

7

التكوّن التشكلي حيث يلتقي الشكل مع الوظيفة

«مسرح المعركة الرئيسي... هو مشكلة علاقة الوظيفة بالشكل.
هل الوظيفة نتيجة ميكانيكية للشكل، أم هل الشكل مجرد مظهر
من مظاهر الوظيفة أو النشاط؟ ما هو جوهر الحياة، التنظيم أم
النشاط؟»

ي. س. روسل (1)

«هناك برنامج أبحاث واضح لبحث الأشكال الحيوية على أنها
أشكال طبيعية، كجاذبات في فضاء حقل الديناميكية الشكلية.»

ب. غودوين (2)

البناء الديناميكي للخلايا حقيقيات النوى

القوة والمطاوعة

النمو القمي

حدد لي محوراً

خلايا المتحولات: أشكال في تدفق

ترتيب الأهداف

بحثاً عن الكلية

بدأ علم الأحياء كعلم شهودي، يركز على شكل العضويات وأجزائها؛
أما بالنسبة لعامة الناس، فإن سحر العالم الحي لا يزال ينبع من تنوع وجمال

الأشكال. ولم لا؟ نحن كائنات بصرية ونتعرف على عالمنا أولاً وقبل كل شيء بما نستطيع رؤيته؛ لولا هذه الأشكال، لما استطعنا أن نتعرف على العضويات أو نفكر في طبيعتها.

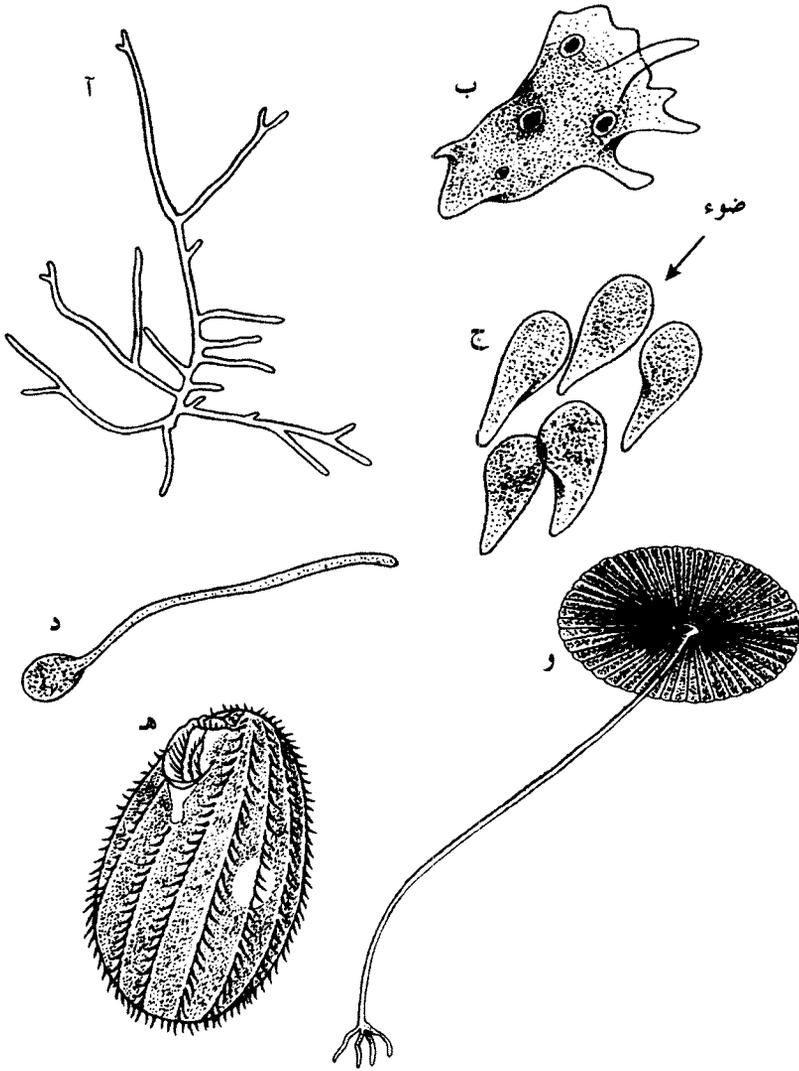
يميل العلماء إلى النظر إلى الموضوع من زاوية أخرى. في القرن التاسع عشر و بعد ظهور التطور كإطار موحد لكامل علم الأحياء، حلت الوظيفة محل الشكل كينبوع الإلهام؛ وهذا ميل تعزز في القرن العشرين، مع تحول علم الأحياء إلى علم تجريبي. تدور الفزيولوجيا، والكيمياء الحيوية، والآن علم الأحياء الجزيئي حول نشاطات العضويات، أو الخلايا، أو الجزيئات، التي وصفت وصفاً وافياً بالتعبير الكيميائية. هناك ميل لنبد أشكال هذه الأشياء كمظهر ثانوي لا يمكن تعلم أي شيء جوهري منه.

مثل ي. س. روسل في عصره، فإنني لن أخفي «تعاطفي مع الموقف الوظيفي»، خاصة مع الاعتقاد بأن التنوع والانتقاء من أجل الأداء الوظيفي (وليس من أجل قوانين الشكل) هما أساس عمارة العالم الحي. لكن استبعاد الشكل من عالم بحثنا قد أفرط كثيراً، لأن الشكل والوظيفة يتشابكان في الواقع، وتتشابك القوانين الفيزيائية مع القيود التاريخية على جميع المستويات من الجزيئات إلى العضويات. لذلك فإنني متشجع بالاهتمام المتجدد الحديث بالعلاقة بين الوظيفة والشكل، وخاصة العمليات التي تكمن وراء التكون التشكلي الحيوي. تنظر أقلية من علماء الأحياء، بهدوء وبدون جعجعة وسائل الإعلام، ما بعد النموذج الجيني وهم يعيدون اكتشاف العضويات. بالنسبة لنا، كما كان الحال لأسلافنا قبل داروين، فإن العضويات أشياء «كاملة»: نماذج تحافظ على نفسها مستمرة في الزمان والمكان. يصبح الشكل من وجهة النظر هذه أساسياً مرة أخرى، التعبير المبدئي عن هوية العضوية ونقطة انطلاق لاستكشاف المستويات الأعلى من النظام الحيوي.

فكر للحظة في عينات العضويات حقيقية النوى وحيدة الخلية التي تظهر

في الشكل 1.7، والتي ستظهر في نصوص كثيرة في هذا الفصل والفصول اللاحقة. كيف تنشأ هذه الأشكال مع نمو الخلية، وانقسامها، ومرورها في دورة الحياة؟ كيف تتحول الأشكال في سياق التطور، أو تتجدد بعد الأذية؟ كيف تنقل هذه الأشكال بأمانة، جيلاً بعد جيل، حتى أن لمحة واحدة تكفي عادة لتحديد نوع ما ويمكن للمرء أن يتعرف على البارامسيوم في كهرمان عمره 60 مليون سنة؟ هل يمكن للمرء أن يتبين القوى التي تحافظ على بعض الأشكال ثابتة دهوراً من الزمن بينما تغير الأخرى شكلها في أوقات جيولوجية؟ وماذا تعني هذه الأشكال: هل هي نتاج الانتقاء الطبيعي، أم حوادث في التاريخ الحيوي، أم تعبير عن قوانين الأشكال؟ ترسم مثل هذه الأحاجي مجال الأبحاث المعاصرة في طبيعة وأهمية شكل الخلايا. إن الهدف، الذي بدأ يصبح موضع تركيز، هو تخطي وصف الحوادث التي قدمتها أجيال من علماء الأحياء المجهريين، والتي تتضخم اليوم بالتشريح إلى المستوى الجزيئي. نحن نعمل جاهدين لجعل هذه الأشكال مفهومة كمظاهر لعمليات متلاحمة سببية على المستوى الخلوي (بمقاييس ميكرومتر أو ميليمتر)، يتحكم فيها كل من التفاعلات الجزيئية المحلية ومبادئ التنظيم الشاملة.

يدخل علم التشكل وعلم التكوّن التشكلي ضمن العلوم الفيزيائية (فكر في البلورات، أو في الطريقة التي نحتت فيها الأنهار الجليدية الجبال)، لكن علم الأحياء هو موطنهما الخاص، بفضل العلاقة الحميمة بين الشكل والوظيفة. إن الأشكال الحية، مثل الأشكال غير الحية، تنتجها القوى الفيزيائية وتخضع لقوانين الفيزياء، لكن في الأحياء، يقيد الهدف القوانين الفيزيائية ويعطيها جوهرها. إن حقيقة أن الـ «د.ن.أ. DNA» هو خيط خطي بينما البروتينات كروية تقريباً بحواف مجمعة هي في آن واحد سبب ونتيجة وظائفها الحيوية، يجب أن يهتم عالم التشكل الجزيئي بالتاريخ قدر اهتمامه بالكيمياء. يجب أن يصح نفس الشيء على المستوى العضوي؛ لكن تعقد



الشكل 1.7 معرض للعضويات الدقيقة حقيقيات النوى. (أ) غصينات فطر يافع؛ قطر الخيط 10 ميكرون. (ب) متحولة، مايوريللا، في تجولها؛ الطول 25 ميكرون. (ج) أجنة بلفيتا تتطور بشكل متزامن تحت ضوء وحيد الجانب من قمة الصفحة؛ الطول 300 ميكرون (د) الأومابيسيت، قطر الخيط 10 ميكرون (هـ) التتراهايمينا المهديبة، التي لها فم وصفوف من الأهداب؛ الطول 30 ميكرون (و) الأشنة الخضراء العملاقة وحيدة الخلية أكتابولاريا المتوسطة التي تملك قبضة وجذع وقبعة تكاثرية؛ الطول عدة سنتيمترات.

النماذج يجعل العلاقة بين الكيمياء والتاريخ مبهمة. إن توليد، واستمرارية، وتطور النماذج الفراغية ذات المقاييس الكبيرة يحدد المواضيع الرئيسية للتطور الحيوي، وهو موضوع يبقى اليوم محيراً قدر ما هو فاتن. حفاظاً على الحدود التي وضعتها في هذا الكتاب، فإن هذا الفصل يعالج الخلايا والعضويات وحيدة الخلية وليس الذباب والضفادع «المعنية» أكثر بالموضوع. لقد كان مختبري مشغولاً في العقدين الأخيرين من الزمن بالأبحاث حول شكل ووظيفة العضويات الدقيقة حقيقيات النوى؛ إن بعض التداخل مع المقالات السابقة (3) أمر لا بد منه، لكنني آمل أن الزمن قد صقل مفهومي.

لقد تحولت الأبحاث على علم التكوّن التشكلي، شأنها شأن معظم أبحاث الفروع الأخرى من علم الأحياء، إلى أبحاث جزيئية إلى حد استحواذي. يبدو أن الإيمان السائد، الذي نادراً ما يذكر لكنه واضح بما فيه الكفاية، هو أنه عندما يكتمل فهمنا للأجزاء الجزيئية، فإن مبادئ التنظيم سوف تبرز بشكل تلقائي بشكل أو آخر. لا بد أن القارئ قد أدرك مسبقاً أنني لا أتفق مع ذلك الاعتقاد. على العكس، فإنه يبدو لي واضحاً أن التفسير السببي، الحركي والشامل للنظام الخلوي يتطلب مزاجاً بين النظرة من الأسفل للأعلى للكيمياء الجزيئية مع المنظور من الأعلى للأسفل للفيزيولوجيا، علم الأنظمة المعقدة. إن هدف هذا الفصل هو النظر في الحد الذي وصل إليه هذا التزاوج. ينتظم هذا الهدف، بتركيزه على تمفصل القطع وليس على دقائقها - على القوى، والجريان والتوجهات - مع تقاليد الفيزيولوجيا الخلوية. يجري خيط واحد بين د. أركي تومبسون عبر كونراد وادينغتون وتريسي سونيبورن، إلى المعاصرين من أمثال جوزيف فرانكل، وبرايان غودوين، وليونيل هاريسون وليونيل جافي. أنا فخور بأن أعتز بما أدين به لهؤلاء الباحثين وغيرهم، لأن وجهة نظرهم في الحياة هي وجهة نظري.

البناء الديناميكي للخلايا حقيقيات النوى

تمثل الخلايا حقيقيات النوى بالنسبة للخلايا طلائعيات النوى ما يمثله القصر المنيف بالنسبة لشقق الاستديو الصغيرة. إن شقة الاستديو الصغيرة تنفع لكافة الأغراض، لكنها ليست مثالية لأي منها. أما القصر، فبما أنه أكبر وأعقد، فهو يحتوي على حجرات مخصصة للمطبخ، والمكتبة، وغرفة الألعاب. تماماً بنفس الطريقة، تحتوي الخلايا حقيقيات النوى على نوى حقيقية فيها صبغيات وغشاء نووي مرصع بالثقوب، وفيها عضويات لإنتاج الطاقة، وشبكة واسعة من الأغشية الداخلية، وهيكل خلوي. ماذا يفيد كل ذلك البناء؟ إن جزءاً من الجواب هو ببساطة أن الخلايا حقيقيات النوى أكبر عادة بكثير من الخلايا طلائعيات النوى. إن الخلايا الجرثومية صغيرة إلى الحد الذي يكفي بأن تضع كامل جيناتها في خيط منفرد وأن تترك الانتشاريتولى توزيع المستقلبات ومنتجات الجينات. تملك الخلايا حقيقيات النوى (مع بعض الاستثناءات) عدداً من أنواع الجينات والبروتينات في كل خلية أكبر بعشر مرات وحجماً أكبر بألف ضعف ولكن نسبة سطح - إلى - حجم واحد إلى عشرين مما تملكه الجراثيم. إن تصميمها يتطلب تخصص الغشاء البلاسمي في الاتصالات مع العالم الخارجي، بينما تتولى العضيات الداخلية مهمة توليد الطاقة؛ بينما ترتبط سقالة من العوارض، والسكك، والأنابيب جميع العمليات الخلوية في وحدة متماسكة.

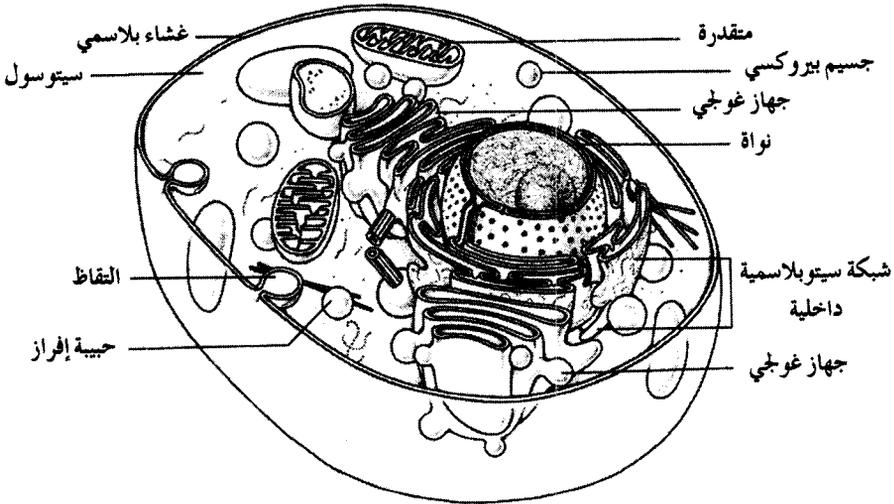
الافتراض هو أن التطور الانتقائي للهيكل الخلوي والأغشية داخل الخلية مكنت من تكاثر الخلايا الأكبر مبدية تشكلاً متنوعاً ومعقداً. مهما يكن، من المفيد أن نفحص الخلايا حقيقيات النوى من وجهة نظر التصميم (الهندسة العكسية)، كطاقم متنوع من أجزاء تخضع لقيود خاصة ولوظائف هادفة. إن الوظيفة موضع اهتمامنا هنا هي بناء أشكال معقدة على مستوى أعلى بكثير من الجزيئات، بقياسات من الميكرومتر إلى المليمتر (وأبعد من ذلك: لا بد أن العصبونات التي تتحكم برقبة الزرافة تقيس عدة أمتار طولاً).

تلعب الأغشية الداخلية والهيكل الخلوي دور البطولة في إحداث النظام على المستويات الكبيرة.

تملك الخلايا حقيقيات النوى صنفين من البنيات الداخلية المرتبطة بالأغشية. تشكل الأولى عضيات متميزة: المتقدرات، حبيبات اليخضور، الجسيمات البيروكسية و(في حالة فرطيسات لا هوائية معينة) الجسيمات الهدروجينية. إن هذه الكائنات ذات قرابة بنيوية ووظيفياً بطلائعيات النوى، ومن المعروف اليوم أنها تنحدر من تكافل داخلي جرثومي قديم (الفصل 8). الموضوع هنا هو الصنف الثاني، نظام الأغشية الداخلية الحركي، الذي يتضمن الغشاء النووي، والشبكة البلاسمية الداخلية، وجهاز غولجي، والجسيمات الحالة والحوصلات. إن هذه العناصر الدائمة إلى حد ما والتي يسهل التعرف عليها تتصل مع بعضها بشبكة متشعبة من الأنابيب والحوصلات تملأ معظم حجم السيتوبلازما وتربط العناصر المركزية مع بعضها البعض ومع الغشاء البلاسمي. يظهر الرسم التمثيلي (الشكل 2.7) خلية حقيقية النوى كمتاهة شفافة من السطوح الغشائية التي تحدد حجيرات ذات تكوين ووظائف متخصصة، كلها تتوضع مكانياً خارج السيتوبلازما الحقيقية وترتبط، على الأقل بأوقات متقطعة، مع الخارج. لا يزال هذا الشرح لا يفي الطبيعة الحركية لجهاز الأغشية الداخلية حقها. إن ما نسميه البنية الفائقة يشبه كثيراً صورة أنية خاطفة لجريان متقلب للأغشية والمواد المتعلقة بها، من النواة إلى المحيط ومن السطح إلى المركز.

