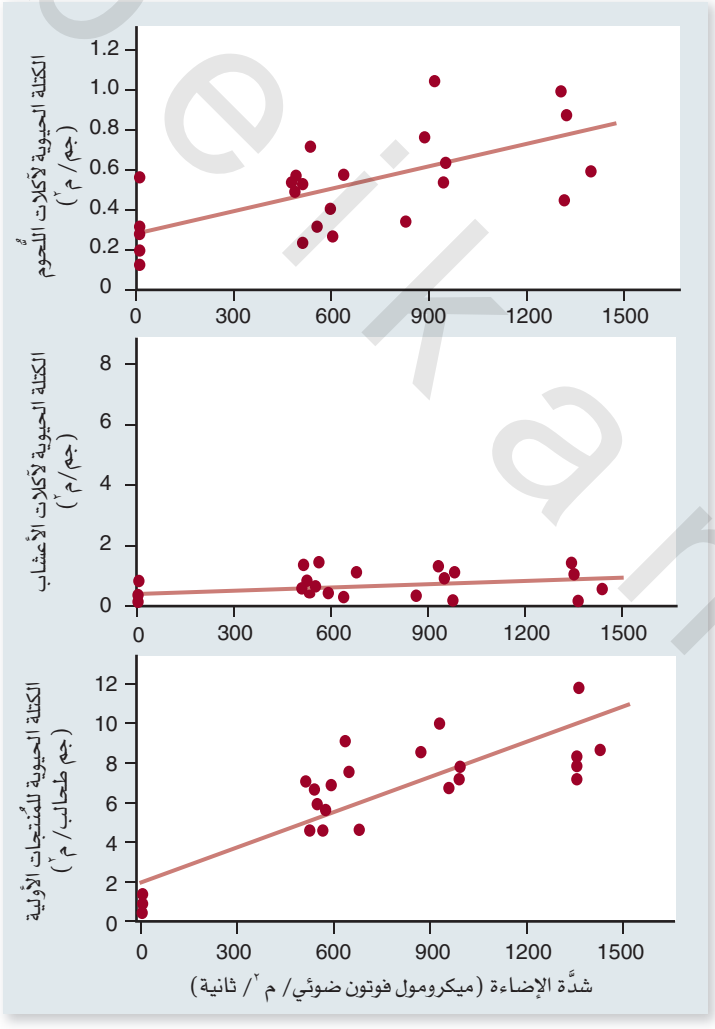
استقصاء

كيف يُمكن للكتلة الحيوية للمُنتجات الأولية أن تبقى ثابتة نسبيًا مع زيادة الإنتاجية الأولية؟

تأثيرات أدنى - أعلى تحدث عندما تُؤثِّر تغيُّراتٌ في المُنتجات الأولية في مُستويات غذائية عُليا

لدراسة التَّأثيرات أدنى - أعلى، يجب أن يأخذ علماء البيئة في حسبانهم تاريخ حياة المخلوقات الموجودة. يوضح (الشكل 57-17) نموذجًا للتَّأثيرات أدنى - أعلى يُعتقد أنَّه ينطبق على أنواع عدَّة من الأنظمة البيئيّة.

بحسب هذا النَّموذج، عندما تكون الإنتاجية الأولية قليلة، فإنّ جماعات المُنتجات لا تستطيع أن تدعم حياة جماعات آكلات الاعشاب المُهمة. وعندما تزداد الإنتاجية



الشكل 57-18

دراسة تجريبية لتأثيرات أدنى - أعلى في نظام بيئي نهري. هذا النِّظام الذي تمَّت دراسته على نهر الحنكليس في كاليفورنيا الشَّمالية يملك الأنماط المُمثَّلة بالخطوط الحمراء في (الشَّكل 57-17). أدَّت زيادة شدَّة الإضاءة إلى زيادة في الإنتاجية الأولية، وزيادة في الكتلة الحيوية للمُنتجات الأولية. وتزداد الكتلة الحيوية لآكلات اللحوم أيضًا. على كلّ حال، لم تزدد الكتلة الحيوية لآكلات العشب كثيرًا مع ازدياد الإنتاجية الأولية؛ لأنَّ الزِّيادة في إنتاجية آكلات الأعشاب استهلكتها آكلات اللُّحوم.

استقصاء

لِمَ تعدّ كمية الضّوء عاملًا مهمًا للكتلة الحيوية لآكلات اللُّحوم؟

الأولية، فإنّ جماعات آكلات الأعشاب تُصبح كثيرة في النِّظام البيئي. الزِّيادة في الإنتاجية الأولية يتمُّ التهامها بشكل كامل بعد ذلك من قبل آكلات الأعشاب، التي تزداد جماعتها في حين تمنع جماعة المُنتجات الأولية من الازدياد.

وحالما تُصبح أعداد المُنتجات الأولية أكبر، فإنّ أعداد جماعات آكلات الأعشاب تُصبح كبيرة بشكل كافٍ لكي تدعم آكلات اللُّحوم الأولية. لا تزيد الزيادة الإضافية بالإنتاجية الأولية بعد ذلك أعداد جماعات آكلات الأعشاب، بل تزيد جماعات آكلات اللُّحوم.

الدَّليل التَّجريبي لتأثيرات أدنى – أعلى تنبأ به نموذج لدراسة أُجريت في محميات على نهر (الشكل 57-18). فصلت المحميات الأسماك الكبيرة (آكلات لحوم ثانوية). وُضعت أسقف فوق كلّ محمية. بعض الأسقف كانت شفافة، وبعضها الآخر ظُلِّلَ بدرجات مُتفاوتة، لذلك كانت المحميات تختلف فيما بينها بكمية ضوء الشَّمس التي تعبر إليها.

كانت الإنتاجية الأولية أعلى ما يُمكن في المحميات التي لها سقوف شفافة وأقل ما يُمكن في المحميات ذات السُّقوف المُعتمة. وكما ازدادت الإنتاجية الأولية بشكل مُوازٍ لكمية الضّوء، ازدادت الكتلة الحيوية للمُنتجات الأولية، إضافة إلى ازدياد الكتلة الحيوية لآكلات اللُّحوم. من ناحية أخرى، لم تزدد الكتلة الحيوية للمُستوى الغذائي لآكلات الأعشاب، المحصورة بينهما في الوسط، بشكل كبير، كما تنبأ النَّموذج في (الشكل 57-16) (انظر خطوط الشَّكل الحمراء).

بسبب طبيعة الارتباط في السَّلاسل الغذائية، تؤثر جماعات الأنواع في المُستويات الغذائية المُختلفة كلّ منها في الأخرى، ويُمكن لهذه التَّأثيرات أن تنتشر إلى الأسفل أو إلى الأعلى في الأنظمة البيئيّة. تُلاحظ تأثيرات أعلى – أسفل، أو الشلالات الغذائية، عندما تُؤثّر التَّغيُّرات في جماعات آكلات اللُّحوم في مُستويات غذائية أدنى. تُلاحظ تأثيرات أدنى– أعلى عندما تُؤثر تغيُّرات في الإنتاجية الأولية في مُستويات غذائية أعلى.

4-57 التَّنوع الحيوي وثبات النِّظام البيئي

في الفصل السابق، ناقشنا الغنى النَّوعي *Species richness*–أي عدد الأنواع الموجودة في مُجتمع. ناقش علماء البيئة نتائج الاختلافات في غنى الأنواع بين مجتمع وآخر. تقول إحدى النَّظريات: إن المُجتمعات الغنية بالأنواع أكثر استقرارًا– وهذا يعني ثباتًا أكثر في التَّركيب، وإمكانية أفضل لمُقاومة الاضطراب. قام العالِم ديفيد تلمان وزملاؤه في منطقة التاريخ الطبيعي لجامعة مينيسوتا سيدار كريك بدراسة هذه الفرضية بشكل رائع.

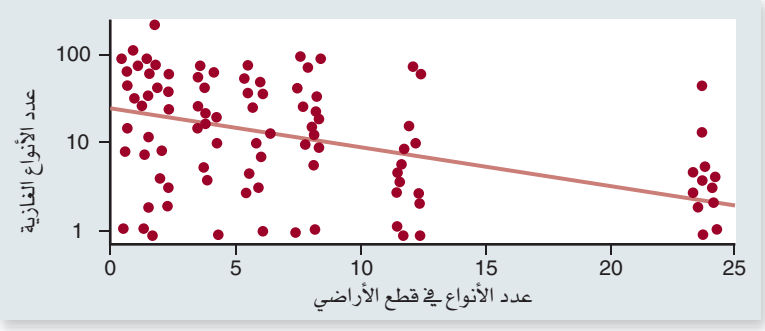
قد يزيد غنى الأنواع من الثَّبات: دراسات سيدار كريك

راقب الباحثون 207 قطع أراضٍ مستطيلة (8-16 م^2) مدة 11 عامًا (الشكل 57-19 أ). في كلّ قطعة أرضٍ، قام الباحثون بتعداد أنواع نباتات البراري، وقاسوا كمية الكتلة الحيوية الكلية للنباتات (كتلة كلّ النباتات في قطعة الأرض). خلال مجرى الدِّراسة، تمَّ ربط غنى الأنواع مع ثبات المُجتمع – قطع الأرض ذات الأنواع الأكثر أظهرت تناقُصًا في تنوع الكتلة الحيوية من سنة إلى أخرى. إضافة إلى هذا، في سنتين جافتين، كان التَّناقُص في الكتلة الحيوية مُرتبطًا ارتباطًا سلبيًّا مع غنى الأنواع – بعبارة أخرى، كانت قطع الأراضي ذات الأنواع الأكثر الأقل تأثُّرًا بالجفاف.

في تجربة ذات علاقة، عندما أُضيفت بذور أنواع نبات أُخرى إلى قطع أراضٍ مُختلفة، كانت قُدرة هذه الأنواع على النُّمو والوجود مُرتبطة ارتباطًا سلبيًّا مع غنى الأنواع (الشكل 57-19 ب)؛ أي، كانت المجتمعات الأكثر تنوعًا، أكثر مُقاومة لغزو أنواع جديدة، وهذا مقياس لثبات المُجتمع.

قد يُؤثِّر غنى الأنواع في عمليات أخرى داخل النِّظام البيئي. راقب تلمان وزملاؤه 147 قطعة أرض تجريبية مختلفة في عدد الأنواع لتحديد مقدار النُّمو الحاصل، ومقدار النيتروجين الذي تأخذه الأنواع من التُّربة. وقد وجدوا أنَّه كلما زاد عدد الأنواع في قطعة الأرض ازداد أخذ النيتروجين، إضافة إلى ازدياد الكمية الكلية للكتلة الحيوية المُنتجة. في هذه الدِّراسة، ظهر بشكل واضح أنَّ التَّنوع الحيوي المُتزايد يُؤدي إلى إنتاجية أكبر.

أ.



ب.

الشكل 57-19

أثر غنى الأنواع في استقرار النِّظام البيئي. أ. واحدة من قطع أراضي سيدار كريك التَّجريبية. ب. يُمكن تقييم ثبات المُجتمع بالنَّظر إلى تأثير غنى الأنواع في غزو المُجتمع. تُمثِّل كلّ نقطة بيانات من قطعة أرض تجريبية في حقول سيدار كريك التَّجريبية. قطع الأراضي ذات الأنواع الأكثر يُصبح غزوها أكثر صعوبة من قِبَل أنواع غير مُستوطنة.

استقصاء

كيف يمكنك تصميم تجربة عن قابلية الغزو التي لا تعتمد على أنواع من المناطق المُجاورة؟

وأعطت دراسات مخبرية على أنظمة بيئية اصطناعية نتائج مُشابهة. في إحدى الدِّراسات الرَّائعة، أُقيمت أنظمة بيئية بمساحة 1 م^2 في غرف نمو ضُبِطَ فيها كلّ من درجة الحرارة، ومُستويات الإضاءة، والتَّيارات الهوائية، وتراكيز غازات الجو كلها. وتمَّ إدخال نباتات، وحشرات، وحيوانات أخرى مُتنوعة إلى هذه الأنظمة الْبيئيّة المُكونة من 9، 15، 31 نوعًا، بحيث كانت الغُرف التي تعرَّضت لمُعالجات أقل تنوعًا تحتوي مجموعة جزئية من الأنواع التي توجد في المحميات التي تحتوي على أنواع أكثر. وكما بينت تجارب تلمان، فقد كانت كمية الكتلة الحيوية مُرتبطة بغنى الأنواع، وكانت كمية ثاني أكسيد الكربون المُستهلك مُؤشرًا آخر على إنتاجية النِّظام البيئي.

إنَّ استنتاج تلمان؛ الأنظمة الْبيئيّة الصحية تعتمد على التَّنوع، لم يكن مقبولًا من قِبَلِ علماء الْبيئة جميعهم، على كلّ حال. يُشكِّك النَّاقدون في صحة دراسات التَّنوع الحيوي هذه وارتباطها، ويُجادلون في أنَّ زيادة أنواع أخرى إلى قطعة الأرض، يزيد احتمالية أن يُصبح نوع واحد أكثر إنتاجية. لإظهار أنَّ الإنتاجية العالية تنتُج من ازدياد غنى الأنواع بحدِّ ذاته، لا بسبب وجود أنواع عالية الإنتاجية بشكل خاص، يجب أن تتميَّز قطع الأراضي التَّجريبية "بالإنتاجية الزَّائدة؛" بعبارة أخرى، إنتاجية قطعة الأرض ستكون أعلى من أكثر الأنواع إنتاجيةً لو نُمِّي بشكل مُنفصل.

مع أنَّ هذه النقطة ما زال مشكوكًا فيها، إلا أنَّ أبحاثًا من سيدار كريك وأماكن أخرى قدَّمت أدلة على الإنتاجية الزَّائدة، داعمةً الادعاء القائل: إن غنى المُجتمعات يُشجِّع إنتاجية المُجتمع وثباته.

يتأثَّر غنى الأنواع بخصائص النِّظام البيئي

هناك عوامل عدة معروفة، أو يفترض أنها تُؤثر في غنى الأنواع في المُجتمع. ناقشنا بعضها في (الفصل الـ 56)، مثل فقدان الأنواع الأساسية، والاضطرابات الفيزيائية المُعتدلة. هنا سنُناقش ثلاثة عوامل إضافية؛ الإنتاجية الأولية، وعدم تجانس الموطن، والعوامل المُناخية.

الإنتاجية الأولية

تختلف الأنظمة الْبيئيّة بشكل أساسي في الإنتاجية الأولية (انظر الشكل 57-11). تُشير بعض الأدلة إلى أنَّ غنى الأنواع مُرتبط بالإنتاجية الأولية، لكن العلاقة بينهما ليست خطية. في حالات عدَّة، مثلًا، تميل الأنظمة الْبيئيّة ذات المُستويات المُتوسطة من الإنتاجية إلى امتلاك عدد أكبر من الأنواع (الشكل 57-20 أ).

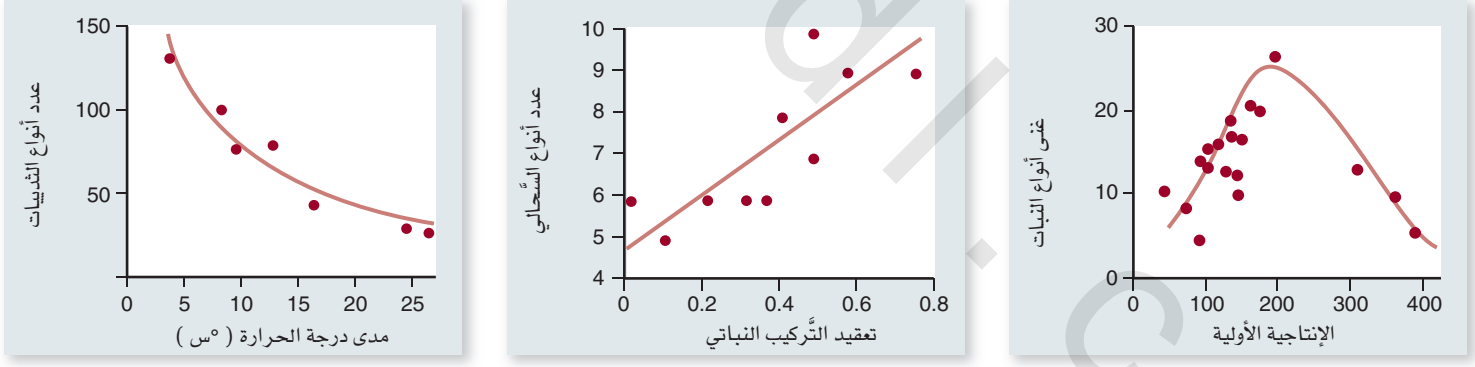
لماذا الأمر هكذا؟ هو أمر قيد الجدل العلمي. أحد الاحتمالات هو أنَّ مُستويات الإنتاجية مرتبطة بعدد المُستهلكات. بتطبيق هذا المبدأ على غنى الأنواع النَّباتية، تكون الحجة هي أنه عند الإنتاجية القليلة، يكون هناك آكلات أعشاب قليلة، وتكون المُنافسات النباتية المتفوقة قادرة على إزالة مُعظم النَّباتات الأخرى. في المُقابل، عند الإنتاجية العُليا تكون أعداد آكلات الأعشاب كثيرة الوجود لدرجة أنَّ أنواع النَّباتات المُقاومة للرَّعي هي التي تعيش، ما يُقلِّل من تنوع الأنواع. وبسبب هذا، فإنّ أعدادًا كبيرة من أنواع النباتات توجد معًا بمُستويات مُتوسطة من الإنتاجية وبوجود آكلات الأعشاب.

عدم تجانس الموطن

البيئات غير الحية غير المُتجانسة مكانيًّا هي البيئات التي تتكوَّن من أنواع عدَّة من المواطن، مثل أنواع التُّربة، مثلًا. ويُتوقّع من البيئات غير المُتجانسة الموطن أن تُلائم أنواعًا من النباتات أكثر من البيئات مُتماثلة الموطن. زِد على هذا، من المُتوقع أن يعكس الغنى النَّوعي للحيوانات غنى نوعيًّا للنباتات الموجودة. يُمكن مُشاهدة مثال على هذا التَّأثير الأخير في (الشَّكل 57-20 ب): عدد أنواع السَّحالي في أماكن عدَّة في الجنوب الغربي الأمريكي يعكس التَّنوع التَّركيبي المحلي للنَّباتات.

العوامل المُناخية

من الصَّعب التَّنبؤ بدور العوامل المُناخية. فمن جانب، من المُتوقع أن توجد أنواع معًا في البيئة الفصلية الموسمية أكثر من البيئة الثابتة؛ لأنَّ التَّغيُّر المُناخي قد يُفضِّل أنواعًا مُختلفة في أوقات مُختلفة من السَّنة. ومن جهة أخرى، يُمكن للبيئات



أ. ب. جـ.

الشكل 57-20

العوامل التي تُؤثِّر في غنى الأنواع. أ. الإنتاجية: في مُجتمعات النباتات داخل مناطق جبلية في أمريكا الجنوبية، يصل غنى الأنواع إلى القمة عند مُستويات مُتوسطة من الإنتاجية (الكتلة الحيوية). ب. عدم تجانس الموطن: يرتبط غنى أنواع سحالي الصَّحراء إيجابيًّا مع التَّعقيد التَّركيبي للغطاء النباتي في مواقع صحراوية في جنوب غرب أمريكا. جـ. المُناخ: يرتبط غنى أنواع الثدييات ارتباطًا عكسيًّا مع مدى مُعدَّل درجات الحرارة الشَّهري على طول السَّاحل الغربي لأمريكا الشَّمالية.

استقصاء

أ. لماذا يكون غنى الأنواع أكبر ما يُمكن عند مُستويات مُتوسطة الإنتاجية؟ ب. لماذا تمتلك المناطق الأكثر تعقيدًا في التَّركيب أنواعًا أكثر؟ جـ. لماذا تمتلك المناطق الأقل تنوُّعًا بدرجات الحرارة أنواعًا أكثر؟

الثابتة أن تدعم أنواعًا مُتخصِّصةً لا تستطيع أن تعيش في الظُّروف المُتغيرة. تتناسب أعداد أنواع من الثدييات في مواقع على طول السَّاحل الغربي لأمريكا الشَّمالية عكسيًّا مع كمية التَّغيُّر في درجة الحرارة المحلية – كلما كان التَّغيُّر أكبر، كانت أنواع الثدييات أقل – ما يدعم الافتراض الأخير (الشكل 57-20 جـ).

تتميَّز المناطق الاستوائيّة بأعلى تنوع، مع أنَّ الأسباب غير واضحة

حتى قبل داروين، أدرك علماء الأحياء أنَّ أنواعًا أكثر اختلافًا من الحيوانات والنباتات تستوطن المناطق الاستوائيّة أكثر من المناطق المُعتدلة. وبالنِّسبة إلى أنواع عدَّة من المخلوقات الحية، هناك تزايد ثابت بغنى الأنواع بالانتقال من المناطق المُتجمدة إلى المناطق الاستوائيّة. يُسمَّى هذا التَّدرُّج الجغرافي الحيوي في أعداد الأنواع المُرتبط بخطوط العرض **ميل غنى الأنواع Species diversity cline**، ويمتد ميل غنى الأنواع هذا إلى النباتات والحيوانات، بما في ذلك الطُّيور (الشكل 57-21)، والثدييات، والزَّواحف.

في الجزء الأكبر من القرن الماضي، فكَّر علماء البيئة في حل لغز ميل غنى الأنواع من مناطق التَّجمد إلى مناطق الاستواء. لم تكن المُشكلة بتكوين فرضية معقولة عن سبب وجود أنواع أكثر في المناطق الاستوائيّة، وإنَّما في فرز هذه الفرضيات المتعددة المعقولة. هنا، أخذنا في الحسبان خمسة من أكثر الاقتراحات الشَّائعة التي نُوقشت.

العمر التَّطوري للمناطق الاستوائيّة

اقترح العلماء مرارًا أنَّ المناطق الاستوائيّة تمتلك أنواعًا أكثر من المناطق المُعتدلة؛ لأنَّ المناطق الاستوائيّة وُجدت خلال فترات طويلة غير مُتقطعة من الزَّمن التَّطوري، في حين تعرَّضت المناطق المُعتدلة إلى فترات جليدية مُتكررة. فربما سمح العمر الأكبر للمُجتمعات الاستوائيّة لتفاعلات المُجتمعات المُعقَّدة لكي تنشأ بينها، ما يدعم تنوعًا أكبر من النباتات والحيوانات.

لقد اقترح بحث حديث أنَّ الاستقرارَ طويل الأمد للمُجتمعات الاستوائيّة مُبالغٌ فيه، على كلّ حال. أظهر فحص لحبوب لقاح في أعماق تُربة لم تتعرَّض للاضطراب أنَّ الغابات الاستوائيّة تقلصت خلال العصور الجليدية إلى ملاجئ قليلة صغيرة مُحاطة بأراضٍ عشبية. وهذا يقترح أنَّ المناطق الاستوائيّة لم يكن لها سجل طويل من غنى الأنواع خلال فترة طويلة من الزَّمن التَّطوري.

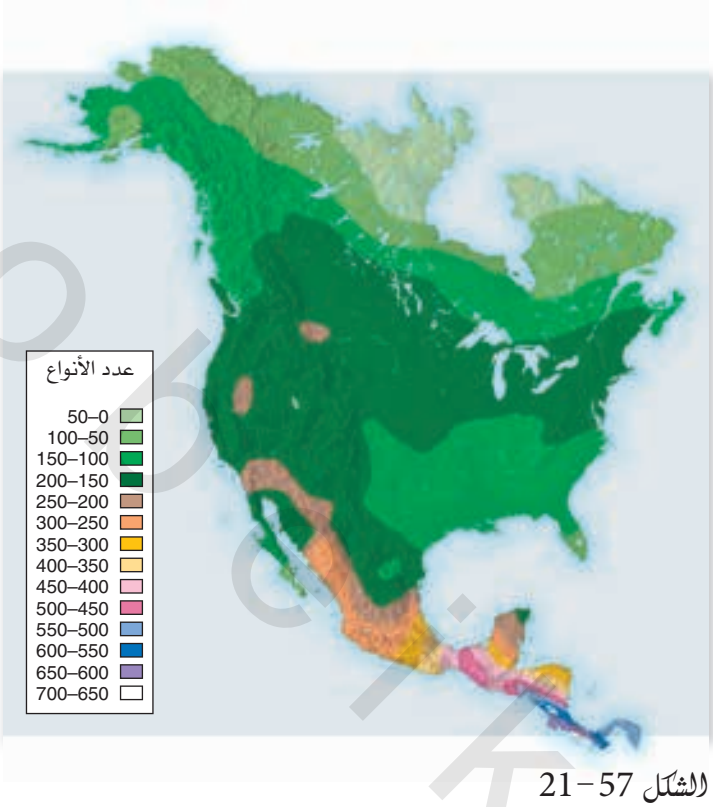
الإنتاجية المُتزايدة

الفرضية الثانية المُتقدمة تقول: إنَّ المناطق الاستوائيّة تحوي أنواعًا أكثر؛ لأنَّ هذا الجزء من الأرض يستقبل كمية من الطَّاقة الشَّمسية أكثر من المناطق المُعتدلة. وهذا يعني أنَّ الطَّاقة الشَّمسية، إضافة إلى فصل نمو على طول السَّنة، زاد بشكل كبير نَشاط التَّمثيل الضَّوئيّ الكُلِّي للنباتات في المناطق الاستوائيّة.

إذا مثَّلنا المصادر الكُلِّية للغابات الاستوائيّة بوصفها فطيرة، ومثَّلنا البيئات الصغيرة الوظيفية للأنواع بحصص الفطيرة، فسنرى أنَّ الفطيرة الأكبر تُعطي حصصًا أكثر. ولكن كما لاحظنا سابقًا، فإنّ دراسات حقلية عدَّة أوضحت أنَّ غنى الأنواع أعلى ما يُمكن عند مُستويات مُتوسطة الإنتاجية. وعلى هذا، فإنّ ازدياد الإنتاجية يُتوقع أن يُؤدي إلى غنى أنواع أقل، وليس أكثر.

استقرار / ثبات الظُّروف

على الرغم من أنَّ التَّنوع الفصلي موجود في المناطق الاستوائيّة، فهو أقل منه في المناطق المُعتدلة. هذا التَّنوع الفصلي المُنخفض ربما شجَّع التَّخصص مع وجود بيئات وظيفية مُجزَّأة لتقسيم المصادر وتجنُّب المُنافسة. النَّتيجة المُتوقعة هي أعداد



الشكل 57-21

تناقُص في غنى الأنواع مع خطوط العرض. هناك زيادة واضحة لعدد الأنواع لطيور أمريكا الشَّمالية والوسطى، عندما نتَّجه نحو خط الاستواء. أعداد أقل من 100 نوع تُوجد عند خطوط العرض للمناطق المُتجمدة، ولكن هناك أكثر من 600 نوع يعيش في جنوب أمريكا الوسطى.

أكبر من الأنواع الأكثر تخصُّصًا في المناطق الاستوائيّة، وهذا ما نراه. لفحص هذه الفرضية، أُجريت اختبارات حقلية كثيرة، وكلها تقريبًا دعمت هذه الفرضية، مُعلنةً أنَّ المناطق الاستوائيّة يوجد بها أعداد أكبر من البيئات الوظيفية الأضيق مقارنة بما في المناطق المُعتدلة.

الافتراس

أشارت تقارير عدَّة إلى أنَّ الافتراس أكثر كثافة في المناطق الاستوائيّة. نظريًّا، يؤدي الافتراس المُكثَّف إلى انخفاض أهمية المُنافسة، ما يسمح بتداخل أكبر للبيئات الوظيفية، مُشجِّعًا غنى أنواع أكبر.

عدم تجانس الموطن

كما أشرنا سابقًا، يُشجِّع عدم تجانس الموطن غنى الأنواع. استنادًا إلى تعقيدها، تستطيع الغابات الاستوائيّة، تهيئة تنوع في البيئات الدَّقيقة التي يُمكن لها أن ترعى عددًا أكبر من الأنواع. إنَّ العمود القائم الطَّويل من النباتات والأشجار الذي يمر من خلاله الضَّوء في الغابة الاستوائيّة ربما يصنع مدى واسعًا من كثافات الضَّوء وترددات، ما يجعل تنوعًا أكبر من البيئات الضَّوئيّة، وبهذا تُشجِّع تنوع الأنواع.

تدعم الدراسات الحقلية التَّجريبية فرضية أنَّ المُجتمعات غنية الأنواع هي أكثر استقرارًا وإنتاجًا، على الرغم من أنَّ علماء البيئة كلهم لا يُوافقون على هذا الاستنتاج.

لا أحد يعلم حقيقة سبب وجود أنواع أكثر في المناطق الاستوائيّة، ولكن هناك عدد من الفرضيات تمَّ اقتراحها.

obeikan.com

5-57 الجغرافية الحيوية للجُزر

واحدٌ من أكثر الأنماط الموثوقة في علم البيئة هو مُلاحظةُ أنَّ الجُزر الأكبر تحتوي أنواعًا أكثر من الجُزر الأصغر. عام 1967، اقترح العالِمان روبرت مكارثر من جامعة برنستون، وإدوارد ويلسون من جامعة هارفارد أنَّ **علاقة النَّوع مع المنطقة Species–area-relationship** سببها أثر المنطقة الجُغرافية والانعزال في احتمال انقراض الأنواع واستيطانها.

يقترح نموذج الثبات (الاتزان) أنَّ الانقراض والاستيطان يصلان إلى نقطة توازن

فسّر العالِمان مكارثر وويلسون أنَّ الأنواع تنتشر إلى الجُزر بشكل ثابت، لهذا فإنّ الجُزر تميل إلى أن تُراكِمَ أنواعًا أكثر فأكثر. وفي الوقت الذي تُضاف فيه أنواع جديدة، تُفقد أنواع أخرى عن طريق الانقراض. وكلما زاد عدد الأنواع على جزيرة فارغة ابتداء فإنّ مُعدَّل الاستيطان يجب أن يتناقص حالما ينفد مستودع المخلوقات المُستوطنة المُحتملة، التي لا توجد حاليًّا على الجزيرة. وفي الوقت نفسه، يزداد مُعدَّل الانقراض، كلما زادَ عدد الأنواع على الجزيرة زادَ احتمالُ أن يموت أيُّ نوع من الأنواع.

ونتيجة، عند نقطة مُعيَّنة، يجب أن يُصبح عدد الأنواع المُنقرضة وعدد المُستوطنة بحالة تساوٍ، وأنَّ عدد الأنواع يجب أن يُصبح ثابتًا. عندئذٍ، تمتلك كلّ جزيرة بمساحة مُعيَّنة، عدد اتزان مُميَّزًا من الأنواع الذي يميل نحو الثبات خلال الوقت (نقطة التَّقاطع في الشكل 57-22 أ) – وعلى الرغم من ذلك، فإنّ تركيبة الأنواع سوف تتغيَّر عندما تنقرض أنواع، وتستوطن أنواع أخرى جديدة.

يقترح نموذج الاتزان لمكارثر وويلسون أنَّ غنى أنواع الجزيرة هو اتزان ديناميكي بين الاستيطان والانقراض. مساحة الجزيرة وبُعدها عن اليابسة يُؤثران كلاهما في الاستيطان والانقراض. نتوقع أنَّ الجُزر الأصغر تملك مُعدَّلات انقراض أعلى؛ لأنَّ أحجام جماعاتها ستكون بالمُعدَّل أصغر. ويجب أن نتوقع عددًا قليلًا من الأنواع المُستوطنة يصل الجُزر التي تقع بعيدًا عن اليابسة. ولهذا، فإنّ الجُزر الصغيرة والبعيدة عن اليابسة يجب أن تحتوي عدد أنواع أقل؛ والجُزر الكبيرة والقريبة من اليابسة يجب أن تحتوي على عدد أكثر من الأنواع (الشكل 57-22 ب).

تنبؤات هذا النَّموذج البسيط تُؤيدها جيدًا النَّتائج الحقلية. تُظهر أنواع الطيور بين آسيا والمحيط الهادي (الشكل 57-22 جـ) ارتباطًا إيجابيًّا لغنى النَّوع مع مساحة الجزيرة، وارتباطًا سلبيًّا لغنى النَّوع مع البُعد عن مصدر المُستوطنين.

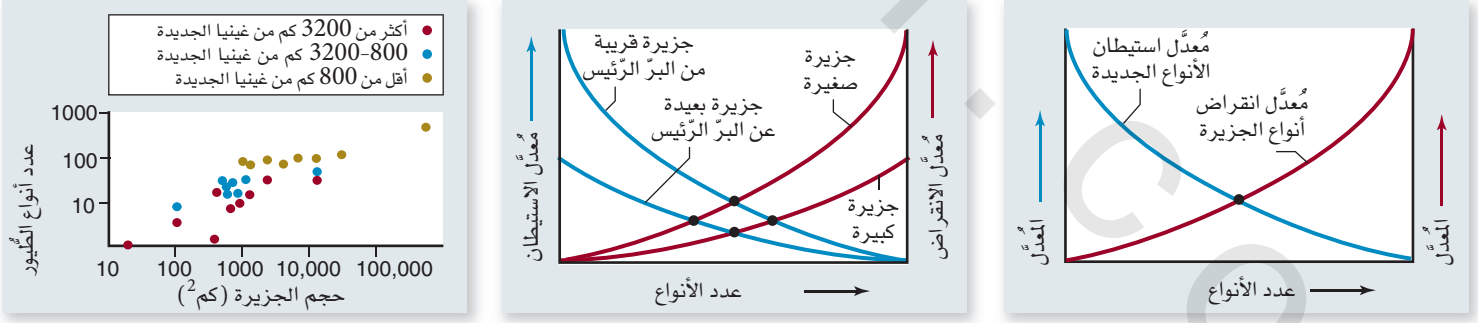
نموذج الثبات (الاتزان) ما زال قيد الاختبار

قام العالمان ويلسون ودان سمبرلوف الذي كان حينها طالب دراسات عليا، بإجراء دراسات مبدئية في مُنتصف عام 1960 على جُزر شجر المانغروف الاستوائيّة في الجزر المنخفضة لفلوريدا. أُحصيت هذه الجُزر، ونُظِّفت من الحيوانات بالتَّبخير، ثُمَّ سُمِح لها بإعادة التَّوطين، مع إجراء العدِّ والإحصاء بشكل دوري. اتجهت هذه الدِّراسات ودراسات أخرى حقلية مُشابهة إلى دعم نموذج الاتزان.

تقترح دراسات حقول تجريبية طويلة الأمد، على كلّ حال، أنَّ الوضع أكثر تعقيدًا مما رآه مكارثر وويلسون. فقد تنبأ نموذجهما بمُستوى عالٍ من **الانقلاب النَّوعي Species turnover** عندما تنتهي أنواع، وتدخل أخرى. ولكن دراسات على طيور الجُزر والعناكب أشارت إلى أنَّ انقلابًا بسيطًا يحدث من سنة إلى أخرى. إضافةً إلى ذلك، فإنّ هذه الأنواع التي تأتي وتذهب، تُمثِّل مجموعة جزئية من أنواع لم تصل إلى مُستوى المجموعات السكانية الكبيرة. ويبدو أنَّ نسبة معقولة من الأنواع تُحافظ على جماعات كبيرة ونادرًا ما تتَّجه نحو الانقراض.

تجري هذه الدِّراسات في فترة زمنية قصيرة نسبيًّا. ومن المُحتمل وخلال فترات تزيد على قرون، أن يكون نموذج الاتزان وصفًا جيدًا لما يُحدِّد غنى أنواع الجُزر.

يبدو أنَّ غنى الأنواع على الجُزر يُمثِّل اتزانًا ديناميكيًّا بين الاستيطان والانقراض.



أ. ب. جـ.

الشكل 57-22

نموذج اتزان الجغرافيا الحيوية للجُزر. أ. يصل غنى أنواع الجُزر إلى اتزان (نقاط سوداء) عندما يُساوي مُعدَّل استيطان أنواع جديدة مُعدَّل انقراض أنواع على الجزيرة. ب. ينحرف الاتزان بالاعتماد على مُعدَّل الاستيطان، ومساحة الجزيرة، والمسافة عن مصادر المُستوطنين. يرتبط غنى الأنواع إيجابيًّا مع مساحة الجزيرة، وعكسيًّا مع المسافة عن اليابسة. تمتلك الجُزر الصغيرة مُعدَّلات انقراض أكبر، ما يزيح نقطة الاتزان نحو اليسار. في الشكل نفسه، تمتلك الجُزر الأبعد مُعدَّلات استيطان أكبر، ما يزيح نقطة الاتزان مرة أخرى إلى اليسار. جـ. أثر البعد عن جزيرة كبيرة، التي يُمكن أن تكون مصدرًا لأنواع مُستوطنة، واضح بسهولة. تمتلك الجُزر الأبعد أنواعًا أقل من الطيور الآسيوية الواصلة إلى جزر المحيط الهادي مُقارنة مع الجُزر الأقرب التي لها المساحة نفسها.

57-1 الدَّورات الكيميائية الأرضية الحيوية (البيوجيوكيميائية)

الأنظمة الْبيئيّة ديناميكية من الدَّاخل من حيث مُعالجتها للمادة والطَّاقة.

- مبدئيًّا، تمتلك الأرض عددًا ثابتًا من كلّ نوع من الذَّرات ذات الأهمية الحيوية، ويعاد تدوير هذه الذَّرات في الدَّورات البيوجيوكيميائية.
- تشمل الدَّورات البيوجيوكيميائية عمليات تحدث في أماكن عدَّة، وفي مُستويات زمنية مُتعدِّدة.
- تعبر الدَّورات البيوجيوكيميائية الحدود بين الأنظمة الْبيئيّة إلى حد ما.
- تتضمَّن دورة الكربون عادة ثاني أكسيد الكربون الذي يُثبِّته التَّمثيل الضّوئيّ، ويُطلقه التَّنفس. في الأوساط المائية، يكون الكربون أيضًا على شكل أيونات البيكربونات، وفي ظروف غياب الأكسجين يكون الكربون على شكل ميثان. يؤدي حرق الإنسان للوقود الأحفوري إلى عدم اتزان في دورة الكربون (الشكل 57-1).
- دورةُ الماء مُتميِّزةٌ؛ لأنَّها تتضمن مُركبًا يُمكنه أن يتكوَّن في أثناء التَّنفس الخلوي، وأن يُحطم في أثناء التَّمثيل الضّوئيّ. يدخل الماء الغلاف الجوي عن طريق التَّبخر والنَّتح، ويعود إلى سطح الأرض على شكل هطل. مُعظم المياه على الأرض، ومن ضمنها المياه الجوفية المخزونة، مُلوَّثة، وأنشطة الإنسان لا تُغيِّر فقط مخزون المياه، ولكن أيضًا تُغيِّر وبشكل جذري الأنظمة الْبيئيّة (الشكل 57-2).
- يتناقص مخزون المياه الجوفية بأكثر مما يعاد تغذيته.
- النيتروجين عادة، هو العنصر الكيميائي الأقل توافرًا، ولو أنَّه يوجد بنسبة 78% في الجو. لا يُمكن استخدام النيتروجين الذري من قِبل المخلوقات الحية إلى أن تُحوِّله الميكروبات إلى أمونيا بعملية تُسمَّى تثبيت النيتروجين، أو تُحوِّله إلى نيترات بعملية تدعى النَّترتة. تتحوَّل النترات إلى نيتروجين مرة أخرى بعملية تُسمَّى إزالة النترات. ضاعفت أنشطة الإنسان نسبة نقل النيتروجين الجوي عن طريق تصنيع الأسمدة (الشكل 57-4).
- لا يدور عنصر الفوسفور، وهو من المواد الغذائية المُحدِّدة، خلال الغلاف الجوي. ينطلق الفوسفور عن طريق تجوية الصخور، ويتدفَّق خلال المُحيطات، حيث يترسب في تراكمات البحر العميقة (الشكل 57-5).
- دورة المادة الغذائية المُحدِّدة مُهمة؛ لأنَّها تُحدِّد النِّسبة التي تكون عندها المادة الغذائية مُتاحة للاستخدام.
- تزيد عملية إزالة الغابات من نسبة فقدان المواد الغذائية من النِّظام البيئي (الشكل 57-7ب).

57-2 تدفُّق الطَّاقة في الأنظمة البيئية

الأرض نظام مفتوح للطَّاقة. تمر الطَّاقة التي تشعها الشَّمس في اتجاه واحد خلال النِّظام البيئي قبل أن تتحوَّل إلى حرارة يُعاد إشعاعها إلى الفضاء الخارجي.

- الطَّاقة لا تفنى ولا تُستحدث، ولكنها تتحوّل من شكل إلى آخر. عندما تتحوَّل الطَّاقة إلى حرارة خلال مرورها عبر المخلوق الحي، لا يُمكن أن تتحوَّل إلى أشكال أخرى من الطَّاقة المُفيدة.
- ينص قانون الدِّينامكا الحرارية الثاني على أنَّه كلما استخدم المخلوق طاقة الروابط الكيميائية والطَّاقة الضّوئيّة، يتحوَّل بعض هذه الطَّاقة بشكل حتمي إلى حرارة.
- تتكوَّن المركّبات العضويّة عن طريق ذاتية التَّغذية - ذاتية التَّغذية الضّوئيّة، وذاتية التَّغذية الكيميائية- وتستهلكها عضوية التَّغذية.
- عندما تنتقل الطَّاقة من مخلوق إلى آخر، يُطلق على كلّ مُستوى تغذية المُستوى الغذائي، ويُسمَّى التَّسلسلُ خلال المُستويات الغذائية المُتتابعة السِّلسلةَ الغذائيةَ (الشكل 57-8).
- تشمل قاعدة المُستوى الغذائي المُنتجات الأولية، وهي ذاتية التَّغذية، وتأكلها آكلات الأعشاب، التي بدورها تأكلها آكلات اللُّحوم. الرُّميات تأكل بقايا المخلوقات الميتة.
- إنتاجية المُستوى الغذائي هي المُعدَّل الذي تصنع عنده مخلوقات المُستوى الغذائي الواحد جميعها مواد عضوية جديدة عن طريق النُّمو أو التَّكاثر.
- يُمكن أن يُعبَّر عن الإنتاجية الأولية من ذاتية التَّغذية بالإنتاجية الأولية الإجمالية أو بالإنتاجية الأولية الصَّافية. الإنتاجيةُ الأوليةُ الصَّافيةُ تُعادلُ الإنتاجيةَ الأوليةَ الإجماليةَ مطروحًا منها التَّنفس.
- محصول الكتلة الحيوية القائم هو كمية المادة العضويّة الموجودة في زمن مُعين.
- يُلتقط نحو 1% فقط من الطَّاقة الشَّمسية التي تضرب الأرض من أجل عمليات التَّمثيل الضّوئيّ.
- كلما عُولجت الطَّاقة خلال أي مُستوى غذائي، فإنّ كمية قليلة من الطَّاقة (10% من طاقة الروابط الكيميائية تقريبًا) تتبقى من المُستوى الغذائي الذي يسبقه (الشكل 57-10).
- تختلف الإنتاجية الأولية الصَّافية بشكل واضح بين الأنظمة الحيوية أو المناطق الحيوية (الشكل 57-11).
- التَّناقُص الأسي في طاقة الروابط الكيميائية يُحدِّد أطوال السَّلاسل الغذائية، وأعداد آكلات اللُّحوم العُليا التي يُمكن أن تدعمها.
- الأهرام الْبيئيّة التي تعتمد على تدفُّق الطَّاقة، أو الكتلة الحيوية، أو الأعداد، غالبًا ما تكون مُعتدلة (قائمة). الأهرام المقلوبة للكتلة الحيوية أو الأعداد تكون مُحتملة إذا كان واحد على الأقل من المُستويات الغذائية يملك كتلة حيوية أكبر أو مخلوقات أكثر من المُستوى الغذائي الذي تحته (الشكل 57-13).

57-3 تفاعلات المُستويات الغذائية

وجود سلاسل غذائية يؤدي إلى احتمالية أنَّ التَّغيُّرات في النَّوع في مُستوى غذائي واحد ربما تسبّب تأثيرات مُتعدِّدة في مُستويات غذائية أخرى.

- يحدث الشَّلال الغذائي عندما تقع تغيُّرات في مُستوى، أعلى فتؤثِّر في مُستويات غذائية أقل.
- يقع التَّأثير الغذائي أعلى- أسفل عندما تُؤثِّر تغيُّرات في المُستوى الغذائي الأعلى في المُنتجات الأولية (الشكل 57-15).
- يحدث التَّأثير أدنى- أعلى عندما تُؤثِّر تغيُّرات في المُنتجات الأولية في مُستويات غذائية أعلى (الشكل 57-17).

57-4 التَّنوع الحيوي وثبات النِّظام البيئي

يُمكن لغنى الأنواع أن يُؤثِّر في ثبات المُجتمع واستقراره، أيْ، تركيب المُجتمع وقُدرته على مُقاومة الاضطراب.

- يؤدي غنى الأنواع الأكبر إلى تنوُّع سنوي أقل في الكتلة الحيوية، ومُقاومة أكبر للجفاف.
- يتأثَّر غنى الأنواع بكل من الإنتاج الأولي، وعدم تجانس الموطن، والعوامل المُناخية (الشكل 57-20).
- تمتلك المناطق الاستوائيّة التَّنوع الأكبر مع أنَّ الأسباب غير واضحة. التَّنوع العالي يُمكن أن يعكس زمنًا تطوريًّا طويلًا، أو إنتاجية عالية، أو تغيُّرًا فصليًّا قليلًا، أو افتراسًا أكثر مما يقلل التَّنافس، أو عدم تجانس الموطن (الشكل 57-21).

57-5 الجغرافية الحيوية للجُزر

عدد الأنواع في بيئة ما يبدو أنه اتزان ديناميكي بين الاستيطان والانقراض (الشكل 57-22)

- تمتلك الجُزر الأصغر أنواعًا أقل من الجُزر الكبيرة؛ بسبب المُعدَّلات الأعلى للانقراض.
- تمتلك الجُزر القريبة أنواعًا أكثر من الجُزر البعيدة بسبب المُعدَّلات الأعلى للاستيطان.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. إحدى الجُمل الآتية عن المياه الجوفية غير دقيقة:
   أ. تُزوِّد المياه الجوفية 50% من سكان الولايات المُتحدة بماء الشُّرب.
   ب. المياه الجوفية يتمُّ استهلاكها أسرع من إعادة تغذيتها.
   جـ. أصبحت المياه الجوفية مُلوثة بشكل مُتزايد.
   د. يُمكن إزالة المُلوثات من المياه الجوفية بسهولة.
2. مخلوقات التَّمثيل الضّوئيّ:
   أ. تُثبِّت ثاني أكسيد الكربون.
   ب. تُطلق ثاني أكسيد الكربون.
   جـ. تُثبِّت الأكسجين.
   د. (أ) و (ب).
   هـ. (أ) و (جـ).
3. غالبًا، يُعَدّ النيتروجين عاملًا غذائيًّا مُحدِّدًا في أنظمة بيئية كثيرة؛ لأنَّ:
   أ. كمية النيتروجين في الغلاف الجوي أقل بكثير من الكربون.
   ب. مخلوقات كثيرة يمكنها استخدام النيتروجين الذَّري.
   جـ. التَّلوث بالأسمدة العُضويّة قلل من توافر النيتروجين كثيرًا.
   د. مُعظم المخلوقات لا تستطيع استعمال النيتروجين الذَّري.
4. بعض المخلوقات لها القُدرة على "تثبيت" النيتروجين. وهذا يعني أنها:
   أ. تُحوِّل الأمونيا إلى نتريت ونترات.
   ب. تُحوِّل غاز النيتروجين الجوي إلى أشكال مُفيدة حيويًّا من النيتروجين.
   جـ. تحطم المركّبات الغنية بالنيتروجين، وتُطلق أيونات الأمونيوم.
   د. تُحوِّل النترات إلى غاز النيتروجين.
5. إحدى الجمل الآتية عن دورة الفوسفور صحيحة:
   أ. يُثبَّت الفوسفور من قِبَل النباتات والطحالب.
   ب. مُعظم الفوسفور الذي يُطلق من الصخور يُحمل إلى المُحيطات عبر الأنهار.
   جـ. لا تستطيع الحيوانات الحصول على الفوسفور من أكل الطحالب والنباتات.
   د. لم يُؤثِّر استخدام الأسمدة العُضويّة في الميزانية الأرضية من الفوسفور.
6. اعتمادًا على نتائج من دراسات في غابة هبارد بروك التَّجريبية، الأثر المُتوقع من إزالة الأشجار من حول مناطق مساقط المياه هو:
   أ. تزايُد فقدان الماء والعناصر الغذائية من منطقة مساقط المياه.
   ب. تناقُص فقدان الماء والعناصر الغذائية من منطقة مساقط المياه.
   جـ. ازدياد توافر الفوسفور.
   د. ازدياد توافر النترات.
7. كقاعدة عامة، مقدار الطَّاقة التي تُصنع عند انتقال الطَّاقة من مُستوى غذائي إلى مُستوى غذائي أعلاه مُباشرة هو:
   أ. 1%
   ب. 10%
   جـ. 90%
   د. 50%
8. الأهرام البيئيّة المقلوبة للأنظمة الحقيقية تتطلَّب عادةً:
   أ. تدفُّق الطَّاقة.
   ب. الكتلة الحيوية.
   جـ. تدفُّق الطَّاقة والكتلة الحيوية.
   د. لا شيء مما ذُكر.
9. وفقًا لفرضية الشَّلال الغذائي، قد يُسبِّب إزالة آكلات اللُّحوم من نظام بيئي:
   أ. تناقُص أعداد آكلات الأعشاب، وتناقُص كمية النباتات.
   ب. تناقُص أعداد آكلات الأعشاب، وزيادة كمية النباتات.
   جـ. زيادة أعداد آكلات الأعشاب، وزيادة كمية النباتات.
   د. زيادة أعداد آكلات الأعشاب، وتناقُص كمية النباتات.
10. تُنتج تأثيرات أدنى- أعلى على التَّركيب الغذائي بسبب:
    أ. تحديد لتدفُّق الطَّاقة إلى مُستوى الطَّاقة الأعلى الذي يليه.
    ب. أفعال للمُفترسات العُليا على مُستويات غذائية أقل.
    جـ. تغيُّرات مُناخية على المُستهلكات العُليا.
    د. ثبات الرُّميات في الأنظمة البيئيّة.
11. في منطقة التَّاريخ الطبيعي في سيدار كريك، أظهرت قطع الأراضي التَّجريبية تناقُصًا في أعداد الاستيطان عند ازدياد تنوُّع الأنواع في قطع الأراضي:
    أ. مُقترحًا أنَّ تنوع الأنواع المُنخفض يزيد من استقرار الأنظمة البيئيّة.
    ب. مُقترحًا أنَّ استقرار النِّظام البيئي هو وظيفة الإنتاجية الأولية فقط.
    جـ. مُتوافقًا مع فرضية أنَّ الاضطراب المُتوسط ينجم عنه أعلى استقرار.
    د. لا شيء مما ذُكر.
12. تنوُّع الأنواع:
    أ. يزداد مع خطوط العرض كلما ابتعدت عن خط الاستواء نحو الأقطاب.
    ب. يتناقص مع خطوط العرض كلما ابتعدت عن خط الاستواء نحو الأقطاب.
    جـ. يبقى كما هو كلما اتجهت من خط الاستواء نحو الأقطاب.
    د. يزداد مع خطوط العرض كلما تحرَّكت من الشَّمال نحو خط الاستواء، ويقل مع خطوط العرض كلما تحرَّكت من الجنوب نحو خط الاستواء.
13. يقترح نموذج اتزان الجغرافيا الحيوية للجُزر كلًّا مما يأتي ما عدا أنَّ:
    أ. الجُزر الكبيرة عندها أنواع أكثر من الجُزر الصغيرة.
    ب. غنى أنواع الجزيرة يُحدِّده الاستيطان والانقراض.
    جـ. الجُزر الأصغر عندها مُعدَّلات انقراض أقل.
    د. مُعدَّلات الاستيطان أكبر في الجزر القريبة إلى اليابسة.

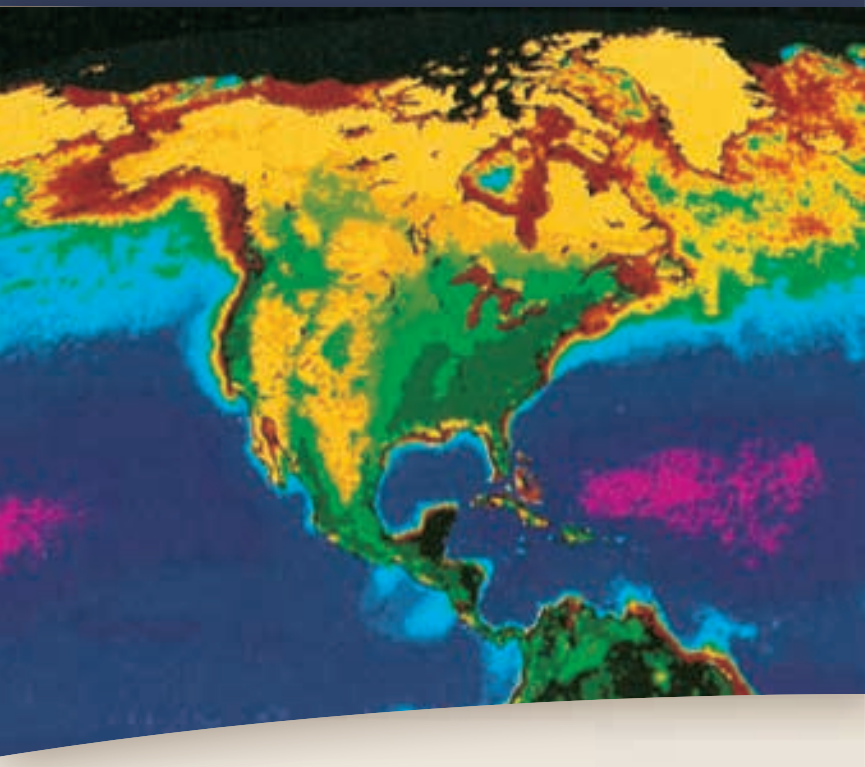
أسئلة تحدٍّ

1. إذا علمت أنَّ المخلوقات خارجية الحرارة (ذوات الدَّم البارد) لا تستهلك جزءًا كبيرًا من طاقة الطَّعام الذي تأكله لإبقاء درجة حرارة الجسم ثابتة وعالية (عملية توليد حرارة)، كيف تتوقَّع السَّلاسل الغذائية للأنظمة البيئيّة التي تسودها آكلات أعشاب، وآكلات لحوم من ذوات الدَّم البارد، مُقارنةً مع الأنظمة التي تسودها آكلات أعشاب، وآكلات لحوم من داخلية الحرارة (ذوات الدَّم الحار)؟
2. بشكل عام، إذا علمت، أنَّ مدخول الطَّاقة كبير عند قاع مُستوى غذائي (مُنتجات أولية) ويقل عندما يزداد النَّقل عبر المُستويات الغذائية، كيف يمكن لبُحيرات عدَّة أن تُظهر كتلة حيوية قائمة لآكلات أعشاب من العوالق الحيوانية أكبر بكثير من العوالق النباتية التي تستهلكها؟
3. يهتم علماء البيئة في الغالب بالتَّأثيرات المُحتملة لفقدان نوع (مثلًا، بسبب: التلوث، أو تحطيم الموطن، أو عوامل بشرية أخرى) في نظام بيئي لأسباب أخرى غير الفقدان المُباشر للنَّوع فقط. باستعمال (الشَّكل 57-17) فسِّر لماذا؟
4. اشرح عدَّة طرق مُفصَّلة تتمّ فيها زيادة التَّعقيد التَّركيبي للنباتات ما قد يؤدي إلى غنى أنواع أكبر وأعظم للسَّحالي (الشكل 57-20ب). هل يُمكن فحص أيٍّ من هذه الأفكار؟ كيف؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

الفصل 58

الغلاف الحيويّ
The Biosphere



موجز المفاهيم

58-1 تأثيرات الشَّمس، والرِّياح، والماء في النِّظام البيئي

- *الطَّاقة الشَّمسية ودوران الأرض يؤثران في دورات الغلاف الجوي.*
- *تُحرِّك الرِّياح تيارات المُحيطات العالمية بشكل رئيس.*
- *تُؤثِّر الاختلافات الإقليمية والمحلِّية في الأنظمة البيئية اليابسة.*

58-2 أقاليم الأرض الحيوية

- *تُحدِّد درجة الحرارة والرُّطوبة الأقاليم غالبًا.*
- *الغاباتُ الاستوائيّة المطريةُ أنظمةٌ استوائيةٌ عالية الإنتاجية.*
- *السَّافانا (إقليم الحشائش) أراضي حشائش استوائية ذات أمطار موسمية (فصلية).*
- *الصحارى مناطق ذات أمطار قليلة.*
- *تمتلك أراضي الحشائش المُعتدلة تربة غنية.*
- *تكيّفت الغابات المُعتدلة ذات الأشجار مُتساقطة الأوراق مع التَّغيُّرات الفصلية (الموسمية).*
- *تكون الغابات المُعتدلة دائمة الخضرة ساحلية.*
- *التّيجة هي الغابات الشَّمالية، حيث الشِّتاء القارس.*
- *التّندرا مساحة مُتجمدة إلى حد كبير، وهي خالية من الأشجار وذات فصل نمو قصير.*

58-3 بيئات المياه العذبة

- *تعتمد الحياة في مناطق المياه العذبة على توافر الأكسجين.*
- *تتغيَّر بيئات البُحيرات والبرك مع عُمق الماء.*
- *تمتلك المياه قليلة الغذاء أكسجينًا عاليًا، ولكنها ذات مُحتوى غذائي قليل.*
- *المياه حقيقية التغذية تكون عالية المُحتوى الغذائي والعوالق النَّباتية، ولكنَّها قليلة الأكسجين.*

مقدّمة

يشمل الغلاف الحيوي مُعظم المُجتمعات الحية على الأرض، من الحياة الغزيرة في الغابات الاستوائيّة المطرية إلى مُجتمعات العوالق في مُحيطات العالم. بالمفهوم العام، يعكس توزيع الحياة على الأرض التَّنوع في البيئات غير الحية للعالم، مثل التَّنوع في كلّ من درجات الحرارة وتوافر الماء من بيئة يابسة إلى أخرى. يُمثِّل الشَّكل في هذه الصفحة صورة بالأقمار الصِّناعية لأمريكا، بناء على بيانات جُمعت خلال 8 سنوات. الألوان هي مفتاح للوفرة النِّسبية لمادة الكلوروفيل (اليخضور)، مُشيرًا إلى غنى المُجتمعات الحية. المساحات الخضراء والخضراء القاتمة على الأرض هي المساحات ذات الإنتاجية الأولية العالية (مثل الغابات المُزدهرة)، في حين تمثّل المساحات الصفراء صحارى أمريكا والتّندرا في الشَّمال البعيد، ذات الإنتاجية الأقل.

58-4 البيئات البحرية

- *للمُحيطات المفتوحة إنتاجية أولية مُنخفضة.*
- *تُوفِّر الأنظمة البيئية للرَّف القاري مصادر غزيرة.*
- *تُعاني مناطق النَّبع خلط المواد الغذائية والأكسجين.*
- *البحر العميق بارد ومُعتم، وفيه بعض المُجتمعات المثيرة للاهتمام.*

58-5 تأثيرات الإنسان في الغلاف الحيوي: التَّلوث واستنزاف الموارد

- *بيئات المياه العذبة مُهدَّدة بالتَّلوث واستهلاك المصادر.*
- *تهدّد إزالة الغابات الأنظمة البيئية اليابسة.*
- البيئات البحرية تُستنزف من الأسماك والأنواع الأخرى.
- *أدَّى استنزاف (تآكل) طبقة الأوزون في طبقة الستراتوسفير إلى «ثقب» الأوزون.*

58-6 تأثيرات الإنسان في الغلاف الحيوي: الاحتباس الحراري (الدفيئة)

- *تتوقَّع نماذج حاسوبية مُستقلة تغيُّرات عالمية.*
- *ثاني أكسيد الكربون الغاز الرّئيس لظاهرة البيت الزُّجاجي.*
- *تؤكد أدلَّة حدوث الاحتباس الحراريّ.*
- *أثَّر التَّغيُّر في درجة الحرارة العالية في الأنظمة البيئية في الماضي، وما زال يُؤثر الآن.*
- *يُؤثِّر الاحتباس الحراريّ في جماعات البشر كذلك.*

1-58 تأثيرات الشَّمس، والرِّياح، والماء في النِّظام البيئي

تتأثر الأنماط العالمية الرّئيسة للحياة على الأرض بشكل كبير ب: (1) كمية أشعة الشَّمس التي تصل إلى الأجزاء المُختلفة من الأرض والاختلافات الموسمية لتلك الأشعة. (2) أنماط دورات الغلاف الجوي العالمي، وأنماط الدَّورات النَّاتجة للمُحيطات. تتفاعل الخصائص المحلية، مثل أنواع التُّربة وارتفاع الأرض، مع الأنماط العالمية في الشَّمس، والرِّياح، وتيارات المياه لتُحدِّد الأحوال التي توجد فيها الحياة، وبالتَّالي تُحدِّد توزيع الأنظمة الحيوية.

الطاقة الشَّمسية ودوران الأرض يؤثران في دورات الغلاف الجوي

تستقبل الأرض مُعدَّلات عالية من الأشعة الشَّمسية على شكل أشعة كهرومغناطيسية عند الأطوال الموجية المرئية وقُرب – المرئية. يستلم كلّ متر مُربع من الغلاف الجوي الخارجي 1400 جول لكلّ ثانية تقريبًا، مما يكافئ إنتاج أربعة عشر مصباحًا ضوئيًا، قوة كلّ واحد 100 واط.

حالما تعبر الطَّاقة الإشعاعية الشَّمسية الغلاف الجوي، تعدّل شدتها وتركيبها الموجي. فنصف الطَّاقة تقريبًا يتمُّ امتصاصها مِن قِبَل الغلاف الجوي، والنِّصف الآخر يصل سطح الأرض. تمتَّص غازات الغلاف الجوي بعض الأطوال الموجية بشدَّة، في حين تعبر بعض الأطوال الموجية بحرية. ولذلك، فإنّ التَّركيب الموجي للأشعة الشَّمسية التي تصل سطح الأرض يكون مُختلفا عن التركيب الذي تطلقه الشَّمس. فمثلًا، يتمُّ امتصاص حزمة الأشعة فوق البنفسجية، التي يُطلق عليها الأشعة فوق البنفسجية – ب (UV-B)، بشدة بواسطة الأوزون (O_3) في الجو، ولهذا فإنّ هذه الأشعة تكون قليلة جدًا عند وصول الطَّاقة الشَّمسية إلى سطح الأرض.

كيف تُؤثِّر الأشعة الشَّمسية في المُناخ

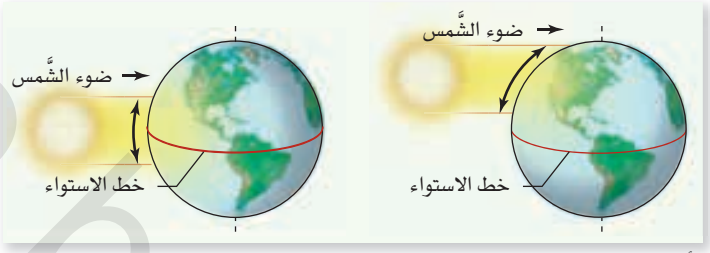
تأخذ بعض المناطق على سطح الأرض طاقة من الشَّمس أكثر من غيرها. وتُؤثِّر هذه الاختلافات كثيرًا في المُناخ.

السبب الرّئيس لاختلاف الأشعة الشَّمسية من مكان إلى آخر على الأرض يكمن في حقيقة أنَّ الأرض كروية (الشكل 58-1 أ)؛ فالمناطق الاستوائيّة دافئة لأنَّ أشعة الشَّمس تصل تقريبًا عمودية على سطح الأرض على مناطق قريبة من خط الاستواء. الزَّاويةُ التي تضربُ بها أشعة الشَّمس، وتُسمَّى زاوية السُّقوط *Angle of incidence*، المناطقَ القريبة من الأقطاب، توزعُ الطَّاقة الشَّمسية على مساحة أكبر من الأرض، مُوفِّرةً طاقة أقل لكلّ وحدة مساحة أرضية. فكما يُبيِّن الشَّكل 58-2، تكون أعلى مُعدَّلات درجات حرارة سنوية عند خط الاستواء (خط عرض صفر°).

يلعب دوران الأرض السَّنوي حول الشَّمس ودورانها على محورها أيضًا دورًا مُهمًا في تحديد أنماط الأشعة الشَّمسية وتأثيرها في المُناخ (الشكل 58-1 ب). إنَّ محور دوران الأرض ليس عموديًا على المُستوى الذي تدور فيه حول الشَّمس. ولأنَّ محور الأرض يميل بزاوية مقدارها 23.5° تقريبًا، فإنّ تعاقب الفصول يحدث في أنحاء الأرض جميعها، خاصة عند خطوط العرض البعيدة عن خط الاستواء. فنصف الكرة الشَّمالي، مثلًا، يميل نحو الشَّمس في بعض الأشهر، ولكن بعيدًا عنها في أشهر أُخرى، مكوِّنًا الصَّيف والشِّتاء.

أنماط الدَّورات العالمية في الغلاف الجوي

يرتفع الهواء السَّاخن بالنِّسبة إلى الهواء الأبرد لأنَّ جُزيئات الهواء السَّاخن تزداد حركتها بازدياد درجات الحرارة، مما يجعلها أقل كثافة. وعلى هذا، فإنّ التسخين الشَّمسي الكثيف لسطح الأرض عند خطوط العرض الاستوائيّة يجعل الهواء يرتفع



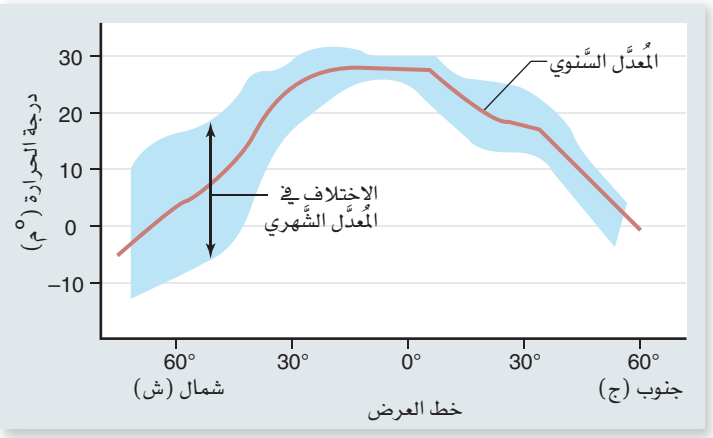
أ.

ب.

الشكل 58-1

العلاقات بين الأرض والشَّمس مهمة في تحديد طبيعية الحياة على الأرض وتوزيعها. أ. حزمة الطَّاقة الشَّمسية التي تضرب الأرض في خطوط العرض الوسطى للنِّصف الشَّمالي للكرة الأرضية (أو الجنوبي) تنتشر فوق منطقة من سطح الأرض أوسع من حزمة مُساوية تضرب الأرض عند خطِّ الاستواء. ب. حقيقة أنَّ الأرض تدور حول الشَّمس مرة في كلّ سنة لها تأثير في المُناخ. في نصفي الكرة الأرضية الشَّمالي والجنوبي، تتغيَّر درجة الحرارة في دورة سنوية؛ لأنَّ محور الأرض غير مُتعامد على مُستوى المدار، ولهذا يميل كلّ نصف كرة نحو الشَّمس في بعض الأشهر، وبعيدًا عنها في أشهر أخرى.

إلى الأعلى نحو الغلاف الجوي عند هذه الخطوط. هذا الهواء المُرتفع غني ببخار الماء؛ أولًا، لأنَّ قُدرة الهواء على الإمساك بالبُخار تزداد بالتَّسخين. ثانيًا، أنَّ أشعة الشَّمس المُكثَّفة على خط الاستواء تُوفِّر الحرارة اللازمة لتسخين كميات كبيرة من الماء وتبخيرها. بعد التَّسخين، يرتفع الهواء الرَّطب عن السَّطح (الشكل 58-3)، ثُمَّ يتحرك بعيدًا عن خط الاستواء ولارتفاعات عالية (فوق 10كم)، نحو الشَّمال في النِّصف الشَّمالي للأرض، ونحو الجنوب في النِّصف الجنوبي للأرض. يحل محل الهواء المُرتفع هواء أبرد يتَّجه نحو خط الاستواء على طول سطح الأرض من



الشكل 58–2

يتغيَّر مُعدَّل درجة الحرارة السَّنوي بتغير خط العرض. يُمثِّل الخط الأحمر مُعدَّل درجة الحرارة السَّنوي على خطوط عرض مُختلفة، تتراوح من قُرب القطب الشَّمالي عند اليسار إلى قُرب القارة المُتجمدة الجنوبية عند اليمين؛ يقع خط الاستواء على خط عرض صفر درجة. على كلّ خط عرض، الحافة العلوية للمنطقة الزَّرقاء هي أعلى مُعدَّل درجة حرارة شهري لوحظ في كلّ أشهر السَّنة، والحافة السُّفلية هي أقل مُعدَّل درجة حرارة شهري.

الشَّمال من الشَّمال والجنوب. تُشكِّل حركات الهواء هذه أهم خاصية لدورة الغلاف الجوي العالمية: يتحرَّك الهواء نحو خط الاستواء على سطح الأرض، يرتفع عند خط الاستواء، ومن ثمَّ يندفع بعيدًا عنه على ارتفاعات عالية. تتأثَّر الأنماط الفعلية لتدفُّق الهواء بدوران الأرض على محورها؛ و سنُناقش هذا قريبًا.

لأسباب مُعقدة، الهواء الذي يرتفع عاليًا عند خط الاستواء وبعيدًا نحو ارتفاعات عالية في نصفي الكرة الأرضية يعود مرة أخرى إلى سطح الأرض عند خط عرض 30° تقريبًا، في كلّ من الشَّمال والجنوب (انظر الشكل 58–3). خلال مسار هذه الحركة، يتغيَّر المُحتوى الرَّطب للهواء جذريًّا بسبب التَّغيُّرات في درجات الحرارة التي يتعرَّض لها الهواء. تُخفِّض عملية التَّبريد قُدرة الهواء على حمل بخار الماء. ولهذا، فإنّ أغلب بخار الماء في الهواء الصَّاعد من خط الاستواء يتكاثف ليُشكِّل غيومًا وأمطارًا كلما ارتفع الهواء إلى الأعلى. هذا المطر يتساقط على خطوط العرض قُرب خط الاستواء، حيث تتعرَّض خطوط العرض هذه لأكثر كمية هطل على الأرض.

وفي الوقت الذي يبدأ فيه الهواء الهابط نحو سطح الأرض عند خط طول قريب من 30°، فإنه يصبح باردًا، ويكون قد فقد مُعظم بخار الماء فيه. على الرَّغم من أنَّ الهواء يسخن مرة أخرى عند نزوله، فإنَّه لا يكسب الكثير من بخار الماء في طريق نزوله. مُعظم الصحارى العظمى تقع على خطوط عرض قريبة من 30° بسبب الهبوط الثَّابت للهواء الجاف على سطح الأرض عند هذه الخطوط. وتشكل الصَّحراء الكُبرى أكثر الأمثال مأساوية.

يتدفَّق الهواء الهابط عند خطوط عرض قريبة من 30° جُزئيًّا فقط نحو خط الاستواء بعد وصوله إلى سطح الأرض. بعض هذا الهواء يتدفَّق نحو الأقطاب، مُساعدًا على تكوين رياح في كلّ نصف من الأرض تهب على سطح الأرض من خطوط عرض 30° نحو خطوط عرض 60°. وعند خطوط عرض قُرب 60° يميل الهواء للارتفاع من سطح الأرض نحو ارتفاعات عالية.

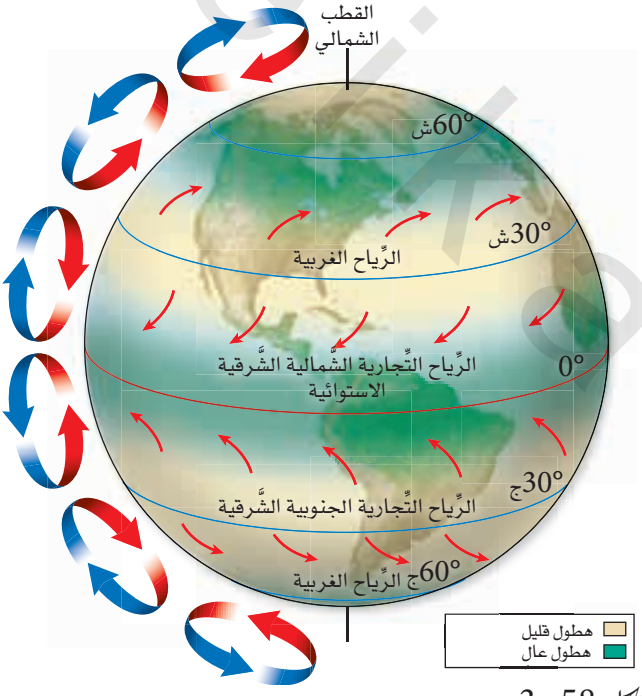
استقصاء

لماذا تكون الأرض أكثر دفئًا عند خطوط عرض قريبة من صفر°؟

تأثير كوريولس

لو أنَّ الأرض لا تدور حول محورها، فإنّ حركات الهواء العالمية ستتبع الأنماط البسيطة التي ذُكرت قبل قليل. ولكن تيارات الهواء – الرِّياح – تتحرَّك خلال سطح يدور. ولأنّ الأرض الصَّلبة تدور تحت الرِّياح، فإنّ الرِّياح تتحرَّك في مسارات مُنحنية عبر السَّطح، بدلًا من مسارات مُستقيمة. تسمَّى حركة الرِّياح بمسارات مُنحنية نتيجة لدوران الأرض **تأثير كوريولس Coriolis effect**.

فإذا وقفت على القُطب الشَّمالي، فإنّ الأرض ستبدو لك كأنَّها تدور على محورها عكس اتجاه عقارب السَّاعة، ولكن إذا كنت في القُطب الجنوبي، فإنّ الأرض سوف تبدو كأنَّها تدور مع اتجاه عقارب السَّاعة. هذه الخاصية للكرة التي تدور، وهي أنَّ الدَّوران يكون مُتعاكسًا إذا نظرنا إليه من قطبيها، يُفسِّر لماذا يكون اتجاه تأثير كوريولس مُتعاكسًا في نصفي الكرة الأرضية. في نصف الكرة الشَّمالي، تنحني الرِّياح



الشكل 58–3

الأنماط العالمية للدَّورات الجوية. يُظهر الشَّكل أنماط دوران الهواء التي تسود بمُعدَّل أسابيع أو أشهر من الزَّمن (في أي يوم ربما تختلف الأنماط بشكل شديد عن مُعدَّلات الأنماط هذه). ارتفاع الهواء الذي سبق تبريده يُكوِّن حزمًا من هطل واسع قُرب خط الاستواء وعلى خطوط عرض قُرب 60° شمالًا و 60° جنوبًا. الهواء الذي فقد مُعظم رطوبته على مُرتفعات عالية يتَّجه للنُّزول على سطح الأرض عند خطوط عرض قُرب 30° شمالًا و30° جنوبًا، مُكوِّنًا حزمًا قليلة الهطل نسبيًّا. تُظهر الأسهم الحمراء الرِّياح التي تهب عند سطح الأرض؛ وتُظهر الأسهم الزَّرقاء الاتجاه الذي تهب فيه على ارتفاعات عالية. تتنقل الرِّياح بمسارات مُنحنية نسبةً لسطح الأرض؛ لأنَّ الأرض تدور على محورها تحت الرِّياح (تأثير كوريولس). مشكلة التعبيرات اللغوية يجب فهمها، وهي أنَّ الأسماء الاصطلاحية المُعطاة للرِّياح تُشير إلى اتجاهات الرِّياح من حيث هبوبها، لا إلى اتجاهات الرِّياح إلى حيث هبوبها؛ لهذا، الرِّياح ما بين 30° و60° تُعرف بالرِّياح الغربية؛ لأنَّها تأتي من الغرب. لسوء الحظ، يستعمل علماء المُحيطات اصطلاحات مُعاكسة، فهم يُسمُّون تيارات المياه اعتمادًا على الاتجاهات التي تتحرَّك إليها.

Oceanography.com

إلى يمين اتجاه حركتها دائمًا؛ وفي نصف الكرة الجنوبي، تنحني نحو اليسار دائمًا.

تأمَّل الرِّياح السَّطحية التي تهب من خط العرض 30° تقريبًا نحو خط الاستواء في كلّ نصف كرة أرضية. في نصف الكرة الشَّمالي، تنحني الرِّياح نحو اليمين، لذلك فهي تميل إلى الهبوب في اتجاه الغرب وإلى اتجاه خط الاستواء أيضًا. في نصف الكرة الأرضية الجنوبي، تنحني الرِّياح إلى اليسار، ما يعني أنها أيضًا تهب نحو الغرب و تهب نحو خط الاستواء. النَّتيجة أنَّ الرِّياح على جانبي خط الاستواء – تُسمَّى الرِّياح التِّجارية – تهب من الشَّرق في اتجاه الغرب. (انظر الشكل 58-3)

تتَّبع الرِّياح بين 30° و 60° المبادئ نفسها. الرِّياح في نصف الكرة الأرضية الشَّمالي تنحني نحو اليمين، ولذلك فهي تهب في اتجاه الشَّرق، وكذلك نحو القُطب. أما الرِّياح التي في النِّصف الجنوبي للكرة الأرضية فتنحني نحو اليسار، وكذلك نحو القُطب. لذا، ففي نصفي الكرة الأرضية تهب الرِّياح بين 30° و 60° من الغرب نحو الشَّرق؛ وتُدعى هذه الرِّياح الرِّياح الغربيةَ.

تحرك الرياح تيارات المُحيط العالمية بشكل رئيس

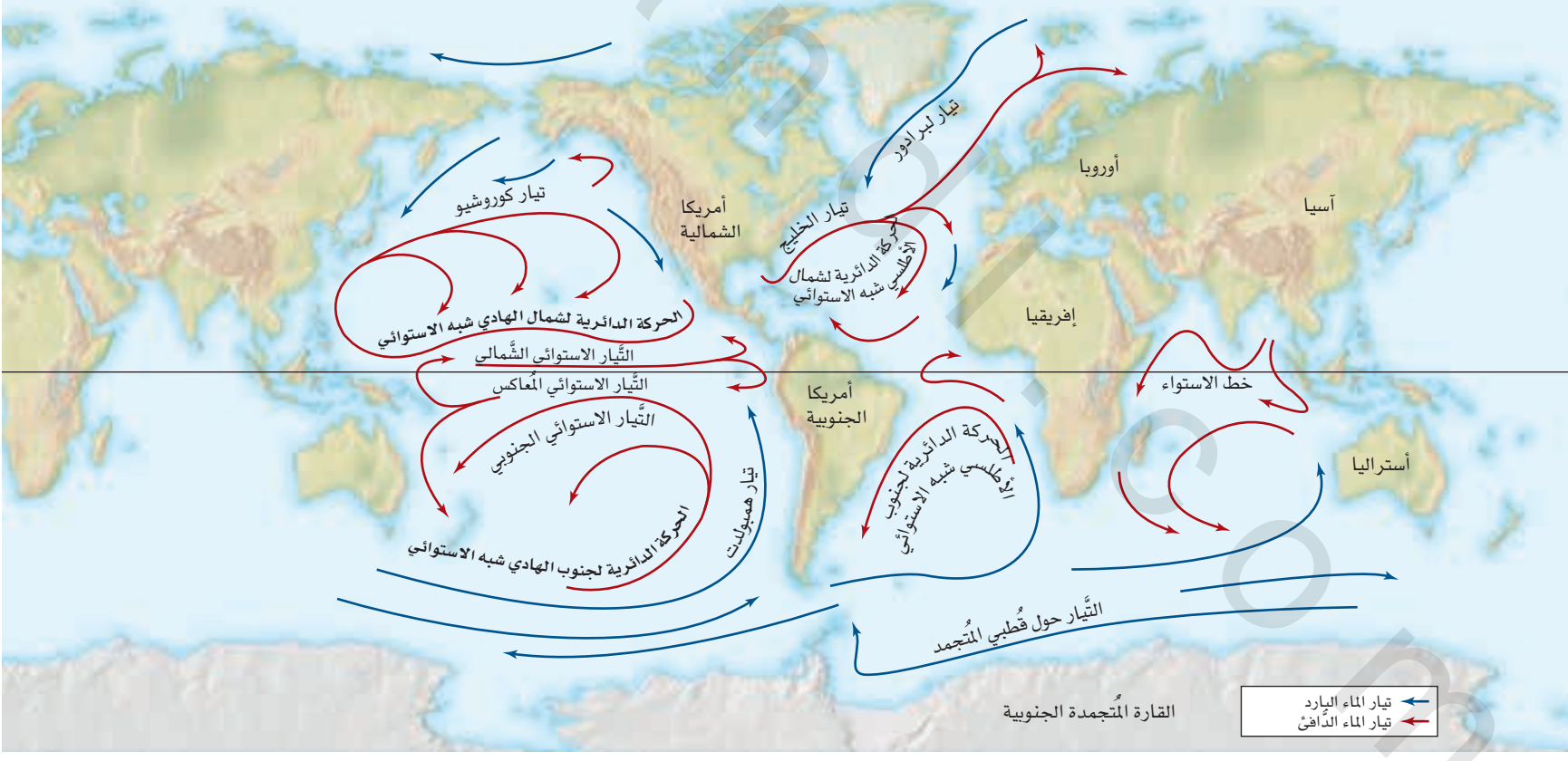
تيارات المُحيط الرئيسة تقودها الرِّياح على سطح الأرض، ما يعني أنَّ تيارات المُحيط بشكل غير مُباشر تُحرِّكها الطَّاقة الشَّمسية. تجعل المدخلات الإشعاعية لحرارة الشَّمس الغلاف الجوي في حالة حركة، كما ذكرنا سابقًا، ومن ثمَّ فإنّ الرِّياح تضع المُحيطات بحالة حركة.

في المُحيط الأطلسي الشَّمالي (الشكل 58-4)، نمط الرِّياح العالمية هو أنَّ الرِّياح السَّطحية تميل إلى الهبوب من الشَّرق في اتجاه الغرب بالقُرب من خط الاستواء، في حين أنها تهب من الغرب في اتجاه الشَّرق على خطوط العرض الوسطى (بين 30° و 60°). ونتيجة لهذا، تميل مياه المُحيط الأطلسي الشَّمالي السَّطحية إلى التَّحرُّك بمنحنى ضخم مُغلق – يُدعى **الحركة الدائرية Gyre** – تتدفَّق فيها من أمريكا الشَّمالية إلى أوروبا، وخطوط العرض الوسطى، ثُمَّ تعود من أوروبا وإفريقيا إلى أمريكا الشَّمالية عند خطوط عرض قُرب خط الاستواء.

تتأثَّر تيارات المياه بتأثير كوريولس. ولذلك، فإنّ هذا التأثير يُسهم بهذه الحركة المُنحنية المُغلقة في اتجاه عقارب الساعة. تميل المياه التي تجري عبر المُحيط الأطلسي نحو أوروبا عند خطوط العرض الوسطى إلى اليمين، وتدخل التَّدفُّق الشَّرقي في اتجاه الغرب قُرب خط الاستواء. هذا الجريان الأخير يميل أيضًا إلى الانحناء نحو اليمين، ويدخل التَّدفُّق القادم من الغرب نحو الشَّرق عند خطوط العرض الوسطى. في المُحيط الأطلسي الجنوبي، تقع الأحداث نفسها، ولكن كأنَّها صورة مرآة، و تحدث الحركات الدائرية نفسها مع اتجاه عقارب السَّاعة، وعكس اتجاه عقارب السَّاعة في المُحيط الهادي الشَّمالي والجنوبي كذلك.

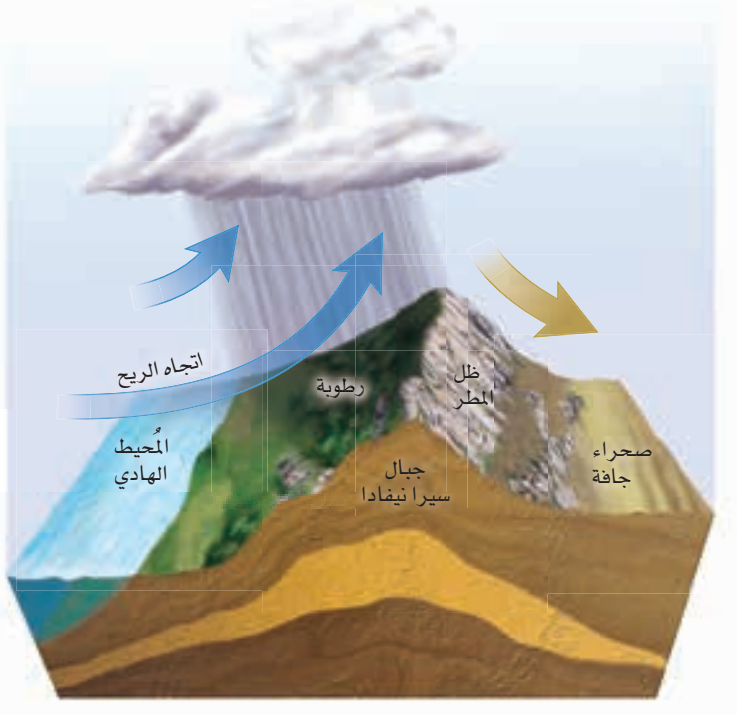
تُؤثِّر الاختلافات الإقليمية والمحلية في الأنظمة البيئية اليابسة

تتأثَّر الظُّروف البيئية لمكان ما بالتَّأثيرات الإقليمية والمحلية للأشعة الشَّمسية، ودوران الهواء، ودوران المياه، وليس فقط بالأنماط الإجمالية لهذه العمليات. في هذا الجزء، سنرى بعض الأمثلة على التَّأثيرات الإقليمية والمحلية، مُركِّزين على الأنظمة البيئية اليابسة فقط. وتشمل هذه التَّأثيرات: ظلال الأمطار، والرِّياح الموسمية، والارتفاع، ووجود عوامل مُناخ دقيقة.



الشكل 58-4

دورات المُحيط. في مراكز عدد من أحواض المُحيطات العُظمى، تتحرَّك المياه السَّطحية في أنماط مُنحنية ضخمة تُسمَّى الحركة الدائرية. تُؤثِّر هذه الحركات المائية في الإنتاجية الحيوية في المُحيطات، و تُؤثر أحيانًا في مُناخ اليابسة القريبة، كأن يجلب تيار الخليج مثلًا المياه الدَّافئة إلى منطقة الجُزر البريطانية.



الشكل 58-5

تأثير ظل المطر كما هو ممثَّل في كاليفورنيا. ترتفع الرِّياح المُحمَّلة بالرُّطوبة من المُحيط الهادي، وتبرد عندما تُواجه جبال سيرا نيفادا. عندما تقل قُدرة الهواء على حمل الرُّطوبة في الارتفاعات الأعلى والأبرد، يحصل الهطل، جاعلًا سفوح الجبال المُواجهة للبحر رطبةً؛ تتكوَّن غابات طويلة على هذه السُّفوح تشمل غابات تحتوي أشجار السكويه الضَّخمة المشهورة (*Sequoiadendron giganteum*). عندما ينزل الهواء على الجهة الشَّرقية من سلسلة الجبال، تزداد قُدرته على حمل الرُّطوبة مرة أخرى، ويحمل الرُّطوبة من المناطق المُحيطة. نتيجةً لذلك، تُصبح السُّفوح الشَّرقية للجبال جافة، وتتكوَّن صحارى ظل المطر في بعض الأحيان.

ظلال المطر

تتكوَّن الصحَّارى على الأرض أحيانًا بسبب تقاطُع الرِّياح المُحمَّلة بالرُّطوبة القادمة من البحر مع سلاسل الجبال. عندما تتدفق الرِّياح نحو اليابسة من المُحيط، فإنها تصادف الجبال (الشكل 58-5)، لهذا يرتفع الهواء عاليًا، وتقل قُدرته على حمل الرُّطوبة؛ لأنَّه يُصبح أبرد على ارتفاعات عالية، مُسبِّبًا سقوط المطر على السُّفوح المُواجهة للبحر. بعد ذلك، عندما يهبط الهواء - الذي نُزعت منه مُعظم رطوبته- على الجهة الأخرى من سلاسل الجبال، يبقى جافًّا على الرَّغم من أنَّه أصبح أسخن، وعندما يُصبح أسخن، تزداد مقدرته على حمل الرُّطوبة، ما يعني أنَّه يأخذ الرُّطوبة بكل سهولة من التُّربة والنَّبات.

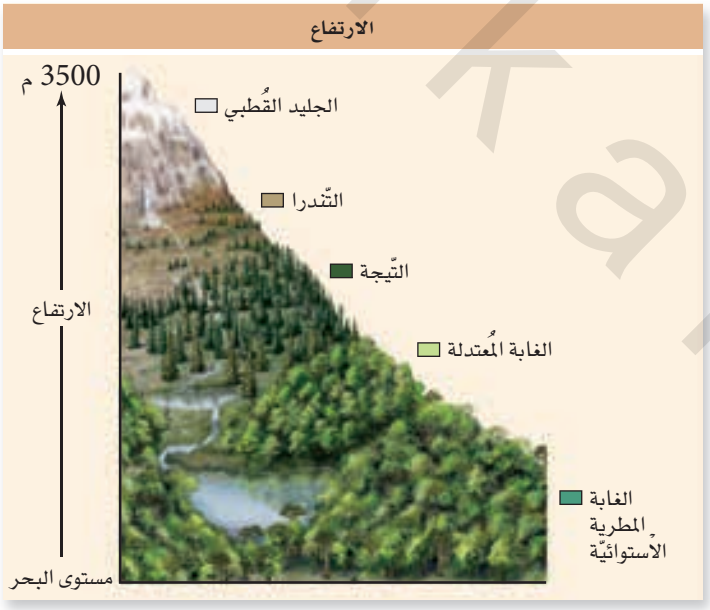
إحدى نتائج هذا الوضع أنَّ جهتي سلسلة الجبال تختلفان كمية الرُّطوبة؛ في كاليفورنيا، مثلًا، تكون السُّفوح الشَّرقية لجبال سيرا نيفادا - التي لا تُواجه المُحيط الهادي - أكثر جفافًا من السُّفوح الغربية. النتيجة الأخرى، هي أنَّ الصَّحراء قد تتكوَّن على الجهة الجافة، مثل صحراء موجافي. ويُقال هنا: إنَّ الجبال تُسبِّب تكوين **ظل المطر Rain shadow**.

الرِّياح الموسمية

قارة آسيا ضخمةٌ، لدرجة أنَّ التَّسخين والتَّبريد لسطحها مع مرور الفصول يُسبِّب إزاحة إقليمية شديدة لأنماط الرِّياح. خلال الصَّيف، تسخن كتلة اليابسة أكثر من المُحيطات المُجاورة، ولكن في الشتاء تبرد كتلة اليابسة أكثر من المُحيطات. ينتج عن هذا أنَّ تهبّ الرِّياح من المياه في اتجاه قارة آسيا في الصَّيف، خاصةً في منطقة المُحيط الهندي والمُحيط الهادي الاستوائي الغربي. ينعكس هبوب هذه الرِّياح فتخرج من القارة نحو المُحيطات في الشتاء. تُسمَّى هذه الرِّياحُ المُتغيِّرة الاتجاه فصليًّا **الرِّياحَ الموسميةَ Monsoons**. تُؤثِّر هذه الرِّياح في أنماط سقوط المطر، وتُحدِّد قوة هذه الرِّياح ومدّتها الفرقَ بين وفرة الغذاء ونُدرته لملايين البشر في المنطقة كلّ سنة.

الارتفاع

يتمثل نمط إقليمي آخر مُهم في أنَّ درجة الحرارة وظروفًا أُخرى في المناطق الجبلية تتغيَّر مع الارتفاع. فعند أي خط عرض، تهبط درجة حرارة الهواء 6° س تقريبًا كلّ 1.000م زيادة في الارتفاع. التَّبعات البيئية لهذا التَّغيُّر في درجة الحرارة مع الارتفاع شبيهة بتغيُّر درجة الحرارة مع خط العرض (الشكل 58-6).



الشكل 58-6

يُؤثِّر الارتفاع في توزيع الأقاليم الحيوية تقريبًا، كما تفعل خطوط العرض. الأقاليم التي تقع عادةً بعيدًا عن خط الاستواء إلى الشَّمال، وعلى مُستوى سطح البحر، تقع أيضًا في المناطق الاستوائيّة على ارتفاعات جبلية عالية. ولهذا، على جبل عالٍ في المناطق الاستوائيّة، يُمكن للمرء أن يرى تتابع الأقاليم مثل تلك الواضحة في أعلى الشَّكل. في شمال أمريكا، يُؤدي 1000م زيادة في الارتفاع إلى هبوط في درجة الحرارة يساوي 880 كم زيادة في خطوط العرض.

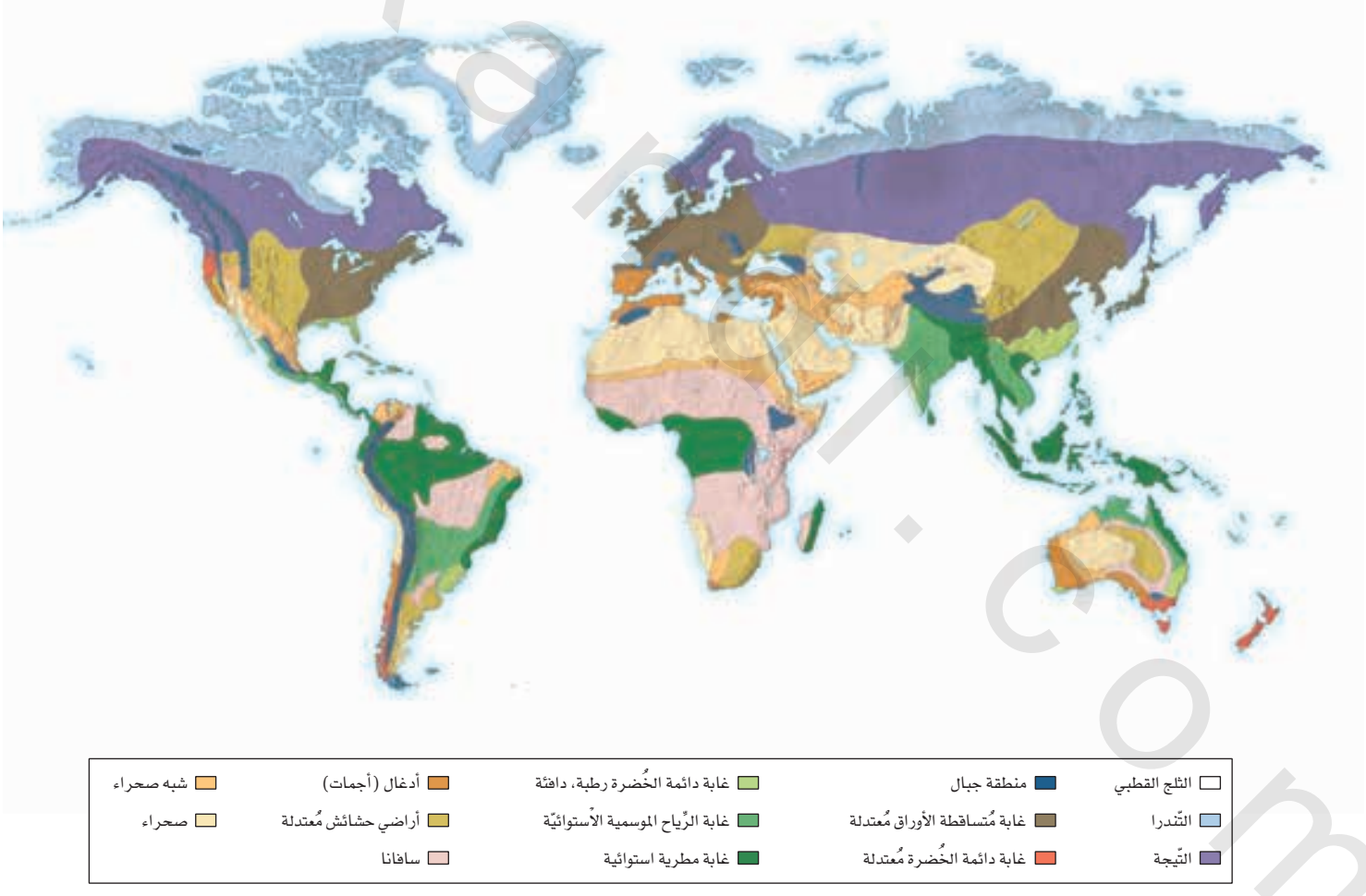
المُناخ الدَّقيق (المناخ المحلي)
تختلف الظُّروف أيضًا بطرق مُهمّة في أبعادٍ مكانية صغيرةٍ جدًا. فمثلًا، في الغابة، الطَّير الذي يجلس في رقعة مفتوحة يُمكن أن يُواجه أشعة شمسية كثيفة، ودرجة حرارة هواء عالية، ورطوبة مُنخفضة، مع أنَّ فأرًا يختبئ تحت جذع شجرة على بعد 10 أقدام ربما يُواجه ظلاً، ودرجة حرارة منخفضة، وهواء مُشبعًا ببخار الماء. مثل هذه المجموعات الإقليمية من الظُّروف المُناخية تُسمَّى **المُناخَ الدقيق (المناخ المحلي) Microclimate**. ينشر عمال الحدائق قشًّا فوق المروج المزروعة حديثًا ليوفِّروا مُناخًا دقيقًا (محليًّا) باردًا، ورطبًا مُناسبًا للنَّباتات الصَّغيرة.

تُحرّك الشَّمس مُعظم ديناميكية (نشاطية) الأرض. يولّد التَّسخين الشَّمسي لبعض المناطق العالمية بالنسبة إلى غيرها أنماطًا عالمية من دوران الغلاف الجوي، التي بدورها تُطلق أنماطًا عالمية من دورات الماء في المُحيطات. تُؤثّر هذه الأنماط – إضافة إلى التَّغيُّرات الفصلية في الأشعة الشَّمسية التي تستقبلها الأرض – بقوة في الظُّروف (مثل درجة الحرارة والهطل) التي تتوافر للمخلوقات الحية في الأجزاء المُختلفة من العالم. تُؤثّر ظواهر إقليمية مثل ظلال الأمطار والارتفاع أيضًا في الظُّروف التي تتوافر للمخلوقات الحية.

2-58 أقاليم الأرض الحيوية

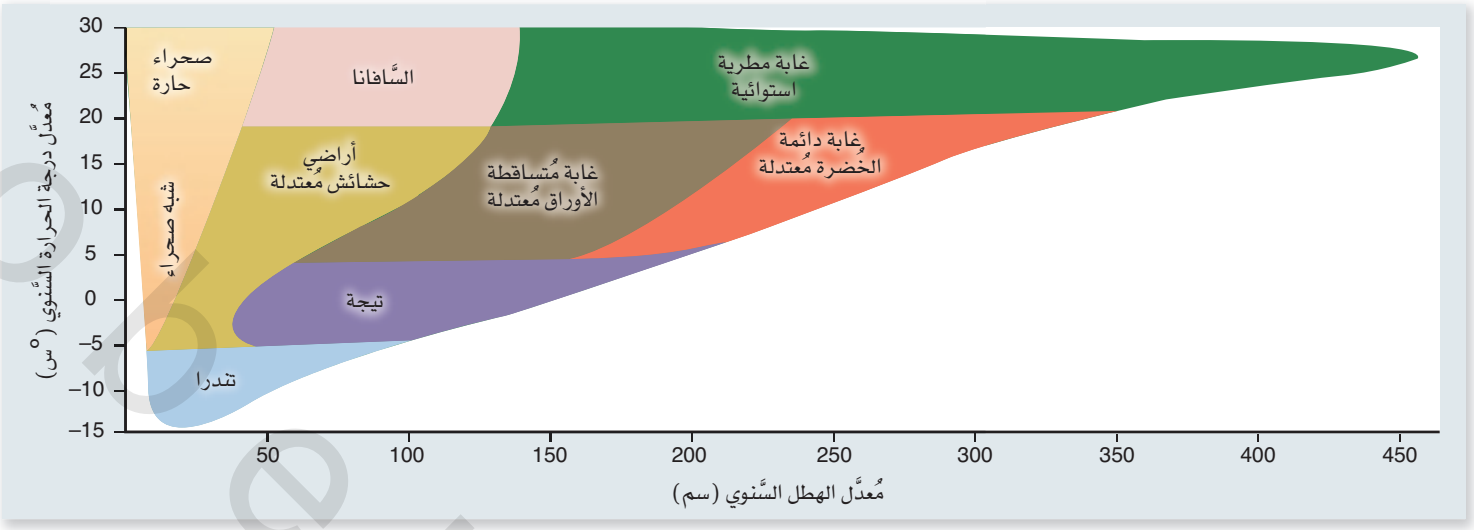
الأقاليم الحيوية Biomes هي الأنواع الرَّئيسة من الأنظمة البيئية على الأرض. كلّ إقليم له خصائصه المظهرية المميزة، وينتشر فوق مساحات واسعة من اليابسة، ويُعرّف بشكل كبير بمجموعة من الظُّروف المُناخية الإقليمية. تُسمَّى الأقاليم استنادًا إلى التَّراكيب النَّباتية التي تغطيها، ولكن قد تشمل الحيوانات الموجودة أيضًا.

و يُمكنك أن تتخيَّل من التَّعريف الواسع المُعطى للأقاليم الحيوية، فإنّ هناك طرقًا عدَّة لتصنيف البيئات اليابسة إلى أقاليم. هناك ثمانية أقاليم يُمكن تمييزها: (1) الغابة المطرية الاستوائيّة. (2) السَّافانا. (3) الصَّحراء. (4) أراضي الحشائش المُعتدلة. (5) الغابة المُعتدلة مُتساقطة الأوراق. (6) الغابة المُعتدلة دائمة الخُضرة. (7) التّيجة. (8) التّندرا.



الشكل 58–7

توزيع الأقاليم الحيوية. كلّ إقليم يتشابه في التَّركيب النَّباتي والمظهر حيثما وجد.



الشكل 58-8

طرق التنبؤ بتوزيع الأقاليم الحيوية. تُعدّ درجة الحرارة والهطول تنبُّؤين مُهمَّين جدًا لتوزيع الأقاليم، رغم أنَّ عوامل أخرى ذات أثر أحيانًا.

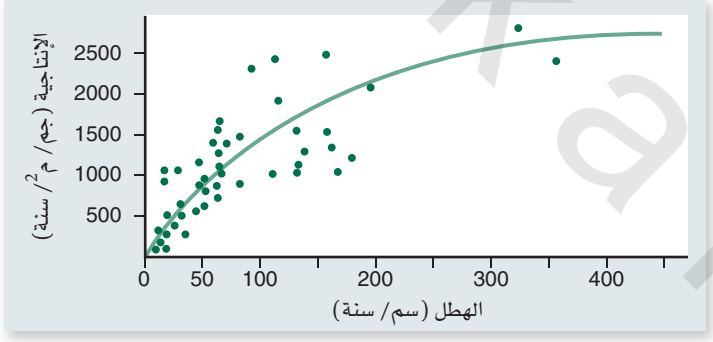
ميَّز علماء البيئة ستة أقاليم إضافية، هي: الثلج القطبي، ومنطقة الجبال، والأجمة، والغابة الرَّطبة الدَّائمة الخُضرة، وغابة الرِّياح الموسمية الاستوائيّة، وشبه الصَّحراء. وقد جمع علماء بيئة آخرين هذه الأقاليم السِّتة مع الأقاليم الثمانية. ويُظهر (الشَّكل 58-7) توزيع الأقاليم الأربعة عشر كلّها.

تُعرَّف الأقاليم بميزاتها من التَّراكيب النَّباتية، والظُّروف المُناخية المُرتبطة، وليس بالأنواع المُحدَّدة من النَّباتات الموجودة فيها. فقد تختلف منطقتان في الإقليم نفسه بناءً على ذلك من حيث الأنواع السَّائدة في كلّ منهما. فمثلًا، الغابات المطرية الاستوائيّة الموجودة حول العالم، تتكوَّن جميعها من أشجار طويلة، كثيرة الأوراق، ولكن الأنواع المُحدَّدة من الأشجار التي تسود الغابات المطرية الاستوائيّة في أمريكا الجنوبية مُختلفة عن تلك التي في الغابات الإندونيسية. التَّشابه بين مثل هذه الغابات ناتج عن التَّطور الالتقائي (انظر الفصل الـ 21).

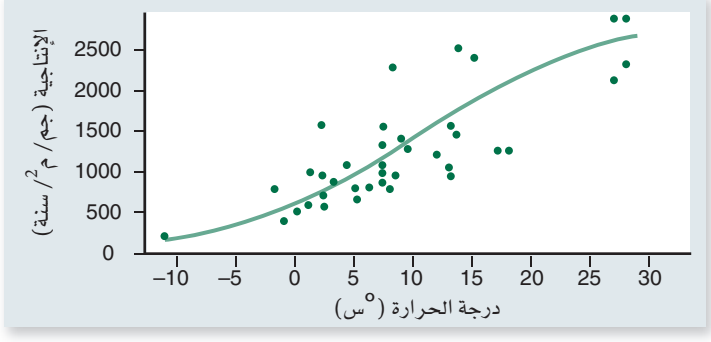
تُحدِّد درجةُ الحرارة والرُّطوبةُ الأقاليمَ غالبًا

في تحديد مكان وجود الأقاليم، العاملان البيئيان المُهمان هما درجة الحرارة والرُّطوبة. فكما نُشاهد في (الشَّكل 58-8)، إذا عَرَفت مُعدَّل درجات الحرارة السَّنوية، ومُعدَّل الهطل السَّنوي في منطقة على اليابسة، يُمكن لك غالبًا أن تتنبأ بالإقليم السَّائد. تُؤثِّر درجة الحرارة والرُّطوبة في النِّظام البيئي بطرق عدّة. أحد أسباب التَّأثير الكبير لهما أنَّهما مُرتبطان بشكل قوي مع الإنتاجية الأولية، التي ذُكرت في الفصل السَّابق (الشكل 58-9).

إن الأماكن المُختلفة التي لها مُعدَّل درجات الحرارة السَّنوية ومُعدَّل الهطل نفسهما تدعم أحيانًا أقاليم حيوية مُختلفةً، ما يُشير إلى أنَّ الحرارة والرُّطوبة ليسا العاملين الوحيدين المُهمين. فتركيب التُّربة والتَّكوين المعدني (انظر الفصل الـ 39) عاملان من عوامل عدَّة ذات تأثير. وربما يعتمد وجود الإقليم الحيوي أيضًا على ما إذا كانت ظروف درجة الحرارة والهطل فصلية مُؤكّدة أو ثابتة ثباتًا نسبيًّا.



أ.



ب.

الشكل 58-9

ارتباطات الإنتاجية الأولية مع درجة الحرارة والهطل. ترتبط الإنتاجية الأولية الصَّافية للأنظمة البيئية في 52 موقعًا حول العالم ارتباطًا وثيقًا مع (أ) مُعدَّل الهطل السَّنوي و (ب) مُعدَّل درجة الحرارة السَّنوي.

استقصاء

لماذا تتوقع أن تزداد الإنتاجية الأولية مع زيادة الهطل ودرجة الحرارة؟

الغاباتُ الاْستوائيّة المطريةُ أنظمةٌ استوائيةٌ عاليةُ الإنتاجية

الغابات الاْستوائيّة المطرية Tropical rain forests، التي 140 – 450 سم من المطر سنويًّا، أغنى الأنظمة البيئية على اليابسة (الشكل 58-10). إن لها إنتاجية عالية بسبب تمتعها بفوائد الحرارة العالية وكثرة الهطل، وهي تمتلك أيضًا تنوعًا حيويًّا عاليًا جدًا، كونها مكانًا وملجأ لنصف نباتات اليابسة وحيواناتها تقريبًا – أكثر من مليوني نوع! إذ يوجد أكثر من 1200 نوع من الفراشات في كلّ ميل مُربع واحد من الغابة المطرية البرازيلية – أي ضعف العدد الذي يوجد في أمريكا الشَّمالية كلها. الغابات المطرية الاْستوائيّة تُدوِّر العناصر الغذائية بسرعة، لذلك، فإنّ تربتها تفتقر إلى المخازن العظيمة للعناصر الغذائية.

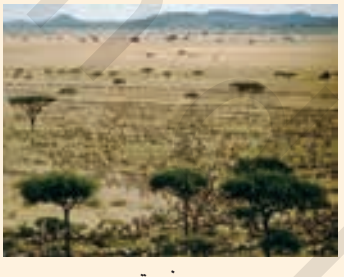
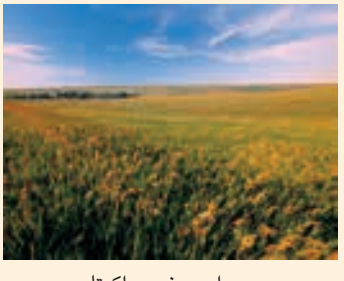
السَّافانا (إقليم الحشائش) أراضي حشائش استوائية ذات أمطار موسمية (فصلية)

السَّافانا Savannas أراضي حشائش استوائية أو شبه استوائية، تنبُت فيها غالبًا أشجار وشُجيرات مُتباعدة جدًا (انظر الشكل 58-10). على مستوى الكرة الأرضية، تقع السَّافانا غالبًا بوصفها نظامًا بيئيًّا وسطيًّا بين الغابات الاْستوائيّة المطرية والصِّحارى؛ ولها ميزات الأماكن الدَّافئة، حيث يكون مُعدَّل سقوط المطر السنوي (50 – 125 سم) قليلًا جدًا؛ هذا المعدّل لا يكفي لدعم الغابات المطرية، ولكن ليس قليلًا، بحيث يُنتج ظروفًا صحراوية.

يكون سقوط المطر في السَّافانا موسميًّا (فصليًّا) بدرجة كبيرة. وربما يُعَدّ نظام سيرنجيتي البيئي في إفريقيا الشَّرقية من أشهر الأمثلة في العالم على إقليم السَّافانا. في مُعظم منطقة سيرنجيتي، يدوم عدم سقوط الأمطار أشهرًا عدّة من السَّنة، ولكن في الأشهر الأخرى يكون المطر غزيرًا. تستجيب القطعان الضَّخمة من

الشكل 58-10

أقاليم العالم الحيوية الرئيسة

الإقليم الحيوي	المُناخ	مثال على الموقع	النَّباتات المُميَّزة	الحيوانات المُميَّزة
الغابة المطرية الاْستوائيّة	درجات حرارة عالية على مدار العام	الغابة المطرية البرازيلية	نوع نباتيّ	نوع حيوانيّ
السافانا	درجات حرارة دافئة على مدار العام	 سرنجيتي	نوع نباتيّ	نوع حيوانيّ
الصحراء	درجات حرارة دافئة وباردة، صحراء	موجافي	نوع نباتيّ	نوع حيوانيّ
أراضي الحشائش المُعتدلة	صيف دافئ وشتاء بارد	 براري جنوب داكوتا	نوع نباتيّ	نوع حيوانيّ

حيوانات الرَّعي في النِّظام البيئي لتغيُّرات المطر الموسمية؛ فبعض الأنواع تُهاجر بعيدًا عن الأنهار دائمة الجريان فقط في الأشهر التي يحدث فيها سقوط الأمطار.

الصَّحارى مناطق ذات أمطار قليلة

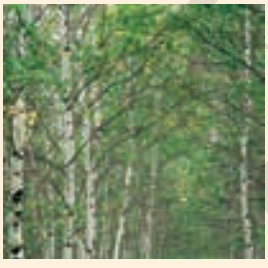
الصَّحارى Deserts مناطق جافة، حيث يكون المطر نادرًا (مُعدَّل سقوط المطر السَّنوي أقل من 25–40 سم عادةً)، ويصعب التَّنبؤ به (انظر الشكل 58-10). تعني صعوبة التَّنبؤ بالمطر أنَّ النَّباتات والحيوانات لا تتحمَّل الاعتماد على سقوط المطر مرة واحدة في السَّنة فقط. وكما ذكرنا سابقًا، تقع الكثير من الصَّحارى الكُبرى قُرب خطوط عرض 30° شمالًا و 30° جنوبًا بسبب أنماط دوران الهواء الإجمالية (انظر الشكل 58-3). و تتكوَّن بعض الصَّحارى الأُخرى من ظلال الأمطار (انظر الشكل 58-5).

تكون النَّباتات مُتباعدة في الصَّحارى، ويعتمد بقاء الحيوانات والنَّباتات على المُحافظة على الماء. تدخل بعض المخلوقات الصَّحراوية مراحل غير نشطة خلال فترات عدم وجود المطر. ولتجنُّب درجات الحرارة الشَّديدة، تعيش بعض الفقريات الصغيرة غالبًا داخل جحور عميقة باردة، ورطبة في بعض الأحيان. بعض الفقريات الصَّغيرة تخرج ليلًا فقط. ومن بين حيوانات الصَّحراء الكبيرة، يشرب الجمل كميَّات كبيرة من الماء عندما يكون متوافرًا، ومن ثمَّ يُحافظ عليه، لدرجة أنَّه يعيش أسابيع دون شرب الماء. يعيش بقر الوحش (ظباء كبيرة، صحراوية) مُعتمدًا على رطوبة الأوراق والجذور التي يُنقِّب عنها، و يشرب الماء عند توافره.

تمتلك أراضي الحشائش المُعتدلة تربةً غنيةً

تقع المناطق المُعتدلة في مُنتصف الطَّريق بين خط الاستواء والقطبين، حيث توجد **أراضي الحشائش المُعتدلة Temperate grasslands** (انظر الشكل 58-10). أراضي الحشائش هذه، وتُسمَّى أيضًا **المروج Prairies**، غطَّت ذات مرّة كثيرًا من داخل أمريكا الشَّمالية، وكانت مُنتشرةً بين أورآسيا وأمريكا الجنوبية أيضًا.

تخترق جذور الحشائش المُعمِّرة التُّربة عميقًا، وبشكل مميَّز، حيث تميل تربة أراضي الحشائش لأن تكون عميقة وخصبة. تكون أراضي الحشائش المُعتدلة مُنتجة بشكل كبير عندما تُستغل زراعيًّا، وقد تمَّ تحويل أراضٍ شاسعة بهذه

الإقليم الحيوي	المُناخ	مثال على الموقع	النَّباتات المُميِّزة	الحيوانات المُميِّزة
الغابة مُتساقطة الأوراق المعتدلة	صيف دافئ وشتاء بارد	مُتَّنزه أكاديا الوطني	 نوع نباتيّ	نوع حيوانيّ
الغابة دائمة الخُضرة المعتدلة	مُناخ مُعتدل	ماونت هود	نوع نباتيّ	نوع حيوانيّ
التَّيجة	درجات حرارة باردة جدًا	المنطقة الشمالية الغربية، كندا	نوع نباتيّ	نوع حيوانيّ
التَّندرا	درجات حرارة باردة جدًا	ألاسكا	نوع نباتيّ	نوع حيوانيّ

الطَّريقة. في أمريكا الشمالية وقبل هذا التغير في استعمال الأرض، كانت قطعان ضخمة من الثَّور الأمريكي، والوعل الأمريكي تستوطن أراضي الحشائش المُعتدلة. إن أراضي الحشائش المُعتدلة الطَّبيعية هي من الأقاليم التي تكيّفت مع الحرائق الدَّورية، ولذلك تلزمها النِّيران لكي تزدهر.

تكيّفت الغابات المُعتدلة ذات الأشجار مُتساقطة الأوراق مع التَّغيُّرات الفصلية (الموسمية)

تُشجِّع المُناخات الفصلية المُعتدلة (فصول صيف دافئة وأخرى شتاء باردة)، إضافة إلى الأمطار الكثيرة، **نمو غابات الأشجار مُتساقطة الأوراق المُعتدلة Temperate deciduous forests** في شرق الولايات المُتحدة، وشرق كندا، وأوراسيا (الشكل 58-10). الأشجار مُتساقطة الأوراق هي التي تُسقط أوراقها في الشِّتاء. الغزلان، والدّببة، والقنادس، والراكون هي من الحيوانات الشَّائعة في هذه الغابات.

تكون الغابات المُعتدلة دائمة الخُضرة ساحليةً

توجد **الغابات المُعتدلة دائمة الخُضرة Temperate evergreen forests** على خطوط السَّاحل ذات المُناخ المُعتدل، مثل التي في شمال غرب الولايات المُتحدة (انظر الشكل 58-10). تشمل النَّباتات الشائعة الأشجار، مثل البيسيّة، والصّنوبريات، والخشب الأحمر، والتي لا تسقط أوراقها (لهذا، فهي دائمة الخُضرة).

التّيجة هي الغابة الشَّمالية حيث الشِّتاء القارس

تختلف التّيجة والتّندرا (ستُوصف لاحقًا) عن أي إقليم آخر بأنَّ كلًّا منهما يمتد على شكل دوائر مُغلقة حول الأرض بشكل كامل (الشكل 58-7). تتكوَّن **التّيجة Taiga** من حزمة ضخمة من غابة شمالية تسودها أشجار مخروطية (البيسيّة، والشوكران، والتَّنوب) التي تحتفظ بأوراقها الشَّبيهة بالإبر على مدار العام (انظر الشكل 58-10).

التّيجة واحدة من أكبر الأقاليم على الأرض. تكون فصول الشِّتاء في التّيجة طويلة وباردة بشدَّة، ومُعظم الهطل المحدود يتمُّ في الصَّيف. مُعظم آكلات الأعشاب الكبيرة، مثل الألكة، والموظ، والغزال، إضافة إلى آكلات اللّحوم مثل الذِّئاب، والدّببة، والوشق، والشَّرِه هي من مُميِّزات التّيجة.

التّندرا مساحة مُتجمدة إلى حدّ كبير، وهي خالية من الأشجار، وذات فصل نمو قصير

تنمو بعض الأشجار في الشَّمال البعيد، عند خطوط عرض فوق التّيجة، ولكن جنوب الثَّلج القطبي. تُسمَّى مساحة الأرض التي تقع في هذه الحزمة **التّندرا Tundra**، وهي مفتوحة، تذروفيها الرِّياح، وغالبًا ما تشكل مستنقعات (انظر الشكل 58-10). هذا الإقليم الضَّخم يُغطِّي خُمس مساحة الأرض اليابسة. ويسقط فيه القليل من المطر أو الثلج. **الجليد الدَّائم Permafrost** – وهو تربة جليدية تستمر طول الفصول – يوجد عادةً ضمن متر من سطح الأرض.

الأشجار الموجودة صغيرة، ومُعظمها محصورة بحواف الجداول والبُحيرات. تعيش في التّندرا آكلات أعشاب من الثدييات الكبيرة، التي تشمل ثيران المسك وغزال الرَّنة، وآكلات لحوم مثل الذِّئاب، والثعالب، والوشق. جماعات من اللاموس (حيوان قارض صغير يستوطن المناطق المُتجمدة) تزداد، وتقل بشكل حاد، ما يُؤثِّر جدًّا في الحيوانات التي تفترسها.

يُمكن أن تتميَّز أنواع رئيسة من الأنظمة البيئية، التي تُسمَّى الأقاليم الحيوية، بمناطق مُناخية مُختلفة على اليابسة. هذه الأقاليم مُتشابهة بشكل كبير حيثما وجدت على الأرض. مُعدَّل درجات الحرارة السَّنوي والهطول هما مُحدِّدان مُهمّان لنوع الإقليم.

3-58 بيئات المياه العذبة

تُغطِّي المياه العذبة أقل نسبة من المناطق الرّئيسة على سطح الأرض؛ فقط 2%، مُقارنةً بـ 27% لليابسة و71% للمُحيطات. يبدأ تكوُّن المياه العذبة بتبخر الماء إلى الغلاف الجوي، وهذا ينزع بشكل رئيس المُكونات الذَّائبة في الماء، مثل ما يُحدثه التَّقطير. عندما يسقط الماء عائدًا إلى سطح الأرض بوصفه مطرًا أو ثلجًا، فإنَّه يصل بصورةٍ نقيةٍ تقريبًا، على الرَّغم من أنَّه التقط بعض المواد الدَّقيقة أو الذائبة ذات الأهمية الحيوية من الغلاف الجوي.

تُمثِّل الأراضي الرَّطبة ذات المياه العذبة – السَّبخات، والمُستنقعات – مواطن مُتوسطة بين المياه العذبة والعوالم اليابسة. تُعَدُّ الأراضي الرَّطبة عالية الإنتاجية (انظر الشكل 58-11). وإنها ذات أثر بالغ؛ إذ تشكل أحواضا تُخزِّن المياه، وتُخفِّف آثار الفيضانات.

تقوم بالإنتاج الأولي في أجسام المياه العذبة طحالب وحيدة الخلية (عوالق نباتية) تطفو على المياه، وطحالب تُشكِّل طبقةً على القاع، ونباتات ذات جذور مثل زنبق الماء. إضافة إلى ذلك، تدخل كمية كبيرة من المواد العضوية – مثل الأوراق الميِّتة – بعض أجسام المياه العذبة من المُجتمعات النَّباتية التي تنمو على اليابسة المجاورة.

تعتمد الحياة في مناطق المياه العذبة على توافر الأكسجين

يُعَدُّ تركيزُ الأكسجين (O_2) المُذاب العامل المُحدِّد الرّئيس لخصائص مُجتمعات المياه العذبة. يذوب الأكسجين في الماء تمامًا كما يذوب الملح أو السُّكر. وتحصل الأسماك والحيوانات المائية الأُخرى على الأكسجين الذي تحتاج إليه بأخذه من المحلول. لهذا، تُعدّ ذائبية الأكسجين مهمة جدًا.

في الحقيقة، الأكسجين قليل الذَّائبية في الماء. ولهذا، حتى إن تمَّت تهوية الماء العذب بشكل كامل، وأصبح على اتزان مع الغلاف الجوي، فإنّ كمية الأكسجين الذي يحتويه كلّ لتر من الماء العذب ستكون 5% فقط، أو أقل، من كميته في الهواء. هذا يعني، أنه فيما يتعلق بحصولها على الأكسجين، تمتلك المخلوقات التي تعيش في الماء العذب هامشًا قليلًا جدًا من الأمان مُقارنةً بالمخلوقات التي تتنفّس الهواء.

يزداد الأكسجين، ويقل بشكل مُستمر من أي جسم للماء العذب. يزداد الأكسجين عن طريق التَّمثيل الضَّوئي، وكذلك التَّهوية من الغلاف الجوي، ويقل عن طريق الحيوانات ومختلفة التَّغذية الأخرى. فإذا كان هناك كثير من المواد العضوية

المُتعفِّنة موجودة في الجسم المائي، فإنّ الطَّلب على الأكسجين من المخلوقات المُحلِّلة يمكن أن يكون عاليًا ما يُؤثِّر في أشكال الحياة الأُخرى. يتناقص تركيز الأكسجين المُذاب بسرعة، في الظُّروف التي تكون فيها سرعة إزالة الأكسجين أعلى من سرعة إضافته، حتى إنَّه يُصبح قليلًا لدرجة أنَّ الكثير من الحيوانات المائية لا تستطيع العيش فيه.

تتغيَّر بيئات البُحيرات والبرك مع عمق الماء

تُدعى الأجسامُ المائية التي تحتوي ماءً ساكنًا نسبيًّا بحيراتٍ إذا كان الماء كثيرًا، وبركًا إذا كان الماء قليلًا. يمتّص الماء الضّوء المار من خلاله، وبذلك تقل كمية الضّوء اللازم لعملية التَّمثيل الضوئي بشكل حاد مع ازدياد العُمق. في البُحيرات العميقة، يصل الماء القريب من السَّطح نسبيًّا ضوء كافٍ للعوالق النَّباتية لكي تُظهر إنتاجية أولية صافية إيجابية (الشكل 58-11). تدعى هذه المياه **المنطقة الضوئية Photic zone**.

المنطقة الضوئية

يعتمد مقدار سُمك المنطقة الضوئية على كمية دقائق مادة مُعينة في الماء. فالماء الخالي من دقائق المادة والصّافي يسمح للضوء بالاختراق عشرات الأمتار، وبشدَّة كافية لدعم العوالق النَّباتية. و المياه المليئة بطحالب سطحية، أو بتربة معرّاة قد لا تسمح للضوء بالنَّفاذ عميقًا جدًا قبل أن تضمحل شدَّته لدرجة لا تكفي لنمو الطّحالب.

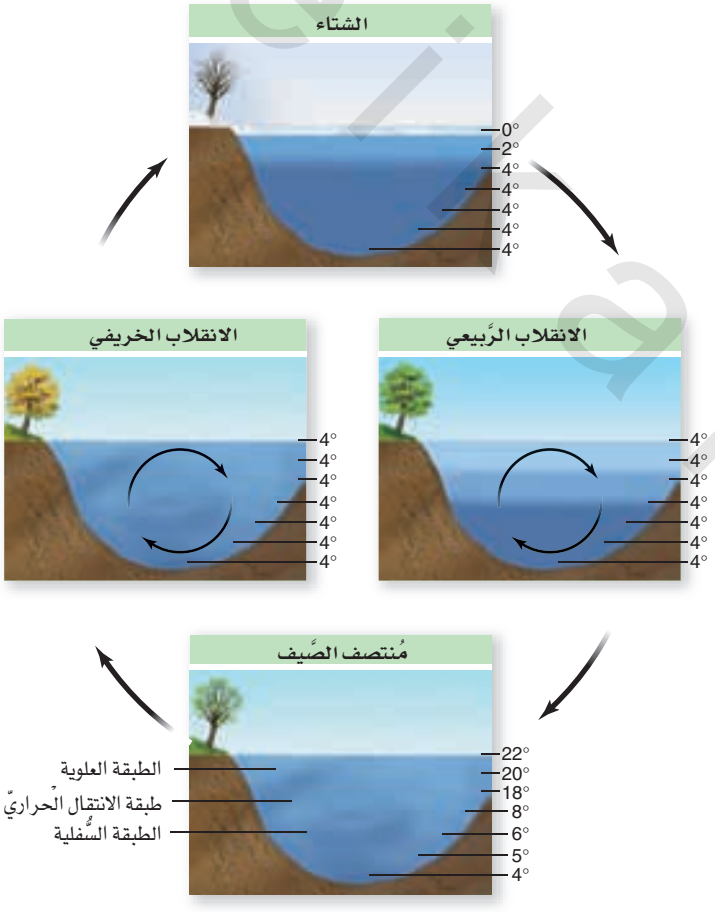
الشكل 58-11

الضّوء في بحيرة. تقل شدَّة ضوء الشَّمس المتوافر للتَّمثيل الضوئي مع ازدياد عمق البحيرة. وعلى هذا الأساس، بعض المياه العلوية فقط – تُسمَّى المنطقة الضوئية – يصلها ضوء شمس كافٍ لكي تكون الإنتاجية الأولية للعوالق النَّباتية إيجابية. يعتمد عمق المنطقة الضوئية على كمية تعكر المياه. تُسمَّى المنطقة الضَّحلة عند حافة البحيرة المنطقة الساحلية، وهي مُضاءة جيدًا حتى العُمق، لذلك يُمكن للنَّباتات ذات الجذور وطحالب القاع أن تنمو، وتتكاثر هناك.

يُمكن أن يسبب توفير الأكسجين المُذاب مُشكلة للمياه العميقة لبُحيرة؛لأنَّ الأكسجين كلّه يدخل أي نظام مائي عن طريق السَّطح. وفي المياه الرَّاكدة للبُحيرة، قد لا يحدث الخلط بين الطَّبقات السَّطحية والعميقة إلا أحيانًا. وعندما يُنتج البناء الضوئي الأكسجين، فإنَّه يُضيفه إلى المنطقة الضوئية للبُحيرة قريبًا من السَّطح. ويُؤثِّر التَّقسيم الطبقي الْحراريّ في العادة في جاهزية دخول الأكسجين إلى المياه العميقة من المياه السَّطحية.

التقسيم الطبقي (التَّطبُّق) الْحراريّ

التقسيمُ الطبقيُّ الْحراريّ Thermal stratification خاصيةٌ لكثير من البُحيرات والبرك الكبيرة. ففي الصَّيف، كما يظهر في أسفل (الشَّكل 58-12)، يُشكل الماء الذي تُدفئه الشَّمس طبقة على السَّطح تُسمَّى الطَّبقةَ العلوية *Epilimnion*؛ لأنَّ الماء الدَّافئ أقل كثافةً من الماء البارد، ويميل إلى أن يطفو على



الشكل 58-12

الدَّورة السَّنوية للتَّقسيم الطبقي الْحراريّ في بحيرة في المنطقة المُعتدلة. خلال الصَّيف (الشَّكل السُّفلي)، تدفئ الشَّمس الماء (الطبقة العلوية) فتطفو على سطح المياه الأبرد والأكثف (الطبقة السُّفلية). تكون البحيرة أيضًا مقسمة حراريًّا إلى طبقات في الشِّتاء (الشَّكل العلوي) عندما يطفو الماء القريب من التَّجمُّد أو المُتجمد على سطح الماء الذي يكون على درجة حرارة 4^{o} س (درجة الحرارة الأكبر كثافة للمياه العذبة). يتخلخل التقسيم الطبقي في انقلابات الرَّبيع والخريف، حيث تكون درجة حرارة مياه البحيرة تقريبًا مُتساوية، وتقوم الرِّياح بخلط المياه من الأعلى إلى الأسفل.

السَّطح. الماء الأبرد، والأكثر كثافة، يُدعى الطَّبقة السفليةَ *Hypolimnion*، يقع في الأسفل. وهناك طبقة انتقالية بين الطَّبقتين الدَّافئة والباردة، هي **طبقة التَّغيُّر الْحراريّ Thermocline**. وعلى الرَّغم من تركيزنا هنا على المياه العذبة، فإنّ تركيبًا حراريًّا مُشابهًا لعمود الماء يحدث أيضًا في أجزاء أخرى عدَّة من المُحيط.

في البُحيرة، يميل التقسيم الطبقي الْحراريّ لمنع وصول الأكسجين إلى المياه الموجودة في القاع؛ لأنَّه يمنع اختلاط المياه العلوية التي تستقبل الأكسجين مع المياه التي في القاع. وقد ينخفض تركيز الأكسجين في القاع من ثم بشكل تدريجي مع الوقت، كلما استهلكت المخلوقات الموجودة هناك الأكسجين بشكل أسرع من تعويضه. وإذا كان مُعدَّل استهلاك الأكسجين عاليًا، فإنّ مياه القاع يُمكن أن تنفد من الأكسجين، وتُصبح خالية منه قبل انتهاء الصَّيف. وإذا حدثت ظروف غياب الأكسجين، فإنها تقتل مُعظم الحيوانات لا كلّها.

في الخريف، تهبط درجة حرارة المياه العلوية في البحيرة المقسمة إلى طبقات حرارية حتى تُصبح مماثلة لدرجة حرارة المياه العميقة نفسها تقريبًا. وتُصبح كثافة طبقتي الماء مُتشابهة، وتضعف قابليتهما للبقاء مُنفصلتين. ويُمكن بعد ذلك للرِّياح أن تجبرهما على الاختلاط؛ هذه الظاهرة تُدعى **الانقلابَ الخريفيَّ Fall overturn** (انظر الشكل 58-12). بعد ذلك، تعود تراكيز عالية من الأكسجين إلى مياه القاع.

في (الفصل الـ 2)، تعلَّمت عن الخصائص الفريدة للماء. المياه العذبة أكثر كثافة عند درجة حرارة 4° مئوية، والثلج، عند درجة حرارة صفر$^{\circ}$، يطفو على سطح هذه المياه الكثيفة. عند تبريد البُحيرة لتصل إلى نقطة التَّجمد عند بدء الشِّتاء، فإنّ كلّ البُحيرة تصل أولًا إلى درجة 4°. ثُمَّ، يبرد بعض الماء إلى درجة حرارة أقل، وعند ذلك، يُصبح أقل كثافة، ويرتفع إلى الأعلى. تدفع زيادة تبريد هذه المياه السَّطحية إلى أن تتجمد على شكل طبقة من الثلج تُغطِّي البُحيرة. في الرَّبيع، يذوب الثلج، وترتفع درجة حرارة المياه السَّطحية، ومرة أخرى تُصبح الرِّياح قادرة على خلط مياه البُحيرة كلها؛ يدعى هذا **الانقلابَ الرَّبيعيَّ Spring overturn**.

تمتلك المياه قليلة التغذية أكسجينًا عاليًا ولكنها ذات مُحتوى غذائي قليل

أجسام المياه العذبة التي تكون فقيرة بغذاء الطّحالب (مثل النترات أو الفوسفات) وقليلة المادة الطُّحلبية لكلّ وحدة حجم تُدعى **قليلة التغذية Oligotrophic**. ومثل هذه المياه تكون غالبًا نقيَّة. تميل الجداول والأنهار قليلة التغذية لأن تكون غنية في محتوى الأكسجين المُذاب؛ لأنَّ حركة المياه المُتدفقة تعمل على تهويتها؛ فالكمية الصَّغيرة من المواد العضوية في المياه تعني أنَّ الأكسجين يُستخدم بمُعدَّل قليل نسبيًّا. بشكل مُشابه، تميل البُحيرات والبرك قليلة التغذية إلى أن تحتوي كمية عالية من الأكسجين المُذاب عند مُختلف الأعماق كلّ السَّنة؛ لأنَّها تمتلك مُعدَّل استهلاك أكسجين قليل. ولأنَّ الماء نقي وصافٍ نسبيًّا، فإنّ الضّوء يستطيع النَّفاذ من الماء بسهولة، ما يسمح للتَّمثيل الضوئي بالحدوث عبر أغلب العمود المائي، من الأعلى إلى الأسفل (الشكل 58-13).

المياه حقيقية التغذية تكون عالية المحتوى الغذائي والعوالق النَّباتية، ولكنَّها قليلة الأكسجين

أجسام المياه **حقيقية التغذية Eutrophic** غنية بغذاء الطّحالب، وتسكنها غالبًا أعداد كبيرة من هذه الطّحالب. وغالبًا ما تكون قليلة الأكسجين المُذاب، خاصةً في الصَّيف. في جسم المياه حقيقية التغذية، تُحدث الميكروبات المُحلِّلة طلبًا عاليًا على الأكسجين المتوافر، إذ عندما تموت جماعات كثيفة من الطّحالب، تتوافر كميات كبيرة من المادة العضوية للتَّحلُّل. فضلًا على ذلك، لا ينفذ الضّوء خلال هذه المياه بشكل جيد بسبب المواد العضوية الموجودة في الماء جميعها؛ لذلك تُحدَّد إضافة أكسجين التَّمثيل الضوئي بطبقة رقيقة نسبيًّا فقط من الماء عند السَّطح.

حوَّلت أنشطة الإنسان بشكل كبير البُحيرات قليلة التغذية إلى بُحيرات حقيقية التغذية. مثلًا، عندما يقوم الناس بزيادة تسميد أراضيهم، فإنّ النترات والفوسفات الموجودة في الأسمدة تنجرف إلى أنظمة المياه القريبة. تُصبح البُحيرات التي تستقبل هذه المواد الغذائية حقيقية التغذية بشكل أكثر. ولهذا يُمكن أن تُصبح

بحيرة قليلة التغذية

أ.

بحيرة حقيقية التغذية

ب.

الشكل 58-13

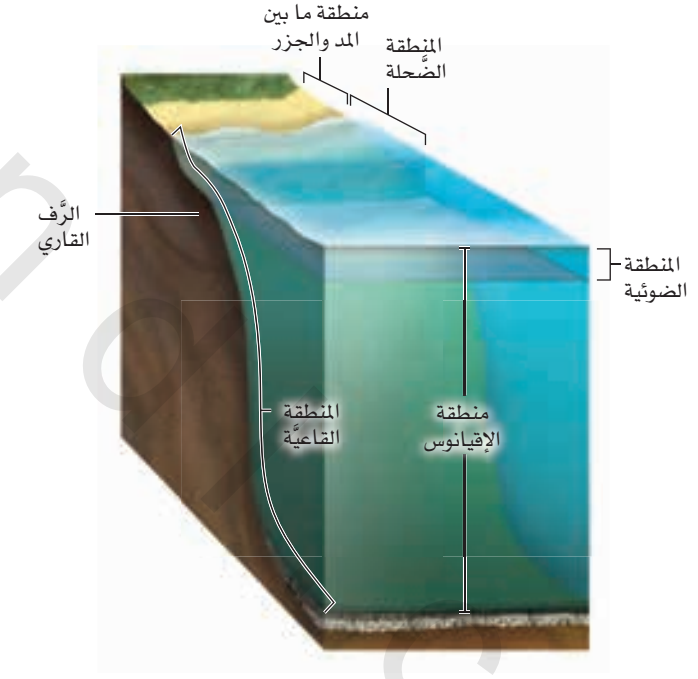
بحيرات: قليلة التغذية وحقيقية التغذية. أ. تكون البحيرات قليلة التغذية قليلة المواد الغذائية الطُّحلبية، وذات كمية عالية من الأكسجين المُذاب، وتكون صافية. ب. تكون البحيرات حقيقية التغذية كثيرة المواد الغذائية الخاصة بالطحالب وقليلة مُستويات الأكسجين المُذاب. لا يخترق الضّوء عميقًا في مثل هذه البحيرات.

مياه القاع خالية من الأكسجين في الصَّيف. إن أنواعا عدَّة من الأسماك التي تتميَّز بها البُحيرات ضحلة الغذاء، مثل سمك السلمون، حساسة جدًا لنقص الأكسجين. فعندما تُصبح البُحيرات حقيقية التغذية، تختفي هذه الأنواع من الأسماك ليحلّ محلّها أنواع مثل سمك الشَّبوط الذي يستطيع تحمُّل تراكيز الأكسجين القليلة بشكل أفضل. يُمكن للبُحيرات أن تعود نحو حالة قليلة التغذية مع مرور الوقت إذا اتخذ البشر خطوات نحو التَّخلُّص من الإضافة الزَّائدة للنترات، والفوسفات، والمواد العضوية الغريبة مثل مياه المجاري.

المواد الغذائية للعوالق النَّباتية والأكسجين المذاب لمختلفة التَّغذية مُحدِّدات رئيسة لطبيعة الأنظمة البيئية للمياه العذبة. التَّقسيم الطبقي الْحراريّ مُحدّد رئيس لمُستويات الأكسجين. تصبح مُستويات المواد الغذائية، مثل الفوسفات، محدّدة إذا كان النَّهر أو البُحيرة ضحلًا أو حقيقي التغذية. مُستويات الأكسجين المُذاب تعتمد جُزئيًا على طبيعة الجسم المائي من حيث؛ هل هو قليل التغذية، أم حقيقي التغذية؛ لأنَّه كلما كانت هناك مادة عضوية أكثر، فإنّ الميل يزداد لاستخدم الأكسجين المُتوافر بشكل أسرع.

4-58 البيئات البحرية

نحو 71% من سطح الأرض تُغطِّيه المُحيطات. فقريبًا من خطوط السَّاحل للقارات تُوجد **الأرفف القارية Continental shelves**، حيث تكون المياه بشكل خاص غير عميقة (الشكل 58-14)؛ تُمثِّل الأرفف، في الأصل، حواف القارات التي تُغطّيها مياه المُحيطات. وعلى مُستوى العالم كلّه، يصل مُعدَّل عرض الأرفف تقريبًا 80 كم، وعُمق المياه فوقها يتزايد من 1م إلى 130م تقريبًا عندما ينتقل الشَّخص من السَّاحل نحو المُحيط المفتوح.



الشكل 58-14

مفاهيم أساسية وأسماء تُستعمل في وصف النِّظام البيئي البحري. الرَّف القاري هو الجُزء المغمور بالماء من القارة. المياه التي فوق هذه المنطقة تُدعى المياه الضَّحلة، وفي المعدل العام عالميًّا لا تتجاوز 130م بالعمق في أعمق الأماكن. المنطقة حيث المد والجزر تُسمَّى منطقة ما بين المد والجزر. القعر يُسمَّى المنطقة القاعيَّة، في حين يُسمَّى عمود الماء في المُحيط المفتوح منطقةَ الإقيانوس. المنطقةُ الضوئيةُ جزءٌ من منطقة الإقيانوس، حيث تخترقها كمية ضوء كافية كي تملك العوالق النباتية إنتاجية أولية صافية إيجابية. المقياس العمودي على هذا الرَّسم مضغوط بشكل كبير؛ فبينما الحافة الخارجية للرَّف القاري 130م في العمق، يكون المُحيط المفتوح حقيقة في مُعدَّل 35 مرة أعمق (4000 – 5000 م عمقًا).

بعد الأرفف القارية، تبدأ فجأة زيادة العُمق بشكل كبير جدًا. فمُعدَّل عُمق المُحيط المفتوح 4000 – 5000 م، وهناك بعض الأجزاء – تُدعى الخنادق - أكثر عُمقًا، وقد يصل بعضها إلى 11000 م كما في خندق ماريانا في غرب المُحيط الهادي.

في مُعظم المُحيط، تتكوَّن المُنتجات الأولية أساسًا من العوالق النَّباتية التي تطفو في المياه السَّطحية المُضاءة جيدًا. هناك انقلاب يحدث حاليًّا في الفهم العلمي للمواد الغذائية المُحدِّدة للعوالق النَّباتية في المُحيط (انظر الفصل الـ 57). فالإنتاجية الأولية للعوالق النَّباتية مفهومة حاليًّا على أنَّها مُحدَّدة بالنيتروجين في ثلثي مُحيطات العالم، ولكنَّها مُحدَّدة بالحديد في الثُلث الباقي. أهم المناطق المُحدَّدة بالحديد هي المُحيط الجنوبي الضَّخم المُحيط بالقارة القُطبية، وأجزاء من المُحيط الهادي الاستوائي، وأجزاء المُحيط الهادي الشَّمالي الشَّرقي، شبه القطبي. حيث يكون الماء ضحلًا عند خطوط السَّاحل، لا تكون الإنتاجية الأولية بسبب العوالق النَّباتية فقط، وإنَّما بسبب النَّباتات ذات الجذور مثل حشائش البحر، والطّحالب ساكنة القاع، وتشمل أعشاب البحر.

إن مُحيطات العالم واسعة لدرجة أنَّها تتَّسع لأنواع كثيرة من الأنظمة البيئية. بعضها، مثل الحيد المُرجاني والمصابّ، عالية في إنتاجيتها الأولية الصَّافية لكلّ وحدة مساحة (انظر الشكل 57-11)، لكن بعضها الآخر قليل الإنتاجية لكلّ وحدة مساحة. تتمثل طريقة مُفيدة في تصنيف الأنظمة البيئية للمُحيطات في تمييز أربعة أنواع رئيسة، هي: المُحيطات المفتوحة، والأنظمة البيئية للأرفف القارية، ومناطق النَّبع، والبحر العميق.

للمُحيطات المفتوحة إنتاجية أولية مُنخفضة

عندما نتحدث عن **المُحيطات المفتوحة Open oceans**، فإنَّنا نقصد المياه البعيدة عن اليابسة (بَعد الأرفف القارية) التي تكون قريبة بشكل كافٍ من مياه السَّطح لكي تستقبل ضوء الشَّمس، أو تتفاعل بشكل يومي أو أسبوعي مع هذه المياه. وسوف نُناقش مياه البحر العميقة بشكل مُنفصل لاحقًا.

تنخفض كثافة الضّوء الشَّمسيّ في المُحيطات المفتوحة من كونها عاليةً على السَّطح إلى أن تكون قريبة من صفر على عمق 200 م؛ التَّمثيل الضوئي محدد عند هذا المُستوى من المُحيط. مع ذلك، تميل المواد الغذائية للعوالق النَّباتية، مثل النترات، إلى الوجود بكميات قليلة في المنطقة المُضيئة؛ لأنَّ العمليات الحيوية التي تمَّت في الماضي السَّحيق، صدّرت النترات والمواد الغذائية الأخرى من المنطقة العلوية إلى المنطقة السُّفلية العميقة، ولا تُوجد قوى عنيفة في المُحيط المفتوح لتُعيد المواد الغذائية إلى المياه المُعرَّضة لضوء الشَّمس.

وبسبب التَّركيز القليل للمواد الغذائية في المنطقة الضوئية، تكون أجزاء كبيرة من المُحيطات المفتوحة قليلة الإنتاجية لكلّ وحدة مساحة (انظر الشكل 57-11) وسميت بشكل مُناسب "الصحراء الحيوية". هذه الأجزاء – التي تقابل دوامات

وسط المُحيط العظيمة (انظر الشكل 58-4) – تُسمَّى معًا **المُحيط قليل التغذية Oligotrophic ocean** (الشكل 58-15) إشارةً إلى المُستويات الغذائية المُنخفضة والإنتاجية المُنخفضة له.

يقوم النَّاس باصطياد أسماك التونا وبعض أنواع الحيّار اليوم من المُحيطات المفتوحة، وفي الماضي اصطادوا الحيتان. ينحصر الصَّيد في المُحيطات المفتوحة في أنواع قليلة من الحيوانات لسببين: أولهما، إن الإنتاجية الأولية مُنخفضة لكلّ وحدة مساحة، فتكون الحيوانات قليلة التَّوزيع في المُحيطات المفتوحة؛ فالحيوانات الوحيدة المُربحة اقتصاديًّا للاصطياد هي تلك الكبيرة أو التي تتجمَّع معًا على شكل مجموعات. ثانيهما، إن تكلفة الوقود والحاجات الأخرى اللازمة للسَّفر بعيدًا عن اليابسة باهظة. ويتَّفق المسؤولون جميعهم على أنَّه عند توجه النَّاس إلى البحر للمُساعدة على تغذية جماعات البشر المُتنامية بسرعة، فإننا لا نتوقع أنَّ تزوِّدنا مناطق المُحيط المفتوح بكميات كبيرة من الطَّعام.

تُوفِّر الأنظمة البيئية للرَّف القاري مصادر غزيرة

الكثير من الأنظمة البيئية الموجودة على الرُّفوف القاريّة عالية الإنتاجية نسبيًّا لكلّ وحدة مساحة. السبب المُهم لهذا هو أنَّ المياه فوق الرُّفوف – تُسمَّى **مياه الجرف القاريّ Neritic water** (انظر الشكل 58-14) – تميل لأن تمتلك تراكيز عالية نسبيًّا من النترات والمواد الغذائية الأخرى، مُقسَّمةً على طول السَّنة.

وحيث إنَّ المياه التي فوق هذه الرُّفوف ضحلة، فإنَّها لم تتعرَّض، فترة زمنية طويلة، لفقدان المواد الغذائية إلى داخل البحر العميق، كما حصل في المُحيطات المفتوحة. المواد الغنية بالغذاء، في المياه فوق الرُّفوف تغطس لتصطدم بالقاع الضَّحل، والمواد الغذائية التي تحتويها تُختلط مرة أخرى داخل عمود الماء بفعل الطَّقس العاصف. إضافة إلى ذلك، يتمُّ توفير المواد الغذائية بشكل مُستمر عن طريق نقلها من اليابسة القريبة.

يأتي نحو 99% من الطَّعام الذي يجمعه النَّاس من المُحيط من الأنظمة البيئية للرَّف القاري أو من مناطق النَّبع القريبة. الأنظمة البيئية للرَّف القاري مهمة أيضًا بشكل خاص للبشر بطرق أخرى. تأتي المصادر المعدنية التي تُؤخذ من المُحيط، مثل البترول، بشكل حصري من هذه الرُّفوف. إضافة إلى ذلك، فإنّ هدفَ استخدامات المُحيط جميعها هو الاستجمامُ، والإبحار، والغوص على الرُّفوف. تبرز الرُّفوف بشكل واضح في هذه الاستخدامات؛ لأنَّها قريبة لخطوط السَّاحل وضحلة نسبيًّا.

المصابّ

المصابّ Estuaries أحدُ أنواع الأنظمة البيئية للرَّف. مصبُّ النَّهر مكانٌ يوجد على خط السَّاحل، مثل الخليج، الذي يكون مُحاطًا باليابسة جزئيًّا، وتختلط فيه مياه المُحيط مع مياه عذبة من الجداول والأنهار، مُكوِّنًا مُلوحة مُعتدلة (قليلة الملح).

وإضافة إلى أنَّ المصابَّ أجسامٌ مائيةٌ، فإنَّها تشمل السَّبخات بين المد والجزر، أو المُستنقعات. بيئة ما بين **المد والجزر Intertidal** هي المنطقة التي تتعرَّض للهواء عند المد المُنخفض، في حين يُغطِّيها الماء عند المد المُرتفع. وتُسمَّى السبخات بين المد والجزر **السَّبخات المالحة Salt marshes**. توجد مُستنقعات بين المد والجزر، وتُسمَّى **مُستنقعات المانجروف Mangrove swamps** (تسودها الأشجار والشُّجيرات) في المناطق الاستوائيّة وشبه الاستوائيّة للعالم.

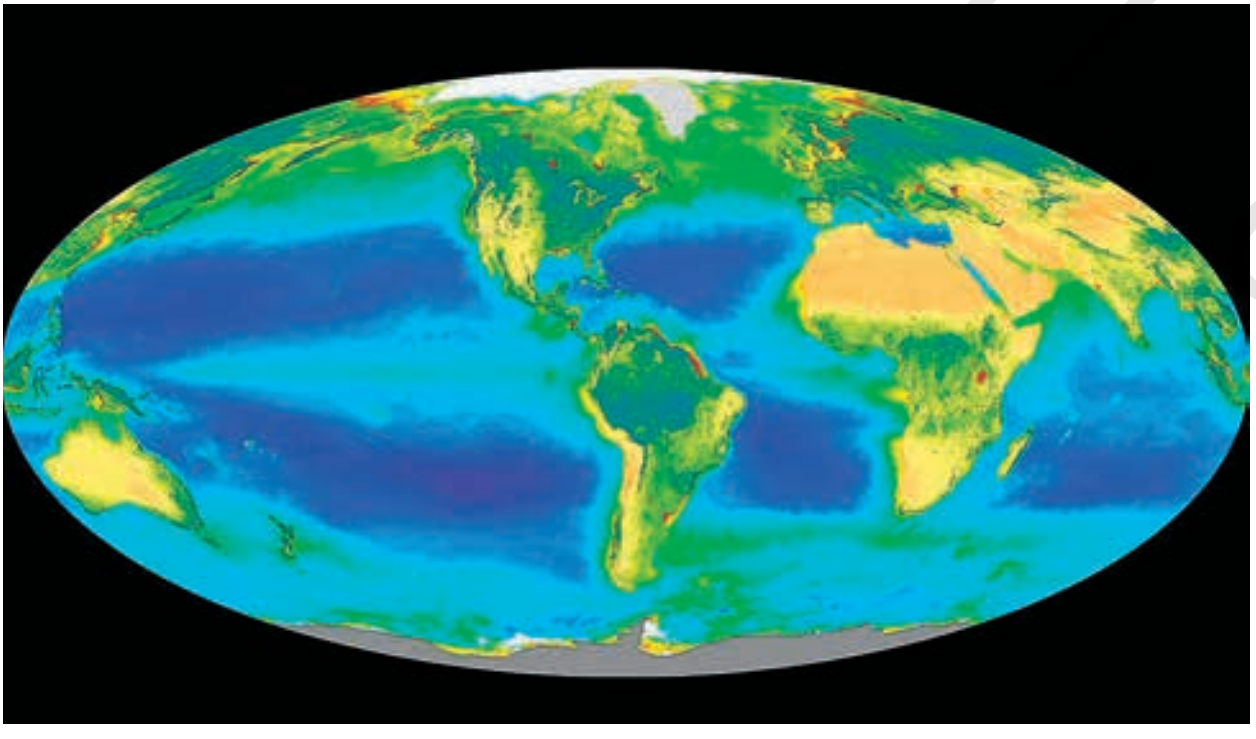
تُعدّ المصابّ نظامًا بيئيًّا حيويًّا عالي الإنتاجية؛ تُوفِّر مأوى وغذاء لكثير من الحيوانات المائية، خصوصًا اليرقات والصِّغار، التي يجمعها النَّاس للغذاء. وإنها مهمة لعدد كبير من الحيوانات الأخرى، مثل الطُّيور المُهاجرة.

المُنحدرات والحيود المُرجانية

تشمل أنواع أخرى من الأنظمة البيئية للرَّف القاري المُنحدرات والحيود المُرجانية.

المُنحدراتُ Banks مساحاتٌ محليةٌ ضحلةٌ موجودة على الرُّفوف القارية، وتُستعمل بشكل مهم بوصفها أراضي للصَّيد غالبًا؛ أحد أشهر هذه المُنحدرات وأكثرها إنتاجية هو مُنحدر جورجيس الذي يبعد 100 كم عن شاطئ ماساشوستس؛ الذي تمَّ إغلاق مُعظمه أمام الصَّيد، بسبب الاستغلال الزَّائد له، منذ مُنتصف تسعينيّات القرن الماضي.

الأنظمة البيئية للحيد المُرجاني Coral reef تقع في خطوط العرض شبه الاستوائيّة والاستوائيّة. وصفاتها المُميَّزة تتمثل في مرجان حجري – مرجان يُفرز



الشكل 58-15

المناطق الرئيسة الوظيفية في المُحيط. المناطق المُصنَّفة بأنَّها قليلة التغذية (مُلونة بلون أزرق داكن) هي "صحارى بيولوجية" بإنتاجية قليلة لكلّ وحدة مساحة. الأنظمة البيئية للرَّف القاري (أخضر عند حواف القارات) هي مناطق مُتوسطة إلى عالية الإنتاجية بشكل نموذجي. مناطق النَّبع (صفراء على حواف القارات) هي المناطق الأعلى في الإنتاجية لكلّ وحدة مساحة، وتُصنَّف بأنَّها الأعلى إنتاجية من كلّ الأنظمة البيئة على الأرض.

الشكل 58-16

النِّظام البيئي للحيد المُرجاني. المرجان الباني للحيد، الذي يتكون من علاقة تعايشية بين اللاسعات والطّحالب، يبني التَّركيب ثلاثي الأبعاد للحيد، ويقوم بإنتاجية أولية مُعتدلة. تجد الأسماك والكثير من الحيوانات الأخرى فيه الغذاء والمأوى، جاعلًا هذه الأنظمة البيئية من أكثر الأنظمة تنوعًا. يوجد نحو 20% من أنواع الأسماك بشكل خاص في الأنظمة البيئية للحيود المُرجانية.

هيكلًا صلبًا، وكلسيًّا – يبني هيكلًا ثلاثي الأبعاد، ويُكوِّن بيئة فريدة تعيش فيها مخلوقات مُميَّزة أخرى، تشمل سمك الحيد والمرجان النَّاعم (الشكل 58-16).

كلّ السبع مئة نوع تقريبًا من المرجان صانع الحيد حيواناتٌ وطحالب تكافلت معًا؛ الحيوانات لاسعات، والطّحالب سوطية مُتعايشة داخل طبقة الخلايا الدَّاخلية (أدمة المعدة). يعتمد هذا المرجان على التَّمثيل الضوئي من الطّحالب المُتعايشة؛ لذا فإنه يحتاج إلى مياه صافية يُمكن لضوء الشَّمس النَّفاذ من خلالها بسهولة. هذا المرجان المُكوِّن للحيد مُهدَّد على مُستوى العالم، كما سنُوضِّح لاحقًا في هذا الفصل.

تُعاني مناطق النَّبع خلط المواد الغذائية والأكسجين

مناطق النَّبع Upwelling regions للمُحيط هي مناطق مُحدَّدة تُجلب فيها المياه بشكل مُستمر نحو السطح بسبب فعل قوى محلية، مثل الرِّياح المحلية. غالبًا، تكون المياه العميقة غنية بالنترات والمواد الغذائية الأخرى. إذن، النَّبع يرفع المواد الغذائية إلى الطَّبقات السَّطحية المُضاءة بشكل جيد. تستجيب العوالق النَّباتية لتوفُّر الغذاء والضّوء بالنمو الكثيف والتَّكاثر. تملك مناطق النَّبع أعلى إنتاجية أولية لكلّ وحدة مساحة في عالم المُحيطات.

أشهر منطقة نبع (انظر الشكل 58-15) تقع على ساحل البيرو والإكوادور، حيث يوجد النَّبع على مدار العام. منطقة نبع أخرى مهمة هي خط الساحل لكاليفورنيا، الذي يحدث النَّبع على طوله خلال نصف العام تقريبًا في الصَّيف، وهذا يُفسِّر سبب إيجاد السباحين ماءً باردًا عند الشَّواطئ حتى في يوليو وأغسطس.

تدعم مناطق النَّبع الصَّيد الغزير ولكنها خطرة. لقد انهار صيد السَّردين في منطقة نبع كاليفورنيا قبل عقود عدَّة مضّت، ولكن قبل هذا كان مهمًّا بشكل كبير للمنطقة، و أرَّخ الكاتب جون ستينبك الفائز بجائزة نوبل في عدد من كتبه من أشهرها، *Cannery Row*.

تذبذُب ظاهرة إلنينو *El Nino* الجنوبي (*ENSO*)

جذبت ظاهرة إلنينو انتباه العلماء أول مرة في دراسات منطقة النَّبع بين البيرو – الإكوادور. تُصبح المياه على طول الخط السَّاحلي وبشكل غير مسبوق دافئة في تلك المنطقة، كلّ 2 – 7 سنوات وعلى أساس غير مُنتظم ونسبيًّا غير مُتوقع، وفي الوقت نفسه تُصبح قليلة الإنتاجية الأولية على غير العادة.

وبسبب تدنّي هذه الإنتاجية الأولية، تضعف جماعات السَّمك التي كانت تنمو بشكل اعتيادي، فتتعرَّض جماعات طيور البحر وثدييات البحر التي تعتمد على السَّمك للضَّغط أو الانخفاض. وقد سمَّى السُّكان المحليون هذا الدِّفء السَّنوي الطَّفيف، الذي يحدث قريبًا من عيد الميلاد في كلّ عام، "EL Nino" (التي تعني حرفيًّا، "الطفل"، على اسم الطِّفل المسيح). تبنَّى العلماء مُصطلح تذبذب ظاهرة إلنينو الجنوبي ليُشير إلى أحداث الدِّفء الكبيرة التي تحدث بشكل غير مُنتظم كلّ 2 – 7 سنوات.

استُغرق الأمر عقودًا عدَّة لمعرفة السَّبب المُباشر لهذه الظَّاهرة، ولكن البحث في النِّهاية أظهر أنَّ السَّبب هو ضعف الرِّياح التِّجارية القادمة من الشَّرق إلى الغرب في المنطقة. تُسخِّن الرِّياح التِّجارية عادة مياه السَّطح الدَّافئة، وتدفعها إلى الغرب، بعيدًا عن ساحل بيرو – إكوادور. يُضعف هذا الطَّبقة السَّطحية للمياه الساخنة على طول السَّاحل، لدرجة أنَّ المياه العميقة – باردة، ولكنها غنية بالمواد الغذائية – تنجرف نحو السَّطح، مُسبِّبة إنتاجًا أوليًّا عاليًا.

يسمح ضعف الرِّياح التجارية للطَّبقة السَّطحية الدَّافئة لتُصبح أسمك. يستمر النَّبع، ولكن في مثل هذه الظُّروف من النادر ما يُعيد تدوير الطَّبقة السَّطحية الدَّافئة السَّميكة، التي تكون منزوعة المواد الغذائية.

بعد اكتشاف هذه الأساسيات، أدرك الباحثون في الثّمانينيّات أنَّ إضعاف الرِّياح التِّجارية هو حقيقة جُزء من تغيُّر في أنماط دوران الرِّياح، الذي يتكرر بشكل غير مُنتظم كلّ 2 – 7 سنوات. أحد الأسباب لهبوب الرِّياح التِّجارية من الشرق إلى الغرب في الأوقات العادية هو أنَّ الرِّياح السَّطحية في المُحيط الهادي الاستوائي الغربي أدفأ من تلك التي في المُحيط الهادي الاستوائي الشَّرقي؛ يرتفع الهواء من المناطق القريبة الدَّافئة، مُحدثًا ضغطًا مُنخفضًا عند ذلك السَّطح هناك، ويهبّ الهواء من الشَّرق داخل منطقة الضَّغط المُنخفض. خلال ظاهرة إلنينو، كلما ازداد دفء المُحيط الشَّرقي، يصبح مُشابهًا أكثر للمُحيط الغربي، مُقللًا الاختلاف في الضَّغط عبر المُحيط. لذلك، حالما تضعف الرِّياح التِّجارية قليلًا، فإنّ اختلاف الضَّغط الذي يجعلها تهبّ يقلّ، مما يُضعف الرِّياح التِّجارية أكثر. تنتقل المياه الدَّافئة، التي عادةً ما تبقى في الغرب عن طريق الرِّياح التِّجارية، بشكل تدريجي في اتجاه الشَّرق عند خطوط العرض الاستوائيّة بسبب أحداث التَّعزيز الذَّاتي المُتتابعة. في النِّهاية، تقع آثار إلنينو عبر أجزاء كبيرة من أنظمة الطَّقس في العالم، مُؤثِّرة في درجة حرارة البحر في كاليفورنيا، وسقوط الأمطار في جنوب غرب الولايات المُتحدة، وحتى الأنظمة البعيدة كبعد إفريقيا.

إحدى النتائج المحددة هي إزاحة أنظمة الجو للمُحيط الهادئ الغربي 6,000 كم في اتجاه الشَّرق، فتحدث العواصف المطرية الاستوائيّة التي تضرب عادةً إندونيسيا والفلبين عندما تُسبِّب مياه البحر الدَّافئة المُتاخمة لهذه الجُزر برفع الهواء فوقها، ليبرد، وتتكاثف رطوبته على شكل غيوم. عندما يتحرَّك الماء الدَّافئ شرقًا، تتحرك الغيوم كذلك، تاركةً المناطق الماطرة السَّابقة بحالة جفاف. وعلى العكس، الأطراف الغربية من بيرو والإكوادور، التي عادةً يصلها هطل قليل، تنتفع بالمطر.

يُمكن أن تسبِّب إلنينو دمارًا هائلًا في الأنظمة البيئية. فخلال وقوع إلنينو، يُمكن للعوالق أن تنخفض إلى $\frac{1}{20}$ من وفرتها الطَّبيعية في مياه البيرو، والإكوادور، وبسبب هذا الانخفاض في إنتاجية العوالق، تختفي أفواج الأسماك التِّجارية (الشكل 58-17). في جُزر جالاباغوس، مثلًا، تنهار جماعات طيور البحر وأسد البحر حالما تجوع بسبب نقص الأسماك. في المقابل، وعلى اليابسة، تُنتج الأمطار الغزيرة محاصيل بذور وافرة، وتزدهر طيور اليابسة. في تشيلي، تغني تأثيرات مُشابهة على وجود البذور السِّلسلة الغذائية، ما يُؤدي أولًا إلى زيادة أعداد جماعات القوارض، وبعدها تزداد جماعات المُفترسات، وهذا مثال جيد للشَّلال الغذائي الأسفل – الأعلى، كما وضَّحنا في (الفصل الـ 57).

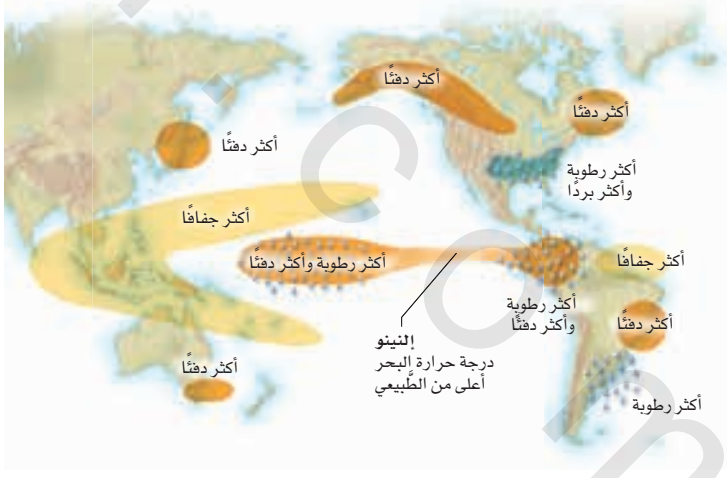
البحر العميق بارد ومعتم، وفيه بعض المُجتمعات المثيرة للاهتمام

البحر العميق Deep sea على المدى البعيد هو البيئة الوحيدة الأضخم على الأرض، على اعتبار أنَّها منطقة ضخمة تتميَّز بظروف مُوحَّدة نسبيًّا حول الكرة الأرضية. البحر العميق لا فصول فيه، بارد (2° - 5° س)، مُعتم كليًّا، وتحت ضغط عالٍ (400 – 500 ضغط جوي عند عُمق 4000 – 5000 م).

في مُعظم مناطق البحر العميق، ينشأ الغذاء من التَّمثيل الضوئي في المياه المُشمسة بعيدًا في الأعلى. يأخذ مثل هذا الغذاء نحو شهر ليهبط إلى الأسفل من السَّطح إلى القاع، وعلى طول الطَّريق نحو 99% من هذا الغذاء يُؤكل عن طريق الحيوانات التي تعيش في عمود المياه. لذلك، فإنّ مُجتمعات القاع تستقبل فقط 1% تقريبًا من الإنتاج الأولي، وبهذا فهي فقيرة في الغذاء. مع ذلك، فمن المعروف أنَّ أنواعًا كثيرة وضخمة من الحيوانات – مُعظمها ذات أجسام صغيرة وقليلة التَّوزيع – تعيش في قاع البحر. بعض هذه الحيوانات مُضيئة حيويًّا (الشكل 58-18 أ) وبهذا، فهي قادرة على الاتصال، أو جذب الفريسة باستعمال الضّوء.