تدور وظائف نظام الإغشية الداخلية بشكل أساسي حول مرور الجزيئات الكبيرة والأشياء الأكبر. إن الخلايا التي تعيش على هضم الفريسة، مثلما تفعل المهدبات، يجب أن تدخل جزيئات الطعام وتهضمها؛ إن نظام الأغشية الداخلية هو جزء من الجهاز الذي تأكل الخلية من خلاله (وفي نفس الشأن، تشرب من خلاله). تتوضع الجينات في النواة، لكن كثيراً ما يجب على منتجاتها أن تنقل إلى أماكن بعيدة؛ يقوم نظام الأغشية الداخلية بهذا

النقل. إن إحدى الوظائف الأساسية للنظام هو إفراز البروتينات والسكريات الكثيرة، بما فيها طلائع جدار الخلية. في الخلايا ذات الجدار، يكون الإفراز الموضوعي هو مفتاح النمو والتكون التشكلي، ويكون التنظيم الفراغي لنظام الأغشية الداخلية ذاته مندمجاً في فزيولوجيا كامل العضوية.



الشكل 2.7 متاهة من الأغشية، من دي دوف، 1984، بإذن من اتحاد شركات دي دوف و دبليو، هـ. فريمان وشركته.

لا بد أن ميزات نقل البضائع عن طريق الحاويات المغلقة التي تحمل عنواناً قد اكتشف باكراً في تطور الخلية حقيقية النوى، حيث أنه أحد سماتها الأساسية. للتوضيح، خذ مثلاً طريق بعض البروتينات التي مصيرها الإفراز في الوسط الخارجي (الشكل 2.7). تنتسخ الجينة المعنية في النواة، ويصدر الـ «ر.ن.أ. RNA» الرسول إلى المنطقة المحيطة من الشبكة البلازمية الداخلية. إن الجسيمات الريبية المرتبطة بهذه الأغشية تترجم الرسالة، وفي نفس الوقت تطرح سلسلة البروتين النامية إلى لمعة المتاهة. بعد الانتقال في هذه الأنابيب، يدخل البروتين في صنف معين من الحويصلات التي تتبرعم

من الشبكة البلاسمية الداخلية وتحمل شحنتها إلى المحطة التالية على الطريق، معقد غولجي. يعمل جهاز غولجي، الذي هو عادة كومة وفيرة من الحويصلات المرتبطة بالأغشية كمحور توزيع لطرق الإفراز. تفرز هذه البروتينات ويحصل عليها تعديلات كيميائية تضع عليها عنوان وجهتها النهائية. قد تحمل كل من الحويصلات المتعاقبة في الكومة مرحلة معينة، وهي ترتبط عادة من خلال حويصلات متحركة تبرعم من أحد الأوعية لتتحد بالوعاء التالي. في النهاية، يحمل البروتين المعالج والمعنون بالشكل الكافي بصنف آخر حتى من الحويصلات إلى الغشاء البلاسمي، حيث يحصل الإفراز الحقيقي. يشتمل الالتقاط على اتحاد الحويصل المفرد مع الغشاء البلاسمي بحيث تتحرر شحنة البروتينات إلى الخارج. ينظم الالتقاط عادة من قبل الخلية، التي تتحكم في كل من مكانه وزمانه.

هناك حالياً اهتمام متحمس بالآليات الجزيئية التي تتواسط جميع مظاهر هذه العملية: نقل البروتينات عبر الأغشية، بناء وتشكيل الحويصلات الناقلة، آليات الاتحاد وتنظيمها. يمكن أن تقرأ التفاصيل في أي كتاب مدرسي عن علم الأحياء الخلوي وفي تيار مستمر من المقالات المتخصصة التي تراجع الموضوع. إن مواضيع الشكل والتنظيم الشامل للنظام ليست بنفس الشعبية. لماذا، على سبيل المثال، تحافظ هذه الأغشية السائلة الشهيرة على شكلها؟ كيف يكتسب نظام الأغشية الداخلية ككل توجهه ومكانه الفراغيين؟ الجواب القصير هو أن نظام الأغشية الداخلية معلق على الهيكل الخلوي كما ينشر الغسيل على الحبل، وبذلك يشارك في النظام الحركي بعيد المدى للخلية ككل.

بايجاز، فإن الهيكل الخلوي مسؤول عن الاندماج الحركي للفضاء الخلوي؛ ومع الشرح، فإن هذه العبارة تغطي مجموعة من الأفعال والتفاعلات، التي يتوسطها طاقم كبير ومتنام من البروتينات. يمكن أن تنفذ بعض وظائف الهيكل الخلوي في موقع بناء من قبل السقالات، والحوارض،

والدعائم، والسكك، والأسلاك والبكرات. إنها تقدم الدعم الميكانيكي إضافة إلى القوة الحركية: «عظام الخلية» و«عضلاتها»، كما يقول كريستيان دي دوف. ينظّم مرور الحويصلات الموصوف أعلاه جزئياً بشبكة عنكبوتية من السكك، تنتقل عليها الحويصلات بمساعدة بروتينات محركة يغذيها الأدينوزين ثلاثي الفوسفات بالطاقة. إن العضيات، بما فيها نظام الأغشية الداخلية، تحافظ على مكانها لأنها تتبارز من زركشة خيوط الهيكل الخلوي.

في الخلايا التي تفتقر إلى الجدار، مثل الخلايا الحيوانية في المزارع الخلوية، يعمل الهيكل الخلوي أيضاً كإطار بنيوي. توازن العناصر القاسية بشكل منفعل القوى الفعالة التقلصية التي تأتي من المحيط، وإن هذا التعاكس بين القوى والمقاومات هو الذي يحافظ على كيان الخلية. يبدو أنه لا يوجد مثال مرض عن هذا النوع من البنيات في الحياة اليومية. وضع إنغبر (4) مثلاً في البنيات المبنية على الشدة، التي يدعمها التفاعل بين العناصر القاسية والمتوترة .

إن الآليات البنيوية مظهر واحد، والحركية هي المظهر الآخر، حيث أن الهيكل الخلوي يتماسك بفضل المصروف المستمر من الطاقة، وهو عرضة لإعادة هيكلة مستمرة. يشتمل الانقسام، على سبيل المثال على انحلال الكثير من الهيكل الخلوي؛ يعاد استخدام عناصره خدمة لانقسام الخلايا، ومن ثم يعاد تشكيلها في نظامها السابق. إن كل شيء يتدفق، لكن بطريقة هادفة منظمة. لا يمكن فهم التكون التشكلي ولا أي نشاط خلوي آخر للخلايا حقيقتاً النوى بدون فهم الهيكل الخلوي.

تمثل الأنابيب الدقيقة والخيوط الدقيقة ما تمثله العوارض والأسلاك للهيكل الخلوي. هذان العنصران متتامان في الخواص والوظائف الميكانيكية، وكل منهما مطلوب لتحديد ودمج الفضاء الخلوي؛ إنهما يشكلان عنصرين شاملين في بناء الخلايا حقيقية النوى، لكنهما لا يوجدان في الخلايا

طلائعيات النوى. كما يدل اسمها، فإن الأنابيب الدقيقة هي أنابيب مجوفة مصنوعة من شرائط متوازية من التيوبولين المتكوتر (عادة 13 شريط، لقطر 25 نانومتر). إن هذه الشرائط قوية، وأحياناً متينة، وتقاوم كلاً من الشد والضغط تماماً كما تفعل أنابيب الفولاذ. أما الخيوط الدقيقة، وهي شرائط مزدوجة من الأكتين المتكوتر، فهي أقل ثخانة (قطر 6 - 7 نانومتر) وأكثر مرونة؛ إنها تطبق الشدة أو تقاومها، كما تفعل الحبال. في الخلية، تفتل الخيوط الدقيقة المفردة مع بعضها البعض لتشكيل حبالاً أثخن. تصنع الأنابيب الدقيقة السقالات، بينما تشكل الخيوط الدقيقة الشبكات، والأسلاك، ويستطيع كل منهما أن يعمل كسكة لنقل الشحن.

إن الأكتين هو أحد أكثر البروتينات الخلوية توفراً وهو موجود بشكل شبه شامل. التيوبولين أقل توفراً لكنه معروف لكل طالب أحياء على أنه المادة التي يصنع منها مغزل الانقسام. إن كلاً من المادتين مادة بناء شائعة ومتعددة الاستعمال، تشكل بنماذج مختلفة، وتوضع في استعمالات متنوعة بمساعدة مجموعة ضخمة من البروتينات «المساعدة». يجب أن تتلقى هذه البروتينات المساعدة الإطراء على المهمات المتخصصة التي يقوم بها الهيكل الخلوي نيابة عن الخلية الأم. تثبت البروتينات المساعدة الخيوط، حيث تقصها وتلصقها مع بعضها البعض ومع البنيات الأخرى. أما البروتينات المحركة فقد تدخل في صناعة النمو: نحن نعلم أكثر من 30 نوع من الكينسين، وهو بروتين محرك يتحد بالأنابيب الدقيقة، وعدداً مشابهاً من الميوزينات، التي تقدم الطاقة لحركة خيوط الأكتين والحركة على طول هذه الخيوط. تنظم هذه العمليات وعمليات أخرى بعدد متزايد من الإشارات، لكل منها مجموعته الخاصة من بروتينات المستقبلات، والنواقل، والمفاتيح. إن الأساس الجزيئي لوظائف الهيكل الخلوي هو حالياً أحد أكثر مناطق الأبحاث كثافة في علم الأحياء الخلوي، لكنه يقع خارج نطاق هذا الفصل الذي يعنى بالمستويات الأعلى من النظام.

تجد العناصر الجزيئية للهيكل الخلوي، وهي حبيبات بحجم نانومترات، مكانها في بنيات ووظائف خلوية أكبر بثلاثة أو خمسة مقاييس من الحجم. إن لمستوى الجزيئات الفائقة هذا من التنظيم لبنات بنائه ونماذجه الخاصة المتميزة. خذ الأنابيب الدقيقة مثلاً. يحدد الأنبوب ذاته، وهو معقد ذاتي التجمع من مثنويات التيوبولين ألفا وبيتا، المستوى الأول، لكن مكان وزمان التجمع الذاتي ليسا عشوائيين البتة. إن نمو الأنابيب الدقيقة (على الأرجح، حزمة منها) يتمركز على بنية متخصصة، مثل الأجسام القاعدية التي تبرعم منها الأهداب أو الجسيم المركزي في خلايا الثدييات. تسمى مثل هذه الأنظمة مراكز تنظيم الأنابيب الدقيقة، وتنمو الأنابيب بنمط مستقطب بحيث أن التجمع يحصل بشكل أساسي في النهايتين البعديتين. كذلك يحصل التفكك، وتميل الأنابيب الدقيقة النامية إلى الانكماش بشكل دوري بينما تستكشف محيطها. لكنها عندما تواجه موضع التقاط (على الصبغي خلال الانقسام، أو على غشاء الخلية)، فإن الأنبوب الدقيق يتثبت ويصبح جاهزاً لمهامه الميكانيكية. تأخذ الخيوط الدقيقة شكل شبكة منتظمة أو غير منتظمة، بألياف ثخينة أو رفيعة، لويحات صلبة أو قطع منقولة، كل ذلك استجابة لتغيرات درجة الحموضة، وتركيز الكالسيوم أو جزيئات أخرى تعطي الإشارة. لا يمكن أن يتنبأ المرء بشكل أو وظيفة هذه التجمعات المركبة من صفات بروتيناتها المكونة، ولكن عندما ينظر إليها في سياق الخلية الأم فإن ترتيب الجزيئات يصبح مفهوماً تماماً.

من وجهة نظر عالم الكيمياء الحيوية أو عالم الفزيولوجيا الخلوية، فإن كيفية عمل ونمو الهيكل الخلوي يعطي شكل الخلية. لكن كيف فُصل الهيكل الخلوي ذاته بحيث أن وظائفه تتوافق مع «خطة» الخلية الشاملة وتعطي شكلها الخاص مرة بعد مرة؟ إن التنظيم الخلوي هو نتاج هرم من العمليات. عندما نفهم كيف يظهر النظام الشامل من تسلسل التفاعلات المحلية، فإن علم التكون التشكلي سوف يبقى يمثل أحجية متحديّة؛ لكنه لن يعود لغزاً غامضاً بعد.

القوة والمطاوعة

نشر كتاب عن النمو والشكل لـ د. أركي تومبسون لأول مرة سنة 1917. لم يتوقف منذ ذلك الوقت عن الطباعة. إن هذا أمر نادر يشاركه فيه كتاب أصل الأنواع لداروين لكن ليس الكثير من كتب علم الأحياء الأخرى. إن هذا التقارب في وضع الكتابين ليس مجرد نزوة، حيث أن داروين وتومبسون يمثلان طريقتين متتامتين ومتعاكستين للنظر إلى العالم الحي. لم يرفض تومبسون فكرة التطور بالانتقاء الطبيعي؛ لكنها لم تكن تثير اهتمامه كثيراً، لأنها لم تكن تعطي الكثير من البصيرة في توليد الأشكال الحيوية ومعناها. أما الفيزياء، من ناحية أخرى، فقد كانت تعطي تلك البصيرة. «إن شكل .. أي جزء من المادة، سواء كانت حية أو ميتة، وتبدلات الشكل الظاهرة في حركتها ونموها، قد يمكن أن توصف في جميع الحالات على أنها أثر قوة. باختصار، فإن شكل شيء ما هو «مخطط القوى»، بهذا المعنى على الأقل، الذي نستطيع منه أن نقدر أو نستخلص القوى التي تعمل أو عملت على هذا الشيء (5). لا نزال نستطيع أن نقرأ كتاب تومبسون بسعادة وأن نستفيد منه بتعلم أشكال أصداف البحر، والأوراق والقرون؛ الزوايا التي تأخذها أشواك الإسفنجيات أو تقسيمات خلية النحل؛ وكيف يمكن ببعض القواعد البسيطة تحويل الغطاء الصلب الواقى لسرطان إلى غطاء سرطان آخر. يجب علينا أيضاً أن نتبنى وجهة نظر تومبسون إذا كنا نأمل بأن نفهم كيف تحصل أشكال الجزيئات، والعضويات، والخلايا، لأنها تنتج هي أيضاً بسبب قوى فيزيائية (5). إن التحدي هو تعيين القوى المعنية، وتحديد كيف يتوضع عملها في الزمان والمكان.

خصص تومبسون فصلاً واحداً لأشكال الخلايا والعضويات وحيدة الخلية، أعطى فيه الاقتراح بأن الكثير من الأشكال الحيوية تنشأ من التوتر السطحي. تنتج هذه القوة عن التجاذب المتبادل بين الجزيئات في المحلول، وهي تعمل بشكل مواز للسطح. في الأشياء التي يحكمها التوتر السطحي،

فإن الشكل الحاصل سيكون هو الذي يملك أصغر مساحة سطح تتوافق مع الحجم ومع القيود الميكانيكية. إن الكرة هي أبسط الأشكال من هذا النوع وأكثرها معرفة، لكنها ليست أبداً الشكل الوحيد. لقد لاحظنا في الفصل السابق أن فقاعات الصابون، التي تتحدد صفاتها بالتوتر السطحي في فلم من الماء الممزوج بالصابون، يمكن أن تصنع بحيث تأخذ أشكالاً متنوعة بمساعدة دعائم بنيوية: يمكن للفقاعة التي تنفخ من زوج من الحلقات أن تكون أسطوانية طالما أن طولها لا يتجاوز محيطها. إن الكرات والأسطوانات شائعة في عالم الأحياء الدقيقة، ولقد لاحظ تومبسون حالات فيها أشكال من فئات أخرى مبنية على شكل القطع المكافئ أو القطع الناقص والتي تخضع لقوانين الحد الأدنى للسطح. هل التوتر السطحي هو الذي يصنع شكل البيضة الكروية أو صناعة الليف المسطحة.

ليس التوتر السطحي بالمعنى الحرفي، لكن شيئاً شبيهاً به. أشار جون ت. بونر في مقدمته كمحرر لفصل تومبسون أنه كان واضحاً جداً في أيام تومبسون أن التوتر السطحي للأغشية الدسمة كان أصغر من أن يحدد شكل الخلية. مع ذلك، فإن السطوح الخلوية كثيراً ما تكون عرضة لقوى تقلصية تعمل على مستوى الشبكة المبطنة من خيوط الأكتين. من وجهة نظر التكون التشكلي، فإن الطبيعة الفيزيائية للقوة أقل أهمية من الملاحظة العامة بأن الطبقات السطحية كثيراً ما تتصرف وكأنها سائل، وتأخذ تشكيلاً يقلل إلى أدنى حد مساحة السطح مقابل أي حجم معطى وأية قيود ميكانيكية. إن التوتر السطحي بالنسبة للفيزيائي هو مقياس لكمية العمل الذي يجب القيام به لزيادة السطح بزيادة وحدة واحدة، وهو ثابت بالنسبة لأي سطح معين. إن «توتر الغلاف» بالنسبة لعالم الأحياء، هو بنفس الطريقة مقياس للعمل المطلوب للتغلب على مجموع القوى المتلاحمة، لكنه قد يتفاوت حسب الموقع والحالة الاستقلابية في أية لحظة ما. لقد صادفنا تطبيقاً على ذلك المبدأ في الفصل السابق، وسوف يتكرر ذلك في مظاهر أخرى لاحقاً.

إن الخلايا عرضة أيضاً لقوى معاوضة أخرى، وبالتحديد الضغط المائي الذي يميل لأن يوسع الحجم ويمد السطح. ينشأ ذلك لأنه، كقاعدة، فإن تركيز الجزيئات والشوارد في السيتوبلازما يزيد عن تركيزها في الوسط؛ لذلك فإن الماء يميل لأن يتدفق إلى الداخل، مما يزيد في حجم السيتوبلازما. إن ما يحصل بعد ذلك يعتمد على ما إذا كانت الخلية محاطة بجدار قوي أم لا. في معظم الجراثيم، والفطور، والأشنيات، والنباتات يقاوم الجدار زيادة الحجم. إن الضغط المائي الناتج، أو ضغط الانتفاخ، يسبب شدة على الجدار ويعتقد عامة بأنه جزء من الآلية التي تتوسع فيها الجدران؛ لقد تم شرح ذلك في السياق الجرثومي في الفصل الماضي. أما بالنسبة للخلايا التي لا يحميها جدار، مثل خلايا الحيوانات والكثير من الفطريات، فإن تدفق الماء يهدد بالانتفاخ وفي النهاية التمزق. تطوق المشكلة في واحد من عدة طرق. تحافظ الخلية التي تعيش في أوساط مركزة نسبياً، مثل الدم أو المصل أو ماء البحر، على توازن السوائل بطرح الملح باستمرار في الوسط؛ يقلل ذلك تدفق الماء بإنقاص الممال الحلولي بين الخلية ومحيطها. تنظم الخلايا التي تعيش في الماء العذب، والكثير من الخلايا الأخرى أيضاً، تركيز المواد المذابة السيتوبلازمية؛ حتى أن بعضها يطرح الماء من السيتوبلازما بمساعدة جهاز يشبه الكلية يسمى الحويصل المتقلص. على كل حال، فإن الضغط المائي لا يزال مستمر حتى في الخلايا التي لا تملك جداراً، يوازنه ضغط الغلاف؛ ليس من الواضح ما إذا كان هذا الضغط يلعب دوراً في توسع ونمو الخلية.

أخيراً، فإن البنيات الخلوية التي تماس سطح الخلية يمكنها أن تطبق ضغطاً مباشراً عليه، أو أن تعبر السطح إلى المادة بين الخلوية. غالباً ما تحافظ الخلايا الحيوانية على تشكيلها الطبيعي فقط عندما تتصل بسطح صلب وتشد باستمرار عليه؛ تميل الخلايا التي فقدت مرساتها إلى أن تصبح كروية. يتوسط الاتصال وسائد التصاق متخصصة ترتبط عبر الغشاء البلازمي إلى

الخيوط الخلوية، حيث تتولد القوة الميكانيكية. إن الخلايا ذات الجدران لا تختلف كثيراً عن الخلايا التي لا تمتلك الجدران: هنا أيضاً، يوجد دليل على أن ألياف الهيكل الخلوي تمر عبر الغشاء البلاسمي، لتتصل بالجدار وتطبق التوتر عليه. يظهر ذلك الدور المزدوج للهيكل الخلوي في التكون التشكلي الخلوي: إنه يولد قوة ميكانيكية، ويطبقها بطريقة موضوعة جداً.

إن إحدى ممتلكاتي التي أعتر بها هي سكين صوان متقنة، صنعت منذ خمسة آلاف سنة على ساحل فلسطين اليوم؛ كان صانعها يعلم تماماً كيف يصممها بحيث أن القوة الموضوعة تقتلع تماماً الشظية الصحيحة. بالمقابل، فإن نافخ الزجاج يستعمل مشعله ليلتين بقعة محددة ويدع الضغط ينفخ الفقاعة؛ يعتمد نمطه من التكون التشكلي على المطاوعة الموضوعة. تعتمد الخلية على كل من المهارتين لتصنع شكل نفسها، والهيكل الخلوي عادة هو الذي يجعل التأثير موضعاً. وراء هذا التجريد العام، فإن التنوع هو القاعدة، لأن السؤال، «كيف ترسم الخلية شكلها؟» ليس له جواب واحد (مثلما يوجد كثيراً للآليات الجزيئية؛ الفصل 4). يبحث طلاب التكون التشكلي الشرح السببي والحركي للحوادث التي ترسم شكل خلايا أو عضويات معينة؛ وتروي هذه التقارير، وكل منها فريد، حكايا عن القوى، والمطاوعة، وأنماط التوضع. دعنا ننظر في بعض الأمثلة.

النمو القمي

يخرم التراب حول جذع الشجرة المقطوعة بخيوط بيضاء رقيقة: الخيوط الفطرية، التي تحول الخشب المتعفن بصمت إلى غذيات وطاقة، والمزيد من الفطور. نحن لا نلاحظ الفطور كثيراً إلى أن تظهر أجسامها المثمرة بارزة من المرج، لكن لولا اجتهادها، لكان الكربون العضوي قد حبس منذ زمن بعيد في مادة النباتات الميتة. إن قدرة الفطور على استكشاف المواد الصلبة، وغزو النسج وإفراز أنزيمات هاضمة ترتبط كلها بنمطها

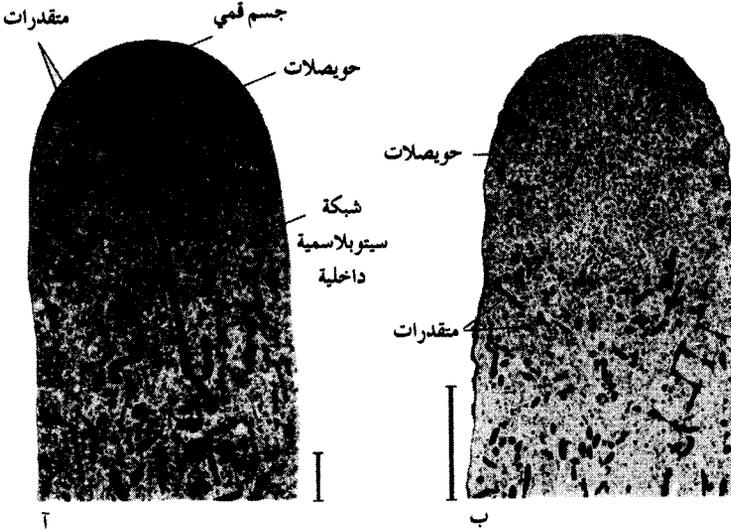
المعين من النمو، الامتداد في القمة أو الذروة. تقوم بعض العضويات التي لا قرابة لها بالفطور بنفس الشيء - يخطر في بالنا الشعيات، وخيوط الأشنات، وأنابيب الطلع، وشعيرات الجذور والعصبونات - ولكن في حالة الفطور، فإن النمو القمي يمسك مفاتيح المملكة.

إن الخيط هو الشكل الأساسي للشكل الفطري، وهو أنبوب له قطر ثابت تقريباً ينتهي بذروة مدورة أو مدببة؛ قد يكون الخيط مقسماً بحواجز إلى خلايا منفردة أو لا يكون (الشكل 1.7 أ). تقدم الخيوط أيضاً نموذجاً للنمو القمي: يقتصر الامتداد على الذروة، التي تشكل جزءاً ضئيلاً من الطول. عندما تكون الظروف مؤاتية، فإن الخيوط تتفرع، صانعة ذرى جديدة في المناطق التي كانت هامة من قبل. تمتد الفروع وتتكاثر، معطية بدورها النموذج المألوف للمستعمرة الفطرية التي تمتد على رغيف الخبز. إن القيمة التأقلمية لهذا النمط من النمو واضح من نفسه: مثل الحركة، فإن النمو القمي يؤمن الغذائية الطازجة باستمرار للمنطقة النامية في مقدمة الخيط. تأخذ الفطور أشكالاً أخرى أيضاً، لكن يمكن اعتبار معظمها خيوطاً معدلة؛ حتى الفطر المألوف ينمو كتجمع لعدد هائل من خيوط نامية الذروة. كما في حالة الجراثيم، يحافظ على شكل أنبوب الخيط بجدار قوي ومتين، لكن الشكل لا يعتمد بشكل واضح على التكوين الكيميائي لذلك الجدار: شكلياً، يختلف الخيط ذو الأساس الأكتيني للفطور الحقيقية فقط في التفاصيل عن الخيوط الغنية بالسيلوز للأوميسيتات أو أنابيب الطلع. كذلك فإن أشكال الخيوط لا يمكن أن تعزى إلى تسلسل منتظم من تجمع الوحدات الجزئية، لأن جدار الخيط يتألف من شبكة غير منتظمة من الليفيات (من التشتين أو السيلوز، حسب الحالة) المغمورة في مادة عديمة الشكل. إن ما تشترك فيه خيوط الفطور، وتشترك فيه مع العضويات الأخرى القمية النمو، هو الطريقة التي ينتظم فيها توضع الجدار في الفراغ. يحصل توليد الطاقة الاستقلابية على طول الخيط؛ كذلك يحصل تصنيع الجزيئات الكبيرة وإنتاج العضيات،

وتحمل كل هذه مع التدفق السيتوبلازمي. لكن جدار الخلية الجديد وغشاءها البلازمي يوضعان بشكل ينحصر تقريباً على النهاية البعيدة. إن التكون التشكلي للخيوط، إنتاج أنابيب نامية بنهايات مدببة، يدور حول ما يحصل في تلك النهاية الضيقة.

جاءت البصيرة النافذة في فزيولوجيا امتداد الخيوط من دراسات البنية الفائقة التي قام بها منذ ثلاثة عقود م. غيرباردت في ألمانيا، سي. ي. برأكر في الولايات المتحدة و بي. م. روبنسون في المملكة المتحدة. إن ما وجدوه هو أن الخيوط خلايا مفرزة مستقطبة جداً (الشكل 3.7). إن القمة مجردة من المتقدرات، والنواة والعضيات المعيارية الأخرى، لكنها مملوءة بحويصلات صغيرة متحدة بالأغشية. في بعض العضويات، خاصة الفطور «الأعلى» (البوغية العصبية والمتصلة على سبيل المثال)، تتجمع الحويصلات القمية في كيان ملتحم يسمى الجسم القمي (الشكل 3.7 أ). الطول. يكون أو لا يكون (الشكل 1.7 أ). أو أ

أما في عضويات أخرى، بما فيها الأوميسيتات، والخمائر وأنابيب الطلع، فإن الحويصلات تنعقد في القمة عشوائياً إلى حد ما (الشكل 3.7 ب). بينما ينمو الخيط، فإن الحويصلات تتحد مع الغشاء البلازمي في أقصى الذروة (أقصى ميكرومترين) وتفرز محتوياتها في فراغ الجدار وراءه. تأتي حويصلات القمة في عدة أشكال؛ إن محتوياتها لم تحدد بشكل كامل، لكننا نستطيع أن نسلم بأن الحويصلات تنقل شحوم الغشاء، طلائع وأنزيمات صنع الجدار، وأيضاً الأنزيمات الهاضمة. إن الإنتاج اللاحق الموضع جداً للجدار والغشاء الجديدين هو الذي يرسم شكل الذروة والأنبوب. هناك الكثير من التفاصيل الميكانيكية التي يجب أن تدرس؛ يمكن توسيع الشرح المركز التالي بمراجعة الأدب العلمي التكنولوجي (6).



الشكل 3.7 التنظيم السيتوبلاسمي للذرى النامية. (أ) خيط من فطر المتصلبة رولفسي. لاحظ منطقة القمة المجردة من العضيات لكن المملوءة بحويصلات مفرزة؛ الجسم القمي (الأجسام القمية) هو تجمع كثيف من الحويصلات. العمود 1 ميكرومتر. من روبنسون وفولر، 1988، بإذن من سبرنغر فيرلاغ، الصورة الأصلية بإذن من روبرت روبنسون. (ب) ذروة أنبوب طلع، مملوءة بحويصلات مفرزة ولكن بدون جسم قمى. العمود 5 ميكرومتر. من لانسل وزملائه، 1977، بإذن من سبرنغر فيرلاغ، واين.

أحد الأسئلة المفتوحة التي تتعلق مباشرة بالصفات التوجيهية لنمو الفطور هو الكيفية التي تحضر فيها الحويصلات الإفرازية، المتولدة على طول جذع الخيط في العضيات التي تكافئ جهاز غولجي، إلى الذروة. هناك دليل على أن كلاً من الأنابيب والخيوط الدقيقة تعمل كسكك لنقل الحويصلات، لكن هذه السكك لا تمتد إلى داخل قبة الذروة نفسها. يعمل الجسم القمي، عندما يوجد، كمحطة على الطريق للحويصلات أثناء مرورها إلى الغشاء القمي، لكننا لا نعرف ما الذي يحدث في ذلك الجسم القمي، كما أننا لا نعرف ما الذي يحصل محله في العضويات التي تفتقر إلى الجسم القمي. إن ما ثبت هو أن الحويصلات تخضع للالتقاط في أقصى القمة، وأن

تصنيع الجدار الجديد يقتصر على تلك المنطقة. إن جدار الذروة الوليد مرن، لكنه يقسو في غضون ثوان مع تراجع زيادة الجدار الطازجة وراء الذروة المتقدمة، ويخضع للتمطيط، ويصبح جزءاً من جذع الخيط.

ما الذي يجعل الذروة تتقدم؟ لو أنها لم تتقدم، فإن الإفراز القمي لن يزيد على أن يسمك الجدار. إن الجواب التقليدي هو أن ضغط الانتفاخ يقدم القوة الموجهة، موسعاً باستمرار القمة البلاستيكية الوليدة وراسماً شكلها. لذلك فإن امتداد الخيط يظهر الفكرة العامة بأن التكون التشكلي ينتج عن المطاوعة الموضعة بقوة شاملة، وهي في هذه الحالة الضغط المائي الساكن. يتوقع المرء إذاً أن ضغط الانتفاخ مطلوب لامتداد الخيط، ويبدو أن ذلك صحيح للفطور الأعلى. لكن المثير للدهشة مع ذلك، هو أن خيوط بعض الأوميسيتات تتمدد وتشكل أنبوباً مدور النهايتين حتى عندما يخفض ضغط الانتفاخ فيها اصطناعياً إلى النقطة التي لا يعود فيها قابلاً للقياس (7). إن الامتداد ممكن فيزيائياً لأن نمو الخيط ذو ضغط الانتفاخ المتلاشي يصنع جداراً مرناً أكثر فأكثر. ينتج عن ذلك أن نقل الحويصلات، والامتداد، والنموذج الفراغي للالتقاط مستقلة وظيفياً عن ضغط الانتفاخ؛ في الأوميسيتات، على الأقل، قد يقود تقدم الذروة بروتينات محرك مرتبطة بالأدينوزين ثلاثي الفوسفات أو قد يقوده امتداد من الهيكل الخلوي. يصبح السؤال الجوهرى كيف يتحدد التحام الحويصلات في القمة، لأن هذا التحديد يضمن التوسع الموضعي للجدار المتشكل حديثاً.

إن الجواب القصير هو أننا لا نفهم تماماً كيف يتحدد الالتقاط في القمة. الجواب الأطول يبدأ بإدراك أن العضويات النامية من القمة قد لا تطبق كلها نفس الآلية، وأن النقاش يدور حول ثلاثة احتمالات متميزة (8). أولاً، قد تقدم الحويصلات مباشرة إلى موضع الالتقاط بسكك مخصصة، مثل الطرود المقدمة إلى محطة القطار. إن مواقع توسع الجدار هي أيضاً مواقع تجمع الخيوط الدقيقة (خلال تبرعم الخمائر على سبيل المثال)، وأحد

وظائف هذه الخيوط الدقيقة يمكن أن يكون نقل الحويصلات. لكن تذكر أن ألياف الهيكل الخلوي في كل من خيوط الفطور وأنايب الطلع لا تدخل في القمة بعينها، لذلك لا يمكن أن تكون هذه آلية شاملة. هناك فكرة ثانية، بارزة جداً في الوقت الحالي، تدعو إلى أن تحديد بقعة الالتقاط يتم بإشارة خلوية؛ الإشارة المفضلة هي تدفق موضع من شوارد الكالسيوم، يتوسطه قنوات غشائية ذات عمر قصير محمولة في الحويصلات الإفرازية نفسها. إن هذه النظرية، التي بدأ بتطويرها ليونيل جافي منذ ثلاثين سنة، قد تلقت حديثاً دعماً قوياً من الأبحاث على امتداد أنايب طلع النبات (8). في هذه الحالة ثبت أن شوارد الكالسيوم تتدفق من الوسط الخارجي إلى القمة، وأن تركيز الكالسيوم في سيتوبلاσμα القمة أعلى عشر مرات من الأمكنة الأخرى. إن نمو أنبوب الطلع يتوافق بشدة مع هذا الممال من الكالسيوم السيتوسولي؛ على سبيل المثال، فإن التبديل الاصطناعي لذروة الكالسيوم يبدل اتجاه النمو. لا يعرف تماماً ما الذي تتحكم فيه شوارد الكالسيوم، قد تكون تحفز اتحاد الحويصلات في القمة، لكن قد يكون لها مهمات أخرى أيضاً. تشير الأدلة من خيوط الأوميسيتات إلى آلية مماثلة من تحديد المكان، ولكن في حالة الفطور الحقيقية لا يوجد هناك (حالياً) أي دليل مقنع على تحدد موضع التقاط الحويصلات بشوارد الكالسيوم.