مُجتمعات شقوق الماء السَّاخن (الثغرات المائية الحرارية)

من أكثر المُجتمعات إثارة في قاع البحر **مُجتمعات شقوق الماء السَّاخن Hydrothermal vent communities**. على عكس باقي أجزاء البحر العميق، هذه المُجتمعات غنية بالمخلوقات الحية (الشكل 58-18 ب)، التي تشمل حيوانات كبيرة الجسم مثل الدِّيدان بحجم صولجان كرة القاعدة. سبب



الشكل 58-17

ظاهرة إلنينو في الشِّتاء. يُظهر هذا الشَّكل فقط بعض التَّغيُّرات العالمية في الطَّقس التي غالبًا ما ترتبط بظاهرة إلنينو.

أ.

ب.

الشكل 58-18

الحياة في البحر العميق. أ. نتجت البقعة المُضيئة تحت عين هذه السَّمكة التي تعيش في أعماق البحار عن مُستعمرة تعايشية من البكتيريا المُضيئة حيويًّا. الإضاءة الحيوية شائعة في الحيوانات المُتحركة في قيعان المُحيطات المُظلمة. وهذا شائع في الأنواع التي تعيش في الطَّريق نحو العمق أكثر مما هو شائع في الأنواع التي تعيش في العُمق. ب. تعيش هذه الدِّيدان الكبيرة في الثغرات الحرارية المُحتوية على كبريتيد الهيدروجين الذي يرتفع خلال التَّشققات في قشرة أرض المُحيط. تحتل مُستعمرات بكتيرية تعايشية مُؤكسدة للكبريت مُعظم جسم الدُّودة. تنقل الدِّيدان الكبريت والأكسجين للبكتيريا، التي تُؤكسد الكبريت، وتستعمل الطَّاقة المتحصل عليها من أجل الإنتاج الأولي لمُركبات عضوية جديدة، التي تتشارك بها مع مُضيفاتها الدِّيدان.

مثل هذا الازدهار في الحياة أنَّ هذه المُجتمعات تعيش على إنتاجية أولية محلية شديدة، وليس على المنطقة الضوئية بعيدًا في الأعلى.

تقع مُجتمعات الثغرات المائية الحرارية في الأماكن، حيث تتحرك الصفائح التَّكتونية بعيدًا عن بعضها، حيث تتمكَّن مياه البحر – التي تجري خلال الصخور النَّفاذة – من مُلامسة الصخور السَّاخنة جدًا تحت أرض البحر. تسخن هذه المياه إلى درجة حرارة أكثر من 350° س، وفي هذه العملية، تُصبح غنية بكبريتيد الهيدروجين.

عندما ترتفع المياه إلى الأعلى من الصُّخور النَّفاذة، فإنّ البكتيريا الحرة والتَّعايشية تُؤكسد الكبريت، فتحصل من هذا التَّفاعل على الطَّاقة، وهذا بشكل ما، مُشابه للبناء الضوئي، حيث تستعمل الطَّاقة لبناء مُركباتها الخلوية، وللنُّمو والتَّكاثر. إن هذه **البكتيريا المُؤكسدة للكبريت Sulfer oxidizing bacteria** هي ذاتية التَّغذية الكيميائية (انظر الفصل الـ 57). إن الحيوانات في هذه المُجتمعات تعيش على البكتيريا، أو تأكل حيوانات أخرى تأكل البكتيريا. تُعدّ مُجتمعات الثغرات المائية الحرارية من المُجتمعات القليلة على الأرض التي لا تعتمد على الطَّاقة الشَّمسية للإنتاج الأولي.

تُكوِّن مراكز أحواض المُحيطات العظمى معًا واحدة من المناطق على الأرض، حيث الإنتاجية الأولية لكلّ وحدة مساحة تكون مُنخفضة: المُحيط ضحل الغذاء، الذي يشمل المُحيط المفتوح والبحر العميق. تميل الأنظمة البيئية للرَّف القاري إلى أن تكون مُتوسطة إلى عالية الإنتاجية؛ وتشمل المصابَّ، والسَّبخات المالحة، ومُنحدرات الصَّيد، والحيود المرجانية. تُوجد أعلى مُستويات الإنتاجية الأولية في المُحيطات في مناطق الينابيع، مثل تلك الموجودة على طول السَّواحل الغربية لأمريكا الشَّمالية والجنوبية، حيث صيد السَّمك مُثمر، ولكنه خطر.

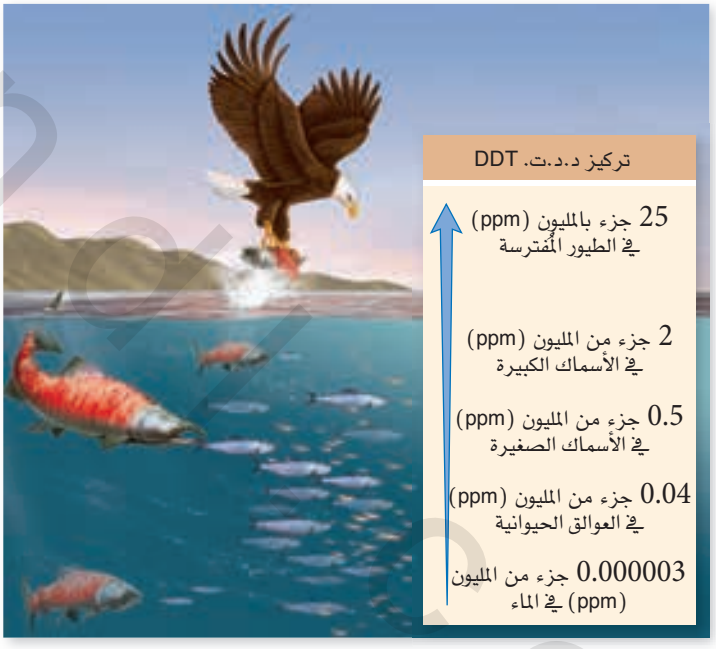
تأثيرات الإنسان في الغلاف الحيوي: التَّلوث واستنزاف الموارد

نعلم جميعًا أنَّ الأنشطة البشرية يُمكن أن تُسبِّب تغيُّرات شديدة في الأنظمة البيئية. عند مُناقشة هذه الأمور، من المُهم إدراك أنَّ النَّاس المبدعين يتوصلون غالبًا لحلول معقولة لمثل هذه المشكلات.

يُبيِّن مثال مُتميِّز تاريخ مادة د.د.ت. DDT في الولايات المُتحدة. هذه المادة مُبيدٌ حشري عالي الفعالية، كان يُرشّ بشكل كبير في العقود التي أعقبت الحرب العالمية الثانية، غالبًا على الأراضي الرَّطبة لمُكافحة البعوض. خلال سنوات استخدام مادة د.د.ت. المُكثَّف، انخفضت جماعات العُقاب، والنَّسر الأصلع، والبجع البُني – أي كلّ الطُّيور التي تصطاد الأسماك الكبيرة –. في النِّهاية، تمَّ ربط استخدام مادة د.د.ت. بزوال هذه الطُّيور.

توصَّل العلماء إلى أنَّ هذه المادة ومنتجاتها الأيضية تُصبح أكثر وأكثر تركيزًا في أنسجة الحيوانات عند انتقال المُركبات على طول السَّلاسل الغذائية (الشكل 58-19). راكمت الحيوانات عند قاع السَّلاسل الغذائية تراكيز قليلة نسبيًّا في أنسجتها الدُّهنية من مادة د.د.ت.. ولكن آكلات اللحوم الأولية التي تفترسها راكمت تراكيز أعلى بسبب أكلها كميات كبيرة، وآكلات اللحوم الثانية راكمت تراكيز أعلى من ذلك. و آكلات اللُّحوم في قمة السَّلاسل الغذائية، مثل الطُّيور آكلة الأسماك الكبيرة، تأثَّرت بشكل مُفاجئ بمادة د.د.ت. لقد وجد العلماء أنَّ نواتج أيض هذه المادة في هذه الطُّيور، عطَّلت تكوين قُشور البيض. فوضعت الطُّيور بيوضًا لها قشور رقيقة، حيث تشقَّقت البيوض قبل موعد فقسها.

استنتج الباحثون أنَّ اختفاء الطُّيور آكلة السمك يُمكن عكسه بخطة معقولة بتنظيف الأنظمة البيئية من مادة د.د.ت.، وبقوانين وضعت لتحريم استخدامها الآن، وبعد 3 عقود، عادت جماعات العُقاب، والنَّسور، والبجع بشكل مُفاجئ. إن السبب الرئيس لدراسة بعض النَّاس للعلوم، هو ليكونوا جزءًا من قصص نجاح من هذا النَّوع.



الشكل 58-19

التَّضخيم البيولوجي لتركيز د.د.ت.DDT. لأنَّ كلّ الـ د.د.ت. الذي يتناوله الحيوان في غذائه يتراكم في أنسجته الدُّهنية، فإنه يُصبح أكثر تركيزًا في حيوانات المُستويات العُليا من السِّلسلة الغذائية. التَّراكيز التي على اليمين مقيسة بوحدة الجزء من مليون جزء (ppm). قبل حظر هذه المادة في الولايات المُتحدة، تناقصت أنواع الطُّيور التي تأكل الأسماك الكبيرة بشكل مُخيف؛ لأنَّ المُنتجات الأيضية لها جعلت قشور بيوضها رقيقة، بحيث تتكسَّر في أثناء الحضانة.

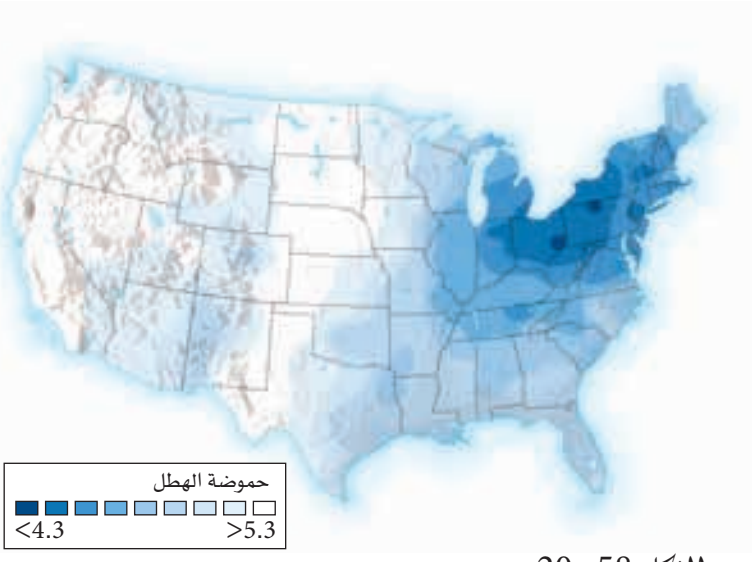
بيئات المياه العذبة مُهدَّدة بالتَّلوث واستهلاك المصادر

المياه العذبة ليست فقط أصغر البيئات الأساسية، ولكنها أيضًا أكثرها عرضة للتَّهديد. أحد أبسط التَّهديدات، ولكن أكثرها شؤمًا للمياه العذبة هو ازدياد أعداد الجماعات البشرية بشكل سريع يُؤدي غالبًا إلى استخدام كميات مُتزايدة من مياه الأنهار، أو البحيرات، أو الجداول. نهر كولورادو، مثلًا، هو أحد أضخم الأنهار في أمريكا الشَّمالية، وينشأ مع ذوبان الثلج في جبال روكي، ويتدفَّق خلال يوتا، وأريزونا، ونيفادا، وكاليفورنيا، وشمالي المكسيك قبل أن يصبّ في المُحيط. اليوم، تُضخ المياه من النَّهر على طول طريقه لسد حاجات المُدن من المياه (حتى البعيدة منها، مثل لوس أنجلوس) ولري المحاصيل. الآن، يفقد النَّهر مياهه بشكل مُستمر، ويجفّ داخل الصَّحراء، ولا يصل أبدًا إلى البحر. وتلوح في الأفق، على مُستوى العالم، أزمات كثيرة في توافر المياه العذبة.

التَّلوث: معروف المصدر مُقارنة مع التَّلوث المُشتت

تلوثُ المياه العذبة مُشكلةٌ عالميةٌ. يأتي **التَّلوث معروف المصدر – Point source pollution** من موقع معروف ، مثل المصانع المعروفة، أو مُنشآت أخرى تُضيف مُلوثات بشكل كبير في أماكن معروفة، مثل أنبوب نفايات على مصبّ نهر. تشمل الأمثلة مصانع مُعالجة المياه العادمة، التي تُلقي مُخلفات المُعالجة عند نقاط مُحدَّدة على الأنهار، ومصانع التَّصفيح (المصانع التي تُصفِّح قطع السيارات بالكروم)، التي تُلقي أحيانًا مياهًا مُلوثةً بالمعادن الثَّقيلة. يُمكن أن تُوضع قوانين وتقنيات تكنولوجية بسرعة للتَّخفيف من التَّلوث المُعتدل معروف المصدر؛ لأنَّ المواقع الدَّقيقة، وأنواع المُلوثات معروفةٌ جيدًا. وقد تمَّ الوصول إلى تقدُّم كبير في الحقيقة.

يُمكن إعطاء مثال على **التلوث المُشتت Diffuse pollution**، وهو الإثراء الغذائي الحقيقي النَّاتج عن التَّسرب المُتزايد للنترات والفوسفات من جراء تسميد المُروج. عندما تدخل النترات والفوسفات الزَّائدة الأنهار والبُحيرات، تتغيَّر خصائص أجسام المياه نحو الأسوأ؛ ويتناقص تركيز الأكسجين المُذاب، وتحلّ أنواع سمك مثل الشَّبوط محل أنواع مرغوبة أكثر. تنشأ النترات والفوسفات عن آلاف المُروج التي تنتشر عند مُجمَّعات مائية كاملة، التي تدخل غالبًا المياه العذبة بشكل افتراضي عند عدد لا حصر له من المواقع. يجعل انتشار مثل هذا النَّوع من التَّلوث أمرًا صعب التَّخفيف بالإصلاحات التَّقنية البسيطة. بدلًا من ذلك، تعتمد الحلول عادةً على التَّثقيف الجماهيري والعمل السِّياسي.



الشكل 58–20

قيم درجات الحموضة لمياه المطر في الولايات المُتحدة. تُمثِّل قيم درجات الحموضة أقل من 7 الظروف الحمضية؛ وكلما قلَّت القيم، ازدادت الحموضة. الهطل في مناطق من الولايات المُتحدة، خصوصًا في الشَّمال الشَّرقي، أكثر حموضةً من مياه المطر الطَّبيعية، التي لها درجة حموضة تُساوي 5.6 أو أكثر.

التلوث من حرق الفحم: الهطل الحمضي

أحد أنواع التَّلوث الذي له خصائص وسط بين النَّوع معروف المصدر، والنَّوع المُشتت، إنه التَّلوث الناتج عن حرق الفحم لإنتاج الطَّاقة. وعلى الرَّغم من أنَّ كلّ مدخنة هي تلوث مُعروف المصدر، فإن أكثر من مدخنة تشكل تلوثًا مشتتًا، حيث ينتشر الدُّخان والغازات من هذه المداخن عبر مساحات واسعة.

الهطلُ الحمضيُّ Acid precipitation أحدُ نواحي هذه المُشكلة. عند حرق الفحم، يتأكسد الكبريت داخل الفحم. إذا لم يتم التَّحكم في أكاسيد الكبريت، فإنَّها تنطلق مع دخان المداخن إلى الجو، وهناك ترتبط مع بُخار الماء لإنتاج حمض الكبريتيك. يلتقط المطر أو الثلج المُتساقط الحمض، ويصبح شديد الحموضة عند وصوله إلى سطح الأرض (الشكل 58-20).

الزِّئبقُ المُنطلقُ مع دخان المدخنة مُشكلةٌ ثانيةٌ مُحتملة. قد يكون احتراق الفحم أحد المصادر الرّئيسة للزِّئبق الموجود في البيئة، وهذا يُشكِّل خطرًا على الصِّحة العامة؛ لأنَّ كمية صغيرة فقط من الزِّئبق يُمكن أن تتدخل في تطور الدِّماغ في أجنة الإنسان والرُّضع.

يُؤثر الهطل الحمضي والتَّلوث بالزِّئبق في الأنظمة البيئة للمياه العذبة. عند مُستويات حموضة أقل من 5، يموت الكثير من أنواع الأسماك والحيوانات المائية الأخرى، ولا تتمكَّن من التَّكاثر. ولم تَعُدْ آلاف البُحيرات حول العالم تدعم الأسماك بسبب إزاحة درجة الحموضة التي سببها الهطل الحمضي. يتراكم الزِّئبق الذي يسقط من الانبعاثات الجوية داخل البرك والبُحيرات في أنسجة أسماك التَّغذية. وفي منطقة البُحيرات العُظمى في الولايات المُتحدة، يُنصح النَّاس – خصوصًا المرأة الحامل – بأكل القليل من السَّمك المُصطاد محليًّا بسبب الزِّئبق أو عدم أكله.

إن إدخال أنواع غير مُستوطنة من الحيوانات والنَّباتات تهديدٌ إضافيٌّ للمياه العذبة (سيُناقش في الفصل المقبل). إن الاستخدام المُتزايد لقوارب السُّرعة التَّرفيهية في المناطق الضَّحلة هو أيضًا مُشكلة، جزئيًّا بسبب حجب ضوء الشَّمس اللازم للتَّمثيل الضوئي عند تحريك ترسُّبات القعر إلى الأعلى.

تهدّد إزالة الغابات الأنظمة البيئية اليابسة

من المُحتمل أن تكون المُشكلةُ الكبيرة الوحيدة للبيئات اليابسة على مُستوى العالم هي إزالةَ الغابات عن طريق القطع أو الحرق. هناك أسباب عدة لإزالة الغابات. في الدُّول الفقيرة، تحدث إزالة الغابات غالبًا بشكل مشتت، ومن السُّكان عامة؛ يحرق النَّاس الخشب لأجل الطّبخ أو التَّدفئة، ويجمعونه من الغابات المحلية.

من ناحية أُخرى، ما زالت المُؤسسات تقطع أجزاء كبيرة من الغابات العذراء بأسلوب صناعي، وغالبًا ما يُشحن الخشب حول العالم للوصول إلى المُشترين. يتمُّ شحن الخشب الصّلب الاستوائي، مثل مهوجاني، من الغابات المطرية جنوب شرق آسيا ليستخدم في صناعة الأثاث، وتُشحن جذوع الخشب الطَّرية من ألاسكا إلى شرق آسيا؛ للعجائن وصناعة الورق. وتُحرق الغابات ببساطة من أجل تحويلها إلى أراضٍ مفتوحة للزِّراعة أو لرعي الماشية (الشكل 58-21 أ).

فقدان الموطن

قد يكون لفقدان موطن الغابات عواقب كارثية. تعتمد مجموعات مُختلفة من الأنواع بشكل مُحدَّد على الغابات المطرية الاستوائيّة بوصفها موطنًا لها، مثلًا. لهذا، فعند إزالة الغابات المطرية، يُمكن أن يكون فقدان التَّنوع الحيوي شديدًا. الكثير من مناطق الغابات الاستوائيّة تمَّ تدميرها بشدَّة، وتُشير إحصاءات حديثة إلى أنَّ أقل من نصف عدد الغابات المطرية الاستوائيّة في العالم بقيت بحالتها الطَّبيعية. وسوف يتمُّ القضاء على الغابات المطرية الاستوائيّة جميعها بعد 30 سنة تقريبًا في ضوء مُعدَّلات الاعتداء الحالية.

أ.

ب.

الشكل 58–21

تخريب الغابات المطرية الاستوائيّة. أ. هذه النِّيران تُخرِّب الغابة المطرية الاستوائيّة في البرازيل من أجل رعي الماشية. **ب.** يُمكن رؤية آثار إزالة الغابات في هذه السُّفوح مُتوسطة الارتفاع في الإكوادور، التي كانت تحتوي غابة مطرية استوائية، ولكنها الآن تحتوي مراعي رديئة تسمح بانجراف التُّربة السَّطحية إلى الأنهُر (لاحظ لون المياه، مصبوغة باللَّون البني بسبب المُستويات العالية من التَّعرية). يشاهد هذا النَّوع من الصور في أماكن أُخرى حول العالم، من بينها مدغشقر، وهاييتي، وكذلك الإكوادور.

إضافة إلى فقدان الموطن، قد يكون لإزالة الغابات آثار ثانوية، بالاعتماد على المُحيط المحلي. كان لإزالة الغابات، إلى الجنوب من الصَّحراء الكبرى، أيْ في منطقة السَّاحل، أثرٌ في زيادة التَّصحر في تلك المنطقة. في غابات شمال شرق الولايات المُتحدة، وكما بينت تجربة هبارد بروك (انظر الشكل 57-7)، يمكن أن تقود إزالة الغابات إلى فقدان المواد الغذائية من التُّربة، وفي الوقت نفسه إلى إثراء الأجسام المائية أسفل الجدول بالمواد الغذائية.

تعطيل دورة الماء

كما ناقشنا في (الفصل الـ 57)، يُعيق قطع الأشجار في الغابة المطرية الاستوائيّة غالبًا دورة الماء المحلية بطرُقٍ يتغيَّر فيها بشكل دائم أو شبه دائم، منظر الأرض. فبعد إزالة منطقة من غابة مطرية استوائية، تتسرب مياه المطر من اليابسة إلى مناطق بعيدة، بدلًا من أن تعود إلى الجو عن طريق النَّتح. ربما يصنع هذا التَّغيُّر ظروفًا غير مُلائمة لأشجار الغابة المطرية الموجودة أصلًا هناك. وقد تتعرَّض الأرض قليلة الخُضرة – المكشوفة، ولا يوجد فيها نظام جذور غزير يُثبّتها – إلى التَّعرية (الشكل 58-21 ب).

الأمطار الحمضية وفقدان التُّربة السَّطحية

هناك مُشكلتان أُخريان على اليابسة، هما: آثار الأمطار الحمضية وفُقدان التُّربة السَّطحية بسبب مُمارسات استعمال الأرض الفقيرة. يُؤثِّر المطر الحمضي في الغابات والبُحيرات والجداول كذلك؛ فقد تأثَّرت قطع أراضٍ شجرية كبيرة بقوة بالمطر الحمضي (الشكل 58-22). التُّربة السَّطحية، التي تتكوَّن من مواد عضوية ومعدنية، مُهمة جدًا لإنتاجية المحاصيل. في كنساس، وهي ولاية تعتمد بشكل كبير على الزِّراعة في اقتصادها، تُفقد التُّربة السَّطحية بمُعدَّل 1 إنش تقريبًا 15 – 20 سنة، ولكن استعادة إنش واحد من التُّربة السَّطحية يحتاج إلى 500 سنة. إن الفقدان الصَّافي للتُّربة السَّطحية هو القاعدة على مُستوى العالم.

البيئات البحرية تُستنزف من الأسماك والأنواع الأخرى

ارتفع الصَّيد الجائر من المُحيط إلى حدّ الأزمة في العُقود القريبة، وربما يكوِّن المُشكلة المُستمرة الوحيدة الكبرى في عالم المُحيط. المُحيط ضخم لدرجة أنَّه يُعَدُّ أكثر أمانًا وتحصينًا من المياه العذبة أو اليابسة لتغييرات الإنسان العالمية.

الشكل 58-22

تخريب الأشجار بسبب الهطل عند قمة كلنجمان، في تينيسي. يُضعف الهطل الحمضي الأشجار، ويجعلها أكثر عُرضةً للإصابة بالحشرات والمُفترسات.

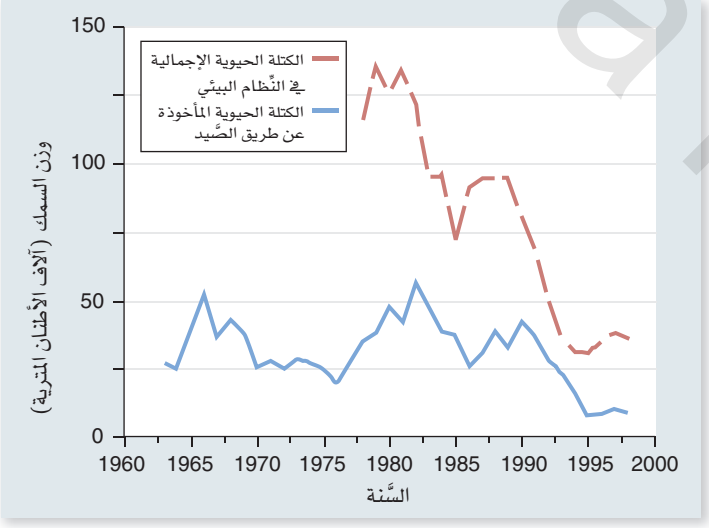
ومع ذلك، فقد ارتفع مجموع صيد السَّمك العالمي لأقصى الحدود لأكثر من عقدين، مع استمرار ارتفاع الطَّلب على الأسماك. إن ضغط صيد السَّمك كثيف لدرجة أنَّ 25-30% من مخزون أسماك مُحيطات العالم صُنِّفت رسميًّا على أنها استُغلت بشكل جائر، أو استُنزفت، أو بحالة تعافٍ؛ 40 – 50% أُخرى صُنِّفت على أنها استُغلت إلى الحدّ الأقصى.

مصايد أسماك القد الرّئيسة في مياه نوفاسكوتيا، بمساشوستس، وبريطانيا أُغلقت في وجه الصَّيد منذ 15 سنة مضت بسبب الانهيار (الشكل 58-23). يُمكن أن يكون للصَّيد الجائر آثارٌ مُزعجة غير مُباشرة. في المناطق الفقيرة في إفريقيا، تزداد سرقة الرَّئيسيات وثدييات اليابسة من المُتنزهات الوطنية عندما يقل صيد السَّمك.

الزراعة المائية: في الوقت الحالي هي حلّ سريع فقط

نما إنتاج الأسماك عن طريق الزِّراعة المائية بشكل مُتزايد في العقدين الماضيين، وقد صُوِّر ذلك غالبًا على أنَّه حلّ مُباشر لمُشكلة مصايد السَّمك. لكن حاجات مُعظم السَّمك المزروع مائيًّا، مثل السَّلمون، من البروتين الغذائي تُلبى بشكل أساسي من السمك المُصطاد صيدًا. في هذه الحالة، تحوَّل الاستنزاف ببساطة إلى نوع آخر.

إضافة إلى ذلك، تُخرِّب المُمارسات الحالية للزِّراعة المائية عادةً الأنظمة البيئية الطَّبيعية للمُحيط. أحد الأمثلة هو إزالة مُستنقعات المانجروف على طول السَّواحل



الشكل 58-23

انهيار صيد السَّمك. يُظهر الخط الأحمر الكتلة الحيوية لأسماك القد (*Gadus morhua*) في النِّظام البيئي لضفة نهر جورجيس مُقدَّرةً من قِبَل مُؤسسة خدمة صيد السَّمك البحري الوطني الأمريكي اعتمادًا على نتائج عينات جُمعت بطريقة علمية. تناقصت الكتلة الحيوية بشكل حاد بين 1970 و 1990 بسبب ضغط صيد السَّمك. بمرور السَّنوات، بقي الهبوط التِّجاري للقد (الخط الأزرق) ثابتًا بشكل واضح، بسبب الصَّيد الشَّاق والمُكثَّف للقدّ، حتى هبط إلى صفر حيث انهار صيد السَّمك في مُنتصف 1990. أغلقت وكالات التنظيم مناطق الصَّيد في مُنتصف 1990 للسَّماح بتعافي سمك القدّ، ولكن حتى عام 2005 كان تعافي القد ضعيفًا، وإنتاجية مصائد السَّمك كانت أقل من الطَّبيعي.

obeikandl.com

لبناء برك أسماك وجمبري، التي هجرها أصحابها عند تناقُص إنتاجياتها. الأبحاث العلمية مطلوبة لتخفيف هذه المشكلات.

تأثيرات التَّلوث

على الرغم من أنَّ المُحيط كبير، فقد أُضيفت مُلوِّثات بكميات كافية مع بداية القرن الواحد والعشرين، حتى إنَّ المُلوثات أصبحت سهلة الرصد على مُستويات عالمية. في رحلة استكشافية إلى أكثر المناطق بُعدًا، جُزر غير مأهولة في المُحيط الهادي الواسع، أعلن مثلًا، عن وُجود كميات عالية من البلاستيك شُطفت إلى الشَّواطئ. وبشكل مُشابه، حتى مياه القارة المُتجمدة اختلطت مع مواد كيميائية سامة؛ لقد أظهرت عيِّنات من أنسجة الحيتان القاتلة (*Orcinus orca*) من المنطقة المُتجمدة كميات عالية من المواد الكيميائية، تشمل مُبيدات ومواد كيميائية مُعيقة للحريق تستعمل غالبًا في السِّجاد. ومع ذلك، وبسبب سعة المُحيطات، فإنّ تراكيز المُلوثات ليست بمُستويات تُسبِّب أزمة في المُحيط؛ لكبره.

تدمير الأنظمة البيئية السَّاحلية

بعد الصَّيد الجائر، تأتي ثاني أكبر مُشكلة في المُحيط، وهي تدهور الأنظمة البيئية السَّاحلية. تتعرَّض المصابُّ على طول الخطوط السَّاحلية غالبًا للإثراء الغذائي الحقيقي الشَّديد؛ فمنذ نحو 1970، مثلًا، تُصبح مياه القاع في خليج تشيسابيك قُرب واشنطن، بمقاطعة كولومبيا، خالية من الأكسجين كلّ صيف بسبب تحلُّل كميات زائدة من المواد العضوية.

مُشكلة ساحلية أخرى، وهي تدمير السَّبخات المالحة، التي (مثل المياه العذبة للأراضي الرَّطبة) يظن بعضهم أنَّها مستهلكة. تعتقد مُعظم السُّلطات أنَّ فُقدان السَّبخات المالحة في القرن العشرين كان عاملًا رئيسًا مُسهمًا في تدمير نيوأورليانز عن طريق إعصار كاترينا عام 2005 م؛ إنَّ وجود السَّبخات المالحة بشكل كامل، كان من المُمكن أن يقوم بامتصاص كمية كبيرة من مياه الفيضانات، ويحمي المدينة من بعض قسوة العاصفة.

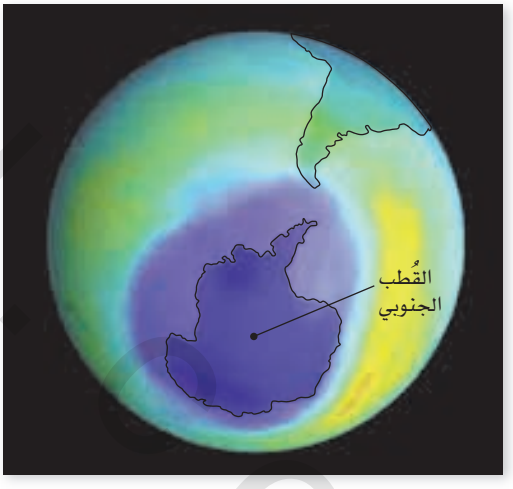
أدَّى استنزاف (تآكل) طبقة الأوزون في طبقة الستراتوسفير إلى «ثقب» الأوزون

تُمثِّل ألوان صورة الأقمار الصِّناعية في (الشكل 58-24) تراكيز مُختلفة من الأوزون (O_3) الموجود على ارتفاع 20 – 25 كم فوق سطح الأرض في طبقة الستراتوسفير. استُنزف الأوزون الموجود في الستراتوسفير فوق القارة المُتجمِّدة الجنوبية (المنطقة الأرجوانية في الصُّورة) إلى ما بين نصف إلى ثُلث تركيزه التَّاريخي المُعتاد، وهي ظاهرة تُدعى **ثقب الأوزون Ozone hole**.

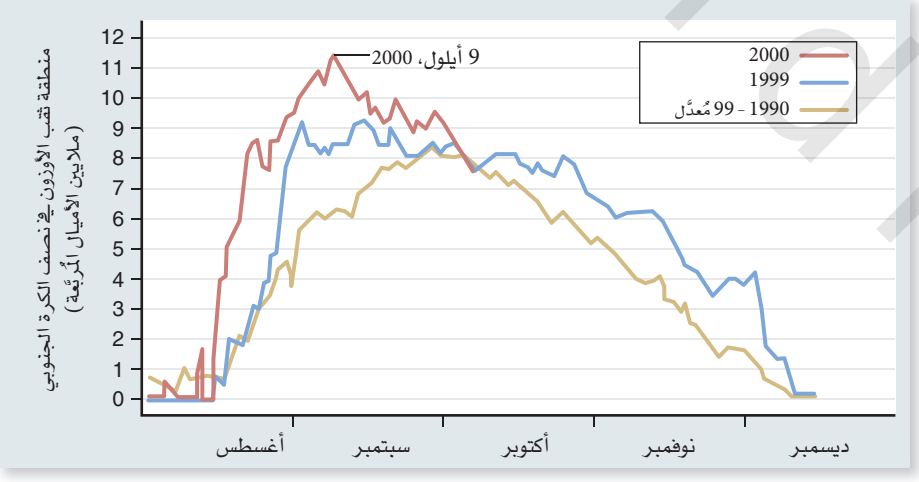
وعلى الرَّغم من أنَّ تآكل طبقة الأوزون فوق القارة المُتجمدة هو الأكثر وضوحًا، لكنها ظاهرة على مُستوى العالم. فوق الولايات المُتحدة، انخفض تركيز الأوزون بمقدار 4% تقريبًا، بحسب وكالة حماية البيئة في الولايات المُتحدة.

الأوزون في الستراتوسفير والأشعة فوق البنفسجية ب (*UV-B*)

يُعدّ الأوزون في الستراتوسفير مهمًّا؛ لأنَّه يمتص الأشعة فوق البنفسجية – خصوصًا الطُّول الموجي الذي يُسمَّى UV-B – من الأشعة الشَّمسية القادمة. UV-B هي أشعة مُدمِّرة للمخلوقات الحية بطرق عدَّة؛ فمثلًا، تزيد من أخطار إعتام عدسة العين وسرطان الجلد عند البشر. يسمح تآكل طبقة الأوزون لمزيد من أشعة UV-B للوصول إلى سطح الأرض، ولذلك فهو يزيد من أخطار هذه الأشعة المُدمرة. ويُقدَّر أن كلّ 1% تناقُص في الأوزون يُسبِّب 6% زيادة في إصابات سرطان الجلد، مثلًا.



أ.



ب.

الشكل 58-24

ثقب الأوزون فوق القارة المُتجمدة الجنوبية. تتبَّع أقمار وكالة الفضاء الأمريكية (ناسا) الصناعية حاليًّا التَّوسُّع في تآكل طبقة الأوزون في طبقة الستراتوسفير فوق القارة المُتجمدة الجنوبية. كلّ سنة، تظهر منذ عام 1980، منطقة ذات تآكل حاد في الأوزون، سُمِّيت ثقب الأوزون، في أغسطس (أوائل الرَّبيع في نصف الكرة الجنوبي) عندما تُحفِّز أشعة الشَّمس التَّفاعلات الكيميائية في الهواء البارد المحصور فوق القُطب الجنوبي خلال شتاء القارة القطبية الجنوبية. يتوسع الثُّقب خلال سبتمبر قبل أن يتضاءل عندما تزداد درجات الحرارة في أكتوبر – ديسمبر. أ. عام 2000، الثُّقب الذي كانت مساحته 11.4 مليون ميل (أرجواني في الصُّورة الظاهرة للقمر الصِّناعي) يُغطي مساحة أكبر من مساحة الولايات المُتحدَّة، وكندا، والمكسيك معًا، وهو أكبر ثقب سُجِّل حتى الآن. في سبتمبر عام 2000، اتَّسع الثقب فوق بُنتا أريناز، وهي مدينة فيها نحو 120,000 شخص في جنوب تشيلي، مُعرِّضًا السُّكان إلى مُستويات عالية من أشعة UV-B. ب. تراكيز المُركبات الكيميائية التي تتسبَّب في تآكل الأوزون في الغلاف الجوي، والتي زادت خلال السَّنوات القليلة الماضية، يُتوقع لها أن تنخفض ببطء خلال العُقود المقبلة.

تآكل الأوزون ومُركبات كلوروفلوروكربون *CFCs*

إن السَّبب الرّئيس لتآكل الأوزون في الستراتوسفير هو إضافة المُركبات التي تحتوي الكلورين والبرومين المُنتجة صناعيًّا إلى الغلاف الجوي. ولعل أكثرها أهمية مُركبات كلوروفلوروكربون (CFCs)، التي استُعملت منذ مدة قريبة بوصفها مُبرِّدات في مُكيِّفات الهواء والثلاجات، والتَّصنيع. تستطيع مركباتُ CFCs المُنطلقة إلى الغلاف الجوي في النِّهاية تحريرَ ذرات الكلورين الحرة، التي تُحفِّز تكسير جزيء الأوزون (O_3) لتكوين الأكسجين المُعتاد (O_2) في داخل الستراتوسفير. الأوزون يُصنّع، ويُكسّر بشكل مُستمر، وذرات الكلور الحرة تُرجِّح كفة الميزان نحو مُعدَّل أسرع من التَّكسير.

التَّآكل الشَّديد لـلأوزون المُشاهَد في ثقب الأوزون – لحسن الحظ – ناجم عن الظُّروف الجوية الفريدة الموجودة فوق القارة المُتجمدة الجنوبية. فخلال الظلام المُستمر في شتاء المنطقة المُتجمدة، تتشكَّل رياح ستراتوسفيرية قوية، هي التَّيار القُطبي الليلي، وتهبّ حول كامل مُحيط الأرض، فتعزل الستراتوسفير فوق هذه القارة عن باقي الغلاف الجوي.

نتيجة لذلك، يبقى الستراتوسفير في القارة المُتجمدة شديد البرودة (°80- مئوية أو أقل) أسابيع عدَّة، سامحًا لأنواع فريدة من الغيوم الثلجية بالتَّشكُّل. تُؤدي التَّفاعلات المُرتبطة بالدَّقائق الموجودة في هذه الغيوم إلى تراكم الكلور الجُزيئي Cl_2. وعندما يعود ضوء الشَّمس في أوائل فصل الرَّبيع في القارة الجنوبية، يتكسَّر الكلور الجُزيئي بطريقة ضوئية كيميائية لتتشكَّل ذرات الكلور الحرة بكميات كبيرة، ومن ثم تنشأ تفاعلات تآكل الأوزون.

حظر *CFCs*

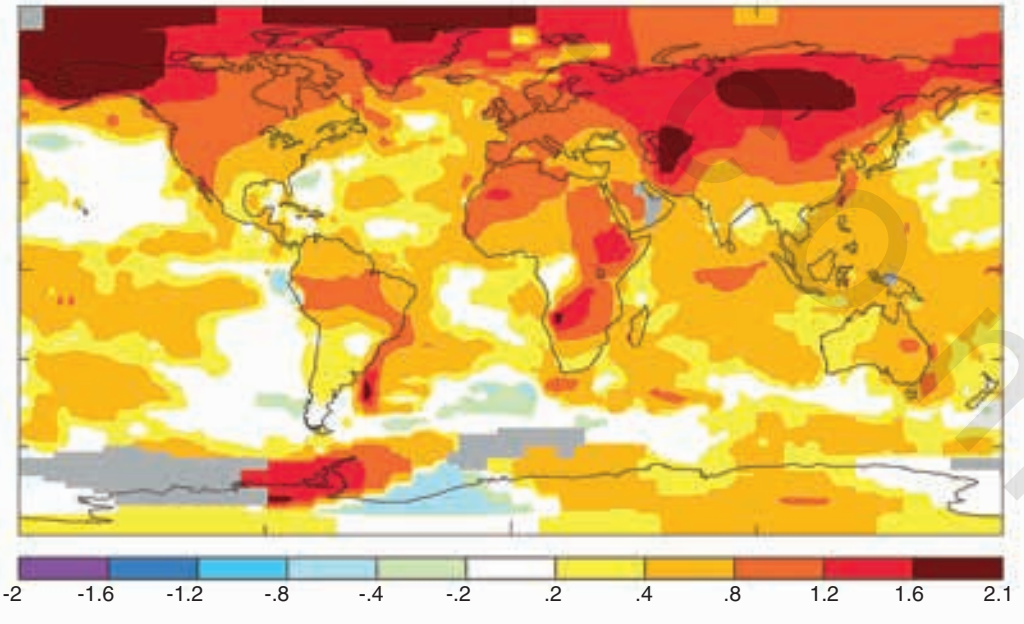
بعد أن بيَّنت الأبحاث أسباب تآكل الأوزون في الستراتوسفير، تمَّ التَّوصل إلى اتفاقيات عالمية لحظر إنتاج CFCs والمُركبات الأخرى التي تُؤدي إلى تآكل الأوزون. لقد مُنع تصنيع مثل هذه المُركبات في الولايات المُتحدة عام 1996، وهناك الآن وعي عام كبير حول أهمية استخدام بدائل كيميائية "آمنة للأوزون". وسيُنظِّف الغلاف الجوي نفسه من المُركبات المُسبِّبة لتآكل الأوزون لكن ببطء؛ لأنَّ المُركبات مُستقرة كيميائيًّا. مع ذلك، فإنّ مُشكلة تآكل الأوزون تتضاءل، ومن المُتوقع أن تُصحَّح بشكل أساسي في النِّصف الثاني للقرن الواحد والعشرين.

المياه العذبة هي الأكثر تهديدًا من بين البيئات الرَّئيسة على الأرض بسبب استهلاك المياه من قبل البشر وبسبب التَّلوث. إن إزالة الغابات وفقدان التُّربة السَّطحية مُشكلتان من المشكلات الكبيرة التي تُواجه الأنظمة البيئية اليابسة حاليًا. والصَّيد الجائر للأسماك هو أكبر مُشكلة في المُحيط. ذرات الكلور من مركبات CFCs الصّناعية تُحفِّز فقدان الأوزون من الستراتوسفير، مُعرِّضًا سطح الأرض لمُستويات مُتزايدة من أشعة UV-B المُضرَّة.

6-58 تأثيرات الإنسان في الغلاف الحيوي: الاحتباس الْحراريّ (الدفيئة)

بدارسة تاريخ الأرض وإقامة مُقارنة مع الكواكب الأخرى، قرَّر العلماء أنَّ تركيز الغازات الموجودة في غلافنا الجوي، بالتَّحديد CO_2، تُبقي مُعدَّل درجة الحرارة على الأرض أعلى بنحو 25° س ما يُمكن أن تكون عليه في حال غياب هذه الغازات. تُؤكد هذه الحقيقة أنَّ تكوين غلافنا الجوي مفتاحُ وجودِ الحياة على الأرض كما نعرفها. لسوء الحظ، فقد غيَّرت أنشطة الإنسان الآن من تكوين الغلاف الجوي بطرق تعتقد السُّلطات أنَّها مدمّرة أو، على المدى البعيد، كارثية.

يزداد مُعدَّل درجة حرارة سطح الأرض، بسبب التَّغيُّرات في تكوين الغلاف الجوي، بظاهرة تُدعى **الاحتباسَ الْحراريّ (الدفيئة) Global warming**. ويُمكن أن تتخيَّل مما ذُكر في بداية الفصل، أنَّ التَّغيُّرات على درجة الحرارة تُؤثر في الرِّياح العالمية وأنماط التَّيار المائي بطرق مُعقَّدة. هذا يعني أنَّه كلما ازدادت درجة الحرارة العالمية، ترتفع درجة حرارة بعض المناطق المُحددة في العالم لمدى أقل، في حين ترتفع درجة حرارة مناطق أخرى لمدى أكبر (الشكل 58-25).



الشكل 58-25

التَّنوع الجغرافي في الاحتباس الْحراريّ. سُجِّل عام 2005 بوصفه أكثر الأعوام دفئًا، ولكن بعض المناطق على الأرض كانت أكثر سخونة من غيرها. تُشير الألوان إلى كمية الدِّفء الذي حصل نسبةً إلى مُعدَّل درجة الحرارة خلال فترة مرجعية (1951 – 1980) قبل ظهور تأثيرات البيت الزُّجاجي الحديثة.

يعني هذا أيضًا أنَّ أنماط سقوط المطر سوف تتغيَّر؛ لأنَّ أنماط الهطل العالمي تعتمد على أنماط الرِّياح العالمية. وقد استُخدمت نماذج حاسوب عدة لحساب التَّأثيرات المُتوقعة في جميع أنحاء العالم.

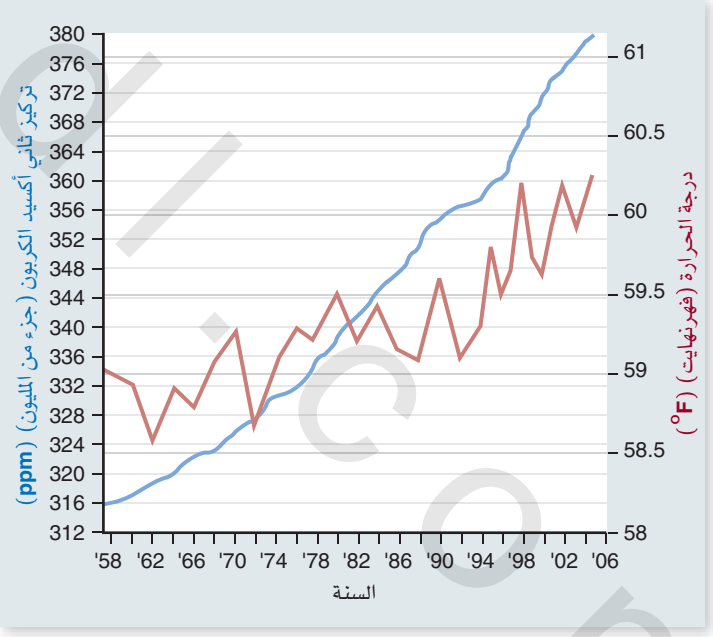
تتوقَّع نماذج حاسوبية مُستقلة تغيُّرات عالمية

نُشرت دراسة في أواخر 2005 استخدمت أربعة نماذج للحاسوب مُستقلة لتصل إلى أكثر التَّوقعات المُحتملة مصداقية لدى الدُّول الأوروبية. وبناءً على نتائج النَّماذج الأربعة جميعها، يُتوقع أن تزداد درجة الحرارة في أوروبا بين 2 و 4 درجة سلسيوس قبل عام 2080. إن زيادة درجة الحرارة بهذا الشَّكل ستكون مُثيرة للفوضى؛ فتكوُّنُ غطاءٍ ثلجيٍّ يُعتمد عليه على جبال الألب السويسرية، مثلًا، سيبدأ على ارتفاع 300 م أعلى مما هو عليه الآن.

وربما سيكون الأكثر شؤمًا من درجة الحرارة هو بعض التَّوقُّعات للهطل. فعلى الرَّغم من التَّوقُّع أنَّ شمال أوروبا ستستقبل هطلًا أكثر منه الآن، تتوقع الأربعة نماذج كلها أنَّ أجزاء من جنوب أوروبا سوف تستقبل هطلًا أقل بنحو 20%، مُعطِّلًا الأنظمة البيئية الطَّبيعية، والزِّراعة، ومصادر الماء للإنسان. يُمكن أن تحتل بعض الدُّول الأوروبية مكانة مُتقدمة اقتصاديًّا، ولكن أخرى ستكون في المُؤخرة، وستتغير العلاقات التِّجارية والسِّياسية بين الدُّول حالما تتغيَّر من كونها مصدرًا للغذاء إلى دول تستورد الغذاء.

ثاني أكسيد الكربون الغاز الرَّئيسُ لظاهرة البيت الزُّجاجي

ثاني أكسيد الكربون هو الغاز الذي يتمُّ التَّركيز عليه عادة عند مُناقشة سبب الاحتباس الحراريّ (الشكل 58-26)، مع أنَّ غازات الغلاف الجوي الأخرى أيضًا مُشتركة. تُراقب محطَّة مُراقبة توجد على ارتفاع 13700 قدم (4200م)



الشكل 58-26

تأثير البيت الزُّجاجي. زاد تركيز ثاني أكسيد الكربون في الغلاف الجوي بشكل مُتصاعد منذ عام 1950، كما يظهر في الخط ذي اللَّون الأزرق. الخط الأحمر يُظهر التَّغيُّرات في مُعدَّل درجة الحرارة العالمية في الفترة نفسها.

وتقع على بركان مونالوا على جزيرة هاواي، تركيز ثاني أكسيد الكربون في الغلاف الجوي منذ الخمسينيّات من القرن الماضي. هذه المحطَّة ذات أهمية خاصة؛ لأنَّها في وسط المُحيط الهادي، بعيدة عن كتل اليابسة القارية الكبيرة؛ حيث يعيش مُعظم البشر، ولذلك فهي قادرة على مُراقبة حالة الغلاف الجوي العالمي دون تأثُّرها بالأحداث المحلية.

عام 1958، كان الغلاف الجوي يحتوي على 0.031% من CO_2. ولكن 2004، ارتفع تركيز CO_2 إلى 0.038%. وتتَّفق السُّلطات جميعها على أنَّ سبب هذه الزِّيادة الثابتة في CO_2 الموجود في الغلاف الجوي هو حرق الفحم والبترول، وما ينتُج عنها عن طريق ازدياد البشر (والطَّلب المُتزايد على الطَّاقة).

كيف يُؤثِّر ثاني أكسيد الكربون في درجة الحرارة

يُؤثِّر تركيز CO_2 الجوي في درجة الحرارة العالمية؛ لأنَّ ثاني أكسيد الكربون يمتَّص طاقة الأشعة الكهرومغناطيسية بقوة عند بعض الأطوال الموجية الحرجة لموازنة السُّخونة العالمية. كما ركَّزنا في (الفصل الـ 57)، فإنّ الأرض لا تستقبل الطَّاقة الإشعاعية من الشَّمس كلّ يوم فحسب، بل تُشعّ طاقة إشعاعية نحو الفضاء الخارجي كلّ يوم أيضًا. وستكون درجة حرارة الأرض ثابتة فقط إذا كانت مُعدَّلات هاتين العمليتين مُتساوية.

نسبيًّا، الطَّاقة الشَّمسية القادمة هي أطوال موجية قصيرة من الطَّيف الكهرومغناطيسي: أطوال موجية مرئية وقُرب مرئية. وتكون الطَّاقةُ الخارجة من الأرض على أطوال موجية مُختلفة أطول. يمتص ثاني أكسيد الكربون الطَّاقة المُهمة نوعًا ما، وهي تحت الحمراء طويلة الأمواج. وهذا يعني أنَّه على الرَّغم من أنَّ ثاني أكسيد الكربون لا يتدخل في وصول الطَّاقة الإشعاعية ذات الأطوال الموجية القصيرة، إلاّ أنه يُعيق المُعدَّل الذي ترحل فيه الطَّاقة ذات الطول الموجي الكبير بعيدًا عن الأرض إلى الفضاء الخارجي.

يُسمَّى ثاني أكسيد الكربون عادةً **غاز البيت الزجاجي Green house gas** لأنَّ تأثيره يُشبه ذلك الذي للبيت الزُّجاجي. السبَّب في سخونة البيت الزُّجاجي من الدَّاخل هو أنَّ زجاج النَّافذة منفذ للضوء، ولكن نفاذَ الأشعة تحت الحمراء طويلة الموجة قليلٌ. الطَّاقة التي تضرب البيت الزُّجاجي بوصفها ضوءًا تدخله بسهولة وحرية. وعندما تكون في الدَّاخل، تمتص الطَّاقة على شكل حرارة (سخونة) ومن ثمَّ يُعاد بعثها بوصفها أشعة تحت حمراء طويلة الموجة. لكن الأشعة تحت الحمراء لا تستطيع المرور من الزُّجاج بسهولة، ولهذا تتراكم الطَّاقة في الدَّاخل.

غازات البيت الزُّجاجي الأخرى

إن ثاني أكسيد الكربون ليس غاز البيت الزُّجاجي الوحيد، بل هناك غازات أخرى مثل الميثان وأكسيد النتروز. يعتمد أثر أيّ غاز بيت زجاجي مُعيَّن على الخصائص الكيميائية للغاز وتركيزه. فمثلًا، جزيء مُقابل جزيء، للميثان تأثير إمساك للسُّخونة أكثر بـ20 مرة من ثاني أكسيد الكربون؛ وعلى الجهة الأخرى، الميثان أقل تركيزًا، وأقل طول بقاء في الجو من ثاني أكسيد الكربون.

ينتُج الميثان بكميات مهمة عالميًّا في التُّربة اللاهوائية وفي تفاعلات التَّخمُّر في الثدييات المُجترة، مثل البقر. وهناك كميات ضخمة من الميثان محصورة في الوقت الحاضر في القارة القطبية دائمة التَّجمُّد. ويُمكن أن يُسبِّب ذوبان هذه المنطقة اضطرابًا ضخمًا ومُفاجئًا في درجة الحرارة العالمية بسبب انطلاق الميثان بسرعة.

الاستعمال الزِّراعي للأسمدة هو أكبر مصدر لانبعاث أكسيد النتروز، واستهلاك الطَّاقة يأتي ثانيًا، في حين يأتي الاستخدام الصِّناعي ثالثًا.

تؤكد أدلّة حدوث الاحتباس الْحراريّ

يُمكن رؤية أدلة الاحتباس الْحراريّ بطرق عدَّة. فمثلًا، وعلى أساس إحصائي على مُستوى العالم، يتكوَّن الثلج على البُحيرات والأنهار مُتأخرًا، ويذوب سريعًا عن المُعتاد؛ وبالمُعدَّل، إن الفصول الخالية من الثلج هي الآن أطول بأسبوعين ونصف عنها من القرن الماضي. أيضًا، انخفض امتداد الثلج في القُطب الشَّمالي بشكل واضح، وتراجعت المناطق الجليدية حول العالم (الشكل 58-27).

يُتوقع أن يكون تركيز ثاني أكسيد الكربون بين 0.05 و 0.12% عام 2100 (ومن المحتمل جدًا أن تكون في وسط هذا المدى). وقد تنبأت دراسة حديثة، في اجتماع بين الحكومات دعمته الأمم المُتحدة عن تغيُّرات المُناخ، أنَّ مُعدَّل درجة الحرارة العالمية سيرتفع بزيادة 1.4° - 5.8° س بحلول 2100.

أثَّر التَّغيُّر في درجة الحرارة العالية في الأنظمة البيئية في الماضي وما زال يُؤثِّر الآن

حدث الاحتباس الْحراريّ – والبرودة – في الماضي، وحديثًا خلال العصور الجليدية وفترات الدِّفء التي تخلَّلتها. وقد استجابت الأنواع غالبًا بإزاحة مداها الجغرافي، مُتعقِّبةً بيئاتها. فمثلًا، الكثير من أنواع الأشجار في أمريكا الشَّمالية التي تكيَّفت للبرودة تُوجد الآن في الشَّمال البعيد، أو على ارتفاعات عالية، كانت قد عاشت في الجنوب البعيد، أو على ارتفاعات مُنخفضة قبل 10000 – 20000 سنة مضت، حيث كانت الظُّروف أبرد بكثير. للاحتباس الْحراريّ في الوقت الحاضر التَّأثيرات نفسها. مثلًا، غيَّرت الكثير من أنواع الفراشات والطُّيور مكانها في اتجاه الشَّمال في العقود الحديثة (الشكل 58-28).

الشكل 58-27

الجليد الذي يختفي. جبال كلمنجارو في تنزانيا عام 1970 (في الأعلى) وفي عام 2000 (في الأسفل). لاحظ التَّناقص في كتل الجليد خلال ثلاثة عقود.

الشكل 58-28

إزاحة مدى الفراشات. توزيع فراشة الغابات المبقعة، *Parage aegeria*، في بريطانيا في الفترة 1970 – 1997 (أخضر مُزرق) يشتمل مناطق أبعد إلى الشَّمال من مناطق التَّوزيع في الفترة 1915 – 1939 (اللَّون الأسود).

وصلت الكثير من الطُّيور المُهاجرة إلى مناطقها الصَّيفية للتَّزاوج أبكر مما فعلت في العقود السَّابقة. وتزاوجت الكثير من الحشرات والبرمائيات خلال العام بشكل أبكر، وأزهرت نباتات عدَّة مُبكرًا. في أستراليا، بيَّنت أبحاث حديثة أنَّ جماعات ذبابة الفاكهة البرية خضعت لتغيُّرات في تكراراتها الجينية في العشرين سنة الماضية، بحيث أصبحت الجماعات في الأجزاء الباردة من القارة الآن مُشابهة جينيًّا لتلك الموجودة في الأجزاء الدَّافئة.

يمتلك المرجان الباني للحيد على ما يبدو هوامش أمان ضيِّقة بين درجات حرارة البحر التي تعوَّد عليها، ودرجات الحرارة العُظمى التي يُمكنه العيش فيها. ويبدو أنَّ الاحتباس الْحراريّ ما زال يُهدِّد بعض المرجان بتشجيع "الابيضاض" الواسع للشِّعاب المرجانية، وتعطيل التَّعايش المُهم والطَّبيعي بين اللاسعات وخلايا الطَّحالب.

هناك أسباب لاعتقاد أنَّ تأثيرات الاحتباس الْحراريّ العالمي في الأنظمة البيئية الطَّبيعية اليوم ربما، ككل، أكثر حدة من أحداث الاحتباس في الماضي البعيد. أحد الأمور المهمة هو أنَّ مُعدَّلَ الاحتباس اليوم سريعٌ، وبناءً على ذلك يجب أن تحدث تكيُّفات تطورية على أجيال قليلة نسبيًّا حتى تُساعد على بقاء الأنواع. أمر آخر هو أنَّ المناطق الطَّبيعية لم تعد تُغطِّي مساحات الأرض كاملة، ولكن غالبًا تأخذ شكل مُتنزهات مُحاطة بشكل كامل بالمُدن أو المزارع. تكون المُتنزهات ثابتة في مناطق جغرافية، وبشكل عام لا يُمكن نقلها. فإذا أصبحت الظُّروف المُناخية في مُتنزه غير مُناسبة لساكنيه، فإنّ المُتنزه سوف يتوقف عن أداء عمله. إضافة إلى ذلك، في المناطق التي يُمكن أن يجد ساكنو المُتنزه فيها ظروفًا مُناخية مُناسبة، فإنهم قد لا يجدون مُتنزهات.

وبشكل مُماثل، كلما ازدادت درجات الحرارة انتقل الكثير من الأنواع إلى ارتفاعات أعلى لكي تجد موطنًا مُفضَّلًا لها. على كلّ حال، لا تستطيع في النِّهاية الانتقال إلى مكان أعلى؛ لأنَّها تكون قد وصلت قمة الجبل. وكلما ازدادت درجات الحرارة، تختفي بيئة الأنواع بشكل كامل. ويُعتقد أنَّ انقراض عدد من أنواع ضفادع كوستاريكا يُعزى لهذا السَّبب.

يُؤثِّر الاحتباس الْحراريّ في جماعات البشر كذلك

يُمكن للاحتباس الْحراريّ أن يُؤثِّر في صحة الإنسان ورفاهيته بطرق عدَّة. بعض هذه التَّغيُّرات ربما يكون مُفيدًا، ولكن إن كان مُضرًّا، فستكون بعض الدُّول – الغنية منها بالتَّحديد – قادرة على التكيف. ولكن الدُّول الأفقر ربما لا تتمكَّن من ذلك، وبعض التَّغيُّرات سوف تحتاج إلى إجراءات مُضادة مُكلفة جدًا، حتى إنَّ الدُّول الغنية سوف تضغط بشدة لكي تتحمَّلها.

ارتفاع مُستويات البحار

خلال النِّصف الثاني من القرن العشرين، ارتفع مُستوى البحر 2–3 سم في العقد. وتتوقع الوكالة الأمريكية لحماية البيئية احتمال أن يرتفع مُستوى البحر مرتين أو ثلاث مرات أسرع في القرن الواحد والعشرين بسبب تأثيرات الاحتباس الْحراريّ: (1) ذوبان الثلج القُطبي والمناطق المُتجمِّدة، وإضافة الماء إلى المُحيط (2) زيادة مُعدَّل درجة حرارة المُحيط، ما يزيد من حجمه؛ لأنَّ الماء يتمدَّد كلما سخن. مثل هذا التَّمدُّد والزِّيادة سوف يُسبِّب زيادة في التَّآكل وإغراق الأراضي المُنخفضة، والسَّبخات السَّاحلية المالحة، وقد تتعرَّض بيئات أخرى للخطر. قرابة 200 مليون شخص يُمكن أن يتأثروا بالفيضان المُتزايد. وستُصبح المدن السَّاحلية، وجُزر كاملة، مثل جزر المالديف في المُحيط الهندي، مُهدَّدة بخطر الغرق، بازدياد مُستويات البحر.

تأثيرات مُناخية أُخرى

يُعتقد أنّه سيكون للاحتباس الْحراريّ آثارٌ أخرى إضافة إلى ازدياد درجة الحرارة. بالتَّحديد، تكرار الأحداث المُتطرفة أو شدتها – مثل موجات الحر، والجفاف، والعواصف القاسية، والأعاصير – يُتوقع أن تزيد، وأحداث إلنينو، وما يُرافقها من آثار مُناخية، ربما تُصبح أكثر حدوثًا.

إضافة إلى ذلك، هناك احتمال إزاحة أنماط سقوط المطر، فالمناطق الجغرافية المضغوطة مائيًّا حاليًّا، التي هي الآن مأوى لما يُقارب ملياري شخص، من المُحتمل أن تُواجه نقصًا شديدًا مُؤلمًا في الماء في السَّنوات المقبلة. وتقترح بعض الأدلة أنَّ هذه الآثار واضحة حاليًّا في ازدياد العواصف القوية، والأعاصير، وتكرار أحداث إلنينو على مدى السَّنوات القليلة الماضية.

تأثيرات في الزِّراعة

يُمكن أن يكون للاحتباس الْحراريّ آثارٌ إيجابية وسلبية في الزِّراعة. في الجهة الإيجابية، تؤدي درجة الحرارة الأدفأ، وازدياد ثاني أكسيد الكربون الجوي إلى ازدياد نمو بعض المحاصيل، وهذا يُمكن أن يزيد من الإنتاج الزِّراعي. لكن محاصيل أخرى، يُمكن أن تتأثَّر سلبيًّا. فضلًا على ذلك، سوف تتأثر مُعظم المحاصيل من التِّكرار المُتزايد للجفاف. وزيادة على ذلك، وعلى الرَّغم من أنَّ محاصيل المناطق المُعتدلة الشَّمالية قد تزدهر مع درجات الحرارة العالية، فربما يؤدي التزايد في درجات الحرارة إلى إنتاج مُنخفض للمحاصيل الاستوائيّة التي هي نامية الآن على أقصى درجات حرارتها.

وفي الجهة السَّلبية أيضًا، سوف تحتاج التَّغيُّراتُ في أنماط سقوط الأمطار، ودرجة الحرارة، وانتشار الآفات، وعوامل كثيرة مُتنوعة أخرى إلى الكثير من الضَّبط والتَّعديل. مثل هذه التَّغيُّرات قد تكون سهلة نسبيًّا على مُزارعي الدُّول المُتطورة، ولكنها ستكون مُرتبطة بتكلفة باهظة مُهلكة لمُزارعي الدُّول النَّامية.

تأثيرات في صحة الإنسان

سيكون للعواصف المُتكرِّرة بشكل مُتزايد، والفيضان، والجفاف عواقب وخيمة على صحة الإنسان. فإضافة إلى تأثيرها المُباشر، غالبًا ما تُعطِّل مثل هذه الأحداث البنية التَّحتية الهشة للدُّول النَّامية، ما يُؤدي لفقدان مياه شرب آمنة ومشكلات أخرى. نتيجةً لذلك، يُمكن أن يحدث انتشار أمراض مثل الكوليرا وأمراض أخرى بشكل أكثر بسبب هذه الأحداث.

زد على ذلك، كلما ارتفعت درجة الحرارة، تتَّسع المناطق المُلائمة للمخلوقات الاستوائيّة نحو الشَّمال. وبشكل أهم، تلك المخلوقات التي تُسبِّب أمراضًا للإنسان. الكثير من الأمراض المحصورة حاليًّا في المناطق الاستوائيّة يُمكن أن يتوسع مداها لتُصبح مُشكلة في الدُّول غير الاستوائيّة. أمراض تنتشر بالبعوض، مثل الملاريا (انظر الفصل الـ 29)، وحُمّى الضَّنك، وأنواع عدَّة من أمراض التهاب الدِّماغ، هي أمثلة على ذلك. فانتشار البعوض يُحدِّده البرد؛ وبرودة الليل تقتل البعوض وبيوضه. ولهذا، فإنّ الملاريا تحدث فقط في المناطق التي درجة حرارتها أكثر من 16° س، وتحدث الحُمَّى الصَّفراء، وحُمَّى الضَّنك في مناطق درجة حرارتها أكثر من 10° س. (سبب الاختلاف هو أنَّ الأمراض تنقلها أنواع بعوض مُختلفة). علاوة على هذا، ينضج طُفيل الملاريا بشكل أسرع على درجات حرارة أعلى.

تقتل الملاريا حاليًّا مليون شخص كلّ عام؛ تقترح بعض التوقعات أنَّ نسبة البشر المُعرضين للملاريا سوف تزداد إلى 33% مع نهاية القرن الواحد والعشرين. وأكثر من ذلك، وكما هو مُتوقع، الملاريا على ما يبدو تتحرَّك. ففي عام 1980، تمَّ استئصال الملاريا من الولايات المُتحدة ما عدا كاليفورنيا، ولكن في السَّنوات الأخيرة ظهرت الملاريا في ولايات جنوبية، وحتى شمالية مُتعددة.

تنتشر حُمَّى الضَّنك (تُسمَّى أحيانًا "حُمَّى كسر العظام" بسبب الألم الذي تُسبِّبه) وتتوسَّع أيضًا. في الماضي، انحصر المرض في المناطق الاستوائيّة وشبه الاستوائيّة، حيث إنَّه يُصيب من 50–100 مليون شخص، ويوجد الآن في الولايات المُتحدة، وجنوبي أمريكا الجنوبية، وشمال أستراليا.

أحد أكثر النَّواحي خطورة لهذه الأمراض هو عدم وجود مطاعيم لها. توجد علاجات دوائية (للملاريا)، ولكن الطُّفيليات تطوّر مُقاومة بسرعة ما يجعل الأدوية دون فعالية. مع التنويه بعدم وجود علاج دوائي لحُمَّى الضَّنك.

إنَّ حل مُشكلة الاحتباس الْحراريّ ليست سهلة. إنَّها تتطلَّب خفضًا كبيرًا في كمية CO_2 المُنطلقة إلى الغلاف الجوي. تقوم بعض الأمم بخطوات لتخفيض انبعاثاتها، ولكن أممًا أخرى لا تقوم بذلك. فالمطلوب إذن جهود عالمية متضافرة لتقليل الارتفاع في زيادة درجات الحرارة العالمية. وعلى الرَّغم من أنَّ التَّأثيرات المُتوقعة للاحتباس الْحراريّ غير أكيدة، فإن معظم العلماء يتَّفقون على أنَّ التَّأثير سوف يكون شديدًا.

الاحتباس الْحراريّ بسبب التَّغيُّرات في تركيب الغلاف الجوي – بسبب تراكم CO_2 بشكل ملحوظ – له القابلية أن يُغيِّر البيئات الأساسية على الأرض. قد يكون تأثير الاحتباس الْحراريّ في الإنسان أيضًا شديدًا وحادًّا، مع ازدياد عنف أحداث الطَّقس، والإزاحة في توافر الماء، وغمر المناطق المُنخفضة. يُمكن أن توسع درجة الحرارة المُتزايدة مدى الأمراض الاستوائيّة.

58-1 تأثيرات الشَّمس، والرِّياح، والماء في النِّظام البيئي

تتأثَّر أنماط الحياة العالمية على الأرض بكمية الأشعة الشَّمسية وتنوعها، وأنماط الدَّورات الجوية وفي المحيط.

- عند مرور الطَّاقة الشَّمسية خلال الغلاف الجوي، تُعدّل شدَّتها والأطوال الموجية المُكوِّنة لها.
- كمية الأشعة الشَّمسية الواصلة إلى سطح الأرض لها تأثير كبير في المُناخ؛ فهي تنخفض كلما زادت زاوية السُّقوط. تنتُج الفصول من تغيُّر موقع الأرض بالنِّسبة إلى الشَّمس (الشكل 58-1).
- بسبب تسخين الشَّمس، يرتفع الهواء السَّاخن مع مُحتواه المُتزايد من الماء عند خط الاستواء، ثُمَّ يبرد ويفقد رطوبته، مُكوِّنًا غابات المطر الاستوائيّة (الشكل 58-3).
- عندما يتحرَّك الهواء الأكثر جفافًا والبارد في الغلاف الجوي بعيدًا عن خط الاستواء، فإنَّه ينزل إلى الأرض قُرب خطي عرض 30° شمالًا و 30° جنوبًا. وعندما يعود إلى خط الاستواء، فإنَّه يُزيل الرُّطوبة من سطح الأرض، ويصنع صحارى جافة. يحدث نمط دوران الهواء هذا مرة أخرى بين خطَّي عرض 30° و 60° وفوق خطوط عرض 60°.
- تسير الرِّياح بمسارات مُنحنية نسبةً لسطح الأرض، وهو ما يُسمَّى تأثير كوريولس؛ لأنَّ الأرض تدور حول محورها.
- يحدث ظل المطر عندما يرتفع الهواء المُحمَّل بالرُّطوبة على جهة الجبال المُواجهة للرِّياح، فيفقد رطوبته؛ بعد ذلك ينزل الهواء الذي أصبح الآن جافًّا على الجهة الأخرى للجبال، مُشكِّلًا بيئةً أكثر جفافًا بسبب إزالته الرُّطوبة من النَّباتات والتُّربة (الشكل 58-5).
- يُؤدي الارتفاع إلى تغيُّرات مهمة في درجة الحرارة والرُّطوبة. فلكل 1000م زيادة في الارتفاع، تقلّ درجة الحرارة تقريبًا 6° س. هذا الانخفاض في درجة الحرارة يحدث أيضًا كلّ 880 كم زيادةً في خطوط العرض (الشكل 58-6).

58-2 أقاليم الأرض الحيوية

الأقاليم هي الأنواع الرّئيسة من الأنظمة البيئية التي تشمل التَّراكيب النَّباتية المُميَّزة والظُّروف المُناخية المُرتبطة بها (الشكل 58-7).

- تُؤثر درجة الحرارة والرُّطوبة، إضافة إلى تركيب التُّربة والمُحتوى المعدني، في الإنتاج الأولي. و تميزان الأقاليم (الشكل 58-8 و 58-9).

58-3 بيئات المياه العذبة

تُغطِّي المياه العذبة 2% فقط من سطح الأرض؛ فهي تبدأ بعملية التَّبخر، وتتشكل بالهطل.

- تركيز الأكسجين المُذاب في الماء هو المُحدِّد الرّئيس لخصائص مُجتمعات المياه العذبة. الأكسجين لا يذوب بشكل جيد في الماء.
- تتغيَّر بيئات البُحيرات والبرك مع عُمق الماء بسبب كمية الضّوء التي تدخل النِّظام؛ تُؤثر مُستويات الضّوء في الإنتاج الأولي الصَّافي، وفي توزيع الأكسجين في عمود الماء (الشكل 58-11).
- في المُناخ المُعتدل، يتكوَّن التَّقسيم الطبقي الْحراريّ في الصَّيف، عندما يطفو الماء الأكثر دفئًا، أو الطبقة العلوية، فوق الماء الأبرد، أو الطبقة السُّفلية. طبقةُ الانتقال الْحراريّ انتقاليةٌ بين الطَّبقة العلوية والطبقة السُّفلية. تُخلط بُحيرات المياه العذبة مرتين في السَّنة؛ لأنَّ الماء عند درجة حرارة 4° مئوية أكثر كثافة ويغطس إلى الأسفل (الشكل 58-12).
- يُمكن أن تُصنَّف البُحيرات على أساس مُستويات الغذاء والأكسجين الموجودة فيها. تمتلك البُحيرات قليلة التغذية تركيزًا عاليًا من الأكسجين، ومُستويات قليلة من الغذاء، في حين أنّ البُحيراتِ حقيقية التغذية عكسُ ذلك.

58-4 البيئات البحرية

تُغطِّي المُحيطات 70% تقريبًا من سطح الأرض، ويُمكن أن تصل إلى أكثر من 5000 م عمقًا.

- يُقسَّم المُحيط لمناطق عدَّة بناء على العُمق، واختراق الضّوء، والقرب من اليابسة أو القاع، هي: منطقة ما بين المد والجزر، ومنطقة المياه الضَّحلة، والمنطقة الضوئية، والمنطقة القاعيَّة، ومنطقة الإقيانوس (الشكل 58-14).
- العوالق النباتية في المُحيطات، هي المُنتِجات الأولية الأساسية في المياه المفتوحة، والإنتاج الأولي قليل؛ لأنَّ المواد الغذائية محدودة.
- تُوجد المياه الضَّحلة فوق الرُّفوف القارية، وهي أكثر إنتاجية من المُحيط المفتوح؛ لأنَّ مُستويات الغذاء أعلى (الشكل 58-15).
- تشكل المصابُّ مثالًا آخر على نظام بيئي في الرَّف القاري. وتوجد حيث تختلط المياه العذبة بالمياه المالحة. وتحتوي عادة مناطق بين المد والجزر مع السَّبخات المالحة أو مُستنقعات مانجروف.
- تشمل أنظمة بيئية أخرى للرَّف القاري المُنحدرات الخصبة، والمناطق المحلية الضحلة على الرُّفوف القارية، والأنظمة البيئية للحيد المُرجاني التَّعايشي.
- مناطقُ النَّبع للمُحيطات أماكنُ تجلب فيها الرِّياح المحلية المياه العميقة الغنية بالغذاء، مُكوِّنةً أعلى نسب للإنتاج النَّباتي.
- تحدث ظاهرة إلنينو عندما تضعُف الرِّياح التِّجارية، ويزداد عمق المياه الدَّافئة السَّطحية على طول السَّاحل، مُحدِّدة مياه النَّبع بالمياه السَّطحية فقيرة الغذاء بدلًا من المياه العميقة الغنية بالغذاء.
- البحر العميق هو البيئة الوحيدة الأكبر، وهو خالٍ من الفصول، وبارد، ومُعتم، ويقع تحت ضغط عالٍ.
- توجد مُجتمعات الثغرات المائية الحرارية في البحر العميق، حيث تتحرَّك الصَّفائح التَّكتونية مُتباعدةً عن بعضها؛ تحصل المخلوقات ذاتية التَّغذية الكيميائية التي تعيش هناك على الطَّاقة من أكسدة الكبريت.

58-5 تأثير الإنسان في الغلاف الحيوي: التَّلوث واستنزاف الموارد

يُؤدي نشاط الإنسان إلى تغيُّرات كبيرة في الأنظمة البيئية.

- تتضخم المواد الكيميائية الخطرة مثل مادة د.د.ت. DDT حيويًّا من خلال مرور الطَّاقة إلى أعلى في السِّلسلة الغذائية (الشكل 58-19).
- بيئات المياه العذبة ليست فقط أصغر البيئات الرّئيسة، ولكنها أكثرها عُرضةً للتَّهديد بالتَّلوث معروف المصدر، والتَّلوث المُشتت، والهطل الحمضي، والاستخدام الجائر (الشكل 58-20).
- تؤدي إزالة الغابات في البيئات اليابسة إلى فقدان البيئات، وإعاقة دورة المياه وتعطيلها، والمطر الحمضي، وفقدان التُّربة السَّطحية.
- تُستَنزف البيئات البحرية من السَّمك والأنواع الأخرى بسبب الصَّيد الجائر، وتدمير الأنظمة البيئية السَّاحلية، والتَّلوث (الشكل 58-23).
- أدَّى تآكل الأوزون في الستراتوسفير إلى ثقب "الأوزون" سامحًا للأشعة فوق البنفسجية UV-B الخطرة بالوصول إلى سطح الأرض (الشكل 58-24).

58-6 تأثيرات الإنسان في الغلاف الحيوي: الاحتباس الْحراريّ (التدفيئة)

ربما يُسبِّب الاحتباس الْحراريّ تأثيرات حادة في الأرض، وينتُج من الزِّيادة في تركيز غازات البيت الزُّجاجي في الغلاف الجوي، خاصة غاز ثاني أكسيد الكربون.

- يُعَدُّ غاز ثاني أكسيد الكربون أحد أهم غازات البيت الزُّجاجي الذي يسمح بمرور الأشعة الشَّمسية خلال الغلاف الجوي، ولكنه يمنع الأشعة طويلة الموجة (الحرارية) من مُغادرة الأرض، وبهذا يزيد من درجات حرارة سطح الأرض.
- إضافة إلى ثاني أكسيد الكربون، هناك غازات بيت زجاجي أخرى مثل الميثان وأكسيد النتروز.
- في الماضي، نتجت تذبذبات في درجات الحرارة العالمية من عصور الجليد تخلَّلها فترات دفء.
- إذا تغيرت درجات الحرارة بسرعة، فإنّ الانتخاب الطَّبيعي لن يحدث بسرعة كافية لمنع أنواع كثيرة من الانقراض.
- سوف يُؤثر الاحتباس الْحراريّ في البشر بطرق عدَّة: تغيير مُستويات البحر، وزيادة تكرار الأحداث المُناخية القاسية، وتأثيرات مُباشرة وغير مُباشرة (سلبية وإيجابية) في الزِّراعة، وفي توسُّع مدى الأمراض الاستوائيّة.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. إذا لم تكن الأرض مائلة على محور دورانها فإنّ الدَّورة السَّنوية للفصول في النصفين الشَّمالي والجنوبي ستكون:
   أ. معكوسة. ب. كما هي.
   جـ. مُختزلة. د. غير موجودة.
2. تأثير كوريولس:
   أ. يقود دوران الأرض.
   ب. مسؤول عن الغياب النِّسبي للفصول على خط الاستواء.
   جـ. يقود أنماط دوران الرِّياح العالمية.
   د. يقود أنماط دوران الرِّياح العالمية، ودورات المُحيطات العالمية.
3. العاملان اللذان لهما أكبر أهمية في توزيع الأقاليم هما:
   أ. درجة الحرارة، وخطوط العرض.
   ب. هطل المطر، ودرجة الحرارة.
   جـ. خطوط العرض، وهطل المطر.
   د. درجة الحرارة، ونوع التربة.
4. في ظل المطر، يبرد الهواء كلما ارتفع، ويسخن كلما هبط، مُكوِّنًا في الغالب جانبًا رطبًا وآخر جافًّا؛ لأنَّ قُدرة حمل الهواء للماء:
   أ. مُرتبطة ارتباطًا طرديًّا مع درجة حرارة الهواء.
   ب. مُرتبطة ارتباطًا عكسيًّا مع درجة حرارة الهواء.
   جـ. لا تتأثر بدرجة حرارة الهواء.
   د. تُنتج تغيُّرات في درجة حرارة الهواء.
5. السَّبب أو الأسباب الرَّئيسة التي تُسبِّب الفرق بين الغابة المطرية الاستوائيّة والغابة دائمة الخضرة المُعتدلة هو:
   أ. كمية مُعدَّل سقوط الأمطار السَّنوي.
   ب. مُعدَّل درجة الحرارة السَّنوي.
   جـ. درجة الحرارة وسقوط المطر.
   د. لا شيء مما ذُكر.
6. التَّقسيم الطبقي الْحراريّ في بحيرة:
   أ. لا يتغيَّر بالانقلاب الخريفي والرَّبيعي.
   ب. يُؤدي إلى كميات أعلى من الأكسجين في المياه العميقة بالمقارنة مع سطح المياه.
   جـ. يُؤدي إلى كميات أعلى من الأكسجين على سطح المياه بالمقارنة مع المياه العميقة.
   د. يقلّ عند تكوين الجليد على سطح البُحيرة.
7. البحيرات قليلة التغذية تمتلك:
   أ. أكسجينًا قليلًا، ووفرة غذاء عالية.
   ب. أكسجينًا عاليًا، ووفرة غذاء عالية.
   جـ. أكسجينًا عاليًا، ووفرة غذاء قليلة.
   د. أكسجينًا قليلًا، ووفرة غذاء قليلة.
8. البُحيرات قليلة التغذية يُمكن أن تتحوَّل إلى بُحيرات حقيقية التغذية بسبب أنشطة الإنسان، مثل:
   أ. الصَّيد الجائر للأنواع الحسَّاسة، الذي يبدد جماعات الأسماك.
   ب. إدخال الغذاء إلى المياه، الذي يُحفِّز نمو النَّباتات والطّحالب.
   جـ. تبديد نباتات اليابسة قُرب الشاطئ، ما يجعل التُّربة تنجرف إلى البُحيرة.
   د. رشّ المُبيدات إلى الماء لمُكافحة جماعات الحشرات المائية.
9. مُجتمعات الثغرات المائية الحرارية في البحر العميق:
   أ. تحصل على الطَّاقة الخاصة بها من التَّمثيل الضوئي في المنطقة الضوئية قُرب السَّطح.
   ب. تستعمل الإضاءة البيولوجية لتكوين الغذاء.
   جـ. تبنى على الطَّاقة التي تنتُج من نشاط ذاتيَّات التَّغذية الكيميائية لأكسدة الكبريت.
   د. تحتوي بكتيريا فقط ومخلوقات دقيقة أخرى.
10. يحدث التَّضخيم البيولوجي عندما:
   أ. يزيد تركيز المُلوِّثات في الأنسجة عند مستويات غذائية عُليا.
   ب. يزداد تأثير المُلوثات عن طريق التَّداخل الكيميائي داخل المخلوقات الحية.
   جـ. يُوضع المخلوق تحت المجهر التَّشريحي.
   د. يكون تأثير المُلوِّث أكبر من المُتوقَّع عند بَلْعِهِ من قِبَل المخلوق.
11. واحد مما يأتي هو مصدر تلوث محدد المصدر:
   أ. المروج.
   ب. مدافن المصانع التي تعمل بالفحم.
   جـ. أنابيب مُخلَّفات المصانع التي تصبُّ في النَّهر.
   د. المطر الحمضي.
12. مقولة: إنَّ مُستويات CO_2 الآن تزيد عما كانت عليه في الماضي:
   أ. تعتمد على الأساس النَّظري.
   ب. تعتمد على المعلومات والبيانات.
   جـ. ليس لها علاقة مع الاحتباس الْحراريّ.
   د. هي في الأساس نظرية مفادها أن درجة الحرارة العالمية تقلّ.
13. فقدان طبقة الأوزون له تأثيرات خطيرة في نوعية البيئة؛ لأنَّ:
   أ. الأوزون (O_3) يحمي المخلوقات من الأشعة فوق البنفسجية التي تُسبِّب السَّرطان.
   ب. تآكل طبقة الأوزون يجعل مياه الأمطار أقل درجة حموضة ما قد يقتل النَّباتات.
   جـ. فقدان طبقة الأوزون يجعل الأشعة الشَّمسية تُحبس في الغلاف الجوي، وتزيد درجة حرارة الكون.
   د. طبقة الأوزون المُتآكلة يُمكن أن تتفاعل مع المواد الكيميائية السَّامة، فتزيد من فعاليتها على صحة الإنسان.

أسئلة تحدٍّ

1. ناقش كيف أنَّ (الشكل 58-1) يُفسِّر النَّمط الذي تُشاهده في الشَّكل 58-2.
2. لماذا تُوجد صحارى الأرض عند خط عرض $30°$ تقريبًا؟
3. من المُتوقع أن تحدث ظلال المطر عندما تعترض جبال عالية الرِّياح السائدة. ما نوع الظِّل المطري الذي تتوقعه إذا وصلت الرِّياح السَّائدة إلى جهة مُواجهة لها جافةً نسبيًّا؟
4. ما الفرق بين الاحتباس الْحراريّ والتَّغيُّرات في مُستويات مُعدَّل CO_2؟
5. إذا كان مُبيد حشري غير مُؤذٍ على تراكيز قليلة (مثل، D.D.T.)، واستُعمل بشكل مُناسب وصحيح، كيف يُمكن أن يُصبح هذا المُبيد خطرًا على المخلوقات غير المُستهدفة؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

obeikandl.com

الفصل 59

الحفاظ الْحيويّ (المحافظة الْحيويّة)
Conservation Biology

مقدّمة

من بين التحديات الكبيرة التي يواجهها الغلاف الْحيويّ انقراضُ الأنواع المتسارع. فمنذ نهاية العصر الطباشيري منذ 65 مليون سنة، لم ينقرض مثل هذا العدد من الأنواع في وقت قصير كهذا. أدى هذا التحدي إلى ظهور تخصص بيولوجيا المحافظة. بيولوجيا المحافظة علمٌ تطبيقيٌّ يبحث في كيفية حفظ الأنواع، والمجتمعات، والأنظمة الْحيويّة. يدرس هذا العلم أسباب التناقص في غنى الأنواع، ومحاولات تطوير طرق منع مثل هذا التناقص. في هذا الفصل، سنستقصي أزمة التّنوّع الْحيويّ وأهميتها. ومن ثم، استعمال حالات تاريخية، سنحدد وندرس العوامل التي أدت دورًا رئيسًا في الانقراض. وننهي الفصل بمراجعة جهود المعالجة على مستويات الأنواع والمجتمع.

موجز المفاهيم

59-1 نظرة عامة على أزمة التّنوّع الْحيويّ

- *الإنسان الأول (الإنسان البدائي) هو المسؤول عن الانقراضات المحلية.*
- *استمرت عمليات الانقراض في العصور التاريخية الراهنة.*
- *الأماكن الحرجة والمهمة للأنواع المستوطنة مهدّدة بالانقراض بشكل خاص.*

59-2 قيمة التّنوّع الْحيويّ

- *القيمة الاقتصادية المباشرة للتنوع الْحيويّ تشمل المصادر اللازمة لحياتنا.*
- *القيمة الاقتصادية غير المباشرة مشتقة من خدمات النّظام الْبيئيّ.*
- *تستند القيم الأخلاقية والجمالية إلى ضمائرنا ووعينا.*

59-3 العوامل المسببة لعمليات الانقراض

- *الْبرمائيّات في تناقص: دراسة حالة.*
- *ضياع البيئة يدمّر غنى الأنواع.*
- *الاستثمار الزائد يقضي على الأنواع بسرعة.*
- *تهدِّدُ الأنواعُ الدخيلةُ الأنواعَ الأصيلةَ وبيئاتِها.*
- *يمكن أن يؤدّي تعكير الأنظمة الْبيئيّة إلى شلال من الانقراضات.*
- *فقدان الأنواع الجوهرية ربما يعكّر الأنظمة الْبيئيّة.*
- *الجماعات الصغيرة بشكل خاص شديدة الحساسية.*

59-4 طرق المحافظة على الأنواع المهددة بالانقراض

- *أحيانًا، يمكن أن تُستعاد البيئة المهدّدة مرة أخرى.*
- *أنقذت برامج التكاثر بالأسر بعض الأنواع.*

59-5 المحافظة على الأنظمة الْبيئيّة

59-1 نظرة عامة على أزمة التّنوّع الْحيويّ

الانقراض حقيقة حياة. فمعظم الأنواع – وربما كلها– ستنقرض في النهاية. أكثر من 99% من الأنواع المعروفة للعلماء (معظمها من سجلات الأحافير) هي الآن منقرضة. مع ذلك، فإنّ معدلات الانقراض الحالية عالية لدرجة الخطر. ومع الأخذ في الحسبان التسارع الكبير في فقدان البيئات، خاصةً في المناطق الاستوائيّة، فقد أفادت نتيجة الحسابات التي أجريت أن 20% تقريبًا من التّنوّع العالمي ربما فُقد في منتصف هذا القرن. إضافةً إلى ذلك، ربما فُقدت بعض الأنواع حتى قبل أن نعرف بوجودها. ويقدِّر العلماء أنّ أقل من 15% من المخلوقات حقيقية النوى في العالم تَمَّ الكشف عنها وإعطاؤها أسماء علمية، وهذه النسبة ربما تكون أقل بكثير فيما يخص الأنواع الاستوائيّة.

هذه الخسائر سوف تؤثر في المجموعات المعروفة أكثر من الأنواع شبه المعروفة. فنحو 50,000 نوع من مجموع 250,000 نوع في العالم من النباتات، و4,000 نوع من أصل 20,000 نوع في العالم من الفراشات، وتقريبًا 2,000 نوع من أصل 8,600 نوع في العالم من الطّيور يمكن أنْ تُفقدَ خلال هذه الفترة. وبالأخذ في الحسبان أنّ النوع البشري موجود فقط منذ أقل من 20,000 سنة من عمر العالم، وهو 4.5 بليون سنة، وأن أسلافنا طوروا الزراعة منذ نحو 10,000 سنة خلت، فهذا إنجاز مذهل – ومشكوك فيه-.

الإنسان الأول (الإنسان البدائي) هو المسؤول عن الانقراضات المحلية

يمكن تعلّم الكثير عن معدلات الانقراض من دراسة الماضي. في أزمان ما قبل التاريخ، حلّت صاعقة مدمرة في أيّ مكان جديد حلّ به الإنسان *Homo sapiens*. فمثلًا، في نهاية العصر الجليدي الأخير، قبل 12,000 سنة تقريبًا، كانت حيوانات أمريكا الشمالية مكونةً من تنوع من ثدييات كبيرة، شبيهة بتلك الموجودة في إفريقيا اليوم: الماموث، والمستودون، والخيول، والجمال، وحيوان الكسلان الضخم الأرضي، والقطط ذات الأنياب الشبيهة بالسيف، والأسود، وغيرها من الكثير من الحيوانات (الشكل 59-1).

بعد وصول الإنسان بفترة قصيرة، انقرض 74-86% من الحيوانات الكبيرة (أي الحيوانات التي تزن أكثر من 100 باوند). ويُعتقدُ أنّ عمليات الانقراض هذه نتجت عن الصّيد، وبشكل غير مباشر، عن حرق الغابات وقطعها. (بعض العلماء يعزون عمليات الانقراض هذه للتغيرات المناخية، ولكن هذه الفرضية لا تفسر لماذا لم يرافق نهايات العصور الجليدية الأقدم عمليات انقراض كبيرة، ولا تفسر كذلك سبب حدوث الانقراض بين الحيوانات الكبيرة ابتداءً، في حين لم تتأثر الأنواع الأصغر).

الشكل 59-1

أمريكا الشمالية قبل أن يسكنها الإنسان. تشمل الحيوانات الموجودة في أمريكا الشمالية قبيل وصول الإنسان الطّيور والثّدييّات الكبيرة، مثل جمل أمريكا الشمالية القديم، والقط ذي الأنياب المسيفة، والكسلان الأرضي الضخم، والحدأة.

وفي العالم كلّه، حدثت نتائج مشابهة بعد وصول الإنسان. فقبل 40,000 سنة، احتلت أستراليا أنواعًا واسعة من الحيوانات الكبيرة، من بينها الجرابيات الشبيهة بأفراس النهر والنمور من حيث الحجم والبيئة، والكنغر الذي طوله 9 أقدام، وسحلية الورل بطول 20 قدمًا. هذه كلها اختفت تقريبًا في الفترة نفسها التي وصل فيها الإنسان.

الجزر الصغيرة أيضًا تَمَّ تدميرها. فشهدت جزيرة مدغشقر انقراض 15 نوعًا من الليمور تقريبًا، منها واحد بحجم الغوريلا؛ وفرس النهر القزم، وطائر الفيل الذي لا يطير، *Aepyronis*، وهو أكبر الطّيور التي عاشت على الإطلاق (أكثر من 3 م في الطول ويزن 450 كجم). على جزيرة نيوزيلندا، تعرض 30 نوعًا من الطّيور للانقراض، من بينها 13 نوعًا من طيور الموا، وهي مجموعة أخرى من الطّيور الكبيرة التي لا تطير. ومن المثير للاهتمام أنّ قارة واحدة احتفظت بمثل هذه الحيوانات الكبيرة على ما يبدو، وهي إفريقيا. يتوقع العلماء أنّ سبب نقص عمليات الانقراض في إفريقيا قبل التاريخ ربما نجم عن أنّ الكثير من تطوّر الإنسان وقع في إفريقيا. ولهذا، فإنّ الأنواع الإفريقية كانت تتطوّر مع الإنسان ملايين عدَّة من السنين، ولهذا طورت تَكَيُّفًا معاكسًا لافتراسها من قِبَلِ الإنسان.

استمرت عمليات الانقراض في العصور التاريخية الراهنة

إن معدلات الانقراض التاريخية معروفة أكثر في الطّيور والثّدييّات لأنها؛ أكثر وضوحًا؛ لأنّ حجمها كبير ومدروسة بشكل أفضل. وتقديرات معدلات الانقراض لأنواع أخرى هي تقريبية أكثر. تعتمد البيانات الظاهرة في (الجدول 59-1)، على أفضل الأدلة الموجودة، وهي تُظهر عمليات انقراض مسجلة منذ عام 1600 إلى الآن. تشير هذه التقديرات إلى أنّ 85 نوعًا من الثّدييّات تقريبًا، و113 نوعًا من الطّيور انقرضت منذ عام 1600. وهذا يعني نحو 2.1% من الثّدييّات المعروفة و1.3% من الطّيور المعروفة.

وقعت معظم عمليات الانقراض في الـ 150 سنة الماضية: نوع واحد في كلّ عام بين العامين 1850 و1950، وأربعة أنواع كلّ عام بين العامين 1986 و1990. ويشكل هذا الازدياد في معدّل عمليات الانقراض قلب أزمة التّنوّع الْحيويّ.

لسوء الحظ، فإنّ الوضع على ما يبدو يزداد سوءًا. فمثلًا، عدد أنواع الطّيور التي تعرف بأنها «الأشد تهديدًا بالانقراض» ازداد 8% بين عامي 1996 و2000، وقد أظهر تقرير عام 2002 أنّ نصف نباتات الأرض تقريبًا ربما يكون مهددًا بالانقراض. ويتوقع بعض الباحثين أنّ ثلثي أنواع الْفقريّات كلها يمكن أنْ يختفي في نهاية هذا القرن.

وقعت أغلب عمليات الانقراض التاريخية– إنْ لم يكنْ كلّها – على جزر. فمثلًا، من 85 نوعًا من الثّدييّات التي انقرضت في الـ 400 سنة الماضية، كانت 60% تعيش على الجزر. إن قابلية أنواع الجزر للانقراض قد تعزى إلى عوامل عدة: مثل، أن هذه الأنواع غالبًا ما نشأت في غياب المفترسات، ولهذا فقدت قدرتها على الهرب من الإنسان والمفترسات الدخيلة مثل الجرذان والقطط. إضافة إلى ذلك، أدخل الإنسان منافِسات وأمراضًا؛ فمثلًا، قضت الملاريا على الطّيور في جزر هاواي. أخيرًا، مخلوقات الجزر قليلة نسبيًّا على الأغلب، ولهذا تكون أكثر عرضةً للانقراض، كما سنرى لاحقًا في هذا الفصل.

في السنوات الأخيرة، انتقلت أزمة الانقراض من الجزر إلى القارات. أغلب الأنواع الآن المهددة بالانقراض موجودة على القارات، وستتحمل هذه المناطق وطأة أزمة الانقراض في هذا القرن.

يجادل بعض الناس بقولهم: إنه يجب ألا نهتم لذلك؛ لأنّ الانقراضَ عمليةٌ طبيعيةٌ، وأنّ الانقراض الواسع حدث في الماضي. في الحقيقة، لقد حدثت عمليات الانقراض الواسع مرات عدة في النصف بليون سنة الماضية (انظر الشكل 22-20). ومع ذلك، فعملية الانقراض الواسع الحالية واضحة في نواحٍ عدة. أولًا، إنها العملية الوحيدة التي يُحْدِثُها نوعٌ واحد (نحن!). إضافة إلى هذا، وعلى الرّغم من أنّ تنوّع الأنواع يتعافى عادةً بعد ملايين عدة من السنوات (كما ناقشنا في الفصل الـ 22)، إلا أنّ هذا وقت طويل لنحرم أبناءنا وأحفادنا من فوائد التّنوّع الْحيويّ ومتعه.

إضافة إلى ذلك، ليس واضحًا من أنّ التّنوّع الْحيويّ سيستعيد عافيته هذه المرة. بعد آخر عمليات انقراض واسعة، ظهرت أنواع جديدة لتستهلك المصادر الجديدة المتوافرة بسبب انقراض أنواع كانت تستفيد منها سابقًا. اليوم، مع ذلك، مثل هذه المصادر من الصعب توافرها؛ لأن البشر يدمّرون البيئات، ويأخذون المصادر لاستعمالاتهم الخاصة.

الأماكن الحرجة والمهمة للأنواع المستوطِنة مهدّدة بالانقراض بشكل خاص

الأنواع الموجودة في منطقة جغرافية، واحدة، وليس في أماكن أخرى يُقال: إنها **مُسْتَوْطِنَةٌ Endemic** لتلك المنطقة. قد تكون المنطقة التي توجد بها الأنواع المستوطِنة كبيرة وواسعة جدًا. فمثلًا، شجرة الكرز الأسود (*Prunus serotina*) مستوطِنة في كلّ أمريكا الشمالية المعتدلة. وبطريقة أكثر نموذجيةً، وعلى الرغم من ذلك، تحتل الأنواع المستوطِنة نطاقات أضيق. يعيش تنين كومودو (*Varanus komodoensis*) على عدد صغير فقط من الجزر الصغيرة في

الجدول 59-1 الانقراضات المسجلة منذ 1600

المجموعة	الانقراضات المسجلة: اليابسة	الجزيرة	المحيط	المجموع	عدد الأنواع التقريبي	نسبة الانقراض في المجموعة
ثدييات	30	51	4	85	4.000	2.1
طيور	21	92	0	113	8.600	1.3
زواحف	1	20	0	21	6.300	0.3
أسماك	22	1	0	23	24.000	0.1
لافقريات*	49	48	1	98	1.000.000+	0.01
نباتات زهرية	245	139	0	384	250.000	0.2

* أعداد اللافقريات المنقرضة ربما تكون مقدرة بشكل أقل من الطبيعي بسبب نقص المعلومات عن الكثير من الأنواع (المجموعات الأخرى ربما تكون مقدرة دون الطبيعي للسبب نفسه).

الشكل 59–2

أسياف مونا كيا الفضية *(Argyroxiphium sandwicense)*. أنواع عدة من الأسياف الفضية مستوطنة في مناطق صغيرة. توضح هذه الصورة مرحلتين في دورة حياة النبات.

الأرخبيل الإندونيسي، والأسياف الفضية (*Argyroxiphium sandwicense*) و(*A.s macrocephalum*) وكلّ منها يعيش في فوهة بركان واحدة على جزيرة هاواي (الشكل 59–3). المناطق الجغرافية المنفصلة، مثل الجزر المحيطية، والبحيرات وقمم الجبال، غالبًا ما تمتلك نسبًا عالية من الأنواع المستوطِنة، وبعضها مُهَدَّدٌ بالانقراض.

يمكن أنْ يختلف عدد الأنواع المستوطِنة للنباتات بشكل كبير من مكان إلى آخر في الولايات المتحدة، فمثلًا، 379 نوعًا نباتيًّا موجود فقط في تكساس، في حين تملك نيويورك نوع نبات مستوطِن واحد فقط. أما كاليفورنيا ببيئاتها المتنوعة، التي تشمل الصحارى، والجبال، وساحل البحر، والغابات القديمة، وأراضي الحشائش، فهي موطنٌ لأنواع نباتات مستوطِنة أكثر من غيرها من الولايات.

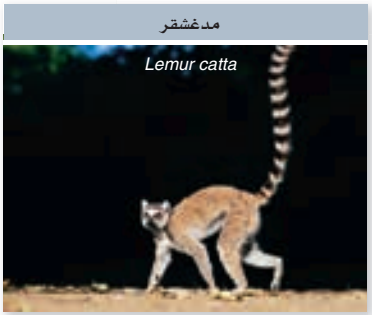
الأماكن السّاخنة للأنواع

على مستوى العالم، تقع تراكيز مهمة للأنواع المستوطِنة في مواقع معينة. تَعَرَّفَ علماء المحافظة حديثًا على مناطق تُدعى **المواقع السّاخنة Hotspots**، التي تملك معدل استيطان عالٍ وذات معدّل اختفاء عالٍ أيضًا. مثل هذه المناطق السّاخنة تشمل مدغشقر، وغابات مطرية استوائية متنوعة، وجبال هيمالايا الشرقية، ومناطق ذات مُناخ متوسطي مثل كاليفورنيا، وإفريقيا الشمالية، وأستراليا، ومناطق مُناخية عدّة أخرى (الشكل 59–3 وجدول 59–2). بالمحصلة، 25 من هذه المواقع السّاخنة تَمَّ التّعرّف إليها، وهي تحتوي على نصف الأنواع البرية جميعها في العالم تقريبًا.

أما لماذا تحتوي مثل هذه المناطق على عدد كبير من النباتات المستوطِنة، فهو موضوع نشط في البحث العلمي. فبعض هذه المواقع السّاخنة تقع في مناطق ذات تنوّع عالٍ، ولمثل هذه المواقع السّاخنة قد ينطبق تفسير التّنوّع بشكل عام، بالإنتاجية العالية (راجع الفصل الـ 57). إضافة إلى ذلك، تقع بعض المواقع السّاخنة على جزر منفصلة، مثل نيوزيلندا، ونيوكاليدونيا وجزر هاواي، حيث أنتج التّنوّع التطوري خلال فترات طويلة مواطن حيوية غنية، مكونة من أنواع نباتات وحيوانات لا توجد في أي مكان آخر في العالم.

الشكل 59–3

مناطق ساخنة ذات استيطان مرتفع. هذه المناطق غنية بالأنواع المستوطنة التي يهددها انقراض واسع.



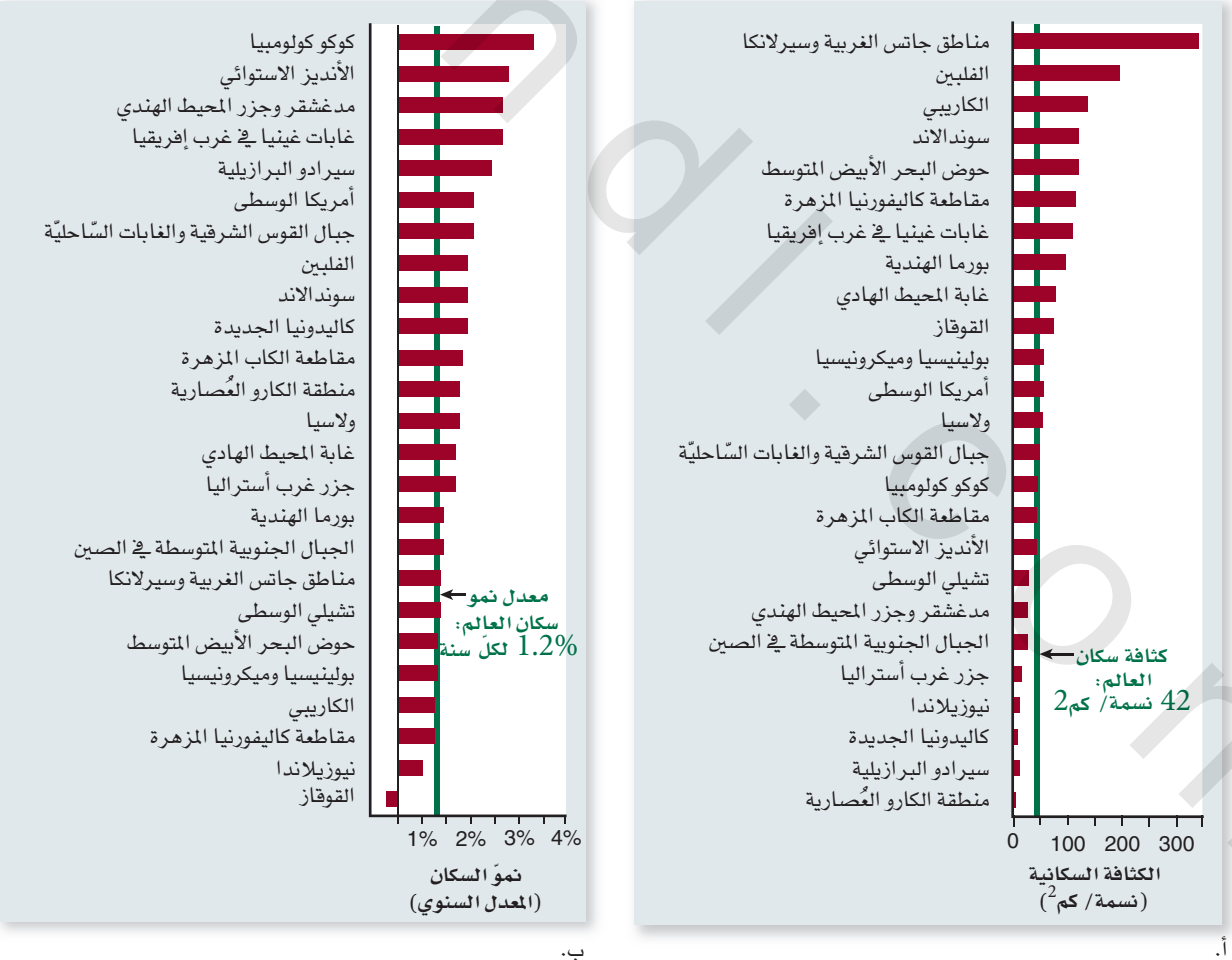
الجدول 59-2 عدد الأنواع المستوطِنة في بعض المناطق السّاخنة

المنطقة	الثّدييّات	الزّواحف	البرمائيّات	النباتات
الغابات الأطلسية السّاحليّة (البرازيل)	160	60	253	6.000
تشوكو أمريكا الجنوبية	60	63	210	2250
الفلبين	115	159	65	5.832
الأنديز الاستوائيّة	68	218	604	20.000
جنوب شرق أستراليا	7	50	24	4.331
مدغشقر	84	301	187	9.704
منطقة الكاب (جنوب إفريقيا)	9	19	19	5.682
مقاطعة كاليفورنيا المزهرة	30	16	17	2.125
كاليدونيا الجديدة	6	56	0	2.551
جنوب وسط الصين	75	16	51	3.500

نموّ جماعة البشر في المواقع السّاخنة

بسبب احتواء المواقع السّاخنة على أعداد كبيرة من الأنواع المستوطِنة، يجب أنْ تكون المحافظة على تنوعها الْحيويّ جزءًا مهمًّا من الجهود لحماية الميراث الْحيويّ للعالم. أو، لننظر إلى الأمر من جهة أخرى، بحماية 1.4% فقط من سطح الأرض العالمي، فإننا نحافظ على 44% من أشجار العالم الوعائية، و35% من فقريّات العالم البريّة.

لسوء الحظ، لا تحتوي المواقع السّاخنة على الأنواع المستوطِنة فقط، ولكن أيضًا على جماعات بشرية تنمو. فعام 1995، احتوت هذه المواقع على 1.1 بليون شخص – 20% من سكان العالم – بكثافات عالية في بعض الأحيان (الشكل 59-4 أ). والأهم من هذا، أنّ الجماعات البشرية كانت تنمو في المواقع جميعها ما عدا واحدًا لكون معدّلات المواليد أعلى من معدلات الوفيات بكثير، وكذلك لأن معدلات الهجرة لتلك المناطق عالية. وفوق كلّ هذا، تجاوز معدّلُ النّموّ المعدّلَ العالميّ في 19 موقعًا ساخنًا (الشكل 59 - 4 ب). في بعض المواقع السّاخنة، كان معدل النّموّ ضعف معدل النّموّ تقريبًا في باقي العالم.



الشكل 59-4
الجماعات البشرية في المواقع السّاخنة. أ. كثافة الجماعة البشرية. ب. معدل النّموّ السّكانيّ في المواقع السّاخنة المتنوعة حيويًّا.

استقصاء
لماذا تختلف الكثافة السكانية ومعدلات النّموّ بين المناطق السّاخنة؟

وقد لا يكون مفاجئًا أن كثيرًا من هذه المواقع تتعرض لمعدلات مرتفعة من تدمير البيئات، حيث تستخدم الأرض للزراعة، وللإسكان، وللنمو الاقتصاديّ. فقد اختفى أكثر من 70% من المنطقة الأصلية في كلّ موقع ساخن حاليًّا، وفي 14 موقعًا ساخنًا، بقي 15% أو أقل من البيئات الأصلية. ففي مدغشقر، قُدِّرَ أنّ 90% من الغابة الأصلية ضاعت ، هذا على جزيرة، حيث 85% من الأنواع لا توجد في أيّ مكان سواها. وفي غابات الساحل الأطلسي للبرازيل، كان مستوى إزالة الغابات أعلى: فقد اختفى 95% من الغابات الأصلية.

ضغط الجماعة ليس السبب الوحيد في تدمير المواقع السّاخنة. فالاستنزاف الاقتصاديّ لتلبية حاجات الناس المتزايدة في العالم المتقدم يؤدي دورًا مهمًّا. فمثلًا، التقطيع عالي المستوى لأشجار الغابات المطرية الاستوائيّة، الذي يحدث في دول عدة لتوفير الخشب، ينتهي معظمه في الولايات المتحدة، وأوروبا الغربية، واليابان. وبشكل مشابه، أزيلت غابات عدة في أمريكا الوسطى والجنوبية لعمل طرق لمزارع ماشية تنتج لحومًا رخيصة الثّمن لمطاعم الوجبات السريعة. وغالبًا ما تتعرض المواقع السّاخنة في الدول كثيرة السّكّان لخطر البيع أو الاستعمالات التجارية؛ لأنها تقع على أراضٍ باهظة الأسعار، مثل فلوريدا وكاليفورنيا في الولايات المتحدة.

تشير التقديرات الحالية إلى أن التّنوّع الْحيويّ بدأ يقل بمعدلات تنذر بالخطر، وأنّ سبب الفقدان الرّئيس يعود لأنشطة الإنسان في كلّ من أوقات ما قبل التاريخ، وأوقات العصور الحالية.

توجد الأنواع المستوطِنة في مناطق محدَّدة فقط على الأرض؛ المناطق عالية الأعداد بالأنواع المستوطِنة أو المواقع السّاخنة تهددها انتهاكات الإنسان بشكل خاص.

2-59 قيمة التّنوّع الْحيويّ

لماذا علينا أنْ نقلق على فقدان التّنوّع الْحيويّ؟ السبب هو أنّ للتنوع الْحيويّ قيمة لنا بطرق عدة:

- قيمة اقتصادية مباشرة للمُنتَجات التي نحصل عليها من أنواع النباتات، والحيوانات والمخلوقات الأخرى.
- قيمة اقتصادية غير مباشرة للفوائد التي تنتجها الأنواع دون أنْ نستهلكها.
- قيم أخلاقية وجمالية.

القيمة الاقتصادية المباشرة للتنوع الْحيويّ تشمل المصادر اللازمة لحياتنا

للعديد من الأنواع قيمة مباشرة كمصادر للغذاء، وللدواء، وللملابس، وللكتلة الْحيويّة (للطاقة وحاجات أخرى) وللمأوى. معظم محاصيل الغذاء العالمية، مثلًا، مُشتقة من عدد صغير من النباتات تَمَّ تدجينها أصلا من نباتات برية في المناطق الاستوائيّة وشبه الجافة. ولهذا السبب، تحتوي العديد من أهم محاصيلنا تنوعًا وراثيًا قليلًا نسبيًا (مساويًا لتأثير المؤسس، راجع الفصل 20)، في حين تحتوي أقاربها البرية تنوعًا كبيرًا.

في المستقبل، قد يكون التّنوّع الْوراثيّ مطلوبًا من السلالات البرية لهذه الأنواع إذا أردنا تحسين الإنتاج، أو نجد طريقة لاشتقاق نباتات جديدة مقاومة للحشرات الضارة. وفي الحقيقة، بَيَّنَتْ تجارب اشتقاق زراعية حديثة أهمية المحافظة على الأقارب البرية للمحاصيل الشائعة وقيمتها. فمثلًا، بتزاوج البندورة التجارية مع الأنواع الصغيرة ذات الألوان الغريبة من البندورة البرية والموجودة في جبال بيرو، استطاع العلماء زيادة إنتاج المحاصيل 50%، مع زيادة المحتوى الغذائي واللون.

يعتمد نحو 70% من البشر حول العالم بشكل مباشر على النباتات كمصدر لدوائهم. بالإضافة لذلك، 40% تقريبا من الأدوية الموصوفة وغير الموصوفة من قِبَلِ الطّبيب المُستعملة اليوم تحوي مكونات فعّالة مستخلصة من النباتات أو الحيوانات. فالأسبرين، وهو أكثر الأدوية استعمالًا، أُستخلص في البداية من أوراق أشجار الصفصاف الاستوائيّة، *Salix alba*. وأعطت نباتات الونكة المزهرة من مدغشقر أدوية ناجحة لمقاومة اللوكيميا عند الأطفال (الشكل 59-5)، وأنتجت أدوية

ب.

أ.

الشكل 59-5

الونكة (عين القط) المزهرة.
أ. يُستخلص دواءان من الونكة المزهرة (*Catharanthus roseus*) من مدغشقر، فنبلاستين وفنكرستين حيث يُستعملان لعلاج لوكيميا الأطفال بفعاليّة، ويرفعان نسبة فرصة الشفاء من 20 % إلى 95%. ب. أدوية معالجة السرطان، تاكسول (taxol) استخرجت من قلف شجرة الطقسوس. (*Taxus brevifolia*).

فعّالة في معالجة أنواع عدة من السّرطان وأمراض أخرى من أشجار الطّقسوس الأطلسيّة.

واستطاع علماء الأحياء حديثًا فقط إتقان التقنيات التي تجعل في الإمكان نقل الجينات من نوع إلى آخر. لقد بدأنا الآن باستعمال جينات من مخلوق آخر لمصلحتنا (انظر الفصل الـ 15). لقد بدأنا الآن بما يسمى «سبر الجينات» للمحتويات الجينية للنباتات والحيوانات بحثًا عن جينات مفيدة. وقد تمكّنا من فحص نسبة ضئيلة فقط من مخلوقات الأرض لمعرفة ما إذا كانت تملك جينات بصفات مفيدة للإنسان.

إذن، بالمحافظة على التّنوّع الْحيويّ، نُبقي على خيار اكتشاف عوائد مفيدة في المستقبل. ولسوء الحظ، يتعرض الكثير من الأنواع الواعدة في بيئات، مثل الغابات المطرية الْاستوائيّة، للتدمير بمعدلات تنذر بالخطر.

القيمة الاقتصادية غير المباشرة مشتقة من خدمات النّظام الْبيئيّ

المجتمعات الْحيويّة المتنوعة مهمة جدًا للنظام الْبيئيّ الصّحّي، فهي تحافظ على النوعية الكيميائية للماء الطبيعية، وتحمي الأنظمة البيئة من العواصف والجفاف، وتحفظ التربة، وتمنع فقدان المعادن والعناصر الغذائية، وتلطّف المُناخ المحليّ والإقليميّ، وتمتصّ التّلوّث، وتشجّع تحطيم الفضلات العضوية وتدوير المعادن.

وقد ناقشنا في (الفصل الـ 57)، الدليل على أنّ ثبات الأنظمة الْبيئيّة وإنتاجها مرتبطان بغنى الأنواع. فبتدمير التّنوّع الْحيويّ، نكوّن ظروفًا أقل استمرارية، وأقل إنتاجية تشجّع التّصحّر، وتسرّب المياه، والتشبّع بالمعادن، ونتائج غير مرغوبة حول العالم.

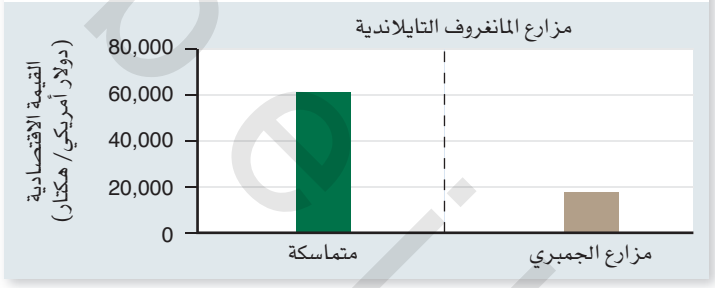
أهمية البيئات المتماسكة

استطاع علماء الاقتصاد أخيرًا مقارنة القيمة الاجتماعية من نواحٍ مالية للبيئات المتماسكة مقارنةً بقيمة تدمير مثل هذه البيئات. وما يدهش، أنه في معظم الدراسات التي أُجريت حتى الآن، كانت الأنظمة الْبيئيّة المتماسكة أكثر قيمة من ناحية الأنواع الناشئة مقارنة مع تدميرها. في تايلاند، مثلًا، أزيلت بيئات نبات المانجروف السّاحليّة، لإنشاء مزارع الجمبري. وعلى الرّغم من أنّ ناتج الجمبري كان مرتفعًا فإن هذه القيمة لا توازي الفوائد التي يمكن جنيها من الخشب، وإنتاج الفحم، وصيد السّمك، والحماية من العواصف التي يوفرها نباتات المانجروف (الشكل 59-6أ).

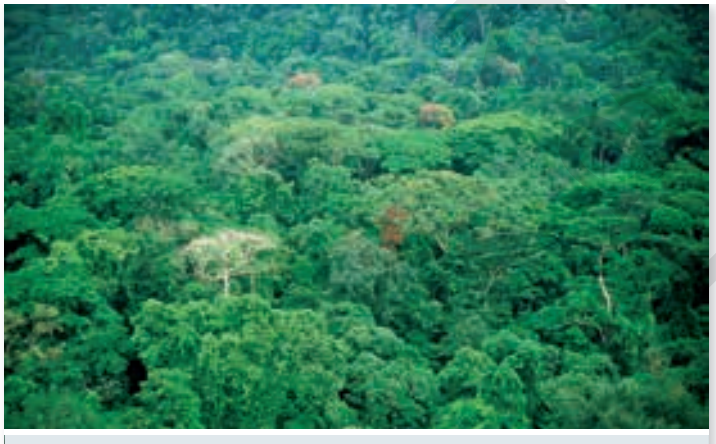
بشكل مشابه، وفرت الغابات المطرية الاستوائيّة المتماسكة في الكاميرون، غرب إفريقيا، الفاكهة ومواد أخرى. وأدت إزالة الغابات من أجل الزّراعة، أو زراعة النّخيل إلى تعريةٍ لوّثتْ بدورها جداولَ الماء، وزادت من الفيضانات. وبجمع النفقات والفوائد في الخيارات الثلاثة، كان للإبقاء على الغابات المتماسكة قيمة اقتصادية أعلى (الشكل 59-6 ب).

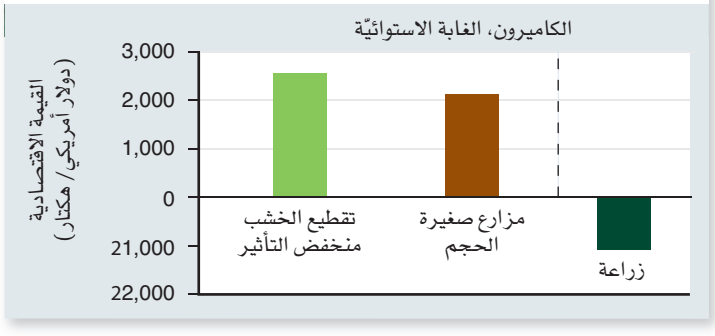
دراسة حالة: مُستَجمع الأمطار في مدينة نيويورك

ربما كان أشهر الأمثلة على قيمة الأنظمة الْبيئيّة المتماسكة يوضحه مُستَجمع الأمطار في مدينة نيويورك. 90% من الماء لمناطق نيويورك التي يسكنها 9 ملايين شخص تأتي من جبال مقتل القط والمياه القريبة القادمة من نهر ديلاوير (الشكل 59-7). تُجمعُ المياه التي تجري من مناطق جبلية وقروية تبعد أكثر من 4000 كم^2 داخل خزانات، ومن ثَمَّ تُنقلُ عبر قناة مياه لأكثر من 136.8 كم إلى مدينة نيويورك بمعدل 4.9 ملايين لتر يوميًّا.



أ.





ب.

الشكل 59-6

القيمة الاقتصادية للمحافظة على البيئات. أ. المانغروف في تايلاند ذو قيمة أكبر من مزارع الجمبري. ب. الغابات المطرية في الكاميرون توفر فوائد اقتصادية إنْ تركت في حال سبيلها أكثر من تدميرها، ومن ثم تُستخدم أراضيها لأهداف أخرى.

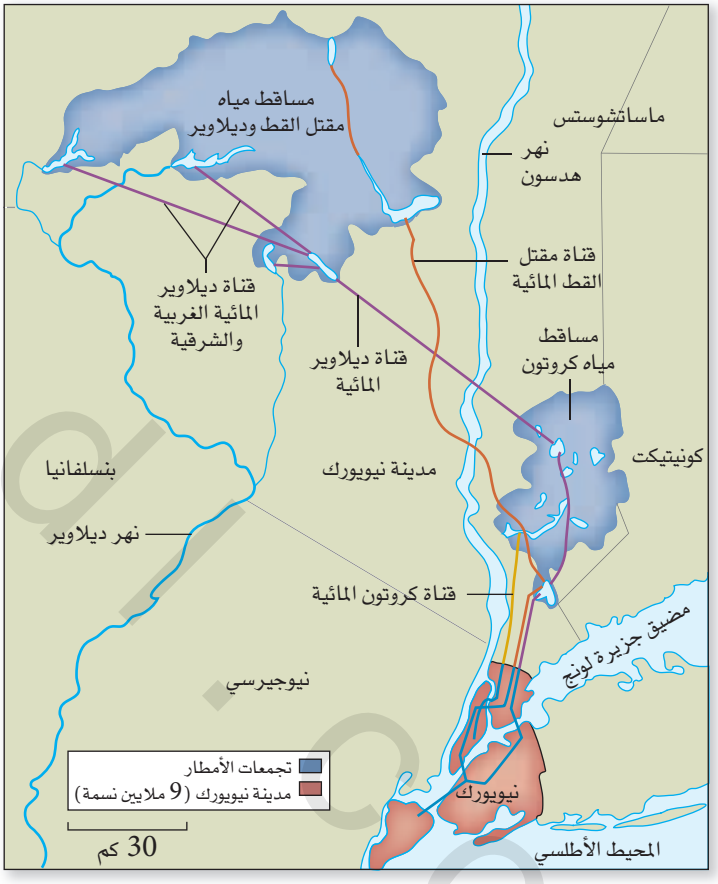
استقصاء

إذا أُقيمت مزارع الجمبري على بيئات مانغروف مزالة، فإنها تدرّ مالًا وفيرًا. كيف يمكن لإزالة المانغروف ألّا تكون شيئًا إيجابيًّا من الناحية الاقتصادية؟

عام 1990، واجهت مدينة نيويورك معضلة؛ طالبت أنظمة المياه الفدرالية بمياه أكثر نقاءً، على الرّغم من أنّ العمران والتّلوّث في مناطق مصدر المياه كانت تهدِّد نوعية المياه. كان أمام المدينة خياران: إما أنْ تعمل على حماية النّظام الْبيئيّ القائم لكي تستطيع إنتاج ماء نظيف، أو أنْ تُنشئ مصانع للتنقية لتنظيفها عند وصولها. جعل التحليل الاقتصاديّ الخيار واضحًا: سيكلف بناء المصانع 6 بلايين دولار، مع كلفة تشغيل سنوية مقدارها 300 مليون دولار، في حين يمكن لصرف بليون دولار خلال 10 سنوات أنْ يحفظ النّظام الْبيئيّ، ويُبقي الماء نقيًّا. وكان القرار سهلًا.

المقايظات الاقتصادية *(Economic trade – offs)*

توفّر هذه الأمثلة بعض الأفكار حول قيمة الخدمات التي تقدمها الأنظمة البيئة. ولكن الإبقاء على الأنظمة البيئة ليس دائمًا أكثر قيمة من تحويلها إلى استعمالات أخرى. من المؤكد أنه عندما نشأت الولايات المتحدة، وكانت الأراضي متوافرة، كان تحويل الأنظمة الْبيئيّة مجديًا اقتصاديًّا. حتى في هذه الأيام، قد يكون تدمير البيئة في بعض الأحيان مُفَضّلًا اقتصاديًّا. على الرّغم من ذلك، ما زلنا لا نعرف



الشكل 59–7

مصادر مياه مدينة نيويورك. تحصل نيويورك على الماء من مجمّعات مياه مطر بعيدة. المحافظةُ على تماسك البيئة في هذه المناطق أرخصُ من بناء مصانع جديدة لمعالجة المياه.

الكثير عن الطرق الكثيرة التي تقدم بها الأنظمة الْبيئيّة خدماتها. في الكثير من الحالات، لا نعرف قيمة الأنظمة الْبيئيّة بوضوح إلا بعد فقدانها، وظهور آثار سلبية غير متوقعة، مثل ازدياد الفيضانات، والتّلوّث، وتناقص هطل الأمطار، والقابلية للأعاصير تصبح أكثر وضوحًا.

الجدل نفسه يمكن إجراؤه من أجل حفظ نوع معين في الأنظمة الْبيئيّة. وبالأخذ في الحسبان الكمية القليلة التي نعلمها عن بيولوجيا معظم الأنواع، وبالتحديد في المناطق الاستوائيّة، فمن المستحيل أنْ نتوقع نتائج زوال نوع ما.

تخيل أخذ قائمة لقطع طائرة، ومن ثَمَّ تغيير عدد في خانة أرقام قطعة واحدة من قطع الطائرة عشوائيًّا. يمكن ربما أنْ تغير مسند مقعد إلى لفّة ورق تواليت ، أو يمكن أنْ تغير بكل سهولة مفتاح لسان قفل يحمل الجناح إلى قلم رصاص. بإزالة التّنوّع الْحيويّ، نحن نقامر بمستقبل الأنظمة الْبيئيّة التي نعتمد عليها، والتي لا نفهم مِن وظيفتها إلا القليل.

في السّنوات الحديثة، ظهر تخصص علم الاقتصاد الزِّراعيّ لدراسة الفوائد الاجتماعية للأنواع والأنظمة الْبيئيّة، وكيف يمكن تقييمها بشكل مناسب. المشكلة هنا مضاعفة مرّتين: أولًا، حتى وقت قريب، لم يكن هناك تقدير جيد للقيمة المادية للخدمات التي تقدمها الأنظمة الْبيئيّة، وهذا وضع كما رأيت يتغيّر الآن. المشكلة الثانية، أنّ الأشخاص الذين يكسبون فوائد التدمير الْبيئيّ عادة ليسوا الأشخاص أنفسهم الذين يدفعون التكاليف. فمثلًا، في مثال أشجار المانغروف، جنى مزارعو الجمبري المكاسب المالية، في حين دفع السكان المحليون التكاليف. الشّيء نفسه ينطبق على المصانع التي تسبّب تلوث الهواء أو الماء. علماء الاقتصاد الْبيئيّ يبتكرون طرقًا ملائمة لتقييم استخدام البيئة وتنظيمها بطرق يمكن لها أنْ تُضخّم الفوائد نسبة إلى التكاليف للمجتمع ككلّ.

تستند القيم الأخلاقية والجمالية إلى ضمائرنا ووعينا

يعتقد كثيرون أنّ المحافظةَ على التّنوّع الْحيويّ موضوعٌ أخلاقيٌّ؛ لأنّ كلّ نوع بحد ذاته ذو قيمة، حتى لو كان البشر غير قادرين على استثماره أو الاستفادة منه. هؤلاء الناس، يشعرون بأنّ المسؤولية تأتي مع القدرة على استثمار أنواع أخرى وتدميرها: لأننا المخلوقات الوحيدة القادرة على التخلص من عدد كبير من الأنواع، وإحداث خلل في الأنظمة الْبيئيّة، وحيث إننا المخلوقات الوحيدة القادرة على انتقاد ما يجري، لذا يجب أنْ نتصرف بوصفنا حرسًا أو مسؤولين عن تنوع الحياة حولنا.

تقريبًا، لا أحد ينكر القيمة الجمالية للتنوع الْحيويّ – سلسلة جبال غير مأهولة، أو زهرة جميلة، أو فيل ضخم – ولكن كيف نضع قيمة للجمال أو على تحديد الكثير منا لمشاعره عندما يكون في محيط طبيعي؟ ربما أفضل ما يمكننا فعله معرفة مقدار شعورنا العميق للفقدان الذي سنحسّ به إن فقدنا هذا التنوع.

التّنوّع الْحيويّ له قيمة عظيمة بحد ذاته، وكذلك لفوائده الاقتصادية المباشرة التي يوفرها، ولفوائده الاقتصادية غير المباشرة على شكل مساهمات في صحة الأنظمة الْبيئيّة التي نعتمد عليها، وللجمال الذي يوفّره. البشر في موقع فريد لوضع قرارات تخص استعمالهم للبيئة.

العوامل المسبّبة لعمليات الانقراض

إن أسبابًا عدّة، منفردة أو مجتمعة، مسؤولة عن عمليات الانقراض (الجدول 59-3). من ناحية تاريخية، كان الصّيد الجائر السّبب الرّئيس للانقراض؛ وعلى الرغم من أنه لا يزال عاملًا، فإن فقدان البيئة هو المشكلة الأساس لمعظم المجموعات هذه الأيام، ويأتي إدخال الأنواع في المرتبة الثانية. يمكن أنْ تسهم عوامل كثيرة كذلك في انقراض الأنواع، وهذه تشمل إعاقة تفاعلات النّظام الْبيئيّ، والتّلوّث، وفقدان التّنوّع الجينيّ، والاضطراب بسبب الكوارث، التي تحدث طبيعيًّا أو بسبب الإنسان.

يمكن أنْ يؤثّر أكثر من واحد من هذه العوامل في الأنواع. في الحقيقة، قد يحدث تفاعل متسلسل يُعِدّ (يحضر) فيه تأثير عامل ما الأنواع مسبقًا لتصبح أكثر تأثرًا بعامل آخر. فمثلًا، قد يؤدي تدمير البيئة إلى انخفاض نسبة المواليد وزيادة معدلات الوفيات. نتيجة لذلك، تصبح الجماعات أقل عددًا وأكثر تجزئة، وذلك يجعلها أكثر عُرضة للكوارث مثل الفيضانات أو حرائق الغابات، ما قد ينهي الجماعات. وإنه عندما تصبح البيئة مُجزّأة أكثر، تصبح الجماعات منعزلة، لذلك يقل التبادل الجيني، ولا يعاد استعمار المساحات التي دُمِّرت بسبب الكوارث من جديد. أخيرًا، كلما أصبحت الجماعات صغيرة جدًا، يزداد التزاوج الداخلي، ويضيع التّنوّع الْوراثيّ بسبب الانجراف الْوراثيّ، مقللًا من تلاؤم الجماعة بصورة أكبر. أيّ من العوامل يؤدي دور رصاصة الرحمة الأخيرة ربما لا يكون له أيّ علاقة؛ العوامل الكثيرة والتفاعلات بينها، قد تسهم في انقراض الأنواع النهائي.

الْبرمائيّات في تناقص: دراسة حالة

عام 1963، كان عالِم الْبرمائيّات سافيج Jay Savage يتجول في غابة الغيمة البدائية في كوستاريكا. وفي أثناء بحثه عن أحد المنحدرات، لم يصدّق عينيه. كان أمامه تجمع ضخم للعلاجيم (ضفادع الطين) وهي تتكاثر. وما أدهشه ألوان هذه الضفادع: برتقالي فاتح يأخذ الأبصار، لا يشبه أيّ شيء شاهده في حياته من قَبْل (الشكل 59-8). لون ضفادع طين كان مدهشًا لدرجة أنّ سافيج ظنّ أنّ أصحابه يمزحون معه، وأنهم طلوا العلاجيم بطريقة ما باللون البرتقالي. وحيث أدرك سافيج أنّ هذا لم يكن ما حدث قطّ، بدأ بدراسة العلاجيم، واصفًا نوعًا جديدًا من العلجوم؛ إنه الضفدع البرتقالي، *Bufo periglenes*.

شوهد عدد كبير من العلاجيم خلال 24 سنة المقبلة في مواسم التكاثر في الرّبيع. وعُرف مكان وجودهم؛ في مستودع غابة الغيمة، وهو مكان محمي جيدًا، ومتماسك، ونظام بيئي فعّال، وعلى ما يبدو، فإنه نموذج ناجح للمحافظة على المخلوقات الحية. بعد ذلك، عام 1988، شوهد عدد قليل من العلاجيم، وعام 1989، شوهد ذكر واحد فقط. منذ ذلك الحين، وعلى الرّغم من الجهود المضنية، لم يُشاهَد أيّ علاجيم برتقالية.

وعلى الرّغم من وجودها في نظام بيئي محمي جيدًا، ودون أيّ تهديدات من التّلوّث، أو الأنواع الدخيلة، أو الاستعمال الجائر، أو أيّ عامل آخر، فقد انقرضت أنواع الضفادع هذه، تحت أعين علماء المحافظة؛ كيف حدث هذا؟

الشكل 59-8

نوع منقرض. مجمع تكاثر الضفدع الذهبي *Bufo periglenes* الذي شوهد في البرية آخر مرة سنة 1989.

الجدول 59-3 أسباب الانقراض

نسبة الأنواع التي تتأثر بعامل معين*

المجموعة	فقدان الموقع (البيئة التي تعيش فيها)	الاستغلال الزائد	إدخال نوع	أخرى	غير معروف
الانقراضات					
الثّدييّات	19	23	20	2	36
الطّيور	20	11	22	2	45
الزّواحف	5	32	42	0	21
الأسماك المهددة بالانقراض	35	4	30	4	48
الثّدييّات	68	54	6	20	-
الطّيور	58	30	28	2	-
الزّواحف	53	63	17	9	-
الأسماك	78	12	28	2	-

* بعض الأنواع ربما تتأثر بأكثر من عامل واحد، لهذا، فبعض الأسطر الأفقية قد تتجاوز 100%.

الضفادع في مأزق

في المؤتمر العالمي الأول لعلماء الْبرمائيّات سنة 1989 في مدينة كانتربيري، ببريطانيا، التقى خبراء الضفادع من أنحاء العالم لمناقشة موضوعات المحافظة المتعلقة بالضفادع والعلاجيم. في هذا اللقاء، أصبح من الواضح أنّ قصة العلاجيم الذهبية ليست هي الوحيدة من نوعها. فقد أعلن الخبراء عن أكثر من حالة فقدان مشابهة: جماعات الضفادع التي كانت في وقت ما منتشرة تتناقص الآن، أو اختفت نهائيًّا.

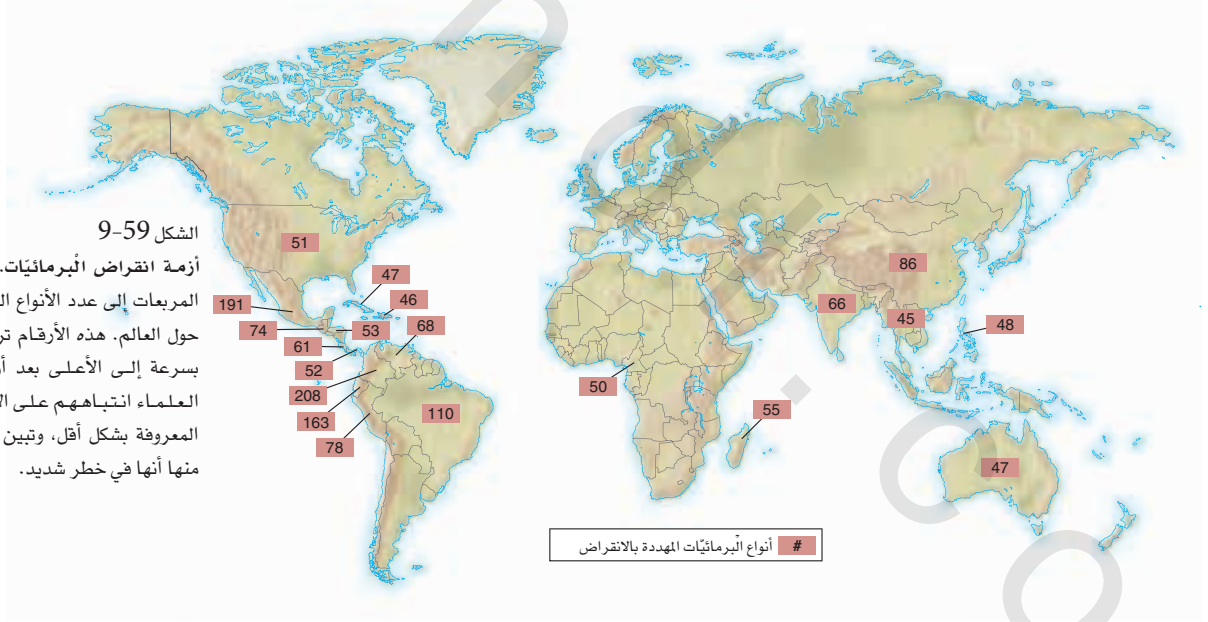
منذ ذلك الحين، صرف العلماء وقتًا وجهدًا كبيرين لتحديد ما إذا كانت الزّواحف والضفادع حقًّا في خطر، وإذا كانت كذلك، فلماذا؟ لسوء الحظ، يظهر أنّ الوضع أسوأ مما ظنّ العلماء. عام 2005، أعلن خبراء الْبرمائيّات أن 43% من كلّ أنواع الزّواحف تعرضت لنقصان في حجم الجماعة، وأنّ 3/1 أنواع الْبرمائيّات جميعها مهدّدة بالانقراض في دول مختلفة مثل الأكوادور، وفنزويلا، وأستراليا، والولايات المتحدة (الشكل 59-9).

إضافة إلى ذلك، قد تكون هذه الأرقام أقل من المتوقع؛ فمعلومات قليلة تصل من كثير من مناطق العالم، مثل جنوب شرق آسيا، وإفريقيا الوسطى. في الحقيقة، يظنّ الباحثون أنّ أكثر من 100 نوع في سريلانكا انقرضت حديثًا، والأخبار ليست مفاجئة ربّما إذا علمنا أنّ 95% من الغابات المطرية في العالم اختفت أيضًا من وقت قريب.

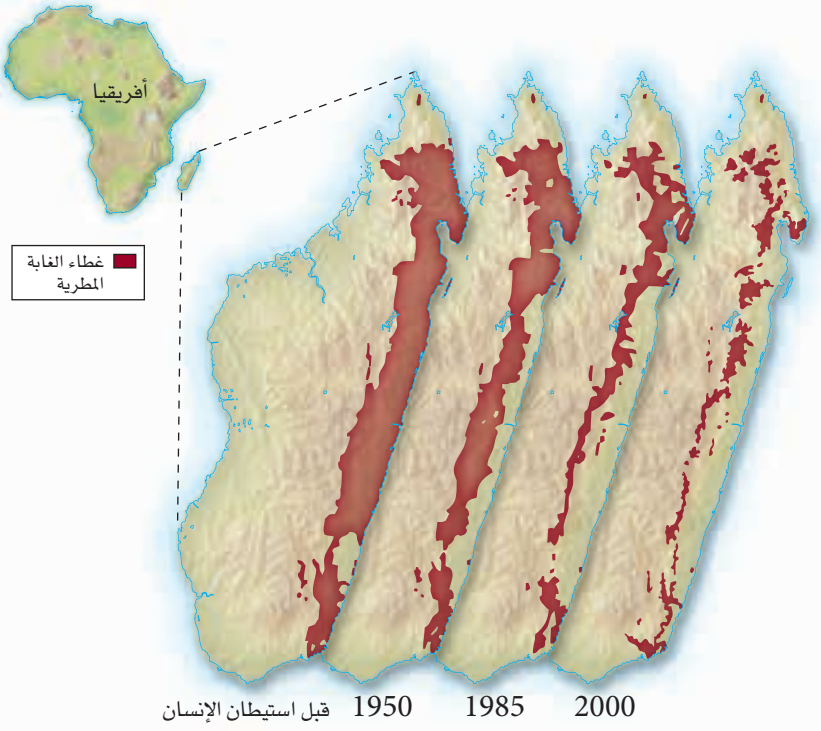
أسباب الاهتمام

إن تناقص أعداد الْبرمائيّات مقلق لأسباب عدة: أولًا، الكثير من الأنواع – العلاجيم الذهبية – تناقصت في البدائية، وهي بيئة محمية جيدًا. فإذا انقرضت المخلوقات في مثل هذه المناطق، فكيف إذن سنحمي التّنوّع الْحيويّ في العالم ككل. ثانيًا، الكثير من أنواع الْبرمائيّات حسّاسة لحالة البيئة بسبب جلدها الرطب، الذي يسمح بدخول المواد الكيميائية إلى جسمها من البيئة، وإنّ استخدامها للبيئات الرطبة هو في مراحل اليرقات، التي يلزمها مياه غير ملوثة. بعبارة أخرى، الْبرمائيّات ربما تشبه طيور الكناري التي استخدمت سابقًا للكشف عن مشكلات نوعية الهواء في مناجم الفحم. إذا أغمي عليه، فهذا يشير إلى عمال المنجم أنه وجب عليهم الخروج منه. ثالثًا، لا يوجد سبب منفرد واضح لتناقص أعداد الْبرمائيّات، على الرّغم من أنّ سببًا واحدًا قد يثير الاهتمام. كذلك يُقترح أنّ التعاون العالمي يمكن أنْ يعكس اتجاه المنحنى، كما حدث مع مواد كلوروفلوروكربون الكيميائية وتناقص مستويات الأوزون (راجع الفصل الـ 58). على الرغم من ذلك، تأثرت أنواع مختلفة بمشكلات مختلفة، وتشمل تدمير البيئات، والاحتباس الحراري، والتّلوّث، وتناقص مستويات الأوزون الستراتوسفيري، وانتشار الطفيليات والأنواع الدخيلة.

يشير هذا إلى أن البيئة العالمية تتلف بطرق عدة. فهل يمكن أنْ تعدّ الْبرمائيّات "طيور الكناري" للعالم، وتُستخدم بوصفها مؤشرات للدلالة على أنّ البيئة العالمية في مشكلة كبيرة؟



الشكل 59-9
أزمة انقراض الْبرمائيّات. تشير المربعات إلى عدد الأنواع المهددة حول العالم. هذه الأرقام تراجعت بسرعة إلى الأعلى بعد أنْ ركز العلماء انتباههم على الأنواع المعروفة بشكل أقل، وتبين الكثير منها أنها في خطر شديد.



الشكل 59-10

الانقراض وتحطيم البيئة. غطاء الغابة المطرية الذي يغطي الساحل الشرقي لمدغشقر، وهي جزيرة على ساحل إفريقيا الشرقية، كان قد دُمِّرَ وقُطِعَ بشكل متزايد من قِبَلِ سكان الجزيرة من البشر. اختفى 90% من غطاء الغابة الأصلي للساحل الشرقي. الكثير من الأنواع انقرض، والكثير من الأنواع الأخرى مهدّد بالانقراض، ومن ضمنها 16 من أصل 31 من رئيسيات مدغشقر.

ضياع البيئة يدمّر غنى الأنواع

كما يشير الجدول 59-3، يُعدّ ضياع البيئة من أهم أسباب الانقراض الحديث. وبالأخذ في الحسبان التدمير القائم لكلّ أنواع البيئات، من الغابة المطرية إلى قيعان المحيط، فإنّ هذا يجب ألا يسبب لنا أيّ دهشة. البيئات الطبيعية يمكن أنْ تتأثّر بشدّة من البشر بأربع طرق:

1. **التّحطيم (التّدمير)**
2. **التّلوّث**
3. **الإخلال**
4. **تجزئة البيئة**

تحطيم البيئة

يمكن لجزء بسيط من البيئة المخصص لنوع معين أن يتحطّم، ويُدمّر. يحدث هذا التّحطيم بشكل شائع في الحصد "الواضح" للخشب، وعند حرق الغابة الاستوائيّة لتهيئة أراضٍ للمراعي، وللتطوير الاقتصاديّ، وبناء المدن. لقد كان قطع الغابات ولا يزال، من أكثر أشكال تخريب البيئات انتشارًا (الشكل 59-10).

الكثير من الغابات الاستوائيّة تَمَّ قطعها وحرقها بمعدّل 1% أو أكثر كلّ سنة. لتقدير أثر نقصان البيئات المتوافرة للمخلوقات، يستعمل علماء الأحياء غالبًا الملاحظة المشهورة؛ المناطقُ الأكبرُ تدعمُ أنواعًا أكثر (انظر الشكل 57-22).

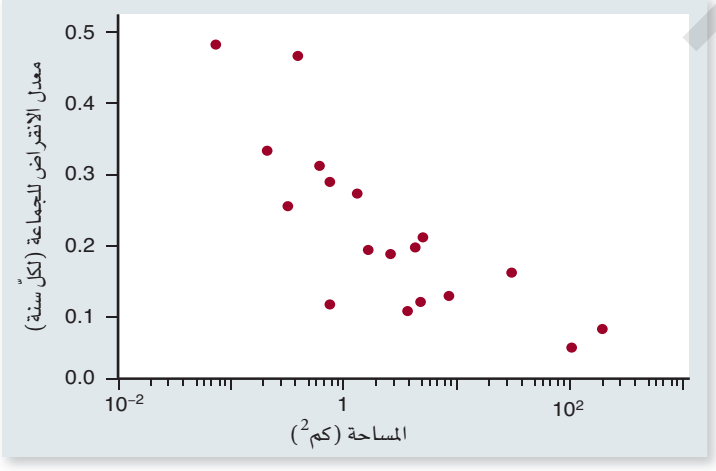
وعلى الرّغم من أنّ هذه الملاحظة تختلف بحسب المنطقة الجغرافية، ونوع المخلوق، ونوع المنطقة، فبشكل عام يؤدي 10 أضعاف زيادة في المنطقة إلى مضاعفة أعداد الأنواع تقريبًا. هذه العلاقة تقترح، وبشكل عكسي، أنه إذا تَمَّ تخفيض حجم بيئة ما 90%، بحيث لا يتبقى إلا 10%، فسوف يضيع نصف الأنواع. يأتي إثبات هذه الفرضية من دراسة معدّل انقراض الطّيور على جزر في فنلندا (أي، جزر بنوع معين من البيئات محاطة ببيئة غير مناسبة) حيث وجد أنّ معدّل انقراض جماعة ما يتناسب عكسيًّا مع حجم الجزيرة (الشكل 59-11).

التّلوّث

يمكن أنْ تتحطّم البيئة بسبب التّلوّث الذي قد يؤدي إلى عدم قدرة بعض الأنواع على الحياة في تلك البيئة. يحدث التّحطيم بسبب أنواع كثيرة من التّلوّث تمتد من المطر الحمضي إلى المبيدات. البيئة المائية بشكل محدد أكثر تعرضًا للانقراض؛ فمثلًا، الكثير من البحيرات الشمالية في أوروبا، وشمال أمريكا جرى تعقيمها (لم يبقَ فيها شيء) بشكل أساسي بسبب الأمطار الحمضية (الفصل الـ 57).

الإخلال

أنشطة الإنسان ربما تخلّ في البيئة لدرجة تجعلها غير قابلة للاستيطان من بعض الأنواع. فمثلًا، سبَّبَ زوار الكهوف في ألاباما وتينيسي تناقصًا شديدًا للوطاويط خلال فترة 8 سنوات، بعضها لدرجة 100%. عندما كانت الزيارات أقل من زيارة في الشهر، فُقد أقل من 20% من الوطاويط، ولكن الكهوف التي تَمَّ بها أكثر من 4 زيارات في الشهر عانت تناقصًا في الجماعات تراوح بين 86% - 95%.



الشكل 59-11

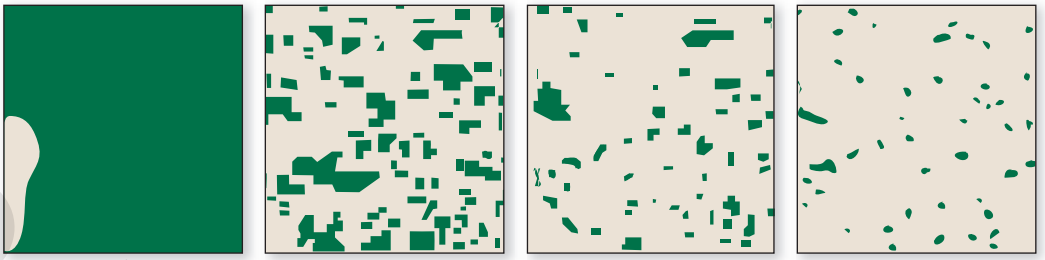
الانقراض ومساحة الجزيرة. تشير الأرقام إلى معدلات نسب الانقراض لجماعات الطّيور وعلاقتها مع مساحة البيئة على سلسلة من الجزر الفنلندية. تظهر الجزر الأصغر معدلات انقراض عالية جدًا.

استقصاء

لماذا يزداد معدل الانقراض بنقصان مساحة الجزيرة؟

obeikandi.com

الشكل 59-12



تجزئة بيئة الأراضي الخشبية. منذ استقرار الإنسان في كاديز تاون شب، بوسكنسن، تناقصت الغابة بشكل كبير مما يقارب غطاء متواصلًا إلى قِطَع أراضٍ خشبية منفصلة، تغطي أقل من 1% من المنطقة الأصلية.

تجزئة البيئة

لا يؤدي فقدان البيئة لنوع ما عادةً إلى نقصان أعداد الجماعات فقط، ولكن أيضًا إلى تجزئة البيئة إلى قطع صغيرة غير متصلة (الشكل 59-12). قد تتجزأ البيئة بطرق غير واضحة، مثلًا عند دخول الطرق والسكن إلى غابة ما. يكون الأثر بتجزئة الجماعة التي تعيش في البيئة إلى سلسلة من الجماعات الأصغر، وغالبًا مع تبعات كارثية بسبب العلاقة بين حجم البيئة ومعدّل الانقراض. وعلى الرّغم من عدم توافر بيانات مفصلة، يعتقد أنّ تجزئة البيئة البرية في المناطق المعتدلة النامية قويّ.

عندما تتجزأ البيئة، ويقلّ حجمها، فإنّ نسبة البيئة التي تكون على الحدود، أو على الحافة تزداد. يمكن **لتأثيرات الحافة Edge effects**، وبشكل واضح، أن تُحطم فرصة نجاة جماعة ما. يمكن أن يقلل التغيّر في المُناخ المحلي (مثل درجة الحرارة، والرّياح، والرطوبة) قرب الحافة من البيئة المناسبة لأنواع عدة أكثر من التحطيم الفيزيائي. في قطع (أجزاء) منفصلة من الغابة المطرية، مثلًا، تتعرض الأشجار التي على الحافة إلى الشّمس مباشرةً، ونتيجة لذلك، تتعرض لظروف أسخن، وأكثر جفافًا من الأشجار التي تواجه الرطوبة والبرودة في داخل الغابة، وهذا يؤدي إلى تأثير سلبيّ في حياتها ونموها. في إحدى الدراسات، تناقصت الكتلة الحيويّة للأشجار التي تبعد 100 م عن حافة الغابة بـ 36% بعد أول 17 سنة من التجزئة والعزل.

أيضًا، تفتح زيادة حواف البيئة فرصًا لبعض أنواع الطفيليات والمفترسات التي تكون أكثر فعاليةً على الحواف. وكلما تناقصت القطع في الحجم، فإنّ نسبة البيئة البعيدة عن أيّ حافة تتناقص، وتبعًا لذلك، تصبح أجزاء أكثر وأكثر من البيئة في مدى هذه الأنواع. إنّ تقطيع البيئة هو المسؤول عن عمليات الانقراض المحلية لعدد واسع من الأنواع.

يمكن توضيح تأثير تجزئة البيئة في دراسة رئيسة أجريت في مانوس، بالبرازيل، حيث تَمَّ تقطيع أخشاب الغابة المطرية لأغراض تجارية. وافق أصحاب الأراضي أن يحافظوا على قطع صغيرة بمساحات مختلفة، وكانت الإحصاءات لهذه القطع قد أُخذت قبل أن تبدأ عملية قطع الخشب، حيث كانت الأشجار جزءًا من الغابة المتماسكة. بعد عملية قطع الخشب، بدأت الأنواع في الاختفاء من قطع الأراضي المنفصلة (الشكل 59-13). أول من اختفى كانت القرود التي كان لها أكبر مدى مكاني. ثم غادرت الطّيور التي تأكل الحشرات خارجًا، ثُمَّ تبعها النّمل. وكما كان متوقعًا، فإنّ معدل الانقراض علميًّا كان مرتبطًا عكسيًّا مع مساحة القطعة، ولكن حتى أكبر القطع (100 هكتار) فقدت نصف أنواع الطّيور في أقل من 15 سنة.

ولأن بعض الأنواع، مثل القرود، تحتاج إلى قطع أراضٍ أكبر، فإنّ القطع الكبيرة، لا بد منها، إذا أردنا المحافظة على مستوى عالٍ من التّنوّع الحيويّ. فالدرس الذي يجب أنْ تتعلمه برامج المحافظة هو توفير قطع بيئات كبيرة مناسبة لتجنب مثل هذا الأثر.

دراسة حالة: تناقص الطير المغرّد

تستعين خدمة السّمك والحياة البرية الأمريكية كلّ سنة منذ عام 1966 بآلاف من علماء الطّيور المبتدئين ومراقبي الطّيور؛ لإجراء عملية تعداد الطّيور السنوي المُسمى مسح الطّيور المتكاثرة. في السنوات القريبة، ظهر المنحنى، وقد شكّل صدمةً. ففي حين تزايدت الطّيور مثل (أبو الحناء)، والزرزور والموجودة طوال هذا العام حول الإنسان، بالأعداد والتوزيع خلال 30 سنة السابقة، فإنّ أعداد طيور الغابة المغردة تناقصت بشكل كبير. كان التناقص أعظم بين الطّيور المهاجرة مسافات طويلة مثل الهازجة، والدرّسة، والكَتَبَرد. تعشّش هذه الطّيور في الغابات الشمالية صيفًا، ولكنها تُمضي شتاءها في أمريكا الشمالية، أو الوسطى، أو في جزر الكاريبي.

في مناطق كثيرة في شرقي الولايات المتحدة، أكثرمن $\frac{3}{4}$ أنواع الطّيور المهاجرة الاستوائيّة تناقصت بكل وضوح. فمثلًا، فَقَدَ متنزه رول كريك في واشنطن 90% من الطّيور المهاجرة مسافات بعيدة خلال 20 سنة الماضية. على مستوى وطني، تناقصت الطّيور ذات المقدمة الحمراء الأمريكية قرابة 50% في عقد واحد عام 1970. وأفادت دراسات باستخدام الرادار مأخوذة من محطات خدمات الطقس

الشكل 59-13

دراسة تجزئة البيئة. وافق مالكو الأراضي في مانوس، بالبرازيل، على المحافظة على أجزاء من الغابة المطرية بأحجام مختلفة لدراسة أثر مساحة القطعة في انقراض النوع. تَمَّ مراقبة التّنوّع الحيويّ في بقعٍ من الأراضي قبل قطع الأشجار وبعده. أدى التقطيع إلى فقدان واضح للأنواع في هذه البقع.

الوطنية في تكساس ولويزيانا أنّ الطّيور التي تطير فوق خليج المكسيك هي نصف عددها سنة 1960 تقريبًا. وهذا يقترح فقدانًا كليًّا لنحو نصف بليون طائر.

المتهم المسؤول عن هذه الخسائر الواسعة هو على ما يبدو تجزئة البيئات وفقدانها. لقد كان لتجزئة بيئة التكاثر، والفشل في التعشيش صيفًا في الولايات المتحدة وكندا، الأثرُ السلبي الأكبر في تكاثر طيور الأراضي الخشبية المغردة. فكثير من أكثر الأنواع المهددة تعيش في عمق الغابة، وتحتاج إلى مساحة 25 فدانًا أو أكثر لكلّ زوج للتكاثر ولتربية صغارها، ولأن الغابات تَمَّ تجزئتها من أجل شقّ الطرق وأعمال التطوير، لذا أصبح من الصعب عليها، بشكل متزايد، إيجاد أشجار قريبة بشكل كافٍ للتعشيش بشكل ناجح.

العامل الثاني الأهم ربما هو توافر بيئة شتوية ضرورية في أمريكا الجنوبية والوسطى. أوضحت دراسات على الطّيور ذات المقدمة الحمراء الأمريكية بشكل جليّ أنّ الطّيور التي لها بيئة شتاء أفضل كان لها فرصة عظمى لتهاجر بنجاح عائدة إلى مناطق تكاثرها في الربيع. وفي دراسة حديثة، استطاع العلماء تحديد نوعية البيئة التي استعملتها طيور معينة خلال الشتاء، وذلك بدراسة مستويات نظير الكربون ^{13}C في دمها. النباتات التي تنمو في أفضل المناطق وأكثرها مطرًا في الهندوراس وجمايكا (مثل أشجار المانجروف وغابات الأراضي الرطبة) تملك مستويات قليلة من ^{13}C، وكذلك الطّيور ذات المقدمة الحمراء التي تأكل الحشرات التي تتغذى على هذه النباتات. إن ما نسبته 65% من طيور هذه الغابات الرطبة حافظت على وزنها، أو زادت وزنًا خلال الشتاء.

في المقابل، النباتات التي تعيش في مناطق جافة ذات معايير منخفضة، وأشجار ضئيلة تحتوي على كمية أكبر من ^{13}C، وكذلك كانت الطّيور ذات المقدمة الحمراء التي تغذت داخل هذه المناطق. فقدت هذه الطّيور 11% من وزن جسمها خلال الشتاء. والآن هذا هو المفتاح: الطّيور التي تقضي الشتاء في مناطق جافة ذات معايير منخفضة تغادر متأخرة في الربيع، وتطير مسافات بعيدة نحو مناطق التكاثر الشمالية، وتصل متأخرة إلى بيوتها في الصيف؛ لذا تملك عددًا أقل من الصغار (الشكل 59-14).

تـزداد نسبة ^{13}C فـي الطّيور التي تصل أراضـي التزاوج فـي نيوهامبشير عندما يحـلّ الرّبيـع، وينتشـر الشجر الضئيـل والمطر الغزيـر بشكل متأخر. لهـذا، فإنّ فقدان أشجار المانجروف في المناطق القطبية له تأثير سلبي واضح. كلما اختفت البيئـات الجيدة، تغذت طيور الأمطار الكثيفة بشكل سيئ، ما يؤدي إلى تناقص في تكاثرها، وتناقص في أعدادها.

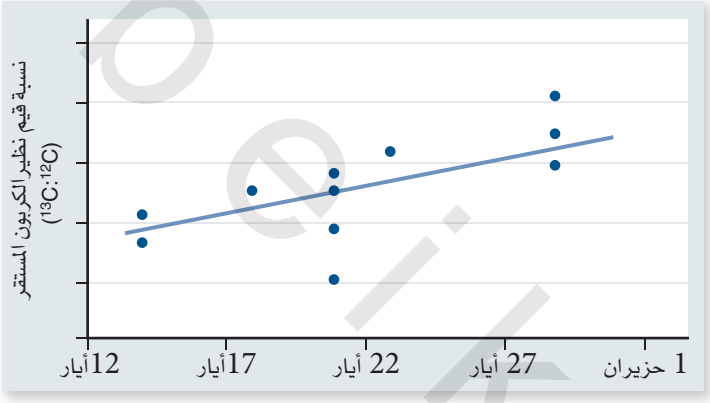
ولسـوء الحظ، خسـرت المناطق الكاريبيـة، نحو 10% من نباتـات المانجروف عـام 1980، وتستمر في خسـارة النباتات بمعدّل 1% كلّ عام. هذا الفقدان في البيئة الأساسية يبدو أنه القوة المسببة لفقدان بعض الطّيور المغردة وانقراضها.

الاستثمار الزائد يقضي على الأنواع بسرعة

أصبحت الأنواع التي تُصاد أو تُحصد من قبل الإنسان تاريخيًّا على حافة الانقراض، حتى لو كانت الأنواع بدايةً متوافرةً بكثرة. قبل قرن من الزمان، كانت سماء أمريكا الشمالية مغطاة بأسراب حمام الزاجل، ولكن بعد أن تَمَّ صيدها مجانًا من أجل الغذاء، انقرضت. في حين نجا القليل من الثور الأمريكي الذي اعتاد على الهجرة بقطعان هائلة عبر السهول الوسطى لأمريكا الشمالية من الانقراض.

الدافع الاقتصاديّ للاستثمار

يؤدي وجود أسواق تجارية عادةً إلى الاستثمارالزائد للأنواع. التجارة العالمية للفراء، مثلًا، أدت وبشكل شديد لتناقص أعداد الشنشيلا، والفيكوتا، والثعلب، وأنواع أخرى. قَطْع الأشجار الثمينة تجاريًّا يعطي مثالًا آخر؛ قُطعت أشجار



الشكل 59-14

طائر عيد الميلاد الأمريكي، *Setophaga ruticilla*، وهو طائر مغرد مهاجر. أعداد هذا النوع في تناقص خطير. يظهر الشكل بيانات عن نسبة ^{13}C إلى ^{12}C في ذكور عصفور عيد الميلاد التي وصلت في الصيف لأراضي التكاثر. الواصلون المبكرون، والذين يملكون نجاحًا تكاثريًا عاليًا، يملكون نسبة منخفضة من ^{13}C إلى ^{12}C، هذا يشير إلى أنّ الذكور أقاموا الشتاء في بيئات غابة مانغروف رطبة.

الماهوجاني جميعها تقريبًا (*Sweitenia mahogani*) في غرب الأنديز، والقَطْعُ المكثف لغابات أشجار الأرز في لبنان، بشكل واسع في المرتفعات العالية، وما تبقى الآن موجود في أخاديد قليلة.

مثال محدد على زيادة الاستثمار هو الحصاد التجاري للأسماك في المحيط الأطلسي الشمالي. خلال عام 1980، استمرت أساطيل الصّيد في اصطياد كميات كبيرة من أسماك القدّ عند ساحل نيوفاوندلاند، حتى مع تناقص أعداد جماعاتها. بحلول عام 1992، تناقصت جماعات القدّ إلى أقل من 1% من أعدادها الأصلية. أغلقت الحكومات الأمريكية والكندية أماكن الصّيد، ولكن لا يستطيع أحد أنْ يتكهن ما إذا كان بإمكان جماعات السّمك أنْ تتعافى. عانت أسماك الطن الأطلسية ذات الزعنفة الزرقاء من 90% تناقصًا في أعدادها خلال السنوات العشر الماضية. وتناقصت أسماك أبو سيف بشكل أكبر. أدى التناقص في أعداد هذين النوعين من الأسماك إلى ازدياد أكثر في عمليات صيد الجماعات المتبقية.

دراسة حالة: الحيتان

الحيتـان، أكبـر الحيوانات الموجودة علـى الأرض، هي نادرة فـي المحيطات هذه الأيام، لقد تناقصت أعدادها بسبب الصّيد التجاري. قبل ظهور الزيوت الرخيصة وعالية الجودة المُصَنَّعة من البترول في بداية القرن العشرين، كان الزيت المُصَنَّع مـن دهن الحوت هو الزيت التجـاري العام على مستوى الأسـواق العالمية. إضافة إلى هـذا، التركيب الناعم الذي يشبه الخسّ، ويسمـى "البالين"، ويستعمله حوت

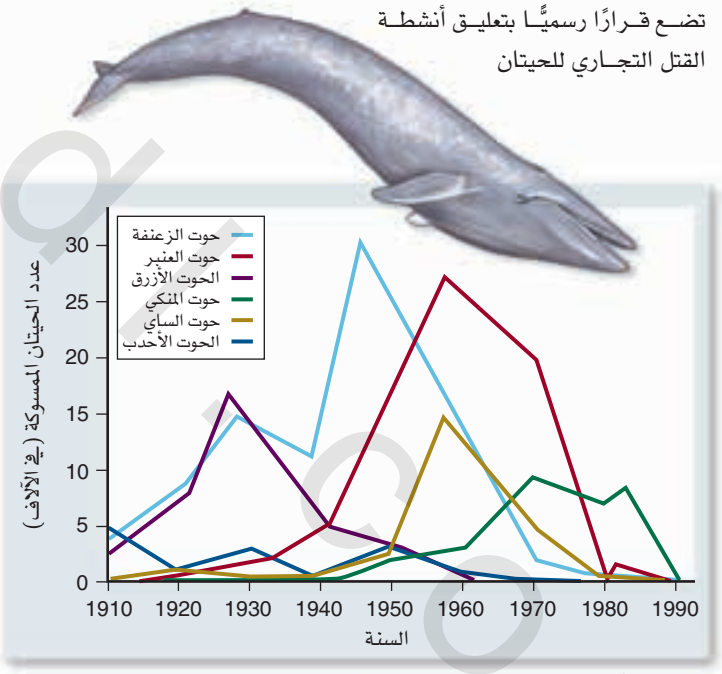
البالين في تصفية العوالق من مياه البحر كان يستعمل في لباس المرأة، ولأنّ الحوت حيوان كبير، فإنّ الحوت المصيد منها ذو أهمية تجارية كبيرة.

في القرن الثامن عشر، كانت الحيتان الصحيحة أول من تحمل وطأة الصّيد التجاري للحيتان. سميت هذه الحيتان الحيتان "الصحيحة" لأنها كانت بطيئة وسهلة الصّيد، ووفرت أكثر من 150 برميلًا من الدهن، وكمية كافية من البالين، جاعلة منها حيتانًا صحيحة لكي يصيدها صيادو الحيتان.

عندما تناقصت أعداد الحيتان الصحيحة، توجه الصيادون إلى الحوت الأحدب الرمادي، والحوت ذي رأس القوس، وعندما تناقصت أعدادها، تحول صيادو الحيتان إلى الحوت الأزرق، أكبر الحيتان، ولما أُهلك معظمها، اتجه الصيادون إلى حوت الزعنفة، ثم إلى حوت الساي، ثمّ إلى حوت العنبر. وكلما أصبح أيُّ نوع من الحيتان هدفًا للصيد التجاري تناقصت أعداده بشكل حاد (الشكل 59-15).

عام 1935، أصبح صيد الحيتان الصحيحة غير قانوني؛ لأن أعدادها أصبحت على حافة الانقراض، لقد كانت أعدادها أقل من 5% مما كانت عليه. وعلى الرّغم من حمايتها منذ ذلك الوقت، فإن أعدادها لم تتزايد في المحيط الأطلسي الشمالي أو المحيط الهادي الشمالي. عام 1946، واجهت أنواع عدة أخرى من الحيتان الانقراض المحتوم، فَكَوَّنَتْ دولُ صيد الحيتان الوكالةَ الدوليةَ لصيد الحيتان (IWC) لتنظيم صيدها تجاريًّا. مثل ثعلب يحمي خُمّ دجاج، قامت IWC منذ عقود بعمل القليل من أجل تحديد صيد الحيتان، واستمرت أعداد الحيتان بالتناقص بشكل حاد.

وأخيرًا، عام 1974، عندما أصبحت الحيتان جميعها مفقودة ماعدا حوت المنك، حظر IWC صيد الحوت الأزرق، والرمادي، والأحدب، ووُضِعَتْ قيود جزئية على صيد أنواع أخرى. تَمَّ انتهاك القانون أكثر من مرة ما جعل IWC تضع قرارًا رسميًّا بتعليق أنشطة القتل التجاري للحيتان



الشكل 59-15

الصّيد العالمي للحيتان في القرن العشرين. تَمَّ صيد كلّ نوع، حتى تناقصت أعداده، لدرجة أنّ صيده أصبح غير مجدٍ اقتصاديًّا.

استقصاء

لماذا فشلت استعادة جماعات الحيتان بعد تَوَقُّفِ صيدها؟

جميعها. وعلى الرّغم من استمرار بعض الصّيد التجاري للحيتان، غالبًا تحت اسم الصّيد للبحث العلمي، فإن صيد الحيتان السنوي تناقص بشكل حاد في العشرين سنة الماضية.

أخذت بعض أنواع الحيتان تتزايد على ما يبدو، وبعضها لم يبدأ في التزايد. تضاعفت أعداد الحوت الأحدب منذ بداية 1960، بزيادة 10% سنويًّا، تزايدت أعداد حيتان الهادي الرمادية بشكل كامل حتى وصلت إلى أعدادها السابقة، وهو 20.000 حوت تقريبًا بعد أنْ وصلت أعدادها إلى أقل من 1000 حوت. الحيتان الصحيحة، والعنبر، والزعنفة، والأزرق لم تتزايد، ولا أحد يعلم ما إذا كانت ستتعافى أم لا.

تهدد الأنواع الدخيلة الأنواع الأصيلة وبيئاتها

الاستيطانُ Colonization، عمليةٌ طبيعيةٌ يوسّع فيها نوع ما مساحته الجغرافية، ويحدث ذلك بطرق عدة: سرب من الطّيور يخرج عن مساره، وطير يأكل فاكهة، ويتبرز بعيدًا أميالًا عدة، وهبوط في مستوى البحر يسمح بربط كتلتي يابسة كانتا منفصلتين سابقًا، ما يسمح للأنواع بالتحرك إلى الأمام أو إلى الخلف بشكل حرّ. ربما تحدث مثل هذه الأحداث – خصوصًا تلك التي تسمح بتكوين جماعة جديدة ناجحة – بشكل نادر، ولكن عند حدوثها، فإنها قد تُحدث تغييرًا كبيرًا في المجتمعات الطبيعية. ويعود السبب إلى أنّ الاستيطان يجمع جماعات لم تلتقِ معًا من قبل. وعلى هذا، فإنّ الترابط البيئيّ يمكن، وبشكل محدد، أنْ يكون قويًّا؛ لأنّ الأنواع لم تطوّر طرقا لضبط وجود أنواع أخرى، مثل التأقلم على تجنب الافتراس أو الحدّ من التأثيرات التنافسية.

وثقت سجلات الأحافير حالات عدة جرى فيها تقريب أنواع منفصلة معًا بعد تغيرات جيولوجية. فمثلًا، عندما ظهر برزخ بنما فوق البحر قبل ثلاثة ملايين سنة تقريبًا، وصل هذا البرزخ نباتات وحيوانات أمريكا الشمالية مع نباتات وحيوانات أمريكا الجنوبية بعد أن كانتا منفصلتين سابقًا. في بعض الحالات، كانت النتيجة زيادة في تنوع الأنواع، ولكن في حالات أخرى، أدى غزو الأنواع إلى انقراض الأنواع الأصلية.

تأثير الإنسان في الاستيطان

لسوء الحظ، ما كان يُعَدُّ عملية نادرة وطبيعية، أصبح شائعًا بشكل كامل في السنوات القريبة. شكرًا لأفعال الإنسان! يحدث إدخال الجماعات بسبب أنشطة الإنسان بطرق عدة، بعض الأحيان بشكل مقصود، ولكن عادة بشكل غير مقصود. يمكن نقل النباتات والحيوانات في سفن المحيط الكبيرة؛ في حاضنات النبات، وبالتهريب في القوارب، والسيارات والطائرات؛ وبوصفها يرقات خنافس في منتجات الخشب ، حتى بوصفها بذورًا وأبواغًا في الطين العالق في أسفل الحذاء. فوق هذا، يقدر بعض الباحثين أنّ نحو 50,000 نوع تَمَّ إدخالها إلى الولايات المتحدة.

تأثير هذه الإدخالات في الإنسان كانت كبيرة؛ في الولايات المتحدة وحدها، تُكلف الأنواع الدخيلة الاقتصاد 140 بليون دولار تقريبًا كلّ عام. فمثلًا، غطت العشرات من الأعشاب الغريبة في كولارادو أكثر من مليون دونم. وتكلف 3 فقط من هذه الأنواع مزارعي القمح عشرات الملايين من الدولارات. في الوقت نفسه، ينافس نبات الفربيون الورقي، وهو أوروبي، الأعشاب الأصلية، ويتغلب عليها متلفًا مساحات شاسعة من حشائش الماشية، قيمتها 144 مليون دولار سنويًّا.

يُعَدُّ بلحُ البحر الذي يشبه حمار الوحش في تخطيطه – حيوان رخوي يعيش أصلًا في منطقة البحر الأسود – مشكلةً كبيرة في المناطق الشرقية والوسطى للولايات المتحدة، حيث إنه يصل في كثافة نموه إلى 700,000/ م^2، مغلقًا الأنابيب، كأنابيب الماء وأنابيب مصانع إنتاج الطاقة، مسببًا تلفًا يُقَدَّرُ بـ ثلاثة إلى خمسة بلايين دولار كلّ عام (الشكل 59-16).

الشكل 59–16

بلح حمار الوحش (*Dreissena polymorpha*) يسدّ الأنابيب. يُعَدُّ جلب هذا البلح من أوروبا إلى أمريكا الآن مشكلة كبير في أنهار شمال أمريكا.

يمكن للأنواع الدخيلة أنْ تُؤثّر في صحة الإنسان. فمثلًا، ربما تَمَّ إدخال حمى غرب النيل من إفريقيا أو الشرق الأوسط في أواخر عام 1990.

إنّ أثرإدخال الأنواع على النُّظم البيئيّة الطبيعية مأساوي أيضًا. وتتأثر الجزر بشكل محدد. فمثلًا، كما ذكرنا في فصل سابق، قضى قطٌّ وحيد لحارس منارة على الطّيور من نوع الصعو في جزيرة ستيفنز جميعها. وكان للجرذان تأثير مدمر خلال مناطق جنوب الهادي حيث كانت أنواع الطّيور تعشش على الأرض، ولم تكن تملك دفاعات ضد هذه المفترسات الضارية التي لم تكن تعرفها من ناحية تطورية. وفي وقت حديث، أزالت أفعى الشجر المعروفة التي أدخلت إلى جزيرة جوان، بشكل أساسي أنواع طيور الغابة جميعها.

في جزيرة هاواي، كانت المشكلة مختلفةً نوعًا ما؛ إذ أحضر بعوض دخيل الملاريا معه، التي لم تكن الأنواع الأصيلة تملك لها أيّ مقاومة. كانت النتيجة أنّ أكثر من 100 نوع (أكثر من 70% من الحيوانات الأصيلة) انقرضت أو انحصرت الآن في أماكن أعلى وأبرد، حيث لا يوجد البعوض (الشكل 59-17).

تأثيرات الأنواع الدخيلة ليست دائمًا مباشِرة، وإنما ربما تتردد خلال النّظام البيئيّ. فمثلًا، انتشر النّمل الأرجنتيني عبر كثير من مناطق جنوبي الولايات المتحدة، مقللًا بذلك بشكل كبير معظم جماعات أنواع النّمل الأصيل التي يتقابل معها. كان لانقراض أنواع النّمل هذه تأثير مأساويّ سلبيّ في السّحلية المقرنة السّاحليّة (*Phrynosoma coronatum*)، التي تتغذى على الأنواع الأصيلة الأكبر. في غياب هذه الأنواع، تحولت السحالي إلى افتراس أنواع نمل مرغوبة بشكل أقل. إضافة إلى ذلك، كان النّمل الأصيل يأكل البذور، وبذلك كان يؤدي دورًا مهمًّا بنشرها. أما النّمل الأرجنتيني، فهو على العكس، لا يأكل البذور. في جنوب إفريقيا، حيث انتشر أيضًا النّمل الأرجنتيني، عانى أكثر من نوع من النباتات تناقصًا في النجاح التكاثري بسبب فقدان عامل انتشار البذور.

وقع أكثر التأثيرات المأساوية للأنواع الدخيلة، على كلّ حال، عندما تَمَّ تغيير نظام بيئي بشكل كامل. تستطيع بعض أنواع النبات أنْ تسيطر على بيئة بشكل كامل، بحيث تحلّ محلّ كلّ الأنواع الأصيلة فيها، وتحوّل المكان إلى زراعة أحادية (أي مكان يحتله نوع واحد). في مدينة كاليفورنيا، يغطي نبات شوك النجمة الصفراء الآن 4 ملايين هكتار ما كان يعرف مرة بالأراضي العشبية عالية الإنتاجية. في هاواي، انتشرت بشكل كبير شجرة صغيرة تستوطن جزيرة كناري، وتعرف باسم *Myrica faya*. وبسبب قدرة هذه الشجرة على تثبيت النيتروجين بكميات عالية، زاد في نيتروجين التربة 90 ضعفًا، مما سمح للأنواع الأخرى المحتاجة إلى النيتروجين بغزو المكان.

الجهود لتقبل الأنواع الدخيلة

حالما تستوطن الأنواع الدخيلة، تصبح عملية القضاء عليها صعبة جدًا، ومضيعة للوقت. بعض الجهود—مثل إزالة بعض الماعز والأرانب من بعض الجزر الصغيرة—كانت ناجحة، ولكن جهودًا أخرى عدة كانت فاشلة. الأمل الأكبر في منع تخريب الأنواع الدخيلة هو في منع إدخالها منذ البداية. وعلى الرّغم من أنّ القول أسهل من الفعل، فإنّ وكالات حكومية تعمل بشدة على وضع آلية يمكن لها منع عمليات نقل الأنواع قبل أنْ تحصل على فرصة تصبح فيها مستوطنة.

دراسة حالة: سمك البلطي في بحيرة فكتوريا

بحيرة فكتوريا؛ بحر هائل ضحل من الماء العذب بحجم سويسرا، وتقع في قلب إفريقيا الشرقية الاستوائيّة. كانت بيتًا لمجموعة شديدة التّنوّع، مكونة من أكثر من 300 نوع من أسماك البلطي (انظر الشكل 22-14). تملك ذكور هذه الأسماك الصغيرة التي يتراوح طولها من 5 – 13 سم، تنوعًا لا نهاية له من الألوان. اليوم، معظم هذه الأسماك مهدّدة بالانقراض، أو انقرضت.

ما الذي حصل حتى وصلنا إلى الانقراض المفاجئ للأنواع الكثيرة من أسماك البلطي المستوطِنة؟ عام 1954، تَمَّ إدخال سمك الفرخ، وهو سمك تجاري يعيش في نهر النيل، ويتميز بشراهته الضارية، بشكل متعمد على السواحل

الشكل 59–17

طائرا حسون أكيابولاو (*Hemignathus munroi*) وباليلا (*Loxiodes bailleui*) مهدّدان بالانقراض في هاواي. أكثر من ثلثي طيور هاواي الأصلية هي الآن منقرضة، أو قلَّ حجم جماعتها بشكل كبير. تعرضت الطّيور على الجزيرة لتناقص مشابه بعد وصول الإنسان.

الأوغندية لبحيرة فكتوريا. يشكل سمك الفرخ – الذي ينمو ليصل طوله المتر تقريبا – أساسًا لصناعة سمك جديدة (الشكل 59-18). منذ عقود عدة، لم يكن لأسماك الفرخ تأثيرات واضحة؛ بعد 30 عامًا، وعام 1978، لا يزال سمك الفرخ يشكل أقل من 2% من السّمك الذي يتم اصطياده من البحيرة.

حدث ما جعل أسماك الفرخ تزداد لدرجة الانفجار، وأنْ تنتشر خلال البحيرة بشكل سريع، آكلةً كميات من أسماك البلطي. عام 1986، أصبحت أسماك الفرخ تشكل 80% من السّمك الذي يتم اصطياده من البحيرة، في حين أنّ 70% من أسماك البلطي قد اختفى، شاملًا أنواع المياه المفتوحة جميعها.

ما الذي حصل ليطلق شرارة بدء الانقراض الواسع لأسماك البلطي؟ كان السبب على ما يبدو وفرةَ الغذاء. قبل عام 1978، كانت بحيرة فكتوريا تملك نسبًا عالية من الأكسجين وعلى مستويات العمق جميعها، وإلى الأسفل حتى الطبقات العميقة التي تصل إلى 60 م في العمق. ولكن، عام 1989، أدى إدخال المواد الغذائية من انجراف الأراضي الزراعية، ومن مجاري المدن والقرى، إلى نموّ مفاجئ للطحالب التي استهلكت بشدة مستويات الأكسجين في الأجزاء العميقة من البحيرة. تغذى البلطي على الطحالب ما رفع أعداد جماعاتها في البداية بسبب ازدياد مصدر غذائها، ولكن بظروف مختلفة عن السابق، كان سمك الفرخ موجودًا، واستغل الوضع. وبزيادة مفاجئة في مصدر الغذاء (أسماك البلطي)، فإنّ أعداد أسماك الفرخ ازدادت لدرجة الانفجار، وبذلك أكلت ببساطة أسماك البلطي المتوافرة جميعها.

تغير الوضع منذ عام 1990، وأصبح أكثر تعقيدًا بإدخال عشب يطفو على الماء من جنوب أمريكا لبحيرة فكتوريا، ويدعى هذا العشب بالمكحلة *Eichhoria crassipes* إنه يتكاثر بشدة عند توافر المواد الغذائية، فيشكل بساطًا سميكًا من المكحلة يغطى كامل الخلجان والمداخل، معيقًا البيئات السّاحليّة لأسماك البلطي التي تعيش في المياه غير المفتوحة.

يمكن أن يؤدي تعكير الأنظمة الْبيئيّة إلى شلال من الانقراضات

يمكن للأنواع أنْ تكون أكثر عرضة للانقراض عند تعرض شبكة تفاعلاتها الْحيويّة للتعكير. ولأن كثيرًا من العلاقات تربط الأنواع في النّظام الْبيئيّ (انظر الفصل الـ 57)، فإنّ تأثيرات الإنسان في نوع واحد يمكن أنْ يكون لها تأثيرات في النّظام الْبيئيّ، ما يؤثر أخيرًا في أنواع عدة أخرى.

تدور حالة حديثة تتعلق بهذه النقطة حول ثعلب البحر الذي يعيش في المياه الباردة حول ألاسكا وجزر أليوشن. تناقصت أعداد جماعات ثعلب البحر بشكل حاد في السنوات القريبة الماضية. تناقصت أعداده، على امتداد 500 ميل من الساحل، من 53.000 في سنة 1970 إلى نحو 6000، بنقص 90% تقريبًا. في البحث عن سبب هذا التناقص الكارثي، اكتشف علماء البيئة البحرية سلسلة من التفاعلات ذات التأثيرات القاتلة بين أنواع المحيطات من جهة، والأنظمة الْبيئيّة لغابات طحلب عشب البحر من نوع الكِلْب من جهة أخرى، تبدو هذه التفاعلات كأحجار الدومينو المتساقطة، تبين مبادئ كلّ من الشلالات الغذائية أعلى – أسفل وأسفل – أعلى التي نوقشت في (الفصل الـ 57).

دراسة حالة: البيئة القريبة من الشاطئ في ألاسكا

أول حدث في سلسلة أحداث أدت إلى تناقص أعداد ثعلب البحر كانت على ما يبدو الصّيد التجاري الجائر للحيتان التي ذُكرت سابقًا في هذا الفصل. دون وجود الحيتان التي تُبقي أعداد العوالق الحيوانية تحت السيطرة، فإنّ عوالق المحيط الحيوانية تزدهر بقوة، ما يؤدي إلى زيادة في نموّ نوع من الأسماك يدعى البُلوق، الذي يتغذى على العوالق الحيوانية المتوافرة. مع مصدر الغذاء الواسع هذا، تنجح

الشكل 59–18

سمك الفرخ (*Lates niloticus*). هذه السمكة المفترسة يمكن أنْ تصل إلى طول 2 م ووزنها إلى 200 كجم. أُدخلت هذه الأسماك إلى بحيرة فكتوريا كمصدر غذاء محتمل. هذه الأسماك هي المسؤولة عن الانقراض المفترض لمئات الأنواع من أسماك البلطي.

أسماك البلوق بمنافسة أسماك شمال المحيط الهادي، مثل أسماك الرنكة وأسماك الفرخ، ولذلك تناقصت أعداد الأسماك الأخرى هذه بشدة عام 1970.

ومن ثَمَّ بدأت سلسلة أحجار الدومينو المتساقطة بالتسارع، وأدى التناقص في الأسماك المغذية إلى انهيار في جماعات أسود البحر، وفقمة الخليج التي تعيش في ألاسكا، التي لم يستطع البلوق توفير الغذاء الكافي لها: وربما عجّل بهذا التناقص حيتان الأوركا (تدعى أيضًا الحيتان القاتلة) التي تحولت من أكل الحيتان الأقل وجودًا إلى أكل الفقمة وأسود البحر. لقد تناقصت أعداد هذه الأنواع الزعنفية كثيرًا منذ 1970.

عند انهيار أعداد الحيوانات الزعنفية، أجبرت بعض حيتان الأوركا، بسبب نقص الغذاء، على التحول إلى الأمر المفضل اللاحق، وهو أكل ثعالب البحر. في خليج واحد، حيث كان المدخل من البحر ضيقًا جدًا وضحلًا لم يُسمح لحيتان الأوركا بالدخول، اختفى 12% من ثعالب البحر، أما في خليج شبيه، حيث كان باستطاعة حيتان الأوركا الدخول بسهولة، فاختفى ثلثا ثعالب البحر على مدار سنة.

بعدم وجود ثعالب البحر التي تتغذى عليها، ازدادت جماعات قنافذ البحر بشكل كبير، ملتهمةً طحالب عشب البحر الكِلْب مزيلة إياه من النّظام الْبيئيّ (الشكل 59-19). بسبب هذا؛ تناقصت أعداد بعض أنواع الأسماك التي تعيش على غابات طحالب عشب البحر، مثل أسماك الإسقلبين، وأسماك الخضيري.

فقدان الأنواع الجوهرية ربما يعكر الأنظمة الْبيئيّة

كما ناقشنا في الفصل الـ 56، الأنواع الجوهرية (الأساسية) هي الأنواع التي تُظهر تأثيرًا في تركيب النّظام الْبيئيّ ووظيفته بصورة أعلى مما هو متوقع اعتمادًا على توافرها فقط. ثعالب البحر في (الشكل 59-19) هي أنواع جوهرية للنظام الْبيئيّ لغابة عشب البحر، وإزالة مثل هذه الأنواع يمكن أنْ يكون له عواقب كارثية.

لا يوجد فاصل واضح وسريع يسمح لنا بالتعرف إلى الأنواع الجوهرية. على الأصح، إنه مبدأ نوعي، جملة تشير إلى أن نوعًا ما يؤدي دورًا معينًا مهمًّا في مجتمعه. تتميز الأنواع الجوهرية عادة بقوة تأثيرها في مجتمعاتها.

دراسة حالة: الثعالب الطائرة

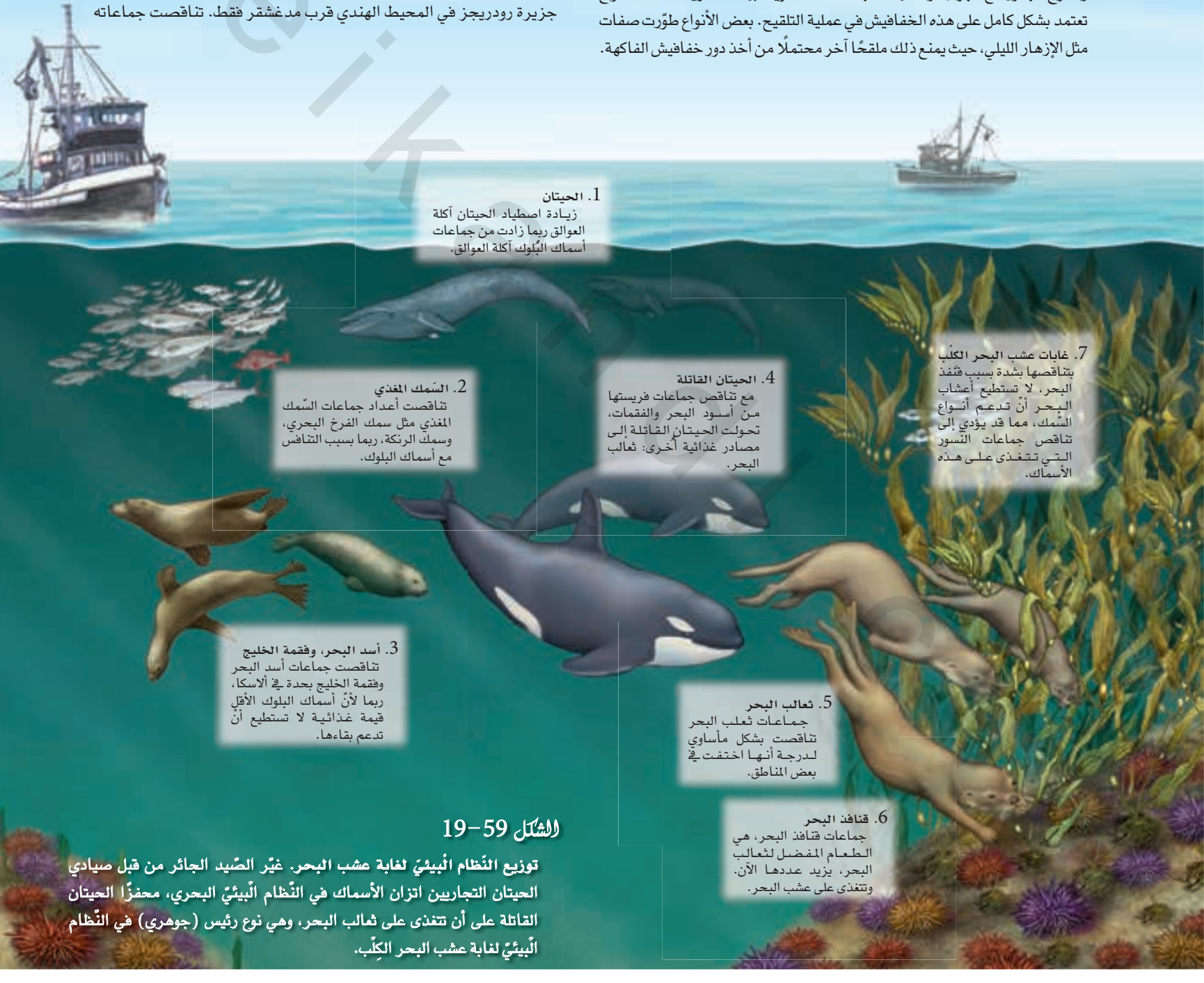
إن التناقصَ الشديد في أعداد أنواع عدة من "الثعالب الطائرة"، وهو نوع من الخفاش (الشكل 59-20)، في المناطق الاستوائيّة للعالم القديم هو مثالٌ يوضح كيف يمكن لفقدان نوع جوهري أنْ يؤثِّر بشكل مأساوي في أنواع أخرى تعيش معه في النّظام البيئيّ، ويمكن أنْ يؤدي أحيانًا إلى شلال من الانقراضات الإضافية.

تملك هذه الوطاويط علاقات قوية مع نوع مهم من أنواع النبات على جزر المحيطين الهادي والهندي. تضم عائلة الخفاش Pteropodidae التي تحتوي على نحو 200 نوع، الربع من الجنس *Pteropus* تقريبًا، وهو منتشر على جزر المحيط الهادي الشمالي، حيث تُعدّ من أهم– بل قد تكون الوحيدة – الملقحات وموزعات البذور. ففي دراسة في ساموا، وُجِدَ أنّ من 80 - 100% من البذور التي تسقط على الأرض خلال موسم الجفاف يتم نشرها عن طريق الثعالب الطائرة، التي تأكل بذور الفاكهة وتخرج البذور مع البراز، وتنقلها غالبًا مسافات طويلة بهذه الطريقة. هناك أنواع تعتمد بشكل كامل على هذه الخفافيش في عملية التلقيح. بعض الأنواع طوّرت صفات مثل الإزهار الليلي، حيث يمنع ذلك ملقحًا آخر محتملًا من أخذ دور خفافيش الفاكهة.

في غوام، حيث انقرض حديثًا – أو شارف على الانقراض – نوعان من الثعالب الطائرة، يبدو التأثير في النّظام البيئيّ واضحًا. لقد وجد علماء النبات أنّ بعض أنواع النبات لا تُنتجُ الفاكهة، أو تنتجها بشكل طفيف، معطيةً فاكهة أقل من المعتاد. لا يتم نشر الفاكهة بعيدًا عن النباتات الأم، لهذا تُجبر النباتات الصغيرة على المنافسة دون نجاح مع الكثير من الأشجار البالغة.

قاد البشر الصيادون الثعالب الطائرة إلى الانقراض، حيث يقتلونها من أجل الأكل أو من أجل الرياضة، أما مزارعو البساتين، فإنهم يقتلونها لأنهم يعدونها آفات حشرية. تُعدّ الثعالب الطائرة سريعة الحساسية؛ لأنها تعيش في مجموعات كبيرة وواضحة مكونة من مليون فرد. وبسبب تحركها المنتظم بأنماط يمكن التنبؤ بها، وإمكانية تتبعها إلى أماكن إقامتها، فإنّ الصيادين يتمكنون في المرة الواحدة من قتل الآلاف منها بسهولة.

بدأت الآن برامج لحماية أنواع محددة من الثعالب الطائرة. مثال واحد ناجح هو برنامج حماية خفاش الفاكهة رودريجز، *Pteropus rodricensis*، الذي يوجد في جزيرة رودريجز في المحيط الهندي قرب مدغشقر فقط. تناقصت جماعاته



الشكل 59-19

توزيع النّظام البيئيّ لغابة عشب البحر. غيّر الصّيد الجائر من قبل صيادي الحيتان التجاريين اتزان الأسماك في النّظام البيئيّ البحري، محفزًا الحيتان القاتلة على أن تتغذى على ثعالب البحر، وهي نوع رئيس (جوهري) في النّظام البيئيّ لغابة عشب البحر الكِلْب.

الشكل 59–20

أهمية النوع الأساسي (الجوهري). الثعالب الطائرة، وهي نوع من الخفافيش آكلة الفواكه، هي نوع أساسي في جزر استوائية عدة في العالم القديم. تقوم الخفافيش بتلقيح نباتات عدة، وهي أساسية لنشر البذور. كان لإزالتها بسبب الصّيد وفقدان البيئات تأثيرٌ مدمرٌ في الأنظمة الْبيئيّة لكثير من جزر جنوب المحيط الهادي.

من 1000 فرد تقريبًا عام 1955 إلى أقل من 100 عام 1974، بسبب خسارة بيئة الغابات المناسبة لخفاش الفواكه لمصلحة الزراعة. منذ عام 1974 تمت حماية هذا النوع بشكل كبير، وزيادة مساحة الغابات على الجزيرة عن طريق برنامج زراعة الأشجار. تَمَّ تأسيس 11 مستعمرة من أجل تكثير هذا النوع. لقد أدى الجمع بين الحماية القانونية، واسترجاع البيئة، وبرامج التكاثر بالأسر إلى إنتاج برنامج محافظة ناجح جدًا وفعّال.

الجماعات الصغيرة بشكل خاص شديدة الحساسية

بسبب العوامل التي سبق مناقشتها، قُسِّمت جماعات كثير من الأنواع نقص حجمها. مثل هذه الجماعات أكثر تعرضًا بشكل محدد للانقراض.

عوامل سكانية

الجماعات الصغيرة حساسة أكثر للأحداث التي تقلل بقاءها أو تكاثرها. فمثلًا، بسبب طبيعة حجمها، لا تتحمل الجماعات الصغيرة الكوارث مثل فيضان، أو حريق غابة، أو مرض منتشر. وقد زوّدنا التاريخ بمثال واحد على هذا هو دجاجة الطيهوج. على الرّغم من أنّ هذا النوع كان منتشرًا ذات مرة عبر شرق الولايات المتحدة، أزال الصّيد الجائر في القرنين الثامن عشر والتاسع عشر في النهاية الجماعات كلّها ما عدا واحدة، على جزيرة كرمة مارثا قرب رأس كود، بماساشوسيتس. تزايدت الجماعة في العدد بعد حمايتها في محمية طبيعية إلى أنْ قضت النار على معظم بيئة المحمية. الجماعة القليلة التي نجت قُضي عليها بعد تجمع غير طبيعي للطيور المتكاثرة، وتبعه بعد فترة قصيرة مرض وبائي. آخر طير طيهوج تمت مشاهدته، كان لذكر عام 1932.

عندما تصبح الجماعات قليلة جدًا، يمكن للحظ السيئ أن يسبب النهاية. فمثلًا، نوع من عصفور الدوري (الشكل 59–21)، وهو حاليًا– دوِّن نوعًا منقرضًا، كان يوجد في الساحل الشرقي لفلوريدا – تضاءلت أعداده لخمسة أفراد، كلها ذكور. في الجماعة الكبيرة، يبدو احتمال أن تكون كلّ أفرادها الجنس نفسه احتمالًا ضغيفًا لأبعد الحدود. ولكن في الجماعات الصغيرة، وبسبب الحظ، قد تكون 5 أو 10 أو حتى 20 ولادة متتابعة لأفراد لها الجنس نفسه، ويكون هذا سببًا في انقراض النوع. إضافة إلى هذا، عندما تكون الجماعات صغيرة، قد تجد الأفراد صعوبة في إيجاد بعضها (أثر آلي سبق ذكره في الفصل الـ 55)، ما يؤدي بالنوع نحو الانقراض.

فقدان التّنوّع الْوراثيّ

تواجه الجماعات الصغيرة مشكلة أخرى؛ فبسبب قلة عددها، تواجه هذه الجماعات نقصًا في التّنوّع الْوراثيّ بسبب الانجراف الْوراثيّ (الشكل 59–22). في الحقيقة، الكثير من الجماعات الصغيرة تحتوي على القليل، أو قد لا تحتوي على تنوع وراثي. قد تنتج من هذا اللاتنوع الْوراثيّ كارثة. إنّ التّنوّع الْوراثيّ مفيد للجماعة بسبب ميزة اختلاف الزيجوت (راجع الفصل الـ 20)، لأن الأفراد المتنوعين وراثيًّا يميلون إلى عدم امتلاك نسختين من الأليلين المتنحيين المؤذيين. الجماعات التي ينقصها التّنوّع مُكَوَّنَةٌ في الغالب من أفراد مريضة، وغير ملائمة وعقيمة. حيوانات التجارب، وذبابة الفاكهة التي تبقى بمجموعات صغيرة غالبًا ما تفنى بعد أجيال عدة؛ لأنّ كلّ جيل يصبح أضعف وأقل خصوبة من الجيل الذي قبله.

وعلى الرّغم من صعوبة إظهار أن سبب انقراض نوع ما هو بسبب نقص التّنوّع الْوراثيّ، إلاّ أن الدراسات التي أُجريت على جماعات حدائق الحيوان والطبيعية أظهرت بوضوح أن الأفراد الأكثر تنوعًا وراثيًا، تملك تلاؤمًا أعظم. إضافة إلى ذلك، على المدى البعيد، المجموعات التي تملك تنوعًا وراثيًّا محدودًا لها قدرة قليلة على التكيف مع التغيرات الْبيئيّة.

تفاعل العوامل السكانية والوراثية

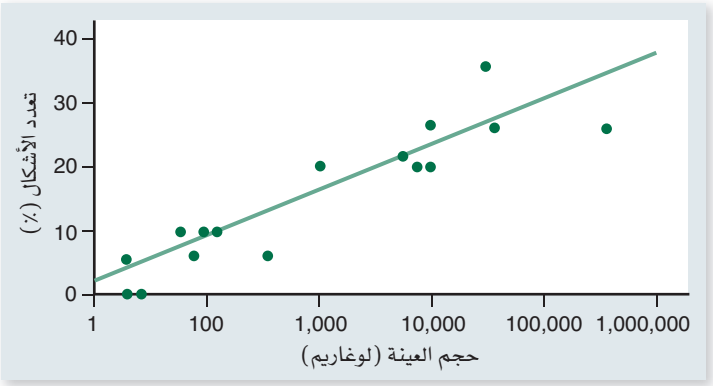
عندما يقلّ حجم الجماعات، يمكن للعوامل السكانية والوراثية أنْ تتحد لتسبب ما كان يُسمّى "دوامة الانقراض". أي، كلما أصبحت الجماعة أصغر، أصبحت أكثر حساسية للكوارث السكانية. يبدأ التّنوّع الْوراثيّ بدوره في الضياع، مسببًا تناقصًا في معدلات التكاثر وتناقصًا أكثر في أعداد الجماعة، وهكذا دواليك. في النهاية، تختفي الجماعة بشكل كامل، ولكن أن نعزو هلاكها إلى سبب محدد يبدو مضللًا.

أ.

ب.

الشكل 59–21

لم تعد على قيد الحياة. أ. عينة متحف لطير الطيهوج *Tympanuchus cupido cupido* التي انقرضت عام 1932. **ب.** هذا الذكر كان آخر عصفور دوري من النوع *Ammodramus maritimus nigrescens*.



الشكل 59–22

فقدان التّنوّع الْوراثيّ في الجماعات الصغيرة. نسبة الجينات متعددة الأشكال في جماعات منفصلة لأشجار *Holocarpus bidwillii* في جبال نيوزيلندا هي دالة حساسة لحجم الجماعة.

استقصاء

لماذا تفقد الجماعات الصغيرة التّنوّع الْوراثيّ؟

دراسة حالة: دجاج البراري

دجاج البراري، قريب من دجاج الطيهوج المنقرض حاليًا؛ هو طائر متبختر وزنه 2 باوند ومعروف بطقوس التزاوج المزخرفة (الشكل 59–23)، يوجد في ولايات عدة بالوسط الغربي. مَرّ دجاج البراري في إلينوي في العقود الستة الماضية بتناقص شديد في الجماعات.

كانت أعداد هذه الطّيور هائلة عبر الولاية، ولكن مع دخول محراث الفولاذ، الذي تمكن أول مرة من القطع عميقًا داخل أنظمة الجذور الكثيفة لحشائش البراري، بدأت براري إلينوي في التحول إلى مزارع. بحلول القرن، كانت البراري قد اختفت، وبحلول عام 1931، كانت طيور الطيهوج قد اختفت محليًّا من ولاية إلينوي. لم يكن دجاج البراري أحسن حالًا، فقد انخفضت أعدادها من 25000 في الولاية عام 1933 إلى 2000 عام 1962. في الولايات المحيطة الأقل كثافة في الزراعة، استمرت الطّيور في الازدهار.

عام 1962 و 1976، أُسِّستْ ملاجئ في إلينوي لمحاولة المحافظة على دجاج البراري. ولكن استمرت أراضي الحشائش الخاصة في الاختفاء، ومعها دجاج البراري الخاص بها، وبحلول عام 1980 انقرضت الطّيور من إلينوي ما عدا في محميتين، وحتى في هاتين المحميتين، استمرت أعدادها في الانخفاض. عام 1990، انخفض معدل تفقيس البيوض الذي كان بين 91% و100%، إلى أقل من 38%. وفي منتصف 1990، انخفضت أعداد الذكور إلى أقل من 6 في كلّ محمية.

ما الذي كان يجري خطأ في مجموعات المحميات؟ أحد الاقتراحات أشار إلى أن سبب حجم الجماعة الصغير، وكذلك وجود ذكر واحد في القطيع، فقد دجاج البراري في إلينوي الكثير من تنوعه الْوراثيّ لدرجة أدّت إلى مشكلة وراثية خطيرة. لفحص مثل هذه الفكرة، قارن علماء الأحياء في جامعة إلينوي مادة DNA من عينات مجمدة لأنسجة طيور ماتت في إلينوي بين الأعوام 1974 و 1993، فوجدوا أنّ طيور إلينوي في السنوات الحديثة أصبحت تمتلك حقًّا تنوعًا وراثيًّا أقل.

لقد استخلص العلماء DNA من أنسجة في جذور ريش يعود لطيور محنطة جمعت 1930 من الجماعة نفسها. وجد العلماء أنّ طيور إلينوي فقدت بشكل كامل $\frac{1}{3}$ التّنوّع الْوراثيّ للطيور التي تعيش في المكان نفسه قبل انهيار الجماعة عام 1970. في المقابل، مازال دجاج البراري في الولايات الأخرى يحتفظ بكثير من التّنوّع الْوراثيّ الذي اختفى في جماعات طيور إلينوي.

تَمَّ الآن وضع المرحلة التي ستوقف سباق دجاج البراري في إلينوي نحو الانقراض. بدأ مديرو الحياة البرية بإدخال الطّيور من جماعات متنوعة وراثيًّا من منيسوتا، وكانساس، ونبراسكا إلى ولاية إلينوي. أُحضر بين عامي 1992 و 1996 ما مجموعه 518 دجاجة براري خارج الولاية للتكاثر مع طيور إلينوي، وعادت معدلات التفقيس إلى أعلى من 94% عام 1998. وعلى ما يبدو، فإنّ دجاج البراري قد أنقذ من الانقراض في إلينوي.

الدرس المهم الذي علينا أن نعيه هو عدم السماح لتفاقم المشكلة بعيدًا جدًا، أي ألاّ نصل إلى درجة الجماعة الواحدة المعزولة. فدون الجماعات المختلفة وراثيًّا والبعيدة، ما كان يمكن إنقاذ دجاج البراري في إلينوي من الانقراض. فعندما فَقَدَتْ آخر جماعة من عصافير الدوري آخر أنثى، لم يكن هناك أيّ مصدر آخر للإناث، وأصاب الانقراض تحت النوع هذا.

عوامل كثيرة مسؤولة عن الانقراض. فعندما تُحطّم البيئات، فإنّ البيئة المتبقية تتجزأ، ويؤدي ذلك إلى زيادة خطر الانقراض. الاستثمار الزائد يمكن له أن يقلل من الجماعات إلى مستويات قليلة أو يزيلها بشكل كامل. يمكن للأنواع الدخيلة أن تؤذي المجتمعات الأصيلة من خلال الافتراس أو التنافس، ويمكن أنْ تعكّر النّظام البيئيّ كاملًا. وأخيرًا، الجماعات القليلة تواجه تنوعًا من الأخطار؛ لأن قدرتها على مواجهة الكوارث محدودة جدًا، وأكثر عرضةً لفقدان التّنوّع الْوراثيّ.

الشكل 59–23

طقوس التزاوج. ينفخ ذكر دجاج البراري (*Tympanuchus cupido pinnatus*) أكياسًا هوائية برتقالية فاتحة هي جزء من مريئه، على شكل بالونات على جانبي رأسه. حالما يتم سحب الهواء نحو هذه الأكياس تصدر 3 مقاطع منخفضة التردد "بوم – بوم – بوم" يمكن سماعها عن بعد كيلومترات عدة.

4-59 طرق المحافظة على الأنواع المهددة بالانقراض

عند معرفة سبب تهديد النوع بالانقراض، يصبح من الممكن تصميم خطة إنقاذ. فإذا كان المُسَبِّبُ زيادةَ الحصاد التجاري، فإنه يمكن إطلاق أنظمة تقلل من التأثير، وتحمي النوع المُهَدَّد. وإذا كان المُسَبِّبُ فقدانَ البيئة، فإنه يمكن وضع خطط لاستعادتها. يمكن لفقدان التّنوّع الْوراثيّ في تحت الجماعات المعزولة أنْ يُقابَلَ بزراعة الأفراد من جماعات مختلفة وراثيًّا. يمكن للجماعات المُعَرَّضَة للانقراض السريع أنْ تُؤَسَرَ، وتُقَدَّمَ إلى برنامج التكاثر بالأسر، ومن ثَمَّ تُقَدَّمُ مرةً أخرى إلى بيئة أخرى مناسبة.

كلّ هذه الحلول مكلفة جدًا. لكن، كما أشار بروس بابيت سكرتير الداخلية في ادارة الرئيس كلينتون، من الناحية الاقتصادية، إنّ منع حدوث "كارثة بيئية هو أفضل من معالجتها بعد حدوثها. إنّ حفظ الأنظمة الْبيئيّة، ومراقبة الأنواع قبل أن تُهدد هو أكثر الطرق الفعّالة لحماية البيئة، ومنع الانقراض".

أحيانًا، يمكن أنْ تُستعادَ البيئة المُهَدَّدَةُ مرة أخرى

تهتم بيولوجيا المحافظة بشكل نموذجي بحفظ الجماعات التي تقع تحت خطر التناقص أو الانقراض. يتطلب الحفاظ على كلّ حال، بقاء شيء ما لكي يمكن حفظه؛ وفي حالات كثيرة، لم يعد الحفاظ هو الخيار. الأنواع، وفي بعض الحالات المجتمعات كلّها، تكون قد اختفت، أو تغيرت بشكل كبير. قطع الغابات الاستوائيّة في ولاية واشنطن ترك القليل وراءه للحفظ، مثل تحويل قطعة أرض إلى حقل قمح، أو إلى مكان اصطفاف أسفلتي للسيارات. إصلاح مثل هذه الحالات يتطلب استعادة أكثر من الحفاظ.

يمكن اللجوء إلى ثلاثة برامج مختلفة لاستعادة البيئات، استنادًا إلى سبب فقدانها، هي:

استعادة القديم (البدائيّ)

في الأنظمة الْحيويّة التي أزيلت منها الأنواع جميعها، يحاول علماء المحافظة البيولوجية استعادة النباتات والحيوانات التي كانت مُستوطِنة طبيعيًّا في المنطقة، إن كان بالإمكان التّعرّف إلى هذه الأنواع. إذا أراد علماء المحافظة استعادة البراري بعد أن أصبحت أراضي زراعية مهجورة، كما في (الشكل 59-14)، فكيف لهم أن يعرفوا ماذا يزرعون؟

على الرّغم من إمكانية إعادة الأنواع الأصيلة بنسبها الأصلية، فإنّ إعادة بناء مجتمع يحتاج إلى معرفة هوية الجماعات الأصلية كلها، وبيئات كلّ نوع من هذه الأنواع. وفي الحقيقة، فإننا لا نملك الكثير من تلك المعلومات، لذلك لا يمكن أبدًا أن تكون استعادة القديم حقيقة.

إزالة الأنواع الدخيلة

يمكن أحيانًا لبيئة ما أن تدمّر من قِبَلِ نوع واحد من الأنواع الدخيلة. في مثل هذه الحالات، تتطلب استعادة البيئة إزالة الأنواع الدخيلة. إعادة أسماك البلطي التي كانت متنوعة إلى بحيرة فكتوريا تحتاج إلى أكثر من تكثير النوع المهدد بالانقراض، فالعملية تحتاج إلى إزالة المخلوقات الدخيلة، مثل إزالة عشب المكحلة المائي، وإزالة أسماك فرخ النيل، أو وضعها تحت السيطرة، ويجب عكس عملية زيادة التغذية الحقيقية.

من المهم التصرف بسرعة إن كان لا بد من إزالة النوع الدخيل. فعندما تَمَّ إطلاق النحل الإفريقي الشرس (المدعو "النحل القاتل") دون قصد في البرازيل، بقي

أ.

ب.

الشكل 59-24

استعادة البيئات. مستنبت جامعة وسكنسن – ماديسون كان الرائد في علم البيئة الاستعادي. أ. استعادة البراري كان في بداياته في نوفمبر 1935. ب. منطقة البراري كما هي عليه الآن. هذه الصورة أُخذت في المكان نفسه تقريبًا كما عام 1935.

محصورًا في البيئة المحلية مدة فصل كامل فقط. أما الآن، فإنّ النحل القاتل يحتلّ أغلب نصف الكرة الغربي.

التنظيف وإعادة التأهيل

إنّ الأماكن التي تَمَّ إتلافها بسبب استعمال ملوث كيميائي ما لا يمكن استعادتها ما لم تُنظف من الملوِّث. الاستعادة الناجحة لنهر ناشوا في نيوإنجلند هي أحد الأمثلة على أنّ الجهد المكثف يمكن أنْ ينجح في استعادة البيئة إلى حالة تشبه الحالة القديمة تقريبًا.

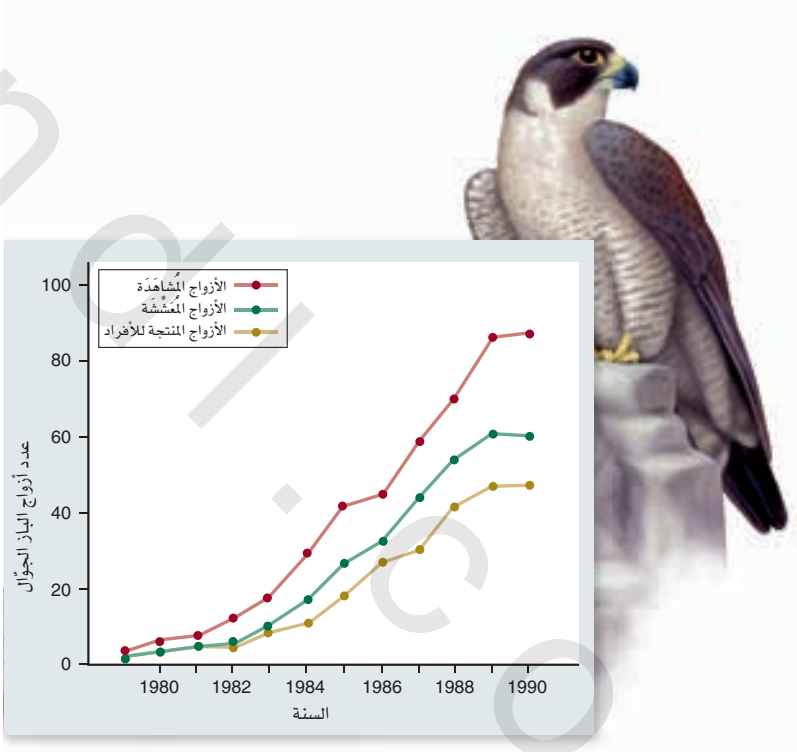
أنقذت برامج التكاثر بالأسْر بعض الأنواع

يجب أن تتطلب برامج الاستعادة، خصوصًا تلك التي تركز على أنواع قليلة، التدخل المباشر أحيانًا بالجماعات الطبيعية حتى تتجنب خطر الانقراض المباشر.

دراسة حالة: الباز الجوّال

بدأت جماعات الطّيور المفترسة الأمريكية، مثل الباز الجوّال، في التناقص المفاجئ بعد فترة قصيرة من الحرب العالمية الثانية. فقد اختفى 350 زوجًا متكاثرًا سنة 1960 كانت موجودة في شرق نهر المسيسبي سنة 1942. كان المسبب هو مضاد الآفات الكيميائي د.د.ت. DDT ومضادات الآفات العضوية المكلورة ذات العلاقة. الطّيور المفترسة شديدة الحساسية بالتحديد لمادة د.د.ت؛ لأنها تتغذى في قمة السلسلة الغذائية، حيث تصبح هذه المادة أكثر تركيزًا. وإن هذه المادة تعيق تجمع الكالسيوم في قشرة بيض الطائر، ما يجعل معظم البيوض تتكسر قبل أنْ تصبح جاهزة للفقس.

لقد حُظر استخدام د.د.ت. بقانون فدرالي سنة 1972، ما أدى إلى تناقص تركيزه في شرقي الولايات المتحدة بسرعة. ولكن لم تبقَ طيور الباز الجوّال في شرقي الولايات المتحدة من أجل إعادة تكوين الجماعة الطبيعية. استخدمت طيور باز من مناطق أخرى من البلاد لتكوين برنامج تكاثر بالأسر في جامعة كورنيل سنة 1970، مع توجه لاستعادة الباز الجوّال في شرقي الولايات المتحدة عن طريق إطلاق صغار هذه الطّيور. نهاية 1986، تَمَّ إطلاق أكثر من 850 طيرًا في 13 ولاية شرقية، مكونةً استعادة قوية مذهلة (الشكل 59-25).



الشكل 59-25

نجاح التكاثر بالأسْر. تمكّن الباز الجوّال (*Falco peregrinus*) من العودة والاستيطان في الولايات المتحدة الشرقية بعد إطلاق طيور نمت في الأسر خلال فترة 10 سنوات.

دراسة حالة: نسر الكندور في كاليفورنيا

تناقص عدد نسور الكندور تدريجيًّا منذ 200 سنة في كاليفورنيا (*Gymnogypus californianus*)، وهو طائر ضخم تصل المسافة بين جناحيه إلى 3م تقريبًا. بحلول عام 1985، تناقصت أعداد النسور إلى درجة أنها أصبحت على حافة الانقراض. 6 طيور من 15 طائرًا بريًّا باقيًا على قيد الحياة كانت قد اختفت في تلك السنة وحدها. كلّ الجماعة المتكاثرة من هذا النوع مكونة فقط من الطّيور البرية الباقية، و21 طيرًا في الأسر.

في محاولة أخيرة للحفاظ على الطائر من الانقراض، أُسرت الطّيور المتبقية، ووُضِعَتْ في جماعة التكاثر في الأسر. بدأ برنامج التكاثر في حدائق الحيوان، بهدف إطلاق الصغار في مزرعة كبيرة مساحاتها 3500 هكتار في بيئة النسر الأصلية. عُزلت الطّيور عن الاتصال بالإنسان قدر المستطاع، ومنعت الأفراد القريبة من بعضها من التكاثر.

بداية 2004، وصلت أعداد نسر كاليفورنيا في الأسر إلى أكثر من 149 طيرًا. تَمَّ إطلاق 56 نسرًا تربى في الأسر بنجاح في كاليفورنيا في منطقتين: المنطقة الأولى كانت جبال شمال لوس أنجلوس، بعد تدريبات مكثفة قبل الإطلاق لتجنب أعمدة الضغط العالي والبشر. الطّيور جميعها التي تَمَّ إطلاقها تبدو أنها تعيش بشكل جيد. أما المنطقة الثانية فهي الأخدود العظيم الذي أطلق فيه 53 طائرًا، وتأقلمت بنجاح. شعر علماء الأحياء بالإثارة من أنشطة التكثير التي أعطت أول صغار على الإطلاق أُنتجت في البرية من آباء تربت في الأسر في كلّ من كاليفورنيا وأريزونا.

دراسة حالة: ذئاب متنزه يلوستون

الهدف الرّئيس لبرامج الإكثار بالأسر، ليس ببساطة إكثار نوع معين، بل إعادة الأنظمة الْبيئيّة إلى حالة فعّالة ومتزنة. كان متنزه يلوستون نظامًا بيئيًّا غير متزن، ويعود السبب بشكل أساسي إلى الإبادة الكبيرة للذئب الرمادي (*Canis lupus*) في المتنزه في أوائل القرن التاسع عشر. دون هذه المفترسات التي تُبقي أعداد قطعان ظبي الألكة والغزلان تحت السيطرة، فقد انفجرت أعدادها بسرعة، متلفةً الغطاء النباتي، لدرجة أنّ ظباء الألكة نفسها أصبحت تعاني المجاعة في أوقات القحط.

في محاولة لاستعادة اتزان المتنزه الطبيعي، تَمَّ إطلاق قطيعين من الذئاب من كندا عامي 1995 و 1996 إلى المتنزه. الذئاب تأقلمت بشكل جيد، وتكاثرت بنجاح، لدرجة أن المتنزه كان يحتوي على 16 قطيعًا حرًّا وأكثر من 200 ذئب بحلول عام 2002.

لم يكن أصحاب المزارع قرب المتنزه سعداء بعودة الذئاب، حيث لوحظ ضرر بسيط للماشية، وبدا أنّ الاتزن الْبيئيّ في متنزه يلوستون يستعيد وضعه الأول بشكل جيد. أخذت ظباء الألكة في التجمع بقطعان كبيرة، وابتعدت عن ضفاف الأنهر، حيث تكون أكثر عرضة للصيد. وبسبب هذا، تزايدت على جوانب الأنهار أشجارٌ مثل الصفصاف، موفرة الغذاء للقُندس الذي أدت السدود التي يكوّنها إلى تشكيل البرك، وهي بيئة كانت نادرة في متنزه يلوستون. هذه البيئة المستعادة حديثًا، بدورها، زادت من أنواع بعض الطّيور مثل طائر عيد الميلاد التي كانت تتناقص منذ عقود، أو اختفت بشكل كامل.

تتنوع الجهود للمحافظة على الأنواع المهددة بالانقراض بتنوع أسباب التهديد. يمكن لاستعادة البيئة أنْ تعيد أحيانًا منطقة معينة إلى حيويتها كأنها بيئة طبيعية. وعلى الرّغم من أنّ التكاثر بالأسر ليس حلًّا لكلّ الحالات ولا لمعظمها، فإنه ساعد على عودة كثير من أنواع الْفقريّات.

obeikandi.com

5-59 المحافظة على الأنظمة البيئيّة

يُعَدُّ تقسيم البيئة واحدًا من أهم أعداء جهود المحافظة على التّنوّع الحيويّ. كما لاحظت، تحتاج بعض الأنواع إلى رقع أراضٍ واسعة لتتكاثر، وجهود المحافظة التي لا تستطيع توفير بيئة مناسبة لها مثل هذا الحجم محكوم عليها بالفشل. من ناحية تاريخية، كافح علماء المحافظة على البيئة لحلّ مثل هذه المعضلة من خلال المحافظة بصورة مركزة كليًّا على أن تكون الأراضي بحالتها البدائية داخل المتنزهات العامة والمحميات. وبشكل متزايد، على كلّ حال، بدا واضحًا أن حجم الأرض التي يمكن حفظها على هذا الشكل محدود جدًا، وأكثر من ذلك، هناك أراضٍ كثيرة غير خاضعة للحماية مع أنها توفّر بيئة مناسبة لكثير من الأنواع.

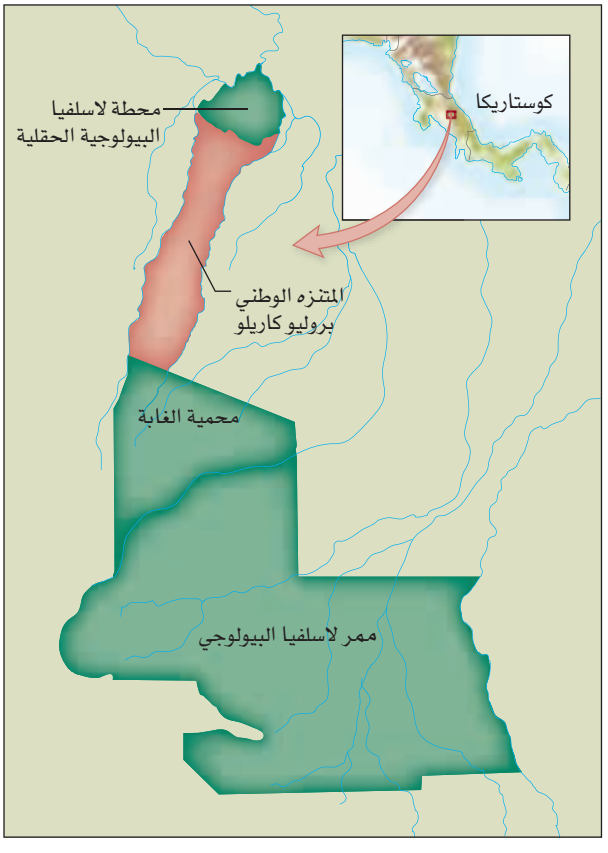
وبسبب هذا، أصبحت خطط المحافظة متعددة الاتجاهات، فهي لا تشمل المناطق البدائية الأولية فقط، ولكن أيضًا المناطق المحيطة، حيث يسمح بتأثير الإنسان فيها بمستوى معين. وكما ناقشنا في السابق، تفقد رقع الأراضي المعزولة أنواعًا بشكل أسرع من تلك الأراضي الكبيرة المحمية. بإضافة هذه الأراضي الأخرى، الأقل بدائية، ازداد مجموع كمية الأراضي المتوافرة لكثير من الأنواع.

إن مفتاح إدارة مثل هذه المساحات من الأراضي بنجاح، وعلى فترات زمنية طويلة، هو بإدارتها بطريقة تلائم استعمال الأراضي المحلية. فمثلًا، في حين لا يُسمح بنشاط اقتصادي في قلب الأرض البدائية، فإنّ بقية الأرض يمكن استعمالها في حصاد غير مدمِّر للمصادر. حتى المساحات التي يسمح بصيد بعض الأنواع منها ستوفر حماية لأنواع كثيرة أخرى.

تَمَّ أيضًا توفير ممرات للانتشار تربط بين المناطق الأولية البدائية، وبهذا تزيد أحجام الجماعة، وتسمح بإعادة الاستيطان إذا اختفت جماعة في منطقة معينة بسبب كارثة ما. يمكن للممرات أنْ توفّر حماية للأنواع التي تمرّ عبر مساحات واسعة خلال العام. لقد وفّرت الممرات في إفريقيا الشرقية حماية لطرق الهجرة لذوات الحوافر. في كوستاريكا، هناك ممر يربط بين أراضي الغابة المطرية المنخفضة في محطة لاسلفا البيولوجية من جهة، والغابة المطرية الجبلية في متنزه بروليو كاريلو الوطني من جهة أخرى. هذا الممر يسمح بالهجرة العمودية لكثير من أنواع الطّيور، والثّدييّات، والفراشات (الشكل 59-26).

إضافة إلى هذا التركيز على المحافظة على محميات واسعة بشكل كافٍ، فقد لاحظ علماء البيئة في السنوات الحديثة أن أفضل طريقة لحفظ التّنوّع الحيويّ هو المحافظة بصورة مركزة على الأنظمة البيئيّة المتماسكة، وليس المحافظة على نوع معين. لهذا السبب، فإنّ الاتجاه في حالات كثيرةٍ يتحول إلى تعرّف تلك الأنظمة الحيويّة التي تحتاج إلى المحافظة أكثر من غيرها، وتوفير السبل ليس فقط لحماية الأنواع ضمن نظام بيئي، وإنما للمحافظة على وظيفة النّظام البيئيّ نفسه، والمحافظة على عمله كذلك. وهذا يستلزم التأكد من أنّ المحميات ليست فقط كبيرة بشكل كافٍ، بل إنها أيضًا تحمي عناصر مثل مساقط المياه لكي؛ لا تكون الأنشطة خارج المحمية مهدّدة للنظام البيئيّ داخلها.

اجتمعت الجهود من مختلف أنحاء العالم لحماية التّنوّع الحيويّ في المحميات والمناطق الأقل حماية المصممة لمقاومة تأثيرات تجزئة البيئة. التركيز على صحة النّظام البيئيّ بشكل كامل، لا على نوع معين، يمكن أن يُوجد سبلًا أكثر فاعلية لحماية التّنوّع الحيويّ.



الشكل 59-26

ممرات تصل بين محميتين. أ. محطة لاسلفا البيولوجية للدراسات الاستوائيّة في كوستاريكا مرتبطة مع متنزه بروليو كاريلو الوطني. ب. يسمح الممر بهجرة الطّيور، والثّدييّات، والفراشات، والحيوانات الأخرى من لاسلفا 35 م فوق سطح البحر إلى بيئات الجبال التي ترتفع أكثر من 2900م.

59-1 نظرة عامة على أزمة التّنوّع الْحيويّ

الانقراضات المتعددة معروفة من سجلات الأحافير، ولكن معدلات الانقراض الجاري الآن عالية جدًا؛ لقد فقدت أنوع عدة قبل أنْ يتم اكتشافها والتّعرّف إليها.

- معظم الانقراضات التاريخية وقعت في الـ 150 سنة الأخيرة، وكانت على جزر.
- في الأزمنة الحديثة، تسبب الإنسان في معظم الانقراضات المحلية عن طريق الاستعمال الجائر، وتدمير البيئة.
- تسهم الزراعة، والإسكان، والأهداف التجارية في ضياع الأنواع عن طريق تدمير أو تقليل البيئة.
- قارة إفريقيا كانت هي القارة الوحيدة التي لم يحصل فيها انقراضات حيوانية ضخمة، ربما بسبب فترات طويلة من التطور المترافق للبشر والحيوانات المستوطِنة.
- الأنواع المستوطنة حساسة بشكل خاص؛ لأنها موجودة في نطاق واحد محدود، وفي مناطق ذات معدّلات نموّ بشري وهجرة عالية.
- المواقعُ السّاخنة مناطقُ مُسْتَوْطَنَةٌ بها أنواع عدة تمتلك معدلات انقراض عالية.
- الانقراض الحالي الضخم فريد؛ لأنه الانقراض الضخم الوحيد الذي يسببه نوع واحد، هو الإنسان، والوحيد الذي تكون فيه المصادر غير متوافرة للاسترجاع التطوري بعد ذلك.

59-2 قيمة التّنوّع الْحيويّ

للتنوع الْحيويّ قيم اقتصادية وأخلاقية وجمالية.

- تأتي القيمة الاقتصادية المباشرة للتنوع الْحيويّ من المنتجات التي نحصل عليها من الأنواع، والنظم الْبيئيّة المختلفة.
- تأتي القيمة الاقتصادية غير المباشرة للتنوع الْحيويّ من الخدمات التي يقدمها النّظام الْبيئيّ، مثل المحافظة على نوعية الماء، وحفظ التربة والمواد الغذائية، والتأثير في المُناخ المحليّ، وإعادة تدوير المواد الغذائية.
- الأنظمة الْبيئيّة المتماسكة غالبًا ما تكون أكثر قيمة من المنتجات التي نحصل عليها منها؛ وعلى كلّ حال، فإنّ قيمتها لا تكون واضحة إلا بعد فَقْدِها.
- الأشخاص الذين يستفيدون من تحطيم البيئة ليسوا عادةً الأشخاص أنفسهم الذين يدفعون الثمن.
- البشر يمكنهم، ويجب عليهم أن يصنعوا قرارات أخلاقية لحماية القيم الأخلاقية والْبيئيّة والاقتصادية للأنظمة الْبيئيّة.

59-3 العوامل المسببة لعمليات الانقراض

عوامل كثيرة مباشرة وغير مباشرة مسؤولة عن انقراض الأنواع.

- الاستغلال الزائد وفقدان البيئة من قبل الإنسان هما أكثر الأسباب المؤدية للانقراض.
- سرعة تأثر الأنواع بعامل انقراض واحد ربما يزيد من حساسية هذه الأنواع للعوامل الأخرى، ويسرّع انقراضها.
- الأنواع المختلفة لا تتأثر بالمشكلات نفسها وبالطرق نفسها.
- يقلل البشر غنى الأنواع بتحطيم البيئات وتلويثها، وتعكيرها، وتجزئتها.
- حالما تصبح البيئات أكثر تجزئة، تزداد بشدة الحصة النسبية للبيئة المتبقية التي توجد على الحد أو الحافة.
- حالما تزداد الحصة النسبية للحافة، فإنّ الأنواع تصبح أكثر تعرضًا للطفيليات والمفترسات.
- كلما تناقصتْ مساحة جزيرة أو قطعة، تـزدادُ معدلات الانقراض (الشكل 59-11).
- إدخال الأنواع الجديدة، سواء بشكل طبيعي أو عرضي سيؤدي إلى تغيرات كبيرة وغالبًا سلبية على المجتمع بسبب عدم وجود تاريخ لتفاعلات الأنواع.
- ربما يؤدي تدمير تداخلات الأنظمة الْبيئيّة إلى شلال من الانقراضات من مستويات غذائية أعلى– أسفل، أو أسفل– أعلى.
- خسارة الأنواع الجوهرية (الأساسية) ربما يزيد التنافس، ويؤثّر بشكل كبير في تركيب النّظام الْبيئيّ ووظيفته.
- تكون الجماعات الصغيرة حساسة بشكل خاص للانقراض بسبب الكوارث، وفقدان الرفيق، وفقدان التّنوّع الْوراثيّ (الشكل 59-22).

59-4 طرق المحافظة على الأنواع المهددة بالانقراض

حالما يتم التّعرّف إلى سبب تهديد أنواع بالانقراض، من السهل وضع خطة استرجاع تحميها.

- تهتم بيولوجيا المحافظة بحفظ الجماعات والأنواع من خطر التناقص والانقراض.
- استعادة البيئات المدمرة لظروفها الطبيعية أمر صعب؛ لأننا نادرًا ما نعرف عن نظامها الْبيئيّ، وسكانها، وتفاعلاتها بشكل كافٍ.
- الاستعادة بإزالة الأنواع الدخيلة صعبة جدًا، وهي الأكثر نجاحًا إذا حدثت بعد إدخال نوع جديد مباشرةً.
- ربما لا يمكن استعادة البيئات المدمرة أو الملوثة بشدة إلى حالتها الأصلية، ولكن يمكن استعادتها لتقديم خدمات بيئية مختلفة.
- قد تتطلب برامج الاستعادة، مثل التكاثر بالأَسْر، تدخلات مباشرة في الجماعات الطبيعية لتجنب التهديد المباشر بالانقراض.
- هدف برامج التكاثر بالأَسْر هو استعادة الأنواع الحيوانية.

59-5 المحافظة على الأنظمة الْبيئيّة

تحطيمُ البيئة أحد أشدّ أعداء جهود المحافظة على التّنوّع الْحيويّ.

- مفتاح إدارة قطع الأراضي الكبيرة هو بتشغيلها بطريقة تتلاءم مع الحاجات المحلية.
- ممرات الانتشار تربط قطع البيئة مع بعضها، ومع البيئات الطبيعية، معطيةً المجال لزيادة حجم الجماعة، وللتبادل الْوراثيّ، وإعادة الاستيطان.
- أفضل طريقة لحفظ التّنوّع الْحيويّ هي المحافظةُ على النّظام الْبيئيّ المتماسك، لا بالمحافظة على نوع معين.

openkanoon.com

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. من ناحية تاريخية، اتجهت الأنواع التي تعيش في الجزر نحو الانقراض أسرع من تلك التي تعيش على الأراضي الرّئيسة. السبب الذي يفسر مثل هذه الظاهرة هو أنّ:
   أ. الأنـواع التي تعيش على الجزر غالبًا ما تكون نشأت في ظل غياب المفترسات، ولا تمتلك تقنيات تجنب طبيعية.
   ب. البشر أدخلوا الأمراض والمنافسات إلى الجزيرة، ما أثر سلبًا في جماعات الجزيرة.
   جـ. جماعات الجزيرة عادةً أصغر من جماعات اليابسة الأساسية.
   د. كلّ ما ذكر.
2. أفضل وصف للمحافظة على المواقع السّاخنة هو أنها:
   أ. مناطق ذات أعداد كبيرة من الأنواع المستوطنة التي تختفي بسرعة.
   ب. مناطق، الناس فيها داعمون نشطون للتنوع الْحيويّ.
   جـ. جزر تتعرض لمعدلات عالية من الانقراض.
   د. مناطق تستبدل فيها الأنواع الدخيلة بالأنواع الأصلية.
3. مواقع التّنوّع الْحيويّ السّاخنة:
   أ. تغطي 1.4% من سطح اليابسة، ولكنها وطن لـ 35% من أنواع فقريات اليابسة الحية.
   ب. تغطي 35% من سطح اليابسة، ولكنها وطن لـ 1.4% من أنواع فقريات اليابسة الحية.
   جـ. توجد على الجزر فقط.
   د. توجد في المناطق الاستوائيّة فقط.
4. قـدرة النّظـام الْبيئـيّ المتماسـك – مثـل الأراضي الرطبـة – على تحمل الفيضانات وتنقية المياه من الملوثات هي قيمة للتنوع الْحيويّ:
   أ. اقتصادية مباشرة. ب. اقتصادية غير مباشرة.
   جـ. أخلاقية. د. جمالية.
5. القيمة الاقتصادية لخدمات النّظام الْبيئيّ:
   أ. من غير المحتمل أنْ تتجاوز القيمة الاقتصادية الحاصلة من استخدام النّظام الْبيئيّ بعد تحويله.
   ب. لم يتم تحديدها بعناية.
   جـ. يمكن أنْ تتجاوز بشكل كبير القيمة المُسْتَخْلَصة بعد تحول النّظام الْبيئيّ.
   د. جمالية بشكل تام.
6. يوصف تناقص الْبرمائيّات بأنه:
   أ. اختفاء عالميّ للبرمائيّات بسبب تدمير البيئة المحلية.
   ب. تناقص عالميّ لجماعات الْبرمائيّات بسبب تغير المُناخ العالمي.
   جـ. الاختفاء غير المُفَسَّر للضفادع الذهبيّة في كوستاريكا.
   د. لا شيء مما ذكر.
7. تقطيع البيئة يمكن أنْ يؤثّرَ سلبًا في الجماعات:
   أ. بتحديد تدفق الجينات بين المناطق التي كانت سابقًا متصلة.
   ب. بزيادة كمية الحافة النسبية الملائمة لقطع (أجزاء) البيئة.
   جـ. بتشكيل قطع أراضٍ صغيرة جدًا لا تدعم الجماعة المتكاثرة.
   د. كلّ مما ذكر.
8. النوع الأساسي (الجوهري) هو النوع الذي:
   أ. له احتمال انقراض أعلى من النوع غير الأساسي.
   ب. يمتلك قوة تأثير في النّظام الْبيئيّ لا تتناسب مع وجوده.
   جـ. يسبب انقراض أنواع أخرى.
   د. له تأثير ضعيف في النّظام الْبيئيّ.
9. عندما يقلّ حجم الجماعات بشكل حاد، فإنّ التّنوّع الْوراثيّ وعدم تماثل الجينات:
   أ. من المحتمل أنْ يزداد، مشجعًا احتمال الانقراض.
   ب. من المحتمل أنْ ينقص مشجعًا احتمال الانقراض.
   جـ. عادة ليست من العوامل التي تؤثّر في احتمال الانقراض.
   د. تستجيب بشكل أوتوماتيكي بطريقةٍ تحمي الجماعات مع متغيرات مستقبلية.
10. برنامج التكاثر بالأسْر يتبعه إطلاق إلى البرية:
   أ. من المحتمل وحده، أنْ ينقذ الأنواع المهددة بالانقراض.
   ب. من المحتمل وحده أنْ ينجح عندما يكون التّنوّع الْوراثيّ للجماعات البرية قليلًا جدًا.
   جـ. ربما ينجح عندما يُربط مع الأنظمة المناسبة واستعادة البيئة.
   د. لا شيء مما ذكر.
11. انقراض 99% من الأنواع الحية جميعها التي وُجدت على الأرض:
   أ. يشكل دليلًا على أنّ معدلات الانقراض الحالية ليست أعلى من الطبيعي.
   ب. يشير إلى أنّ معظم هذه المفقودات وقعت في 400 سنة الماضية.
   جـ. يدعم مقولة: إن العالم امتلك أنواعًا كثيرة.
   د. لا شيء مما ذكر.
12. لبيان أزمة التّنوّع الْحيويّ بشكل فعّال، فإنّ حماية النوع الفرد:
   أ. يجب أنْ تستخدم بالتوافق مع إدارة نظام بيئي رئيس واستعادته.
   ب. اتجاه إدارة كافٍ نحتاج إلى توسعته إلى أنواع أكثر.
   جـ. ليس له أي دور في توضيح أزمة التّنوّع الْحيويّ.
   د. يتعارض مع إدارة النّظام الْبيئيّ الرّئيس عادةً.

أسئلة تحدٍّ

1. إذا انقرض الآن 99% من الأنواع التي كانت موجودة، لماذا إذن هناك اهتمام بمعدلات الانقراض خلال قرون عدة ماضية؟
2. تحويل النّظام الْبيئيّ دومًا له تكاليف وأرباح. عادة ما تصل الأرباح إلى جزء من المجتمع (جماعة من الناس أو رجال أعمال مثلًا) ولكن التكاليف يتحملها المجتمع كله. هذا يجعل اتخاذ قرارات عن كيف، ومتى سنسمح بتحويل النّظام الْبيئيّ صعبة. مع ذلك، هل هذه مشكلة خاصة بتحويل الأنظمة الْبيئيّة بالطريقة التي نفهمها اليوم؟ (فمثلًا، تحويل أراضي شجر المانغروف إلى مزارع جمبري) هل هناك أمثلة أخرى يمكن أن نهتم بها لإرشادنا إلى كيفية صنع مثل هذه القرارات؟
3. هناك اهتمام وإثبات أن جماعات الْبرمائيّات في تناقص على مستوى العالم، وذلك بسبب عوامل عالمية. إذا علمنا أنّ انقراضَ الأنـواع عمليةٌ طبيعية، فكيف لنا أنْ نحدد أنّ هناك تناقصًا عالميًّا مختلفًا عن الانقراض الطبيعي للأنواع؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

مسرد المصطلحات

أ

ابتكار أساسي key innovation تطور صفة جديدة في نوع ما تسمح له باستخدام مصادر أو نواحٍ أخرى للبيئة لم تكن في متناوله سابقًا.

اتزان منقط punctuated equilibrium فرضية بخصوص آلية التغيرات التطورية، تقترح فترة زمنية طويلة من التغيرات القليلة أو عدم حدوث تغيرات يتخللها فترات من التطورات السريعة.

اتحاد التشابه الشكلي في التطور التفرعي، تعبير آخر لحالة صفة سلفية مشتركة.

اتحاد الجاميتات Symplesiomorphy عملية اتحاد الخلايا أحادية العدد الكروموسومي (الجاميتات) لإعطاء خلايا ثنائية العدد الكروموسومي (الزيجوت)، الإخصاب.

اتزان Eqilibrium ظرف مستقر، النقطة التي يسير عندها التفاعل الكيميائي في الاتجاه الأمامي بشكل مساوٍ لسيره في الاتجاه العكسي، لهذا لا يحدث تغير في تركيزٍ المواد المتفاعلة أو النواتج. في علم البيئة، الظروف الثابتة المقاومة للتغير التي تعود بسرعة إلى حالتها الأصلية إذا تم إحداث خلل بها عن طريق الإنسان وأحداث طبيعية أخرى.

اتزان داخلي homeostasis المحافظة على البيئة الفسيولوجية الداخلية ثابتة تقريبًا في المخلوق؛ عادة ما تتضمن بعض أشكال تنظيم التغذية الراجعة.

اجتذاب Taxis حركة توجُّه يقوم بها (عادة) مخلوقات بسيطة استجابة لمؤثر بيئي.

اختزال Reduction كسب الذرة لإلكترون، وغالبًا مع بروتون.

اختلاف التزامن Heterochrony تغيير أحداث التكوين الجنيني بسبب تغيّر وراثي؛ فمثلاً، طفرة في جين قد ترجئ الإزهار في النباتات.

اختلال تضاعف العدد الكروموسومي aneuploidy حالة تحدث في خلايا الإنسان عند فشل الكروموسومات المتماثلة أو الكروماتيدات الشقيقة في الانفصال عند عملية الانقسام المنصف (الاختزالي)، ويؤدي هذا الفشل إلى كسب كروموسومٍ أو خسارته، كما في حالة متلازمة داون.

ارتباط تقليدي classical conditioning إعادة عرض منبه مرتبط مع استجابة تؤدي بالدماغ إلى تشكيل ربط بين المنبه والاستجابة، حتى لو لم يكن بينهما رابط من قبل على الإطلاق.

ارتباط فعّال operant conditioning آلية تَعلُّم تُعطى بها المكافأة فقط بعد استجابة سلوكية صحيحة.

ارتباع stratify الاحتفاظ ببذور النباتات تحت درجات حرارة منخفضة مدة من الزمن. بذور بعض النباتات لا تنمو إلاّ إذا تعرضت للتبريد، ثم للتسخين.

ازدواج متذبذب wobble pairing المرونة في عملية الازدواج بين القاعدة الموجودة على الطرف 5¢ للكودون المضاد لـ tRNA والقاعدة الموجودة على الطرف 3¢ لكودون RNA الرسول (mRNA). تسمح هذهِ المرونة لجزيء tRNA واحد بقراءة أكثر من كودون واحد على mRNA.

استجابة التهابية inflammatory response استجابة مناعية لا نوعية عامة للعدوى الجرثومية، تعمل على تنظيف المنطقة المصابة من الجراثيم والأنسجة الميتة؛ لكي يبدأ النسيج بالتعافي والشفاء.

استجابة الجرح wound response في النباتات، سلسلة إشارات، تبدأ عند حدوث تلف للأوراق، مثل مضغها عن طريق آكلات النباتات، تؤدي إلى إنتاج مثبطات للأنزيمات الهاضمة للبروتين فتمنع، بذلك آكلات النباتات من هضمها.

استجابة مناعية immune response في الفقريات، تفاعل دفاعي يقوم به الجسم ضد مادة غريبة أو مخلوق غريب غزا الجسم. انظر إلى أجسام مضادة وخلايا B.

استجابة مفرطة الحساسية hypersensitive response هي قتل النبتة للخلية المصابة بمسبب المرض حتى تمنع انتشاره.

استجابة مناعية أولية primary immane response الاستجابة الأولى للجهاز المناعي لمولد ضد غريب. إذا تم تعريض الجهاز مرة أخرى لهذا المولد، فإن خلايا الذاكرة التي تكونت خلال الاستجابة المناعية الأولى ستستجيب بشكل أسرع.

استجابة مناعية ثانوية secondary immune response استجابة سريعة يقوم بها الجسم عند مهاجمته مرة أخرى من قبل المسبب نفسه للمرض بسبب وجود خلايا الذاكرة، التي تصبح بسرعة خلايا منتجة للأجسام المضادة (خلايا بلازمية).

استشارة وراثية Genetic Counseling عملية تقيم خطر حدوث اختلالات وراثية في النسل، يتم فحص هذه الاختلالات في الأطفال قبل إنجابهم، وتزويد الآباء بمعلومات عن هذه الظروف والاخطار.

استقطاب polarity توزيع غير متساوٍ للشحنة على جزيء ما مثل الماء، الذي يملك منطقة موجبة ومنطقة سالبة على الرغم من أن الجزيء ككل متعادل. (2) يعود إلى الاختلافات المحورية في أثناء تطور الجنين الذي يعطي محور أمامي – خلفي، ومحور ظهري – بطني في الحيوانات ذات التماثل ثنائي الجانبي.

استقطاب الصفة Polarize في التفرع التطوري، لتحديد ما إذا كانت حالة صفة معينة قادمة من الأسلاف أو مشتقة (سلفية أم مشتقة).

استنساخ Transription عملية تكوين أو بناء جزيء RNA تكاملي لشريط DNA، يتم تحفيز هذه العملية بوجود الأنزيمات.

استنسال cloning إنتاج خط من الخلايا أو استنبات أعضاء لها نسخ متماثلة أو متطابقة من تسلسل خاص للنيوكليوتيدات، عناصر أساسية في الهندسة الجينية.

استنسال جزيئي Molecular cloning عملية عزل وتكثير (تضخيم) تسلسل معين من DNA.

استنسال علاجي therapeutic clonning استخدام نقل أنوية الخلايا الجسمية لإنتاج خلايا جذعية من فرد واحد، التي يمكن إعادة زراعتها في الفرد نفسه، وذلك لاستبدال الخلايا التالفة، مثل ترقيع الجلد.

أسطوانة Stele الأسطوانة الوعائية المركزية في السيقان والجذور.

أسموزية كيميائية chemiosmosis الآلية التي تتم من خلالها إنتاج جزيئات الطاقة ATP في الميتوكوندريا والبلاستيدات الخضراء، الإلكترونات عالية الطاقة التي تم إثارتها بالضوء (في البلاستيدات) أو نزعها عن طريق الأكسدة في دورة كربس (في الميتوكوندريا) استعملت لتفعيل مضخات البروتون التي تزيد من تدرج تركيز البروتونات؛ عندما تعود البروتونات من ثم عبر الغشاء، فهي تعبر خلال قنوات تربط حركتها لبناء جزيئات ATP.

إشعاع تكيفي adaptive radiation تطور أشكال عدة متباعدة من سلف مشترك غير معين بدائي بالتكيف لأجزاء مختلفة من البيئة. إن هذا الإشعاع التكيفي شائع بشكل خاص في أوضاع، يوجد فيها النوع في البيئة مع عددٍ قليل من الأنواع الأخرى، وبوجود مصادر متوافرة عدة.

اقتران conjugation اتحاد مؤقت لمخلوقيين (كائنين) وحيدي الخلية، تنتقل خلال ذلك المادة الوراثية من خلية إلى أخرى؛ تحصل في البكتيريا، والطلائعيات، وطحالب معينة، والفطريات.

اقتران synapsis ازدواج الكروموسومات المتماثلة الذي يحدث قبل الانقسام الاختزالي الأول؛ عملية العبور تحدث خلال عملية الاقتران.

ألفا اللولبي alpha helix شكل من أشكال التركيب الثانوي لعديد الببتيد، حيث تلتف بشكل حلزوني تبعًا لارتباط الحمض الأميني مع مجموعات الكربوكسيل في العمود الفقري للسلسلة الببتيدية.

النشا Starch مبلمر غير ذائب من الجلوكوز؛ يُعدّ المادة المُخزنة الغذائية الرئيسة في النبات.

أملاح العصارة الصفراء bile salts محلول أملاح عضوية تفرز من كبد الفقريات، وتخزن مؤقتاً في كيس الصفراء، تقوم بتفكيك الدهون وتحويلها إلى مستحلب في الأمعاء الدقيقة.

انتحاء Tropism الاستجابة لمحفز خارجي.

انتحاء نسبي Tissue tropism عشق الفيروس لخلايا معينة في العائل متعدد الخلايا، مثال، فيروس الكبد الوبائي يستهدف خلايا الكبد.

انتخاب Selection عملية يترك فيها بعض المخلوقات أبناء أكثر من المخلوقات المنافسة، ولهذا فإن صفاتها الوراثية تظهر بشكل أكبر (نسبة أكبر) بين أعضاء الأجيال المتعاقبة مقارنة مع الأفراد التي تترك أبناء أقل.

انتخاب صناعي artificial selection اختيار سلالات محددة لإنتاج صفات محددة تؤدي إلى تغيير في التركيب الجيني للجماعات تبعًا للتهجين الاختياري من قبل الإنسان.

انتخاب المسبب للاضطراب disruptive selection شكلٍ من أشكال الانتخاب يعمل على إزالة النوع الوسيط بدلاً من تفضيله.

الانتخاب المعتمد على التكرار Frequency-dependent selection نوع من الانتخاب يعتمد على تكرار أو عدم تكرار حدوث طراز شكلي في مجموعة سكانية (جماعة ما).

انتخاب موجه directional selection شكل من أشكال الانتخاب الذي يعمل على إزالة شكل متطرف واحد من مصفوفة من الطرز الشكلية.

انتخاب النسب kin selection انتخاب يحابي الأقارب، زيادة في تكرار الأفراد الأقارب في المجموعة السُّكانيّة ما يؤدي إلى زيادة في التكرار النسبي للأليلات المشتركة بين أفراد المجموعة الأقارب.

انتخاب جنسي sexual selection نوع من أنواع التكاثر التفاضلي ينتج عن النجاح المتباين في الحصول على رفيق للتزاوج.

انتخاب طبيعي Natural selection التكاثر التفاضلي للطراز الجيني، نتيجة لعوامل بيئية تؤدي إلى تغيرات تطورية.

انتخاب مسبب للاستقرار stabilizing selection شكل من أشكال الانتخاب، حيث يعمل الانتخاب هنا على إزالة أطراف مجال (مدى) الطراز الشكلي وزيادة الطراز الشكلي المتوسط.

انتخاب معتمد على التكرار oscillating selection حالة يحابي (بشكل تبادلي) بها الانتخاب واحدًا من الطرز الشكلية في وقت معين، وطرازًا شكليًّا مختلفًا في وقت آخر، مثلاً خلال الظروف الجافة مقابل الظروف الرطبة (توافر الماء).

انتشار diffusion محصلة حركة الجزيئات الذائبة أو حبيبات أخرى من المناطق عالية التركيز إلى المناطق الأقل تركيزًا.

انتشار الورم (انبشاش) Metastasis العملية التي تنتشر بها الخلايا السرطانية من نقطة الأصل إلى أماكن أخرى في الجسم، وأيضًا مجموعة من الخلايا السرطانية في موقع ثانٍ نتيجة انتشار الورم الأصلي.

انتقالٌ translocation في النباتات، نقل جزيئات الغذاء الذائبة (على الأغلب السكروز) إلى مسافات طويلة، هو يحدث بشكل أساسي في الأنابيب الغربالية للأنسجة اللحائية (2) في الوراثة، تبادل قطع الكروموسومات بين الكروموسومات غير المتماثلة.

انتقال الجينات الأفقي horizontal gene transfer الانتقال الجانبي للجينات بين الأنواع الأكثر احتمالاً في بدء نشوء الحياة.

انتقال الجينات العمودي Vertical gene transfer (VGT) انتقال الجينات من جيل إلى آخر ضمن النوع نفسه.

انجراف (الإزاحة) وراثي Genetic drift تغيُّر تكرار أليلات معينة بشكل كبير بمحض المصادفة مع الزمن.

أنزيم السايكلين kinase (Cdk) أي مجموعة من أنزيمات بروتينات مفسفرة التي توجه التقدم خلال دورة الخلية. هذه الأنزيمات تكون نشطة عندما معقد مرتبط مع السايكلن (محدث الدورة) أنزيم مفسفر البروتين cdc2 ينتج من قبل جين cdc2، هو أول أنزيم مفسفَر Cdk تم اكتشافه.

انسلاخ Ecdysis خلع الطبقة الخارجية المصنوعة من الكيوتيكل كما هو الحال في الحشرات أو القشريات.

انشطار ثنائي binary fission تكاثر لاجنسي بانقسام خلية واحدة أو الجسم إلى قسمين متماثلين ومتطابقين أو تقريبًا متماثلين.

انعزال segregation عملية يتم من خلالها التعبير عن الأشكال المتبادلة لصفة ما يعبر عنها في الأبناء، وليس مزج كل صفة للآباء في الأبناء.

انفصال غير تصالبي achiasmate segregation عملية انفصال الكروموسومات المتماثلة خلال الاختزالي (الانقسام المنصف) الأول دون حدوث التصالب بين الكروموسومات المتماثلة. وجدت في ذكور ذبابة الفاكهة وأنواع أخرى.

انقراض جماعي mass extinction الانخفاض المفاجئ والحاد نسبيًّا في عدد الأنواع. على سبيل المثال، في نهاية العصر الطباشيري اختفت الديناصورات وأنواع أخرى من المخلوقات الحية.

انقسام اختزالي أول meosis I الجولة الأولى من الانقسام الاختزالي، ويطلق عليه الانقسام المختزل؛ لأنّ الكروموسومات المتماثلة تنفصل، والخلايا الشقيقة تمتلك نصف عدد الكروموسومات فقط.

انقسام اختزالي ثان meosis II الجولة الثانية من الانقسام الاختزالي، التي مُن خلالها تخضع الخليتان الأحاديتان الناتجتان عن الانقسام الاختزالي الأول لانقسام مماثل للانقسام المتساوي لكن دون حدوث تضاعف لـ DNA لإنتاج أربع خلايا شقيقة أحادية العدد الكروموسومي.

انقسام السيتوبلازم cytokinesis انقسام سيتوبلازم الخلية بعد انقسام الخلية.

انقلاب inversion عكس ترتيب قطعة من كروموسوم ما، أيضًا، قلب الداخل خارجًا، كما هو الحال في التكوّن الجنيني في الإسفنجيات أو إطلاق الخلايا اللاسعة.

انقلاب جيني Gene Conversion تغيّر في واحد من الكروموسومات المتماثلة عن طريق نظام كشف الأخطاء وإصلاحها لجعله يشبه التسلسل الموجود على الكروموسوم المماثل الآخر.

أوكسين auxin هرمون نباتي تتجه القمة النامية في الساق وهو أوّل هرمون نباتي تمّ اكتشافه. يزيد الأوكسين مرونة جدران الخلايا واستطالة السِّيقان، ويؤدي دورًا في تليين جدار الخليّة.

أيونات سالبة الشحنة anion الذّرّة التي تحتوي على عدد بروتونات أقل من عدد الإلكترونات تحمل شحنة سالبة، وتُسمى أيونًا سالب الشحنة. فذرة الكلور (Cl) التي كسبت إلكترونًا واحدًا تصبح أيون الكلوريد (Cl^-)، وله شحنة سالبة واحدة ($1-$).

إباضة ovulation في الحيوانات، عملية إطلاق البيضة أو البيوض من المبيض.

إبط axil هي المنطقة أو الزاوية بين عنق الورقة أو نصلها و الساق.

الاثنا عشر duodenum في الفقريات، الجزء العلوي من الأمعاء الدقيقة.

إحداث الطفرة مخبريًّا in vitro mutagenesis القدرة على إيجاد طفرات عند أي موقع في جين مستنسخ لدراسة تأثير هذه الطفرة في الوظيفة.

إحليل urethra الأنبوب الناقل للبول من المثانة إلى خارج جسم الثدييات.

أحماض دهنية متعددة غير المشبعة polyunsaturated fat في انقسام الخلايا بدائية النوى، يتكون جدار فاصل جديد مُكوّن من الغشاء الخلوي والجدار الخلوي لفصل الخليتين الجديدتين.

إخراج خلوي Exocytosis نوع من النقل بمقادير كبيرة إلى خارج الخلية، حيث تندمج فجوة مع الغشاء الخلوي، ومن ثم تفرغ محتوياتها إلى الخارج.

إخصاب Fertilization التحام جاميت ذكري أحادي المجموعة الكروموسومية وآخر أنثوي لتكوين زيجوت ثنائي المجموعة الكروموسومية.

إخصاب ذاتي Self-fertilization اتحاد البيضة والحيوان المنوي الناتجين من المخلوق الخنثى.

إخصاب مزدوج double fertilization اندماج البيضة والحيوان المنوي (يُنتج ذلك بيضة مخصبة ذات مجموعتين كروموسومتين ($2n$)، أو الزيجوت) وفي الوقت نفسه اندماج جاميت ذكري آخر مع الأنوية القطبية (ينتج ذلك الإندوسبيرم ذا المجموعات الكروموسومية الثلاث، ($3n$))، هذا النوع من الإخصاب صفة مميزة للنباتات مغطاة البذور.

إدخال خلوي Endocytosis أخذ المواد إلى داخل الخلية عن طريق عمل انغمادات في الغشاء، أخذ المواد الصلبة يُدعى البلعمة، في حين يدعى أخذ المواد الذائبة الشربَ الخلوي.

إدخال معتمد على المستقبل receptor mediated endocytosis: عملية يتم من خلالها نقل جزيئات كبيرة معينة إلى داخل الخلايا حقيقية النوى من خلال نقر مغلفة ببروتين الكلاثرين بعد ارتباطها بمستقبلات خاصة موجودة على سطح الخلية.

إدماع Guttation اندفاع سائل مائي من الأوراق بسبب الضغط الجذري.

إزاحة الصفات character displacement عملية يحابي فيها الانتخاب الطبيعي أفرادًا في الأنواع التي تستخدم مصادر لا تستخدم من قبل أنواع أخرى. وهذا يؤدي من ثم إلى تغير تطوري يقود إلى أنواع غير متشابهة في استعمال المصادر.

إزالة الاستقطاب depolarization حركة الأيونات عبر الغشاء الخلوي تزيل فرق الجهد الكهربائي.

إزالة الفوسفات dephosphorylation إزالة مجموعة الفوسفات عن طريق أنزيم محلل الفوسفات. الكثير من البروتينات يمكن أن تُنشط أو تُثبط عن طريق إزالة مجموعة الفوسفات.

إزالة الكبت derepression تُشاهد في المناطق الفعالة الخاصة بعمليات البناء، هنالك تكون المنطقة الفعالة المسؤولة عن أنزيمات سلسلة من التفاعلات البيوكيميائية مثبطة بوجود الناتج النهائي في السلسلة، ويُزال الكبت في غياب هذا الناتج. يسمح هذا بإنتاج الأنزيمات عند الحاجة فقط.

إستروجينات نباتية phytoestrogen واحد من مركبات الأيض الثانوية في بعض النباتات تُشبه في تركيبها ووظيفتها هرمون الإستروجين الحيواني.

إسفنجين sponging بروتين قاس يُصنع من عدد من أنواع الإسفنجيات بوصفه جزءًا تركيبيًّا موجود في داخل الظهارة المتوسطة.

إشعاع متأين ionizing radiation إشعاع ذو طاقة عالية يسبب حدوث طفرات بشكل كبير، ينتج هذا الإشعاع جذورًا حرة تتفاعل مع DNA؛ تضم هذه الإشعاعات أشعتي X، وδ (جاما).

إشعاعية (نشاط إشعاعي) Radioactivity انبعاث جزيئات نووية وإشعاعات عن ذرات غير مستقرة في أثناء انحلالها إلى أشكال أكثر ثباتًا.

إصلاح استئصالي Excision repair آلية غير نوعية لإصلاح التلف في DNA في أثناء تصنيعه. تُزال المنطقة التالفة أو ذات الارتباط الخاطئ، ثم يقوم أنزيم مبلمر DNA باستبدال المنطقة المزالة.

إضافة الحواشي annotation المعلوماتُ المُضافة إلى معلومات التعاقب الأساسية، كتلك المتعلقة بتحديد إطار القراءة المفتوح (ORF) وهذا ما يحول بيانات التعاقب البسيطة إلى مناطق يتمّ تعريفها عن طريق معالِم مميزة كتلك المتعلقة بالمنطقة المنسوخة، والمناطق التي يُعْتَقَدُ أنها تشفِّر لبروتين مُعَيَّن.

إضافة مجموعة الميثيل Methylation عملية إضافة مجموعة ميثيل إلى قواعد (غالبًا سيتوسين) في DNA. إضافة مجموعة المثيل إلى السيتوسين تتوافق مع DNA الذي لا يتم التعبير عنه.

إطار القراءة Reading frame التعاقب الصحيح للنيوكليوتيدات على شكل كودونات ثلاثية تحدد نوع الحموض الأمينية في أثناء الترجمة. يتم تأسيس إطار القراءة عن طريق أول كودون في التعاقب، حيث عدم وجود فراغات في الشيفرة الوراثية.

إطار القراءة المفتوح open reading frame (ORF) منطقة في DNA تحمل الشيفرة لتسلسل من الأحماض الأمينية دون وجود كودونات الإيقاف في إطار القراءة.

إعادة الاستقطاب Repolarization عودة التوزيع الأيوني في الخلية العصبية إلى مرحلة فرق جهد الراحة بعد عملية إزالة الاستقطاب.

إعادة نمذجة معقد الكروماتين chromatin-remodeling complex معقد بروتيني كبير وقد وجد لتعديل DNA والهستونات، يقوم بتحريك أو نقل جسيمات نووية ما يغير تركيب الكروماتين.

إفراز جواري paracrine نوع من أنواع الإشارات الكيميائية وبين الخلايا بحيث يكون التأثير محليًّا وقصير الأمد.

إقصاء محفّز inducer exclusion جزء من آلية التثبيط عن طريق الجلوكوز في بكتيريا *E. Coli*. حيث يعمل وجود الجلوكوز على منع دخول لاكتوز إلى داخل، الخلية وهذا يسبب عدم تحفيز المنطقة الفعالة lac.

إقصاء كاره الماء hydrophobic exclusion ميل الجزيئات غير المستقطبة للتكتل مع بعضها عند وضعها في الماء. الإقصاء يشير إلى عمل الماء على دفع هذه الجزيئات لتقترب من بعضها.

إكتودرم Ectoderm واحدة من الطبقات الجرثومية البدائية الثلاث في الجنين المبكر للفقريات، تعطي طبقة الإكتودرم النسيج الطلائي الخارجي للجسم (الجلد، الشعر، الأظافر)، والنسيج العصبي، الذي يضم الأعضاء الحسية، والدماغ، والحبل الشوكي.

التفاف فائق Supercoiling التفاف DNA ذو السلسلتين في الفراغ نتيجة للتواء الشريط، كما يحدث عند فك التفاف شريطي جزيء DNA الحلزونيين. التواء (Torsion) عملية تحدث خلال تطور أجنة معدية القدم يتحرك من خلالها التجويف العبائي وفتحة الشرح من الموقع الخلفي إلى الأمام في الجسم، قريبًا من موقع الفم.

التواء Torsion عملية تحدث خلال تطور أجنة معدية القدم يتحرك من خلالها التجويف العبائي وفتحة الشرج من الموقع الخلفي إلى الأمام في الجسم، قريبًا من موقع الفم.

إلكترونات التكافؤ valence electrons إلكترونات في مستوى الطاقة الأخير للذرة.

إمراض المقابل allelopathy إشباط أو منع نمو نبات مُجاور أو بذور مُجاورة لإطلاق إشارة كيميائية أفرزتها جذور نبات آخر مجاور لها.

إنبات Germination العودة للنمو والتطور عن طريق الأبواغ أو البذور.

إنتاج خلايا الدم الحمراء erythropoiesis تصنيع خلايا الدم الحمراء في نخاع العظم.

إنتاجية أولية Primary Productivity كمية الطاقة الناتجة عن المخلوقات الحية التي تقوم بالتمثيل الضوئي في مجتمع معين.

إنترفيرون interferon في الفقريات، بروتين يفرز في داخلِ الخلية المصابة بالفيروس ليمنع نمو الفيروس وتكاثره.

إندوديرم Endoderm واحدة من الطبقات الجرثومية البدائية الثلاث في الجنين المبكر للفقريات، تعطي هذه الطبقة النسيج الطلائي المبطن للتراكيب الداخلية ومعظم الممرات الهضمية والتنفسية.

إندورفين Endorphin إحدى مجموعات الببتيدات العصبية الصغيرة التي تنتج في دماغ الفقريات؛ وهي كالمورفين، تعمل على منع الإحساس (الشعور) بالألم.

إندوسبيرم Endosperm نسيج مخزن يُعدّ من الخصائص المميزة لبذور النباتات الزهرية، يتطور من اتحاد النواة الذكرية والأنوية القطبية للكيس الجنيني. يتم هضم الإندوسبيرم عن طريق النبات البوغي النامي، قبل نضوج البذرة أو خلال الإنبات.

إنسانيات hominoid تشمل القردة وعائلة الإنسان؛ القردة والإنسانيات تشكل الرئيسيات شبيهة الإنسان.

إيثار altruism أداء فعل يُفيد فردًا آخر على حساب الفاعل.

إيثار متبادل reciprocal altruism إنجاز لأفعال إيثارية مع توقع برد الجميل. أحد أهم الأمور وأكثرها اختلافًا لكثير من النظريات التي تتناول تطور السلوك الاجتماعي.

إيقاعات يومية circadian rhythm دورة إيقاعية ذاتية تتأرجح (تتذبذب) على أساس اليوم 24 ساعة.

أبهر aorta الشريان الرئيس في جهاز دوران الدم في الفقريات، في الثدييات يحمل الدم الغني بالأكسجين إلى جميع أنحاء الجسم ماعدا الرئتين.

أبواغ spores خلايا تكاثرية أحادية العدد الكروموسومي، عادةً أحادية الخلية؛ قادرة على التطور إلى مخلوق بالغ دون الالتحام مع خلية أخرى.

أبواغ داخلية Endospore أبواغ بكتيرية ذات جدار سميك ومقاومة لدرجة عالية. تستطيع تحمل الضغوط البيئية، مثل الحرارة أو الجفاف ومن ثم النمو في ظروف ملائمة.

أبواغ متحركة zoospone أبواغ قادرة على الحركة.

أجسام الحالّة Lysosome حويصلات محاطة بغشاء تحتوي على الأنزيمات الهاضمة التي يتم إنتاجها عن طريق أجسام جولجي في الخلايا حقيقية النوى.

أجسام جولجي Golgi apparatus مجموعة من الأغشية المسطحة المرتبة فوق بعضها (كل واحد يدعى جسم جولجي) في سيتوبلازم الخلايا حقيقية النوى؛ وظائفه هي تجميع الجزئيات المصنوعة من قبل الخلية وتغليفها وتوزيعها.

أجسام دقيقة Microbody عضيات خلوية محاطة بغشاء، وتحتوي على الكثير من الأنزيمات، بشكل عام مشقة من الشبكة الإندوبلازمية، وتضم البيروكسيسوم والجلايوكسيسوم.

أجسام مضادة متعددة السلالة polyclonal antibody إنتاج أجسام مضادة متعددة مختلفة عن طريق مولد ضد يمتلك أكثر من محدد. كل واحد من هذه الأجسام المضادة يرتبط بشكل مناسب مع جزء مختلف على سطح مولد الضد (محددات).

أحادي التسكر monosaccharide سكر بسيط لا يمكن أن يتحلل إلى جزيئات أصغر.

أحادي النسخة الكروموسومية الجسمية monosomic وصف لحالة يكون فيها الكروموسوم قد فُقِد نتيجة عدم انفصال الكروموسومات المتماثلة خلال عملية الانقسام الاختزالي، يسبب ذلك تكوين جنين ثنائي المجموعة الكروموسومية يحمل فقط نسخة واحدة من هذه الكروموسومات الجسمية.

أحادية-ثنائية الكروموسومات Haplodiploidy ظاهرة تحدث في أنواع محددة من المخلوقات مثل الدبابير، حيث توجد أفراد أحادية المجموعة الكروموسومية (الذكور) وأخرى ثنائية المجموعة الكروموسومية (الإناث).

أحادية المسكن monoecious نباتات تكون بها أسدية الأزهار وكرابلها منفصلة، إلاّ أنها تقع على النبتة نفسها.

أحادية النوع Haplotypes مناطق كروموسومية لا تخضع للتبادل في أثناء إعادة الاتحاد، حيث تورث كما هي. يتم التعرف إليها اعتمادًا على تحليل تعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد (SNPs).

أخدود عصبي neural groove أخدود طويل يتكون على طول المحور الطولي للجنين عن طريق طبقة من خلايا الإكتوديرم (الطبقة الجرثومية الخارجية).

أخدود كبير Major groove أكبر الأخاديد في تركيب DNA الحلزوني، حيث يمكن الوصول إلى الروابط الهيدروجينية التي تربط أزواج النيوكليوتيدات من خلاله. يمكن أن تتعرف البروتينات إلى هذا الأخدود، وترتبط بمناطق منه.

أدمة البلاستيولا المدمجة syncytial blastoderm تركيب مكوّن من طبقة كبيرة مفردة من السيتوبلازم تحتوي تقريبًا 4000 نواة في أثناء التطور الجنيني للحشرات مثل ذبابة الفاكهة.

أدمة البلاستيولة الخلوية cellular blastoderm في مرحلة التطور (التكوين) الجنيني للحشرات، المرحلة التي تصبح خلالها أنوية البلاستيولة المدمجة خلايا منفصلة من خلال تشكيل غشاء.

أدمة معدية Gastrodermis في الحيوانات البعدية الحقيقية، طبقة النسيج الهضمي المتطورة من الإندوديرم.

أدمة محيطة Periderm النسيج الخارجي الواقي في النباتات الوعائية الذي ينتج عن طريق كمبيوم الفلين. يحل وظيفيًا مكان البشرة عند تحطمها خلال النمو الثانوي. تحتوي الأدمة المحيطة على الفلين، وكمبيوم الفلين، والفلوديرم (الأدمة الفليئية).

أدينوسين ثلاثي الفوسفات (ATP) adenosine triphosphate (ATP) نيوكليوتيدٌ يتألف من أدنين، وسكر خماسي الكربون، وثلاث مجموعات فوسفات يُستَخدم لتزويد الخلية بالطّاقة، وهو العِمْلَة الأساسية للطاقة بالخلية، يدفع معظم العمليات المستهلكة للطاقة في الخلايا ابتدءًا من تصنيع السكر، وتوفير طاقة التنشيط للتفاعلات الكيميائية، ونقل المواد عبر أغشية الخلية، والحركة في البيئة، والنمو.

أذين atrium الجزء (الحجرة) العلوي الموقع في القلب، للثدييات أذينان، يستقبل الأُذين الأيمن الدَّم غير المحمّل بالأكسجين من أنحاء الجسم المُختلفة عن طريق الوريدين الأجوفين العلوي والسفلي، ويستقبل الأُذين الأيسر الدَّم المحمل بالأكسجين من الرِّئة عن طريق الشرايين الرئوية.

أذينات stipules زويدات تشبه الورقة تقع عند قاعدة أوراق أو ساق بعض النباتات الزهرية.

أزواج قواعد base-pair أزواج القواعد النيتروجينية (النيكليوتيدات) المتممة تتألف من بيورين وبيريمدين.

أستيل مُرافق الأنزيم - أ acetyl-CoA مركب وسطي في عمليات الأيض الخلوي، يتكون من الأستيل الناتج عن أكسدة حمض البيروفيك وارتباطه بمرافق الأنزيم-أ ويعمل على نقل مجموعة الأستيل إلى دورة كربس.

عضو من أعضاء الزهرة ينتج stamens أسدية حبوب اللقاح، وعادةً ما يتألف من المتك والخيط، .كل هذه الأعضاء مجتمعة معًا تعطي الطلع

أشباه الأنسجة Stromatolites سجادة من الأحافير البكتيرية القديمة تكونت منذ ما يقارب مليوني سنة، فيها تبقى البكتيريا كل بمفردها بشكل مشابه لبعض البكتيريا في الوقت الحالي.

أشنات lichen علاقة تعايشية بين الفطريات من جهة وشريك ضوئي البناء من جهة أخرى مثل الطحالب الخضراء والبكتيريا الخضراء المُزرّقة.

أشواك spicule نوع من الأشواك الدقيقة المصنوعة من السيلكا أو كربونات الكالسيوم تصنع في الهلام المتوسط من قبل بعض أنواع الإسفنجيات بوصفها تراكيب بنائية.

أشواك (أهلاب) seta في الديدان الحلقية، أهلاب من الكايتين تساعد على تعلق الدودة وتثبيتها عند الحركة أو عند الحفر.

أشواك حسية sensory setae في الحشرات، أشواك ترتبط بخلايا عصبية حساسة للتنبيه الآلي والكيميائي، وتكون موجودة بكثرة على قرون الاستشعار والأرجل.

أصابع الزنك Zinc finger نوع من أنواع الموتيفات المرتبطة بـ DNA في البروتينات المنظمة التي تستخدم ذرات الزنك في تركيبها.

الأصطباغ الصناعي بالميلانين industrial melanism مصطلح يصف عملية تطورية، حيث يُصبح المخلوق ذو اللون الفاتح ذا لون داكن بسبب عملية الانتخاب الطبيعي.

أعراف crista انثناءات إضافية في الغشاء الداخلي للميتوكوندريون، تحتوي الميتوكوندريا على الكثير من الأعراف.

أعضاء التأنيث (المتاع) Gymnoecium مجموعة من الخباءات (الكرابل) في زهرة النباتات البذرية.

الأعضاء الذكرية في الزهرة androecium مجموع الأسدية التي تؤلف الدائرة الثالثة من الزهرة.

أعور cecum كيس يقع عند التقاء نهاية الأمعاء الدَّقيقة مع بداية الأمعاء الغليظة في الفقريات.

أقاليم حيوية biomes واحد من النظم البيئية الأرضية الرئيسة، الذي يتميز بالظروف المناخية والتربة، وأكبر وحدة بيئية.

أكسدة بيتا oxidation - ß تفاعل يعتمد الأكسجين، حيث تنزع مجموعات أستيل ثُنائية الكربون للأحماض الدهنية، وترتبط مع مرافق أنزيم-أ لكي يتكوَّن أستيل مُرافق أنزيم - أ الذي يدخل دورة كربس. وهذا يحصل دوريًّا حتى يتأكسد الحمض الدهني كاملًا.

أكياس الشبكة الإندوبلازمية cisterna وعاء جامع صغير ينفصل من نهايات أجسام جولجي ليشكل حويصلات ناقلة تحرك المواد خلال السيتوبلازم.

ألياف عضلية muscle fibers خلايا طويلة أسطوانية متعددة الأنوية تحوي كثيراً من الليفيات العضلية، وذات قدرة على الانقباض عند تحفيزها.

أليرون aleurone الطبقة الخارجية من الإندوسبرم تنتج الأنزيم ألفا أميليز المسؤول عن تحلل النشا الموجود في الإندوسبرم بشكل أميلوز إلى سكريات بسيطة تمّر عبر الدرع الحرشفي إلى الجنين.

أليل allele واحد من إثنين أو أكثر من الأشكال البديلة من الجين ومفردها أليل.

أمن غذائي Food Security طريقة للحصول على غذاء آمن وكاف لتجنب سوء التغذية والمجاعات؛ هذا الأمر شأن إنسانّي عالمي.

أنابيب ملبيجي malpighian tube أنابيب مفتوحة من طرف

واحد تفتح في المعي الخلفي في مفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة، وتعمل بوصفها جهاز إخراج.

أنبوب اللقاح pollen tube أنبوب يتشكل بعد إنبات حبوب اللقاح، وينقل الجاميتات الذكرية إلى البويضة.

أنبوب عصبي neural tube أنبوب ظهري، يتكون من الصفيحة العصبية، ويتمايز إلى الدماغ والنخاع الشوكي.

أنزيم Enzyme بروتين قادر على تسريع تفاعلات معينة عن طريق تقليل طاقة التنشيط اللازمة لحدوث التفاعل.

أنزيم مفتت Dicer enyme أنزيم يعمل على توليد قطع صغيرة من جزيئات RNA في الخلية عن طريق قطع (تفتيت) RNA المزدوج الأشرطة. ينتج الأنزيم المفتت miRNA وsiRNA.

أنزيم مبلمر Taq polymerase أنزيم مبلمر DNA المعزول من البكتيريا المحبة للحرارة (مقاومة للحرارة) مثل بكتيريا Themus aquaticus (Taq)؛ يعمل هذا الأنزيم على درجات حرارة عالية، ويُستخدم في تفاعل أنزيم مبلمر المتسلسل (PCR).

أنزيم مزيل مجموعة الفوسفات Phosphatase أي من الأنزيمات التي تعمل على إزالة مجموعات الفوسفات من البروتين، معاكسة بذلك عمل أنزيم الكاينيز المسفر.

أنزيمات محددة داخلية restriction endonuclease أنزيمات تُقطع DNA ثنائي السلاسل عند تسلسل قواعد محددة، عادة في داخل أو بالقرب من تسلسل يُقرأ في الاتجاهين بالطريقة نفسها. أيضا تُسمى الأنزيمات المحددة.

أنزيمات مفسفرة للبروتين protein kinases الأنسجة التي تكون الجسم الأولي للنبات.

أنزيمات مفسفرة للبروتين المحفَّز بمولدات الانقسام -Mi togen – activated protein kinases أي نوع من الأنزيمات مفسفرة البروتين لتُغيّر من عملية التعبير الجيني.

أنسجة أولية primary tissue الأنزيمات التي تضيف مجموعة فوسفات إلى البروتين مغيرةً بذلك نشاطها.

أنسجة ثانوية secondary tissue أي أنسجة تُنتج من المرستيم الجانبي في الأشجار والشجيرات.

أنسجة وعائية vascular tissue تشمل الأوعية التي تعمل على نقل السوائل.

انفجار كمبري Cambrian explosion الزيادة الهائلة في التنوع الحيواني الذي حصل في بداية العصر الكمبري.

أنيبيبات دقيقة microtublules في الخلايا حقيقية النوى، أنابيب بروتينية طويلة مجوفة، مكونة من بروتين تيوبيولين، تؤثر في شكل الخلية، وتحرك الكرموسومات في أثناء انقسام الخلية، وتشكل التركيب الداخلي الوظيفي للأهداب والأسواط.

أهلاب أو أشواك chaetae تراكيب شوكية دقيقة من الكايتين توجد في أسفل قطع الجسم التي تساعد تثبيت الدودة الحلقية خلال الحركة.

أوراق كبيرة megaphyll في النبات، أوراق تمتلك عروقًا عدة تتصل بالأسطوانة الوعائية للساق، أغلب النباتات تمتلك أوراقًا كبيرة.

أوردة Veins في النباتات، حزم وعائية تشكل جزءًا من إطار عمل أنسجة التوصيل والدعم في الساق أو الورقة. (2) في الحيوانات، الأوعية الدموية التي تحمل الدم من الأنسجة إلى القلب.

أوزون ozone (O3) طبقة الستراتوسفير في جو الأرض المسؤولة عن حجب (تنقية) الإشعاعات فوق البنفسجية القادمة من الشمس.

أوكسيتوسين oxytocin هرمون يفرز من الغدة النخامية الخلفية، يوثر في انقباضات الرحم خلال الولادة، ويحفز الرضاعة (إدرار الحليب).

أوليات الفم Protostome أي عضو من مجموعة الحيوانات المتماثلة جانبيًّا التي يتطور بها الفم أولاً، ثم فتحة الشرج. الديدان المسطحة، الديدان الخيطية (الأسطوانية)، الرخويات، الحلقيات، ومفصليات الأرجل من أوليات الفم.

أوماتيديا (عوينات) ommatidia وحدات بصرية في العيون المركبة لمفصليات الأرجل، تحتوي على خلايا حساسة للضوء وعدسة قادرة على تكوين صورة.

أيض metabolism مجموع جميع العمليات الكيميائية التي تحدث داخل الخلايا الحية أو المخلوقات الحية.

أيض حمض الكراسوليشين -crassulacean acid metabo lism CAM آلية لتثبيت غاز ثاني أكسيد الكربون CO_2 الذي يدخل الثغور المفتوحة في أثناء الليل، ويستعمل في البناء الضوئي خلال النهار عندما تغلق الثغور لمنع فقدان الماء.

أيض هدمي (عملية الهدم) catabolism عمليات الأيض في الخلية، التي تؤدي إلى تحطم الجزيئات المعقدة إلى مركبات أبسط، وإطلاق طاقة في معظم الأحيان.

آكلات البكتيريا bacteriophage فيروس يصيب خلايا البكتيريا، يسمى أيضًا آكلات البكتيريا.

التواء هنلي loop of Henle في كلية الطيور والثدييات، هو جزء من الأنيبيبات الكلوية الشبيه ببكلة الشعر يعمل على إعادة امتصاص الأملاح والماء من الراشح عن طريق عملية الانتشار.

آليات العزل بعد الزيجوتية -postzygotic isolating mech anisms نوع من أنواع العزل التكاثري يتم فيه إنتاج زيجوت غير قادر على التطور إلى فرد بالغ قادر على التكاثر، تتراوح هذه الآليات من إنتاج زيجوت أو جنين غير قادر على الحياة إلى أفراد بالغة غير قادرة على الإنجاب.

آليات العزل قبل الزيجوتية -prezygotic isolating mecha nism نوع من أنواع العزل التكاثري يمنع تكوين الزيجوت. هذه الآليات قد تتراوح من العزل الفيزيائي عن طريق استخدام بيئات مختلفة إلى العزل الجيني، حيث تصبح الجاميتات غير قادرة على الاندماج.

آلية العزل التكاثري reproductive isolating mechanism أي حاجز يمنع التبادل الوراثي بين الأنواع.

آيون موجب الشحنة cation آيون مشحون بشحنة موجبة.

ب

بادئ RNA primer: في تضاعف DNA، تسلسل مكون مما يقارب 10 نيوكليوتيدات من RNA تكمل النيوكليوتيدات الموجودة على DNA غير الملتف المرتبط عند شوكة التضاعف. يستخدم مبلمر DNA البادئ بوصفه نقطة بداية لإضافة نيوكليوتيدات DNA لتكوين سلسلة DNA جديدة، في النهاية، يتم إزالة هذا البادئ ووضع نيوكليوتيدات DNA بدلًا منه.

بادئات الورقية leaf primordium نمو جانبي في المرستيم القمي يعطي الورقة في النهاية.

بازيديم basidium, pl. basidia خلايا متخصصة تكاثرية في الفطريات البازيدية، يشبه الصولجان، يحدث فيه اندماج النوى والانقسام المنصف (الاختزالي).

بالعات كبيرة Macropheges خلايا بلعمية كبيرة قادرة على ابتلاع بقايا الخلايا والبكتيريا المهاجمة وهضمها.

ببتيدات الأذينية atrial peptide بروتينات طبية مصنعة، وهي بروتينات صغيرة يمكن أن توفّر طريقة جديدة لمعالجة ارتفاع ضغط الدم والفشل الكلوي.

ببتيدوجلايكان peptidoglycan مكون للجدار الخلوي للبكتيريا، يتكون من مبلمرات كربودراتية ترتبط بجسور بروتينية فيما بينها.

بتلات petal جزء زهري (من الزهرة)، عادةً ما تكون ملونة بشكل جذاب؛ إحدى وحدات التويج.

بدائيات النوى prokaryotes البكتريا خلايا لا تحتوي على أنوية محاطة بأغشية، ولا تحتوي على عضيات محاطة بأغشية.

بربخ Epididymis وعاء لتخزين الحيوانات المنوية، وهو الجزء الملتوي من القناة المنوية الواقع بالقرب من الخصية.

برعم bud نمو أو نتوء ناتج لتكاثر لاجنسي يتطور إلى فرد جديد. في النبات، ساق جنينية عادة محمي بأوراق صغيرة، والبرعم قد ينمو إلى سيقان متفرعة.

برعم إبطي axillary bud برعم يوجد في إبط الورقة بين العنق والساق، وهو ناتج عن نشاط المرستيم القمي الخضري الابتدائي، ويعدّ مرستيمًا قميًّا خضريًّا، وغالبًا تتطور البراعم الإبطية لتكوّن أغصانًا تحمل الأوراق أو قد تكوّن الزهور.

بروتين Protein سلسلة من الأحماض الأمينية مرتبطة مع بعضها بروابط ببتيدية.

بروتين G G-Protein بروتين يرتبط بـ GTP ويساعد على وظيفة المستقبلات السطح خلوية. عند ارتباط الإشارة الجزيئية بالمستقبل، يرتبط بروتين G بـ GTP ما ينشطه لتبدأ بعدها سلسلة من الأحداث في داخل الخلية.

بروتين ذو الترتيب الدقيق Proteins Microarray ترتيب البروتينات على شريحة مجهر. ويمكن استخدام هذا الترتيب مع مجموعة متنوعة من المجسات، تشمل الأجسام المضادة، من أجل تحليل وجود أو عدم وجود بروتينات معينة في معقد خليط.

بروتين كروي Globular Protein بروتين ذو تركيب ثلاثي مضغوط، حيث تكون الأحماض الأمينية الكارهة للماء عادةً في الداخل.

بروتين كلاثرين clathrin بروتين موجود فقط داخل الغشاء الخلوي في الخلايا حقيقية النواة في فجوات تسمى حفر كلاثرين المغلفة.

بروتين مستجيب لـ cAMP response protein cAMP CRP انظر البروتين المنشط لنواتج الهدم (CAP).

بروتين مستقبل receptor protein مستقبلات على سطح الخلايا عالية النوعية توجد مغمورة في غشاء الخلية تستجيب فقط إلى جزيئات رسولية متخصصة.

بروتين منشط لنواتج الهدم (CAP) CAP catabolite activator protein CAP هو البروتين الذي عند ارتباطه مع المؤثر cAMP يعمل على الارتباط مع DNA وتنشيط عملية الاستنساخ. ويرتبط مستوى cAMP عكسيًّا بمستوى الجلوكوز، وCAP/cAMP في E.coli يحفّز المنطقة الفعالة Lac (لاكتوز)، ويُسمّى هذا البروتين أيضًا البروتين المستجيب لـ (CRP).

بروتين نووي رايبوزي صغير -small nucleur ribonu cleopartcin Particales sn RNA في حقيقيات النوى، معقد يتكون من sn RNA النووي الصغير وبروتينات تتجمع مع بعضها ومع البروتين النووي الرايبوزي الصغير لتشكل جسيمات الوصل التي تعمل على إزالة التعاقبات المعترضة من المنسوخ الأول -pre RNA (mRNA).

بروتينات سكرية Glycoprotein جزيئات بروتينية تم تعديلها بإضافة سلسلة قصيرة من السكر (عديد التسكر) إليها في داخل أجسام جولجي.

بروتينات الشبرونين chaperone protein نوع من الأنزيمات التي تساعد على إنطواء البروتينات بالشكل الصحيح ويمكن إعادة طي البروتينات التي كان لها انطواء غير صحيح أو متمسخ (متحلل ومفكك).

البروتينات الكروية المناعية immunoglobulin انظر إلى أجسام مضادة.

بروتينات الهستونات Histone protein واحد من ثمانية بروتينات تمتلك شحنة موجبة، وتشترك معًا في تركيب معقد. يلتف DNA حول مركز البروتينات الثماني، ويرتبط بها عن طريق مجموعة الفوسفات ذات الشحنة السالبة، مشكلاً ما يعرف بالجسيم النووي.

بروتينات وصيلة adapter protein طائفة من البروتينات، يمكن أن ترتبط أيضًا بتايروسين المفسفر. هذه البروتينات نفسها لا تسهم في تحويل الإشارة ولكنها تعمل بوصفها صلة الوصل بين المستقبل والبروتينات التي تنشئ مسلسل أحداث الترميز.

بروتينات إنتجرين integrin أي واحد من مجموعة بروتينات سطح الخلية التي تقوم بلصق الخلايا إلى الوسط (ألياف الحشوة خارج الخلايا). مهمة جدًا للخلايا المهاجرة التي تتحرك خلال الحشوة خارج الخلايا في الأنسجة، كما هو الحال في النسيج الضام.

بروتينات مُنظمة Regulatory Proteins أي مجموعة بروتينية تغير قدرة مبلمر RNA على الارتباط بالمحفز وبدء عملية نسخ DNA.

بروتينات مثبطة للترجمة Translation repressor pro-teins: واحد من الكثير من البروتينات التي تمنع ترجمة RNA الرسول عن طريق ارتباطها بمقدمة النسخة، ومن ثم منعها من الارتباط بالريبوسومات.

بروتينات معقد التوافق النسيجي major histocompatibility complex (MHC) مجموعة من البروتينات موجودة بوصفها علامة على سطح الخلايا ومثبتة في الغشاء البلازمي، التي يستخدمها الجهاز المناعي للتعرّف إلى خلايا الذات (الجسم). جميع خلايا فرد معين تمتلك العلامة نفسها، التي تسمى بروتينات MCH.

بروتيومات Proteomes مجموعة البروتينات المشفرة بجينوم (محتوى جيني) معين.

بروستاغلاندينات prostaglandins مجموعة من الحموض الدهنية المتحورة التي تعمل بوصفها رسولاً كيميائيًّا.

بزل السائل الرهلي amniocentesis طريقة تسمح بتشخيص الكثير من الاختلالات الْوراثيَّة قبل الولادة. في الشّهر الرّابع من الْحمل، يتم إدخال إبرة معقمة داخل الرحم المتوسع للأم، ويتم أخذ عينة صغيرة من السائل الرهلي المحيط بالجنين. يحتوي السائل على خلايا حرة طافية قادمة من الجنين؛ وعند أخذها، يمكن أن تنمو في أوساط نموّ في المختبر.

بشرة Epidermis طبقات خارجية من الخلايا، في النبات، النسيج الأولي الخارجي للأوراق، والسيقان اليافعة، والجذور؛ في الفقريات الطبقة الخارجية للجلد غير المحتوية على الأوعية الدموية، لها أصل بَشْري، في اللافقريات، طبقة وحيدة من النسيج الطلائي البشري.

بشرة الداخلية Endodermis في النباتات الوعائية، طبقة من الخلايا تشكل الطبقة الداخلية الأخيرة من القشرة في الجذور وبعض السيقان.

بصمة DNA Finger printing لا توجد تقنية لتحديد الهوية تستخدم تشكيلة من التقنيات الجزيئية لتحديد الاختلافات في المادة الوراثية للأفراد.

بطانة الرحم Endometrium البطانة التي تبطن الرحم في الثدييات، يزداد سمكها استجابة لإفراز هرمون الإستروجين وهرمون البروجسترون، ويتم انسلاخها في أثناء الدورة الشهرية.

بطين ventricle غرفة عضلية في القلب تستقبل الدم من الأذين وتضخه خارجًا إلى الرئات أو الأنسجة الجسمية.

بكتيريا قديمة متطرفة Extremophile بكتيريا قديمة تعيش في البيئات المتطرفة؛ أنواع مختلفة من البكتيريا القديمة المتطرفة يمكن أن تعيش في الينابيع الحارة (عاشقة الحرارة)، بيئات ذات ملوحة عالية (عاشقة الملوحة)، أماكن ذات درجة حمضية أو قاعدية مرتفعة، أو تحت ضغط عالٍ عند قيعان البحار.

بكتيريا خضراء- مزرقة cyanobacteria مجموعة بكتيريا البناء الضوئي، في بعض الحيان تسمى "الطحالب الخضراء- المزرقة" التي تحتوي على صبغات الكلوروفيل الأكثر وفرة في النباتات والطحالب، فضلًا على غيرها من أصباغ.

بكتيريا قديمة غير متطرّفة archea (nonextreme): مجموعات قديمة من البكتيريا القديمة غير متطرفة، تعيش في بيئات أكثر اعتدالاً على الأرض حاليًّا.

بلازما Plasma السائل الموجود في دم الفقريات، يحتوي على أملاح ذائبة، وفضلات أيضية، وهرمونات، وبروتينات متنوعة، تضم الأجسام المضادة والألبيومين؛ الدم ناقص خلايا الدم.

بلازمودسماتا plasmodesmata في النباتات، الروابط السيتوبلازمية بين الخلايا المتجاورة.

بلازموديوم plasmodium طور في دورة حياة الفطريات الغروية (الفطر الغروي البلازمودي)، وكتلة سيتوبلازمية متعددة الأنوية محاطة بغشاء.

بلازميدات Plasmid قطعة صغيرة من DNA تقع خارج الكروموسوم، عادةً دائرية، تتضاعف بشكل مستقل عن الكروموسوم على الرغم من أنها قد تكون مشتقة منه.

بلازميدات مقاوَمة R. plasmid بلازميدة مقاومة مقترنة تلتقط الجينات المقاومة للمضادات الحيوية، ولذلك تستطيع نقل المقاومة من خلية بكتيرية إلى أخرى.

بلازميدة Ti مسببة للسرطان tumor-inducing Plasmid (Ti) بلازميدة موجودة في البكتيريا النباتية Agrobac-terium tumefaciens يتم استخدامها لإدخال DNA هجين إلى داخل نبات عريض الأوراق. تحويرات حديثة سمحت باستخدامه مع الحبوب.

البلاستيدات المخزنة للنشا (البيضاء) leucoplast في الخلايا النباتية، بلاستيدات عديمة اللون يتم بها تخزين حبيبات النشا، عادة توجد في الخلايا غير المعرضة للضوء.

بلاستيدات النشا amyloplast عضيات نباتية لا تحتوي على صبغة، وتركيبها الداخلي غير معقد توجد في خلايا الجذور، وخلايا نباتية أُخرى، تعمل بوصفها مواقع خزن النشا (أميلوز).

بلاستيدة plastid عضية في الخلايا حقيقة النوى تقوم بعملية البناء (التمثيل) الضوئي، وتُعدّ مكان البناء (التمثيل) الضوئي في النباتات والطحالب الخضراء، وتعمل على تخزين النشا.

بلاستيدة خضراء chloroplast عضيات موجودة في الخلايا النباتية وبعض الطحالب تحتوي على صبغة الكلوروفيل، إضافة إلى صبغات أخرى تتم فيها عملية البناء الضوئي.

بلاستيولا blastula في الفقريات، تتألف المرحلة الجنينية المبكرة من كرة مجوفة من الخلايا مملوءة بالسائل سمكها طبقة واحدة؛ جنين الفقريات بعد التفلج وقبل مرحلة تكوين الجاسترولا (التبطُّن).

بلزمة plasmolysis انكماش الخلية النباتية عند وضعها في محلول مُركّز (ذي تركيز مرتفع من الأملاح) بسبب ابتعاد الخلية عن الجدار الخلوي.

بلعمة Phagocytosis الإدخال الخلوي للجزيئات الصلبة، حيث ينطوي (ينثني) الغشاء البلازمي إلى الداخل حول الجزيء (الذي يمكن أن يكون خلية أخرى) ويبتلعه لتكوين فجوة.

بلعوم pharynx تركيب عضلي يقع خلف الفم في معظم الحيوانات، يساعد على دفع الطعام إلى القناة الهضمية.

بناء ضَوئيّ نوع C_3 photosynthesis C_3 الدورة الرئيسة في تفاعلات الظلام (حلقة أو دورة كالفن) التي فيها ثاني أكسيد الكربون CO_2 يرتبط مع رايبولوز 5و1 -ثنائي الفوسفات (RuBp) لتشكيل جزيئين من مركب ثلاثي الكربون يسمى فوسفوجليسرات (PGA).

بناء ضَوئيّ نوع C_4 مسار C_4 photosynthesis C_4 عملية التثبيت CO_2 في البناء الضوئي، حيث المنتج الأول هو جزيء أكسالوأسيتيت المحتوي على أربع ذرات من الكربون carbon oxaloacetate-4.

بنك البذور seed bank بذور غير نابتة في تربة منطقة معينة. إعادة إنبات النباتات بعد بعض الحوادث مثل الحريق يعتمد عادة على وجود بنك البذور.

بول urine فضلات سائلة ترشح من الدم عن طريق الكلى، وتخزن في المثانة في انتظار طرحها عن طريق الإحليل.

بوليب polyp شكل جسمي أسطواني عادة ما يكون ثابتًا وغير متحرك، موجود في الحيوانات اللاسعة مثل الهيدرا.

بولينا urea ثلاثي الكربون، وهو الناتج النهائي لعملية التحلل الجلايكولي، كل جزي جلوكوز ينتج جزيئي بيروفيت.

بيروفيت pyruvate مركب عضوي يتكون في كبد الفقريات، والشكل الرئيس لطرح الفضلات النيتروجينية في الثدييات.

بيروكسيسوم peroxisome جسم دقيق يؤدي دورًا مهمًّا في تحطيم المركب عالي التأكسد فوق أكسيد الماء عن طريق أنزيم كتاليز.

بيورينات purines أحد أكبر نوعيّ القواعد النيوكليوتيدية الموجودة في DNA وRNA؛ قاعدة نيتروجينية مكونة من حلقة مفردة، مثل السايتوسين، أو الثايمين، أو اليوراسيل.

بيوض رهلية amniotic egg بيوض مقاومة لتبخر الماء، وتحتوي مصدرًا للغذاء (المح)، ولها سلسلة من أربعة أغشية؛ يقع الغشاء الخارجي للبيضة، وهو الكوريون Chorion تحت القشرة المسامية مباشرة، وهو يمنع نفاذ الماء، لكنه يسمح بتبادل الغازات التنفسية. أما الرهل Amnion فيحيط بالجنين المتطور ضمن تجويف مملوء بالسائل. ويزود كيس المح Yolk sac الجنين بالغذاء القادم من المح عن طريق أوعية دموية تربطه بمعي الجنين. في حين يحيط الممبار Allantois بتجويف تخرج إليه النواتج الضارة للجنين كل واحد من هذه الأغشية يجعل من البيضة نظامًا مستقلًا وقابلًا للحياة.

ت

تَحلُل Lysis تدمير الخلايا عن طريق تحطيم الغشاء الخلوي.

تاريخ نشوء النوع phylogeny التاريخ التطوري للمخلوق، يتضمن أيًّا من الأنواع القريبة من هذا المخلوق وما الترتيب التي ظهرت به هذه الأنواع القريبة، عادة ما يمثل على شكل شجرة تطورية.

تأبير (تحوّل) عام Generalized transduction شكل من أشكال انتقال الجين في بدائيات النوى، وبواسطته يمكن انتقال أي جين بين الخلايا. يُستخدم الفيروس البكتيري المحلل بوصفه ناقلاً، حيث يقوم الفيروس بتغليف بعض مادة العائل بشكل غير مقصود بدلًا من DNA الفيروس.

تأبير متخصص specialized transduction نقل عدد قليل فقط من الجينات إلى البكتيريا، باستخدام الفيروسات المولدة للتحلل آكلة البكتيريا بوصفها ناقلًا.

تأثير مؤسس The Founder Effect تأثير تصبح من خلاله أليلات نادرة أو مجموعة من الأليلات جزءًا مهمًّا من التكوين الوراثي للمجموعة السكانية الجديدة.

تأثير بور (انتقال) Bohr effect Shift إطلاق الأكسجين من جزيئات الهيموجلوبين استجابة لمستويات مرتفعة من CO_2 المحيطة.

تأثير عنق الزجاجة bottleneck effect فقدان التنوع الجيني الذي يحدث عندما يقل حجم الجماعة بشكل حاد.

تأثير كهروضوئي photoelectric effect قابلية الحزمة الضوئية على تهييج الإلكترونات وإحداث تيار كهربائي.

تأثير مكاني homeosis تغيّر في النمط المكاني للتعبير عن الجينات الذي يمكن أن يؤدي إلى طفرات ذاتية، حيث يتطور التركيب الطبيعي في مكان خاطئ في المخلوق.

تأكسد oxidation فقدان إلكترون من الذرة أو الجزيء في عملية الأيض. عملية التأكسد عادةً ما تكون مرتبطة بكسب الأكسجين أو فقدان الهيدروجين.

تأود أرضي Gravitropism استجابة النمو في النبات لمجال الجاذبية الأرضية.

تأود لمسي thigmotropism في النباتات، النمو غير المتساوي في بعض التراكيب الناتجة عن ملامسة جسم ما.

تأودات ضوئية phototropisms: في النباتات، استجابة النمو في النبات للمؤثر الضوئي.

تبادل الأجيال alternation of generations دورات حياة النبات، التي يعطي فيها جيل النبات البوغي ثنائي العدد الكروموسومي ($2n$) جيل نبات جاميتي أحادي العدد الكروموسومي (n).

تبدد أو فوضى Entropy مقياس لمقدار الفوضى أو العشوائية في نظام ما؛ مقياس لكمية الطاقة الموجودة في نظام ما التي حدث لها تبدد (في العادة على شكل حرارة) وغير المتوافرة للقيام بعمل ما.

تثبيت الكربون carbon fixation تحول CO_2 إلى مركبات عضوية خلال عملية البناء الضوئي المرحلة الأولى من تفاعلات الظلام التي فيها ثاني أكسيد الكربون من الهواء يتحد مع رايبلوز 5و1 ثنائي الفوسفات.

تثبيط Repression بشكل عام، التحكم في التعبير الجيني عن طريق منع النسخ. بشكل خاص، في البكتيريا مثل *E.*

Coli يتم هذا عن طريق بروتينات مثبطة. في المنطقة الفعَّالة البنائية (التي تقوم بالبناء)، يرتبط المثبط ب DNA بغياب مرافقات المثبط لتثبيط المنطقة الفعّالة.

تثبيط بالتغذية الراجعة Feedback inhibition آلية تحكم تؤدي فيها زيادة تركيز بعض الجزيئات إلى تثبيط بناء هذه الجزيئات.

تثبيط عن طريق الإضافة insertional inactivation تدمير وظيفة جين معين عن طريق إضافة عنصر قابل للنقل أو جينات قافزة.

تثبيط عن طريق الجلوكوز Glucose repression في *E. Coli*؛ تفضيل استخدام الجلوكوز حتى مع وجود سكريات أخرى؛ لا يحدث استنساخ mRNA في الشيفرة الوراثية لتصنيع الأنزيمات اللازمة لاستخدام السكريات الأخرى.

تجانس التقويم والشكل homoplasy في علم التفرع التطوري، حالة الصفة المشتركة التي لم تورث من سلف مشترك بيدي تلك الصفة؛ قد تنتج عن تطور التقائي، أو انعكاس تطوري. أمثلة ذلك، أجنحة الطيور والخفاش التي هي تراكيب متلاقية.

تجربة Experiment اختبار فرضية أو أكثر. تصنع الفرضيات تنبؤات متباينة يمكن اختبارها تجريبيًّا باستخدام التجارب الضابطة والتجارب الاختبارية والتي يتم بها تغيير متغير واحد.

تجمع assembly تجميع المكونات الفيروسية بعد مرحلة البناء من دورة تكاثر الفيروسات ومن ثم يتم إطلاقها من خلال انفجار أو التبرعم عبر جدار خلية العائل.

تجوف أو انسداد cavitation في النباتات والحيوانات، إغلاق الأوعية بفقاعة هواء تؤدي إلى تقطع في تلاصق المحلول في الأوعية، في الحيوانات في كثير من الأحيان تسمى الانسداد.

تجويف lumen تعبير / مصطلح لأي فتحة لها حدود؛ مثلًا، الفراغ الحوضي في الشبكة الإندوبلازمية في الخلايا الحقيقية، الممر الذي يمر (يتدفق) من خلاله الدم، وأيضًا الممر الذي يمر به الغذاء في الأمعاء خلال عملية الهضم.

تجويف البلاستيولة blastocoel التجويف أو الفراغ المركزي في مرحلة البلاستيولا لأجنة الفقريات.

تجويف الجسم الحقيقي coelom في الحيوانات، تجويف الجسم المملوء بالسائل الذي تطور كليًّا ضمن الميزودرم.

تحت المهاد hypothalamus منطقة في دماغ الفقريات تقع أسفل نصفي كرة المخ، أسفل المهاد، تعدّ مركز الجهاز العصبي الذاتي، ومسؤولة عن تكامل الكثير من الوظائف العصبية ووظائف جهاز الغدد الصماء وترابطها.

تحت النوع subspecies التحفيز بين أنواع الأنسجة البدائية الثلاثة: الإكتوديرم والميزودرم والإندوديرم.

تحديد خلوي cell determination عملية جزيئية عن طريق يتم تقرير أي من الخلايا متجهة لمسار تطويري محدد، وهذا يحصل قبل تمايز الخلايا، ويمكن أن تكون عملية تدريجية.

تحفيز catalysis عملية يتم من خلالها ربط وحدات الجزيئات العضوية الكبيرة بالأنزيمات وتوجيهها، بحيث يتم إجهاد الروابط الكيميائية ما يؤدي إلى تفكيك الجزيئات العضوية الكبيرة إلى وحدات أو جزيئات صغيرة، وإطلاق طاقة في معظم الأحيان.

تحفيز أولي primary induction جماعة سكانية (محددة) معرّفة جغرافيًّا أو مجموعة من السكان في داخل نوع مفرد يمتلك صفات مميزة.

تحفيز ثانوي secondary induction التحفيز بين الأنسجة التي تمايزت مسبقاً.

تحكم إيجابي Positive Control نوع من أنواع التحكم على مستوى استهلال عملية نسخ DNA حيث إن تكرار الاستهلال يزداد؛ تقوم بروتينات تنشيطية (منشطات) بعمل التحكم الإيجابي.

تحكم سلبي Negative control نوع من أنواع التحكم في استهلال الاستنساخ لـ DNA حيث يقل تكرار الاستهلال؛ المثبطات البروتينية تقوم بالتحكم السلبي.

تحلل الجلايكولي Glycolysis تحطم الجلوكوز بغياب الأكسجين (لاهوائيًّا)، هذه العملية التي تُيسرها الأنزيمات تعطي جزيئي بيروفيت وجزيئين من ATP (الصافي).

تحلل مائي hydrolysis تفاعل يحطم الرابطة عن طريق إضافة الماء. هذه العملية معاكسة لتفاعل التجفيف (أو إزالة الماء) الذي يربط بين الجزيئات ويعمل على إنتاج الماء.

تحليل التعاقب العشوائي Shotgun Sequencing أحد طرق تحليل تسلسل DNA التي يتم فيها تقطيع DNA بطريقة عشوائية إلى قطع صغيرة، ومن ثم تستنسخ ويُعرّف تسلسلها. يستخدم الحاسوب بعد ذلك لبناء التسلسل النهائي.

تحول metamorphosis عملية يحدث فيها تغيرات شكلية واضحة خلال مراحل متأخرة من التطور الجنيني، على سبيل المثال، التحول من أبي ذنيبة إلى ضفدع.

تحول فيروسي بكتيري phage conversion ظاهرة يتم من خلالها إدخال DNA من فيروس معين إلى جينوم (المحتوى الجيني) خلية العائل، ما يؤدي إلى تغيير وظيفة خلية العائل بشكل ملحوظ. على سبيل المثال، تحول بكتيريا Vibrio cholerae إلى الشكل الممرض المفرز لسم الكوليرا.

تحويل الإشارة Signal transduction الأحداث التي تتم داخل الخلية بعد تسلّمها الإشارة وارتباطها مع المستقبل البروتيني. مسارات تحويل الإشارة تنتج الاستجابة الخلوية لجزيء الإشارة.

تخمر Fermentation استخلاص طاقة من مركبات عضوية بعدم وجود الأكسجين عن طريق استخدام أنزيمات معينة.

تداخل RNA RNA interference نوع من أنواع الإسكات الجيني حيث يتم منع RNA الرسول من أن يترجم، لقد وجد أن RNAs الصغيرة المعترضة ترتبط بـ RNA الرسول وتجعله هدفًا للتحطيم قبل أن يُترجم.

تدفق التيار العرضي cross-current flow في رئات الطيور، التشابك للشعيرات الدموية مرتب من خلال تدفق الهواء بزاوية 90 درجة.

تراكيب متناظرة analogous تراكيب لها الوظيفة نفسها، ولكن لها أصول تطوّرية مختلفة كأجنحة الطيور والفراشات.

تراكيب متماثلة (1) homologous تشير إلى تراكيب متماثلة لها الأصل التطوري نفسه (2) تشير إلى زوج من الكروموسومات من النوع نفسه في الخلية ثنائية المجموعة الكروموسومية (*2n*).

تراكيب مختزلة Vistigial Structure صفة شكلية ليس لها حاليًّا وظيفة معينة، ويعتقد أنها بقية تطورية، مثلًا عظام الحوض في الأفعى العاصرة.

ترانسكريبتوم (المستنسَخ) Transcriptome جميع RNA الموجود في الخلية أو النسيج في فترة زمنية محددة.

ترتيب الأوراق phyllotaxy في النبات، ترتيب الأوراق بشكل حلزوني على الساق، حيث تكون الزاوية 137.5 بين الأوراق المتعاقبة، وهي زاوية مرتبطة بالمتوسط الذهبي.

ترتيب دقيق Microarray تقنية توضع فيها قطع DNA على شريحة مجهر عن طريق ذراع آلي. وبعد ذلك يتم سبر هذه القطع عن طريق RNA مستخلص من أنسجة مدروسة للتعرف إلى DNA المعبّرعنه.

ترجمة Translation عملية بناء البروتين عن طريق الرايبوسومات، باستخدام RNA الرسول لتحديد ترتيب الأحماض الأمينية.

تركيب أولي primary structure تسلسل معين من الحموض الأمينية للبروتين.

تركيب ثانوي secondary structure في البروتينات، تفاعلات روابط هيدروجينية بين مجموعات NH-، وCO- في التركيب الأولي.

تركيب ثلاثي Tertiary structure الشكل الملتوي للبروتين، ينتج عن طريق الإقصاء الكاره للماء، الروابط الأيونية والتساهمية بين المجموعات الجانبية للأحماض الأمينية المختلفة، وقوى فان دير فال. يصبح البروتين غير نشط بسبب عملية التمسخ التي تُغير التركيب الثلاثي.

تركيب ثنائي المجموعة الجزئي Merodiploid Partial diploid وصف لخلية *E.coli* البكتيرية التي تحمل بلازميدة F` مع جينات العائل. هذا يجعل الخلية ثنائية المجموعة الكروموسومية للجينات المحمولة (المنقولة) عن طريق بلازميدة F`.

تركيب رباعي quaternary structure التركيب البروتيني المكون من أكثر من سلسلة عديد ببتيد. كل واحد من هذه السلاسل لها تركيب ثلاثي خاص بها. تسمى كل سلسلة تحت وحدة.

تركيز أسموزي للمحلول osmotic concentration خاصية للمحلول تأخذ في الحسبان جميع المواد المذابة الموجودة في المحلول، إذا تم فصل محلولين مختلفين من ناحية التركيز الأسموزي بغشاء منفذ للماء ينتقل الماء من المحلول الأقل تركيزًا أسموزيًّا إلى الأعلى تركيزًا أسموزيًّا.

تركيز مولاري molar concentration يعبر عن التركيز أنه مول من المادة في لتر واحد من الماء النقي.

تروبونين Troponin معقد يتركب من بروتينات كروية يوجد على مسافات محددة على الخيوط الدقيقة (الأكتين) في العضلات الهيكلية، يعتقد أنه يعمل بوصفه مفتاحًا معتّمدً على الكالسيوم في انقباض العضلات.

تزاوج داخلي inbreeding تزاوج نباتات أو حيوانات متقاربة من الناحية الوراثية (متقاربة وراثيًّا)، يعمل التزاوج الداخلي على زيادة التماثل الجيني. (التجانس الزيجوتي).

تزاوج متجانس assortative mating نوع من التزاوج غير عشوائي بين أفراد متشابهة في الطرز الشكلية، الذي يحدث إزاحة في تكرار الطرز الجينية.

تزاوج تجريبي testcross تزاوج بين فرد سائد الطراز الشكلي غير معروف الطراز الجيني، مع فرد متماثل الجينات (الفاحص)؛ يُستخدم هذا التزاوج لتحديد ما إذا كان الفرد ذو الطراز الشكلي السائد متماثل أو مختلف الجينات.

تزاوجات تبادلية Reciprocal crosses تزاوج وراثي يتضمن صفة معينة يتم به عكس الجنس للآباء، على سبيل المثال إذا استخدمت حبوب اللقاح من نبتة أزهارها بيضاء اللون لتلقيح (إخصاب) نبتة أزهارها بنفسجية، فسيكون التزاوج التبادلي باستخدام حبوب لقاح لنبتة أزهارها بنفسجية لتلقيح نبتة أزهارها بيضاء.

تسمية ثنائية binomial name الاسم العلمي للأنواع، الذي يتألف من جزأين: اسم الجنس واسم النوع الخاص، على سبيل المثال Apis mellifera.

تشابك الشكل synapomorphy في التصنيف التطوري، صفة مشتقة يشترك بها أفراد السلالة جميعهم.

تشابك كيميائي chemical synapse ارتباط وثيق يسمح بالتواصل الكيميائي بين الخلايا العصبية (العصبونات). الإشارات الكيميائية (النواقل العصبية) تتحرر من قبل الخلية العصبية الأولى التي ترتبط بالمستقبلات في غشاء الخلية العصبية الثانية.

تشابكات عصبية synapses ارتباط بين خلية عصبية وأخرى أو خلية عضلية بين العصبونات أو بين العصبونات والخلايا العضلية، حيث لا يحدث تلامس بين الخليتين، ويتم الاتصال بينهما عن طريق جزيئات النواقل العصبية.

تشابه شكلي Plesiomorphy في التطور التفرعي، تعبير آخر لحالة الصفة السلفية.

تشكل morphogenesis تطور شكل الجسم للمخلوق الحي، بشكل دقيق الأعضاء والصفات التشريحية، وتضم الموت الخلوي المبرمج، وانقسام الخلايا، والتمايز، والتغير في شكل الخلية.

تشنج Tetanus انقباض قوي ومستمر للعضلة دون حدوث ارتخاء.

تصالب chiasma هو الشكل X الذي يمكن رؤيته في المجهر الضوئي خلال الانقسام المنصف (الاختزالي) وهو دليل على عملية العبور، حيث كروماتيدان يتبادلان بعض

الأجزاء؛ والتصالب يتحرك إلى أسفل أذرع الكروموسوم عندما تنفصل الكروموسومات المتماثلة.

تصنيع بالتجفيف dehydration synthesis نوع من التفاعلات الكيميائية يحدث به ارتباط لجزيئين لتكوين مركب واحد كبير، يفقد أحدهما ذرة هيدروجين (H) ويفقد الآخر مجموعة هيدروكسيل (OH)، هذا يسبب ارتباط الجزيئين، وخروج (OH) و(H) على شكل جزيء ماء.

تصنيف Taxonomy علم تصنيف المخلوقات الحية. عن طريق اتفاق بين علماء التصنيف، لا يمكن لمخلوقين اثنين أن يمتلكا الاسم نفسه، وكل الأسماء يُعبّر عنها لاتينيًّا.

تصنيف تطوري systematic إعادة بناء العلاقات التطورية ودراستها.

تضاعف duplication طفرة يحدث بها تكرار جزء من الكروموسوم؛ إذا لم يقع الجزء المكرر ضمن جين معين، فإن التكرار يمكن ألّا يكون له تأثير.

تطفل Parasitism ترتيب معيشي، يعيش فيه أحد المخلوقات الحية على مخلوق حي من نوعٍ آخرأو فيه، مستمدًّا منه المواد الغذائية.

تطور Evolution تطور وراثي في جماعة من المخلوقات، بشكل عام، يؤدي التطور إلى تغير تقدمي من البسيط إلى المعقد.

تطور جنيني فسيفسائي Mosaic development نمط تطوري جنيني، تحتوي الخلايا البدائية الناتجة من الانقسامات التفلجية إشارات تطورية مختلفة (محددات) من البيضة، تحدد هذه المحددات لكل خلية مسارًا تطوريًا مختلفًا تسير به.

تطور دقيق Microevolution تعود إلى عملية التطور نفسها. التطور في داخل النوع. تسمى أيضًا التكيّف.

تطور كبير macroevolution إنتاج أنواع جديدة وانقراض أنواع قديمة.

تطور التقائي أو تقاربي convergent evolution تطور مستقل لتراكيب متشابهة في المخلوقات الحية التي ليس لها علاقة مباشرة؛ وغالبًا وجدت في المخلوقات الحية التي تعيش في بيئات متشابهة.

التطور الجنيني محدد المصير نهاري لموتيف الرابط لـ DNA Diurnal.

نوع من التطور الجنيني في الحيوانات تكون فيه الخلية الجنينية محددة المصير سلفًا من حيث نوع الأنسجة التي ستعطيها في البالغ. نشيط في أثناء النهار، منطقة موجودة على بروتين تنظيمي قادرة على الاتصال بتسلسل معين من القواعد الموجودة على DNA، جزء مهم في نطاق البروتين المرتبط بـ DNA.

تطور المشترك coevolution تطور تلقائي مرتبط بتكيف جماعتين أو أكثر أو أنواع وفئات أخرى، ذلك التفاعل القريب لاستجابة كل منهما للانتخاب الطبيعي المفروض من قبل الآخر.

تعاقب إجماعي consensus sequence في تعاقب الجينوم؛ التعاقب الإجمالي الذي يتوافق مع التعاقبات للقطع المنفردة؛ تستخدم البرامج الحاسوبية لمقارنة التعاقبات وتوليد تعاقب إجماعي.

تعاقب بيئي Succession في علم البيئة، التقدم البطيء والمنظم للتغيرات التي تحدث مع مرور الوقت في مكونات المجتمع الحيوي.

تعاقب ربط الرايبوسوم Ribosome binding seqnence (RBS) في بدائيات النوى، تسلسل محفوظ موجود على الطرف 5¢ لـRNA الرسول (mRNA) الذي يكون مكملًا للطرف 3¢ لِتحت الوحدة الصغيرة من rRNA ويساعد على تحديد موقع الرايبوسوم خلال عملية الاستهلال.

تعاقب سلالة إثر سلالة clone-by- clone sequencing طريقة لبناء خريطة تعاقب جيني طبيعية (تعاقب سلالة إثر سلالة) أولًا، متبوعة بتسلسل القطع والتعرف إلى مناطق التداخل (التعاقب العشوائيّ).

تعاقبات مشفرة exon قِطع من DNA يتم عمل استنساخ لها لإنتاج RNA ومن ثم تُترجم لإنتاج البروتين. انظر الإنترون.

تعاقبات مُعبّر عنها Expressed sequence tag تسلسل قصير من المادة الوراثية المكملة cDNA يحدد هوية cDNA بشكل واضح.

التعاقبات المعترضة (المتدخلة) intron جزء من mRNA المنسوخ من DNA في حقيقيات النوى الذي يُزال عن طريق أنزيمات خاصة عند ترجمة mRNA الناضج إلى بروتين. انظر إلى التعاقبات المشفرة.

تعايش commensalism علاقة فرد يعيش قريبًا من أو على حيوان آخر، ويستفيد منه، والعائل لايتضرر؛ نوع من التكافل.

تعبير جيني Gene Expression تحويل الطراز الجيني إلى طراز شكلي. في هذه العملية، يتم استنساخ DNA إلى RNA، الذي يترجم بدوره إلى ناتج بروتيني.

تعدد الأشكال polymorphism وجود أكثر من أليل لجين معين في المجموعة السكانية بتكرار أكبر بكثير مما قد ينشأ من الطفرات الجديدة.

تعدد المجموعة الأثري (الأحاثي) Paleopolyploidy مخلوق متعدد المجموعة الكروموسومية أثري يُستخدم في تحليل أحداث تعدد المجموعة الكروموسومية عند دراسة تطور المحتوى الجيني لنوع ما.

تعدد المجموعة الكروموسومية الذاتي autopolyploid تضاعف المحتوى الجيني للنوع بسبب خطأ في الانقسام الاختزالي، ما يؤدي إلى إنتاج أربع نسخ من كل كروموسوم.

تعدد المجموعة الكروموسومية المختلف allopolyploid ينتج عن التهجين والتضاعف اللاحق للمحتوى الجيني لنوعين مختلفين.

تعدد النمط الظاهري أو الشكلي Pleiotropic/ Pleiotropy حالة يمتلك فيها أليل الفرد أكثر من تأثير واحد في إنتاج الطراز الشكلي.

تعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد single nucleotide polymorphism (SNP) موقع موجود على الأقل بنسبة 1% في مجموعة سكانية تكون فيها الأفراد تختلف بنيوكليوتيد واحد. يمكن أن تستخدم هذه بوصفها علامات جينية لمعرفة موقع جينات أو صفات غير معروفة.

تعدد أشكال طول القطعة المحددة restriction frag-ment length polymorphism أنزيمات محددة تتعرف إلى تسلسلات محددة من DNA. أليلات الجين نفسه أو التسلسلات المحيطة به يمكن أن تمتلك اختلافات في أزواج القواعد، بحيث يُقطع DNA الواقع بجانب أحد الأليلات إلى قطع مختلفة في الطول مقارنة بـ DNA مجاور لأليل آخر. هذه القطع المختلفة تفصل بناءً على الحجم عن طريق الترحيل الكهربائي بالهلام.

تعدد أنثوي polygyny اختيار تزاوجي، حيث يتزاوج الذكر مع أكثر من أنثى واحدة.

تعدد بذور الحياة Panspermia فرضية تنص على أنه يمكن للنيازك أو الغبار الكوني أن يكون قد جلب كميات كبيرة من المركبات العضوية المعقدة إلى الأرض، بادئًا بذلك تطور الحياة.

تعدد ذكري polyandry ظرف تتزاوج به الأنثى مع أكثر من ذكر واحد.

تعدد كروموسومي polyploidy ظرف يحدث به إضافة مجموعة أو أكثر كاملة من الكروموسومات إلى المحتوى الجيني ثنائي المجموعة الكروموسومية ($2n$).

تعدد مجموعة كروموسومية مُخلق Synthetic polyploidy مخلوق متعدد المجموعة الكروموسومية ينتج عن طريق تهجين مخلوقين ذوي قرابة كبيرة للنوع السلفي، ومن ثم التلاعب بالنسل.

تعزيز reinforcement في عملية التنوع، العملية التي يزداد فيها العزل التكاثري الجزئي بين مجموعات سكانية عن طريق الانتخاب ضد التزاوج بين أفراد مجموعتين سكانيتين، حيث يؤدي في النهاية إلى إنتاج عزل تكاثري كامل.

تعلم غير ارتباطي nonasociative learning سلوك متعلم لا يحتاج إلى أن يكوّن الحيوان ارتباطًا بين مؤثرين، أو بين مؤثر واستجابة.

تعليل استقرائي inductive reasoning استخدام منطقي لملاحظات محددة للوصول إلى مبادئ عامة علمية منها. في العلوم، يُستخدم التعليل الاستقرائي من أجل صياغة فرضيات قابلة للاختبار.

تعليل استنتاجي deductive reasoning التطبيق المنطقي للمبادئ العامة للتكهن بنتائج خاصة محددة. في العلوم، يُستخدم التعليل الاستنتاجي لاختبار صحة الأفكار العامة.

تعود Habituation شكل من أشكال التعلم؛ تقليل الاستجابة لمنبه متكرر.

تغذية راجعة سلبية Negative feedback نظام للحفاظ على الثبات الداخلي، حيث إن زيادة بعض المواد أو الأنشطة تثبط العملية المؤدية لهذه الزيادة، وتعرف أيضًا بالتغذية الراجعة التثبيطية.

تغير حركي kinesis هو التغير في مستوى نشاط الحيوان اعتمادًا على شدة المؤثر. انظر إلى الطاقة الحركية.

تفاعل الشَحن charging reaction التفاعل الذي يقوم به أنزيم مخلق معقد tRNA aminoacyl- بربط حمض أميني معين للناقل tRNA الصحيح باستعمال طاقة من جزيئات ATP.

تفاعل الوصل mRNA splicing – Pre في حقيقيات النوى، العملية التي يتم من خلالها إزالة قطع التعاقبات المعترضة من المنسوخ الأولي (النسخة الأولية) pre-mRNA لإنتاج RNA رسول ناضج. تحدث هذه العملية في النواة.

تفاعل أنزيم المبلمر المتسلسل polymerase chain re-action عملية يتم من خلالها نسخ تسلسل معين DNA ملايين المرات باستخدام أنزيم DNA المبلمر.

تفاعل منتج للحرارة Exergonic وصف لتفاعل تمتلك فيه النواتج طاقة حرة أقل من المتفاعلات، لهذا يتم إطلاق الطاقة الحرة في هذا التفاعل.

تفاعلات الأكسدة والاختزال oxidation – reduction reac-tion نوع من التفاعلات المزدوجة في الأنظمة الحية، حيث يتم فقدان إلكترونات من ذرة واحدة (الأكسدة) واكتسابها من قبل ذرة أخرى (الاختزال). يختصر بتفاعلات Redox.

تفاعلات الأيض البنائي أو البناء anabolism الجزء البنائي من عمليات الأيض، وهي تفاعلات كيميائية تحدث داخل جسم المخلوق الحيو ويتكون عن طريقها جزيئات معقدة من جزيئات بسيطة، وتستهلك طاقة لتصنيع الروابط الكيميائية أو نقلها.

تفاعلات معتمدة على الضوء light-dependent reac-tions في التمثيل الضوئي (البناء الضوئي)، يحدث في هذه التفاعلات امتصاص أو إمساك للطاقة الضوئية واستخدامها من أجل إنتاج ATP وNADPH. في النبات تتضمن هذه التفاعلات نظامين ضوئيين مرتبطين.

تفاعلات غير معتمدة على الضوء light-independent reactions في البناء الضوئي، هي تفاعلات حلقة كالفن التي يحدث بها استخدام لـ ATP وNADPH الناتجة عن التفاعلات المعتمدة على الضوء لاختزال CO_2 وإنتاج مركبات عضوية مثل الجلوكوز. هذه التفاعلات تتضمن عملية تثبيت الكربون، أو تحويل الكربون غير العضوي (CO_2) إلى كربون عضوي (في النهاية على شكل كربوهيدرات).

تفرع تطوري cladistics تقنية تصنيفية تستعمل لإنشاء تسلسل (ترتب) هرمي للمخلوقات الحية التي تمثل علاقة نشوء الأنواع الحقيقي والتحدر.

تفلج cleavage في الفقريات، سلسلة دورية من الانقسامات الخلوية الناجحة للبيضة المخصبة مشكلة البلاستيولة، وهي كرة مجوفة من الخلايا.

تفلج جزئي الانشطار meroblastic cleavage نوع من أنواع التفلج في بيوض الزواحف، والطيور، وبعض الأسماك. يحدث فقط في القرص البلاستيولي.

تفلج حلزوني Spiral Cleavage نمط من أنماط التفلج الجنيني

في بعض أنواع الحيوانات أولية الفم، حيث تنقسم الخلايا بزاوية منحرفة نسبة لمحور الجنين القطبي، إذا رُسم خط خلال تتابع الخلايا المنقسمة، فسيكوّن شكلًا حلزونيًّا.

تفلج شعاعي Radial cleavge نمط من أنماط التفلج الجنيني في الحيوانات ثانوية الفم (الفم يتكون بعد تكون فتحة الشرج) حيث يكون انقسام الخلايا بشكل متوازٍ وبزاوية قائمة مع محور الجنين القطبي.

تفلج كامل الانشطار holoblastic cleavage عملية في أجنة الفقريات تحدث جميع الانقسامات الانشطارية بها بالمعدل نفسه لتعطي بلاستيولا ذات خلايا أحجامها منتظمة.

تفوق Epistasis علاقة بين جينات غير أليلية، حيث يعمل أحدها على تعديل التعبير عن الطراز الشكلي للآخر.

تقليد موليري mullerian mimicry ظاهرة يكون فيها اثنان أو أكثر من الأنواع التي لا تربطها صلة قرابة تحاكي بعضها بعضًا، لهذا تقوم بنوع من الدفاع الجماعي.

تكاثر بالولادة viviparity نوع من أنواع التكاثر تنمو فيه البويضة داخل جسم الأم، وتولد الصغار لتعيش حرة.

التكاثر بالبيض oviparity تعود إلى نوع من أنواع التكاثر حيث تتطور فيه البيوض بعد مغادرتها لجسم الأم، كما في الزواحف.

تكاثر جنسي sexual reproduction عملية إنتاج أبناء خلال عمليات تعاقب الإخصاب (إنتاج خلايا ثنائية العدد الكروموسومي) واختزال عدد الكروموسومات خلال الانقسام الاختزالي (إنتاج خلايا أحادية العدد الكروموسومي).

تكاثر عذري parthenogenesis تطور البويضة دون حدوث إخصاب، مثل المن، والنحل، والنمل، وبعض السحالي.

تكاثر لاجنسي asexual reproduction طريقة لتكاثر المخلوقات الحية، لا يشمل التقاء جاميت ذكري مع جاميت انثوي، أي إنه تكاثر دون إخصاب، يتضمن الانقسام المتساوي حيث تنقسم الخلية ببساطة إلى نصفين متساويين متطابقين جينيًّا لخلية الأم، ويُعدّ الانشطار والتبرعم تكاثرا لاجنسيًّا.

تكافل Symbiosis الحالة التي يعيش فيها مخلوقان مختلفان أو أكثر مع بعضهما في ترابط محكم؛ يشمل التطفل (ضار لأحد المخلوقات الحية)، والتعايش (مفيد لأحدهما، ولا يؤثر في الآخر)، والتقايض (مفيد لكليهما).

تكافل داخلي Endosymbiosis نظرية تقترح أن الخلايا حقيقة النوى نشأت من تكافل بين أنواع مختلفة من بدائيات النوى.

تكافؤ المن mutualism علاقة تكافلية، اثنان أو (أكثر) من المخلوقات الحية تتعايش معًا، وكلا الطرفين يتبادلان المنفعة.

تكرار الأليل allele frequency عدد مرات ظهور الأليلات في الجماعة، ويعبر عنه بوصفه نسبة مئوية من المجموع الكلي للجماعة، على سبيل المثال، يظهر بنسبة 84 و. (84%)

تكرار الطراز الجيني Genotype Frequency هو مقياس حدوث طراز جيني ما في مجموعة سكانية معينة، يعبر عنها وصفها جزءًا من المجموع الكلي، فمثلاً 0.25 (25%) هي نسبة حدوث طراز جيني متنحٍّ متماثل.

تكرار إعادة الاتحاد Recombination frequency قيمة يتم الحصول عليها عن طريق قسمة عدد النسل المهجن على العدد الكلي للنسل في تزاوج وراثي معين. يتم تحويل هذه القيمة إلى نسبة مئوية، حيث إن كل 1% من إعادة الاتحاد تسمى وحدة خارطة.

التكرارات الطرفية الطويلة long terminal repeat نوع معين من القوافز الارتجاعية، الذي يملك عناصر متكررة عند أطرافه. تشكل هذه التكرارات ما يقارب 8% من جينوم الإنسان.

تكرارات بسيطة التعاقب Simple sequence Repeat (SSR) تسلسل من النيوكليوتيدات من (1-3) مثل CA أو CCG تكون متكررة آلاف المرات.

تكوين الأنبوب العصبي neurulation عملية تحدث في المراحل المبكرة من تطور الجنين، وفيها تتغلظ حزمة ظهرية من الإكتوديرم (الطبقة الجرثومية الخارجية) وتلتف لِتُكوّن الأنبوب العصبي.

تكوين الجاسترولا (التبطين) Gastrolation عملية تطورية تحوّل البلاستيولا إلى جنين يمتلك ثلاث طبقات بدائية جرثومية: الإندوديرم، والميزوديرم، والإكتوديرم. تتضمن هذه العملية هجرة أعداد كبيرة من الخلايا لتحويل التركيب المجوف إلى تركيب ذي ثلاث طبقات.

تكوين جلوكوز جديد Gluconeogenesis تصنيع الجلوكوز من مصادر غير كربوهيدراتية (مثل البروتينات أو الدهون).

تكوين جنيني غير محدد indeterminate development نوع من التكوين الجنيني في الحيوانات تكون به الخلايا الجنينية القليلة الأولية متطابقة، وأي واحدة من هذه الخلايا إذا ما فصلت عن الأخريات فإنها تتطور إلى مخلوق كامل، أي إن مصير هذه الخلايا غير محدد.