اقترح س. بارتنيكي - غارسيا وزملاؤه، من أجل هذه الفطور الحقيقية، آلية مختلفة جذرياً من تحديد المكان تفعل الجسم القمي. حسب رأيهم (9) فإن الجسم القمي يعمل كمصدر مباشر للحويصلات التي تتحد بالغشاء البلاسمي، وهو يحد ذاته متحرك (ربما بمساعدة من الهيكل الخلوي). يعمل الجسم القمي مثل فوهة خرطوم متحركة ترش الجدار أمامها مثلما يرش الدهان. بمساعدة بعض الافتراضات المبسطة، استخلص هؤلاء الباحثون معادلة تتنبأ بالشكل الذي يجب أن تبديه ذروة الخيط، فقط من معدل واتجاه حركة الجسم القمي ومعدل إنتاج الحويصلات. يتوافق الشكل المحسوب في

الكثير من الحالات بشكل ممتاز مع الشكل المشاهد، ولقد دعمت الكثير من التجارب الحديثة، التي شوّش فيها موقع الجسم القمي أو عدل، بقوة فكرة أن هذه العضية هي المحدد الأساسي لشكل الذروة. سواء صمدت التفاصيل أم لا للتدقيق الذي يجري حالياً، فإن تطوير نظريات كمية وفزيولوجية صريحة تتنبأ بشكل صحيح بالشكل الحيوي هو إنجاز مثير فعلاً.

هناك الكثير الذي يجب تعلمه، لكن يبدو أن المبادئ الأساسية للنمو القمي والتكون التشكلي قد بدأت تأخذ شكلها. إن المفاتيح هي قوة أو أكثر تقود التوسع، وإفراز مركز لدعم التوسع الموضوعي لجدار الخلية. يمكن لطبيعة القوة الحافزة، والكيفية الدقيقة التي يحصل فيها التوزع التدريجي لأماكن الالتحام، والمعايير الكيميائية والفيزيائية للجدار الوليد، أن تختلف جميعاً من عضوية إلى أخرى. لكن التنوع مشمول في وحدة شاملة. طالما أن مواقع الالتقاط موزعة في تفاوت شديد وأنها تتقدم بشكل موجه، وطالما أن الجدار الوليد مرن لكنه يقسو مع الوقت، فإن النمو القمي يجب أن يحصل كنتيجة. بالنسبة للنمو القمي، على الأقل، فهناك على مرمى النظر شرح سنة للتكون التشكلي.

حدد لي محوراً

«يمثل النمو والتكون التشكلي عمليات نقل، يجب أن توصف، مثل عمليات النقل الأخرى الأكثر شعبية في الغشاء، بمقدار القوة، التي لها كل من سعة واتجاه. «وضع بيتر ميتشل (10) هذه النقطة في مرحلة باكرة من تطوير أفكاره عن الاتجاه الفراغي للتفاعلات الكيميائية الحيوية (الفصل 5)، لكنه لم يلاحظها أكثر من ذلك. تبقى هذه وجهة نظر غير تقليدية لكنها بناءة، لأن كل شيء تقريباً يحصل في خلية أو عضوية حية له اتجاه في الفضاء. نتكلم على المستوى الخلوي عن «القطبية»، الصفة التوجيهية التي تظهر بشدة قوية بفزيولوجيا، وسلوك ونمو خيوط الفطر. لكن من أين تأتي القطبية

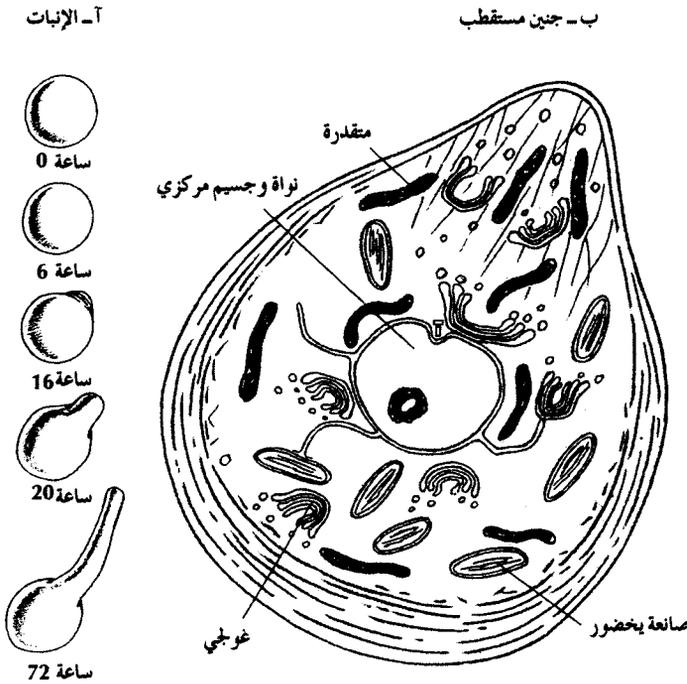
الشاملة للخلايا؟ كقاعدة عامة، تراث الخلية قطبيتها من سلفيتها (أسلافها) في ضمائر تكاثر الخلية. لكن هناك حالات تنشأ فيها القطبية بحد ذاتها من حالة غير قطبية، وتقدم هذه الحالات بصيرة في طبيعة القوى الموجهة الفزيولوجية.

إن الأشنات البحرية البنية اللون فوكس و بلفيتا مألوفة لدى أي شخص يترق الشواطئ الصخرية بين كاليفورنيا وألاسكا، لكن على الغالب فإن علماء الأحياء فقط سيعرفون أن إنبات البيوض الملقحة كان هو النظام المختار لدراسة قطبية الخلايا لأكثر من قرن من الزمن. باختصار، تطرح النباتات البيض والنطف في البحر، حيث يتم الإلقاح. يبدو الزيغوت الناتج متناظراً كروياً، في كل من بنيته وفزيولوجيته، ويبقى متناظراً بينما يضع الزيغوت جداراً خلويّاً مبدئياً، يلتصق بصخرة، ويراكم الملح ويبدأ بإنتاج ضغط الانتفاخ. لكن عندها تفرض القطبية نفسها (الشكل 4.7). يطور الجنين انتفاخاً يتحول إلى استطالة خارجية تحدد المحور القطبي للنبات الكهل. يعطي الانقسام الخلوي الأول، في غضون حوالي 22 ساعة، خليتين غير متساويتين لهما مصيران تطوريان مختلفان. إن مصير الخلية الجذرائية، التي تحتوي على الاستطالة، هو أن تصبح المثبتة؛ في المراحل الباكرة من التطور هذا هو الجزء النامي، حيث أن هدف الجنين الأول هو تأمين مستقر ثابت. أما الخلية المشرة الأكبر فإن مصيرها هو أن تصبح الورقة. إن ما يجعل هذه العملية جذابة جداً للدراسة هو أن الزيغوت المتناظر يحدث قطبية بقراءة الدلائل التوجيهية من البيئة حولها. إن المؤشر الأساسي في الطبيعة هو ضوء الشمس من جهة واحدة: ينبت الجنين على الطرف المظلل (حيث توجد الصخرة؛ الشكل 1.7 ج) وتتضخم هذه القطبية الأولية بشكل مترق وتثبت مع تقدم التطور.

إن البنية الفائقة للجنين النبات يعطي المرء فهماً جيداً لما تعنيه الخلية المستقطبة (الشكل 4.7 ب) ومحور تطورها. في البيضة، حتى بعد التلقيح، تنتظم العضيات والهيكلي الخلوي بشكل متناظر. مع نبات الجنين، يتطور عدم

التناظر باطراد على فترة ساعات، واصلًا إلى أعلى مستويات النظام الخلوي. إن تسلسل الحوادث والعلاقة السببية التي تربط الحوادث ببعضها كانت موضع بحث عميق منذ الستينيات، ولقد أصبحت الخطوط العامة واضحة (11). تظهر أول إشارات القطبية البنيوية بعد ثلاث إلى أربع ساعات من التعرض للضوء وحيد الجانب، مبتدئة بعدم تناظر حلقة الخيوط الدقيقة في قشر نصف البويضة الملقحة المطروح؛ تحدد الحلقة المكان الذي يبدأ فيه الهيكل الخلوي، وحيث ستحصل في النهاية الاستطالة الخارجية. في نفس الوقت تقريباً تتجمع بروتينات قنوات الكالسيوم في تلك المنطقة، ويبدأ تيار من شوارد الكالسيوم بالتدفق إلى داخل الخلية. يتراكم الكالسيوم محلياً، ربما محفزاً التحام الحويصلات، وتهاجر خيوط دقيقة إضافية إلى المكان. يحدد معقد قشري من الهيكل الخلوي وبروتينات القنوات، والتي يسبق تكونها الاستطالة الخارجية المرئية وينبئ عن تشكلها، مكان الهدف للإفراز الموجه لحويصلات غولجي. يمكن أن تعكس المراحل الأولى لاستقطاب الخلية (تكون المحور) بتبديل اتجاه الضوء الحادث؛ ولكن مع تقدم الإفراز فإن محور الجنين يصبح ثابتاً بشكل دائم.

تلعب الخيوط الدقيقة دوراً بارزاً في جميع مراحل الاستقطاب، الذي يمكن أن يثبط بالأدوية التي تثبط تجمع الخيوط الدقيقة. إن الأكتين مكون بنيوي من ذلك المعقد يحدد ويثبت موضع الإفراز. يعتقد أنه يحتوي إضافة إلى الخيوط الدقيقة، على عناصر من جدار الخلية، وبروتينات تصل الجدار بالهيكل الخلوي، ومكونات لسلسلة محولة للإشارة تتضمن ذروة موضعية من تركيز الكالسيوم. هل تشكل الخيوط الدقيقة السكك التي توجه الحويصلات الإفرازية إلى موقع الالتقاط؟ هل الهيكل الخلوي مرتبط فعلياً بجدار الخلية في ذلك الموقع؟ إن هذين مجرد سؤالين من الأسئلة التي يبدو أكيداً أنه سيجاب عليها بتطبيق طرق معقدة تطور الآن لإنارة بروتينات معينة في العضويات الحية والمناولة بوظائفها.



الشكل 4.7 إنبات الزيجوت والاستطالة الخارجية في الأشعات البنية. (أ) الشكل العام في وقت الإلقاح وبعد 6، 16، 20 و 72 ساعة. تظهر أول إشارات عدم التناظر بعد حوالي 15 ساعة. القطر 150 ميكرون. (ب) البنية الفائقة للجنين والتي تُظهر نواة موجية مع الجسم المركزي، والمتقدرات وجهاز غولجي يواجهون الاستطالة الخارجية؛ وسك الهيكل الخلوي توجه الحويصلات نحو القمة. إن هذا رسم افتراضي جداً، يعتمد على إذن باستعمال رسم غير منشور لسوزان برولي.

حالما ينطلق الإفراز الموضع، يبدأ نمو الاستطالة؛ يمكننا أن نتصوره كنوع من نمو القوة، يمدّه بالطاقة ضغط الانتفاخ ويحدد موقعه الالتقاط المستهدف للحويصلات المفترزة التي تعطي الطلائع والأنزيمات لتوسع الجدار. في نفس الوقت، ينتشر الاستقطاب إلى مستويات أعلى من النظام. تصبح المتقدرات مصطفة على المحور، وتنمو الأنابيب الدقيقة من الجسم المركزية وتصل إلى الذروة، وتتحرك النواة للأمام وتدور؛ في النهاية تنقسم النواة وتنشط بطبق خلوي، معترض على المحور، لتفصل الخلية الجذرائية التي تحتوي على الاستطالة عن المشرة التي لا تحتوي عليها. إن الاستقطاب

عملية، وليس حادثة؛ لئلا هو تأسيس طرق إفراز موجهة تربط النواة بمنطقة معينة من المحيط.

في الوصف السابق، قدم الضوء القوة الموجهة التي تحدد اتجاه الاستطالة الخارجية وتعين محور تطور الخلية. هذا صحيح بالتأكيد في الطبيعة، لكن لا يوجد مثل هذا الالتزام في المختبر. تنبت الخلايا الملقحة بشكل طبيعي جداً في الظلام، مستجيبة لأحد عدة أنواع من الممالات: إنها تنبت باتجاه النهاية العالية من ممال البوتاسيوم، النهاية الحامضة من ممال درجة الحموضة، النهاية العالية من ممال حاملات شوارد الكالسيوم. حتى غياب وجود أي ممال خارجي لا يربكها: يصبح موضع دخول النطف بؤرة للاستطالة الخارجية (في الواقع، تتجمع أول حلقة صغيرة من الخيوط الدقيقة في ذلك الموضع، ويعاد بعد ذلك توضعها حسب الإشارات البيئية). إن هذه الملاحظات ليست مجرد أمور مخبرية مثيرة للفضول، لكنها تخبرنا شيئاً مهماً عن منشأ النظام الفراغي. «هناك شيء حول تنظيم الحركة الداخلية للبيضة يجعل التناظر الكروي مقلقاً، لذلك فإن أي قلقله .. تسبب انطلاقه. إن ما يقوم به الضوء والمحرضات الأخرى هو التأثير في المكان الذي سيظهر فيه المحور، ولكن هذه العوامل ليست هي سبب تشكل المحور بحد ذاته. إنها مجرد زناد يطلق شيئاً جاهزاً ومستعداً للانطلاق، مثل العداء على خط بداية السباق». (12).

ترسم كل عضوية شكلها بطريقتها الخاصة، لكن مع نمو معلوماتنا، تظهر الأمور المشتركة التي تشق طريقها في وسط الطيف الحي. ليس فقط أن النماذج التنظيمية تتكرر، بل أن الجزيئات التي تتدخل كثيراً ما تكون متشكلة (أقرباء بالانحدار من سلف مشترك). لكن التشكل في الخميرة ساكارومايس (فطر)، تماماً مثل إنبات زيجوت الأشنة، يتطلب توسعاً موضعاً لجدار الخلية في مكان مختار. إن كيمياء جدار الخميرة مختلف تماماً عن البليفتيا، وعادة ما يكون موضع التبرعم معلماً بأثر برك من دورة انقسامية سابقة وليس من

قوة موجهة بيئية. لكن ما يحصل بعد ذلك يشابه كثيراً إنبات البلفيتيا كما هو موصوف (13). تفعل الرقعة تجمع معقد قشري يحتوي على خيوط دقيقة ومكونات تسلسل من الإشارات؛ يصبح ذلك المعقد الرقعة المستهدفة للإفراز الموجه للحوصلات، كما أنه ينظم نشاط الأنزيمات التي تضع كثيرات السكريات في جدار الخلية (الغلوكانات في حالة الخميرة). يمكن مشاهدة عمليات مشابهة، كثيراً ما تشمل بروتينات معينة، في الخلايا النباتية وحتى في الخلايا الزاحفة في الحيوانات. ربما كان أكثر ما يفيدنا في هذه المتشابهات هو أن استقطاب الخلية يحصل، ليس من النواة للخارج ولكن (كما أشار جافي منذ ثلاثين سنة) من المحيط للداخل. تتكون أولاً منطقة قشرية متخصصة، تقدم العلامة الفراغية التي ترتبط بالنواة. إن الاستقطاب هو مجموعة العمليات التي تثبت القوى الخلوية الموجهة لجريان المادة، والطاقة والمعلومات.

خلايا المتحولات: أشكال في تدفق

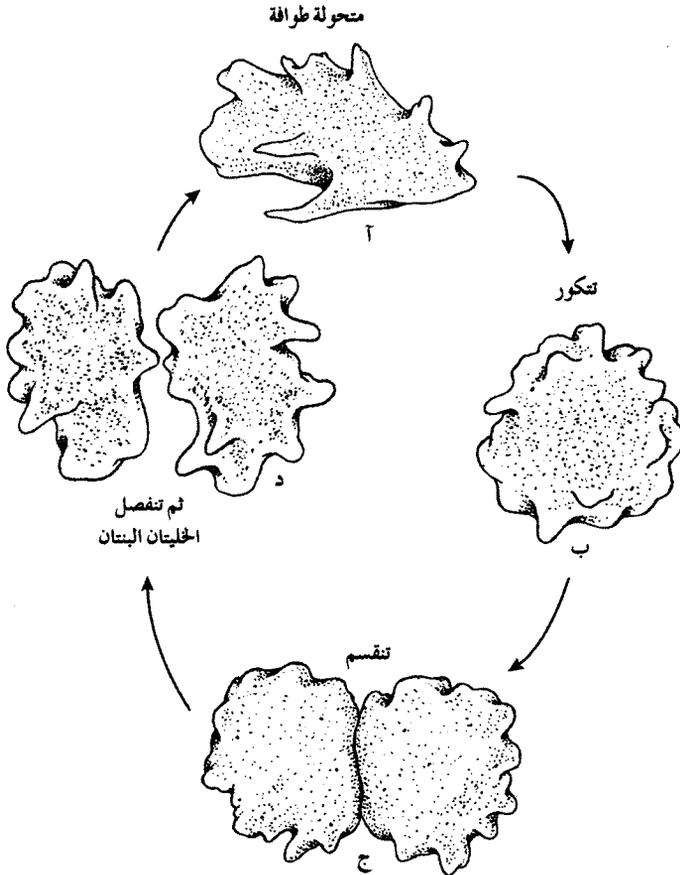
تمثل المتحولات في اللغة الدارجة كل ما هو بدائي وغير متشكل؛ إن اسم المتحولة بروتياس أو اللاشكالية بحد ذاته يعني التقلب وعدم الانتظام. في الحقيقة، إن المتحولات لاحمات فعالة تستطيع الإمساك بالمهدبات السريعة، ولا يحصل زحفها المضني كيفما اتفق كما يبدو لأول وهلة. بالإضافة إلى ذلك، يجب أن يعتبر نمط المتحولات في الحياة كنجاح تطوري: تجول في التربة أعداد لا حصر لها من متحولات من أنواع مختلفة (الشكل 1.7 ب)، ولقد تم الحفاظ على الحركة المتحولية في خلايا نسج كثيرة في الحيوانات الأرقى بما فيها خلايانا البيضاء، وصانعات الليف، والعصبونات والخلايا الجنينية. تفتقر المتحولات إلى جدار خلوي قاس وهي لا تحافظ على شكل ثابت؛ يختلف شكل الخلية باستمرار وهي تتحرك، وتنمو وتنقسم. مع ذلك فإن كل نوع من الأنواع يبدي نمطاً معيناً من النظام

يمكن التعرف عليه تحت المجهر. إن البحث في أشكال المتحولات يجب أن يشمل كلاً من المستويين: كيف يرتبط تغير شكل الخلية المفردة بنشاطاتها، وكيف تحصل الثباتية في النموذج المبطن.