تكيف adaptation خصائص تركيبية وسلوكية تعزز من احتمال مخلوق حي في البقاء والتكاثر في بيئة معينة؛ لأن المخلوقات الحية جميعها تتفاعل مع المخلوقات الأخرى ومع مكونات البيئة غير الحية بطرق تؤثر في بقائها، ونتيجة لذلك، فإنّ المخلوقات تطوّر تكيفات لبيئاتها.

تلاصق adhesion ترابط جزيئات مستقطبة مَعَ مواد مستقطبة أخرى. الماء قادر على التلاصق مَعَ أيّ مادة مستقطبة يمكن أنْ يرتبط معها بروابط هيدروجينية.

تلاؤم Fitness المساهمة الجينية للفرد في الأجيال اللاحقة. التلاؤم النسبي هو ملاءمة الفرد مقارنة ببقية الأفراد في المجموعة السكانية.

تلقيح pollination انتقال حبوب اللقاح من المتك إلى الميسم.

تلون الدفاعي aposematic coloration ألوان براقة تحذيرية لبعض الحيوانات مع دفاعات فعالة جسمية أو كيميائية.

تماثل جانبي bilateral symmetry سطح مستوٍ واحد يقسم المخلوق الحي إلى نصفين متشابهين كل منهما صورة مرآة للآخر.

تماثل خماسي شعاعي pentaradial symmetry تماثل شعاعي خماسي الأجزاء مميز للأفراد البالغة لشوكيات الجلد.

تمايز differentiation عملية تطورية يحدث بها تحول تقدمي للخلايا غير المتخصصة تقريبًا إلى خلايا أكثر تخصصًا.

تمسخ denaturation فقدان التشكل الأصيل للبروتينات أو الأحماض النووية نتيجة لتغير درجة الحرارة، أو الحموضة المتطرفة، والتحوير الكيميائي، والتغير في القوة الأيونية أو القطبية التي تحدث اضطرابًا في التفاعلات غير المحبة للماء؛ وعادةً ما يرافق ذلك فقدان الفعالية الحيوية.

تنظيم ما بعد النسخ آلية للتحكم في زيادة التعبير عن جين معين تعمل بعد إتمام عملية نسخ mRNA.

تنفس لاهوائي anaerobic respiration عملية تنفس تحدث بغياب الأكسجين حيث تستخدم جزيئات أخرى غير الأكسجين بوصفها مستقبلات للإلكترونات في سلسلة نقل الإلكترونات في عملية إنتاج الطاقة في الخلية.

تنفس هوائي aerobic respiration عملية أيضية تحدث في ميتوكندريا خلايا حقيقيّات النّوى بوجود الأكسجين. يُعدُّ الأكسجين مستقبل إلكترونات خلال سلسلة من عمليات انتقال الإلكترونات، تُؤخذ الإلكترونات من G_3P وتُعطى إلى الأكسجين، مُكوِّنة ماء، ويتمُّ أيضًا إنتاج كمية مناسبة من ATP.

تنفس تأكسدي oxidative respiration عملية نشاط خلوي يتم فيها تكسير جزيئات الجلوكوز وجزيئات أخرى إلى ماء وثاني أكسيد الكربون مع إطلاق طاقة.

تنفس خلوي cellular respiration الحصاد الأيضي للطاقة بعملية التأكسد التي تعتمد في النهاية على جزيء الأكسجين؛ الناتج من دورة كربس والفسفرة التأكسدية.

تنفس ضوئي photorespiration عمل الأنزيم روبيسكو، الذي يحفز أكسدة RuBp لإعطاء ثاني أكسيد الكربون، هذا يعكس تثبيت الكربون، ويقلل من إنتاجية البناء الضوئي.

تنوع speciation عملية عن طريق أو من تشعب نوع سلفي إلى نوعين متحدرين.

تنوع حيوي biodiversity عدد الأنواع ومدى تكيفها السلوكي، والشكل الخارجي، والتكيف الوظيفي، وتكيفات أخرى في منطقة ما.

تنوع متحد الموطن sympatic speciation تمايز مجموعات سكانية في داخل منطقة جغرافية شائعة إلى نوع.

تنوع مختلف الموطن allopatric speciation التنوع الذي يحدث عندما تُعزل المجموعات جغرافيًّا؛ لأنها تطور فروقًاجذرية تقود إلى التنوع.

تنوع مستمر (متواصل) continuous variation التنوع أو الاختلافات في الصفة التي تحصل على مدى مستمر أو متواصل مثل صفة الطول في الإنسان؛ غالبًا تحصل عندما يتم تحديد الصفة من مساهمة أكثر من جين واحد.

تهجين hybridization تزاوج آباء غير متشابهين.

تهجين ثنائي dihybrid cross تزاوج مفرد يتضمن صفتين مختلفتين، مثل لون الأزهار وطول الساق.

تهجين اللامع في الموقع -Fluorecent in situ hybridiza tion طريقة تُستخدم لإيجاد تسلسلات معينة من DNA على الكروموسومات باستخدام مسبار معلّم باللصف (اللمعان أو الإضاءة).

تهجين تبادلي reciprocal recombination آلية للتهجين الوراثي في المخلوقات حقيقية النوى فقط، حيث يتبادل كروموسومان الأجزاء (القطع)، ويمكن أن تحدث بين الكروموسومات غير المتماثلة، ولكن عادة ما يحدث التبادل بين الكروموسومات المتماثلة خلال عملية الانقسام الاختزالي.

توازن هاردي– واينبرغ Hardy-Wemberg equilibrium وصف رياضي لحقيقة أن تكرار الأليل والطراز الجيني يبقى ثابتًا في مجموعة سكانية يحدث بها التزاوج بشكل عشوائي وبغياب التزاوج الداخلي، أو الانتخاب، أو أي قوة تطورية أخرى؛ في العادة ينص على ما يأتي: إذا كان تكرار الأليل a هو p وتكرار الأليل b هو q فإن تكرار الطراز الجيني المحتمل بعد جيل واحد من التزاوج العشوائي سيكون دائمًا $1=2pq+q_2+p_2$.

توتر سطحي Surface tension توتر السطح للمواد السائلة، يسببه تماسك جزيئات السائل. يمتلك الماء توترًا سطحيًا كبيرًا جدًا.

توزيع ثنائي binomial distribution توزيع الطرز الشكلية (المظهرية) التي تظهر عند تزاوج أفراد لديهم اثنان من الأليلات البديلة.

توزيع مستقل independent assortmen في تزاوج ثنائي الهجين، تتوزع أليلات كل جين بشكل مستقل. للجينات الموجودة على كروموسومات مختلفة، يكون هذا بسبب الاصطفاف العشوائي للأزواج المتماثلة في أثناء الطور الاستوائي الأول من الانقسام الاختزالي (المنصف). للجينات الموجودة على الكروموسوم نفسه، يحدث هذا عندما يكون موقعا الجينين بعيدين بشكل كافٍ لأعداد متساوية فردية أو زوجية من أحداث العبور المتعددة.

تويتة Morula كرة صلبة من الخلايا تتكون في المراحل المبكرة من تطور الجنين.

تويج corolla البتلات، بمجموعها في أغلب الأحيان تمثل الحلقة الملونة الواضحة من الزهرة.

تيلوميريز telomerase أنزيم يصنع القطع الطرفية لكروموسومات الخلايا حقيقية النوى باستخدام قالب RNA داخلي.

تيوبيولن Tubulin وحدات بروتنية كروية تُكوّن الأنيبيبات الدقيقة الأسطوانية المجوفة.

ث

ثانوية الفم deuterostome أي عضو من مجموعة الحيوانات ذات التناظر الجانبي الثنائي، تتطور فيه فتحة الشرج في البداية ثُمّ الفم. شوكيات الجلد والفقريات هي حيوانات أوليات فتحة الشرج.

ثايلاكويدات Thylakoids في البلاستيدات الخضراء، غشاء داخلي مُنظم ومعقد يتكون من أقراص مسطحة؛ تحتوي النظام الضوئي المستخدم في التفاعلات المعتمدةِ على الضوء خلال عملية البناء الضوئي.

ثدييات حقيقية (مشيمية) Eutherian حيوان ثديي ذو مشيمة.

ثغور stomata في النباتات، فتحات صغيرة محاطة بالخلايا الحارسة الموجودة في بشرة الأوراق والسيقان، ويمر الماء إلى الخارج من النبتة بشكل كبير من خلال هذه الثغور.

ثقب البلاستيولا blastopore في جنين الفقريات، الفتحة التي تربط تجويف المعي القديم (البدائي) لمرحلة الجاسترولا مع الخارج.

ثقوب نووية Nuclear pores واحد من عديد الثقوب المتناهية الصغر والمعقدة المنتشرة على الغلاف النووي التي تسمح بالمرور الاختياري للبروتينات والأحماض النووية إلى داخل النواة وخارجها.

ثلاثي النسخة الكروموسومية الجسمية Trisomic وصف لحالة يتم خلالها اكتساب نسخة من كروموسوم نتيجة لعدم انفصال الكروموسومات المتماثلة خلال عملية الانقسام الاختزالي. نتيجة لذلك، يمتلك الجنين ثنائي المجموعة الكروموسومية نسخة إضافية من هذا الكروموسوم الجسمي. في الإنسان يمكن للفرد ثلاثي النسخة الكروموسومية أن يعيش إذا كان الكروموسوم الجسمي صغيرًا. الأفراد المصابون بمتلازمة داون لديهم ثلاث نسخ من الكروموسوم رقم 21.

ثلم انشطار cleavage furrow الانقباض الذي يتشكل خلال انقسام السيتوبلازم في الخلايا الحيوانية والمسؤول عن تقسيم الخلية إلى خليتين ابنتين.

ثمرة Fruit في النباتات الزهرية، هي المبيض (أو مجموعة من المبايض) الناضج المحتوي على البذور.

ثنائي الأنوية dikaryotic في الفطريات، امتلاك زوج من الأنوية في داخل كل خلية.

سكريات ثنائية disaccharide شكل من أشكال الكربوهيدرات يتكون بربط وحدتين من السكريات البسيطة مع بعضهما عن طريق رابطة تساهمية.

ثنائي المسكن dioecious هو امتلاك العناصر الذكرية والأنثوية في أفراد مختلفين.

ثنائي أسيل جليسرول diacylglycerol (DAG) رسول ثان يُطلق مع إينوسايتول ثلاثي الفوسفات عندما يُحلّل PIP2 عن طريق أنزيم محلل الدهون المفسفرة C. يمتلك ثنائي أسيل جليسرول تأثيرات خلوية متنوعة من خلال تنشيطه البروتينات المفسفرة.

ثنائية الأقواس diapsid مجموعة من الزواحف تمتلك زوجين من الفتحات في الجمجمة: واحدة جانبية والأخرى ظهرية. أحد أنساب هذه المجموعة أعطى الديناصورات، والزواحف الحديثة، والطيور.

ثنائية الحول (ذات الحولين) biennial نباتات تتطلب موسمين لإكمال دورة حياتها عادة، خلال السنة الثانية من النّموّ، تكون أزهارًا.

ثنائية الشعب biramous فرعان اثنان، صفة للزوائد المفصلية في القشريات.

ج

جاسترولا gastrula في الفقريات، مرحلة جنينية تتحول فيها البلاستيولا المكونة من طبقة واحدة من الخلايا إلى جنين يمتلك ثلاث طبقات هي: الإكتوديرم، والإندوديرم، والميزوديرم.

جاميت Gamete خلية تكاثرية أحادية المجموعة الكروموسومية.

جاميتية ذكرية antheridium, pl. antheridia محافظ جاميتية ذكرية متعددة الخلايا تتشكل عند قمة النبات الجاميتي الورقي في الحزازيات تنتج الكثير من الحيوانات المنوية.

جدار أولي primary wall في النباتات، طبقة جدارية تترسب خلال فترة زيادة حجم الخلية.

جدار خلوي cell wall الطبقة القاسية الخارجية لخلايا النباتات وبعض الطلائعيات ومعظم البكتيريا؛ وهذا الجدار يحيط بالغشاء الخلوي.

جدار خلوي ثانوي secondary cell wall في النباتات، الطبقة الداخلية من الجدار الخلوي. يمتلك هذا الجدار تركيبًا ليفيًا دقيقًا عالي التنظيم، وعادة ما يكون مُغطى باللجنين.

جذر root المحور الهابط من النبات عادةً. عادةً ما يوجد تحت التربة، ويعمل على تثبيت النبات، والنقطة التي تصل من خلالها المعادن والماء للنبات.

جذور حرة Free radical ذرة متأينة تمتلك واحدًا أو أكثر من الإلكترونات الحرة (غير المزدوجة)، تنتج نتيجة قذف الإلكترونات من الذرة بعد اكتسابها للطاقة من خلال إشعاعات أيونية. وتتفاعل هذه الجذور الحرة بشكل قوي مع جزيئات أخرى، مثل DNA، ما يسبب حدوث تلف وطفرات.

جذير radicle جزء من جنين النبات يتطور إلى جذر.

جرابيات marsupials ثدييات تلد صغارًا غير مكتملة النمو، في بعض الأحيان بعد ثمانية أيام من الإخصاب، وتبقى في الجِراب.

جرانا pl Grana أكياس مسطحة متصلة مع بعضها ومرتبة على شكل طبقات عمودية (الثايلاكويدات) وتشكل جزءًا من نظام أغشية الثايلاكويد في البلاستيدات الخضراء.

جرعة تعويضية dosage compensation ظاهرة يتم فيها الحفاظ على التعبير عن الجينات الموجودة على الكروموسومات الجنسية بشكل متساوٍ في الذكور والإناث، على الرغم من الاختلاف في عدد الكروموسومات الجنسية بينهما. في الثدييات، يعدّ تثبيط عمل واحد من كروموسومات X طريقة من طرق حدوث الجرعة التعويضية.

جزيء tRNA المستهل initiator tRNA جزيء tRNA يشارك في بدء عملية الترجمة. في بدائية النوى يحمل هذا الجزيء فورميل ميثيونين؛ في حقيقة النوى يحمل ميثيونين.

جزيئات كبيرة Macromolecules جزيئات حيوية كبيرة جدًا، تُشير بشكل خاص إلى البروتينات، والأحماض النووية، والسكريات المتعددة، والدن ومعقداتها.

جسم مضاد antibody مواد بروتينية تسمى البروتينات الكروية المناعية تكونها خلايا معينة من خلايا الدم البيضاء (lymphocytes) استجابة لدخول مواد غريبة (مولدات الضد) وتطلق في مجرى الدم.

جسم النبات الأولي primary plant body جزء من النبات يتكون من الأجزاء الغضة الطرية من الجذور والسيقان.

جسم النبات الثانوي secondary plant body جزء من النبات يتكون من الأنسجة الثانوية الناتجة عن المرستيم الجانبي؛ الجذع القديم، والتفرعات، وجذور النباتات الخشبية.

جسم أصفر corpus luteum تركيب يتطور مما تبقى من حويصلة جراف بعد تمزق الحوصلة في المبيض بعد الإباضة.

جسم بار Barr body تركيب غامق وكثيف يرى في الطور البيني لنواة خلية الفرد مع أكثر من كروموسوم جنسي X واحد. وهو كروموسوم جنسي X واحد مكثف وغير نشط. فقط كروموسوم جنسي X واحد يبقى نشطًا في كل خلية بعد مرحلة التطور الجنيني.

جسم صلب corpus callosum حزمة من الألياف العصبية تربط نصفي كرة المخ الأيمن والأيسر في الإنسان أو الرئيسيات الأخرى.

جسم قاعدي basal body عضيات سيتوبلازمية، أسطوانية الشكل جوفاء ذاتية الاستنساخ، يتألف جدارها من تسع مجموعات متوازية من الأنيبيبات الدقيقة، وتضم كل مجموعة ثلاثة أنيبيبات دقيقة متصلة معًا تبرز منها الأهداب أو الأسواط.

جسم قطبي polar body خلية صغيرة غير عاملة تنتُج خلال الانقسامات الاختزالية المؤدية إلى تكوين الجاميتات في الفقريات.

جسيم التضاعف Replisome تجمع جزيئي كبيرمن الأنزيمات الداخلة في عملية تضاعف DNA تشبه الرايبوسومات في عملية تكّون البروتينات.

جسيم التعرُّف إلى الإشارة Par-signal Recogntition (SRP) في حقيقيات النوى، معقد سيتوبلازمي من البروتينات الذي يتعرف، ويرتبط بتعاقب الإشارة لسلسلة عديد الببتيد، وبعد ذلك يرسو مع مستقبل يشكل قناة في غشاء الشبكة الإندوبلازمية. بهذه الطريقة، تتحرر سلسلة عديد الببتيد إلى داخل تجويف الشبكة الإندوبلازمية.

جسيم محطم البروتين proteasome عضي أسطواني خلوي كبير يعمل على تحطيم البروتينات المعلمة بـ..ubiquitin

جسيمات الوصل Spliceosoms في حقيقيات النوى، معقد يتكون من الكثير من RNA sn وبروتينات مشتركة أخرى مسؤولة عن إزالة التعاقبات المعترضة وربط التعاقبات المشفَّرة لتحويل المنسوخ الأولي pre (mRNA–) إلى RNA رسول ناضج.

جسيمات نووية Nucleosomes معقد يتألف من DNA مزدوج يلتف حول مركز من ثمانية من بروتينات الهستون.

جغرافية حيوية biogeography دراسة التوزيع الجغرافي للأنواع.

جلايفوسيت Glyphosate مبيد نباتي قوي قابل للتحلل، يعمل على تثبيط عمل أنزيم مخلق EPSP، وهو الأنزيم النباتي الذي يعمل على تصنيع الأحماض الأمينية العطرية؛ سمحت الهندسة الوراثية بعمل محاصيل زراعية مقاومة لهذا المبيد.

جلايكوجين Glycogen نشا حيواني، عديد التسكر متشعب معقد يستخدم بوصفه مخزنًا للغذاء في الحيوانات، والبكتيريا، والفطريات.

جلايوكسيسوم Glyoxysome عضيات خلوية صغيرة أو أجسام دقيقة تحتوي على أنزيمات ضرورية لتحويل الدهون إلى كربوهيدرات.

جلوكاجون Glucagon هرمون فقري يُفرز من البنكرياس، ويعمل على البدء بتحطيم جلايكوجين إلى وحدات جلوكوز.

جلوكوز Glucose سكر سداسي الكربون شائع ($C_6H_{12}O_6$)؛ أكثر السكريات أحادية التسكر شيوعًا عند معظم المخلوقات.

جليد cuticle طبقة لا خلوية من مادة شمعية أو دهنية (تتشكل من مادة كيوتين) على السطح الخارجي من خلايا البشرة.

جليسرول ثلاثي الأحماض الدهنية Triglyceride جزيء دهني مكون من جليسيرول وثلاثة أحماض دهنية.

جنس Genus مجموعة تصنيفية يقع ترتيبها تحت العائلة وفوق النوع.

جنين Embryo مرحلة تطورية متعددة الخلايا تتبع الانقسام الخلوي للز يجوت.

جهاز الأغشية الداخلي Endomembrane system جهاز من مكونات غشائية متصلة موجود في الخلايا حقيقية النوى.

الجهاز العصبي البدني somatic nervous system في الفقريات، عصبونات الجهاز العصبي الطرفي التي تسيطر على العضلات الهيكلية.

الجهاز العصبي الذاتي autonomic nervous system يتكون من أعصاب دماغية وشوكية تنقل السيالات العصبية إلى كل من العضلات الملساء والقلب وبعض الغدد، وتنقل بعض الإحساسات من أعضاء داخلية مختلفة إلى الجهاز العصبي المركزي. ويشمل الجهاز العصبي الودي والجهاز العصبي شبه (نظير) الودي.

جهاز ليمفي lymphatic system في الحيوانات، جهاز دوري مفتوح يقوم باسترجاع الماء الذي دخل بين الخلايا من الدم (الليمف)؛ يضم هذا الجهاز العُقد الليمفية، والطحال، والغدة الزعترية، واللوزتين.

جهاز المغزل spindle apparatus تجمع يعمل على فصل الكروموسومات خلال الانقسام الخلوي، يتكون من أنيبيبات دقيقة (ألياف مغزلية) ويتم تجميع هذا الجهاز في الطور التمهيدي عند خط استواء الخلية المنقسمة.

جهاز دهليزي vesibular apparatus جهاز حسي معقد في الأذن الداخلية يحافظ على توازن حركة الرأس وتوجيهه في الفقريات.

جهاز دوري (جهاز دوران الدم) circulatory system شبكة من الأوعية الدموية في الحيوانات السيلومية التي تحمل السوائل من مناطق مختلفة وإليها من الجسم.

جهاز دوري مغلق closed circulatory system جهاز الدوران الذي فيه الدم يفصل عن سوائل الجسم الأخرى.

جهاز دوري مفتوح open circulatory system جهاز دوران يتدفق فيه الدم في تجاويف، حيث يختلط بسوائل الجسم، ثم يعود ويدخل إلى الأوعية في موقع آخر.

جهاز عصبي مركزي (CNS) system جزء من الجهاز العصبي يحدث فيه معظم الربط؛ في الفقريات، يتكوّن من الدماغ والحبل الشوكي؛ في اللافقريات عادة يتألف من حبل واحد أو أكثر من النسيج العصبي، جنبًا إلى جنب مع ما يرتبط بها من العقد.

جهاز هضمي كامل complete digestive system جهاز هضمي له كل من الفم والشرج، ويسمح بتدفق المواد المهضومة في اتجاه واحد.

جهد العتبة threshold أقل مستوى من المؤثر نحتاج إليه لإزالة استقطاب العصبون.

جهد الفعل action potential مراحل إزالة الاستقطاب وعكسه وإعادته التي تحدث في منطقة ما في غشاء العصبون بسبب تعرضه لمؤثر، وينتج سيال عصبي أو جهد فعل عندما تصل إزالة الاستقطاب حدًّا معينًا (55- مليفولت في بعض محاور الثدييات) في المنطقة التي ينشأ فيها المحور من جسم العصبون.

جيب sinus تجويف أو فراغ في داخل النسيج أو العظم.

جيل البنوي الأول First Filial (F1) Generation نسل ناتج عن تزاوج بين أجيال أبوية؛ في تزاوج تجريبي، هذه الآباء عادة ما تمتلك طرزًا شكلية مختلفة.

جيل بنوي ثانٍ Second filial generation الأبناء الناتجون عن عملية تزاوج أفراد من الجيل البنوي الأول.

جين Gene الوحدة الأساسية في الوراثة، وهو تسلسل نيوكليوتيدات DNA على الكروموسوم ومسؤول عن تصنيع جزيئات البروتين، tRNA، أو mRNA، أو تنظيم عملية استنساخ DNA.

جين P53 gene P53: جين ينتج بروتين P35 الذي يراقب سلامة DNA وكماله، ويمنع انقسام الخلية في حالة حدوث ضرر في DNA. الكثير من أنواع السرطان مرتبطة بخلل غياب هذا الجين.

جين الحساسية لورم أرومة شبكية العين retinoblastoma susceptibility gene جين إذا حدثت به طفرة يجعل الأفراد عرضة لنوع نادر من سرطان شبكية العين، وأول الجينات الكابحة للورم تم اكتشافها.

جين الفجوة Gap gene واحد من جينات عدّة محددة في تطور جنين ذبابة الفاكهة، حيث يعمل على تقسيم الجنين إلى قطع كبيرة في عملية تسمى التقسيم. الجين الأحدب hunchback هو جين فجوة.

جين هوكس Hox gene مجموعة من الجينات تحتوي على الصندوق المتجانس تتحكم في الأحداث التطورية في الجنين (التكون الجيني). عادة ما تكون على شكل تجمعات. لقد تم حفظ هذه الجينات في الكثير من الحيوانات المختلفة متعددة الخلايا، في الفقريات واللافقريات، على الرغم من ذلك فإن أعداد التجمعات تتغير مع التطور، مؤديًا ذلك، إلى وجود أربعة تجمعات عند الفقريات.

جينات التقسيم segmentation gene أي واحد من الثلاث مجموعات من الجينات التي تتحكم في تطور خطة تقسيم الجسم في الحشرات، وتضم جينات الفجوة، وجينات قانون الأزواج وجينات قطبية القطعة.

جينات الذاتية homeotic gene واحد من سلسلة جينات «المفتاح الرئيس» التي تحدد شكل تطور القطع في الجنين.

جينات مرتبطة linked genes جينات قريبة من بعضها مكانيًّا ولهذا فهي تنعزل مع بعضها، حدوث إعادة الإتحاد بين الجينات المرتبطة يمكن استخدامه من أجل عمل خريطة لِبُعد الجينات عن بعضها في كروموسوم ما.

جينات مستقيمة Orthologues الجينات التي تعكس المحافظة على جين واحد موجود في السلف.

جينات الورم الأولية protooncogenes جينات خلوية طبيعية تستطيع أن تعمل بوصفها جينات ورم عند حصول طفرة فيها.

جينات قابلة للنقل (قافزة) Transposones سلسلة من DNA قابلة للنقل.

جينات قانون الأزواج pair rule gene جينات محددة في ذبابة الفاكهة تنظم عن طريق جينات الفجوة وتظهر على شكل شريط طويل من الخلايا، وتقسم الجنين عن طريق عملية تدعى التقسيم.

جينات قطبية القطعة segment polarity genes أي واحد من الجينات المحددة في تطور ذبابة الفاكهة. يتم التعبير عنها في شرائط تقسم الشرائط المتكونة عن طريق جينات قانون الأزواج في عملية التقسيم.

جينات كاذبة Pseudogene نسخة من جين لا يتم نسخها.

جينات متوازية Paraloguses جينان في مخلوق حي ما نشأ من تضاعف جين مفرد (واحد) في السلف.

جينات مثبطة للسرطان Tumor – suppressor genes جين يعمل عادةً على تثبيط انقسام الخلايا، الشكل المطفر منه يؤدي إلى فرط في انقسام الخلايا السرطانية، ولكن عندما تكون نسختا هذا الجين طافرتين.

جينات مسرطنة oncogenes شكل معتل (متغير، طافر) للجين المنظم للنمو يسبب إفراطًا في نمو الخلايا وانقسامها.

جيوب بلعومية pharyngeal pouches في الحبليات، المناطق الجنينية التي تعطي الشقوق البلعومية في الحبليات المائية والبحرية والفقريات، ولكن لا تطور ثقوبًا للخارج في فقريات اليابسة.

حاجز septum جدار بين تجويفين.

ح

حالات الصفة character state في التفرع التطوري، شكل واحد من شكلين أو أكثر من أشكال متميزة لصفة ما، مثل وجود أو عدم وجود صفة «الأسنان» في الفقريات الرهلية.

حمض البوليك Acid uric نواتج فضلات نيتروجينية غير ذائبة تنتج بشكل كبير من الزواحف، والطيور، والحشرات.

حمض الجاسمونيك jasmonic acid جزيء عضوي يعدّ جزءًا من الاستجابة لجرح ما عند النبات؛ يحفز هذا الحمض إنتاج مثبط هاضم البروتين.

حمض السلسليك Salicylic acid في النباتات، مركب عضوي يعطي إشارة بعيدة المدى عن أجل اكتساب مقاومة جهازية لدى النبات.

الحمض النووي الرايبوزي منقوص الأكسجين (deoxyri-bonucleic acid (DNA المادة الوراثية في كل المخلوقات الحية؛ مكون من سلسلتين متكاملتين من النيوكليوتيدات تلتفان على شكل حلزون مزدوج.

حامل vector في البيولوجيا الجزيئية، البلازميد، الفيروسات البكتيرية أو الكروموسومات الصناعية التي تنقل جزيء DNA المهجن إلى داخل خلية العائل.

حامل suspensor في النباتات معراة ومغطاة البذور، ينمو الحامل من واحدة من أول خليتي الزيجوت، حامل مغطاة البذور يوفر مسارًا غذائيًا من أنسجة الأم إلى الجنين. في النباتات معراة البذور الحامل يضع الجنين بالقرب من مخازن الغذاء.

حاملة العجل trochophore نوع مميز من اليرقات حرة المعيشة توجد في مجموعة الحيوانات ذات العرف المدوّر.

حاملة الغش veliger المرحلة الثانية ليرقة الرخويات، وتحدث بعد حاملة العجل. وهناك، يمكن ملاحظة بدء ظهور القدم، والصدفة، والعباءة.

حبل ظهري notochord واحد من أهم الخصائص **nerve cord حبل عصبي** المميزة للحبليات، يمتد بشكل طولي فقط تحت السطح الظهري للجنين، وفي الفقريات يتمايز إلى الدماغ والنخاع الشوكي.

حبل ظهري notochord في الحبليات، قضيب ظهري غضروفي يمتد على طول الجسم، ويكّون الكل العظمي المحوري البدائي في كل أجنة الحبليات.

حث (1) Induction إنتاج أنزيمات استجابة لوجود المادة الحليلة، آلية يتم من خلالها ارتباط المادة المحفزة إلى المثبط ما يسمح باستنساخ المنطقة الفعّالة. هذا يشاهد في المناطق الفعالة الهادمة، ويسبب إنتاج أنزيمات تحطم المواد حال وجودها فقط. (2) في التطور الجنيني، هي العملية التي يكون بها تطور خلايا معينة متأثرًا بالتفاعل بخلايا أخرى مجاورة.

حجاب حاجز (1) diaphragm في الثدييات، طبقة من النسيج العضلي تفصل بين التجويفين؛ البطني والصدري وتؤدي دورًا في عملية التنفس (2) أداة لمنع الحمل تستخدم لإغلاق مدخل الرحم مؤقتًا، وبذلك تمنع دخول الحيوانات المنوية عند الجماع.

حجرة الكرش Rumen كمية الهواء المتبقية في الرئتين بعد إخراج أكبر كمية ممكنة من الهواء عند الزفير.

حجم باقٍ Residual volume في الحيوانات، سلسلة متعاقبة من انقباض حركة العضلات وانبساطها على طول الأنبوب مثل قناة البيض والقناة الهضمية تؤدي إلى دفع المواد مثل البيضة والغذاء خلال الأنبوب.

حذف deletion نوع من أنواع الطفرات يتم فيها فقد جزء من الكروموسوم، إذا تم فقد كمية كبيرة من المعلومات يمكن للحذف أن يكون قاتلاً.

حرارة Heat مقياس لحركة الجزئيات العشوائية، كلما زادت الحرارة، زادت الحركة. الحرارة هي أحد أشكال الطاقة الحركية.

حرارة التبخر Heat of vaporization كمية الحرارة اللازمة لتحويل جرام واحد من مادة ما من سائل إلى غاز.

حركة دودية peristalsis في الميتوكندريا، المحلول في الفراغ الداخلي المحاطة بالأعراف التي تحتوي على الأنزيمات وجزيئات أخرى تدخل في عملية التنفس التأكسدي. بشكل عام، ذلك الجزء من النسيج الذي ينغمر فيه العضو أو الزائدة.

حشوة matrix في النباتات الوعائية، طبقة أو أكثر من الخلايا تحيط بالأنسجة الوعائية للجذر، وعادةً تكون مرتبطة خارجيًّا بالبشرة الداخلية وداخليًّا باللحاء.

حشوة stroma في البلاستيدات الخضراء، مادة شبه سائلة تُحيط بالثايلاكويد، وتحتوي على أنزيمات تصنيع الجزيئات العضوية من ثاني أكسيد الكربون.

حفرة Fovea انخفاض صغير في مركز الشبكية يمتلك كثافة عالية من المخاريط، وهي المنطقة المسؤولة عن إعطاء رؤية واضحة للأجسام.

حقيقية التغذية Entrophic بحيرة تتوافر فيها المعادن والمواد العضوية بكثرة.

حلزون مزدوج double helix تركيب لجزيء DNA، يحدث به التفاف سلسلتين من النيوكلوتيدات المتكاملة حول محور حلزوني مشترك.

دورة كربس Krebs cycle اسم آخر لحلقة حامض الستريك؛ أيضًا تسمى دورة الحامض ثلاثي الكربوكسيل (TCA).

حلقة محيطة pericycle نتوء نسيجي صغير.

دورة كالفن Calvin cycle تفاعلات الظلام في البناء الضوئي C_3 وتسمى دورة كالفن- بينسون أيضا.

حلمة papilla مبلمر من النيوكليوتيدات. الأنوع الرئيسة هي: الحمض النووي الرايبوزي منقوص الأكسجين وثنائي السلاسل، النوع الآخر الحمض النووي الرايبوزي وعادةً ما

يكون من سلسلة واحدة.

حمض أميني amino acid وحدات البناء الرئيسة للبروتينات، تحتوي الأحماض الأمينيّة على مجموعة أمين ($-NH_2$) ومجموعة الكاربوكسيل الحمضيّة ($-COOH$) مرتبطتين بذرة كربون مركزية، إضافة إلى ذرة هيدروجين ومجموعة وظيفية جانبية يُشار إليها بـ R، إنَّ الصِّفات الفريدة لكلّ حمض أميني تُحدِّدها طبيعة المجموعة R.

حمض acid مادة تتفكك في الماء لتزيد تركيز أيونات الهيدروجين (وتخفض قيمة pH).

حمض نووي nucleic acid نوع من الأحماض النووية يتميز بوجود السكر الرايبوزي واليوراسيل، يضم .**rRNA ،tRNA** .**mRNA**

حمض نووي رايبوزي ribonucleic acid جزيئات دهنية تمتلك رابطتين ثنائيتين على الأقل بين ذرات الكربون المتعاقبة لسلسلة الأحماض الدهنية.

حمض نووي مكمل complementary DNA (cDNA) نسخة من DNA لـ mRNA المستنسخ، أنتج بفعل الأنزيم الناسخ العكسي.

حنجرة larynx صندوق الصوت؛ عضو غضروفي يقع بين البلعوم والقصبة الهوائية، وهو مسؤول عن إنتاج الصوت في الفقريات.

حويصلات تشابكية synaptic vesicle حويصلات من النواقل العصبية تُنتَج في النهايات العصبية. الحويصلات المملوءة تهاجر إلى الغشاء قبل التشابكي، تلتحم به، وتفرز المواد.

حوامل التفعيل Expression Vector نوع من الحوامل (بلازميدات أو فيروسات البكتيريا) يحتوي على التسلسل الضروري لدفع استنساخ DNA المدخل في نوع محدد من الخلايا وترجمته.

حوصلة ampulla كيس عضلي عند قاعدة كل قدم أنبوبي في بعض شوكيات الجلد، يحتوي سائلًا له دور في حركة على أرضية البحر.

حويصلات تشابكية synaptic vesicle الناقلة العصبية إلى الشق التشابكي.

حويصلات هوائية alveolus, pl. alveoli أكياس صغيرة تتجمع مثل قطوف العنب، يزوِّد هذا كلّ رئة بمساحة سطح كبير لتبادُل الغازات. تتكون كلّ حويصلة هوائية من نسيج طلائي يبلغ سمكه خليّة واحدة، ويُحاط بالشُّعيرات الدّمويّة التي تمتلك جدارًا سمكه طبقة واحدة من الخلايا أيضًا.

حويصلة vesicle كيس غشائي داخل خلوي صغير يتم عن طريقه نقل مواد متنوعة وتخزينها.

الحيوانات المنوية الناضجة spermatoza الجاميت الذكري، وعادةً أصغر من الجاميت الأنثوي وعادةً ما يكون متحركًا.

حيوانات حلزونية spiralian عضو من مجموعة من الحيوانات اللافقرية تمتلك تفلجًا حلزونيًّا. من الأمثلة عليها الحلزونيات، والحلقيات، والديدان المفلطحة.

حيوانات خارجية الحرارة Ectotherms حيوانات مثل الزواحف، والأسماك، والبرمائيات، تقوم بتنظيم درجة حرارة أجسامها عن طريق سلوكها أو بما يحيط بها.

حيوانات ليلية nocturnal حيوانات نشطة خاصة في الليل.

خ

خاصية أسموزية osmosis انتشار الماء عبر غشاء شبه منفذ (غشاء يسمح بمرر الماء ويمنع مرور المذاب)، بغياب الاختلافات في الضغط أو الحجم. محصلة حركة الماء تكون من الجانب الأقل تركيزًا بالمذاب إلى الجانب الأعلى تركيزًا به.

خرائط وراثية Genetic map خرائط مجردة تحدد المواقع النسبية للجينات على الكروموسومات بناءً على تكرار إعادة الاتحاد.

خريطة طبيعية Physical map خريطة لتسلسل DNA لكروموسوم معين أو جينوم (محتوى جيني) اعتمادًا على معالم محددة في DNA.

خشب Xylem في النباتات الوعائية، نسيج متخصص، يتكون بشكل رئيس من خلايا ناقلة متطاولة ذات جدار سميك، تقوم بنقل الماء والمذاب خلال جسم النبات.

خشب أولي primary phloem خلايا تشترك في توصيل الغذاء في النباتات.

خصائص بارزة Emergent Properties تنتج خصاص جديدة من الطريقة التي تتفاعل بها المكونات، والغالب أننا لا نستطيع التنبؤ بهذه الخصائص بمجرد معرفة المكونات المفردة.

خصية testis في الثدييات، العضو المُنتج للحيوانات المنوية.

خطافات chelicerae ,pl. chelicera الزوج الأول من الزوائد الأمامية في السلطعون والعناكب المائية، وطائفة العنكبوتيات، والخطافيات مجموعة من المفصليات. والخطافات غالبًا ما تأخذ شكل كماشة أو أنياب.

خلايا T المساعدة helper T cell صنف من خلايا الدم البيضاء يساعد على البدء في الاستجابة المناعية الخلوية والاستجابة المناعية السائلة وإنتاج الأجسام المضادة، تُعدّ هذه الخلايا هدفًا لفيروس الإيدز (نقص المناعة المكتسبة) (HIV).

خلايا البشرة Epidermal cells في النبات، الخلايا التي تشكل مجتمعة الطبقة الخارجية للجسم الأولي للنبات، وتضم أنواعًا من الخلايا المتخصصة مثل الشعيرات والخلايا الحارسة.

خلايا البلعمة Phagocyte خلية تبتلع المخلوقات الحية الدقيقة وجزيئات أخرى.

الخلايا الجنينية الجذعية (ES) Embryonic stem cell (Cell) يتم اشتقاقها من الجنين المبكر، حيث تستطيع هذه الخلايا التطور إلى أنسجة كاملة النضج مختلفة، ويمكن أن تعطي مخلوقًا كامل النضج عند حقنها في البلاستيولة.

خلايا الخط الجرثومي Germ-Line cells خلال تطور الزيجوت، هي الخلايا التي تتنحى جانبًا بعيدًا عن الخلايا الجسمية، التي ستخضع في النهاية للانقسام المنصف (الاختزالي) لإنتاج الجاميتات.

خلايا الدبق العصبي neuroglia خلايا عصبية غير موصلة للسيالات العصبية ومرتبطة بشكل أساسي مع الخلايا العصبية (العصبونات) وتعمل على تزويدها بالدعم الغذائي.

خلايا الدم البيضاء leukocyte خلايا دم بيضاء؛ خلايا دم لا تحمل الهيموجلوبين، تضم هذه الخلايا الخلايا الأكولة الكبيرة والخلايا الليمفية المنتجة للأجسام المضادة.

خلايا الدم الحمراء Erythrocyte خلايا الدم الحمراء الحاملة للهيموجلوبين.

خلايا العظم osteocyte خلايا بانية العظم ناضجة.

خلايا ليمفية Lymphocyte نوع من خلايا الدم البيضاء. هذه الخلايا مسؤولة عن الاستجابة المناعية؛ هنالك نوعان من الخلايا الليمفية: البائية والتائية.

خلايا بانية العظم osteoblast الخلايا المكوّنة (الصانعة) للعظم.

خلايا بائية B cell نوع من الخلايا الليمفية عندما تواجه مع مولد ضد مناسب تكون قادرة على إفراز أجسام مضادة خاصة.

خلايا برنشيمية parenchyma cells أشهر أنواع الخلايا النباتية، تتميز باحتوائها على فجوات كبيرة، وجدران رقيقة، وأنوية وظيفية.

خلايا تائية Tcell نوع من الخلايا الليمفية التي تدخل في الاستجابة الخلوية المناعية والتفاعلات مع الخلايا البائية؛ يعود الحرف (T) في هذه الخلايا إلى حقيقة أنه يتم إنتاجها في الغدة الزعترية (Thymus).

خلايا تائية سامة cytotoxic T cell نوع خاص من خلايا تائية يتم تنشيطها خلال الاستجابة المناعية الخلوية التي تميز الخلايا المصابة وتحطمها.

خلايا ثنائية القطب bipolar cells نوع من الخلايا العصبية المتخصصة تربط المخاريط مع الخلايا العقدية.

خلايا جذعية stem cells خلايا غير متمايزة نسبيًّا في الأنسجة الحيوانية التي لديها القدرة على الانقسام لإنتاج خلايا نسيجية متمايزة.

خلايا جذعية مولدة لخلايا الدم hemopoietic stem cell خلايا في نخاع العظم حيث يتم تكوين خلايا الدم.

خلايا جذعية نوعية النسيج tissue – specific stem cells خلايا جذعية قادرة على التطور إلى خلايا نسيجية معينة مثل العضلات أو الخلايا الطلائية، وهذه الخلايا تبقى موجودة حتى في مرحلة البلوغ.

خلايا جسمية somatic cell أي خلية من خلايا المخلوقات متعددة الخلايا باستثناء الخلايا التي تُوجه لإعطاء الجاميتات (خلايا الخط الجرثومي).

خلايا حقيقية النوى Eukaryote خلايا تتميز بوجود عضيات محاطة بأغشية، أكثرها وضوحًا النواة، وتمتلك أيضًا كروموسومات ذات DNA مرتبط مع البروتينات، المخلوقات مكونة من مثل هذه الخلايا.

خلايا دهنية adipose cells توجد في النسيج الضام المفكك، يمكن لهذه الخلايا أن تجتمع في مجموعات كبيرة مشكلة نسيجًا دهنيًّا Adipose tissue تحتوي كل خلية دهنية قطيرة من ثلاثيات الجليسرول ضمن حويصلة خازنة.

خلايا سكلارنشيمية sclerenchyma cells خلايا متينة وسميكة الجدار تقوي الأنسجة النباتية.

خلايا شوان Schwann cells خلايا داعمة ترتبط بالمحاور العصبية الخارجة من الجهاز العصبي المركزي، وتشترك مع باقي الخلايا المكونة للجهاز العصبي الطرفي.

خلايا صخرية sclereid في النباتات الوعائية، خلايا سكلارنشيمية تمتلك جدارًا ثانويًّا سميكًا مغطى باللجنين وبه الكثير من الفتحات (النقر)؛ وغير متطاولة.

خلايا قاتلة طبيعية Natural Killer cells الخلايا التي لا تقتل الميكروبات الهجومية، ولكن تقتل الخلايا التي تصاب بها.

خلايا قاعدية basophil نوع من خلايا الدم البيضاء تحتوي على حبيبات تتمزق، وتفرز مواد كيميائية تعزز استجابة التهابية، مهمة في إحداث استجابات أعراض الحساسية.

خلايا متعادلة neutrophil أكثر أنواع خلايا الدم البيضاء المحببة وفرةً، قادرة على ابتلاع المخلوقات الحية الدقيقة والجزيئات الغريبة الأخرى، تشكل خلايا الدم البيضاء المحببة ما نسبته 50–70% من العدد الكلي لخلايا الدم البيضاء.

خلايا مطوقة choanocyte خلايا متخصصة ذات أسواط. وجدت في الإسفنجيات تبطن تجويف الجسم الداخلي.

خلايا منوية غير ناضجة spermatid في الحيوانات، واحدة من الخلايا أحادية العدد الكروموسومي الأربع الناتجة عن الانقسام المنصف للخلايا المنوية، كل خلية منوية غير ناضجة تتمايز إلى خلية منوية.

خلايا وحيدة النواة momocyte نوع من خلايا الدم البيضاء، حيث تصبح خلايا بلعمية (أكولة) عندما تتحرك إلى الأنسجة.

خلايا+cell CD4 CD4 نوع الخلايا التائية الليمفاوية المساعدة التي تتميز بوجود بروتين CD4 على سطحها. وتستهدف هذه الأنواع من الخلايا من قبل فيروس نقص المناعة HIV المسبب لمرض الإيدز.

خلية حارسة Growth factor في النبات، زوج من خلايا شبيهة بالسجق في شكلها على طرفي الثغر، تعمل الخلايا الحارسة على فتح الثغور وإغلاقها.

خلية لهبية Flame Cell خلايا متخصصة موجودة في شبكة من الأنيبيبات داخل الديدان المفلطحة تساعد على تنظيم الماء والتخلص من بعض الفضلات.

خلية بلازمية Plasma cell خلايا منتجة للأجسام المضادة تنتج عن تضاعف الخلايا البائية الليمفية وتمايزها التي تتفاعل مع مولد الضد.

خلية ذات درجة الخلط العالية Hfr Cell خلية بكتيرية من نوع E coli تمتلك تكرارًا عاليًا من إعادة الاتحاد (الخلط) بسبب اندماج بلازميد الخصوبة F في المحتوى الجيني لها.

خلية غربالية Sieve cell في لحاء النباتات الوعائية، عناصر

طويلة دقيقة ذات مناطق غربالية غير متخصصة تقريبًا وذات نهايات مستدقة تمتلك جدرانًا ليس بها صفائح غربالية.

خلية مرافقة companion cell خلية برنشيمية متخصصة مرتبطة بالأنابيب الغربالية في لحاء النبات.

خملات دقيقة microvilli نتوءات سيتوبلازمية من الخلايا الطلائية تزيد من مساحة سطح الأمعاء الدقيقة.

خملة villus بروز صغير يشبه الإصبع يبطن الأمعاء الدقيقة، ويعمل على زيادة مساحة السطح الامتصاصي للأمعاء.

خنثاة hermaphroditism ظرف يمتلك فيه المخلوق أعضاء تذكير وتأنيث فعالة.

خياشيم (1) Grill في الحيوانات المائية، عضو تنفس، امتدادات ذات جدران رقيقة من الأسطح الخارجية للجسم، تحتوي على كمية كبيرة من الشعيرات الدموية، وتمتلك مساحة سطح كبيرة. (2) في الفطريات البازيدية، هي صفائح على السطح السفلي للقلنسوة.

خياشيم مشطية ctenidia خياشيم التنفس في الرخويات؛ تتكون من نظام من الزوائد الخيطية للعباءة الغنية بالأوعية الدموية.

خيوط رفيعة actin ألياف طويلة قطرها 7 نانومترات تقريبًا تتكوّن بشكل أساسي من العديد من جزيئات البروتين الكروي مرتبة في خيطين ملتفين حول بعضهما بشكل لولبي مزدوج، وهي تشكل العضلات في الفقريات. وتمتلك خاصيّة قطبية؛ لأنّها تملك نهاية (+) موجبة، ونهاية (−) سالبة. تُشير هذه إلى اتجاه نمو الخيوط.

خيوط فطرية hypha خيوط فطر معين؛ تشكل مع بعضها ما يعرف بالغزل الفطري.

خيوط شعرية Pili امتدادات من الخلية البكتيرية تُمكّنها من نقل المادة الوراثية من أحد الأفراد إلى الآخر أو مساعدة الخلية على الالتصاق بالمواد المحيطة بها.

خيوط عضلية myofilament خيوط دقيقة انقباضية تتكون بشكل كبير من الأكتين والميوسين، في داخل العضلات.

د

دَين (نقص) الأكسجين Oxygen debt كمية الأكسجين اللازمة لتحويل حمض اللبن المتكون في العضلات خلال التمارين إلى جلوكوز.

داخلية الحرارة Endotherm حيوانات تستطيع الحفاظ على ثبات درجة حرارة أجسامها.

دبال humus مادة عضوية متحللة جزئيًّا وموجودة في الطبقة العليا من التربة.

درع حرشفي scuttelum تحوّر للفلقة الواحدة في بذور الحبوب.

درع ظهري أو درقة (الدّبل) carapace درع يشبه الصفيحة يغطي رأس القشريات عشرية القدم وصدرها؛ والجزء الظهري من صدفة معظم السلاحف.

دسموسوم (الأجسام الرابطة) desmosome نوع من الروابط المعلقة يقوم بربط الخلايا المجاورة مع بعضها عن طريق ربط الهيكل الخلوي مع بروتين كادهيرين.

دقيق RNA: micro – RNA صنف من أصناف RNA قصير جدًا تم اكتشافه حديثًا. انظر أيضًا RNAs الصغير الدقيق.

دماغ طرفي telencephalon يقع في مقدمة الدماغ، ويضم المخ والأجزاء المرتبطة به.

دمغة وراثية Genomic importing وصف لوضع مخالف للوراثة المندلية في بعض الذبيبات، حيث يظهر الطراز الشكلي الذي يسببه أليل عندما يكون الأليل قادمًا من أحد الآباء، وليس الآخر.

دهن Fat جزيء مكون من جليسرول وثلاثة أحماض دهنية.

دهون lipid مجموعة من الجزيئات العضوية غير المستقطبة الكارهة للماء وغير الذائبة فيه (الماء مستقطب) إلاّ أنها تذوب في المذيبات العضوية غير المستقطبة؛ تضم هذه المجموعة الدهون، والزيوت، والشموع، والستيرويدات، والدهون المفسفرة، والكاروتينات.

دهون سكرية Glycolipid جزيئات دهنية تم تعديلها بإضافة سلسلة قصيرة من السكر (عديد التسكر) إليها في داخل أجسام جولجي.

دهون غير مشبعة unsaturated جزيئات دهنية فيها واحد أو أكثر من الأحماض الدهنية المحتوية على عدد أقل من الحد الأعلى من ذرات الهيدروجين المرتبط بالكربون.

دهون مشبعة Saturated fat دهون تمتلك أحموضًا دهنية تمتلك بها جميع ذرات الكربون الداخلية أكبر عدد ممكن من ذرات الهيدروجين.

دورة تحليلية lytic cycle دورة يقوم بها الفيروس حيث يتم بها قتل (تحلل) الخلية العائلة عن طريق الفيروس بعد أن يقوم بالتضاعف من أجل إطلاق الجسيمات الفيروسية.

دورة الخلية cell cycle إعادة تسلسل مراحل النمو والانقسام التي تمر خلالها خلايا كل جيل.

الدورة المعتدلة للفيروس البكتيري lysogenic cycle دورة يقوم بها الفيروس، حيث يقوم بوضع DNA الخاص به في كروموسوم العائل، ويتضاعف DNA هذا عند تكاثر العائل. يسبب هذا انتقالاً عموديًّا للعدوى بدلًا من أفقي.

ديناميكيا حرارية Thermodynamics علم دراسة تحولات الطاقة؛ يتم استخدام الحرارة بوصفها أفضل شكل مريح لقياس الطاقة.

ذ

ذات الأسواط العملاقة zooxantheleeae أوليات قادرة على عمل التمثيل الضوئي المنفعي في أنسجة الشعب المرجانية.

ذاتية التَّغذية autotroph تحصل النّباتات والطّحالب وبعض البكتيريا على الطّاقة من الشّمس من خلال البناء الضوئي لبناء جميع الجزيئات العضوية المعقدة من جزيئات غير عضوية بسيطة محوّلة الطّاقة الإشعاعية إلى طاقة كيميائية. هذه المخلوقات، إضافة إلى مخلوقات أخرى قليلة، تستخدم الطّاقة الكيميائية الناتجة عن الأكسدة للعناصر والجزيئات الكيميائية لبناء احتياجاتها من الجزيئات العضوية.

ذاتية الحرارة homeotherm مخلوقات، مثل الطيور أو الثدييات، تستطيع الحفاظ على درجة حرارة أجسامها ثابتة بغض النظر عن درجة حرارة البيئة المحيطة بها.

ذرة atom أصغر وحدة في العنصر تحمل خصائص العنصر، وهي اللبنة الأساسية للمادة.

ذوات الفلقتين Dicot صنف من النباتات الزهرية يتميز بامتلاكه فلقتين، وأوراق شبكية العروق، والزهرة عادة ما تتكون من أربعة أجزاء أو خمسة.

ذيل 3` عديد الأدنين poly – A tail 3` في حقيقيات النوى؛ تسلسل من 1 -200 جزيء أدنين يضاف إلى الطرف 3` من RNA الرسول. يشجع هذا التركيب ثبات RNA الرسول لحمايته من التفكك.

ر

رابط ligand جزيء ترميزي (ذو إشارة) يرتبط بمستقبلات محددة، وينشئ عملية تحويل الإشارة في الخلايا.

رابط DNA ligase DNA أنزيم مسؤول عن تكوين روابط ثنائية الإستر الفوسفاتي بين النيوكليوتيدات المتجاورة في DNA.

رابطة هيدروجينية hydrogen bond ارتباط ضعيف يتكون عن طريق الهيدروجين في الروابط التساهمية القطبية. الشحنة الموجبة الجزئية للهيدروجين تنجذب إلى الشحنة السالبة الجزئية في الروابط التساهمية القطبية. في الماء، تتكون الرابطة الهيدروجينية بين ذرة الأكسجين لجزيء ماء وذرة هيدروجين لجزيء ماء آخر.

رابطة ببتيدية peptide bond نوع من الروابط يربط الأحماض الأمينية معاً في البروتين عن طريق تفاعل إزالة الماء.

رابطة تساهمية مستقطبة polar covalent bond رابطة تساهمية يكون فيها التشارك بالإلكترونات غير متساوٍ بسبب الاختلاف الكبير في السالبية الكهربائية للذرات، تمتلك إحدى الذرات شحنة سالبة جزئية والأخرى تمتلك شحنة موجبة جزئية، ومع ذلك فإن الجزيء متعادل كهربائيًّا.

رابطة فوسفات ثنائية الإستر Phosphodiester bond رابطة بين جزيئي سكر في الحمض النووي، ترتبط مجموعة الفوسفات بالسكر الخماسي بزوج من الروابط الإسترية.

راشح الكبة Glomeruler Filtrate السائل الذي يمر خارجًا من الشعيرات الدموية في الكبة.

رايبوسومات Ribosomes آلة جزيئية تعمل على تصنيع البروتين، تعدّ أكبر عملية تجميع معقدة للبروتين في الخلية، وتحتوي على ثلاثة أنواع مختلفة من جزيئات RNA الرايبوسومي.

رايبولوز 1و5 ثنائي الفوسفات 1,5-ribulose bisphos-phate (RuBp) في حلقة كالفن، السكر خماسي الكربون الذي يرتبط به ثاني أكسيد الكربون لينجزا معًا تثبيت الكربون. هذا التفاعل يحفز عن طريق أنزيم روبيسكو.

رايزوم rhizome في النباتات الوعائية، سيقان أفقية تمتد تحت سطح الأرض، يمكن أن يزيد حجمها من أجل التخزين أو أن تقوم بعمل التكاثر الخضري.

رأس Scolex عضو الإمساك في مقدمة الدودة الشريطية.

رتبة order أحد التصنيفات (الفئات) التي تقع فوق مستوى تصنيف العائلة وتحت تصنيف الطائفة.

رحالة planula يرقة مهدبة حرة السباحة تنتج عن طريق ميدوزا الحيوانات اللاسعة.

رحم uterus في الثدييات، الحجرة التي تحوي الجنين الخاضع لعمليات التطور، ويتغذى منها خلال فترة الحمل.

رسول RNA (mRNA RNA) messenger RNA منسوخ من جينات بنائية، جزيئات RNA تكون مكملة لجزء من شريط من أشرطة DNA، يُترجم RNA الرسول إلى بروتين من قبل الرايبوسومات.

رسول ثانٍ secondary messenger جزيئات صغيرة أو أيونات تنقل الرسائل من المستقبل الموجود على سطح الخلية الهدف إلى السيتوبلازم.

رقائق حيوية biofilm مجتمع بكتيري معقد يضم أنواعًا مختلفة من البكتيريا، تكوّن طبقات رقيقة على سطوح الأسنان هي الرقائق الحيوية.

ركود stasis فترات زمنية طويلة لا يحدث فيها إلاّ القليل أو لا شيء إطلاقًا من التغيرات التطورية.

رمّيّات saprobes مخلوقات غير ذاتية التغذية تعمل على هضم غذائها خارج جسمها (هضم خارجي) (من الأمثلة، معظم الفطريات).

رميحات stylets عضو ثاقب، عادةً يشكل جزءًا من الفم، في بعض أنواع اللافقريات.

رهليات amniotes مجموعة تضم ثلاث طوائف من الفقريات هي الزواحف الحديثة، إضافة إلى الطيور والثدييات التي تضع بيوضًا محاطة بأربعة أغشية هي: كيس المح، والرهل، والممبار، والكوريون (غشاء المشيمة).

رؤية تجسيمية stercoscopic vision القدرة على إدراك صورة واحدة ثلاثية الأبعاد من صور متزامنة، ولكنها منشقة، ذات بعدين فقط تصل إلى الدماغ من كل عين.

ريبوزايم Ribozyme جزيء RNA يسلك سلوك الأنزيم، بعض الأحيان يُسرع عملية تكون RNA وتجمعُه؛ tRNA يعمل أيضًا كرايبوزايم في عملية بلمرة الأحماض الأمينية من أجل تكوين بروتين.

ريديا redia يرقة ثانوية غير مهدبة تنتج في الكيس البوغي لدودة الكبد الشرقية.

ريشة plumule السويق فوق فلقة النبات مع ورقتيه اليافعتين الاثنتين.

رئات الكتبية book lung في الكثير من العناكب، جهاز تنفس فريد يتألف من سلسلة صفائح تشبه أوراق النبات تقع ضمن حجرة، حيث يحصل التبادل الغازي.

ز

زرع نسخي replica plating طريقة نقل مستعمرات بكتيريا من طبق إلى آخر لعمل نسخة من الطبق الأصلي؛ تؤخذ طبعة من المستعمرات النامية في طبق بتري على سطح مخملي، ومن ثم يتم طبع أو نقل هذه الطبعة على أطباق تحتوي أوساطًا غذائية مختلفة؛ بهذه الطريقة أي بكتيريا تحمل طفرة مميزة يمكن عزلها وتعريفها.

زق asci, pl. ascus تركيب مجهري يميز الفطريات الزقية يسمى أيضًا الكيس، يحدث اندماج الأنوية أحادية الكروموسومات، حيث يتم إنتاج نواة ثنائية الكروموسومات (زايجوت) تنقسم انقسامًا منصفًا، وعند النضج يحتوي الكيس سبورات زقية.

زمر الدم ABO ABO blood group الطرز الظاهرية الموجودة على سطح خلايا الدم الحمراء.

زوائد شجرية dendrite زوائد متشعبة تخرج من أجسام الخلايا العصبية؛ تعمل على توصيل السيالات العصبية في اتجاه جسم الخلية.

زوائد فردية الشعب uniramous ذات شعب مفردة، تصف الزوائد في الحشرات.

زيادة الاستقطاب hyperpolarization فرق جهد الراحة يكون هنا أكثر سالبية مقارنة بالوضع الطبيعي.

زيجوت zygote خلية ثنائية العدد الكروموسومي (2ن) تنتج من اندماج الجاميت الأنثوي والذكري (الإخصاب).

س

سابحات swimmerets زوائد توجد في جراد البحر والجمبري تكون على شكل أسطر على طول السطح البطني للبطن، وتُستخدم للتكاثر والسباحة.

ساق shoot في النباتات الوعائية، الجزء الواقع فوق سطح الأرض مثل الساق والأوراق.

ساق المستقبل acceptor stem هو النهاية ′3 لجزيء tRNA وينتهي دائمًا بتعاقب ′3 – ′5 – CCA. يستطيع الحمض الأميني أنْ يرتبط بهذه النهاية.

سالبية كهربائية electronegativity خاصية لأنوية الذرات تشير إلى حب (عشق) الأنوية لإلكترونات المدار الأخير، النواة التي تمتلك سالبية كهربائية كبيرة لديها قدرة أكبر على سحب الإلكترونات مقارنة مع النواة التي لديها سالبية كهربائية قليلة.

سايكلين (محدث الدورة) Cyclin-dependent Cyclin أي عدد من البروتينات تمّ إنتاجها بالتزامن مع دورة الخلية، واتحد مع بروتين مفسفر معين، الأنزيم المفسفر كاينيز cdk في نقاط محددة خلال انقسام الخلية.

سائد dominant أليل يتم التعبير عنه عند وجوده في ظروف متماثل الجينات أو غير متماثل الجينات.

سائل خلوي cytosol الجزء شبه السائل من السيتوبلازم الذي يحتوي على جزيئات عضوية ذائبة وأيونات.

سائل منوي Semen في الثدييات والزواحف، السائل الحامل للحيوانات المنوية الذي يُقذف من العضو الذكري (القضيب) في أثناء عملية تهيج الذكر.

سبكترين spectrin سقالة من البروتينات تربط بروتينات الغشاء البلازمي مع خيوط الأكتين الدقيقة في سيتوبلازم خلايا الدم الحمراء، لإعطائها الشكل ثنائي التقعر المميز لها.

سبلات sepal عضو مكوّن للدوائر الخارجية للزهرة في النباتات الزهرية.

سدادة محية yolk plug سدادة تحدث في الثقب البلاستيولي للبرمائيات خلال عملية تكوين المعي البدائي خلال تطور الجنين.

سطح فمي oral surface السطح الذي يقع فيه الفم؛ يُستخدم بوصفه مرجعًا مرجع عند وصف التركيب الجسمي لشوكيات الجلد بسبب التماثل الشعاعي الذي تملكه هذه المخلوقات عند نضجها.

سعة حرارية specific heat كمية الحرارة الواجب اكتسابها أو فقدانها من أجل تغير درجة حرارة جرام واحد من المادة درجة مئوية واحدة.

سلاسل الأنزيم المُفسفر kinase cascade سلسلة من مفسفرات البروتين التي يفسفر بعضها الآخر بالتعاقب؛ يعمل مسلسل المفسفر على تضخيم الإشارة الرئيسة في أثناء عملية تحويل الإشارة.

سلالات مقاومة لكثير من العقارات Multi-drug – Resistant (MDR) Strain أي سلالة بكترية أصبحت مقاومة لأكثر من نوع واحد من المضادات الحيوية على سبيل المثال، بكتيريا السبحيات المقاومة لكثير من المضادات مسؤولة عن كثير من العدوى المميتة.

سلالة نقية breeding – true تزاوج سلالة أو مجموعة متنوعة من المخلوقات الحية يعطي نسلًا ثابتًا ومتناسقًا ينتقل من جيل إلى آخر، بسبب تماثل الطراز الجيني الذي يحدد صفات النسل.

سلاميات internode في النباتات، منطقة الساق الواقعة بين ارتباطين للورقتين بشكل متتابع.

سلسلة نقل الإلكترونات Electron transport Chain مرور الإلكترونات الغنية بالطاقة، عبر سلسلة من نواقل الإلكترونات المرتبطة بالغشاء، إلى مضخات البروتونات المغمورة في أغشية الميتوكندريا أو البلاستيدات الخضراء. انظر الأسموزية الكيميائية.

سلوك غذائي Foraging behavior تعبير شامل لكثير من السلوكات المعقدة التي تؤثر فيما يأكله الحيوان وكيفية حصوله على الغذاء.

سليلوز cellulose المكون الرئيس للجدار الخلوي لجميع النباتات الخضراء، وبعض الطحالب، وعدد قليل آخر من المخلوقات الحية؛ معقد كربوهيدرات غير قابل للذوبان تشكل من ليفيات دقيقة من جزيئات الجلوكوز.

سنترومير centromere نقطة تضيق مرئية على الكروموسوم، تحتوي على تعاقبات معينة متكررة من DNA، وترتبط مع بروتينات محددة، تؤلف هذه البروتينات تركيبًا قرصي الشكل يُسمى نقطة الاتصال Kinetochore. يعمل هذا القرص بوصفه موقع ارتباط للأنيبيبات الدقيقة خلال انقسام الخلية.

سنتريول (مريكز) centriole عضيات سيتوبلازمية تقع خارج الغشاء النووي، تشبه في تركيبها الجسم المركزي؛ وجدت في الخلايا الحيوانية وفي الخلايا السوطية لمجموعات أخرى، تنقسم وتنظم الألياف المغزلية خلال الانقسام المتساوي والانقسام المنصف (الاختزالي).

سوبرين Suberin في النباتات، سلسلة من الأحماض الدهنية التي تشكل حاجزًا غير نفّاذ توجد على شريط كاسبر في خلايا البشرة الداخلية في الجذر.

سوط Flagellum تركيب خيطي طويل يبرز من سطح الخلية، ويُستخدم في الحركة.

سويق فوق الفلقات Epicotyl المنطقة الواقعة مباشرة فوق مكان اتصال الفلقات.

سيادة غير تامة incomplete dominance وصف لحالة يكون بها أليلان أو أكثر لجين معين لا يبدون السيادة بشكل واضح. يكون الطراز الشكلي للفرد غير متماثل الجينات وسطيًّا بين متماثلي الجينات. فمثلًا، عند تزاوج أزهار الساعة الرابعة اليابانية الحمراء والبيضاء تظهر أفراد F1 جميعها باللون الزهري (الوردي)، وتكون غير متماثلة الجينات.

سيادة مشتركة codominance تصف حالة التي فيها جينان متقابلان أو أكثر من الجينات التي تظهر السيادة لجينات أخرى لكن لا يوجد سيادة لأحدهما على الآخر. الطراز الشكلي (المظهري) للجاميتات غير المتماثلة لأليلات السيادة المشتركة تظهر خصائص جميع الجاميتات المتماثلة الجينات المتشكلة، على سبيل المثال زمر الدم في الإنسان، تزاوج بين فرد AA وفرد BB ينتج أفراد AB.

سيتوبلازم cytoplasm مادة ضمن الخلية تشمل النواة والبروتوبلازم.

سيتوكروم cytochrome أحد البروتينات المعقدة التي تحتوي على حديد تعمل بوصفها نواقل في سلسلة نقل الإلكترون في البناء الضوئي وفي عملية التنفس الخلوي.

سيستمين Systemin في النباتات، ببتيد يتكون من 18 حمضًا أمينيًّا يتم إنتاجها من قبل الأوراق التالفة أو المصابة ما يؤدي إلى الاستجابة للجرح.

سيفون الزفير Exhalant siphon في ثنائية المصراع، يخرج الماء إلى خارج الجسم من خلال هذا السيفون.

سيفون الشهيق inhalant siphon في ثنائية المصراع، يدخل الماء إلى داخل الجسم من خلال هذا السيفون.

سيقان هوائية stolon سيقان تنمو أفقيًّا على سطح التربة ومن الممكن أن تعطي جذورًا عرضية مثل السيقان الجارية للفراولة.

سيلوم خطمي rhynchocoel تجويف سيلومي حقيقي في الديدان الشريطية يعمل مصدرًا للقوة الهيدروليكية التي تزيد من طول الخطم.

ش

شاملة القدرة Totipotent خلايا تمتلك القدرة الجينية الكاملة للمخلوق الحي.

شبق Estrus الفترة التي تتقبل الأنثى خلالها الذكر وعادة ما تكون مرتبطة بالإباضة.

شبكة إندوبلازمية Endoplasmic reticulum جهاز غشائي داخلي يُشكل شبكة من القنوات والوصلات البينية بين الكثير من العضيات في سيتوبلازم الخلايا حقيقية النوى.

شبكة عضلية بلازمية sarcoplasmic reticulum الشبكة الإندوبلازمية في الخلية العضلية. تركيب من الأغشية يشبه الكم يحيط بكل خيط عضلي.

شبكية retina الطبقة الحساسة للضوء في عين الفقريات، تحوي طبقات عدة من الخلايا العصبية ومستقبلات الضوء (العصي والمخاريط)، تستقبل الصورة المتكونة عن طريق العدسة وتنقلها إلى الدماغ عن طريق العصب البصري.

شبيهة الإنسان anthropoid مجموعة من الرأسيات الأولية، وتضم القردة، والسعادين، والإنسان، وهي غالبًا نشطة في أثناء النهار، وتتغذى بشكل رئيس على الفواكه والأوراق. وقد صاحب الانتخاب الطبيعي تغيرات متعددة في تصميم العينين، بما في ذلك رؤية الألوان التي تُعدّ تكيفًا للتغذية النهارية. و يسيطر دماغ كبير الحجم على الحواس المتطورة، ويشكل صندوق الدماغ جزءًا كبيرًا من الرأس. وتبدي تفاعلًا اجتماعيًا معقدًا. وهي تميل إلى العناية بصغارها فترات طويلة، ما يسمح بفترة طفولة طويلة مهمة لتطور الدماغ وللتعلم.

شجرة النسب Pedigree مخطط يمثل التزاوجات والنسل (الأبناء) الناتج عبر أجيال عدة لصفة وراثية ما، مثل مرض المهق أو الهيموفيليا.

شجرة نشوء الأنواع phylogesetic tree نموذج تحدّر يُعمل عن طريق تحليل التشابهات والاختلافات بين المخلوقات الحية. التقنيات الحديثة لعمل تسلسل الجين عملت على إنتاج أشجار نشوء النوع التي تبين التاريخ التطوري لجينات معينة.

شرب خلوي prinosytosis أخذ السوائل عن طريق الإدخال الخلوي في الخلية.

شرج anus فتحة في نهاية القناة الهضمية، حيث تطرح الفضلات الصلبة منها إلى الخارج.

شريان صغير (الشرين) arteriole أوعية دموية صغيرة تتفرع من الشرايين الرئيسة التي تشكل فروعًا تصل إلى أعضاء الجسم، حيث ترتبط مع شبكة الشعيرات الدموية.

شريط تشفير coding strand شريط من DNA المزدوج الذي هو RNA نفسه الذي شفر بالجين. هذا الشريط لا يستعمل بوصفه شريط قالب في النسخ، وهو مكمل للقالب.

شريط قالب template strand شريط DNA الذي يُستخدم بوصفه قالبًا في عملية الاستنساخ، حيث يتم نسخ هذا الشريط لإنتاج شريط RNA رسول منسوخ مكمل له.

شريط قائد leading strand سلسلة DNA تصنع بشكل مستمر من مكان أصل (بدء) التضاعف. قارن مع الشريط المتلكئ.

شريط متلكئ lagging strand سلسلة DNA تُصنع بشكل غير متصل بسبب الاتجاه الذي يسلكُه مبلمر DNA من 5' ← 3' خلال عملية تضاعف DNA، وأيضًا بسبب التوازي المعاكس لسلسلتي DNA. قارن مع الشريط القائد.

شريط كاسبار Casparian strip في النباتات، شريط يحيط أو يطوق جدر خلايا البشرة الداخلية للجذر. يرتبط شريط الخلايا المجاورة مكونًا طبقة تمنع الماء من المرور خلالها، لذلك كل الماء الذي يدخل الجذور يجب أن يمر عبر الغشاء الخلوي والسيتوبلازم.

شعاعية التماثل radial symmetrical نوع من أنواع التماثل التركيبي ذو خطة دائرية، حيث لو تم تقسيم الجسم أو التركيب خلال نقطة المنتصف في أي اتجاه سوف ينتج مقطعين متماثلين.

شعبة قصيبية (شعبتان هوائيتان) bronchus, pl. Bronchi شعبة واحدة من زوج الشعبتين الهوائيتين المتفرعتين من أسفل القصبة الهوائية (أنبوب الهواء) ليدخل كل منهما إلى رئة.

شعيرات trichome في النباتات، أشباه شعيرات تنمو من خلايا البشرة، الشعيرات الغدية تفرز زيوتًا ومواد أخرى تردع الحشرات.

شعيرات جذرية root hair في النبات، امتدادات أنبوبية من خلايا البشرة تقع بعد القمم الجذرية. تزيد بشكل كبير من مساحة السطح، وتسهل الامتصاص.

شعيرات دموية capillaries أصغر الأوعية الدموية؛ الجدر الرقيقة للشعيرات منفذة لكثير من الجزيئات، ويحدث عبرها التبادل بين الدم والأنسجة؛ تربط الأوعية؛ الشرايين مع الأوردة.

شفة العليا labrum الشفة العليا في الحشرات والقشريات، تقع فوق الفكوك أو أمامها.

شق تشابكي synaptic cleft فراغ بين خليتين عصبيتين متقاربتين (متجاورتين).

شقوق بلعومية pharyngeal slits واحد من أهم الخصائص المميزة للحبليات، مجموعة من الفتحات على كل من جانبي المنطقة الداخلية المكونة للممر من البلعوم إلى المريء ثم إلى البيئة الخارجية.

شم olfaction وظيفة الإحساس بالروائح.

شوكة التضاعف Replication fork الطرف ذو الشكل Y لفقاعة التضاعف النامية في جزيء DNA الخاضع لعملية التضاعف.

شيفرة (كودون) codon الوحدات الأساسية في الترميز (التشفير) الجيني؛ تعاقب لثلاثة نيوكليوتيدات متجاورة في DNA أو mRNA التي ترمز لحمض أميني واحد.

ص

صانع البادئ (البرايميز) Primase الأنزيم الذي يصنع RNA البادئ اللازم لعمل مبلمر DNA.

صبغة جرام Gram Stain طريقة صبغ تُقسّم البكتيريا إلى بكتيريا موجبة وأخرى سالبة لصبغة جرام اعتمادًا على احتفاظها باللون الأرجواني. الاختلاف في الأصباغ سببه اختلاف في تركيب جدار الخلية.

صبغة مساعدة accessory pigment صبغة الكلوروفيل ب والكاروتينويدات صبغات مساعدة أو بوصفها صبغة ممتصة للضوء ثانوية تكمّل وتضيف إلى الطّاقة الممتصة من خلال الكلوروفيل أ.

صغير معترض Small interfering RNAs (siRNA) صنف من أصناف RNA الدقيق، يعتقد أنه يتدخل في التحكم في استنساخ الجينات ويؤدي دورًا في حماية الخلايا من الهجوم الفيروسي.

صفات كمية Quantitative traits الصفات التي يتم تحديدها عن طريق تأثير أكثر من جين واحد، مثل الصفة التي تُظهر عادةً تنوعًا مستمرًّا بدلًا من النمط المحدَّد المنفصل.

صفات مرتبطة بالجنس linked – sex صفات تحدد عن طريق جينات محمولة على الكروموسوم الجنسي X وغير موجودة على الكروموسوم Y.

صفائح بيتا المُثنَّاة b sheet شكل من التركيب الثانوي في البروتينات، حيث تنطوي بروتينات متعددة الببتيد مرة أو أكثر على نفسها لتشكل تركيبًا مستويًا أو مسطحًا مستقرًّا عن طريق روابط هيدروجينية بين الأحماض الأمينية، ومجموعة الكربوكسيل في العمود الفقري للسلسلة الببتيدية. وأيضًا تعرف بالصفائح المطوية ب.

صفائح دموية Platelets في الثدييات أجزاء من خلايا الدم البيضاء تدور في الدم، وتعمل على تكوين الخثرات الدموية في موقع الجرح.

صفة Trait في علم الوراثة، الصفة التي تمتلك أشكالًا عدّة، مثل لون الزهرة بنفسجي أو أبيض في نبات البازلاء أو فصائل الدم المختلفة في الإنسان.

صفة مُشتقة derived character صفة تُستخدم في التحليل التصنيفي لتمثل الابتعاد عن الشكل البدائي.

صفة مشتركة مشتقة shared derived character في التفرع التطوري، وجود الصفة في حالات يشترك بها النوع، وتختلف عن حالة الصفة السلفية.

صفيحة الخلية cell plate تركيب يتكون عند خط استواء المغزل خلال الطور النهائي المبكر في انقسام الخلية في النباتات وبعض الطحالب الخضراء.

صفيحة وسطى middle lamella طبقة من الحشوة داخل الخلوية غنية بمركبات البكتيك، ترتبط مع الجُدر الأولية للخلايا النباتية المتجاورة.

صمام قبل الشعيرات الدموية pre capillary sphincter حلقة من العضلات تقوم على حراسة جميع الشعيرات الدموية، وعند إغلاقها تقوم بمنع تدفق الدم خلال هذه الشعيرات.

صندوق T box T منطقة لعامل النسخ البروتيني تم الحفاظ عليها، على الرغم من وجود تأثيرات تطورية مختلفة في اللافقريات والحبليات.

صندوق TATA Box TATA في حقيقيات النوى، تسلسل يقع أعلى التيار من موقع بدء النسخي، يُعدّ صندوق TATA أحد العناصر في محفزات حقيقيات النوى الذي يعمل عليه أنزيم مبلمر RNA الثاني.

الصندوق الذاتي أو المتجانس homeobox تسلسل من 180 نيوكليوتيدًا يقع في الجينات الذاتية ويُنتج تسلسلًا ببتيديًّا مكونًا من 60 حمضًا أمينيًّا نشطًا في عوامل الاستنساخ.

صندوق جينات مادس MADS box gene أي عائلة من الجينات التي تُعرف عن طريق امتلاكها لموتيفات مشتركة، والتي تُشكل الجينات المتجانسة الشائعة في النباتات، يوجد عدد قليل من صندوق جينات مادس في الحيوانات.

ض

ضغط الامتلاء لا يوجد معنى الضغط داخل خلايا النبات الناتج عن دخول الماء بسبب الأسموزية ما يضغط غشاء الخلية نحو الجدار الخلوي، ويجعل الخلية صلبة ونضرة.

ضغط انبساطي diastolic pressure عند قياس ضغط الدم لدى الإنسان، الضغط الأدنى بين ضربات القلب (إعادة استقطاب البطينين). قارن مع الضغط الانقباضي.

ضغط انقباضي systolic pressure مقياس لدرجة قوة انقباض القلب. عند قياسها خلال قراءة ضغط الدم، الضغط البطيني الانقباضي هو ما يتم ملاحظته.

ضغط جذري root pressure في النباتات، الضغط الناتج عن الماء في الجذور استجابة للقدرة الأسموزية للمذاب في غياب النتح، غالبًا ما يحدث في الليل. الضغط الجذري قد يؤدي إلى الإدماع وفقدان الماء من خلايا الأوراق على شكل ندى.

ضغط جزئي Partial Pressure ضغط كل غاز منفرد – مثل النيتروجين، والأكسجين، وثاني أكسيد الكربون– التي تشكل معًا ضغط الهواء.

ط

طور انفصاليّ anaphase مرحلة في كل من الانقسام المتساوي والانقسام المنصف (الاختزالي) التي تبدأ بتقلص الخيوط المغزلية، وتتحطم معقدات اللاصقات التي تربط سنترومير الكروماتيدات الشقيقة، ما يشق السنترميرات، ويسحب الكروماتيدات الشقيقة إلى الأقطاب المتناظرة.

طاقة تنشيط activation energy الطاقة الإضافية اللازمة لتفكيك الروابط، وإحداث التفاعل الكيميائي.

طاقة حرّة Free Energy الطاقة المتوافرة للقيام بعمل.

طاقة حركية kinetic energy طاقة الحركة.

طاقة حيوية bioenergetics التحليل الذي يظهر كيف تسيّر الطاقة الأنشطة في النظم الحية.

طاقة وضع Potential energy طاقة لا تُستخدم إلاّ أنها قد تكون قابلة للاستخدام، وعادة ما تسمى طاقة الوضع.

طائفة class إحدى فئات التصنيف، تقع بين الرتبة والقبيلة، والطائفة تضم رتبة واحدة أو أكثر، وتنتمي إلى قبيلة معينة.

طبعة (وصمة) وسترن western blot تقنية رسم تُستخدم للتعرف إلى تسلسلات بروتينة معينة في خليط معقد. انظر إلى طبعة ساذرن.

طبعة (وصمة) ساذرن southern blot تقنية يتم بها فصل قطع DNA عن طريق الترحيل الكهربائي بالهلام، ومن ثم يتم تفكيك هذه القطع إلى أشرطة مُفردة ومن ثم "تُطبع" على ورقة ترشيح، ثم تحضن هذه الورقة مع مسبار معلّم لتحديد تسلسلات DNA المطلوبة.

طبعة (وصمة) نورذرن northern blot تقنية طبع (نقش) تُستخدم للتعرف إلى تسلسل محدد من mRNA في خليط معقد. انظر طبعة ساوثرن.

الطبقات الجرثومية البدائية Germ Layers ثلاث طبقات تتشكل عند عملية تكوين الجاسترولا (التبطين) التي تحدد التنظيم المستقبلي للأنسجة؛ الطبقات من الخارج إلى الداخل، هي: إكتوديرم، وميزوديرم، وإندوديرم.

طبقة الدهون المزدوجة lipid bilayer هو تركيب الغشاء الخلوي، حيث تصطف طبقتان من الدهون المفسفرة بشكل تلقائي، حيث تكون الرؤوس المحبة للماء معرضة للماء، في حين تكون الذيول غير المحبة للماء التابعة للأحماض الدهنية موجهة إلى مركز الغشاء (وسط).

طبقة الصخور المائية aquifers طبقات مسامية ونفّاذة تحت الأرض من الصخور، والرّمال، والحصى مشبعة بالماء التي تكون بمنزلة خزانات للمياه الجوفية.

طبقة سطحية غذائية Trophoblast في جنين الفقريات، طبقة الإكتودرم الخارجية لحوصلة البلاستوديرم. وفي الثدييات، جزء من المشيمة متصل مع جدار الرحم.

طبقة قرنية stratum corneum الطبقة الخارجية من طبقة البشرة في جلد أجسام الفقريات.

طبقة وسطى mesoglea طبقة من المادة الجيلاتينية توجد بين البشرة والأدمة المعدية في الحيوانات البعدية الحقيقية. تحتوي على العضلات في معظم هذه الحيوانات.

طبقتان من الدهون المفسفرة phospholipid bilayer المكون الرئيس للأغشية الخلوية، تكوّن الدهون المفسفرة طبقتين بشكل تلقائي حيث تكون الذيول للأحماض الدهنية الكارهة للماء في الداخل والرؤوس المحتوية على مجموعات الفوسفات المحبة للماء للخارج من الجانبين.

طبلة tympanum في بعض مجموعات الحشرات، غشاء رقيق مرتبط مع أكياس القصبة الهوائية، يعمل بوصفه مستقبلاً للصوت، ويوجد زوج على كل جانب من جوانب البطن.

طحالب alga, pl. algae مخلوقات حية وحيدة الخلية أو متعددة الخلايا بسيطة ذاتية التغذية، تفتقر إلى أجهزة التكاثر في متعددة الخلايا.

طراز جيني Genotype التركيب الجيني المسؤول عن صفة ما أو مجموعة من الصفات.

طراز بيئي Ecotype مجموعة محلية متكيفة من المخلوقات تختلف عن الطرز البيئية الأخرى وراثيًّا.

طراز شكلي Phenotype التعبير الملاحظ (المرئي) للطراز الجيني، المظهر الشكلي (الجسمي) أو التعبير الوظيفي لصفة ما.

طرفا الجهاز limbic system قرن آمون مع شبكة الخلايا العصبية التي تربط قرن آمون مع بعض مناطق قشرة المخ. هذا الجهاز مسؤول عن الدوافع العميقة والعواطف في الفقريات، بما في ذلك الألم، والغضب، والجنس، والجوع، والعطش، والسعادة، والفرح.

طريقة الساعة الجزيئية clock Method Molecular في الفرضيات التطورية، الطريقة التي يكون فيها معدل تطور الجزيئات ثابتًا مع مرور الوقت.

طفرات عديمة المعنى nonsense mutation استبدال قاعدة بأخرى، حيث يتحول الكودون إلى كودون إيقاف. يُقطع البروتين بسبب انتهاء العملية قبل النضج.

طفرات مُغيرة المعنى mutation Missense طفرة استبدالية تُحدث تغييرًا في حمض أميني واحد فقط.

طفرة غذائية auxotroph طفرة لا تستطيع الاستمرار في النمو مخبريًّا على وسط غذائي لا يحوي الاحتياجات الغذائية لها، وتحتاج إلى إضافات غذائية خاصة مثل الأحماض الأمينية.

طفرة إزالة الإطار Frame shift mutation طفرة سببها إزالة أو إضافة قاعدة واحدة من تسلسل DNA. هذا يسبب تغيُّرًا في إطار القراءة الذي يلي الطفرة.

طفرة جسمية Somatic mutation تغيُّر في المعلومات الوراثية (طفرة) التي تحدث في واحدة من الخلايا الجسدية (الجسمية) للمخلوقات متعددة الخلايا، لا تنتقل من جيل إلى آخر.

طفرة غذائية Nutritional mutation طفرة تؤثر في طرق تصنيع مركبات ضرورية لعيش المخلوق الحي، مثل حامض أميني أو فيتامين معين، المخلوقات الدقيقة التي لديها طفرات غذائية يجب أن تنمّى في وسط غذائي يوفر هذه المواد الغذائية.

طفرة كروموسومية chromosomal mutation أي طفرة تؤثر في تركيب الكروموسوم.

طفرة نقطية Point mutation تغير في واحد من النيوكليوتيدات في جزيء DNA الكروموسومي.

طمث menstruation انسلاخ دوري في بطانة الرحم الغنية بالدم عند عدم حدوث الحمل.

طور G_1 (الطور الفجوي الأول) G_1 phase طور من دورة الخلية بعد عملية انقسام السيتوبلازم وقبل تضاعف DNA يسمى الطور الفجوى الأول. هذا الطور هو طور النمو الأولي للخلية.

طور G_2 (الطور الفجوي الثاني) G_2 Phase طور من الدورة الخلوية يقع بين تضاعف DNA وبدء الانقسام المتساوي، ويسمى الطور الفجوى الثاني. خلال هذا الطور، تعد الخلية نفسها من أجل الانقسام المتساوي.

طور M-phase M طور من الانقسام الخلوي يتم خلاله فصل الكروموسومات، تتكون الخيوط المغزلية، ترتبط هذه الخيوط بالكروموسومات، وتحرك الكروماتيدات الشقيقة بعيدًا عن بعضها.

طور الجسم الأصفر luteal phase المرحلة الثانية من الدورة التكاثرية في الأنثى، يتم خلالها إطلاق البيوض الناضجة إلى قناة فالوب، تدعى هذه العملية بالإباضة.

طور استوائي metaphase مرحلة في الانقسام المتساوي أو الانقسام المنصف يحدث خلالها ترتيب للأنيبيبات الدقيقة لتعطي الخيوط المغزلية وتصبح فيه الكروموسومات مرتبة على صفيحة الطور الاستوائي.

طور البناء S DNA S-phase بناء طور في دورة حياة الخلية تصنع به الخلية نسخة طبق الأصل من DNA.

طور بيني interphase الفترة الواقعة بين انقسامين متساويين أو انقسامين منصفين (مختزلين). في هذه الفترة تنمو الخلية، ويتضاعف DNA فيها؛ يضم هذا الطور الأطوار الآتية: G_1, S, G_2.

طور جاميتي Gametophyte في النبات، الجيل المنتج للجاميتات، وهو أحادي المجموعة الكروموسومية، ويتبادل مع الطور البوغي ثنائي العدد الكروموسومي ($2n$).

طور الكيس البيضي oocyst الزيجوت في دورة حياة الطفيليات البوغية محاط بكيس غليظ ليمنع الجفاف (فقدان الماء) أو أي أضرار أخرى.

طور بوغي sporophyte الطور المنتج للأبواغ، وهو طور ثنائي العدد الكروموسومي في دورة حياة النبات التي تملك تبادلًا للأجيال.

طور تمهيدي prophase طور في انقسام الخلية يبدأ عندما تصبح الكروموسومات المكثفة واضحة، وينتهي عندما يتحطم الغلاف النووي. تجميع الخيوط المغزلية يحدث خلال هذه المرحلة.

طور جاميتي Gametocytes.

خلايا في دورة حياة سبوروزويت الملاريا، قادرة على إعطاء الجاميتات عند وجودها في العائل المناسب.

طور قبل استوائي prometaphase الطور الانتقالي الذي يقع بين الطورين: التمهيدي والاستوائي، والذي ترتبط خلاله الخيوط المغزلية بنقطة الاتصال للكروماتيدات الشقيقة.

طور نهائي telophase طور في انقسام الخلية تتفكك خلاله الخيوط المغزلية، ويتكون الغلاف النووي حول الخلايا الشقيقة، وتبدأ الكروموسومات بفك التفافها، وتصبح مبعثرة.

طور G0 phase G0 طور من دورة الخلية تحتلها الخلايا التي ليست في طور الانقسام الخلوي.

طول الفترة الضوئية photo perodisun ميل التفاعلات البيولوجية للاستجابة لفترتي الليل والنهار؛ وآلية لقياس الزمن الفصلي.

طيف امتصاص absorption spectrum تمتص كلّ ذرة من الذرات نوعًا محددًا من فوتونات الضَّوء، وتحديدًا تلك التي تتناسب والطّاقة المتوافرة لمستوى طاقة الذرة. ولذلك فإن كلّ جزيء له طيف امتصاص خاص يبين مدى طول الموجات والكفاءة التي يتم بها امتصاص الضّوء.

طيف فعل البناء الضّوئيّ action spectrum الفعالية النسبية لأطوال موجية مختلفة من الضوء في دفع عملية البناء الضّوئيّ- يطابق طيف الامتصاص الضّوئيّ للكلوروفيل.

ظ

ظهور الرأس cephalization تطور منطقة الرأس والدماغ في النهاية الأمامية للحيوانات، يعتقد لتكون نتيجة التماثل الجانبي.

ع

عاصرة sphincter في الحيوانات الفقرية، عضلة تشبه الحلقة قادرة على إغلاق فتحة أنبوبية عند انقباضها (مثل، بين المعدة والأمعاء الدقيقة، وبين فتحة الشرج والخارج).

عالِم الطحالب phycologist الشخص الذي يقوم بدارسة الطحالب.

عالي الأسموزية hyperosmotic ظرف يكون به المحلول ذا تركيز أسموزي عالٍ مقارنة مع محلول آخر. قارن مع منخفض الأسموزية.

عامل استطالة (Ef-Tu) Elongation Factor في عملية تصنيع البروتين في E coli، عامل يرتبط إلى GTP وإلى RNA الناقل المشحون ليساعد على ربط RNA الناقل المشحون بالموقع A على الرايبوسوم- وهذا يسبب استطالة سلسلة عديد الببتيد.

عامل الاستنتساخ العام General transcription Fac-tor أي عامل من مجموعة عوامل الاستنساخ العامة التي نحتاج إليها لتكوين معقدة الاستهلال عن طريق مبلمر RNA عند المحفز. يُنتج هذا مستوى عامًا وبسيطًا من الاستنساخ الذي يزداد عن طريق العوامل الخاصة.

عامل ممرض غير نشط avirulent pathogen عامل ممرض، بكتيريا أو فيروس يستعمل مصادر المُضيف لتكاثره ولاستخداماته الخاصة دون أن يُسبِّب له تلفًا شديدًا أو موتًا.

عامل زمر الدم الرايزيسي: Rh Blood group مجموعة من علامات سطح الخلية (مولدات ضد) على سطح خلايا الدم الحمراء في الإنسان، وقرد الريزيس، حيث جاء اسمها، على الرغم من وجود الكثير من الأليلات، فإنها تجمع في نوعين رئيسين: موجب العامل الرايزيسي وسالب العامل الرايزيسي.

عامل محفز طور **M** لا يوجد أنزيم مفسفر معتمد على سايكلين ينشط عند نقطة التحكم G_2/M.

عائلة Family رتبة تصنيفية للأنواع المتشابهة فوق مستوى الجنس.

عائلة الإنسان hominid أي من الرئيسيات في عائلة الإنسان: الإنسان العاقل هو المثل الحي الوحيد المتبقي.

عائلة الجينات المتعددة multigene families مجموعة من الجينات ذات الصلة الموجودة على كرموسوم واحد أو على كرموسومات مختلفة.

عباءة mantle طبقة خارجية لينة تغطي الرخويات، وتُفرز القشرة.

عبور غير متساوٍ unequal crossing over عملية يحدث بها عبور في منطقة صغيرة بسبب حدوث اصطفاف بشكل غير صحيح في أثناء الاقتران، يؤدي هذا إلى قيام الكروموسومين المتماثلين بعمل تبادل لقطع غير متساوية في الطول.

العدد الزوجي للكروموسومات diploid امتلاك مجموعتين من الكروموسومات ($2n$)؛ في الحيوانات، العدد الزوجي من الكروموسومات من خصائص الجاميتات، في النبات، العدد الزوجي من الكروموسومات يُعدّ من خصائص جيل الطور البوغي؛ مقارنة مع العدد الفردي للكرموسومات ($1n$).

العدد الفردي للكروموسومات Haploid امتلاك مجموعة واحدة من الكروموسومات ($1n$) مقارنة مع مجموعتين من الكروموسومات ($2n$).

عدم الانفصال Nondisjunction فشل في عملية انفصال الكرموسومات المتماثلة أو الكروماتيدات خلال عملية الانقسام المباشر أو الاختزالي، فينتج بذلك خلية أو جاميت لديها اختلال في العدد الكرموسومي.

عدم الانفصال الأولي Primary nondisjunction فشل الكروموسومات في الانفصال بشكل مناسب خلال عملية الانقسام الاختزالي الأول.

عدوى الاستنساخ Transfection عملية تحول الخلايا حقيقية النوى في مستعمرة زراعية (مزارع).

عديد الببتيد polypeptide جزيء يتكون من ارتباط عدد من الأحماض الأمينية مع بعضها، وعادةً ليس معقدًا مثل البروتينات.

عديد التسكر polysaccharides كربوهيدرات مصنوعة من سكريات أحادية التسكر ترتبط مع بعضها في سلاسل طويلة مثل، الجلايكوجين، والنشا، والسليلوز.

عديدة التسكر الدهنية lipopolysaccharide دهون مرتبطة بسلاسل من عديد التسكر؛ توجد في طبقة الغشاء الخارجية للبكتيريا السالبة لصبغة جرام. تعمل هذه الطبقة الغشائية الخارجية على جعل البكتيريا مقاومة لكثير من المضادات الحيوية.

عذراء pupa مرحلة تطورية عند بعض الحشرات يكون فيها المخلوق الحي لا يتغذى، ولا يتحرك، وأحيانًا يكون محاطًا بشرنقة. مرحلتي تقع بين مرحلتي اليرقة والنضج.

عرضي adventitious تراكيب تنشأ عن مكان غير عادي، مثل ساق من جذور أو جذور من ساق. تظهر جذور على طول الساق أو في مكان غير مكان جذر النبات، مثل اللبلاب، تنتج جذورًا من سيقانها، ما يمكنها تثبيت السيقان على الجذوع أو الجدران.

عرف عصبي neural crest شريط خاص من الخلايا يتطور قبل إغلاق الأخدود العصبي لتكوين الأنبوب العصبي في مرحلة التكوين (التطور) الجنيني.

عش رئيس Fundamental niche يشار إليه أيضًا بالعش الافتراضي (المحتمل)، وهو كامل العش الذي يمكن للنوع أن يستخدمه دون وجود مفترسات أو منافسات.

عش بيئي niche الدور الذي يؤديه نوع معين في البيئة التي يعيش فيها.

عش بيئي متحقق realized (niche) العش الحقيقي الذي يحتله المخلوق الحي عند أخذ جميع التفاعلات الحية وغير الحية في الحسبان.

عشريني الأوجه icosahedron تركيب مكون من 20 وجهًا، كلٌ منها مثلث متساوي الأضلاع. هذا التركيب عادةً ما يشاهد في الفيروسات، ويشكل نوعًا من المحيفظات الفيروسية.

عصَي Rods خلايا عصبية حساسة للضوء موجودة في شبكية الفقريات، حساسة للضوء الخافت جدًا، مسؤولة عن «الرؤية الليلية».

عصب nerve مجموعة أو حزمة من الألياف العصبية (المحاور) ترافقها خلايا الدبق العصبي، ترتبط معًا عن طريق النسيج الضام، وتقع في الجهاز العصبي الطرفي.

عصبونات Neurons خلايا عصبية متخصصة في نقل الإشارات القادمة، وتضم جسم الخلية، والزوائد الشجرية، والمحور.

عصبونات بينية interneuron خلايا عصبية توجد في وسط الحبل الشوكي فقط، وتعمل على ربط وظيفي بين العصبونات الحركية والعصبونات الحسيّة.

عصبونات حركية motor neurons العصبونات التي تنقل السيالات العصبية من الجهاز العصبي المركزي إلى الأعضاء المستجيبة.

عصبونات حسية sensory neurons عصبونات تنقل السيالات العصبية من المستقبلات الحسية إلى الجهاز العصبي المركزي أو العقدة العصبية المركزية.

عضلات مخططة straited muscle العضلات الهيكلية الإرادية والعضلات القلبية.

عضو organs تركيب جسمي يتكون من أنسجة عدة مختلفة تتجمع في وحدات تركيبية ووظيفية.

عضو نيفريد nephrid organ نظام ترشيح لكثير من اللافقريات التي تعيش في المياه العذبة، حيث يمر الماء والفضلات من الجسم من خلال الغشاء إلى عضو تجميع، حيث تُطرح منه إلى خارج الجسم من خلال فتحة (ثقب).

عضوية التغذية heterotroph مخلوقات لا تستطيع الحصول على الطاقة من خلال عملية التمثيل الضوئي أو المواد غير العضوية، لهذا يجب أن تتغذى على حيوانات أو نباتات أخرى، لتحصل على الطاقة الكيميائية عن طريق تحطيم المركبات العضوية الموجودة بها.

عضيات Organelles أجزاء متخصصةً في الخلية، يمكن التعبير عنها بأنها عضو سيتوبلازمي صغير.

عظيمات ossicles صفائح غنية بالكالسيوم متحركة أو ثابتة، تُشكل مجتمعة الشكل الداخلي لشوكيات الجلد.

عقد جذرية nodules في النباتات، أنسجة متخصصة تحيط، وتقطن بداخلها البكتيريا المفيدة، مثل العقد الجذرية للبقوليات التي تحتوي على البكتيريا المثبتة للنيتروجين.

عقدة node جزء من ساق النبات ترتبط به ورقة أو أكثر. انظر بين السلاميات.

العقدة الأذينية البطينية (صانع الخطو) -atrioventricu lar (AV) node مجموعة من الخلايا القلبية المتخصصة تقع هذه العُقدة في جدار الأذين الأيمن، وتعمل بوصفها صانع الخطو لبقية القلب؛ لأنها تكوِّن سيالات عصبية تلقائية بمعدَّل عالٍ مُقارنة مع الخلايا ذاتية الإيقاع الأخرى. وتقوم بتنظيم نبض القلب عن طريق إيصال جهد فعل بشكل منتظم كل 0.6 ثانية.

عقدة عصبية Ganglia تجمعات لأجسام العصبونات، في اللافقريات؛ العقد العصبية مراكز تجميع المعلومات وإنجاز الاستجابات؛ في الفقريات، يقتصر هذا التعبير على تجمعات أجسام العصبونات الواقعة خارج الجهاز العصبي المركزي.

عقدة جيبية أذينية: Pacemaker كتلة نسيجية مهيجة في قلب الفقريات تعمل على بدء الضربة القلبية (انقباض القلب).

عقدة رانفييه node of ranvier فجوة تتكون عند نقطة التقاء خليتين من خلايا شوان، وأيضًا، حيث يرتبط المحور بشكل مباشر مع السائل بين الخلايا المحيط به.

علامات مجهولة anonymous markers: علامات جينية يمكن الكشف عنها باستخدام تقنيات البيولوجيا الجزيئية، ولكنها لا تسبب ظهور طراز شكلي ملحوظ.

علامات سطح الخلية cell-surface markers: بروتينات سكرية ودهون سكرية على السطح الخارجي للغشاء الخلوي، التي تعمل بوصفها معرفًا للأنواع المختلفة من الخلايا التي تحمل علامات مختلفة.

علم البروتيومات Proteomics علم مختص بدراسة بروتيومات المخلوقات الحية. هذا العلم له علاقة بالجينومات الوظيفية، حيث إن البروتيومات مسؤولة عن الكثير من الوظائف المشفرة في الجينوم (المحتوى الجيني).

علم البيئة Ecology دراسة تفاعلات المخلوقات الحية الواحدة مع الأخرى ومع بيئاتها.

علم البيئة السّلوكيّ behavioral ecology دراسة كيف يشكل الانتخاب الطبيعي السلوك.

علم الجينومات genomics دراسة المجاميع الجينية بدلاً من جينات مُفردة.

علم الجينومات الوظيفية Functional Genomics دراسة وظائف الجينات ومنتجاتها، خارج إطار تحديد تعاقب كامل الجينوم.

علم السكان demography خصائص معدلات النمو والتركيب العمري للمجموعة السكانية.

علم السلوك Ethology دراسة أنماط السلوك الحيواني في الطبيعة.

علم الشكل الخارجي morphology شكل المخلوق الحي وتركيبه.

عملية التحول Transformation عملية يتم من خلالها أخذ DNA مباشرة من البيئة المحيطة، وهي عملية طبيعية في بعض أنواع البكتيريا.

عملية العبور crossing over في الانقسام المنصف (الاختزالي)، تبادل قطع الكروماتيدات المتقابلة بين الكروموسومات المتماثلة، مسؤولة عن إعادة التركيب الجيني بين الكروموسومات المتشابهة.

عملية النقل Transposition نوع من أنواع التهجين الوراثي الذي من خلاله يتم نقل العناصر القابلة للنقل من موقع معين في سلسلة DNA إلى آخر، عشوائيًا.

العناصر الطويلة المتناثرة long interspersed element أي نوع من العناصر الطويلة القابلة للنقل (القافزة) موجودة في الإنسان أو الرئيسيات الأخرى، وتحتوي على كل ما يحتاج إليه العنصر من آليات بيوكيميائية لتساعده على الانتقال.

عناصر الوعاء Vessel element في النباتات الوعائية، خلايا متطاولة تموت عند نضجها، وتساعد على توصيل الماء والمواد المذابة الموجودة في اللحاء.

عناصر قابلة للنقل transposable elements قطع من DNA قادرة على الانتقال من موقع على الكروموسوم إلى موقع آخر. وتسمى أيضًا العناصر القافزة أو العناصر الوراثية المتحركة.

عناصر متناثرة قصيرة Short interspersed element SINE أحد أنواع العناصر القابلة للنقل الموجودة في الإنسان ورئيسيات أخرى، التي لا تحوي الآلية الكيميائية الحيوية اللازمة للنقل. هناك ما يزيد على نصف مليون نسخة من العناصر القصيرة المسمى Alu تأويها العناصر الطويلة (LINE) في الجينوم البشري.

عنق الورقة petiole عنق الورقة.

عوالق نباتية Plankton مخلوقات مائية دقيقة (متناهية الصغر) تطفو بشكل حر.

عوامل الاستنساخ transcription factor واحد من أنواع البروتينات اللازمة لمبلمر RNA ليرتبط بمنطقة المحفز في الخلايا حقيقية النوى، ويصبح مستقرًا. بعد ذلك، تبدأ عملية الاستنساخ.

عوامل الاستنساخ النوعية Specific transcription factor أي من عوامل الاستنساخ الكثيرة التي تعمل بشكل معتمد على النسيج أو الوقت لتزيد من عملية نسخ DNA فوق المستوى الطبيعي (الأساسي).

عوامل البدء (الاستهلال) initiation factor واحد من عدد من البروتينات يشارك في تكوين مُعقد البدء (الاستهلال) الذي يدخل في تصنيع عديد الببتيد في الخلايا بدائية النوى.

عوامل النمو Growth factor واحد من مجموعة من البروتينات التي ترتبط بمستقبلات الغشاء، وتنشط أنظمة الترميز داخل الخلايا، وهو يؤدي للنمو والانقسام.

عوامل مرافقة cofactor واحد أو أكثر من مركبات كيميائية غير بروتينية تتطلبها الأنزيمات من أجل وظيفتها، الكثير من مرافق الأنزيم تكون أيونات معدنية وبعضها الآخر مرافق أنزيم عضوي.

عوينات Ocellus مستقبل ضوئي بسيط شائع بين اللافقريات.

عين مركبة compound eye عضو الرؤية (البصر) في الكثير من المفصليات، يتكون من الكثير من وحدات بصرية مستقلة تدعى أوماتيديا.

عينات من خملات الكوريون chorionic villi sampling تقنية جديدة تقوم على أخذ عينات خلايا الجنين من الكوريون في المشيمة بدلًا من السائل الرهلي؛ هذه التقنية أقل ضررًا، يمكن أن تستعمل في بداية الحمل بدلًا من بزل السائل الرهلي.

غ

غدة بروستاتا prostate gland في ذكر الثدييات، كتلة من النسيج الغدي عند قاعدة الإحليل تفرز سائلًا قاعديًّا يحفّز الحيوانات المنوية عند إطلاقها.

غدة خارجية الإفراز Exocrine gland نوع من الغدد التي تعطي إفرازاتها من خلال قنوات، مثل غدد الجهاز الهضمي أو الغدد العرقية.

غدة صماء Endocrine gland غدد لا تملك قنوات، تفرز الهرمونات في الفراغات خارج الخلوية، ومن هنالك تنتشر هذه الهرمونات إلى الجهاز الدوري.

غزل فطري mycelium في الفطريات، كتلة من الخيوط الفطرية.

غشاء التوتر Tonoplast الغشاء الذي يحيط بالفجوة المركزية الموجودة في الخلايا النباتية التي تحتوي على قنوات للماء، تساعد في المحافظة على الاتزان الأسموزي للخلية.

غشاء الخلية العضلية البلازمي sarcolemma الغشاء الخلوي المتخصص المحيط بالخلية العضلية.

غشاء الرّهل amnion الغشاء الدَّاخلي الذي يُحيط بالجنين المتطور ضمن تجويف مملوء بالسائل.

غشاء الكوريون chorion الغشاء الخارجي من الأغشية المزدوجة التي تحيط بالجنين في الزواحف والطيور والثدييات، ويساهم في تركيب المشيمة في الثدييات الولودة.

غشاء بلازمي plasma membrane الغشاء الذي يحيط بسيتوبلازم الخلية، يتكون من طبقتين من الدهون المفسفرة مع بروتينات مغمورة فيها.

غضروف cartilage نسيج ضام في هياكل الفقريات. والغضروف يشكل معظم الهيكل في الجنين، والفقريات غير البالغة وبعض الفقريات البالغة. مثل سمك القرش والأفراد القريبة من هذه المجموعة.

غطاء الخياشيم operculum صفيحة عظمية مفلطحة تغطي حجرة الخياشيم في الأسماك.

غلاف البذرة seed coat في النباتات، الطبقة الخارجية للبويضة التي تزود البذرة بحاجز غير منفذ للماء لحماية الجنين الساكن ولتخزين الغذاء.

غلاف الزهرة perianth في النباتات الزهرية، السبلات والبتلات مع بعضها (بوصفها وحدة واحدة).

غلاف مائي hydration shell سحابة من جزيئات الماء تحيط بالمادة الذائبة، مثل السكروز، وأيونات الصوديوم والكلور.

غلاف نووي Nuclear envelope تركيب يحيط بنواة الخلايا حقيقية النوى. يتكون من طبقتين من الدن المفسفرة، حيث إن الطبقة الخارجية مرتبطة مع الشبكة الإندوبلازمية.

غمد ميليني myelin sheath طبقة دهنية تحيط بالمحاور الطويلة للعصبونات الحركية للجهاز العصبي الطرفي في الفقريات.

غير متماثل الجينات Heterozygous امتلاك أليلين مختلفين للجين نفسه؛ يُستخدم هذا التعبير لمكان خاص أو أكثر؛ «مثل غير متماثل الجينات بالنسبة إلى الموقع «W» (الطراز الجيني يكون W/w).

غير مستقطب nonpolar وصف للرابطة التساهمية التي يكون فيها الاشتراك بإلكترونات متماثلًا، ويمكن وصف مركب متماسك مع بعضه بروابط تساهمية بأنه غير مستقطب.

ف

فاك التواء الحلزون helicase واحدة من مجموعة الأنزيمات المفككة لالتفاف شريطي DNA في الحلزون المزدوج لتسهيل عملية تضاعف DNA.

فاك التواء DNA gyrase DNA أنزيم مصاوغ له علاقة بتضاعف المادة الوراثية وخفف من حدة التوتر الناتجة عن فك التواء أشرطة المادة الوراثية.

فايتوكروم phytochrome صبغة نباتية تعمل على امتصاص الضوء، مستقبل الضوء للضوء الأحمر- الأحمر البعيد.

فترة الجموح Period Refractory فترة التعافي بعد إزالة الاستقطاب التي يكون خلالها الغشاء غير قادر على الاستجابة لمؤثر إضافي.

فجوات منقبضة contractile vacuole في الطلائعيات وبعض الحيوانات، فجوة مملوءة بسائل صافٍ يأخذ الماء من داخل الخلية، وبعد ذلك تتقلص لتطرح الماء إلى خارجها من خلال فتحة بطريقة دورية، وظيفتها الرئيسة التوازن الأسموزي (الاتزان الداخلي) والإخراج.

فجوة vacuole كيس محاط بغشاء خلوي، موجودة في السيتوبلازم لبعض الخلايا، تُستخدم الفجوة للتخزين أو للهضم اعتمادًا على نوع الخلية. مثلًا، في الخلايا النباتية هناك فجوات مركزية كبيرة تُستخدم لتخزين الماء، والبروتينات، والفضلات.

فجوة مركزية central vacuole كيس كبير مُحاط بغشاء وجد في الخلايا النباتية التي تخزن البروتينات، والأصباغ والفضلات، ويشارك في التوازن المائي.

فراغ بين غشاءين intermembrane space الحجرة الخارجية للميتوكندريا التي تقع بين الغشاءين.

فراغ كيسي أو تجويف cisternal space المنطقة الداخلية لتركيب محاط بالغشاء، عادة يستعمل لوصف المنطقة الداخلية أو الفراغ الداخلي للشبكة الإندوبلازمية، ويسمى أيضًا التجويف.

فرضية التدفق الكمي mass flow hypothesis العملية الكلية التي تتحرك فيها المواد في اللحاء في النباتات.

فرضية السوطيات المكونة للمستعمرات colonial flagellate hypothesis فرضية اقترحها أولًا هيجل عام 1874 وتنص على أن الحيوانات البعدية تحدرت من مستعمرات طلائعية؛ تدعمها الإسفنجيات المشابهة للسوطيات الطوقية.

فرضية جين بجين Gene-for-gene hypothesis آلية دفاع في النبات، تقترح أن بروتينًا معينًا يتم إنتاجه عن طريق فيروس، أو بكتيريا، أو فطر ممرض يرتبط مع بروتين يتم إنتاجه عن طريق جين في النبات، هذا الارتباط ينشط بدء الاستجابة الدفاعية لدى النبات.

فرق التركيز concentration gradient الاختلاف في تركيز المواد من مكان إلى آخر؛ عادة عبر الغشاء.

فرق جهد الراحة للغشاء Resting membrane potertial الاختلاف في الشحنة (الاختلاف في الجهد الكهربائي) الموجود حول غشاء العصبون عند الراحة (تقريبًا 70 مليفولت).

فسفرة phosphorylation تفاعل كيميائي ينجم عنه إضافة مجموعة فوسفات إلى جزيء عضوي. فسفرة ADP تُنتج ATP. الكثير من البروتينات أيضًا يتم تنشيطها أو تثبيطها بعملية الفسفرة.

فسفرة ضوئية حلقية cyclic photophosphorylation تفاعل يبدأ مع امتصاص الضوء من قبل مركز التفاعل في الكلوروفيل الذي ينشط الإلكترون، الإلكترون المنشط أو ذات الطاقة العالية يرجع إلى النظام الضوئي، مولدة ATP في عملية الأسموزية الكيميائية. هذه وجدت في خلايا بكتيريا مفردة، وتحصل في النباتات في النظام الضوئي 1.

فسفرة ضوئية غير حلقية noncyclic photophosphorylation مجموعة من تفاعلات النظام الضوئي النباتي، حيث تسلك الإلكترونات المنتجة طريقًا معينًا بين النظاميين الضوئيين منتجة تدرجًا بروتونيًا يُستخدم لإنتاج ATP بواسطة الأسموزية الكيميائية. هذه الإلكترونات تُستخدم لاختزال NADP إلى NADPH. والإلكترونات المفقودة تُستبدل عن أكسدة الماء وإنتاج O_2.

فصل abscission عملية تساقط الأوراق أو البتلات حالما يدخل النبات حالة السكون.

فطريات جذرية خارجية Ectomycorrhizae فطريات جذرية تنمو على السطح الخارجي، ولا تقوم بدخول الخلايا التي تحيط بها.

فطريات جذرية داخلية Endomycorrhizae فطريات جذرية تنمو داخل الخلايا.

فطريات زقية (كيسية) ascomycetes قبيلة تضم 75% من الفطريّات المعروفة، تتميز بوجود الأبواغ الجنسية داخل جسم ثمري يدعى الكيس، التي تنتج من الانقسام المنصف وتتكاثر لاجنسيًّا بتكوين الكونيديا. بعضها يتكون من خلية واحدة كما في خميرة الخبز، والكثير منها عديد الخلايا كما في العفن الشائع، وفطريات الكأس، والكمأة. والزقيات المنتجة للبنسلين في جنس .Penicillium

فطريات جذرية Mycorrhizae علاقة تعايش بين فطر وجذور نباتية.

فطريات زيجوتية Zygomycetes نوع من الفطريات، أهم خصائصه إنتاج تراكيب جنسية تُسمى محفظة الأبواغ الزيجوتية، »التي تنتج من اندماج عضوين تكاثريين بسيطين.

فعل منعكس reflex في الجهاز العصبي، استجابة حركية تخضع لبعض التحورات المشتركة؛ هذه الأفعال الانعكاسية من أبسط المسارات العصبية، يضم الفعل المنعكس العصبونات الحسية فقط، وأحيانًا (لكن ليس دائمًا) تضم العصبونات البينية، وواحدًا أو أكثر من العصبونات الحركية.

فقاعة الاستنساخ transcription bubble المنطقة التي تحتوي على مبلمر RNA، شريط DNA القالب، RNA المنسوخ، سميت بذلك بسبب «الفقاعة» المحلية (الناتجة عن فك DNA لشريط DNA).

فقريات vertebrate حبليات ذات عمود شوكي؛ في الفقريات، يتطور الحبل الظهري إلى العمود الفقري المكون من عدد من الفقرات التي تحيط، وتحمي الحبل العصبي الظهري.

فك سفلي mandible في القشريات، الحشرات، وذات الألف قدم، زوائد تقع خلف قرون الاستشعار، وتُستخدم للاستحواذ، والإمساك، ولدغ أو مضغ الغذاء.

فلاجيلين Flagellin بروتين يكون أسواط البكتيريا، ويمكّن الخلية من الحركة خلال البيئة المائية.

فلافين أدينين ثنائي النيوكليوتيد Flavin Adenine dinucleotide عامل مساعد يعمل بوصفه ناقلًا إلكترونيًّا ذائبًا (غيرمرتبط بالغشاء) ويخضع لعمليات الأكسدة والاختزال.

فلجة blastomere خلية واحدة من خلايا البلاستيولة.

فلقة cotyledon ورقة بذرية تُعدّ مخازن للغذاء عادة في بذور الكاسيات (مغطاة البذور) أو تمتصه في ذوات الفلقة الواحدة، توفر غذاء يستعمل خلال إنبات البذرة.

فم (قمع) النفريديوم nephrostome فتحة شبيهة بالقمع تؤدي إلى النفريديا، وعضو إخراجي في الرخويات.

فوتون Photon جزيء ضوئي يمتلك كمية محددة من الطاقة، مفهوم الموجة الضوئية يفسر اختلاف الألوان في الطيف، في حين يفسر المفهوم الجزيئي للضوء انتقال الطاقة خلال عملية البناء الضوئي.

فورونيد phoronid أي مجموعة من اللوفوفور اللافقرية، حاليًّا تُصنف في قبيلة ذراعية القدم، تصنع جحورًا داخل المواد اللينة الموجودة في الماء وتفرز أنبوبًا كيتينيًّا تمضي حياتها داخله، وتستطيع مدّ زوائدها لتتغذى على جزيئات الطعام المحيطة.

فوق مملكة البكتيريا Domain Bacteria في نظام فوق الممالك الثلاث التصنيفي، المجموعة التي تحتوي على البكتيريا فقط، وهي مجموعة كبيرة من بدائيات النوى.

فوق مملكة البكتيريا القديمة Domain Archaea في نظام فوق الممالك الثلاث التصنيفي، المجموعة التي تحتوي على البكتيريا البدائية فقط، وهي مجموعة كثيرة التنوع من وحيدات الخلية بدائية النوى.

فوق مملكة حقيقيات النوى Domain Eukarya في نظام فوق الممالك الثلاث التصنيفي، المجموعة التي تحتوي على المخلوقات حقيقية النوى، التي تشمل الأوليات، والفطريات، والنباتات، والحيوانات.

فويهة osculum فتحة متخصصة كبيرة الحجم في الإسفنجيات يتم دفع الماء المرشَّح من خلالها إلى خارج الجسم.

فيتامينات vitamins مواد عضوية لا يتم بناؤها في مخلوقات حية معينة لكنها تحتاج إليها بكميات قليلة في عمليات الأيض الطبيعية.

فيرمونات pheromones مواد كيميائية يتم إفرازها من مخلوق حي لتؤثر في العمليات السلوكية والفسيولوجية لمخلوق حي آخر يتبع النوع نفسه. تُستخدم الفيرمونات لجذب الجنس الآخر، لترك أثر، وبوصفها إشارات منبهة.

فيرون virion جزيء فيروسي واحد.

فيروس virus مجموعة من الكيانات البيوكميائية تتكون من مادة وراثية ملفوفة داخل بروتين؛ تتكاثر الفيروسات فقط داخل الخلايا الحية المضيفة، ومن ثم لا يمكن اعتبارها مخلوقات حية.

فيروسات المتحررة Emerging Virus أي فيروس ينشأ في مخلوق معين، ومن ثم ينتقل إلى مخلوق آخر؛ عادة ما يشار إليه بأنه قادر على الانتقال للبشر.

فيروسات راجعة Retrovirus فيروسات تستخدم RNA بوصفه مادة وراثية. عندما تدخل هذه الفيروسات إلى الخلايا فإنها تقوم بنسخ RNA إلى DNA باستخدام أنزيم فيروسي يسمى الناسخ العكسي، هذا الـ DNA يتم تضاعفه واستنساخهُ من قبل آليات الخلية كما لو كان جزءًا من مادتها الوراثية.

فيروسات عارية Viroids مجموعة من جزيئات RNA الصغيرة العارية القادرة على التسبب في أمراض للنباتات، حيث تعمل على تدمير تكامل الكروموسوم.

فيروسات معتدلة أو مولدة للتحلل Temperate (Lysogenic phage) فيروس قادر على أن يدخل المادة الوراثية (DNA) الخاصة به إلى DNA لخلية العائل، حيث تبقى هناك فترات زمنية غير محددة وتتضاعف مع تضاعف DNA لخلية العائل.

فيكوبيلوبروتينات phycobiloproteins صبغات ثانوية توجد في الطحالب الخضراء المزرقة وبعض الطحالب الأخرى، قادرة على امتصاص الطاقة الضوئية في مدى اللون الأخضر.

فئران تم تعطيل بعض جيناتها knockout mice فئران تم تعطيل جين معين بها باستخدام تقنيات DNA الهجين والخلايا الجنينيّة الجذعية.

ق

قاعدة base أي مادة تتحلل أو تتفكك في الماء عند امتصاصه، وبذلك تخفض تركيز أيونات الهيدروجين. وهكذا ترفع الرقم الهيدروجيني PH.

قانون الإضافة Rule of addition قانون ينص على أنه لكل حدثين مستقلين، يكون احتمال حدوثهما حاصل جمع الاحتمالات الفردية لكلٍّ منهما.

القانون الأول للديناميكا الحرارية First Law of thermodynamics الطاقة لا تفنى ولا تستحدث ولكن تتحول من شكل إلى آخر، لهذا فإن كمية الطاقة في الكون غير قابلة للتغير.

قانون التوزيع المستقل Law of Independent Assortment قانون مندل الثاني للوراثة، الذي ينص على أن الجينات الواقعة على الكروموسومات غير المتماثلة تتوزع بشكل مستقل عن بعضها.

قانون الثمانيات octet rule قانون لوصف نمط الارتباط الكيميائي لمجموعات العناصر التي تحتاج إلى ثمانية إلكترونات لإكمال مستويات الطاقة الأخيرة.

قانون الديناميكا الحرارية الثاني Second Law of Thermaly نص يتعلق بانتقال طاقة الوضع إلى حرارة، ينص هذا القانون على أن الفوضى (العشوائية) تزيد بشكل مستمر في الكون مع تحولات الطاقة، لهذا فإن العشوائية أكثر احتمالية للحدوث من الترتيب.

قانون المضاعفة Rule of multiplication قانون ينص على أنَّ احتمال وقوع حدثين مستقلين هو ناتج ضرب احتمالات وقوع كل حدث منهما وحده.

قانون انعزال الصفات Law of Segregation قانون مندل الأول للوراثة، الذي ينص على أن الأليلين العائدين لجين ما ينعزلان خلال تكوين الجاميتات.

قبل القردة prosimian أي عضو من جماعة الثدييات الشقيقة لشبيهة الإنسان. تضم هذه الجماعة الليمور، واللورس والترسير.

قبيلة phylum فئة رئيسة في علم التصنيف، تقع بين المملكة والطائفة.

قدرة الحمل (قدرة استيعابية) carrying capacity أكبر عدد عن أفراد الجماعة الحيوية تستطيع البيئة استيعابهم.

قدرة الضغط pressure potential في النباتات، ضغط الامتلاء الناتج عن الضغط على جدار الخلية.

قدرة المذاب الأسموزية solute potential كمية الضغط الأسموزي الناتجة من وجود المذاب أو المواد المذابة في الماء، وتقاس عن طريق قياس مقاومة الضغط اللازمة لإيقاف حركة الماء.

قدرة مائية water potential طاقة الوضع لجزيئات الماء، وبغض النظر عن سبب القدرة المائية (مثل الجاذبية، الضغط، تركيز جزيئات المذاب)، يتحرك الماء من المنطقة ذات القدرة المائية العالية إلى المنطقة ذات القدرة المائية الأقل.

قدم أنبوبي foot tube في شوكيات الجلد، امتداد خارجي مرن للنظام الوعائي المائي قادر على الارتباط بالأرضية عن طريق عملية الشفط.

قدم ذيلي uropod واحدة من مجموعة الزوائد المسطحة عند نهاية بطن جراد البحر والجمبري تعمل مجتمعة بوصفها ذيلًا من أجل دفع هذه المخلوقات بسرعة وقوة بالماء.

قدم كاذبة pseudopod امتدادات سيتوبلازمية غير دائمة تخرج من جسم الخلية.

قرص بلاستيولي blastodisc عند تطور الأجنة في الطيور، منطقة تشبه القرص على سطح البيضة ذات المح الكبير التي خضعت للتفلج وأعطت نشوءًا للجنين.

قرص صوري imaginal disk واحد من مجموعة من الخلايا توجد جانبًا في بطن يرقة الحشرة التي التزمت بتكوين أجزاء أساسية من جسم الحشرة البالغ.

قرنية cornea الطبقة الشفافة الخارجية في عين الفقريات.

قشرة Pellicle غطاء مرن قاسٍ في المخلوقات المهدبة واليوغلينا.

قشرة cortex الطبقة الخارجية من تركيب في الحيوانات، وجزء من عضو يقع إلى الداخل في النباتات الوعائية، والنسيج الأساسي الأولي في الساق أو الجذر.

قشرة الدماغ cerebral cortex الطبقة السطحية الرقيقة من الخلايا العصبية والخلايا الغروية التي تغطي المخ؛ متطورة فقط في الثدييات، وخاصة بشكل جلي في البشر. قشرة الدماغ هي مركز الأحاسيس الواعية، والنشاط العضلي الإرادي.

قصبة هوائية trachea أنبوب للتنفس، في فقريات اليابسة أنبوب الهواء الذي ينقل الهواء بين الحنجرة والشعيبات القصبية (التي تؤدي إلى الرئة)، في الحشرات وبعض مفصليات الأرجل التي تعيش على اليابسة، جهاز من القنوات الهوائية المبطنة بالكايتين.

قصيبات Tracheoles أصغر التفرعات في الجهاز التنفسي لمفصليات الأرجل، تحمل القصيبات الهواء من القصبة الهوائية المرتبطة بالبيئة المحيطة الخارجية عن طريق المتنفسات.

قصيبات tracheids في خشب النباتات، تتكون من خلايا ميتة تستدق عند الأطراف، وتتداخل مع بعضها.

قطب حيواني animal pole في الكثير من الحيوانات، يُسمّى طرفا أو نهايتا البيضة والجنين الناتج لاحقًا القطب الحيواني ويكون لونه داكنًا، ومع استمرار عمليات التفلج فإن خلايا القطب الحيواني تنقسم بسرعة أكبر وتكوّن الأنسجة الخارجية لجنين الأسماك وبعض الفقريات المائية الأخرى.

قطب خضري vegetal pole نصف كرة الزيجوت الذي يضم خلايا غنية بالمح.

قطع شريطية proglottid سلسلة من قطع متكررة في الديدان الشريطية تحتوي على الأعضاء التكاثرية الذكرية والأنثوية. في النهاية تكوّن هذه القطع الشريطية بيوضًا وأجنة، تغادر جسم المضيف عن طريق البراز.

قطع مرتبة tagmata أجزاء جسمية معقدة في مفصليات الأرجل تنتج عن الاندماج الجنيني لقطعتين أو أكثر، على سبيل المثال الرأس، والصدر، والبطن.

قطعة أمامية prosoma القطعة الأمامية من جسم العنكبوتيات، وتحمل زوائد.

قطعة جسمية somite واحدة من القطع النسيجية الناتجة عن انقسام الميزوديرم (الطبقة الجرثومية الوسطى) في أثناء عملية تمايز جنين الفقريات.

قطعة خلفية opisthosooma المنطقة الخلفية في جسم العنكبوتيات.

قطعة طرفية أو تيلومير Telomere تركيب متخصص غير قابل للنسخ يُعطي كل طرف من أطراف الكروموسوم.

قطعة عضلية Sarcomere وحدة الانقباض الأساسية في العضلات الهيكلية، تتكون من خطوط متكررة من الأكتين والميوسين التي تظهر بين خطي Z.

قلم style في الزهرة، عمود نسيجي رفيع يبرز من قمة المبيض ومن خلاله ينمو أنبوب اللقاح.

قلنسوة 5¢ Fivec cap في حقيقيات النوى، يضاف تركيب إلى الطرف 5¢ من mRNA مكون من GTP مضاف إليه مجموعة ميثيل. يرتبط هذا التركيب عن طريق رابطة 5¢ إلى 5¢. تعمل القلنسوة على حماية هذا الطرف من التحطم، و تشارك في البدء بعملية الترجمة.

قلنسوة الجذر root cap في النبات، تركيب نسيجي عند القمة النامية للجذر تحمي القمة المرستيمية له عند اندفاعه خلال التربة، خلايا قلنسوة الجذر تُفقد وتُستبدل باستمرار.

قناة البيض oviduct في الفقريات، الممر الذي تنتقل من خلاله البيضة من المبيض إلى الرحم.

قناة شعاعية radial canal إحدى القنوات الخمس التي ترتبط بالقناة الحلقية للنظام المائي الوعائي لشوكيات الجلد.

قناة نصف هلالية Semicircular canals أي من القنوات الهلالية المملوءة بالسائل الموجود في الأذن الداخلية التي تساعد على الاتزان.

قناة هافيرس Haversian canal قنوات ضيقة تمتد موازية لطول العظم تحتوي على الأوعية الدموية والخلايا العصبية.**قنوات مائية aquaporin** قنوات بروتينية خاصة بمرور الماء توجد في الأغشية تسارع الحركة الأسموزية للماء، توجد هذه القنوات المختصة بنقل الماء في الخلايا النباتية والحيوانية على حد سواء، وفي النباتات توجد في الأغشية البلازمية وأغشية الفجوة المركزية، وتسمح للحركة الكُتَلِّية للماء عبر الغشاء.

قنوات أيونية مبوبة بفرق الجهد لايوجد مسار عبر غشاء الخلية لأيون ما يفتح أو يغلق عند حدوث تغير في فرق الجهد، أو فرق في الشحنة عبر غشاء الخلية.

قنوات بروتينية channel proteins أغشية ناقلة بروتينية موجودة في الغشاء الخلوي، تمتلك البروتينات المكونة لهذه القنوات جزءًا داخليًّا محبًّا للماء يوفر القنوات المائية التي يتم من خلالها انتشار مواد لايمكن أن تمر عبر الغشاء، وعادة يسمح بمرور أيونات معينة مثل أيون البوتاسيوم، وأيون الصوديوم أو أيونات الكالسيوم عبر الغشاء.

قواعد متممة complementary تمثل المعلومات الوراثية التي في كل قاعدة نيتروجينية (نيوكليوتيد) لها شريك مكمل الذي يشكل معًا زوج القواعد.

قوس الفعل المنعكس Reflex arc الممر العصبي في الجسم المؤدي من المؤثر إلى الفعل المنعكس.

قوقعة Cochlea في الفقريات الأرضية، تجويف أنبوبي في الأذن الداخلية التي تحتوي على أعضاء أساسية للسمع.

ك

كادهيرين cadherin واحدة من مجموعة كبيرة من الأغشية البروتينية الناقلة التي تحتوي على Ca^{2+} بوصفها رابطًا وسيط بين الخلايا. هذه البروتينات مسؤولة عن التصاق خلية مع خلية من النوع نفسه.

كاذبة التجويف pseudocoel تجويف جسمي يقع بين طبقة الإندوديرم (الطبقة الجرثومية الداخلية) والميروديرم (الطبقة الجرثومية المتوسطة).

كاره للماء hydrophobic الترجمة الحرفية «كاره للماء». وصف للمواد غير المستقطبة غير الذائبة في الماء. ترتبط المواد غير المستقطبة مع بعضها في الماء لتشكل قطرات.

كاروتينويدات carotenoid أي مجموعة من الصبغات المساعدة موجودة في النباتات؛ إضافة إلى امتصاصها طاقة الضوء، هذه الصبغات تعمل بوصفها مادة مضادة للتأكسد تتخلص من الجذور الحرة الخطرة أو الضارة.

كالوس (الجُسْأة) callus نسيج غير متمايز، مصطلح يستخدم في زراعة الأنسجة، والتطعيم، والتئام الجروح.

كايتين chitin مادة قاسية ومقاومة تحتوي على النيتروجين، وعديدة التسكر، تشكل جدار خلايا الفطريات والهيكل الخارجي للمفصليات، والجليد الذي يغطي البشرة العليا لفقريات معينة أخرى.

كأس calyx بمجموعها تمثل السبلات؛ المحيط الزهري الخارجي.

كأس السكري Glycocalyx «الغطاء السكري» على سطح الخلايا نتيجة وجود عديدات التسكر على الدهون السكرية والبروتينات السكرية المغمورة في الطبقة الخارجية للغشاء البلازمي.

كبة Glomerulus تجمع من الشعيرات الدموية تحيط به محفظة بومان.

كتلة حشوية visceral mass أعضاء داخلية في التجويف الجسمي للحيوانات.

كتلة حيوية biomass الكتلة الإجمالية لكل المخلوقات الحية لجماعة معينة، والمنطقة، أو أي وحدة أخرى تمّ قياسها.

كربلة (مدقة) carpel عضو يشبه الورقة في مغطاة البذور الذي يغلف واحدة أو أكثر من البويضات.

كربوهيدرات carbohydrate مركب عضوي يتكون من سلسلة أو حلقة من ذرات الكربون التي ترتبط بذرات الهيدروجين، والأكسجين بنسبة تقريبية 1:2؛ ولها الصِّيغة العامة $(CH_2O)n$، وتشمل الكربوهيدرات: السكريات، والنشا والجلايكوجين، والسليلوز.

كروماتيد chromatid أحد الخيطين الشقيقين للكروموسوم المتضاعف يرتبطان معًا في نقطة السنترومير.

كروماتيد شقيق chromatid sister واحدة من نسختين متطابقتين لكل كروموسوم، تبقى متصلة عند منطقة السنترومير، وتنتج عند تضاعف الكروموسوم من أجل الانقسام المتساوي؛ بشكل مشابه، واحدة من النسختين المتطابقتين لكل كروموسوم من الكروموسومات المتماثلة الموجودة في الرباعي في الانقسام المنصف (الاختزالي).

كروماتين chromatin وهو مُعقّد من DNA والبروتين، يؤلف الكروموسومات في الخلايا حقيقية النواة، يأخذ الكروماتين شكلًا غير لولبي ملتفًّا إلى حد كبير (بدرجة كبيرة) ويحتل نواة الخلية في الطور البيني، ويتكثف ليشكل الكروموسومات المرئية في الطور التمهيدي.

كروماتين الحقيقي Euchromatin جزء من الكروموسوم في حقيقيات النوى يتم استنساخه إلى mRNA؛ يحتوي هذا الجزء على الجينات النشيطة غير المكثفة بشكل كبير في أثناء مرحلة الطور البيني.

كروماتين متغاير heterochromatin جزء من الكروموسوم في حقيقيات النوى لا يتم استنساخه إلى RNA؛ ويبقى متراصًّا في الطور البيني، ويُصبغ بشكل كثيف في التحضيرات النسيجية.

كروموسوم chromosome أداة عن طريقها تنقل المعلومات الوراثية من جيل إلى الجيل اللاحق؛ يتألف الكروموسوم في خلية البكتريا من حلقة واحدة من DNA؛ في الخلايا حقيقية النواة يتألف كل كروموسوم من جزيء DNA خيطي مفرد وبروتينات رابطة.

كروموسوم X Chromosome X واحد من الكرموسومين الجنسيين في الثدييات وذبابة الفاكهة، تمتلك الأنثى كروموسومي X.

كروموسوم Y chromosome Y واحد من الكروموسومين الجنسيين في الثدييات وذبابة الفاكهة، يمتلك الذكر كروموسومين: X و Y. يحدد الكروموسوم Y الذكورية.

كروموسوم مماثل homologue زوج من الكروموسومات من النوع نفسه موجودان في الخلايا ثنائية المجموعة الكروموسومية؛ تأتي نسخة من كل زوج متماثل من الجاميت القادم من الأم والنسخة الأخرى من الجاميت القادم من الأب. تشكل هذه الجاميتات الزيجوت.

كروموسومات جسمية autosome 22 زوجًا من أصل 23 زوجًا من الكروموسومات لدى الإنسان متطابقة في الذّكر والأنثى.

كروموسومات جنسية sex chromosome الكروموسومات المتعلقة بالجنس، في الإنسان، الكروموسومات الجنسية X وY.

كلوروفيل chlorophyll من الصبغات الأساسية التي تمتص الضوء في البناء الضوئي، يمتص الكلوروفيل أ الأضواء الزرقاء- البنفسجية والحمراء من الطيف المرئي، والكلوروفيل ب هي صبغة مساعدة للكلوروفيل أ، تمتص الأضواء الزرقاء والبرتقالي- الأحمر. ولا تقوم هذه الصبغات بامتصاص الضوء الأخضر (500–600 nm).

كلية kidney في الفقريات، العضو الذي يقوم بتصفية الدم وإزالة الفضلات النيتروجينية، ويعمل أيضًا على تنظيم اتزان الماء والمواد المذابة في بلازما الدم.

كمبيوم الفلين cork cambium مرستيم جانبي يشكل الأدمة المحيطية تنتج الفلين (الكمبيوم الفليني) نحو السطح (الخارج) للنبات والأدمة الفلينية نحو الداخل.

كمبيوم وعائي vascular cambium في النباتات الوعائية، غلاف أسطواني من الخلايا المرستيمية التي تنقسم لإعطاء اللحاء الثانوي الخارجي والخشب الثانوي الداخلي؛ تنشيط الكمبيوم الوعائي يزيد من قطر الساق والجذر.

كودون البدء start codon القواعد النيتروجينية الثلاث AUG، التي تشير إلى مكان بدء عملية ترجمة mRNA، هذا الكودون أيضًا يشفّر للحمض الأميني ميثيونين (Met).

كودون التوقف stop codon أي واحد من الكودونات الثلاثة UAA، UAG، UGA التي تشير إلى نقطة توقف عملية ترجمة mRNA.

كودون مضاد anticodon ترتيب النيكليوتيدات الثلاثة في الناقل tRNA والتي تتمم كودونًا معينًا في mRNA الخاصة بنقل حمض أميني معين.

كودونات عديمة المعنى nonsense codon واحد من الكودونات الثلاثة UAA، UAG، UGA التي لا يتم التعرف إليها عن طريق tRNA، لذلك تستخدم بوصفها إشارات "توقف" في رسالة mRNA لإنهاء عملية الترجمة.

كونيديا conidia خلايا لاجنسية أنتجت سبورات فطرية.

كيراتين keratin بروتين ليفي قاس، يتشكل في أنسجة البشرة العلويّة، ويتم تعديله ليعطي الجلد، والريش، والشعر، وتراكيب قاسية مثل القرون والأظافر.

كيس التوازن Statocyst مستقبل حسّي حساس للجاذبية والحركة.

كيس الصفن scrotum الكيس المحتوي على الخصيتين في معظم الثدييات.

كيس المح yolk sac الغشاء الذي يحيط بمح البيضة، ويعمل على إيصاله (الغني بالمواد الغذائية) إلى الجنين عن طريق الأوعية الدموية.

كيس خيطي لاسع nematocyst تركيب يشبه «الحربون» موجود في الخلايا اللاسعة لحيوانات قبيلة اللاسعات، التي تضم الهلام البحري ومجموعات أخرى، عند إطلاق الكيس الخيطي اللاسع لمحتوياته يعمل هذا على لسع الفريسة والمساعدة بالإمساك بها.

كيلوسُعر kilocalorie وحدة تستخدم لوصف كمية الحرارة اللازمة لرفع درجة حرارة كيلوجرام من الماء درجة مئوية واحدة ($1°C$)؛ واحد كيلوسعر = 1000 سُعر.

كيوتين (جليدين) cutin في النباتات، طبقة دهنية أنتجت من قبل البشرة التي تكون الكيوتكل على السطح الخارجي.

ل

لِجنين lignin مبلمر عالي التّشعُّبات يدخل في تركيب جدار الخلية، ويجعله أكثر صلابة، وهو مُكوّن مهم مِن مُكوّنات الخشب.

لاسع أو شوكة ذيلية telson شوكة ذيلية لجراد البحر والجمبري.

لاسيلوميات aceolomate حيوانات ليس لديها تجويف الجسم مثل شعبة الديدان المفلطحة.

لاصقات cohesins بروتين معقد يحمل الكروماتيدات الشقيقة معًا خلال انقسام الخلية، تحطيم هذا البروتين في السنترومير في أثناء الطّور الانفصاليّ للانقسام المتساوي يسمح للكروماتيدات الشقيقة بالحركة.

لاهوائية anaerobic أي عملية تحدث بغياب الأكسجين مثل التخمر.

لحاء phloem في النباتات الوعائية، نسيج موصل للغذاء يتكون من الخلايا الغربالية، و أنواع عدة من الخلايا البرنشيمية، والألياف، والخلايا الصخرية (الحجرية).

لقاح DNA vaccine DNA نوع من اللقاح يستخدم DNA من فيروس أو بكتيريا لإثارة الاستجابة الخلوية المناعية.

لوامس قدمية pedipalps زوج من الزوائد المتخصصة توجد في العنكبوتيات، في ذَكَر العنكبوت أعضاء تزاوج متخصصة للإمساك بالأنثى، لكن عند العقارب كلابات كبيرة.

لوفوفور lophophore تاج على شكل حذوة فرس، يتكون من زوائد هدبية. يحيط هذا التركيب بفم بعض أنواع الحيوانات حلزونية التفلج. يشاهد في شعبة عضديات الأرجل وشعبة الحيوانات الزهرية.

ليمف Lymph في الحيوانات، سائل عديم اللون ينشأ (يُشتق) من الدم عن طريق عملية تدعى الترشيح من خلال جدران الشعيرات الدموية الموجودة في الأنسجة.

م

مُحلّل الدهون (الليبيز) Lipase أنزيم يعمل على تحليل الدهون.

مُشغل Operator موقع مُنظم موجود على DNA يرتبط به المثبط، ليمنع البدء في عملية النسخ أو يقلله.

مُنتجات الميثان methanogens بكتيريا بائية إجبارية قديمة تنتج الميثان.

ما بعد السركاريا metacercaria الشكل المتكيس ليرقة دودة الكبد الشرقية، توجد في الأنسجة العضلية للحيوانات المصابة، وعند تناول هذه العضلات تتحلل الحويصلات في الأمعاء، وتنطلق الدودة إلى جسم المضيف الجديد.

مادة التفاعل (أساسية) substrate الجزيء الذي يعمل عليه الأنزيم.

مادة مولدة غروية colloblast نوع خاص من الخلايا وجدت في عدد من أعضاء قبيلة حاملات الأمشاط، تنفجر عندما تلامس عوالق حيوانية معطية مادة لاصقة قوية تساعد على الإمساك بالفريسة.

ماص للحرارة Endergonic تعبير يُستخدم لوصف تفاعل تمتلك فيه النواتج طاقة أكبر من المتفاعلات، لهذا فإن الطاقة الحرة يجب أن تضاف للتفاعل من مصادر خارجية؛ ليتمكن التفاعل من الحدوث.

مبدأ الإقصاء التَّنافسي competitive exclusion فرضية تنص على أن نوعين لهما المتطلبات البيئية المتماثلة، لايمكن أن يعيشا أو يوجدا في المكان نفسه إلى الأبد، وأن النوع الذي يستعمل المصادر النادرة بفاعلية أكبر سيزيل الآخر، وأيضًا تعرف بوصفها قاعدة جاوس.

مبدأ التقتير أو الاقتصاد Principle of Parsimony (مبدأ ينص على أن العلماء يفضلون الفرضية التي تتطلب أقل عدد من الافتراضات).

مبرد radula شبيه باللسان يوجد في أغلب الرخويات.

مبلمر Polymer جزيء يتكون من عدة وحدات جزيئية متشابهة أو متطابقة، النشا مبلمر من الجلوكوز.

مبلمر RNA polymerase RNA أنزيم يحفز بناء جزيء RNA الرسول، ويملك تسلسلًا مكملًا لجزيء DNA المستخدم بوصفه قالبًا. انظر إلى نسخ DNA.

مبلمر DNA polymerase DNA نوع من الأنزيمات يقوم بصناعة DNA من قالب موجود أصلًا. كلها تبدأ التصنيع بالاتجاه من $5 \leftarrow 3$، ويحتاج هذا التصنيع إلى بادئ ليتم البدء بصنع DNA.

مبيض (1) ovary في الحيوانات، العضو المنتج للبيوض (2) في النباتات الزهرية، الجزء القاعدي المنتفخ من الكربلات (الخباءات) الذي يحتوي على البيوض، المبيض ينضج ليعطي الثمرة.

متجازئات الحالة الطبولوجية Topoisomerases أي صنف من الأنزيمات القادرة على تغير الحالة الطوبولوجية لـ DNA لتحريره من جهد الالتواء الناتج من فك التفاف.

متجانسة الأبواغ homosporous في بعض النباتات، إنتاج نوع واحد فقط من الأبواغ، وليس أنواعًا متمايزة. قارنها مع مختلفة الأبواغ.

متصلة contig قطع متصلة من DNA جمعت بطريق تحليل التعاقبات المتداخلة من القطع الصغيرة.

متعادل الأسموزية (التركيز) isosomatic ظرف يكون به التركيزان الأسموزيان لمحلولين متساويين، لهذا لا يكون هناك محصلة حركة للماء بين هذين المحلولين باستخدام الخاصية الأسموزية.

متعددة الأصول Polyphyletic في تصنيف شجرة نشوء الأنواع، المجموعة التي لا تضم السلف المشترك الأحدث لكل أفراد المجموعة.

متغاير النوى heterokaryotic في الفطريات، امتلاك نوعين

متميزين وراثيًّا من الأنوية في الخيط الفطري نفسه.

متك anther جزء من السداة يحمل حبوب اللقاح في أزهار نباتات مغطاة البذور.

متماثل الجينات homozygous امتلاك أليلين متماثلين للجين نفسه، يستخدم هذا التعبير لمكان خاص أو أكثر، "مثل، متماثل الجينات بالنسبةإلى الموقع W" (الطراز الجيني يكون W/W or w/w).

متنحٍّ recessive الأليل الذي يعبر عن نفسه فقط عندما تكون الجينات متماثلة، و"يختفي" عندما يعبر عن الجين السائد في حالات الجينات غير المتماثلة.

متنفسات spiracle فتحات في القصبات الهوائية لمفصليات الأرجل.

متوازية الأصل Paraphyletic في نشوء الأنواع، المجموعة التي تضم السلف المشترك الأكثر حداثة لكل أفراد المجموعة، ولكن ليس كل ما تحدر منه.

مثانة السباحة Swim bladder عضو موجود في الأسماك العظمية فقط. تساعد الأسماك على تنظيم الطفو عن طريق زيادة أو إنقاص الغاز في المثانة من خلال المريء أو شبكة متخصصة من الشعيرات الدموية.

مثبط inhibitor مادة ترتبط مع الأنزيم، وتقلل من نشاطه.

مثبط Repressor بروتين ينظم عملية نسخ DNA عن طريق منع مبلمر RNA من الارتباط بالمحفز ونسخ الجين البنائي. انظر المُشغل.

مثبط الموقع المغاير allosteric inhibitor المادة التي ترتبط في الموقع المغاير، وتوقف نشاط الأنزيم.

مثبطات تنافسية competitive inhibitor مثبطات ترتبط بالموقع النشط نفسه بوصفها مادة تفاعل للأنزيم، وبذلك تتنافس مع مادة التفاعل.

مثبطات غير تنافسية non- competitive inhibitors مثبطات ترتبط في مواقع غير الموقع النشط للأنزيم مُغيرةً شكل الأنزيم، وبذلك لا تستطيع الارتباط بالمادة المتفاعلة.

مثلية النوى homokaryotic في الفطريات، امتلاك الخيوط أنوية متشابهة وراثيًّا.

مجتمع community جميع الأنواع التي تعيش في بيئة مشتركة، وتتفاعل مع بعضها.

مجتمع بيولوجي (مجتمع حيوي) biological commu-nity كل الجماعات من الأنواع المختلفة التي تعيش معًا في مكان واحد، على سبيل المثال، كل الجماعات التي تعيش أو تسكن في المروج الجبلية.

مجموعة سكانية population مجموعة من الأفراد من النوع نفسه تحتل منطقة معينة في الزمن نفسه.

مجموعة الفوسفات غير العضوية inorganic phosphate جزيء فوسفات لا يكون جزءًا من جزيء عضوي، تضاف مجموعة الفوسفات غير العضوية، وتزال في أثناء تكوين جزيء ATP وهدمه وفي تفاعلات خلوية أخرى.

مجموعة وظيفية Functional group مجموعة جزيئية مرتبطة بالهيدروكربونات، وتمنح خصائص كيميائية محددة للمركبات التي تحتويها. من الأمثلة مجموعات الهيدروكسيل، والكاربونيل، والأمين.

محافظ جاميتية Gametangium الخلية أو العضو الذي يتم تشكُّل الجاميتات داخله.

محافظة على الموقع conservation of synteny المحافظة (صيانة) ترتيب قطع DNA على مر الزمن التطوري في الأنواع المتقاربة.

محاكاة باتيسية Batesian mimicry إستراتيجية للبقاء. فيها، مخلوقات حية وغير سامة ولذيذة المذاق تشابه أو تحاكي نوعًا آخر من المخلوقات الحية غير اللذيذة أو السامة، كلا النوعين يُظهر ألوانًا تحذيرية.

محب الماء hydrophilic الترجمة الحرفية «عشق الماء». وصف للمواد الذائبة في الماء. هذه المواد لا بد أن تكون مستقطبة أو مشحونة (أيونات).

محتوى جيني (الجينوم) Genome كامل تعاقبات DNA في المخلوق.

محتوى الطاقة Enthalpy في التفاعل الكيميائي، الطاقة الموجودة في الروابط الكيميائية للجزيء، ويرمز لها H؛ في التفاعل الخلوي، الطاقة الحرة تساوي محتوى الطاقة للجزيئات المتفاعلة في التفاعل.

محدِّد الشكل Morphogen جزيء إشارة ينتج عن طريق المنطقة الجينية المنظمة، يخبر الخلايا المحيطة بمقدار بُعدها عن المنظم، ومن ثم يحدد المواقع النسبية للخلايا خلال التطور الجنيني.

محركات خلوية (الليمفوكاين) Lymphokine جزيئات منظمة تُفرز من الخلايا الليمفية. في الاستجابة المناعية، تُفرز الخلايا المساعدة T هذه المحركات لإطلاق الاستجابة الخلوية المناعية.

محفز promoter تسلسل من DNA يزود مبلمر RNA بموقع للتعرف والارتباط للبدء بعملية نسخ الجين، يقع هذا المحفز فوق موقع بداية النسخ (في الاتجاه المعاكس لاتجاه النسخ).

محفظة الأبواغ sporangium تركيب يتم فيه إنتاج الأبواغ.

محفظة جاميتية أنثوية archegonium, pl. arche-gonia عضو عديد الخلايا عند قمة النبات الجاميتي في الحزازيات وبعض النباتات الوعائية ينتج البيض.

محفظة الفيروس (المحيفظة) capsid الغلاف البروتيني الخارجي الذي يحيط بالفيروس طبقة جيلاتينية تحيط بالجدار الخلوي في البكتيريا.

محفظة بومان Bowman's capsule في كلية الفقريات وحدة تشبه البالون (قمعية الشكل) من الوحدات الأنبوبية الكلوية التي تحيط بالكبة.

محلق الأدنيل adenylyl cyclase أنزيم ينتج كميات هائلة cAMP من ATP، يقوم cAMP بدور الرسول الثاني في الخلية المستهدفة.

محلل البروتين Protease أنزيم يقوم بتحطيم البروتينات عن طريق تكسير الرابطة الببتيدية، في الخلايا، محللات البروتينات تكون في العادة داخل حويصلات مثل الأجسام الحالّة.

محللات خارجية Exonuclease أنزيم قادر على قطع روابط الفسفودايستر بين النيوكليوتيدات الواقعة على أطراف سلسلة DNA. يسمح هذا بإزالة النيوكليوتيدات بشكل متتالٍ من نهاية DNA.

محللات داخلية Endonuclease أنزيم قادر على قطع روابط الفسفودايستر الموجودة بين النيوكليوتيدات الواقعة داخليًّا في سلسلة DNA.

محلول المنظم buffer مادة تُقاوم التغيرات في pH. تعمل على إطلاق أيونات الهيدروجين عند إضافة قاعدة وامتصاص أيونات الهيدروجين عند إضافة حمض.

محلول ذو تركيز عالٍ من المذاب hypertonic محلول ذو تركيز عالٍ من المُذاب مقارنة مع الخلية. تفقد الخلية الماء الموجود بداخلها إذا وضعت بمحلول ذي تركيز عالٍ من المذاب.

محلول ذو تركيز منخفض من المذاب hypotonic محلول ذو تركيز منخفض من المذاب مقارنة مع الخلية. تكتسب الخلية الماء إذا وضعت في محلول ذي تركيز منخفض من المذاب.

محلول متعادل التركيز للمادة المذابة isotonic محلول يحتوي على تركيز المادة المذابة نفسها كما هو داخل الخلية. إذا وضعت خلية في مثل هذا المحلول فإنها تكتسب ماء أو تفقده بالمقدار نفسه.

محور axon امتداد سيتوبلازمي من جسم العصبون. ويبدأ المحور عادة غير متفرع، ولكنه يعطي أفرعًا جانبية تتصل بالخلايا المجاورة. أما عند نهايته فإنه يعطي أفرعًا دقيقة عدة تنتهي بنهايات منتفخة تدعى الأزرار التشابكية. ينقل السيالات بعيدًا عن جسم الخلية على طول المحور Axon الى عصبون آخر أو غدة أو خلية عضلية.

مخ cerebrum الجزء من دماغ الفقريات (الدماغ الأمامي) الذي يحتل الجزء العلوي من الجمجمة، والذي يتألف من نصفي كرة مخ يرتبطان معًا عن طريق الجسم الصلب. وهو مركز الربط الأولي في الدماغ. وينسق ويعالج المدخلات الحسية إضافة إلى تنسيقه الاستجابات الحركية.

مخاريط cone في النبات، تركيب تكاثري للصنوبريات في الفقريات، نوع من العصبونات الحساسة للضوء في الشبكية مسؤولة عن إدراك الألوان مع التمييز الأكثر حدة للتفاصيل.

مختلف الأبواغ heterosporous في النباتات الوعائية، امتلاك نوعين من الأبواغ: صغيرة وكبيرة.

مخروط شرياني conus arteriosus الحجرة الأمامية القصوى للقلب الجنيني في الحيوانات الفقارية.

مخلق ATP ATP synthase أنزيم مسؤول عن تصنيع ATP في غشاء الثايلاكويد للبلاستيدات الخضراء، حيث يكوّن قناة تسمح للبروتونات بالمرور من خلالها إلى اللُّحَمَة، حيث تبرز هذه القنوات على السّطح الخارجي لغشاء الثايلاكويد. عند مرور البروتونات عبر هذه القنوات خارجة من الثايلاكويدات يتم فسفرة ADP وتحويله إلى ATP الذي يغادر إلى اللُّحَمَة.

مخلقَ معقد tRNA والحامض الأميني aminoacyl-tRNA synthetase أنزيمٌ يقوم بعملية الربط بين الحمض الأميني وtRNA، وهناك أنزيم خاص بكلٍّ حمض من الأحماض الأمينية العشرين.

مخلوق عابر الجينات transgenic organism مخلوق حي أُدخل فيه جين دون حدوث تزاوج تقليدي، بل عن طريق تقنيات الهندسة الوراثية.

مخلوقات أعماق البحار Pelagic مخلوقات حرة السباحة (الحركة)، عادةً ما تعيش في المحيطات المفتوحة.

مخيخ cerebellum منطقة الدماغ الخلفي في دماغ الفقريات الذي يقع إلى الأعلى من النخاع المستطيل (ساق الدماغ) وخلف الدماغ الأمامي؛ يدمج المعلومات عن موقع الجسم والحركة، ينسق أنشطة العضلات، ويحافظ على توازن الجسم.

مدار orbital منطقة حول نواة الذرة مع احتمال عالٍ لوجود الإلكترونات فيها، مواقع الإلكترونات يمكن وصفها فقط بهذه التوزيعات الاحتمالية.

مدق pistil العضو المركزي للأزهار، يتكون عادة من المبيض، والقلم، والميسم؛ يمكن أن يتكون المدق من واحد أو أكثر من الكربلات، ويعرف بشكل أفضل بالمتاع.

مدى العائل host range مدى المخلوقات التي يقوم فيروس معين بإصابتها.

مذاب solute جزيئات تذوب في المحلول. قاعدة عامة، المذاب يذوب في محاليل متشابهة من ناحية القطبية. على سبيل المثال الجلوكوز (قطبي) يذوب (يكون روابط هيدروجنية مع الماء) في الماء (قطبي أيضًا) ولكن ليس في الزيت النباتي (غير قطبي).

مذرق cloaca في بعض الحيوانات، مخرج مشترك للفضلات من الأجهزة: الهضمي، والتكاثري، والبولي. في حيوانات أخرى المذرق ربما يعمل بوصفه قناة تنفسية أيضًا.

مذيب solvent الوسط الذي يذوب فيه واحد أو أكثر من المذاب.

مرافق الأنزيم coenzyme جزيء عضوي غير بروتيني مثل NAD يؤدي دور مساعد في عمليات تحفيز الأنزيمات، عادة يعمل بوصفه مانحًا أو مستقبلًا للإلكترونات.

مربع بانيت Punnet squard طريقة بيانية لإظهار الطرز الجينية والشكلية المحتملة للتزاوجات الوراثية.

مرستيم أساسي Ground meristem المرستيم الأولي، أو النسيج المرستيمي المُعطى لجسم النبات (ما عدا البشرة والأنسجة الوعائية).

مرستيم جانبيّ lateral meristems في النباتات الوعائية، النسيج المرستيمي الذي يعطي الأنسجة الثانوية، والكمبيوم الوعائي، وكمبيوم الفلين.

مرستيم سلاميّ intercalary meristem نوع من أنواع النسيج المرستيمي يظهر في سلاميات الساق (المسافات بين ارتباطات الأوراق) لبعض النباتات مثل الذرة وذيل الحصان. هذا المرستيم مسؤول عن إطالة السلاميات.

مرستيم قميّ apical meristem خلايا متخصصة توجد في سيقان النباتات الوعائية وجذورها، ويقع المرستيم القمي في نهايات (قمم) السيقان والجذور، وفي أوقات النمو، تنقسم خلايا المرستيم القمي، وتضيف باستمرار المزيد من الخلايا على هذه القمم.

مرستيمات meristems أنسجة نباتية غير متمايزة تنشأ منها خلايا جديدة.

مرستيمات أولية primary meristem أي واحد من المرستيمات الثلاثة التي تُصنع عن طريق المرستيم القمي، وتعطي الأدمة، والأنسجة الوعائية، والنسيج الأساسي.

مرض السرطان cancer النمو المفرط وانقسام الخلايا الناتجان من فشل انقسام الخلية أو خللها.

مرض تنفسي حاد سارس Severe Acute Respiratory Syndrome عدوى تصيب الجهاز التنفسي، وتسبب معدل وفاة نسبته 8% ناتج من الإصابة بفيروسات تويجية.

مركبات أيضية ثانوية secondary metabolites جزيئات لا تتدخل مباشرة في النمو، والتطور، والتكاثر للمخلوقات الحية. في النباتات، هذه الجزيئات تضم الكافيين، والنيكوتين، وحمض التانيك، والمنثول، وتقلل من نشاط آكلات النباتات.

مركز التفاعل Reaction center معقد بروتيني عابر للغشاء في النظام الضوئي، يعمل على استقبال الطاقة من المعقد الهوائي التي تهيج إلكترونًا ينتقل بعد ذلك إلى جزيء مستقبل.

مسار لاحيوي apoplast route مسار حركة الماء والأملاح المعدنية من خلال جدران الخلايا والفراغات بينها، ويتجنب الانتقال عبر الأغشية في جذور النباتات.

مسار حيوي symplast route في جذور النبات، مسار لحركة الماء والمعادن ضمن سيتوبلازم الخلية، ويمر خلال البلاسمودسماتا التي تربط الخلايا مع بعضها.

مسار عبر غشائي transmembrane route في جذور النبات، مسار لحركة الماء والمعادن التي تعبر غشاء الخلية وأيضًا غشاء الفجوات في داخلها.

مسار كيميائي حيوي biochemical pathway سلسلة من التفاعلات الكيميائية التي تصبح نواتج التفاعل الواحد، المادة المتفاعلة للتفاعل الذي يليه، تفاعلات دورة كربس هي مسار كيميائي حيوي.

مساعدات التكتل (قوصَرَة) تجمع كروي لجزيئات الدهون في الماء، حيث تتجمع معًا بتأثير القوة الكارهة للماء.

مساعدات المنشط coactivator بروتين وظيفته ربط منشطات الاستنساخ مع معقد الاستنساخ الذي يتألف من أنزيم مبلمر RNA الثاني وعوامل الاستنساخ العامة.

مسامات عدسية Lenticels مناطق إسفنجية في الأسطح الفلينية للساق، والجذور، وأجزاء أخرى من النباتات تسمح بتبادل الغازات بين الأنسجة الداخلية والجو المحيط من خلال الأدمة المحيطة.

مستقبل خارجي Exteroceptor مستقبل يتهيج عن طريق المنبهات القادمة من العالم الخارجي.

مستقبلات الألم Nociceptors شجيرات عصبية تعمل كمستقبلات استجابة لمحفزات الألم.

مستقبلات داخلية interoceptor مستقبلات تقوم بالإحساس بالمعلومات الخاصة بالجسم نفسه، وظروفه الداخلية، ووضع أطراف الجسم.

مستقبلات خاصة Proprioceptors في الفقريات، مستقبلات حسيّة تستشعر موقع الجسم وحركته.

مستقبلات داخل الخلية intracellular receptor مستقبلات تربط رابطًا داخل الخلية، مثل مستقبلات NO، والهرمونات الستيرويدية، وفيتامين D، وهرمونات الغدة الورقية.

مستقبلات سطح الخلية cell-surface receptor بروتين على سطح الخلية يربط جزيء إشارة، ويحول إشارة خارج الخلية إلى إشارة داخل الخلية.

مستقبلات ضوئية Photoreceptors خلايا حسّية حساسة للضوء.

مستقبلات غشائية membrane receptor مستقبلات إشارات موجودة على شكل بروتينات كاملة في غشاء الخلية. مثال عليها، GPCRs القنوات الأيونية المبوبة كميائيًّا الموجودة في العصبونات، وRTKs.

مستقبلات مقترنة (مرتبطة) ببروتين G (GPCR) G-Protein-Coupled receptor. مستقبل يعمل من خلال بروتين G ذي القطع الثلاث لينشط البروتينات الهدف. تعمل هذه البروتينات بدورها على تنشيط أنزيمات تقوم بإنتاج رُسلٍ ثانية مثل cAMP أو IP_3.

مستقبلات نووية nuclear receptors مستقبلات داخل خلوية توجد في كل من السيتوبلازم والنواة. يكون موقع عمل معقد (الهرمون – المستقبل) في داخل النواة، حيث يتم من خلالها تعديل التعبير الجيني.

مستودع جيني Gene Pool جميع الأليلات التي يمتلكها أو الموجودة في النوع.

مستوى الطاقة trophic level خطوة من خطوات انتقال الطاقة خلال النظام البيئي.

مستوى طاقة محدد Energy Level مستوى محدد من الطاقة يمتلكه الإلكترون في الذرة. لتغيير مستوى الطاقة المحدد، على الإلكترون امتصاص أو إطلاق طاقة.

مشيمة (1) placentaفي النباتات الزهرية، الجزء من جدار المبيض الذي ترتبط به البذور أو البيوض (2) في الثدييات، نسيج يتكون من بطانة الرحم ومن أغشية أخرى عن طريقها يتغذى الجنين (مخلق فيما بعد) في أثناء وجوده بالرحم، ومن خلالها تنقل الفضلات إلى الخارج.

مصاوغ isomer واحدة من مجموعة من الجزيئات لها صفات جزيئية متشابهة إلاّ أنها تختلف في الترتيب التركيبي (الأشكال)، مثل الجلوكوز والفركتوز.

مصفاة Madreporite صفيحة تشبه الغربال على سطح شوكيات الجلد، يتم من خلالها دخول الماء إلى النظام المائي الوعائي.

مصفوفة DNA microarray مصفوفة من قطع DNA على شريحة مجهرية أو قطعة من السليكون، تُستخدم في تجارب التهجين باستعمال mRNA أو DNA معلّم لتحديد الجينات النشطة من غير النشطة، أو وجود تسلسل معين أو غيابه.

مطابق أسموزيًّا Osmoconformer حيوان يحافظ على التركيز الأسموزي لسوائل جسمه تقريبًا بنفس مستوى البيئة المحيطة التي يعيش بها.

مطاعيم تحت الوحدة subunit vaccines نوع من المطاعيم يُنتج عن طريق استخدام تحت وحدة من البروتين الفيروسي الموجود في غلاف الفيروس لإنتاج استجابة مناعية ضده، ومفيد لمنع الأمراض الفيروسية مثل الالتهاب الكبدي من نوع B.

مطفّر أو مسبب الطفرة Mutagen عامل يحفز التغيرات في DNA (طفرات)، يشمل عوامل فيزيائية تدمر DNA وعوامل كيميائية تغير القواعد النيتروجينة في DNA.

معادن ثقيلة Heavy metal أي من العناصر المعدنية التي تملك عددًا ذريًّا عاليًا، مثل الزرنيخ، والكادميوم، والرصاص،.. إلخ. الكثير من المعادن الثقيلة تُعدّ سامة للحيوانات حتى بكميات قليلة.

معالجة نباتية للملوثات phytoremediation عملية استخدام النباتات من أجل إزالة الملوثات من التربة والماء.

معراة البذور Gymnosperms نباتات بذرية تحتوي على بذور غير محاطة بالمبيض. المخروطيات هي من معراة البذور.

معزز Enhancer موقع ارتباط بروتين تنظيمي على جزيء DNA بعيد عن مكان المحفز ومكان بدء التصنيع في عملية الاستنساخ الجيني.

معقد b6-f complex b6–f انظر معقد سيتوكروم Cyto-chrome b6-f.

معقد الاستنساخ Transcription complex معقد يضم مبلمر RNA الثاني إضافة إلى المنشطات الضرورية، مرافقات المنشطات، وعوامل أخرى تدخل بشكل نشط في نسخ DNA.

معقد الأنزيم والمادة الأساسية (مادة التفاعل) Enzyme-substrate complex معقد يتكون عند ارتباط الأنزيم بمادته الأساسية. لهذا المعقد شكل مغاير لشكل الأنزيم قبل الارتباط.

معقد التشابك الخيطي synaptonemal complex شبكة بروتينية تتكون بين الكروموسومين المتماثلين في الطور التمهيدي الأول من الانقسام الاختزالي، تعمل على حمل الكروموسومات المتضاعفة بشكل دقيق بالنسبة إلى بعضها حيث يحدث ازدواج قواعد تتشكل بين الكروماتيدات غير الشقيقة من أجل حدوث عملية العبور التي تكون عادةً في داخل التسلسل الجيني.

المعقد المُعزز للطور الانفصالي anaphase-promoting complex APC مركب من البروتين وظيفته إطلاق الطور الانفصالي نفسه. حيث تكون الكروماتيدات الشقيقة عند الطور الاستوائي مُمسكة ببعضها بعضًا عن طريق البروتين المُعقد اللاصق. لا يعمل بشكل مباشر على اللاصق، ولكنه على العكس، يعمل على إعداد بروتين يُسمى الضامن (سكيورين) Securin يعمل على تحطيم معقدات اللاصقات التي تربط سنترومير الكروماتيدات، وتتحرر الكروماتيدات الشقيقة، وتتحرك نحو قطبي الخلية.

معقد هوائي antenna complex يُسمى أيضًا المعقد المجمِّع للطاقة الضوئية، يتكون هذا المعقد من شبكة من جزيئات الكلوروفيل المرتبطة معًا، والمحمولة على مجموعة من البروتينات الموجودة في أغشية الثايلاكويد و توجد كميات متفاوتة من الأصباغ الثانوية ضمن هذا المعقد. تترتب جزيئات الأصباغ بشكل مثالي لتجميع الطّاقة المتوافرة في فوتونات الضّوء القادمة من أشعة الشمس، وتوجيه هذه الطّاقة نحو مركز التفاعل.