أنتجت الأبحاث حول حركة المتحولات كمية ضخمة من الأدب العلمي الذي يغطي كلاً من المتحولات حرة الحركة وخلايا الحيوانات في أطباق الزراعة (14). إن معلوماتنا تتزايد حول الأساس الجزيئي للحركة، لكنها أقل فيما يتعلق باندماج العمليات الجزيئية في نشاط وظيفي متحد على المستوى الخلوي. أما فيما يتعلق بمبادئ التصميم التي تتحكم ببناء الخلايا المتحولة عامة وتسمح لنا بالتعرف على المتحولات وصانعات الليف على أنها تنوعات لنفس الشيء، فلا يمكن لنا بعد قول أي شيء تقريباً. إن المحاولات في وضع نموذج للخلايا كبنية من الشدات، توصف بمصطلحات الميكانيكا المستمرة، تُعد بإحياء الاهتمام بمبادئ أساسية للشكل والوظيفة.

إن الملامح الشاملة للخلايا المتحولة، كما يشير إلى ذلك غريبيكي (14)، هو غياب أي عضوية حركية لها مكان ثابت وبنية دائمة. في هذه الخلايا، يؤدي أي نشاط في النهاية إلى تفكك المستجيب الميكانيكي، الذي يجب بعد ذلك أن يعاد تركيبه في مكان جديد. تتوضح هذه النقطة في دارة حياة المتحولة بروتياس (الشكل 5.7)، التي تمر بتعاقب من الأشكال يتراوح من أسطواناني مبهم إلى كروي تقريباً. إن هذه المتحولة الطوافة (الشكل 5، 7) مستقطبة وظيفياً وتشريحياً، مع أن شكلها يتبدل دائماً مع استكشاف الخلية لمحيطها بمساعدة الاستطلاات السيتوبلاسمية المسماة بالأرجل الكاذبة. يمكن أن تنشأ هذه الأرجل في أي مكان على سطح الخلية عدا «الذيل»؛ تحدد إحدى الأرجل الكاذبة التي تمس السطح الخط الأساسي للتقدم، بينما تنكمش الأرجل الأخرى. إن ما يبدو أنه ترنح الشمالى يصبح أفضل توجهاً عندما تشعر المتحولة بوجود فريسة وتحقق المتحولة سرعة عدة ميكرونات في الدقيقة. عندما تقترب الخلية الكاملة النمو من الانقسام فإنها تسحب

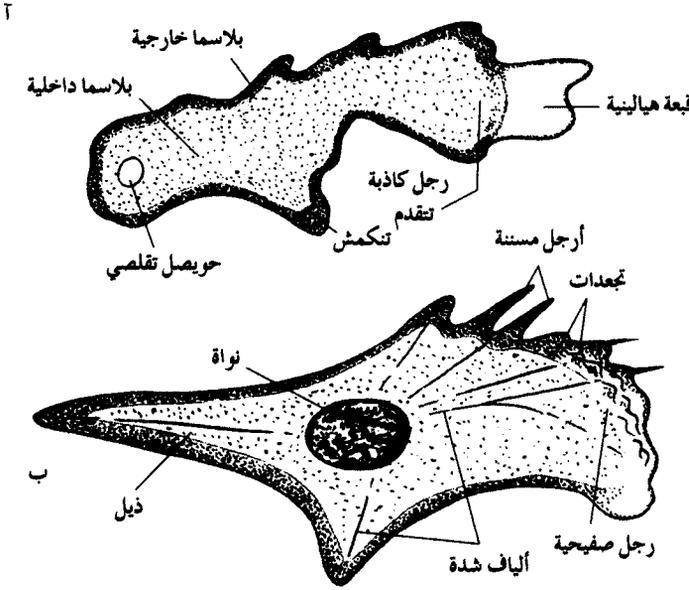
جميع أرجلها الكاذبة وتتكور؛ ينشأ شق انقسام على طول خط الاستواء ويشق الخلية إلى نصفين. حتى قبل أن تكتمل العملية، تظهر أرجل كاذبة صغيرة طازجة وتساعد في إبعاد الخليتين عن بعضهما البعض (الشكل 5.7 ب-د). تفعل الدارة بكاملها تحولاً قابلاً للعكس للحالة الفيزيائية والصفات الميكانيكية لقشر الخلية، التي تتحدد بدورها بنظام شامل من الخيوط الدقيقة ذات الأساس الأكتيني.



المشكل 5.7 مشاهد من دارة حياة المتحولة بروتياس. المتحولة الطوافة المتغذية جيداً (أ) تتكور وتسحب أرجلها الكاذبة (ب). بعد الانقسام الاستوائي (ج) تعود الأرجل الكاذبة للظهور (د) وتبعد الخليتين البنات عن بعضهما. طول المتحولة 500 ميكرون. من صورة فوتوغرافية مجهرية للدكتور ديفيد برسكوت، بإذن منه.

يكمن التحول الدوري لحالة قشر الخلية أيضاً وراء شكل وسلوك صناعات الألياف والخلايا الحيوانية الأخرى، مع أن هذه تختلف كثيراً عن المتحولات في الحجم، والشكل، والعدادات (الشكل 6.7 ب). التشكل هنا أيضاً في الدفق. إن صناعات الليف لها شكل المروحة وهي مستقطبة بشكل مرئي. تتقدم صناعة الليف بمد رجل كاذبة عريضة، مسطحة، ورفيعة جداً خالية من العضيات (تسمى الرجل الصفيحية)، تتصل بالسطح أمام جسم الخلية. تبرز أشواك تشبه الإبر على طول حافة الخلية، وتسبر الفضاء أمامها ثم تنكمش بعد ذلك. كثيراً ما يتغضن السطح الظهري إلى تجعدات تنجرف نحو ذيل الخلية، وتتلاشى وهي تتقدم. تتشكل مواقع التصاق على السطح البطني، ممتدة على طول الغشاء البلاسمي والقشر؛ يرتبط بعضها بالمنطقة حول النواة بأسلاك قابلة للتقلص تسمى ألياف الشدة. يتحدد توزع مواقع الالتصاق هذه بشكل أساسي حسب شكل صناعة الليف. بينما تزحف الصناعة بسرعة عدة ميليمترات كل يوم، فإنها تقلص الذيل بين الفينة والفينة؛ يتحرك جسم الخلية للأمام، وتلمس الطريق أمامها رجل صفيحية جديدة. يبدو أن صناعات الليف تجر نفسها من الأمام، بينما تدفع المتحولة من الخلف. لكن صناعات الليف مثل المتحولات، تقوم بتشكيل ودفع نفسها بتغيير شكل طبقتها القشرية، التي صفاتها الميكانيكية هي وظيفة الهيكل المبني على الأكتين.

لقد تم إدراك الرابطة بين حركات الخلية والطبقة الرقيقة الشفافة القشرية التي تمتد تحت الغشاء البلاسمي منذ حوالي قرن من الزمن. إن قشر الخلية قاس وقوي بفضل التوتر الميكانيكي الموجه للداخل. لكن القشر القاسي يتحول بسهولة إلى السيتوبلازما الأكثر سيولة الذي يقبع تحته. إن تحول السيتوبلازما الصلبة إلى السيتوبلازما المتحركة (الشكل 6.7 أ)، ومن ثم إلى الصلبة مرة أخرى، يحصل بكثرة خاصة في الجزئيات الكبيرة. يصف علماء الكيمياء الفيزيائية هذا على أنه التحول المتبادل بين حالتين من حالات



المشكل 6.7 البنية القشرية في الخلايا المتحولة. (أ) متحولة، مع التأكيد على التباين بين السيتوبلازما الداخلية والكم خارج البلازما. الطول 200 ميكرون. من غريبيكي، 1994، ومن أمكنة أخرى. (ب) صانعة ليف مع رجل صفيحة وألياف شدة. الطول 70 ميكرون.

المحلل البروتيني، يطلق عليهما الغروانية والهلامية (المثال المنزلي على ذلك هو مرق الدجاج المقوى بالجيلاتين، الذي يجمد مشكلاً الهلام لكنه يصبح سائلاً عندما يسخن). في المتحولات تنفصل هاتين المرحلتين فتحصلان في نهايتي الخلية، وتقتربان بدوران المادة القشرية من قطب إلى قطب. يتحول الهلام إلى مادة غروانية في الذيل؛ بينما تمتد المتحولة رجلاً كاذبة، فإن السائل البلازمي الداخلي يجري عبر كم محيطي من البلازما الخارجية المحيطة، مرسلة النواة والعضويات متشقلبة للأمام (المشكل 6.7 أ). على جبهة الرجل الكاذبة، فإن هلام البلازما الخارجية يعيد تشكيله، منجذباً ببطء نحو الخلف بالتوتر الميكانيكي. تنتج حركة المتحولة عن دوران

المادة القشرية ذي القوى الموجهة والمزود بالطاقة، والذي يولد الشد عندما يقترب القشر مع الوسط من خلال بؤرة التصاق. نستطيع أن نرى العملية الكلية كمثال آخر على التفاعل المشترك بين القوة والمطاوعة.

إن دوران المادة القشرية في صناعات الليف والخلايا المتحولة الأخرى الصغيرة أقل وضوحاً، لكنه يظهر نفسه في حركات عضيات السطح في جسم الخلية. حسب براى ووايت (14)، فإن الكثير من حركات الخلية تعكس في النهاية الجريان القشري. إن انقسام الخلية مثال آخر. تسترخي المادة القشرية في قطبي الخلية المنقسمة، وتحمل نحو خط الاستواء باستمرار التوتر في تلك المنطقة. تتجمع المادة عند خط الاستواء في حلقة تقلصية معروفة جيداً، تضيق باطراد، مثل خيط الكيس، عاصرة سطح الخلية لتشكل خليتين.

من المنظور الجزيئي، فإن كل ذلك يعطي فهماً أكبر وأفضل مع مرور كل عام. تدور كيمياء قشر الخلية حول البروتين أكتين، وهو مادة بناء لها استعمالات لاحصر لها تقريباً، تشكل حوالي عشر التركيب البروتيني للخلايا المتحركة. تتجمع موحودات الأكتين بسرعة إلى خيوط دقيقة مستقطبة، وهذا تفاعل كيميائي تتحكم فيه وتعده مجموعة كاملة من البروتينات المساعدة. تعدل البروتينات الرابطة للأكتين معدل اتحاد وتفكك الموحودات؛ كما أنها تجعل الامتداد والانكماش حساسين لمعايير خلوية مثل الحموضة الموضوعة أو تركيز شوارد الكالسيوم، ومستقلبات منظمة متنوعة. تتحكم البروتينات الرابطة للأكتين بتشكيل معقدات ذات نظام أعلى، وبذلك فهي توجه السلوك الميكانيكي للقشر الخلوي. تحتوي السيتوبلازما الداخلية السائلة بشكل أساسي على موحودات الأكتين وخيوط دقيقة، تتألف السيتوبلازما الخارجية القاسية من شبكة من الخيوط الدقيقة المتشابكة. تقسو الأرجل الخيطية بلب من الخيوط الدقيقة المحزومة مع بعضها، إن ألياف التوتر هي أسلاك من الأكتين إضافة إلى بروتينات أخرى مرتبة في ألياف عضلية بدائية. إن حالة

الأكتين حركية جداً. تتجمع الموحودات مع بعضها في شبكة متشابكة تتحلل بعد ذلك تحت تأثير البروتينات التي تحطم خيوط الأكتين، أو تضع غطاء على النهايتين لإيقاف التطويل، أو تزيل الموحودات من الدوران. تستجيب هذه التحولات، التي كثيراً ما تحصل في زمن يقاس بالثواني للإشارات الموضوعة. توجه الجاذبات الكيميائية، على سبيل المثال، حركة متحولات عفن القذارة بإحداث تجمع موضع للأكتين وبالتالي بروز رجل كاذبة. وفي المتحولات العرطلة، يتحكم المستوى الموضعي لشوارد الكالسيوم السيتوبلازمي بالدوران الموجه لأكتين القشر: عالياً في الذيل، مفضلاً الغروانية، ومنخفضاً في ذروة الرجل الكاذبة حيث يحصل تشكل الهلام.

لتحريك خلية من مرساها، أو مد رجل كاذبة أو توليد حركة دورانية في بروتينات القشر، يجب أن تعدّ الطاقة وتنتج القوى. بقيت الآليات التي تكمن وراء هذه العمليات موضع جدال لعدد من السنين، ووصل الإجماع إلى اثنتين منها. إن تجمع خيوط الأكتين وتجمع شبكاته، وكل منهما عملية موجهة، يمكنهما في حد ذاتهما أن يولدا طاقة موجهة؛ يعتقد حالياً أن ذلك يكمن وراء النشاطات الامتدادية مثل مد خيوط في الرجل أو ابتداء رجل كاذبة. تتولد القوة الثانية، التي عادة ما تظهر نفسها كتقلص ناشط، بانزلاق خيوط الأكتين واحدة على الأخرى، وهي عملية يتوسطها الميوزين ويغذيها تميه الأدينوزين ثلاثي الفوسفات بالطاقة. إن تقلص الأكتوميزين على طول الكم البلازمي الخارجي في الذيل هو ما يحرك سيتوبلازما المتحولة. هذه العملية، من الناحية الكيميائية الحيوية، هي نفس العملية التي تمد تقلص العضلات بالطاقة، ولكن التنظيم الفراغي للمكونات الجزيئية في الخلايا المتحولة يكون أقل انتظاماً وأكثر حركية.

يظهر جميع المساهمين بأنماط عديدة مما يعزز ذخيرة الأشكال، والوظائف وأنماط السلوك. دعوني أشير إلى واحدة من هذه التنوعات، لأنها تقلل الفجوة بين الجزئيات والنماذج الأكبر من الشكل والوظيفة. تستخدم

جميع الخلايا التي تدب وترحف الأكتين، والميوزين، وعناصر مختارة من قائمة من البروتينات الإضافية، عدا عن النطف المتحولة للشريطيات (الديدان المدورة، بما فيها الدودة الشريطية الرهيبة). تبدو هذه الخلايا وترحف مثل جميع البقية. إنها تمد أرجلاً كاذبة وتشكل اتصالات التصاقية، لكنها تقوم بذلك كله بمساعدة هيكل خلوي مجرد عن كل من الأكتين والميوزين (15). إن أدوات التكون التشكلي والحركية هي خيوط مصنوعة من «بروتين نظفي أساسي»، وهو بروتين لا صلة له على ما يبدو بالأكتين، لكنه يخضع لتفاعلات تكوثر وتحلل مماثلة. بغياب الميوزين، وعدم وجود أي دليل على قوى تقلصية في القوة المحركة للنطف، فإنه يعتقد أن تكوثر بروتين النطفة الأساسي يولد القوة التي تدفع امتداد الرجل الكاذبة والحركة.

يمكن لنطف الشريطيات أن تثير الفضول الحيوي، ولكن غرابتها تشير إلى مبدأ أعلى. من الواضح أن الشكل والوظيفة في الخلايا المتحولة لا تعتمد على مجموعة معينة من اللاعبين من الجزيئات (مع أن الكثير من التفاصيل سوف تعتمد على جزيئات معينة من غير بد) يمكن لأية مجموعة من الجزيئات أن تفي بالغرض، طالما أنها يمكن أن تتمفصل مع البنيات الخلوية التي تدعم الوظيفة المعنية. ينشأ الشكل من هذا التنظيم من الجزيئات، وليس من كيميائها، مثلما يمكن في كثير من الأحيان لمخطط معين لبناء أن ينفذ بالرخام، أو الآجر أو الإسمنت. ينتج عن ذلك أن دراسة التكون التشكلي يتماشى مع الهندسة: يتضمن قاموسها اصطلاحات تصف صفات المواد، نماذج القوى والشدات، الدعائم والقيود، القنوات والجريان. وهناك دائماً في الخلفية، خلف مرمى السمع، غمغمة غموض: كيف تندمج هذه النشاطات في نموذج فعال، يكاثر نفسه ويستمر لآلاف من السنين؟

ترتيب الأهداف

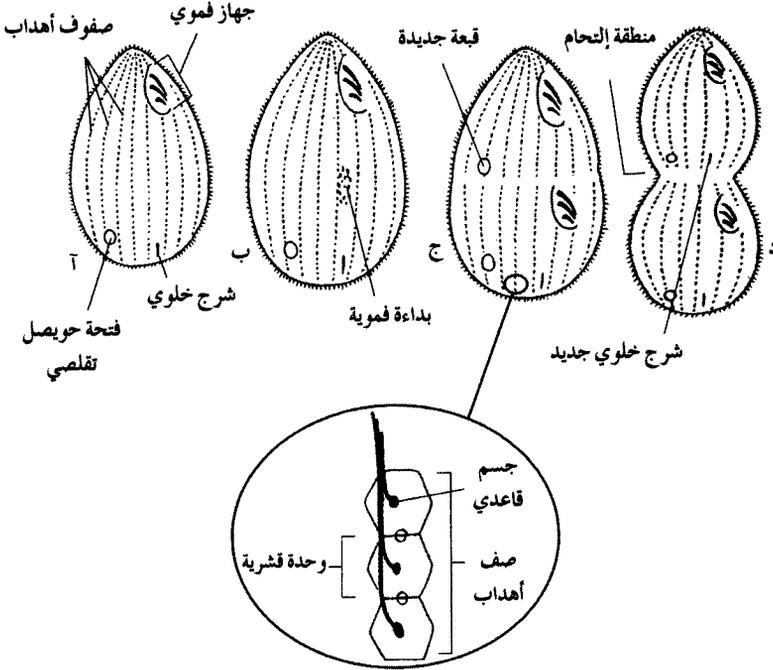
يسعى المرء لأن يفهم التكون التشكلي على مستويين. يتركز المستوى

الأول، الأسهل تناولاً، على ميكانيك توليد الشكل. كان هذا خطأً مثيراً من الأبحاث؛ وضح المقطع السابق ما تعلمناه فيما يتعلق بالقوى التي ترسم شكل الخلايا، وكيف تستجيب الخلايا للقوة بطريقة منظمة وموضوعة. نتحول الآن إلى مستوى أعمق، تشكل النماذج؛ نسأل هنا، ليس ما تقوم به الخلايا ولكن كيف توجه ما يجري في المكان والزمان. إن النظام الفراغي والزمني، الذي هو عادة معقد ويتكاثر بدقة، هو سمة كل خلية وعضوية. يظهر ذلك جلياً بالنسبة لنا، سواء كنا نراقب الخلية الحية أو نبحث في بنيتها الفائقة، لكن الكيفية التي تنسق فيها الخلية تناغم مكوناتها لا يزال لغزاً بالنسبة لنا مثلما كان لأليس فلتون منذ عقدين من الزمن (16). يكون جهلنا في هذا الموضوع فجوة ضخمة في فهمنا للأشياء الحية؛ من العدل أن نقول أنه في غياب أية أفكار مرضية حول إنشاء النماذج فإن الخلايا (وبالتالي الحياة نفسها) تبقى جوهرية غير مفهومة.

إن النموذج، حسب وبستر، هو «بنية أو تصميم متلاحم». إن النماذج الفراغية ضمن العضويات وحيدة الخلايا تتباين إلى درجة كبيرة، من التصميم المنتظمة لكن البسيطة للجراثيم وخيوط الفطور إلى التراتيب المعقدة للأهداب على سطح الأوليات. إذاً، يراكم «تشكل النموذج» معاً عمليات شاملة تنظم العناصر في الفضاء؛ يشمل ذلك أناقة إضافية وزخرفة تخيلية، تحول نموذج لآخر وظهور انتظام من حالة سابقة من عدم الانتظام. إن المهذبات، وهي واحدة من أكبر العضويات وحيدة الخلية وأكثرها تعقيداً، تبين المشكلة وتشير إلى الطريق نحو الحل المحتمل. إن الجهود المستمرة لتعلم الكيفية التي تضع فيه المهذبات العضيات القشرية أثناء النمو، والتطور والتجدد قد قدمت دليلاً قطعياً على أن مثل هذه النماذج لا يهجا لها في المجين. بدلاً عن ذلك، فإن وضع البنيات الخلوية الجديدة يوجه من قبل بنيات موجودة: البنية تولد البنية. قادت هذه الأبحاث، على المستوى الخلوي، إلى اكتشاف حقول التكوّن التشكلي - مفهوم يعد بأن يلقي الضوء

على لغز النماذج الفراغية عامة. إن التفسير المختصر جداً الذي سنقدمه يعتمد على الكتابات الموسعة والمدرسة لجوزيف فرانكل، وغاري غريمس وزملائهم (17).

تعتبر التتراهايمينا المحبة للحرارة كبيرة ومعقدة كخلية، لكنها بسيطة كمهدبة (الشكل 1.7 هـ، 7.7). إن هذه الخلايا أجاوية الشكل، حوالي 50 ميكرون طولاً وهي مزخرفة بصفوف طولانية محلزنة بلطف من الأهداب. حيث أن مقدم الخلية هو الفم، المجهز بترتيب متخصص من الأهداب التي تقود ضرباتها جزيئات الطعام إلى المعى؛ بينما مؤخر الخلية هو الشرج الخلوي، وحوصل متقلص لطرخ السوائل، التي تقذف عبر زوج من الفوهات. لاحظ أن التنظيم القشري غير متناظر؛ إن الخلية الطبيعية، كما في الشكل 7.7، التي تقع فوهات حوصلها المتقلص إلى أيسر القارئ، تعتبر يمينية. إن الموقع النسبي للفم، وصفوف الأهداب وفتحات الحويصلات المتقلصة هي المعالم الأساسية التي تحدد النموذج القشري. توجد نويتان تحت القشر، نواة مجهرية مخصصة للتكاثر، ونواة كبيرة عاملة تزود الخلية الضخمة بنسخ من الجينات؛ إن هذه النسخ تحتل أيضاً مواقع منتظمة لكنها لن تناقش هنا. تنمو العضوية بمد محورها القطبي لتوليد قطعتين مترادفتين، كل منهما تضاعف للنموذج المعياري. لذلك، قبل الانقسام عند «الخاصرة»، يجب أن تشكل الخلية حويصلاً تقلصياً وشرجاً خلويًا جديدين للابنة الأمامية، وفماً جديداً للابنة الخلفية (الشكل 7.7). يشتمل التكاثر إذاً على متطلبين عامين: الامتداد الطولي لكل صف هديبي، وإنتاج عضيات متخصصة في مواقع بعيدة عن العضيات الأصلية. إن السؤال هنا هو، ليس كيف تجمع هذه العضيات، ولكن كيف تعرف الخلية أين تضعها؟.



الشكل 7.7 مراحل انقسام التتراهايميينا المحبة للحرارة . للشرح انظر النص. الصورة الداخلية: هندسة الوحدة الهدبية. من رسم لجوزيف فرانكل، بإذن منه.

قد يكون من المفيد للقارئ المستعجل أن نتجاوز إلى المدى الذي وصلنا إليه في بحثنا عن الجواب. أكدت أربعة قرون من الأبحاث ووسعت البصيرة الأصلية لتريسي سونيبورن (18)، بأن بنات الخلية الجديدة تنتظم وتترتب تحت تأثير بنات الخلية الموجودة أصلاً. إن نظام المعلومات الذي يوجه تجمع العضيات في المكان والزمان يتم التعليمات المرمز لها في الجينات، لكنه منفصل عنها. نستنتج ذلك من ملاحظة أن النماذج الفراغية موروثة عامة بطرق لا تتضمن الجينات، لكنها تفعل التنظيم البنيوي للخلية ككل. نحن لا نفهم بعد الآليات الفيزيائية والميكانيكية التي تكمن مباشرة وراء التجمع (باستعارة العبارة من غ. دبليو. غريمس)، لكن من الواضح أن هذه الآليات تقع في صفيين أساسيين:

آليات موضوعة، على مستوى الجزيئات والمعقدات الكبيرة، وآليات

شاملة تمتد على كامل الخلية. إن صفات الأخيرة منهما تذكرنا بما يسميه علماء الجينين تقليدياً بالحقل: «منطقة تخضع فيها قرارات التطور لمجموعة عامة من التأثيرات المنسقة» (17).

إن أفضل ما يوضح المستوى المحلي من التجمع المباشر، الذي يشار إليه أحياناً على أنه التوجيه البنيوي، هو تزايد صفوف الأهداب، الذي وضعه سونيورن وزملاؤه منذ ثلاثين سنة؛ لقد عملوا على مهدة أخرى، البارامسيوم، لكن الاستنتاجات تطبق بنفس الشكل على التتراهايمينا (الشكل 7.7، الصورة الداخلية). يتألف الصف من ترتيب خطي للوحدات الهدبية، كل منها قد منح هندسته المحلية. يوجد في المركز جسم مركزي تخرج منه الأهداب؛ يمتد جذير مخطط وشريط إضافي من الأنابيب الدقيقة نحو الجزء الأمامي الأيمن من الخلية. لذلك تبدي كل وحدة هدبية عدم تناظر داخلي، ويتحدد نموذج الضربات بهندسته. تتزايد الصفوف بإدخال أجسام قاعدية جديدة أمام الموجودة أصلاً، وبنفس التوجه؛ وتكتسب أليافاً إضافية في انسجام مع تلك الموجودة سابقاً، وفي النهاية يتبرعم هدب يضرب في تناغم مع الأهداب الأخرى في نفس الصف. في بعض الأحيان يصبح جزء من الأهداب معكوساً، إما بعد حادث ما أو نتيجة للمناقلة التجريبية. تتزايد الأهداب المعكوسة تماماً مثل الأهداب العادية: تحافظ على قطبيتها الداخلية، لكن الوحدات الهدبية الجديدة تندخل الآن على الوجه المقابل لمؤخرة الخلية، وكذلك تستدير جميع البنيات الداعمة 180 درجة. «يتحدد موقع ابتداء تجمع الجسم المركزي، وطريقه في الهجرة إلى سطح الخلية، وتنظيم البنيات المرافقة حوله بالهندسة الجزئية ضمن منطقة الوحدة، وليس بأي تأثير خارجي، سواء كان ذلك نووياً أو خلويّاً» (18).

نحن لا نفهم حالياً الآليات التي تقيد فيها البنيات الموجودة أو توجه تجمع البنيات المستقبلية. لا شك أن التجمع الجزئي الذاتي يتدخل (كما في الاتحاد العفوي للبروتينات لصنع فيروس أو جسم مركزي بسيط)، لكن هناك

حاجة لأكثر من مجرد قالب. إن ما نعرفه حالياً هو أن التوجيه البنيوي هو نمط سنة من تشكل النماذج، على الأقل ضمن الأهداب، حيث أن هنالك الكثير من الأمثلة على التعديلات التي تنتقل من جيل إلى آخر، ليس عن طريق الجينات ولكن لارتباطها ببنيات خلوية تستمر عبر التضاعف. على سبيل المثال، فإن فوهات الحويصل التقلصي في التتراهايمينا تتوضع في الخلف وإلى أيمن صف معين من الأهداب؛ لو انعكس هذا الصف، فإن الفوهات تظهر إلى الأيسر، ربما لأن الحويصلات مرتبطة بالأهداب. إن أكثر الأمثلة لفتاً للنظر على استمرار البنية الخلوية هو تزايد خليتين متزاوجتين، بسبب اتحاد ظهرأ لظهرأ يحصل أحياناً نتيجة لتعطل الانقسام أو المناقلة الجراحية. يمكن للخليتين المتزاوجتين أن يتكاثرا بشكل دائم لخليتين مزدوجتين بالآليات التي تعتمد، ليس على الطفرات الجينية ولكن على استمرارية تنظيم السطح من جيل إلى آخر. إن بعض مظاهر التنظيم القشري، الواضح أنها شيء غير الأهداب نفسها، تُنقل وتتحكم بتشكيل كامل قشر الخلية؛ نحن نتوق لأن نعرف ما الذي يمكن أن يكون هذا الهيكل المستمر.

هل يمكن أن تعزى جميع حالات إنشاء النماذج للتفاعلات المباشرة قصيرة المدى ضمن أجزاء معينة؟ إن الجواب هو بالتأكيد لا، ولاشك أن اكتشاف أن النماذج الشاملة مستقلة عن التوجيه البنيوي الموضوعي (ومركب عليها) هو أحد أكثر المساهمات التي قدمتها الأبحاث على الأهداب لعلم الأحياء العام. إن للتأثيرات التي تولد النماذج الشاملة صفات تترافق تقليدياً بالحقول التطويرية: إن مواقع العضيات الخلوية ليست ثابتة، لكنها تحدد وفق نماذج الخلية ككل، يبقى النموذج هو نفسه بغض النظر عن حجم الخلية، وفي الكثير من الحالات يمكن لجزء من النموذج أن يعيد تشكيل الكل. قدم الدليل من قبل فرانكل وغريمس (17)، ولا يمكن أن نعطيه حقه هنا. يكفي أنه يحدد عامة ما يميز النماذج الشاملة من النمط المحلي.

هناك اليوم حالات عديدة يكون النموذج المحلي فيها معكوساً بينما

يكون النموذج الشامل طبيعياً. إن انعكاس صف الأهداب يدور، ليس فقط توجه وحدات الأهداب الجديدة ولكن أيضاً (كما ذكرنا سابقاً) مكان توضع فوهات الحويصل التقلصي نسبة لذلك الصف، مع ذلك، فإن الثقوب تستمر بالتطور في النصف الخلفي، كما أن انتقاء الصفوف المعينة التي تحمل الفتحات لا يتأثر كذلك بدوران الصفوف، إن هذه أمور تخضع للتقييم الشامل. على العكس من ذلك، هناك حالات يتبدل فيها النموذج الشامل بينما تبقى النماذج المحلية دون تعديل. يأتي مثال ملفت للنظر من انعكاس «يدوية» الخلية. إن الخلايا الطبيعية للتراهايمينا «يمينية» (الشكل 7.7)، لكن الخلايا «اليسارية» تنشأ في ظروف معينة ويمكن أن تكاثر عدم تناظرها الغريب. في الخلايا اليسارية، تلف العضيات القشرية حول المحيط في الاتجاه المعاكس؛ الجهاز الفموي، الذي يواجه في الخلية الطبيعية التي تظهر في الشكل 7.7 يمين القارئ، يواجه بدلاً من ذلك يساره. مع ذلك، فإن الصفوف الهدبية والوحدات الهدبية لكل من النوعين يمكن أن تنطبق على بعضها! يبدو أن الوحدات الهدبية يمكن أن توجد فقط على شكل موحد وحيد، الذي يظهر في الصورة الداخلية، بينما يمكن للمحور الشامل أن ينقلب بالكامل ليحدد تشكياً مناظراً في المرأة.

إن كون الصفات التنظيمية لنظام تحديد المواضع الشامل تملك صفات الحقل الجيني يمكن أن يستنتج بشكل أساسي من الدراسات على المهديات الأكبر. إن قدرة أعضاء جنس الستينتور والأوكسيتريكا على التعافي من الأذيات الفيزيائية تتجاوز حتى التصديق (وتتجاوز بالتأكيد الفهم). في الأبحاث التي تعتبر تقليدية اليوم والتي أجريت في الخمسينيات والستينيات، وجد فانس تارتار (ناسك ومبدع، بحيث يصعب أن ينجو في عالم علم اليوم، المرجع 19). أن خلايا الستينتور التي تتعرض للمجاعة تقوم بتجددات متعاقبة، ينتج عن كل منها خلية أصغر لكنها طبيعية تماماً. تصبح الأعضاء (مثل الفم) أصغر، لكن يتم الحفاظ على النموذج (العلاقات الفراغية بين

الأجزاء) في حدود أدنى، لا يمكن تحتها بناء خلية قابلة للحياة. اكتشف تارتار أيضاً القدرة الأسطورية لأجزاء من الخلية، بضعها يقاس 1/100 من كامل الخلية، من إعادة تشكيل خلية ستيننتور صغيرة لكنها كاملة وقابلة للحياة. يتطلب التجديد أن تحتوي القطع على جزء من الجزيئات الكبيرة ومناطق معينة من قشر الخلية؛ تعمل الأخيرة كمركز تنظيم يوجه تجدد البداء الفموية وجميع البنيات القشرية الأخرى.

كيف يمكننا أن نتخيل عضوية وحيدة الخلية تعرف كيف تضع ترتيباً للأهداب التي تشكل جهازها الفموي، ناهيك عن إعادة تشكيل كامل النموذج من قطع منه؟ في الحقيقة، ليس لدينا سوى وميض فكرة، نشأت من افتراض أن تحديد المواقع عامة يتحدد بالإحداثيات مثل خطوط الطول والعرض المألوفة. تقرأ المعلومات المكانية على طول خط التنصيف الاستوائي على طول ممال محيطي يحدد نقاط العلام مثل صفوف الأهداب وفتحات الحويصل التقلصي. يحدد الممال من الأمام إلى الخلف، الذي يصنع زاوية قائمة مع الأول، الفتحة الفموية والعضيات الخلفية. يزداد الممال الاستوائي باستمرار مع تطاول الخلية، مما يفسر استمراره؛ أما الممال الأمامي الخلفي، الذي يجب التعرف عليه في كل مرة تنقسم الخلية، فهو أكثر تغيراً. إن أهلية هذه الفكرة، التي وضع دقائقها بالتفصيل فرانكل (17)، هي قدرتها على تفسير غرائب طفرات معينة وتركيبات جراحية يبدو أنه يحصل فيها اضطراب في استمرارية القيم المكانية.