معقد سيتوكروم cytochrome b6–f complex b6–f مضخة بروتونية وجدت ضمن غشاء الثايلاكويد. هذا المعقد يستعمل طاقة من الإلكترونات النشطة أو ذات الفعالية العالية لضخ البروتونات من اللحمة (الستروما) في حجيرة الثايلاكويد.

معقدات متعددة الأنزيم Multienzyme complexes تَجمُّع يتألف من أنزيمات عدة تحفز خطوات مختلفة في تسلسل من التفاعلات. تقارب هذه الأنزيمات المتقاربة يُسرع العملية الكلية، ويجعلها أكثر فاعلية.

معي بدائي archenteron التجويف الرئيس لجنين الفقريات في مرحلة الجاستيرولا والمبطن بالأندودرم التي تفتح إلى الخارج، وتمثل تجويف القناة الهضمية مستقبلًا.

مغازل spinnerets أعضاء عند النهاية الخلفية لبطن العنكبوت يفرز سائلًا بروتينيًّا يصبح حريرًا.

مغذيات صغيرة micronutrient معادن يحتاج إليها النبات من أجل النمو بكميات قليلة، مثل الحديد، والكلور، والنحاس، والمنجنيز، والزنك، والمولبيدينم، والبورون.

مغذيات كبيرة macronutrient عناصر لاعضوية يحتاج إليها النبات من أجل النمو بكميات كبيرة، مثل النيتروجين، والبوتاسيوم، والكالسيوم، والفوسفور، والماغنسيوم، والكبريت.

مغزل spindle تركيب مكوّن من أنيبيبات دقيقة تُشعّ من أقطاب الخلية المنقسمة، وترشد الكروماتيدات الشقيقة إلى القطبين.

مغطاة البذور angiosperms نباتات وعائية مزهرة، تحاط بويضاتها بنسيج ثنائي الكروموسوم يدعى المبيض وتشكل ثمارًا.

مفاصل معلّقة Anchoring junctions نوع من الخلايا الرابطة تربط الهيكل الخلوي للخلية بصورة ميكانيكية بالهيكل الخلوي للخلايا المجاورة، أو إلى المادة بين الخلوية الواقعة خارج الخلايا. توجد هذه المفاصل بشكل شائع في الأنسجة التي تتعرض لشد ميكانيكي كالعضلات، والأنسجة الطلائية في الجلد.

مفاصل أدهيرين adherins junction بروتينات ليفية عبر الأغشية، تربط المادة البنية خارج الخلايا بالهيكل الخلوي داخلها، توجد في الأنسجة التي تتعرض لشد ميكانيكي عالٍ كالجلد.

مفاصل محكمة tight junctions منطقة يحدث فيها اندماج حقيقي بين الأغشية البلازمية لخليتين حيوانيتين متجاورتين تمنع المواد من التسرب (المرور) بين الأنسجة.

مفسفر تايروسين المستقبل receptor tyrosine kinase مجموعة متنوعة من المستقبلات الغشائية. عندما تنشط تمتلك نشاطًا أنزيميًّا مفسفرًا. وبشكلٍ خاص، تعمل على فسفرة الحمض الأميني تيروسين الموجود على البروتين. تتشيط هذه المستقبلات يؤدي إلى استجابات خلوية متنوعة.

مفسفر مستقبل النبات plant receptor kinase أي مجموعة من المستقبلات الغشائية النباتية عندما تُنشّط عن طريق الارتباط بالرابط (ligand) تمتلك بعد ذلك نشاطًا أنزيميًّا مفسفرًا. هذه المستقبلات تفسفر السيرين أو الثريونين على خلاف الـ RTKs الموجود في الحيوانات الذي يفسفر التيروسين.

مفصل فجوي Gap Junction مفصل بين الخلايا الحيوانية المتجاورة يسمح بمرور المواد بين الخلايا.

مفصل عصبي عضلي neuromuscular junction تركيب يتشكل عندما يحدث تلامس بين قمة المحاور العصبية والألياف العضلية.

مفهوم النوع البيولوجي biological species concept (BSC) مفهوم يعرف النوع بوصفه مجموعة من الجماعات قادرة على التزاوج، وهي معزولة تكاثريًّا عن المجموعاتٍ الأخرى.

مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء phylogenetic species concept مفهوم يعرّف النوع بحسب العلاقات النشوئية.

مقاومة الشد tensile strength قياس قوى تماسك مادة ما، وعدم الانفصال إلى أجزاء. الماء في الأوعية النباتية الضيقة يمتلك مقاومة شد كبيرة تساعده في المحافظة على عمود الماء مستمرًّا.

مقاومة مكتسبة جهازيًّا systemic acquired resistance في النباتات، استجابة طويلة الأمد للعامل الممرض أو لهجوم آفة معينة حيث تبقى أيامًا عدة أو أسابيع، وتسمح للنبات بالاستجابة السريعة لهجوم لاحق من قبل عدد من العوامل الممرضة.

مقياس الرقم الهيدروجيني pH Scale مقياس يُستخدم من أجل قياس القاعدية والحموضة. يعرّف بأنه سالب لوغريتم تركيز أيون الهيدروجين. يتراوح من صفر إلى 14. القيمة 7 تعني متعادلًا؛ أقل من 7 تدل على الحموضة وأكثر من 7 تدل على القاعدية.

مكتبة جينومية Genomic importing مكتبة DNA المحتوية على تمثيل للمجموع الجيني الكلي للمخلوق.

مكتبةDNA فك الارتباط التزاوج المنوع DNA library dissortative mating تشكيلة من المادة الوراثية في حوامل (بلازميدات، أو فيروسات، أو كروموسوم اصطناعي) تمثل معًا خليطًا معقدًا من المادة الوراثية، مثل المحتوى الجيني بكامله أو DNA المكمل المصنوع من كل من RNA الرسول في نوع محدد من الخلايا. في البروتينات، التفكك المنعكس إلى تحت الوحدات دون تغير التركيب الثلاثي لهذه الوحدات. و تشير إلى ذوبان المركبات الأيونية في الماء. نوع من التزاوج غير العشوائي، حيث يحدث به تزاوج لأفراد مختلفة في الشكل (الظاهر) بشكل متكرر جدًا.

مكثف condensin مُعقد من البروتينات يشترك في تكثيف الكروموسومات خلال الانقسام المتساوي والانقسام المنصف (الاختزالي).

ملاءمة شاملة inclusive fitness وصف لمجموع عدد الجينات التي عبرت إلى النسل بشكل مباشر، وتلك التي عبرت بشكل غير مباشر عن طريق الأقارب بسبب الاستفادة من إيثار الفرد.

ملتحمة الاقواس synapsid أي من المجموعات البدائية في الزواحف التي تمتلك فتحات مؤقتة في الجمجمة خلف تجويف العين. عضلات الفك تلتصق بهذه الفتحات. السلف البدائي للثدييات ينتمي لهذه المجموعة.

ممبار allantois غشاء يتشكل من الطرف السفلي للقناة الهضمية في أجنة الزواحف والطيور، ويحيط بتجويف تخرج إليه النواتج الضارة للجنين، وفي بيوض بعض الحيوانات يحيط بالبيضة من الداخل، ووظيفته التنفس والتخلص من الفضلات، ويؤدي غشاء الممبار دورًا مهمًّا في تطوير المشيمة في الثدييات.

مملكة kingdom ثاني أعلى مستوى تصنيفي مُستخدم.

منخفض الأسموزية hypoosmotic ظرف يكون به المحلول ذا تركيز أسموزي منخفض مقارنة مع محلول آخر. قارن مع عالي الأسموزية.

منشط الموقع المغاير allosteric activator المادة التي ترتبط بالموقع المغاير، وتحافظ على نشاط الأنزيم، ومن ثم ترفع من نشاطه.

منشط بلازمينوجين النسيجي tissue plasminogen activator بروتين إنساني يسبب إذابة جلطات الدم، إذا تم استخدامه خلال الساعات الثلاث الأولى لحدوث الجلطات الدماغية يمكن أن يمنع الإعاقة التي تسببها هذه الجلطات.

منطقة الاستطالة zone of elongation في النبات، جزء من الجذر الناشئ يقع إلى الخلف من منطقة انقسام الخلايا، تستطيل الخلايا في هذه المنطقة عادةً مسببةً استطالة الجذر.

منطقة فعّالة Trp operon Trp في بكتيريا *E. Coli*؛ المنطقة الفعّالة التي تحوي جينات مشفرة للأنزيمات التي تصنع التربتوفان.

منطقة فعالة lac operon lac في بكتيريا*E. Coli* تحتوي المنطقة الفعالة على الجينات المسؤولة عن تصنيع الأنزيمات اللازمة لعمليات الأيض للاكتوز.

منطقة النضج zone of maturation في النبات، جزء من الجذر يقع خلف منطقة الاستطالة. تتمايز خلايا هذه المنطقة لإعطاء أنواع خلايا متخصصة.

منطقة انقسام الخلية zone of cell division في النبات، جزء من الجذر الناشئ الذي يضم المرستيم القمي الجذري والخلايا التي تقع خلفها. عادة الخلايا التي تقع في هذه المنطقة تنقسم كل 12–36 ساعة.

منطقة شفافة Zona pellucid الغشاء الخارجي الذي يغلف بيضة الثدييات.

منطقة عابرة للغشاء transmembrane domain منطقة كارهة للماء في البروتين العابر للغشاء تعمل على تثبيت البروتين بالغشاء. غالبًا ما يكون حلزوني ألفا، لكن أحيانًا تمتلك مناطق بيتا لتشكل ثقوبًا أسطوانية الشكل.

منطقة فعّالة operon تجمع للجينات القريبة تركيبيًا التي تنسخ بوصفها وحدة واحدة إلى جزيء RNA رسول واحد.

منطقة ما تحت الفلقات hypocotyl المنطقة الواقعة مباشرة تحت مكان اتصال الفلقات.

مهاد thalamus جزء من أجزاء الدماغ الأمامي يقع خلف المخ، يتحكم في تدفق المعلومات إلى المخ من جميع الأجزاء الأخرى للجهاز العصبي.

موت الخليّة المبرمج apoptosis عملية برمجة لموت الخلية، من خلالها الخلايا التي تحتضر تذبل وتتكمش. هذه الطريقة لتطوير الخلايا الحيوانية، بحيث تتخلص بطريقة منظمة ومخطط لها من الخلايا التي من المفروض ألا تكون موجودة في النسيج النهائي.

موتيف motif تحت تركيب في البروتين يمنح البروتين وظيفته، أحد الأمثلة موتيف حلزون- لفة -حلزون الموجود في عدد من البروتينات التي تستخدم لربط DNA.

موتيف الرابط لـ DNA لا يوجد لها معنى منطقة موجودة على بروتين تنظيمي قادرة على الاتصال بتسلسل معين من القواعد الموجودة على DNA، جزء مهم في نطاق البروتين المرتبط بـ DNA.

موتيف المنطقة المتجانسة Homeodomain motif مجموعة خاصة من موتيفات حلزون — لفة — حلزون توجد في البروتينات التنظيمية التي تتحكم في التطور الجنيني في حقيقيات النوى.

موتيف سحّاب لوسين المنزلق leucine zipper motif موتيف في البروتينات المنظمة يشترك فيه تحت وحدتين بروتينيتين مختلفتين لتشكلا موقع ارتباط واحد لـ DNA؛ ترتبط تحت الوحدتين مع بعضهما عن طريق الارتباط بين المناطق الكارهة للماء المحتوية على لوسين («على شكل سحاب»).

موطن Habitat بيئة المخلوق، المكان الذي يوجد به المخلوق عادة.

موقع locus موقع على الكروموسوم حيث يوجد الجين.

موقع A site A الأمينوأسيل Aminoacyl في الرايبوسوم الذي يرتبط مع الناقل tRNA الحامل للحمض الأميني المراد إضافته إلى سلسلة البوليببتيدات.

موقع E-site E في الرايبوسومات، مكان الخروج الذي يرتبط به RNA الناقل الذي حمل الحمض الأميني السابق الذي تمت إضافته لسلسة عديد الببتيد.

موقع P–site P (الببتديل)في الرايبوسوم، موقع الببتديل الذي يرتبط بـ tRNA المرتبط بالببتيد قيد النمو.

موقع مغاير allosteric site موقع خاص على الأنزيم يعمل بوصفه منظم بدء وإيقاف، فارتباط مادة في هذا الموقع يغير وضع أنزيم من شكل نشط إلى خامل أو بالعكس، تبعًا للمادة المرتبطة إذا كانت منشطة أو مثبطة.

موقع نشط active site منطقة على سطح الأنزيم الذي يربط مجموعة من مادة التفاعل (الأساسي)، وتخفيض طاقة التنشيط اللازمة لتفاعل كيميائي معين، وتيسير ذلك.

موقع مُعلم التعاقب sequence tagged site (STS) قطعة صغيرة فريدة من DNA في المحتوى الجيني، تحدث مرة واحدة، ويستفاد منها بوصفها علامة فيزيائية فارقة في الخريطة الجينية.

مول mole وزن المادة بالجرامات المعادل للكتل الذرية للذرات جميعها في جزيء من تلك المادة. يحتوي المول الواحد من المركب 6.023×10^{23} جزيء من المادة.

مولد الضد antigen مواد غريبة، عادة بروتين أو بروتينات سكرية تحفز الاستجابة المناعية.

مولدة الألياف Fibroblast خلايا مسطحة متشعبة بشكل غير منتظم موجودة في النسيج الضام، تقوم بإفراز بروتينات بنائية قوية في المادة البينية بين الخلايا.

مونمر monomer وحدات كيميائية صغيرة تكوّن المبلمر. السكر الأحادي ألفا جلوكوز مونمر موجود في النشا النباتي العديد التبلمر.

مؤكسد رايبولوز ثنائي الفوسفات ribulose bisphosphate carboxylase oxygenase أنزيم ضخم مكون من 4 وحدات موجود في البلاستيدات الخضراء يحفز تفاعل تثبيت الكربون، وتفاعل ارتباط ثاني أكسيد الكربون بالرايبولوز 1و5 ثنائي الفوسفات.

ميدوزا medusa شكل من أشكال الجسم يشبه المظلة، حر السباحة، ويوجد في الحيوانات اللاسعة، مثل هلام البحر.

ميراسيديوم miracidium يرقة المرحلة الأولى المهدبة الموجودة داخل بويضة دودة الكبد الشرقية، تخرج البويضة مع البراز وعندما تصل إلى الماء يمكن أن تُؤكل عن طريق القوقع المضيف حيث تكمل دورة حياتها داخله.

ميزة الخليط heterozygote advantage حالة يكون بها الفرد غير متماثل الجينات لصفة ما له ميزة (أفضلية) انتقائية مقارنة مع الفرد ذي التماثل الجيني لتلك الصفة. مثال فقر دم الخلايا المنجلية.

ميزودرم mesoderm واحدة من الطبقات الجرثومية الثلاث الجنينية تتشكل في أثناء عملية تكون الجاسترولا (التبطين) وتعطي العضلات، والعظام والأنسجة الضامة الأخرى، والغشاء المبطن للتجويف البطني، وجهاز الدوران، وأغلب أجهزة الإخراج والأجهزة التناسلية (التكاثرية).

ميسم (1) **stigma** في زهرة النباتات مغطاة البذور، منطقة في الكربلة تشكل سطح استقبال لحبوب اللقاح. (2) في الطحالب، بؤرة البصر الحساسة للضوء.

ميجا باسكال megapascal MPa وحدة قياس تستخدم لقياس ضغط الماء في أثناء الإجهاد المائي.

ميورين كاذب Pseudomurien مُكوَّن للجدار الخلوي في البكتيريا القديمة، يشبه الببتيدوجلايكان في التركيب والوظيفة، ولكنه يحتوي على مكونات مختلفة.

ميوسين myosin أحد البروتينين المكونين للخيوط الدقيقة (الآخر الأكتين)، والمكوّن الأساسي لعضلات الفقريات.

ن

نترتة Nitrification عملية أكسدة الأمونيا أو NO_3^- لإنتاج NH3 أو نيترات، وشكل النيتروجين الذي تأخذه النباتات،

بعض البكتيريا قادرة على عمل النترتة.

نازع هيدروجين NADH dehydrogenase NADH أنزيم يقع على الغشاء الداخلي للميتوكندريا يحفز أكسدة البيروفيت إلى أستيل مرافق الأنزيم عن طريق NAD. هذا التفاعل يربط بين التحلل الجلايكولي ودورة كربس.

ناسخ عكسي Reverse transcriptase أنزيم فيروسي يوجد في الفيروسات الراجعة، له القدرة على تحويل المحتوى الجيني المكون من RNA إلى نسخة DNA.

ناقل RNA RNA transfer صنف من أصناف RNA الصغير (تقريباً 80 نيوكليوتيدًا) فيه موقعان فعالان، عند أحد هذين الموقعين، يضيف «أنزيم نشط» حامضًا أمينيًّا معينًا، في حين يحمل الموقع الآخر الشيفرة الثلاثية (الكودون المضاد) الخاصة بهذا الحمض الأميني.

ناقل الببتيديل peptidyl transferase في عملية الترجمة، الأنزيم المسؤول عن تحفيز تكوين (تشكيل) الروابط الببتيدية بين كل حمض أميني جديد والحمض الأميني السابق في سلسلة عديد الببتيد النامية.

نبات الذروة climax vegetation نبات موجود في مجتمعات ذاتية –الإدامة مر في جميع مراحل التعاقب البيئي حتى وصل إلى حالة الاستقرار.

نباتات ذات الفلقة الواحدة Monocot أو Monocot yledon نباتات زهرية، يحوي الجنين فيها فلقة واحدة فقط، الأجزاء الزهرية غالبًا ما تكون ثلاثية، والأوراق متوازية العروق.

نباتات متحملة للملوحة Halophyte نباتات قادرة على تحمل شدة الملوحة.

نتح transpiration فقدان بخار الماء من أجزاء النباتات، أغلب النتح يحدث عن طريق الثغور.

نجم aster ترتيب للأنيبيبات الدقيقة في الانقسام المتساوي للخلايا الحيوانية، تمد السنتريولات شعاعيًّا عددًا كبيرًا من الأنيبيبات الدقيقة نحو الغشاء الخلوي المجاور عندما تصل قطبي الخلية. ومع أن وظيفة النجم غير مُتفّق عليها تمامًا، فمن المُحتمل أنَّهُ يُثبّت السنتريولات قبالة الغشاء الخلوي، ويُصلّب نقطة ارتباط الأنيبيبات الدقيقة في أثناء انكماش المغزل.

نجمي Satellite DNA منطقة غير قابلة للنسخ من الكروموسوم، تمتلك تركيب قواعد مميزًا؛ تسلسل قصير من النيوكليوتيدات يتكرر آلاف المرات.

نخاع Pith النسيج الأساسي الذي يحتل مركز الساق أو الجذر ضمن الأسطوانة الوعائية. نسبة المساحة السطحية إلى الحجم، العلاقة بين مساحة سطح تركيب ما، كالخلية إلى الحجم الذي تحتويه.

نزع الأمين deamination إزالة مجموعة الأمين؛ جزء من عملية تحطيم البروتين إلى مركبات قادرة على دخول دورة كربس.

نزع الهيدروجين dehydrogenation تفاعل كيميائي يتضمن فقدان ذرة هيدروجين. يُعدّ هذا نوعًا من التأكسد، حيث يجمع فقدان إلكترون مع فقدان بروتون.

نسبة مندلية Mendelian Ratio نسبة الطرز الشكلية السائدة إلى المتنحية التي لاحظها مندل في تجاربه الوراثية، على سبيل المثال، النسل الثاني (F_2) الناتج من التزاوج أحادي الهجين يظهر ما نسبته 3:1، النسل الثاني (F_2) في التزاوج ثنائي الهجين يظهر ما نسبته 9:3:3:1.

نسخة أولية primary transcript جزيء mRNA البدائي الذي تم نسخه من جين معين عن طريق مبلمر RNA، يحتوي على نسخة (مخلصة) عن كامل الجين بما يتضمنه من قطع التعاقبات المعترضة والمشفّرة.

نسيج Tissue مجموعة من الخلايا المتشابهة تنتظم في وحدات بنائية ووظيفية.

نسيج أدمي dermal tissue في المخلوقات متعددة الخلايا نوع من الأنسجة يشكل الطبقة الخارجية للجسم، وهو على اتصال مع البيئة المحيطة، له دور في حماية الجسم.

نسيج أساسيّ Ground tissue في النبات، نوع من الأنسجة قادر على القيام بمجموعة من الوظائف، تضم هذه الوظائف: الدعم، والتخزين، والإفراز، والتمثيل الضوئي؛ ربما يتكون من أنواع عدة من الخلايا.

نسيج طلائيّ Epithelium في الحيوانات، نوع من الأنسجة يغطي السطح الخارجي، أو يبطن الأنابيب أو التجاويف.

نسيج هوائيّ aerenchyma نسيج برانشيمي ذو خلايا غير متراصة، وذو فراغات هوائية كبيرة. عادة توجد في النباتات المائية. تمتلك زنابق الماء وكثير من النباتات المائية نسيجًا هوائيًّا كبيرًا. ويمكن أن ينقل الأكسجين من الأجزاء النباتية الموجودة فوق سطح الماء إلى المناطق السفلى من خلال مرورها عبر النسيج الهوائي، ويسمح هذا الأكسجين بحصول الأكسدة التنفسية حتى في الأجزاء المغمورة من النبات.

نسيج أدمي أول protoderm الأنسجة المولدة الأولية التي تعطي النسيج الأدمي (البَشَري).

نسيج أولي primordium في النباتات، انتفاخ على السيقان الناشئة ينتج عن طريق المرستيم القمي، ويمكن أن يتمايز إلى أوراق، وأزهار، وسيقان أخرى.

نسيج أولي سابق الكامبيوم procambium في النباتات الوعائية، النسيج المولد الأولي يعطي الأنسجة الوعائية الأولية.

نسيج برنشيمي إسفنجي spongy parenchyma نسيج في الورقة يتكون من خلايا (تحمل البلاستيدات) مرتبة بشكل متباعد.

نسيج كولنشيمي collenchyma في النباتات، الخلايا التي تشكل أنسجة داعمة يسمى النسيج الكولنشيما، يوجد غالبا في مناطق النمو الأولية في الساق وفي بعض الأوراق.

نسيج متوسط mesophyll النسيج البرنشمي القادر على القيام بالبناء الضوئي في الورقة، يقع في البشرة.

نصل blade الجزء العريض الواسع من الورقة النباتية؛ يسمى أيضًا الصفيحة.

نطاق (1) Domain منطقة مميزة في البروتين تقوم بعمل وظيفة محددة في أثناء عمل البروتين، مثل النطاق التنظيمي أو النطاق المرتبط بـ (2) DNA في علم التصنيف، المستوى الأعلى من المملكة. ثلاثة نطاقات معروفة في الوقت الحاضر هي: البكتيريا، والبكتيريا البدائية، وحقيقيات النوى.

نظام بيئي Ecosystem نظام تفاعلي رئيس يضم المخلوقات الحية وبيئتها غير الحية.

نظام التدرج Gradualism تغيّر النوع ببطء شديد لا يكون ملاحظًا من جيل إلى آخر، إلا أن تراكم هذه التغيرات يؤدي عبر آلاف أو ملاين السنين إلى تغيّر كبير.

نظام الخط الجانبي lateral line system جهاز إحساس في الأسماك، يتم من خلاله الإحساس بالحركة عن طريق المستقبلات الميكانيكية الموجودة على جسم السمكة الجانبي.

نظام أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي cyclic AMP (cAMP) شكل من جزيئات أدينوسين أحادي الفوسفات (AMP) الذي فيه ذرات مجموعة الفوسفات تشكل حلقة، وجدت في جميع المخلوقات الحية، (cAMP) يعمل بوصفه رسولًا ثانيًا خارج الخلايا التي تنظم مجموعة متنوعة من الأنشطة الأيضية.

نظام جذري root system في النبات، الجزء الذي يثبت النبات ويمتص الأيونات والماء.

نظام ضوئي photosystem معقد منظم من الكلوروفيل، وصبغات أخرى، وبروتينات تعمل على امتصاص الطاقة الضوئية على شكل إلكترونات متهيجة. تمتلك النباتات نظاميين ضوئيين مرتبطين في أغشية الثايلاكويد للبلاستيدات الخضراء. النظام الضوئي الثاني يمرر الإلكترونات المهيجة خلال سلسلة نقل الإلكترونات للنظام الضوئي الأول لتحل محل الإلكترونات المهيجة التي مررت إلى NADPH. الإلكترونات التي تُفقد من النظام الضوئي الثاني تستبدل عن طريق أكسدة الماء.

نظام مائي وعائي water vascular system نظام مملوء بالماء، يوجد فقط في شوكيات الجلد، حيث يُزود الجسم بالدعامة وبنوع فريد من الحركة، حيث يستخدم امتدادات تسمى أقدامًا أنبوبية.

نظام متمم complement system مواد كيميائية مناعية فعالة في أجسام الفقريات التي تتألف من سلسلة من البروتينات التي تصبح نشطة من خلال جدران البكتيريا والفطريات.

نظائر isotope أشكال مختلفة للعنصر نفسه، تمتلك عدد البروتونات نفسه إلاّ أنها تختلف في عدد النيوترونات.

نظائر الأقدام parapodia أحد أزواج الزوائد الجانبية على كل طرف من القطع المكونة للديدان متعددة الأشواك.

نظائر مشعة radioactive isotopes نظائر غير مستقرة تظهر انحلالًا إشعاعيًّا مطلقةً طاقة.

نظرية الكروموسومات للوراثة theory of inheritance نظرية تنص على أن الصفات الوراثية تحمل على الكروموسومات.

نظير الجنس parasexuality في بعض الفطريات، اندماج الأنوية أحادية المجموعة الكروموسومية المتغايرة وانفصالها لإنتاج أنوية مُهجنة.

نظير النواة Nucleoid منطقة في الخلايا بدائية النوى، عادةً ما تقع قرب المركز، حيث تحتوي على المحتوى الجيني على شكل DNA ملتصق ببروتين.

نفاذية انتقائية selective permeable حالة يكون فيها الغشاء منفذًا لبعض المواد وغير منفذ لمواد أخرى.

نفرون nephron الوحدة الوظيفية في كلية الفقريات، واحد من الكثير من الأنيبيبات تعمل على ترشيح وإعادة الامتصاص الاختياري للدم، كل نفرون يتكون من محفظة بومان، يحيط (يغلف) بالكبيبة، وأنبوب طويل متصل بها. في الإنسان تسمى الأنيبيبات الكلوية.

نفريديا nephridia في اللافقريات، تراكيب إخراجية أنبوبية.

نقطة الاتصال kinetochore تركيب قرصي بروتيني في داخل السنترومير ترتبط به الخيوط المغزلية (الأنيبيبات الدقيقة) خلال الانقسام الخلوي المتساوي أو الانقسام الاختزالي (المنصف). انظر إلى سنترومير.

نقطة الضبط G_1/s Checkpoint G_1/s نقطة السيطرة الأولية التي «تقرر» الخلية عندها ما إذا كانت ستنقسم أم لا. تسمى أيضًا نقطة البداية ونقطة التقييد.

نقطة الضبط G_2/ M Checkpoint G_2/M نقطة التحكم الثانية في الانقسام الخلوي. تقيّم هذه النقطة نجاح تضاعف DNA. عند هذه النقطة، تستطيع الخلية إيقاف الدورة إذا لم يتضاعف DNA على النحو المطلوب أو حدث له تلف.

نقطة الضبط المغزلية spindle check point نقطة الضبط الثالثة في الانقسام الخلوي. عند هذه النقطة، يجب على جميع الكروموسومات الارتباط بالخيوط المغزلية. المرور من هذه النقطة يعني استعداد الخلية للطور الانفصالي.

نقل الميسر Facilitated diffusion انتشار ميسر عبر الغشاء للجزيئات عن طريق نواقل (أو قنوات) من المناطق ذات التركيز العالي إلى المناطق ذات التركيز المنخفض؛ تُدفع العملية عن طريق فرق التركيز للمواد، ولا تحتاج إلى طاقة خلوية من جزيء ATP.

نقل نشط active transport نقل المواد عبر الغشاء، وذلك عكس التركيز. تحتاج هذه العملية إلى طاقة على شكل أدينوسين ثلاثي الفوسفات.

نقل النواة للخلايا الجسمية somatic cell nuclear transfer (SCNT) نقل نواة الخلية الجسمية إلى بويضة دون نواة (enucleated) التي تخضع فيما بعد للتطور والنمو. يمكن أن تستخدم لتصنيع خلايا جذعية جنينية ولإنتاج حيوانات مستنسخة.

نقل وثبي salutatory conduction نقل سريع جدًا للسيالات العصبية، حيث يقفز السيال العصبي من عقدة إلى أخرى عبر منطقة معزولة.

نقل سلبي passive transport حركة المواد خلال غشاء الخلية دون الحاجة إلى الطاقة.

نقير micropyle في بويضات النباتات البذرية، وفتحات في الأغلفة يستطيع أنبوب اللقاح أن يدخل من خلالها عادةً.

نمط الفعل الثابت Fixed Action Pattern استجابة حيوانية سلوكية نمطية، يعتقد علماء السلوك أن سببها هو دوائر عصبية مبرمجة.

نمط نووي karyotype شكل الكروموسومات لمخلوق ما عند مشاهدتها بالمجهر الضوئي.

نمو أولي primary growth في النباتات الوعائية، النمو الذي يبدأ من المرستيم القمي للسيقان والجذور، ويسبب زيادة في الطول.

نمو ثانوي secondary growth في النباتات الوعائية، زيادة في قطر الساق والجذر عن طريق انقسام المرستيم الجانبي.

نمو مُختلف الأقيسة نمو الأعضاء أو المكونات بعد الولادة بمعدلات مُختلفة.

نموذج شبه محافظ Semiconservetive model Replica-tion عملية تضاعف لـ DNA ، يمثل فيها كل شريط من شريطي DNA الأبوي قالبًا لبناء شريط جديد بنوي مكمّل للشريط الأبوي. وعليه، فإن الشريط الأبوي تم حفظه بشكل جزئي في كل جزيء DNA من الجزيئين الجديدين.

نواة Nucleus في الذرات، اللب المركزي، تحتوي على البروتونات موجبة الشحنة (ماعدا الهيدروجين) ونيوترونات متعادلة الشحنة؛ في الخلايا حقيقية النوى، عضية محاطة بغشاء تحتوي على DNA الكروموسومي، في الجهاز العصبي المركزي، تجمع من أجسام الخلايا العصبية.

نواة الإندوسبيرم الأولية primary endosperm nucleus في النباتات الزهرية، ناتج التحام نواة حيوان منوي و(عادة) نواتين قطبيتين.

نواقل أحادية uniporter بروتين ناقل موجود في غشاء الخلية يقوم فقط بنقل نوع محدد من الجزيئات أو الأيونات.

نواقل بروتينية بروتين في الغشاء الخلوي يرتبط مع جزيء خاص لا يستطيع المرور خلال الغشاء الخلوي، ويسمح بمروره عبر الغشاء.

نواقل عصبية neurotransmitter مادة كيميائية تفرز عند نهاية محور الخلية العصبية، وتنقل عبر الشق التشابكي، ترتبط مع مستقبلات خاصة في الجانب الآخر، واعتمادًا على طبيعة المستقبل، يعمل على إزالة الاستقطاب أو زيادته لخلية عصبية ثانية، أو للعضلات، أو لخلية غدية.

نواقل موحدة الاتجاه symporter نواقل بروتينية في غشاء الخلية، تنقل جزيئين أو أيونين عبر الغشاء في الاتجاه نفسه.

نوبليس nauplius شكل اليرقة المميز للقشريات.

نوع بري wild type في الوراثة، الطراز الشكلي أو الجيني الذي يصف (يمثل) غالبية الأفراد لنوع معين في البيئة الطبيعية.

نووي الصغير RNA Small nuclear RNA (sn RNA) في حقيقيات النوى، تسلسل صغير من RNA، يقوم بتسهيل التعرف إلى التعاقبات المعترضة وإزالة قطعها؛ لأنه جزء من مُعقد البروتين النووي الرايبوزي الصغير، عن طريق التزاوج القاعدي مع الطرف 5> من التعاقب المعترض أو عند موقع التفرع لهذا التعاقب المعترض.

نوية Nucleolus في الخلايا حقيقية النوى، مكان تصنيع RNA الرايبوسومي، وجسم كروي يتكون بشكل رئيس من RNA الرايبوسومي عن طريق نسخ عدة من جينات RNA الرايبوسومي.

نيكوتين أميد أدنين ثنائي النيوكليوتيد nicotinamide adenine dinucleotide جزيء يُختزل إلى NADH عند نقل الإلكترونات عالية الطاقة من الجزيئات المؤكسدة وإيصالها إلى مسار إنتاج ATP.

نيوسيلة Nucellus النسيج المكون للجزء الرئيس من زوج البيوض اليافعة الذي يتطور فيه الكيس الجنيني؛ مكافئ للكيس البوغي الكبير.

نيوكليوتيد nucleotide وحدة منفردة من الأحماض النووية، تتكون من فوسفات، وسكر خماسي الكربون (سواء منقوص أو غير منقوص الأكسجين)، وبيورين أو بيريميدين.

نيوكليوتيد ثنائي عديم الهيدروكسيل dideoxynucleo-tide نيوكليوتيد لا يحتوي على مجموعات هيدروكسيل في الموقعين 2 و3؛ يُستخدم هذا النيوكليوتيد بوصفه موقفًا للسلسلة في أثناء عمل التسلسل النيوكليوتيدي لِـ DNA باستخدام الأنزيمات.

هـ

هجين recomninant DNA قطع من DNA تؤخذ من أنواع مختلفة مثل البكتيريا والثدييات، توصل معًا في المختبر لتعطي جزيئًا واحدًا.

هجين ثنائي dihybrid فرد غير متماثل الجينات في موقعين مختلفين. مثل A/a B/b.

هدب cilium زوائد خلوية قصيرة تمتد من سطح خلية حقيقية النواة لها النمط التركيبي الداخلي نفسه للأنيبيبات الدقيقة في التنظيم (9+2) كما يرى في السوط.

هرم Senescent طاعن، أو متقدم في السن.

هرمون hormone جزيء، عادة ما يكون ببتيدًا أو ستيرويدًا، ينتج في جزء من جسم المخلوق وينشط تفاعلًا خلويًّا خاصًّا في النسيج والعضو الهدف البعيدين.

هرمون الإكدايسون Ecdysone هرمون الانسلاخ في المفصليات، يحفز حدوث عملية الانسلاخ.

هرمون قابض Vasopressin هرمون يفرز من الغدة النخامية الخلفية، ينظم إعادة امتصاص الماء في الكلية.

هستونات Histone واحدة من مجموعة بروتينات صغيرة نسبيًّا، وهي عديدات ببتيد قاعدية جدًا، غنية بالآرجنين أو اللايسين؛ تشكل الجزء المركزي للجسيمات النووية التي يتراص عليها DNA في أول مرحلة من مراحل تكثيف الكروموسوم.

هلام متوسط mesohyl مادة جيلاتينية غنية بالبروتين توجد بين طبقة الخلايا المطوقة السوطية والطبقة الطلائية لجسم الإسفنجيات، توجد في هذه الطبقة أنواع عدة من الخلايا الأميبية.

هوائي الحاجة إلى الأكسجين لإتمام عمليات حيوية، معظم العمليات البيولوجية تحدث بوجود غاز الأكسجين، مثل التنفس الهوائي.

هيكل خارجي Exoskeleton الهيكل الخارجي كما هو في المفصليات.

هيكل الهيدورستاتيكي hydrostatic skeleton هيكل معظم اللافقريات ذات الأجسام اللينة التي لا تمتلك هيكلا خارجيًّا أو داخليًّا. تستخدم هذه المخلوقات خاصية عدم قابلية الماء للانضغاط في أجسامها بوصفه نوعًا من أنواع الهياكل.

هيكل خلوي cytoskeleton شبكة من البروتين في السيتوبلازم تتكون من الأنيبيبات الدقيقة والخيوط الدقيقة والخيوط الوسطيّة ضمن السيتوبلازم في خلية حقيقية النواة. تحافظ على شكل الخلية، وتثبت العضيات، وتشارك في حركة الخلايا الحيوانية.

هيموجلوبين Hemoglobin بروتين كروي في خلايا الدم الحمراء في الفقريات وفي بلازما الكثير من اللافقريات؛ يعمل على حمل الأكسجين وثاني أكسيد الكربون.

و

وصْل متبادل alternative splicing في حقيقيات النوى بالإمكان إنتاج نسخ مختلفة من mRNA من النسخة الأولية بتضمين مجموعات من التعاقبات المشفِّرة (الإكسونات exons).

وتر Tendon شريط من الغضروف يربط العضلات مع العظم.

وحدة تضاعف Replicon منشأ عملية تضاعف DNA، وDNA الذي يتم التحكم في تضاعفه عن طريق هذا المنشأ. في كروموسومات الخلايا بدائية النوى هنالك وحدة منشأ واحدة، أما في كروموسومات الخلايا حقيقية النوى فيوجد أكثر من وحدة منشأ للتضاعف.

وحدة خريطة map unit كل 1% من إعادة الاتحاد بين موقعين جينيين، تسمى هذه الوحدة بالسنتيمورجان (cM) أو ببساطة وحدة الخريطة الكروموسومية (u.m).

وحيدة الأصل Monophylatic في تصنيف شجرة نشوء الأنواع، المجموعة التي تضم السلف المشترك الأحدث للمجموعة وكل ما يتحدّر منه. السلالة مجموعة وحيدة الأصل.

وحيدة المسلك monotremes ثدييات واضعة للبيوض.

وراثة أمية maternal inheritance نمط وراثي أحادي الأبوين يكون من الأم فقط، على سبيل المثال، في ميتوكندريا الإنسان، المادة الوراثية المحتواة فيها تورّث من الأم.

وراثة الصفات المكتسبة inheritance of acquired char-acteristics تعرف باللاماركية، نظرية تم إثبات خطئها، تنص على أن الفرد يمرر وراثيًّا لأبنائه التغيرات الجسمية والسلوكية التي اكتسبها خلال حياته.

وراثة المجموعات السكانية Population genetics دراسة خصائص الجينات في المجموعات السكانية.

وراثة عكسية reverse genetics طريقة يستخدم فيها الباحث الجين المستنسخ غير معروف الوظيفة لعمل طفرة، ومن ثم إدخال الجين المطفر إلى المخلوق الحي ليتم تقييم أثر الطفرة.

وراثة متعددة الجينات Polygenic inheritance وصف لنمط من التوارث حيث يؤثر أكثر من جين واحد في صفة معينة، مثل صفة الطول في الإنسان. الوراثة متعددة الجينات قد تُنتج توزيعًا متواصلًا من قيم الطرز الشكلية، بدلًا من قيم منفصلة.

ورقة دقيقة microphyll في النبات، الورقة التي تمتلك عرقًا واحدًا فقط يتصل بالأسطوانة الوعائية للساق. الحزازيات الصولجانية تمتلك أوراقًا دقيقة.

وصل RNA splicing RNA عملية نووية يتم بها قطع التعاقبات المعترضة في mRNA الأولي المنسوخ وربط (وصل) التعاقبات المشفرة مع بعضها لإعطاء الروابط الصحيحة للمعلومات الوراثية، التي ستُستخدم من أجل تصنيع البروتين.

وعاء ناقل Vas deferens في الثدييات، أنبوب يحمل الحيوانات المنوية من الخصية إلى الإحليل.

ولادة البيوض ovoviviparity تعود لنوع من أنواع التكاثر تبقى فيه صغار تفقس من البيوض المحفوظة داخل رحم الام.

ي

يرقة larva مرحلة اليرقات في تطور الحشرات.

يرقة instar مرحلة تطورية لا تشبه المخلوق البالغ، تحدث في المخلوقات التي يحدث بها تحول. يتطور الجنين إلى يرقة تنتج بدورها المخلوق البالغ عن طريق عملية التحول.

يوبيكويتين Ubiquitin بروتين يتكون من 76 حمضًا أمينيًّا، وترتبطه جميع الخلايا الحقيقية النوى بوصفها علامة للبروتينات المراد تحطيمها.

فهرست

A

Aardvark, 520, 520f آكل نمل
Aarskog-Scott syndrome, 246f تناذر إرشوغ- سكوت
Abalone, 655 أذن البحر
A band, 953–54, 953–54f شريط أ
ABC model, of floral organ specification, 834–36, 835f نموذج A B C لتحديد (تخصيص) أعضاء الزّهرة
Abdominopelvic cavity, 852, 853f تجويف بطني حوضي
Abiotic realm, 1190 بيئة غير حية
ABO blood group, 88t, 230t, 231, 232–33, 233f، 376، 1060 زمر الدم ABO
Abomasum, 973, 973–74f منفحة
Abortion, spontaneous, 249, 1110 إجهاض، تلقائي
Abscisic acid, 754, 767, 767f, 812–13, 814t, 823–24, 824f حمض أبسيسيك
Abscission, 811, 811f فصل
prevention, 818 منع الفصل
Abscission zone, 811 منطقة الفصل
Absolute dating, 422 تقدير العمر المطلق
Absorption، امتصاص
in digestive tract, 946, 970–72 في القناة الهضمية
water and minerals in plants, 763–64, 763f الماء والأملاح المعدنية في النباتات
Absorption maximum, 913 امتصاص أقصى
Absorption spectrum, of photosynthetic pigments, 148–49, 148f طيف الامتصاص لصبغات البناء الضوئي
Abstinence, 1081 امتناع عن الجماع
Acacia, mutualism with ants, 795, 795f, 1180–81, 1180f أشجار البطمة (الأكاسيا)، تبادل المنفعة مع النمل
Acanthodian, 687t, 688 أسماك شوكية
Acari (order), 670 حلم الجبن (رتبة)
Acceptor stem, 290–91, 291f ساق مستقبلة
Accessory digestive organs, 965f, 970–71, 971f, 976–77 أعضاء مساعدة على الهضم
Accessory pigment, 149–50, 150f, 154–55 صبغة مساعدة (أو ثانوية)
Accessory sex organs, أعضاء تناسلية ملحقة (مساعدة)
female in, 1080 في الأنثى
male in, 1074–75, 1075f في الذكر
Acellular bone, 949 عظم لاخلوي
Acetaldehyde, 34f, 127f, 137, 137f أستالديهاد
Acetic acid, 34 f حمض الأستيك
Acetylation, of histones, 316, 316f إضافة أستيل إلى الهستونات
Acetylcholine (ACh), 879–80, 879f, 892t, 893–94, 894f, 956, 995 أستيل كولين (Ach)
Acetylcholine (ACh) receptor, 170, 875f, 893–94, 894f مستقبل أستيل كولين
Acetylcholinesterase, 880 أستيل كولين إستريز
Acetyl-CoA أستيل مرافق أنزيم أ
from fat catabolism, 138, 138–39f من هدم الدهون
oxidation in Krebs cycle, 128–31, 130f عملية الأكسدة في دورة كربس
from protein catabolism, 138f من هدم البروتينات
from pyruvate, 124, 127–28, 127–28f من البيروفيت
uses of, 139 يستخدم في
ACh. *See* Acetylcholine
achaete-scute ACH (transcriptionfactor)، انظر أستيل كولين (عامل الاستنساخ)
AChE. *See* Acetylcholinesterase, AChE.
انظر أستيل كولين إستريز
Achiasmate segregation, 211 انفصال غير تصالبي
Acid, 29–30 حمض
Acid growth hypothesis, 818, 818f فرضية النمو الحمضي
Acid precipitation, 1228, 1228f, 1247 هطل حمضي
Acid soil, 776 تربة حمضية
Acinar cells, 975f خلايا عنبية
Acini, 970 عُنيبات
Acoela, 629f, 637f, 647, 647f لاسيلومية (عديمة السيلوم)
Acoelomate, 625, 625f, 629f, 636, 636f, 644–48, 645–48f عديمة السيلوم
Acoelomorpha, 647 لاسيلومية
Aconitase, 130 f أكونيتيز
Acorn, 752 ثمرة البلوط
Acorn worm, 631t دودة بلوطية
Acquired characteristics, inheritance of, 396, 396f توريث الصفات المكتسبة
Acquired immunity, *See* Active immunity مناعة مكتسبة، انظر مناعة نشطة
Acquired immunodeficiency, syndrome, *See* AIDS، متلازمة نقص المناعة المكتسبة، انظر الإيدز
Acromegaly, 933 تضخم النهايات
Acrosome, 1088 جسم قمّي (طرفي)
Acrosomal process, 1074, 1074f, 1088 زائدة الجسم القمي
ACTH. *See* Adrenocorticotropichormone, ACTH.
انظرهرمون القشرة الكظرية
Actin, 44f, 45, 45t, 77, 78-, 187، أكتين f, 954 55-858, 953
Actin filament, (*See also* Thin myofilament) 77–78, 77f, 80, 87, 182, 196, 389, 576، خيط أكتين
Actinobacteria, 545f Actinobacteria بكتيريا خيطية
Actinomyces, 545f *Actinomyces*
Actinopoda (phylum), 577 Actinopoda (phylum)
Actinopterygii (class), 687t, 686f, 690, 690f أسماك شعاعية الزعانف (طائفة)
Actinosphaerium, 577f *Actinosphaerium*
Action potential, 875–77 جهد الفعل
all-or-none law, 876 قانون الكل - أو- العدم
falling phase of, 875–76, 876f طور الهبوط في
generation of, 875–77, 876–78f, 900f إنتاج
propagation of, 877, 877f سريان
rising phase of, 875–76, 876f طور الارتفاع في
undershoot of, 875–76, 876f تجاوز نحو الأسفل
Action spectrum طيف فعل البناء الضوئي
of chlorophyll, 148f, 149 للكلوروفيل
Activation energy, 109, 109f, 111–12 طاقة التنشيط
Activator, 114, 307, 313, 314, 314 - 315f, 316 منشط
allosteric موقع مغاير 114
Active immunity, 1046, 1055F مناعة نشطة
Active site, 112, 112f موقع نشط
Active transport, 97–100, 102t, 758f نقل نشط
Activin 1104 أكتيفن
Acute-phase proteins 1043 بروتينات مرحلة الاستجابة المناعية الحادة
Acute-phase response 1042 مرحلة الاستجابة المناعية الحادة
Adaptation, to different environments, 1147, 1147f تكيف، لبيئات مختلفة
Adapter protein, 173, 175 بروتين وصيل
Adaptive radiation, 443–44, 443f, 446–47, 447f إشعاع تكيفي

Adaptive significance, of behvior, 1130–31 أهمية تكيفية، للسلوك
Adaptive value, of egg coloration, 1130, 1131f القيمة التكيفية لألوان البيضة
Adder 699 الصل
Adder's tongue fern, 188t خنشار لسان الأفعى
Addiction. *See* Drug addiction إدمان، انظر إدمان العقاقير
Adenine 41, 258, 258f, 819, 819f أدنين
Adenohypophysis, 921f, 922t, 928, 934f, 937f نخامية أمامية (نخامية غدية)
Adenosine deaminase deficiency, 342 فقر المناعة الحاد المركب
Adenosine diphosphate. *See* ADP أدنيوسين ثنائي الفوسفات، انظر ADP
Adenosine monophosphate. *See* AMP أدنيوسين أحادي الفوسفات، انظر AMP
Adenosine triphosphate. *See* ATP أدنيوسين ثلاثي الفوسفات، انظر ATP
Adenovirus 515f, 526f فيروس غدّي (فيروس رئوي)
Adenylyl cyclase, 176, 177–78f, 928 أنزيم محلق الأدنيل
ADH. *See* Antidiuretic hormone 929, *ADH* 929f، انظر الهرمون المانع لإدرار البول
Adherens junction 181t, 182 مفاصل معلقة
Adhesion 27, 27f, 758 تلاصق
ADH gene, 397 جين *ADH*
Adipose cells, 856, 857t خلايا دهنية
Adipose tissue 856, 856f نسيج دهني
ADP 110, 110f (أدينوسين ثنائي الفوسفات). ADP
Adrenal cortex, 923t, 936, 937f, 1035 قشرة الكظرية
Adrenal gland, 862f, 893, 921f, 936, 937f غدة كظرية
Adrenal hypoplasia, 246f Adrenal hypoplasia
Adrenaline. *See* Epinephrine Adrenal medulla 921f, 923t, 936, 937f, 1102 أدرنالين انظر إبينفرين، نخاع الكظرية
Adrenocorticotropic hormone (ACTH) 922t, 930, 933, 936, 937 هرمون منشط القشرة الكظرية (منشط القشرة)
Adrenoleukodystrophy 246f Adrenoleukodystrophy
Adrenomyeloneuropathy 246f Adrenomyeloneuropathy
Adult stem cells 380, 380f خلايا جذعية ناضجة
Adventitious plantlet, 846, 846f نبتات صغيرة عرضية
Adventitious root, 730f, 731, 735, 754f, 768, 828, 829f, 833f جذر عرضي
Aerenchyma 768, 768–69f نسيج هوائي
Aerial root, 730 f، جذر هوائي
Aerobic capacity, 958 سعة هوائية
Aerobic respiration, 121, 127, 133f تنفس هوائي
ATP yield from, 134–35, 134f ناتج ATP
evolution of, 140 نشوء
regulation of, 135, 135f تنظيم
Aesthetic value of biodiversity 1244 القيم الأخلاقية، للتنوع الحيوي
Afferent arteriole 1030 شُريِّن صغير وارد
Afferent neuron. *See* Sensory neuron عصبون وارد، انظر العصبون الحسّي
Aflatoxin, 618, 618f أفلاتوكسين
Africa, human migration out of 712 إفريقيا، هجرة الإنسان إلى الخارج
African boomslang 699 أفعى الأشجار الإفريقية
African sleeping sickness. *See*

Trypanosomiasis مرض النوم الإفريقي. انظر تريبانوسومايسس
African violet 736f بنفسج إفريقي
Afrotheria 520 وحوش إفريقيا
Afrovenator 697f Afrovenator
Afterbirth 1111 الخلاصة
Agammaglobulinemia 246f نقص البروتينات الكروية
Age, at first reproduction 1155–56 العمر، عند أول تكاثر
Agent Orange, 818 العامل البرتقالي
Age of Amphibians 693 عصر البرمائيات
Age of Mammals, 706 عصر الثدييات
Age structure تركيب عمري
of population 1152–54 للجماعة
pyramids 1162 1162f, 63– أهرام الجماعة
Agglutination reaction 1054, 1054f تفاعل تخثري
blood typing by 1060 تحديد زمرة الدم
Aggregate fruit, 751 f ثمار متجمعة
Aging, telomerase and, 272 الهرم، القطع الطرفية
Agonist (muscle), 952 عضلة رائدة
Agnatha (superclass), 687 أسماك الجريث (طائفة)
Agriculture زراعة
applications of genetic engineering to 345–46, 343–46f تطبيقات الهندسة الوراثية
applications of genomics 365–66, تطبيقات الجينومات 365–66f, 486
effect of global warming on, 782–83, تأثير الانحباس الحراري العالمي في 782–83f, 1234
pollution due to, 1227, 1252 يعزى التلوث إلى
Agrobacterium tumefaciens 343, 343f, 820, 820f Agrobacterium tumefaciens
Aicardi syndrome, 246f Aicardi syndrome تناذر إيكاردي
AIDS 467–68, 526, 527t, 529, 33–, 1163 إيدز
deaths in United States, 529 الوفيات في الولايات المتحدة
fatality rate of, 1064 معدل الوفاة
gene therapy for, 342 t العلاج الجيني
monitoring CD4 count 1062 برصد عدد خلايا CD4
in United States, 1064 في الولايات المتحدة
vaccine against 532f, 533 المعالجة باستخدام المطاعيم
Air pollution, monitoring with lichens 615 تلوث الهواء، المراقبة بالأشنات
Air sac, 1007, 1007f كيس هوائي
Akiapolaau 1251f حسون أكياپولاو
Alanine 34f, 46, 46f ألانين
Alarm call, 1128, 1130, 1137–39 نداء إنذار
Alaskan near-shore habitat, 1252, 1253f البيئة القريبة من الشاطئ في ألاسكا
Albatross 701t, 1154f قطرس
Albinism 225t, 226, 226f مهَق
Albinism-deafness syndrome, 246f تناذر المهق- الصمم
Albumin 45t, 97, 346, 997 ألبيومين
Albuminous cells, 726 خلايا ألبومينية
Alcohol abuse, 976 إدمان على الكحول
Alder 1184–85 شجيرات
Aldolase 126f ألدوليز
Aldose reductase, 364 f أنزيم مختزل الألدوز
Aldosterone 921, 923t, 936, 939,996, 1034, 1035–36, 1036f ألدوستيرون
Aleurone 753f, 754 أليرون
Alfalfa 779 f فصة
Alfalfa butterfly (Colias) 674f فراشة الفصة (الجنس Colias)
Alfalfa plant bug, 790, 790f حشرة نبات الفصة
Algae, sexual life cycle in, 206, 207f طحالب، دورة التكاثر الجنسي في
Alkaloid 614, 792–94, 793t, 1176, 1176f مادة قاعدية
Alkaptonuria 225t, 278 كابتونيوريا
Allantoin 1029 ألانتوين
Allantois 694–95, 694f, 704f, 1072, 1098, 1098f ممبار (غشاء الممبار)
Allee, Warder, 1159 واردر آلي
Allee effect, 1159, 1254 تأثير آلي
Allele 224 أليل
multiple, 230t, 231–33, 233f متعدد
temperature-sensitive 233, 233 f حساس للحرارة
Allele frequency, 396–98 تكرار الأليل
changes in populations, 398–403, 398f تغير في الجماعات
Allelopathy, 792–93, 792f الإمراض المقابل
Allen's Rule, 1147 قاعدة ألن
Allergen, 1058–59f, 1059 مولد حساسية
Allergy, 165, 1046, 1058–59, 1058–59f حساسية
to mold, 618 للفطريات
Alligator, 687f, 695t, 699, 1183 تمساح
Allolactose, 308, 309 f ألولاكتوز
Allometric growth, 1111–12, 1112f نمو مُختلف الأقيسة
Allomyces, 607t, 608f Allomyces
Allopatric speciation, 439–41, 441 f التنوع مختلف الموطن
Allophycocyanin, 575 صبغة أللوفايكوسيانين
Allopolyploidy, 442, 442f, 475–77, 475–76f تعدد كروموسومي
Allosteric inhibitor, 114 مثبط في الموقع المغاير
Allosteric site, 114 الموقع المغاير
Alper, 536 آلبر
Alpha-1-antitrypsin defiency, 342 t فقر مضاد التربسين فئة ألفا 1
a cells, 938, 938f, 971f, 977f خلايا ألفا (a)
Alpha helix, 48 لولب ألفا
Alpha wave, 888 موجة ألفا
Alport syndrome, 246 f تناذر ألبورت
Alternate leaf, 732, 732f ورقة بديلة
Alternation of generations, 838 تبادل الأجيال
Alternative splicing, 290, 319, 319f, 358, 358f الوَصْل البديل
Altitude، الارتفاع
air pressure and, 1004, 1005f الضغط الجوي و
altitudinal, istribution of trees, 1148f توزيع الأشجار
climate and, 1215, 1215 f المناخ و
physiological changes at high altitude, 1146, 1146 t التغيرات الفسيولوجية على ارتفاعات عالية
Altitude sickness, 1146, 1146 t مرض المرتفعات
Alton giant, 932f عملاق آلتون
Altricial young, 1136 متأخر النضج
Altruism, 1137–40, 1138–40f إيثار
reciprocal 1138, 1138f تبادلي
Aluminum, in soil and plants, 776, 778 الألمنيوم، في التربة والنباتات
Alveolar duct, 1111 قنوات حويصلية
Alveolar sac, 1006f كيس حويصلي
Alveolata 510f, 562f, 569–73, 569 – 72 f أعضاء الحويصليات
Alveoli 1001f, 1006, 1006f حويصلة هوائية
Alveoli, of protists, 569, 569f حويصلات، الطلائعيات
Alzheimer disease, 51, 366, 889 مرض الزهايمر
Amacrine cells, 913, 913 f خلايا عديمة الزوائد الطويلة
Amanita muscaria, 604f أغاريك الذباب
Amborella, 597f Amborella
Amborella trichopoda, 517–18, 517 – 18f Amborella trichopoda
Ambulocetus natans, 423f Ambulocetus natans
American basswood, 824f نبات الزيزفون الأمريكي
American redstart, 1249f, 1257,1249، الطيور ذات المقدمة الحمراء الأمريكية
American woodcock, 915 ديك الشجر الأمريكي
Amine, biogenic, 881, 921 أمينات منتجة حيويًا
Amine hormone هرمون أميني 921
Amino acid, 45 حمض أميني
abbreviations for, 47f مختصرات
absorption in small intestine, 971f, 972 الامتصاص في الأمعاء الدقيقة
catabolism, 1028 هدم
chemical classes of, 46, 47f المجموعات الكيميائية
essential, 980 أساسي
genetic code, 280–82, 281t الشيفرة الوراثية
glucose production from, 977 إنتاج الجلوكوز من
as neurotransmitters, 880 بوصفها نواقل عصبية
in nitrogen cycle, 1193 في دورة النيتروجين
prebiotic chemistry, 506 كيمياء ما قبل الحياة
in proteins, 36f, 45 في البروتينات
reabsorption in kidney, 1026f, 1032 إعادة الامتصاص في الكلية
structure of, 45–46, 47 f تركيب
twenty common, 47f العشرون الشائعة
Aminoacyl-tRNA synthetase, 290–92, 291f – tRNA أنزيم مخلق معقد أمينواستيل
Amino group, 34, 34f, 46, 46f مجموعة الأمين
Amish population, 401 جماعة أميش
Amiskwia, 362f Amiskwia
Ammonia, 557, 976, 1028, 1029f, 1193, 1193f أمونيا
Ammonite, 659 قرنيات
Amniocentesis, 251–52, 251f بزل السائل الرهلي
Amnion, 694–95, 694f, 704f, 1072, 1097–98, 1098f, 1108f رهل
Amniote, 695 رهلي
Amniotic egg, 694–95, 694f, 704f, 1072 بيضة رهلية
Amniotic fluid, 1098 سائل رهلي
Amniotic membrane, 1097–98 غشاء رهلي
Amoeba, 565, 576–77, 576f أميبا
slime mold, 578, 578f فطر غروي
Amoeba proteus, 576f Amoeba proteus
Amoebocyte, 639 f خلية أميبية
AMP 110f, 111 AMP أدينوسين أحادي الفوسفات
Amphibia (class), 686f, 691–94,692–94f برمائيات (طائفة)
Amphibian, 630t, 691–94, 692–94f البرمائي
brain of, 886, 886f دماغ
characteristics of, 691, 691t خصائص
chytridiomycosis in, 618, 618f فطريات الكايتريديا في
circulation in, 691–92, 985–86, 986 f الدوران في
classification of, 693–94, 693f تصنيف
cleavage in, 1092, 1093f التفلّج
development in, 934, 934f, 1071, 1071f التحول في البرمائيات
die-offs of, 608, 618 موت
evolution of, 685, 692–93, 692f تطور
fertilization in, 1070–71, 1070f الإخصاب في
first, 692 الأولى
gastrulation in, 1096, 1096f تكوين الجاسترولا في
heart of, 691, 985–86, 986f قلب
invasion of land by, 691–93,692–93f، غزو الأرض من قبل
kidney of, 1027–28 الكلية في
legs of, 691–92, 692–93f أرجل
lungs of, 691, 1004–5 رئات
metamorphosis in, 934, 934f, 1071 التحول البعدي
nitrogenous wastes, 1029, 1029f الفضلات النيتروجينية في
nuclear transplantation in, 376–77 استنسال
population declines in, 618,1239t, 1245–46, 1245–46f، تراجع أعداد الجماعات في
reproduction in, 692, 694, 1070 f, 1071 التكاثر في
respiration in, 691–93, 1001f,1002–3, 1005f التنفس في
swimming in, 959 السباحة في
Amphioxus. *See* Branchiostoma. السهيم، انظر تحت قبيلة ذيلية الحبل
Amphipoda (order), 671 مزدوجة الأرجل
Amplification, of DNA, 338 تكثير DNA
Ampulla (inner ear), 907, 907f الأذن الداخلية
Ampulla (tube feet), 677, 677f حوصلة (قدم أنبوبية)
Ampullae of Lorenzini, 898t, 916 حويصلات لورنزيني
Amygdala, 888–89 أجسام لوزية
Amylase, 970 أنزيم أميليز
pancreatic، البنكرياس
salivary, 967, 976 t اللعاب
a-Amylase, 753f, 754, 820 ألفا أميليز
Amyloid plaque, 51, 889 بقع أميلويد
b-Amyloid protein, 889 بيتا بروتين أميلويد
Amylopectin, 39, 39f أميلوبكتين
Amyloplast, 75, 727, 753,806–7, 807f بلاستيدات نشوية (بلاستيدات النشا)
(بلاستيدات مخزنة للنشا)
Amylose, 39, 39f أميلوز
Anabaena, 557–58 Anabaena
Anabolism, 114 بناء
Anaerobic respiration, 121, 177 تنفس لاهوائي
Analogous structures, 11, 498, 498f تراكيب متناظرة

Anaphase، طور انفصالي
Meiosis1، 209، 210f، 211، 212f، 214–15f، 216
انقسام اختزالي (منصف) أول
meiosis II، 211، 213f، 215f، 216
انقسام اختزالي (منصف) ثاني
Mitotic، 191f، 194–95، 195f، 214f
متساوٍ
Anaphase A، طور انفصالي أول، 194، 195f
Anaphase B، طور انفصالي ثانٍ، 194، 195f
Anaphase-promoting complex (APC)، 199–200، 199–200f
المعقد المُعزز للطور الانفصالي
Anaphylactic shock، 1059
صدمة فرط الحساسية
Anaphylaxis، 1059
فرط حساسية
local، محلي
systemic، 1059
جهازي
Anatomical dead space، 1008
حيز ميت تشريحي
Ancestral characters، 455–56
صفات السلف
Anchitherium، 424f Anchitherium
الحصان القديم،
Anchoring junction، 180t، 181–82، 181f
مفصل معلق
Andrews، Tommie Lee، 334–35، 334f
تومي لي أندروز
Androecium، 598، 598f، 836، 836f
أعضاء التذكير (الطلع)
Androgen، 938–39
أندروجين
Androgen insensitivity، 240، 246f
انعدام الحساسية للهرمونات الذكرية
Anemia، 246f
فقر الدم
Anesthetic، 888
مادة مخدرة
Aneuploidy، 214، 249، 479
اختلال تضاعف العدد الكروموسومي
Angelfish، 690f
السمكة الملاك الكورية
Angelman syndrome، 250–51
متلازمة أنجلمان
Angina pectoris، 171، 994
ذبحة صدرية
Angiosperm. *See* Flowering plant
Angiosperm، 1036، 1036f
مغطاة البذور. انظر النباتات الزهرية
Angiotensin 1، أنجيوتنسين 1
Angiotensin11، 936، 1036، 1036f
أنجيوتنسين 11
Angiotensinogen، 1036f
مولد أنجيوتنسين
Angular acceleration، detection، 906–7f، 907
تسارع زاوي، الكشف عن
Anhidrotic ectodermal dysplasia، 246f
Anhidrotic ectodermal dysplasia
Animal(s)، الحيوان (الحيوانات)
body plan of، evolution of، 624– 27.
تطور خطة بناء الجسم 624 - 27 f
classification of، 518–20، 628
تصنيف
coevolution of animals and plants، 795.
التطور المشترك للحيوانات والنباتات 1178، 1180
communication and، 1127–30.
تواصل و 1127–30f
development in، 370، 370f، 623t.
التكوين الجيني في 1087–1112
diversity in، 621–32
التنوع في
evolution of، 576، 629f
تطور
fruit dispersal by، 752، 752f، 1149f
انتشار الفاكهة عن طريق
general features of، 622، 622–23t
الخصائص العامة
habitats of، 623t
مواطن الـ
invasion of land by، 691–93، 692–93f
غزو الأرض من قبل
movement in، 622t
الحركة في
multicellularity in، 622t
تعدد الخلايا في
obtaining nutrients، 622t
الحصول على الطعام
phylogeny of، 629f
شجرة نشوء
pollination by، 840–42، 840–42f
التلقيح عن طريق
problem solving by، 1124، 1124f
حل المشكلة عن طريق
sexual life cycle in، 206، 207f
دورة الحياة الجنسية في
sexual reproduction in، 514، 623t
التكاثر الجنسي
transgenic، 339
عابر الجينات
Animal breeding، 412، 412f، 420–21، 421f
تكثير الحيوانات
thoroughbred horses، 412، 412f
سلالات الخيول الأصيلة
Animal cells، 187f
الخلايا الحيوانية
cell division in، 187f
انقسام الخلية في
cytokinesis in، 196، 196f
انقسام السيتوبلازم في
lack of cell walls، 622t
تفتقر للجدارية الخلوية
structure of، 66f، 82t
تركيب
Animal cognition، 1124–25، 1124f
إدراك الحيوان
Animalcules، 60
حيوينات
Animal disease، مرض حيواني
fungal، 614، 618، 618f
فطري
prion، 536
بريونات
viral، 534–35
فيروسي
Animalia (kingdom)، 13f، 14، 508f، 510، 513f، 514t
المملكة الحيوانية
Animal pole، 1092–93، 1092–93f، 1096f
قطب حيواني
Anion، 19، 94
أيون سالب الشحنة
Annelid، 637، 637f، 660–63، 660–63f
الدودة الحلقية
body plan of، 661، 661f
خطة جسم الـ
classes of، 661–63
طوائف
connections between segments، 661
الوصلات بين القطع
excretory organs of، 1025 f
أعضاء إخراجية لـ
nervous system of، 884، 884f
الجهاز العصبي
segmentation in، 518، 519f، 626–27، 627f، 660
التقسيم في
Annelida (phylum)، 629f، 630t، 637، 660–63، 660–63f، الحلقيات قبيلة (شعبة)
Annotation، 356
إضافة الحواشي
Annual growth layers، 733f
طبقات النمو السنوي
Annual plant، 812، 848، 848f
نبات حولي
Anole، 699
الوزغة (أبو بريص)
Anolis lizard، *Anolis*
سحلية
courtship of، 440، 440f
عرض المغازلة
display of، 440، 440f
dewlap of، غبب
interspecific competition in، 1173
تنافس بين الأنواع
malaria in، 1182
الملاريا في
resource partitioning among species of، 1172f
تقسيم المصادر بين الأنواع
thermoregulation in، 1147، 1147f
التنظيم الحراري
Anomalocaris، 632f Anomalocaris
Anonymous marker، 246
علامات مجهولة
Anopheles mosquito، 355f، 473t
بعوضة أنوفيليس
Anorexia nervosa، 979، 1084
فقدان الشهية العصبي
Anoxygenic photosynthesis، 144، 541–42، 553
بناء ضوئي لاهوائي
Anseriformes (order)، 701t
(رتبة) Anseriformes
Ant، 673t، 1128، 1141، 1251
نملة
ant farmer-fungi symbiosis، 617، 617f
التعايش بين النمل قاطع الأوراق والفطريات
flatworm parasites of، 1181، 1181f
الدودة المسطحة الطفيلية
mutualism with acacias، 795، 795f.
علاقة التقايض مع أشجار الأكاسيا 1180، 1180–81
mutualism with aphids، 1180
علاقة التقايض مع المن
Antagonist (muscle)، 952، 952f
عضلة مضادة
Antagonistic effector، 865 -66، 865 f
مستجيب متعارض
Antarctic circumpolar Current، 1214f
تيار القطب الجنوبي
Anteater، 428f، 520، 520f، 708t
آكل النمل
Antelope، 705، 1192
وعل
Antenna، 668f
قرون استشعار
Antenna complex (photosynthesis)، 151–52، 151f، 154
معقد هوائي (بناء ضوئي)
Antennal gland، 1025
غدة قرون الاستشعار
Antennapedia complex، 385–86، 386f
معقد قرون الاستشعار القدمية
Antennapedia gene، 385، 491، 1099
جين قرون الاستشعار القدمية
Anterior end، 624، 624f
نهاية أمامية
Anterior pituitary، 921f، 928، 929–33، 931–32f، 1075
نخامية أمامية
ANT gene، 390
جين ANT
Anther، 598، 598f، 834، 836f، 837–39، 838f، 843f
متك
Antheridium، 587–88، 587f، 593
محفظة جاميتية ذكرية
Anthocerotophyta (phylum)، 586، 587f (قبيلة) Anthocerotophyta،
Anthocyanin، 233، 811، 836
أنثوسيانين
Anthophyta (phylum)، 589t
النباتات الزهرية (قبيلة)
Anthozoa (class)، 643، 643f
الزهريات (الحيوانات الزهرية) (طائفة)
Anthrax، 365، 365t، 548، 555t، 557
الجمرة الخبيثة
Anthropoid، 709، 709–10f
شبيهة الإنسان
Antibiotic resistance، 552–53
مقاوم للمضادات الحيوية
Antibody، 1046، 1051–58، 1052–57f *See also* جسم مضاد
Immunoglobulin (Ig)
البروتينات الكروية المناعية
antigen-binding site on، 1053–54، 1053–54f
موقع ارتباط مولّد الضد على
in medical treatment and diagnosis
في العلاج الطبي والتشخيص 1060–63، 1061–62f
monoclonal. *See* Monoclonal antibody
1061، 1062f وحيد السلالة، انظر أيضًا الجسم المضاد وحيد السلالة
polyclonal، 1061
جسم مضاد عديد السلالة
recombinant، 346
هجين
specificity of 1053
تحدّد نوعية
structure of، 1052- 54، 1053 f
تركيب
Anticoagulant، of medicinal leech 663، 663f
مواد مانعة للتخثر، من العلق الطبي
Anticodon 294، 295f
كودون مضاد
Anticodon loop، 290–91، 291f
عروة
الكودون المضاد
Antidepressant drug 881
عقار مضاد للاكتئاب
Antidiuretic hormone (*ADH*)، 45t، 921، 922t، 929، 929f، 996، 1034–35، 1035f، 1119
هرمون مانع لإدرار البول (*ADH*)
Antifreeze، 812، 1146
مضاد للتجمد
Antigen، 45t، 1045، 1062f
مولّد الضد
Antigen-binding site، 1053–54، 1053–54f
موقع ارتباط مولّد الضد
Antigenic determinant site 1045، 1045f
محدد مولد الضد أو موقع محدد لمولد الضد
Antigen drift، 1063
انجراف مولد الضد
Antigen-presenting cells، 1045f، 1049، 1049t، 1051
خلايا مشهرة لمولّد الضد
Antigen shift، 1063
تغير (تحول) مولد الضد
Antihistamine، 165
مضاد الهستامين
Antiparallel strands، in DNA، 261–62، 261f
أشرطة التوازي المتعاكس، في DNA
Antipodal، 599، 599f، 838–39f، 839، 844f
نواة نقيضة
Antiporter، 98
ناقل متضاد الاتجاه
Antisense RNA، 823، 823 f mRNA
الرسول غير المنطقي
Antler، 705، 1134–35
قرن
Anura (order)، 691، 691t، 693–94، 693f
عديمة الذيل (رتبة)
Anus، 964–65، 964–65f، 973، 974f، 984f
شرج
Aorta 986، 986–87f، 988
أبهر
Aortic arch، 902
قوس الأبهر
Aortic body 1009–10، 1010f
جسم أبهري
Aortic valve، 988، 988f
صمام أبهري
Apaf1 gene 388، 389f
عامل منشط أنزيم محلل البروتين للموت المبرمج
APC. *See* Anaphase-promoting complex
APC. انظر المعقد المُعزز للطور الانفصالي
Ape، 708t، 709–14، 979
قردة
compared to hominids 710
مقارنة بعائلة الإنسان
evolution of 709–14
تطور
Aperture (pollen grain)، 600
فتحة (حبة اللقاح)
APETALA1 gene 834
APETALA1 جين
AP gene، in plants 496–97، 496–97f،
جين AP، في النباتات
Aphasia، 888
حَبْسَة
Aphid، 769–70،
حشرة
feeding on phloem 769f
حشرة المن تتغذى على اللحاء
mutualism with ants 1180
تقايض مع النمل
Aphotic zone 1221f
المنطقة المعتمة
Apical bud 819f
برعم قمي
Apical complex، 570–71
معقد قمي
Apical dominance 832f، 833
قمة سائدة
Apical meristem 390، 391f، 720، 720–21f، 725، 727، 727f، 730f، 732، 732f، 743f، 744، 819f
مرستيم قمي
Apicomplexans 569، 570–71، 570–71f
معقدات القمة
Apicoplast، 485، 485f
بلاستيد قمي
Aplysina longissima 639f Aplysina longissima
apoB gene 319
جين aPOB
Apocynaceae (family)، 1175
نباتات قاتل الكلب (عائلة)
Apoda (order)، 691، 691t، 693f، 694
برمائيات عديمة الأطراف (رتبة)
Apodiformes (order)، 701t
(رتبة) Apodiformes

Apodiformes
Apolipoprotein B, 319 بروتين دهني كلي B
Apomixis, 845–46 تكاثر لاإخصابي
Apoplast route 763, 763f, 770 مسار لاحيوي
Apoprotein 802 بروتين كلي
Apoptosis 304, 1041, 1042 f, 1046, 1050 نظام الموت المبرمج للخلايا
in development 388, 389f في التكوين الجنيني
genetic control of, 388, 389f سيطرة جينية
mechanism of, 388 آلية
Appendicitis, 427 التهاب الزائدة الدودية
Appendicular locomotion 958 حركة الأطراف
Appendicular skeleton, 945f, 946 هيكل طرفي
Appendix, 427, 965f, 972, 972f زائدة دودية
Appetite, 978–79, 979f شهية
Apple, 724, 818, 846 تفاح
Applied research, 7–8 بحوث تطبيقية
Aquaculture, 1229–30 زراعة مائية
Aquaporin, 96, 102t, 760,761f, 1035 قناة مائية
Aqueous solution 95 محلول مائي
Aquifer, 1192 طبقة صخور مائية
Aquifex, 510f, 511, 544f Aquifex Aquificae, 544 f Aquificae
Arabidopsis، نبات رشاد الجدران
Apetala1 mutant in, 492 طفرة Apetaial في
aquaporins of, 760 الثقوب المائية لـ
auxin transport in, 818 نقل الأكسين في
CONSTANS gene in, 831–32 جين
CONSTANS في
det2 mutant in 803, 803f طفرة *det2* في
development in, 391f, 745f التكوين الجنيني في
EMBRYONIC FLOWER gene in, 829, 829f جين الزهرة الجنينية في
genome of, 355f, 359, 361–62,473t, 474–75, 477f, 484, 486 جينوم الـ
GLABROUS3 mutant in 723 طفرة GLABROUS3 في
HOBBIT gene in, 746–47, 746f جين *HOBBIT* في
hot mutants in 813 طفرات جينات *hot* في
KANADI gene in 736f جين KANADI في *KANADI*
LEAFY COTYLEDON gene in, 747 جين *LEAFY COTYLEDON*
LEAFY gene in 832–34 829, 829f، جين *LEAFY* في
MONOPTEROS gene in 746,746f جين *MONOPTEROS* في
PHABULOSA gene in, 736f جين *PHABULOSA* في
PHAVOLUTA gene in 736f جين *PHAVOLUTA* في
response to touch 809 الاستجابة للمس
scarecrow mutant in 728, 728f, 807, 807f جين طفرة الفزاعة SCARECROW في
shootmeristemless mutant in, 744–46, 745f طفرة عدم وجود النسيج المولد في
short root mutant in 807, 807f طفرة الجذر القصير في
small RNAs in 317 RNAs الصغير في
suspensor mutant in, 743–44, 744f طفرة الحامل في
tissue-specific gene expression in, 728f التعبير عن الجين النسيجي المتخصص
too many mouths mutant in, 722, 722f
الطفرة متعددة الأفواه في
trichome mutation in 723f طفرات الشعيرة في
vernalization in 832 فترة الارتباع في
WEREWOLF gene in, 728–29, 728f جين WEREWOLF في
WOODEN LEG gene in, 747, 747f جين WOODENLEG في
YABBY gene in, 736f جينYABBY في
Arachidonic acid 925 حمض أراكونيديك
Arachnid, 666t, 669–70, 670f عنكبوت
Arachnida (class) 666t, 669–70, 670f العنكبوتيات (طائفة)
Araneae (order), 669–70, 670f Araneae (رتبة)
Arbuscular mycorrhizae 610,616, 616f، الفطريات الجذرية الشجيرية
Archaea (domain), 13, 13f, 482, 510 البكتيريا F, 511–12, 511t, 541, 545 f القديمة (فوق مملكة)
Archaea (kingdom), 511 البكتيريا القديمة (المتطرفة) (مملكة)
Archaebacteria, 511–15, 545f *See also*، البكتيريا القديمة. انظر أيضًا بدائية النوى
cell wall of, 64, 543 الجدار الخلوي في
characteristics of, 511–12, 511t صفات
gene architecture in 543 جين التركيب البنائي في
membrane lipids of 543, 543f دهون الغشاء في
nonextreme, 511–12 غير متطرفة
plasma membrane of 64, 543 الغشاء البلازمي في
Archaebacteria (kingdom), 513f, 514t البكتيريا القديمة (مملكة)
Archaefructus, 596–97, 597f Archaefructus
Archaeopteryx, 422–23, 423f, 464f, 700–701, 700f, 702f Archaeopteryx أركيوبتركس
Archegonium, 587–88, 587f محفظة جاميتية أنثوية
Archenteron, 626, 627f, 1095–96f, 1096 معي ابتدائي (معي قديم)
Archosaur, 459f, 696–97 زاحف ذو الأقواس (آركوصور)
Arcyria, 578 f Arcyria
Arenavirus, 365t Arenavirus
Auxin response factor, ARF. *See* انظر عامل استجابة الأكسين
Argentine hemorrhagic fever, 365t حمى أرجنتين النزفية
Arginine, 47f آرجنين
Arginine vasotocin, 929 آرجنين فاسوتوسين
Arithmetic progression, 9–10, 10f متوالية حسابية (عددية)
Armadillo, 520, 520f, 708t, 1203 المدرع
Armillaria, 603, 617f فطر آرميلاريا
Armored fish, 687t أسماك مدرعة
Arousal, 929 استيقاظ
sexual، جنسي
state of consciousness, 888 حالة الوعي
Arrow worm, 631t ديدان سهمية
Arsenic, 786 زرنيخ
Assisted reproductive technology. ART. انظر تقنية مساعدة على الإخصاب
Arteriole, 991–92, 993f شُريّن
Arteriosclerosis, 995 تصلُّب الشرايين
Artery, 862 f, 986 f, 991–92, 991 f شريان
Arthritis, 925 آلام المفاصل
Arthropod, 630t, 637–38, 637f, 666–75, 666–75f المفصليات
body plan of, 667–69, 667–69f خطة الجسم في
circulatory system of, 668, 668f الجهاز الدوري في
classification of, 518–20, 519f تصنيف الـ
economic importance of, 666 الأهمية الاقتصادية لـ
excretory system of, 668f, 669 جهاز الإخراج
exoskeleton of, 945, 945f الهيكل الخارجي الصلب لـ
groups of, 666t مجموعات
jointed appendages of, 667 الزوائد المفصلية لـ
locomotion in, 959–60 الحركة في
molting in, 667, 945 الانسلاخ في
nervous system of, 668, 668f, 884–85, 884f الجهاز العصبي في
reproduction in, 1068 التكاثر في
respiratory system of, 668–69, 669f, 1004 الجهاز التنفسي لـ
segmentation in, 518, 519f, 627, 627f التقسيم في
taste receptors in, 908–9f, 909 مستقبلات التذوق في
Arthropoda (phylum), 629f, 630t,637–38, 666–75, 666–75f المفصليات (شعبة)
Articular cartilage, 950f غضروف للربط
Artificial insemination, 1084 تلقيح صناعي
Artificial selection, 10, 402, 419–21, 420 – 21 f, 838 انتخاب صناعي
domestication, 420–21,420–21f تدجين
laboratory experiments, 420, 420f تجارب مخبرية
Artiodactyla (order), 520, 708t زوجية الأصابع (مزدوجة الحافر) (رتبة)
Ascaris, 206, 630t, 650 أسكارس
Ascidian, 493, 493f زقيات
Asclepiadaceae (family), 1175 الصقلابية (عائلة)
Ascocarp, 610, 611f, 613 ثمرة زقّيّة
Ascogonium, 611f محفظة زقية
Ascomycetes, 604, 604f,610–12, 611f الفطريّات الزقيّة
Ascomycota (phylum), 607f, 607t,608, 610 الفطريات الزقية (قبيلة)
Ascospore, 610, 611f بوغة زقية
Ascus, 610, 611f زقّ
Asexual reproduction, 566, 1068 تكاثر لاجنسي
in cnidarians, 1068, 1068f في اللاسعات
in plants, 845–47, 846–47f في النباتات
in protists, 566, 1068 في الطلائعيات
Ash, 736,751f, 752 سدر
Ashkenazi Jews, 247t يهود أشكناز
Asian flu, 534 إنفلونزا آسيوية
Asparagine, 47f أسبراجين
Aspartic acid, 47f حمض الأسبارتيك
Aspen, 848 حور
transgenic, 829, 829f معدّل وراثيًّا
Aspergillus flavus, 613, 618, 618f أسبرجيلاس فليفس
Aspirin, 925, 1058 أسبرين
Assemblage, 1168 تجمّع
Assembly, of virus particle, 528 تجميع جسيمات الفيروس
Assisted reproductive technology (ART), 1084 تقنية مساعدة على الإخصاب (ART)
Association cortex, 888 قشرة ارتباطية
Association neuron. *See* Interneuron، عصبون رابط. انظر العصبون البيني
Associative activity, 886f نشاط ارتباطي
Associative learning, 1120–21, 1121f تعلم ارتباطي
Assortative mating, 400–401 تزاوج متجانس
Aster (mitosis), 193, 194f نجم (الانقسام المتساوي)
Asteroidea (class), 678, 678f نجميات (طائفة)
Asthma, 1010, 1046 ربو
Atherosclerosis, 55, 994f, 995 تصلب دهني
Athlete's foot, 618 قدم الرياضي
Atmosphere, 505 غلاف جوي
of early Earth، للأرض المبكرة (الأرض البدائية)
reducing, 505 مختزل
Atmosphere (pressure unit), 1004 غلاف جوي (وحدة ضغط)
Atmospheric circulation, 1212–16, 1212–13f,1225, 1231 دورات الغلاف الجوي
Atmospheric pressure 1004, 1005f ضغط جوي
Atom 2f, 3, 18–19, 18f الذرة
chemical behavior of, 19–20, 20f السلوك الكيميائي لـ
energy within 20–21, 21f الطاقة في
isotopes of, 19, 19f نظائر
neutral 19 متعادل
scanning tunneling microscopy of 18f تصوير بالمجهر النفقي الماسح
structure of, 18–19, 18f تركيب
Atomic mass, 19 الكتلة الذرية
Atomic number, 18 العدد الذري
ATP 43, 110 ATP
energy storage molecule, 110–11 جزيء مختزن للطاقة
production of, 111, 111f. *See also* ATP synthase إنتاج، انظر أيضًا أنزيم بناء ATP
in electron transport chain, 122–24, 123f, 131–35,132–34f في سلسلة نقل الإلكترون
in fat catabolism, 138, 139f في هدم الدهون
in glycolysis, 122, 124,125f, 134–35, 134f في التحلل الجلايكولي
in Krebs cycle, 124,129–31, 129–30f في دورة كربس
in photosynthesis, 145,145f, 147, 152–56, 153f,155–56f, 161–62, 162f في البناء الضوئي
regulation of aerobic respiration, 135, 135f تنظيم التنفس الهوائي
structure of, 43f, 110, 110f تركيب
uses of, 98, 98f استخدامات
in active transport، النقل النشط
in endergonic reactions, 111, 111f تفاعلات مستهلكة للطاقة
in muscle contraction, 954, 955f في انقباض العضلات
in nitrogen fi xation, 779 في تثبيت النيتروجين
in phloem transport, 770 في النقل في اللحاء
in protein folding, 51, 52f في طي البروتين
in protein phosphorylation, 168, 168f في فسفرة البروتين

in protein synthesis, 291, 291f في تخليق البروتين
in sodium–potassium pump, 98–99, 98f, 873f في مضخة صوديوم – بوتاسيوم
in transcription, 285 f في الاستنتساخ
ATP cycle, 111, 111f دورة ATP
ATP synthase, 122, 123f, 132–34, 132–33f, 152, 156–57, 156–57f أنزيم بناء ATP (مخلّق ATP)
Atrial natriuretic hormone, 939, 996, 1036, 1036f هرمون أذيني مدر للصوديوم
Atrial peptide, 341 ببتيد أذيني
genetically engineered, 341 مهندسة وراثيًّا
Atriopore, 683f فتح الدهليز
Atrioventricular (AV) bundle. *See* Bundle of His، حزمة أذينية بطينية، انظر حزمة هسّ
Atrioventricular (AV) node, 990–91, 990f, 995 عقدة أذينية بطينية
Atrioventricular (AV) valve, 988, 988f صمام أذيني بطيني
Atrium, 985–87, 985f أذين
left, 985–87, 986–87f أيسر
right, 985–87, 986–87f أيمن
Attachment, of virus to host, 528، ارتباط، الفيروس بالعائل
Auditory channel, 904f قناة سمعية
Auditory cortex, 887 قشرة سمعية
Auditory nerve, 904–5f عصب سمعي
Auk, 701t أوك
Aurelia aurita, 642f هلام البحر Aurelia aurita
Australopithecine, 710–11 القردة الجنوبية الأولى
Australopithecus, 711 القردة الجنوبية Australopithecus، Australopithecus afarensis, 711
Australopithecus afarensis
Australopithecus boisei, 711
Australopithecus boiseI
Autocrine signaling, 166 الترميز عن طريق الإفراز الذاتي
Autoimmune disease, 1058 مرض مناعة ذاتية
Autologous blood donation, 1060 نقل دم ذاتي
Automated DNA sequencer, 336f, 337, 353, 353f تحليل تسلسل DNA الآلي
Autonomic nervous system, 870, 871f, 891–93, 891–94f, 894t جهاز عصبي ذاتي
Autophosphorylation, 173, 173f, 804, 805f عملية فسفرة ذاتية
Autopolyploidy, 441–42, 475, 477f تعدد كروموسومي ذاتي
Autorhythmic fibers, 989–90 ألياف ذاتية الإيقاع
Autosome, 239 كروموسوم جسمي
nondisjunction involving, 249–50, 249f عدم انفصال
Autotroph, 120, 553, 1196 ذاتي التغذية
Autumnal equinox, 1212f اعتدال خريفي
Aux/IAA protein 816–17, 817f بروتين AUX / IAA
Auxin 727, 813–22, 814t, 819–20f أوكسين
acid growth hypothesis, 818, 818f فرضية النمو الحمضي
discovery of, 813–16, 813f, 815f اكتشاف
effects of, 816, 816f, 818f تأثيرات
gravitropism and, 806–8 تأود أرضي و
mechanism of action of, 816–18، 817–18f آلية عمل
phototropism and, 816f, 820 التأود الضوئي
synthetic, 816, 817f, 818 مخلّق
thigmotropism and, 808 التّأوّد اللّمسيّ
Auxin binding protein, 816 بروتين رابط الأوكسين
Auxin receptor, 817, 817f مستقبل الأوكسين
Auxin response factor (ARF), 816–17, 817f عامل استجابة الأوكسين
Auxotroph, 553 الطفرة الغذائية
Avascular bone, 949 عظم لاوعائي
Avery, Oswald, 257 أزولد آفري
Aves (class), 687f, 700–703, 700–703f الطير (طائفة)
Avian cholera, 1045 كوليرا الطيور
Avian influenza, 534, 1063 إنفلونزا الطيور
Avirulent pathogen, 797f عامل ممرض غير نشط
AV node. *See* Atrioventricular node، عقدة AV. انظر أيضًا عقدة أذينية بطينية
Avoidance, of predators, 1132 تجنب المفترسات
AVr gene, 797 جين avr
AV valve. *See* Atrioventricular valve، صمام AV. انظر أيضًا صمامًا أذينيًّا بطينيًّا
Axial locomotion, 958 حركة دودية (حركة محورية)
Axial skeleton, 945f, 946 هيكل محوري
Axil, 732 إبط
Axillary bud, 718f, 732, 732f, 790, 832f, 833 برعم إبطي
Axolotl, 1002 سلمندر
Axon, 388, 860, 860t, 870 – 72 f, 871 محور
conduction velocities of, 877–78, 877t سرعات التوصيل في
diameter of, 877–78 قطر المحور
myelinated, 872, 877t, 878, 878f, 891f مغمّد (ذو غمد)
unmyelinated, 872, 877–78f, 877t غير مغمّد
Axopodia, 565 أقدام محورية
Aysheaia, 632f Aysheaia
AznalcÓllar mine spill (Spain), 786f تسرب نفايات منجم أزنالوكولار (إسبانيا)
Azolla, 591 Azolla
Azospirillum, 791 Azospirillum
AZT, 532–33, 532f AZT نظير

B

Bacillary dysentery, 554 زحار بكتيري
Bacillus, 544f, 546 البكتيريا عصوية
Bacillus anthracis, 365t, 544f, 555t Bacillus anthracis
Bacillus subtilis, 186 Bacillus subtilis
Bacillus thuringiensis insecticidal protein, 344–45 بروتين سام منتج من بكتيريا Bacillus thuringiensis
Bacteria, 544–45f *See also* Prokaryote، البكتيريا. انظر أيضًا بدائية النوى
ancient, 540, 540f القديمة
archaebacteria, 541 البكتيريا القديمة (المتطرفة)
as bioweapons, 557 أسلحة حيوية
cell wall of, 64, 543 جدار خلوي
flagella of, 65, 65f أسواط
genetically engineered, 558 مهندسة وراثيًّا
Gram staining of, 64 طريقة صبغة جرام
intestinal, 558, 972 معوية
photosynthetic, 147, 153, 153f, 513f، بناء ضوئي (تمثيل ضوئي)
plasma membrane of, 543 غشاء بلازمي
soil, 791 تربة
Bacteria (domain), 13, 13f, 482, 510f, 511, 511t, 541, 545f البكتيريا (فوق مملكة)
Bacteria (kingdom), 511, 513f, 514t، بكتيريا (مملكة)
Bacterial artificial chromosome (BAC), 330, 354 الكروموسومات البكتيرية الصناعية (BAC)
Bacterial disease, 554–57, 555t مرض بكتيري
in humans, 552 في الإنسان
in plants, 554, 797f في النباتات
Bacteriochlorophyll, 553 كلوروفيل بكتيري
Bacteriophage, 257, 523, 524–25f، فيروس آكل البكتيريا 525, 526–29
cloning vector, 328–29, 329–30f حامل استنسال
Hershey–Chase experiment with, 257, 257f تجربة هيرشي وتشيس
induction of, 528, 529 حث
lysogenic cycle of, 528, 529f, 551 دورة معتدلة (مولدة للتحلل)
lytic cycle of, 528, 529f, 551 دورة تحللية
temperate, 528 معتدلة (مولدة للتحلل)
transducing, 550–51, 550–51f تحول (تأبير)
virulent, 528 فيروسات ممرضة
Bacteriophage lambda, 329, 528, 551، فيروس بكتيري لامدا (l)
cloning vector, 329, 329 f حامل استنسال (حامل الفيروس)
Bacteriophage T_2, 526f فيروس آكل البكتيريا (بكتيري T_2)
Bacteriophage T_4, 515f, 525f, 528 فيروس آكل البكتيريا (بكتيري T_4)
Bacteriorhodopsin, 92, 92f رودبسين بكتيري
Bacteroid, 779f شبيه البكتيريا
Bakanae, 820 مرض البادرات الحمقاء
Balance, 907–8 توازن
Bald eagle, 392, 1227, 1227f النسر الأصلع
Baleen whale, 427, 427f, 1249–50 حوت البالين
Ball-and-socket joint, 951, 951f مفصل الكرة – المحجر
Ballast water, 655 ماء الصابورة
Balsam poplar, 437 حور البلسم
Bamboo, 848 بامبو
Banana, 477, 750, 822, 846 موز
Banana slug (Ariolimax columbia– nus), 654f بزاقة موزية (Ariolimaxcolumbianus)
Bank (fishing on continental shelf), 1224 منحدر
Barb (feather), 700, 700f شعرات (ريش)
Barbiturate, 888 مواد منومة
Barbule (feather) 700, 700f شعيرات (ريش)
Bark, 720, 790 قلف
outer, 734, 734f القفل الخارجي
Barley, genome of, 486 شعير، المحتوى الجيني
genome of, 477f المحتوى الجيني
Barnacle 672, 672f, 1179 برنقيل
competition among species of, 1170, 1170f تنافس بين الأنواع
Barometer, 1004 جهاز مقياس الضغط
Barn owl, 701t بوم الحظائر
Baroreceptor, 898t, 902, 929f, 995–96, 996f مستقبل ضغط
Baroreceptor reflex, 995–96, 996f منعكس مستقبلات الضغط
Barr body, 241, 241f, 250 جسم بار
Barrel sponge, 630t إسفنج برميلي
Barro Colorado Island, 1203 جزيرة Barro Colorado
Basal body, 80, 80f جسم قاعدي
Basal ganglia, 885t, 888 عقد قاعدية
Basal metabolic rate (BMR), 934–35, 977 معدل الأيض القاعدي (BMR)
Base, 29–30 قاعدة
Base-pairs, 260, 261f أزواج القواعد
Base substitution, 298, 299f استبدال قاعدة
Basic research, 7–8 البحث الأساسي
Basidiocarp, 612f, 613 جسم ثمري بازيدي
Basidiomycetes, 604, 604f, 612–13, 612f الفطريات البازيدية
Basidiomycota (phylum) 605, 607f، الفطريات البازيدية (قبيلة) 607t
Basidiospore, 612, 612f بوغة بازيدية
Basidium, 612, 612f بازيديم
Basilar membrane, 904–5f, 905 غشاء قاعدي
Basket sponge, 630t إسفنج السلة
Basking, 1020, 1146f, 1147, 1147f، تشمس
Basophils, 997–98f, 1044, 1046, 1047t، خلايا قاعدية 1059
Bat 459f, 520f, 535, 705–6, 705f, 708t, 1149، خفاش
echolocation in, 906–7, 960 تحديد الموقع بالصدى
pollination by 841, 1178, 1178f، التلقيح عن طريق 1253–54, 1254f
seed dispersal by 1253–54 نشر البذور عن طريق
wings of, 960, 960f أجنحة
Bates, Henry, 1177 هنري بيتس
Batesian mimicry, 1177–78, 1177f محاكاة باتيسية
Bathtub sponge, 639 إسفنج الحمام
Batrachochytrium dendrobatidis, 618 فطر الكايتريديا
B cell(s) 998f, 1045f, 1046–48, 1047t, 1049t, 1051–58, 1052–57f، خلية (خلايا) ليمفاوية B (ليمفية بائية)
B cell receptor, 1051 مستقبل خلية ليمفاوية B (ليمفية بائية)
bcl genes, 388, 389f جينات bcl
Bdellovibrio, 545f Bdellovibrio
Beach flea, 671 برغوث الشاطئ
Beaded lizard, 699 العظاءة ذات الخرز
Beadle, George, 278–79 جورج بيدل
Beadle and Tatum experiment, 278–79, 278f تجربة بيدل وتاتم
Beak, 408, 409f, 703 منقار
of bird, Darwin's finches, 8, 9f, 407, 416–17, 416–17f, 438, 444–45, 444 – 45f, 1173, 1173f الطائر حسون داروين
of turtle, 698 السلحفاة
Bean, 748, 748f, 751f, 754, 786, 810, 848 فول
Bear 507f, 649f, 708t, 964, 1220 دب
Beaver 705f, 708t, 1183, 1183f, 1220, 1257، قندس
Becker muscular dystrophy, 246 f
Becker muscular dystrophy
Bedbug, 673t بق الفراش
Bee 239t, 667f, 673t, 916, 1141, 1176 نحلة
African, 1256 إفريقي

chromosome number in. 188t عدد الكروموسومات في
pollination by. 840.840–41f. 843 f، التلقيح عن طريق
solitary. 840 النحل المنفرد
Beef tapeworm (Taenia saginata). 647. 647f الدودة الشريطية البقرية
Beer-making. 137. 610 صناعة المشروبات الكحولية
Bee's purple." 841. 841f" أرجواني النحل
Beeswax. 53 شمع النحل
Beet. 731. 848 بنجر
Beetle. 630t. 673t. 674. 1146 خنافس
species richness in. 466–67. 466f غنى الأنواع في
Behavior. 1115–42 *See also specific types*
سلوك 6 انظر أيضًا أنواعًا محددة
adaptation to environmental change. 1146–47. 1147f التكيف مع التغير البيئي
adaptive significance of. 1130 الأهمية التكيفية لـ
altruism. 1137–40. 1138–40f الإيثار
cognitive. 1124–25 إدراكي
communication and. 1127–30. 1127–30f، الاتصال و
development of. 1122–23 تطور الـ
feeding. 1118 تغذية
foraging. 1131–32. 1131f جمع الغذاء
innate. 1116–17. 1116–17f فطري (غريزي)
learning and. 1120–21. 1121f التعلم و
migratory 1125–27. 1126f الهجرة
reproductive strategies. 1133–37. 1133–36f إستراتيجيات التكاثر
study of. 1116–17. 1116–17f دراسة الـ
survival value of. 1130 القيمة البقائية لـ
temperature regulating. 1019–20. 1020f تنظيم درجة الحرارة
territorial. 1132–33. 1132f الإقليمية (سلوك الإقليم الخاص)
Behavioral ecology. 1130–33 علم البيئة السلوكي
Behavioral genetics. 1117–20. 1118–19f، علم وراثة السلوك
in fruit flies. 1118 في ذبابة الفاكهة
in mice. 1118–19. 1119f في الفئران
Behavioral genomics. 366 علم جينومات السلوك
Behavioral isolation. 435t ،436. 436f، الانعزال السلوكي
Belding's ground squirrel. 1139 سناجب بلدنج الأرضية
Belemnite 659 سهيمات
Belt. Thomas. 1180 Belt. Thomas، جسم بلتي
Beltian body. 1180. 1180f
Bent grass (Agrostis tenuis). metal tolerance in. 405. 405f تحمل المعادن في
Benthic zone. 1223f المنطقة القاعية
6-Benzylaminopurine 819f 6- بنزيلامينوبيورين
Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. 544–45 دليل بيرجي لتصنيف البكتيريا
Beriberi. 980t البري بري
Berry. true. 751f العنبية الحقيقية
BAB motif. 51f بيتا- ألفا- بيتا- موتيف
b barrel. 50. 93. 93f برميل b
b cells. 937. 938f. 971f. 977. 977f خلايا بيتا b
Betacyanin. 811 بيتا سيانين
β-oxidation. 138. 138–39f أكسدة بيتا
Beta-pleated sheet. 48. 93. 93f صفائح بيتا المثناة
Beta wave. 888 موجة بيتا
Bicarbonate. 30. 1012–14. 1014f بيكربونات
in carbon cycle. 1190–91. 1190f في دورة الكربون
in pancreatic juice. 965. 970.975f. 976t، في العصارة البنكرياسية
reabsorption in kidney. 1034. 1034f إعادة الامتصاص في الكلية
Biceps muscle. 862f عضلة ذات الرأسين
bicoid gene. 382. 383f جين بايكويد bicoid
Bicoid protein. 382–84. 382–83f بروتين بايكويد bicoid
Bicuspid (mitral) valve. 987–88f. 988 صمام ثنائي الشرفات (ذو الشرفتين)
Biennial plant. 848 848 نبات ثنائي الحول
Bilaterally symmetrical flower. 495–96. 837. 837f زهرة ثنائية التماثل الجانبي
Bilateral symmetry. 624–25. 624f. 644، تماثل جانبي ثنائي
Bilateria. 644–48. 645–48f ذات التماثل الجانبي
Bile. 965. 970–71. 971f. 976 عصارة الصفراء
Bile pigment. 970–71. 971f أصباغ الصفراء
Bile salt. 970–71. 971f ملح الصفراء
Bilirubin. 1061 بيليروبين
Billifish. 1203 سمك الخرمان
Binary fission. 186. 186f. 542 الانشطار الثنائي
Bindweed. 808 لبلاب
Binocular vision. 709. 915 الرؤية الثنائية بالعينين (ثنائية العينين)
Binominal expansion. 398 - 99 امتداد ذو حدين
Binomial name. 507 التسمية الثنائية
Biochemical pathway. 115. 115f مسلك كيميائي حيوي
evolution of. 115–16. 412 نشوء الـ
intermediates that connect. 138f. 139 جزيئات الوسطية تربط
regulation of. 116. 116f تنظيم الـ
Biodiversity. 1205–7 *See also* Species richness، تنوع حيوي. انظر أيضًا غنى الأنواع
biodiversity crisis. 1238–42. 1238–41f أزمة التنوع الحيوي
conservation biology. 1237–58، قيمة التنوع الحيوي
economic value of. 1242–44. 1242–44f، القيمة الاقتصادية
ethical and aesthetic values of. 1244 القيم الأخلاقية والجمالية
factors responsible for extinction. 1245–55. 1245–55f العوامل المسببة لعملية الانقراض
preserving endangered species. 1256–57. 1256–57f طرائق المحافظة على الأنواع المهددة بالانقراض
in rain forests 1218 في الغابات المطرية
speciation and extinction through time 448–49. 449f التنوع والانقراض عبر الزمن
Bioenergetics. 105 طاقة حيوية
Biogenic amine. 881. 921 أمين حيوي
Biofilm. 542. 555–56 رقاقة حيوية (طبقة رقيقة)
Biogeochemical cycle. 1190–95. 1190–95f دورة بيوجيوكيميائية
in forest ecosystem. 1194–95. 1195f في النظام البيئي للغابات
Biogeography. 428–29 الجغرافية الحيوية
island. 1208. 1208f جزيرة
patterns of species diversity. 1207. 1207f أنماط تنوع الأنواع
Bioinformatics. 356 المعلوماتية الحياتية
Biological control agent. 486 عامل المقاومة البيولوجية
Biological magnification. 1227. 1227f التضخيم البيولوجي
Biological species concept. 434–38. 460–61 مفهوم النوع البيولوجي
weaknesses in. 437–38 عوامل الضعف
Biological weapons. 365 الأسلحة البيولوجية
Bioluminescence. 569f. 1128f. 1226. 1226f مضيئة حيويًا
Biomarker. 541 مؤشر حيوي
Biomass. 1197 كتلة حيوية
Biome. 1216–20. 1216–19f إقليم حيوي
climate and. 1217. 1217f المناخ و
distribution of. 1216f توزيع
predictors of biome distribution. 1217. 1217f تنبؤ بتوزيع الأقاليم الحيوية
Biopharming. 345–46 الصيدلة الحيوية
Bioremediation. 558. 558f. 607 المعالجة الحيوية للتلوث
Biosphere. 3f. 4. 1163. 1211–34 محيط حيوي (غلاف حيوي)
influence of human activity on. 1227–31 تأثير النشاط البشري في
Biostimulation 558 تنبيه حيوي
Biotechnology. 325–46 التقانة الحيوية
Bioterrorism. 365. 365t. 618 الإرهاب البيولوجي
Biotic potential. 1156–57 جهد حيوي
Biotin. 980t بيوتين
Bioweapons. 557 الأسلحة الحيوية (الأسلحة البيولوجية)
Bipedalism. 710–11 السير على رجلين
Bipolar cells. 913. 913–14f. 915 خلايا ثنائية القطب
Biramous appendage. 518–19. 519f. 666t. 670–71 زوائد ثنائية الشعب
Birch (Betula). 736. 842. 842f Birch (Betula) بتولا
Bird. 630t. 687f. 700–703. 700–703f الطائر
altruism in. 1137–38 إيثار في
bones of. 700 عظام الـ
brain of. 886. 886f دماغ الـ
characteristics of. 700. 703 صفات الـ
circulation in. 703. 986–87. 987f دورة دموية في
cleavage in. 1093–94 التفلج في
cognitive behavior in. 1124–25. 1125f سلوك تعرفي إدراكي في
development in. 1071–72 تكوين
digestive tract of. 966. 966f القناة الهضمية لـ
eggs of. 1071. 1071f بيوض
evolution of. 422–23. 423f. 460. 462. 464f. 685. 700–703. 700f. 702f تطور
extinctions. 1239. 1239t. 1245t انقراض
eyes of. 915 عيون
fertilization in. 1071–72 إخصاب
flocking behavior in. 1140. 1141f سلوك الأسراب في
gastrulation in. 1096–97. 1097f تكون الجاسترولا
habituation in. 1121 التعود في
heart of. 986–87. 987f القلب
kidney of. 1028. 1028f الكلية
mating systems in. 1136–37. 1136f أنظمة التزاوج
migration of. 916. 1125–27. 1126f. 1248–49 هجرة
nectar-feeding. 1132–33. 1132f التغذية على الرحيق
nitrogenous wastes of 1029. 1029f الفضلات النيتروجينية
parental care in. 461–62. 462f الرعاية الأبوية
pollination by. 840–41. 841f التلقيح عن طريق
present day. 703 اليوم
respiration in. 703. 1006–7. 1007f التنفس في
sex chromosomes of. 239t الكروموسومات الجنسية في
swimming in. 959 السباحة في
territorial behavior in. 1132–33. 1132f سلوك الإقليم في
thermoregulation in. 703 التنظيم الحراري في
vitamin K requirement of. 975 حاجة فيتامين K إلى
wings of. 960. 960f الأجنحة في
Bird flu. 534. 1063 إنفلونزا الطيور
Birds of prey. 701t طيور مفترسة
Bird song 1123. 1123f. 1128. 1132 تغريد الطائر
Birth control. 1080–83. 1081f. 1082t. 1083f تنظيم الحمل
Birth control pill. *See* Oral contraceptives أقراص منع الحمل. انظر أقراص موانع الحمل عن طريق الفم
Birthrate. 1156. 1161 معدل الولادة
human. 1161 الإنسان
Birth weight. in humans 409. 409f وزن المواليد، في الإنسان
Bison. 1220 الثور الأمريكي
1,3-Bisphosphoglycerate. 124. 126f. 158f جليسرات 1، 3 ثنائي الفوسفات
Bithorax complex. 385–86. 385–86f. 491 معقد ثنائي الصدر
Bittern. 701t الواق
Bitter taste. 908–9 التذوق المر
Bivalve mollusk . 655f. 658–59. 659f رخويات ثنائية المصراع
Bivalvia (class). 658–59. 659f ثنائية المصراع (طائفة)
Black-and-white vision. 912 الرؤية البيضاء والسوداء
Blackberry. 751f. 846 التوت الأسود
Black-bellied seedcracker finch (Pyrenestes ostrinus). 408. 409f الحسون الإفريقي أسود البطن
Black cherry (Prunus serotina). 1239 الكرز الأسود (Prunus serotina)
Black Death. *See* Bubonic plague الموت الأسود، انظر الطاعون
Black locust (Robinia pseudo-acacia). 736 الجراد الأسود (Robinia pseudo-acacia)
Blackman. F. F.. 146 بلاكمان
Black walnut (Juglans nigra). 792. 792f الجوز الأسود (Juglans nigra)
Black widow spider (Latrodectus mactans). 669–70. 670f الأرملة السوداء الجنوبية (Latrodectus mactans)
Bladder، مثانة
swim. *See* Swim bladder، السباحة. انظر مثانة السباحة
urinary. *See* Urinary bladder، بولي. انظر

مثانة بولية
Bladderwort (Utricularia). 781
(حشيشة المثانة)
Blade. of leaf. 718f. 732f. 736 نصل، الورقة
BLAST algorithm. 356 خوارزميات BLAST
Blastocoel. 1092–93. 1093–94f. 1096f تجويف البلاستيولة
Blastocyst. 372. 372f. 1088t. 1092. 1094. 1094f. 1108 (كيس بلاستيولي)
Blastoderm. 1096. 1097f أدمة البلاستيولة (أدمة البلاستيولا)
Blastodisc. 1093. 1094f قرص بلاستيولي
Blastomere. 370. 370f. 1092. 1094 قطع البلاستيولا، الفلجة (القطعة)
Blastopore. 390f. 623. 626. 627f. 1095–96f. 1096. 1104 (ثقب البلاستيولة)
fate of. 626. 627f مصير
Blastula. 623. 626. 627f. 1092–93. 1093f. 1103f. 1104 بلاستيولا (بلاستيولة) (عصيفة)
Bleaching reaction. 914 تفاعل التبييض (القصر)
Blending inheritance. 398 الوراثة المزيج
Blights (plant disease). 554 اللفحة (مرض نباتي)
Blind spot. 427. 427f بقعة عمياء
Blinking. 890 رمش العين
Blood. 856. 857t. 858. 997–1000. 997–99f الدم
functions of. 997 وظائف الـ
pH of. 30. 910. 1012–14. 1013f الرقم الهيدروجيني PH لـ
Blood cells. 997f خلايا الدم
Blood clotting. 430. 866. 980t. 997. 999f. 999–1000. تجلط (تخثر) الدم
Blood donation. autologous. 1060 نقل الدم، الذاتي
Blood flow. 995–97 تدفق الدم
resistance to. 992 مقاومة
Blood fluke (Schistosoma). 646 ديدان الدم المنبسطة (Schistosoma)
Blood group. 1060 زمر الدم ABO
ABO 230t. 231. 232–33. 233f. 397. 1060. ABO
genetic variation in. 397 التنوع الجيني في العامل الرايزيسي Rh. 1060
Blood pressure. 929f. 936. 989. 1032. 1035–36. 1036f ضغط الدم
baroreceptor reflex and. 902. 995 – 96. 996 f منعكس مستقبل الضغط و
measurement of. 989. 989f قياس
sensing of. 898t. 902 رصد لـ
Blood typing 1060 زمر الدم
Blood vessel. 988–91 وعاء دموي
characteristics of. 991–95. 991–94f خصائص الـ
innervation of. 894 t التغذية العصبية
paracrine regulation of. 924–25 تنظيم عن طريق المنظمات نظيرة الصماء
walls of. 858. 991–92. 991f جدران الـ
Blood volume. 929f. 936. 995. 1032. 1035–36. 1036f حجم الدم
regulation of. 996–97 تنظيم
Blowfly. 909f ذبابة السرء
Bluefin tuna. 1249 أسماك الطن (التونة) ذات الزعنفة الزرقاء
Blue-footed booby. 436f الطائر الأطيش ذو الأقدام الزرقاء
Bluehead wrasse
(Thalassomabifasciatium). 1068f السمكة ذات الرأس الأزرق Thalassomabifasciatium
Blue jay. 1176f الزرياب الأزرق
Blue-light receptor. in plants. 805. 805f مستقبل الضوء الأزرق، في النباتات
Blue-ringed octopus (Hapalochlaena maculosa). 654f الأخطبوط ذو الحلقة الزرقاء Hapalochlaena maculosa
Blue shark. 688f القرش الأزرق
BMI. *See* Body mass index. انظر مؤشر كتلة الجسم BMI
BMR. *See* Basal metabolic rate. انظر معدل الأيض القاعدي BMR
Boa constrictor. 427 الأصلة العاصرة
Bobolink (Dolichonyz oryzivorus). 703f. 1125–26. 1126f الممراح
Bodybuilder. 939 باني الجسم
Body cavity تجويف الجسم
evolution of. 625–26. 625f تطور
kinds of. 625 أنواع
Body color. in fruit fly. 244f. 245 لون الجسم، في ذبابة الفاكهة
Body mass index (BMI). 977 مؤشر كتلة الجسم (BMI)
Body plan خطة الجسم
animal. evolution of. 624–27. 624–27f الحيوان، تطور
of vertebrates 852. 852–53f. 862–63f فقريات
Body position. sensing of 902. 906–7f. 907–8 موقع الجسم، الإحساس بـ
Body size حجم الجسم
circulatory and respiratory adaptations to. 985–87 تكيفات في الجهازين؛ الدوري والتنفسي
generation time and. 1152. 1152f زمن الجيل و
metabolic rate and. 1021. 1021f معدل الأيض و
Body temperature. regulation of *See* Thermoregulation
Bog 1220 حرارة الجسم، تنظيم. انظر التنظيم الحراري
مستنقع
Bohr effect. 1012 تأثير بور
Boll weevil (Anthonomus grandis). 672–73f خنافس القطن
Bolus 968. 968f لقمة غذائية
Bombykol. 1128 بوميبكول
Bone. 856. 857t. 858. 946–50. 949 العظم
avascular لاوعائي
compact. 948f. 949 صلب (مصمت)
development of. 946–49 تكوين
endochondral. 947f. 948 الغضروفي الداخلي
intramembranous. 946. 947f داخل الغشائي
formation of. 858 تكوّن
medullary. 949 نخاعية
remodeling of. 948.949–50. 949f إعادة التشكيل
spongy. 948f. 949 إسفنجي
structure of. 948f. 949 تركيب
vascular. 949 وعائي
Bone marrow. 863f. 949. 1046. 1047f. 1049 نخاع العظم
Bone morphogenetic protein 4. 1106 بروتين مشكّل العظم
Bony fish 689–90. 689–90f أسماك عظمية
Book lungs. 669 رئات كتبية
Boring sponge. 630t إسفنج ثاقب
Boron. in plants 776. 777t البورون، في النباتات
Borrelia burgdorferi. 544f. 555t
Borrelia burgdorferi
Bosmina longirostris. 1158f Bosmina longirostris
Bottleneck effect. 401–2. 401–2f تأثير عنق الزجاجة
Bottom-up effect. 1201. 1204–5. 1204f. 1226 تأثير أدنى - أعلى
Botulism. 365t. 548. 555t تسمّم وشيقي
Bovine spongiformencephalopathy. 536 اعتلال الدماغ الإسفنجي في البقر
Bowerbankia 630t Bowerbankia
Bowhead whale. 1250 الحوت ذو رأس القوس
Bowman's capsule. 1026. 1031. 1031f. 1033f محفظة بومان
Box elder. 736 البيلسان الصندوقي
Box jellyfish. 643. 643f هلام البحر الصندوقي
Boysen-Jensen. Peter. 815 بيتر بويسين - جنسن
B7 protein. 1051 بروتين B7
Brachial artery. 989. 989f الشريان العضدي
Brachiopoda (phylum). 629f. 631 عضدية
637. 637f. 664–65. 664–65f الأقدام (عضدية القدم) (ذراعية القدم) (قبيلة)
Brachydactyly. 225t قصر الأصابع
Brachyury gene. 493–94. 493f جين Brachyury
Bract. 737 قنابة
Bradykinin. 924. 1042 براديكانين
Brain 860t. 862f. 870–71f. 885t دماغ
of amphibians. 886. 886f البرمائيات
of birds. 886. 886f الطيور
divisions of. 885–86. 885t أقسام
of mammals 886. 886f الثدييات
of reptiles. 886. 886f الزواحف
size of. 711. 886. 886f حجم
of vertebrates. 885f الفقاريات
Brain hormone. 940f هرمون الدماغ
Branchial chamber. 1002 حجرة خيشومية
Branching diagrams. 454–55. 454f مخططات متفرعة
Branching morphogenesis. 1100 تشكل فرعي
Branchiostoma. 684. 684f سُهيم Branchiostoma
Hox genes in. 386 جينات *Hox* في
brachless gene. in *Drosophila*. 1100 جين عدم التفرع، في ذبابة الفاكهة
Branch point (nucleotide). 289. 289f نقطة تفرع (نيوكليوتيد)
*Brassica*ceae (family). 492. 1175 الخردلية (عائلة) *Brassica*ceae
Brassica. 821 *Brassica*
genome of. 477f المحتوى الجيني
evolution of. 492. 492f تطور
Brassica juncea. 786 *Brassica* juncea
Brassinolide. 822f براسينوليد
Brassinosteroid. 803. 813. 814t. 821–22. 822f هرمون براسينوستيرويد
Bread-making 611 صنع الخبز
Bread mold. 609. 609f فطر عفن الخبز
Breast cancer 794. 1083 سرطان الثدي
Breast-feeding. 929 الرضاعة الطبيعية
Breath holding. 1009 إيقاف التنفس
Breathing. 1000. 1004. 1007–10. 1008–10f التنفس
in amphibians. 1002. 1005f في البرمائيات
in birds. 1007. 1007f في الطيور
mechanics of. 1008. 1009f آلية
negative pressure. 1005 ضغط سلبي
positive pressure 1005. 1005f ضغط إيجابي
rate of. 1008–9 معدل
regulation of 910. 1009–10. 1010f تنظيم
Breeding Bird Survey. 1248 مسح الطيور المتكاثرة
Breeding season. 436 موسم التكاثر
Briggs. Winslow. 816. 816f وينسلو برجز
Bright-field microscope. 62t مجهر المجال المضيء
Bristlecone pine (Pinus longaeva). 594. 847 الصنوبر (المخروط) المُهلّب Pinus longaeva
Bristle number. in *Drosophila*. 420. 420f عدد الأهلاب في *Drosophila*
Bristleworm (Oenone fulgida). 662f الدودة الهلبية اللامعة Oenone fulgida
Brittle star. 622t. 676–78. 678f نجم البحر الهش
Broca's area. 887f. 888–89 منطقة بروكا
Broccoli. 844 بروكلي
Bronchi. 1006. 1006f شعبة هوائية
Bronchiole. 1006. 1006f شعيبة هوائية
Brood parasite 1123. 1123f متطفل حضانة
Brood patch. 933 بقعة الحضانة
Brosimum alicastrum. 1150f Brosimum alicastrum
Brown. Robert. 65 روبرت بروان
Brown algae 512. 512–13f. 564. 573–74. 573–74f طحالب بنية
Brown fat. 1021 دهن بني
Brown pelican. 1227 البجع البني
Brown recluse spider (Loxosceles reclusa). 669–70. 670f العنكبوت البني الناسك
Brown tree snake. 1251 أفعى الشجرة البنية
Brown trout. 1201–2 السلمون البني
Brusca. Richard. 519 ريتشارد بروسكا
Brush border. 970 حافة الفرشاة
Brussels sprouts. 492 الكُرُنْب المسوَّق
Bryophyta (phylum). 586–88. 586–87f الحزازيات (قبيلة)
Bryophyte. 460f. 586–88. 586–87f حزازي
Bryozoa (phylum). 629f. 630t. 637. 637f. 664–65. 664f الزهريات (الحيوانات الزهرية) (خارجية الشرج) (قبيلة)
Bt crops. 344–45 محاصيل Bt
Bubonic plague. 553. 1161f الطاعون (الموت الأسود)
Buccal cavity. 1002f. 1005f تجويف فمي
Buckeye (Aesculus). 737 كستناء الحصان (Aesculus)
Bud. 736 برعم
apical. 819f قمي
axillary. 718f. 732. 732f. 790. 832f. 833 إبطي
lateral. 819f. 824 جانبي
terminal. 732. 732f طرفي
winter. 824 شتاء
Budding التبرعم
asexual reproduction in animals. 1068. 1068f تكاثر لاجنسي في الحيوانات
virus release from cells. 530 خروج الفيروسات من الخلايا
in yeast. 610. 611f في الخميرة
Bud primordium. 730f بادئ البرعم
Bud scale. 733. 824f حرشفة برعمية

Bud scale scar, 732f, 733 ندبة حرشفية برعمية
Buffalo, 705 جاموس
Buffer, 30, 30f محلول منظم
Bug, true, 673t بق، حقيقي
Bulb (plant), 734, 735f, 846 بصلة (النبات)
Bulbourethral gland, 1073f, 1075 غدة كوبر (غدة إحليلية منتفخة)
Bulimia, 979 شهية كلبية
Bullfrog, 891f, 1128 الضفدع الأمريكي الكبير
Bumblebee (Bombus), 840f, 1121f النمل الطنان Bombus
Bundle of His, 990f, 991 حزمة هسّ
Bundle scar, 732f, 733 ندبة الحزَمة
Bundle-sheath cells, 161–62, 161–62f خلايا محيطة بالحزمة الوعائية
Bunting, 1248 الدرسة
Bushmaster, 699 سيدة الأجمات
Bushmeat, 468 تسويق اللحم
Buttercup (Ranunculus), 729f, 837 الحَوْذان Ranunculus
alpine, New Zealand, 446–47, 447f الجبلي، نيوزلندا
Butterfly, 673t, 674, 675f, 795, 840, 1218 فراشة
Batesian mimicry in, 1177, 1177f المحاكاة الباتيسية في
effect of global warming on, 1233, 1233f تأثير الاحتباس الحراري على
eyespot on wings of, 495, 495f البقعة العينية على أجنحة
Buttress root, 730–31f, 731 جذر دعامي

C

Cabbage, 492, 848, 1175 ملفوف
Cabbage butterfly (Pieris rapae), 1175 (Pieris rapae) فراشة الملفوف, 76, 1175 f
Cabbage palmetto, 736f البلميط
Cactoblastis cactorum, 1175 عث Cactoblastis cactorum
Cactus, 162, 724, 735, 737 صبّار
Cactus finch (Geospiza scandens), 9f, 416f, 438, 444f, 445 (Geospiza scandens) حسّون الصبار
Cadherin, 181–82, 181–82f، 388–89، 1103 بروتين كادهرين
Cadherin domain, 389 منطقة كادهرين
Cadmium, 786 كادميوم
Caecilian, 691, 691t, 693f, 694 ديدان عماء
Caecilia tentaculata, 693f Caecilia tentaculata
Caenorhabditis elegans, 649 *Caenorhabditis elegans*
development in, 370–72, 371f، 388، 389f, 391 التكوين الجنيني في
genome of, 355f, 359, 480 الجينوم في
small RNAs in, 317 RNA الصغير في
CAF, 532f, 533 عامل مضاد للفيروس CAF
Caffeine, 792 كافيين
Caiman, 699 الكيمن الأمريكي
Calciferol. *See* Vitamin D 922, 934–35 كالسيفيرول. انظر فيتامين د
Calcitonin, 319, 319f, 922, 934–35 كالسيفيرول
Calcitonin gene-related peptide (CGRP), 922, 934–35 الببتيد المرتبط بجين كالسيتونين (CGRP)
Calcitonin 936, 935f كالسيوم
blood in extracellular fluid, 935 الدم في السائل خارج الخلوي 1024–936, 935f
in fertilization, 1090, 1090f في الإخصاب
homeostasis, 935–36, 935f الاتزان الداخلي
intestinal absorption of, 935–36, 935f امتصاص من الأمعاء
in muscle contraction, 954–57, 955–56f في انقباض العضلات
cardiacmuscle 991 عضلات القلب
in plants, 765, 777t في النباتات
reabsorption in kidneys, 935f, 936 إعادة الامتصاص في الكلى
release from bone, 935–36, 935f تحرر من العظم
as second messenger, 178, 178f بوصفه رسولًا ثانيًا
in synapse, 878, 879f في التشابك العصبي
Calcium carbonate, 643, 656, 907, 946 كربونات كالسيوم
Calcium channel, 170 قناة كالسيوم
Calcium phosphate, 935 فوسفات كالسيوم
Calico cat, 241, 241f قط الكاليكو
California condor (Gymnogyps californianus), 1257 نسر كندرو كاليفورنيا Gymnogyps californianus
Callus (plant), 847, 847f الجُسْأة أو الكالوس (في النباتات)
Calmodulin, 45t, 178, 178f, 364 كالموديولين
Caloric intake, 978 السعرات الحرارية المأخوذة
Calvin, Melvin, 157 ملفن كالفن
Calvin cycle, 157–60, 158f, 782 دورة كالفن
carbon fixation in, 157–60, 158f, 541 تثبيت الكربون في
discovery of, 157 اكتشاف
Calyx, 836, 836f كأس
Cambium 720, 721f, 723, 730, 730f, 733, 734f كمبيوم
cork, فلين
vascular, 720, 721f, 730, 733–34, 734f وعائي
Cambrian explosion, 632, 632f الانفجار الكمبري
Camel, 520, 1028, 1219, 1238, 1238f الجمل
Camouflage, 403, 403f, 704, 1175, 1177 تمويه
cAMP. *See* Cyclic AMP، جوانوسين أحادي الفوسفات الحلقي
CAM plants, 161–62, 162f, 767 نباتات أيض حمض الكراسوليشين
Camptodactyly, 225t انكماش الأصابع
Canada lynx (*Lynx canadensis*), دورة الجماعات في الكندي *Lynx canadensis*، population cycles of, 1160, 1160f
Canadia, 632f *Canadia*
Canaliculi, 858, 946, 947–48f قُنيّات
Cancer, 201 سرطان
of breast, 794, 1083 الثدي
cell cycle control in, 201–2, 202f ضبط الدورة الخلوية في
of cervix, 535, 1083 عنق الرحم
of colon, 973 القولون
endometrial, 1083 بطانة الرحم
hormonal responses in, 940 الاستجابة الهرمونية في
of liver, 535 الكبد
of lung, 1011, 1011f الرئة
microarray analysis and, 362 تحليل التركيب الدقيق و
of ovary, 1083 المبيض
of prostate, 794 البروستات
of skin, 1230 الجلد
T cells in surveillance against, 1051t الخلايا التائية في المراقبة ضد
telomerase and, 272 أنزيم القطع الطرفية و
treatment of, gene therapy، 342t المعالجة
المعالجة الجينية
immunotoxin, 1062–63, 1062f سم مناعي
viruses and, 535 الفيروسات و
Candida, 618 Candida
Candida milleri, 611 *Candida milleri*
Canine teeth. *See* Cuspid, 532 أنياب
Canola, transgenic, 344 كانولا، عابرة للجينات
CAP. *See* Catabolite activator protein، CAP، 288f، انظر البروتين المنشط لنواتج الهدم، طرف 5“ من mRNA، 288، Cap, mRNA „5
Capillary, 991–92, 991f شعيرة دموية
Capillary action, 27, 27f فعل شعري
Capsaicin, 901 كابسيسين
Capsid, viral, 524, 524f مُحيفظة، فيروسية
Capsule, 63f, 64, 548 كبسولة
of bacteria، في البكتيريا
surrounding organs, 856 تغلّف الأعضاء
Captive breeding, 1257, 1257f التكاثر بالأسر
Carapace, of turtle shell, 698 الدَّبل، صدفة السلحفاة
Carbohydrates, 33, 35, 35t, 36f، 37–40 كربوهيدرات
catabolism of, 121 هدم
structure of, 35t تركيب
Carbon، الكربون
chemistry of, 24, 34–37 كيمياء
isotopes of, 19, 19f نظائر
in plants, 776, 777t في النباتات
Carbon-13 19, 19f كربون 13-
Carbon-14 19, 19f كربون - 14
Carbon cycle, 557, 1190–91, 1190f دورة الكربون
Carbon dioxide، ثاني أكسيد الكربون
arrest of fruit ripening, 823 تثبيط نضج الثمار
atmospheric, 765, 782–83, 782–83f, 1004, 1190–91, 1190f
1 232–33, 232f في الغلاف الجوي
in carbon cycle, 1190–91, 1190f في دورة الكربون
diffusion from tissue, 1014f الانتشار من النسيج
diffusion into alveoli, 1014f الانتشار إلى الحويصلة الهوائية
as electron acceptor, 136 بوصفه مستقبل إلكترون
entry into plants, 765–66, 766f إدخال إلى النباتات
from ethanol fermentation, 137, 137f من التخمر الكحولي
from Krebs cycle, 128–31, 130f من حلقة كربس
partial pressure in blood, 1009–10, 1010f ضغط جزئي في الدم
from photorespiration, 160–62, 161–62f من التنفس الضوئيّ
from pyruvate oxidation, 128, 128f من أكسدة البيروفيت
regulation of stomatal opening and closing, 767 تنظيم فتح الثغور وإغلاقها
transport in blood, 1000–1014, 1012–14f النقل في الدم
use in photosynthesis, 144–47, 145f, 158–61, 158–59f، 776، 782 يستخدم في البناء الضوئي
Carbon fixation, 147, 157–63, 158f, 1191 تثبيت الكربون
in ancient cells, 540–41 في الخلايا القديمة
Carbonic acid, 30, 1012–14, 1014f حمض الكربونيك
Carbonic anhydrase, 112, 1013–14, 1014f أنزيم مجفف حمض الكربونيك
Carbon monoxide poisoning, 1014 تسمم بأول أكسيد الكربون
Carbonyl group, 34, 34f مجموعة الكاربونيل
Carboxyl group, 34, 34f, 46, 46f مجموعة الكاربوكسيل
Carboxypeptidase, 114 كاربوكسيببتديز
Cardiac cycle, 988, 989–90f دورة قلبية
Cardiac glycoside, 1175–76 سكر قلبي
Cardiac muscle, 858–59, 859t, 989–91 عضلة قلبية
Cardiac output, 995–96 ناتج قلبي
exercise and, 995 التمرين و
Cardiac vein, 989f وريد قلبي
Cardioacceleratory center, 995 مركز مُسرّع للقلب
Cardioinhibitory center, 995 مركز مبطئ للقلب
Cardiovascular disease, 994–95, 994f مرض قلبي وعائي
Caribou, 1220 غزال الرنة
Carnivora (order), 708t آكلة اللحوم
Carnivore, 520, 520f, 622t, 708t, 964 لاحم التغذية أو لاحم (آكلة لحوم)
digestive system of, 974f الجهاز الهضمي
human removal of, 1203 إزالة الإنسان لـِ
primary, 1196, 1197–98f, 1199, 1201–2, 1204f أولي
saber-toothed, 462, 463f أسنان مسيفة
secondary, 1196, 1197–98f, 1199–1200, 120 ثانوي
teeth of, 715, 715f, 966, 966f أسنان
tertiary, 1200 المستوى الثالث
top, 1200, 1227 قمة
Carnivorous plant, 780–81, 780–81f نبات آكل حيوانات
Carotene, 150, 345, 345f, 912 كاروتين
Carotenoid, 148f, 150, 150f, 568, 570, 574, 841 كاروتينويد
Carotid body, 1009–10, 1010f جسم سباتي
Carotid sinus, 902 جيب سباتي
Carp, 1227 الشبوط
Carpel, 596, 598, 598f, 750f, 834, 835–36f, 837, 844f خباء، (كربلة)
Carrier (gene disorder), 240, 241f حامل، (اضطراب وراثي)
Carrier protein, 94–95, 94f, 102t ناقل بروتيني
Carroll, Sean, 382f شون كارول
Carrot, 731, 848 جزر
Carrying capacity, 1157–58, 1157–58f, 1161 قدرة الحمل
Cartilage, 856–58, 857t, 946 غضروف
articular, 950f للربط
Cartilaginous fish, 686f, 688–89, 1027 الأسماك الغضروفية
Cartilaginous joint, 950–51, 950f مفصل غضروفي

Casein, 45t كازين
Casparian strip, 729, 729f, 763, 764f شريط كاسبر
Cassava (*Mannihot esculenta*), 792, 793t كاسافا (*Mannihot esculenta*)
Caste, insect, 1141 طبقة اجتماعية، حشرة
Casting, earthworm, 662 إخراج، دودة الأرض
Castor bean (*Ricinus*), 794, 794f بذرة خروع (*Ricinus*)
Cat, 708t, 945f, 1080 قطة
coatcolor in, 230t, 233, 233f، 241
Catabolism, 115 هدم
Catabolite activator protein (CAP), 309–10, 310f البروتين المنشط لنواتج الهدم، (CAP)
Catalyst, 25, 43–44, 44f, 109–10, 109f عامل مساعد (محفِّز)
Catbird, 1248 كتبرد
Catecholamine, 881, 921, 937f كاتيكولأمين
Caterpillar, 795–96, 1175, 1175f يرقة الفراش
Catfish, 904 أسماك القط
Cation, 19, 94, 874f أيون موجب الشحنة
Cattle, 520f, 708t, 964–66, 973, 973f, 1080 أبقار (ماشية)
Cattle egret, 1149, 1149f بلشون الماشية
Caudal protein, 383–84, 383f بروتين الذيلي
Caudata. *See* Urodela (order)., Caudata انظر Urodela (رتبة)
Caudipteryx, 464f, 702, 702f ،*Caudipteryx*
Causation، مُسبب
proximate, 1116 قريب
ultimate, 1116 نهائي
Cave bear, 706t دب الكهف
Cave fish, 427, 499, 499f, 903 أسماك الكهف
Cave painting, 713, 713f رسوم الكهوف
Cavitation, 765, 765f تجوّف
Cayuga Lake, 1200, 1200f بحيرة كايوغا
C_3b protein, 1043–44, 1065 بروتين C_3b
CCK. *See* Cholecystokinin المستقبل
CCR5 كوليسيستوكاينين CCR5
CCR5 receptor, 530–31, 531–32f, 533 انظر مستقبل كوليسيستوكاينين CCR5
CD4 cells, 530, 1049, 1049t, 1051, 1064, 1064f خلايا تائية مساعدة CD4
CD8 coreceptor, 1049, 1049t مستقبل CD8 خلية تائية سامة (قاتلة) CD8
CD28 protein, 1051 بروتين CD28
cdc2 gene, 198 جين *cdc2*
Cdc2 kinase, 199, 199–200f مفسفر Cdc2
Cdk. *See* Cyclin-dependent protein kinase, cdk انظر مفسفر بروتين معتمدًا على السايكلن
cDNA library, 329–30, 331f مكتبة جينية مكملة
Cech, Thomas, 113 توماس تشيك
Cecum, 427, 705, 965f, 966, 972–74, 974f أعور
Cedar, 594, 1249 أرز
Cedar Creek experimental fields, 1205–6, 1205f قطع أراضي سيدار كريك التجريبية
Ced genes, 388, 389f جينات ced
Cell(s), 852f الخلية (الخلايا)
earliest, 540–41, 540f الأقدم
in hierarchical organization of living things, 2f, 3 في التنظيم التراتبي في الأنظمة الحية
as information-processing systems, 14 بوصفه أنظمة لمعالجة المعلومات
origin of, 507, 540–41, 540f أصل
shape of, 388 شكل
size of, 60, 61f حجم
in prokaryotes, 542 في البدائيات
visualizing structure of, 60–62 مشاهدة تركيب
Cell adhesion, 180–82, 180t, 181f ربط الخلايا
Cell adhesion protein, 91, 91f, 1103 بروتينات ربط الخلايا بعضها ببعض
Cell body, of neuron, 860, 860f, 870–71, 870–71f جسم الخلية، للعصبون
Cell-cell interactions, 180–82, 180t تفاعلات بين خلية وأخرى
in development, 1103f, 1104–6, 1107f في التكوين الجيني
Cell communication, 165–82 التواصل بين الخلايا
Cell cycle, 191–97, 371f دورة الخلية
duration of, 191, 200 أمد
genetic analysis of, 198 التحليل الوراثي
growth factors and, 200 عوامل النمو و
Cell cycle control, 197–202 ضبط عمل الدورة الخلوية
in cancer cells, 201–2, 202f في الخلايا السرطانية
checkpoints, 197–99, 198–99f نقاط الضبط
history of investigation into, 197–98 تاريخ البحث في
in multicellular eukaryotes, 200–201, 200f في حقيقية النوى متعددة الخلايا
Cell determination, 1099 تحديد خلوي
Cell division, 185–202, 370–73, 370–72f, 373 انقسام الخلية. انظر أيضًا دورة الخلية
in animal cells, 187f في الخلايا الحيوانية
during development, 370–73, 370–72f, 387–88 خلال التكوين الجيني
in prokaryotes, 186–87, 186–87f, 542 في بدائية النوى
in protists, 187f في الطلائعيات
in yeast, 187f في الخميرة
Cell identity, 180, 180t هوية الخلية
Cell junction, 180–82, 180t, 181f مفاصل الخلايا
Cell-mediated immune response, 1046, 1049–51, 1051t استجابة مناعية خلوية
Cell membrane, 82t. *See also* Plasma membrane غشاء خلوي (انظر أيضًا الغشاء البلازمي)
of archaebacteria, 511 في البكتيريا القديمة
Cell migration, in development, 388–90 هجرة الخلية، في التكوين الجيني
Cell plate, 195f, 196, 196f, 747 صفيحة الخلية
Cell signaling, 920–40 الترميز الخلوي
between cells، بين الخلايا
autocrine signaling, 166 عن طريق الإفراز الذاتي
by direct contact, 166, 167f بالاتصال (التماس) المباشر
endocrine signaling, 167, 167f ترميز بهرمونات الغدد الصماء
paracrine signaling, 166, 167f ترميز جواري
synaptic signaling, 167, 167f ترميز تشابكي
intracellular, growth factors in 200 داخل الخلايا، عوامل النمو
receptor proteins and, 168–75 المستقبلات البروتينية و
Cell surface, 60, 60f سطح الخلية
of prokaryotes, 548 في بدائية النوى
of protists, 565 في الطلائعيات
Cell surface marker, 63, 87, 88t, 91, 91f, 180 علامة على سطح الخلية
Cell surface receptor, 91, 91f, 168–70, 169t., *See also* Receptor protein، مستقبل على سطح الخلية. انظر أيضًا البروتين المستقبل
Cell theory, 12, 60–63 نظرية الخلية
Cell-to-substrate interactions, 388 ارتباط الخلية بالأساس
Cellular blastoderm, 381, 381f, 1092 أدمة البلاستيولا (البلاستيولة) الخلوية
Cellular bone, 949 عظم خلوي
Cellular immune response, 342 استجابة مناعية خلوية
Cellular organization, as charac- teristic of life, 2–3f, 3 التنظيم الخلوي، بوصفه خاصية
Cellular respiration, 120, 1000 تنفس خلوي
Cellular slime mold, 578, 578f فطر غروي خلوي
Cellulase, 558 محلّل السليولوز
Cellulose, 35t, 39–40, 40f, 196, 390 السليلوز
breakdown of, 40, 566, 606–7, 614, 705, 965–66, 973 تحطيم
in plant cell walls, 718, 719f في جدار الخلوي النباتي
Cell wall, 63–64, 514t, 622t الجدار الخلوي
of archaebacteria, 64, 511, 543 للبكتيريا القديمة
of bacteria, 64, 543 للبكتيريا
of eukaryotes, 67f, 79t, 82t للخلايا حقيقية النوى
of fungi, 604–5 للفطريات
of plant cells, 40, 81, 81f, 390, 718, 719f, 822 للخلايا النباتية
primary, 81, 81f أولي
of prokaryotes, 63, 63f, 82t, 546, 546f لبدائية النوى
secondary, 81, 81f ثانوي
Cementum, 967f أسمنت
Centimorgan, 244, 351 سنتيمورغان
Centipede, 518, 630t, 666t, 670–71, 670f ذات المئة قدم
Central chemoreceptor, 910 مستقبل كيميائي مركزي
Central Dogma, 279, 279f عقيدة محورية
Central nervous system, 860–61, 870, 871f, 884–91, 884–91f جهاز عصبي مركزي
Central sulcus, 887f شق مركزي
Central vacuole, 65, 73–74, 73f فجوة مركزية
Centriole, 66f, 78, 78f, 82t, 187f, 192–93, 565, 605 مريكز (سنتريول)
Centrolecithal cleavage, 1093t تفلج بيوض مركزية المح
Centromere, 190f, 192–93, 192f, 194f, 210 سنترومير
Centrosome, 78 جسم مركزي
Centrum, 685f جسم الفقرة
Cephalaspidomorphi (class), 686f, 687t ذات الرأس المدرع (طائفة)
Cephalaspidomorphi
Cephalization, 625 ظهور الرأس
Cephalochordata (subphylum), 629f, 683–84, 684f رأسية الحبل (تحت قبيلة)
Cephalopoda (class), 655f, 659–60 رأسية القدم (طائفة)
Cephalothorax, 667 الرأس صدر
Ceratium, 569f *Ceratium* سركاريا ercariae, 646, 646f
Cereal grains, genome analysis of, 360, 360–61f تحليل جينوم الحبوب
Cerebellum, 884–87f, 885, 885t مخيخ
Cerebral cortex, 885t, 886–87f, 887, 915, 915f قشرة الدماغ
Cerebral hemisphere, 886f, 887–88 نصف كرة مخي
dominant hemisphere, 888 نصف كرة مسيطر
Cerebrospinal fluid, pH of, 910, 1010, 1010f السائل الدماغي النخاعي (الشوكي)
Cerebrum, 884–87f, 885t, 886–88 الرقم الهيدروجيني (درجة الحموضة) مخ
Cerebrus protein, 1106 بروتين سيريبرس
Cervical cancer, 535, 1083 سرطان عنق الرحم
Cervical cap, 1081, 1082t غطاء عنق الرحم
Cervical nerves, 884f أعصاب عنق الرحم
Cervix, 1077f, 1080, 1080f, 1111f عنق الرحم
Cestoda (class), 645–47, 647f الديدان الشريطية (طائفة)
Cetacea (order), 708t الحوتيات (رتبة)
CGMP. *See* Cyclic GMP, cGMP انظر
CGRP. *See* Calcitonin gene- related peptide, CGRP انظر الببتيد المرتبط بجين كالسيتونين
Chaetae, 661, 661f, 944 هُلَب، أشواك
Chaetognatha (phylum), 629f, 631t شوكية الفم (شوكية الفكوك) (قبيلة)
Chagas disease, 485–86, 568 مرض شاجاس
Chain terminator, 335 موقف السلسلة
Chambered *Nautilus* (*Nautilus pompilius*), 654f, 659–60 الحبّار أو النوتي ذو الحجرة (*Nautilus pompilius*)
Chameleon, 699 حرباء
Chamguava schippii, 1150f *Chamguava schippii*
Chancre, 556 تقرح صغير
Channel protein, 94, 102t قناة بروتينية
Channel-linked receptor, , 169–70, 169f, 169t مستقبل مرتبط بقناة
Chaparral, 1216f, 1217 أدغال (أجمات)
Chaperone protein, 51–52, 52f بروتين الشبيرون
Chaperonin, 51–52 شبرونين
Chara صفة
*Chara*cter, 220
*Chara*cter displacement, 443, 443f, 1172–73, 1173f إزاحة الصفات
*Chara*cter state, 455 حالة الصفة
Chara, 585–86, 585f *Chara*
*Chara*driiformes (order), 701t (رتبة) *Chara*driiformes (order)
*Chara*les, 516f, 517, 585–86, 585f *Chara*les
Charcot-Marie-Tooth disease, 246f Charcot-Marie-Tooth disease إيروين تشارغاف Chargaff, Erwin, 259
Chargaff's rules, 259 قواعد تشارغاف
Charophyte, 582, 585–86, 585f طحلب الكارا

Checkpoint, cell cycle, 197–99, 198–99f
نقطة ضبط، دورة حياة الخلية
Cheese, 613
جبن
Chelicerae, 666t, 669
خطافات
Chelonia (order), 695t, 698, 698f
السلاحف (رتبة)
Chemical bond, 23. *See also specific types of bonds*
رابطة كيميائية (انظر أيضًا الأنواع الرئيسة للروابط)
Chemical-bond energy, 1198f, 1199
طاقة الرابطة الكيميائية
Chemical defenses, الدفاعات الكيميائية
of animals, 1176, 1176f في الحيوانات
of plants, 1175 في النباتات
Chemical digestion, 964
الهضم الكيميائي
Chemically gated ion channel, 874
قناة أيونية مبوبة كيميائيًّا
Chemical messenger, 920–21
رسول كيميائي
Chemical reaction, 25
تفاعل كيميائي
activation energy, 109, 109f, 111–12
طاقة التنشيط
energy changes in, 108–9, 109f تغيرات الطاقة في
Chemical synapse 167, 878
تشابك كيميائي
Chemiosmosis, 124, 132–33, 152, 155–56
أسموزية كيميائية
Chemoheterotroph, 553
مخلوق غير ذاتي التغذية الكيميائية
Chemokine, 533
محرك كيميائي
HIV-inhibiting, 532f, 533 تثبيط فيروس نقص المناعة المكتسبة
Chemolithoautotroph, 553
ذاتية التغذية اللاعضوية
Chemolithotroph, 542
تغذية غير عضوية
Chemoreceptor, 899, 908–10, 908–9f
مستقبل كيميائي
central, 910 مركزي
internal, 910 داخلي
peripheral, 910 خارجي (محيطي)
Cherry (*Prunus cerasifera*), 734f, 751f, 846
كرز (*Prunus cerasifera*)
Chesapeake Bay, 1230
خليج تشيسابيك
Chestnut blight (*Cryphonectria parasitica*), 610
لفحة الكستناء (*Cryphonectria parasitica*)
Chest pain, 994
ألم الصدر
Chewing, 951, 964, 966
مضغ
Chewing the cud," 973"
مضغ قطع الغذاء الراجعة من المعدة
Chiasmata, 209–10, 210f, 215–16
التصالبات (الكيازماتا)
terminal, 210 طرفية
Chicken, 188t, 701t, 929, 958
دجاجة
clutch size in, 412 تضع بيضًا كثيرًا
genome of, 480 المحتوى الجيني
Chicken pox, 524, 527t, 1044, 1058
جدري الماء
Chief cells 968, 969f, 975f
خلايا رئيسة
Childbirth, 929, 1110–11, 1111f *See also* Uterine contractions
الولادة. انظر أيضًا انقباضات الرحم
Chilling, of plant, 812
البرودة المفاجئة في النبات
Chilopoda (class), 670–71, 670f
شفوية القدم (طائفة)
Chimpanzee (Pan), 454, 709–14, 710f, 1112, 1112f
الشمبانزي (Pan)
chromosome number in, 188t عدد الكروموسومات في
cognitive behavior in, 1124, 1124f
سلوك تعرفي إدراكيّ
gene expression in, 483 التعبير عن الجين في
genome of, 360, 472t, 474, 480–81, 480–81f, 483
المحتوى الجيني
language in, 1129 اللغة في
tool use, 1124, 1124f استعمال الأدوات
Chinchilla, 1249
الشنشيلا
Chiral molecule, 35, 35f جزيء غير متناظر (كايرال)
Chironex fleckeri, 643f
هلام بحر صندوقي *Chironex fleckeri*
Chiroptera (order), 708t
مجنحة الأيدي (الخفاشيات) (رتبة)
Chitin, 35t, 40, 40f, 604–5, 663–64, 945, 945f
كايتين
Chitinase, 40
الكايتينيز
Chiton, 654, 655–56f, 657–58, 658f
الكايتون
Chlamydia, 555t
الكلاميديا
heart disease and, 557 أمراض القلب و
sexually transmitted disease, 556–57, 556f
الأمراض المنقولة جنسيًّا
Chlamydia trachomatis, 555t *Chlamydia trachomatis*
Chlamydomonas, 242, 584, 584f *Chlamydomonas*
Chloramphenicol, 511t, 548
Chloramphenicol
Chlorella, 151, 584–85 *Chlorella*
Chlorenchyma, 724, 737
نسيج كلورنشيمي
Chloride, 873t, 1024
أيونات الكلور
in cytoplasm and extracellular fluid, في السيتوبلازم والسوائل خارج الخلوية
in guard cells, 766–67, 767f في الخلايا الحارسة
reabsorption in kidney, 1026f, 1033–34, 1033f, 1036f
إعادة الامتصاص في الكلية
Chloride channel, 880
قناة أيون الكلور
Chloride shift, 1013
انتقال الكلوريد
Chlorine, in plants, 776, 777t
الكلور، في النباتات
deficiency of, 777f نقص
Chlorofluorocarbons, 1231
مركبات كلوروفلوروكربون
Chlorokybales, 516f Chlorokybales
Chlorophyll, 144–45f, 145, 151–52, 152f
الكلوروفيل
action spectrum of, 148f, 149 طيف النشاط
structure of, 149, 149f تركيب
Chlorophyll *a*, 148f, 149, 151, 154–55, 584
كلوروفيل أ
Chlorophyll *b*, 148f, 149, 568, 584
كلوروفيل ب
Chlorophyll *c*, 570, 574 كلوروفيل ج
Chlorophyta (phylum), 516f, 517, 562–63f, 582, 582f
طحالب خضراء (قبيلة) 584f, 584–85
colonial, 584f, 585 مستعمرات
multicellular, 585, 585f متعدد الخلايا
Chloroplast, 67f, 75, 75f, 79t, 82t, 145, 514t
البلاستيدات الخضراء
diversity of, 564 تنوع
DNA of, 75, 75f DNA
of euglenoids, 567–68, 568f نظيرة
اليوغلينا
genetic code in, 282 الشيفرة الوراثية في
genome of, 360–61 المحتوى الجيني
maternal inheritance, 242 الوراثة الأمّية
origin of, 512, 512–13f, 564–65, 564f نشوء
photosynthesis, 143–62 البناء الضوئي
Chlorpromazine, 881 كلوربرومازين
Choanocyte, 630t, 638–39, 639f
الخلايا المطوقة
Choanoflagellate, 515–16, 563f,
سوطيات طوقية 576, 576f, 629f, 632 (ذات الأهداب الدوارة)
Cholecystokinin (CCK), 975, 975f,
كوليسيستوكاينين 976t, 978–79, 979f (cck)
Cholera, 177, 528–29, 554, 555t,
كوليرا 1234
avian, 1045 الطيور
Cholesterol, 54, 980 كوليسترول (كوليستيرول)
blood, 995 الدم
in cardiovascular disease, 995 في أمراض القلب والأوعية الدموية
hormones derived from, 925f الهرمونات المشتقة من
in membranes, 87, 87f في الأغشية
structure of, 54f تركيب
uptake by cells, 101 الإدخال عن طريق الخلايا
Cholesterol receptor, 247t مستقبل كوليسترول
Chondrichthyes (class), 686f, 687t,
أسماك غضروفية 688–89, 688–89f (طائفة)
Chondroblasts 947f خلايا بانية الغضروف
Chondrocytes, 857t, 858, 947f خلايا غضروفية
Chondrodysplasia punctata, 246f تكون الغضروف المنقط
Chondroitin, 856 غضروفين
Chordata (phylum), 508f, 630t, 682–83 حبليات (قبيلة)
Chorda, 630t, 637f, 682–83 حبلي
*Chara*cteristics of, 682–83, 682f خصائص
nonvertebrate, 683–84, 683–84f اللافقاريات
segmentation in, 518, 519f التقسيم في
vertebrate, 684–85, 685f الفقاريات
Chordin protein, 1106, 1106f بروتين كورودين
Chorioderemia, 246f Chorioderemia
Chorion, 694–95, 694f, 704f, 1072, 1088, 1098f, 1108, 1108f كوريون
Chorioallantoic membrane, 1098 غشاء الكوريون المميباري
Chorionic frondosum, 1098f, 1108f خملات الكوريون (خملات كوريونية)
Chorionic membrane, 1098 غشاء الكوريون
Chorionic villi sampling, 252, 252f عينات من خملات الكوريون
Chromatid, 190, 192. *See also* Sister chromatid(s) كروماتيد
Chromatin, 68–69, 68f, 188–89, 192, 315–16, 316f انظر أيضًا التصاق الكروماتيدات الشقيقة الكروماتين
Chromation remodeling complex, 316 معقدات إعادة نمذجة الكروماتين
Chromatophore, 660 حاملات الصبغة
Chromosomal mutation, 299, 300f طفرة كروموسومية
Chromosomal rearrangement, 299, 300 إعادة ترتيب كروموسومي
Chromosomal theory of inheritance, 238–39, 238f نظرية الوراثة الكروموسوميّة
exceptions to, 242 استثناءات
Chromosome, 65, 79t, 82t, 192, 270f الكروموسوم
See also Karyotype artificial. *See* Bacterial artificial chromosome (BAC); Yeast artificial chromosome (YAC) انظر أيضًا النمط النووي الصناعي. انظر الكروموسوم البكتيري الصناعي (BAC)، وكروموسوم الخميرة الصناعي (YAC)،
banding patterns 350–51, 351f أنماط الأشرطة
discovery of, 188 اكتشاف
duplication of, 479 تضاعف
of eukaryotes, 65, 69, 69f, 188–90, 188–90f, 542 في حقيقية النوى
fusion of, 480 اتحاد
homologous, 190, 190f, 208–9, 208f متماثلة
human *See* Human chromosomes الإنسان. انظر كروموسومات الإنسان
of prokaryotes 542 الخلايا البدائية
structure of, 188–90, 189–90f تركيب
Chromosome number, 188, 188t, 206, 249–50, 249–50f عدد الكروموسومات
human, alterations in, 249–50, 249–50f الإنسان، التعديلات في
Chronic granulomatous disease, 246f,
المرض الحبيبي المزمن 342t
Chronic myelogenous, leukemia, 351
مرض اللوكيميا النخاعية المزمن
Chronic obstructive pulmonary disease (COPD), 1010 مرض الانسداد الرئوي المزمن (COPD)
Chronic wasting disease, 536 مرض الهزال المزمن
Chrysalis, 675 العذراء (الخادرة)
Chrysanthemum, 831 أقحوانة
Chrysophyta (phylum), 574 الطحالب الذهبية (قبيلة)
Chthamalus stellatus, 1170, 1170f
Chthamalus stellatus
Chylomicron, 971f, 972 كيلومايكرونات
Chyme, 968–69, 975 كايموس
Chymotrypsin, 970, 976t كيموتربسين
Chytrid, 604, 604f, 606, 608, 608f, 618 الكايتريد
Chytridiomycosis, 618, 618f فطريات الكايتريديا
Chytridiomycota (phylum), 604, 604f, 607f, 607t, 608, 608f الفطريات الكايتريدية (قبيلة)
Cicada, 674–75, 939f سيكادا
Cichlid fish، أسماك البلطي
Lake Barombi Mbo, 442 بحيرة بارومبي
Lake Malawi, 492–93, 493f بحيرة مالاوي
Lake Victoria, , 445–46, 446f, 1251–52, 1256 بحيرة فكتوريا
pike cichlid, 410–11, 410f سمكة البلطي المستدقة
Ciconiiformes (order), 701t (رتبة) Ciconiiformes
Cigarette smoking. *See* Smoking Cilia 66f, 80–81, 80–81f, 82t. *See also* Ciliate تدخين السجائر. انظر أهداب التدخين
of ctenophores 643 انظر أيضًا أهداب المشطيات
Ciliary muscle, 911, 911f عضلة هدبية
Ciliate, 282, 565, 569, 571–73, 572f الهدبيات
Cinchona, 793t, 795 شجر الكينا
Circadian rhythm, in plants, 805, 810, 810f, 830 إيقاعات يومية، في النباتات
Circulation, 984–1000 دوران
Circular muscles, 944, 944f عضلات

دائرية
Circulatory system. 625. 861.862f.
1000–984 الجهاز الدوري (الدوراني)
of amphibians. 691.985–86. 986f في
البرمائيات
of annelids. 661. 661f. 985 في الحلقيات
of arthropods. 668. 668f في المفصليات
of birds. 703. 986–87. 987f في الطيور
closed. 625–26. 657. 661.984f.
985 المغلق
of fish. 687. 697f. 985. 985f في
الأسماك
functions of. 992f وظائف
of invertebrates. 984–85. 984f في
اللافقاريات
of mammals 986–87. 987f في الثدييات
of mollusks. 657 في الرخويات
open. 625. 657. 984f. 985 المفتوح
of reptiles. 697. 697f. 985–86 في
الزواحف
of vertebrates. 985–87. 985–87f في
الفقريات
Cirrhosis. 976 تشمع الكبد
Cirripedia (order). 672 ذات الشعر المموج
والأقدام (رتبة)
Cisternae. of Golgi body. 72. 72f أكياس
أجسام جولجي
Cisternal space. 70 فراغ كيسي
Citrate. 129. 130f السترات
inhibition of phosphofructokinase. 135.
135f تثبيط فوسفوفركتوكاينيز
metal transport in xylem. 786 نقل المعادن
في الخشب
Citrate synthetase. 130f.135. 135f بناء
السترات
Citric acid cycle. *See* Krebs cycle، حلقة
حمض الستريك. انظر حلقة كربس
Clade. 456 سلالة أو فرع حيوي
Cladistics 455–58 التفرع التطوري
Cladogenesis. 438 توليد الفروع
Cladogram. 456. 456–57f مخطط التفرع
التطوري
Cladophyll. 735. 735f ساق ورقية
Clam. 654–55. 658–59. 659f محار
Clamworm. 662 دودة المحار
Clark's nutcracker (*Nucifraga*
columbiana). 1121. 1121f طائر كسارة
الجوز (*Nucifraga columbiana*)
Class (taxonomic). 508f. 509 طائفة
(تصنيفيّ)
Classical (pavlovian) conditioning 1120
ارتباط تقليدي (ارتباط بافلوف)
Classification. 458. 507–9 التصنيف
of animals. 518–20. 628 في الحيوانات
of flatworms. 645–47 في الديدان
المسطحة
grouping organisms. 509–15 المخلوقات
الحية في مجموعات
of mammals. 520. 520f في الثدييات
of organisms. 507–9 في المخلوقات الحية
of plants. 516f في النباتات
of prokaryotes. 543 في بدائية النوى
of protists. 515–16. 515f. 562f في
الطلائعيات
systematics and. 458–61.459–61f
التصنيف التطوري و
of viruses. 514–15 في الفيروسات
Clathrin. 88t. 100f. 101 كلاثرين
Cleaner fish. 1130. 1130f السمكة
المُنظّفة
Clear-cut harvesting of timber. 1247
الحصد "الواضح" للخشب
Cleavage. 370. 370f. 623t.626،
627f. 1078f. 1088t.1092–94.
1093–94f. 1093t تفلج
in amphibians. 1092. 1093f في
البرمائيات
in birds. 1093–94 في الطيور
in fish. 1092–93 في الأسماك
holoblastic. 1092–93. 1093f كامل
الانشطار
in insects. 1092 في الحشرات
in mammals. 1094. 1094f في الثدييات
meroblastic. 1093t. 1094. 1094f جزئي
الانشطار
patterns of. 1092–94. 1093t أنماط
radial. 626. 627f شعاعي
in reptiles. 1093–94 في الزواحف
spiral. 626. 627f حلزوني
Cleavage furrow. 195f. 196 ثلم (أخدود)
الانشطار
Cleft palate. 246f Cleft palate Clematis.
808 ياسمين
Clements. F. E.. 1168 كلمنتس
Climate. *See also* Global climate change;
Global warming المناخ. انظر أيضًا التغير
العالمي في المناخ، احتباس حراري (الدفيئة)
biomes and. 1217. 1217f الأقاليم الحيوية
effects on ecosystems. 1212–16.
والتأثير في الأنظمة البيئية 1212–15f
elevation and. 1215. 1215f الارتفاع و
El Niño and. 1225–26. 1226f إلنينو و
latitude and. 1212–13. 1213f خطوط
العرض
microclimate. 1216 المناخ الدقيق (المحلي)
regional. 1214–15 الإقليمي
selection to match climatic conditions.
403 الانتخاب للتماشي مع الظروف المناخية
solar energy and. 1212–14.1212–
13f الطاقة الشمسية و
species richness and. 1206–7.1206f
غنى الأنواع
Clitellum. 661f. 663 سرج
Clitoris. 1076. 1077f. 1080 بظر
Cloaca. 964f. 965. 973. 1028. 1071
مذرق
Clomiphine. 1084 كلوميفين
Clonal selection. 1046. 1057 اختيار
سلالي
Clone-by-clone sequencing. 354. 354f
تعاقب سلالة إثر سلالة
Cloning، استنساال (استنساخ)
DNA libraries. 330. 330f المكتبات
الوراثية
host/vector systems. 328–30. 329f
أنظمة العائل - الحامل
identifying specific DNA in complex
mixtures. 331–32 تعريف حمض نووي
رايبوزي منقوص الأكسجين في خلائط معقدة
isolating specific clones from library.
331–32. 332f عزل مستنسلات محددة من
المكتبة الوراثية
of plants. 846–47. 847f النباتات
reproductive. 378–79. 378–79f
تكاثري
of sheep. 376–78. 376–77f في النعاج
therapeutic. 378–79. 378–79f علاجي
Cloning vector. 328 حامل استنسال
expression vectors. 339 حوامل التفعيل
phages. 328–29. 329–30f فيروسات
بكتيرية
plasmids. 328–29. 329–30f بلازميدات
Closed circulatory system. 625–26.
657. 984f. 985 جهاز دوري مغلق
Clostridium botulinum. 365t.544f. 555t
Clostridium botulinum
Clover. 830f. 831 برسيم
Clownfish. 1179 السمكة المهرجة
Club fungi. 612–13. 612f فطر صولجاني
Club moss. 588. 589t. 590. 590f حزاز
صولجاني
Clutch size. in birds. 412. 1155 حضنة
بيض في الطيور
Cnidaria (phylum). 623t. 624f. 629f.
630t لاسعات (قبيلة)
Cnidarian. 626. 630t. 637f. 640–44.
640–41f. 964f. 984 لاسع
body plan of. 640. 640f خطة الجسم
body structure of. 641. 641f تركيب
الجسم
classes of. 641–44 صفوف
digestive cavity of. 964. 964f التجويف
الهضمي
nervous system of. 884. 884f الجهاز
العصبي
reproduction in. 1068. 1068f التكاثر في
Cnidocyte. 630t. 641. 641f خلية لاسعة
Coactivator. 171. 314. 315f. 316
منشط مرافق، (مرافق منشط)
Coal. 1190f. 1191 فحم
Coastal redwood (*Sequoia sempervirens*).
594 الخشب الأحمر الساحلي (*Sequoia*
sempervirens)
Coat color. 704 لون الفراء
in cats. 233. 233f. 241. 241f في القطط
in dogs. 234 في الكلاب
in mice. 403. 403f في الفئران
in rabbits. 233 في الأرانب
Coated pit. 88t. 100f. 101 حفرة مبطنة
Coatimundi. 1203 الخنزير البقري ذو الطوق
Cobra. 699 كوبرا
Cocaine. 792. 882–83. 882f كوكائين
Coccidioides posadasii. 612 *Coccidioides*
posadasii
Coccoloba coronata. 1150f *Coccoloba*
coronata
Coccus. 546 بكتيريا كروية
Coccyx. 683 العصعص
Cochlea. 904f. 905. 906f قوقعة
frequency localization in. 904–5f.
905–6 تحديد موقع التردد في
transduction in. 905–6 تحويل الإشارة
السمعية في
Cochlear duct. 905. 905f قناة القوقعة
Cockatoo. 701t ببغاء ذات العرف
Cocklebur. 830f برسيم
Cockroach. 1125 صرصور
Coconut (*Cocos nucifera*). 748. 752.
752f. 1160 جوز الهند (*Cocos nucifera*)
Coconut milk. 748. 820 حليب جوز الهند
Coconut oil. 53. 55 زيت جوز الهند
Cocoon. earthworm. 663 شرنقة، دودة
الأرض
Cod. 1203. 1229. 1229f. 1249 سمك
القد
Coding strand. 282. 285f شريط التشفير
Codominance. 230t. 232. 233f السيادة
المشتركة
Codon. 280. 281t. 297 كودون (وحدة
شيفرة)
start. 281 بدء
stop (nonsense). 281. 295. 295f توقف
Coelacanth (*Latimeria chalumnae*).
690. 690f الأسماك ذات الأشواك المجوفة
(*Latimeria chalumnae*)
Coelom. 625. 625f. 654. 852–53.
1101 سليوم
extraembryonic. 1098 المحيط بالجنين
خارجيًّا
formation of. 626. 627f تكوين
Coelomate. 625. 625f. 627f. 630t.
636. 636f ذات تجويف الجسم (ذات السليوم)
Coelophysis. 464f *Coelophysis*
Coelurosaur. 702 متحجرات زاحف
Coenzyme. 115 مرافق الأنزيم
Coevolution. 1175–76 تطور مشترك
of insects and plants. 792. 840 في
الحشرات والنباتات
of plants and animals 795.1175.
1178. 1180 في النباتات والحيوانات
symbiosis and. 1178 التكافل و
Cofactor. 114–15 عامل مرافق
Cognition. animal. 1124–25. 1124f
إدراك، حيوان
Cognitive behavior. 1124–25.
1124–25f سلوك تعرفي إدراكي
Cohesin. 190. 190f. 192. 192f.199.
208. 215 اللاصق
Cohesion 26. 27f. 27t.758. 762f.
765 تلاصق
Cohort. 1152 عصبة
Coiling. of gastropod shell. 568 الالتفاف،
في صدفة معدية القدم
Cold receptor. 898t. 901 مستقبل برودة
Coleochaetales. 516f. 517.585–86.
585f Coleochaetales
Coleoptera (order). 672–73f. 673t
غمدية الأجنحة (رتبة)
Coleoptile. 754. 754f غمد الريشة
Coleorhiza. 754. 754f غمد الجذر
Collagen. 45t. 82. 82f. 856. 856f
كولاجين
Collar cell. *See* Choanocyte Collared
flycatcher. 439. 439f.1155. 1155f
خلية مطوقة. انظر صائد الذباب المطوق (صائد
الحشرات المطوّق)
Collecting duct. 1026f. 1030–31f.
1032. 1033f. 1034–35 قناة جامعة
Collenchyma. 724 نسيج كولنشيمي
Collenchyma cells. 724. 724f خلايا
النسيج الكولنشيمي
Colloblast. 643 مولدة المادة الغروية
Colon. *See* Large intestine، قولون، انظر
الأمعاء الغليظة
Colon cancer. 973 سرطان القولون
Colonial flagellate hypothesis. for origin
of metazoans. 632 فرضية السوطيات المكونة
للمستعمرات، عن أصل الحيوانات البعدية
Colonization. 1250 استيطان
human influence on. 1250–51 تأثير
الإنسان في
of island. 1208. 1208f في الجزيرة
Colorado River. 1227 نهر كولورادو
Coloration، تلون
selection to avoid predators. 402–3.
403f الانتخاب لتجنب المفترس
warning. 1177 تحذيري
Color blindness. 225t. 240. 246f.
915 عمى الألوان
Colorectal cancer. *See* Colon cancer
سرطان الأمعاء الغليظة. انظر سرطان القولون
Color vision. 913. 913f رؤية ملونة
Colostrum. 1111 لبأ
Colubrid. 699 ثعبان
Columbiformes (order). 701t (رتبة)
Columbiformes
Columella root cap. 727. 727f الخلايا
العمودية في قلنسوة الجذر
Columnar epithelium. 854. 855t نسيج
عمادي طلائي
pseudostratified. 855t كاذب
simple. 854. 855t بسيط