إن ميزة نمط الأحداثيات الأسطوانية لنموذج التشكيل أنه نظري بالكامل؛ تنبع فائدته من القاعدة التي تقول أن القيم المكانية يجب أن تكون مستمرة في جميع الأوقات، مثل الأرقام على وجه الساعة. إذا شوشت الجراحة أو الطفرات الاستمرارية (بوضع أربعة قرب إثنين، بدلاً من واحد أو ثلاثة)، فإن العضويات تتخذ إجراءات لاستعادة الاستمرارية، مما ينتج عنه أحياناً نتائج تطويرية عجيبة. يمكن فحص مصداقية هذا النمط، إلى حد ما،

حتى بغياب المعلومات حول المواد التي تشكل الشبكة المتسامتة، لكن تحسين النموذج يتطلب من المرء بالتأكيد أن يحدد الموجودات والقوى التي تكمن وراء القوانين الرسمية. تبدو الخيبة واضحة على الباحثين في هذا المجال، لأن التقدم على ذلك الخط يستمر في كونه حرجاً. لم يقدم المجهر الإلكتروني أي شيء يمكن أن يشكل شبكة متسامتة للقيم المكانية، ولم تحدد المداخلات الفيزيائية الحيوية ممالاات محتملة للمعايير الميكانيكية أو الكهربائية، وحتى الآن لا نعرف بالمصطلحات الكيميائية الحيوية ما هي الاضطرابات التي تسببها الطفرات التي تحدث تشوشاً في صفات النموذج. ليس هناك عجز في الأفكار، التي سيقدم بعضها في المقطع التالي، ويتوقع المتفائلون أن تبرز الأدلة في أي وقت الآن. لكن قد يظهر أيضاً أننا في موقف الملاً نصر الدين، الذي أسقط ديناراً ذهبياً في السوق لكنه أصر على البحث عنه تحت المصباح لأن الضوء كان أفضل هناك.

ربما يجب علينا أن نقدّر التشكك، لأن استعصاء المشكلة يؤكد لنا أننا نواجه لغزاً حقيقياً. يمكن أن يجادل المرء بأن المهدبات مخلوقات فريدة تملك آليات تطور معكوسة بدون ما يوازيها في الكائنات الأخرى. بالنسبة لي، لا أعتقد أن المهدبات غير عادية، إلا من حيث أن بنيتها القشرية المعقدة تبدي قدرة شاملة على تشكيل النماذج الكبيرة مع أنها لا تزال عامة غير مفهومة تماماً. على كل، فإن النظام الفراغي على مستوى الميكرومترات والميليمترات يشاهد في خلايا كثيرة، ولقد لاحظنا سابقاً الانتشار الواسع لاستعمال الواسمات المكانية في التكون التشكلي في الخلية وفي استمراريتها. عندما نعرف على الأقل كيف تحدد هذه الخلايا موقع أهدابها الفموية أو فوهات الحويصل التقلصي، فإن الفوائد ستتجاوز على الأغلب العضويات المتواضعة التي يحصل فيها الاكتشاف.

بحثاً عن الكلية

يمثل التكون التشكلي على المستوى الخلوي ما كان يعنيه وارين ويفر، منذ خمسين سنة، حين حدد مشاكل التعقيد المنظم على أنها جبهات علم الأحياء العليا. مثلاً، تمثل خلية التتراهايميننا بشكلها المخصص، وتشرحها ودارة حياتها نموذجاً في المكان والزمان. إن كلاً من أمثال هذا النموذج ينسق نشاطات عدد لا حصر له من الجزئيات في بنية موحدة، ويعيد إنتاج نفسه من آن إلى آخر ويستمر بهذه الطريقة إلى ما لا نهاية. يبدو واضحاً من الأمثلة التي بحثناها في المقطع السابق أن إحداث مثل هذا النموذج الواسع والاستمرار لا يمكن أن يفهم فقط بمصطلحات الحوادث الكيميائية الموضعة، والعشوائية، وغير الموجهة التي تشكل قوام علم الجزئيات، بل أن وجود النماذج واستمراريتها يعتمدان على مبادئ منظمة تعمل على مستوى الخلايا والعضويات أكبر من مستوى الجزئيات بثلاثة إلى خمسة مقاييس من الكبر. مما يثير الفضول بأن هذا المفهوم يبدو أجنبياً لمعظم علماء علم الأحياء التجريبي؛ حيث أن موطنه الأساسي لا يزال حقلأ في طور الظهور من الدراسات المعقدة، يقطنه علماء الفيزياء والرياضيات والكومبيوتر (20). لا يزال موجباً أن نرى ما إذا كان ممكناً للأفكار التي تنتج في هذه التخوم من العلم التجريبي أن تظهر مبادئ تشكل النماذج والتكون التشكلي التي لا تزال تحيرنا حتى اليوم. تعتمد التأملات التالية على كتابات الكثير من الرواد خاصة على كتابات ليونيل هاريسون وبرايان غودوين (21)، اللذين يعم تأثيرهما على هذا المقطع.

فكر للحظة كيف، كمبدأً فيزيائي، تنشأ الأشكال والنماذج في الطبيعة بدون تدخل عضويات حية. لا يوجد الكثير من هذه المبادئ. يدور أحدها حول البنية: تجتمع الحزئيات مع بعضها في بلورات حسب قواعد متضمنه في هندستها وكيميائها. وبالمثل، تجتمع الحزئيات الكبيرة عفويأ إلى حد ما في جسيمات ريبية، وفيروسات، وأغشية. يبدو أن الكثيرين ممن يتداخلون

على العضويات الحية من المنظور الجيني والجزيئي يعتقدون بأن مثل هذا التكتل الجزيئي يمكنه، من حيث المبدأ، أن يفسر شكل الخلايا، وحتى العضويات. لقد جادلت سابقاً (الفصل 5) أن التفاعلات الموضوعية لن تكفي لأن الخلية ليست بنية ذاتية التجمع، وأن القليل من التفكير في الأمثلة السابقة عن نمو حقيقيات النوى والتكون التشكلي ستزيل أية شكوك باقية. إن المصدر الفيزيائي الصرف الآخر للنظام الفراغي يدور حول الحركة: تنظم الكثير من الأنظمة الفيزيائية الحركية نفسها بشكل عفوي في نماذج موسعة توجد أسسها في التدفق وليس في البنية. أحد هذه الأنظمة هو عدم الثباتية لبينارد، الظهور التلقائي لخلايا حمل حراري متميزة في مقلاة الزيت المسخنة بشكل متجانس من الأسفل. من الأنظمة الأخرى اللهب، والعاصفة الرعدية، والدوامة. إن علماء الكيمياء يحبون بالخاصة تفاعل بيلوسوف - زابوتينسكي، مزيج من مواد كيميائية عضوية وغير عضوية تصنع حلقات متمركزة من منتجات ملونة تنتشر نحو الخارج على مسافة سنتيمترات. لم يقتنع علماء الأحياء أبداً أن مثل هذه العمليات الفيزيائية والكيميائية المحضة لها علاقة بما يحصل في المتحولة أو في الجنين، لأننا مرتبطون بشدة بالبرنامج الجيني الذي يوجه العضويات الحية، ولكنه ليس موجوداً في الأشياء غير الحية. لكن النماذج الحركية التي تحدثها الأنظمة الفيزيائية والحيوية تشترك في أمر مشترك يتمفصل على مفهوم الحقل.

مثل بقية الاستعارات المستوردة من الحياة اليومية، فإن الحقل هو فكرة مطاوعة يعتمد مضمونها على المتكلم. سوف أطبق المصطلح في معنى سنة جداً، لتخصيص منطقة تظهر نشاطاً منسقاً يتحكم به التوزيع التفاضلي لبعض الصفات أو العناصر. إن فائدة هذه الفكرة هي أنها تخضع نفسها للمعادلات الرياضية التي تشتمل على مظاهر مثل استمرارية قيم الحقل في كل نقطة من الفضاء، والانتقال السلس وتغير الاتجاه. إن للحقول صفة كلية بحيث أنه يمكن، بوجود تعابير رياضية شاملة والقليل من القيم العددية المحلية، أن

يعاد بناء الحقل بكامله. الأكثر من ذلك، حيث أن جوهر الحقل يقع في الوصف الرياضي، لذلك يمكن للمرء أن يفحص صفات الحقل بدون معرفة أي شيء عن طبيعته الفيزيائية. تلك ميزة كبيرة، لأن العناصر والصفات التي يحدد توزيعها سلوك الحقل، تأتي في أشكال عديدة. إن حقول الطاقة (الكهربائية، أو المغناطيسية، أو الجاذبية) مألوفة، لكن يمكن أيضاً الحفاظ على الحقول ذات الاهتمام الحيوي بممال في التركيز، أو بنموذج من الضغوط والشدات. إن الحقول التي لها أكبر علاقة بالتكوّن التشكلي وتشكيل النماذج هي الحقول التي تنشأ بالأنظمة الحركية وليس الساكنة؛ إن تشبيه الأشياء الحية باللهب هو أكثر من مجرد تشبيه شعري بلاغي.

يحافظ على الأنظمة الحركية تقليدياً بحالة بعيدة عن التوازن بتدفق مستمر من الطاقة. بوجود المعايير الصحيحة، تخضع الأنظمة الفيزيائية من هذا النوع عادة لتنظيم فراغي، مع تعزيز متزامن لإنتاج الطاقة (عندما تنتج المقلاة المسخنة خلايا حمل حراري، فإن معدل النقل الحراري يتزايد). أطلق على مثل هذه الأنظمة «البنيات المبددة» من قبل إليا بريغوجين، الذي يعتبرها واحدة من أهم المصادر الأساسية للنظام في الكون (20). لاحظ أنه، مثل العضويات الحية، فإن البنية المبددة تنسق الحركات العشوائية لعدد لا يحصى من الجزيئات على كامل منطقة ممتدة، وقد تستمر إلى ما لا نهاية طالما استمر تزويدها بالمادة والطاقة. إن سلوك الأنظمة الحركية هو بشكل نموذجي غير خطي. على مدى مجال معين، فإن زيادة الوارد من الطاقة أو المادة تسبب زيادة في الإنتاج، لكن في عتبة معينة هناك تغير مفاجئ في السلوك (مقلاة بينارد للزيت أو خلية قابلة للتهيج). إن عدم الخطية هو عاقبة شائعة لتفاعلات التلقيح الراجع ضمن العمليات المقترنة ببعضها؛ يتطلب شرحها الرياضي سلسلة من المعادلات التفاضلية المقترنة. للتأكيد، فإن وصف الخيط الفطري النامي أو الهدب المتجدد بحقل حركي لا يشرح بحد ذاته أي شيء. لكن التسمية تساعد في تركيز الذهن على الملامح التي تتطلب

التفسير، وتبرز الأمور المتوازية مع عالم الفيزياء والتي يمكن أن توصف بشكلية مشتركة. إن حقيقة أنه، في عدد متزايد من الحالات، تبرز شكلية الحقل أو تنبأ بالسلوك الحيوي، وتسمح أحياناً للمرء بأن يحسب الشكل الذي يجب أن تبديه العضوية، يعزز الثقة بأن هناك أكثر من مجرد هذه الشكلية لوحدها.

إن الافتراض العام بأن تشكل النموذج والتكون التشكلي يوجههما حقل فيزيائي حركي ليس جديداً. لقد فكر علماء الجنين على هذه الخطوط منذ العشرينيات، ووضعت نظرية واضحة منذ حوالي خمسين سنة من قبل ألان تورينغ كحل لسؤال مختلف إلى حد ما: كيف يمكن للنظام الفراغي أن ينشأ من حالة سابقة من عدم النظام، كما يحصل عندما تتحول خلية تبدو متجانسة إلى جنين؟ في مقالة أعطيت بجرأة عنوان «الأسس الكيميائية للتكون التشكلي»، وضع تورينغ (22) فكرتين مهمتين. كانت إحدهما افتراض أن حوادث التطوير تحصل بسبب جزيئات معلوماتية متخصصة، تسمى مولدات الشكل، والتي يعطي توزعها في الفضاء نموذجاً مسبقاً يحدد عليه لاحقاً موضع البنيات الحيوية. في اللغة المعاصرة، إن التوزع المتدرج لمكونات الشكل يشكل حقلاً من المعلومات المكانية، نوعاً من خريطة، تعطي التعليمات للخلايا المنفردة في الجنين الباكر حول المسار التطوري الذي يجب أن يتبعه كل منها. الفكرة الأخرى، الجديدة تماماً، هي أن نموذج الفروق في التراكيز المحلية يمكن أن ينشأ تلقائياً عندما تنتشر مادتين متفاعلتين بمعدلين مختلفين. على عكس الحدس، الذي يربط الانتشار بتعديل الفروق في التركيز، ففي الأنظمة التي تتبع قواعد حركية معينة يتضخم التفاوت العشوائي الذي ينشأ ضمن منطقة متجانسة، مما يولد تراكيز محلية ثابتة أعظمية ودنيا من مولدات الشكل. لاحظ أن مبدأ تورينغ متأصل في الكيمياء الفيزيائية؛ لقد استخلص معطياته الحيوية فيما يتعلق بالأجنة متعددة الخلايا، لكن لم يكن هناك ما يمنع توسيعه إلى الخلايا المنفردة.

إن النظرية العامة، بأن نموذج توزع مولدات الشكل يوجه التطور الحيوي، حية جداً اليوم. لقد ثبت أنها قابلة مباشرة للتطبيق على تطور أجنة الحيوانات، التي تعطل فيها المحاور الأساسية بممالات من العناصر المنتشرة (البروتينات، كقاعدة) التي تعطي الخلية تعليماتها فيما يتعلق بموضعها في الجنين وتوجهها إلى الطريق الصحيح من التمايز (23). تأتي أمثلة واضحة من التطور الجنيني لذبابة الفواكه. في وقت باكر من هذه العملية، ينشأ ممال من بروتين يسمى بيكويد من الترجمة الموضعية للـ «ر.ن.أ RNA» الرسول الذي وضعت الذبابة الأم في المنطقة المخصصة لأن تصبح رأس الجنين. يحتوي الجنين في هذه المرحلة على الكثير من النوى، لكن هذه النوى لم تنفصل بعد بأغشية خلوية. يفعل بروتين البيكويد تعبير جينات معينة تتدخل في تأسيس أقسام الذبابة، وتستجيب النوى تفاضلياً حسب تركيز البيكويد الذي تصادفه. تتحرض تلك التي تقع في النهاية العليا للممال للعمل على إنتاج الرأس، بينما تحرض التراكيز الأقل من البيكويد على تشكيل أعضاء أمامية أخرى. تحدد مولدات شكل أخرى البنيات الخلفية والتمايز على المحور الظهري البطني.

هل يمكن لهذا النموذج المعين أن يطبق مباشرة على تعيين النموذج والشكل في الخلايا المفردة؟ ربما لا، لعدة أسباب (ولكن انظر هاريسون 21، لوجهة نظر بديلة). أولاً، ليس لدى العضويات وحيدة الخلية مجموعة من النوى التي يمكنها أن تستجيب بشكل متفاضل للتركيز المحلي لبعض المواد التي تعطي التعليمات؛ هناك حاجة لآليات مختلفة جداً لكي توجه مولدات الشكل، على سبيل المثال، الالتقاط الموضع أو تنظيم هذب. ثانياً، إن سيتوبلازما معظم الخلايا حقيقيات النوى (بما فيها المهدبات وخيوط الأشنات) تحرك بشكل مستمر بالتيارات؛ سرعان ما تمحى الفوارق في التراكيز الموضعية لمولدات الشكل القابلة للانتشار، ما لم تقيد بشكل ما بالقشر الساكن. أخيراً، هناك انقسام غريب بين خريطة مكونات الشكل التي

تحمل التعليمات والتفسير المنفصل لهذه التعليمات. يبدو هذا الانقسام في العمل ممكناً على مستوى جنين الذبابة (بطول نصف ميليمتر)، ولكن ليس على مستوى خلية منفردة. مع ذلك يجب أن نتمسك بالافتراض العام بأن الشكل والنموذج على المستوى الخلوي هما تعبير عن حقل تعمل فيه وكالة ما بطريقة منسقة. قد تكون هذه الوكالة كهربائية في طبيعتها، أو نموذجاً من الضغوط والشدات الميكانيكية، أو شيئاً ما مختلفاً تماماً؛ ولا يشترط أن تكون نفسها في جميع الخلايا. قد لا يكون هناك الكثير من الوحدة تحت التنوع الحاد للأشكال الحيوية، ما وراء القوانين التي تنطبق على الحقول الحركية عامة.

إن الحقول نظرية؛ لجعلها عينية، يجب أن يطبق المفهوم الأساسي على حالات معينة بتحديد الصفات المعلوماتية للحقل، وكيف ينشأ، وكيف تطبق تعليماته. إن أكثر الحالات إقناعاً هي تلك التي يمكن للمرء فيها أن يحسب نموذج أو شكل العضوية من مجموعة من المقدمات الواضحة. مرة أخرى، إن حقيقة أن بعض المعادلات أو الحسابات تولد شكلاً حيوياً لا تضمن أن الرياضيات تمسك بالفيزيولوجيا المتضمنة؛ لكن النجاح قد يدل على نظرية مصاغة جيداً يمكن لافتراضاتها أن تؤكد أو ترفض بالمزيد من الطرق التجريبية.

إن توضع العضيات القشرية في التتراهاييمينا يوضح مباشرة قوى وحدود مداخلة الحقل. في النموذج الذي وضعه براندتس وزملاؤه (24)، الافتراض المركزي هو أن سطح الخلية يمكن أن يمثل كمجموعة سلسلة ومستمرة من القيم المكانية المرتبة حول المحيط. تتوافق عضيات متنوعة، مثل الجهاز الفموي وفوهات الحويصل التقلصي مع قيم معينة؛ لا يحدد النموذج ما إذا كانت قيم الحقل مجرد مواقع مخصصة على الخريطة أو كانت فعالة في تكوين العضيات. إن للحقل ككل قيمة مفردة، تسمى «الطاقة»، وهي تحسب بجمع كثافة الطاقة في جميع النقاط. تتكون الطاقة من حدين، يحيط الأول

بفكرة أن هناك ممال مثالي أو تباعد مثالي للملامح القشرية، بينما يحيط الآخر بفكرة أن التبدلات في ارتفاع أو اتجاه الممال تكلف طاقة.

تبحث الخلية عن تشكيل يقلل إلى أدنى حد حقل الطاقة الكلي بضبط الحديد. يتألف صادر النموذج من مجموعة أنماط الجهاز الفموي وفتحات الحويصل التقلصي، التي تسمح بها الصيغة وتختلف حسب محيط الخلية. يجب أن تبدي الخلايا المزدوجة، والمنفردة والانتقالية التقليدية تشكيلات مختلفة.

إن هذا نموذج نظري جداً، من غير المحتمل أن يروق لعلماء الكيمياء الحيوية ولا لعلماء الفيزيولوجيا. مع ذلك فإنه يقوم بتنبؤات دقيقة إلى حد مدهش فيما يتعلق بتشكيل العضيات المتوقع في الخلايا المنفردة وفي المجموعات الخلوية. يتنبأ النموذج بأن ارتداد الخلايا المزدوجة اليمينية لحالة الخلايا المنفردة يجب أن يتبع طريقاً مختلفاً عن الخلايا المزدوجة اليسارية، ويتوقع بصحة تدخل جهاز فموي ثالث بين الاثنين الآخرين. يتطلب النموذج أيضاً تشكيلات معينة لفتحات الحويصل التقلصي وقد شوهدت هذه التشكيلات في الواقع بعد أن تنبأ النموذج بوجودها. تدل هذه القوة التوقعية على أن النموذج يمسك بالمظاهر الجوهرية للحقيقة الحيوية، ويبرز المتطلبات التي يجب أن تتحقق من قبل أي نظام لجزيئات حقيقية يحدد المواقع في فضاء خلوي حقيقي. قد يتألف مثل هذا النظام من نوعين أو أكثر من الجزيئات المتحركة، والتي تنتشر حسب نمط تورينغ ضمن الطبقة القشرية وتتفاعل بطريقة تعكس فيها التفسيرات الموقعية النسبة بين النوعين. لكن يبدو أكثر احتمالاً أن الأساس الجزيئي للحقل الموقعي يجب أن يبحث عنه في المعايير الفيزيائية للطبقة القشرية نفسها. إن اللعبة تجري مجراها، وحيث أن الطريدة لا تزال تراوغ ملاحظتها فإن ذلك يجب أن يضفي المتعة إلى الصيد.

بالنسبة لبرايان غودوين وليونيل هاريسون، فإن هدف الدراسة هو نمو وتجدد البنيات القمية في الأشنة البحرية وحيدة الخلية الضخمة أسيتابولاريا (الشكل 1.7 و). باختصار، عندما تبتتر القبة المظلية الشكل فإن الجذع يشكل ذروة، تتناول وفي النهاية تجدد القبة؛ وفي غضون العملية فإنها تشكل أيضاً كوكبة حلزونية من الشعر ليس لها أية وظيفة معروفة وسرعان ما تتساقط. عمد غودوين وترينور ومساعدوهما على وضع نموذج واضح رياضياً أساسه في قوانين الفيزياء الخلوية الثابتة يتوقع بالخاصة هذه السلسلة من الأحداث؛ ومع أن هذا الهدف قد تحقق جزئياً فقط، فقد تحققت بداية جيدة جداً (25). يبدأ الفريق باعتبار الجذع وعاء مغلقاً يتألف من ثلاثة عناصر متقابلة: جدار قاس وقوي، وحوصل مملوء بالسائل يطبق ضغطاً مائياً ساكناً (انتفاخياً) على الجدار وقشرة رقيقة من السيتوبلازما محصورة بين الحوصل والجدار. يتولد نموذج ضمن الطبقة السيتوبلازمية بفضل التفاعلات المتبادلة بين تركيز شوارد الكالسيوم الحرة والحالة الميكانيكية (الضغط والشد) للهيكل الخلوي القشري.

ينتقل النموذج الذي يظهر إلى الجدار، ربما بتدخل مضخة شوارد في الغشاء البلازمي، ويحدد ذلك توسع الجدار بمطاوعة قوة الانتفاخ. إن كل ذلك والكثير منه قد جمع في مجموعة من المعادلات التفاضلية المقترنة، أكثر من عشرين معادلة، تحدد حقل التكون التشكلي ضمن منطقة القمة. إن الطبيعة الفيزيائية للحقل مختلفة جداً عن تلك التي تخيلها تورينغ، لكن ظهر أن صفاتها الرياضية متماثلة.

إن ما يجعل هذا النموذج النظري مساهمة قيمة لعلم الأشكال هو قدرته على توليد أشكال واقعية من حالة مبدئية شبه متجانسة. تبدأ المحاكاة بالكمبيوتر من القمة على أنها قبة منخفضة عديمة الملامح. مع سير البرنامج في خطواته تقدم القبة ذروة تتقدم ومن ثم تتسطح، تماماً مثلما تفعل الذروة الحقيقية. يصل تركيز الكالسيوم في القمة إلى ذروته، ومن ثم يتحول إلى

حلقة تنكسر عفويًا في سلسلة من الذرى التي لها تناظر الكوكبة الحلزونية للأشعار الوحشية. أظهرت مختبرات هاريسون في وقت أبكر أن شوارد الكالسيوم تتدخل في إنتاج الأشعار، وأن الكالسيوم يتراكم في موقع ظهور الشعرة. يدل كل ذلك على أن الأشعار الوحشية لا تمثل بنية وظيفية، لكنها تبرز كحصيلة لحركية النظام. لم يكن بالإمكان وضع نموذج لبروز الأشعار أنفسها، أو لبروز القبة المتجددة، لأسباب تكنولوجية من ناحية و لأنه حتى مثل هذا النموذج المعقد يحتوي على عناصر أقل بكثير مما تطبقه الأشنه الحية من ناحية أخرى.

لاحظ أن هذا النموذج يقوم بأكثر من شرح الأشكال؛ إنه يولدها بفضل حركيته الداخلية، مثلما يجب أن تفعل الخلية الحية. قد يتوقع المرء أن تكون هذه النتيجة المرضية معتمدة بشكل جوهري على القيم الرقمية المعطاة للكثير من المعايير التي يجب أن تحدد، لكن ذلك ليس هو الواقع. إن النموذج صلد، من حيث أنه «يعمل» على مجال واسع من القيم المعيارية، ويولد عائلة من الأشكال والتحويلات المتعاقبة. إن التطبيق الحيوي هو أن تشكيل الذروة المتجددة ثابت واحتمالي معاً، سوف يظهر بشكل طبيعي في أنظمة خلوية متنوعة. في الحقيقة، إن توسع القمة هو نمط واسع الانتشار للنمو. إن الأستيبولاريا نفسها واحدة من نظام أكبر من قريباتها من الأشنات، الدايسيكلادالس، الذي تعود بقاياها من المستحاثات إلى العهد الكمبرياني منذ 500 مليون سنة مضت. لا يشك غودوين في أن هذه الأشنات أقرباء تاريخياً، بالانحدار من سلف مشترك، لكن تفسير حقيقة أنها تبدي تنوعاً يعتمد على منهج تشكلي مشترك، ليس على أساس سلفها المشترك ولكن على أساس حركيتها الفيزيولوجية المشتركة. «من هذا المنظور، تشكل الدايسيكلادالس مجموعة طبيعية ليس بسبب تاريخها بل بسبب الطريقة التي تتولد فيها بنيتها الأساسية» (25).

لوضع ذلك في لغة تكنولوجية، فإنها تشكل حوضاً متميزاً من الجاذبية

في الفضاء الشكلي. يرى غودوين دائماً صراعاً بين مثل «قوانين الأشكال» هذه، التي تقع جذورها في حركية الأنظمة، وبين الفهم العام بأن الانتقاء الطبيعي قد حدد شكل العضويات مع الزمن؛ لكن هنا يجب علي أن انفصل عن صحبته. سوف نعود إلى هذا الموضوع في الفصل 9.

دعوني أختم هذا المقطع بالعودة بشكل وجيز إلى مثال أبسط إلى حد ما من التكون التشكلي الخلوي، التوسع القمي في خيوط الفطور، الذي بحث ببعض التفاصيل أعلاه. سوف تذكر أن ذروة الخيط النامي تحتوي على بنية حويصلية بارزة تسمى الجسم القمي؛ تدل الملاحظات على أن هذا الجسم يلعب دوراً مهماً لكنه غير محدد بوضوح في مرور الحويصلات الإفرازية إلى موقع الالتقاط في أقصى الذروة. نجح سالومون بارتنيكي - غراسيا وزملائه في وضع نموذج لتمدد الخيط على المقدمة المنطقية بأن الجسم القمي هو المصدر المباشر للحويصلات الإفرازية التي تفرز عشوائياً بمعدل ن، وأن هذا الجسم قد منح حركية موجهة، حيث يسافر بسرعة ف. إن الحويصلات التي تصل إلى السطح تتحد، مما يجعلها تكبر؛ وحيث أن الحويصلات التي قذفت في اتجاه السفر سوف تصل إلى الحافة بشكل أسرع، فإن السطح سوف يتوسع بشكل تفضيلي أمام الجسم القمي. والآن، إن هذا بالتأكيد وصف مبسط جداً لتوسع الخيط، لكن يمكن التعبير عنه بمعادلة بسيطة جداً تستخدم «ن» و«ف» كمتحولين وحيدتين. يحدد ذلك منحنيًا يسمى الخيطي الفطري، يسهل التعرف عليه فوراً على أنه مقطع عرضي لخيط فطري.

في مناسبة سابقة، قدمت تحليلاً نقدياً لهذه النظرية وللدليل الذي بدأ يجذبها (26). سوف نلاحظ هنا فقط أن هذه مرة أخرى نظرية حقل: الجسم القمي المتقدم الذي ينشر حويصلات في جميع الاتجاهات يولد حقلاً يحصل فيه الالتقاط بطريقة منسقة يمكن توقعها. إن نموذج بارتنيكي - غراسيا يبدو أبسط بكثير من نموذج غودوين لأن معظم التعقيد الفيزيولوجي لنمو الخيط

يقع تحت المتحولين «ف» و«ن». يسمح ذلك التلخيص الشديد للمرء بأن يشكل نموذجاً يمكن فهمه كما يمكن اختباره تجريبياً؛ وتدل التقارير من المختبرات على أنه يمسك بشيء جوهري في الطريقة التي تنمو فيها الخيوط وترسم شكل نفسها. بالمناسبة، إن افتراض أن تدفق الكالسيوم يحدد موقع القمة يمثل حالة أخرى حتى من الحقل الفراغي المتوسع، وهو حقل لم يعبر عنه بعد بلغة الرياضيات.

عندما يطبق مفهوم الحقل على النمو القمي في خيوط الفطور، فإنه يفقد شيئاً من الدقة التي يحضرها لتحديد إحداثيات الخريطة في المهدبات. لكن ذلك ليس بكامله محبطاً، لأنه من غير المحتمل أن التنظيم الفراغي لخلية كاملة حقيقية النوى سوف يحدد بطريقة مستقيمة مباشرة بممال أساسي وحيد. إن الملامح الأساسية للتنظيم الخيطي ربما تكون قد برزت ثانوية من الامتداد الموجه للهيكل الخلوي، مع ما يرافقه من مرور الحويصلات والالتقاط الموضوع. يثبت ذلك التنظيم المستقطب للغشاء البلاسمي ويحدد موضع منشأ الممالات الفرعية، بما فيها ممالات الحموضة السيتوسولية، وبروتينات الغشاء الناقلة، وميكانيكية الجدار والجزيئات الحاملة للإشارة. يصل المرء بذلك إلى فكرة الخيط على أنه مادة ممتدة من ممالات متعددة متشابكة، كلها في النهاية عواقب لنمو الذروة الموجه، والكثير منها يقوم أيضاً بالتلقيح الراجع على تمدد الذروة. كما في حالة التعامل المتوازي في شبكات المعلومات، فإن الوفرة مبنية ضمن النظام. قد تغطي التفاعلات المتعددة على الهرمية الصلبة، وقد لا توجد قوة موجهة واحدة لا يمكن الاستغناء عنها؛ تتحلل السببية الخطية إذأ في الشبكة.

يميل علماء الأحياء لأن يكونوا غير مرتاحين بنظريات الحقل، وهذا شيء مفهوم. كما هو الموقف اليوم، فإن هناك شيء غير واضح بعد حول تطبيقها على التنظيم الحيوي، ولا يمكنك في أية حالة أن تعزل حقلاً، أو تصنع نسيلة (من نسل) منه أو تسجل براءته. ولكن يبدو أننا نحتاج إلى بعض

من هذه الأفكار، ولو كان فقط لتبرير العلاقة المتناقضة ظاهرياً بين التشكل والجينات. كلنا يعرف أن أشكال الخلايا والعضويات موروثية بشكل محدد، ويمكن أن تبدل بالطفرات بعواقب محددة ويمكن تكرارها. مع ذلك فإن الأشكال لا يمكن أن تكون منحوتة بشكل واضح في المجين؛ إنها تطبيقات بعيدة للتعليمات الجينية، ينشأ كل منها من تعاون منتجات جينية لا حصر لها منتشرة في الفضاء (الفصل 5.6). أنا أتخذ الموقف، الذي جادل عنه بقوة وبالتفصيل غودوين وآخرون (27)، وهو أن الحقل الحركي الواسع الذي تولده الخلية ككل وسيط إجباري بين الجينات والشكل. إن وظيفته هو تنظيم عمل الجينات في الفضاء: إن حقل التكون التشكلي هو الوكالة التي تحدد طرق نقل الجزيئات ومكانها، وفي النهاية يحدد القوى والمطاوعات التي ترسم شكل الخلية. تبقى الحقول افتراضية، وإن طبيعتها الفيزيائية موضع تخمين وأبحاث؛ ولكن يبدو واضحاً بالنسبة لي أن حقول التكون التشكلي لا بد أن تدور حول تنظيم الهيكل الخلوي. ليس من الضروري أن يكون الحقل المعين (أو على الأغلب الحقول) الذي يوجه التكون التشكلي هو نفسه في جميع العضويات، لكن العضويات الأقارب من حيث النسل ستشترك بالتأكيد بحركية الحقل، مثلما تشترك بتسلسل الجينات والبنية الجزيئية. مع كل جيل، يفرز حقل التكون التشكلي نظراً. إن السبب في أن الأشكال تنقل بأمانة هو أن كل خلية تحمل نوعين من المعلومات الموروثة: النوع الخطي، المكتوب في التسلسل النووي، والنوع ثلاثي الأبعاد المغروس في البنية الفراغية للخلية ككل. تحدد الجينات وظائف الجزيئات الكبيرة، وهي معاً تحدد المعايير الحركية والحرارية الديناميكية لحقل التكون التشكلي. إن واسمات البنية والمناطق القشرية التي بدأت تظهر في الوصف الجزيئي للتكون التشكلي هي جزء من الآليات التي تحدد حدود الحقل، وإن الحقول التي تحددها العمليات الفيزيولوجية الموجهة ترسم في النهاية شكل الخلية. أنا أعلم بالطبع أن وجهة النظر هذه ليست رائجة: أشار جان ساب (28) مؤخراً

لأولئك الذين يؤمنون بها على أنهم «مشقين سيتوبلاسميين». لكن ليس هناك في الواقع أي تطرف في الفكر، ولا حتى أي شيء جديد؛ إنها مجرد منطق عام، وبالتالي فإن التساؤلات حول وجود وطبيعة حقول التكوّن التشكلي يجب أن تكون في مقدمة برنامج البحوث.

ماذا إذاً عن العلاقة بين الشكل والوظيفة: هل يتحدد شكل الخلايا بالعمل الممكن التنبؤ به للنظام الفيزيائي، أم بالجينات المختارة جينة فجينة للوظائف العالية؟ يتحدد بكل منهما بالطبع، وعلى عكس غودوين فإنني لا أرى أية ضرورة للتناقض بين وجهتي النظر هاتين. يحدد سلوك النظم شكل العضوية، والذي هو في معظم الحالات تأقلمي ببساطة. قد يكون هناك بالفعل ملامح تشكلية ليست نتاج الانتقاء المباشر، مثل تلك الكواكب الحلزونية من الأشعار الجانبية على جذع الأسيتابيولاريا، أو أنماط الحلقات على الأشنة النهرية. لكن الحقول التي يبدو أنها توجه التكوّن التشكلي يجب أن تكون هي نفسها نتاج التنوع والانتقاء. إن معظم، مع أنه ربما ليس جميع، التنوع الذي يؤثر في ديناميكية الحقل يحصل في البداية على مستوى الجينة؛ وإن معظم، على أنه ربما ليس كل، الغرلة التي تعدل وتحول النماذج التشكلية تحكم فعلاً على العضويات الكاملة بأدائها الوظيفي. وعندما يفكر المرء في خيوط الفطر وهي تتشكل على طبق الأغار، أو في المتحولات الجائعة التي تحاصر فريستها بمهارة مذهلة، فإنه لا يستطيع عندها أن يفصل الشكل عن الوظيفة.