Combination joint. 951, 951f
مفصل مركب
Combination therapy. for HIV. 532–33, 532f
المعالجة المركبة لفيروس نقص المناعة المكتسبة
Comb jelly. 631t, 640, 643–44, 643f
هلام مشطي
Commensalism. 558, 614, 1179–80, 1179f
الترمم أو المؤاكلة (تعايش)
Common ancestor. 454–55, 459f, 510f
سلف مشترك
Common bile duct. 971, 971f
القناة الصفراوية المشتركة (قناة الصفراء المشتركة)
Common name. 507, 507f
الاسم الشائع
Communicating junction. 180t, 181–82f, 182
مفاصل تفاهمية
Communication، اتصال
animal. 1127–30, 1127–30f
الحيوان
behavior and. 1127–30, 1127–30f
سلوك و
group living. 1128–30, 1128–29f
عيش الجماعة
level of specificity of. 1127–28, 1130
مستوى نوعية
long-distance. 1127–28
بعيد المدى
Community. 3f, 4, 1168–69, 1168f
مجتمع
across space and time. 1168–69, 1169f
عبر المكان والزمان
concepts of. 1168–69
مفاهيم
fossil records of. 1169
سجلات أحفورية
Community ecology. 1167–86
بيئة المجتمعات
Compact bone. 948f, 949
عظم صلب (مصمت)
Compaction. 1094
تراصّ
Companion cells. 726, 726f
خلايا مرافقة
Comparative anatomy. 11, 11f.
التشريح المقارن. 426–27, 426–27f
Comparative biology. 461–67, 462–66f
علم الأحياء المقارن
Comparative endocrinology. 933
حقل الغدد الصماء المقارن
Comparative genomics. 359–60, 471–85, 472–73t
علم الجينومات المقارن
medical applications of. 485–86
تطبيقات طبية لـ
Comparator. 864, 864–65f
المقارن
Compartmentalization، التقسيم إلى حجرات
in eukaryotes. 513, 542
في حقيقية النوى
in prokaryotes. 542
في بدائية النوى
Competition، التنافس
among barnacle species. 1170, 1170f
بين نوعين من البرناقيل
effect of parasitism on. 1182
تأثير التطفل في
experimental studies of. 1173–74, 1173f
الدراسات التجريبية
exploitative. 1170
استغلالي
interference. 1170
تداخلي
interspecific. 1170, 1170f, 1173–74, 1173f
بين الأنواع
reduction by predation. 1182, 1182f
التقليل بسبب الافتراس
resource. 1150, 1158, 1172–73, 1172f
مصدر
sperm. 1135
حيوان منوي
Competitive exclusion. 1171–72, 1171f, 1182
إقصاء تنافسي
Competitive inhibitor. 114, 115f
مثبط تنافسي
Complementary base-pairing. 13f, 42, 42f, 260–61, 261f
ازدواج 264f. *See also* Base-pairs، 264
قاعدي متمّم (تكاملي). انظر أيضًا أزواجًا قاعدية
wobble pairing. 294
الازدواج المتذبذب
Complement system. 1043–44
نظام متمّم
Complete digestive system. 648
جهاز هضمي كامل
Complete flower. 836, 836f
زهرة كاملة
Complete metamorphosis. 675
تحول كامل
Complexity. as *Char*acteristic of life. 3
التعقيد، بوصفه خاصية للحياة
Compound. 23
مركب
Compound eye. 412, 412f, 668, 668f
عين مركبة
Compound leaf. 736–37, 737f
ورقة مركبة
Compound microscope 61
مجهر مركب
Compsognathus. 712 *Compsognathus*
Concentration gradient. 93, 97–100
فرق التركيز
Concurrent flow. 1003, 1003f
تدفق مترافق
Condensation. of chromosomes. 192
تكاثف كروموسومات
in water cycle. 1191f, 1192
التكاثف، في دورة الماء
Condensin. 189, 192, 200
مكثف
Conditioned stimulus. 1120
منبه شرطي
Conditioning
شرطي (ارتباط)
classical (pavlovian). 1120
تقليدي (بافلوفي)
operant. 1120–21
فاعل
Condom. 1081, 1081f, 1082t
واقٍ ذكري
Conduction (heat transfer). 1018, 1019f
توصيل (انتقال الحرارة)
Cone (eye). 860t, 898t, 912–15, 912–13f
مخروط (العين)
Cone (plant). 594–95, 595f, 749, 749f
مخروط (النبات)
Confocal microscope. 62t
مجهر متحد البؤرة
Conformer. 1146
متكيفة
Confuciornis. 702f *Confuciornis*
Congression. 193
جماع
Conidia. 610, 611f
كونيديا
Conidiophore. 610
حامل الكونيديا
Conifer. 589t, 594, 594f, 597f, 840, 848
مخروط
Coniferophyta (phylum). 589t, 594, 594f
النباتات المخروطية (قبيلة)
Conjugation، اقتران
in bacteria. 548–50, 549f
في البكتيريا
gene transfer by. 549–50
نقل الجين عن طريق
in ciliates. 572–73, 572f
في الهدبيات
Conjugation bridge. 549, 549f
جسر الاقتران
Conjugation map. of *Escherichia coli*. 550f
خريطة المحتوى الجيني في *Escherichia coli*
Connective tissue. 852, 856–58, 856f, 857t
نسيج ضام
dense. 856, 857t
كثيف
dense irregular. 856
كثيف غير منتظم
dense regular. 856
كثيف منتظم
loose. 856, 857t
مفكك
special. 856–58
خاص
Connective tissue proper. 856
نسيج ضام أصيل
Connell, J. H. 1170, 1170f
كونل
Consciousness. 888
وعي
Consensus sequence. 354
تعاقب إجماعي
Conservation biology. 1237–58
الحفاظ الحيوي (المحافظة الحيوية)
Conservation of synteny. 480, 481f
المحافظة على الموقع
Conservative replication. 262–64, 262f
تضاعف محافظ
Conservation tillage. 775
حراثة محافظة
Conspecific male. 1127
ذكر من النوع ذاته
CONSTANS gene. of *Arabidopsis*. 831–32
جين (*CONSTANS*) في رشاد الجدران
Constant region. of immunoglobulin. 1053–54, 1053f
منطقة ثابتة في البروتين الكروي المناعي
Constitutive heterochromatin. 356
كروماتين متباين تركيبي
Consumer. 1196, 1197f
مستهلك
Contact dermatitis. 1059–60
التهاب الجلد باللمس
Contig. 350, 354
سلسلة متصلة
Continental drift. 429
انجراف قاري
Continental shelf. 1223–25, 1223–24f
رف قاري
Continuous variation. 231, 231f
متغير متواصل
Contraception. *See* Birth control
منع الحمل. انظر تنظيم الحمل
Contraceptive implant. 1082t
كبسولات مزروعة لتنظيم النسل
Contractile root. 731
جذر انقباضي
Contractile vacuole. 74, 97, 97f, 568, 568f, 572
فجوة منقبضة
Control experiment. 6
تجربة ضابطة
Controlling element. 479
عنصر ضابط
Conus arteriosus. 985–86, 985–86f
مخروط شرياني
Convection (heat transfer). 1018, 1019f
حمل (نقل الحرارة)
Convergent evolution. 428, 428f, 455, 462, 495–96, 495f, 498
تطور تلقائي أو تقاربي
Cookeina tricholoma. 604f
فطر الكأس
Cooksonia. 584, 584f *Cooksonia*
Coot. 701t
الكُركي
COPD. *See* Chronic obstructive pulmonary disease. 671, 671f COPD.
انظر مرض الانسداد الرئويّ المُزمن
Copepoda (order)، مجذافية الأرجل (رتبة)
Copper. 1012
نحاس
in plants. 776, 777t
في النباتات
deficiency of. 777f
نقص
Copperhead. 699
أفعى ذات الرأس النحاسي
Coprophagy. 974
آكلة الروث
Copulation. 1071, 1071f
جماع
extra-pair. 1136f, 1137
تلقيح خارج الزوجين
Copulatory organ. 436
أعضاء الاتصال الجنسي
Coral. 624, 630t, 640, 643, 1224–25
مرجان
Coral reef. 643, 1223, 1224–25, 1225f, 1233
حيد مرجاني
Coral snake. 699
أفعى المرجان
Corepressor. 311, 316
مرافق المثبط
Coriolis effect. 1213–14, 1213f
تأثير كوريولس
Cork. 734f
فلين
Cork cambium. 720, 721f, 723, 730, 730f, 734, 734f
كمبيوم الفلين
Cork cells. 723, 734
خلايا فلين
Corm. 734, 846
كورمة (ساق كمبية)
Corn (*Zea mays*). 161, 366f, 507f, 720, 722f, 730f, 733f, 754, 768, 776, 820, 838, 842, 848
الذرة (*Zea mays*)
artificial selection in. 420, 421f
الانتخاب الصناعي في
chromosome number in. 188t
عدد الكروموسومات في
endosperm of. 748, 748f
إندوسبرم
epistasis in 233–34, 234f
سيطرة فوق تامة أو سيادة فوق تامة
genome of. 360f, 477f, 486
المحتوى الجيني في
grain color in. 230t, 233–34, 234f.
لون الحبوب في
243–44, 243f
recombination in. 243, 243f
إعادة الاتحاد في
oil content of kernels. 420
محتوى الزيت في أكواز الذرة
transgenic. 344
عابرة للجينات
Cornea. 911, 911f
قرنية
Corn oil. 53
زيت الذرة
Corolla. 836, 836f
تويج (في الزهرة)
Corona. 650, 650f
تويج
Coronary artery. 988, 988–89f, 994f
شريان تاجي
Coronavirus. 527t
فيروس تويجي
Corpora allata. 940, 940f
الأجسام الكبيرة
Corpora cavernosa. 1075–76, 1075f
جسم كهفي
Corpus callosum. 885t, 886f, 887–88
جسم صلب
Corpus luteum. 1077–79f, 1079, 1108, 1110
جسم أصفر
Corpus spongiosum. 1075, 1075f
جسم إسفنجي
Corrective lenses. 912f
عدسات ضبط
Correns, Carl. 238, 242
كارل كورينز
Cortex (plant). 729, 729f, 733
قشرة (النبات)
Cortical granule. 1090
حبيبة قشرية
Cortical nephron. 1030
أنبوبة كلوية قشرية
Corticosteroid. 921, 936, 1058
ستيرويد قشري
Corticotropin-releasing hormone (CRH). 930, 931f
الهرمون المفرز لمنشط قشرة الكظرية (CRH)
Cortisol. 170, 822f, 921, 923t, 925f, 936
كورتيزول (هيدروكورتيزون)
Corynebacterium diphtheriae. 529, 555t
Corynebacterium diphtheriae
Costa Rica. biosphere reserves in. 1258, 1258f
كوستاريكا، محمية الغلاف الحيوي في
Cost of reproduction. 1154–55, 1154–56f, 1156
تكلفة التكاثر
Cotransduction frequency. 551
تكرار التأبير المرافق
Cotton. 726
قطن
Genome og. 447 f
المحتوى الجيني
transgenic. 344
عابر للجينات
Cottonwood (*Populus*). 437, 734f, 752, 842
الحور القطني (خشب القطن)
Cotyledon. 390, 599f, 743f, 747, 748–49f, 753–54f, 754
فلقة
Countercurrent exchange. 1001f, 1003f
التيار المعاكس
Countercurrent flow. 1002–3, 1002–3f
تدفق التيار المتعاكس
Countercurrent heat exchange. 1020, 1020f
تبادل حراري باستخدام التيار المتعاكس
Countercurrent multiplier system. 1034
التيار المتعاكس المُضاعف
Countertransport. 99–100
نقل مُتضاد
Coupled transport. 99, 99f, 102t
نقل مقترن

Courtship behavior/signaling, 436, 436f, 440, 1088, 1127–28, 1127–28f, 1130, 1135f
سلوك طقوس التزاوج (الغزل)/ إرسال
of *Anolis* lizards, 440, 440f
زواحف *Anolis*
of blue-footed boobies, 436f
الطائر الأطيش ذو الأقدام الزرقاء
of lacewings, 436, 436f
شبكية الأجنحة
Courtship song, 1123, 1123f
تغريد الغزل
Covalent bond, 23–24, 23t, 24f
رابطة تساهمية
Cow(s). *See* Cattle
Cowper's gland. *See* Bulbourethral gland
بقرة (أبقار). انظر أبقار (ماشية)
Cowpox, 1044f, 1045, 1057f
ماشية Cox. *See* Cyclooxygenase
(سايكلوأوكسجينيز) انظر المؤكسج الحلقي
Cox-2 inhibitor, 925
مثبط المؤكسج الحلقي Cox-2
Coyote, 1149, 1174
قيوط
C_3 photosynthesis, 158, 160–62, 161–62f, 783
البناء الضوئيّ نوع C_3
C_4 photosynthesis, 160–62, 161–62f, 737, 782–83, 782f
البناء الضوئي نوع C_4
Crab, 630t, 667, 672, 945, 959, 964
سلطعون
Crane, 701t
الغراء
Cranial neural crest cells, 1102–3
خلايا العرف العصبي القحفية
Crassulacean acid pathway. *See* CAM plants
مسار حمض الكراسوليسين. انظر نباتات عائلة السيدوم CAM
Crawling, cellular, 80
زحف، خلوي
Crayfish, 672
جمبري
Creatine phosphate, 958
فوسفات الكرياتين
Creighton, Harriet, 243–44, 243f
هاربيت كرايتون
Crematogaster nigriceps, 1180
Crematogaster nigriceps
Crenarchaeota, 544f
Crenarchaeota
Creosote bush, 848, 1150
شجيرة الكريوسوت
Crested penguin, 1071f
البطريق ذو العرف
Cretinism, 935
الفدامة
Creutzfeldt–Jakob disease, 536
مرض كروتزفيلدت – جاكوب
CRH. *See* Corticotropin- releasing hormone
انظر الهرمون المفرز لمنشط قشرة الكظرية
Crick, Francis, 260–63, 260f, 279–80
فرانسيس كريك
Cricket, 673t, 674–75 ف
صرصار الليل
Cri-du-chat syndrome, 299
متلازمة صراخ القطة
Crinoidea, 678, 678f
الزنبقيات
Cristae, of mitochondria, 74, 74f
أعراف، الميتوكندريا
Crocodile, 687f, 695t, 697, 698f, 699, 986–87, 1028
تمساح
parental care in, 461–62, 462f
الرعاية الأبوية في
Crocodylia (order), 695t, 699
التماسيح (رتبة)
Crocus, 734
زعفران
Cro-Magnons, 712, 713f
إنسان وادي كرو – ماغنون
Crop, 661
حوصلة
of annelids, الحلقيات
of birds, 966f
الطيور
of earthworm, 964f
دودة الأرض
of insects, 668f
الحشرات
Crop milk, "933"
"حليب الحوصلة"
Crop plant, 848
نبات محاصيل *See also* *specific crops*،
artificial selection in, 420, 420f
انتخاب اصطناعي في
breeding of, 365, 486, 492
تكثير
effect of global warming on, 782–83, 782f–83f, 1234
تأثير الانحباس الحراري العالمي في
transgenic, 343–46
عابر الجينات. انظر أيضًا نباتات عابرة الجينات *See also* Transgenic plants،
wild relatives of, 1242
أقارب برية
Crop productivity, 365–66, 366f
إنتاجية المحصول
Cross-bridge, 953–54, 954f, 955, 955f
جسر عرضي
Cross-bridge cycle, 954, 955f
دورة الجسور العريضة
Cross-current flow, 1007f
يتقاطع مع التيار المتدفق
Cross-fertilization, 221, 221f
الإخصاب الخلطي
Cross-fostering, 1122–23
تبنٍ هجين
Crossing over, 208f, 209–10, 210f, 212f, 215, 216f, 242–44, 243f
العبور
multiple crossovers, 245, 245f
عبور متعدد
Cross-pollination, 839
تلقيح خلطي
Cross-presentation, 1050
إشهار تقاطعي
Crow, 701t
غراب
Crowded population, 1158
جماعات مزدحمة
Crown gall, 820, 820f
تضخم تاجي
CRP. *See* Cyclic AMP response protein
CRP. انظر البروتين المستجيب لـ cAMP
Crustacea (class), 666t, 670–71, 670–71f
القشريات (صف)
Crustacean, 666t, 670–71, 670–71f, 945
قشري
body plan in, 671
خطة الجسم في
decapod, 672, 672f
عشري الأقدام
habitats of, 671
مواطن الـ
locomotion in, 959
الحركة في
reproduction in, 671
التكاثر في
respiration in, 1002
التنفس في
Cryptochrome, 831
كربتوكروم
Crystal violet, 546f
البنفسجي البلّوري
Ctenidia, 655–56
خياشيم مشطية
Ctenophora (phylum), 629f, 631t, 636, 637f, 640, 643–44, 643f
حاملات الأمشاط (قبيلة)
Ctenophore, 628
حامل المشط
Cuboidal epithelium, 854, 855t
خلية طلائية مكعبية
simple, 854, 855t
بسيطة
Cubozoa (class), 643, 643f
المكعبات (الحيوانات المكعبة) (طائفة)
Cuckoo, 1123, 1123f
وقواق
Cud, 973
قطع الغذاء
Culex, 674f (*Culex*)
ultivation, 775, 775f
زراعة
Cultural evolution, 713
تطور حضاري
Cup fungus, 208f, 604f, 610, 611f
فطر كأسي
Cupula, 898t, 903, 903f, 907–8, 907f
كؤيس
Cuspid, 705f, 966, 966f, 1135
ناب
Cusp of tooth, 967f
شرفة السن
Cutaneous receptor, 900, 901f
مستقبل جلدي
Cutaneous respiration, 691, 986, 1001f, 1002, 1003–4
تنفس جلدي
Cutaneous spinal reflex, 891f
فعل منعكس شوكي جلدي
Cuticle، كيوتكل (جليد)
of arthropods, 675
جليد
of nematodes, 649, 649f
الديدان الخيطية
of plant, 582, 588, 722, 737, 738f
النبات
Cutin, 721–22, 790
كيوتين (جليدين)
Cuttlefish, 654, 656
حبار
CXCR4 receptor, 530, 530f, 533
المستقبل CXCR4
Cyanobacteria, 64, 64f, 140, 144, 149, 510f, 512, 542, 545f, 548f, 553, 557, 564
البكتيريا الخضراء المزرقة. انظر أيضًا أشنة *See also* Lichen
Cyanocobalamin. *See* Vitamin B_6
Cyanogenic glycoside, 792, 793t
سكر سيانيدي، انظر أيضًا فيتامين B_6
ycad, 589t, 593, 595–96, 595f, 597f
سيكاد
Cycadophyta (phylum), 589t, 595–96, 595f
النباتات السيكادية (قبيلة)
Cyclic AMP (cAMP), 927
أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي
in glucose repression, 309–10, 310f
تثبيط الجلوكوز
as second messenger, 170, 176–79, 177–79f, 927–28
بوصفه رسولًا ثانيًا
in slime mold slug formation, 578, 578f
في تكوّن الكتلة الرخوية للفطر الغروي
Cyclic AMP (cAMP) response protein (CRP), 309–10, 310f
البروتين المستجيب لجوانوسين أحادي الفوسفات الحلقي
Cyclic GMP (cGMP), 171, 914
أحادي فوسفات جوانوسين الحلقي (cGMP)
signal transduction in photoreceptors, 914, 914f
تحويل الإشارة في المستقبلات الضوئية
Cyclic ovulator, 1072
تحفيز دورة الإباضة
Cyclic photophosphorylation, 153, 153f, 156
فسفرة ضوئية حلقية
Cyclin, 197f, 198–200, 199–201f, 370, 371f
سايكلين
degradation of, 322
تحطيم
discovery of, 198
اكتشاف
Cyclin B, 216
سايكلين بـ
Cyclin-dependent protein kinase (Cdk), 197f, 198–200, 199–200f, 370, 371f, 373
مفسفر بروتين معتمد على السايكلين (CdK)
Cycliophora (phylum), 629f, 631t, 637f, 648, 648f
حاملة العجل سايكليفورا (قبيلة)
CYCLOIDIA gene, of snapdragons, 495–96, 837–38
جين *CYCLOIDIA*
Cyclooxygenase-1 (cox-1), 925
المؤكسج الحلقي 1- (سايكلوأوكسجينيز 1-) (cox -1)
Cyclooxygenase-2 (cox-2), 925
المؤكسج الحلقي 2- (سايكلوأوكسجينيز 2-) (cox -2)
Cyclosporin, 1051
سيكلوسبورين
Cypress, 594
السرو
Cysteine, 34f
سيستين
Cystic fibrosis, 51, 230t, 231, 247t, 483
تليف كيسي
gene therapy for, 342t
المعالجة الجينية لـ
Cytochrome, 45t
سيتوكروم
Cytochrome bc, 132, 132f
معقد سيتوكروم bc
Cytochrome b_6–f, 154–55, 155–57f, 157
معقّد سيتوكروم b_6–f
Cytochrome c, 132, 132f
سيتوكروم c
Cytochrome oxidase, 132, 132f
أكسيديز السيتوكروم
Cytokine 924, 1050 -51, 1052 f, 1057
محرك خلوي
Cytokinesis, 191, 191f, 195f, 196, 211, 212–13f, 820
انقسام السيتوبلازم
in animal cells, 196, 196f
في الخلايا الحيوانية
in fungi, 196
في الفطريات
in plant cells, 196, 196f
في الخلايا النباتية
in protists, 196
في الطلائعيات
unequal, 387–88
غير متساوٍ
Cytokinin, 768, 813, 814t, 818–20, 819–20f
سايتوكاينين
synthetic, 819f
تصنيع
Cytoplasm, 62
السيتوبلازم
ion composition of 873t
المكونات الأيونية لِـ
Cytoplasmic streaming, 605f
حركة السيتوبلازم
Cytoproct, 572, 572f
شرج خلوي
Cytosine, 41, 258, 258f
سايتوسين
Cytoskeleton, 65, 66–67f, 76–78, 77f, 79t, 514t
هيكل خلوي
attachments to, 91, 91f
الارتباط بِـ
Cytosol, 62
سائل خلوي
Cytotoxic T cells, 1047t, 1049, 1049t, 1050، 1051t–1050
خلايا تائية سامة (قاتلة)

D

2,4-D, 817f, 818
2,4D (ثنائي كلوروفينوكسي حمض الخليك)
Dachshund, 421f
كلب الدشهند
Daddy longlegs, 669
العنكبوت ذو الأرجل الطويلة
Dalton (unit of mass), 19
دالتون (وحدة الكتلة)
Damselfly, 674, 1202
الذبابة الشابة
Dance language, of honeybees, 1128–29, 1129f
لغة الرقص عند نحل العسل
Dandelion 731, 752, 845–46, 1157
هندباء
Darevsky, Ilya, 1068
داريفسكي
Dark-field microscope, 62t
مجهر المجال المعتم
Dark meat, "958"
لحم داكن
Darwin, Charles, 416–17, 416f
شارلس داروين
See also Galápagos *entries*
critics of, 429–31
انظر أيضًا نقد إدخالات غالاباغوس
invention of theory of natural selection, 10–12
وضع نظرية الانتخاب الطبيعي
Malthus and, 9–10
مالثوس و
On the Origin of Species, 8, 396, 454f
حول أصل الأنواع
page from notebook, 454f
صفحة من دفتر ملاحظات
photograph of, 8f
صورة
plant studies, 813
دراسة النباتات
Power of Movement of Plants, 813f
قوة حركة النباتات
theory of evolution, 8–10
نظرية التطور
voyage on *Beagle*, 1, 1f, 8, 9f, 416
رحلة على متن السفينة بيجل
Darwin, Francis, 813, 813f
فرانسيس داروين
Darwin's frog, 1071f
ضفدع داروين
Dating, of fossils, 422, 422f, 540–41
عمر المستحاثات
Day-neutral plant, 830–31, 833
نبات اليوم المتعادل
DDT, 392, 571, 1227, 1227f, 1257
د. د. ت
Dead space, anatomical, 1008
الحيز

الميت التشريحي
Deafness with stapes fixation. 246f
Deafness with stapes fixation
Deamination. 138. 1028 نزع مجموعة الأمين
of amino acids. 138. 138–39f في
الأحماض الأمينية
Death cap mushroom (*Amanita phalloides*). 612 عش الغراب من نوع قلنسوة الموت phalloides Amanita
Death rate. 1156. 1161 معدل الوفاة (الموت) (الفناء)
human. 1161 البشر
Decapentaplegic protein, in *Drosophila* 1099. 1099f بروتين شلل الخمسة عشر في ذبابة الفاكهة
Decapod crustacean. 672. 672f القشريات عشرية الأقدام
Decidua basalis. 1108f الغشاء المتساقط
Deciduous forest. 1220 غابة متساقطة الأوراق
temperate. *See* Temperate deciduous forest، معتدلة، انظر غابة متساقطة الأوراق معتدلة
Deciduous plant. 811. 848 نبات متساقط الأوراق
Deciduous teeth. 966 أسنان متساقطة
Decomposer. 557. 614. 1197 محلِّل
Decomposition. 557. 1197 تحلّل
in carbon cycle. 1190f. 1191 في دورة الكربون
in nitrogen cycle. 1193. 1193f في دورة النيتروجين
in phosphorus cycle. 1194. 1194f في دورة الفوسفور
Deductive reasoning. 4–5. 5f التعليل الاستنتاجي
Deep sea. 1226. 1226f بحر عميق
Deep-sea hydrothermal vent. 52.1226. 1226f مجتمعات شقوق الماء الساخن في قاع البحر
Deer. 520f. 708t. 1035. 1072f. 1220 غزال
Deer mouse. 535 فأر الغزال
De-etiolated mutant, of *Arabidopsis*. 803. 803f طفرة عدم النمو في العتمة، نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*
Defecation 973 عملية التبرز
Defoliant. 818 مركب يعري أشجار الغابات
Deforestation. 1192. 1192f.1194–95. 1195f. 1228–29 1228f. 1247. 1247f إزالة الغابات
Dehydration. 929f. 995–96.1035. 1035f نزع الماء
Dehydration synthesis. 35. 37. 37f تصنيع بإزالة الماء
Dehydrogenation. 120 تفاعل نزع الهيدروجين
Deinococcus. 544f *Deinococcus*
Delamination. 1095 انفصال الصفائح
Delayed hypersensitivity. 1059–60 فرط الحساسية المتأخرة
Deletion. 280. 299. 300f إزالة
DELLA proteins. 821f بروتينات DELLA
Delta wave. 888 أمواج دلتا
De Mairan, Jean. 805 جين دي ميران
Demography. 1152–54 ديموغرافيا
Denaturation, of proteins. 52–53. 52f تمسّخ البروتينات
Dendrite 860. 860t. 870–71.870–71f زائدة شجرية
Dendritic cells. 1046. 1047t.1048f. 1050–51 خلايا شجرية
Dendritic spine. 871 شوكة شجرية
Dendrobatidae (family). 1176. 1176f (عائلة) Dendrobatidae
Dengue fever. 1234 حمى الضنك
Denitrification. 1193. 1193f إزالة النترتة
Denitrifier. 557 مطلقة النيتروجين
Dense connective tissue. 856. 857t نسيج ضام كثيف
Dense irregular connective tissue. 856 نسيج ضام كثيف منتظم
Dense regular connective tissue. 856 نسيج ضام كثيف منتظم
Density-dependent effect. 1158–59. 1158–59f تأثير معتمد على الكثافة
Density-gradient centrifugation. 263–64. 263f تدرج كثافة بالطرد المركزي
Density-independent effect. 1159. 1159f تأثير غير معتمد على الكثافة
Dental caries. 555–56. 555t تسوس الأسنان
Dental plaque. 555 طبقة بكتيرية على الأسنان
Dentin. 967f عاج
Deoxyhemoglobin. 1012 هيموجلوبين منزوع الأكسجين
Deoxyribonucleic acid. *See* DNA الحمض النووي منقوص الأكسجين. انظر DNA
Deoxyribose 47f.41f.43f منقوص الرايبوز
Dephosphorylation, of proteins 167. 873f إزالة الفسفرة في البروتينات
Depolarization. 874–75. 876f. 900f إزالة الاستقطاب
Depo-Provera. 1081f. 1082t Depo-Provera
Derepression. 312 مزالة التثبيط
Derived *Char*acters. 455. 456f صفات مشتقة
shared. 455. 460–61 مشتركة
Dermal tissue, of plants. 7 718–19.721–23. 722–23f. 744. 747.790–91 النسيج الأدمي، في النباتات
Dermatitis, contact. 1059–60 التهاب الجلد، باللمس
Dermis. 1040 أدمة
Descent with modification." 396" التحدر مع التحوير
Desert. 1215–16. 1215–16f.1218f. 1219 صحراء
animals of. 403. 403f.1147. 1219 حيوانات
plants of. 718–19. 768 نباتات
Desertification. 776 تصحر
Desiccation. 582. 586. 1069. 1072 جفاف
Desmosome. 180t. 181–82. 181–82f دسموسومات
Detergent. 1194 منظف
Determinate development. 626. 627f تكوين جيني مُحدّد
Determination. 373–76.373–76f. 1107 تحديد المصير
floral. 833f. 834 الزهري
molecular basis of. 374 الأساس الجزيئي
reversal of. 376–78 انعكاس
standard test for 373–74. 373f الاختبار النموذجي
Detoxification. 70–71. 976 نزع السمّية
Detritivore. 622t. 1197. 1197–98f رُمي (آكل حتات)
Detritus. 1197 حُتات
Deuteromycetes. 604. 608.613. 613f الفطريات الناقصة
Deuterostome. 518. 626.627f. 629f. 630t.636 تالية (ثانوية) الفم 636.37f. 1096
Developed countries. 1163–64.1163–64f. 1163t الدول المتطورة
Developing countries. 1163–64.1163–64f. 1163t الدول النامية
Development، التكوين الجيني in amphibians. 934. 934f.1071. 1071f في البرمائيات
in animals. 370. 370f. 623t.1087–1112 في الحيوانات
apoptosis in 388. 389f الموت المبرمج في
of behavior. 1122–23 للسلوك
in birds. 1071–72 في الطيور
in *Caenorhabditis elegans*. 370–72. 371f. 388. 389f. 391 في *Caenorhabditis elegans*
cell differentiation in. 373–80.373–80f تمايز الخلايا في
cell division in. 370–73.370–72f. 387–88 الانقسام الخلوي في
cell migration in. 388–90 هجرة الخلايا في
cellular mechanisms of. 369–92 الآليات الخلوية
as *Chara*cteristic of life. 3 بوصفه خاصية للحياة
defined. 370 تعريف
determinate. 626. 627f محدد
determination. 373–76. 373–76f تحديد
in *Drosophila*. 391. 491.1099 - 1100. 1100 f - 1099 في ذبابة الفاكهة
in echinoderms. 676 شوكيات الجلد
environmental effects on. 391–92 تأثير البيئة في
evidence for evolution. 426f دليل على التطور
evolution of. 489–500.493–94f. 626. 627f. 1103 تطور
of eye. 499–500. 499–500f.1107. 1107f للعين
in frogs. 370f في الضفادع
gene expression in. 304 التعبير الجيني في
in humans. 1107–12. 1108–12f في الإنسان
indeterminate. 626. 627f غير محدد
induction. 375–76. 375f. 1107 تحفيز
of limbs. 494. 494f الأطراف
morphogenesis. 387–90.388–91f التشكل
in nematodes. 649 في الديدان الخيطية
overview of. 370 نظرة عامة
pattern formation. 380–87.381–86f تكوين النمط
in plants. 372–73. 390–92. 391f في النباتات
embryonic. 742–48.742–47f في الجنين
food storage. 748. 748f خزن الطعام
morphogenesis. 390. 391f. 748 التشكّل
seed formation. 748–49. 749f تكوين البذرة
postnatal. 1111–12. 1112f بعد الولادة
in sea urchins. 490. 490f في قنافذ البحر
in slime molds. 578. 578f في الفطريات الغروية
in tunicates. 374–75. 374–76f في الزقيات
in vertebrates. 685. 1088t في الفقاريات
of wings. 494. 494f الأجنحة
Devil's Hole pupfish. 1148. 1148f سمكة ثقب الشيطان
Dew. 764 ندى
Dewlap, of *Anolis* lizards. 440. 440f غَبَب (لُغد) في زواحف *Anolis*
Diabetes insipidus. 246f. 1035 سكري كاذب أو سكري عديم الطعم
Diabetes mellitus. 937. 977. 1032 مرض السكري
treatment of. 938 معالجة
type I (insulin-dependent). 938 النوع الأول (معتمد على أنسولين)
type II (non-insulin- dependent). 938 النوع الثاني (غير معتمد على أنسولين)
Diacylglycerol. 177. 177–78f جليسرول ثنائي الأحماض (DAG)
Diagnostics. 365. 1060–63.1061–62f وسائل التشخيص
Diaphragm (birth control). 1081.1081f. 1082t الحجاب الحاجز (منع الحمل)
Diaphragm (muscle). 704. 1006f. 1008–9. 1009f حجاب حاجز (عضلة)
Diapsid. 696–97. 696–97f زاحف ذو القوسين
Diastole. 988 انبساط بُطينيّ
Diastolic pressure. 989. 989f ضغط الانبساط
Diatom. 565. 573. 574–75.574–75f دياتوم
Diazepam. 880 عقار ديازيبام
Dicer. 318f أنزيم مُقطع
Dichlorophenoxyacetic acid. *See* 2,4-D، ثنائي الكلور فينوكسي حمض الخليك، انظر 2،4-D و
Dichogamous plant. 843. 843f نبات ثنائي التزاوج
Dichromat. 915 ثنائي الألوان
Dickkopf protein. 1106 بروتين الدِّكويف
Dicot broad-leaved. 818 ذات الفلقتين عريضة الأوراق
leaves of. 736f أوراق
root of. 729f. 730 جذر
shoot development in. 754f تكوين الساق في
stem of. 733f ساق
Dicrocoelium dendriticum. 1181. 1181f *Dicrocoelium dendriticum*
Dictyostelium discoideum. 355f.578. 578f *Dictyostelium discoideum*
Dideoxynucleotide. 335–37 نيوكليوتيدات ثنائية منقوصة الأكسجين
Didinium. 1174. 1174f *Didinium*
Diencephalon. 885t. 886 دماغ بيني
Diethylstilbestrol 392. 940 ثنائي إيثيل ستلبسترول
Differential-interference-contrast microscope. 62t مجهر التباين التداخلي التفاضلي
Differentiation. 14. 370. 373–80.373–80f تمايز
Diffuse pollution. 1227 تلوث مشتت
Diffusion. 93–94. 93f. 102t الانتشار
facilitated. 94–95. 94f. 102t الميسر
of. 1000 Fick's Law قانون فِكْ
Digestion. 120. 963–82 هَضم
chemical. 964 كيميائي
in cnidarians. 640. 641f اللاسعات
external. 606 خارجي
extracellular. 640. 641f. 964 خارج الخلايا
of plant material. 705 لمواد النبات
in small intestine. 970–71. 970f في الأمعاء الدقيقة
in stomach. 968–69 في المعدة

Digestive enzymes. 72–73.970. 976t
أنزيمات الهضم
Digestive system. 861. 862f. 963–82
الجهاز الهضمي
of annelids. 661
في الحلقيات
of birds. 966. 966f
في الطيور
of carnivores. 974f
في آكلات اللحوم
complete. 648
كامل
of flatworms. 644. 645f
في الديدان المسطحة
of herbivores. 974f
في آكلات الأعشاب
of insectivores. 974f
في آكلات الحشرات
of insects. 674–75
في الحشرات
of invertebrates. 649. 649 f
في اللافقاريات
of nematodes. 649. 649f
في الديدان الخيطية
of ruminants. 973. 974f
في المُجترات
types of. 964–66. 964f
أنواع
of vertebrates. 964–66. 964f - 65 f
الفقاريات
variations in. 973–75.973–74f
الاختلافات في
Digestive tract. 965f
القناة الهضمية
as barrier to infection. 968. 1040
حاجز ضد العدوى
innervation of. 894t
تغذية عصبية
layers of. 965. 965f
طبقات
neural and hormonal regulation of.
التنظيم العصبي والهرموني 975–76.975f. 976t
Dihybrid cross. 227–29.227f. 230t
تزاوج ثنائي الهجين
Dihydroxyacetone phosphate. 126f
ثنائي هيدروكسي أسيتون فوسفات
1.25-Dihydroxyvitamin D. 936 1.25
ثنائي هيدروكسي فيتامين د
Dikaryon. 604. 606
ثنائية النواة
Dikaryotic hyphae. 605
خيط فطري ثنائي النواة
Dimetrodon. 696f *Dimetrodon*
Dinoflagellate. 569–70.569–70f.
654f
السوطيات الثنائية الدوارة
Dinomischus. 632f *Dinomischus*
Dinornithiformes (order). 701t
(رتبة) Dinornithiformes
Dinosaur. 422f. 449. 685. 695t.697.
697f. 702. 702f
الديناصور
feathered. 702
ذو ريش
parental care in. 461–62. 462f
الرعاية الأبوية في
Dioecious plant. 596. 843
نبات ثنائي المسكن
Dioxin. 392. 818
الدايوكسين
Diphtheria. 529. 554. 555t
الدفتيريا (الخناق)
Diploblastic animal. 628
حيوان ثنائي الطبقات
Diploid (2n). 190. 206. 206–7f.224.
1068. 1091
ثنائية الكروموسومات (تركيب جيني) (2n)
partial. 550
جزئي
Diplontic life cycle. 583
دورة حياة ثنائية الكروموسومات
Diplomonads. 562f.566–67. 567f
ثنائية الأنوية المتساوية
Diplopoda (class). 670–71. 670f
مزدوجة الأقدام (طائفة)
Diptera (order). 673f. 673t
ثنائية الأجنحة (رتبة)
Direct contact. cell signaling by. 166.
166f
الاتصال (التماس) المباشر، الترميز بين الخلايا عن طريق
Direct effect. 932
تأثير مباشر
Directional selection. 408–9f. 409
انتخاب موجه
Disaccharide. 38. 39f
سكر ثنائي التسكُّر
Disassortative mating. 401
تزاوج منوّع
Discoidal cleavage. 1093t
تفلج قرصي
Disease
مرض
causes of. 485
أسباب
evolution of pathogens. 467–68.
467–68f
تطور مسببات المرض
pathogen–host genome differences.
485–86
الفروق في المحتوى الجيني للكائن الممرض والعائل
Dispersive replication. 262–64. 262f
التضاعف التشتتي
Disruptive selection. 408.408–9f.
442
الانتخاب المسبب للاضطراب
Dissociation. 53
تفكك
of proteins. 53
البروتينات
Distal convoluted tubule. 1026f.1031f.
1032. 1033–34f.1034–35
أنبيب ملتو بعيد
Distal-less gene. 519. 519f
الجين *Distal-less*
Disulfide bridge. 48f
رابطة كبريتية ثنائية
Diving. by elephant seals. 1000f
الغوص، عن طريق فقمة البحر
DNA. 12. 36f. 41. 255–74. DNA
See also Gene، انظر أيضًا الجين
antiparallel strands. 261–62. 261f
أشرطة التوازي المتعاكس
analysis of. 332–39
تحليل
central dogma. 279. 279f
المبدأ الرئيس
of chloroplasts. 75. 75f
البلاستيدات الخضراء
in chromosomes. *See* Chromosome
cloning of. *See* Cloning، في الكروموسومات. انظر كروموسوم.
انظر الاستنساخ
coding strand. 282. 285f
شريط تشفير
complementary. *See* cDNA library
متكامل، انظر مكتبة DNA
double helix. 13f. 41–42f. 42.260–
62. 261f
حلزون مزدوج (ثنائي حلزوني)
functions of. 35t
وظائف
gel electrophoresis of. 327–28. 327f
التهجير الكهربائي بالهلام
genetic engineering. *See* Genetic engineering، الهندسة الوراثية. انظر الهندسة الوراثية
hormone response elements. 926f
عناصر استجابة الهرمون
junk. *See* DNA, noncoding
خررة. انظر DNA غير المشفر
looping caused by regulatory proteins.
314. 314f
تكوين ثنية DNA عن طريق البروتينات
manipulation of. 325–46
تحوير وتعديل
major groove of. 261f. 305. 305f
الأخدود الرئيس
methylation of. 251. 316. 316f. 479
إضافة مجموعة الميثيل
minor groove of. 261f
الأخدود الثانوي
of mitochondria. 75.338. 565
الميتوكندريا
mutations in. *See* Mutation، الطفرات في. انظر الطفرة
noncoding. 356–58. 484
غير مشفرة
polymorphisms in. 397
تعدد الأشكال في
of prokaryotes. 62
بدائية النوى
proof that it is genetic material. 256–
58. 256–57f
دليل على أنه المادة الوراثية
protein-coding. 356–58
تشفير بروتين
recombinant. *See* Recombinant DNA.
484
معاد الاتحاد. انظر DNA معاد الاتحاد
repetitive، متسم بالتكرار
replication of. 43. 43f
تضاعف
segmental duplications. 356. 357t
تضاعفات قطعية
sequencing of. of. 335. 335–36f.353.
353f
تسلسل. انظر أيضًا *See also* Genome sequencing
simple sequence repeats. 357. 357t
تكرارات بسيطة التعاقب
with sticky ends. 326. 326f
حاملة نهايات لزجة
structural 356. 357t
البنائي
structure of. 35t. 41–43. 42f.258–
62. 258–61f
تركيب
supercoiling of. 266. 266f
التفاف فائق
template strand. 264. 282.285. 285f
شريط قالب
three-dimensional structure of 260–
62. 260–61f
تركيب ثلاثي الأبعاد
topological state of. 266
حالة طبولوجية
in transformation. *See* Transformation
في التحول الوراثي. انظر التحول الوراثي
X-ray diffraction pattern of. 259- 60.
259 f
نمط انحراف الأشعة السينية
DNA-binding motifs. in regulatory proteins. 305–7. 306f. 491
موتيفات ربط DNA- في بروتينات التنظيم
DNA-binding proteins. 48
البروتينات المرتبطة بـ DNA
DNA fingerprint. 334–35. 334f.
1136f
بصمة DNA
DNA gyrase. 266. 266f. 267t. 268.
269f
أنزيم الالتفاف (الجايريز)
DNA helicase. 266. 267t. 268f
محلل الحلزون
DNA library. 330–32. 330f. 332f
مكتبة DNA
DNA ligase. 267t. 268. 268–69f.
326–27. 326f. 329f
أنزيم اللاحم (الرابط)
DNA microarray. 361
ذو الترتيب الدقيق DNA
analysis of cancer. 362
تحليل السرطان
preparation of. 361–62. 362f
تحضير
DNA polymerase. 264–65. 265f
أنزيم مبلمر DNA
proofreading function of. 272
وظيفة تدقيق القراءة
Taq polymerase. 338
أنزيم مبلمر Taq
DNA polymerase I. 265–66.267t.
268f
مبلمر DNA الأول
DNA polymerase II. 265–66
مبلمِر DNA الثاني
DNA polymerase III. 264f.265–68.
267t. 268–69f
مبلمِر DNA الثالث
beta subunit of. 267–68. 267f
تحت وحدة بيتا
sliding clamp. 267. 267–68f
لاقط منزلق
DNA polymerase delta. 271
مبلمِر DNA ديلتا
DNA polymerase epsilon. 271
مبلمِر DNA إبسيلون
DNA primase. 267–68. 267–68t.
271
صانع البادئ DNA
DNA rearrangement. 1055–56
إعادة ترتيب المادة الوراثية DNA
DNA repair. 272–74. 273–74f
إصلاح DNA
DNA vaccine. 341–42
مطعوم DNA
DNA virus. 524. 524f. 527t
فيروس DNA
Docking (protein on ER). 296. 296f
عملية الرّسو (بروتين الشبكة الإندبلازمية الخشنة)
Dodder (*Cuscuta*). 731. 781.808.
1181f
هالوك (*Cuscuta*)
Doering. William. 795
وليام دورنغ
Dog. 705f. 708t. 1080
كلب
breeds of. 420–21. 420f
تزاوج
chromosome number in. 188t
عدد الكروموسومات في
coat color in. 233
لون الفراء
hearing in. 906
السماع في
pavlovian conditioning in 1120
ارتباط بافلوف بـ
Dogbane. 1175
نبات قاتل الكلب
Dogwood. 737
نبات القرانيا
Dolly" (cloned sheep). 376–78."
376–77f
دوللي (نعجة مستنسلة)
Dolphin (Delphinus delphis).
707f.708t. 906. 1148
الدولفين العادي (Delphinus delphis)
Domain (protein). 50–51. 51f
حقل (بروتين)
Domain (taxonomic). 508f. 509
فوق المملكة (تصنيفيًّا)
Domestication. 420–21. 421f
تدجين
Dominant hemisphere. 888
نصف الكرة السائد
Dominant trait. 223–26. 223f
صفة سائدة
in humans. 225t
في الإنسان
incomplete dominance. 230t.232.
232f
سيادة غير كاملة
L-Dopa. 881
ثنائي هيدروكسي فينيل ألانين
Dopamine. 881–83. 882f
دوبامين
Dormancy، سكون
in plants. 767. 810–12. 811–12f.
824. 824f
في النباتات
in seeds. 811–12. 812f. 824. 824f
في البذور
Dosage compensation. 241
تثبيط معادلة الجرعة
Dorsal body cavity. 852. 853f
تجويف الجسم الظهري
Dorsal lip transplant experiment. 1103f.
1104–6
تجربة زراعة شفة ظهرية
Dorsal nerve cord. 1100
الحبل العصبي الظهري
Dorsal Portion. 384. 384 f
جزء ظهري
Dorsal protein. 624. 624f
بروتين ظهري
Dorsal root. 891
جذر ظهري
Dorsal root ganglia. 890f. 892. 1102
عقد الجذر الظهري
Dorsal-ventral axis. 1104–6.1104–6f
محور ظهري بطني
Double bond. 24. 24f
رابطة ثنائية
Double circulation. 985–86
دورة مزدوجة
Double fertilization. 599f. 600.839.
844–45. 844–45f
إخصاب مزدوج
Double helix. 13f. 41 - 42 f. 42. 260 -
62. 260 - 61f
لولبي ثنائي
Douche. 1081–82
دشّ مهبلي
Dove. 701t
حمامة
Down. J. Langdon. 249
لانغدون داون
Down feather. 464f
ريش زغب
Down syndrome. 249. 249f
متلازمة داون
maternal age and. 249–50. 249f
عمر الأم و
translocation. 249
الانتقالية
Dragonfly 673t. 674
يعسوب
Drone (insect). 1068. 1141
ذكر النحل (حشرة)

Drought tolerance, in plants, 767–68, 768f
تحمل الجفاف، في النباتات
Drug abuse, 976
إدمان الدواء
Drug addiction, 882–83, 882–83f
إدمان العقاقير
Drug development, 485–86
تطوير الأدوية
Drupe, 751f
الحسلة البسيطة
D segment, of immunoglobulin genes, 1055–56, 1056f
قطع D- في الجينات الكروية المناعية
Duchenne muscular dystrophy, 225t, 246f, 247t
الحثل العضلي من نمط دوشين
Duck, 701t, 959
بطة
Duck-billed platypus, 706–7, 916, 959, 1072, 1072f
منقار البط
Dugesia, 645, 645f *Dugesia*
Duke Experimental Forest, 783, 783f
غابة ديوك التجريبية
Dung beetle, 1137
خنفسة الروث
Dunnock, 1136f, 1137
طائر الشحرور
Duodenal ulcer, 969
(قرحة الاثنا عشر) Duodenal ulcer
Duodenum, 969–72, 969f
اثنا عشر
Duplication (mutation), 299, 300f
المضاعفة
356–57, 478–79, 478f
(الطفرة)
Dusky seaside sparrow, 1254, 1254f
عصفور دوري
Dutch elm disease (*Ophiostoma ulmi*), 610
مرض شجرة القيقب الألمانية
Dwarfism, pituitary, 933
قزمية النخامية
Dye, fungal, 615
صبغة فطرية
Dynactin, 78, 78f
داياناكتين
Dynein, 78, 78f, 80f, 193
داينين
Dyskeratosis congenita, 246f
Dyskeratosis congenita
Dysmenorrhea, 925
عسر الطمث

E

Eagle, 701t, 964
نسر
Ear, 904–5, 904–5f
الأذن
muscles for wiggling, 427
عضلات لتحريك
sensing gravity and acceleration, 906–7f, 907–8
الإحساس بالجاذبية والتسارع
structure of, 903–5, 904–5f
تركيب
Ear canal, 904f
قناة الأذن
Eardrum, 904, 904f
طبلة الأذن
Ear popping, 904
صوت حركة الهواء في الأذن
Earth, الأرض
age of, 11
عمر
atmosphere of early Earth, 505
الغلاف الجوي للأرض البدائية (المبكرة)
circumference of, 4–5, 5f
محيط
formation of, 17
تكوين
orbit around Sun, 1212, 1212f
تدور حول الشمس
origin of life on, 505–7
نشأة الحياة على
rotation of, 1212–14, 1212–13f
دورة
Earthworm, 630t, 637, 661–63, 663f, 885, 984f, 985
دودة الأرض (حول محورها)
digestive tract of, 964, 964f
القناة الهضمية في
locomotion in, 944, 944f
الحركة في
nephridia of, 1025, 1025f
نفريديا
reproduction in, 1068
التكاثر في
Ear wax, 53
شمع الأذن
Easter lily (*Lilium candidum*), 839f
زنبق عيد الفصح *Lilium candidum*
Eastern gray squirrel (*Sciurus carolinensis*), 508f
السنجاب الرمادي الشرقي *Sciurus carolinensis*
Eastern milk snake (*Lampropeltis triangulum triangulum*), 434f
أفعى الحليب الشرقية *Lampropeltis triangulum triangulum*
Eating disorder, 979
اضطراب ناتج عن تناول الغذاء
Ebola hemorrhagic fever, 365t, 527t
حمى إيبولا النزفية
Ebola virus, 515f, 535, 535f
فيروس إيبولا
Ecdysis, 667
انسلاخ
Ecdysone. *See* Molting hormone
إكدايسون (مسبب الانسلاخ). انظر هرمون الانسلاخ
Ecdysozoan, 518, 629, 629f, 637, 637f, 648–50, 649f, 666
حيوان انسلاخي
ECG. *See* Electrocardiogram
انظر التخطيط الكهربائي للقلب
Echidna, 706–7, 707f, 1072
آكل النمل
Echinoderm, 630t, 637f, 676–78, 677f
شوكي الجلد
body cavity of, 677
تجويف الجسم
body plan of, 676–78, 677f
خطة الجسم
classes of, 678
طوائف
development in, 676
التطور في
endoskeleton of, 676, 945–46
هيكل داخلي
myzostomid–echinoderm relationship, 628
العلاقة بين ذوات الفم الماص وشوكيات الجلد
nervous system of, 884f
الجهاز العصبي
regeneration in, 677–78
التجديد في
reproduction in, 677–78
التكاثر في
respiration in, 1001f
التنفس في
water-vascular system of, 676, 677f
النظام الوعائي المائي
Echinodermata (phylum), 629f, 630t, 676–78, 677–78f
شوكيات الجلد (قبيلة)
Echinoidea (class), 678, 678f
الشوكيات (طائفة)
Echolocation, 706, 906–7, 960
تحديد الموقع بالصدى
Ecological economics, 1244
علم الاقتصاد الزراعي
Ecological footprint, 1164, 1164f
بصمة القدم البيئية
Ecological isolation, 435, 435f, 435t
العزل البيئي
Ecological processes, interactions among, 1182–83, 1182–83f
العمليات البيئية، التفاعلات بين
Ecological pyramid, 1200–1201, 1201f
الهرم البيئي
inverted, 1200, 1201f
مقلوب
Ecological species concept, 438
مفهوم النوع البيئي
Ecology, 1145
علم البيئة
behavioral, 1130–33
سلوكي
community, 1167–86
مجتمع
of fungi, 614–17, 614–17f
للفطريات
population, 1145–64
جماعة
Economic value, of biodiversity, 1242–44, 1243–44f
القيمة الاقتصادية، للتنوع البيولوجي
Ecosystem, *See also specific types*, 3f, 4, 1190
نظام بيئي، انظر أيضًا أنواعًا خاصة
biogeochemical cycles in, 1190–95, 1190–95f
دورات بيوجيوكيميائية في
climate effects on, 1212–16, 1212–15f
تأثيرات المناخ في
conservation of, 1258, 1258f
المحافظة على
disruption of, 1252, 1253f
تعكر
dynamics of, 1189–1200
ديناميكيات
effect of human activity on, 1227–31
تأثير نشاط الإنسان في
energy flow through, 1196–1201
تدفق الطاقة في
stability of, 1205–7
ثبات
trophic levels in, 1196–99, 1197f, 1201–5, 1202–4f
المستويات الغذائية في
Ecotone, 1169, 1169f
مجتمعين
Ectoderm, 625, 625f, 628, 640, 852, 1088t, 1095–97, 1095t, 1096–97f, 1101f
إكتودرم
1103f, 1107f
Ectomycorrhizae, 616, 616f
الفطريات الجذرية الخارجية
Ectoparasite, 1181, 1181f
طُفيل خارجي
Ectoprocta (phylum), 664
خارجية الشرج (قبيلة)
Ectotherm, 697, 1019–20, 1020f
حيوان خارجي الحرارة
Edema, 976, 993
استسقاء
Edentata (order), 708t
المدرعات (رتبة)
Edge effect, 1248
تأثير الحافة
EEG. *See* Electroencephalogram
انظر التخطيط الكهربائي للدماغ
Eel, 916, 959, 959f
حنكليس
Eel River (California), 1204f
نهر الحنكليس (كاليفورنيا)
Effector, 308, 864f, 865, 891f, 892t
المستجيب
antagonistic, 865–66, 865f
المتعارض
Effector protein, 176–78
بروتين مستجيب
Efferent arteriole, 1031
شُرين صغير صادر
Efferent neuron. *See* Motor neuron
عصبون صادر. انظر العصبون الحركي
EGF. *See* Epidermal growth factor
انظر عامل النمو البشري EGF
Egg, 206, 206–7f, 1068
بيضة (بويضة)
amniotic. *See* Amniotic egg
رهلي. انظر بيضة رهلية
of bird, 1071, 1071f
للطائر
of dinosaurs, 462, 462f
للديناصورات
fertilization, 1088–92, 1088t, 1089–91f
الإخصاب
incubation by birds, 1071f
الحضانة عن طريق الطيور
of monotremes, 1072, 1072f
وحيدة المسلك
of reptiles, 694–95, 694f, 1071
للزواحف
yolk distribution in, 1092, 1092f
توزيع المحّ في البيضة
Egg activation, 1088–90, 1091
تحفيز
Egg cells, plant, 599, 599f
خلايا بيضة، النبات
Egg coloration, adaptive value of, 1130, 1131f
ألوان البيضة، القيمة التكيفية
Egg-rolling response, in geese, 1116–17, 1116f
استجابة دحرجة البيضة الغريزية، في الإوز
Eggshell, 1071
قشرة البيضة
coloration of, 1130, 1131f
ألوان
effect of DDT on, 1227, 1227f
تأثير د. د. ت في
eggshell removal behavior, 1130
سلوك إزالة قشور البيض
of reptilian egg, 694f
بيضة الزاحف
Egg white, 1071
بياض البيضة
Ejaculation, 1075, 1080
قذف
Ejaculatory duct, 1073f, 1074
قناة قذف
EKG. *See* Electrocardiogram
انظر التخطيط الكهربائي للقلب
Elapid, 699
أفعى ذات أنياب ثابتة
Elasmobranch, 1027
أسماك غضروفية الخياشيم
Elastin, 856
إلاستين
Elderberry (*Sambucus canadensis*), 724f, 734f
نبات البيلسان (*Sambucus canadensis*)
Eldonia, 632f *Eldonia*
Eldredge, Niles, 447
نيلز إلدرج
Electrical fish, 436, 899, 916
السمكة الكهربائية
Electrical synapse, 878
تشابك كهربائي
Electricity, detection of, 898t, 916
كهرباء، رصد
Electrocardiogram (ECG, EKG), 990f, 991
التخطيط الكهربائي للقلب (EKG, ECG)
Electroencephalogram (EEG), 888
تخطيط كهربائي للدماغ (EEG)
Electromagnetic spectrum, 147–48
طيف كهرومغناطيسي
Electron, 18–19, 18f
إلكترون
in chemical behavior of atoms, 19–20, 20f
السلوك الكيميائي ذرات
energy level of, 20–21, 21–22f
مستوى الطاقة
valence 21
تكافؤ
Electron acceptor, 121–22
مستقبل الإلكترون
Electronegativity, 24, 24t, 34
السالبية الكهربائية
Electron microscope, 61, 62t
المجهر الإلكتروني
microscopy of plasma membrane, 88–89, 89f
النظر إلى الغشاء الخلوي باستخدام المجهر
scanning, 61, 62t, 88
الماسح
transmission, 61, 62t, 88
النفاذ
Electron orbital, 19–22, 20f
مدار الإلكترون
Electron transport chain, 121f, 122, 123f, 127f, 131
سلسلة نقل الإلكترون
ATP production in, 131–35, 132–34f
إنتاج ATP في
photosynthetic, 152
البناء الضوئي
production of ATP by chemiosmosis, 132–33
إنتاج ATP عن طريق الأسموزية الكيميائية
Electroreceptor, 436, 916
الاستقبال الكهربائي
Element, 18
عنصر
inert, 21
خامل
in living systems, 21–22
في الأنظمة الحية
periodic table, 21, 22f
الجدول الدوري للعناصر
Elephant, 520, 520f, 705, 705f, 708t, 1021
فيل
Elephant bird (*Aepyornis*), 1239
طائر الفيل (*Aepyornis*)
Elephantiasis, 650
مرض الفيل
Elephant seal, 401–2, 402f, 1000f
الفقمة الفيل
Elevation, climate and, 1215, 1215f
الارتفاع، المناخ و
Elk, 1220, 1257
ألكة
Elm, 751f, 752
الدردار
El Niño, 1225–26, 1226f, 1234
ظاهرة النينو
Elongation factor, 294, 295f
عامل الاستطالة
EF-Tu, 294, 295f
EF - Tu
Embryogenesis, 380
التكوين الجنيني
Embryonic development, human, 1107–12, 1108–12f
التكوين الجنيني، في

الإنسان
في in plants. 742–48. 742–47f. 839
النباتات
EMBRYONIC FLOWER gene. of
Arabidopsis 829. 829f جين الزهرة الجنينية
في نبات رشاد الجدران
Embryonic stem cells. 340. 341f. 372.
خلايا جذعية جنينية 372f. 379–80. 379f
Embryo sac. 599. 599f. 838–
39.838f. 845 كيس الجنين (كيس جنيني)
Embryo transfer. 1084 نقل الجنين
Emergent properties. 4. 14 الخصائص
البارزة
Emerging viruses. 534–35 فيروسات
ناشئة
Emerson. R. A.. 233 ر. P. إيميرسون
Emery–Dreifuss muscular dystrophy.
246f Emery–Dreifuss muscular
dystrophy
Emigration. 1158 نزوح
Emotional state. 888 حالة عاطفية
Emphysema. 1010–11 إمفيزيما (انتفاخ
الرئة)
Emulsification. 971 استحلاب
Enamel. 555. 967f مينا
Enantiomer. 35. 35f متضاد ضوئي
Encephalitozoon cuniculi. 355f
Encephalitozoon cuniculi
Endangered species أنواع مهددة بالانقراض
conservation biology. 1256–57 بيولوجيا
المحافظة
preservation of. 1256 -57. 1256 - 57
f حفظ
Endemic species. 1239–42.1240f.
1241t أنواع مستوطنة
Endergonic reaction. 108. 109f تفاعل
مستهلك للطاقة
Endocarp. 750–51f غلاف داخلي
Endochondral development. of bone.
948–49 تكوين غضروفي داخلي للعظم
Endocrine–disrupting chemical. (EDC).
392 المواد الكيميائية المسببة لاضطراب الغدد
الصماء
Endocrine gland. 854. 920.920–21f.
specific glands 922–23t، غدة صماء. انظر
أيضًا غدد متخصصة
Endocrine signaling. 167. 167f الترميز
بالغدد الصماء
Endocrine system. 861. 862f.920–40
جهاز الغدد الصماء
Endocytosis. 100–101. 100f. 102t
إدخال خلوي
receptor–mediated. 100f.101. 102t
عبر المستقبلات
Endoderm. 625. 625f. 628.
640.852. 1088t. 1095–98.1095t.
1096–97f.1101f. 1103f إندودرم
Endodermis. 728–29f. 729.763–64.
764f بشرة داخلية
Endogenous opiate. 881 أفيون منتج داخليًّا
Endolymph. 907. 907f ليمف داخلي
Endomembrane system. 65.70–
74.512 جهاز أغشية داخلية
Endometrium. 1079 بطانة الرحم
Endometrial cancer. 1083 سرطان الرحم
Endometriosis. 925. 1083–84 التهاب
بطانة الرحم
Endonuclease. 266 محطم داخلي
Endoparasite. 1181 طفيل داخلي
Endophyte. 614. 614f فطريات النابت
الداخلي
Endoplasmic reticulum (ER). 68.70–
72. 79t. 82t الشبكة الإندوبلازمية
origin of. 563. 563f أصل
proteins targeted to. 295–96. 296f
البروتينات موجّهة نحو
rough. 70. 70–71f الخشنة
smooth. 70–71. 70f الناعمة
Endorphin. 881 إندورفين
Endoskeleton. . 676. 944. 945–
46.945f. 952f هيكل داخلي
of echinoderms. 676 شوكيات الجلد
of vertebrates. 684–85 لافقاريات
Endosperm. 599f. 600. 742.
742f.748. 748–49f. 753f.
839.844–45. 844–45f إندوسبيرم
Endosperm tissue. 599f. 600 نسيج
الإندوسبرم
Endospore. 548 بوغة داخلية
Endosteum. 949 سمحاق داخلي
Endostyle. 683. 683f رمح داخلي
Endo*Symbiont* theory. 76. 76f.564–
65. 564f نظرية التكافل الداخلي
Endosymbiosis. 76. 512.564–65.
564f تكافل داخلي
secondary. 564 ثانوي
Endothelin. 924 إندوثيلين
Endothelium. 924. 991. 991f إندوثيليوم
Endotherm. 697. 703. 865.987.
992f. 1005.1019–21. 1021f حيوان
داخلي الحرارة
Endotoxin. 1022 سم داخلي (إندوتوكسين)
Endurance training. 958 تمارين التحمل
Energy الطاقة. 106
flow in living things. 3. 106–7 التدفق في
المخلوقات الحية
flow through ecosystem. 1196–1201
التدفق في النظام البيئي
in food chains. 1198 في سلاسل الغذاء
forms of. 106. 1196 أشكال
harvesting by cells. 159–84 حصاد عن
طريق الخلايا
laws of thermodynamics. 107–8 قوانين
الديناميكا الحرارية
for movement. 954. 955f للحركة
for phloem transport. 770 للنقل في اللحاء
Energy–detecting receptor. 899 مستقبل
يرصد الطاقة
Energy expenditure. 977 إنفاق الطاقة
Energy intake. 1131–32. 1131f تناول
الطاقة
maximizing. 1132 يزيد إلى الحد الأقصى
Energy level. 20–21. 21f مستوى طاقة
engrailed gene. 382f. 385 جين *المُسَنَّن*
Enhancement effect. 154. 154f التأثير
المحسن
Enhancer. 313–14. 314–15f معزز
Enkephalin. 881 إنكيفالين
Enolase. 126f إينوليز
Enteric bacteria. 545f بكتيريا الأحشاء
Enterogastrone. 975 إنتروجاسترون
(المعدي المعوي)
Enterovirus. 527t فيروس معوي
Enthalpy. 108 محتوى الحرارة
Entoprocta. 629f. 637f داخلية الشرج
Entropy. 107–8. 108f تبدّد الطاقة
(الفوضى أو العشوائية)
Envelope. viral. 524. 524f غلاف، فيروسي
Environment، البيئة
effect on development. 391–92 تأثير في
التكوين الجنيني
effect on gene expression. 230t. 233.
233f. 307–8 تأثير في التعبير الجنيني
endocrine–disrupting chemicals in. 392
مواد كيميائية مسببة لاضطراب الغدد الصماء
individual responses to changes in،
47–1146 استجابات المخلوق للتغيرات في
limitations on population growth.
1156–58 الحدود على نمو الجماعة
Environmental variation، التغيرات البيئية
coping with. 1146–47 التلاؤم مع
evolutionary response to. 1147 استجابة
تطورية
EnviroPig. 346 خنزير بيئي
Enzymatic receptor. 169f. 169t. 170
مستقبل أنزيمي
Enzyme. 43–44. 45t. 111–15 الأنزيم
attached to membranes. 91. 91f مرتبط
بالأغشية
cofactors. 114–15 عوامل مرافقة
computer–generated model 364f نموذج
مُخلّق حاسوبيًّا
defects in gene disorders. 278 اختلالات في
الاضطرابات الجينية
electrophoresis of. 397 تهجير كهربائي
genetic variation in. 397 اختلافات وراثية
في
inhibitors and activators of. 114–16.
مثبطات ومنشطات 115–16f
mechanism of action of. 112. 112 - 13
f آلية عمل
multienzyme complex. 112. 113f. 128
معقد متعدد الأنزيمات
pH effect on. 52. 114. 114f تأثير الرقم
الهيدروجيني في
polymorphic. 397 متعدد الأشكال
RNA. 112–13 RNA
temperature effect on. 52. 114.114f.
403. 1018 تأثير الحرارة في
Enzyme–substrate complex. 112.112–
13f معقّد الأنزيم، والمادة الأساس
Eosinophils. 997–98f. 1046. 1047t
خلايا بيضاء حمضية
Ephedra. 589t. 596 *Ephedra*
Ephedrine. 596 إيفيدرين
Ephemeral. 831 Ephemeral
Epicotyl. 754f فوق الفلقات
Epidermal cells. of plants. 722.728f.
729 خلايا البشرة، في النباتات
Epidermal growth factor (EGF). 172.
201. 924 عامل النمو البشري (EGF)
Epidermis بشرة
of animals. 1001f الحيوانات
of plant. 718. 721. 729f. 737 f. 737
f النبات
of skin. 854. 992f. 1040 الجلد
Epididymis. 1073f. 1074 بربخ
Epiglottis. 967. 967f لسان المزمار
Epilimnion. 1222. 1222f طبقة علوية
Epinephrine. 167. 179. 881.
893.921. 923t. 927–28. 936.937f.
1022. 1102 إبينفرين
Epinephrine receptor. 179 مستقبل
إبينفرين
Epiparasite. 616 طفيل فوقي
Epiphyseal growth plate. 948 صفيحة نمو
الكردوس
Epiphyses. 948. 948f كردوس
Epiphyte 517–18. 1179، نبات متطفل
Epistasis. 230t. 233–34. 234f.241.
241f. 412 سيطرة فوقية (سيادة فوق تامة)
Epithelial tissue. 852–54. 855f. 855t
نسيج طلائي
columnar. 854. 855t عمادي
cuboidal. 854. 856t مكعب
keratinized. 854 كيراتيني
regeneration of. 854 تجدّد
simple. 854. 855t بسيط
squamous. 854. 855t حرشفي
stratified. 854. 855t طبقي
Epithelium. 853 غشاء طلائي (طلائية)
Epitope. 1045. 1045f مُحدِّد
See Excitatory postsynaptic EPSP . انظر
الجهد بعد التشابكي المهيج
potential
Epstein–Barr virus. 527t فيروس إيبستاين
– بار
Equatorial countercurrent. 1214f تيار
استوائي معاكس
Equilibrium constant. 109 ثابت الاتزان
Equilibrium model. of island
biogeography. 1208. 1208f نموذج اتزان
الجغرافية الحيوية للجزر
Equilibrium potential. 873. 873t فرق
جهد الاتزان (التوازن)
Equisetum. 591. 591f *Equisetum*
Equus. 423–24. 425f *Equus*
ER. *See* Endoplasmic reticulum ER. انظر
الشبكة الإندوبلازمية
Eratosthenes. 4–5. 5f إيراتوسثينز
Erection. 881. 1075 انتصاب
Erythrocytes. . 857t. 858. 997f.999.
999f خلايا الدم الحمراء
facilitated diffusion in. 95 الانتشار المسهل
في
membrane of. 88t غشاء
Erythropoiesis. 999 تكوّن خلايا الدم
الحمراء
Erythropoietin. 201. 939. 999
إريثروبويتين
genetically engineered. 341 مهندس وراثيًّا
Escherichia coli. 545f *Escherichia coli*
إشريشياكولاي
cell division in. 186–87. 186 - 87 f
الانقسام الخلوي في
conjugation map of. 550. 550f خريطة
الاقتران لـ
at high temperature. 1147 درجات حرارة
عالية
lac operon of. 308–10. 308–10f
lac المنطقة الفعالة
mutations in. 552 الطفرات في
replication in. 265–69 تضاعف في
Esophagus. 661. 862f. 964–
65f.965. 967–69f. 968. 974f مريء
Essay on the Principle of Population
(Malthus). 9–10 مقالة في مبادئ
المجموعات السكانية (مالثوس)
Essential amino acid. 980 أحماض أمينية
أساسية
Essential mineral. 980 معادن أساسية
Essential nutrient. 979–80. 980t مادة
غذائية أساسية
in plants. 777t في النباتات
EST. *See* Expressed sequence tag EST.
See Expressed sequence tag EST انظر
علامات التعاقبات المعبَّر عنها
Estradiol. 822f. 921. 923t.
1075t.1076. 1077f. 1078–
79.1084. 1110–11 إستراديول
Estrogen. 54. 170. 794. 926.
932.938. 1110f إستروجين
Estrogen receptor. 1084 مستقبل
الإستروجين
Estrous cycle. 1072. 1079–80 دورة
الشبق
Estrus. 1072 شَبَق
Estuary. 1223–24. 1230 مصب النهر
Ethanol. 34f إيثانول (كحول إيثيلي)
Ethanol fermentation. 127f. 137.137f.
610–11 تخمر كحولي
Ethics، أخلاقيات

ownership of genomic information. 366
ملكية المعلومات الوراثية
of stem cell research. 379–80
الخلايا الجذعية
value of biodiversity. 1244
قيمة التنوع الحيوي
Ethylene. 344. 768. 808. 813.814t.
إيثيلين 822–23. 823f
Ethylene receptor. 822 مستقبل الإيثيلين
Etiolation. 803. 803f استطالة في العتمة
Eucalyptus. 616 f. 737 يوكاليبتوس
Euchromatin. 189 كروماتين حقيقي
Eudicot. 496. 597 f.598. 729 f ذو
فلقتين حقيقي
leaf of. 732. 732f. 736–37 ورقة
Euglena. 568. 568f *Euglena*
Euglenoid. 567–68. 568f نظيرة اليوغلينا
Euglenozoa. ، 562f. 567–69. 568f
اليوغلينات
Eukarya (domain). 13. 13f. 482.508f.
510f. 511–14.511t. 545f حقيقية النوى
(فوق مملكة)
Eukaryote. 13. 512. 539. 561. 563
حقيقية النواة
cell division in. 542 انقسام الخلية في
cell structure in. 65–78. 79t تركيب
الخلية في
cell wall of. 67f. 79t. 82t الجدار الخلوي في
chromosomes of. 65. 69. 69f.188–
90. 188–90f. 542 كروموسومات في
compartmentalization in. 513. 542
التقسيم إلى حجرات في
cytoskeleton of. 65. 76–78. 77f هيكل
خلوي في
endomembrane system of. 65. 70–74
نظام الأغشية الداخلية
evolution of. 76. 76f. 187.563–65.
563–65f نشوء
flagella of. 66f. 79t. 80–81.80–81f.
82t. 542 أسواط
gene expression in. 297. 298t.304.
312–15. 313–15f التعبير الجيني في
genome of. 355f المحتوى الجيني
gene organization in. 357t تنظيم الجين في
noncoding DNA in. 356–57 DNA غير
المشفر في
key *Chara*cteristics of. 514t الخصائص
الرئيسة
multicellularity in. 513. 514t تعدد
الخلايا في
origin of. 512. 513f نشوء
posttranscriptional control in. 317–21.
317–20f التنظيم بعد النسخ في
prokaryotes versus. 82t.541–43 بدائية
النواة مقابل
promoters of. 287. 313–14. 314f
محفزات
replication in. 270–72.270–72f
التضاعف في
ribosomes of. 69. 69f رايبوسومات
sexual reproduction in. 512 التكاثر الجنسي
في
transcriptional control in. 304.312–16
التحكم في الاستنساخ عند
transcription in. 286–88.287–88f
الاستنساخ في
translation in. 293–94 الترجمة في
vacuoles of. 82t فجوات
Eumelanin. 234 صبغة يوميلانين (الميلانين
الحقيقي)
Eumetazoa (subkingdom). 626.629f.
640–44. 641–43f الحيوانات البعدية
الحقيقية
Euparkeria. 697f *Euparkeria*
European starling. 960f الزرزور الأوروبي
Euryarchaeota. 544f Euryarchaeota
Eusocial system. 1140. 1140f نظام
اجتماعي حقيقي
Eustachian tube. 683. 904. 904f أنبوب
إستاكيوس
Eutely. 649 ثبات عدد الخلايا
Eutherian. 520. 520f ثديي حقيقي
Eutrophic lake. 1164. 1222–23.
1227 بحيرة غنية بالمواد الغذائية
Evaporation. 1191 f. 1192 تبخير
Evaporative cooling. 1018. 1019f.
1021 تبريد التبخر
Evening primrose. 810. 840. 847 f.
848 زهرة الربيع المسائية
even-skipped gene 382f جين التخطي
Evergreen forest temperate. *See*
Temperate غابة دائمة الخضرة معتدلة. انظر
evergreen forest غابة دائمة الخضرة
warm moist. 1216f. 1217 دافئة رطبة
Evergreen plant. 848. 1220 نبات دائم
الخضرة
Evolution. 396. 506f. التطور
See also. Coevolution انظر أيضًا التطور
المشترك
of aerobic respiration. 140 التنفس الهوائي
agents of. 400–403. 400–403f عوامل
interactions among. 405–6. 405f
التفاعلات بين
of amphibians. 685، في البرمائيات
of animal body plan. 624–27. 624 –
27 f خطة جسم الحيوان
of animals. 576. 628–29. 629f في
الحيوانات
of bilateral symmetry. 624 تماثل جانبي
ثنائي
of biochemical pathways. 115–16
المسلك الكيميائي الحيوي
of birds. 422–23. 423f. 460.462.
464f. 685. 700–703. 700f. 702f
في الطيور
of body cavity. 625–26. 625f تجويف
الجسم
of *Brassica*. 492 *Brassica*
of complex *Chara*cters. 462. 464f
الصفات المعقدة
controversial nature of theory of.
429–30 الطبيعة الجدلية للنظرية
convergent. 428. 428f. 455.462.
495–96. 495f. 498 الالتقائي
cultural. 713 الثقافي
Darwin's theory of. 8–10 نظرية داروين في
of development. 489–500.626. 627f.
1103 التكوين الجنيني
of diseases. 467–68. 467–68f الأمراض
of endothermy. 987 ذوات الدم الحار
of eukaryotes. 76. 76f. 187.563–65.
563–65f حقيقية النوى
evidence for. 415–30 أدلة
age of Earth. 11 عصر الكرة الأرضية
anatomical record. 426–27. 426- 27 f
السجل التشريحي
biogeographical studies. 429
الجغرافية الحيوية
comparative anatomy. 11. 11f التشريح
المقارن
convergence. 428. 428f الالتقائي
development. 426f التكوين الجنيني
experimental tests. 410–11.410–11f.
420. 420f الدراسات التجريبية
fossil record 10. 421–26.422–26f
سجل أحفوري (المتحجرات)
homologous structures. 426. 426f
تراكيب متماثلة
imperfect structures. 426–27. 427f
تركيب غير كامل
molecular biology. 11. 11f الأحياء
الجزيئية
vestigial structures. 427. 427f تراكيب
مختزلة
of eye. 412. 412f. 427. 427f.498–
500. 499–500f.910–11. 911f العين
of eyespot on butterflywings. 495f بقعة
عينية من أجنحة الفراشة
of fish. 685–86. 688. 688f. 690
الأسماك
of flight. 464f. 960 للطيران
of flowers 466–67. 495–97.496–
97f. 836–38. 840 للأزهار
future of. 450. 450f مستقبل الـ
of gas exchange. 1001–2. 1001f تبادل
الغازات
gene flow and. 400. 400f.405–6.
405f حركة الجين
genetic drift and. 400–402f.401–2.
405 انجراف وراثي
genetic variation and. ، 396–97. 396 –
97 f. 412. 412 f تغيّر وراثي
of genomes 471–86 للمحتوى الجيني
of glycolysis. 125. 140 تحلل جلايكولي
of *homeobox* genes. 386–87 جينات
الصندوق المتجانس
of hominids. 711–13 عائلة الإنسان
of horses. 412. 412f. 423–25.
424–25f الخيول
of humans. *See* Human evolution البشر،
انظر تطور الإنسان
human impact on. 449 تأثير الإنسان في
of immune system. 1049 جهاز المناعة
on islands. 428–29. 441–42.441f.
712. 713f. 1175 على الجزر
of jaws. 685. 688. 688f الفكوك
of land plants. 516f. 582–83 نباتات
اليابسة
of mammals. 520. 520f. 685.706.
706t الثدييات
marsupial _placental convergence. 428.
428f الالتقاء التطوري للجرابيات _ المشيميات
of mitosis. 565 الانقسام المتساوي
of mollusks. 655 الرخويات
of multicellularity. 513 تعدد الخلايا
mutation and. 300. 400.400f. 405
الطفرة و
natural selection and. *See* Natural
selection الانتخاب الطبيعي و. انظر الانتخاب
الطبيعي
of nitrogen fixation. 140 تثبيت النيتروجين
of oysters. 423 المحار
of photosynthesis. 136–37.153. 182
البناء الضوئي
of plants. 387. 516–18.516–18f.
593. 596–97. 597f للنباتات
of primates. 709–14. 709–14f
للرئيسات
of prosimians. 709 قبل القردة
rate of. 443–48. 443–48f. 458
سرعة الـ
of reproductive isolation. 438–49.
439f العزل التكاثري
of reptiles. 685. 696–98. 696–98f
الزواحف
responses to environmental variation.
1147 الاستجابات للتغيرات البيئية
of segmentation in animals. 518. 519f.
626–27. 627f التقسيم في الحيوانات
of sharks. 689 أسماك القرش
of snakes. 423 الأفاعي
of social behavior. 1140–42 السلوك
الاجتماعي
in spurts. 447–48 على صورة انفجارات
of tissues. 624 الأنسجة
of tobacco. 475f. 478–79. 478f التبغ
use of comparative genomics. 359–60
استخدام علم الجينومات المقارن
of vertebrates. 685–86. 686. 87 f
الفقاريات
of whales. 423. 423f الحيتان
of wheat. 476f القمح
of wings. 494 الأجنحة
Evolutionary age. species richness and.
1207 العمر التطوري، غنى الأنواع و
Evolutionary conservation. 14 المحافظة
(الثبات) التطورية
Excision repair. 274. 274f الإصلاح
الاستئصالي
Excitation–contraction coupling. 956
انقباض العضلة مزدوج الاستثارة – الانقباض
Excitatory postsynaptic potential
(EPSP). 880–82. 880–81f.900–
901 جهد بعد تشابكي مهيج (EPSP)
Excretion. by kidney. 1032 الإفراز عن
طريق الكلية
Excretory duct. 649f قناة إخراجية
Excretory organs أعضاء الإخراج
of annelids. 1025f للحلقيات
of insects. 1025–26. 1025f للحشرات
Excretory pore. 649f. 1025f فتحة
إخراجية
Excretory system جهاز الإخراج
of annelids. 661. 661f للحلقيات
of arthropods 668f. 669
للمفصليات
of flatworms. 644. 645f644. 645f
للديدان المسطحة
of mollusks. 656–57 للرخويات
Exercise تمارين
cardiac output and. 995 الناتج القلبي و
effect on metabolic rate. 977 التأثير في
معدل الأيض
muscle metabolism during 958 أيض
العضلات خلال
oxygen requirement for. 1012 احتياجات
الأكسجين
Exergonic reaction. 108–9. 109f تفاعل
مطلق للطاقة
Exhalant siphon. 659.659f. 984f سيفون
الزفير
Exhalation. *See* Expiration شهيق. انظر
الزفير
Exocarp. 750–51f غلاف خارجي
Exocrine gland. 854. 921 الغدة خارجية
الإفراز
Exocytosis. 100–101. 101f. 102t
إخراج خلوي
Exon. 288–90. 289f. 319. 319f.
356 المشفّرة
Exon shuffling. 290 التعاقب المشفر
Exonuclease. 266. 268 محطم خارجي
Exoskeleton. 40. 40f. 667.939–40.
944–45. 945f. 952f هيكل خارجي
Experiment. 5f. 6 تجربة
control. 6 ضابطة
test. 6 اختبارية
Expiration. 1007–9. 1009f زفير
Exploitative competition. 1170 تنافس
استغلالي
Extension (joint). 952f مد (المفصل)
Expressed sequence tag (EST). 358
علامات التعاقبات المعبَّر عنها (EST)

Expression vector, 339 حامل التفعيل
Extensor muscles, 952f عضلات باسطة
External digestion, 606 هضم خارجي
External environment, sensing of 899f البيئة الخارجية، الإحساس بـ
External fertilization, 1069–71, 1070f, 1088 إخصاب خارجي
External genitalia, 1073f عضوا التناسل الخارجيان
External gills, 985f, 1002 خياشيم خارجية
Exteroreceptor, 898t, 899 مستقبل خارجي
Extinction, 448–49, 449f الانقراض
conservation biology, 1237–58 الحفاظ الحيوي (المحافظة الحيوية)
disruption of ecosystems and, 1252, 1253f توزيع النظام البيئي
due to human activities, 449 بسبب أنشطة الإنسان
due to prehistoric humans, 1238–39, 1238f بسبب الإنسان الأول (الإنسان البدائي)
factors responsible for, 1245–55, 1245–55f العوامل المسببة لـ
genetic variation and, 1254 التنوع الوراثي و
habitat loss and, 1245t, 1247–49 الموقع (البيئة التي تعيش بها)
in historical time, 1239, 1239t في العصور التاريخية
introduced species and, 1245t, 1250–52 إدخال نوع و
on island, 1208, 1208f على الجزيرة
of Lake Victoria cichlid fish, 445–46, 1256 سمك البلطي في بحيرة فكتوريا
loss of keystone species, 1252–54 فقدان الأنواع الجوهرية
overexploitation and 1245t, 1249–50 استغلال زائد
over time, 448–49 عبر الزمن
population size and, 1254–55, 1254–55 f حجم الجماعة و
in prehistoric time, 1238–39, 1238f أزمان ما قبل التاريخ
Extinction vortex, 1254 دوامة الانقراض
Extracellular compartment, 1023, 1023f جزء خارج خلوي
Extracellular digestion, 640, 641f, 964 هضم خارج الخلايا
Extracellular fluid, 1024 سائل خارج خلوي
ion composition of, 873t, 1024 المكونات الأيونية لـ
Extracellular matrix, 82, 82f, 388–90, 390f, 856, 1103 مادة بينية
Extracellular regulated kinase, 175f المفسفر المنظم من خارج الخلايا
Extraembryonic coelom, 1098 سيلوم جنيني إضافي
Extraembryonic membranes, 1097–98, 1098f أغشية جنينية خارجية
Extra-pair copulation, 1136f, 1137 تلقيح خارج الأبوين
Extraterrestrial life, 504, 504f حياة خارج الكرة الأرضية
Extremophile, 512, 541 محب للتطرف (متطرف)
Extrusion, 97, 97f إخراج
Eye, 910–15, 910–15f عين
of cephalopods, 659 رأسية القدم
compound, 668, 668f مركبة
development of, 498–500, 499–500f التكوين الجنيني
evolution of, 412, 412f, 427, 427f, 498–500, 499–500f, 910–11, 911f التطور
focusing of, 912f التبئير
innervation of, 894t التغذية العصبية
of insects, 412, 412f, 498, 498f, 668, 688 f الحشرات
of planarian, 498, 498f البلاناريا
of mollusks, 427, 427f, 498, 498f الرخويات
simple, 668 بسيطة
structure of, 910–11, 910–11f تركيب
of vertebrates, 427, 427f, 498, 498 f, 911 - 12, 911 - 12f اللافقاريات
Eye color لون العيون
in fruit fly, 238–39, 238f في ذبابة الفاكهة
in humans, 230t, 231 في الإنسان
eyeless gene, 498–99, 499f جين لا عين *eyeless*
Eye muscles, 911, 957f عضلات العين
Eye of potato, 735, 846 عين البطاطا
Eyespot بقعة عينية
on butterfly wings, 495f على أجنحة الفراشة
of flatworms, 645, 910, 910f على الديدان المسطحة
of green algae, 584 على الطحالب الخضراء
of planarian, 498, 498f, 500, 500f بلاناريا
regeneration in ribbon worm, 499–500, 500f التجديد في الدودة الشريطية

F

Fabry disease, 246f Fabry disease
Facial recognition, 889 تذكّر الوجوه
Facilitated diffusion, 94–95, 94f, 102t انتشار ميسَّر
Facilitation, 1185 تسهيل
Factor VIII, 247t العامل رقم 8
Facultative symbiosis, 614 التعايش الاختياري
FAD, 43, 980t فلافين أدينين ثنائي النيوكليوتيد (FAD)
$FADH_2$, $FADH_2$ contributing electrons to electron transport chain, 132, 132f منح الإلكترونات إلى سلسلة نقل الإلكترون
from Krebs cycle, 129, 129–30f, 131, 133–34f من دورة كربس
Falcon, 701t صقر
Falconiformes (order), 701t Falconiformes (رتبة)
Fallopian tube, 863f, 1077–80f, 1078–79, 1080, 1083, 1083f قناة فالوب
Fall overturn, 1222, 1222f انقلاب خريفي
False dandelion (*Pyrrhopappus carolinianus*), 752f الهندباء الكاذب (*Pyrrhopappus carolinianus*)
Family (taxonomic), 508f, 509 عائلة (تصنيف)
Family planning program 1164 برنامج تخطيط الأسرة
Family resemblance, 220, 220f تشابه عائلي
Fanconi anemia, 342t فقر دم فانكوني
Farsightedness, 912, 912f طول البصر
Fasting, 936, 977 صوم
Fast-twitch muscle fiber, 957–58, 957f ليف عضلي الومضة السريعة
Fat(s), 35t دهن (دهون)
absorption in small intestine, 972 الامتصاص في الأمعاء الدقيقة
caloric content of, 54 محتوى السعرات الحرارية
digestion of, 970–71, 975–76, 976t هضم
as energy-storage molecules, 54 بوصفها جزيئات تخزين للطاقة
structure of, 54–55, 54f تركيب
Fat globule, 856f كرية دهنية
Fatty acid(s), 36f, 89, 856 الحمض الدهني (الأحماض دهنية)
absorption in small intestine, 971f, 972 الامتصاص في الأمعاء الدقيقة
catabolism of, 38, 138–39f هدم
polyunsaturated, 54, 54f متعدد غير مشبع
saturated, 54–55, 54f, 90 مشبع
trans-fatty acids, 55 أحماض دهنية من نوع *trans* ترانس
unsaturated, 54–55, 54f غير مشبعة
Fatty acid desaturase, 90, 812 أنزيمات مزيلة إشباع الأحماض الدهنية
Fatty acid synthetase, 112 بناء الحمض الدهني
Feather, 464f, 700, 700f, 702f ريش
evolution of, 462, 464f, 702 تطور
Feather star, 678 النجم الريشي
Feces, 965, 972–73 براز
Fecundity, 1152, 1155–56 خصوبة
Feedback inhibition, 116, 116f, 135, 930, 931f تثبيط بالتغذية الراجعة
Feeding phase, 578 الطور المتغذي
Female reproduction, hormonal control of, 1075t الجهاز التناسلي الأنثوي (التنظيم الهرموني)
Female reproductive system, 863f, 1072, 1076–80, 1077–81f الجهاز التناسلي الأنثوي (جهاز التكاثر الأنثوي)
Femoral nerve 884f عصب فخذي
Femur, 692f, 862f, 945f عظم الفخذ
Fermentation, 127, 137, 137f تخمر
ethanol, 127f, 137, 137f, 610–11 إيثانول
Fern, 582f, 583–84, 588, 589t, 590–93, 591–93f, 735, 821 سرخس (خنشار)
Ferredoxin, 155, 155–56f فيريدوكسين
Ferritin, 45t الحديد
Fertilization, 206, 206–7f, 370, 1069–72, 1078f, 1088–92, 1088t, 1089–91f إخصاب
in amphibians, 1070–71, 1070f في البرمائيات
in birds, 1071–72 في الطيور
double, 599f, 600, 839, 844–45, 844–45f المزدوج
external, 657, 1069–71, 1070f, 1088 الخارجي
in fish, 1069–70, 1070f في الأسماك
internal, 657, 1070–72, 1088 الداخلي
in plants, 599f, 600, 844–45, 844–45f في النباتات
in reptiles, 1071, 1071f في الزواحف
Fertilization envelope, 1090 غلاف الإخصاب
Fertilizer سماد
nitrogen, 1193, 1193f النيتروجين
phosphorus, 1194, 1194f الفوسفور
pollution from, 775, 1222–23, 1227 التلوث من
variable-rate applicators, 776 التطبيق متباين المعدل
Fetal development, human, 1107–10 التكوين الجنيني في الإنسان
Fever, 1022, 1043 حمى
F_1 generation. *See* First filial generation الجيل F_1. انظر الجيل البنوي الأول
F_2 generation. *See* Second filial generation الجيل F_2. انظر الجيل البنوي الثاني
F_3 generation. *See* Third filial generation الجيل F_3. انظر الجيل البنوي الثالث
Fiber (dietary), 972–73 ألياف (غذائية)
Fiber (sclerenchyma), 724–25 ألياف (نسيج سكلارنشيمي)
Fibrin, 45t, 999–1000, 999f فايبرين
Fibrinogen, 997, 999f, 1000 مولد الفايبرين
Fibroblast(s), 856, 857t, 947f مولدة ألياف
Fibroblast growth factor, 375–76, 375–76f, 891, 1100 عامل نموّ الخلايا المولدة للألياف
Fibronectin, 82, 82f, 390, 390f فايبرونكتين
Fibrous joint, 950f مفصل ليفي
Fibrous root system, 731 مجموع جذري ليفي
Fibula, 692f, 945f شظية
Fick's Law of Diffusion, 1000 قانون فِك للانتشار
Fiddlehead, 592, 592f شديدة الالتفاف
Fig, 730–31f تين
Fight or flight" response, 881, 936" استجابتا "الكر أو الفر"
Filament (flower), 598, 598f, 836f, 837 خيط (الزهرة)
Filaria, 630t *Filaria*
Filariasis, 650 داء الفيلاريا
File clam, 659 المحار المبرد
Filial imprinting, 1122 انطباع البنوة
Filopodia, 565, 1095, 1095f أقدام خيطية
Filovirus, 365t, 527t, 535, 535f فيروس خيطي
Filter feeder 659, 683, 1103 متغذٍّ بالترشيح (ترشيحي التغذية) (تغذية عن طريق الترشيح)
Filtration, 1025 ترشيح
in kidney, 1030, 1031f في الكلية
Fimbriae, 1079f قمع
Finch, Darwin's, 8, 9f حسّون، داروين
beaks of, 407, 416–17, 416f, 438, 1173, 1173f مناقير
Finger, grasping, 709 إصبع، قابض
Fingernail, 863f ظفر
Fin whale, 1250, 1250f حوت الزعنفة
Fir, 589t, 594, 1220 التنوب
Fire blight, 554 اللفحة النارية
Firefly, 1127, 1128f يراعة مضيئة
Fireweed (*Epilobium angustifolium*), 843f عشبة النار *Epilobium angustifolium*
First filial generation, 222–23, 223f, 227–28, 227f الجيل البنوي الأول
First Law of Thermodynamics, 107, 1196 القانون الأول للديناميكا الحرارية
First trimester, 1107–10, 1108–10f الثلث الأول
Fish, 630t, 686–90, 686–90f سمك
aquaculture, 1229–30 الزراعة المائية
armored, 687t مدرع
bony, 689–90, 689–90f, 886f عظمي
cartilaginous, 686f, 688–89, 1027 غضروفي
*Chara*cteristics of 686–90 صفات لـ
chemical defenses of, 1176 الدفاعات الكيميائية
circulation in, 687, 697f, 985, 985f الدورة الدموية في
electrical, 916 كهربائي

evolution of. 685–86. 688. 688f.
تطور 690
extinctions. extinctions. 1239t. 1245t
انقراض
fertilization in. 1069–70. 1070f
الإخصاب في
hearing in. 904 السمع في
heart in. 985. 985f القلب في
jawed. 685–87. 688f ذات الفكوك
jawless. 687. 886f عديمة الفكوك
kidney of الكلية في
cartilaginous fish. 1027 الأسماك
الغضروفية
freshwater fish. 1026–27. 1027f
أسماك المياه العذبة
marine bony fish. 1027. 1027f أسماك
عظمية بحرية
lateral line system of. 903. 903f نظام
الخط الجانبي
lobe-finned. 686f. 687t. 690.690f.
الأسماك مفصصة الزعانف 692. 692f
nervous system of. 885f الجهاز العصبي
nitrogenous wastes of. 1029. 1029f
الفضلات النيتروجينية
path to land. 690. 690f المسار نحو اليابسة
prostaglandins in 925 البروستاجلاندينات
ray-finned. 686f. 687t. 690. 690f
الأسماك شعاعية الزعانف
reproduction in. 1070 التكاثر في
respiration in. 985. 1001–3f.1002–3 التنفس في
spiny. 687t. 688 شوكية
swimming by 959. 959f السباحة عن طريق
thermoregulation in. 1020. 1020f
التنظيم الحراري في
viviparous. 1070f ولودة
FISH. *See* Fluorescent in situ FISH. انظر
التهجين اللاسع في الموقع
hybridization
Fisheries/commercial fishing. 570. 1203. 1224–25. 1229.1249–50
الصيد التجاري
Fission. 1068 انشطار
Fitness. 404. 404f. 412. 1131 تلاؤم
Fixed action pattern. 1116–17. 1116f
نمط الفعل الثابت
Flagella. 65 الأسواط
of bacteria. 65. 65f. 548 البكتيريا
of dinoflagellates. 569 السوطيات الثنائية
الدوارة
of eukaryotes. 66f. 79t. 80–81.80–81f. 82t. 542 حقيقية النواة
of prokaryotes. 63f. 82t. 542.542f. بدائية النواة 546. 548
of protists. 565. 568f الطلائعيات
Flagellar motor. 547f محرك سوطي
Flagellin. 547f. 548 بروتين فلاجلين
Flame cells. 644. 1024–25. 1025f
خلايا لهبية
Flame scallop (*Lima scabra*). 654f
الإسكالوب اللهبي (*Lima scabra*)
Flatworm. 630t. 644–47.645–47f. 959 دودة مسطّحة
classification of. 645–47 تصنيف الـ
digestive cavity of. 644. 645f التجويف
الهضمي
excretion and osmoregulation in. 644. 645f. 1025. 1025f الإخراج والتنظيم
الإسموزي في
eyespot of. 645. 645f. 910. 910f بقعة
عينية
free-living. 645 حرة المعيشة
nervous system of. 645. 645f.884 الجهاز العصبي لـ
parasitic. 1181. 1181f طفيلية
reproduction in. 645. 645f التكاثر في
Flavin adenine dinucleotide. *See* FAD
فلافين أدنين ثنائي النيوكليوتيد (FAD)
Flavivirus. 526f. 527t فيروس الحمى
الصفراء
Flavobacteria. 510f Flavobacteria
Flavonoid. 779f فلافونويد
Flavr Savr tomato. 344 (طماطم) بندورة
محتفظة بالنكهة
Flax. 724–25 كتان
Flea 673t. 674 برغوث
Fleming. Walther. 188 والثر فليمنغ
Fleshy fruit. 1149f ثمرة لحمية
Flexion. 952f ثني
Flexor muscles. 952f عضلات قابضة
Flight. 622t. 960. 960f الطيران
evolution of. 464f. 960 تطور
in mammals 705–6. 705f في الثدييات
Flight muscles. 960 عضلات الطيران
Flight skeleton. 700 هيكل الطيران
Flipper. 959 زعنفة
Flocking behavior. in birds. 1140. 1141f سلوك الأسراب، في الطيور
Flooding. plant responses to. 768. 768–69f مغمورة، استجابة النبات
Flor. H. H.. 797 هـ. هـ. فلور
Floral determination. 833f. 834 تحديد
زهري
Floral leaf. 737 ورقة زهرية
Floral meristem. 834. 834–35f مرستيم
زهري
Floral meristem identity genes. 834–36
جينات هوية المرستيم الزهري
Floral organ identity genes. 834–36. 835f جينات هوية الأعضاء الزّهريّة
Florigen 832 فلوريجين
Flour beetle (*Tribolium*). 1182 الخنفساء
الدقيق
Flower. 590. 718f زهرة
complete. 836. 836f كاملة
evolution 495–97. 496–97f.836–38. 840. 1180 تطور
floral specialization. 837. 837f تخصص
زهري
floral symmetry. 495–96.837–38. 837f تماثل زهري
incomplete. 836 غير كاملة
initiation of flowering. 828–29. 828f
تنشيط الإزهار
morphology of. 598. 598f. 840 شكل
pistillate. 843. 843f أنوثة
production of 830–36. 830–35f إنتاج
autonomous pathway of. 832–34f.
833–34 مسار ذاتي
flowering hormone. 832 هرمون الإزهار
formation of floral meristems and floral organs. 834–36. 834–36f تكوين
المرستيمات الزهرية والأعضاء الزهرية
gibberellin-dependent pathway. 833
المسار المعتمد على الجبريلين
phase change and. 828–29.829f تحول
المرحلة
light-dependent pathway. 830–32. 830–31f. 834f المسار المعتمد على الضوء
temperature-dependent pathway of. 832. 834f المسار المعتمد على درجة الحرارة
separation of male and female structures. 843 فصل التراكيب الذكرية عن التراكيب الأنثوية
shape of. 495–96 الشكل
staminate. 843. 843f سداة
structure of. 598–99. 598f. 836–37، 884f تركيب
Flower color. 836. 841 لون الزهرة
in four o'clocks. 230t. 232.232f. 242
الساعة الرابعة
in garden pea. 222–26. 223f. 225f.
بازلاء الحديقة 229–30. 229f
Flowering hormone. 832 هرمون الإزهار
Flowering plant. 582f. 589t.596–600. 596–99f نبات زهري
dichogamous. 843. 843f ثنائية التزاوج
dioecious. 843 ثنائية المسكن
evolution of 466–67 تطور
extinctions. 1239t انقراض
fertilization in. 844–45. 844–45f
الإخصاب في
gamete formation in. 838–39، تكوين
الجاميتات
life cycle of. 598–600. 599f، دورة الحياة
monoecious. 843 أحادية المسكن
pollination in. *See* Pollination التلقيح في.
انظر التلقيح
Fluidity. membrane. 90 حالة الغشاء السائلة
Fluid mosaic model. 86. 86–87f.89–90 النموذج الفسيفسائي السائل
Fluke. 645–46. 646f دودة منبسطة
Fluorescence microscopy. 62t مجهر
الوميض (المجهر المُشع)
Fluorescent in situ hybridization (FISH). 351. 351f التهجين اللامع في الموقع (FISH)
Fluoxetine. 881 فلوكسيتين
Fly 673t. 674. 909 ذبابة
Fly agaric. 604f أغاريك الذباب
Flying fox. 960f الثعلب الطائر
declining populations of. 1253–54. 1254f تناقص أعداد الجماعات
Flying phalanger. 428f الفلنجر الطائر
Flying squirrel. 428f السنجاب الطائر
FMN. 980t FMN
Folic acid. 980t حمض الفوليك
Foliose lichen. 615f أشن ورقي
Follicle-stimulating hormone (FSH). 922t. 930. 933.1072. 1075. 1075t.1076–77f. 1079. 1084 هرمون منبه (فوليوز) منبه (محفز) للحويصلة (FSH)
Food الغذاء
caloric content of. 977 كمية الطاقة
fortified. 778 مركّز
Food chain. 1196. 1197f. 1201 سلسلة
غذائية
trophic levels within. 1196–99. 1197f
المستويات الغذائية عبر
Food energy. 977–79 طاقة الغذاء
Food intake. regulation of. 978–79
تناول الغذاء، تنظيم
Food poisoning. 545f حالات التسمّم
Food security. 778 الأمن الغذائي
Food spoilage. 613. 618 فساد الطعام
Food storage. in plants. 748. 748f
تخزين الطعام في النباتات
Food storage root. 731 جذر خازن للغذاء
Food supply مصدر الغذاء
population cycles and. 1159–60 دورات
الجماعة
worldwide. 365–66. 365–66f في العالم
Food vacuole. 566. 572. 572f فجوة
غذائية
Foolish seedling disease. 820
البادرات الحمقاء
Foot قدم
of birds 703 الطيور
of mollusks. 655f. 656. 959 الرخويات
Footprints. fossil. 711 بصمات رجل، أحفورة
Foraging behavior. 1131–32.1131f.
سلوك جمع الغذاء 1142. 1142f
Foraminifera (phylum). 565.577. 577f المثقبات (قبيلة)
Forebrain. 885–86. 885f. 885t دماغ
أمامي
human. 886–87f. 887–88. 889f في
الإنسان
Forelimb. of vertebrates. 11f.426. 426f الطرف الأمامي للفقاريات
Forensic science. 247. 334–35.334f. 365–66. 468 علم جنائي
Forest ecosystem النظام البيئي للغابة
biogeochemical cycles in. 1194–95. 1195f الدورات البيوجيوكيميائية في
effect of acid precipitation 1228 تأثير
الهطل الحمضي
fork head gene. in *Drosophila*. 1099 جين
رأس الشوكة، في ذبابة الفاكهة
Formed elements. 999 العناصر المشكلة
N-Formylmethionine. 293. 511t فورميل
الميثيونين
fosB gene. 1118–19. 1119f جين *fosB*
Fossil. dating of. 422. 422f. 540–41
الأحفورة، عمر
Fossil fuel. 1190f. 1191. 1228. 1232
وقود أحفوري
Fossil record. 421–26. 422–26f سجل
أحفوري
angiosperms. 596–97. 597f مغطاة
البذور
community. 1169 مجتمع
early eukaryotic 563. 563f حقيقية نوى
بدائية
evidence for evolution. 10.421–26. 422–26f دليل على التطور
gaps in. 423. 429 فجوات في
history of evolutionary change. 422–23. 422 f تاريخ التغير التطوري
microfossils. 540. 540f مستحاثات دقيقة
Founder effect. 401 تأثير المؤسس
Four o'clock. 810 الساعة الرابعة
flower color in. 230t. 232. 232f. 242
لون الزهرة في
Fovea. 911f. 912. 915 حفرة
Fox. 1220 ثعلب
FOXP2 gene. 483 جين *FOXP2*
F plasmid. 549–50. 549f بلازميد
الخصوبة F
F′ plasmid. 550 خلية سالبة لحامل الخصوبة
Fragile-X syndrome. 246f. 299. 366
متلازمة x الهش Fragile-X syndrome
Frameshift mutation. 280. 298 طفرة
إزاحة الإطار
Francisella tularensis. 365t *Francisella tularensis*
Frankia. 558 Frankia
Franklin. Rosalind. 259. 259f روزاليند
فرانكلين
Free energy. 108 طاقة حرة
Freely movable joint. 950f. 951 مفصل
حرّ الحركة
Free nerve ending. 901. 901f نهايات
عصبية حرة
Freeze-fracture microscopy. 88–89. 89f استخدام المجهر بعد عملية التجميد والكسر
Frequency-dependent selection. 406. 406f الانتخاب المعتمد على التكرار
Freshwater habitat. 1220–23. 1221–22f بيئات المياه العذبة
changes with water depth. 1221–22. 1221–22f التغيرات مع عمق الماء
organic matter in. 1220–22 المادة

العضوية في
oxygen availability in. 1220–22 توافر
الأكسجين في
plant adaptations to. 768–69f تكيفات
النبات
pollution and resource use. 1227–28
التلوث واستهلاك المصادر
Frog (*Rana*). 691. 691t. 693f. 964
ضفدع (*Rana*)
chromosome number in. 188t عدد
الكروموسومات في
declining populations of. 608.618.
618f تراجع أعداد التجمعات
desert adaptations in. 1147 التكيفات مع
الصحراء في
development in. 370f التكوين الجنيني في
fertilization in. 1070–71.1070f.
1091 الإخصاب في
gastrulation in. 1096. 1096f تكوين
الجاسترولا في
hybridization between species 436
التهجين بين الأنواع
locomotion by. 959. 960f الحركة عن
طريق
mating calls of. 1135f. 1136 نداءات
التزاوج
Froglet. 1071f الضفدع الصغير
Frond. 591–93. 592f ورقة ملتفة
Frontal lobe. 886f. 887 فص أمامي
Fructose. 37–39f. 38. 972 فركتوز
Fructose 1.6-bisphosphate. 126f فركتوز
1، 6 ثنائي الفوسفات
Fructose 6-phosphate. 126f. 159 فركتوز
6- فوسفات
Fruit. 590. 598. 724. 750 الثمرة
development of. 748. 750–52.750–
52f تطور الـ
dispersal of. 752. 752f انتشار
environmental adaptations of. 750–51
تحورات بيئية
formation of. 845 تكوّن
kinds of. 750–51f أنواع
ripening of. 822–23. 823f نضج
seedless. 816 دون بذور
Fruit bat. 1185. 1253–54 خفاش آكل
الفواكه (خفاش الفاكهة)
Fruit drop. 818 سقوط الثمار
Fruit fly (*Drosophila*) ذبابة الفاكهة
Drosophila
ADH genes of. 397 جينات *ADH*
behavioral genetics in. 1118 السلوك
الوراثي في
body color in. 244f. 245 لون الجسم
branchless gene in. 1100 جين عدم التفرع في
bristle number in. 420. 420f عدد الأهلاب
في
chromosome number in. 188t عدد
الكروموسومات في
development in. . 391. 491. 1099–
1100. 1099–1100f التكوين الجنيني في
pattern formation. 380–87. 381–86f
تكوين النمط
eye of. 498–99. 498–99f عين
eye color in. 238–39. 238f لون العين في
fork head gene in. 1099 جين رأس الشوكة
genetic map of. 244–45. 244f الخريطة
الجينية
genome of. 355f. 359. 473t. 480.
484 المحتوى الجيني (الجينوم)
Hawaiian. 439. 444. 444f هاواي
heart development in. 1100. 1100f
التكوين الجنيني للقلب في
heterozygosity in. 397 عدم تماثل الجينات
في
homeotic genes in. ، 5. 385–87.386–
87f الجينات المتجانسة في
Morgan's experiments with. 238–39.
238f تجارب مورغان على
pattern formation in. 380–87.
381–86f تكوين النمط في
forming the axis. 381–85. 383–84f
تكوين المحور
producing the body plan. 382f. 385
إنتاج خطة الجسم
proteasome of. 322f جسيم تحطيم البروتين
salivary gland development in. 1099.
1099f التكوين الجنيني للغدة اللعابية في
segmentation in. 385–87. 386–87f
التقسيم في
selection for negative phototropism in.
409. 409f الانتخاب الموجه للانتحاء الضوئي
السلبي في
sex chromosomes of. 239. 239t
كروموسومات الجنس
sex combs reduced gene in. 1099. 1099f
جين مشط الجنس المختزل في
tinman gene in. 1100. 1100f جين
tinman
transposons in. 482 المناطق القافزة في
wing traits in. 244f. 245 أشكال الجناح في
X chromosome of. 239. 243 كروموسوم x
Fruticose lichen. 615f الأشن الثمري
(فروتيكوز)
FSH. *See* Follicle-stimulating hormone
FSH. انظر هرمونًا منبهًا (محفزًا) للحويصلة
FtsZ protein. 187. 187f بروتين FtsZ
Fumarase. 130f فيوميريز
Fumarate 130f. 131 فيوماريت
Functional genomics. 361–63.362f.
483. 497 علم الجينومات الوظيفية
Functional group. 34. 34f مجموعة وظيفية
Fundamental niche 1170. 1170f عشب
أساسي
Fungal disease. 614 أمراض فطرية
in animals. 618. 618f في الحيوان
in humans. 618 في الإنسان
in plants. 617–18. 790–91.791f.
797f في النباتات
Fungal garden. of leafcutter ants. 617.
617f. 1141–42.1141f. 1179 حديقة
فطرية، النمل قاطع أوراق الشجر
Fungi. Lichen; Mycorrhizae 604–18
فطريات. انظر أيضًا الأشن، الفطريات الجذرية
body of. 605. 605f جسم
carnivorous. 606–7. 606f آكل اللحوم
cell types in. 604 أنواع الخلايا في
cytokinesis in. 196 انقسام السيتوبلازم في
ecology of. 612–17f. 614–17 بيئة
الفطريات
endophytic. 614. 614f النابت داخليًّا
key *Chara*cteristics of 604 الصفات الرئيسة
major groups of 607f. 607t المجموعات
الرئيسة
mating type in. 175 سلوك التزاوج في
mitosis in. 604–6 الانقسام المتساوي في
obtaining nutrients. 604.606–7. 606f
الحصول على الغذاء
phylogeny of. 607–8. 607f. 607t
العلاقات النشوئية
reproduction in. 604.606. 606f
التكاثر في
in rumen. 617 في المجتر
in symbioses. 614–17 في التعايش
Fungi (kingdom). . 13f. 14.
510.513f. 514t الفطريات (مملكة)
Fur. 704 الفراء
See also Coat color انظر أيضًا لون الفراء
thickness of. 1021. 1146. 1147f سُمْك
Fur seal (*Callorhinus ursinus*).
Callorhinus) فقمة الفراء 959.1158f
(*ursinus*
Fur trade. 1249 تجارة الفراء
Fusarium. 613. 618 الفيوزاريوم
fushi-tarazu gene. 382f جين *fushi-tarazu*
Fusion protein. 338f. 339 بروتين متحد
(مندمج)

G

GABA. 880 GABA (حمض جاما
أمينوبيوتيريك)
GABA receptor. 880 مستقبل جابا GABA
Galactose. 37f جلاكتوز
Galápagos finch. 8. 9f. 407.416–17.
416–17f. 438.444–45. 444–45f
حسون غالاباغوس
Gallbladder. 894t. 965. 965f.971.
971f. 975–76.975f. 976t المثانة البولية
Galliformes (order). 701t (رتبة)
Galliformes
Gallstone. 971 حصوة
Gametangium. 587. 593–94.609.
609f محفظة جاميتات
Gamete. 205. 206. 206–7f. 1068
جاميت
plant. 583. 583f. 838–39.838–39f
النبات
prevention of fusion of. 435t. 437 منع
اتحاد
Gametic intrafallopian transfer (GIFT).
1084 تقنية نقل الجاميتات داخل أنبوب فالوب
Gametocyte. 570f خلية جاميتية
Gametophyte. 583. 583f. 587.587f.
594. 599f. 838–39 طور جاميتي
Gametophytic self-incompatibil ity.
844. 844f عدم التوافق الذاتي للنبات الجاميتي
Ganglia. 861. 891 عقد عصبية
Ganglion cells. 870f. 913. 913f خلايا
عقدية
Gap genes. 382f. 385 جينات الفجوة
Gap junction. 180t. 182. 859 مفاصل
فجوية
Garden pea (*Pisum sativum*) بازلاء (بازلاء
الحديقة) (*Pisum sativum*)
chromosome number in. 188t عدد
الكروموسومات في
flower color in. 222–26. 223f.225f.
229f لون الزهرة في
genome of. 478 المحتوى الجيني
Knight's experiments with. 220 تجارب
نايت على
Mendel's experiments with. 220–27.
220–27f تجارب مندل على
choice of garden pea. 221. 221f اختيار
بازلاء الحديقة
experimental design. 221–22 مخطط
تجارب
seed traits in. 222–23f. 227f صفات
البذور في
Garrold. Archibald. 278 أرشيبالد غارود
Gas exchange. 1000–1002 تبادل الغازات
in animals. 1001f في الحيوانات
in aquatic plants. 768. 768–69f في
النباتات المائية
evolution of. 1001–2. 1001f تطور
in leaves. 737 في الأوراق
in lungs. 1008–9. 1008f في الرئات
in single cell organisms. 1001f في
المخلوقات وحيدة الخلية
in tissues. 1008f في الأنسجة
Gastric bypass surgery. 978 تخطي المعدة
جراحيًّا
Gastric gland. 969f غدة معدية
Gastric inhibitory peptide (GIP). 975.
975f. 976t.978–79. 979f الببتيد
المُثبِّط المعدي
Gastric juice. 968–69. 969f.973f.
975 عصارة معدية (GIP)
Gastric pit. 969f نقرة معدية
Gastric ulcer. 969 قرحة معدية
Gastrin. 975. 975f. 976t جاسترين
Gastrocnemius muscle. 862f. 957f
عضلة بطن الساق
Gastrodermis. 640. 640f. 1225 أدمة
معدية
Gastrointestinal tract. *See* العصارة المعدية
المعوية. انظر
Digestive tract القناة الهضمية
Gastropod. 655f. 656 معدي القدم
Gastropoda (class). 658. 658f معدية
القدم (طائفة)
Gastrotricha 629f. 637f هدبية المعدة
Gastrovascular cavity. 640f. 964.964f.
984. 984f تجويف معدي وعائي (تجويف معوي
وعائي)
Gastrula. 623. 1103f جاسترولا
Gastrulation. 390. 390f.
1088t.1094–98. 1095–98f تكوين
الجاسترولا (التبطّن)
in amphibians. 1096. 1096f في
البرمائيات
in aquatic vertebrates. 1096f في الفقاريات
المائية
in birds. 1096–97. 1097f في الطيور
in humans. 1108 في الإنسان
in mammals. 1097. 1097f في الثدييات
in sea urchins. 1095–96. 1095f في
قنافذ البحر
Gated ion channel. 94. 874 قناة أيونية
مبوبة
GA-TRXN protein. 821f بروتين GA-
TRXN
Gaucher disease. 342t مرض جاوشر
Gause. G. F.. 1171 جاوس
Gavial. 699 الغربال الهندي
G_1 checkpoint. 201 نقطة الضبط G_1
GDP. 894f GDP
Gecko. 699 وزغة (أبو بريص)
Gehring. Walter. 498 والتر غيهرنغ
Gel electrophoresis 327–28. 327f
التهجير الكهربائي عن طريق الهلام
DNA ،of DNA لـ
of enzymes. 397 للأنزيمات
Gene. 12. 13f. 224. 225t الجين
co-option of existing gene for new function.
493–94. 493f انتخاب جين موجود للقيام
بوظيفة جديدة
copy number. 484 عدد نسخ
inactivation of. 480–81. 481f عدم نشاط
migration from endosymbiotic
organelles. 565 الهجرة من عضيات التكافل
الداخلي
nature of. 278–79. 300 طبيعة
one-gene/*one*-polypeptide hypothesis.
279 فرضية جين واحد - عديد ببتيد واحد
pleiotropic effects of. 412 تأثير متعدد
الجينات
in populations. 395–412 في المجموعات
السكانية
protein-coding. 357t تشفير البروتين
segmental duplication. 356. 357t
التضاعفات القطعية
single-copy. 356 فردي النسخة
tandem clusters of. 356 مجاميع ترادفية

Gene disorder. 247–52. 247t اضطراب جيني (مرض جيني)
enzyme deficiency in. 278 نقص أنزيمي في
gene therapy for. *See* Gene therapy، المعالجة الجينية. انظر المعالجة الجينية
genetic counseling in. 251–52 الاستشارة الوراثية في
important disorders. 225t. 247t أمراض مهمة
prenatal diagnosis of. 251–52.251–52f التشخيص قبل الولادة
protein changes in. 247–49.247–48f تغيرات البروتين في
screening for. 366 الكشف عن
Gene duplication. 479–80. 479f.
Gene expression. 277–300. 297f التضاعف الجيني 496–97. 496–97f
التعبير الجيني (التعبير عن الجينات)
Central Dogma. 279. 279f المبدأ الرئيس
chromatin structure and. 315–16. 316f تركيب الكروماتين و
conserved genes expressed in different organisms. 482–83 التعبير عن الجينات المحافظة في الأنواع المختلفة
control of. 14. 303–22 التحكم
in development. 490–91. 1099 في التكوين الجنيني
developmental decisions. 1099 تحديد التكوين الجنيني
environmental effects on. 230t. 233. 233f. 307–8 التأثيرات البيئية في
in eukaryotes. 297. 298t. 304.312–15. 313–15f. 320f في حقيقيات النوى
genetic code. 280–82. 281t الشيفرة الوراثية
light-response genes. 803–4. 804f جينات الاستجابة - للضوء
microarray technology. 361–62. 362f تكنولوجيا الترتيب الدقيق
in polyploids. 479 في تعدد المجموعة الكروموسومية
posttranscriptional control. 317–21. 317–20f التنظيم الذي يتم بعد النسخ
in prokaryotes. . 297. 297t. 304.307–12. 308–12f في بدائيات النوى
proteomics. *See* Proteomics علم البروتيومات. انظر علم البروتيومات
regulatory proteins. 305–7. 305–7f بروتينات التنظيم
tissue-specific. in plants. 728f النسيجي المتخصص، في النباتات
transcriptional control. 304.307–10. 307–10f. 312–15 السيطرة على الاستنساخ
translational control. 321 التحكم في الترجمة
Gene flow. 400. 400f. 405–6. 405f. 450. 714 تدفق الجينات
interactions among evolutionary forces. 405–6. 405f التفاعل بين القوى التطوري
speciation and. 439 التنوع و
Gene-for-gene hypothesis. 797–98. 797–98f فرضية جين بجين
Gene gun. 344 المسدس الجيني
Gene interactions. 412 التفاعل بين الجينات
Gene pool. 434 مستودع جينات
Gene prospecting. 1243 سبر الجينات
Generalized transduction. 550–51 عملية التأثير العامة
General transcription factor. 312–13. 313–15f عوامل الاستنساخ العامة
Generation time. 474.1152. 1152f زمن الجيل
body size and. 1152. 1152f حجم الجسم و
Generative cell. 594. 599f. 600.838f. 844f خلية مولدة
Gene-related patent. 366 براءة اختراع الجين
Gene therapy. 342–43. 342t المعالجة الجينية
Genetic code. 41–42. 280–82. 281t الشيفرة الوراثية
in chloroplasts. 282 في البلاستيدات الخضراء
in ciliates. 282 في الهُدبيات
deciphering of. 280–81 فك
degeneracy of. 281 تأرجح
in mitochondria. 282 في الميتوكندريا
triplet nature of. 280 الطبيعة الثلاثية
universality of. 281–82 عمومية
Genetic counseling 251–52 استشارة وراثية
Genetic disease. *See* Gene disorder أمراض وراثية، انظر اضطرابًا جينيًّا (مرضًا جينيًّا)
Genetic drift. 400–402f. 401–2. 405. 439–40. 450 انجراف (إزاحة) وراثي
Genetic engineering. 282. 282f.339–40 الهندسة الوراثية
agricultural applications of. 343–46. 343–46f. 365–66 تطبيقات زراعية
bacteria and. 558. 558f البكتيريا و
human proteins produced in bacteria. 340–41 بروتينات الإنسان تنتج في البكتيريا
medical applications of. 340–43. 341–42f. 365 تطبيقات طبية
social issues raised by. 345 قضايا اجتماعية طُرحت عن طريق
Genetic map. 242–47. 350–52 الخريطة الجينية
correlation with physical map. 352–53 العلاقة مع الخريطة الطبيعية
of *Drosophila*. 244–45. 244f ذبابة الفاكهة
of *Escherichia coli*. 550f إشريشيا كولاي
of humans. 246–47. 246f في الإنسان
using recombination to make maps. 244–45. 244–45f استخدام إعادة الاتحاد لعمل خرائط
Genetic mosaic. 241 فسيفسائية الوراثة
Genetic privacy. 366 الخصوصية الجينية (الوراثية)
Genetic recombination. *See* Recombination إعادة الاتحاد الوراثي. انظر إعادة الاتحاد الوراثي
Genetics، علم الوراثة
behavioral. 1117–20. 1118–19f السلوكي
population. 397 المجموعات السكانية
prokaryotic. 548–53. 549–52f البدائيات
reverse. 340 عكسية
Genetic screen. 366 دراسة مسحية وراثية
Genetic template. 1123 قالب وراثي
Genetic variation. 216. 216f. 358 تنوع وراثي
in crop plants. 1242 في نباتات المحاصيل
evolution and. 396–97. 396–97f. 412. 412f تطور و
genes within populations. 395–412 الجينات ضمن المجموعات السكانية
in human genome. 358 في جينوم الإنسان
maintenance of. 406–7. 406–7f الحفاظ على
in nature. 397. 397f في الطبيعة
Gene transfer 549–50 انتقال الجين
horizontal. 481–82. 482f. 511.517–18. 517–18f. 542. 563 أفقي
vertical 481 عمودي
Genistein 793t جنيستين
Genital pore. 649f فتحة تناسلية
Genome. 12 المحتوى الجيني
of chloroplasts. 360–61 للبلاستيدات الخضراء
conserved regions in. 359–60 مناطق محافظة في
downsizing of. 478. 478f انخفاض حجم
eukaryotic. 355f حقيقيات النوى
gene organization in. 357t التنظيم الجيني في
noncoding DNA in. 356–57 غير المشفر في DNA
evolution of. 471–86 تطور
finding genes in. 355–56 العثور على الجينات في
gene swapping evidence in. 482 مقايضة الجينات في
human. *See* Human genome الإنسان، انظر الجينوم البشري
of mitochondria. 361 للميتوكندريا
prokaryotic. 355f بدائيات النوى
rearrangement of. 480. 480f إعادة ترتيب
size and complexity of. 355. 355f. 484 حجم تعقيد ودرجة
of virus. 524. 526 للفيروس
Genome map 350–53. 350–52f خريطة الجينوم
genetic. *See* Genetic map جينية. انظر الخريطة الجينية
physical. *See* Physical map طبيعية. انظر خريطة الطبيعية
Genome sequencing. 353–55.353–54f تعاقب الجينوم
clone-by-clone method. 354. 354f طريقة سلالة إثر سلالة
databases. 355–56 قاعدة البيانات
evolutionary relationships from. 457. 457f العلاقات التطورية من
shotgun method. 354. 354f الطريقة العشوائية
using artificial chromosomes. 353–54 استخدام الكروموسومات الاصطناعية
Genomic imprinting. 250–51. 378 البصمة الوراثية (الدمغة الوراثية)
Genomic library. 330 المكتبة الجينومية
Genomics. 349–66. 360–63f علم الجينومات
agricultural applications of 486 تطبيقات زراعية
applications of. 365–66. 365-66f تطبيقات
behavioral. 366 سلوكي
comparative. 359–60. 360–61f. 471–75. 472–73t. 485–86 مقارن
functional. 361–63. 362f. 483. 497 وظيفي
medical applications of. 485–86 تطبيقات طبية
ownership of genomic information. 366 ملكية المعلومات الوراثية
Genotype. 224 الطراز الجيني
Genotype frequency. 398–99.398f تكرار الطرز الجينية
Genotypic ratio. 224 نسبة الطراز الجيني
Genus. 507 جنس
Geobacter. 558 *Geobacter*
Georges Bank. 1224. 1224f. 1229 منحدر جورجيس
Geographic distribution. variation within species. 434. 434f التوزيع الجغرافي، الاختلافات بين الأنواع
Geographic isolation. 435t.450. 450f العزل الجغرافي
Geography. of speciation. 440–42.441–42f جغرافية التنوع
Geological timescale. 506f جدول الزمن الجيولوجي
Geometric progression. 9–10. 10f متوالية هندسية
Geranium. 732 الخبيزة
Gerbil. 1028 جربوع
Germ cells. 1073–74. 1073f خلايا جرثومية
Germinal center. 994 مركز جرثومي
Germination. of seeds. 390–91.391f. 600. 749. 753–54.753–54f. 803. 812. 824 انبات، البذور
Germ layer. 625. 625f. 852. 1095 طبقة جرثومية
developmental fates of. 1095t. 1103f مصير في أثناء التكوين الجنيني
formation of. 1095. 1096–97f تكوين
Germ-line cells. 206. 207f. 1087 خلايا الخط الجرثومي
Germ hypothesis. 6–7. 6f فرضية الجراثيم
GH. *See* Growth hormone GH. انظر هرمون النمو
Gharial. 698f غريال
GHIH. *See* Growth hormone GHIH. انظر الهرمون المثبط لهرمون النمو
Ghrelin. 933. 978. 979 غريلين
GHRH. *See* Grouth hormone, releasing hormone GHRH. انظر الهرمون المفرز لهرمون النمو
Giant clam (*Tridacna maxima*). 654f المحار العملاق (*Tridacna maxima*)
Giant ground sloth (*Megatherium*). 706t. 1238. 1238f الكسلان الأرضي الضخم (*Megatherium*)
Giant ragweed 848 الرجيد الضخم
Giant redwood (*Sequoiadendron giganteum*). 848f. 1215f شجرة الخشب الأحمر العملاقة (*Sequoiadendron giganteum*)
Giant squid. 655 الحبار العملاق
Giardia. 566. 567f *Giardia*
Gibberellic acid. 753f. 754 حمض الجبريلين
Gibberellin 768. 791. 813. 814t.820–21. 821f. 833. 834f جبريلين
Gibbon (*Hylobates*). 709. 710f الجابون (*Hylobates*)
Gibbs' free energy. *See* Free energy. انظر طاقة حرة Gibbs
GIFT. *See* Gametic intrafallopian transfer. GIFT. انظر تقنية نقل الجاميتات داخل أنبوب فالوب
Gigantism. 932. 932f. 940 عملقة
Gila monster. 699 وحش الهيليّة
Gill(s). 1002 (خياشيم) (خيشوم)
of bivalves. 659 ثنائية المصراع
external. 1002 خارجي
of fish. 687. 690. 985.1001–3f. 1002–3 السمك
internal. 687 داخلي
of mollusks. 655. 655f. 659f الرخويات
of mushroom. 604f عش الغراب
Gill arch. 688. 688f. 1002. 1003f قوس خيشومي

Gill chamber. 1103 غرفة خيشومية
Gill cover. 690 غطاء الخيشوم
Gill filament. 1002. 1003f خيوط خيشومية
Gill raker. 1003f مشط خيشومي
Gill slits. 683f. 688f. 966 شقوق خيشومية
Gingiva. 967f لثة
Gingko. 589t. 593. 595f. 596. 597f جنكو
Gingko biloba. *See* Maidenhair tree شعر البتول. انظر شجرة شعر البتول *Gingko biloba*
Ginkgophyta (phylum). 589t. 593. 595f. 596 النباتات الجنكيّة (قبيلة)
GIP. *See* Gastric inhibitory peptide.
GIP. 396. 396f. 459f. 705. 708t. انظر الببتيد المثبط المعدي
Giraffe (*Giraffa camelopardalis*). زرافة (*Giraffa camelopardalis*)
Girdling of tree 726
Gizzard قانصة
of annelids. 661 في الحلقيات
of birds. 964. 966. 966f في الطيور
of earthworm. 662. 964. 964f في دودة الأرض
GLABROUS3 mutant, in *Arabidopsis*. 723 طفرة في نبات رشاد الجدران *GLABROUS3*
Glaciation. 446–47. 447f امتداد الجليد
Glacier. 1148. 1184. 1184f جليد
effect of global warming on. 1233–34. 1233f أثر الاحتباس الحراري العالمي في
Glacier Bay, Alaska, succession at. 1184. 1184f الخليج المتجمد، ألاسكا، التعاقب في
Gladiolus. 734 جلاديولا
Gland (animal) غدة (الحيوان)
endocrine. 854 الصماء
exocrine. 854 خارجية الإفراز
Gland (plant). 736 غدة (نبات)
Glanville fritillary butterfly. 1151. 1151f فراشة جلانفيل
Glaucoma, juvenile. 226. 226f زَرَق العين اليافع
Gleaning bird. 1179–80. 1179f الطيور جامعة الفضلات
Gleason, H. A.. 1168 Gleason, H. A.
Gliding bacteria. 545f. 546 البكتيريا الانزلاقية
Gliding joint. Gliding joint. 951. 951f مفصل منزلق
Global climate change. 366f. 450. 1169. 1191 التغير العالمي في المناخ
crop production and. 782–84 إنتاج المحاصيل و
prehistoric. 1233 قبل التاريخ
Global warming. 392. 782–83. 1191. 1196. 1231–34. 1232–33f احتباس حراري (الدفيئة)
computer models of. 1232 نماذج حاسوب
effect on humans 1234 التأثير في الإنسان
effect on natural ecosystems. 1233. 1233f تأثير في الأنظمة البيئية الطبيعية
evidence for. 1233. 1233f دليل على
geographic variation in. 1231–32. 1231f التنوع الجغرافي في
Globular protein. 86 بروتين كروي
Globulin. 997 جلوبيولين
Glomeromycetes. 604. 604f. 610. 616 الفطريات الغلوميرية
Glomeromycota (phylum). 607f. 607t. 608 الفطريات الغلوميرية (قبيلة)
Glomerular filtrate 1026. 1032–33 الراشح
Glomerulus. 1026. 1026f. 1030–32. 1031f. 1033f كبّة
Glomus. 607t. 608 *Glomus*
Glottis. 967. 967f. 1005–6f. 1006 فتحة المزمار
Glucagon. 167. 923t. 938. 938f. 971f. 976–77. 977f جلوجاكون
Glucocorticoid. 936. 937f ستيرويدات قشرية سكرية
Gluconate metabolism. 412 أيض جلوكونيت
Gluconeogenesis. 936. 977 تكوين (تخليق) الجلوكوز
Glucose الجلوكوز
alpha form of. 38. 38f شكل ألفا لِـ
beta form of. 38. 38f شكل بيتا لِـ
blood. 937–38. 1032 في الدمِ
regulation of. 938f. 976–77. 977f تنظيم
catabolism of. 122–24 هدم
homeostasis. 936 اتزان داخلي
metabolism of. 936 عملية أيض
priming of. 124. 125f تحفيز
production in photosynthesis. 144–45. 145f. 147. 157–60. 158f إنتاج في البناء الضوئي
reabsorption in kidney. 1032 الامتصاص في الكلية
structure of. 37–38f. 38 تركيب
urine. 937. 1032 البول
1-phosphate. 159 جلوكوز 1- الفوسفات
6-phosphate. 126f. 977 جلوكوز 6- الفوسفات
Glucose-6-phosphate dehydro- -Glucose-6-phosphate dehydro genase deficiency. 246f genase deficiency
Glucose repression. 309–10. 310f التثبيط عن طريق الجلوكوز
Glucose transporter. 45t. 95. 99 جلوكوز ناقل (ناقل جلوكوز)
Glutamate. 138. 139f. 880. 901 جلوتاميت
Glutamic acid. 46. 47f حمض جلوتاميت
Glutamine. 47f جلوتامين
Glyceraldehyde 37f جليسرألدهايد
3-phosphate. 124. Glyceraldehyde 126f. 158–59. 158f جليسرألديهايد - 3 فوسفات
Glycerol. 55. 56f. 89 جليسرول
kinase deficiency. 246f Glycerol
kinase deficiency Glycerol
phosphate. 34f فوسفات الجليسرول
Glycine. 46. 47f. 880 جلايسين
Glycogen. 35t. 39–40. 39f. 977 جلايكوجين
breakdown of. 179. 179f. 977f تحطيم
liver. 977 الكبد
muscle. 958 العضلة
synthesis of. 977f تكوين
Glycogen synthase. 173. 173f. 179 مخلق الجلايكوجين
Glycogenolysis. 977 تحلُّل الجلايكوجين
Glycogen phosphorylase. 179. 179f مضيف فوسفات جليكوجين
Glycolipid. 72. 87. 87f. 88t. 180 دهون سكرية
Glycolysis. 122–27. 123f. 133f تحلل جلايكولي
ATP production in. 134–35. 134f إنتاج (ATP) في
evolution of. 125 تطور
Glycophorin. 88t جلايكوفورين
Glycoprotein. 70. 72. 87. 87f. 88t. 530 بروتين سكري
Glycoprotein hormone. 921. 922t. 930 هرمون البروتين السكري
Glyoxysome. 73 جلايوكيسوم
Glyphosate. 344. 344f جلايفوسيت
G2/M checkpoint. 198–99. 198–200f نقطة الضبط G2/M
Gnathostomulida. 629f. 637f ذات الفم
Gnathostomulida ذي الفكوك
Gnetophyta (phylum) 589t. 595f. 596. 597f النباتات النيتوية (قبيلة)
Gnetum. 589t. 596 *Gnetum*
GnRH. *See* Gonadotropin releasing hormone GnRH. انظر هرمون منشط الغدد التناسلية
Goat. 705 ماعز
Goblet cells. 854 خلايا كأسية
Goiter. 932. 932f مرض الجويتر
Golden mean. 732 الوسيط الذهبي
Golden rice. 345. 345f. 365 الأرز الذهبي
Goldenrod. 831 عصا الذهب
Golden toad (*Bufo periglenes*). 1245–46. 1245f الضفدع البرتقالي (*Bufo periglenes*)
Golgi, Camillo. 71 كاميلو، جولجي
Golgi apparatus. 71–72. 71f. 79t. 82t جهاز جولجي
Golgi body. 71. 727 أجسام جولجي
Golgi tendon organ. 902 عضو جولجي في الوتر
Gonad, indifferent. 1069. 1069f عضو جنسي، غير متمايز
Gonadotropin. 930 غدة جنسية
Gonadotropin-releasing hormone (GnRH). 930. 931f. 1076. 1076f. 1084 هرمون منشط الغدد التناسلية (GnRH)
Gonorrhea. 555t. 556. 556f السيلان
Gonyaulax. 569f *Gonyaulax*
Goose. 701t. 959 إوزة
egg retrieval behavior in. 1116–17. 1116f سلوك استعادة بيضة في
imprinting in. 1122. 1122f انطباع في
Gooseneck barnacle (*Lepas anatifera*). 672f برنقيل عنق الإوزة (*Lepas anatifera*)
Gorilla (*Gorilla*). 454. 454f. 709–14. 1129 الغوريلا
genome of. 480–81. 480f جينوم الـ
Gould, James 1129 جيمس جولد
Gould, Stephen Jay. 447 Gould, Stephen Jay
Gout. 246f. 1029 نقرس
gp120 glycoprotein. 530. 531f بروتين gp120 سكري
G_0 phase. 191. 201 طور G_0
G_1 phase. 191. 191f طور فجوي أول (G_1)
G_2 phase. 191. 191f طور فجوي ثان (G_2)
G protein. 170. 176–79. 176f. 893–94. 928 بروتين G
heterotrimeric. 176. 176f مختلف القطع الثلاث
G-protein-linked receptor. 92. 169f. 169t. 170. 176–79. 176f. 893–94. 909. 928 مستقبل مرتبط ببروتين G
Graafian follicle. 1077. 1078f حويصلة جراف
Graded potential. 874–75. 875f. 900 جهود متدرجة
Gradualism. 447. 448f التدرج
Graft rejection 378–79. 1051 رفض النسيج الطعم (المنقول)
Grain color, in corn. 230t. 233–34. 234f. 243–44. 243f لون الحبوب، في الذرة
Gram, Hans Christian. 546f هانس كريستيان جرام
Gram-negative bacteria. 64. 546–47. 546–47f بكتيريا- سالبة جرام
Gram-positive bacteria. 64. 510f. 544f. 546- 47. 546- 47 f بكتيريا - موجبة جرام
Gram stain. 546–47. 546–47f صبغة جرام
Grana. 75. 75f. 144f. 145 جرانا
Grant, Peter. 417. 438 بيتر جرانت
Grant, Rosemary. 417. 438 روزماري، جرانت
Granular leukocytes. 999 خلايا دم بيضاء مُحبّبة
Granulosa cells. 1076. 1078f. 1089f خلايا حبيبية
Granzyme. 1041. 1042f. 1050 جرانزيمات
Grape. 735. 735f. 821. 821f العنب
Grasping fingers/toes. 709 أصابع يد وأصابع قدم قابضة
Grass. 735–36. 842. 842f. 845–46. 1219–20 عشب، حشيش
Grasshopper. 239t. 668f. 673f. 673t. 674–75. 945f. 960. 984f. 1197f النطاط
jumping of. 952f قفز
Grasshopper mouse. 428f الفأر النطاط
Grassland, temperate. *See* Temperate grassland. 1219 أراضي الحشائش المعتدلة. انظر أراضي الحشائش المعتدلة
Gravitropism. 806–8. 806–7f تأود أرضي
negative 806f. 807 سلبي
positive. 807 إيجابي
Gravity sensing. 898t الإحساس بالجاذبية
in animals. 906–7f. 907–8 في الحيوانات
in plants. 727 في النباتات
Gray crescent. 1091. 1091f. 1105 الهلال الرمادي
Gray matter. 872. 890. 890–91f مادة رمادية
Gray whale. 1250 الحوت الرمادي
Gray wolf (*Canis lupus*). 1174. 1257 الذئب الرمادي (*Canis lupus*)
Grazing mammals, gleaning birds 1179–80. 1179f الثدييات العاشبة والطيور جامعة الفضلات
Greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*). 705f الخفاش حذوة الحصان الأعظم (*Rhinolophus ferrumequinum*)
Great tit (*Parus major*). 1132f. 1155f العصفور الكبير (*Parus major*)
Green algae. 460f. 512. 512–13f. 515–17. 564. 582. 582f. 584–86. 584–85f. الطحالب الخضراء
See also Lichen الأشنات
Greenbriar (*Smilax*). 729f البريار الأخضر (العليق) (*Smilax*)
Green fluorescent protein. 728f بروتين التوهج الأخضر
Greenhouse gas. 1196. 1232. 1232f غاز البيت الزجاجي
Greenling. 1252 أسماك الخضيري
Green manure. 776 السماد الأخضر
Green rod. 691 العصا الخضراء
Green sea turtle (*Chelonia mydas*). 698. 1127 سلحفاة البحر الخضراء (*Chelonia*)

(*mydas*)
Green snake (*Liochlorophis vernalis*). 698f
الأفعى الخضراء (*Liochlorophis vernalis*)
Green sulfur bacteria. 541
بكتيريا خضراء كبريتية
Gregarine. 571. 571f
جريجارين
Greyhound dog. 421f
الكلب السلوقي
Griffith, Frederick. 256. 256f
فريدريك جريفيث
Griffith, J 536
جريفيث
GroE chaperonin. 51. 52f
شبرونين GroE
Gross primary productivity. 1197
إنتاجية أولية إجمالية
Ground finch. 445
الحسّون الأرضي
large ground finch (*Geospiza magnirostris*). 9f. 416f
الحسون الأرضي الضخم (*Geospiza magnirostris*)
medium ground finch (*Geospiza fortis*). 417. 417f.438. 1173. 1173f
الحسون الأرضي المتوسط (*Geospiza fortis*)
small ground finch (*Geospiza fuliginosa*). 438. 1173. 1173f
الحسون الأرضي الصغير (*Geospiza fuliginosa*)
Ground meristem. 720. 721f.727–28. 727f. 743f. 747
مرستيم أساسي (نسيج مولّد أساسي)
Ground squirrel, foraging behavior
سنجاب الأرض، سلوك جمع الغذاء 1131
Ground substance. 856
مادة أساسية
Ground tissue. 718–19. 721. 724–25. 724f. 727–28f.733f. 744. 747
النسيج الأساسي
Groundwater. 786. 1191f. 1192
مياه جوفية
contaminated. 558
ملوثة
Grouper. 1130f
أخفس
Group living. 1128–30.1128–29f.
عيش الجماعة 1150
Group selection. 1137–38
انتخاب المجموعة
Grouse. 701t
طيهوج
Growth. 370
النمو
Allometric. 1111–12. 1112f
مختلف الأقيسة
as *Characteristic* of life. 3. 504
بوصفها خاصية للحياة
in plants، في النباتات
primary. 720. 733f
أولي
secondary. 720. 733f
ثانوي
Growth factor. 200–201. 201f.924. 930
عامل النمو
and cell cycle. 200. 201f
الدورة الخلوية
characteristics of *Chara*. 200–201
خصائص
Growth factor receptor. 200. 202f
مستقبل عامل النمو
Growth hormone (GH). 921.922t. 930. 932f
هرمون النمو
genetically engineered. 341.341f. 933
المهندس وراثيًّا
Growth hormone–inhibiting hormone (GHIH). 930
الهرمون المثبط لهرمون النمو (GHIH)
Growth hormone–releasing hormone (GHRH). 930
الهرمون المفرز لهرمون النمو (GHRH)
Growth media. 552
وسط غذائي
Gruiformes (order). 701t
Gruiformes (رتبة)
G_1/S checkpoint. 198–99.198–200f
نقطة الضبط G_1/S
GTP. 130f. 131. 170. 288.
GTP جوانوسين ثلاثي الفوسفات 288f.293f. 294. 894f
GTP-binding protein. *See* G protein
بروتين مرتبط بجوانوسين ثلاثي الفوسفات GIP. انظر بروتين G
Guanine. 41. 258. 258f
جوانين
Guano. 1029
جوانو
Guanylyl cyclase. 171
أنزيم محلق جوانيل
Guard cells. 160f. 722. 722f. 737.737f. 766. 766f. 824f
خلايا حارسة
Guinea pig. 979
الخنزير الغيني
Gulf Stream. 1214f
تيار الخليج
Gull. 701t. 1131f
نورس
Gullet, of ciliates. 572. 572f
مريء، الهدبيات
Guppy. 1135
سمكة الزينة الغطساء
selection on color in. 410–11 410–11f
انتخاب على اللون في
Gurdon, John. 376
جون غوردون
Gurken protein. 384. 384f
بروتين Gurken
GUS gene. 363f
جين *GUS*
Gut. 964
أمعاء
Guttation. 764
إدماع
Gymnophiona. *See* Apoda (order)
الديدان العمياء. انظر البرمائيات عديمة الأطراف Gymnophiona (رتبة)
Gymnosperm. 582f. 593–96. 597 f. 725 f
مُعرّى بذور
Gynoecium. 598. 598f. 836f. 837
متاع
Gyre. 1214. 1214f
حركة دائرية
Gyrus. 887
تلفيف (التواء)

H

HAART therapy. 532f. 533
المعالجة عالية الفعالية ضد الفيروس الراجع (HAART)
Haberlandt, Gottlieb. 818
جوتليب هابرلاندت
Habitat destruction. 1242. 1244–45. 1247f
تدمير البيئة
Habitat fragmentation. 1245. 1248–49. 1248f. 1258
تجزء البيئة
Habitat loss. 1227–29. 1228f. 1233–34. 1238. 1245t. 1247–49. 1247f
فقدان البيئة
Habitat restoration. 1256. 1256f
استعادة البيئة
cleanup and rehabilitation. 1256
التنظيف وإعادة التأهيل
pristine. 1256
القديم (البدائي)
removal of introduced species. 1256
إزالة الأنواع الدخيلة
Habituation. 882. 1120
تعود
Haemophilus influenzae. 349–50. 349f. 355 *Haemophilus influenzae*
hairy gene. 382f. 385
جين وجود الشعر
Haldane, J. B. S.. 1138
ج. ب. س هالدين
Half-life. 19. 422
الزمن النصفي
Halichondrites. 632f *Halichondrites*
Hallucigenia. 632f *Hallucigenia*
Halobacterium. 92f. 510f. 544f *Halobacterium*
Halophile. 512. 513f
محبة للملوحة
Halophyte. 769
محبة للملوحة
Halorespiration. 558
تنفس هالوجيني
Haltere. 674
الموازن
Hamilton, William D.. 1138
ويليام د. هاميلتون
Hamilton's rule. 1138–39
قاعدة هاملتون
Hamlet bass (*Hypoplectrus*). 1068f
سمكة هاملت باس (*Hypoplectrus*)
Hamstring muscles 952f
عضلات باطن الركبة (المأبض)
Handicap hypothesis 1135
فرضية الإعاقة
Hansen disease. 555t
مرض هانسن (الجذام)
Hantavirus. 535
فيروس هنّتا
Haplodiploidy. 1140. 1140f
فردية - زوجية المجموعة الكروموسومية
Haplodiplontic life cycle 583.583f.
دورة حياة أحادية ثنائية الكروموسومات 585. 589
Haploid (*n*). 190. 206.206–7f. 224. 622. 1068.1073. 1091
العدد الفردي (الأعداد الفردية) (أحادية الكروموسومات)
Haplopappus gracilis. 188t *Haplopappus gracilis*
Haplotype, genomic. 358. 359f
الجينومات أحادية النوع
Harbor seal. 1252. 1253f
فقمة الخليج
Hard palate. 967f
سقف الحلق الصلب
Hardy, G. H.. 398
جودفري هاردي
Hardy–Weinberg equilibrium، هاردي - واينبرغ
Hardy–Weinberg principle. 398–99
مبدأ هاردي - واينبرغ
Hare. 708t. 973
الأرنب البري
Harlow, Harry. 1122
هاري هارلو
Harris tweed. 615
صوف هاريس
Hashimoto thyroiditis. 1058
مرض هاشيموتو
Haustoria. 731. 791
ماصات
Haversian canal. 948f. 949
قناة هافيرس
Haversian system. 947–48f. 949
نظام هافيرس
Hawaiian *Drosophila* 439. 444. 444 f
ذبابة الفاكهة في هاواي
Hawaiian Islands. 752. 1239
جزر هاواي
Hawk. 459f. 701t. 1197f
صقر
Hay fever. 1059
حمى القش
H band. 953–54. 953–54f
شريط H
HCG. *See* Human chorionic gonadotropin HCG، انظر هرمون منشط للغدد التناسلية الكوريوني البشري
Head
of vertebrates. 684. 685f
الفقاريات الرأس
postnatal development in humans. 1111–12. 1112f
تطور الجنين في الإنسان بعد الولادة
Health effect, of global warming. 1234
تأثيرات في الصحة للاحتباس الحراري
Hearing 898t. 903–7. 903–7f
سَمع
Heart. 862f. 985
قلب
of amphibians. 691. 985–86. 986f
البرمائيات
of birds. 986–87. 987f
الطيور
cardiac cycle. 988. 989–90f
الدورة القلبية
contraction of. 991
انقباض
development in *Drosophila*. 1100
التكوين الجنيني في ذبابة الفاكهة
electrical excitation in. 989–91. 990f
التهيج الكهربائي في
embryonic. 1108
الجنين
of fish. 985. 985f
الأسماك
four-chambered. 988–91
رباعي الحجرات
of humans. 989–90. 989–90f
الإنسان
innervation of. 894t
التغذية العصبية
of insects 668. 668f. 984f. 985
الحشرات
of mammals 986–87. 987f
الثدييات
of reptiles. 697. 697f. 985–86
الزواحف
Heart attack. 994. 1000
جلطة قلبية
Heartbeat. 987
نبض القلب
fetal. 1108
الجنين
Heart disease, chlamydia and. 557
أمراض القلب، الكلاميديا و
Heart rate. 996
معدل ضربات القلب
Heart sounds. 988
أصوات القلب
Heat. 106–7. 1196. 1199
الحرارة
sensing by pit vipers. 916. 916f
الإحساس عن طريق النقر السامة
Heath hen (Tympanuchus cupido)
دجاج الطهيوج 1254. 1254f
(Tympanuchus cupido)
Heat-losing center. 1022
مركز فقدان الحرارة
Heat loss. 992. 992f
فقدان الحرارة
Heat of vaporization 28
حرارة التبخر
of water. 27t. 28
في الماء
Heat-promoting center. 1022
مركز تحفيز الحرارة
Heat receptor. 898t
مستقبل حرارة
Heat sensing. 898t
إحساس بالحرارة
Heat shock protein (HSP). 51.812–13
بروتين الصدمة الحرارية (HSP)
Heat source. 1019
مصدر الحرارة
Heat transfer. 1018–19. 1019f
نقل الحرارة
Heavy metal
عنصر ثقيل
endocrine-disrupting chemicals. 392
مواد كيميائية مسببة لاضطراب الغدد الصماء
phytoremediation for. 786. 786f
المعالجة النباتية للملوثات
tolerance in bent grass. 405. 405f
التحمل في الحشيش المنحني
Hedgehog. 704
القنفذ
Height. 230t. 231. 231f
طول
Helical virus. 525
فيروس حلزوني
Helicase. *See* DNA helicase
محلل الحلزون. انظر محلّل DNA
Helicobacter. 545f Helicobacter
Helicobacter pylori. 555t. 556. 969
Helicobacter pylori
Heliconia imbricata. 841f Heliconia imbricata
Helioconius sara. 792 Helioconius sara
Heliotropism. 810. 810f
تتبّع الشمس
Helium. 22f
الهيليوم
Helix-turn-helix motif. 50. 51f.306. 306f. 311
موتيف حلزون - لفة - حلزون
Helpers at the nest. 1137–38
المساعدون في العش
Helper T cells. 530. 1047t. 1049–51. 1049t. 1052f.1059–60. 1064. 1064f
خلايا T مساعدة
Hemagglutinin. 534. 1063
هيماجلوتينين
Hematocrit. 999
بروتين المخثّر الدموي (H)
Hematopoiesis. 998f. 999. 1046. 1049
هيماتوكريت
Heme group. 1011. 1012f
إنتاج خلايا الدم (تكوين الدم)
Hemichordata (phylum). 629f. 631t
مجموعة الهيم
Hemiptera (order) 673t
نصفية الحبل (قبيلة)
Hemlock. 594. 794. 1185. 1220
نصفية الأجنحة (رتبة)
Hemocyanin. 1012
الشوكران
Hemoglobin. 44f. 45t. 50. 53.247t. 999. 1011–14
هيموسيانين
affinity for carbon dioxide. 1014f
هيموجلوبين
affinity for nitric oxide. 1014
عشقه لثاني أكسيد الكربون
effect of pH and temperature 1012–13. 1013f
عشقه لأكسيد النيتريك
evolution of. 11. 11f
تأثير درجة الحموضة والحرارة
تطور

structure of. 48. 50. 1012. 1012f
تركيب
Hemoglobin E. 50
هيموجلوبين E
Hemolymph. 984f. 985
ليمف دموي (هيموليمف)
Hemolytic disease of the new- born. 1060
تحلّل الدم عند حديثي الولادة
Hemophilia. 225t. 240–41.
240f.246f. 247t نزف الدم الوراثي (الناعور)
gene therapy for. 342t
المعالجة الجينية لـ
Royal pedigree. 240–41. 240f
شجرة النسب الملكي
Hemorrhage. 995
نزف الدم
Hemorrhagic fever. 535
الحمى النزفية
Hemp. 726
القنب
Hensen's node. 1106
عقد هِنْسِن
Hepadnavirus. 527t
فيروس الكبد الوبائي
Hepaticophyta (phylum). 586
النباتات الكبدية (قبيلة)
Hepatic portal vein. 972. 976
وريد كبدي بابي
Hepatitis B. 527t. 535
التهاب الكبد الوبائي B
Hepatitis virus. 535
فيروس الكبد الوبائي
Herb. 589t. 811
عشب
Herbaceous plant. 847–48
نبات عشبي
Herbal remedies. 794–95
العلاجات العشبية
Herbicide. 817f. 818
مبيد عشبي
Herbicide resistance. in transgenic plants. 344. 344f. 363. 363f
مقاومة المبيدات النباتية، في النباتات المعدلة جينيًّا
Herbivore. 622t. 705. 964
عاشب التغذية أو عاشب، آكل أعشاب
digestive system of. 974f
الجهاز الهضمي
global climate change and. 783
تغير المناخ العالمي و
plant defenses against. 1175–76.
1175f دفاعات النبات ضد
teeth of. 705. 705f. 966. 966f
أسنان
in trophic cascade. 1193f.1196.
1197–98f. 1199.1202–3. 1204f في الشلال الغذائي
Heredity *See also* Gene *entries*. 219–34.
ورائة. انظر أيضًا الجينات
as *Chara*cteristic of life. 504
بوصفها خاصية للحياة
mechanism as evidence for evolution 11
آلية بوصفها دليلًا للتطور
Hermaphrodite. 645. 657
خناث
Hermaphroditism. 1068–69. 1068f
تخنث
sequential. 1068
تعاقبي
Hermit hummingbird. 841f
طائر الطنان من النوع الناسك
Heroin. 881
هيروين
Heron. 701t
البلشون (مالك الحزين)
Herpes simplex virus. 515f.526f. 527t
فيروس القوباء
Herring. 1252. 1253f
سمك الرنجة
Hershey–Chase experiment. 257–58.
257f تجربة هيرشي وتشيس
Heterochromatin. 189. 209
كروماتين متغاير (متباين)
constitutive. 356
المتباين التركيبي
Heterochrony. 491
اختلاف التزامن
Heterocyst. 558
خلية الكيس المختلف
Heterokaryon. 605. 613
فطر متغاير النوى
Heterosporous plant. 589–90. 589t
نبات مختلف الأبواغ
Heterotherm. 1019
حيوان متباين الحرارة
Heterotrimeric G protein. 176. 176f
بروتينات G مختلفة القطع الثلاث
Heterotroph. 120. 553. 604.1196.
1198f غير ذاتي التغذية، عضوية التغذية
Heterozygosity. 397
عدم تماثل الجينات
Heterozygote. 224. 225t. 398–99
غير متماثلة
Heterozygote advantag 407. 407f
تماثل الجينات غير
Hexaploid. 476f
سداسي المجموعة الكروموسومية
Hexapoda. 672. 674
سداسية الأرجل
Hexokinase 126f
هيكسوكاينيز
Hexosaminidase A. 247t
هيكسوزأمينيديز أ
Hfr cells. 549 f. 550
خلايا ذات قدرة خلط عالية
Hibernation. 1023
بيات شتوي
High-density lipoprotein (HDL) 995
بروتين دهني ذو كثافة عالية (HDL)
Hill. Robin. 147
روبن هيل
Himalayan rabbit. 233
أرنب هيملايا
Hindbrain. 885. 885 - 86f. 885 t
دماغ خلفي
Hinge joint. 951. 951f
مفصل رزي (ثنائي الاتجاه)
Hippocampus. 885. 885t.888. 889
قرن آمون
Hippopotamus. 520. 520f. 1239
فرس النهر
Hirudinea (class). 662–63. 663f
العلق الطبي (طائفة)
Histamine. 165. 1042. 1043f.1044.
1046. 1059. 1059f هستامين
Histidine. 47f
هستيدين
Histogram. 231. 231f
المخطط النسيجي
Histone. 68. 189. 189f. 315–16.316f. 514t
هستون
Histone acetylase. 316. 316f
أنزيم مضيف الأستيل (أستيليز) للهستون
HIV. *See* Human immunodefi ciencyvirus HIV. انظر
المكتسبة الإنساني
HLA. *See* Human leukocyte HLA. انظر
مولد ضد خلايا الدم البيضاء في الإنسان
antigen مولد ضد
H.M.S. *Beagle* (Darwin's ship) 1.1f. 8. 9f. 416
السفينة بيجل (سفينة داروين)
HOBBIT gene. in *Arabidopsis*. 746–47.
746f جين *HOBBIT*، في نبات رشاد الجدران
Holistic concept. of communities. 1168
مبدأ الكلية (أو الشمولية) للجماعات
Holly. 818
نباتاتها
Hollyhock. 831
خطمي
Holoblastic cleavage. 1092–93.1093f
تفلج كامل الانشطار
Holothuroidea (class). 678. 678f
كلية الصفائح (طائفة)
Holt–Oram syndrome. 494
Holt تناذر Oram –
Homeobox. 386
الصندوق المتجانس (الذاتي)
Homeobox genes. 5. 490. 632
جينات الصندوق المتجانس، (الذاتي)
Homeodomain. . 306. 386–87.490.
518 المنطقة المتجانسة
Homeodomain motif. 306. 307f
موتيف المنطقة المتجانسة
Homeodomain protein. 14. 14f
بروتين المنطقة المتجانسة
Homeosis. 491
تأثر مكاني
Homeostasis. 14. 304. 864–66.864f. 929f. 1146
الاتزان الداخلي
as *Chara*cteristic of life. 3. 504
بوصفها خاصية للحياة
Homeotherm. 1019
حيوان ثابت (ذاتي) الحرارة
Homeotic genes. 1104
الجينات المتجانسة
in *Drosophila*. 385–87. 386–87f.
1099 في ذبابة الفاكهة
evolution of. 386–87
تطور
in mouse. 386f
في الفأر
Home range. 1132. 1248
نطاق البيت
Homing instinct. 1125
غريزة الوطن
Hominid. 709–11
عائلة الإنسان
compared to apes. 710
مقارنة بالقرود
evolution of. 710–13
تطور
Hominoid. 709–10. 710f
الإنسانيات
Homo erectus. 712
الإنسان القائم Homo erectus
Homo ergaster. 711–12. 712f Homo ergaster
Homo floresiensis. 712. 713f
إنسان فلورس Homo floresiensis
Homo habilis. 711–12
الإنسان الأول Homo habilis
Homo heidelbergensis 712
إنسان أثيوبيا Homo heidelbergensis
Homo neanderthalensis. 338. 712
إنسان وادي نيندر Homo neanderthalensis
Homo rudolfensis. 711–12 Homo rudolfensis
Homo sapiens. 712–13
الإنسان الحكيم Homo sapiens
Homogentisic acid. 278
حمض هوموجينيستك
Homokaryotic hyphae. 605
خيوط مثلية النوى
Homologous chromosomes. 190.190f.
208–9. 208f كروموسومات متماثلة
Homologous structures. 11. 11f.426.
426f. 461–62. 494. 1076 تراكيب متماثلة
Homologues. 190
متماثلة
Homoplasy. 456–58. 457f.461–62.
463f. 495. 498 تجانس التقويم والشكل
Homoptera (order). 672–73f
متماثلة الأجنحة (رتبة)
Homosporous plant. 588. 589t
متجانسة الأبواغ
Homozygote. 224. 225t
متماثل الجينات
Honeybee (Apis mellifera). 509.913.
1068. 1128.1140–41. 1140f نحل العسل (Apis mellifera)
dance language of. 1128–29. 1129f
لغة الرقص في
Honeydew. 1180
النمل الندى العسلي
Honeyguide. 701t. 974
دليل المناحل
Honey locust (*Gleditsia triacanthos*) 737
نبات جراد العسل (*Gleditsia triacanthos*)
Honeysuckle (*Lonicera hispidula*). 752f
صريمة الجدي (*hispidula Lonicera*)
Hong Kong flu. 534
إنفلونزا هونج كونج
Hoof. 424. 705. 708t
حافر
Hooke. Robert. 12. 60
روبرت هوك
Hookworm. 630t. 650
دودة خطافية
Hopping. 960f
قفز
Horizontal cells. 913. 913f
خلايا أفقية
Horizontal gene transfer. 481–82.
482f. 511. 517–18.517–18f. 542.
563 انتقال الجينات الأفقي (الانتقال الأفقي للمادة الوراثية)
Hormonal control
التحكم الهرموني (السيطرة الهرمونية)
of digestive tract. 975–76. 975f
في القناة الهضمية
of osmoregulatory functions. 1034–36.
1035–36f للتنظيم الأسموزي
Hormone 45. 45t. 167. 167f.854.
920f. 922–23t .920 هرمون
cancer and. 940
السرطان و
chemical classes of. 921
طوائف
lipophilic. 921–27. 924–26f
محبة للدهون
plant. *See* Plant hormone
النبات، انظر هرمون النبات
protein. 45t
بروتين
that do not enter cells. 928–29. 928f
التي لا تدخل الخلايا
that enter cells. 925–27. 926f
التي تدخل الخلايا
transport in blood. 997
النقل في الدم
Hormone–receptor complex.
920.926f. 928–29. 928f معقد الهرمون – المستقبل
Hormone response element. 926
عنصر استجابة الهرمون
Horn (animal). 705. 1134–35
قرن (حيوان)
Horned lizard. 1251
السحلية المقرنة
Hornwort. 460f. 582f.586–87. 587f
حشيشة قرنية
Horse. 520. 520f. 705. 708t. 964
حصان
chromosome number in. 188t
عدد الكروموسومات في
evolution of. 412. 412f.423–25.
424–25f. 1238 تطور
thoroughbred. 412. 412f
سلالة أصلية
Horseshoe crab. 669. 1044
سلطعون
Horsetail. 188t. 589–91. 589t.591f.
720 ذيل الحصان
Host range. of virus. 524
مدى العائل، للفيروس
Host restriction. 326
محدودية العائل
hot mutant. in *Arabidopsis*. 813
hot طفرة في نبات رشاد الجدران
Hotspot. 1240–42. 1241f
موقع ساخن
population growth in. 1241–42.
1241f نمو جماعة البشر
Hot springs. 136f. 541
ينابيع ساخنة (ينابيع حارة)
Housefly (*Musca domestica*). 674f.
1157 ذبابة المنزل (*Musca domestica*)
pesticide resistance in. 403. 403f
مقاومة مبيدات الآفات في
Hox genes. 386–87. 490–91.518–19. 519f. 632. 1104
جينات *Hox* (جينات الصندوق الذاتي)
HSP. *See* Heat shock protein HSP. انظر
الصدمة الحرارية
5-HT serotonin receptor. 319–20
مستقبل سيروتونين 5- HT
Hubbard Brook Experimental Forest.
1194–95. 1195f. 1229 غابة هبارد بروك التجريبية
Human. 708t
الإنسان
birth weight in. 409. 409f
الوزن عند الولادة
cleavage in. 1107
التفلج في
development in. 1107–12. 1108–12f
التكوين الجنيني في
effect of global warming 1234
تأثير الاحتباس الحراري
effect on biosphere. 1227–31
تأثير في الغلاف الجوي
environmental problems 1227–31
مشكلات بيئية
caused by. 1203. 1247–49
تسبب عن طريق
essential nutrients for. 979–80. 980t
مغذيات أساسية لـ

extinctions due to عمليات الانقراض تعود إلى
in historical time. 1239. 1239t في
العصور التاريخية الراهنة
in prehistoric times. 1238. 1238f في
أزمان ما قبل التاريخ
forebrain of. 886–87f. 887–88. 889f
الدماغ الأمامي
gastrulation in. 1108 عملية تكوين
الجاسترولا في
gene disorders in. *See* Gene disorder،
مرض (اضطراب) وراثي. انظر مرضًا (اضطرابًا)
وراثيًا
genetic map of. 246–47. 246f الخريطة
الجينية
migration from Africa. 712 الهجرة من
إفريقيا
milk of. 704 حليب
species introductions. 1245t. 1250–
52 إدخال الأنواع
survivorship curve for. 1153. 1153f
منحنى البقائية لـ
teeth of. 966. 967f أسنان
Human artificial chromosome. 354
كروموسوم الإنسان الاصطناعي
Human chorionic gonadotropin (hCG).
1061–62. 1062f. 1079. 1108.
1110. 1110f هرمون منشط الغدد التناسلية
الكوريوني البشري (hcG)
Human chromosomes. 188–90
188f. 188t. 190f. 239–40. 270f
كروموسومات الإنسان
alterations in chromosome number.
249–50. 249–50f تغيرات في عدد
الكروموسومات
chromosome number. 188t عدد
الكروموسومات
karyotype. 190f النمط النووي
sex chromosomes. 239–41.239t.
246f الكروموسومات الجنسية
Human disease أمراض الإنسان
bacterial. 552. 554–57.554f. 555t
بكتيرية
effect of global warming on 1234 تأثير
الاحتباس الحراري في
fungal. 618 فطرية
nematodes. 649f. 650 الديدان الخيطية
viral. 534–35 فيروسي
Human evolution. 401. 454–
55.454f. 709–14. 709–14f تطور
الإنسان
future of. 450 مستقبل
human races. 714. 714f السلالات البشرية
Human Gene Mutation Database. 248
قاعدة بيانات الطفرات لجين الإنسان
Human genetics. *See* Gene disorder،
الوراثة البشرية. انظر مرضًا (اضطرابًا وراثيًا)
Human genome. 355f. 359. 480f جينوم
الإنسان (المحتوى الجيني للإنسان)
comparative genomics. 472–74. 472t
علم المحتوى الجيني المقارن
genetic privacy. 366 الخصوصية الوراثية
noncoding DNA in. 356–57 غير المشفر
في
segmental duplication in. 479f تضاعف
القطع في
single nucleotide polymorphisms
in. 246–47. 358. 359f تعدد أشكال
النيوكليوتيد الواحد في
transposable elements in. 482 مناطق
قافزة في
Human Genome Project. 252. 354–
56 مشروع جينوم الإنسان
Human immunodeficiency virus (HIV)،
515f. 526. 526f. 527t. 529–33.
1064. 1064f فيروس نقص المناعة المكتسبة
الإنساني (HIV)
effect on immune system. 530 تأثير الجهاز
المناعي
evolution of. 467–68. 468f تطور
during infection. 531–32 خلال الإصابة
infection cycle of. 530–31. 531f.
1064 دورة الإصابة
latency period in humans. 530. 1064
فترة الكمون في الإنسان
testing for presence of. 530 الكشف عن
وجود
tracking evolution of AIDS among
individuals. 468. 468f تتبع تطور مرض
الإيدز بين الأفراد
transmission of. 530 انتشار
treatment of. 532–33. 532f معالجة
blocking or disabling receptors. 532f.
533 إقفال أو تعطيل المستقبلات
chemokines and CAF. 532f. 533
المحركات الكيميائية وعامل CAF
combination therapy. 532–33 المعالجة
المركبة
HAART therapy. 533 المعالجة عالية
الفعالية ضد الفيروس الراجع HAART
vaccine therapy. 532f. 533 المعالجة
بالمطاعيم
and tuberculosis. 554–55 السل الرئوي و
Human leukocyte antigen (HLA).
1049 مولد ضد خلايا الدم البيضاء في الإنسان
(HLA)
Human population (HLA)، جماعة الإنسان
(جماعة البشر)
in developing and developed countries.
1163. 1163f. 1163 t في الدول النامية
والدول المتطورة
growth of. 1161–64. 1161–64f نمو
decline in growth rate. 1164 التناقص في
معدل النمو
exponential. 1161–62. 1161f أُسي
future situation. 1163–64 الوضع
المستقبلي
in hotspots. 1241–42. 1241f في المواقع
الساخنة
population pyramids. 1162–63.
1162f أهرام الجماعة
Human remains، identification of.
365–66 تعرف بقايا الإنسان
Humboldt Current. 1214f تيار همبولدت
Humerus. 692f. 945f. 948f عضد
Humidity، effect on transpiration. 767
الرطوبة، التأثير في عملية النتح
Hummingbird. 701t. 840–41. 841f.
1022. 1132. 1132f الطائر الطنان
Humoral immune response. 1046
استجابة المناعة السائلة
Humoral immunity. 1046 مناعة سائلة
Humpback whale. 1250. 1250f الحوت
الأحدب
Humus. 774 دبال
hunchback gene. 382–83f. 383. 385
جين الحدباء
Hunchback protein 383–84. 383f
بروتين الحدباء
Hunger. 888 جوع
Hunter syndrome. 246f. 342t مرض هنتر
Hunting. 1238. 1249 صيد
Huntington disease. 225t. 247t. 298
مرض هنتنجتون
Hurricane. 1234 إعصار
Hurricane Katrina 1230 إعصار كاترينا
Hyalin. 1090 مادة زجاجية (هيالين)
Hybrid inviability. 435t عدم حيوية الهجين
Hybridization (between species). 220.
434–38. 435f تهجين، تزاوج (بين الأنواع)
Hybridization (nucleic acid). 331.
331–32f تهجين (الحمض النووي)
Hybridoma. 1061. 1061f ورم هجين
Hybrid sterility. 435t عقم الهجين
Hydra. 630t. 641f. 642. 964f.984.
984f. 1153f. 1154 هيدرا
Hydration shell. 28. 28f. 95. 95f غلاف
مائي
Hydrocarbon. 34 هيدروكربون
in ancient rocks. 541 في الصخور القديمة
Hydrochloric acid، gastric. 968–69.
975. 975f. 976t حمض الهيدروكلوريك،
المعدة
Hydrocortisone. *See* Cortisol،
هيدروكورتيزون. انظر كورتيزول
Hydrogen. 23–24. 24f هيدروجين
in plants. 776. 777t في النباتات
Hydrogenated oils. 55 زيوت مهدرجة
Hydrogen bond. 23t. 26 رابطة هيدروجينية
in DNA. 261. 261f في DNA
in proteins. 48. 48f في البروتينات
in water. 26. 26–27f في الماء
Hydrogen ion. 29–30 أيون الهيدروجين
excretion into urine. 1034. 1034f
الإفراز إلى البول
Hydrogen peroxide. 73. 73f. 798 فوق
أكسيد الهيدروجين
Hydrogen sulfide. 136. 140. 147.
553. 1226f كبريتيد الهيدروجين
Hydroid. 640. 642. 642f الهدريات
Hydrolysis 35. 37. 37f تحلل مائي
Hydrophilic molecule. 29 جزيئة محبة للماء
Hydrophobic exclusion. 29.48f. 49
إقصاء كاره للماء
Hydrophobic interaction. 23t تفاعل كاره
للماء
Hydrophobic molecule. 29 جزيئة كارهة
للماء
Hydroponic culture. 776–77.
777–78f ثقافة مائية
Hydrostatic pressure. 96. 96f ضغط
هيدروستاتيكي
Hydrostatic skeleton 661.944. 944f
هيكل هيدروستاتيكي
Hydrothermal vent. 662. 662f شق ماء
سخن
Hydroxide ion. 29 أيون هيدروكسيد
Hydroxyapatite. 946. 949 هيدروكسي
أباتيت
Hydroxyl group. 34. 34f مجموعة
هيدروكسيل
Hydrozoa (class). 642. 642f الحيوانات
الهدرية (طائفة)
Hymen. 1080 غشاء البكارة
Hymenoptera (order) 673t غشائية
الأجنحة (رتبة)
social systems in. 1140–42.1140–
41f النظام الاجتماعي في
Hyoseris longiloba. 839f *Hyoseris longiloba*
Hyperaccumulating plant. 786 نبات ذو
قدرة عالية على التراكم والتجميع
Hypercholesterolemia 101.
225t.247t. 342t فرط الكوليسترول في الدم
Hyperosmotic solution. 96. 96f محلول
عالي التركيز
Hyperpolarization. 874–75 زيادة
الاستقطاب
Hypersensitive response in، تحفيز
الاستجابة مُفرطة الحساسية
plants. 797–98f. 798. 822 النباتات
Hypersensitivity الحساسية المفرطة
delayed. 1059–60 المتأخرة
immediate. 1058–59 المفرطة
Hypertension 989. 992 ارتفاع ضغط الدَّم
Hyperthyroidism. 934. 940 إفراط في
إفراز الدرقية
Hypertonic solution. 96.96f. 1024
محلول عالي التركيز بالمواد المذابة (محلول ذو
تركيز عال من المذاب)
Hypertrophy. 958 تضخم العضلة
Hyperventilation. 1008–9 زيادة التهوية
Hyphae. 604. 604f. 605.605f. 791f
خيوط فطرية
Hypocotyl. 743–44f. 754f تحت الفلقات
Hypogonadotropic hypogonadism 1084
قصور الغدد التناسلية الناتجة عن نقص الهرمون
المفرز للهرمون المنشط للغدد التناسلية
Hypolimnion. 1222. 1222f طبقة سفلية
Hypomagnesemia. 246f نقص فوسفات الدم
Hypoosmotic solution. 96. 96f محلول
منخفض التركيز
Hypophosphatemia. 246f
Hypophosphatemia
Hypophysectomy. 932 قطع النخامية
Hypophysis. 928 نمو سفلي
Hyposensitization التحسس
treatment. 1059 معالجة
Hypothalamohypophyseal portal system.
930. 931f النظام تحت المهادي النخامي
البابي
Hypothalamus. 862f. 865. 865f.885f.
885t. 886. 888. 901.921f. 922t.
928. 929f. 934f. 979f. 1035 تحت
المهاد
control of anterior pituitary by. 930.
931f السيطرة على النخامية الأمامية عن طريق
in thermoregulation. 1022–23. 1022f
في التنظيم الحراري
tissue–specific alternative splicing. 319.
319f الوصل البديل المحدد بالنسيج
Hypothesis. 5–6. 5f فرضية
Hypothyroidism. 934–35 نقص إفراز
الدرقية
Hypotonic solution. 96. 96f. 1024
محلول منخفض التركيز بالمواد المذابة (محلول
ذو تركيز قليل من المذاب)
Hypoventilation. 1008 نقص التهوية
Hyracotherium. 424–25. 424f
Hyracotherium

I

IAA. *See* Indoleacetic acid IAA. انظر إندول
حمض الخليك
IBA. *See* Indolebutyric acid IBA. انظر
إندول حمض بيوتايريك
I band. 953–54. 953–54f شريط
(حزمة I)
Ibis. 701t لقلق
Ibuprofen. 925 أيبوبروفين
ICAM–1. 530 البروتين الغشائي ICAM–1
Ice. 25f. 27t جليد
Ice Age. 1169. 1233. 1238 عصر
جليدي
Ichthyosauria (order). 695t الزواحف
الطيور (رتبة)
Ichthyosis. 246f Ichthyosis
Ichthyostega. 692. 693f متحجرة إكثيوستيجا
Icosahedron. 525. 525f فيروس عشريني
الأوجه
ICSI. *See* Intracytoplasmic sperm
injection. ICSI. انظر تطعيم مجهري للبيضة
بالحيوانات المنوية

Ig. *See* Immunoglobulin (Ig). Ig. انظر بروتينًا كرويًّا مناعيًّا
I gene (*ABO blood group*). 1060 جين I (زمر الدم ABO)
Iguana. 699. 1022 إيجوانا
marine. 1020 بحرية
Ileocecal valve. 972f الصمام الأعوري اللفائفي
Ileum. 969–72 لفائفي
Immediate hypersensitivity. 1058–59 فرط الحساسية الآنية
Immigration. 1156 الهجرة
Immovable joint. 950. 950f مفصل عديم الحركة
Immune response. 1046 استجابة مناعية
cell-mediated. 1046. 1049–51 خلوية
cells involved in. 1046. 1047t خلايا
concepts of specific immunity. 1046 مفاهيم المناعة النوعية
humoral. 1046 السائلة
primary. 1055f. 1057–58. 1057f أولية
secondary. 1055f. 1057–58. 1057f ثانوية
Immune surveillance. 1042 مراقبة مناعية
Immune system. 861. 863f. 1039–64 الجهاز المناعي (جهاز المناعة)
cells of. 997f خلايا
defeat of. 1063–64. 1064f هزم
effect of HIV on. 530 تأثير فيروس HIV في
pathogens that invade. 1063–64. 1064f مسببات المرض التي تتهرب من
Immunity مناعة
active. 1046. 1055f نشطة
evolution of. 1049 تطور
passive. 1046 سلبية
Immunodeficiency. X-linked with hyper IgM. 246f Immunodeficiency. X-linked with hyper IgM
Immunoglobulin (Ig). 45t. 1046. بروتين كروي مناعي (Ig) (بروتين مناعي كروي) *See also* Antibody انظر أيضًا جسمًا مضادًّا
classes of. 1054–55. 1055t مجموعات
diversity of. 1055–57 تنوع
Immunoglobulin A (IgA). 1055. 1055t بروتين كروي مناعي A
Immunoglobulin D (IgD). 1054. 1055t بروتين كروي مناعي D
Immunoglobulin E (IgE). 1055. 1055t. 1057. 1059f بروتين كروي مناعي E
in allergy. 1058–59 في الحساسية
Immunoglobulin G (IgG). 1054–55. 1055t. 1057 بروتين كروي مناعي G
Immunoglobulin M (IgM). 1054. 1055t. 1058 بروتين كروي مناعي M
Immunoglobulin genes. 1055–57. 1056f جينات البروتين الكروي المناعي
DNA rearrangements. 1055–56 إعادة ترتيب DNA
transcription and translation. 1056–57. 1056f النسخ والترجمة
Immunohistochemistry. 62 كيميائية الأنسجة المناعية
Immunological tolerance. 1058 تحمل مناعي
Immunotoxin. 1062–63. 1062f سم مناعي
Impala (*Aepyceros melampus*). 1134. 1179f الوعل الإفريقي
Implantation. 1079f. 1108 انغراس
prevention of. 1083 منع
Imprinting (behavior) 1122. 1122f انطباع أو دمغ (سلوك)
filial. 1122 البنوة
sexual. 1122–23 جنسي
Inchworm caterpillar (*Necophora quernaria*) 1177f يرقة دودة الإنش (*Necophora quernaria*)
Incisor. 705. 705f. 966. 966f قاطع
Incomplete dominance. 230t. 232. 232f السيادة غير الكاملة
Incomplete flower. 836 زهرة غير كاملة
Incontinentia pigmenti. 246f
Incontinentia pigmenti سندان
Incus. 904. 904f
Independent assortment. 211. 216. 216f. 227–28. 227f التوزيع الحر (التوزيع المستقل)
Indeterminate development. 626. 627f تكوين جنيني غير محدد
Indian pipe (*Hypopitys uniflora*). 781. 781f نبات المزمار الهندي (*Hypopitys uniflora*)
Indifferent gonad. 1069. 1069f أعضاء جنسية غير متمايزة
Indigo bunting. 703f الدرس النيلي
migratory behavior in. 1126 سلوك الهجرة في
Indirect effect. 932. 1182. 1183f تأثير غير مباشر
Individualistic concept. of communities. 1168 مبدأ الاستقلالية للجماعات
Indoleacetic acid (IAA). 816–17. 817f إندول حمض الخليك
Indolebutyric acid (IBA) 818 إندول حمض بيوتاير يك
Indomethacin. 925 إندوميثاسين
Induced fit. 112. 112f تلاؤم مستحدث
Induced ovulator. 1072 تحفيزية الإباضة
Inducer exclusion. 310 إقصاء المحفز
Induction (development). 375–76. 375f. 1099. 1107f حث أو تحفيز (تكوين جنيني)
primary. 1107 أولي
secondary. 1107 ثانوي
Induction of phage. 528. 528f حث الفيروس البكتيري
Induction of protein. 308 حث أو تحفيز البروتين
Inductive reasoning. 5 التعليل الاستقرائي
Industrialized countries. *See* Developed countries، الدول الصناعية. انظر الدول المتطورة
Industrial melanism. 418–19. 418–19f الاصطباغ الصناعي بالميلانين
in peppered moth. 418–19. 418–19f في العث المفلفل
Industrial pollution. 1227 التلوث الصناعي
Industrial Revolution 1161f الثورة الصناعية
Inert element. 21 عنصر خامل
Infant. growth of. 1111–12 نمو المولود
Infant social attachment. 1122 ارتباط اجتماعي للمولود
Infection thread. 779f خيط الإصابة
Inferior vena cava. 987f. 989 وريد أجوف سفلي
Infertility. 1081. 1083 عقم
female. 1083–84 الأنثى
male. 1084 الذكر
treatment of. 1084 العلاج
Inflammatory bowel disease. 1046 مرض الأمعاء الالتهابي
Inflammatory response. 925. 1042–43. 1043f. 1058 استجابة مناعية التهابية
Influenza. 527t. 534 إنفلونزا
bird flu. 534. 1063 إنفلونزا الطيور
Influenza virus. 515f. 524f. 526f. 527t. 534 فيروس الإنفلونزا
antigen shifting in. 1063 تغيّر (تحول) مولد الضد في
H subtypes. 534 تحت نوع H
H5N1 strain. 534. 1063 سلالة H5N1
N subtypes. 534 تحت نوع N
origin of new strains. 534 أصل السلالات الجديدة
recombination in. 534 خلط في
types and subtypes of. 534 نوع وتحت النوع
Infrared radiation. sensing of. 916. 916f رصد (الإحساس) الأشعة تحت الحمراء
Ingen-Housz, Jan. 146 إنجن- هاوس
Ingression. 1095 دخول
Inguinal canal. 1073–74 القناة الأربية
Inhalant siphon 659. 659f. 984f سيفون الشهيق
Inhalation. *See* Inspiration شهيق، انظر الزفير
In heat.” 1072” وضع التهيج الجنسي
Inheritance وراثة
of acquired *Char*acteristics. 396. 396f الصفات المكتسبة
blending. 398 المزيج
patterns of. 219–34 أنماط
Inhibin. 1076. 1076f تثبيط
Inhibiting hormone. 930 هرمون مثبط الإفراز
Inhibitor. 114 مثبط
allosteric. 114 الموقع المغاير
competitive. 114. 115f تنافسي
noncompetitive. 114. 115f غير تنافسي
Inhibitory postsynaptic potential (IPSP). 880–82. 880–81f. 892 جهد بعد تشابكي مثبط
Initiation complex. 283. 287–88. 287f. 293–94. 293f. 313. 313f معقد استهلال
Initiation factor 283. 293. 293f عامل استهلال
Injectable contraceptive. 1082t حقن مادة مانعة للحمل
Innate behavior. 1116–17. 1116–17f السلوك فطري أو غريزي
Innate releasing mechanism 1116 آلية إطلاق الغريزة
Inner cell mass. . 372f. 1094. 1094f. 1108 كتلة الخلايا الداخلية
Inner ear. 904. 904f. 907–8 أذن داخلية
Inner membrane غشاء داخلي
of chloroplasts. 74f. 144f للبلاستيدات الخضراء
of mitochondria. 74f للميتوكندريا
Inonotus tomentosus. 605f *Inonotus tomentosus*.
Inositol triphosphate (IP_3). 177–78. 177–78f إينوسايتول ثلاثي الفوسفات (IP_3)
Inositol triphosphate (IP_3)/calcium second-messenger system. 177–78. 177–78f إينوسايتول ثلاثي الفوسفات/ نظام أيونات الكالسيوم بوصفه رسولًا ثانيًا
Insect. 666t. 672–75. 672–75f. 673t حشرة
chromosome number in. 188t عدد الكروموسومات في
cleavage in. 1092 التفلّج
coevolution of insects and plants. 792. 840 التطور المشترك للحشرات والنباتات
digestive system of 674–75 الجهاز الهضمي
diversity among 672–73f التنوع بين
excretory organs in. 1025–26. 1025f الأعضاء الخارجية في
exoskeleton of. 945. 945f الهيكل الخارجي
external features of. 674. 674f الصفات الخارجية
eyes of. 412. 412f. 498. 498f. 668. 668f. 911f عيون
heart of. 985 قلب
internal organization of. 674–75 التنظيم الداخلي
locomotion in. 959–60 الحركة في
metamorphosis in. 380. 675. 939–40. 940f التحول في
molting in. 939–40. 939–40f. 945 الانسلاخ في
nitrogenous wastes of. 1029f الفضلات النيتروجينية
orders of. 673t رتب
pheromones of. 675 فرومونات
pollination by. 840. 840–41f. 1171 التلقيح عن طريق
respiration in. 1001f. 1004 التنفس في
selection for pesticide resistance in. 403. 403f الانتخاب لمقاومة مبيدات الآفات
sense receptors of. 675 المستقبلات الحسية
sex chromosomes of. 239. 239t الكروموسومات الجنسية
social. 1128. 1129f. 1140. 1140f اجتماعي
thermoregulation in. 1019–20. 1020f التنظيم الحراري في
wings of. 495. 495f. 667. 674. 675f. 960 الأجنحة لـ
Insectivora (order). 708t آكلة الحشرات (رتبة)
Insectivore, digestive system 974f آكل الحشرات، الجهاز الهضمي
Insectivorous leaf. 738 ورقة نبات آكل الحشرات
Insect sting. 1059 سموم الحشرات
Insertional inactivation 328 التعطيل الإدخالي
Insertion of muscle. 952 مرتكز العضلة
Insertion sequence (IS). 549f. 550 تسلسل الإدخال
In situ hybridization. 351 التهجين في الموقع
Inspiration. 1007–9. 1009f شهيق
Instinct, learning and. 1121. 1121f. 1123. 1123f الغريزة (الفطرة)، التعلم و
Insulating substances. 1019. 1021 مواد عازلة
Insulin. 44f. 45t. 173. 173f. 921. 923t. 927. 937. 938f. 971f. 976–79. 977f. 979f الأنسولين
genetically engineered 938 مهندس وراثيًّا
Insulin-like growth factor. 924. 933 عامل نمو شبيه أنسولين
Insulin receptor. 173. 173f مستقبل أنسولين
Insulin response protein. 173 بروتين استجابة أنسولين
Integral membrane protein. 87. 87f. 92 بروتين غشائي مكمّل
Integrated nutrient management. 776 إدارة التغذية المتكاملة
Integrin. 82. 82f. 182. 388. 389–90. 1103 متكامل (إنتجرين) (مكامل)
Integument (flower). 598. 749 غُلُف (الزهرة)
Integumentary system. 861. 863f. 1040–41 جهاز غطائي (جلدي)
Intelligent design theory, against theory of evolution. 430 نظرية التصميم الذكي ضد

نظرية التطور
Intercalary meristem. 720. 743f مرستيم سلامي
Intercalated disc 859. 859t. 990 أقراص مقحمة (بينية)
Intercostal muscles. 1008–9. 1009f أضلاع خارجية
Intercropping. 775 الدورة الزراعية
Interference competition. 1170 تنافس تداخلي
Interferon. 1043–44 إنترفيرون
alpha-interferon. 1044 ألفا - إنترفيرون
beta-interferon. 1044 بيتا - إنترفيرون
gamma-interferon. 1044. 1052f جاما - إنترفيرون
Intergovernmental Panel on Climate Change. 782 الهيئة الدولية للتغيّر المناخي
Interleukin. 1050 إنترلوكين
Interleukin-1. 1042. 1050 إنترلوكين 1-
Interleukin-4. 1052f. 1059 إنترلوكين 4-
Interleukin-12. 1051 إنترلوكين 12-
Intermediate filament 77. 77f. 87f. خيط وسطي 181–82. 181–82f
Intermembrane space. of mitochondria. 74f. 75 الفراغ بين الغشاءين في الميتوكندريا
Internal environment. sensing. 899f الإحساس بالبيئة الداخلية
Internal fertilization. 1070–72. 1088 إخصاب داخلي
Internal membranes. of prokaryotes. 548. 548f الأغشية الداخلية للبدائيات
International Human Genome Sequencing Consortium. 355 الدولي لتحديد تعاقب جينوم الإنسان
International Whaling Commission. 1250 الوكالة الدولية لصيد الحيتان
Interneuron. 860t. 870. 870f. 891f عصبون بيني
Internodal pathway. 990f المسار بين العقد
Internode. 718f. 732. 732f سلامية
Interoceptor. 898t. 899 مستقبل داخلي
Interphase. 191–92. 191–92f. 194f الطور البيني
Intersexual selection. 1134–36 انتخاب جنسي بيني
Interspecific competition. 1170. 1170f. 1173–74. 1173f تنافس بين الأنواع (بين النوعي)
Interstitial fluid. 993–94. 993f. 997 سائل بين خلوي
Intertidal region. 1018. 1182. 1223f. 1224 منطقة ما بين المدّ والجزر
Intervertebral disc. 950f. 951 قرص بين الفقرات
Intestinal roundworm (*Ascaris*). 650 دودة أسطوانية معوية *Ascaris*
Intestine. 964f. *See also* Large intestine; Small intestine أمعاء، انظر أيضًا الأمعاء الغليظة، والأمعاء الدقيقة
bacteria in. 558. 969. 972 البكتيريا في
Intracellular compartment. 1023f جزء بين خلوي
Intracellular digestion. 964 هضم داخل الخلية
Intracellular receptor. 168–71. 169f. 169t. 171f مستقبل داخل الخلية
Intracytoplasmic sperm injection (ICSI). 1084 تطعيم مجهري للبيضة بالحيوانات المنوية (ICSI)
Intramembranous development، تكوين داخل غشائي
of bone. 847f. 946 في العظم
Intrasexual selection. 1134–36 انتخاب جنسي داخلي
Intrauterine device (IUD). 1082t. 1083 أداة داخل الرحم (IUD)
Intrinsic factor. 968 عامل داخلي
Introduced species. 1228. 1245t، أنواع دخيلة
efforts to combat. 1251 الجهود لتقبّل
Intron. 288–90. 289f. 298t. 319. 319f. 356. 357t. 484. 511t المتدخلات (الأجزاء غير المشفّرة)
distribution of. 290 الجينات غير الفاعلة توزيع
Invagination. 1095 انغماد
Inversion. 299. 300f انقلاب
Invertebrate. 623. 653–78 لافقاريات
circulation in. 984f. 985 الدوران في
digestive system of. 964. 964f الجهاز الهضمي
Extinctions. 1239t الانقراضات
locomotion in. 944–45. 945f. 959–60 الحركة في
marine. loss of larval stage. 465–66. 466 f بحري، فقدان المراحل اليرقية
noncoelomate. 635–50 لاسيلومي
osmoregulatory organs of. 1024–25. 1025f الأعضاء المنظمة للأسموزية
phylogeny of. 636–38. 636–37f شجرة النشوء
respiration in. 1000–1001 التنفس في
In vitro fertilization. 1084 إخصاب خارج الرحم أو داخل أنابيب الاختبار
Invitro mutagenesis 339 التطفير في المختبر
Involution. 1095 التفاف
Iodine. deficiency of. 931–32. 932f اليود، نقص
Ion(s). 19 أيون (أيونات)
Ion channel. 88t. 94. 94f. 169–70. 169f. 169t. 758f قناة أيونية
gated. 94. 875 مبوّبة
ligand-gated. 874 مبوبة بالرابط
stimulus-gated. 899–900. 900f مبوبة بالمنبه
voltage-gated. 875. 876f. 880. 900f مبوبة بفرق الجهد
Ionic bond. 23. 23f. 23t. 48f. 49 رابطة أيونية
Ionization. of water. 29 تأين، الماء
Ion leakage channel. 872 قنوات التسريب الأيونية
Inositol triphosphate, IP_3. *See* انظر . أينوسايتول ثلاثي الفوسفات IP_3
IPSP. *See* Inhibitory postsynaptic potential. IPSP. انظر الجهد بعد التشابكي المثبط
Iris (eye). 858. 911. 911f قزحية (العين)
Iris (plant). 735. 735f. 831. 846 سوسن (النبات)
Irish elk (*Megaloceros*). 706t الأبل (الإلكة) الأيرلندي (*Megaloceros*)
Irish Potato famine. 575 مجاعة البطاطا الأيرلندية
Iron الحديد
blood. 1043 في الدم
in hemoglobin. 1011. 1012f في الهيموجلوبين
in ocean. 1194. 1195f. 1223 في المحيط
in plants. 765. 776. 777t. 778 في النباتات
Irreducible complexity argument. against theory of evolution. 430 حجة التعقيد غير قابل للاختزال ضد نظرية التطور
Irrigation. 776 الري
IS. *See* Insertion sequence IS. انظر تسلسل الإدخال
Island جزيرة
biogeography of. 1208. 1208f الجغرافية الحيوية
evolution on. 428–29. 441f. 443–44. 444f. 712. 713f. 1175 التطور على
extinctions on. 1239. 1247. 1247f الانقراض
species introductions. 1251. 1251f إدخال الأنواع
Island dwarfism. 712. 713f القزم في الجزر
Islets of Langerhans. 937–38. 938 f. 970. 971 f. 977. 977 f جزر لانجرهانز
Isocitrate. 130f. 131 آيزوسترات
Isocitrate dehydrogenase. 130f نازع هيدروجين آيزوسترات
Isolating mechanism. 434–35. 435t آليات العزل
as by-product of evolutionary change. 438–39. 439f بوصفه ناتجًا ثانويًا ثانوي للتغير التطوري
postzygotic. 435. 435t. 437. 437f بعد الزيجوتية
prezygotic. 435–37. 435–36f. 435t قبل الزيجوتية
Isolecithal cleavage. 1093t بيوض متساوية المح
Isoleucine. 47f آيزوليوسين
Isomer. 35 المصاوغ
of sugars. 38. 38f للسكريات
Isomerase. 126f أنزيم أيزوميرز
Isometric contraction. 952 انقباض متساوي الطول (القياسي)
Isopod. 671 متساوي الأرجل
Isopoda (order). 671 متساوي الأرجل (رتبة)
Isoptera (order). 673f. 673t. 1141 متساوية الأجنحة (رتبة)
Isosmotic solution. 96. 96f محلول متعادل التركيز
Isosmotic regulation. 97 تنظيم أسموزي متساوي التركيز
Isotonic contraction. 952 انقباض متساوي التوتر (تواتري)
Isotonic solution. 96. 96f. 1024 محلول متعادل التركيز
Isotope. 19. 19f نظير
radioactive. 19 انحلال مشع
Italian ryegrass (*Lolium multi-florum*). 614 الجاودار (*Lolium multi-florum*)
Iteroparity. 1156 إنجابية متكررة
IUD. *See* Intrauterine device Ivy 732f. IVD 735. 828. 829f. 830. انظر أداة داخل الرحم

J

Jack pine. 391. 749f صنوبر جاك
Jacob. Francois. 308 فرانسو جاكوب
Jacob syndrome. 250 متلازمة جاكوب
Jaguar. 1203 نمر مرقط
Jasmonic acid. 796–98. 797f حمض الجاسمونيك
Jaundice 971 يرقان
Jaw(s) فك (فكوك)
of cichlid fish. 446. 446f. 492–93. 493f أسماك البلطي
evolution of 685. 688. 688f تطور
of fish. 686–87 الأسماك
of mammals. 706 الثدييات
movement of. 951 حركة الـ
Jawed fish. 688f الأسماك ذوات الفكوك
Jawless fish. 685. 688f. 1049 الأسماك عديمة فكوك
Jejunum. 969–72 صائم
Jellyfish. 623t. 624. 630t. 640. 642. 642f. 944–45. 945f البحر (قنديل البحر)
Jelly fungi. 612 فطريات هلامية
Jelly layer. 1088 طبقة هلامية
Jenner. Edward. 341. 1044. 1044f. 1055f إدوارد جينر
Jet lag. 806. 939 اختلاف التوقيت
Jet-swimming. 944–45. 945f. 959 السباحة النفاثة
Jimsonweed. 840 أزهار الداتورا
Joint. 950 مفصل
movement at. 951. 951f الحركة
types of. 950–52. 950–51f أنواع الـ
Jointed appendages. 959 زوائد مفصلية
of arthropods. 667 في المفصليات
Joule. 106 الجول
J segment. of immunoglobulin genes. 1055–56. 1056f قطع J من الجينات الكروية المناعية
Juvenile hormone. 940. 940f هرمون الأحداث
Juxtaglomerular apparatus. 1036. 1036f جهاز قرب كبيبي
Juxtamedullary nephron. 1030. 1030f وحدة أنبوبية كلوية قرب النُّخاعية

k

Kaapvaal craton. 540 نواة القشرة القارية لكابافال
Kalanchoë. 738. 846. 846f *Kalanchoë*
Kale. 492 لفت
Kallmann syndrome. 246f Kallmann syndrome تناذر كالمان
KANADI gene. in *KANADI* جين في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis*. 736f
Kangaroo. . 520f. 707f. 960. 1072. 1072f (الكنغار) الكنغر
Kangaroo rat. 1028 الجرذ الكنغاري
effect on smaller. seed-eating rodents. 1173. 1173f. 1182. 1183f أثر في القوارض الأصغر. آكلة الحبوب
Kaposi's sarcoma. 1064 سرطان كابوكسي
Karyogamy. 609–10. 611–12f. 612 اندماج الأنوية
Karyotype. 190. 190f النمط النووي
human. 190f الإنسان
Katydid. 795f جندب
Kaufmann. Thomas 385 توماس كوفمان
Kelp. giant. 573f عشب البحر، عملاق
Kelp forest. 1252. 1253f غابة طحالب عشب البحر
Kenaf. 726 التيل
Kennedy disease. 246f Kennedy disease
Keratin. 44f. 45t. 77. 704–5. 854 كيراتين
Keratinized epithelium. 854 طلائية متقرنة
a-Ketoglutarate 130f. 131. 138. 139f ألفا - كيتوجلوتيريت
dehydrogenase. 130f نازع هيدروجين ألفا - كيتو جلوتيريت
Kettlewell. Bernard. 418 بيرنارد كتلول
Key innovation. 443 ابتكار أساسي
Keystone species. 1183. 1183f. 1252–54 أنواع أساسية (جوهرية)
loss of. 1252–54 فقدان
Khorana. Har Gobind. 281 ه. غوبايند خورانا
Kidney. 863f الكلية
of amphibians. 1027–28 في البرمائيات
of birds. 1028. 1028f في الطيور
excretion in. 1032 الإفراز في
filtration in. 1030. 1031f الترشيح في
of fish في الأسماك

cartilaginous fish. 1027 الأسماك الغضروفية
freshwater fish. 1026–27. 1027f أسماك المياه العذبة
marine bony fish. 1027. 1027f الأسماك العظمية البحرية
hormonal regulation of. 1034 - 36 التنظيم الهرموني في
mammals. 1028. 1030–34 1030–34f الثدييات
reabsorption in. 1030. 1031f. 1032–33. 1033–34f إعادة الامتصاص في
of reptiles 1027–28 في الزواحف
secretion in. 1030. 1031f. 1032 الإفراز في
of vertebrates. 1026–28.1026–28f في الفقاريات
Killer strain. *Paramecium*. 572 سلالة قاتلة (البراميسيوم)
Killer whale. 1230. 1252. 1253f حوت قاتل
Killifish (*Rivulus hartii*). 410–11. 410f السمكة القاتلة الصغيرة (*Rivulus hartii*)
Kilobase. 350 كيلو قاعدة
Kilocalorie. 106. 977 كيلو سعر
Kinase. 45t كاينيز
Kinase cascade. 173–75. 174–75f سلاسل الأنزيم المفسفر
Kinectin. 78 كاينيكتين
Kineses. 1125 تنشّط
Kinesin. 78 كاينيسين
Kinetic energy. 106. 106f طاقة الحركة
Kinetin. 819f كاينتين
Kinetochore. 187f. 190f. 192–94.192f. 194–95f. 210. 210f. 216 نقطة التعلق (الاتصال)
Kinetochore microtubules. 187f. 192f. 193. 194–95f. 212–13f أنيبيبات نقاط التعلق
Kinetoplastid. 568–69. 568f أنيبيبات كاينيتوبلاستيد
Kingdom (taxonomy). 508f. 509 مملكة (تصنيفيًّا)
evolutionary relationships among kingdoms. 513f العلاقات التطورية بين الممالك
Kinocilium. 903–5. 903f. 906 f. 908 هدب حقيقي
Kinorhyncha (phylum). 627. 650 ذات الخطم المتحرك
Kin selection. 1138–40.1139–40f انتخاب النسب
Kipukas. 444 Kipukas
Kiwi (bird). 701t الكيوي (طائر)
Klebsormidiales. 516f Klebsormidiales
Klinefelter syndrome. 250. 250f متلازمة كلاينفلتر
Knee-jerk reflex. 890. 890f الفعل الانعكاسي لرجة الركبة
Knight, T. A., ت. أ. نايت 220
Knockout mice 339–40. 340–41f فئران عُطِّلت بعض جيناتها
knox genes. 387 جينات الصندوق المتجانس شبيه العقدة
Koelreuter, Josef. 220 جوزيف -كولرويتر
Komodo dragon (*Varanus komodoensis*). 699. 1239 تنين كومودو (*Varanus komodoensis*)
Krait. 699 كُريت
Krakatau islands, succession after volcanic eruption. 1185. 1185f جزر كراكاتاو، تعاقب بعد انفجار بركاني
Krebs, C., ك. كربس 1160
Krebs cycle. 122. 124. 127–31. 133f. 138. 139f حلقة كربس
ATP production in. 129. 129f. 134–35. 134f إنتاج ATP في
products of. 130f نواتج
Krüppel gene. 382f جين كروبل
K-selected population. 1160–61. 1160t. 1185 جماعة منتخبة مقدرة الحمل
Kurosawa, Eiichi. 820 إيشاي كوروساوا
Kuru. 536 مرض كورو

L

Labia majora. 1076. 1077f. 1080 شفرتين كبيرتين
Labor (childbirth). 1111 ولادة
Labrador Current. 1214f تيار لبرادور
Labrador retriever, coat color 234 سيادة فوق تامة في كلاب الصيد، لون الفراء
Labyrinth. 904. 907–8 تيه غشائي
Lacerta. 1068 *Lacerta*
Lacewing (*Chrysoperia*), courtship song of. 436. 436f شبكية الأجنحة (*Chrysoperia*)، أغنية الغزل
lac operon. 308–10. 308–10f المنطقة الفعالة Lac
lac repressor. 45t. 308. 308–10f مثبط Lac
Lactase. 970. 976t أنزيم لاكتيز
Lactate. 127f. 556 لاكتيت
blood. 958 الدم
Lactate dehydrogenase. 403 مزيل هيدروجين اللاكتيك
Lactation. 1111 إنتاج الحليب، أو الإدرار
Lacteal. 970f وعاء لبني ليمفي
Lactic acid fermentation. 137. 137f تخمر حمض اللبن
Lactose. 38. 970 لاكتوز
Lactose intolerance. 970 عدم القدرة على تحمل اللاكتوز
Lacunae فجوة، المحفظة
within bone. 946. 947–48f في العظم
within cartilage 858 في الغضروف
LacZ gene. 329f محلل بيتا جلاكتوسايد، جين
Laetoli footprints. 711 بصمات رجل ليتولي
Lagging strand. 266.267–69f. 271f الشريط المتلكئ
Lagomorpha (order). 708t الأرنبيات (رتبة)
Lake. 1191f. 1192. 1221–22.1221–22f بحيرة
eutrophic. 1184. 1222- 23. 1227 غنية بالمواد الغذائية (حقيقية التغذية)
oligotrophic. 1184. 1222 قليلة المواد الغذائية (قليلة التغذية)
thermal stratification of. 1222. 1222f التقسيم الطبقي الحراري

Lake Barombi Mbo cichlid fish. 442 سمك البلطي في بحيرة بارومبي
Lake Victoria cichlid fish. 445–46. 446f. 1251–52. 1256 سمك البلطي في بحيرة فكتوريا
Lamarck, Jean-*Baptiste*. 396 جين بابتست لامارك
Lamellae طبقات (صفائح)
of bone. 948f. 949 العظم
of gills. 1002. 1003f الخياشيم
Lamellipodia. 1095 أقدام صفائحية
Laminaria. 574f *Laminaria* لاميناريا
Lamprey. 686f. 687. 687t الجلكي
Lamp shell. Brachiopoda (phylum)، ذراعية القدم (عضدية الأقدام) (قبيلة)
Lancelet. 684. 684f. 886f. 1103 السهيم
Land plants, evolution of. 516f نباتات اليابسة، تطور
Langerhans, Paul. 937 بول لانجرهانز
Language. 713. 888. 889f اللغة
development in humans. 483 التطور في الإنسان
of primates. 1129–30. 1129f في الرئيسيات
Lanugo 426 الزبب أو العقيقة
Larch. 594 اللارِكس
Large intestine 862f. 965. 965f.972–73. 972f. 974f أمعاء غليظة
Large offspring Syndrome 378 متلازمة النسل الكبير
Lariat structure 289f. 290 تركيب الوهق
Larva يرقة
of bivalves. 659 ثنائية المصراع
of echinoderms 677. 677f شوكيات (شوكية) الجلد
of insects. 380. 674. 674f في الحشرات
loss in marine invertebrates. 465–66. 466f فقدان في اللافقاريات البحرية
of snails. 464–65. 464–65f الحلازين
of tunicates. 683. 683f الزقيات
Larvacea. 684 يرقاينات
Larynx. 967. 967f. 1006. 1006f حنجرة (صندوق الصوت)
Lassa fever. 365t حمى لاسا
Late blight of potatoes. 575 اللفحة المتأخرة لمحصول البطاطا
Lateral bud. 819f. 824 برعم جانبي (إبطي)
Lateral bud primordium. 720f بادئة برعم جانبي
Lateral geniculate nucleus. 915. 915f النواة الركبية الجانبية
Lateral line organ. 898t عضو الخط الجانبي
Lateral line system. 689. 903. 903f نظام الخط الجانبي
Lateral meristem. 720. 725. 743f مرستيم جانبي
Lateral root cap. 727 قلنسوة الجذور الجانبية
Lateral sulcus. 887f شق جانبي
Lateral ventricle 886f بطين جانبي
Latitude, climate and. 1212–13. 1213f خط العرض، والمناخ و
Latitudinal cline, in species richness. 1207 الميل مع خطوط العرض، في غنى الأنواع
LDL. *See* Low-density lipoprotein LDL، انظر بروتينًا دهنيًّا قليل الكثافة
Lead. 786 رصاص
Leading strand. 266–67.267–69f. 271f الشريط القائد
Leaf. 718f ورقة
abscission of. 811. 811f. 818 الفصل لـ
alternate. 732. 732f متبادلة
of carnivorous plant. 780–81.780–81f نبات آكل للحيوانات
compound. 736–37. 737f مركبة
establishing top and bottom of. 736. 736f تكوين الجزأين العلوي والسفلي
external structure of. 736–37.736–37f التركيب الخارجي لـ
fall colors. 150f. 811. 811f ألوان الخريف
internal structure of. 737.737–38f التركيب الداخلي لـ
modified. 737–38 متحورة
opposite. 732. 732f متقابلة
palmately compound. 737. 737f مركبة راحية
pinnately compound. 737. 737f مركبة ريشية
simple. 736. 737f بسيطة
transpiration of water from *See* Transpiration، نتح الماء من. انظر النتح
whorled. 732. 732f على شكل دوائر (حلقية)
Leaf-cutter ant. 617. 617f.1141–42. 1141f. 1179 نمل قاطع الأوراق
Leafhopper. 673t. 674 نطاط الأوراق
Leaflet. 736 وريقة
Leaf litter. 774f مخلفات الأوراق
Leaf primordium. 720f.730f. 732f بادئ الورقة
Leaf scar. 732f. 733. 811 ندبة الورقة
LEAFY COTYLEDON gene. of *Arabidopsis*. 747 جين (LEAFY COTYLEDON) في نبات رشاد الجدران
LEAFY gene. of *Arabidopsis*. 829.829f. 832–34 جين *LEAFY*، في نبات رشاد الجدران
Leafy spurge. 1250 الفربيون الورقي
Leak channel. 872–74 قناة تسرب
Learning. 889 تعلم
associative. 1120–21. 1121f ارتباطي
behavior and. 1120–21. 1121f سلوك
genetics of. 1117–18. 1118f وراثة
instinct and. 1121. 1121f. 1123. 1123f الغريزة (الفطرة) و
nonassociative. 1120 غير الارتباطي
Learning preparedness. 1121 الاستعداد التعلمي
Leber's hereditary optic neuropathy. 242 مرض العصب البصري الوراثي لليبر (LHON)
Leech. 630t. 662–63. 663f. 959 علق طبي
Leeuwenhoek, Antonie van. 12. 60 أنطون فان لوفنهوك
Leg(s), of amphibians. 691–92. 692–93f رجل (أرجل) البرمائيات
Leghemoglobin. 779. 779f الهيموجلوبين البقولي
Legionella. 545f *Legionella*
Legume. 729. 750f. 779. 791. 809. 812 بقولي
Leishmaniasis. 486. 568 مرض الليشمانيا
Lemming. 1220 لاموس
Lemon. 823 ليمون
Lemon shark. 1070f قرش ليموني
Lemur. 428f. 708t. 709. 710f. 1239 ليمور
Lens. 911. 911f. 1107f عدسة
Lenticel. 734. 734f. 768. 769 مسامة
Leopard frog (*Rana*), postzygotic الضفدع الفهد، العزل بعد الزيجوتي
isolation in. 437. 437f
Leopold, Aldo. 1203 ليوبولد
Lepidoptera (order) 672–73f. 673t حرشفية الأجنحة (رتبة)
Lepidosaur. 687f. 698 زاحف حرشفي
Leprosy. 554. 555t الجذام
Leptin. 978–79. 978–79f ليبتن
Lesch-Nyhan syndrome. 246f تناذر ليش نيهان
Lettuce. 831 خس
genome of. 477f المحتوى الجيني
Leucine. 46. 47f ليوسين
Leucine zipper motif. 306–7. 307f موتيف زمام (سحّاب) لوسين المنزلق
Leucoplast. 75 البلاستيدات الشفافة

Leukemia, 299, 342–43, 1242 لوكيميا
chronic myelogenous, 351 النخاعية المزمن
Leukocytes, 185, 857t, 858, 997f. خلايا الدم البيضاء, 999, 1041
granular, 999 حبيبية
nongranular, 999 غير حبيبية
Level of specificity, 1127–28, 1130 مستوى التخصص والنوعية
Lewis, Edward, 385 إدوارد لويس
Leydig cells, 1073, 1076, 1076f خلايا لايدج
LH. *See* Luteinizing hormone LH. انظر الهرمون المكون للجسم الأصفر
Lichen, 614–15, 615f, 1178, 1184 الأشن
as air quality indicators, 615 كمؤشرات لنوعية الهواء
foliose, 615f الورقي (النوليوز)
fruticose 615f الثمري (الفروتيكوز)
Life, الحياة
*Chara*cteristics of, 2–3f, 3–4, 504 الخصائص
diversity of, 13–14, 13f التنوع في
origin of, *See* Origin of life نشأة. انظر نشأة
science of, 2–4 علم
Life cycle دورة حياة
of ascomycetes, 611f الفطريات الزقية
of basidiomycetes 612, 612f الفطريات البازيديّة
of brown algae, 574f الطحالب البنية
of *Chlamydomonas*, 584f الكلاميدوموناس
of cnidarians 640 اللاسعات
of fern, 592, 592f الخنشار
of flowering plant, 828f نبات مزهر
of mollusk, 657, 657f الرخويات
of moss, 587f الحزاز الطحلبي
of *Obelia*, 642f أوبيليا
of *Paramecium*, 572f البراميسيوم
of pine, 594–95, 595f الصنوبر
of plants 583–84, 583f, 598–99, 599f النباتات
of *Plasmodium* 570f البلازموديوم
of *Rhizopus*, 609f عفن الخبز
of *Ulva*, 585f طحلب أو لفا
Life history, 1154–56, 1154–56f, 1160–61, 1160t تاريخ الحياة
Life span, 1152, 1156 فترة الحياة
of plants, 847–48, 848f النباتات
Life table, 1153, 1153t جدول الحياة
Lift, 960 قوة رفع
Ligament, 856 رباط
Ligand, 166, 166f رابط
Ligand-gated channel, 873, 875f, 913–14, 914f قناة مبوبة بالرابط
Light, cue to flowering in plants, 830–32, 830–31f, 834f الضوء، إشارة إلى الإزهار في النباتات
also Sunlight، أيضًا أشعة الشمس
Light-dependent reactions, of photosynthesis, 145, 145f, 152–57, 153–57f التفاعلات الضوئية، البناء الضوئي
Light-independent reactions, of photosynthesis, 145–46, 146f التفاعلات غير المرتبطة بالضوء، البناء الضوئي
Light microscope, 61, 62t مجهر ضوئي
Light-response genes, 803–4, 804f جينات الاستجابة للضوء
Lignification, 724 لجننة
Lignin, 606–7, 614, 724–25 لجنين
Lilac, 736 بنفسج
Lily, 731, 734, 839f زنبق
Limb, development of, 494, 494f التكوين الجنيني للطرف
Limb bud, 494, 1110 برعم الطرف
Limbic system, 882, 888 جهاز طرفي
Limestone, 577, 577f, 643 حجر جيري
Limiting nutrient, 1194 عنصر غذائي مُحدّد
Limnognathia, 631t *Limnognathia*
Limpet, evolutionary loss of larval stage, 465–66, 466f البطلينوس، الفقدان التطوري للمرحلة اليرقية
LINE. *See* Long interspersed element. انظر العناصر المتناثرة الطويلة LINE
Linen, 724 قماش
Lineus, 631t, 647f, 648 *Lineus*
Lingula 631t *Lingula*
Linkage disequilibrium 358 الربط غير المتزن
Linkage map. *See* Genetic map خريطة الارتباط. انظر الخريطة الوراثية
Linnaeus, Carolus, 507 كارلوس لينيوس
Lion (*Panthera leo*), 435, 435f, 707f, 1137, 1238 أسد *Panthera leo*
Lipase, 970–71, 976t لايبيز (محلّل الدهون)
Lipid(s). *See also* Fat(s) 33, 35, 36f, 53–56. *See* دهن (الدهون)
functions of, 53–56 وظائف
membrane, 511t, 543, 543f غشاء
of archaebacteria, 64,543, 543f البكتيريا القديمة
structure of, 53–56 تركيب
Lipid bilayer, 56, 56f, 63, 86, 86–87f, 88t, 89–90 طبقتا الدهون
fluidity of, 86, 90 سيولة
Lipid raft, 88 طوافة الدهون
Lipophilic hormone, 921–27, 924–26f هرمون محب للدهون
Lipopolysaccharide, 547, 547f متعددة التسكر الدهنية
Lipoteichoic acid, 547, 547f حمض التيكويك الدهني
Lithotroph, 541 بكتيريا غير عضوية التغذية
Littoral zone, 1221f منطقة ساحلية
Liver, 862f, 938f, 964–65f, 965, 970–71, 976 الكبد
innervation of, 894t تغذية عصبية
regulatory functions of, 976 تنظيم وظائف
Liver cancer, 535 سرطان الكبد
Liver disease, 993 أمراض الكبد
Liver fluke (*Clonorchis sinensis*), 630t, 646, 646f دودة كبدية (*Clonorchis sinensis*)
Liverwort, 460f, 582f, 583, 586, 586f حشيشة الكبد
Lizard, 687f, 695t, 698f,699, 1028 سحلية (عضاءة)
parthenogenesis in, 1068 التكاثر العذري في
population dispersion, 1149 انتشار الجماعة
territories of, 1133 أقاليم
thermoregulation in, 1020, 1147 المحافظة على درجة الحرارة في
Lobe-finned fish, 686f, 687t, 690, 690f, 692, 692f الأسماك مفصصة الزعانف
Lobster, 667, 672f جراد البحر
cyclophorans on mouthparts 648, 648f حاملات العجل على أجزاء فم
Local anaphylaxis, 1059 فرط حساسية محلي
Locomotion, 958–60 الحركة
in air 960, 960f في الهواء
appendicular, 958 الأطراف
axial, 958 الدودية (المحورية)
on land, 959–60, 960f على اليابسة
in water, 959, 959f في الماء
Locomotor organelles, of protists, 565 العضيات المحركة في الطلائعيات
Logarithmic scale, 30 مقياس لوغاريتمي
Loggerhead sponge, 638 الإسفنج ذو الرأس الضخم
Logging, 1242, 1247–48 تقطيع الأشجار
Logistic growth model, 1157–58, 1158f نموذج النمو اللوجستي
Long bone, 948 عظم طويل
Long-day plant, 830–31, 830f نباتات النهار الطويل
facultative, 831 اختياري
obligate, 831 إجباري
Long interspersed element (LINE), 357, 357f العناصر المتناثرة الطويلة (LINE)
Longitudinal muscles, 944, 944f عضلات طويلة
Long-tailed shrike 1185 طائر الصُّرَّد
Long terminal repeat (LTR), 357, 357f التكرارات الطرفية الطويلة (LTR)
Long-term memory, 889 ذاكرة طويلة المدى
Long-term potentiation (LTP), 889 تضخيم طويل الأمد (LTP)
Loop of Henle, 1026f, 1028, 1031f, 1032–34, 1033f التواء هنلي
Loose connective tissue, 856, 857t نسيج ضام مفكك
Loosestrife (*Lythrum salicaria*), 397f, 637, 664–65, 664–65f نبتة (*Lythrum salicaria*)
Lophophorate, 637, 644- 65, 664 - 65 f حاملة العرف
Lophophore, 631t, 637, 664–65, 664–65f حاملة العرف، حامل العجل (اللوفوفور)
Lophotrochozoan, 518, 628,629f, 637, 637f عجلية الخطم (ذات العرف المدوّر)
Loratadine, 165 لوراتادين
Lorenz, Konrad, 1122, 1122f كونراد لورينز
Loricifera (phylum), 629f, 631t, 648, 650 تاجية الأسواط (لوريسيفيرا) (قبيلة)
Loris, 709, 710f لوريس
Louse, 555t, 674 قملة
Low-density lipoprotein (LDL), 101, 995 بروتين دهني قليل الكثافة (LDL)
Lowe syndrome, 246f Lowe syndrome
LTP. *See* Long-term potentiation. انظر تضخيمًا طويل الأمد
LTR. *See* Long terminal repeat. انظر التكرارات الطرفية الطويلة
Lugworm, 662 الدودة الخرقاء
Lumbar nerves, 884f أعصاب قطنية
Luna moth (*Actias luna*), 672–73f العث لونا (*Actias luna*)
Lumen, of digestive tract, 965 تجويف داخلي، للقناة الهضمية
Lung(s), 863f, 1000, 1001f, 1004–7, 1005–7f الرئة، الرئتان
of amphibians, 691, 1004–5, 1005f في البرمائيات
of birds, 1006–7, 1007f في الطيور
book, 669 كتبية
innervation of, 894t تغذية عصبية
of mammals, 1005–6, 1006f في الثدييات
of reptiles 1004–5 في الزواحف
structure and function of, 1008 تركيب وظيفة
Lung cancer, 1011, 1011f سرطان الرئة
smoking and, 1011 التدخين و
Lung capacity, 1008–9 السعة الرئوية
Lungfish, 690 أسماك رئوية
Luteinizing hormone (LH), 921, 922t, 930, 932, 1072, 1075, 1075t, 1076–77f, 1078, 1084 هرمون مكون للجسم الأصفر (LH)
Lycophyta (phylum), 582f, 588, 589t, 590, 590f لايكوفايتا (قبيلة)
Lycopodium lucidulum, 590f *Lycopodium lucidulum*
Lyme disease, 554, 555t, 670 مرض ليمفاوي
Lymph, 994 ليمف
Lymphatic capillary, 971–72, 971f, 993f, 994 شعيرة ليمفاوية
Lymphatic duct, 970f قناة ليمفاوية
Lymphatic system, 863f, 993–94, 993–94f جهاز ليمفاوي
Lymphatic vessel, 863f, 994 وعاء ليمفوي
Lymph heart, 994 قلب ليمفاوي
Lymph node, 863f, 994, 1047f عقدة ليمفاوية
Lymphocyte(s), 1045–46, 1045f خلية ليمفية (خلايا ليمفية)
Lymphoid organs أعضاء ليمفاوية
primary, 1046–48, 1047–48f أولية
secondary, 1047f, 1048 ثانوية
Lymphoid stem cells, 998f خلايا جذعية ليمفاوية
Lymphoproliferative syndrome, 246f تناذر انقسام الخلايا الليمفية
Lynx, 1220 وشق
Lysenko, T. D., 832 ت. د. لايسينكو
Lysine, 47f لايسين
Lysogenic cycle, of bacterio phage دورة تحلّلية في الفيروس البكتيري
Lysogeny, 528 توليد التحلل
Lysosome, 72–73, 72f, 79t, 82t, 321, 565, 1041 جسم حال
Lysosomal storage disorder 72 علل خزن الأجسام الحالة
Lysozyme, 50, 1040 ليسوزايوم
Lytic cycle, of bacteriophage, 528, 529f, 551 الدورة التحللية، فيروس البكتيريا

M

MacArthur, Robert, 1172, 1208 ماك آرثر
macho-1 gene, 375–76, 375–76f جين *macho -1*
MacLeod, Colin, 257 كولن مكلويد
Macromolecule, 2f, 33, 35 ,35t, 36f جزيئة كبيرة
Macronucleus, 572–73, 572f نواة كبيرة
Macronutrients, in plants, 776, 777t المغذيات الكبيرة، في النباتات
Macrophage(s), 856, 857t,1041, 1041–43f,1042,1044, 1046, 1047t, 1051,1059–60 مبلعم كبير (ميلعمات كبيرة) (خلية مبتلعة كبيرة)
HIV entry into, 530, 531f دخول فيروس نقص المناعة المكتسبة في
Madreporite, 676, 677f مصفاة
MADS-box genes, 387,490–91, 496 جينات صندوق مادس
Magnesium, in plants, 149, 776, 777t الماغنسيوم، في النباتات
Magnetic field حقل (مجال) مغناطيسي
migration of birds and, 1126 هجرة الطيور و
sensing of, sensing of, 898t, 916 إحساس

(رصد)
Magnetic receptor. 916 مستقبل مغناطيسي
Magnetite. 1126 ماغنيتايت
Magnolia. 597f ماجنوليا
Mahogany tree (*Swietenia mahogani*) 1228. 1249 شجرة ماهوجاني (*Swietenia mahogani*)
Maidenhair tree (*Gingko biloba*). 595f. 596 شجرة شعر البتول (*Gingko biloba*)
Maize. *See* Corn (*Zea Mays*) الذرة. انظر الذرة (*Zea Mays*)
Major groove. 261f. 305. 305f أخدود كبير (رئيس)
Major histocompatibility complex (MHC). 1048–51. 1048f. 1049t. 1050f. 1064 بروتينات معقد التوافق النسيجي (MHC)
MHC proteins. 45t. 88t. 180. 1049. 1049 t بروتينات (MHC)
Malaria. 570f. 571. 795. 1063. 1234 ملاريا
Anolis lizards. 1182 في سحلية *Anolis*
avian. 1251 الطيور
drug development. 485 تطوير دواء
eradication of. 571 مكافحة
sickle cell anemia and. 248.407. 407f فقر الدم المنجلي و
Malate. 130f. 131. 161–62. 161–62f. 766–67. 766f مالیت
Malate dehydrogenase. 130f نازع هيدروجين ماليت
Male reproduction. hormonal control of. 1075–76. 1075 t. 1076 f التنظيم الهرموني للوظيفة التناسلية في الذكر
Male reproductive system. 863f. 1073–76. 1073–76f. 1075t. 1081f جهاز تناسلي ذكري
Malleus. 904. 904f مطرقة
Malpighian tubule. 668f. 669.675. 1025–26. 1025f أنبوب ملبيجي
MALT. *See* Mucosa-associated lymphatic tissue. MALT. انظر نسيج ليمفي مصاحب للنسيج المخاطي
Maltase. 976t مالتيز
Malthus. Thomas. 9–10. 1163 ثوماس مالثوس
Maltose. 38f. 39 مالتوز
Mammal. 630t. 704–8. 704–8f الثدييات
brain of. 886. 886f دماغ
*Chara*cteristics of. 704–6. 704–5f خصائص
circulation in. 986–87. 987f الدورة الدموية
classification of. 520. 520f. 706–7. 707f تصنيف
cleavage in. 1094. 1094f الانشطار، التفلج
digestion of plants by. 705 هضم النباتات عن طريق
egg-laying. *See* Monotreme وضع البيض. انظر وحيدة المسلك
evolution of. 520f. 685.706. 706t تطور
extinctions. 706t. 1239.1239t. 1245t انقراض
flying. 705–6. 705f. 708t طيران
gastrulation in. 1097. 1097f تكوين الجاسترولا
heart of. 986–87. 987f قلب
kidney of. 1028. 1030–34. 1030–34f كلية
lungs of. 1005–6. 1006f رئات
marine. 708t بحرية
nitrogenous wastes of. 1029. 1029f الفضلات النيتروجينية
orders of. 708t رتب
placental. *See* Placental mammal مشيمة. انظر ثدييات مشيمية
pouched. *See* Marsupial كيسية جرابية. انظر جرابية
respiration in. 1001f. 1005–6. 1006f التنفس في
saber-toothed. 463f مُسيَّف الأسنان
sex determination in. 1069. 1069f تحديد الجنس في
thermoregulation in. 704 التنظيم الحراري في
Mammalia (class). 508f. 686f.704–8. 704–8f ثدييات (طائفة)
Mammary gland. 704. 1111 غدة لبنية
Mammoth. 706t. 1238. 1238f ماموث
Manatee. 427 بقرة البحر
Manaus. Brazil. 1248. 1248f مانوس، البرازيل
Mandible. of crustaceans. 666t. 671 فكوك سفلية، للقشريات
Mandrill. 709f الميمون Mandrill
Manganese. 114 المنجنيز
in plants. 776. 777t. 778 في النباتات
Mangold. Hilde. 1104 هيلد مانجولد
Mangrove. 768–69. 769f. 1243–44. 1243f مانجروف
Mangrove swamp 1224. 1229–30 مستنقع مانجروف
Manic-depressive illness. 246f مرض الهوس - الاكتئابي Manic-depressive illness
Manihotoxin. 793t مانيهوت (مانيهوتوكسين)
Mantle. 655. 655f عباءة
Mantle cavity. 655f. 944. 945f. 1002 تجويف العباءة
Manual dexterity. 887 براعة في استخدام الأصابع
Maple. 736. 751f. 752 قيقب
Map unit. 244 وحدة خريطة
Marburg hemorrhagic fever. 365t حمى ماربيرغ النزفية
Marchantia. 586f مارکنیتا
Margulis. Lynn. 564 لِنّ مارجيولس
Marianas Trench. 1223 خندق ماریاناس
Marine bird. 1028f طائر بحري
Marine habitat. 1223–26. 1223–26f بيئة بحرية
human impacts on. 1229–30. 1229f تأثير الإنسان في
plant adaptations to. 769f تكيف النباتات لِـ
Markov. Georgi. 794 جورج ماركوف
Marrella. 632f *Marrella*
Marrow cavity. 949 فجوة النخاع
Mars. life on. 505f المريخ، الحياة على
Marsh. 1220 سبخة
Marsilea. 592 Marsilea
Marsupial.. 520f. 706–7. 707f. 1072. 1072f. 1080 جرابي
marsupial–placental convergence. 428. 428f التقاء تطوري للجرابيات والمشيميات
saber-toothed. 463f مُسيف الأسنان
Mass extinction. 448–49. 449f.693. 1238 الانقراض الجماعي
Mast cells. 856. 857t. 1044. 1046. 1047t. 1059. 1059f خلايا صارية
Mastiff. 421f كلب الدرواس
Mastodon. 1238f مستودون
Mate choice. 1133. 1134f. 1135–36 اختيار رفيق
Maternal age. Down syndrome and. 249–50. 249f عمر الأم، متلازمة داون و
Maternal care. in mice. 1118–19. 1119f عناية الأم، في الفئران
Maternal genes. 380. 381f جينات أُمية
Maternal inheritance. 242 الوراثة الأميّة
Maternity plant. 846. 846f نبات الأمومة
Mating. *See also* Courtship *entries* تزاوج. انظر أيضًا غزل
assortative. 400–401 متجانس
disassortative. 401 منوّع
nonrandom. 400–401. 400f غير العشوائي
Mating behavior. 436. 436f سلوك التزاوج
selection acting on. 440. 440f تأثير الانتخاب في
Mating call. 1135f. 1136 نداء التزاوج
Mating ritual 436 طقوس التزاوج
of prairie chickens. 1255. 1255f في دجاج البراري
Mating success. 404 نجاح التزاوج
Mating system. 1136–37. 1136f نظام التزاوج
Mating type نوع التزاوج
in ciliates. 572 في الهدبيات
in fungi. 175 في الفطريات
Matrix الحشوة
of mitochondria. 75 في الميتوكندريا
Matter. 18 مادة
Mauna Kea silversword أسياف موناكيا الفضية (*Argyroxiphium sandwicense*). 1239–40. 1240f (*Argyroxiphium sandwicense*)
Maturation-promoting factor. 197–99 العامل المحفز للنضج MPF
Maximum likelihood method. 458 طريقة الاحتمالية القصوى
Mayflower. 831 زهرة أيار
Maze-learning ability. in rats. 1117–18. 18. 1118f المقدرة على تعلّم المتاهة، في الجرذان
McCarty. Maclyn. 257 ماكلين مكارتي
McClintock. Barbara. 243–44. 243f.
MCS. *See* Multiple cloning site انظر موقع الاستنساخ المتعدد
Measles. 527t الحصبة
Mechanical isolation. 435t. 436–37 العزل الميكانيكي
Mechanoreceptor. 899. 900–902 مستقبل آلي
Mediator. 314. 315f وسائط
Medicago truncatula. 477–78. 478f. 486 نبات الفصة *Medicago truncatula*
genome of. 477f المحتوى الجيني
Medicinal leech (*Hirudo medicinalis*) 663. 663f العلق الطبي (*Hirudo medicinalis*)
Medicine الدواء
applications of genetic engineering to. 340–43.341–42f تطبيقات الهندسة الوراثية
applications of genomics to. 365. 365t. 485–86 تطبيقات علم الجينومات
from wild plants. 794–95. 1242 النباتات البرية
Medulla oblongata. 885. 885–86f. 885t نخاع مستطيل
Medullary bone. 948f. 949 عظم نخاعي
Medullary cavity. 948f. 949 فجوة نخاعية
Medusa. 640. 640f. 642–43. 642f ميدوزا
Meerkat (*Suricata suricata*). 1142. 1142f النمس (*Suricata suricata*)
Megagametophyte. 599f. 838. 838f نبات جاميتي كبير
Megakaryocytes. 998f. 999 خلايا عملاقة النواة
Megaphyll 736 ورقة كبيرة
Megapascal. 758 ميجا باسكال
Megasporangium. 594 محفظة بوغية
Megaspore. 594. 595f. 598. 599f. 839. 839f بوغ كبير
Megaspore mother cell. 594. 595f. 598. 838f. 839 خلية أم أبواغ كبيرة
Megazostrodon. 696f *Megazostrodon*
Meiosis. 205. 206–16. 207f.1068. 1091 الانقسام الاختزالي
compared to mitosis. 214–16. 214–15f مقارنة بالانقسام المتساوي
errors in. 214. 442 الأخطاء في
sequence of events during. 208–14. 208–14f تسلسل الأحداث
Meiosis I. 208–9. 208f. 214–15f.1073f. 1078f الانقسام الاختزالي الأول
Meiosis II. 208–9. 208f. 211.213f. 215f. 1073f. 1078f الانقسام الاختزالي الثاني
Meissner corpuscle. 898t، حويصلة ميسنر
Melanin. 233. 930. 933. 939 901f. 902 ميلانين
Melanocyte. 933. 1102. 1102f خلايا صبغية
Meelanocyte stimulating hormone (MSH). 922t. 930. 933. 901 f. 902 هرمون منبه للخلايا الصبغية
Melanotropin-inhibiting hormone (MIH). 930 الهرمون المثبط للهرمون المنبه للخلايا الصبغية (MIH)
Melatonin. 921. 923t. 939 ميلاتونين
Membrane(s). 85–102 غشاء (أغشية)
Membrane attack complex. 1043–44 معقد الهجوم الغشائي
Membrane potential. 94. 872–74 جهد الغشاء
Membranous labyrinth. 906–7f. 907–8 التيه الغشائي
Memory. 889 ذاكرة
long-term. 889 طويلة الأمد
short-term. 889 قصيرة الأمد
Memory cells. 1046. 1055f. 1057–58 خلايا الذاكرة
Menarche. 1076 دورة شهرية (دورة الطمث)
Mendel. Gregor Johann. 11 جريجور مندل
experiments with garden pea. 220–27. 220–27f تجارب مع بازيلاء الحديقة
experimental design. 221–22 مخطط تجارب
portrait of. 221f مظهر
rediscovery of ideas of. 230 إعادة اكتشاف نتائج
Mendeleev. Dmitri. 21 ريميتري مندليف
Mendelian ratio. 224 نسبة مندلية
modified. 233–34. 234f معدلة
Meninges. 890 سحايا
Menkes syndrome. 246f Menkes syndrome
Menstrual cycle. 1072. 1076–80. 1077f دورة الطمث
follicular (proliferative) phase 1077. 1077–78f طور الحويصلة (التضاعف والنمو)
luteal phase of. 1077f. 1079 طور الجسم الأصفر
menstrual phase of. 1079 طور الطمث
ovulation 1077f. 1079f إباضة
secretory phase of. 1079 طور إفرازي
Menstruation. 1072 طمث

Mercury, atmospheric emissions, 1228
الزئبق، انبعاثات جوية
Mereschkowsky, Konstantin, 564
قسطنطين ميريشكوفسكلي
Meristem, 372–73, 719–20, 719f
مرستيم
apical, 390, 391f, 720.720–21f, 725, 727, 727f.730f, 732, 732f.
743f, 819f قمي
floral, 834, 834–35f زهري
ground, 720, 721f, 727–28.727f.
743f, 747 أساسي
intercalary, 720 سلامي
juvenile, 828 يافع
lateral, 720, 725, 733f طرفي
primary, 720, 747 أولي
Meristematic development, 390, 391f
التكوين الجنيني المرستيمي
Merkel cells, 898t, 901f, 902 خلايا ميركل
Meroblastic cleavage, 1093t.1094, 1094f تَفلُّج جزئي الانشطار
Merodiploid, 550 خلية ثنائي التركيب الجيني الجزئي
Merozoite, 570f ميروزويت
Meselson–Stahl experiment, 263–64, 263f تجربة ميسلون وستال
Mesenchyme, 946, 947f, 1095 نسيج ميزنكيمي
Mesocarp, 750–51f غلاف أوسط
Mesoderm, 625, 625f, 627f, 628.640, 852, 1088t, 1095–97.1095t, 1096–97f, 1101.1101f, 1103f ميزودرم
Mesoglea, 640, 640f, 944 طبقة وسطى، كتلة هلامية
Mesohippus, 424f *Mesohippus*
Mesohyl, 638, 1044 الظهارة المتوسطة
Mesolecithal cleavage, 1093t بيوض متوسطة المح
Mesophyll, 161–62, 161f.737, 770 نسيج متوسط
palisade 737, 738f عمادي
spongy, 737, 738f أسفنجي
Mesopotamia, 776 ما بين النهرين
Mesostigmatales, 516f Mesostigmatales
Messenger RNA (mRNA), *See also* Primary transcript, 69, 282–83, 281 RNA الرسول (mRNA). انظر أيضًا النسخة الأولية
artificial، صناعي
cap, 288, 288f ،5 قلنسوة 5
as cytoplasmic determinants, 382–84,
383–84f بوصفها محددّات سيتوبلازمية
degradation of, 321 تحطيم
making cDNA library, 330–31, 331f صنع مكتبة وراثية (إنتاج مجموع جيني)
mature 288 ناضج
poly-A tail of 288, 288f ذيل عديد الأدنين
posttranscriptional control in eukaryotes, 317–20f, 317–21 التنظيم (التحكم) بعد النسخ في حقيقيات النوى
produced by maternal genes, 380,
381f, 382–84, 383–84f تنتج عن طريق الجينات الأمية
translation of, *See* Translation transport from nucleus, 320–21, 320f الترجمة، انظر النقل من النواة لغرض الترجمة
transport in phloem, 770 النقل في اللحاء
Metabolic rate, 977, 1018, 1103 معدّل الأيض
body size and, 1021, 1021f حجم الجسم و
Metabolism, 115, 504 أيض (استقلاب)
as *Chara*cteristic of life, 504 بوصفها خاصية للحياة
biochemical pathways, 115, 115f مسلك كيميائي حيوي
Metabolite, secondary, 792,
793t.794–95 أيضية، ثانوية
Metacercaria, 646, 646f ما بعد السركاريا
Metal, phytoremediation for, 786, 786f معدن، إزالة الملوثات
Metamorphosis, 675 التحول (تحول بعدي)
in amphibians, 934, 934f, 1071 في البرمائيات
complete, 675 المكتمل
in insects, 380, 675, 939–40, 940f في الحشرات
simple, 675 البسيط
Metaphase الطور الاستوائي
meiosis I, 210, 210–12f, 214f الانقسام الاختزالي الأول
meiosis II, 211, 213f, 215f الانقسام الاختزالي الثاني
mitotic, 191f, 193–94, 194–95f, 214f الانقسام المتساوي
Metaphase plate, 193–94.194–95f, 210, 211f صفيحة الطور الإستوائي
Metapopulation, 1141, 1141f فوق الجماعات
source–sink, المصدر – والمهبط 1151
Metazoan, origin of, 632 حيوان بعدي (نشأة)
Methane, 558, 1190f, 1191, 1232 ميثان
Methanobacterium, 510f *Methanobacterium*
Methanococcus, 510f, 544f *Methanococcus*
Methanogen, 136, 512, 513f, 1190 f, 1191 منتج ميثان
Methanopyrus, 510f Methanopyrus
Methionine, ميثيونين 46, 47f, 511t
Methylation إضافة مجموعة الميثيل (إضافة الميثيل)
of DNA, 251, 316, 316f, 479 لِ DNA
of histones, 316 لِ الهستونات
5–Methylcytosine, 316, 316f 5 – ميثيل سايتوسين
Methyl-G cap, 288 قلنسوة ميثيل الغوانين
Methyl group, 34f مجموعة ميثيل
MHC, *See* Major histocompatibility complex, 180 بروتينات معقد التوافق النسيجي الرئيس
Micelle, 55–56, 56f قطيرة كروية
Microarray DNA, ذو الترتيب الدقيق DNA, *See* DNA microarray protein, 364 انظر بروتين DNA ذي الترتيب الدقيق
Microbody, 73, 73f, 79t جسم دقيق
Microclimate, 1216 مناخ دقيق (مناخ محلي)
Microfossil, 540, 540f أحفورة دقيقة
Microgametophyte, 599f, 838, 838f نبات جاميتي صغير
Micrognathozoa, 629f, 631t, 637.637f, 648 ذات الفكوك الصغيرة
Micronucleus, 572–73, 572f نواة صغيرة
Micronutrients, in plants, 776, 777t المغذيات الصغيرة، في النباتات
Microphyll, ورقة دقيقة 736
Micropyle 594, 595f, 598f.599–600, 742f نقير
Micro-RNA (miRNA), 317, 318f الدقيق RNA
Microscope, *See also specific types of microscopes* 60–62, مجهر، انظر أيضًا أنواع متخصصة من المجاهر
invention of, 60 اختراع
resolution of, 61 قوة الفصل
types of, 61 أنواع
Microsporangium, 594, 837 محفظة بوغية صغيرة
Microspore, 594, 595f, 599–600.838–39, 838f بوغ صغير
Microspore mother cell, 594.594f, 599f, 838, 838f أم الأبواغ الصغيرة
Microsporidia, 608 ميكروسبوريديا
Microtubule(s) 77–78, 77f, 80.82t, 187f أنُيبيب دقيق (أنُيبيبات دقيقة)
kinetochore, 187f, 192f, 193.212–13f نقطة الاتصال
spindle, 187f مغزل
Microtubule-organizing center, 78 مركز منظّم للأنُيبيبات الدقيقة
Microvilli, 66f, 854, 970, 970f خملات دقيقة
Midbrain, 885–86, 885f, 885t دماغ أوسط
Mid-digital hair, 225t الشعر على عقل الأصابع الوسطى
Middle ear, 904, 904f أذن وسطى
Middle lamella, 81, 81f, 196 صفيحة وسطى
Miescher, Friedrich, 258 فريدريك ميشر
Migration, 1125–26, 1125–26f هجرة
of birds, 1125–26, 1126f, 1233 الطيور
of monarch butterfly, 1125, 1125f الفراشة الملكية
orientation and, 1125–27, 1125 - 26f تحديد الاتجاه
of green sea turtles, 1127 سلحفاة البحر الخضراء
Migratory locust (*Locusta migratoria*), 1159f الجراد المهاجر (*Locusta migratoria*)
MIH, *See* Melanotropin-inhibiting hormone, MIH. انظر الهرمون المثبط للهرمون المنبه للخلايا الصبغية (MIH)
Milk, 704, 933, 1111 الحليب
Milk-ejection reflex, 929 الفعل الانعكاسي لإدرار الحليب
Milk let-down reflex, 1111 منعكس إدرار الحليب
Milk snake (*Lampropeltis triangulum*), geographic variation in, 434f أفعى الحليب (*Lampropeltis triangulum*)، الاختلافات الجغرافية في
Milk sugar, *See* Lactose سكر الحليب، انظر لاكتوز
Milkweed, 752, 1175, 1177 عشبة الحليب (صقلاب)
Miller, Stanley L., 505 ستانلي ل. ميلر
Miller–Urey experiment, 505–6, 505f تجربة ميلر ويوري
Millipede, 518, 630t, 666t, 670–71, 670f ذات الألف قدم
Mimicry، محاكاة
Batesian, باتيسية 1177–78, 1177f
Müllerian, موليرية 1177f, 1178
Mineral(s) عنصر معدني (عناصر معدنية)
absorption by plants, 763 - 64, 763 - 64 f الامتصاص عن طريق النباتات
essential, ضرورية 979
in plants, في النباتات 777f, 777t
in soil, في التربة 774–75, 774–75f
transport in plants, 757–70, 758-59f, 764f, 766f, 769 f النقل في النباتات
Mineralocorticoid, ستيرويد قشري 936
معدني
Mine spill, تسرب نفايات 786f
Minimal medium, وسط الحد الأدنى للغذاء 552
Minke whale, حوت المنك 1250, 1250f
Minnow, سمك المنّوّه 904
Minor groove, أخدود ثانوي 261f
Mint, نعنع 792, 837
sequence, تعاقب 10- 284, 285f 10–
sequence, تعاقب 35- 284, 285f 35–
Miracidium, ميراسيديوم 646, 646f
miRNA. *See* Micro-RNA miRNA. انظر RNA الدقيق
Mistletoe (*Arceuthobium*), نبات الهدال (*Arceuthobium*) 1149
Mite, حُلم 666, 669–70
Mitochondria, 74–76, 74f, 79t.82t, 123f, 514t الميتوكندريا
division of, انقسام 75
DNA of, 75, 338, 565 DNA
genetic code in, الشيفرة الوراثية في 282
genome of, المحتوى الجيني 361
of kinetoplastids, كاينيتوبلاستيدات 568
maternal inheritance, وراثة أمّية 242
origin of, 76, 76f, 512, 513f.564, 564f نشوء
ribosomes of, الرايبوسومات في 74f
Mitogen, مولد الانقسام 173
Mitogen-activated protein (MAP) kinase, 173–75, 174–75f.179, 200, 201f, 376.376–77f الأنزيمات المفسفرة للبروتين المحفز بمولدات الانقسام
Mitosis, 188, 191, 191f, 193–95.194–95f الانقسام المتساوي
compared to meiosis, 214–16.214–15f مقارنة بالانقسام الاختزالي
evolution of, نشوء 565
in fungi, في الفطريات 604–6
Mitral valve, صمام ثنائي الشُرفات 987–88f, 988
Mixotroph, خلطية التغذية 566
Moa, طائر الموا 1239
Mockingbird, الطائر المحاكي 701t
Model building, بناء نموذج 7
Modified ratio, نسبة معدلة 233–34, 234f
Molar (teeth), طاحن (الأسنان) 705, 705f.966, 966f
Molar concentration, تركيز مولاري (تركيز مولي) (تركيز جزيئي) 29
Mold, عفن 610, 613
Mole, مول (جزيئي) (خُلد) 29, 428f, 708t
Molecular clock, الساعة الجزيئية 458
Molecular cloning, الاستنسال الجزيئي 328
See also Cloning انظر أيضًا استنسال
Molecular motor, محرك جزيئي 78, 78f
Molecular record, evidence for evolution, 11, 11f الدليل الجزيئي، دليل على التطور
Molecular systematics, علم التصنيف الجزيئي 629, 629f
Molecule, جزيئة 2f, 3, 23
Mollusca (phylum), الرخويات (قبيلة) 629f, 630t.637, 654–60, 654–60f
Mollusk, رخوي 630t, 637, 637f, 654–60.654–60f
body plan of, خطة الجسم 655–57, 655f
circulatory system of, الجهاز الدوري 657
classes of, طوائف 657–60
diversity among, التنوع بين 654–55, 654f
economic significance of, الأهمية الاقتصادية 655
evolution of, تطور 655
eye of, 427, 427f, 498, 498f, 911،

عين 911f
excretion in. 656–57 الإخراج في
feeding and prey capture in. 656. 656f التغذية والإمساك بالفريسة في
locomotion in. 959 الحركة في
reproduction in. 657. 657f التكاثر في
shell of. 655–56 صدفة
Molting الانسلاخ
in arthropods. 667 في المفصليات
in insects. 938–40. 939–40f. 945 في الحشرات
Molting hormone. 939–40f. 940 هرمون الانسلاخ
Molybdenum. 114. 980 مولبيديوم
in plants. 776. 777t في النباتات
Monarch butterfly (*Danaus plexippus*). 1175 الفراشة الملكية (*Danaus plexippus*)
defenses against predators. 1175–76. 1176f الدفاع ضد المفترسات
migration of. 1125. 1125f هجرة
Monitor lizard. 699. 1239 عضاءة الورل
Monkey. 708t. 709. 842. 979.1203. 1248 قرد
New World. 709. 709–10f العالم الحديث
Old World. 709. 709–10f العالم القديم
parent–offspring interactions in. 1122. 1122f تفاعل الآباء والأبناء في
Monoclonal antibody. 1061–63 جسم مضاد وحيد السلالة
in cancer treatment. 1062–63. 1062f في علاج السرطان
production of. 1061. 1061f إنتاج
using to detect antigens. 1061–62. 1062f يستخدم للكشف عن مولدات الضد
Monocot. 597f. 598 ذات الفلقة الواحدة
leaves of. 732–33. 736f. 737 أوراق
root of. 729f. 730 جذور
stem of. 733f. 754f ساق
Monocytes. 946. 947f. 997–98f.1041–42. 1046. 1047t خلايا بيضاء وحيدة النواة
Monod, Jacques. 308 جاك مونود
Monoecious plant 843 نبات أحادي المسكن
Monogamy. 1136 زواج أحادي
Monogenea. 645–46. 646f وحيدة السلالة
Monoglyceride. 971f أحادي الجليسرول
Monohybrid cross. 222–26. 225f. 228–29 تزاوج أحادي الهجين
Monokaryotic hyphae. 605 خيط وحيد النواة
Monomer. 35. 36f مونمر
Monophyletic group. 458. 459f. 460–61 مجموعة وحيدة الأصل
MONOPTEROS gene, in *Arabidopsis*. 746. 746f جين *MONOPTEROS*، في نبات رشاد الجدران
Monosaccharide. 36–37f. 37–38.971f. 972 سكريات أحادية التسكر
Monosomy. 188. 249 فردية الصبغيات
(الكروموسومات) (أحادي النسخة الكروموسومية الجسمية)
Monotreme. 520f. 706–7. 707f. 1072. 1072f وحيدة المسلك
Monsoon. 1215 رياح الموسمية
forest, tropical. 1216f. 1217 غابة الرياح الموسمية الاستوائية
Moon snail. 656 حلزون القمر
Moose. 1132. 1220 الموظ
Morel (*Morchella esculenta*). 605. 607t. 610. 611f الغوشنة
Morgan, Lloyd. 1124 لويد مورجان
Morgan, Thomas Hunt, experiments with fruit flies. 238–39. 238f. 243–44 تجارب توماس هانت مورجان على ذبابة الفاكهة
Mormon cricket. 1134. 1134f صرصور المورمون
Morning-after pill. 1083 قرص صباح ما بعد الجماع
Morphine. 792. 793t. 881 مورفين
Morphogen. 381–82. 383–85.383–84f. 1092.1104. 1105f بروتين محدّد للشكل (مورفوجين) مُشكِّل
Morphogenesis. 370. 387–90.388–91f. 747. 828 التشكّل (التشكيل)
branching. 1100 التفرعي
in plants. 390. 391f. 747–48. 747f في النباتات
Morphology, adaptation to environmental change. 1146 شكلي (مورفولوجي)، التكيف للتغيرات البيئية
Mortality. 1152 وفاة أو فنائية
Mortality rate. 1153. 1153t معدل وفاة أو فنائية (معدل الفناء)
Morula. 623. 1079f تويتة
Mosaic, genetic. 241 فسيفسائية الوراثة
Mosquito. 188t. 570f. 571. 674.674f. 1234 البعوض
Moss. 460f. 582f. 583. 586–88.587f. 1184. 1184f حزاز طحلبي
Moss animal. 630t حيوان طحلبي
Moth. 672–73f. 673t. 674. 675f.840. 841f. 1177 عث
Mother figure," 1122" شكل أم
Mother-of-pearl. 655–56 أم اللؤلؤ
Motif, protein. 50. 51f. 364. 364f موتيف، بروتين
Motility. 514t الحركة
Motion sensing. 898t الإحساس بالحركة
Motor cortex, primary. 887. 887f القشرة الحركية الأساسية
Motor effectors. 870 أعضاء مستجيبة حركية
Motor neuron. 860t. 870. 870f. 890- 91 f. 891- 94. 956 عصبون حركي (عصبون صادر)
somatic. 956 جسمي
Motor protein 78. 78f. 193. 382. 383f. 954 بروتين محرك
Motor unit. 956f. 957 وحدة حركية
Mountain ash (Sorbus). 737f نبات السدر الجبلي (Sorbus)
Mountain lion. 1182. 1203 أسد الجبل
Mountain zone. 1216f. 1217 منطقة جبال
Mouse (*Mus musculus*). 708t فأر (*Mus musculus*)
behavioral genetics in. 1118–19. 1119f السلوك الوراثي في
coat color in. 403. 403f لون الفراء في
embryo of. 682f جنين
genome of. 355f. 359. 472t. 474. 480. 484- 85 المادة الوراثية
homeotic genes in. 386f الجينات المتجانسة في
knockout. 339–40. 340–41f تعطيل
marsupial. 428f جرابي
maternal care in. 1118–19. 1119f عناية الأم في
ob gene in. 978. 978f الجين Ob في
Mouth. 964–67. 964f. 967f. 984f فم
Mouthparts أجزاء الفم
of arthropods. 666t في المفصليات
of insects. 674. 674f في الحشرات
MPF. *See* M-phase-promoting factor
MPF، انظر عامل طور M
M phase. *See* Mitosis طور M، انظر الانقسام المتساوي
M-phase-promoting factor (MPF). 198 عامل محفز طور M
mRNA. *See* Messenger RNA mRNA. انظر RNA الرسول
MSH. *See* Melanocyte-stimulating hormone MSH، انظر الهرمون المنبه للخلايا الصبغية
Mucilaginous lubricant, of roots. 727 مادة مخاطية مقلّلة للاحتكاك في الجذور
Mucosa, of gastrointestinal tract. 965. 965f. 969–70f طبقة مخاطية، للقناة المعدية المعوية
Mucosa-associated lymphatic tissue (MALT). 1047f. 1048–49. 1055 نسيج ليمفي مصاحب للنسيج المخاطي (MALT)
Mucous cells. 969f خلايا مخاطية
Mucus. 1040 مخاط
Mud dragon. 627 رعاش الوحل
Mulberr 843 أشجار التوت
Mullein. 848 آذان الدب
Müller, Fritz. 1178 فرتز مولر
Müllerian mimicry. 1177f. 1178 تقليد موليرية
Mullis, Kary. 337 كاري مولس
Multicellularity 638 تعددية الخلايا
in animals. 622t في الحيوانات
in sponges. 638 الإسفنجيات
Multicellular organism. 514t مخلوق متعدد الخلايا
cell cycle control in. 200–201. 200f ضبط الدورة الخلوية في
Multidrug-resistant strains. 555 سلالات مقاومة للكثير من المضادات
Multienzyme complex. 112. 113f. 128 المعقد متعدد الأنزيمات (معقد عديد الإنزيمات)
Multigene family. 356 عائلة متعددة الجينات
Multinucleate hypothesis, for origin of metazoans. 632 فرضية متعددة الأنوية عن أصل الحيوانات البعدية
Multiple alleles. 230t. 231–33. 233f تعدد الأليلات
Multiple births. 1084 ولادات متعددة
Multiple cloning site (MCS). 328 موقع الاستنسال المتعدد (MCS)
Multiple fruit. 751f ثمرة متضاعفة
Mummichog (*Fundulus heteroclitus*). 403 السمكة القاتلة الصغيرة
Muscle، عضلة
insertion of. 952 مرتكز
lactic acid accumulation in. 137. 137f تراكم حمض اللبنيك في
length and tension of. 902 الطول والتوتر
metabolism during rest and exercise. 958 الأيض خلال الراحة والتمرين
origin of. 952 أصل
Muscle contraction. 858–59. 880. 952- 58. 953- 57 f انقباض العضلة
isometric. 952 متساوي الطول (القياسي)
isotonic. 952 متساوي التوتر (تواتري)
sensing of. 898t. 902. 902f الإحساس
sliding filament model of. 953–54. 953–54f آلية الخيوط المنزلقة
Muscle fascicle. 953f حزمة عضلية
Muscle fatigue. 958 تعب العضلة
Muscle fiber. 388. 858. 952. 953f. 957 ليف عضلي (ليف عضلي)
fast-twitch (type II). 957–58. 957f ألياف الومضة السريعة (النوع الثاني II)
slow-twitch (type I). 957–58. 957f ألياف الومضة البطيئة (النوع الأول I)
types of 957 أنواع
Muscle spindle. 890f. 902. 902f مغزل العضلة
Muscle stretch reflex. 902 فعل انعكاسي لشدّ العضلة
Muscle tissue 852. 858–59. 859t نسيج عضلي
Muscular dystrophy، مرض ضمور العضلات
Becker. 246f Becker
Duchenne. 225t. 246f. 247t دوشين
Emery-Dreifuss. 246f Emery-Dreifuss
Muscularis, of gastrointestinal tract. 965. 965f. 969–70f الطبقة العضلية في القناة المعدية المعوية
Muscular system. 862f جهاز عضلي
Musculoskeletal system. 861. 943–60 الجهاز العضلي الهيكلي
Mushroom. 604. 604f. 606. 607t. 612. 612f فطر عش الغراب
Musk-oxen. 1220 ثيران المسك
Mussel. 655. 658–59. 1131 بلح البحر
starfish predation on. 1182. 1182f افتراس نجم البحر لـ
Mustard. 821f. 841. 1175 خردل
Mustard oil. 1175–76 زيت الخردل
Mutagen. 273 مُطفّر (مسبب الطفرة)
Mutagenesis, in vitro. 339 التطفير في المختبر
Mutation الطفرة
cancer and. 202f السرطان و
evolution and. 300. 400. 400f. 405 التطور و
interactions among evolutionary forces. 405–6.405f. 492–93 التداخل بين القوى التطورية
kinds of. 298–300. 299–300f أنواع
in prokaryotes. 552 في بدائية النوى
Mutualism. 558. 614. 795. 1179–81. 1179f تبادل المنفعة (تكافؤ) (تقايض)
coevolution and. 1180 التطور المتلازم و
fungal-animal. 617. 617f فطري- حيواني
myb gene. 753f جين *myb*
Mycelium. 605. 605f الغزل الفطري
primary. 613 أولي
secondary. 613 ثانوي
Mycobacterium leprae. 555t
Mycobacterium leprae
Mycobacterium tuberculosis. 554–55. 554f. 555t بكتيريا السلّ الرئوي (التدرن الرئوي) *Mycobacterium tuberculosis*
evasion of immune system. 1063 تهرب من جهاز المناعة
multidrug-resistant strains. 555 سلالات مقاومة للكثير من المضادات
Mycologist. 604 عالم الفطريات
Mycology. 605 علم الفطريات
Mycoplasma. 64. 555t *Mycoplasma*
Mycorrhizae. 586. 615–16. 616f. 763. 780. 791. 1178 الفطريات الجذرية
arbuscular. 616. 616f. 620 الشجيرية
ectomycorrhizae. 616. 616f الخارجية
Myelin sheath. 860. 871–72. 871–72f. 877t. 878.878f. 891f غمد الميلين
Myeloid stem cells. 998f خلايا جذعية نخاعية
Myeloma cells. 1061. 1061f خلايا سرطانية
Myoblasts. 388 خلايا مولدة للعضلات
Myofibril. 859. 952–54. 953f. 956f ليفات
Myofilament. 952–54. 953f خيوط عضلية

Myoglobin. 45t. 957–58 ميوجلوبين
Myosin. *See also* 44f. 45. 45t. 80. 858. 953–55f. 954 ميوسين
Thick myofilament، خيط عضلي غليظ
Myotubular myopathy. 246f
Myotubular myopathy
Myrica faya. 1251 *Myrica faya*
Myriapods. 666t متعددة الأرجل
Myxini (class). 686f. 687. 687t الجرّيث (طائفة)
Myxobacteria. 545f بكتيريا مخاطية
Myzostoma mortenensi. 629f *Myzostoma mortenensi*
Myzostomid. 628–29. 629f. 637f. 661 ذات الفم الماص

N

NAA. *See* Naphthalene acetic acid. انظر حمض الأسيتيك
NAD; 43. 120. 120–21f. 980t نيكوتين أميد أدينين ثنائي النيوكليوتيدات
as electron acceptor. 120–22. 120f بوصفه مستقبل إلكترون
regeneration of. 125–27. 127f. 137. 137f إعادة تكوين
structure of. 121f تركيب
NADH نازع الهيدروجين NADH
contributing electrons to electron transport chain. 123f. 132. 132f المساهمة بإلكترونات في سلسلة نقل الإلكترون
from fatty acid catabolism. 138. 139f من هدم الأحماض الدهنية
from glycolysis. 123f. 124. 125f. 133–34f من التحلل الجلايكولي
inhibition of pyruvate dehydrogenase. 135. 135f تثبيط نازع هيدروجين البيروفيت
from Krebs cycle. 129. 129–30f. 131. 134f من دورة كربس
from pyruvate oxidation. 134f من أكسدة البيروفيت
recycling into NAD^+ 125–27. 127f. 137. 137f إعادة تدوير إلى NAD^+
structure of. 121f تركيب
NADH dehydrogenase. 131. 242 أنزيم نازع هيدروجين NADH
NADP 980t NADP
NADPH NADPH
production in photosynthesis. 145. 145f. 147. 152–56. 155–56f إنتاج في عملية البناء الضوئي
use in Calvin cycle. 157–59. 158–59f استخدام في دورة كالفن
NADP reductase. 155. 155–56f الأنزيم مختزل NADP
Naive lymphocytes. 1046 خلايا ليمفية ساذجة
Naked mole rat. 1140. 1142 جرذ الخلد العاري
Nanaloricus mysticus. 631t *Nanaloricus mysticus*
Nanoarchaeum equitens. 512 *Nanoarchaeum equitens*
nanos gene. 382. 383f جين *nanos*
Nanos protein. 382. 383f. 384 بروتين النانوس
Naphthalene acetic acid (NAA). 818 نفثالين حمض الأسيتيك (NAA)
Nasal cavity. 1006f تجويف أنفي
Nasal passage. 909f ممر أنفي
Natural killer cells. 1041–42. 1042f. 1044. 1047t خلايا قاتلة طبيعية
Natural selection. 8. 10. 396–97. 402. 496f. 1137 الانتخاب الطبيعي
ecological species concept 438 مفهوم التنوع البيئي
evidence of. 416–19. 416–19f دليل من
evolution and. 10 التطور و
experimental studies of. 410–11. 410–11f دراسات تجريبية في
invention of theory of. 9–10 صياغة فرضية
maintenance of variation in populations. 407. 407f الحفاظ على الاختلافات بين المجموعات
in speciation. 439–40 في التنوع
testing predictions of. 10–12 اختبار التكهنات
Nature-versus-nurture debate. 1116. 1118 جدل الوراثة ضد البيئة
Nauplius larva. 671. 671f يرقة النوبليس
Nautilus. 654–55. 659–60 الحبار أو النوتي
Navigation. 916. 1126–27. 1126f ملاحة
by sound 906–7 عن طريق الصوت
Neanderthals. 712 إنسان وادي نيندر
Near-shore habitat. Alaskan. 1252. 1253f بيئة قريبة من الشاطئ في ألاسكا
Nearsightedness. 912. 912f قصر البصر
Necator. 650 *Necator*
Necrosis. 388. 790 الموت النَّخر
Nectar. 598. 840–41. 841f. 1128. 1132 رحيق
Nectary. 598. 795. 840. 1180 مفرزة رحيق
nef gene. 532f. 533 جين *nef*
Negative feedback loop. 864–65. 864–65f. 930–31. 931f. 975. 1158 دورة التغذية الراجعة السلبية
Negative gravitropism. 806f. 807 جذب أرضي سالب (تأود أرضي)
Negative phototaxis. 1125 انتحاء ضوئي سلبي
Negative pressure breathing. 1005 التنفس بطريقة الضغط السلبي
Negative-strand virus. 526 فيروس سالب الشريط
Neisseria gonorrhoeae. 555t. 556. 556f. 1064 *Neisseria gonorrhoeae*
Neisseria meningitidis. 1048. 1064 *Neisseria meningitidis*
Nematocyst. 630t. 641. 641f كيس خيطي لاسع
Nematoda (phylum). 629f. 630t. 637–38. 648–50. 649f ديدان خيطية (ديدان أسطوانية) (شعبة) (قبيلة)
Nematomorpha. 629f. 650 شبيهة الديدان الأسطوانية
Nematode. 637f. 648–50. 649f، الدودة الأسطوانية
See also Caenorhabditis elegans 984f. انظر أيضًا *Caenorhabditis elegans*
digestive tract of. 964. 964f القناة الهضمية لـ
disease-causing. 649f. 650 مسبب المرض
eaten by fungi. 606f. 607 تؤكل عن طريق الفطريات
lifestyles of. 649–50 أنماط حياة
plant parasites. 790–91. 791f طفيليات النباتات
root-knot. 790. 791f عقدة جذرية
Nemertea (phylum). 629f. 631t. 637f. 647–48. 647f حوريات البحر (نيمرتيا) (الديدان الحورية)
Nemertodermatida. 629f ديدان خيطية جلدية
Neonate. 1111 حديث الولادة
Neotiella rutilans. 208f *Neotiella rutilans*
Neotyphodium. 614. 614f *Neotyphodium*
Nephridia. 656. 661. 661f. 1025. 1025f نفريديا
Nephron. 1026. 1026f. 1030–32 وحدة أنبوبية كلوية
organization of. 1026f تنظيم
structure and filtration. 1030–32 التركيب والترشيح
transport processes in. 1033–34f عمليات النقل في
Nephrostome. 656. 1025. 1025f فم النفريديا
Nereis virens. 660f *Nereis virens*
Neritic zone. 1223f. 1224 المنطقة الضحلة
Nernst equation. 874 معادلة نيرست
Nerve 860. 862f. 872. 891f عصب
stimulation of muscle contraction. 954–57. 956f استثارة انقباض العضلة
Nerve cord. 884. 884f حبل عصبي
dorsal. 682–83. 682–83f. 685f. 1103f ظهري
Nerve gas. 880 غاز الأعصاب
Nerve growth factor (NGF). 201. 388. 389f. 924 عامل نمو الأعصاب (NGF)
Nerve impulse 872–78. 873–78f السيال العصبي
increasing velocity of. 877–78 زيادة سرعة
muscle contraction and. 954–57. 956f انقباض العضلة و
Nerve net. 884. 884f شبكة عصبية
Nerve ring. 676 حلقة عصبية
Nerve tissue. 852. 860–61. 860t نسيج عصبي
Nervous system 514t. 861. 862f. 869–94 الجهاز العصبي
of annelids. 884. 884f في الحلقيات
of arthropods. 668. 668f. 884–85. 884f في المفصليات
central. *See* Central nervous system مركزي. انظر الجهاز العصبي المركزي
of cephalopods. 659. 659f في رأسية القدم
of cnidarians. 884. 884f في اللاسعات
of echinoderms. 884f في شوكية الجلد
of fish. 885f في الأسماك
of flatworms. 645. 645f. 884. 884f في الديدان المسطحة
neurons and supporting cells. 870–71. 870–71f العصبونات والخلايا الداعمة
peripheral. *See* Peripheral nervous system طرفي. انظر جهاز عصبي طرفي
regulation of digestion. 975 تنظيم الهضم
Net energy. 1131 صافي الطاقة
Net primary productivity 1197. 1199. 1199f إنتاجية أولية صافية
Nettle 842 قُرّيص
Neural cavity. 1107f تجويف عصبي
Neural crest. 684. 1088t. 1100–1103. 1101–3f عرف عصبي
Neural fold. 1096f. 1101f طية عصبية
Neural groove. 1088t. 1100. 1101f أخدود عصبي
Neural plate. 1096f. 1100. 1101f صفيحة عصبية
Neural tube. 684. 685f. 1088t. 1100. 1101f. 1108 أنبوب عصبي
Neuraminidase. 534. 1063 أنزيم Neuraminidase
Neuroendocrine reflex. 929 انعكاس عصبي غدي أصم
Neurofilament 77 خيوط عصبية
Neuroglia. 860. 871–72 خلايا الدبق العصبي
Neurohormone. 920 هرمون عصبي
Neurohypophysis 921f. 922t. 928. 929f نخامية عصبية
Neuromodulator. 881 محوّر عصبي
Neuromuscular junction. 623t. 879. 879f. 956 مفصل عصبي عضلي
Neuron. 860. 860f. 870–71 f عصبون
See also specific types of neurons، انظر أيضًا أنواع متخصصة من العصبون
organization of. 870 - 71. 870–71f تنظيم
Neuropeptide. 881 ببتيد عصبي
Neuropeptide Y. 978–79 ببتيد عصبي Y
Neurospora النيروسبورا
Beadle and Tatum's experiment with. 278- 79. 278 f تجربة بيدل وتاتم على
chromosome number in. 188t عدد الكروموسومات في
nutritional mutants in. 278–79. 278f طفرات غذائية في
Neurotransmitter. 167. 167f. 875f. 878–79. 879–80f. 883f. 892t. 920–21. 920f. 956. 956f ناقل عصبي
drug addiction and. 882–83، إدمان على العقاقير
Neurotropin. 924 منشّط عصبي
Neurulation. 389. 1088t. 1100–1101. 1101f. 1108 مرحلة تكوين الأنبوب العصبي (الجهاز العصبي) (التعصبن)
Neutral atom. 19 ذرة متعادلة
Neutralization reaction (antigen antibody). 1054. 1054f تفاعلات المعادلة (مولد الضد – الجسم المضاد)
Neutron. 18. 18f نيوترون
Neutrophils. 997–98f. 1041–44. 1043f. 1046. 1047t خلايا متعادلة
Newt 691. 691t سمندل
New World monkey. 709. 709–10f سعدان العالم الجديد
New York City، watersheds of. 1243–44. 1244f مستجمع الأمطار في مدينة نيويورك
New Zealand alpine buttercup. 446–47. 447f الحوذان الجبلي في نيوزلندا
NGF. *See* Nerve growth factor. انظر عامل نمو الأعصاب
Niacin. *See* Vitamin B_3 نياسين. انظر فيتامين ب 3
Niche. 1170 عش
fundamental. 1170. 1170f أساسي
realized. 1170–71. 1170f متحقق
Niche overlap. 1171 بيئات خاصة (عش خاص)
Nicolson، G. J.. 86 جارث نيكلسون
Nicotinamide adenine dinucleotide. *See* NAD^+ نيكوتين أمايد ثنائي النيوكليوتيد. انظر NAD+
Nicotine. 792. 883. 1040–41 نيكوتين
Nicotine receptor. 883 مستقبل النيكوتين
Nieuwkoop center. 1105–6 مركز نيوكوب
nif genes. 557 جينات *nif* (جينات تثبيث النيتروجين)
Night blindness. 980t الرؤية الليلية الضعيفة أو (العمى الليلي)
Nile perch (*Lates niloticus*). 446. 1251–52. 1252f. 1256 سمك الفرخ النيلي (*Lates niloticus*)
Nimravid، saber-toothed. 463f النمرود النهم، أسنان مسيّفة
Nine+two structure. 80. 80f. 542 تركيب

2 + 9
280–81 Nirenberg, Marshall, مارشال نايرنبيرغ
1193f, 1195 Nitrate, نترات
171, 798, 996, 1118 Nitric oxide, أكسيد النتريك
as neurotransmitter, 881 بوصفه ناقلًا عصبيًّا
as paracrine regulator, 924 منظم نظير الصماء
penile erection and, 1075 انتصاب القضيب و
regulation of blood pressure and flow by, 996–97 تنظيم ضغط الدم وتدفقه عن طريق
transport in blood, 1014 انتقال في الدم
Nitric oxide synthase, 171 تخليق أكسيد النتريك
Nitrification, 553, 557, 1193, 1193f إنتاج النيترات (نترتة)
Nitrifier, 553 بكتيريا منتجة للنيترات
Nitrogen نيتروجين
atmospheric, 1004, 1192–93, 1193f الغلاف الجوي
electron energy levels for, 22f مستويات طاقة الإلكترونات لـ
fertilizer, 1193, 1193f أسمدة
in plants, 765, 776, 777t, 779–80, 779f, 783 في النباتات
structure of nitrogen gas, 24 f تركيب غاز النيتروجين
Nitrogenase, 557, 779, 779f نيتروجينيز
Nitrogen cycle, 1192–93, 1193f, 1195 دورة النيتروجين
Nitrogen fixation, 557–58, 727, 729, 779, 779f, 791, 1178, 1184, 1193 تثبيت النيتروجين
evolution of, 140 تطور
In nitrogen cycle, 1193, 1193f في دورة النيتروجين
Nitrogenous base, 41, 41–42f, 258, 258f قاعدة نيتروجينية
tautomeric forms of, 260 أشكال صنوية
Nitrogenous wastes, 1028–29, 1029f, 1032, 1193, 1193f فضلات نيتروجينية
Nitroglycerin, 171, 997 نيتروجلسرين (نيتروغلسرين)
Nitrosomonas, 545f *Nitrosomonas*
Nitrous oxide, 1232 أكسيد النتروز
Noble gas, 21 غاز نبيل
Nociceptor, 898t, 900–901 مستقبل الألم
Noctiluca, 569f *Noctiluca*
Node (plant stem), 718f, 732, 732f عقدة (ساق النبات)
Nodes of Ranvier, 860, 871f, 872, 878f عقد رانفييه
Node factor, 779f عامل العقدة
Noggin protein, 1106, 1106f بروتين نوجين
Nonassociative learning, 1120 تعلم غير ارتباطي
Noncoelomate invertebrates, 635–50 لافقاريات لاسيلومية
Noncompetitive inhibitor, 114, 115f مثبط غير تنافسي
Noncyclic photophosphorylation, 154–55, 155f فسفرة ضوئية غير حلقية
Nondisjunction, 214–15, 249–50, 249–50f, 1084 عدم الانفصال
involving autosomes, 249–50, 249f الكروموسومات الجسمية
involving sex chromosomes, 250, 250f الكروموسومات الجنسية
Nonextreme archaebacteria, 512 البكتيريا القديمة غير المتطرفة
Nongranular leukocytes, 999 خلايا الدم البيضاء غير المحببة
Nonhair cells, 728f خلايا غير شعيرية
Nonpolar covalent bond, 24 رابطة تساهمية غير مستقطبة
Nonsense mutation, 298, 299f طفرة عديمة المعنى
Nonshivering thermogenesis, 1021 توليد حراري غير ارتجافي
Nonspecific immune defenses, 1040–44 مناعة لانوعية (فطرية)
Nonsteroidal anti-inflammatory drug (NSAID), 925, 1058 دواء مضاد للالتهاب غير الستيرويدي (NSAID)
Nontracheophyte, 586–88, 586–87f عديمة القصيبات
Nonvertebrate chordate, 683–84, 683–84f حبليات لافقرية
Noradrenaline. *See* Norepinephrine، نورأدرنالين. انظر نورابينفرين
Norepinephrine, 881, 892t, 893, 920–21, 923t, 936, 937f, 1102 نورابينفرين
Normal distribution, 231, 231f التوزيع الطبيعي
Normal flora, 1040–41 جراثيم متعايشة
Norrie disease, 246f Norrie disease مرض نوري
North equatorial current 1214f تيار استوائي شمالي
Northern blot, 332–34 طبعة نورذرن
Nostril, 1005–6f منخر
Notochord, , 493, 493f, 630t, 682–83, 682–83f, 685f, 1088t, 1100, 1101f, 1103f, 1104, 1106 حبل ظهري
NSAID. *See* Nonsteroidal antiinflammatory drug NSAID. انظر دواء مضاد للالتهاب غير الستيرويدي
NtrC protein (activator), 314f بروتين NtrC (منشّط)
Nucellus, 594, 595f, 598f نيوسيلة
Nuclear envelope, 62, 68, 68f, 187 غلاف نووي f, 193–95, 194 f, 511 t, 514 t
Nuclear lamins, 68, 68f لامينات نووية
Nuclear mitosis, 604–6 الانقسام النووي المتساوي
Nuclear pore, 68, 68f ثقب نووي
Nuclear receptor, 170 مستقبل نووي
Nuclear receptor superfamily, 170 فوق عائلة المستقبل النووي
Nuclease, 976t نيوكليز
Nucleic acids *See also* DNA; RNA 33, 35, 36f, 41, 258. أحماض نووية، انظر DNA، RNA
functions of, 35t وظيفة
structure of, 35t, 41–43 تركيب
Nuclein, 258 النّوين
Nucleoid, 62, 63f, 186, 542, 542f نظير النواة
Nucleoid region, 548 منطقة النواة
Nucleolus 68, 68f, 69, 79t نوية
Nucleosome, 68, 189, 189f, 315, 316f جسيم نووي
Nucleotide, 36f, 41, 41f, 43, 258, 258f نيوكليوتيد
numbering carbon atoms in, 258–59, 258f ترقيم ذرات الكربون في
Nucleus, cellular, 65–69, 66f, 79t, 82t نواة، خلوي
origin of, 563, 563f أصل
transplantation of زراعة
in amphibians 376–77 في البرمائيات
cloning of animals, 376–77f, 377–78 استنسال في الحيوانات
transport of RNA out of, 320–21, 320f نقل RNA للخارج
Nudibranch, 654, 658, 658f عاري الخياشيم
Numbat 428f نمبات
Nurse cells, 380, 381f, 382 خلايا حاضنة
Nursing, 1111 حضانة
Nüsslein-Volhard, Christiane, 382, 382f كرستيان نسلين فولهارد
Nut(s), 752 مكسرات
Nutrient، مادة غذائية
essential, 979–80, 980t ضرورية
limiting, 1194 محددة
plant, 776–78, 777–78f, 777t نبات
transport in blood 997 نقل في الدم
Nutrition, 514t تغذية
Nutritional deficiencies, in fish, 687 نواقص تغذوية في الأسماك
Nutritional mutants, in، مسبب الطفرات الغذائية في
Neurospora, 278–79, 278f نيوروسبورا
Nymph, 1202 حورية

O

Oak (*Quercus*), 726, 736, 737f, 828, 829f, 842 بلوط (*Quercus*)
hybridization between species, 435 تزاوج بين الأنواع
Oat (*Avena sativa*), 815f شوفان (*Avena sativa*)
Obelia, 642, 642f أوبيليا
Obesity, 938, 977–79 سُمنة
ob gene, in mice, 978, 978f جين *ob*، في الفئران
Obligate symbiosis 614 تعايش إجباري
Observation, 5f ملاحظات
Occipital lobe, 886–87f, 887, 915, 915f فص قفوي
Ocean محيط
iron in, 1194, 1195f, 1223 الحديد في
oligotrophic, 1224, 1224f قليل التغذية
open, 1223–24 مفتوح
Ocean circulation, 1214–16, 1214f دورة المحيط
Ocean perch, 1252, 1253f سمك فرخ المحيط
Ocelli, 668, 668f عيون بسيطة
Ocelot, 428f الأسلوت
Octet rule, 22, 22f, 24 قانون الثمانيّات
Octopus, 630t, 654, 656, 659–60, 659–60f, 944, 959 أخطبوط
Ocular albinism, 246f المهق العيني
Odonata (order), 673t, 674 الرعاشات (رتبة)
Odontogriphus, 632f *Odontogriphus*
Offspring نسل
number of, 404, 1155, 1155f عدد
parental investment per offspring, 1155–56, 1155f الاستثمار الأبوي لكل فرد من النسل
parent-offspring interactions, 1122–23, 1122f تفاعلات الآباء مع الأبناء
size of each, 1155, 1155f حجم كل من
Ogallala Aquifer, 1192 طبقة صخور أوغالالا المائية
Oil (fossil fuel), 1190f, 1191 بترول (وقود أحفوري)
clean up of oil spill, 558, 558f إزالة بقع النفط
oil-degrading bacteria, 558, 558f بكتيريا محطمة للنفط
Oils (plant), 53, 55, 792 زيوت (نبات)
in corn kernels 420 في أكواز الذرة
Okazaki fragment, 266, 268 268–69f قطع أوكازاكي
Old World monkey, 709, 709–10f سعدان العالم القديم
Olfaction. *See* Smell شم، انظر رائحة
Olfactory bulb, 885f, 909f بصلة شمية
Olfactory nerve, 898t, 909f عصب شمي
Olfactory receptor genes, 480–81, 481f جينات مستقبل الشم
Oligochaeta (class), 662 قليلة الأشواك (طائفة)
Oligodendrocytes, 871–72, 871f خلايا الدبق قليلة الزوائد
Oligosaccharin 813, 814t, 822 أوليغوساكرين
Oligotrophic lake, 1184, 1222 بحيرة قلية المواد الغذائية
Oligotrophic ocean 1224, 1224f محيط قليل التغذية
Olive oil, 53 زيت الزيتون
Omasum, 973, 973–74f ذات التلافيف
Ommatidia, 668, 668f أوماتيديا (عُيينات)
phenotypic variation in, 412, 412f اختلاف الطرز الشكلية
Omnivore, 964, 966f خليط التغذية
*Onco*gene, 172, 201, 299, 535 جين مُسرطن
One-gene/one-enzyme hypothesis, 279 فرضية الجين الواحد / الأنزيم - الواحد
One-gene/one-polypeptide hypothesis, 279 فرضية جين واحد/ عديد ببتيد واحد
Onion, 734, 735f, 754 بصلة
On the Origin of Species (Darwin), 8, 396, 454f حول أصل الأنواع (داروين)
Onychophora (phylum), 627, 629, 631 t حاملة المخالب (رتبة)
Onymacris unguicularis, 1146f *Onymacris unguicularis* الخنفساء جامعة الضباب
Oocyst, 570f كيس بويضات (خلية بيضة)
primary, 1076, 1078f ابتدائي
secondary, 1077–78, 1078–79f ثانوي
Oogenesis, 1078f تكوين البيضة
Oomycete, 573, 575 فطريات بيضية
Opabinia, 632f *Opabinia*
Open circulatory system, 625, 657, 984f, 985 جهاز دوري مفتوح
Open ocean, 1223–24 محيط مفتوح
Open reading frame (ORF), 356 إطار القراءة المفتوح (ORF)
Operant conditioning, 1120–21 ارتباط الفاعل
Operator, 307 مشغِّل
Opercular cavity, 1002, 1002f تجويف
Operculum, 689f, 690, 1002, 1002–3f غطاء الخياشيم (غطاء خيشومي)
Operon, 286, 308–12 المنطقة الفعالة
Opiate, endogenous, 881 أفيونات منتجة داخلياً
Opiate receptor, 881 مستقبل أفيون
Opium, 881 أفيون
Opium poppy (*Papaver somniferum*), 793t *Papaver*) أفيون (خشخاش) (*somniferum*)
Opossum, 188t, 707, 707f, 1072, 1080 الأبوسوم (منقار البط)
Opposite leaf, 732, 732f ورقة متقابلة
Opsin, 912, 914 أوبسين
Optic chiasm, 885–86f, 915f تصلب بصري
Optic nerve, 427, 911f, 913f, 915f

عصب بصري
Optic recess 886f ثنية بصرية
Optic stalk. 1107f سويقة بصرية
Optic tectum. 885. 885–86f سقف بصري
Optimal foraging theory. 1131–32 نظرية جمع الغذاء الأمثل
Optimum pH. 114. 114f درجة الحموضة المثلى
Optimum temperature. 114. 114f درجة الحرارة المثلى
Oral cavity. 965f تجويف الفم
Oral contraceptives. 1081f. 1082–83. 1082t أقراص موانع الحمل عن طريق الفم
risk involved with. 1083 الخطر من استخدام
Oral surface 676 سطح فمي
Oral valve. 1002f صمام فمي
Orange. 823. 837 برتقال
Orangutan (*Pongo*). 454f. 709. 710f إنسان الغاب (*Pongo*)
genome of. 480. 480f المحتوى الجيني
Orbital of electron 19–22. 20f مدار الالكترون
Orca. *See* Killer whale حوت أوركا. انظر الحوت القاتل
Orchid. 730f. 731. 752. 811.837. 837f سحلب
Orchidaceae (family) 837f السحلبيات (عائلة)
Order (taxonomic). 508f. 509 رتبة (تصنيفية)
Oreaster occidentalis. 678f نجم البحر *Oreaster occidentalis*
ORF. *See* Open reading frame ORF. انظر إطار القراءة المفتوح
Organ. 2f. 4. 852. 852f عضو
Organelle. 2f. 3. 62. 65. 79t.82t. 511t عُضيّة
Organic chemistry. 33 كيمياء عضوية
Organic compound. 22 مركبات عضوية
Organism. 3–4. 3f مخلوق حي
Organizer. 1104–6 منظم
Organ of Corti. 898t. 905. 905f عضو كورتي
Organogenesis. 1088t. 1098–1103.1099–1103f. 1110 مرحلة تكوين الأعضاء
Organ system. 3f. 4. 852. 852f.861. 862–63f جهاز عضوي
Orgasm. 929 نشوة
oriC site. 265 موقع *oriC*
Orientation. 916. 1125 تحديد الاتجاه أو توجه
migratory behavior and. 1125–27. 1125–26f سلوك الهجرة و
Origin of life. 504–7. 504–6f نشأة الحياة
deep in Earth's crust. 505 في قاع قشرة الأرض
extraterrestrial. 504. 504f خارج الكرة الأرضية
Miller–Urey experiment. 505–6. 505f تجربة ميلر ويوري
Origin of muscle. 952 أصل العضلة (مُثبّت العضلة)
Origin of replication. 265. 265f. 270. 328–39 منشأ التضاعف
Ornithine transcarbamylase deficiency. 246f نقص انزيم ناقل كاربأميل لأورنثين
Ornithischia (order). 695t زواحف ذات ورك يشبه الطيور (رتبة)
Ortholog 480 جين مستقيم
Orthoptera (order). 673f. 673t. 674 مستقيمة الأجنحة (رتبة)
Oryx. 1219 بقر الوحش
Oscillating selection. 407. 448 الانتخاب المتذبذب
Osculum. 639. 639f فويهة
Osmoconformer. 1024 مخلوق متطابق الأسموزية
Osmolality. 1023f المولارية الأسموزية
plasma. 929. 929f بلازما
Osmolarity. 1023–24. 1023–24f مولارية أسموزية
Osmoreceptor 929f. 996.1035. 1035f مستقبل أسموزي
Osmoregulator. 1024 مخلوق منظّم للأسموزية
Osmoregulatory functions. of hormones. 1034–36. 1035–36f التنظيم الأسموزي، للهرمونات
Osmoregulatory organs. 1024–26. 1025f الأعضاء المنظمة للأسموزية
Osmosis. 95–96. 95f. 102t.758–60. 758f. 1024 خاصية أسموزية
Osmotic balance. 97. 1023–24.1023–24f توازن أسموزي
Osmotic concentration. 96. 96f تركيز أسموزي
Osmotic potential. *See* Solute potential القدرة الأسموزية. انظر القدرة الأسموزية للمذاب
Osmotic pressure. 96. 96f. 1024 ضغط أسموزي
Osmotic protein. 45t بروتين أسموزي
Osmotroph 566 أسموزية التغذية
Osprey. 1227 عقاب
Ossicle. 676. 904 عظمية
Osteoblasts. 946. 947–49f. 948 خلايا بانية العظم
Osteoclasts. 935. 935f. 946.947f. 948 خلايا هادمة العظم
Osteocytes. 857t. 858. 946.947f. 948–49 خلايا عظمية
Ostracoderm. 687–88. 687t صدفية الجلد
Ostrich. 701t. 703 نعامة
Otolith. 904. 906f. 907 حصى الأذن
Otolith membrane. 907 غشاء حصى الأذن
Otolith organ. 904 عضو حصى الأذن
Otter. 1249 ثعلب
Ottoia. 632f *Ottoia*
Outcrossing. 839. 843–44. 843f تلقيح خارجي
Outer bark. 734 قلف خارجي
Outer ear. 904. 904f أذن خارجية
Outer membrane غشاء خارجي
of chloroplasts. 75f. 144f للبلاستيدات الخضراء
of mitochondria. 74f للميتوكندريا
Outgroup. 456 مجموعة خارجية
Outgroup comparison. 456 مقارنة بالمجموعة الخارجية
Oval body. 689f جسم بيضوي
Oval window. 904–5. 904f شباك بيضوي
Ovarian cancer. 1083 سرطان المبيض
Ovarian follicle. 1076 حويصلة مبيضية
Ovary. 862–63f. 921f. 923t.1077–78f. 1080f مبيض
Ovary (plant). 598. 836f. 837. 844f مبيض (في النبات)
Overexploitation. 1249–50 الاستثمار الزائد
Oviduct. *See* Fallopian tube قناة فالوب. انظر قناة البيض.
Oviparity. 1070 وضع البيوض
Oviraptor. 462f *Oviraptor*
Ovoviviparity. 1070–71 ولادة البيوض
Ovulation. 932. 1072. 1077–79f، الإباضة
prevention of. 1082–83 منع
Ovulator، الإباضة
cyclic. 1072 دورية
induced. 1072 تحفيزية
Ovule. 593. 836f. 837. 838f. 839 بويضة
Owl. 701t. 703. 906 بومة
Oxaloacetate. 128–31. 130f. 161–62. 162f أكسالوأستيت
Oxidation. 21. 107. 107f. 120. 120f تأكسد (أكسدة)
Oxidation–reduction (redox) reaction. 107. 107f. 115. 120–21. 120f تفاعل تأكسد- اختزال (تفاعل الأكسدة والاختزال)
Oxpecker. 1179–80. 1179f طيور نقار الثيران
Oxygen، الأكسجين
in air. 1004 في الهواء
atomic structure of. 18f. 24f البنية الذرية
in flooded soil. 768 في التربة المغمورة
in freshwater ecosystems. 1220–22 بيئات المياه العذبة
partial pressure in blood. 1009–10. 1010f الضغط الجزئي في الدم
from photosynthesis. 140. 144–47. 145f. 151–52. 152f من البناء الضوئي
in plants. 776. 777t في النباتات
transport in blood. 1000–1014. 1003f. 1012–14f النقل في الدم
Oxygen free radicals. 1041 الجذور الأكسجينية الحرة
Oxygenic photosynthesis. 542. 553 بناء ضوئي أكسجيني
Oxyhemoglobin. 1012 أوكسي هيموجلوبين
Oxyhemoglobin dissociation curve. 1012–13. 1013f منحنى انحلال أوكسي هيموجلوبين
Oxytocin. 45t. 922t. 929. 1075t. 1111. 1119 أوكسيتوسين
Oyster. 630t. 654–55. 658–59. 1153f. 1154 محار
evolution of. 423 تطور أل
Oyster mushroom (*Pleurotus osteatus*). 606f. 607 فطر المحار (*Pleurotus osteatus*)
Ozone. 273. 823. 1230 أوزون
Ozone hole. 273. 1230–31. 1230f ثقب الأوزون
Ozone layer. 1212 طبقة الأوزون

P

p53 gene. 201. 202f جين *p53*
p53 protein. 201. 202f. 340 بروتين p53
Paal. Arpad. 815 أرباد بال
Pacemaker. cardiac. 990. 990f صانع الخطو، القلب
Pacific giant octopus (*Octopus defleini*). 660f أخطبوط الهادي الكبير
Pacific yew (*Taxus brevifolia*). 793t. 794. 1242f الطقسوس الأطلسي
Pacinian corpuscle. 898t. 901f. 902 حويصلات باسيني
Pain. perception of. 881. 898t.900–901 الألم، إدراكًا
Pair-bonding. 929 تزاوج
voles. 1119–20. 1119f الخلد
Paired appendages. of fish. 686–87 زوجان من الزوائد للأسماك
Pair-rule genes. 382f. 385 جينات قانون - الأزواج
Pakicetus attocki. 423f *Pakicetus attocki*
paleoAP3 gene, in plants. 496–97. 496f جين *paleoAP3* في النباتات
Paleopolyploid. 477 تعدد المجموعة الأثري (الأحائي)
Palila 1251f حسّون باليلا
Palindrome. 326 باليندروم
Palisade mesophyll. 737. 738f نسيج وسطي عمادي
Palmately compound leaf. 737. 737f ورقة مركبة راحية
Palm oil. 55 زيت النخيل
Pancreas. 862f. 921f. 964–65f. 965.970. 971f. 975–76. 977f بنكرياس
as endocrine organ. 923t. 936–38. 938f بوصفه عضو غدة صماء
secretions of. 970. 971f إفرازات
Pancreatic duct. 970. 971f قناة بنكرياسية
Pancreatic juice. 965. 970. 971f عصارة هاضمة بنكرياسية
Panspermia. 504 بذور الحياة
Panting. 1021 لهث
Pantothenic acid. *See* Vitamin B_5 حمض البانتوثينك، انظر فيتامين B_5
Papermaking. 726 صناعة الورق
Papillae. of tongue. 908. 908f حلمات، للسان
Papillomavirus. human. 535 فيروس، باپيلوما، الإنسان
Papuan kingfisher (*Tanysiptera hydrocharis*). 440–41. 441f طائر *hydrocharis*)
Papulae 677. 677f. 1001f بثرات
Parabasalids. 562f. 566–67. 567f نظير القاعدية
Parabronchi. 1006. 1007f قصبة جانبية
Paracrine regulator. 920. 920f. 924–25 منظم نظير الصماء
Paracrine signaling. 166. 167f إشارات جوارية
Paradise whydah. sexual selection. 1133f طائر فردوس الهدهد، انتخاب جنسي
Parallax 915 الزيغان
Paralog. 480 جين متوازي
Paramecium. 81f. 97. 97f. 572. 572f براميسيوم
competitive exclusion among species of. 1171. 1171f الإقصاء التنافسي بين أنواع
killer strains 573 سلالات قاتلة
life cycle of. 572f دورة حياة
predation by *Didinium*. 1174. 1174f الافتراس عن طريق *Didinium*
Paramylon granule. 568f حبيبة باراميلون
Paramyxovirus. 527t فيروس الحصبة
Paraphyletic group.. 458. 459f. 461. 461f مجموعة متوازية النشأة
Parapodia. 662 نظائر الأقدام
Parasexuality. 613 نظير الجنس
Parasite. 614 طفيلي
effect on competition. 1182 تأثير في التنافس
external. 1181. 1181f خارجي
internal. 1181 داخلي
manipulation of host behavior. 1181. 1181f التحكم الطفيلي في سلوك العائل
Parasitic plant. 781. 781f نبات متطفل
Parasitic root 731 جذر متطفل
Parasitism. 558. 1179. 1181 تطفل
brood. 1123. 1123f حضانة
Parasitoid. 1181 شبيه الطفيلي
Parasitoid wasp. 795–96. 796f دبابير متطفلة
Parastichopus parvimensis. 678f خيار البحر

ذو الثآليل *Parastichopus parvimensis*
Parasympathetic division. 870. 871f.
Parathion. 880
بارائيون
Parathyroid gland. 921f. 923t.
غدة جارة درقية 934–35. 935f
Parathyroid hormone (PTH). 923t.
هرمون جار درقي (PTH) 935. 935f
Paratyphoid fever. 554
حمى شبيه التيفوئيد
Parazoa. 628. 629f. 636–37f.
نظيرة الحيوانات 638–39. 639f
Parenchyma. نسيج برنشيمي 734f. 768f
Parenchyma cells.. 723–24. 724f.
خلايا برنشيمية 725. 729
Parental care
رعاية أبوية
in birds. 461–62. 462f في الطيور
in crocodiles. 461–62. 462f في التماسيح
in dinosaurs. 461–62. 462f في
الديناصورات
Parental investment. استثمار الآباء 1134
Parent–offspring interactions. 1122–
تفاعلات الآباء مع الأبناء 23. 1122f
Parietal cells. 968. 969f. 975f خلايا
جدارية
Parietal eye. عين جدارية 698
Parietal lobe. 886–87f. 887 فص جداري
Parietal pleural membrane. غشاء 1008
الجنب الجداري
Parkinson disease. مرض 881. 888
الرعاش
Parnassius imperator. 675f *Parnassius imperator*
Parrot. ببغاء 701t. 703
Parrot feather (*Myriophyllum spicatum*).
نبات ريشة الببغاء 786
Parsimony. principle of. 457–58. 457f
مبدأ التقتير أو الاقتصاد
Parsnip. جزر أبيض 731
Parthenogenesis. تكاثر 1068. 1091
عذري
Partial diploid. خلية ثنائية التركيب 550
الجيني جزئيًّا
Partial pressure. ضغط جزئي 1004. 1007
Passeriformes (order). 701t. 703
Passeriformes (رتبة)
Passive immunity. مناعة سلبية 1046
Passive transport. across plasma
membrane. نقل سالب خلال 93–97. 758f
الغشاء البلازمي
Pasteur. Louis لويس باستور 6. 6f. 1045
Patent. gene-related. براءة اختراع 366
الجين
Paternity testing. اختبار الأبوة 1137
Pathogen. المُمرِّض (مُسبب 614. 1040
المرض) (العامل المُمرِّض)
avirulent. غير النشط 797
that invade immune system. 1063–64.
الذي يغزو جهاز المناعة 1064f
Pattern formation. 370. 380–87.
تكوين النمط (التشكل الجنيني) 381–86f
in *Drosophila*. 380–87. 381–86f في
ذبابة الفاكهة
in plants. 387 في النباتات
Pavlov. Ivan. إيفان بافلوف 1120
Pavlovian conditioning. *See* Classical conditioning، ارتباط بافلوف. انظر الارتباط التقليدي
Pax6 gene. 498–500. 499–500f جين
Pax6
Payne. Robert. روبرت بين 1182. 1182f
PCB. ثنائي الفنيل متعدد الكلور 392
PCNA. *See* Proliferating cell PCNA. انظر الأنتيجين النووي للخلايا المتكاثرة
nuclear antigen،
PCR. *See* Polymerase chain reaction.
PCR. تفاعل أنزيم المبلمر المتسلسل
PDGF. *See* Platelet-derived growth factor PDGF. عامل النمو المُشتق من الصفائح الدموية
Pea. 722f. 735. 748. 750f. 754.
بازيلاء 779f. 837
Peach. دراق 751f
Peacock (Pavo cristatus). sexual selection. طاووس (Pavo cristatus)، الانتخاب الجنسي 1133. 1133f
Peacock worm دودة الطاووس 662
Peanut فستق العبيد 618
Pear. إجاص 724. 724f
Pearl. لؤلؤ 655–56
Peat moss (*Sphagnum*). طحلب الخُثّ (*Sphagnum*) 588
Peccary. قوطي 1203
Pectin. بكتين 39
Pectoral girdle. الحزام الصدري 946
Pectoralis major muscle العضلة 862f
الصدرية الكبرى
Pedicel. عنق 598. 598f. 665f
Pedigree analysis. 226. 226f. 240–41. 240f. 251 تحليل شجرة النسب
Pedipalp. لامس قدمي 669
Peer review مراجعة الأقران 8
Pelagic zone. منطقة الإقيانوس 1223f
Pelizaeus–Merzbacher disease. 246f
Pelizaeus–Merzbacher disease
Pellagra. البلاجرا (الجلد الخشن) 980t
Pellicle 567–68. 568f. 571. 572f
قشرة أو جليد
Pelvic bones. of baleen whale. 427.
عظام الحوض في حوت البالين 427f
Pelvic girdle. الحزام الحوضي 946
Pelvic inflammatory disease (PID).
مرض الالتهاب الحوضي (PID) 556. 1083
Pelvis. حوض 710. 862f. 945f
Pelycosaur. بيليكوسور (الزواحف الحوضية) 696. 696f
Penetration. of host by virus. اختراق 528
العائل بالفيروس
Penguin. بطريق 701t. 959. 1071f
Penicillin. 64. 71. 547. 613. 1032
بنسلين
Penicillium. بنيسيليوم 610. 613. 613f
Penis. 863f. 1073. 1073f. 1075f
قضيب
Pennyroyal. نعنع الماء 792
Pentaradial symmetry. تماثل خماسي 676
شعاعي
Peppered moth (*Biston betularia*). العث المفلفل (*Biston betularia*)
industrial melanism and. 418–19.
الاصطباغ الصناعي بميلانين و 418–19f
Peppermint. نعنع 792
Pepsin. 114. 114f. 968. 975f. 976t
أنزيم ببسين
Pepsinogen. 968. 969f. 975. 975f
أنزيم مولد الببسين
Peptic ulcer. القرحة المعدية 555t. 556
Peptidase. ببتيديز 976t
Peptide bond. 46. 46f. 283. 294–95f.
رابطة ببتيدية 295. 297f
Peptide hormone. هرمون ببتيدي 921. 922–23t. 930
Peptidoglycan. 511t. 543. 546.
ببتيدوجلايكان 546–47f
Peptidyl transferase أنزيم 283. 293
الناقل إلى الببتيد (أنزيم ناقل الببتيديل)
Per capita resource consumption. 1164
مقدار الاستهلاك السنوي للمصادر 1164f
Peregrine falcon (*Falco peregrinus*).
captive breeding of. الباز الجوال (*Falco peregrinus*)، التكاثر بالأسر 1257. 1257f
Perennial plant. نبات معمّر 848. 848f
Perforation plate. صحيفة مثقبة 725f
Perforin. بروتين ثاقب 1041. 1042f. 1050
Pericardial cavity. تجويف شغافي 853. 853f
Pericarp. غلاف الثمرة 750. 750f
Pericentriolar material. مادة حول المريكز 78
Pericycle حلقة محيطية (بريسيكل) 729f. 730. 730f. 779f
Periderm. بشرة محيطة (أدمة محيطة) 723. 734. 734f
Perilymph. ليمف خارجي 907
Periodic isolation. عزل دوري 446
Periodic table. الجدول الدوري 21. 22f
Periodontal ligament أربطة حول سنية 967f
Periosteum. سمحاق العظم 948. 948f
Peripatus. 631t *Peripatus*
Peripheral chemoreceptor. مستقبل كيميائي خارجي (محيطي) 910
Peripheral membrane protein. بروتين غشائي محيطي (خارجي) 87. 87f. 92
Peripheral nervous system. جهاز عصبي 860. 870. 871f. 891–94. 891–94f
طرفي
Peripheral vascular disease. المرض الوعائي الطرفي 342t
Periplasmic space. فراغ حول البلازمي 547f
Perissodactyla (order). مفردة الحافر (رتبة) 520. 708t
Peristalsis. حركة دودية 968. 968f
Peritoneal cavity. تجويف بريتوني 853. 853f
Peritubular capillary شعيرة حول أنيبيبية 1031. 1031f
Periwinkle. الونكة 732f
Permafrost. جليد دائم 1220. 1232
Pernicious anemia. فقر الدَّم الوبيل (الخبيث) 968. 980t
Peroxisome. جسم فوق الأكسيد (بيروكسيسوم) 73. 73f
Pesticide. مبيدات 392. 1227. 1230
حشرية (مبيدات الآفات)
Pesticide resistance. in insects. مقاومة مبيدات الآفات، في الحشرات 403. 403f
Petal. بتلة 598. 598f. 835f. 836. 836f
development of. تطور أل 496–97. 496–97f
Petiole. عنق الورقة 732f. 736–37
Petrel. النوء 701t
Petunia. بتونيا 844
PGK deficiency. 246f PGK deficiency
pH. الرقم الهيدروجيني pH 29–30
of blood. للدم 910. 1012–13. 1013f
of cerebrospinal fluid. للسائل الدماغي الشوكي 910. 1010. 1010f
effect on enzymes. تأثير الأنزيمات 52. 114. 114f
pH scale. مقياس الرقم الهيدروجيني 29–30. 29f
of urine. للبول 1032
PHABULOSA gene. in *Arabidopsis*. جين *PHABULOSA*، في نبات رشاد الجدران 736f
Phage. *See* Bacteriophage آكل. انظر آكل البكتيريا
Phage conversion. التحول الفيروسي البكتيري 528–29
in *Vibrio cholerae*. البكتيريا المسببة للكوليرا *Vibrio cholerae* 528–29
Phagocytosis. 72. 100f. 101. 102t.
بلع خلوي (بلعمة) 1041. 1041f. 1043f
Phagosome. أجسام الابتلاع 566. 1041
Phagotroph. ابتلاعية التغذية 566
Pharmaceuticals، مواد صيدلانية
applications of genetic engineering.
تطبيقات الهندسة الوراثية 345–46
from plants. من النباتات 793t. 794–95. 1242
Pharyngeal pouch. جيوب بلعومية 426f. 682–83. 683f
Pharyngeal slits. شقوق بلعومية 682. 682–83f. 1103
Pharynx. بلعوم 649. 649f. 661. 682. 682f. 964–65f. 965. 967f. 1006f
Phase change. in plants. تحول المرحلة، في النبات 828–29. 829f
Phase-contrast microscope. مجهر التَّباين الطوري 62t
PHAVOLUTA gene. in *Arabidopsis*. جين *PHAVOLUTA* في رشاد الجدران 736f
Pheasant. التدرُّج 701t
Phelloderm. أدمة فلينية (فلودرم) 723. 734. 734f
Phenotype. الطراز الظاهري 224. 404
Phenotype frequency. تكرار الطراز الشكلي 398f. 399
Phenotypic ratio. نسبة الطراز الظاهري (المظهري أو الشكلي) 224–27
Phenylalanine. فنل ألانين 46
Phenylalanine hydroxylase أنزيم فينيل الأنين هيدروكسيليز 247t
Phenylketonuria (PKU). مرض فينيل كيتونيوريا (PKU) 247t. 252
Phenylthiocarbamide (PTC) sensitivity.
تذوق الفينيلثيوكاربامايد (PTC) 225t
Pheromone. فيرمون (فرمون) 436. 675. 920. 1127–28. 1141
in ferns. في السرخسيات 821
Phloem. 588. 719. 725–26. 726f.
لحاء 730f. 733–34f. 764f
pressure-flow theory of. نظرية التدفق بالضغط 770. 770f
primary أولي 721f. 729f. 730. 733f
secondary. ثانوي 721f. 733f
transport in. النقل في 769–70. 769–70f
Phloem loading. تحميل اللحاء 770
Phlox. زهرة القبس 840
Phoronida (phylum). الفورونيد (قبيلة) 664–65. 665f
Phosphatase. محلل الفوسفات 168
Phosphate. inorganic. 110. 1194.
فوسفات لاعضوي 1194f
Phosphate group. 34. 34f. 55.
مجموعة الفوسفات 258–59
Phosphodiesterase فوسفوداي إستريز 914. 914f
Phosphodiester bond. 41. 42f. 259–60. 60. 259–60f رابطة فوسفات ثنائية الإستر
Phosphoenolpyruvate. 126f. 160–62.
فسفوإينول بيروفيت 162f
Phosphoenolpyruvate carboxylase.
أنزيم نازع كربوكسيل فوسفوإينول بيروفيت 160–62
Phosphofructokinase. فوسفو فركتوكاينيز 135. 135f
Phosphoglucoisomerase. فوسفو جلوكوز آيزوميريز 126f
2-Phosphoglycerate. 126f 2-فوسفوجلسيريت
3-Phosphoglycerate. 126f. 157–59. 158f 3-فسفوجلسيريت

Phosphoglycerokinase 126f فوسفو جلسيريت كاينيز
Phosphoglyceromutase 126f فوسفو جلسيريت ميوتيز
Phospholipase 178f محلل الدهون المفسفرة
Phospholipid. 35t. 55. 86 الدهون المفسفرة
in membranes. 55–56. 56f. 86–87.
87f. 89–90 في الأغشية
structure of. 55. 56f. 86.86f. 89 تركيب
Phosphorus الفوسفور
fertilizer. 1194. 1194f سماد
in plants. 765. 776. 777t.778. 780 في النباتات
polluted lakes 1223 بحيرات ملوثة
Phosphorus cycle. 1194. 1194f دورة الفوسفور
Phosphorylase kinase. 179. 179f مفسفر مضيف الفوسفات
Phosphorylation. of proteins. 167–68. 168f. 197–99. 202. 804. 873f.
927–28. 927f فسفرة البروتينات
Phosphotyrosine. 173 تايروسين المفسفر
Photic zone. 1221. 1221f. 1223f منطقة ضوئية
Photoautotroph. 553 ذاتية التغذية ضوئية
Photoefficiency. 149 الكفاءة الضوئية
Photoelectric effect. 148 التأثير الكهروضوئي
Photoheterotroph. 553 مخلوق ضوئي غير ذاتي التغذية
Photolyase. 273–74. 273f أنزيم التحليل الضوئي (فوتولاييز)
Photomorphogenesis. 802f. 808. 831 تشكل ضوئي (تشكل عضوي ضوئي)
Photon. 147–48 فوتون
Photoperiod. 830–32. 830–32f فترة ضوئية
Photophosphorylation، الفسفرة الضوئية
cyclic. 153. 153f. 156 الحلقية
noncyclic. 154–55. 155f غير الحلقية
Photopigment. 912–13. 912f صبغة ضوئية
Photopsin 912–13 فوتوبسين
Photoreceptor. 910. 910f مستقبل ضوئي
sensory transduction in. 913–15. 914f تحويل الإشارة الحسّية في
in vertebrates. 912–13. 912–13f الفقريات
Photorepair 273–74. 273f إصلاح ضوئي
Photorespiration. 160–62. 160–62f.
782. 782f التنفس الضوئي
Photosynthesis. 106–7. 143–62.
1197 البناء الضوئي
anaerobic. 140 لا هوائي
anoxygenic. 144. 541–42. 553 لاأكسجيني
in bacteria. 64. 64f. 147.153. 153f في البكتيريا
C_3. 158. 160–62. 161–62f. 783 نوع C_3
C_4. 60–62. 161–62f. 782–83. 782f نوع C_4
Calvin cycle. 157–60. 158f. 782 حلقة كالفن
in carbon cycle. 1190–91. 1190f حلقة الكربون
discovery of 146–47 اكتشاف
electron transport system in. 152 نظام نقل الالكترون في
evolution of. 136–37. 140. 153 تطور
global climate change and. 782–83، 83f–782 تغير المناخ العالمي
light-dependent reactions of. 152–57. 153–57f التفاعلات المعتمدة على الضوء
oxygen from. 144–45 الأكسجين من
oxygenic 542. 553 أكسجيني
rate of. 782–83 معدل
saturation of. 150–51. 151f إشباع
soil and water in 146 التربة والماء في
summary of. 144–45 تلخيص
Photosynthetic pigments. 147–50 صبغات البناء الضوئي
absorption spectra of. 148–49. 148f طيف الامتصاص
Photosystem. 145. 150–52. 151f النظام الضوئي
architecture of 150–52. 151–52f بناء
of bacteria. 153. 153f في البكتيريا
of plants. 153–55. 154–57f في النبات
Photosystem I. 153–55. 155–56f.
157. 157f. 159f النظام الضوئي I
Photosystem II. 153–55. 155–56f.
157. 157f. 159f النظام الضوئيII
Phototaxis انتحاء ضوئي
negative. 1125 سلبي
positive. 1125 إيجابي
Phototroph. 566 ضوئية التغذية
Phototropin. 805. 805f. 831 فوتوتروبين
Phototropism. 802–5. 805f تأود ضوئي
auxin and. 816f الأوكسين و
negative. in *Drosophila*. 409. 409f سلبي، في نبات ذبابة الفاكهة
positive. in stems. 805. 805f إيجابي في السيقان
pH-tolerant archaebacteria. 512 البكتيريا القديمة المتحملة للتغير في الأس الهيدروجيني
Phycobilisome. 150. 575 أجسام فايكوبيلين
Phycobiloprotein 150 فيكوبيلوبروتين
Phycocyanin. 575 فايكوسيانين
Phycoerythrin. 575 فايكو إريثرين
Phyllotaxy. 732 تصنيف ترتيب الأوراق
Phylogenetics. 461–62. 462–66f النُّشُوئية
Phylogenetic species concept. 460–61. 461f النوع المعتمد على تاريخ نشوء الأنواع
Phylogenetic tree. 12 شجرة نشوء الأنواع
Phylogeny. 454. 454f تاريخ نشوء النوع (شجرة النشوء)
of animals. 629f في الحيوانات
based on rRNA sequences. 481–82 يعتمد على تسلسل rRNA
of fungi. 607f في الفطريات
of invertebrates. 636–38. 636–37f في اللافقريات
protostome أولية الفم
rRNA. 636. 637f RNA الرايبوسومي
traditional. 636. 636f تقليدية
Phylum. 508f. 509 قبيلة
Physical map. 350. 352–53 خريطة طبيعية
correlation with genetic map. 352–53 العلاقة مع الخريطة الجينية
landmarks on 332 المعالم على
types of. 350–51. 350–51f أنواع
Physical training. 958 تدريب حركي
Physiology. adaptation to environmental change. 1146 فسيولوجي، التكيف مع التغير البيئي
Phytoaccumulation 785f التجميع النباتي
Phytoalexin. 798 فايتوأليكسين
Phytochrome. 802–3. 802f. 831 فايتوكروم
–expression of *light-response* genes. 803
4. 804f التعبير عن جين الاستجابة للضوء
Phytodegradation. 785f التحليل النباتي
Phytoestrogen 793t. 794 إستروجين نباتي
Phytophthora infestans. 575 *Phytophthora infestans*
Phytoplankton. 1220–21. 1223.
1225 عوالق نباتية
Phytoremediation. 784–86. 785–86f المعالجة النباتية للملوثات
for heavy metals. 786. 786f العناصر الثقيلة
for trichloroethylene. 784–85. 785f ثلاثي كلور الإيثلين
for trinitrotoluene. 786 ثلاثي نيتروتولوين
Phytovolatilization 785f التبخير النباتي
PI gene. in plants. 496–97. 496–97f جين *PI* في النباتات
Piciformes (order). 701t Piciformes (رتبة)
Pickling. 52 تخليل
PID. *See* Pelvic inflammatory disease PID. انظر مرض الالتهاب الحوضي
Pied flycatcher 439. 439f صائد الذباب متعدد الألوان
Piezoelectric effect. 950 التأثير الكهربائي للضغط
PIF. *See* Prolactin-inhibiting factor PIF. انظر العامل المثبط لبرولاكتين
Pig. 708t. 964 خنزير
transgenic. 346 عابر للجينات
Pigeon. 701t. 1121. 1141f حمامة برية
homing instinct. 1125 ذات غريزة الوطن
Pigment. 147 صبغة
bile. *See* Bile pigment عصارة صفراوية. انظر صبغة صفراوية
photosynthetic. *See* Photosynthetic pigments، بناء ضوئي. انظر صبغات البناء الضوئي
Pika. 708t البيكة
Pikaia. 632f *Pikaia*
Pike cichlid (*Crenicichla alta*). 410–11. 410f سمكة البلطي المستدقة (*Crenicichla alta*)
Pilbara craton. 540–41 نواة القشرة القارية لبلبارا
Pillbug. 671 قمل الخشب
Pilobolus. 604f. 607t بايلوبولس
Pilus. 63f. 528–29. 548. 549f خيط شعري (هدب) (زائدة)
Pine. 589t. 594–95. 594f. 1220 صنوبر
Pineal gland. 886f. 921f. 923t. 939 غدة صنوبرية
Pineapple. 162. 162f. 751f. 818 أناناس
Pine cone. 749. 749f مخروط الصنوبر
Pine needle. 594 إبرة الصنوبر
Pinna 904f صيوان الأذن
Pinnately compound leaf. 737. 737f ورقة مركبة ريشة
Pinocytosis. 100f. 101. 102t شرب خلوي
Pinworm (*Enterobius*). 630t. 650 دودة دبوسية (*Enterobius*)
Pistil. 837 مدقة الزهرة
Pistillate flower. 843. 843f زهرة أنثوية
Pit(s) (fruit). 751f نقرة (نقر) (الثمرة)
Pit(s) (tracheids) 725. 725f نقرة (نقر) (القصيبات)
Pitch (sound). 904–5f. 906 حدة (الصوت)
Pitcher plant (*Nepenthes*). 738. 780. 780f نبات الدورق (*Nepenthes*)
Pith. 729f. 730. 733. 733f نخاع
Pit organ. 898t. 916. 916f عضو النقرة
Pituitary dwarfism. 933 قزمية النخامية
Pituitary gland. 862f. 885–86f. 888. 921f غدة نخامية
anterior. 928. 929–33. 931–32f. 1075 أمامية
posterior. 928–29. 929f. 1034–35 خلفية
Pit viper 916. 916f أفعى النقرة السامة
PKU. *See* Phenylketonuria PKU. انظر فينيل كيتونيوريا
Placenta. 704. 704f. 1072. 1094. 1108. 1111f المشيمة
formation of. 1108 تكوين
functions of. 1108 وظائف
hormonal secretion by. 1110. 1110f الإفراز الهرموني عن طريق
structure of. 1108f تركيب
Placental mammal. 520. 520f. 707. 707f. 708t. 1072. 1072f ثديي مشيمي
marsupial-placental convergence. 428. 428f التقاء تطوري، ثديي جرابي
Placoderm. 687t. 688 صفائحية الجلد
Placozoa 629f حيوانات صفائحية
Plague. 365t. 555t طاعون
Planarian. 630t. 644–47 بلاناريا
eyespot of. 498. 498f. 500. 500f بقعة عين
Plankton 671. 671f عوالق
Plant(s). *See also* Flowering plant نبات (نباتات). انظر أيضًا نبات زهري (مزهر)
annual. 812. 848. 848f حولي
asexual reproduction in. 845–46. 846–47f تكاثر لاجنسي في
biennial. 848 ثنائية الحول
body plan in. 717–38 خطة الجسم في
carnivorous. 780–81. 780–81f آكلة الحيوانات
circadian clocks in. 805. 810. 810f. 830 الساعات (الإيقاعات) اليومية
classification of. 460. 460f. 516f تصنيف
cloning of. 846–47. 847f استنساخ
coevolution of animals and plants. 795. 1175. 1180 التطور المترافق للحيوانات والنباتات
coevolution of insects and plants. 792. 840 التطور المترافق للحشرات والنباتات
coevolution with herbivores. 1175 التطور المرافق مع العاشبات
development in. 372–73. 390–92. 391f التكوين الجنيني في
embryonic، جنيني. 741–48
establishment of tissue systems. 744–47. 745–47f تحديد الأنظمة النسيجية
food storage. 748. 748 تخزين الطعام
fruit formation. 748.750–52. 750–52f تكوين الثمرة
morphogenesis. 390. 390f.747–48. 747f التشكّل
seed formation. 748–49. 749f تكوين البذور
dormancy in. 810–12. 811–12f. 824. 824f سكون النبات
under drought stress. 767–68. 768f تحت إجهاد الجفاف
evolution of. 387. 516–18. 516–18f. 593. 596–97. 597f تطور
land plants. 516f. 582–83 نباتات اليابسة
global climate change and. 782–83. 1234 تغير المناخ العالمي
gravitropism in. 806–8. 806–7f التأود الأرضي في
heliotropism in. 810. 810f تتبع الشمس

heterozygosity in. 397 اختلاف الجينات في
hyperaccumulating 786 ذو قدرة عالية على التراكم والتجميع
leaves of. *See also* Leaf. 736–37.
736–38f. أوراق. انظر أيضًا ورقة
life cycles of. 583–84. 583f دورات الحياة لـ
life span of. 847–48. 848f فترة حياة
nutrient requirements of. 776–78.
777–78f. 777t احتياجات غذائية
nutritional adaptations in. 779–81.
780–81f تكيفات غذائية
organization of plant body. 718f تنظيم جسم النبات
parasitic. 781. 781 f متطفل
pattern formation in. 387 تكوين النمط
perennial. 848. 848f معمر
photosystems of. 153–55. 154–57f أنظمة ضوئية لـ
photomorphogenesis in 802. 802f
153–55. 154–57f عملية التشكل الضوئي
phototropism in. 802–3. 805f التأود الضوئي في
phytoremediation. 784–86. 785–86f المعالجة النباتية للملوثات
polyploidy in. 441–42. 441–42f.
475. 477–86. 477f التعدد الكروموسومي في
primary growth in 720. 733f النمو الأولي
primary plant body 720 الجسم الأولي للنبات
primary tissues of. 720 الأنسجة الأولية
reproduction in. 827–48 التكاثر في
responses to flooding 768، الاستجابة للغمر
roots of. Sea also Root. 727–31 جذور الـ. انظر الجذر
under saline conditions. 768–69. 769f تحت ظروف الملوحة
secondary growth in. 720. 730. 733f النمو الثانوي في
secondary metabolites of. 793t.
794–95 نواتج الأيض الثانوية
secondary tissues of. 720 أنسجة ثانوية
sensory systems in. 801–24 أجهزة الإحساس في
sexual life cycle in. 206. 207 f دورة الحياة الجنسية في
stem of. also Stem 732–35. 732–35f. ساق الـ. انظر الساق
thermotolerance in. 812–13 تحمل حراري
thigmotropism in. 808–10 تأود لمسي في
tissue culture. 847. 847f زراعة الأنسجة
tissues of. 721–26. 722–25f أنسجة
transgenic. *See* Transgenic plants عابرة للجينات، انظر نباتات عابرة للجينات
transport in. 757–70 النقل
turgor movement in. 809–10.
809–10f حركة الامتلاء في
vascular. *See* Vascular plant وعائي. انظر النبات الوعائي
wound response in. 796–97. 797f استجابة الجرح في
Plantae (kingdom). 13f. 14. 510.
513f. 514 t النبات (مملكة)
Plant breeding. 420–21. 420f. 838 تكثير النباتات
Plant cells خلايا نباتية
cell wall of. 67f. 81. 81f. 390. 718.
719f. 822 الجدار الخلوي
cytokinesis in. 196. 196f انقسام السيتوبلازم في
structure of. 67f. 82t تركيب الـ
Plant defenses. 789–99 دفاعات النبات
animals that protect plants. 795–96، 795–96f الحيوانات التي تحمي النباتات ضد
against herbivores. 1175. 1175f العاشبات
pathogen-specific. 797–98. 797 - 98f نوعية ضد العامل الممرض
physical defenses 790–91. 790 - 91 f دفاعات فيزيائية
toxins. 792–95. 792–94f. 793t سموم
Plant disease. 789–99 أمراض النبات
bacterial. 554. 797f بكتيرية
fungal. 617–18. 790–91. 791 f.
797 f فطرية
nematodes. 790. 791f ديدان خيطية
viral. 797f فيروسية
Plant growth-promoting rhizobia. 791 بكتيريا جذرية مشجعة لنمو النبات
Plant hormone. 390. 813–24 هرمونات نباتية
functions of. 814t وظائف ألـ
that guide plant growth. 813 التي توجه نمو النبات
production and location 814t الإنتاج والموقع
transport in phloem. 769–70f. 770 النقل في اللحاء
Plantlet. 738 نبات صغير
adventitious. 846. 846f عرضية
Plant receptor kinase. 172 مفسر مستقبل النبات
Plant spacing. 803 المسافات بين النباتات
Planula larva. 640. 642–43 يرقة رحالة
Plasma. 993f. 997 بلازما
Plasma cells. 1047t. 1052 خلايا بلازمية
Plasma membrane. *See also* Lipid bilayer
63. 67f. 79t. 85. 726f. الغشاء البلازمي. انظر أيضًا الدهون ثنائية الطبقة
active transport across 97–100 النقل النشط خلال
of archaebacteria. 64. 543 في البكتيريا القديمة
of bacteria. 543 في البكتيريا
bulk transport across. 100–101 النقل الحجمي خلال
components of. 88t. 89–93 مكونات
electron microscopy of. 88–89. 89f المجهر الإلكتروني
of eukaryotes. 66f حقيقية النوى
fluid mosaic model. 86. 86–87f.
89–90 النموذج الفسيفسائي السائل
infolding of 563. 563f انثناء
passive transport across. 93–97 النقل السلبي خلال
of prokaryotes. 63f. 64 بدائية النوى
structure of. 63 تركيب الـ
Plasma proteins. 976. 993. 997 بروتينات البلازما
Plasmid. 542 البلازميد
antibiotic resistance genes on. 552–53 جين حساس للمضادات الحيوية
cloning vector. 328–29. 329–30f حامل استنسال
Plasmodesmata. 67f. 180t. 182.182f.
586. 726. 758.758f. 764f بلازمودسماتا
Plasmodial slime mold. 578. 578f فطر غروي بلازمودي
Plasmodium. 359. 570f بلازموديوم (*Plasmodium*)
evasion of immune system. 1063 تهرب من جهاز المناعة
Plasmodium (slime mold). 578. 578f بلازموديوم (فطر غروي)
Plasmodium falciparum. 407. 407f، 485f. 795 *Plasmodium* falciparum. 485
genome of. 355f. 473t. 485 المحتوى الجيني
Plasmolysis. 759. 761f بلزمة
Plastic pollution. 1230 تلوث بلاستيكي
Plastid. 75 بلاستيدة
Plastocyanin. 155. 155–56f بلاستوسيانين
Plastoquinone. 154. 155–56f بلاستوكوينون
Plastron. 698 صدر
Platelet(s). 200. 858. 997–99f. 999 صفيحة دموية (صفائح دموية)
Platelet-derived growth factor (PDGF).
172. 200–201 عامل النمو المشتق من الصفائح الدموية (PDGF)
Platelet plug. 999f. 1000 سدادة الصفائح الدموية
Platyhelminthes (phylum). 629f. 630t.
637. 637f. 644–47.645–47f ديدان مسطحة (ديدان مفلطحة) (قبيلة)
Platyzoa. 619. 629f. 637. 637f حيوانات مفلطحة
Pleiotropic effect. 230t. 231. 412 ظاهرة التأثير المتعدد للجينات
Plesiomorphy 456 تشابه شكلي
Plesiosaura (order) 426. 695t أقارب الزواحف (رتبة)
Pleural cavity. 853. 853f. 1008 تجويف بلوري (تجويف الجنب)
Pleural membrane غشاء الجنب
parietal. 1008 الجداري
visceral. 1008 الحشوي
Plexus. 965f ظفيرة
Plover. 701t زقزاق
Plum. 751f خوخ
Plumatella. 630t. 664f *Plumatella*
Plume worm. 662 دودة ريشية
Plumule 753f ريشة
Pluripotent stem cells. 372. 999 خلايا جذعية متعددة القدرة (القدرات)
Pluteus larva 490. 490f يرقة الحامل
Pneumatophore. 730–31f. 731. 768.
769f جذور تنفسية (حوامل تنفسية)
Pneumocystis carinii. *See Pneumocystis carinii*
Pneumocystis jiroveci Pneumocystis jiroveci
Pneumocystis jiroveci. 618. 1064
Pneumocystis jiroveci
Pneumonia, bacterial. 554. 555t ذات الرئة - بكتيري
Poa annua. 1153–54. 1153t. 1154f
Poa annua
Pocket mouse فأر الجيب
coat color in. 403. 403f لون الفراء
urine of. 1028 بول
Pocket protein". 202" بروتين الجيب
Podia 577. 577f أقدام
Poikilotherm. 1019 حيوان متغير الحرارة
Poinsettia. 737. 831. 831f. 841 بونسيته
Point mutation. 298–99 الطفرة النقطية
Point-source pollution 1227 تلوث معروف المصدر
Poison-dart frog 1071f. 1176. 1176f ضفدع السهم السام
Poison ivy. 1059–60 سموم اللبلاب
Poisonous spider. 669–70. 670f العنكبوت السام
Polar bear. 959. 1147 دب قطبي
Polar body. 1078. 1078f.1091.
1091f جسم قطبي
Polar ice 1216f. 1217. 1234 جليد (ثلج) قطبي
Polarity, in development. 380 القطبية، في التكوين الجيني
Polarized *Chara*cter states. 455–56 بلورة الحالات
Polar microtubule. 187f. 195f أُنيبيب قطبي
Polar molecule 24 جزيء مستقطب
Polar-night jet. 1231 تيار قطبي ليلي
Polar nucleus. . 599. 599f. 742f. 839.
839f. 844–45f نواة قطبية
Polio. 527t شلل
Poliovirus. 515f. 525–26. 525–26f فيروس شلل الأطفال
Pollen. 165. 595f حبوب اللقاح
dispersal of. 405. 405f انتقال
Pollen grain. 593. 594–95. 595f.
599f. 838–39. 839f. 844f حبة تفاح
formation of. 599–600. 599f.
838–39. 838f تكوين
Pollen tube. 593. 595. 595f. 600.
742. 742f. 839. 844–45.844–45f أنبوب لقاح
Pollination. 595f. 598. 600. 839–
44. 839–44f التلقيح
by animals 840–42. 840–42f عن طريق الحيوانات
by bats. 841. 1178. 1178f. 1253–
54. 1254f عن طريق الخفافيش
by bees. 840–41f. 843f عن طريق النحل
by birds. 840–41. 841f عن طريق الطيور
by insects. 840. 840–41f. 1171 عن طريق الحشرات
by wind. 840. 842. 842f عن طريق الرياح
Pollinator. 593. 839–40 ملقح
Pollock. 1252. 1253f سمك البلوق
Pollution. 1227–31 تلوث
diffuse. 1227 مشتت
of freshwater habitats. 1227–28 بيئات المياه العذبة
habitat loss and. 1247 ضياع البيئة و
phytoremediation. 784–86. 785–86f المعالجة النباتية
point-source. 1227 معروف المصدر
Polyandry. 1136 تعدد الذكور
Poly-A polymerase 288 أنزيم مبلمر عديد الأدنين
Poly-A tail. of mRNA. 288. 288f ذيل عديد الأدنين، في mRNA
Polychaeta (class). 661–62. 662f عديد الأشواك (طائفة)
Polychaete. 630t. 660f. 662. 662f عديد الأشواك
Polyclonal antibody. 1061 جسم مضاد (عديد السلالة)
Polydactyly. 225t. 401 تعدد الأصابع
Polygenic inheritance. 230–31. 230t وراثة متعددة الجينات
Polygyny. 1136 تعدد الإناث
Polymer. 35. 36f بوليمر
Polymerase. 45t مبلمر (بوليميريز)
Polymerase chain reaction (PCR).
337–38. 337f تفاعل إنزيم المبلمر المتسلسل (PCR)
applications of. 338 تطبيقات
procedure for 338 إجراءات
Polymorphism. 246. 397 التعدد الشكلي
in DNA sequence. 334 في تسلسل DNA
in enzymes. 397 في الأنزيمات
Polyp. of cnidarians. 640. 640f.
642–43. 642f بوليب، اللاسعات
Polypeptide. 36f. 46 عديد الببتيد
Polyphyletic group. 458. 459f مجموعة

متعددة الأصول
Polyphyletic origin hypothesis. for origin of metazoans. 632
فرضية المنشأ متعدد الأصول عن أصل الحيوانات البعدية
Polyplacophora (class). 657–58. 658f
حاملة الصفائح المتعددة (طائفة)
Polyploidization. 477–78
عمليات تعدد المجموعة الكروموسومية
Polyploidy. 441. 475. 477. 477f.
تعدّد المجموعة الكروموسومية 484. 1090
alteration of gene expression. 479 تغيّر التعبير عن الجينات
elimination of duplicated genes. 478–79. 478f إزالة الجينات المتضاعفة
synthetic polyploids. 477 تعدد مجموعة كروموسومية مخلق
speciation through. 441–42. 442f التنوع من خلال
transposon jumping in. 479 الجينات القافزة في
Polysaccharide. 39 سكر عديد التسكر
digestion of. 971. 976t هضم
Polyspermy. 1090 تعددية النطف
PolyU 281 متعدد اليوراسيل
Polyubiquitination. 322 متعدد اليوبيكوتين
Polyunsaturated fatty acid. 54. 54f حمض دهني متعدد غير مشبع
Pond. 1221–22. 1221–22f بركة
Pons. 885. 885t. 886f قنطرة
Popcorn. 748 ذرة بيضاء
Poplar (*Populus*) الحور (*Populus*). 437
Population 3f. 4. 1148 مجموعة سكانية، جماعة
age structure of. 1152 التركيب العمري
change through time. 1153–54 تغيّر خلال الوقت
crowded. 1158 مُزدحم
metapopulations. 1151. 1151f فوق الجماعات
survivorship curves for. 1153–54. 1154f منحنيات البقائية لـ
Population cycle. 1159–60. 1160f دورة الجماعة
Population dispersion توزيع الجماعة
clumped spacing. 1150. 1150f التوزيع التكتلي
habitat occupancy and 1151 احتلال البيئة و
human effect on 1149 تأثير البشر في
mechanisms of 1149 آليات
randomly spaced 1150. 1150f التوزيع العشوائي
uniformly spaced. 1150. 1150f التوزيع المتناسق (المنتظم)
Population ecology. 1145–64 علم بيئة الجماعات
Population genetics 397 وراثة المجموعات السكانية
Population growth نمو الجماعة
factors affecting growth rate. 1152. 1152f عوامل مؤثرة في معدل النمو
in hotspots. 1241–42. 1241f في المواقع الساخنة
limitations by environment. 1156–58 الحدود البيئية
rate of 1158–60 معدل
Population pyramid. 1162–63. 1162f هرم الجماعة
Population range 1148. 1148f. 1151 نطاق الجماعة
expansion and contraction of. 1148–49. 1148–49f التمدد والتقلص لـ
Population size حجم الجماعة
density-dependent effects on. 1158–59. 1158–59f تأثيرات معتمدة على الكثافة
density-independent effects 1159. 1159f تأثيرات غير معتمدة على الكثافة
extinction of small populations. 1254–55. 1254–55f انقراض الجماعات الصغيرة
P مدار p orbital. 20. 20f. 22
Porcupine. 704. 708t الشّيهم (النيص)
Pore protein. 93. 93f بروتين الثقب
Porifera (phylum) 628. 629f. 630t. 636. 637f. 638–39. 639f مثقبات (الإسفنجيات) (قبيلة)
Porin. 48. 547f بورين
Porphyrin ring. 149. 149f حلقة بورفيرين
Porpoise. 708t خنزير البحر
Portal system. 930 النظام البابي
Portuguese man-of-war. 642 رجل الحرب البرتغالي
Positive feedback loop. 866. 866f. 932. 1159 دورة التغذية الراجعة الإيجابية
Positive gravitropism. 807 جذب أرضي موجب
Positive phototaxis. 1125 انتحاء ضوئي إيجابي
Positive pressure breathing. 1005. 1005f تنفس بطريقة الضغط الموجب
Positive-strand virus. 526 الفيروس موجب الشريط
Postanal tail. 682–83. 682f ذيل خلف الشرج
Posterior end. 624. 624f نهاية خلفية
Posterior pituitary. 921f. 928–29. 929f نخامية خلفية
Postganglionic neuron. 892. 892f عصبون بعد عقدي
Postnatal development. 1111–12. 1112f تطور الجنين
Postsynaptic cells. 875f. 878. 879f. 881–82. 883f خلايا بعد تشابكية
Posttranscriptional control. 317–21. 317–20f التنظيم الذي يتم بعد النسخ
alternative splicing of primary transcript. 290. 319. 319f الوصل البديل لنسخة أولية
RNA editing. 319–20 تحرير RNA
small RNAs 317. 317f RNAs الصغير
Posttranscriptional modification. 288. 288f تعديلات ما بعد الاستنساخ
Postzygotic isolating mechanisms. 435. 435t. 437. 437f آليات العزل بعد الزيجوتية
Potassium بوتاسيوم
in action potential. 875–77. 876–77f في جهد الفعل
in extracellular fluid. 1024 في السائل خارج خلوي
blood. 1036 الدم
in cytoplasm and extracellular fluid. 873t في السيتوبلازم والسائل خارج خلوي
in guard cells. 766–67. 766f في الخلايا الحارسة
in plants. 765. 776. 777t في النباتات
in resting membrane potential. 872–73. 873–74f في فرق جهد الراحة للغشاء
secretion in kidney 936. 1032. 1034. 1034f. 1036 الإفراز في الكلية
Potassium channel. 88t. 170. 893 قناة البوتاسيوم
voltage-gated. 875 المبوبة بفرق الجهد
Potato. 735. 783. 819. 845 بطاطا
eye of. 735. 846 عين
genome of. 477f المحتوى الوراثي لـ
Irish potato famine. 575 مجاعة البطاطا الأيرلندية
Potential difference. 872 فرق جهد كهربائي
Potential energy. 20. 106. 106 f طاقة الوضع
Power of Movement of Plants, The (Darwin). 813f قوة حركة النباتات، (داروين)
Power stroke. 954 شوط القوة
Poxvirus 526f فيروس الجدري
Prader-Willi syndrome. 250–51 متلازمة بريدر - ويلي
Prairie. 1219 مروج
Prairie chicken (*Tympanuchus cupido pinnatus*). 1255. 1255f دجاج البراري (*Tympanuchus cupido pinnatus*)
Precapillary sphincter 992f عاصرة قبل شعيرية
Precipitation (antigen-antibody reaction). 1054. 1054f الترسيب (تفاعل مولد الضد- الجسم المضاد)
Precipitation (rain). 1191f. 1192. 1195. 1217. 1217f هطل (مطر)
acid. *See* Acid precipitation حمض. انظر الهطل الحامضي
effect of global warming on. 1234 تأثير الاحتباس الحراري
rain shadow. 1215. 1215f ظلال المطر
Precocial young. 1136 مبكرة النضج
Predation. 1174 افتراس
evolution of prey population. 410–11. 410–11f تطور جماعة الفريسة
marine. evolution of 428. 429f بحري، تطور
population cycles and. 1160 دورات الجماعة و
prey populations and. 1174–75 جماعات الفريسة و
reduction of competition by. 1182. 1182f التقليل من التنافس عن طريق
species richness and. 1207 غنى الأنواع و
vision in. 915 الرؤية في
Predator. 1158. 1174 مفترس
animal defenses against. 1176–77. 1176–77f دفاعات الحيوان ضد
predator-prey oscillations. 1160. 1160f تذبذب المفترس - الفريسة
search image for prey. 406. 406f صورة بحث نمطية للفريسة
selection to avoid. 402–3. 403f الانتخاب لتجنب
in trophic cascade. 1203 في شلال غذائي
Predator avoidance. 402–3. 403f. 1132. 1142. 1142f تجنب المفترس
Prediction. 5f. 6 تنبؤ
Prednisone. 936 بردنيسولون
Preganglionic neuron. 892. 892f عصبون قبل عقدي
Pregnancy. 1107–10. 1108–11f حمل
high-risk. 251–52 عالي الخطورة
Rh incompatibilities in. 1060 عدم تطابق العامل الرايزيسي في
Pregnancy test. 1061–62. 1062f فحص الحمل
Premature labor. 925 مخاض مبكر (قبل الأوان)
Premature ovarian failure. 1084 انتهاء عمل المبيض المبكر
Premolar. 705f. 966. 966f قبل الطاحن
Pre-mRNA splicing. 289. 319. 319f وصل سابق mRNA
Prenatal diagnosis.. 251–52. 251–52f التشخيص قبل الولادة
Pressure. detection of. 902 الضغط، رصد
Pressure-flow theory. of phloem نظرية التدفق بالضغط، النقل في اللحاء
transport. 770. 770f نقل
Pressure potential. 759–60. 760f قدرة الضغط
Pressure-tolerant archaebacteria. 512 البكتيريا القديمة المتحملة للضغط
Presynaptic cells. 878 خلايا قبل تشابكية
Prey، فريسة
predator-prey oscillations. 1160. 1160f تذبذب المفترس - الفريسة
vision of. 915 رؤية
Prezygotic isolating mechanisms. 435–37. 435–36f. 435t آليات العزل قبل الزيجوتية
PR gene. 798 جين *PR*
Priapulida. 629f. 650 ديدان خرطومية
Prickly pear. 735f. 1175 الصبار الشوكي
Priestly. Joseph. 146 برستلي
Primary carnivore. 1196. 1197–98f. 1199. 1201–2. 1204f آكل لحوم أولي
Primary cell wall. 81. 81f جدار خلوي أولي
Primary growth. in plants. 720. 733f النمو الأولي، في النباتات
Primary immune response. 1055f. 1057 f- 58. 1057 الاستجابة المناعية الأولية
Primary induction. 1107 تحفيز أولي
Primary lymphoid organs. 1046–48. 1047–48f أعضاء ليمفية أولية
Primary meristem. 720. 747 المرستيم الأولي
Primary mesenciyme cells. 1095. 1095f خلايا ميزنكيمية أولية
Primary motor cortex 887. 887f قشرة حركية أساسية
Primary mycelium. 613 غزل فطري أولي
Primary oocyte. 1076. 1078f خلية بيضة ابتدائية
Primary phloem. 721f. 729f. 730. 733f لحاء أولي
Primary plant body. 1196. 1198f. 1201–5. 1202f. 1204f الجسم الأولي للنبات
Primary producer. 720 منتج أولي
Primary productivity. 1168. 1197. 1204f. 1205–6. 1206 ff. 1217. 1217 f إنتاجية أولية
gross. 1197 إجمالية
net. 1197. 1199. 1199f صافية
Primary somatosensory cortex. 887. 887f قشرة حسية بدنية أساسية
Primary spermatocyte. 1073f. 1074 خلية منوية ابتدائية
Primary structure. of proteins. 48. 48–49f تركيب أولي، للبروتينات
Primary succession. 1184 تعاقب أولي
Primary tissue. 852 نسيج أولي (أساسي)
of plant. 720 في النبات
Primary transcript. *See also* 297f. النسخة الأولية
Messenger RNA (mRNA) الرسول RNA
posttranscriptional control in eukaryotes. 317–21، التنظيم الذي يتم بعد النسخ في حقيقيات النوى
Primary xylem. 721f. 725. 729f. 730. 733f الخشب الأولي
Primate. 520f. 708t. 709 الرئيسيات
evolution of. 709–14. 709–14f تطور
hunting for "bushmeat." 468 اصطياد الفريسة
language of. 1129–30. 1129f لغة
Primer. for replication. 265 البادئ، للتضاعف
Primitive gut. 627f قناة هضمية ابتدائية

Primitive streak. 1097. 1097f
خط ابتدائي
Primordium. 598. 598f. 732
نسيج أولي
Primosome. 268
جسيم البدء
Prion. 536. 536f
بريون
Prion protein. 536. 536f
بروتين البريون
Probability 228–29
احتمالية
Problem solving, by animals. 1124.
1124f
حل المشكلات، عن طريق الحيوانات
Proboscidea (order). 708t
ذوات الخرطوم (رتبة)
Proboscis (insect). 909f
خرطوم (حشرة)
Procambium. 720. 721f. 727. 727f.
743f. 747. 749f
كمبيوم أولي (نسيج أولي سابق الكمبيوم)
Procellariformes (order). 701t
Procellariformes (رتبة)
Processivity. of DNA polymerase III.
267
تقدمية، مبلمر DNA الثالث
Prochloron. 64. 64f
بكتيريا مزرّقة
Producer, primary 1196. 1201–5.
1202f. 1204f
مُنتج، أولي
Productivity. 1197
إنتاجية
primary. 1168. 1197. 1204f. 1205.
1217. 1217f
أولية
secondary. 1197
ثانوية
species richness and. 1205–6. 1205f
غنى الأنواع و
Product of reaction. 25
ناتج التفاعل
Product rule. 228
قانون حاصل الضرب
Progesterone. 170. 921. 923t. 928.
938–39. 1075t. 1076. 1077f.
1079. 1082–84. 1110–11. 1110f
هرمون بروجستيرون
Proglottid. 646–47. 647f
قطعة شريطية
Programmed cell death. *See also*
Apoptosis. 593
موت الخلية المبرمج. انظر الموت المبرمج
Progymnosperm، سوابق معراة البذور
Prokaryote. *See also* Bacteria. 13. 62.
58–539. *See* بدائية النوى (البدائيات)، انظر أيضًا البكتيريا
benefits of. 557–58
فوائد
cell division in. 186–87. 186–87f.
542
انقسام الخلايا في
cell organization of. 63–65. 63f
تنظيم الخلايا
cell structure in. 546–48. 546–48f
تركيب الخلية في
cell walls of. 63. 63f. 82t. 546–48.
546–47f
الجدران الخلوية
chromosomes of. 542
الكروموسومات
classification of. 543–45. 544–45f
تصنيف
compartmentalization in. 542
التقسيم في
disease-causing. 555t
التسبب في المرض
diversity in. 541–45. 542–45f
التنوع في
DNA of. 62 DNA
مقارنة eukaryotes versus. 82t. 541–43
بحقيقيات النوى
flagella of. 82t. 542. 542f. 546. 548
أسواط ألـ
gene expression in. 297. 298t. 304.
307–12. 308–12f
التعبير الجيني في
genetics of. 548–53. 549–53f
وراثة
genome of. 355f
المحتوى الجيني
internal membranes of. 548. 548f
الأغشية الداخلية
key *Chara*cteristics of. 514t
الخصائص الأساسية
metabolic diversity in. 542
التنوع الأيضي في
metabolism in. 553–54
الأيض في
mutations in. 552–53
الطفرات في
recombination in. 542
الخلط في
replication in. 186. 186f. 265–69.
265–69f. 543
التضاعف في
ribosomes of 64. 292f. 548
الرايبوسومات
shape of. 546
شكل
size of. 542
حجم
symbiotic. 558
تكافلية
transcriptional control in. 304. 307–
12. 308–12f
تحكم في الاستنساخ
transcription in. 284–86. 284 - 86 f
الاستنساخ في
translation in. 293. 293f. 543
الترجمة في
unicellularity of. 542. 542f
أحادية الخلية
Prolactin. 922t. 930. 933. 1075t.
1111
برولاكتين
Prolactin-inhibiting factor (PIF). 930.
1111
العامل المثبط لبرولاكتين (PIF)
Proliferating cell nuclear antigen
(PCNA). 271
الأنتيجين النووي للخلايا المتكاثرة (PCNA)
Proline. 46. 47f
برولين
Prometaphase. 191f. 193. 194f
الطور قبل الاستوائي
Promoter. 283. 284–85. 284f
محفز
in eukaryotes. 287. 287f. 313–14.
314f
في حقيقية النوى
Pronghorn. 1220
الوعل الأمريكي
Proofreading function. of DNA 266
وظيفة تدقيق القراءة لـ DNA
polymerase. 272
أنزيم مبلمر
Propane. 34
بروبان
Prophage. 528. 529f. 551
فيروس أولي
Prophase
الطور التمهيدي
meiosis I. 208–10. 210f. 212f. 214f
الانقسام الاختزالي الأول
meiosis II. 211. 213f. 215f
الانقسام الاختزالي الثاني
mitotic. 191f. 193. 194f. 214f
الانقسام المتساوي
Proprioceptor. 902
مستقبل خاص
Prop root. 730f. 731
جذر إسنادي
Prosimian. 709. 709–10f
قبل القردة
Prosoma. 667. 669
قطعة أمامية
Prosopagnosia. 889
عدم معرفة المرئيات
Prostaglandin. 35t. 54. 925. 1042.
1043f. 1046. 1111
بروستاجلاندين (بروستاغلاندين)
Prostate cancer. 794
سرطان البروستاتا
Prostate gland. 1073f. 1074–75
غدة البروستاتا
Protandry. 1068
الذكر أولاً
Protease. 45t. 321
محلل البروتين (أنزيم هاضم للبروتين)
Protease inhibitor. 532–33. 532f.
796. 797f
تثبيط محلل البروتين
Proteasome. 322. 322f. 802–3. 802f
جسيم تحطيم البروتين
Protective coloring, in guppies.
410–11. 410–11f
التلوين الوقائي في السمكة الفطساء
Protective layer. 811
طبقة واقية
Protein. 33. 35. 36f
البروتين
catabolism of. 138. 138–39f. 1193.
1193f
هدم
central dogma. 279. 279f
عُقيدة محورية
changes in gene disorders. 247–48.
247–48f
تغيرات في الاضطرابات الوراثية
degradation of. 321–22. 322f
تحطيم
denaturation of. 52–53. 52f
تمسّخ
digestion of. 971. 976t
هضم
domains of. 50–51. 51f
حقول
folding of. 50–52. 52f. 536
انطواء
functions of. 35t. 43–45. 44f. 45t
وظائف
prediction of. 363–64. 364f
تنبؤ
in membranes. 86. 91–93
في الأغشية
functions of. 91. 91f
وظائف
kinds of. 91. 91f
أنواع
movement of. 90. 90f
حركة
structure of. 91–93. 92–93f
تركيب
transmembrane domains 92. 92f
مناطق عابرة الغشاء
motifs of. 50. 51f. 364. 364f
موتيفات
nonpolar regions of. 46–48. 48f
مناطق غير مستقطبة
one-gene/one-polypeptide hypothesis.
300
فرضية جين واحد - عديد ببتيد واحد
phosphorylation of. 167–68. 168f.
197–99. 202. 804. 927- 28. 927
f
فسفرة
polar regions of. 46–48. 48f
مناطق مستقطبة
primary structure of. 48. 48–49f
تركيب أولي
quaternary structure of. 49f. 50
تركيب رباعي
renaturation of. 52–53. 53f
إعادة الانطواء
secondary structure of. 48. 48–49f
تركيب ثانوي
structure of. 35t. 45–50
تركيب
transport within cells. 71–72. 71f.
295–96. 296f
النقل مع الخلايا
ubiquitination of 321–22. 322f
إضافة يوبيكوتين
Protein-encoding gene. 357t
جين مُشفر للبروتين
Protein hormone. 921. 930
هرمون بروتيني
Protein kinase. 168. 168f. 170.
173–74. 174f. 927–28
كاينيز البروتين cyclin-dependent. *See* Cyclin-dependent protein kinase (Cdk)، معتمد على سايكلين. انظر مفسفر معتمد على سايكلين (CdK)
Protein kinase-A. 176. 178f. 179.
179f
أنزيم فسفرة البروتين -ا (كاينيز البروتين - ا)
Protein kinase C. 177
أنزيم فسفرة البروتين - ب (كاينيز البروتين - ب)
Protein microarray. 364
البروتين ذو الترتيب الدقيق
Protein-protein interactions
تفاعل بروتينين معًا
two-hybrid system. 338–39. 338–
39. 338f. 364
نظام التهجين الثنائي
Proteobacteria. 545f
بكتيريا أولية
Proteoglycan. 82. 82f
بروتيوجلايكان
Proteome. 363
البروتيومات
Proteomics. 363–64
علم البروتيومات
Prothoracic gland. 940. 940f
غدة قبل صدرية
Prothrombin. 999f
بروثرومبين
Protist. 561–62. 563–78
الطلائعيات
asexual reproduction in. 1068
تكاثر لاجنسي في
cell division in. 187f
انقسام خلوي في
cell surface of. 565
سطح الخلية
classification of. 515–16. 515f. 562.
562f
تصنيف
colonial. 632
مستعمرة
cytokinesis in. 196
انقسام السيتوبلازم في
flagella of 565. 568f
أسواط
general biology of. 565–66
البيولوجيا العامة
locomotor organelles of. 565
عُضيات محركة
nutritional strategies of. 565–66
إستراتيجيات تغذية
predatory. 1174. 1174f
مفترس
Protista (kingdom). 13. 13f. 510–11.
513f. 514t. 562.629f
الطلائعيات (مملكة)
Protoderm. 727. 727f. 743f. 747
بشرة ابتدائية (نسيج أدمي أولي)
Protogyny. 1068–69. 1068f
الأنثى أولاً
Proton. 18. 18f
بروتون
Protonephridia. 661. 1024–25.
1025f
نفريديا أولية
Proton gradient. 131. 767
تدرج البروتون
Proton pump.. 45t. 128. 132.547f.
758f
مضخة البروتون
Proto-oncogene(s). 201–2. 202f
جينات الورم الأولية
Protoplast, plant. 847. 847f
بروتوبلاست، نبات
Protostome 518. 626. 627f. 629.
629f. 636–38. 636–37f
أولية الفم
phylogeny of
شجرة نشوء
rRNA. 636. 637f rRNA
traditional. 636. 636f
تقليدية
Prototheria (subclass). 706
الوحوش الأوائل (تحت طائفة)
Proximal convoluted tubule. 1026f.
أنبيبب ملتو قريب 1031–33. 1031f. 1033–34f
Proximate causation. 1116
مُسبّب قريب
Prusiner, Stanley. 536
ستانلي بروزاينر
Pseudocoel. 625. 625f. 648
سيلوم كاذب
Pseudocoelomate. 625. 625f. 636.
636f. 648 - 50. 649 - 50f. 984
كاذبة التجويف (كاذبة السيلوم)
*Pseudo*gene 356- 57. 357t. 480- 81.
481 f
جين كاذب
Pseudomonas fluorescens. 486 *Pseudomonas fluorescens*
Pseudomurein. 543. 546
الميوريون الكاذب
Pseudomyrmex. 1180–81. 1180f
Pseudomyrmex
Pseudopeptidoglycan. 546
ببتيدوجلايكان الكاذب
Pseudopod. 565. 576. 576f
قدم كاذبة
Pseudostratified columnar epithelium.
855t
نسيج طلائي عمادي طبقي كاذب
Psilotum. 590 *Psilotum*
Psittaciformes (order). 701t
Psittaciformes (رتبة)
Psoriasis. 1040
الصدفية
PTC sensitivity. *See*
Phenylthiocarbamide، تذوق PTC. انظر تذوق الفينيلثيوكارباميد
Sensitivity،
Pterophyta (phylum). 588–93. 589t.
591–93f
النباتات المجنحة (قبيلة)
Pterosaur. 695t. 960. 960f
تيروسور (الزاحف المجنح)، الديناصور المجنّح
Pterosauria (order). 695t
الزواحف المجنحة
PTH. *See* Parathyroid hormone PTH.
انظر هرمون جار درقي
Ptychodera. 631t *Ptychodera*
Ptychodiscus. 569f *Ptychodiscus*
Puberty, in females. 1076
بلوغ في الإناث
Puffball. 605–6. 612
فطر نفاث
Pufferfish (*Fugu rubripes*). 355f. 359
السمكة المنتفخة (*Fugu rubripes*)
genome of. 472–73. 472t. 484–85

المحتوى الجيني
Pulmocutaneous circuit. 986 دورة رئوية- جلدية
Pulmonary arteriole. 1006f شرين رئوي
Pulmonary artery. 985. 987f. 988
Pulmonary circulation. 691. 985–87. شريان رئوي
Pulmonary valve. 987f. 988. 988f دورة رئوية 86f–987
Pulmonary vein. . 691. 985.986–87f. صمام رئوي
Pulmonary venule 1006f وريد رئوي
Pulp of tooth. 967f لب الأسنان
Pulvini. 809. 809f ضغط الامتلاء في الوسائد
Pumpkin. 735. 831 قرع
Punctuated equilibrium. 447–48. 448f الاتزان المنفط
Punnett. Reginald Crundall. 225 R. C. Punnet
Punnett square 224–25. 225f. 227. 227f مربع بانيت
Pupa. 675 عذراء (خادرة)
Pupil. 911. 911f بؤبؤ العين
Purine. 41. 42f. 258. 258f بيورين
Purine nucleoside phosphorylase deficiency. 342t نقص الأنزيم المفسفر لنيوكليوسايد البيورين
Purkinje fibers. 990f. 991 ألياف بيركنجي
Purple bacteria. 510f. 513f البكتيريا الأرجوانية
Purple-leaf plum tree (*Prunus cerasifera*). 736 شجرة الخوخ ذات الأوراق الأرجوانية
Purple nonsulfur bacteria. 553 بكتيريا لاكبريتية بنفسجية
Purple sulfur bacteria. 147 بكتيريا الكبريت البنفسجية
Pursuit deterrent signal. 1130 إشارات معيقة للمطاردة
Pus. 1042 قيح
Pygmy hippopotamus. 1239 فرس النهر القزم
Pygmy marsupial frog. 1071f الضفادع الكيسية
Pyloric sphincter. 969. 969f عاصرة البواب
Pyramid of biomass. 1200. 1201f هرم الكتلة الحيوية
inverted 1200. 1201f مقلوب
Pyramid of energy flow. 1200. 1201f هرم تدفق الطاقة
Pyramid of numbers. 1201. 1201f هرم الأعداد
Pyramid of productivity. 1200. 1201f هرم الإنتاجية
Pyrimidine. 41. 42f. 258. 258f بيرميدين (بيريمدين)
Pyrodictium. 510f *Pyrodictium*
Pyrogen. 1022 مولد الحمى
Pyruvate. 124 بيروفيت
conversion to acetyl-CoA. 124. 127- 28. 127- 28f أستيل مرافق الأنزيم - ا
from glycolysis. 123f. 124. 125 - 26f. 133 f من التحلل الجلايكولي
oxidation of. 123f. 124–25. 133- 35. 133 f أكسدة
Pyruvate dehydrogenase. 112. 113f. 135. 135f أنزيم نازع هيدروجين بيروفيت
Pyruvate kinase. 126f بيروفيت كاينيز

Q

Q_{10}. 1018 Q_{10}
Quadriceps muscle. 862f. 890f. 952. 952 f عضلة رباعية الرؤوس
Quail. 701t السلوى (السماني)
Quantitative traits. 231. 231f صفات كمية
Quaternary structure. of proteins. 49f. 50 تركيبًا رباعيًّا للبروتينات
Queen Anne's lace. 848 خمار الملكة آن
Queen bee. 1068. 1140–41. 1140f ملكة النحل
Queen substance. 1141 مادة الملكة
Quiescent center. 727 الوسط الساكن
Quill (porcupine). 704 عِرق الريشة
Quinine. 571. 793t. 795 كوينين

R

Rabbit. 520f. 705. 708t. 960. 964. 973–74 أرنب
coat color in. 233 لون الفراء في
Rabies. 346. 527t الكَلَب
Rabies virus. 526f فيروس داء الكَلَب
Raccoon. 708t. 1220 الراكون
Race. human. 714. 714f سلالة بشرية
Radial canal. 676. 677f قناة شعاعية
Radial cleavage. 626. 627f. 1093t تفلج إشعاعي (قطري)
Radial nerve (echinoderms). 884f عصب شعاعي (شوكية الجلد)
Radial symmetry. 624–25. 624f
629f. 676، تماثل شعاعي
Radially symmetrical flower. 495–96. 837f. 837 زهرة شعاعية التماثل
Radiation (heat transfer). 1018. 1019f إشعاع (انتقال الحرارة)
Radiation hybrid map. 351–53 خريطة الهجين الإشعاعي
Radicle. 753. 754f جذير
Radioactive decay. 19 الانحلال الإشعاعي
dating of fossils using. 422. 422f استخدام لمعرفة عمر الأحافير
Radioactive isotope 19 نظائر مشعة
Radiolarian. 577. 577f الشعاعيات
Radish. 731. 754. 1175 فجل
Radius. 692f. 945f كعبرة
Radula 630t. 655–56f. 656 مبرد
Ragweed (*Ambrosia*). 831. 848. 1059 عشبة الرجيد (*Ambrosia*)
Rail. 701t التقليق
Rain forest. 1192. 1247. 1247f غابة مطرية
loss of. 1228–29. 1228f فقدان
tropical. *See* Tropical rain forest استوائية، انظر الغابة الاستوائية المطرية
Rain shadow. 1215. 1215f ظل المطر
Ram ventilation. 1002 تهوية بالقوة
Rape case. 334–35. 334f حالة اغتصاب
Raphe. 575. 575f التحام
ras gene/protein. 173. 175. 175f. 202f بروتين/ جين *ras*
Raspberry. 737. 846–47 عُليق
Rat. 708t جرذ
genome of. 472t. 485 المحتوى الجيني
introduced species. 1251 الأنواع الدخيلة
maze learning behavior in. 1117–18. 1118f سلوك التعلّم في المتاهة
operant conditioning in. 1120 الارتباط الفاعل في
parent-offspring interactions 1122 تفاعلات الآباء مع الأبناء
warfarin resistance in. 403 حساسية وافرين في
Rat flea. 555t برغوث القوارض
Rattlesnake. 430. 699 أفعى مجلجلة
Raven. cognitive behavior in. 1124–25. 1125f رافن، السلوك الإدراكي في
Ray (fish) 687t. 689. 1027. 1049 راي (الأسماك)
Ray (parenchyma cells). 725–26 أشعة (خلايا برنشيمية)
Ray-finned fish. 686f. 687t. 690. 690f أسماك شعاعية الزعانف
Ray initial. 725 طلائع الأشعة
Rb gene. 202. 202f جين *Rb*
Rb protein. *See* Retinoblastoma protein بروتينات Rb. انظر بروتين ورم أرومة شبكية العين
Reabsorption 1025 إعادة الامتصاص
in kidney. 1030. 1031f. 1032–33. 1033–34f في الكلية
Reactant. 25 مادة متفاعلة
Reaction center. 151–52. 151–52f. 155–56f مركز التفاعل
Reading frame. 280 إطار القراءة
Realized niche. 1170–71. 1170f عشّ متحقق
Receptacle (flower). 598. 598f. 836f سرير (الزهرة)
Receptor. *See* Cell surface receptor مستقبل. انظر مستقبلاً على سطح الخلية
Receptor kinase. 927. 927f مستقبل مفسفر
Receptor-mediated endocytosis. 100f. 101. 102t إدخال من خلال مستقبلات
Receptor potential. 900. 900f جهد المستقبل
Receptor protein. 63. 88t. 91. 91f. 166. 166f. 878. 879f. 882f. بروتين مستقبل (مستقبل بروتيني)
intracellular. 168–71. 169f. 169t. 171f داخل الخلية
subtypes of. 179 تحت أنواع
Receptor tyrosine kinase. 172–75. 172–75f. 179. 200 مفسفر تايروسين المستقبل
autophosphorylation of. 173. 173f فسفرة ذاتية
inactivation of. 175 إخماد نشاط
Recessive trait. 223–26. 223f صفة متنحية
in humans. 225t في الإنسان
Reciprocal altruism 1138. 1138f إيثار متبادل
Reciprocal cross. 222 تزاوج تبادلي
Recognition helix. 306 حلزون التعرف
Recombinant. 243 معاد الاتحاد
Recombinant DNA. 326 DNA معاد الاتحاد (الهجين)
construction of. 326–27. 326f بناء
introduction of foreign DNA into bacteria. 328–32 إدخال DNA الغريب إلى البكتيريا
in vaccine production. 341–42. 342f في إنتاج المطاعيم
Recombination. 209. 242–44. 274. 514t إعادة الاتحاد الوراثي (خلط)
in eukaryotes. 542 في حقيقية النوى
homologous. 549 متجانس
in prokaryotes. 542 في بدائية النوى
using to make genetic maps. 244–45. 244–45f استعمال لتكوين الخريطة الجينية
in viruses. 534 في الفيروسات
Recombinational repair. 274 إصلاح إعادة الاتحاد
Recombination frequency 244 تكرار إعادة الاتحاد
Recombination nodule. 209 عقدة إعادة الاتحاد
Recruitment 957 استنفار
Rectum. 965. 965f. 973 مستقيم
Rectus abdominus muscle. 862f العضلة البطنية المستقيمة
Red algae. 460f. 512. 512–13f. 516f. 564. 575–76. 575f. 582f طحالب حمراء
Red-bellied turtle (*Pseudemys rubriventris*). 698 السلحفاة ذات البطن الأحمر (*Pseudemys rubriventris*)
Red blood cell antigens. 1060 مولدات ضد خلية الدم الحمراء
Red-eyed tree frog (*Agalychnis callidryas*). 693f الضفدع الشجري ذو العيون الحمراء (*Agalychnis callidryas*)
Red fiber. 958 ليف أحمر
Red-green color blindness. 225t. 240 عمى الألوان الأحمر - الأخضر
Rediae. 646. 646f الريديا
Red jungle fowl (*Gallus gallus*). ديك الغابة (*Gallus gallus*)
genome of. 473t المحتوى الجيني لـ
Red maple (*Acer rubrum*). 725f خشب القيقب الأحمر (*Acer rubrum*)
Red marrow. 948f النخاع الأحمر
Red milk snake (*Lampropeltis triangulum* syspila). 434f أفعى الحليب الحمراء (*Lampropeltis triangulum* syspila)
Redox reaction. *See* Oxidation-reduction reaction تفاعل اختزال- أكسدة، تفاعل تأكسد - اختزال
Red tide. 570. 570f المد الأحمر
Reducing atmosphere. 505 غلاف جوي مختزل
Reduction. 7. 21. 107. 107f. 120. 120f اختزال
Reduction division 209 الانقسام الاختزالي
Redundant system. 627 أجهزة مكررة
Red-water fever. 670 حمى الماء الأحمر
Red-winged blackbird. 1136f. 1137 الطائر الأسود ذو الجناح الأحمر
Redwood. 589t. 758. 1220 الخشب الأحمر
Reflex. 890 انعكاسي
Reflex arc. 890. 890f فعل انعكاسي
Regeneration التجديد
in echinoderms. 677–78 في شوكية الجلد
of planarian eyespot. 500. 500f البقعة العينية في البلاناريا
in plants. 846–47. 847f في النباتات
of ribbon worm eyespot. 499–500. 500f البقعة العينية في الدودة الشريطية
of spinal cord 890–91 الحبل الشوكي
Regulation. as *Chara*cteristic of life. 504 تنظيم، بوصفه خاصية للحياة
Regulatory molecules. 920–24. 920f جزيئات منظّمة
Regulatory proteins. 304–7. 304–7f بروتينات منظمة
DNA-binding motifs in. 305–7. 306f. 491 موتيف ربط- DNA في
Reindeer. 1220 غزال الرنة
Reinforcement 439. 439f التعزيز
Relative dating. 422 تقدير العمر النسبي
Release factor. 283. 295. 295f عامل محرر
Releasing hormone. 930 هرمون مفرز
Remodeling. of bone. 948. 949–50. 949f إعادة التشكيل، العظم
REM sleep. 888 حركات سريعة للعيون
Renal cortex. 1030. 1030f. 1033f قشرة كلوية
Renal medulla. 1030. 1030f. 1033f

نخاع كلوي
Renal pelvis. 1030. 1030f حوض الكلية
Renaturation. of proteins. 52–53. 53f
إعادة انطواء البروتينات
Renin. 996. 1036. 1036f أنزيم رنين
Renin–angiotensin–aldosterone system. 936. 1036. 1036f نظام رنين – أنجيوتنسين – ألدستيرون
Replica plating. 553 زرع نسخي
Replication. 262–65. 262–65f
التضاعف
conservative. 262–64. 262f المحافظ
direction of. . 264. 265f. 266. 267f. 271f اتجاه
dispersive. 262–64. 262f التشتتي
elongation stage of. 264–68. 270–72 مرحلة الاستطالة
enzymes needed for. 267t أنزيمات
errors in. 272 الأخطاء في
in eukaryotes. 270–72. 270–72f في حقيقيات النوى
initiation stage of. 264–66. 270 مرحلة الاستهلال
lagging strand. 266. 267f. 268. 268f. 271f الشريط المتلكئ
Meselson–Stahl experiment on. 263–64. 263f تجربة ميسلون وستال على
Okazaki fragments. 266. 268. 268–69f قطع أوكازاكي
in prokaryotes. 186. 186f. 265–69. 265–69f في بدائيات النوى
rolling–circle. 549. 549f الدائرة المتدحرجة
semiconservative. 262–64. 262f شبه المحافظ
semidiscontinuous. 266. 267f شبه متقطع
suppression between meiotic divisions. 216 تثبيط بين الانقسامات الاختزالية
termination stage of. 265. 265f. 268. 271–72 مرحلة الإيقاف
of virus. 525 فيروس
Replication fork. 266–67. 267–68f شوكة التضاعف
Replication origin. 265–66. 265f. 270. 328 منشأ التضاعف
Replicon. 265. 270 وحدة تضاعف (ريبليكون)
Replisome. 265f. 268–69. 269f جسيم التضاعف
Repolarization. 876f. 877 إعادة استقطاب
Reporter gene. 338f. 339 جين مُخبر
Repression. 308. 312 تثبيط
Repressor. 207 مثبط
Reproduction 1067–84 التكاثر
age at first reproduction. 1155 العمر عند أول تكاثر
in amphibians. 694. 1070–71. 1070f في البرمائيات
in arthropods. 1068 في المفصليات
asexual. *See* Asexual reproduction لاجنسي، انظر التكاثر اللاجنسي
as *Char*acteristic of life. 3. 504 بوصفه خاصية للحياة
cost of. 1154–56. 1154–56f تكلفة
in crustaceans. 671 في القشريات
in echinoderms 677–78 في شوكية الجلد
in fish. 689. 1070 في الأسماك
in flatworms. 645. 645f في الديدان المسطحة
in fungi. 604. 606 في الفطريات
investment per offspring. 1155–56. 1155f الاستثمار لكل فرد من النسل
in mammals. 1072. 1072f في الثدييات
in mollusks. 657. 657f في الرخويات
in nematodes. 649 في الديدان الخيطية
pheromones and. 1127–28 الفرمونات و
in plants. 827–48 في النباتات
in polychaetes. 662 في متعددة الأشواك
in protists. 566 في الطلائعيات
reproductive events per life time. 1155 الأحداث التكاثرية خلال فترة الحياة
in reptiles. 1071. 1071f في الزواحف
sexual. *See* Sexual reproduction جنسي، انظر التكاثر الجنسي
species recognition 1127. 1127f تمييز النوع
in sponges. 639 في الإسفنجيات
Reproductive cloning. 378–79.378–79f استنسال تكاثري
Reproductive competition. 1135 تنافس تكاثري
Reproductive isolation. 434. 435. 1128f عزل تكاثري
evolution of. 438–39. 439f تطور
Reproductive leaf. 738 ورقة تكاثرية
Reproductive strategy. 1068–69. 1133–36f. 1133–37 إستراتيجية التكاثر
Reproductive success 404. 1136–37. 1136f نجاح التكاثر
Reproductive system. 1067–84 جهاز التكاثر
female. 861. 863f. 1072. 1076–80. 1077–81f أنثى
male. 861. 863f. 1073–76. 1073–76f. 1075t. 1081f ذكر
Reptile. 630t. 694–99. 694–99f زاحف
brain of. 886. 886f دماغ
*Char*acteristics of. 694–96. 695t خصائص
circulation in. 697. 697f. 985–86 الدوران في
cleavage in. 1093–94 التفلج في
eggs of. 694–95. 694f. 1071 بيوض
evolution 685. 696–98.696–98f تطور
extinctions. 1239t. 1245t انقراض
fertilization in. 1071. 1071f الإخصاب في
heart of. 697. 697f. 985–86 قلب
kidney of. 1027–28 كلية
lungs of. 1004–5 الرئات في
nitrogenous wastes of. 1029. 1029f الفضلات النيتروجينية
present day. 698–99. 698f الحاضر
reproduction in. 1071. 1071f التكاثر في
respiration in. 696. 1004–5 التنفس في
skin of 695–96 جلد
skull of. 696f جمجمة
swimming in. 959 السباحة في
thermoregulation in. 697. 1020 التنظيم الحراري في
Reptilia (class). 694–99. 694–99f الزواحف (طائفة)
Research. 7–8 بحث
Reservoir. of protists. 568. 568f المستودع، في الطلائعيات
Resin. 594 راتنج
Resistance training. 958 تمرين رياضي مكثف
Resolution (microscope) 61 قوة الفصل (المجهر)
Resource competition. 406. 1150. 1158 التنافس على المصادر
Resource depletion. 1227–31 استهلاك المصادر
Resource partitioning. 1172–73. 1172f تقسيم المصادر
Respiration. 1197 تنفس
aerobic. *See* Aerobic respiration هوائي، انظر التنفس الهوائي
in amphibians. 691–93. 985–86. 1001f. 1003. 1005f في البرمائيات
anaerobic. 121. 136 لاهوائي
in birds. 703. 1006–7. 1007f في الطيور
in carbon cycle. 1190f. 1191 في حلقة الكربون
in crustaceans. 1002 في القشريات
cutaneous. 691. 986. 1001f. 1003–4 جلدي
in echinoderms. 1001f في شوكية الجلد
in fish. 985. 1001–2f في الأسماك
in insects. 1001f. 1004 في الحشرات
in invertebrates. 1000–1001 في اللافقاريات
in mammals. 1001f. 1005–6. 1006f في الثدييات
in plants. effect of global warming on 784 في النباتات، تأثير الاحتباس الحراري في
in reptiles. 696. 1004–5 في الزواحف
Respiratory control center. 910.1009. 1010f مركز السيطرة التنفسية
Respiratory disease. 1010–11 الأمراض التنفسية
Respiratory system. 861. 863f. 1000–1014 الجهاز التنفسي
of arthropods. 668–69. 669f في المفصليات
as barrier to infection. 1040 بوصفه حاجزًا ضد العدوى
of vertebrates. of vertebrates. 985–87f في الفقاريات
Response. unconditioned. 1120 استجابة غير شرطية
Resting membrane potential. 872–74. 873–74f. 873t. 876f فرق جهد الراحة الغشائي
Restoration ecology 1256–57. 1256–57f علم البيئة الاستعادي
Restriction endonuclease. 326. 326f الأنزيمات المحددة الداخلية
Restriction fragment length polymorphism (RFLP) analysis. 334. 334f تحليل تعدد أشكال طول القطعة المحددة (RELP)
Restriction map. 326. 332. 350. 350f خريطة محددة
Restriction site. 326 موقع التقطيع
Reticular activating system. 888 نظام محفز للتكوين الشبكي
Reticular formation. 888 تكوين شبكي
Reticulin. 856 رتيكولن
Reticulum. 973. 973–74f مشبكة
Retina. 911f. 913. 913f. 915. 1107f شبكية
Retinal. 911f. 913. 913f. 915. 1107f رتنال
Retinitis pigmentosa. 246f Retinitis pigmentosa
Retinoblastoma (Rb) protein. 201–2f بروتين ورم أرومة شبكية العين
Retinoblastoma susceptibility gen 202. 202f جين الحساسية لورم أرومة شبكية العين
Retinoid. 925 رتينويدات
Retinoschisis. 246f Retinoschisis
Retrotransposon. 357. 484 عنصر قافز ارتجاعي
Retrovirus. 279. 524. 526. 1064 فيروس راجع
Reverse genetics. 340 الوراثة العكسية
Reverse transcriptase.. 279. 330. 331f. 357. 524. 526. 530. 531f الناسخ العكسي (أنزيم النسخ العكسي)
RFLP analysis. *See* Restriction fragment length polymorphism analysis RELP. انظر تحليل تعدد أشكال طول القطعة المحددة
R gene. 797f جين *R*
R group. 46. 46–47f مجموعة R
Rhabdom. 668. 668f رابدوم
Rhabdovirus. 527t فيروس داء الكَلَب
Rh blood group. 1060 زمرة الدم Rh
Rhesus monkey. 1122 قرد رايزيسي
Rheumatic fever. 554 حمى الروماتيزم
Rheumatoid arthritis. 342t. 936 التهاب المفاصل الروماتيزمي
Rhinoceros. 520. 708t الكركدن (وحيد القرن)
Rhinovirus 515f فيروس الزكام
Rhizobacteria 791 رايزوبكتيريا
Rhizobium. 558. 779. 779f. 791 *Rhizobium*
Rhizoid. 587. 587f. 593. 743. 743f شبه الجذر
Rhizome. 591. 735. 735f. 846 رايزوم
Rhizopoda. 576–77 جذريات القدم
Rhizopus. 607t. 609f فطر عفن الخبز
Rh–negative individual. 1060 شخص دمه سالب العامل الرايزيسي
Rhodophyta (phylum). 510f. 562f. 575–76. 575f الطحالب الحمراء (قبيلة)
Rhodopsin. 584. 912. 914f رودوبسين
Rh–positive individual. 1060 شخص دمه موجب العامل الرايزيسي
Rhynchocephalia (order). . 695t. 698. 698f ذوات الخطم (خطمية الرأس) (رتبة)
Rhynchocoel. 647–48 السيلوم الخطمي
Rhyniophyta (phylum). 588. 588f Rhyniophyta (قبيلة)
Rib(s). 945f ضلع (أضلاع)
Ribbon worm. 631t. 647–48. 647f دودة شريطية
regeneration of eyespot. 499–500. 500f تجديد البقعة العينية
Riboflavin. *See* Vitamin B2 رايبوفلاڤين، انظر فيتامين ب 2
Ribonuclease. 52. 53f ريبونيوكليز
Ribonucleic acid. *See* RNA الحمض النووي الرايبوزي. انظر RNA رايبوز
Ribose. 37f. 41f. 43f رايبوز
Ribosomal proteins. 69 بروتينات رايبوسومية
Ribosomal RNA (rRNA). 41. 69. 283 RNA الرايبوسومي (rRNA)
of archaebacteria. 511 في البكتيريا القديمة
catalytic activity of. 113 نشاط تسهيلي
evolutionary relationships from. 510f العلاقات التطورية من
phylogenic relationships from. 481–82. 544. 628. 636 العلاقات النشوئية من
protostome phylogeny based on 637f شجرة نشوء أولية الفم اعتمادًا على
Ribosome. 64. 79t. 82t. 283 الرايبوسوم
A site on. 292. 292f. 294. 294f. 297f موقع A على
E site on. 292. 292f. 294. 294f. 297f موقع E على
of eukaryotes. 69. 69f في حقيقيات النوى
free. 69 حر
functions of. 292–93 وظائف
Retrotransposon. 357. 484 عنصر قافز ارتجاعي
Retinular cells. 911f Retinular cells

membrane-associated. 69–70 مرتبط بالغشاء
of mitochondria. 74f ميتوكندريا
of prokaryotes. 64. 292f. 548 في بدائيات النوى
P site on. 292. 292f. 294. 294f. 297f موقع P على
structure of. 292–93. 292f تركيب
in translation. 293–96. 293–97f في الترجمة
Ribosome-binding sequence. 293 تعاقب ربط الرايبوسوم
Ribozyme. 113 رايبوزايميا أو أنزيم رايبوزيّ
Ribulose 1.5-bisphosphate. 158. 158f. Ribulose bisphosphate carboxyl ase/ oxygenase. *See* Rubisco مؤكسد رايبولوز ثنائي الفوسفات. انظر روبيسكو
Rice (*Oryza sativa*) 635 f. 753 الأرز (*Oryza sativa*)
foolish seedling disease 820 مرض البادرات الحمقاء
genome of. . 355f. 359–60. 360f. 473t. 474–75. 477f. 484. 486 المحتوى الجيني
golden. 345. 345f. 365 ذهبي
transgenic. 345. 345f. 365 عابر الجينات
world demand for. 365 الطلب العالمي
Ricin. 794. 794f رايسين
Rickets. 936. 980t كساح
Rickettsia. 545f *Rickettsia*
Rickettsia tsutsugamushi. 100f *Rickettsia tsutsugamushi*
Rickettsia typhi. 555t *Rickettsia* typhi
Right whale. 1250 الحوت الصحيح
Rigor mortis. 954 تخشب موتي
Ringworm. 618 الدودة الحلقية
RISC (enzyme complex). 317. 318f RISC (معقد أنزيم)
RNA RNA
antisense. *See* Antisense RNA عديم المنطق. انظر RNA عديم المنطق
catalytic activity of. 113 نشاط مُسهل
Central Dogma 279. 279f عُقيدة محورية
DNA versus. 43. 43f مقارنة
functions of. 35t وظائف
in gene expression. 283–84 في التعبير الجيني
messenger. *See* Messenger RNA (mRNA) رسول. انظر RNA الرسول (mRNA)
microRNA. 317. 318f RNA الدقيق
regulatory. 484 تنظيمي
ribosomal. *See* Ribosomal RNA small. الرايبوسومي. انظر RNA الرايبوسومي صغير
structure of. 35t. 41–43. 258 تركيب
synthesis of. *See* Transcription تصنيع، انظر الاستنساخ
transfer. *See* Transfer RNA (tRNA). ناقل (tRNA) انظر الناقل
translation of. *See* Translation 319–20 ترجمة. انظر الترجمة
RNA editing.
RNA interference. 317. 318f تدخل RNA
RNA polymerase. 271. 282f. 284–85. 309f. 511t مبلمر RNA
core polymerase. 284. 284f لُبّ المبلمر
in eukaryotes. 287 في حقيقيات النوى
holoenzyme. 284. 284f أنزيم كامل
pausing of. 286. 286f توقف
in prokaryotes. 284. 284f في بدائيات النوى
transcriptional control. 304 التحكم في الاستنساخ
RNA polymerase I. 269f. 287 مبلمر RNA الأول
RNA polymerase II. . 287f. 290. 297f. مبلمر RNA 312. 313f. 314–15. 315f الثاني (أنزيم مبلمر II)
RNA polymerase III. 287 مبلمر RNA
RNA splicing. 288–90. 289–90f. 319. 319f وصل RNA
alternative splicing. 290. 319. 319f الوصل المتبادل
RNA virus. 524. 524f. 527t فيروس RNA
Robin. 701t. 1248 أبو الحناء
Rocky Mountain spotted fever. 554. 670 حمى جبال روكي المبقعة
Rod(s). 860t. 898t. 912–15. 912 -13f عصا (عصوي)
green rod. 691 عصا خضراء
Rodent. 520f. 705. 973 قارض
desert. 1182. 1183f صحراء
Rodentia (order). 508f. 708t القوارض (رتبة)
Rodhocetus kasrani. 423f *Rodhocetus kasrani*
Rodrigues fruit bat (*Pteropus rodricensis*). 1253–54 خفاش الفاكهة رودريجز (*Pteropus rodricensis*)
Rolling-circle replication 549. 549f الدائرة المتدحرجة للتضاعف
Root. 718f. 727–31. 727–31f جذر
absorption by plants. 763–64. 764f الامتصاص عن طريق النبات
adventitious. 730f. 731. 735. 754f. عرضي 768. 828. 829f. 833f
arbuscular mycorrhizae and. 615–16. 616f الفطريات الجذرية الشجرية و
in flooded conditions. 768 في ظروف الغمر
gravitropic response in. 806–8. 807f استجابة جذب أرضي في
inhibition of flowering. 833. 833f تثبيط الإزهار
modified. 730–31f. 731 متحور
structure of. 727–31. 727–29f تركيب
tissues of. 718–19 أنسجة
Root canal. 967f قناة الجذر
Root cap. 720. 727. 727f. 749f. 808 قلنسوة الجذر
columella. 727 خلايا عمودية داخلية
lateral. 727 جانبي
Root hair. 722–23. 723f. 727f. 729. 763. 763–64f. 779f شعيرة جذرية
Root-knot nematode. 790. 791f دودة
أسطوانية تعيش في عقد الجذر
Root nodule. 779. 779f. 791. 1178 عقدة جذرية
Root pressure. 764 ضغط جذري
Root–shoot axis. establishment 744–46. 744–46f المحور الجذري - الخضري، تشكّل
Root system. 718 النظام الجذري
R plasmid. 552 البلازميد مقاوم
Rose. 830. 845 وردة
Rosin. 594 روزن
Rossmann fold. 50 انطواء روسمان
Rosy periwinkle (*Catharanthus roseus*). 1242. 1242f ونكة مزهرة
Rotational cleavage. 1093t تفلج دوراني
Rotifera (phylum). 629f. 631t. 637f. 650. 650f. 984 عجليات (عجلية) (قبيلة)
Rough endoplasmic reticulum. 70 شبكة إندوبلازمية خشنة
Round window. 904f. 905 شباك دائري
Roundworm. 630t. 637. 648–50. 649f. 959. 984 دودة أسطوانية
rRNA. *See* Ribosomal RNA rRNA. انظر RNA الرايبوسومي
r-selected population. 1160t. 1161. 1185 جماعة منتخبة بمعدل الزيادة r-
Rubisco. 158–59. 158f. 361. 782–83. 782f روبيسكو
Ruffini corpuscle. 898t. 901f. 902 حويصلة روفيني
Rule of addition. 228 قانون الإضافة
Rule of eight. *See* Octet rule قانون الثمانية. انظر قانون الثُّمانيّات
Rule of multiplication. 228 قانون التضاعف
Rumen. 558. 617. 973. 973–74f حجرة الكرش
Ruminant. 965–66. 973.973–74f. 1232 مجتر
Rumination. 973 اجترار
Runner. plant. 735. 735f. 846 ساق زاحفة (جارية)، نبات
Running. 960 عَدْو
Run off. 1195. 1222–23. 1252 جريان (نقل)
Rusts (plant disease). 607t. 612 الصدأ (مرض نباتي)

S

Saber-toothed cat. 706t. 1238. 1238f قطط مسيفة الأسنان
Saccharomyces. 188t. 611f *Saccharomyces*
Saccharomyces cerevisiae. 611 *Saccharomyces* cerevisiae
genome of. 355f. 359.473t. 611 جينوم
Saccule 906f. 907–8 كيس
Sac fungi. 610–12. 611f فطر الكأس
Sage. 792 ميرمية
Sager. Ruth. 242 روث ساغر
Sagitta. 631t *Sagitta*
Saguaro cactus. 841 صبار ساجوارو
Sahel region. 1229 منطقة الساحل
St. John's wort. 1170–71 حشيشة القديس يوحنا
Salamander. 691. 691t. 693. 964f. 1003 سلمندر
Salicylic acid. 796–98 حمض الساليسيلك
Salinity ملوحة
plant adaptations to. 768–69. 769f تكيف النباتات لـ
soil. 776 تربة
Saliva. 966–67. 1040 لعاب
Salivary gland. 854. 862f. 894t. 965f. 966–67. 976t غدة لعابية
development in *Drosophila*. 1099. 1099f التكوين الجنيني في ذبابة الفاكهة
Salmon. 1156. 1229 سلمون
Salmonella. 529. 545f. 554. 555t *Salmonella* سالمونيلا
evasion of immune system. 1063 تهرب من جهاز المناعة
type III system in. 553–54 نظام النوع الثالث في
Salp. 683 سالبا
Saltatory conduction. 878. 878f نقل وثبي
Salt-curing. 52 حفظها بالأملاح
Salt gland. 1028. 1028f غدة ملحية
Salt hunger 1035 جوع الملح
Salt lick 1035 لعق الملح
Salt marsh. 1224. 1230 سبخة مالحة
Salty taste. 908 مذاق ملحي
Samara. 751f سمارا
Sand dollar. 630t. 676. 678 دولار الرمل
Sand flea. 671 برغوث الرمل
Sand fly. 568 ذبابة الرمل
Sandpiper 701t طيطوى
Sanger. Frederick. 46 فردرك سانجر
SA node. *See* Sinoatrial node SA node. انظر عقدة جيبية أذينية
Santa Catalina Mountains. tree species along moisture gradient. 1169. 1169f وفرة أنواع من الأشجار على طول تدرج في الرطوبة على جبال سانتا كاتالينا
Sarcomere. 953. 953–54f قطعة عضلية
Sarcoplasmic reticulum. 956. 956f الشبكة العضلية البلازمية
Sarcopterygii (class). 686f. 687t. 690. 690f أسماك مفصصة الزعانف (طائفة)
Sardine. 1225 سمك السردين
SARS. *See* Severe acute respiratory syndrome سارس. انظر مرض الالتهاب الرئوي الحاد
Sartorius muscle. 862f العضلة الخياطية
Satiety. 888 شبع
Satiety factor. 978 عامل الشبع
Saturated fatty acid. 54–55. 54f. 90 حمض دهني مشبع
Saturation. 95 إشباع
Sauria (suborder). 695t تحت رتبة الزواحف الحقيقية
Saurischia (order). 695t الزواحف الوركية (رتبة)
Savage. Jay. 1245 سافيج
Savanna. 1168f. 1216. 1216f. 1218–19. 1218f سافانا
Scaffold protein. 174–75. 174f. 270f البروتين السقال
Scales حراشف
of fish. 689 الأسماك
of reptiles. 696 الزواحف
Scaleworm. 662 دودة قشرية
Scallop. 543f. 654–55. 658–59. 959 أسكالوب
Scanning electron microscopy. 61. 62t. 88 مجهر إلكتروني ماسح
of human chromosomes. 188f كروموسومات الإنسان
Scanning-tunneling microscopy. 18f مجهر نفقي ماسح
of DNA. 41f DNA
Scapula. 945f ترقوة
SCARECROW gene. in *Arabidopsis*. 728. 728f. 807. 807f جين *SCARECROW* في نبات رشاد الجدران
Scarlet fever. 554 حمى قرمزية
Scarlet kingsnake (*Lampropeltis triangulum elapsoides*). 434f الأفعى الملك القرمزية (*Lampropeltis triangulum elapsoides*)
SCF complex. 817. 817f معقد SCF
Schistosomiasis. 646 البلهارسيا
Schizogony. 566 الانشطار
Schizophrenia. 881 انفصام الشخصية
Schizosaccharomyces pombe. 355f. 359. 473t *Schizosaccharomyces pombe*
Schleiden. Matthias. 12. 60 ماثياس شلايدن
Schwann. Theodor. 12. 60 ثيودور شفان
Schwann cells. 871–72. 871–72f. 1102 خلايا شوان
Sciatic nerve. 884f عصب وركي
SCID. *See* Severe combined immunodeficiency SCID مرض فقر المناعة الحاد المركب
Science العلم
deductive reasoning in. 4–5. 5f تعليل

استنتاجي
definition of. 4 تعريف
descriptive. 4 وصفي
hypothesis-driven. 5–7 تدفعه الفرضية
inductive reasoning in. 5 تعليل استقرائي
Scientific method. 4 طريقة علمية
Sciuridae (family) 508f عائلة السنجابيات
Sclera. 911. 911f صلبة
Sclereid. 724. 724f خلايا صخرية
Sclerenchyma. 724–25 نسيج سكلارنشيمي
Sclerenchyma cells. 724. 724f خلايا سكلارنشيمية
SCN. *See* Suprachiasmatic nucleus SCN. انظر النواة فوق التصالبية لتحت المهاد
SCNT. *See* Somatic cell nuclear transfer SCNT. انظر النقل النووي للخلايا الجسمية
Scolex. 646–47. 647f رأس
Scolopendra. 670f *Scolopendra*
Scorpion. 630t. 669 عقرب
Scout bee. 1128–29. 1129f. 1141 نحلة كشافة
Scrapie. 536 الداء العصبي
Screech owl. 701t البوم الصياح
Scrotum. 1073. 1073f كيس الصفن
Sculpin. 1252 أسماك الإسقلبين
Scurvy. 980. 980t إسقربوط
Scutellum. 753–54. 753–54f درع حرشفي (فلقة)
Scyphozoa 640.642. 642f الحيوانات الفنجانية
Sea anemone. 624. 624f. 630t. 640. شقائق البحر
Seabird. 643. 643f. 1179 عصفور البحر
Sea cucumber. 630t. 676–78 خيار البحر
Sea fan. 643 مروحة البحر
Seagrass. 1223 عشب البحر
Sea level. effect of global warming on. 1234 مستوى البحر، تأثير الاحتباس الحراري في
Sea lily. 677–78 زنبق البحر
Sea lion. 1252. 1253f أسد البحر
Sea mat. 630t سجادة البحر
Sea mice 662 فئران البحر
Sea moss. 630t طحلب البحر
Sea otter. 1252. 1253f ثعلب البحر
cognitive behavior in. 1124. 1124f السلوك التعرفي الإدراكي عند
predation on sea urchins. 1175. افتراس قنافذ البحر 1202–3. 1203f
tool use. 1124. 1124f استعمال أداة
Sea pansy. 643 بنفسج البحر
Sea peach (*Halocynthia auranthium*). 683f مشمش البحر (*Halocynthia auranthium*)
Sea pen. 643 قلم البحر
Search image. 406. 406f صورة بحث نمطية
Sea slug. 630t. 658. 658f بزاقة بحرية (بزاق البحر)
Sea snake. 699. 1005. 1028 أفعى البحر
Seasonality. variations in solar energy 1219. 1212f موسمي، تغيرات في الطاقة الشمسية
Sea star. 630t. 676–78. 677–78f. 959 نجم البحر
predation on mussels. 1182. 1182f افتراس على بلح البحر
Sea turtle. 695t. 929. 959. 1028 سلحفاة البحر
Sea urchin.. 630t. 676. 678. 678f. 945. 1088. 1252. 1253f قنفذ البحر
cleavage in. 1092. 1092f التفلج في
development in. 490. 490f التكوين الجنيني في
fertilization in. 1091. 1091f الإخصاب في
gastrulation in. 1095–96. 1095f عملية تكوين الجاسترولا في
predation by sea otters. 1175. 1202–3. 1203f الافتراس عن طريق ثعلب البحر
Sea walnut 631t. 643 جوز البحر
Sea whip. 643 سوط البحر
Sebaceous gland. 854. 1040 غدة دهنية
Secondary carnivore 1196. 1197–98f. 1199–1200. 1202 آكل لحوم ثانوي
Secondary cell wall. 81. 81f جدار خلوي ثانوي
Secondary chemical compounds. 1175 مركبات كيميائية ثانوية
Secondary endosymbiosis. 564 التكافل الداخلي الثانوي
Secondary growth. in plants. 720. 733f نمو ثانوي، في النباتات
Secondary immune response. 1055f. الاستجابة المناعية 1057–58. 1057f الثانوية
Secondary induction. 1107 تحفيز ثانوي
Secondary lymphoid organs. 1047f. 1048 أعضاء ليمفية ثانوية
Secondary metabolite. 792. 793t. مركبات أيضية ثانوية 794–95
Secondary mycelium. 613 غزل فطري ثانوي
Secondary oocyte. 1077–78. 1078–79f خلية البيضة الثانوية
Secondary phloem. 721f. 733f لحاء ثانوي
Secondary plant body. 720 جسم ثانوي للنبات
Secondary productivity. 1197 إنتاجية ثانوية
Secondary sexual *Chara*cteristics. 938–39. 1076. 1134 صفات جنسية ثانوية
Secondary spermatocyte. 1073f. 1074 خلية منوية ثانوية
Secondary structure. of proteins. 48. تركيب ثانوي، للبروتينات 48–49f
Secondary succession 1184 تعاقب ثانوي
Secondary tissues. of plant. 720 أنسجة ثانوية، في النبات
Secondary xylem. 721f. 725. 733f خشب ثانوي
Second filial generation. 223. 223f. 227. 227f جيل بنوي ثاني
Second Law of Thermodynamics. القانون الثاني في 107–8. 108f. 1196 الديناميكا الحرارية
Second messenger 170. 176–78 رسول ثان
calcium. 178. 178f كالسيوم
cAMP. 170. 176–79. 177–79f أدينوسين أحادي الفوسفات الحلقي
cGMP. 171 جوانوسين أحادي الفوسفات الحلقي
for hydrophilic hormones. 927–28. 927f هرمونات محبة للماء
IP_3/calcium. 177. 177f إينوسايتول ثلاثي الفوسفات / كالسيوم
Second trimester. 1109f. 1110 الثلث الثاني
Secretin. 975. 975f. 976t سكرتين
Secretion. 854. 1025 إفراز
in kidney. 1030. 1032 في الكلية
Securin. 199–200 بروتين الضامن (سكيورين)
Sedge. 842. 846 البردى
Seed.. 390. 391f. 589–90. 593. 595f. 599f البذرة
adaptive importance of. 749. 749f أهمية التكيف
dispersal of. 1149. 1149f. 1253–54 انتشار
dormancy in. 748. 811–12.824. 824f. 912f سكون
formation of. 390. 391f. 594–95. 595f. 748–49. 748f. 845 تكوين
germination of. 390–91. 390f. 600. 749. 753–54. 753–54f. 803. 812. 824 إنبات
nutrient storage in. 748. 748f تخزين الغذاء في
Seed bank. 753 بنك البذور
Seed cache. 1121. 1121f مخبأ بذور
Seed coat. 598. 599f. 748–49. 749f. غلاف البذرة (القصرة) 812. 812f
Seed-hoarding bird. 1121. 1121f طيور خازنة للبذور
Seedless vascular plant. 589t نبات وعائي لابذري
Seedling، إنبات
etiolated. 803. 803f استطالة في القمة
growth of. 753–54. 753–54f نمو
orientation of. 754 توجيه
Seed plant. 588. 589t النبات البذري
Seed traits. in garden pea. 222–23f. صفات البذور في بازلاء الحديقة 227f
Segmental duplication. 356–57. 357t. 479f مضاعفة قطعية
Segmentation (animals). 626–27 التقسيم (الحيوانات)
in annelids. 518. 519f. 627. 627f. 660 في الحلقيات
in arthropods. 518. 519f.627. 627f في المفصليات
in chordates. 518. 519f في الحبليات
in *Drosophila* development. 382f. 385–87. 386–87f في تطور ذبابة الفاكهة
evolution of. 518. 519f. 626–27. 627f تطور الـ
molecular details of. 518 التفاصيل الجزيئية
Segmentation genes. 382f. 385 جينات التقسيم
Segment-polarity genes. 382f. 385 جينات قطبية القطعة
Segregation of traits. 220. 224 انعزال الصفات
Sei whale. 1250. 1250f حوت الساي
Selectable marker. 328–29. 329f مؤشر قابل للاختيار
Selection. *See also* 400f. 402. *See also* الانتخاب
Artificial selection; Natural selection انظر أيضًا. الانتخاب الصناعي، الانتخاب الطبيعي
to avoid predators. 402–3. 403f تجنب المفترس
on color in guppies. 410–11. 410–11f على اللون في السمكة الفطساء
directional. 408–9f. 409 موجه
disruptive. 408. 408–9f. 442 المسبب للاضطراب
frequency-dependent. 406. 406f المعتمد على التكرار
group. 1137–38 للمجموعة
interactions among evolutionary forces. التفاعل بين القوى التطورية 405–6. 405f
kin. 1138–40. 1139–40f نسب
limits to. 412. 412f حدود
to match climatic conditions. 403 للتماشي مع الظروف المناخية
oscillating 407. 448 المتذبذب
for pesticide resistance in insects. 403. 403f لمقاومة مبيدات الآفات في الحشرات
sexual. 404. 1133–34. 1133f جنسي
stabilizing. 408–9f. 409 استقرار
Selective permeability. 94 نفاذية انتقائية
Selective serotonin reuptake inhibitor (SSRI). 881 مثبطات إعادة تناول سيروتونين الانتقائية
Self antigen. 1058 مولد ضد ذاتي
Self-fertilization. 221. 221f الإخصاب الذاتي
Self-incompatibility. in plants، عدم التوافق الذاتي، في النباتات
gametophytic. 843–44. 844f نبات جاميتي
sporophytic. 844. 844f نبات بوغي
Self-pollination. 839. 842–43. 844f تلقيح ذاتي
Self-versus-nonself recognition. 1049 التفريق بين الذات والغريب
Semelparity. 1156 إنجابية أحادية
Semen. 1074 السائل المنوي
Semibalanus balanoides. 1170. 1170f *Semibalanus balanoides*
Semicircular canal. 904f. 906–7f. قناة نصف هلالية 907–8
Semiconservative replication. 262–64. التضاعف شبه المحافظ 262f
Semidesert. 1216f. 1217 شبه صحراء
Semilunar valve. 988. 988f صمام نصف قمري (نصف هلالي)
Seminal vesicle 1073f. 1074 حويصلة منوية
Seminiferous tubule. 1073–74. 1073f أنيبيبات منوية
Senescence. in plants. 848 الهرم، في النباتات
Sensitive plant (*Mimosa pudica*). 803. 809. 809f نبات حساس (نبتة الست المستحية)
Sensitivity. as *Chara*cteristic of life. 3. 504 الحساسية، بوصفها خاصية للحياة
Sensor. 864. 864–65f مسبار
Sensory exploitation. 1136 استغلال حسّي
Sensory hair. 909f شعيرة حسية
Sensory information. path of. 899f معلومات حسية، مسار
Sensory neuron. 860t. 870. 870–71f. 890–91f. 891–94 عصبون حسي
Sensory organs. of insects 674 الأعضاء الحسية، للحشرات
Sensory receptor. 675. 870. 898–900. 898t مستقبل حسّي
Sensory setae. 675 أشواك حسية
Sensory systems. 861. 897–916 الأجهزة الحسية (أجهزة الإحساس)
in plants. 801–24 في النباتات
Sensory transduction. 899–900. 899–900f تحويل الإشارات الحسّية
Sepal. 598. 598f. 751f. 835f. 836. 836f سبلة
Separase. 199–200 بروتين الفاصل سباريز
Separation layer. 811 طبقة الفصل
SEP genes. 834–36. 836f جينات *SEP*
Septation (cell division). 186–87. 186–87f تكوين الحواجز
Septum، الجدار الفاصل
of annelids. 661. 661f للحلقيات
in binary fission. 187 في الانشطار الثنائي
of fungal hyphae. 605. 605f للخيوط الفطرية
Sequence-tagged site (STS). 351. 352f. 354 موقع معلم التعاقب (STS)
Sequential hermaphroditism. 1068 تخنّث تعاقبي

Serengeti ecosystem, 1192, 1218 نظام بيئي سيرينجيتي
Serine 46, 47f سيرين
Serosa, of gastrointestinal tract, 965, 965f, 969–70f طبقة مصلية، للقناة المعدية المعوية
Serotonin, 881, 883, 888 سيروتونين
Serotonin receptor, 319–20 مستقبل السيروتونين
Serpentes (suborder), 695t أفاعٍ (تحت رتبة)
Serpentine soil 1169, 1169f تربة سربنتينية
Sertoli cells, 1073f, 1074–75, 1076f خلايا سيرتولي
Serum, 997 مصل
Sessile animal, 637 حيوان مستقر
Set point 864, 864f نقطة مرجعية
Severe acute respiratory syndrome (SARS), 527t, 535, 535f مرض الالتهاب الرئوي الحاد (سارس SARS)
Severe combined immunodeficiency (SCID), 342, 342t مرض فقر المناعة الحاد المركب (SCID)
Sewage, 1223, 1227 مياه المجاري
Sex chromosome, 238, 239–41, 239t كروموسوم الجنس
of birds, 239t للطيور
of fruit fly, 239, 239t ذبابة الفاكهة
of humans, 239–41, 239t للإنسان
of insects, 239t للحشرات
nondisjunction involving, 250, 250f عدم الانفصال
sex combs reduced gene, in *Drosophila*, 1099, 1099f جين مشط الجنس المختزل في ذبابة الفاكهة
Sex determination 239–41, 239t, 1069 تحديد الجنس
in mammals, 1069, 1069f في الثدييات
temperature-dependent, 392 معتمد على الحرارة
Sex linkage, 238f, 239 ارتباط بالجنس
Sex ratio, 1152, 1152f نسبة الجنس
Sex steroid, 921, 938–39 ستيرويدات الجنس
Sexual dimorphism, 1135 ازدواج الهيئة الجنسي
Sexual imprinting, 1122–23 الانطباع الجنسي
Sexual life cycle, 206, 207f دورة الحياة الجنسية
Sexually transmitted disease (STD), 555t, 556–57, 556f, 1081 الأمراض المنقولة جنسيًّا (STD)
Sexual reproduction *See also* Meiosis, 205, 206–16, 566, 1068–69, التكاثر الجنسي. انظر أيضًا انقسامًا اختزاليًّا
in animals 623t في الحيوانات
Sexual selection, 404, 1133–36, 1133f انتخاب جنسي
Shade leaf, 738 ورقة ظل
Shaft, of bone 948 ساق العظم
Shark, 687t, 688–89, 688–89f, 886f, 916, 1002, 1020, 1024, 1049, 1027 سمك القرش
evolution of, 689 تطور
of teeth, 688–89 أسنان
Sheep, cloning of, 376–78, 376–77f نعجة، استنسال
Shelf fungi, 612 فطريات الرف
Shell صدفة
of bivalves, 658–59, 659f ثنائية المصراع
of diatoms, 574, 574f الدياتومات
of mollusks, 654, 656, 658, 658f الرخويات
Shingles, 524 داء المنطقة
Shipworm, 655 دودة السفن
Shivering, 1020, 1020f ارتجافي
Shivering thermogenesis, 1021 توليد حراري ارتجافي
Shock, anaphylactic, 1059 صدمة فرط الحساسية
Shoot, 718, 718f ساق. انظر أيضًا *See also* Root–shoot axis
development of, 754f التكوين الجنيني
gravitropic response in, 806–8, 807f استجابة التأود الأرضي
elongation of, 803, 803f استطالة
tissues of, 718 أنسجة
shootmeristemless mutant, in *Arabidopsis*, 744–46, 745f طفرة النسيج المولد للساق، في نبات رشاد الجدران
Shorebird, 701t طائر الشاطئ
Shore crab, feeding on mussels, 1131, 1131f سلطعون الشاطئ، التغذي على بلح البحر
Short-day plant, 830–31, 830f نبات النهار القصير
facultative, 831 اختياري
obligate, 831 إجباري
Short interspersed element (SINEs), 357, 357f, 360 العناصر المتناثرة القصيرة SINEs
short root mutant, in *Arabidopsis*, 807, 807f طفرة الجذر القصير في رشاد الجدران
Short tandem repeat (STR), 352 تكرار ترادفي قصير (STR)
Short-term memory, 889 ذاكرة قصيرة الأمد
Shotgun sequencing, 354, 354f التعاقب العشوائية
Shrew, 707, 708t, 906, 1197f الزَّبَّابة
Shrimp, 667, 672 قريدس (ربِّيان)
Shrimp farm, 1243–44, 1243f مزارع القريدس
Shrub, 589t شجيرة
Siamese cat, 230t, 233, 233f قط سيامي
Sickle cell anemia, 50, 225t, 230t, 231, 247–49, 247–48f, 247t فقر الدم المنجلي
malaria and, 248, 407, 407f الملاريا و
Side-blotched lizard (*Uta stansburiana*), 1155–56, 1156f السحلية ذات البقع الجانبية
Sideroblastic anemia, 246f Sideroblastic anemia فقر دم الخلايا الحمراء المبقعة
Sidneyia, 632f *Sidneyia*
Sieve area, 726 منطقة غربالية
Sieve cells 726, 770 خلايا غربالية
Sieve plate, 726, 726f صفيحة غربالية
Sieve tube 726, 770 أنبوبة غربالية
evolution of, 462, 463f تطور
Sieve-tube member, 726, 726f عضو الأنبوبة الغربالية
Sight, *See* Vision بصر. انظر الرؤية
Sigma factor, 284–85, 284–85f عامل سيجما
Sigmoidal growth curve 1157 منحنى نمو سيني
Sigmoria, 670f *Sigmoria*
Signal recognition particle (SRP), 284–96, 296f جسيم مميز الإشارة (جسيم التعرف إلى الإشارة) (SRP)
Signal sequence, 295–96, 296f تعاقب الإشارة
Signal transduction pathway Cell signaling, 14, 166–67, مسار تحويل الإشارة. انظر أيضًا إشارة الخلية
changes in pathways, 491 تغيرات المسارات
in development, 490–91 في التكوين الجنيني
in plants, 803–4 في النباتات
in seed germination, 753f في إنبات البذور
wound response in plants, 796–97, 797f استجابة الجرح في النباتات
Sign stimulus, 1116–17, 1116f منبه إشارة
Sildenafil, 171, 881 سايدنأفيل
Silent mutation, 298, 299f طفرة صامتة
Silica, 565, 591, 790, 1175 سيليكا
Silk (spider) 669 حرير (عنكبوت)
Silkworm moth (*Bombyx mori*), 188t, 940f, 1128 عث دودة الحرير (*Bombyx mori*)
Silverfish, 674 سمكة فضية
Silver fox, domestication of, 421, 421f ثعلب فضي، تدجين
Simberloff, Dan, 1208 دان سمبرلوف
Simian immunodeficiency virus, 467–68, 468f فيروس نقص المناعة القردي
Simple epithelium, 854 طلائي بسيط
columnar, 854, 855t عمادي
cuboidal, 854, 855t مكعب
squamous, 854, 855t حرشفي
Simple eye, 668 عين بسيطة
Simple leaf, 736, 737f ورقة بسيطة
Simple metamorphosis, 675 تحول بسيط
Simple sequence repeats, 357, 357t تكرارات بسيطة التعاقب (SSR)
SINE. *See* Short interspersed element SINE. انظر العناصر المتناثرة القصيرة
Singer, S., 86 سانجر
Single bond, 24, 24f رابطة فردية
Single-copy gene, 356 جين فردي النسخة
Single nucleotide polymorphism (SNP), 246–47, 358, 359f التعدد الشكلي للنيكليوتيد الواحد (SNP) (تعدد أشكال النيوكليوتيد الواحد)
in human genome, 358 في جينوم الإنسان
single-base differences between individuals, 358 اختلافات قاعدة وحيدة بين الأفراد
Single-strand binding protein, 266, 267t, 269f بروتين رابط للشريط المفرد
Sink (plant carbohydrate), 770, 770f المغطس (سكريات النبات)
Sinoatrial (SA) node, 985, 987, 990, 990f, 995 عقدة جيبية أذينية (SA node)
Sinosauropteryx, 464f, 702f *Sinosauropteryx*
Sinus venosus, 985, 985–86f, 987 جيب وريدي
Siphonaptera (order), 673t عديمة الأجنحة السيفونية (رتبة)
Sipuncula, 629f, 637 f الديدان الأنبوبية
siRNA. *See* Small interfering RNA. siRNA. انظر أيضًا RNA الصغير المعترض (المتدخل)
Sister chromatid(s), 190, 190f, 192, 192f, 209 الكروماتيدات الشقيقة
Sister chromatid cohesion, 209–11, 215–16 التصاق الكروماتيدات الشقيقة
Sister clade, 467 السلالة الشقيقة
Site-specific farming, 776 الزراعة الخاصة في الموقع
Skate, 687t, 689 الورنك
Skeletal muscle, 858–59, 859t, 952 العضلة الهيكلية
actions of, 950–52, 952f وظائف
lymph movement and, 994 حركة الليمف
venous pump, 992, 993f مضخة وريدية
Skeletal system, 862f, 944–46 الجهاز الهيكلي
Skeleton هيكل
hydrostatic, 944, 944f هيدروستاتيكي
types of, 944, 945f أنواع
Skin, 863f, 1040 الجلد
as barrier to infection, 854, 1040 حاجز ضد العدوى
color of, 714, 714f لون
of reptiles, 695–96 في الزواحف
as respiratory organ, *See* Cutaneous respiration بوصفه عضوًا تنفسيًّا. انظر تنفسًا جلديًا
Skin cancer, 273, 1230 سرطان الجلد
Skink, 699 سقنقور
Skinner, B. F., 1120 ب. ف. سكنر
Skinner box, 1120 صندوق سكنر
Skull, 696f, 862f, 945f, 951 جمجمة
Slash pine (*Pinus palustris*), 594f الصنوبر الطويل (*Pinus palustris*)
S-layer, 547 طبقة S
Sleep 888, 939 نوم
Sleep movement, in plants, 810, 810f حركات النوم، في النباتات
Sliding clamp, DNA polymerase III, 267, 267f اللاقط المنزلق، أنزيم بلمرة DNA الثالث
Sliding filament model, of muscle contraction, 953–54, 953–54f آلية الخيوط المنزلقة، في انقباض العضلات
Slightly movable joint, 950–51, 950f مفصل قليل الحركة
Slime mold, 577–78, 578f الفطر الغروي
cellular 578, 578f الخلوي
plasmodial, 578, 578f البلازمودي
S locus, 844, 844f موقع S
Sloth, 708t الكسلان
Slow-twitch muscle fiber, 957–58, 957f ليف عضلي الومضة البطيئة
Slow virus, 536 فيروس بطيء
Slug (mollusk), 654–56, 658, 959 البزاق (رخوي)
Slug (slime mold), 578, 578f كتلة رخوية، عفن غروي
Small interfering RNA (siRNA), 317, 318f RNA الصغير المعترض (المتدخل) (siRNA)
Small intestine, 862f, 965, 965f, 969–72, 969–72f, 974f, 976t الأمعاء الدقيقة
absorption in, 970–72 الامتصاص في
accessory organs to, 970–71, 971f الأعضاء المساعدة في
digestion in, 970, 970f الهضم في
Small nuclear ribonucleoprotein (snRNP), 284, 289, 289f دقائق الرايبونيكليو بروتين النووي الصغير (sn TNP)
Small nuclear RNA, 284 RNA النووي الصغير
Smallpox 341, 365t, 527t, 530, 557, 1044–45, 1044f, 1055f جدري
Small, 284, 317, 317f, 484 صغير
Smell, 898t, 909–10, 909f رائحة
Smelt, 1200 أسماك الهف
Smoking, 1010–11 التدخين
cancer and, 1011, 1011f السرطان و
cardiovascular disease 995 مرض قلبي وعائي
nicotine addiction, 883 إدمان النيكوتين
Smooth endoplasmic reticulum, 70–71, 70f الشبكة الإندبلازمية الناعمة
Smooth muscle, 858, 859t عضلة ملساء

Smuts, 612 تفحم
Snail, 630t, 654–55, 658, 658f, 959 حلزون
marine, larval dispersal in, 464–65, 464–65f بحري، انتشار اليرقات في
Snake, 687f, 695t, 698f, 699 أفعى
evolution of, 423 تطور
sensing infrared radiation, 916 رصد الأشعة تحت الحمراء
venomous, 44f سم
Snake venom, 45t, 430 سم الأفعى
Snapdragon, 830, 837, 837f شب الليل
CYCLOIDIA gene in, 495–96, 837–38, 837f جين *CYCLOIDIA* في
Snodgrass, Robert, 518 روبرت سودغراس
Snowshoe hare (*Lepus americanus*), population cycles of, 1159–60, 1160f أرنب حذاء الثلج (*Lepus americanus*)، دورات الجماعة
SNP. *See* Single nucleotide polymorphism SNP. انظر التعدد الشكلي للنيوكليوتيد الواحد
snRNP. *See* Small nuclear ribonucleoprotein snRNP. انظر دقائق الرايبونيكليو بروتين النووي الصغير
Snurp. *See* Small nuclear ribonucleoprotein Snurp. انظر دقائق الرايبونيكليو بروتين النووي الصغير
Social insects, 1128, 1129f, 1140–42, 1140–41f الحشرات الاجتماعية
Social system النظام الاجتماعي
communication in social group, 1128–29, 1129f التواصل بين المجموعات الاجتماعية
evolution of, 1140–42 تطور
Society, 1140 مجتمع
Socorro isopod, 1148 حشرة سوكورو متساوية الأرجل
Sodium صوديوم
in action potential, 875–77, 876–78f في جهد الفعل
blood, 1035–36, 1036f الدم
in cytoplasm and extracellular fluid, 873t, 1024 في السيتوبلازم والسائل خارج الخلايا
extracellular, 1035 خارج الخلايا
in photoreception, 913–14, 914f في المستقبل الضوئي
reabsorption in kidney, 1026f, 1033–35 إعادة الامتصاص في الكلية
in resting membrane potential, 872–74, 873–74f في فرق جهد الراحة للغشاء
Sodium channel, 88t, 170 قناة الصوديوم
ligand-gated, 913–14, 914f مبوبة بالرابط
voltage-gated, 875 مبوبة بفرق الجهد
Sodium chloride, 23, 23f, 28f كلوريد الصوديوم
Sodium-potassium pump, 45t, 88t, 98–99, 98–99f, 102t, 872, 873–74f مضخة صوديوم – بوتاسيوم
Soft coral, 643, 1225 مرجان ناعم
Soft palate, 967, 967f سقف الحلق اللين
Soft rot 554 التعفن الفطري
Soil, 774–76, 1146 تربة
acid 776 حمضية
air in, 774 الهواء في
charges on soil particles, 774, 774f شحنات على دقائق التربة
formation of, 1184 تكوين
loss of, 775, 775f فقدان
minerals in, 774–75, 774–75f المعادن في
organic matter in, 774 المادة العضوية في
phytoremediation, 784–86, 785–86f معالجة نباتية للملوثات
saline, 769, 776 مالحة (ملوحة)
serpentine, 1169, 1169f سربنتينية
water content of, 763, 774–76, 774–75f المحتوى المائي
water potential of, 760–61, 762f, 774–75 قدرة مائية
Soil pore, 774, 775f ثقب التربة
Solar energy. *See also* Sunlight الطاقة الشمسية، أيضًا أشعة الشمس
climate and, 1212–16, 1212–13f المناخ و
distribution over Earth's surface 1212, 1212f التوزيع فوق سطح الأرض
in open ocean, 1223 في المحيط المفتوح
seasonal variation in, 1212, 1212f التغيرات الموسمية في
Soldier fly (*Ptecticus trivittatus*), 673f الذباب العسكري (*Ptecticus trivittatus*)
Solenoid, 178f, 189 ملف لولبي
Soleus muscle 957f عضلة الساق الأخمصية
Solute, 28, 95 مُذاب
Solute potential, 760, 760f القدرة الأسموزية للمذاب
Solvent, 27t, 28, 28f, 95 مذيب
Somatic cell(s), 206, 207f الخلية (الخلايا) الجسمية (الجسدية)
Somatic cell embryo, 847f جنين خلية جسمية
Somatic cell nuclear transfer (SCNT), 378–79 النقل النووي للخلايا الجسمية (SCNT)
Somatic motor neuron, 956 عصبون حركي جسمي
Somatic nervous system, 870, 871f, 891–92, 892t جهاز عصبي بدني (جسمي)
Somatosensory cortex, primary, 887, 887f قشرة حسية بدنية أساسية
Somatostatin. *See* Growth hormone-inhibiting hormone (GHIH) المثبط الجسمي – انظر الهرمون المثبط لهرمون النمو (GHIH)
Somatotropin. *See* Growth hormone (GH) هرمون النمو
Somite, 1101, 1102–3f, 1108 قطعة جسمية
Somitogenesis, 1101 تكوين القطع الجسمية
Somitomere, 1101 فلقة جسدية
Sonar, 907 سونار
Song, bird's, 1123, 1123f, 1128, 1132 تغريد، الطائر (الطيور)
Songbird, 701t الطائر المُغرِّد
declining populations of, 1248–49 تناقص جماعات
genetic basis of songs and singing, 483 الأساس الوراثي للأغاني والغناء
migratory, 1248–49, 1249f هجرة
Song sparrow (*Melospiza melodia*), 1159f العصفور الدوري المغرد (*Melospiza melodia*)
Sonic hedgehog, 1106 قنفذ صوتي
Sorbus orbital, 20, 20f, 22 مدار s
Sorghum, 161 سورغوم
genome of, 477f المحتوى الجيني
Sorocarp, 578f ثمرة بثرية
Sorus, 592–93, 592f بثرة
Sounds, 903 أصوات
made by insects, 675 الحشرات
navigation by, 906–7 الملاحة عن طريق
Source (plant carbohydrate), 770, 770f مصدر (كربوهيدرات النبات)
Source-sink مصدر- مغطس (فوق الجماعات المصدر – والمهبط)
metapopulation, 1151 فوق الجماعة
Sourdough bread, 611 خبز العجين الحامض
Sour taste, 908 طعم حمض
South equatorial current 1214f التيار الاستوائي الجنوبي
Southern blot, 332–34, 333f وصمة ساذرن
Snowbug, 671 بق الثلج
Soybean (*Glycine max*), 793t, 831, 848 فول الصويا (*Glycine max*)
genome of 477–78, 477f, 481f المادة الوراثية
phytoestrogens in soy الإستروجينات النباتية في الصويا
products, 794 منتجات
transgenic, 344 عابرة للجينات
Soy sauce, 613 صلصة الصويا
Spadefoot toad (*Scaphiophus*), 1147 ضفدع الطين ذو الرجل المجرفة (*Scaphiophus*)
Spallanzani, Lazzaro 706 سبالنزانو
Spanish flu, 534 الإنفلونزا الإسبانية
Spanish moss 1179, 1179f الحزاز الطحلبي الإسباني
Sparrow, 701t, 964, 1007, 1154f عصفور دوري
Spastic paraplegia, 246f ضعف الأطراف السفلى التشنجي
Spatial heterogeneity, species richness and, 1206, 1206f عدم تجانس الموطن، غنى الأنواع و
Spatial recognition 889 تمييز مكاني
Spatial summation 882 تجميع مكاني
Special connective tissue, 856–58 نسيج ضام خاص
Specialized transduction 550–51 عملية التأبير المتخصص
Speciation, 433–50 التنوع
allopatric 439, 440–41, 441f مختلف الموطن
gene flow and, 439 تدفق الجينات و
genetic drift and 439–40 الانجراف الوراثي و
geography of, 440–42, 441–42f جغرافية
long-term trends in, 448–49 اتجاهات خلال المدى الطويل في
natural selection in, 439–40 الانتخاب الطبيعي في
polyploidy and, 441–42, 442f التعدد الكروموسومي
reinforcement, 439, 439f التعزيز
sympatric, 441–42, 442f متحد الموطن
Species, 3f, 4 نوع
clusters of, 443–47, 443–47f تجمعات
endemic, 1239–42, 1240f, 1241t مستوطنات
geographic variation within, 434, 434f التباين (الاختلاف) الجغرافي ضمن
hybridization between. *See* Hybridization (between species) التهجين بين. انظر التهجين (بين الأنواع)
introduced, 1245t, 1250–52, 1256 إدخال
keystone, 1183, 1183f, 1252–54 أساسي
nature of, 434 طبيعة
origin of, 433–50 أصل
sympatric, 434 متحد الموطن
Species-area relationship, 1208, 1208f علاقة النوع بالمنطقة
Species concept 434–38, 460–61 مفهوم النوع
biological، البيولوجي
ecological, 438 البيئي
Species diversity, biogeographic patterns of, 1207, 1207f غنى الأنواع، الأنماط الجغرافية الحيوية
Species diversity cline, 1207, 1207f ميل غنى الأنواع
Species name 507 اسم النوع
Species richness. *See also* 466–67, 466f, 1168. غنى الأنواع (غنى نوعي). انظر أيضًا
Biodiversity التنوع الحيوي
causes of, 1206, 1206f الأسباب
climate and, 1206–7, 1206f المناخ و
conservation biology, 1237–58 الحفاظ الحيوي (المحافظة الحيوية)
effects of, 1205–6, 1205f تأثيرات
evolutionary age and, 1207 العمر التطوري و
on island, 1175, 1208, 1208f على الجزيرة
predation and, 1207 الافتراس
productivity and, 1205–6, 1205f الإنتاجية و
spatial heterogeneity and, 1206, 1206f عدم تجانس الموطن
in tropics, 1207, 1207f في المناطق الاستوائية
Species-specific signal, 1127–28 إشارة خاصة بالنوع
Species turnover, 1208 انقلاب نوعي
Specific heat, 28 سعة حرارية
of water, 27t, 28 ماء
Specific immune system, 1040, 1046–49 جهاز المناعة النوعية
Specific transcription factor, 313, 314–15f عوامل الاستنساخ النوعية (عامل استنساخ نوعي)
Speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*), 1233f فراشة الغابات المبقعة (*Pararge aegeria*)
Spectrin, 87, 88t, 92 السبكترين
Speech, 887 الكلام
genetic basis of, 483 الأساس الجيني لِـ
Spemann, Hans, 1104 هانز، سبيمان
Spemann organizer, 1104–6, 1104–6f منظم سبيمان
Sperm, 206, 206–7f, 1068, 1074, 1074f الحيوان المنوي
blockage of, 1081 حجز
destruction of, 1081–82 تحطيم
fertilization, 1088–92, 1088t, 1089–91f إخصاب
penetration of egg by, 1088, 1089f اختراق البويضة عن طريق
of plant, 838f نبات
production of, 392, 1073f, 1074 إنتاج
Spermatid, 1073f, 1074 خلية منوية غير ناضجة
Spermatocyte خلية منوية
primary, 1073f, 1074 ابتدائية
secondary, 1073f, 1074 ثانوية
Spermatogonium, 1074 خلية منوية أم أو أم المني
Spermatophore, 1134 حاملة الحيوانات المنوية
Spermatozoan. *See* Sperm، حيوان منوي ناضج. انظر الحيوان المنوي
Sperm competition, 1135 تنافس الحيوانات المنوية
Sperm count, 1075 عدد كبير من الحيوانات المنوية
Spermicide, 1081f, 1082, 1082t قاتل

حيوانات منوية
Sperm whale. 1250. 1250f حوت العنبر
S phase. 191. 191f طور S
Sphenisciformes (order). 701t (رتبة)
Sphenisciformes
Sphincter 968 عاصرة
Sphygmomanometer. 989. 989f مضغاط
(جهاز قياس ضغط الدم)
Spicule. 638–39. 639f شوكة
Spider. 630t. 667. 669–70.670f.
959 عنكبوت
poisonous. 669–70. 670f سام
Spinach. 831 سبانخ
Spinal cord. 860t. 862f. 870–71f.
884f. 885t. 890–91. 890–91f الحبل
الشوكي
injury to. 890–91 قطع
Spinal reflex. 890. 890–91f فعل منعكس
شوكي
cutaneous. 891f جلدي
Spindle apparatus. 187f. 193.194–
95f. 213f. 387–88. 606 جهاز المغزل
Spindle checkpoint. 198. 198–200f
نقطة الضبط المغزلي (المغزلية)
Spindle microtubules. 187f أُنيبيبات دقيقة
مغزلية
Spindle plaque. 606 صفيحة المغزل
Spindle pole body. 187f جسم قطب المغزل
Spine (plant). 736–37 شوكة (نبات)
Spinneret. 669 مغزل
Spiny fish. 687t. 688 أسماك شوكية
Spiracle. 668f. 669. 669f.
675.1001f. 1004 متنفس (فتحة تنفسية)
Spiral cleavage. 626. 627f. 1093t تفلج
حلزوني
Spiralia. 629. 629f. 637. 637f
حلزونيات
Spirillum. 546 بكتيريا حلزونية
Spirochaete. 544f. 546 سبيروكيت (بكتيريا
شوكية حلزونية)
Spleen. 863f. 1047f. 1048–49 طحال
Spliceosome. 288. 289–90. 289f
جسيم الوصل
Sponge. 624. 628. 630. 630t.638–
39. 639f. 964. 984. 984f إسفنج
Spongin. 638–39. 639f إسفنجين
Spongy bone. 948f. 949 عظم إسفنجي
Spongy mesophyll. 737. 738f نسيج
إسفنجي
Spontaneous generation. 6–7. 6f خلق
تلقائي
Spontaneous reaction. 109 تفاعل تلقائي
Sporangiophore. 609. 609f حاملات
محافظ الأبواغ
Sporangium. 578. 578f. 583. 583f.
587f. 588. 592f. 609. 609f محفظة
الأبواغ
Spore، بوغ
of fern. 592–93 الخنشار
of fungi. 606. 606f للفطريات
of moss. 587f. 588 للحزاز الطحلبي
of plant. 583. 583f للنبات
Spore mother cell. 583. 583f خلية أم
الأبواغ
Sporocyst. 646. 646f سبوروسيست
Sporophyte. 583. 583f. 587. 587f.
592f. 599f. 838 طور بوغي
Sporophytic self-incompatibility. 844.
844f عدم التوافق الذاتي للنبات البوغي
Spotted cuscus. 428f الكسكس المنقط
Spotted sandpiper. 1137 ذكور طيور
الطيطوي المنقطة
Spring overturn. 1222. 1222f انقلاب
ربيعي
Springtail. 674 ذيل زنبركي
Spruce. 589t. 594. 726. 1185. 1220
شجر البيسية
Squamata (order). 695t. 698f. 699
ذوات الحراشف (الحرشفيات) (رتبة)
Squamous epithelium، غشاء حرشفي طلائي
simple. 854. 855t بسيط
stratified. 854. 855t طبقي
Squash. 726 f قرع
Squid. 655–56. 659–60. 878. 944.
959. 1224 الحبار
Squirrel. 913 سنجاب
Src protein kinase. 202f أنزيم مفسفر
للبروتين Src
SRP. *See* Signal recognition particle.
SRP، انظر جسيم التعرف إلى الإشارة
SRY gene. 239–40. 1069. 1069f
جين *SRY*
SSRI. *See* Selective serotonin reuptake
inhibitor. SSRI، انظر مثبط إعادة تناول
سيروتونين الانتقائي
Stabilizing selection. 408–9f. 409
انتخاب مسبّب للاستقرار
Stacked GM crops. 345 المحاصيل المكدسة
بالتعديلات الوراثيّة
Stain. visualization of cell structure. 62
استعمال أصباغ لإظهار تركيب الخلية
Stamen. 598. 598f. 835–36f. 836.
843. 843f سداة
Staminate flower. 843. 843f زهرة ذكرية
Standing crop biomass. 1197. 1204f
محصول الكتلة الحيوية القائم
Stanley. Wendell. 515 ويندل ستانلي
Stapes. 904. 904f ركاب
Staphylococcus aureus. antibiotic resistance
in. 552–53 مقاومة المضادات الحيوية في
Staphylococcus aureus
Starch. 35t. 36f. 39. 754. 967 نشا
Starling (*Sturnus vulgaris*). 701t.
1148. 1149 الزرزور (*Sturnus vulgaris*)
migratory behavior of. 1126. 1126f
سلوك الهجرة
Starter culture. 611 مستنبت البداية
Startle reflex. 1110 فعل منعكس بدائي
Start site. 284 موقع البدء
Stasis. 447–48 فترة الركود
Statocyst. 898t. 907 كيس توازن
Statolith. 907 حصاة توازن
STD. *See* Sexually transmitted disease
STD، انظر الأمراض المنقولة جنسيًّا
Steam 25f بخار
Stegosaur. 695t ستيجوسور
Stegosaurus. 459f *Stegosaurus*
Stele. 729–30 أسطوانة
Stellar's jay (*Cyanositta stelleri*). 703f
القيق (أبو زريق) (*Cyanositta stelleri*)
Stem. 805f ساق
modified. 734–35. 735f متحورة
positive phototropism in. 805. 805f تأود
ضوئي إيجابي في
structure of. 732–35. 732–35f تركيب
Stem cells. 372. 372f. 998f. 999 خلايا
جذعية
adult 380. 380f بالغة
embryonic. 340. 341f. 372. 372f.
379–80. 379f جنينية
ethics of stem cell research. 379–80.
379f أخلاقيات أبحاث الخلايا الجذعية
tissue-specific. 372 ذات النوعية لذلك
النسيج
Stephens Island wren. 1175. 1251 صعو
جزيرة ستيفنز
Stereocilia. 81. 903–5. 903f.906f.
907–8 أهداب صلبة مجسّمة
Stereoisomer. 35. 38. 38f مصاوغ فراغي
Sterigma. 612f بروزات
Sterilization (birth control). 1083.
1083f تعقيم (تنظيم الحمل)
Sternocleidomastoid muscle. 1009f
العضلة القصية الترقوية الحشائية
Sternum. 862f قص
Steroid. 35t. 54. 54f. 90 ستيرويد
Steroid hormone. 921. 923t. 925–
26. 976 هرمون ستيرويدي
mechanism of action of. 925–27. 926f
آلية العمل
in plants. 822. 822f في النباتات
structure of. 925f تركيب
Steroid hormone receptor. 170–71
مستقبل هرمون ستيرويدي
Steroid sulfatase deficiency. 246f
placental نقص أنزيم محلل كبريتات ستيرويدات
المشيمة
Stickleback fish. courtship signaling in.
1116–17.1117f.1127f سمك
(أبو شوكة). منبه إشارة الغزل في
Stigma. 844. 844f ميسم
of euglenoids. 568. 568f نظيرة اليوغلينا
of flower. 598. 598f. 600. 836f. 837
الزهرة
Stimulus محفز
conditioned. 1120 مشروط
sign. 1116–17. 1116f إشارة
supernormal. 1117 فوق العادي
unconditioned. 1120 ارتباط غير شرطي
Stimulus-gated ion channel. 899–900.
900f قنوات أيونية مبوبة بالمنبه
Stimulus-response chain. 1127. 1127f
سلسلة المُنبِّه- الاستجابة
Stipule. 718f. 733. 736 أذينة
Stipule scar. 733 ندبة أذينة
Stolon. 735. 735f. 846 ساق هوائية
Stomach. 862f. 964–65f. 965.
968–69. 968–69f.974–75f. 976t
المعدة
digestion in. 968–69 الهضم في
innervation of. 894t التغذية العصبية
secretion by. 968 تفرز عن طريق
Stomata. 160–62. 160–61f. 582.
722. 722f. 737. 737f. 758. 776
الثغور
mutants in *Arabidopsis*. 722f طفرات في
نبات رشاد الجدران
opening and closing of. 722. 765–66.
766f. 824. 824f فتح وإغلاق
Stone canal. 676. 677f قناة الحجر
Stone cells. 724f خلايا صخرية (حجرية)
Stonecup. 837 فنجان صخري
Storage protein. 45. 45t بروتين تخزين
Stork. 701t أبو منجل
STR. *See* Short tandem repeat
Stramenopile. 510f. 562f. 573–75.
573–75f STR. انظر تكرارًا ترادفيًّا قصيرًا
Stratification (seed). 753 ارتباع (البذرة)
Stratified epithelium. 854. 855t طلائية
طبقية
pseudostratified columnar. 855t عمادي
طبقي كاذب
squamous. 854. 855t حرشفي
Stratum basale. 1040 طبقة قاعدية
Stratum corneum. 1040 طبقة متقرنة
Stratum spinosum. 1040 طبقة شائكة
Strawberry (*Fragaria ananassa*). 735.
751f فراولة (*Fragaria ananassa*)
Stream. 1191f جداول
Streptococcus. 544f. 555t *Streptococcus*
السبحيات
disease-causing. 554 مسببة المرض
Streptococcus mutans. 556 *Streptococcus*
mutans
Streptococcus pneumoniae. transformation
in. 256–57. 256f التحول في بكتيريا السل
Streptococcus pneumoniae
Streptococcus sobrinus. 556 *Streptococcus*
sobrinus
Streptomyces. 544f *Streptomyces*
Streptomycin. 511t Streptomycin
resistance to. 242 مقاومة
Streptophyta. 516f. 517. 562–63f.
584 طحالب سبحية
Stretch receptor. 860t. 890f. 898t.
902. 902f. 996 مستقبل شد
Striated muscle. 858. 955f عضلة مخططة
Strigiformes (order). 701t (رتبة)
Strigiformes
Stroke. 55. 887. 994. 1000 جلطة
دماغية
Stroke volume. 995 حجم الضربة
Stroma. 75. 75f. 145. 145f لُحمة
Stroma lamella. 145 طبقة اللُّحمة
Stromatolite. 540. 540f أشباه الأنسجة
Structural DNA. 356. 357t DNA
التركيبي
Structural isomer. 35 مصاوغ بنائي
Struthioniformes (order). 701t (رتبة)
Struthioniformes
.STS. *See* Sequence-tagged site. STS
انظر موقع معلم تعاقب
Sturtevant A. H.. 244. 351 ألفريد
ستورتيفانت
Style. 598. 598f. 836f. 837.
843–44f قلم
Subcutaneous tissue. 1040 طبقة تحت
الأدمة
Suberin. 729. 764. 790 سوبرين
(سيوبرين)
Submucosa. of gastrointestinal tract.
965. 965f. 969–70f طبقة تحت مخاطية،
للقناة المعدية المعوية
Subsoil. 774f تربة سفلية
Subspecies 434. 434f تحت أنواع
Substance P. 881 Substance P
Substrate. 111 مادة التفاعل
Substrate-level phosphorylation. 122.
124–25 فسفرة على مستوى مادة التفاعل
Subunit vaccine. 341. 342f. 346 مطعوم
تحت الوحدة
Succession. 1184–85 تعاقب
in animal communities. 1185. 1185f
في المجتمعات الحيوانية
in plant communities. 1184–85.
1184–85f في المجتمعات النباتية
primary. 1184 أولي
secondary. 1184 ثانوي
Succinate. 129 سكسينيت
Succinate dehydrogenase. 130f نازع
هيدروجين سكينيت
Succinyl-CoA. 130f. 131 سكينيل مرافق
الأنزيم - ا
Succinyl-CoA synthetase. 130f باني
سكسينيل مرافق الأنزيم - ا
Succulent. 162 عصارية
Sucking reflex. 1110 المص المنعكس
Suckling. 929. 1111 رضاعة
Sucrase. 113f. 976t سكريز
Sucrose. 38. 39f. 159 سكروز
transport in plants. 769–70.769–70f
النقل في النباتات

Sugar السكر
isomers of. 38. 38f مصاوغات
reabsorption in kidney 1026f إعادة الامتصاص في الكلية
transport forms 38–39 أشكال النقل
transport in plants. 769–70. 769–70f النقل في النباتات
Sugarcane. 161. 188t. 360f. 847 قصب السكر
genome of. 477f المحتوى الجيني
Sulcus. 887 شق
Sulfhydryl group. 34f مجموعة سلفهيدرل
Sulfur. in plants. 776. 777t الكبريت في النباتات
Sulfur bacteria. 136–37. 153. 153f بكتيريا الكبريت
Sulfuric acid. 1228 حمض الكبريتيك
Sulfur oxides. 1228 أكاسيد الكبريت
Sulfur-oxidizing bacteria. 1226. 1226f بكتيريا مؤكسدة للكبريت
Sulphur butterfly (*Colias eurytheme*). 402–3 فراشة الكبريت (*Colias eurytheme*)
Summation. 875. 875f. 882. 957. 957f تجميع
Summer solstice. 1212f انقلاب صيفي
Summer tanager (*Piranga rubra*). 703f مهاجر الصيف (*Piranga rubra*)
Sunbird. 840–41. 1132. 1132f طائر الشمس
Sundew (Drosera). 738. 780. 781f ندى الشمس (Drosera)
Sunflower (*Helianthus annuus*). 733f. 810f. 841. 848 دوار الشمس (*Helianthus annuus*)
genome of. 477f المحتوى الجيني
Sunlight. *See also* Solar energy 1146 أشعة الشمس، انظر الطاقة الشمسية
in photosynthesis. 147–48 في البناء الضوئي
regulation of stomatal opening and closing. 767 تنظيم فتح الثغور وإغلاقها
Supercoiling. of DNA. 266. 266f الالتفاف الفائق، في DNA
Supercooling. 812 تبريد شديد
Superfund site. 784–85 موقع ملوث
Superior vena cava. 987f. 988–99 وريد أجوف علوي
Supernormal stimulus. 1117 منبه فوق عادي
Suprachiasmatic nucleus (SCN). 939 نواة فوق التصالبية لتحت المهاد (SCN)
Surface area. 1018. 1021 مساحة السطح
Surface area-to-volume ratio. 60. 60f نسبة مساحة السطح إلى الحجم
Surface marker. *See* Cell Surface marker، علامة سطح. انظر علامة سطح الخلية
Surface tension. 26. 27f توتر سطحي
Surinam frog. 1071f ضفدع سورينام
Survival of the fittest. 404 البقاء للأصلح
Survival value. of behavior. 1130 قيمة بقائية، للسلوك
Survivorship. 1153 البقائية
Survivorship curve. 1153–54. 1153f منحنى البقائية
Sushi. 575 سوشي
Suspensor. 390. 742. 743f المعلِّق (حامل)
suspensor mutant. of *Arabidopsis*. 743–44. 744f طفرة الحامل في نبات رشاد الجدران
*Suspensor*y ligament. 911. 911f رباط معلق
Sutherland. Earl. 927 إيرل سوذرلاند
Sutton. Walter. 238 والتر ساتون
Suture (joint). 950. 950f درزة (مفصل)
Swallowing. 967–68. 967f بلع
Swallowtail butterfly. 1177–78. 1177f فراشة الكرمة الأنبوبية
Swamp. 1220 مستنقع
Swan. 701t إوز عراقي
Swarming. 1141 مستعمرة
Sweat gland. 854. 1040 غدة عرقية
Sweating. 865. 1021–22 التعرّق
Sweet taste. 908–9 طعم حلو
Sweet woodruff. 732f جويسئة
Swift. 701t. 703 السمامة
Swim bladder. 689–90. 689f. 904 مثانة السباحة
Swimmeret. 672. 672f سابحات
Swimming. 959 سباحة
by fish. 959. 959f عن طريق الأسماك
by terrestrial vertebrates. 959 عن طريق اليابسة
Swordfish. 1020. 1249 سمك السيف
Symbion. 631t *Symbion*
Symbion *pandora*. 648f *Symbion pandora*
Symbiosis. 558. 614. 1178 التفاعلات أو التعايشات (التعايش) (التكافل)
coevolution and. 1178 التطور المشترك و
facultative. 614 اختياري
fungi in. 614–17 الفطريات في
obligate. 614 إجباري
prokaryotes in 558 بدائية النوى في
Sympathetic chain. of ganglia. 892–93. 893f سلسلة ودية، من العقد العصبية
Sympathetic division. 870. 871f.892–93. 893f قسم ودي
Sympathetic opthalmia. 1058 مرض التهاب العين الودي
Sympatric speciation. 441–42. 442f تنوع متحد الموطن
Sympatric species. 434 أنواع متحدة الموطن
Symplast route 763. 763f. 770 مسار حيوي
Symplesiomorphy. 456 اتحاد التشابه الشكلي
Symporter. 98. 758f ناقل موحد الاتجاه
Synapomorphy. 456 تشابك الشكل
Synapse. 878–83. 879–83f تشابك عصبي
chemical. 167. 878 كيميائي
electrical. 878 كهربائي
structure of. 878–79. 879f تركيب
Synapsid. 696. 696f ملتحمة الأقواس (سينابدا)
Synapsis. 208–9. 208f. 212f الازدواج أو الاقتران
Synaptic cleft. 875f. 878. 879f شق تشابكي
Synaptic integration. 881f. 882 تكامل تشابكي
Synaptic signaling. 167. 167f ترميز تشابكي
Synaptic vesicle. 878. 879f حويصلة تشابكية
Synaptonemal complex. 208–10. 208f معقد التشابك الخيطي
Syncytial blastoderm. 381. 381f. 1092 أدمة البلاستيولا المدمجة
Syncytial cleavage. 1093t تفلج مدمج
Synergid. 599. 599f. 742. 838–39f. 839. 844–45f نواة مساعدة
Syngamy. 206 اتحاد الجاميتات
Synovial capsule. 950f. 951 محفظة (غشاء) زلقة
Synovial fluid. 950f سائل زلق
Synovial joint 950f. 951 مفصل زلق
Synovial membrane. 950f غشاء زلق
Synteny. 360. 360–61f التصاحب الجيني
conservation of. 480. 481f المحافظة
Syphilis. 556. 556f الزهري
Systematics. 454–55. 454f التصنيف
classification and. 458–61. 459–61f التطوري
molecular 629. 629f التصنيف و الجزيئي
Systemic acquired resistance. in plants. 798. 798f المُقاومة المكتسبة جهازيًّا، في النباتات
Systemic anaphylaxis. 1059 فرط الحساسية الجهازية
Systemic circulation. 691. 985–87. 985–87f دورة جهازية
Systemin. 796. 797f. 798 سيستيمين (الجهازي)
Systole. 988 انقباض بطيني
Systolic pressure. 989. 989f ضغط الانقباض

T

T 818 2.4.5 -T- 2.4.5
Table salt. *See* Sodium chloride ملح الطعام. انظر كلوريد الصوديوم
Table sugar. *See* Sucrose سكر المائدة. انظر سكروز
Tachigali versicolor. 848 *Tachigali versicolor*
Tadpole. 694. 935. 1071. 1071f أبو ذنيبة
TAF. *See* Transcription-associated factor TAF. انظر عاملاً مشاركًا في الاستنساخ
Tagmata. 667 قطع مرتبة
Tagmatization. 667 وحدات عسكرية
Taiga. 1215–16f. 1216. 1219f. 1220 التّيجة
Tail، ذيل
postanal. 682–83. 683f خلف شرجي
of sperm. 1074f الحيوان المنوي
Tandem cluster. 356 مجاميع ترادفية
Tandem duplication. 299 التضاعف المترادف
Tangles. in Alzheimer disease. 889 كتل متشابكة، في مرض الزهايمر
Tannin. 792 تانين
Tapeworm. 630t. 646–47. 647f. 1068 دودة شريطية
Taproot system. 731 مجموع جذري رئيس
Taq polymerase. 338 أنزيم مبلمر Taq
Tarantula. 669 ترانتولا
Tardigrada. 627. 629f بطيئة الخطو
Target cells. 920. 920f. 1042f خلايا هدف
Tarsier. 709. 710f ترسير
Tasmanian quoll. 428f كول تسمانيا
Taste. 898t. 908–9. 908–9f تذوق
Taste bud. 898t. 908. 908–9f. 967 برعم تذوق
Taste pore. 908 ثقب تذوق
TATA-binding protein. 313. 313f بروتين ربط – TATA
TATA box. 287. 287f. 313. 313f صندوق TATA
Tatum. Edward. 278–79 إدوارد تاتم
Tau protein. 889 بروتين تاو
Tautomer. of nitrogenous bases. 260 الشكل الصنوي، في القواعد النيتروجينية
Taxis. 1125 انتحاء
Taxol. 346. 793t. 794–95. 1242f تاكسول
Taxon. 507 مصنّف
Taxonomic hierarchy. 508f. 509 تصنيف تراتبي
Taxonomy. 507–9 علم التصنيف
Tay-Sachs disease. 72. 247t. 252 مرض تاي-ساكس
T box 493 صندوق T
Tbx5 gene. 494. 494f جين *Tbx5*
TCE. *See* Trichloroethylene TCE. انظر ثلاثي كلور الإثيلين
T cell(s). 998f. 1044. 1045f. 1046–51. 1050f. 1051t خلية T (خلايا T)
antigen recognition by. 1052f ملاحظة مولد الضد عن طريق
cytotoxic. 1047t. 1049. 1049t. 1050. 1050–51f. 1051t سامة
helper. 1047t. 1049–51. 1049t. 1052f. 1059–60. 1064. 1064f مساعدة
HIV infection of. 530. 531f. 1064. 1064f الإصابة بفيروس الإيدز في
in surveillance against cancer. 1051t التجسس ضد السرطان
in transplant rejection. 1051 في رفض الأعضاء المنقولة
T-cell receptor. 1047. 1048f. 1050. 1052f. 1057. 1057f مستقبل خلية تائية
Tectorial membrane. 905. 905f غشاء سقفي
Teeth أسنان
deciduous 966 متساقطة
dental caries. 555. 555t تسوس الأسنان
diet and. 705. 705f حمية غذائية و
evolution of. 688–89 تطور
of horses. 423. 423f. 966–67f الخيول
of humans. 966. 966f الإنسان
of lions. 966f الأسود
of mammals 705. 705f الثدييات
saber-toothed-ness. 462. 463f الأسنان المسيفة
of sharks. 688–89 أسماك القرش
specialized. 705. 705f متخصصة
of vertebrates. 966. 966f الفقريات
Teichoic acid. 547. 547f حمض التيكويك
Telolecithal cleavage. 1093t بيوض كاملة المح
Telencephalon. 885t. 886 دماغ طرفي
Telomerase. 271–72. 272f أنزيم القطع الطرفية
Telomere. 265. 271–72. 272f قطعة طرفية (تيلومير)
length of. 272 طول
Telophase الطور النهائي
meiosis I. 211. 212f. 214f الانقسام الاختزالي الأول
meiosis II. 211. 213f. 215f الانقسام الاختزالي الثاني
mitotic. 191f. 195. 195f. 214f الانقسام المتساوي
Telson. 672. 672f لاسع
Temperate deciduous forest. 1194–95. 1195f. 1216. 1216f. 1219f. 1220 غابة الأشجار متساقطة الأوراق المعتدلة (غابة متساقطة الأوراق معتدلة)
Temperate evergreen forest. 1216. 1216f. 1219f. 1220 غابة معتدلة دائمة الخضرة (غابة دائمة الخضرة معتدلة)
Temperate grassland. 1216. 1216f. 1218f. 1219–20 أراضي الحشائش المُعتدلة (أراضي حشائش معتدلة)
Temperate virus. 528 فيروس معتدل
Temperature. 1146 درجة الحرارة
adaptation to specific range. 1146 التكيف لمدى محدد
altitude and. 1215. 1215f الارتفاع و
annual mean. 1217. 1217f المعدل السنوي

كشف detection of. 898t. 901
التأثير effect on chemical reactions. 25
التفاعلات الكيميائية
التأثير effect on development. 392
التكوين الجنيني
effect on enzyme activity. 52. 1018
التأثير في النشاط الأنزيمي
effect on flower production. 832. 834f
التأثير في إنتاج الأزهار
effect on oxyhemoglobin dissociation
تأثير curve. 1012–13. 1013f في منحنى
انحلال أوكسي هيموجلوبين
التأثير effect on plant respiration. 784
تنفس النبات
التأثير effect on transpiration. 767
Temperature-sensitive allele. 233.
أليل 233f حساس للحرارة
Template strand 264f. 282. 285f
الشريط القالب
Temporal isolation. 435t. 436 عزل زمني
Temporal lobe. 886–87f. 887 فص
صدغي
Temporal summation. 882 تجميع زماني
Tendon. 856. 857t. 950. 952.
952–53f وتر
Tendril. 718f. 735. 735f. 808 محلاق
Tensile strength. 765 مقاومة الشد
Tentacle. 658 مجس
Teosinte. 420f تيوسنتي
Teratorn vulture. 1238f الحدأة
Terebratolina septentrionalis. 665f
Terebratolina septentrionalis
Terminal bud. 732. 732f برعم طرفي
Terminal chiasmata. 210 التصالبات
الطرفية
Terminator. 283–84. 286 موقف
Termite. 566. 673f. 673t. 1140 النمل
الأبيض
Tern. 701t خرشنة
Terpene. 35t. 55. 55f تربين
Terpenoid. 793t تيربين
Terrestrial ecosystem بيئة اليابسة
animal locomotion on land. 959–60.
960f حركة الحيوانات على الأرض
deforestation of. 1228–29. 1228f
تخريب الغابات
Territorial behavior. 1130. 1132–33.
Territoriality. 1132. 1150 السلوك الإقليمي 1132f. 1135–36
إقليمية (سلوك
الإقليم الخاص)
Territory. 1150 منطقة
Tertiary carnivore. 1197f. 1200 آكلات
اللحوم الثالثة
Tertiary structure. of proteins. 49–50.
تركيب 49f. 51f. 53f ثلاثي، للبروتينات
Test. of forams. 577. 577f غُلف، المثقبات
Testcross. 229–30. 229f. 230t تزاوج
اختباري أو تجريبي
Test experiment. 6 تجربة إختبارية
Testis. 862–63f. 921f. 923t.
1073–74. 1073f. 1076f خصية
Testosterone. 54. 170. 822f. 921.
923t. 925f. 928–39. 1073. 1075t.
1076 تستوستيرون
Testudines. 687f السلاحف
Tetanus (disease). 548. 554. 957
تيتانوس (مرض)
Tetanus (sustained muscle contraction).
957. 957f تشنج (انقباض مستدام للعضلة)
Tetra (*Astyanax mexicanus*). 499f سمكة
التترة (*Astyanax mexicanus*)
Tetracycline. 548 تتراسايكلين
Tetrahedron. 26 شكل رباعي السطوح
Tetrahymena pyriformis. 572
Tetrahymena pyriformis
Tetrahymena thermophila. 317
Tetrahymena thermophila
Tetraploid. 442. 442f. 476f رباعي
المجموعة الكروموسومية
Tetrapod رباعية الأقدام
locomotion in water. 959 الحركة في الماء
locomotion on land. 959–60. 960f
الحركة على الأرض
T-even phage. 527 فيروس T- الزوجي
Texas fever. 670 حمى تكساس
Thalamus. 885–86f. 885t. 886. 888
مهاد
Thalassemia. 50 ثلاسيما
Thalidomide. 391 ثاليدومايد
Thallus. 743. 743f ثالوس
Theory 7 نظرية
Therapeutic cloning. 378–79.
378–79f الاستئسال العلاجي
Therapsid. 693. 696. 696f. 706
ثيرابسدا
Theria. 706 الوحوش
Thermal stratification. 1222. 1222f
تقسيم طبقي حراري
Thermocline. 1222. 1222f طبقة التغير
الحراري
Thermococcus. 510f *Thermococcus*
Thermocycler. 337f. 338 جهاز دوار
حراري
Thermodynamics. 106 الديناميكية الحرارية
First Law of. 107. 1196 القانون الأول في
Second Law of. 107–8. 108f. 1196
القانون الثاني في
Thermogenesis. 1021 توليد حراري
nonshivering. 1021 غير ارتجافي
shivering. 1021 ارتجافي
Thermophile. 512. 513f. 544f محبة
للحرارة
Thermoplasma. 510f *Thermoplasma*
Thermoproteus. 510f. 544f
Thermoproteus
Thermoreceptor. 901 مستقبل حراري
Thermoregulation. 992f. 1018–23.
1019–22f. 1147 التنظيم الحراري
in birds. 703 في الطيور
in fish. 1020. 1020f في الأسماك
hypothalamus in. 1022–23. 1022f
تحت المهاد في
in insects. 1020. 1020f في الحشرات
in lizards. 1020. 1147 في السحالي
in mammals. 704 في الثدييات
negative feedback loop. 864–66. 865f
دورة التغذية الراجعة السلبية
in reptiles. 697. 1020 في الزواحف
Thermotoga. 510f. 511 *Thermotoga*
Thermotolerance. in plants. 812–13
التحمل الحراري، في النباتات
Theta wave. 888 أمواج ثيتا
Thick myofilament. 953–54. 953–
54f خيوط عضلية سميكة
Thigmomorphogenesis. 808 تشكل لمسي
Thigmonastic response. 808 استجابة
لمسية
Thigmotropism. 953–54. 808–10.
808 f تأود لمسي
Thin myofilament. 953–54f. 953–
54 f خيوط عضلية رفيعة
Thiomargarita namibia. 542
Thiomargarita namibia
Third eye. ” 698. 939 عين ثالثة
Third trimester. 1110 الثلث الثالث
Thirst. 1035. 1035f عطش
Thoracic breathing. 696 تنفس صدري
Thoracic cavity. 852. 853f تجويف صدري
Thoracic nerves. 884f أعصاب صدرية
Thorn. 737. 790. 795. 1180 شوكة
Thorn-shaped treehopper (*Embonia*
crassicornis). 672–73f نطاط الأشجار شبيه
الشوكة
Thoroughbred racehorse. 412. 412f
سلالات خيول السباق الأصلية
Three-point cross. 245–46. 245f
تهجين ثلاثي النقاط
Threonine. 46. 47f ثريونين
Threshold potential. 875 فرق جهد العتبة
Thrip. 1140 حشرات التربة (الثربس)
Thrombin. 999f ثرومبين
Thrush (disease). 618 حمى قلاعية
(مرض)
Thylacine. 428f ذئب تسمانيا (ثايلاسين)
Thylakoid. 75. 75f. 144–45f. 145.
152. 157. 157f ثايلاكويدات
Thymidine kinase gene. 313f جين مشفر
لأنزيم مفسفر الثايميدين
Thymine. 41–42. 43f. 258. 258f
ثايمين
Thymine dimer. 273–74. 273f ثنائية
ثايمين
Thymus. 862–63f. 921f. 939. 1046.
1046f. 1048f. 1049 غدة زعترية
Thyroid gland. 862f. 921f. 922t.
931–32. 934–35. 934f غدة درقية
tissue-specific alternative splicing. 319.
319f الوصل البديل المحدد بالنسيج
Thyroid hormone. 921. 925–26 هرمون
الدرقية
Thyriod- stimulating hormone (TSH).
921. 922t. 926. 930–31. 932f.
933. 934f. 1022 الهرمون المنبه للدرقية
(TSH)
Thyrotropin. *See* Thyroid-stimulating
hormone (TSH) منشط الدرقية. انظر
الهرمون المنبه للدرقية (TSH)
Thyrotropin-releasing hormone
(TRH). 930–31. 931f الهرمون المفرز
لمنشط الدرقية (TRH)
Thyroxine (T_4). 922t. 925f. 931.
934. 1022 ثيروكسين (T_4)
in amphibian metamorphosis. 934.
934f في تحول البرمائيات
regulation of secretion of. 931–32
تنظيم إفراز
Tibia. 692f. 945f قصبة
Tibial nerve. 884f عصب قصبي
Tick. 670 قراد
Tidal volume. 1008 حجم المد والجزر
Tiger. 435. 435f. 450. 450f نمر
Tiger salamander (*Ambystoma tigrinum*).
693f السلمندر النمر البالغ (*Ambystoma*
tigrinum)
Tight junction. 180–81. 180t. 181f
المفاصل المحكمة
Tiglon. 435f نمر أسد
Tiktaalik. 423. 692. 692f *Tiktaalik*
Tillage. 775 حراثة
Tilman. David. 1205 ديفيد تلمان
Tinbergen. Niko. 1117. 1130. 1131f
نيكو تنبرجن
Tinman gene. 1100. 1100f جين *Tinman*
Ti plasmid. 343–45. 343f بلازميدة Ti
Tissue. 2f. 3–4. 180. 623. 640–44.
852. 852f نسيج
evolution of. 624 تطور
primary. 720. 852 أولي
Tissue culture. plant. 847. 847f زراعة
الأنسجة نبات
Tissue plasminogen activator. 341 منشط
بلازمينوجين الأنسجة
genetically engineered. 341 مهندس وراثيًا
Tissue-specific stem cells. 372 الخلايا
الجذعية ذات النوعية لذلك النسيج
Tissue tropism. of virus. 524 الانتحاء
النسيجي، للفيروس
TKCR syndrome. 246f TKCR
syndrome
Tmespiteris. 590 خنشار المكنسة
.TMV. *See* Tobacco mosaic virus TMV
انظر فيروس تبرقش التبغ
.TNT. *See* Trinitrotoluene TNT انظر
ثلاثي نيتروتولوين
Toad (*Bufo*). 691. 691t. 1070
العلجوم (*Bufo*)
feeding on bees. 1121. 1121f تغذية على
النحل
hybridization between species 435 تهجين
بين الأنواع
Toadstool. 607t. 612 فطر الغاريقون
Tobacco. 832f. 833 التبغ
evolution of. 475f. 478–79. 478f تطور
genome of. 478–79. 478f المحتوى
الجيني
Tobacco hornworm (*Manduca sexta*).
792f دودة التبغ (*Manduca sexta*)
Tobacco mosaic virus (TMV). 515.
515f. 524f فيروس تبرقش التبغ (TMV)
Tocopherol. *See* Vitamin E توكوفيرول.
انظر فيتامين E
Toe. grasping. 709 إصبع قدم قابضة
Tomato (*Lycopersicon esculentum*).
Lycopersicon) بندورة 750f. 822. 837
(*esculentum*
Flavr Savr. 344 محتفظة بالنكهة
genome of. 477f المحتوى الجيني
transgenic. 823. 823f عابرة للجينات
wound response in. 796. 797f استجابة
للجرح
Tonicity. 1024 توترية
Tonoplast. 73–74. 73f غشاء التوتر
(تونوبلاست)
Tongue. 908. 908f. 967. 967f لسان
Tonsils. 1047f لوزتان
Tool use. 711–13 استخدام الأدوات
too many mouths mutation. in *Arabidopsis*.
طفرة متعددة الأفواه في رشاد 722. 722f
الجدران
Tooth. *See* Teeth، سن. انظر الأسنان
Top carnivore. 1200 آكلات اللحوم العليا
Top-down effect. 1201–3. 1202f تأثير
أعلى – أدنى
Topoisomerase. 266 متجازئة الحالة
الطبولوجية
Torpor. 1022–23 سبات
Topsoil. 774–75. 774f الطبقة العلوية
من التربة
Loss of. 1228f. 1229 فقدان
Torsion. 658 التواء
Tortoise. 623t. 695t. 698. 698 f.
1071 f سلحفاة
Totipotent cells. 372 خلايا شاملة القدرة
Toucan. 701t الطوقان
Touch. 898t. 901–2 لمس
plant response to. 808–10. 808–9f
استجابة النبات
Touch dome ending. *See* Merkel cells
نهايات قبة اللمس. انظر خلايا ميركل
Toxin. 45t سمّ
dinoflagellate. 570 السوطيات الثنائية الدوارة
excretion of. 1032 إفراز

النبات plant. 792–95. 792–94f. 793t
توكسوبلازما *Toxoplasma gondii*. 571. 571f (*Toxoplasma gondii*)
عناصر نادرة Trace element. 22. 980
Trachea. 863f. 967f. 1006. 1006–7f
قصبة هوائية
قصيبات Tracheole. 669. 669f. 1004 هوائية (قصيبة هوائية دقيقة)
نباتات Tracheophyte. 583. 588–90 وعائية
Trade Winds. 1213f. 1214. 1225
رياح تجارية
Trailing arbutus (*Epigaea repens*). 831
زهرة أيار Epigaearepens
Trait.. *See also* Segregation of traits 220
صفة. انظر أيضًا انعزال الصفات
Transcription. 42–43. 279. 279f.
الاستنساخ 282–83
conserved genes expressed in different organisms. 482–83 التعبير عن الجينات المحافظة في مخلوقات حية مختلفة
coupled to translation. 286. 286f مقترن بالترجمة
في in eukaryotes. 287–88. 287–88f حقيقية النوى
elongation phase of. initiation of. 282–83. 285. 285f. 282–85. 284f. 287. 287f. 304. 320f بدء مرحلة الاستطالة
posttranscriptional modifications. 288. 288f تعديلات ما بعد الاستنساخ
في in prokaryotes. 284–86. 284–86f بدائية النوى
termination of. 282. 285–87. 286f إيقاف
التحكم في Transcriptional control. 304 الاستنساخ
في in eukaryotes. 304. 312–16. 320f حقيقية النوى
negative. 307–12 سلبي
positive. 307 إيجابي
in prokaryotes. 304. 307–12. 308–12f في بدائية النوى
Transcription-associated factor (TAF). 313. 313f عامل مشارك في الاستنساخ (TAF)
Transcription bubble. 283. 285. 285f فقاعة الاستنساخ
Transcription complex. 314–15. 315f معقد الاستنساخ
Transcription factor. 50. 200–201. 201f. 283. 287. 287f. 312–14 عامل الاستنساخ
achaete-scute. 495 *achaete-scute* cytoplasmic determinants. 374–75. 376f محددات سيتوبلازمية
في in development. 490–91. 491f التكوين الجنيني
E2F 201f E2F
في in eukaryotes. 313–14. 314f حقيقيات النوى
FOXP2. 483 FOXP2
العام general. 312–13. 313–15f
معتمد giberrellin-dependent. 821. 821f على الجبرلين
محفّز hormone-activated. 926. 926f بالهرمون
MONOPTEROS. 746. 746f *MONOPTEROS*
نوعي specific. 312–13. 314–15f
TFIID. 313. 313f TFIID
المناطق translated regions of. 491 المترجمة
وحدة الاستنساخ Transcription unit. 284
Transcriptome. 363
ترانسكريبتوم(المُستنسخ)
Transduction. 548. 550–51. 550–51f تأبير (تحول) عن طريق الفيروسات
generalized. 550–51 عام
specialized. 550–51 متخصص
حموض دهنية - ترانس *trans*-fatty acids. 55
Transfer RNA (tRNA). 69. 283–84 RNA الناقل (tRNA)
binding to ribosomes. 292–93. 292f مرتبط بالرايبوسومات
مشحون charged. 283. 290–92. 291f
مستهل initiator. 293
تركيب structure of. 290–91. 291f
في in translation. 293–96. 293–97f الترجمة
Transformation، التحول الوراثي
in bacteria. 256. 548. 551–52. 552f في البكتيريا
introduction of foreign DNA into bacteria. 328 إدخال DNA الغريب إلى البكتيريا
في in plants. 343–44. 343f النباتات
Transforming growth factor beta. 1104 عامل النموّ المحول بيتا
مبدأ Transforming principle. 256. 256f التحول
تفاعل Transfusion reaction. 1060–61 نقل الدم
Transgenic animals. 282f. 339. 341f. 346 حيوانات عابرة الجينات (متحوّلة)
مخلوق Transgenic organism. 328. 363 عابر الجينات (متحوّل)
Transgenic plants. 344–46. 363.363f. 823 نباتات عابرة الجينات (متحوّلة)
herbicide resistance in. 344.344f. 363. 363f مقاومة للمبيدات النباتية
social issues raised by. 345 قضايا اجتماعية طرحت حول
Transient receptor potential (TRP) ion channel 901 قناة أيونية آنية لجهد المستقبل
Transition (mutation). 298 التحوّل (طفرة)
Translation. 279. 282–83 الترجمة
coupled to transcription. 286. 286f مقترنة بالاستنساخ
elongation stage of. 283. 294. 294–95f. 297f مرحلة الاستطالة
initiation of. 283. 293–94. 293f. 297f. 298t. 321 استهلال
بدائيات in prokaryotes. 293. 293f. 543 النوى
إشارات start" and "stop" signals. 281" "البدء" و"الإيقاف"
termination of 283. 295. 295f. 297f إيقاف
تحكم في Translational control. 321 الترجمة
Translation repressor protein. 321 البروتينات المثبطة للترجمة
Translocation (chromosome). 249. 299. 300f الانتقال (كروموسوم)
Translocation (phloem transport). 769 الانتقال (النقل في اللحاء)
Translocation (translation). 294. 295f انتقال (الترجمة)
Translocation Down syndrome. 249 متلازمة داون الانتقالية
Transmembrane protein. 87. 87f. 88t. 92. 92f بروتين عبر غشائي
Transmembrane route, absorption in plants. 763. 763f مسار عبر غشائي،
الامتصاص في النباتات
Transmissible spongiform encephalopathy (TSE). 536 اعتلال الدماغ الإسفنجي القابل للانتشار
Transmission electron microscope. 61. 62t. 88 المجهر الإلكتروني النفاذ
Transpiration. 725. 758. 761. 762f. 764 النتح
environmental factors affecting. 767. 767f تأثير العوامل البيئية
regulation of rate of. 765–67. 766–67f تنظيم معدل
في دورة الماء in water cycle. 1191f. 1192
Transplant rejection. 936. 1051 رفض الأعضاء المنقولة
Transport inhibitor response protein. 817. 817f بروتين استجابة مثبط النقل
Transport protein. 44–45. 44f. 45t. 63. 91. 91f. 181 بروتين ناقل
Transport vesicle. 71–72. 71f حويصلة نقل
Transposable element. 357. 357t. 380 عنصر قابل للنقل
Transposon. 357. 479 منقول أو قافز
dead. 357. 357f ميت
في ذبابة الفاكهة in *Drosophila*. 482
في الجينوم البشري in human genome. 482
Transverse tubule (T tubule), 956. 956f أنبيب مستعرض
Transversion (mutation). 298 الانقلاب (طفرة)
Trap-door spider. 669 عنكبوت الباب - المصيدة
Tree. 589t الشجرة
Tree fern. 583–84. 591f خنشار شجري
Tree finch (*Camarhynchus*). 445. 445f حسون الأشجار (*Camarhynchus*)
Trematoda (class). 645–46. 646f الديدان المثقبة (طائفة)
Treponema pallidum. 544f. 556 *Treponema pallidum*
TRH. *See* Thyrotropin-releasing hormone TRH. انظر الهرمون المفرز لمنشط الدرقية
Trichinella. 649f. 650 *Trichinella*
داء الشعريات Trichinosis. 649f. 650 (الترخينيلا)
Trichloroethylene (TCE). Phytoremediation for. 784–85. 785f كلور الإيثلين (TCE). إزالة الملوثات (المعالجة النباتية للملوثات)
Trichome. 722–23. 722–23f. 732. 737. 780. 780f. 786. 790 شُعيرة
Trichomonas vaginalis. 567. 567f ترايكوموناس(*Trichomonas vaginalis*)
Trichromat. 915 ثلاثي الألوان
صمّام Tricuspid valve. 987f. 988. 988f ثلاثي الشرفات
Triglyceride. 36f. 54. 54f. 856. 971f. 972 ثلاثي الجليسرول
Triiodothyronine. 922t. 934 ثلاثي يود الثايرونين
Trimester. 1107 ثلث
Trinitrotoluene (TNT), phytoremediation for. 786 مادة ثلاثي نيتروتولوين (TNT)، إزالة عن طريق النباتات
Triple bond. 24 رابطة ثلاثية
Triplet binding assay. 281 معايرة ارتباط الثلاثية
Triplet code. 280 شيفرة ثلاثية
Triplet expansion (mutation). 298–99 الثلاثيات التوسعية (طفرة)
Triple X syndrome. 250. 250f متلازمة
ثلاثية الكروموسوم الجنسي (XXX)
Triploblastic animal. 628 حيوان ثلاثي الطبقات
Trisomy. 188. 249. 249f ثلاثية الصبغيات (الكروموسومات) (ثلاثي النسخة الكروموسومية الجسمية)
Trisomy. *See* Down syndrome 21 ثلاثية الصبغيات. انظر متلازمة داون
tRNA. *See* Transfer RNA. انظر RNA الناقل
Trochophore. 637. 657. 657f. 662 حاملة العجل (تروكوفور)
Trophic cascade. 1201–5.1202–4f شلال غذائي
تأثيرات الإنسان human effects on. 1203
مستوى غذائي Trophic level. 1196. 1197f
مفاهيم للوصف concepts to describe. 1197
energy loss between levels. 1198–99. 1198f ضياع الطاقة بين المستويات
energy processing in. 1198. 1198f معالجة الطاقة في
عدد number of levels. 1199–1200 المستويات
trophic level interactions. 1201–5. 1202–4f تفاعلات بين المستويات الغذائية
Trophoblast. 1094. 1094f. 1097f. 1098. 1108 طبقة سطحية غذائية
نظام بيئي Tropical ecosystem. 1207 استوائي
غنى species richness in. 1207. 1207f الأنواع
Tropical forest, destruction of. 1228–29. 1228f الغابة الاستوائية، تخريب
Tropical monsoon forest. 1216f. 1217 غابة الرياح الموسمية الاستوائية
Tropical rain forest. 808. 1216.1216f. 1218. 1218f غابة استوائية مطرية (غابة مطرية استوائية)
فقدان loss of 1192. 1228–29. 1228f
إنتاجية productivity of. 1199. 1199f
هرمون منشط Tropic hormone. 929
Tropin. 929 تروبين
Tropomyosin. 954–55f. 955–56. 991 تروبوميوسين
Troponin. 954–55f. 955–56. 991 تروبونين
سمك السلمون Trout. 959f. 964. 1125 المرقط
TRP ion channel. *See* Transient receptor potential ion channel، القناة الأيونية TRP. انظر القناة الأيونية الآنية لجهد المستقبل
trp operon 308. 310–12. 311–12f المنطقة الفعالة (أوبيرون) *trp*
محفز *trp* promoter. 311. 311f *trp*
مثبط *trp* repressor. 310–12. 311f *trp*
نبات True-breeding plant. 220. 223f من سلالة نقية
كمأة Truffle. 607t. 610
Trunk neural crest cells. 1102–3. 1102f خلايا العرف العصبي الجذعية
Trypanosoma brucei. 486 *Trypanosoma brucei*
Trypanosoma cruzi. 485–86. 568 *Trypanosoma cruzi*
Trypanosome. 568–69. 568f تريبانوسوما
Trypsin 114f. 971. 976t تريسين
Tryptophan. 47f. 817f تربتوفان
TSE. *See* Transmissible spongiform encephalopathy TSE. انظر. اعتلال الدماغ الإسفنجي القابل للانتشار
ذبابة تسي تسي Tsetse fly. 568–69. 568f
TSH. *See* Thyroid-stimulating hormone

TSH. انظر الهرمون المنبه للغدة الدرقية
Tuatara. 687f. 695t. 698. 698f تواتارا
Tubal ligation. 1083. 1083f ربط أنبوبي
Tube cell. 844f خلية أنبوبية
Tube cell nucleus. 838f. 844f نواة خلية أنبوبية
Tube feet. 676. 677f. 959 قدم أنبوبية
Tube nucleus. 599f نواة الأنبوب
Tuber. 735. 735f. 846 درنة
Tuberculosis. 554–55. 554f. 555t السل الرئوي
Tubeworm. 630t. 662. 662f دودة أنبوبية
Tubulin. 77. 187. 192. 194–95 تيوبيولين
Tularemia. 365t تُكريات
Tulip. 484. 734 تيولب (الخزامي)
Tumor necrosis factor-α. 1051 عامل النخر السرطاني
Tumor-suppressor gene. 201–2. 202f جين كابت للورم
Tuna. 1002. 1020. 1200 سمك التونا
Tundra. 1216. 1216f. 1218f. 1220 تندرا
Túngara frog (*Physalaemus*). calls of. 1135f. 1136 ضفدع تنجارا
(*Physalaemus*)، نداء
Tunic. 683. 683f غشاء
Tunicate. 683–84. 683f. 886f الزقيّات
development in. 374–75، التكوين الجنيني في
Turbellaria (class). 645 الديدان المهيجة (طائفة)
Turgor. 809f امتلاء
Turgor movement. 809–10. 809–10f حركة الامتلاء
Turgor pressure. 97. 759–60. 760f. 766. 766f. 770. 809–10 ضغط الامتلاء
Turner syndrome. 250. 250f متلازمة تيرنر
Turnip. 731 لفت
Turpentine. 594 تربنتين
Turtle. 459f. 624f. 687f. 695t. 696f. 698. 698f. 959. 1004 سلحفاة
Tutt, J. W. 418–19 J. W. Tutt
Twig snake. 699 أفعى الأغصان
Twin-fan worm. 662 دودة المروحة المزدوجة
Twin studies. 1118 دراسات التوائم
Twitch. 957 ومضة
Two-hybrid system, protein- protein interactions. 338–39. 338f. 364 نظام التهجين الثنائي، تفاعلات بروتين – بروتين
Tympanal organ. 668f عضو طبلي
Tympanic canal. 905. 905f قناة الطبلة
Tympanum. 675 طبلة
Type A fluvirus. 534 فيروس الإنفلونزا من نوع A
Type III secretion system. 553–54 نظام إفراز النوع الثالث
Typhoid fever. 554. 555t حمى التيفوئيد
Typhus. 555t التيفوس
Tyrannosaur. 695t تيرانوسور
Tyrannosaurus. 459f. 464f *Tyrannosaurus*
Tyrosinase. 233 أنزيم تايروسينيز
Tyrosine. 47f تايروسين
Tyrosine kinase receptor. 576 مستقبل تايروسين كاينيز

U

Ubiquinone. 131–32. 132f يوبيكينون
Ubiquitin. 200. 321–22. 322f. 802–3. 802f يوبيكوتين
Ubiquitin ligase. 322. 322f أنزيم لاصق يوبيكوتين
Ubiquitin-proteasome pathway. 322. 322f. 802–3. 802f مسار يوبيكوتين محطم البروتينات
Ulcer قرحة
duodenal. 969 الاثنا عشر
gastric 969 المعدة
Ulna. 692f. 945f زند
Ultimate causation. 1116 مسبب نهائي
Ultrabithorax gene. 385 جين ثنائي الصدر
Ultracentrifuge. 263–64. 263f جهاز الطرد المركزي
Ultrasound, of fetus. 251–52 التصوير فوق صوتي للجنين
Ultraviolet radiation. 1212 أشعة فوق البنفسجية
ozone layer and. 1230 طبقة الأوزون و
Ulva. 585. 585f أولفا
Umami. 908–9 شهي
Umbilical artery. 1108f شريان سري
Umbilical cord. 704f. 1070f. 1098f. 1108f. 1111. 1111f حبل سري
Umbilical vein. 1108f وريد سري
Unconditioned response. 1120 استجابة غير شرطية
Unconditioned stimulus. 1120 منبّه غير شرطي
Undulating membrane. 566–67. 567f غشاء متموّج
Unicellularity, of prokaryotes. 542. 542f أحادية الخلية، بدائيات
Uniporter. 98 ناقل أحادي
Uniramous appendages. 518–19. 519 f. 666 t زوائد فردية الشعب
University of Wisconsin – Madison Arboretum. 1256f مستنبت جامعة وسكنسن – ماديسون
Unsaturated fatty acid. 54–55. 54f. 980 حمض دهني غير مشبع
Upwelling region. 1224f. 1225–26 منطقة النبع
Uracil. 41–42. 43f. 258. 258f يوراسيل
Urea. 1028–29. 1029f. 1033f. 1193. 1193f بولينا
Ureter. 863f. 1030. 1030f. 1073f حالب
Urethra. 863f. 1030. 1030f. 1073f. 1075f. 1077f إحليل
Urey, Harold C.. 505 هاورلد سي. يوري
Uric acid. 1028–29. 1029f حمض البوليك
Uricase. 1029 يوريكيز
Urinary bladder. 863f. 894t. 1030. 1030f. 1073f. 1077f مثانة بولية
Urinary system. 861. 863f جهاز بولي
Urine. 1026. 1041 البول
concentration of. 1028. 1034 تركيز
pH of. 1032 درجة حموضة
volume of. 929f. 1035 حجم
Urochordate (subphylum). 629f.683–84. 683f ذيلية الحبل (تحت قبيلة)
Urodela (order). 691. 691t. 693f. 694 Urodela (رتبة)
Urogenital tract, as barrier to infection. 1040 ممرات الجهاز البولي التناسلي، بوصفها حاجزًا ضد العدو
Uropod. 672. 672f قدم ذيلي
Uterine contractions. 866. 866f. 929. 1111. 1111f انقباضات الرحم
Uterine horn. 1080. 1080f قرنان رحميان
Uterine tube. *See* Fallopian tube قناة الرحم، انظر قناة فالوب
Uterus. 863f. 1077f. 1079–80f. 1080. 1111f رحم
Utricle. 906f. 907–8 قربة
Uvr genes. 274. 274f جينات *Uvr*
UVR photorepair system. 274. 274f نظام الإصلاح الضوئي UVR

V

Vaccination. 1044f. 1045. 1058 تطعيم أو تلقيح
Vaccine. 341 مطعوم
DNA. 341–42 DNA
malaria. 571. 1063 ملاريا
production using recombinant DNA. 341–42. 342f الإنتاج باستخدام DNA هجين
subunit. 341. 342f. 346 تحت الوحدة
trypanosome. 569 تريبانوسوما
Vaccinia virus. 515f فيروس فاكسينيا
Vacuole, of eukaryotic cells. 73–74. 73f. 82t فجوة، في الخلايا حقيقية النوى
Vagina. 863f. 1077f. 1080. 1080f. 1111f مهبل
Vaginal secretions. 1041 إفرازات مهبلية
Vagus nerve. 893 العصب الحائر
Valence electron. 21 إلكترون تكافؤ
Valine. 46. 47f فالين
Vampire bat 1138. 1138f وطواط مصاص الدماء
van Beneden, Edouard. 206 إدوارد فان بنيدن
Vancomycin. 64 فانكومايسين
Vancomycin-resistant *Staphylococcus aureus*. 553 المكورات العنقودية الذهبية المقاومة لمضاد الفانكومايسين
van der Waals attractions. 3t. 48f. 49 روابط فان دير فال (قوى جذب فان درفال)
van Helmont, Jan Baptista. 146 جان فان هلمونت
Vanilla orchid فانيلا Vanilla orchid. 731
van Niel, C. B.. 147 فان نيل
Variable region, of immunoglobulin. 1053. 1053f منطقة متغيرة، في البروتين الكروي المناعي
Varicella zoster virus. 524.527t. 1044 فيروس جدري الماء
Varicose veins. 992 دوالي الأوردة
Variola major virus. 365t فيروس Variola major
Variola virus. 527t. 1044 فيروس فاريولا
Vasa recta. 1031. 1031f. 1033 أوعية مستقيمة
Vascular bone. 949 عظم وعائي
Vascular bundle. 733. 733f. 738f حزم وعائية
Vascular cambium. 720. 721f. 730. 733–34. 734f كمبيوم وعائي
Vascular plant. 460f. 718. 718f نبات وعائي
extant phyla of. 588–89. 589t قبائل قائمة
features of. 588. 589t خصائص
seedless. 589t لابذري
Vascular tissue, of plants. 588. 718–19. 718f. 721. 725–26. 725f. 744. 747 نسيج وعائي، في النباتات
Vas deferens. 863f. 1073f. 1074. 1083. 1083f وعاء ناقل
Vasectomy. 1083. 1083f قطع الوعاء الناقل
Vase sponge. 630t إسفنج المزهرية
Vasoconstriction. 924. 929f. 992، تضيّق الأوعية الدموية
Vasodilation. 924. 992. 992f. 996. 1020–22. 1042 توسع الأوعية الدموية
Vasopressin. *See* فاسوبريين، هرمون قابض للأوعية الدموية. انظر Antidiuretic hormone، هرمون المانع لإدرار البول
Vector, cloning. *See* Cloning vector، حامل استنسال. انظر حامل استنسال
Vegetal pole. 1092–93. 1092–93f. 1095. 1096f قطب خضري
Vegetarian finch (*Platyspiza*). 416f. 445. 445f حسون الأشجار النباتي
Vegetative propagation. 735 تكاثر خضري
Vegetative reproduction, in plants. 846 تكاثر خضري، في النباتات
Vein (blood vessel). 862f. 991–92. 991f. 993f وريد (وعاء دموي)
varicose. 992 دوال
Vein (leaf). 736. 738f. 761. 762f عرق
Veliger. 657. 657f حاملة الغشاء
Velociraptor. 459f. 464f. 702. 702f *Velociraptor*
Velvet (antler). 705 طبقة مخملية (قرن)
Velvet worm. 627. 631t دودة مخملية
Venous pump. 992. 993f مضخة وريدية
Venous return. 992 عودة في الوريد
Venous valve. 992. 993f صمام وريدي
Venter, Craig. 355 كريغ فينتر
Ventral body cavity. 852. 853f تجويف الجسم البطني
Ventral portion. 624. 624f جزء بطني
Ventral root. 891 جذر بطني
Ventricle (brain). 886f بطين (الدماغ)
Ventricle (heart). 985–87. 985–86f بطين (القلب)
left. 986–87. 987f أيسر
right. 986–87. 987f أيمن
Venule. 991–92. 993f وريِّد
Venus flytrap (*Dionaea muscipula*). 738. 780. 780–81f. 808–9 مصيدة الذباب فينوس (*Dionaea muscipula*)
Vernal equinox. 1212f اعتدال ربيعي
Vernalization. 830. 832 ارتباع
Vertebra. 950f فقرة
embryonic development 685f تكوين جنيني
Vertebral column. 684. 685f. 890. 945f عمود فقري
of fish. 686 في الأسماك
Vertebrata (subphylum). 508f. 629f. 684 الفقاريات (تحت قبيلة)
Vertebrate. 623. 684–714 الفقاريات
aquatic, gastrulation in. 1096f مائية تكوين الجاسترولا في
brain of. 885f دماغ الـ
*Chara*cteristics of. 684–85. 685f خصائص
circulatory system of. 985–87. 985–87f الجهاز الدوري في
development in. 685f. 1088t. 1100–1101 التكوين الجنيني في
digestive system of. 964–66. 964–65f الجهاز الهضمي في
variations in. 973–75.973–74f الاختلافات في
evolution of. 685–86. 686–87f تطور
eyes of. 427. 427f. 498. 498f. 911–12. 911–12f عيون
forelimb of. 11f. 426. 426f الأطراف الأمامية في
hearing in. 904–5 السمع في
Hox genes in. 1104 جينات هوكس في

Water mold. 575 عفن الماء
Water potential. 758–60. 760f القدرة المائية
calculation of. 759–60. 760f حساب
at equilibrium. 760. 761f عند الاتزان
gradient from roots to shoots. 760–61. 762f الفرق من الجذور إلى السيقان
of soil. 774–75 للتربة
Watersheds. of New York City. 1243–44. 1244f مستجمعات الأمطار في مدينة نيويورك
Water storage root. 730–31f. 731 جذر خزن الماء (خازن للماء)
Water strider. 27f قافز الماء
body size and egg-laying in. 404. 404f حجم الجسم ووضع البيض في
Water table. 1192 مستوى الماء
Water-vascular system. 676. 677f نظام مائي وعائي
Waterwheel (*Aldrovansa*). 780–81. 781f دولاب الماء (*Aldrovansa*)
Watson. James. 260–62. 260f جيمس واطسون
Wax 718–19. 790. 974–75 شمع
W chromosome. 239t كروموسوم W
Weasel. 708t ابن عرس
Weaver bird. 1142 طائر الحائك
Weberian ossicle. 904 عُظيمة وبر
Weed. foreign. 1251 عشب، غريب
Weevil. 672–73f خنفساء القطن
Weinberg. W.. 398 هاردي واينبرج
Welwitschia. 589t. 595f. 596 *Welwitschia*
Wenner. Adrian. 1129 إيدريان ونر
Went. Frits. 815. 815f فريتز ڤينت
WEREWOLF gene. in *Arabidopsis*. 728. 728f جين *WEREWOLF*، في نبات رشاد الجدران
Wernicke's area. 888 منطقة ورنكي
Westerlies. 1213f. 1214 رياح غربية
Western blot. 334 طبعة وسترن
West Nile fever. 1251 حمى غرب النيل
Wetland. 780. 1191. 1220 الأراضي الرطبة
productivity of. 1220 إنتاجية
Whale. 520. 520f. 707. 708t. 906. 959. 1160. 1179 حوت
evolution of. 423. 423f تطور ألـ
overexploitation of. 1249–50. 1250f. 1252. 1253f الاستثمار الزائد
Whaling industry. 1249–50. 1250f. 1252. 1253f الصيد التجاري للحيتان
Wheat (Triticum). 732f. 848 (Triticum) القمح
chromosome number in. 188t. 476f عدد الكروموسومات في
evolution of. 476f تطور
genome of. 360. 360f. 477f. 484 المحتوى الجيني
transgenic. 363f عابر للجينات
Wheel animal. *See* Rotifera (phylum) حيوان عجلي. انظر عجليات (قبيلة)
Whiskers. 704 شوارب
Whisk fern. 589. 589t. 590–91. 591f خنشار المكنسة
White Cliffs of Dover. 577. 577f المنحدرات (الشقوق) البيضاء في دوفر
White-crowned sparrow (Zonotrichia leucophrys). courtship song. development of. 1123. 1123f عصفور الدوري ذو التاج الأبيض (Zonotrichia leucophrys) تغريدة غزل، تطور لـــ
White fiber. 958 ليف أبيض
White-fronted bee-eater. 1139. 1139f آكل النحل أبيض المقدمة
Walrus. 1075 الفظ
Warbler. 701t. 1248 الهازجة
resource partitioning in. 1172 تقسيم المصادر في
Warbler finch (*Certhidea*). 416f. 445. 445f الحسون الهازج (*Certhidea*)
Warfarin resistance. in rats. 403 مقاوم وارفرين، في الجرذان
Warm. moist evergreen forest. 1216f. 1217 غابة دائمة الخضرة رطبة دافئة
Warm receptor. 901 مستقبل دفء
Warning coloration. 1177 تلون تحذيري
Wasp. 673t. 1141. 1181 دبور
parasitoid. 795–96. 796f متطفل
Waste products. transport in blood. 997 فضلات، نقل في الدم
Water 997 الماء
absorption by plants. 763–64. 763–64f الامتصاص عن طريق النباتات
adhesive properties of. 27. 27f. 758 خصائص التلاصق
cohesive nature of. 26. 27t. 758. 762f. 765 طبيعة التماسك
forms of. 25. 25f أشكال
heat of vaporization of. 27t. 28 حرارة التبخر لـ
hydrogen bonds in. 26. 26–27f الروابط الهيدروجينية في
ionization of. 29 تأين
locomotion in. 959. 959f الحركة في
molecular structure of. 26. 26f التركيب الجزيئي
osmosis. 95–97. 97f الخاصية الأسموزية
in photosynthesis. 144–46. 145f. 154 في البناء الضوئي
properties of. 27t. 28–29 خصائص
reabsorption in kidney. 929. 1026f. 1032–33. 1033f. 1035–36f إعادة الامتصاص في الكلية
requirement of living things. 1146 احتياج المخلوقات الحية
soil 763. 774–75. 774–75f التربة
as solvent. 27t. 28. 28f بوصفه مذيبًا
specific heat of. 27t. 28 الحرارة النوعية
transpiration from leaves *See* Transpiration، النتح من الأوراق. انظر النتح
transport in plants. 757–70. 760–61f. 764f. 766f. 769f النقل في النباتات
Water balance. 1023f. 1025f التوازن المائي
hormonal control of. 929. 929f السيطرة الهرمونية
Water bear. 627 دب الماء
Water boatman. color form of. 406. 406f حشرة رجل القارب، تكوين اللون
Watercress. 1175 جرجير
Water cycle. 1191–92. 1191–92f. 1195 دورة الماء
disruption by deforestation. 1229 تعطيل عن طريق إزالة الغابات
Water-dispersed fruit. 752. 752f ثمرة تنتشر عن طريق الماء
Water flea (*Daphnia*). predator induced morphological changes in. 392. 392f برغوث الماء (*Daphnia*)، التغيرات الشكلية المحفزة بالافتراس
Waterfowl. 701t. 703 طيور الماء
Water hyacinth (*Eichornia crassipes*). 1252 عشب المكحلة (*Eichornia crassipes*)
Water lily. 597f. 768. 768f. 1220 زنبق الماء
Water moccasin. 699 أفعى المُقسين
replication of. 525 تضاعف
RNA. 524. 524f. 527t RNA
shape of. 515f. 524f. 525 شكل
size of. 515f. 526. 526f حجم
structure of. 524–26. 524–26f تركيب
temperate. 528. 529f معتدل
tissue tropism of. 524 انتحاء نسيجي
virulent. 528. 529f ممرض
Viscera. 858 أحشاء
Visceral mass. 655 كتلة حشوية، (سنام حشوي)
Visceral muscle. 858 عضلة حشوية
Visceral pleural membrane. 1008 غشاء جنب حشوي
Vision. 898t. 910–15. 910–15f رؤية
binocular. 709. 915 ثنائية
black-and-white. 912 بيضاء وسوداء
color. 913. 913f لون
nearsightedness and farsightedness. 912f قصر النظر وطول النظر
Visual acuity. 912. 915 حدة الإبصار
Visual cortex. 888 قشرة بصرية
Vital capacity. 1008 سعة حيوية
Vitamin. 979–80. 980t فيتامين
Vitamin A. 150. 912. 925. 980t فيتامين أ
deficiency of. 345. 345f نقص
Vitamin B_1. 980t فيتامين ب 1
Vitamin B_2. 980t فيتامين ب 2
Vitamin B_3. 980t فيتامين ب 3
Vitamin B_5. 980t فيتامين ب 5
Vitamin B_6. 980t فيتامين ب 6
Vitamin B_{12}. 968. 980t فيتامين ب 12
Vitamin C. 979. 980t فيتامين ج
Vitamin D. 935f. 936. 980t فيتامين د
Vitamin E 980t فيتامين هـ
Vitamin K. 972. 975. 980t فيتامين ك
Vitelline envelope. 1088. 1089f. 1090 غلاف محي
Vitellogenin. 925 بروتين منتج المح
Viviparity. 1070–71. 1070f ولادة
Vivipary 824. 824f ولودة
Voice box. *See* Larynx صندوق الصوت. حنجرة
Volcanic eruption. 1185. 1185f انفجار بركاني
Volcanic island. 1185. 1185f جزيرة بركانية
Vole. خلد
montane. 1119. 1119f جبلي
pair-bonding behavior. 1119–20. 1119f سلوك زواج مزدوج
prairie. 1119. 1119f البراري
Voltage-gated ion channel. 875. 876f. 900f قناة أيونية مبوبة بفرق الجهد
potassium channel. 875 قناة البوتاسيوم
sodium channel. 875 قناة الصوديوم
Volvox. 584f. 585 فولفوكس
Vomitoxin. 618 فوميتوكسين
von Frisch. Karl. 1128 كارل فون فريتش
V segment. of immunoglobulin gene. 1055–56. 1056f القطعة *V*، في جين البروتين الكروي المناعي

W

Wadlow. Robert. 932–33. 932f روبرت وادلو
Waggle dance. 1128–29. 1129f رقصة الاهتزاز
Waking state. 888 حالة الاستيقاظ
Walking fern (*Asplenium rhizo- phyllum*). 738 الخنشار المتحرك (*Asplenium rhizo-phyllum*)
Walking pattern. 959 نمط الحركة
Walnut 736 الجوز
invasion of land by. 691–93. 692–93f غزو اليابسة
kidneys 1026–28. 1026–28f كلى
locomotion in. 959–60 الحركة في
organization of body of. 852–53. 852–53f. 862–63f تنظيم الجسم في
osmoregulation in. 1026 التنظيم الأسموزي في
photoreceptors of. 912–13. 912–13f مستقبلات الضوء في
respiratory system of. 985–87f جهاز التنفس في
sexual development in. 938–39 التكوين الجنيني الجنسي في
skeleton of. 946 هيكل
social systems of. 1142. 1142f الأنظمة الاجتماعية
teeth of. 966. 966f أسنان
thermoregulation in. 1020–21 التنظيم الحراري
Vertical gene transfer. 481 انتقال الجينات العمودي
Vervet monkey (*Ceropithecus aethiops*). language of. 1129. 1129f قرد الفرفت (*Ceropithecus aethiops*)، لغة
Vesicle. 65. 101. 101f حويصلة
Vessel member. 725. 725f. 765 عنصر الوعاء
Vestibular apparatus. 908 جهاز دهليزي
Vestibular canal. 905. 905f قناة الدهليز
Vestibular nerve 906–7f عصب الدهليز
Vestibule (ear). 907f دهليز (الأذن)
Vestigial structure. 427. 427f تركيب مختزل
Viagra. *See* Sildenafil فياجرا. انظر سايدنأفيل
Vibration sense. 898t حسّ الاهتزاز
Vibrio cholerae. 177. 542. 545f. 555t *Vibrio cholerae*
phage conversion in. 528–29 التحويل الفيروسي في
Victoria (Queen of England). 240–41. 240f فيكتوريا (ملكة بريطانيا)
Vicuña. 1249 فيكونا
Villi. 970. 970f خملات
Vimentin. 77 Vimentin
Vinblastine. 346. 1242f فنبلاستين
Violet. 837 بنفسج
Viper. 699 أفعى خبيثة
Viral disease. plants. 797f أمراض فيروسية، النباتات
Viridiplantae (kingdom). 513. 516. 516f. 582 النباتات الخضراء (مملكة)
Virginia creeper (*Parthenocissus quinquefolia*). 737. 737f متسلق فيرجينيا (*Parthenocissus quinquefolia*)
Virion. 523. 525 نظير الفيروس
Viroid. 536 الفيروس العاري Viroid
Virulent virus. 528 فيروس ممرض
Virus. 515f. 523–36 الفيروس
bacteriophage. *See* Bacteriophage، آكل البكتيريا، انظر آكل البكتيريا
cancer and. 535 السرطان و
classification of. 514–15 تصنيف
disease-causing. 527t. 534–35 مسبب المرض –
DNA 524. 524f. 527t DNA
emerging. 534–35 ناشئ
genome of. 524. 526 المحتوى الجيني
host range of. 524 مدى العائل
latent. 524 كامن
recombination in. 534 التهجين (إعادة الاتحاد الوراثي)

White matter. 872. 890. 890–91f
مادة بيضاء
White meat. "958"
لحوم بيضاء
White-tailed deer. 1130. 1174
الغزال ذو الذيل الأبيض
Whooping cough. 554
السعال الديكي
Whooping crane. 1160
طيور الكركي
Whorl (flower parts). 598. 598f. 837
دوائر (أجزاء الزهرة)
Whorl (leaf pattern). 732. 732f
حلقية (على شكل دوائر) (نمط الورقة)
Wild geranium (Geranium maculatum). 837f
الخبيزة البرية (Geranium maculatum)
Wild lettuce (Lactuca), hybridization between species. 436
الخس البري (Lactuca) التزاوج بين الأنواع
Wilkins, Maurice. 259
موريس ويلكنز
Willow. 752. 796. 843. 1242. 1257
صفصاف
Wilson, Edward 1208
إدوارد ويلسون
Wilting. 767. 775
ذبول
Wilts (plant disease). 554
الذبول (مرض نباتي)
Wind
الرياح
effect on transpiration. 767
تأثير في النتح
fruit dispersal by. 752. 752f
انتشار الثمار عن طريق
ocean currents and. 1214. 1214f.
تيارات المحيط و 1225
plant damage due to. 790
تلف النباتات بسبب
pollination by. 405. 405f. 840. 842.
التلقيح عن طريق 842f
seed dispersal by. 1149f
انتشار البذور عن طريق
Window leaf. 738
ورقة نافذة
Wine. 127f. 137
نبيذ
Wine-making. 611
عمل نبيذ
Wings. 960
أجنحة
of bats 705. 960. 960f
الخفافيش
of birds. 960. 960f
الطيور
development of. 494. 494f
التكوين الجيني
evolution of. 494–95. 495f
تطور
of insects. 495. 495f. 667. 674. 675f. 960
في الحشرات
of pterosaurs. 960. 960f
الديناصورات
Wing traits, in fruit fly. 244f. 245
صفات الأجنحة، في ذبابة الفاكهة
Winter bud. 824
برعم الشتاء
Winter habitat, for birds. 1249. 1249f
بيئة شتوية، للطيور
Winter solstice. 1212f
إنقلاب شتوي
Wishbone. 464f
عظم ترقوة
Wiskott–Aldrich syndrome. 246f
تناذر وسكوت- الدريش
Wiwaxia. 632f
Wiwaxia
Wnt pathway. 1106
مسار wnt
Wobble pairing. 294
الازدواج المتذبذب
Wolf. 421f. 428f. 1146. 1147f. 1182. 1220
ذئب
captive breeding of. 1257
التكاثر بالأسر
Wolf spider. 669
عنكبوت الذئب
Wolverine. 1220
الشره
Wood. 720. 725–26. 725f
خشب
WOODEN LEG gene, in *Arabidopsis*. 737. 737f
جين *WOODEN LEG*، في نبات رشاد الجدران
Woodpecker. 701t. 703
نقار الخشب
Woodpecker finch (Cactospiza pallida). 9f. 416. 416f. 445
حسون نقار الخشب (Cactospiza pallida)
Woodward, Robert. 795
روبرت وودورد
Woody plant. 720. 730. 732. 847–48
نبات خشبي
Word salad. 888
سلطة كلمات
Worker bee. 1068. 1128. 1140–41. 1140f
نحلة عاملة
Wound healing. 200
التئام الجروح
Wound response, in plants. 796–97. 797f
استجابة الجرح، في النباتات

X

X chromosome. 239–40. 239t
كروموسوم X
of fruit fly. 239. 243
ذبابة الفاكهة
human. 239–40. 246f
الإنسان
inactivation of. 241. 241f
تثبيط فعالية
nondisjunction involving. 250. 250f
عدم الانفصال
Xenoturbellida. 629f
زينوتيربلدا
Xianguangia. 632f
Xianguangia
Xnr proteins. 1104
بروتينات Xnr
X-ray diffraction pattern, of DNA. 259f، 60–259
أنماط انحراف (حيود) الأشعة السينية لـ DNA
Xylem. 588. 719. 725. 730f. 733–34f
خشب
primary. 721f. 725. 729f. 730. 733f
أولي
secondary. 721f. 725. 733f
ثانوي
water and mineral transport through. 757- 70. 761f. 764- 66f. 769 - 70 f
نقل الماء والأملاح المعدنية
XYY genotype. 250
الطراز الجيني XYY

Y

YABBY gene, in *Arabidopsis*. 736f
جين *YABBY* في نبات رشاد الجدران
YAC. *See* Yeast artificial chromosome
YAC. انظر كروموسوم الخميرة الصناعي
Y chromosome. 239–40. 239t. 1069. 1069f
كروموسوم Y
nondisjunction involving. 250
عدم الانفصال
Yeast. 610–11. 611f
الخميرة
cell division in. 187f
الانقسام الخلوي في
chromosome number in 188t
عدد الكروموسومات في
ethanol fermentation in. 127f
التخمر الكحولي في
experimental systems using. 611–12
استخدام الأنظمة التجريبية
fermentation pathways in. 610–11
مسارات التخمر في
genome of. 355f. 473t. 611
المحتوى الجيني في
Yeast artificial chromosome (YAC). 330. 353–54. 611–12
كروموسوم الخميرة الصناعي (YAC)
Yellow-eyed junco (*Junco phaeontus*). 1132
طيور الجنك أصفر العينين (*Junco phaeontus*)
foraging behavior. 1132
سلوك جمع الغذاء
Yellow fever. 527t
الحمى الصفراء
Yellow star thistle. 1251
نبات شوك النجمة الصفراء
Yellowstone Park, return of wolves to. 1257
متنزه يلوستون، عودة الذئاب
Yersinia, type III system in. 553
يرسينيا، نظام النوع الثالث في
Yersinia pestis. 365t. 555t
Yersinia pestis
Yew. 589t. 594. 596
الطقسوس
Yoboia. 632f
Yoboia
Yolk. 1070. 1092–94f. 1097f
مح
Yolk plug. 1096. 1096f
سدادة محيّة
Yolk sac. 694–95. 694f. 704f. 1072. 1098. 1098f. 1108f
كيس المح

Z

Z chromosome 239t
كروموسوم Z
Z diagram. 154. 155f
المخطط Z
Zebra dove. 1185
حمامة الحمار الوحشي
Zebra finch, foraging behavior. 1131–32
حسون حمار الوحش، سلوك جمع الغذاء
Zebrafish. 370
سمكة حمار الوحش
Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). 655. 1250–51. 1251f
بلح البحر المخطط (*Dreissena polymorpha*)
Zinc. 114. 786. 980
الزنك
in plants. 776. 777t. 778
في النباتات
deficiency of. 777f
نقص
Zinc finger motif. 306. 307f
موتيف إصبع الزنك
Z line. 953–54. 953–54f
خط Z
Zoecium. 664. 664f
حجيرة
Zona pellucida. 1088. 1089f
منطقة شفافة
Zone of cell division. 727–28.
منطقة انقسام الخلية 727–28f
Zone of elongation. 727. 727f. 728
منطقة الاستطالة
Zone of maturation. 727. 727–29f. 728–30
منطقة النضج
Zoospore. 575
بوغ حيواني
Zygnematales. 516f
Zygnematales
Zygomycetes. 604. 604f. 609. 609 f
فطريات زيجوتية
Zygomycota (phylum). 607f. 607t. 608
فطريات زيجوتية (قبيلة)
Zygosporangium. 609. 609f
محفظة الأبواغ الزيجوتية
Zygospore. 584f. 609. 609f
بوغي زيجوتي
Zygote. 206. 206–7f. 370. 861. 1068. 1078. 1087
زيجوت (بويضة مخصبة)
plant 742. 742f. 845
النبات